



VYSOKÉ UČENÍ TECHNICKÉ V BRNĚ

BRNO UNIVERSITY OF TECHNOLOGY

FAKULTA STROJNÍHO INŽENÝRSTVÍ

FACULTY OF MECHANICAL ENGINEERING

ÚSTAV MATEMATIKY

INSTITUTE OF MATHEMATICS

**LOTKŮV-VOLTERRŮV POPULAČNÍ MODEL A JEHO
ZOBECNĚNÍ**

THE LOTKA-VOLTERRA POPULATION MODEL AND ITS GENERALIZATIONS

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

BACHELOR'S THESIS

AUTOR PRÁCE

AUTHOR

Kateřina Zubková

VEDOUCÍ PRÁCE

SUPERVISOR

doc. RNDr. Jan Čermák, CSc.

BRNO 2016

Zadání bakalářské práce

Ústav:	Ústav matematiky
Studentka:	Kateřina Zubková
Studijní program:	Aplikované vědy v inženýrství
Studijní obor:	Matematické inženýrství
Vedoucí práce:	doc. RNDr. Jan Čermák, CSc.
Akademický rok:	2015/16

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

Lotkúv-Volterrúv populační model a jeho zobecnění

Stručná charakteristika problematiky úkolu:

Matematické modelování populačních problémů je aplikační oblastí, v níž se tradičně uplatňují obyčejné diferenciální rovnice. Jedním z nejrozšířenějších modelů je Lotkúv-Volterrúv dynamický systém popisující problém soužití dvou populací typu dravec-kořist. Ačkoliv je tento model možné považovat za klasický, existuje řada jeho významných zobecnění a modifikací, která jsou předmětem současného výzkumu.

Cíle bakalářské práce:

1. Sestavení základních dynamických modelů Lotkova-Volterrova typu
2. Kvalitativní analýza studovaných modelů (zejména se zaměřením na jejich stabilitu)
3. Ilustrace výsledků a jejich vyhodnocení pomocí vybraných dat

Seznam literatury:

Brauer, F. and Castillo-Chavez, C. (2012): Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology. Springer, New York.

Murray, J.D. (2002): Mathematical Biology. Springer, New York.

Termín odevzdání bakalářské práce je stanoven časovým plánem akademického roku 2015/16

V Brně, dne

L. S.

prof. RNDr. Josef Šlapal, CSc.
ředitel ústavu

doc. Ing. Jaroslav Katolický, Ph.D.
děkan fakulty

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá několika dynamickými systémy nelineárních diferenciálních rovnic, které vycházejí z Lotkova-Volterrova populačního modelu dravec-kořist. Jejím cílem je určení stability a atraktivitu singulárních řešení klasického modelu a jeho zobecnění, zkoumání periodičnosti řešení a vlivu změny počátečních podmínek a vstupních parametrů na chování daného systému.

Pozornost je rovněž věnována zahrnutí časového zpoždění do zkoumaných modelů, a jeho vlivu na stabilitu singulárních řešení. Z formálního hlediska práce obsahuje popis a aplikaci hlavních technik posuzování stability těchto nelineárních modelů a testování výsledků na vybraných datech.

Summary

This bachelor's thesis is focused on several dynamical systems of nonlinear differential equations originating from the Lotka-Volterra predator-prey model. The aim of the thesis is to discuss stability and attractivity of the singular solutions of the classical model and its generalizations, investigate its periodicity and impact of the change of the initial data and entry parameters on the system's behaviour.

The attention is also paid to involvement of time delay into the studied models, and its influence of stability on singular solutions. From the formal viewpoint, the thesis contains description and application of main stability technique applied to these nonlinear models and testing of results on some data.

Klíčová slova

Lotkův-Volterrův model, model dravec-kořist, stabilita, periodické chování, diferenciální rovnice se zpožděním, přepínače stability

Keywords

Lotka-Volterra model, predator-prey model, stability, periodic behaviour, differential equations with time delay, stability switches

ZUBKOVÁ, K. *Lotkův-Volterrův populační model a jeho zobecnění*. Brno: Vysoké učení technické v Brně, Fakulta strojního inženýrství, 2016. 48 s. Vedoucí doc. RNDr. Jan Čermák, CSc.

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci *Lotkuv-Volterrův populační model a jeho zobecnění* vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr. Jana Čermáka, CSc. s použitím uvedené literatury.

Kateřina Zubková

Děkuji svému vedoucímu práce doc. RNDr. Janu Čermákovi, CSc. za jeho odborné vedení plně cenných rad a nápadů a za veškerý čas, který mi věnoval v průběhu vypracování této práce.

Kateřina Zubková

Obsah

1	Úvod	13
2	Matematický aparát	15
2.1	Stabilita singulárních bodů soustav diferenciálních rovnic prvního řádu . . .	15
2.2	Klasifikace singulárních bodů v rovině	18
3	Klasický Lotkùv-Volterrùv model	21
3.1	Sestavení modelu	21
3.2	Analytické řešení a jeho odvození	22
3.3	Singulární body a jejich stabilita	22
3.4	Otázka periodického řešení	23
3.5	Odhad periody řešení	24
3.6	Střední hodnoty populací	26
3.7	Shrnutí	27
4	Realističtější modely	31
4.1	Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a dravce	32
4.2	Modely s časovým zpožděním	36
5	Závěr	45
	Literatura	47

1. Úvod

Biologický model společenstva je důležitým nástrojem predikce možného chování modelovaného systému. Jedním z důležitých vztahů dvou populací je vztah typu dravec-kořist, kdy jeden druh populace je „potravou“ populace druhé. Tento vztah se také označuje jako parazit-hostitel nebo býložravec-rostlina.

Existuje několik modelů tohoto typu, které se liší ve svých předpokladech. Nejjednodušší z nich je klasický Lotkuv-Volterrův model. Ačkoli se jedná o zjednodušený model reálného problému, analýza právě tohoto modelu pomocí metod kvalitativní teorie obyčejných diferenciálních rovnic je východiskem pro studium realističtějších modelů, které z něho vycházejí. V tomto smyslu je koncipována i tato bakalářská práce.

Realističtější modely tedy vychází ze zobecněného tvaru klasického Lotkova-Volterrova modelu. Jedním z nich je model s vnitrodruhovou konkurencí populace kořisti i dravce, kdy jednotlivé druhy obou populací soupeří mezi sebou (v rámci populace) o omezené zdroje potravy. Zajímavým doplněním analýzy stability tohoto realističtějšího modelu je zahrnutí časového zpoždění, které může mít na zkoumanou stabilitu zásadní vliv.

Struktura této práce je následující: V kapitole druhé je uveden přehled základního potřebného matematického aparátu, speciálně teorie stability singulárních bodů soustav autonomních diferenciálních rovnic prvního řádu a klasifikace singulárních bodů v rovině.

Kapitola třetí se věnuje klasickému Lotkovu-Volterrovu modelu. Její první část se zabývá popisem sestavení modelu, dále je zkoumáno analytické řešení tohoto modelu a jeho chování, včetně jeho periody a středních hodnot populací. Poslední část této kapitoly obsahuje popis fázového portréту řešení a aplikaci modelu na reálná data.

Kapitola čtvrtá se zabývá realističtějšími modely. Je zde uvedeno zobecnění klasického Lotkova-Volterrova modelu, které následuje analýza stacionárního řešení modelu s vnitrodruhovou konkurencí v populaci kořisti i dravce. Další část této kapitoly se zabývá jiným rozšířením tohoto modelu, a to ve smyslu zahrnutí časového zpoždění.

Poslední kapitola shrnuje získané poznatky této bakalářské práce.

2. Matematický aparát

Nejprve si zavedeme některé pojmy, které budeme v této práci potřebovat. Důležitá je především definice stability soustavy diferenciálních rovnic a dále metody analýzy této stability. Jelikož je Lotkúv-Volterrův model autonomní, připomeneme nejprve definici singulárního (stacionárního) bodu a dalších typů řešení. Pojem stability zavedeme pouze pro singulární bod reprezentující konstantní řešení (rozšíření tohoto pojmu pro nekonstantní řešení jsou analogická, v tomto textu je neuvádíme). Analýza stability singulárních bodů je nejprve provedena v lineárním případě a poté rozšířena i na případ nelineární. Poněvadž Lotkúv-Volterrův systém je planární, pozornost věnujeme klasifikaci stacionárních bodů v rovině, včetně posouzení jejich stability [3, 11].

2.1. Stabilita singulárních bodů soustav diferenciálních rovnic prvního řádu

Stabilita řešení vypovídá o tom, jak je hodnota řešení citlivá na změnu dat. Zkoumáme tedy, jak velkou změnu řešení vyvolá malá změna vstupních dat (koeficientů, parametrů).

Počáteční úlohu pro soustavu autonomních diferenciálních rovnic prvního řádu lze zapsat ve tvaru

$$\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x}) \quad \mathbf{x}(t_0) = \boldsymbol{\gamma}, \quad (2.1)$$

kde $\mathbf{f} = (f_1, \dots, f_n) : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ a $\boldsymbol{\gamma} = (\gamma_1, \dots, \gamma_n) \in \mathbb{R}^n$. Soustava (2.1) tedy explicitně neobsahuje časovou proměnnou t (tyto soustavy se také nazývají dynamické). Řešením úlohy (2.1) rozumíme spojitě diferencovatelnou vektorovou funkci $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n) : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ takovou, že ve všech bodech intervalu $I = \langle t_0, \infty \rangle$ splňuje rovnost $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$.

Existenci a jednoznačnost řešení počátečního problému (2.1) řeší Picardova věta (obvyklými předpoklady jsou spojitost a lipschitzovskost pravé strany), viz např. [3]. Mezi významná řešení patří především tzv. stacionární body, které odpovídají konstantním řešením této soustavy.

Definice 1 Stacionárním (singulárním) řešením *dynamické soustavy* (2.1)₁ rozumíme konstantní řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}}$. (Toto řešení se nazývá také *singulární nebo stacionární bod*.)

Singulární body tedy hledáme jako řešení soustavy nelineárních rovnic $\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \mathbf{0}$.

Dalším významným typem řešení jsou periodická řešení, jejímiž trajektoriemi jsou uzavřené křivky nazývané se cyklus. Oba tyto typy řešení dynamické soustavy (2.1) jsou významné při kvalitativní analýze populačních modelů matematické biologie.

V souvislosti s analýzou stability dynamických systémů se zkoumá především stabilita jejich konstantních řešení (singulárních bodů). Proto nejprve připomeneme pojem stability a atraktivitu pro uvažované singulární řešení (souvisící pojmy pro nekonstantní řešení se zavádějí analogicky).

Definice 2 Singulární řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}}$ rovnice (2.1)₁ nazveme stabilní, jestliže pro každé $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že pro každé řešení $\mathbf{x}(t)$ soustavy (2.1)₁ platí následující implikace:

$$\|\mathbf{x}(t_0) - \hat{\mathbf{x}}\| < \delta \quad \implies \quad \|\mathbf{x}(t) - \hat{\mathbf{x}}\| < \varepsilon \quad \text{pro všechna } t > t_0.$$

2.1. STABILITA SINGULÁRNÍCH BODŮ SOUSTAV DIFERENCIÁLNÍCH ROVNIC PRVNÍHO ŘÁDU

Pokud není řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}}$ ve výše uvedeném smyslu stabilní, nazveme ho nestabilní.

Dále řekneme, že singulární řešení $\hat{\mathbf{x}}$ je atraktivní (pro $t \rightarrow \infty$), jestliže je stabilní a existuje $\tilde{\delta} > 0$ takové, že pro každé řešení $\mathbf{x}(t)$ splňující $\|\mathbf{x}(t_0) - \hat{\mathbf{x}}\| < \tilde{\delta}$ platí

$$\|\mathbf{x}(t) - \hat{\mathbf{x}}\| \rightarrow 0 \quad \text{pro } t \rightarrow \infty.$$

V další části uvedeme některá kritéria umožňující rozhodnout o stabilitě (nestabilitě) singulárních řešení. V případě lineárních dynamických systémů uvažujeme soustavu zapsanou ve tvaru

$$\mathbf{x}' = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad (2.2)$$

s konstantní maticí \mathbf{A} řádu n . Tato soustava má vždy nulový singulární bod. O jeho stabilitě a atraktivitě lze rozhodnout pomocí vlastních čísel \mathbf{A} .

Věta 3 Uvažujme lineární soustavu (2.2) a označme $\lambda_1, \dots, \lambda_m$ ($m \leq n$) navzájem různá vlastní čísla matice \mathbf{A} . Potom platí:

1. Jestliže všechna vlastní čísla $\lambda_1, \dots, \lambda_m$ mají zápornou reálnou část, pak je nulové řešení (2.2) atraktivní.
2. Pokud alespoň jedno vlastní číslo má kladnou reálnou část, pak je nulové řešení (2.2) nestabilní.
3. Pokud mají všechna vlastní čísla nekladnou reálnou část a všechna vlastní čísla s nulovou reálnou částí jsou jednoduchá, pak je nulové řešení (2.2) stabilní, nikoli však atraktivní.
4. V případě násobných vlastních čísel s nulovou reálnou částí, stabilita nulového řešení (2.2) závisí na tom, zda příslušná řešení jsou ohraničená. Jinak vyjádřeno, Jordanyovy buňky příslušné vlastním číslům s nulovou reálnou částí musejí mít velikost 1.

Pro určení stability a atraktivity singulárního řešení $\hat{\mathbf{x}}$ nelineární soustavy (2.1)₁ musíme nejprve danou soustavu linearizovat. K tomu se využívá následující metoda.

Metoda linearizace Uvažujme nelineární systém (2.1)₁ a jeho stacionární bod $\hat{\mathbf{x}}$. Položíme-li $\mathbf{y} = \mathbf{x} - \hat{\mathbf{x}}$, pak pomocí náhrady Taylorovým polynomem 1. stupně dostáváme

$$\mathbf{y}' = \mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x}) = \mathbf{f}(\hat{\mathbf{x}} + \mathbf{y}) = \mathbf{f}(\hat{\mathbf{x}}) + \nabla \mathbf{f}(\hat{\mathbf{x}})\mathbf{y} + R(\mathbf{y}) = \nabla \mathbf{f}(\hat{\mathbf{x}})\mathbf{y} + R(\mathbf{y}), \quad (2.3)$$

kde

$$\nabla \mathbf{f}(\hat{\mathbf{x}}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\hat{\mathbf{x}}) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\hat{\mathbf{x}}) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(\hat{\mathbf{x}}) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\hat{\mathbf{x}}) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\hat{\mathbf{x}}) & \cdots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n}(\hat{\mathbf{x}}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(\hat{\mathbf{x}}) & \frac{\partial f_n}{\partial x_2}(\hat{\mathbf{x}}) & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(\hat{\mathbf{x}}) \end{pmatrix}$$

je Jacobiho matice v bodě $\hat{\mathbf{x}}$ a $R(\mathbf{y})$ je Taylorův zbytek (chyba této náhrady lze řádově odhadnout výrazem $\|\mathbf{y}\|^2$, kde $\|\cdot\|$ je norma v \mathbb{R}^n). O stabilitě či nestabilitě soustavy (2.1)₁ rozhodnou vlastní čísla této matice.

Věta 4 (Linearizovaná (ne)stabilita) *Nechť pravá strana $\mathbf{f}(\mathbf{x})$ soustavy (2.1)₁ má spojitě první parciální derivace na okolí stacionárního bodu $\hat{\mathbf{x}}$ a $J(\hat{\mathbf{x}})$ je Jacobiho matice této soustavy.*

1. *Mají-li všechna vlastní čísla Jacobiho matice $J(\hat{\mathbf{x}})$ záporné reálné části, pak je konstantní řešení $\hat{\mathbf{x}}$ soustavy (2.1)₁ asymptoticky stabilní.*
2. *Má-li alespoň jedno vlastní číslo Jacobiho matice $J(\hat{\mathbf{x}})$ kladnou reálnou část, pak je konstantní řešení $\hat{\mathbf{x}}$ soustavy (2.1)₁ nestabilní.*

Věta 4 neříká nic o případě, kdy má vlastní číslo linearizovaného systému nulovou reálnou část. Kvůli této skutečnosti si uvedeme následující definici a větu, díky které můžeme určit také (ne)stabilitu stacionárního bodu tohoto typu.

Definice 5 *Bud' $G \subset \mathbb{R}^n$ okolí bodu $\hat{\mathbf{x}}$. Spojitá funkce $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ se nazývá Ljapunovská funkce systému $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ v bodě $\hat{\mathbf{x}}$ jestliže*

1. $V(\hat{\mathbf{x}}) = 0$ a $V(\mathbf{x}) > 0$ pro každé $\mathbf{x} \in G \setminus \{\hat{\mathbf{x}}\}$.
2. Pro každé řešení $\mathbf{x}(t) \in G$ je složená funkce $V(t, \mathbf{x}(t))$ nerostoucí pro všechna $t \geq 0$.

Věta 6 (Přímá Ljapunovova metoda) *Nechť $\hat{\mathbf{x}}$ je stacionární bod systému $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ a nechť existuje Ljapunovská funkce tohoto systému v bodě $\hat{\mathbf{x}}$. Pak řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}}$ je stabilní.*

Důsledek 7 *Bud' $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ diferencovatelná funkce, která splňuje podmínku (1) z Definice 5. Jestliže pro každé $\mathbf{x} \in G$ platí*

$$V'(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V(\mathbf{x})}{\partial x_i} f_i(\mathbf{x}) \leq 0,$$

pak funkce V je Ljapunovskou funkcí systému $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ v bodě $\hat{\mathbf{x}}$, a tedy konstantní řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}}$ tohoto systému je stabilní.

Podmínka (1) v Definici 5 je ekvivalentní s definicí pozitivně definitní funkce $V(\mathbf{x})$ v oblasti G a podmínka v Důsledku 7 znamená, že derivace funkce $V(\mathbf{x})$ je negativně semidefinitní.

Poznámka Základní populační modely, včetně Lotkova-Volterrova, zahrnují také dynamické soustavy se zpožděním. Jejich obecný tvar je

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)) + \mathbf{g}(\mathbf{x}(t - \tau)), \quad (2.4)$$

kde $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ splňuje obdobné požadavky jako $\mathbf{f}(\mathbf{x})$ a $\tau > 0$ je reálné číslo reprezentující časové zpoždění. Pojem singulárního bodu a jeho stability se zavádí podobně jako v nezpožděném případě. Speciálně, při linearizaci (2.4) se využívá stejného principu jako při linearizaci soustav diferenciálních rovnic bez zpoždění. Příslušná linearizovaná soustava pak má tvar

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{A}\mathbf{x}(t) + \mathbf{B}\mathbf{x}(t - \tau), \quad (2.5)$$

kde \mathbf{A}, \mathbf{B} jsou odpovídající Jacobiho matice.

2.2. Klasifikace singulárních bodů v rovině

Definice 8 (Typy singulárních bodů v rovině) Uvažujme trajektorie autonomní soustavy

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= g(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= h(x, y)\end{aligned}\tag{2.6}$$

se spojitými lipschitzovskými funkcemi g, h . Izolovaný singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ nazveme

- **střed** – pokud každým bodem ryzího okolí $[\hat{x}, \hat{y}]$ prochází trajektorie typu uzavřené křivky – cyklus.
- **uzel** – pokud každým bodem ryzího okolí $[\hat{x}, \hat{y}]$ prochází trajektorie $(x(t), y(t)), t \in (-\infty, \infty)$ typu otevřené křivky, jejíž jeden konec (limita pro $t \rightarrow \infty$ nebo $t \rightarrow -\infty$) je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$, přičemž směrnice tečny trajektorie $(x'(t), y'(t))$ má konečnou limitu.
- **ohnisko** – pokud každým bodem ryzího okolí $[\hat{x}, \hat{y}]$ prochází trajektorie $(x(t), y(t)), t \in (-\infty, \infty)$ typu otevřené křivky, jejíž jeden konec (limita pro $t \rightarrow \infty$ nebo $t \rightarrow -\infty$) je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$, přičemž směrnice tečny trajektorie $(x'(t), y'(t))$ nemá vlastní limitu.
- **sedlo** – pokud v ryzím okolí $[\hat{x}, \hat{y}]$ existují jak trajektorie, které se při rostoucím t blíží k $[\hat{x}, \hat{y}]$, tak trajektorie, které se při rostoucím t od $[\hat{x}, \hat{y}]$ vzdalují.

Pokud se body $(x(t), y(t))$ blíží k bodu $[\hat{x}, \hat{y}]$ při $t \rightarrow \infty$, mluvíme o atraktivním (přitahujícím, přitažlivém) uzlu/ohnisku, pokud se naopak body $(x(t), y(t))$ blíží k bodu $[\hat{x}, \hat{y}]$ při $t \rightarrow -\infty$ (tj. při $t \rightarrow \infty$ se vzdalují), mluvíme o neatraktivním (odpužujícím) uzlu/ohnisku.

Poznamenejme, že výše uvedené termíny zachycují asymptotickou stabilitu, respektive nestabilitu příslušného singulárního bodu $[\hat{x}, \hat{y}]$. Poněvadž jde o běžně užívané termíny, budeme je v tomto smyslu dále používat.

Linearizací soustavy (2.6) v okolí singulárního bodu $[\hat{x}, \hat{y}]$ získáme lineární soustavu

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g_x(\hat{x}, \hat{y}) & g_y(\hat{x}, \hat{y}) \\ h_x(\hat{x}, \hat{y}) & h_y(\hat{x}, \hat{y}) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad \left(g_x(\hat{x}, \hat{y}) = \frac{\partial g}{\partial x}(\hat{x}, \hat{y}) \right).\tag{2.7}$$

Věta 9 Uvažujme soustavu lineárních rovnic (2.7) a vlastní čísla λ_1, λ_2 příslušné Jacobiho matice.

- Pokud jsou obě vlastní čísla reálná a kladná, tj. $0 < \lambda_1 \leq \lambda_2$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ odpuzující uzel.
- Pokud jsou obě vlastní čísla reálná a záporná, tj. $\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ přitažlivý uzel.

2. MATEMATICKÝ APARÁT

- Pokud jsou obě vlastní čísla reálná, jedno kladné a druhé záporné, tj. $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ sedlo.
- Pokud jsou vlastní čísla komplexně sdružená s kladnou reálnou částí, tj. $\lambda_{1,2} = \mu \pm i\nu$, $\mu > 0, \nu \neq 0$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ odpuzující ohnisko.
- Pokud jsou vlastní čísla komplexně sdružená se zápornou reálnou částí, tj. $\lambda_{1,2} = \mu \pm i\nu$, $\mu < 0, \nu \neq 0$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ přitažlivé ohnisko.
- Pokud jsou vlastní čísla komplexně sdružená s nulovou reálnou částí, tj. $\lambda_{1,2} = \pm i\nu$, pak je singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ střed.

2.2. KLASIFIKACE SINGULÁRNÍCH BODŮ V ROVINĚ

3. Klasický LotkŮv-Volterrův model

Klasický LotkŮv-Volterrův model je nejjednodušší model popisující soužití dvou různých populací, které jsou ve vztahu dravec-kořist. Je to typ vzájemného soužití, kdy jedna populace prospívá, druhá chřadne. Tento model je pojmenován po svých tvůrcích, kterými jsou Vito Volterra a Alfred J. Lotka (model vytvořili nezávisle na sobě). Kromě vyjádření populační dynamiky vývoje počtu dravců v závislosti na počtu jejich kořisti ho lze také aplikovat pro popis změny koncentrace chemických látek [4, 10].

3.1. Sestavení modelu

Následující sestavení modelu vychází z [4, 5].

Označme $x = x(t)$ velikost populace kořisti v čase t a $y = y(t)$ velikost populace dravce v čase t .

K sestavení modelu budeme pro jednoduchost předpokládat izolovanost společenstva, tedy zanedbáme vlivy prostředí. Dále předpokládáme, že pro život dravce je kořist nezbytná – bez ní by dravec vymřel. Kořist má neomezený zdroj obživy a bez přítomnosti predátora by populace kořisti exponenciálně rostla. Přírůstek populace kořisti za čas Δt můžeme na základě předpokladu neomezeného růstu popsat vztahem

$$\Delta x_p = ax\Delta t,$$

kde konstanta $a > 0$ vyjadřuje relativní porodnost kořisti. Jedná se o *Malthusův model*.

Množství ulovené kořisti za čas Δt je

$$\Delta x_u = bxy\Delta t.$$

Člen bxy je množství ulovené kořisti jedním dravcem, konstanta b vyjadřuje, jaká je pravděpodobnost, že dravec zahubí kořist při jejich vzájemném setkání ($b > 0$).

Populace kořisti má v čase $t + \Delta t$ velikost

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \Delta x_p - \Delta x_u = x(t) + ax(t)\Delta t - bx(t)y(t)\Delta t. \quad (3.1)$$

Přírůstek populace dravce za čas Δt je

$$\Delta y_p = cxy\Delta t,$$

člen $cxy = bc_1x$ vyjadřuje míru růstu populace dravce, konstanta c_1 charakterizuje přeměnu energie získané z biomasy kořisti ($c_1 > 0$).

Úbytek populace dravce je opět dán Malthusovým modelem

$$\Delta y_u = dy\Delta t,$$

konstanta $d > 0$ vyjadřuje relativní úmrtnost dravců.

Populace dravce má v čase $t + \Delta t$ velikost

$$y(t + \Delta t) = y(t) + \Delta y_p - \Delta y_u = y(t) + cx(t)y(t)\Delta t - dy(t)\Delta t. \quad (3.2)$$

Předpokládáme, že funkce x, y jsou diferencovatelné. Pak limitním přechodem $\Delta t \rightarrow 0$ dostáváme z rovnic (3.1) a (3.2) autonomní systém diferenciálních rovnic

3.2. ANALYTICKÉ ŘEŠENÍ A JEHO ODVOZENÍ

$$\begin{aligned}\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} &\equiv x' = x(a - by) \\ \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{y(t + \Delta t) - y(t)}{\Delta t} &\equiv y' = y(cx - d).\end{aligned}\tag{3.3}$$

3.2. Analytické řešení a jeho odvození

V této části nalezneme jistý tvar analytického řešení soustavy (3.3), ze kterého však není možné posoudit základní vlastnosti (stabilita, periodičnost) tohoto řešení. Proto tyto otázky budeme analyzovat samostatně v částech dalších.

Protože se jedná o soustavu nelineárních rovnic, neumíme řešení analyticky určit, avšak lze ho odvodit v jistém nestandardním tvaru. Přepíšme soustavu (3.3) takto:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by) \\ \frac{dy}{dt} &= y(cx - d).\end{aligned}\tag{3.4}$$

Vzájemným vydělením rovnic této soustavy (a za předpokladu platnosti příslušných definičních podmínek) dostaneme rovnici

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(a - by)}{y(cx - d)}.$$

Jedná se o rovnici se separovanými proměnnými, kterou integrujeme, tj.

$$\int \frac{cx - d}{x} dx = \int \frac{a - by}{y} dy,$$

a jejímž vyřešením (pro $x \neq 0$, $y \neq 0$) dostáváme vztah udávající implicitní závislost mezi populacemi dravce a kořisti ve tvaru

$$\ln(x^d y^a) - cx - by = \tilde{C},\tag{3.5}$$

kde $\tilde{C} \in \mathbb{R}$ je konstanta obecného řešení, kterou určíme z počátečních podmínek.

3.3. Singulární body a jejich stabilita

Nyní určíme singulární body systému (3.4) položením pravých stran rovny nule. Získáme tak dva singulární body:

$$[0, 0], \quad \left[\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \right].$$

Jacobiho matice příslušné linearizace systému (3.4) ve stacionárním bodě $[\hat{x}, \hat{y}]$ je tvaru

$$J(\hat{x}, \hat{y}) = \begin{pmatrix} a - b\hat{y} & -b\hat{x} \\ c\hat{y} & c\hat{x} - d \end{pmatrix}.\tag{3.6}$$

Dosazením prvního stacionárního bodu $[0, 0]$ dostáváme

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

jejíž charakteristický polynom a z něj vyplývající vlastní čísla jsou

$$(\lambda - a)(\lambda + d) = 0; \quad \lambda_1 = a, \quad \lambda_2 = -d.$$

Protože jedno z vlastních čísel je kladné, tento bod je nestabilní, a protože $\lambda_1 > 0$ a $\lambda_2 < 0$, jedná se o singulární *sedlový bod*. Tedy existují trajektorie řešení, které se s rostoucím časem blíží k tomuto bodu, ale i takové, které se při rostoucím čase od tohoto bodu vzdalují. Tuto nestabilitu můžeme s využitím věty o linearizaci vztáhnout i na daný nelineární model.

Dosazením druhého stacionárního bodu $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$ do Jacobiho matice (3.6) dostáváme

$$J\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ac}{b} & 0 \end{pmatrix},$$

jejíž příslušný charakteristický polynom a vlastní čísla jsou tvaru

$$\lambda^2 + ad = 0; \quad \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{ad}.$$

Jelikož se jedná o komplexně sdružená vlastní čísla s nulovou reálnou částí, tento singulární bod je v lineárním případě *střed* – tedy je stabilní, ale ne atraktivní. Každým bodem ryzího okolí tohoto bodu prochází trajektorie řešení typu uzavřené křivky. O stabilitě singulárního bodu $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$ v nelineárním modelu však nelze na základě linearizační věty rozhodnout, proto provedeme analýzu tzv. *přímou (druhou) Ljapunovovou metodou*.

V daném případě snadno nalezneme Ljapunovskou funkci $V(x, y)$ konstantní podél trajektorií soustavy (3.4). Její tvar totiž přímo vyplývá ze vztahu (3.5), totiž

$$V(x, y) = cx - d \ln |x| + by - a \ln |y| + \hat{C}.$$

Vlastnost (2) z Definice 5 plyne okamžitě ze vztahu (3.5), který platí identicky pro všechna uvažovaná t , tj. $V(t, \mathbf{x}(t))$ je konstantní pro všechna $t \geq 0$. Aby tato funkce splňovala i vlastnost (1), zvolíme konstantu

$$\hat{C} = -d + d \ln \left(\frac{d}{c}\right) - a + a \ln \left(\frac{a}{b}\right).$$

Pak $V(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}) = 0$ a funkce $V(x, y)$ je pro všechna $x, y \in \mathbb{R}^+ \setminus \{[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]\}$ pozitivně definitní a diferencovatelná a její derivace podél trajektorií je negativně semidefinitní. Bod $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$ je tedy stabilní.

3.4. Otázka periodického řešení

V této části ukážeme, že řešení daná vztahem (3.5) jsou periodická (následující úvahy vycházejí z [6]).

Vztah (3.5) zapišme ve tvaru $H(x, y) = \tilde{C}$, kde $H(x, y) = d \ln x - cx + a \ln y - by$. Při libovolných počátečních podmínkách se výraz $H(x, y)$ podle (3.5) nemění s časem

3.5. ODHAD PERIODY ŘEŠENÍ

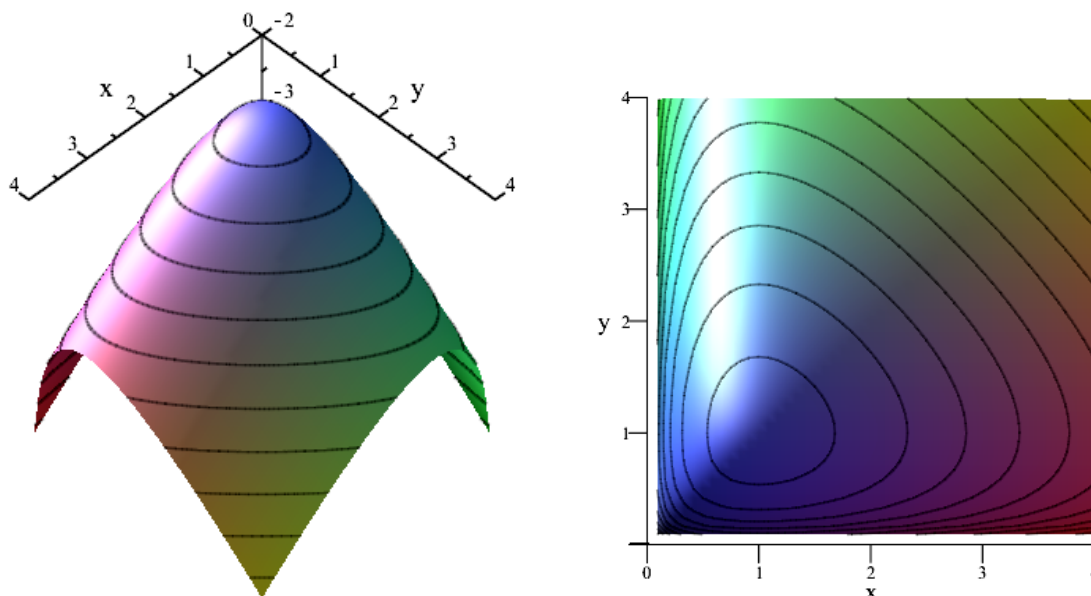
a nazýváme ho *prvním integrálem (invariantem) systému* (3.4). Systém (3.4) je tedy *konzervativní*. Ukážeme, že všechny trajektorie tohoto systému jsou uzavřené, tj. libovolným řezem plochy $z = H(x, y)$ rovinou $z = \tilde{C}$ dostáváme uzavřené křivky.

Pro posouzení průběhu funkce $z = H(x, y)$ spočteme její první a druhé parciální derivace. Dostáváme

$$\frac{\partial H}{\partial x} = \frac{d}{x} - c, \quad \frac{\partial H}{\partial y} = \frac{a}{y} - b,$$

$$\frac{\partial^2 H}{\partial x^2} = -\frac{d}{x^2}, \quad \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} = \frac{\partial^2 H}{\partial y \partial x} = 0, \quad \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} = -\frac{a}{y^2}.$$

Položíme-li první parciální derivace rovny nule, dostáváme stacionární bod $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$. Pomocí Sylvestrova kritéria snadno zjistíme, že se jedná o lokální maximum. Matice druhých derivací je negativně definitní v každém bodě $[x, y]$, funkce $z = H(x, y)$ je tedy konkávní. Z toho vyplývá, že vrstevnice této funkce (tedy řezy plochy $z = H(x, y)$ rovinou $z = \tilde{C}$) jsou uzavřené křivky, a proto řešení v okolí stacionárního bodu $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$ je periodické. Tyto výsledky můžeme vidět na Obrázku 1.



Obrázek 1: Vlevo 3D graf funkce $z = H(x, y)$ s vrstevnicemi, vpravo pohled shora. (Parametry $a = b = c = d = 1$.)

3.5. Odhad periody řešení

Vzhledem k periodičnosti řešení v okolí nenulového stacionárního bodu můžeme vypočítat (nebo alespoň odhadnout) velikost periody tohoto řešení (základem následujících úvah je [5]). Pro výpočet této periody T nestacionárního řešení soustavy (3.4) posuneme singulární bod $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$ do počátku souřadné soustavy, a to užitím substituce

$$\xi = x - \frac{d}{c}, \quad \eta = y - \frac{a}{b}.$$

Dosazením zavedené substituce do systému obdržíme

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= \frac{dx}{dt} = x(a - by) = \left(\xi + \frac{d}{c}\right) \left(a - b\left(\eta + \frac{a}{b}\right)\right) \\ \frac{d\eta}{dt} &= \frac{dy}{dt} = y(cx - d) = \left(\eta + \frac{a}{b}\right) \left(c\left(\xi + \frac{d}{c}\right) - d\right),\end{aligned}$$

a úpravou těchto výrazů dostaneme

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= -b\xi\eta - \frac{bd}{c}\eta \\ \frac{d\eta}{dt} &= c\xi\eta + \frac{ac}{b}\xi.\end{aligned}\tag{3.7}$$

Soustavu (3.7) transformujeme do polárních souřadnic ϱ, φ . Ze vztahu $\varrho^2 = \xi^2 + \eta^2$ vyjádříme $d\varrho/dt$, díky tomu pak můžeme vyjádřit $d\varphi/dt$:

$$\begin{aligned}\frac{d\varrho}{dt} &= \varrho \cos \varphi \sin \varphi \left(\frac{ac}{b} + c\varrho \sin \varphi - \frac{bd}{c} - b\varrho \cos \varphi\right), \\ \frac{d\varphi}{dt} &= \cos^2 \varphi \left(\frac{ac}{b} + c\varrho \sin \varphi\right) + \sin^2 \varphi \left(\frac{bd}{c} + b\varrho \cos \varphi\right).\end{aligned}$$

Pro $x > 0, y > 0$ a $\frac{a}{b} + \varrho \sin \varphi > 0, \frac{d}{c} + \varrho \cos \varphi > 0$ plyne z poslední rovnice, že $d\varphi/dt > 0$, a tedy $\varphi(t)$ je rostoucí funkce. Pro periodu T platí:

$$T = \int_0^T dt = \int_0^{2\pi} \frac{d\varphi}{\cos^2 \varphi \left(\frac{ac}{b} + c\varrho \sin \varphi\right) + \sin^2 \varphi \left(\frac{bd}{c} + b\varrho \cos \varphi\right)}.\tag{3.8}$$

V další části provedeme odhad hodnoty T .

Označme proto $\xi_{max} = x_{max} - \frac{d}{c}, \xi_{min} = x_{min} - \frac{d}{c}, \eta_{max} = y_{max} - \frac{a}{b}, \eta_{min} = y_{min} - \frac{a}{b}$, kde $x_{max}, x_{min}, y_{max}, y_{min}$ jsou maximální a minimální hodnoty jednotlivých složek řešení. Pak z (3.8) plyne

$$\begin{aligned}T &\geq 4 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{\cos^2 \varphi \left(\frac{ac}{b} + c\eta_{max}\right) + \sin^2 \varphi \left(\frac{bd}{c} + b\xi_{max}\right)} \\ &= 4 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{cy_{max} \cos^2 \varphi + bx_{max} \sin^2 \varphi}\end{aligned}\tag{3.9}$$

a

$$\begin{aligned}T &\leq 4 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{\cos^2 \varphi \left(\frac{ac}{b} + c\eta_{min}\right) + \sin^2 \varphi \left(\frac{bd}{c} + b\xi_{min}\right)} \\ &= 4 \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{cy_{min} \cos^2 \varphi + bx_{min} \sin^2 \varphi}.\end{aligned}\tag{3.10}$$

3.6. STŘEDNÍ HODNOTY POPULACÍ

S využitím vzorce

$$\int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\varphi}{A \cos^2 \varphi + B \sin^2 \varphi} = \left[\frac{1}{\sqrt{AB}} \arctan \left(\sqrt{\frac{B}{A}} \tan \varphi \right) \right]_0^{\frac{\pi}{2}} = \frac{\frac{\pi}{2}}{\sqrt{AB}}$$

pro $A > 0$, $B > 0$ dostáváme integrací (3.9) a (3.10) odhad periody T

$$\frac{2\pi}{\sqrt{bcx_{max}y_{max}}} \leq T \leq \frac{2\pi}{\sqrt{bcx_{min}y_{min}}}. \quad (3.11)$$

Ve zbytku této práce budeme dále uvažovat $t_0 = 0$. Vezmeme-li nyní v úvahu nestacionární řešení $x(t)$, $y(t)$ vyhovující počátečním podmínkám $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ takovým, že počáteční bod je blízký stacionárnímu bodu $[\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$, pak $x_{max} \doteq \frac{d}{c}$, $x_{min} \doteq \frac{d}{c}$, $y_{max} \doteq \frac{a}{b}$, $y_{min} \doteq \frac{a}{b}$ a předpoklady předcházející vztah (3.8) jsou splněny. Z (3.11) dostáváme velikost periody $T \doteq 2\pi/\sqrt{ad}$.

3.6. Střední hodnoty populací

Podívejme se nyní na střední hodnoty funkcí $x(t)$, $y(t)$ (princip tohoto odvození je převzat z [12]). Z první rovnice systému (3.4) po dělení $x(t)$ dostáváme

$$\frac{x'(t)}{x(t)} = a - by(t).$$

Zintegrováním této rovnice v intervalu $\langle 0, T \rangle$ dostaneme

$$\ln x(T) - \ln x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt. \quad (3.12)$$

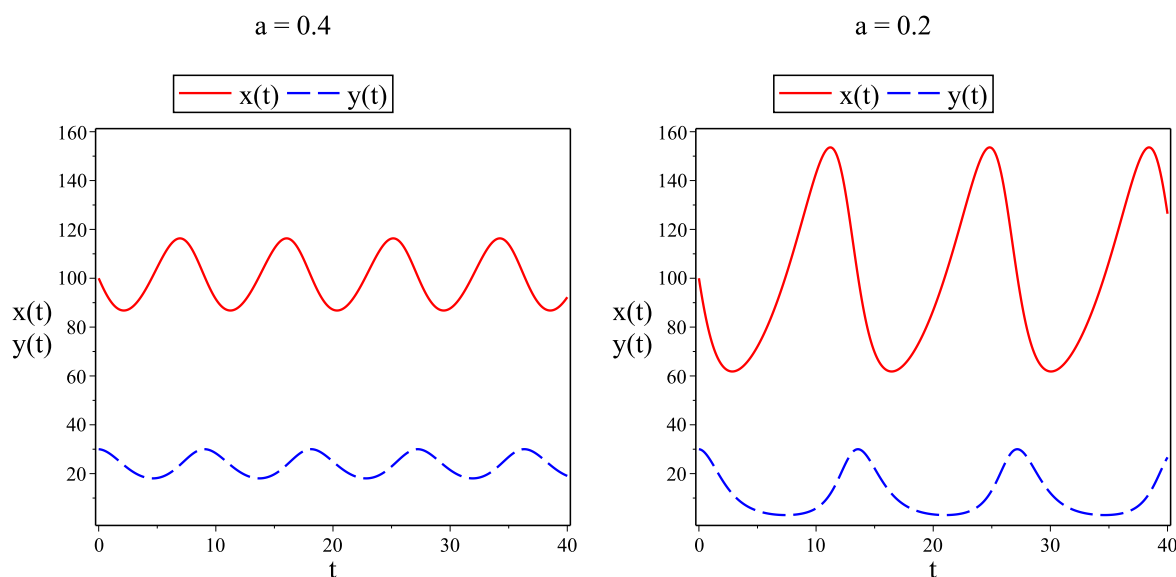
Předpokládáme, že řešení je periodické s periodou T , proto $x(0) = x(T)$. Po úpravě rovnice (3.12) získáme střední hodnotu funkce $y(t)$:

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \hat{y}.$$

Podobně z druhé rovnice systému (3.4) dojdeme k výrazu

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{d}{c} = \hat{x}.$$

Dospěli jsme k tomu, že se změnou konstanty \tilde{C} způsobenou změnou počátečních podmínek $x(0)$, $y(0)$ nedochází ke změně střední hodnoty velikosti populace kořisti a dravce, mění se pouze amplituda oscilací. Avšak pro změnu konstanty \tilde{C} způsobenou změnou parametrů a, b, c, d se střední hodnota funkcí $x(t)$, $y(t)$ mění, stejně jako stacionární bod $[\hat{x}, \hat{y}] = [\frac{d}{c}, \frac{a}{b}]$. Tuto skutečnost znázorníme v následujícím příkladě (viz také [4, 5]).



Obrázek 2: Vliv omezení porodnosti kořisti na stav hustoty populace kořisti a dravce. Vlevo časový průběh obou populací s hodnotou parametru $a = 0.4$, vpravo totéž s polovičním parametrem $a = 0.2$. Hodnoty ostatních parametrů: $b = 0.017$, $c = 0.0119$, $d = 1.2$.

Předpokládejme, že změním parametru a z původní hodnoty $a = 0.4$ na $a = 0.2$. (Parametr a představuje míru růstu populace kořisti, tedy omezujeme porodnost této populace, např. chemickým postřikem.) Z Obrázku 2 je patrné, že střední hodnota populace kořisti zůstala stejná, kdežto střední hodnota populace dravce se snížila o polovinu. Tedy místo snížení velikosti populace kořisti došlo ke snížení velikosti populace dravce, což je neočekávaný výsledek, avšak z předchozí analýzy je tento výsledek nepřekvapující – změna parametru a vyvolá změnu hodnoty $\hat{y} = \frac{a}{b}$, která reprezentuje střední hodnotu populace dravce.

Podobně, zvyšujeme-li hodnotu parametru d (např. lovem dravce), zvyšuje se střední hodnota kořisti $\hat{x} = \frac{d}{c}$, střední hodnota populace dravce se nemění.

Pokud snižujeme hodnoty b, c (tj. chráníme kořist před dravcem tak, abychom zároveň nehubili dravce), pak obě střední hodnoty $\hat{x} = \frac{d}{c}$ a $\hat{y} = \frac{a}{b}$ rostou.

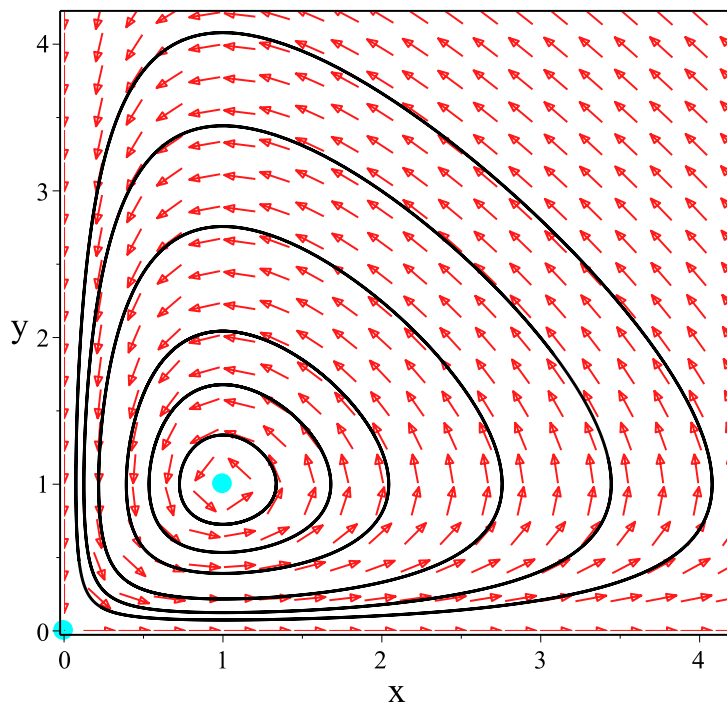
3.7. Shrnutí

Výsledky analýzy Lotkova-Volterrova modelu shrneme v následujícím popisu fázového portréту řešení.

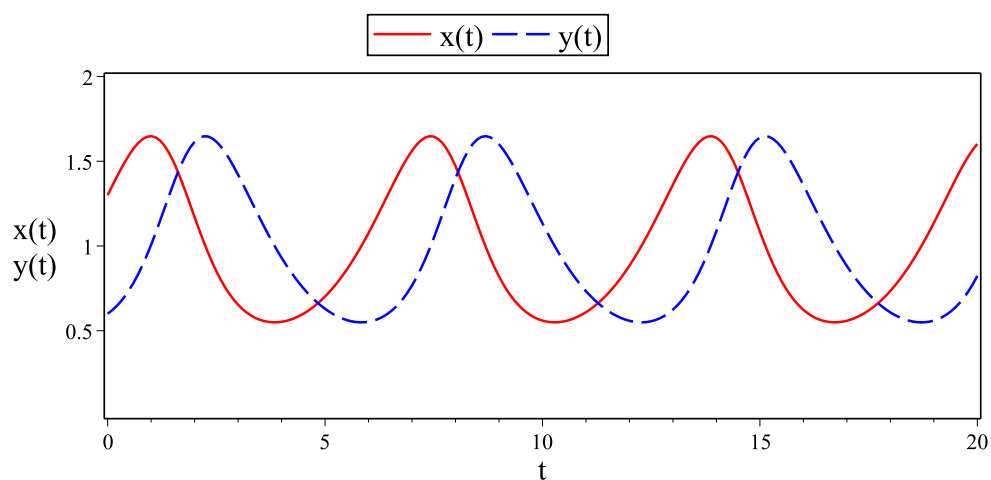
Trajektorie řešení pro různé počáteční podmínky s parametry $a = b = c = d = 1$ jsou na Obrázku 3. Porovnáním s Obrázkem 1 znázorňujícím pohled na vrstevnice funkce $z = H(x, y)$ shora můžeme říct, že každá trajektorie fázového portrétu je zároveň vrstevnice funkce $z = H(x, y)$ a naopak.

Periodické řešení kolem singulárního bodu $[1, 1]$ je zřejmé z uzavřených trajektorií, které tento bod ohraničují. Velikost periody v blízkém okolí tohoto bodu je $T \doteq 2\pi$. Velikost hodnoty H (amplituda oscilací) určují různé počáteční podmínky ($H = \ln x(0) - x(0) + \ln y(0) - y(0)$).

3.7. SHRNUTÍ



Obrázek 3: Fázový portrét modelu Lotky-Volterry, $a = b = c = d = 1$.



Obrázek 4: Časový vývoj populace kořisti (x) a dravce (y), $a = b = c = d = 1$.

Směr vektorového pole kolem počátku $[0, 0]$ dokazuje, že se jedná o nestabilní singulární bod typu *sedlo*.

Z Obrázku 4 je patrné, že oscilace populace kořisti fázově předchází oscilace dravců – velikost populace dravce se začne zmenšovat krátce poté, co se sníží počet kořisti. Jakmile se kořist rozroste, populace dravce se opět zvýší. To odpovídá intuitivnímu předpokladu: velikost populace dravce roste s rostoucí velikostí populace kořisti do té doby, kdy je dravců příliš mnoho a množství kořisti proto začne ubývat. To způsobí nedostatek potravy pro dravce, a tedy jejich populace se začne zmenšovat. V důsledku přítomnosti pouze malého množství populace dravce se populace kořisti začne opět rozrůstat. Tento cyklus se stále opakuje pro obě populace. Populace kořisti určuje chování celého systému, a proto

ji můžeme považovat za dominantní. Na fázovém portrétu tuto skutečnost vyjadřuje orientace vektorového pole (proti směru hodinových ručiček).

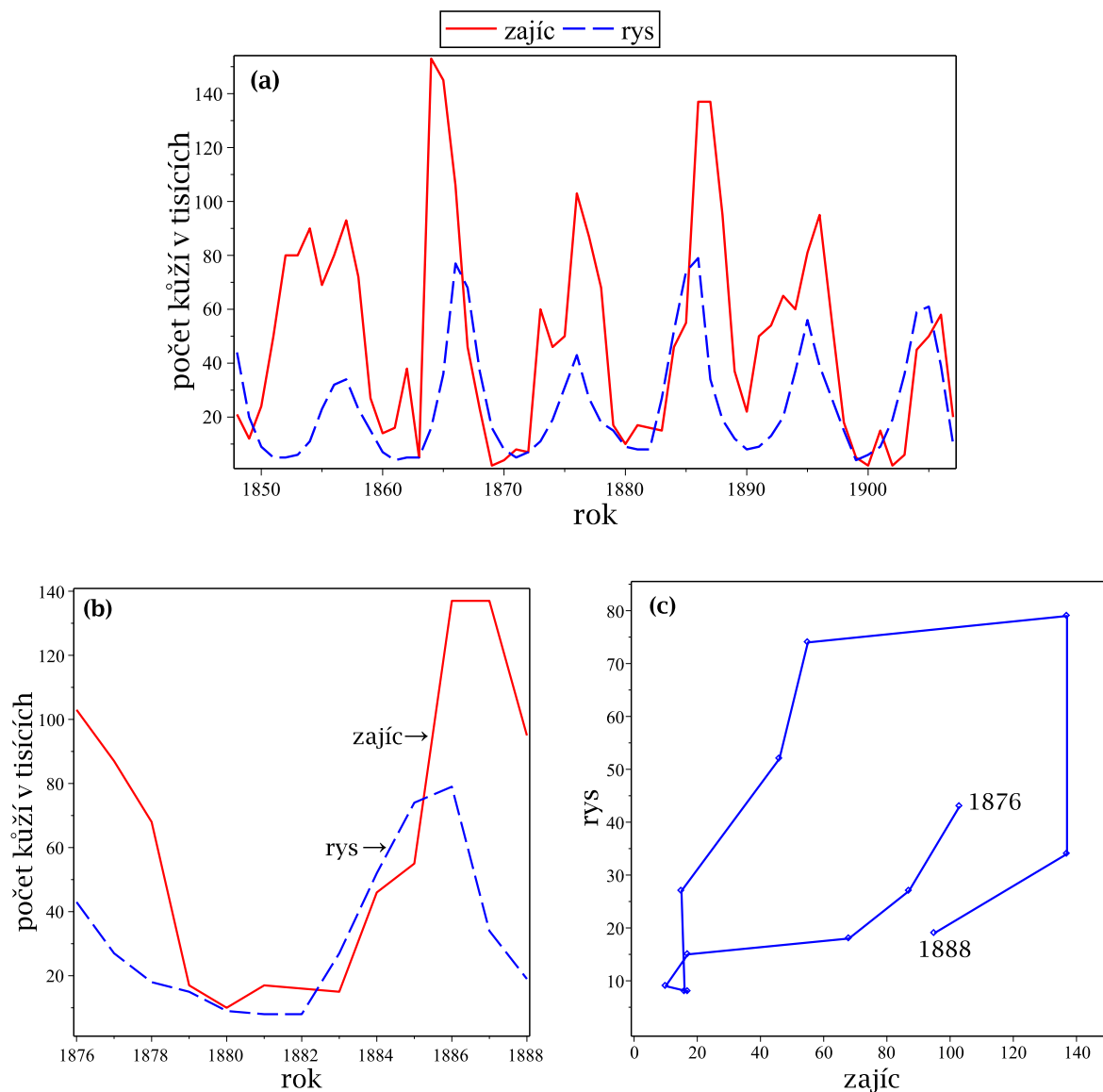
Nedostatkem tohoto modelu je nestabilita řešení v blízkosti souřadnicových os, kde jsou jednotlivé trajektorie velice blízko sebe, a proto jakákoli malá porucha způsobí přechod na jinou trajektorii, která je sice v této oblasti blízka, avšak v jiné oblasti roviny (x, y) je od té původní vzdálená. Tedy i malá porucha může mít velký efekt, minimálně na amplitudu oscilací.

Klasický Lotkův-Volterrův model není příliš realistický. Při sestavování rovnic jsme předpokládali neomezený růst populace kořisti, ve skutečnosti toto není možné. Tento nedostatek lze vidět na Obrázku 3 – obě populace rychle nabývají velkých rozměrů z původně nízkých stavů. Další reálný předpoklad, který základní model zanedbává je nasycenost dravce.

Realističtější modely zahrnující tyto vlivy rozebereme v další kapitole, nejprve si ale uvedeme následující příklad (viz [1, 4, 10]).

Vývoj populace rysů a zajíců podle Hudson Bay Company Zajímavým příkladem využití modelu Lotky-Volterry byl pokus aplikovat jej na data společnosti Hudson Bay Company v Kanadě udávající počet kožešin zajíce měnivého (*Lepus americanus*) a rysa kanadského (*Lynx canadensis*) přibližně v letech 1845-1930. Předpokládáme, že počet ulovených zvířat představuje celkovou velikost jednotlivých populací. Ačkoli je tento předpoklad poněkud zkreslující, jsou to jedna z mála dostupných dat popisující velikost dvou populací ve vztahu dravec-kořist v poměrně velkém časovém intervalu a pro odhalení příčin vyskytujících se jevů jsou dostatečně přesná. Některá tato data (převzata z [1]) jsou vykreslena na Obrázku 5, který ukazuje periodické chování daných populací (fázová trajektorie na Obrázku 5(c) představuje více méně uzavřenou křivku). Na základě toho je zřejmé pokusit se popsat chování tohoto systému právě matematickým modelem Lotky-Volterry. Podívejme se však na vykreslená data pozorněji. Směr fázové trajektorie na Obrázku 5(c) je opačný ke směru z Obrázku 3. Tuto skutečnost zobrazuje také Obrázek 5(a) a (b), kde oscilace rysů v některých obdobích fázově předchází oscilace zajíců. To by znamenalo, že populace rysů je lovena populací zajíců, což je nesmysl. Jedním vysvětlením by mohl být fakt, že zajíci jsou nakaženi a svou nemoc přenášejí na rysy, která je následně zabíjí. Taková nemoc však není známa. Dalším, zřejmě správným vysvětlením je, že danou „nemocí“ byli lovci těchto zvířat. V časech nízké hustoty populací se lovci zabývali jinou činností a jenom v případě dostatečného množství zvířat se vraceli k lovu. Jelikož byla kožešina rysů výnosnější, dávali jejich lovu přednost před lovem zajíců. V obou případech se však již jedná o vztah minimálně tří populací, který už není tak jednoduchý. V druhém možném vysvětlení by navíc bylo třeba do modelu zahrnout další parametry popisující ekonomickou situaci v daném období.

3.7. SHRNUŤÍ



Obrázek 5: (a) Dynamika počtu kůží rysů a zajíců prodaných Hudson Bay Company v letech 1848-1907. (b) Detail pro roky 1876-1888. (c) Fázový portrét údajů v letech z (b).

4. Realističtější modely

Již bylo uvedeno, že klasický Lotkúv-Volterrův model dravec-kořist má několik nedostatků, a proto neodpovídá realitě. Avšak je důležitým základním modelem, ze kterého se vychází při modelování dalších, realističtějších modelů (popis těchto modelů vychází z [4, 5, 10]).

Ponecháme si označení z předchozí kapitoly – velikost populace kořisti bude $x = x(t)$ a velikost populace dravce $y = y(t)$, a opět budeme předpokládat izolovanost společenstva.

Rovnici pro popis dynamiky populace kořisti můžeme obecněji zapsat následovně:

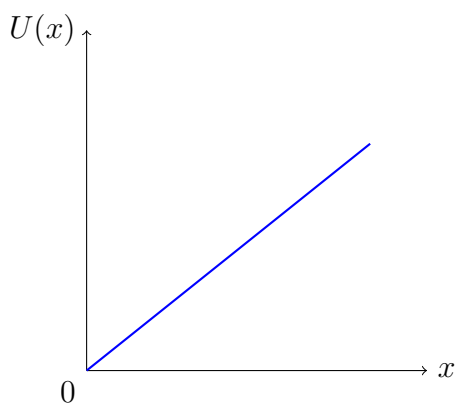
$$x' = \mu(x)x - U(x, y)y.$$

- Funkce $\mu(x)$ je specifická míra růstu populace kořisti a je závislá pouze na velikosti kořisti. Nejčastěji bývá tvaru $\mu(x) = \varepsilon_1 - \alpha x$, kde $\varepsilon_1 > 0$ a $\alpha > 0$. To znamená, že populace kořisti se vyvíjí podle *Verhulstova modelu*: v nepřítomnosti dravce je růst populace kořisti omezen kapacitou prostředí $K = \varepsilon_1/\alpha$, a tudíž nedochází k neomezenému růstu populace jako v případě klasického modelu.
- Funkce $U(x, y)$ se nazývá *trofická funkce* nebo *funkcionální odezva* a představuje počet ulovených jedinců kořisti jedním dravcem za jednotku času. Obvykle bývá zjednodušená tak, že se předpokládá nezávislost na proměnné y (dravci o kořist nesoupeří, ani nespoluupracují). Tato funkce zohledňuje nasycenost dravce, kdy i při neomezeném množství kořisti dravec uloví pouze její omezené množství. Tedy funkce $U(x)$ splňuje podmínku $\lim_{x \rightarrow \infty} U(x) = S$, S představuje hladinu nasycení (saturaci) dravce. Dále se předpokládá, že tato funkce je neklesající (pokud roste množství kořisti, dravci ji nebudou lovit méně) a prochází počátkem souřadnic: $U(0) = 0$ (neexistuje-li kořist, dravec nemá co lovit).

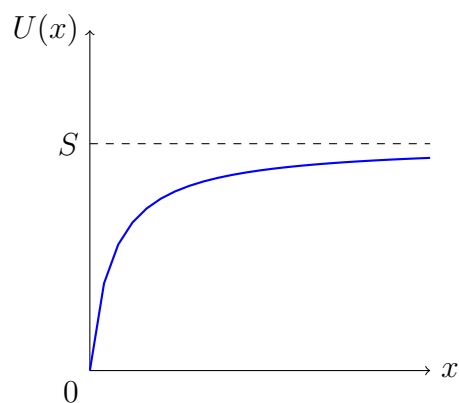
Nejčastější tvary této funkce jsou:

$$U(x) = \frac{Sx(t)}{B + x(t)}, \quad U(x) = \frac{Sx^2(t)}{B^2 + x^2(t)}, \quad U(x) = S(1 - e^{-ax(t)}), \quad (4.1)$$

kde a, B, S jsou kladné konstanty. Tyto funkce (včetně funkce z klasického modelu $U(x) = ax$) jsou znázorněny na následujících obrázcích.

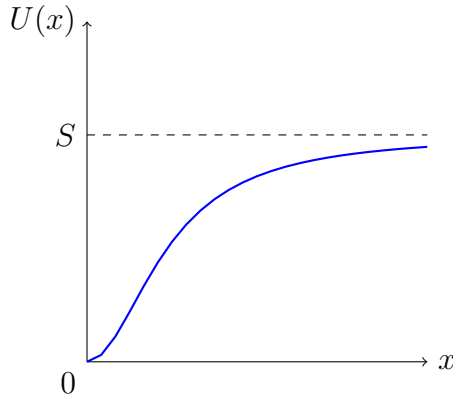


Obrázek 6: $U(x) = ax$

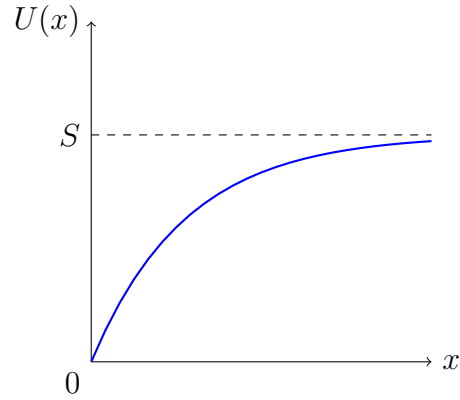


Obrázek 7: $U(x) = \frac{Sx(t)}{B+x(t)}$

4.1. MODEL S VNITRODRUHOVOU KONKURENCÍ KOŘISTI A DRAVCE



Obrázek 8: $U(x) = \frac{Sx^2(t)}{B^2+x^2(t)}$



Obrázek 9: $U(x) = S(1 - e^{-ax(t)})$

Rovnici popisující dynamiku populace dravce obecně zapíšeme ve tvaru

$$y' = k(x)y.$$

Protože je pro dravce kořist nezbytná, musí být funkce $k(x)$ pro nízký stav kořisti záporná ($k(0) < 0$). Při růstu množství kořisti roste i tato funkce ($k'(x) > 0$) a opět se může uplatnit nasycenost dravce. Obecným požadavkem této funkce je $\lim_{x \rightarrow \infty} k(x) > 0$ a nejčastěji se vyskytuje ve tvaru $k(x) = \kappa U(x) - \varepsilon_2$, $\kappa > 0$, $\varepsilon_2 > 0$.

Jinou možností je místo funkce $k(x)$ uvažovat závislost $k(x, y)$ ve tvaru

$$k(x, y) = t \left(1 - J \frac{y}{x} \right),$$

$t > 0$, $J > 0$.

Realističtější modely můžeme tedy obecně psát ve formě

$$\begin{aligned} x' &= \mu(x)x - U(x)y \\ y' &= k(x, y)y \end{aligned}$$

a specifikací funkcí $\mu(x)$, $U(x)$, $k(x, y)$ získáme konkrétní modely dvoudruhového společenstva dravec-kořist. Klasickému Lotkovu-Volterrovu modelu odpovídají funkce

$$\mu(x) = a, \quad U(x) = bx, \quad k(x, y) = \kappa U(x) - d = cx - d.$$

4.1. Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a dravce

Nyní se budeme zabývat modelem s vnitrodruhovou konkurencí kořisti, proto specifickou míru růstu definujeme jako $\mu(x) = r_1 - a_{11}x$, kde $r_1 > 0$ a $a_{11} > 0$. Podobný člen zavedeme v rovnici popisující vývoj dravce, avšak jelikož je kořist pro dravce nezbytnou potravou a bez její přítomnosti by dravec vymřel, bude odpovídající konstanta r_2 s opačným znaménkem. V tomto modelu nezahrneme předpoklad nasycenosti dravce, tedy trofická funkce $U(x)$ bude lineární, stejně jako v případě klasického modelu. Tento model má proto následující tvar:

$$\begin{aligned} x' &= (r_1 - a_{11}x - a_{12}y)x \\ y' &= (a_{21}x - r_2 - a_{22}y)y, \end{aligned} \tag{4.2}$$

kde a_{11} , a_{12} , a_{21} , a_{22} , r_1 , r_2 jsou kladné konstanty.

Poznámka Podobně se sestaví model konkurence a symbiózy, rozdílem jsou znaménka u jednotlivých členů v soustavě (4.2). Postup analytického zkoumání stability či nestability stacionárních bodů je v těchto případech analogický následujícímu postupu.

Kvůli vysokému množství konstant provedeme dimenzionální analýzu podle [5]. Položme

$$x = x^* \bar{x}, \quad y = y^* \bar{y}, \quad t = t^* \tau,$$

kde hodnoty konstant \bar{x}, \bar{y}, τ budou dále specifikovány.

Dosazením do (4.2) dostáváme

$$\begin{aligned} \frac{dx^* \bar{x}}{dt^* \tau} &= (r_1 - a_{11} x^* \bar{x} - a_{12} y^* \bar{y}) x^* \bar{x} \\ \frac{dy^* \bar{y}}{dt^* \tau} &= (a_{21} x^* \bar{x} - r_2 - a_{22} y^* \bar{y}) y^* \bar{y}. \end{aligned}$$

Jednotky nesoucí rozměr zvolíme následovně:

$$\tau = \frac{1}{r_1}, \quad \bar{x} = \frac{r_1}{a_{11}}, \quad \bar{y} = \frac{r_1}{a_{22}}. \quad (4.3)$$

Model (4.2) se nám tak zjednoduší na soustavu s polovičním počtem konstant (nový transformovaný systém budeme pro jednoduchost psát opět s neznámými x, y místo x^*, y^*):

$$\begin{aligned} x' &= (1 - x - ay) x \\ y' &= (bx - c - y) y, \end{aligned} \quad (4.4)$$

kde

$$a = \frac{a_{12}}{a_{22}}, \quad b = \frac{a_{21}}{a_{11}}, \quad c = \frac{r_2}{r_1}.$$

Stacionární body tohoto systému jsou:

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

Jelikož nás z biologického hlediska zajímá pouze řešení v uzavřeném prvním kvadrantu (tj. $x, y \geq 0$) a konstanty a, b, c jsou kladné, budeme zkoumat pouze body $[0, 0], [1, 0]$, a v případě $b > c$ také bod

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

V další části provedeme analýzu stability jednotlivých singulárních bodů, a to opět pomocí linearizační metody. Jacobiho matice soustavy (4.4) ve stacionárním bodě $[\hat{x}, \hat{y}]$ je tvaru

$$J(\hat{x}, \hat{y}) = \begin{pmatrix} 1 - 2\hat{x} - a\hat{y} & -a\hat{x} \\ b\hat{y} & b\hat{x} - c - 2\hat{y} \end{pmatrix}. \quad (4.5)$$

Dále rozlišíme následující dva případy.

4.1. MODEL S VNITRODRUHOVOU KONKURENCÍ KOŘISTI A DRAVCE

Případ $b < c$ ($\Leftrightarrow r_1 a_{21} < r_2 a_{11}$)

Dosažením stacionárního bodu $[0, 0]$ do Jacobiho matice (4.5) dostáváme

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}. \quad (4.6)$$

Vlastní čísla této matice tedy jsou

$$\lambda_1 = 1 > 0, \quad \lambda_2 = -c < 0,$$

a jedná se o *sedlový bod*.

Dosažením stacionárního bodu $[1, 0]$ dostáváme

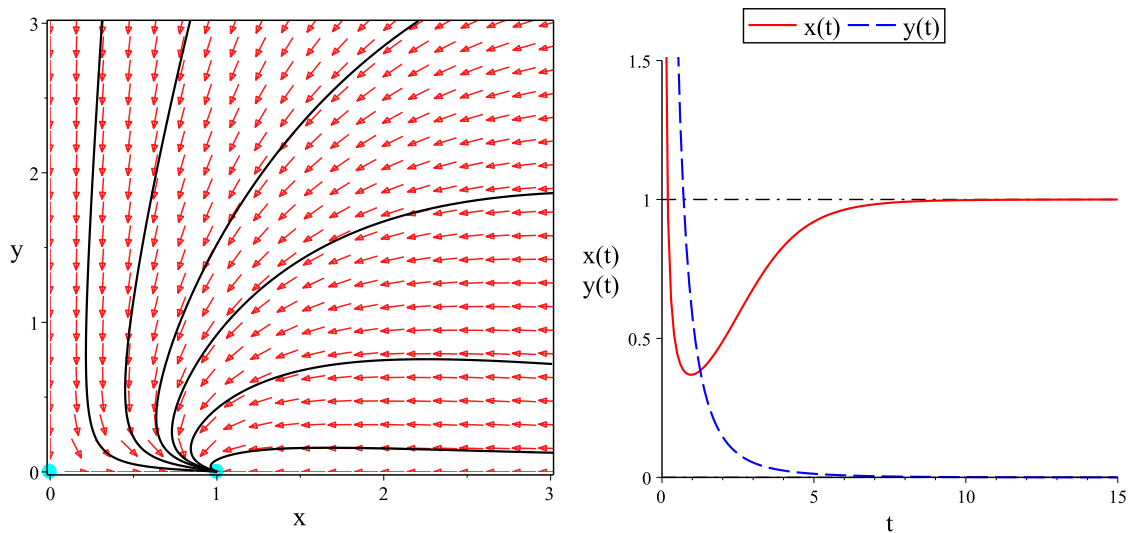
$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -a \\ 0 & b - c \end{pmatrix}, \quad (4.7)$$

vlastní čísla jsou

$$\lambda_1 = -1 < 0, \quad \lambda_2 = b - c < 0,$$

a tedy tento bod je *přitažlivý uzel*.

Podrobnější analýzou lze ukázat, že všechna řešení, jejichž trajektorie prochází prvním kvadrantem, se limitně blíží k bodu $[1, 0]$ pro $t \rightarrow \infty$. Populace kořisti se tedy ustálí na hodnotě $1\bar{x} = r_1/a_{11}$ (užíváme označení dle (4.3)). Tato hodnota odpovídá kapacitě (úživnosti) prostředí. Populace dravce se ustálí na hodnotě $0\bar{y} = 0$, to znamená, že tato populace vymře. Tento výsledek je znázorněn na Obrázku 10.



Obrázek 10: Vlevo fázový portrét řešení, vpravo časový průběh obou populací pro $b < c$. ($a = 1, b = 1, c = 1.5$).

Případ $b > c$ ($\Leftrightarrow r_1 a_{21} > r_2 a_{11}$)

Analogicky jako v předchozím případě zjistíme, že stacionární bod $[0, 0]$ je opět *sedlo*, avšak Jacobiho matice (4.5) v bodě $[1, 0]$ má vlastní číslo $\lambda_2 = b - c > 0$ (λ_1 se nezmění, proto $\lambda_1 < 0$), tedy v tomto případě je stacionární bod $[1, 0]$ také *sedlo*. V bodě $[(1 + ac)/(1 + ab), (b - c)/(1 + ab)]$ má Jacobiho matice soustavy (4.4) tvar

$$J\left(\frac{1 + ac}{1 + ab}, \frac{b - c}{1 + ab}\right) = \frac{1}{1 + ab} \begin{pmatrix} -(1 + ac) & -a(1 + ac) \\ b(b - c) & -(b - c) \end{pmatrix}. \quad (4.8)$$

Tato matice má charakteristickou rovnici

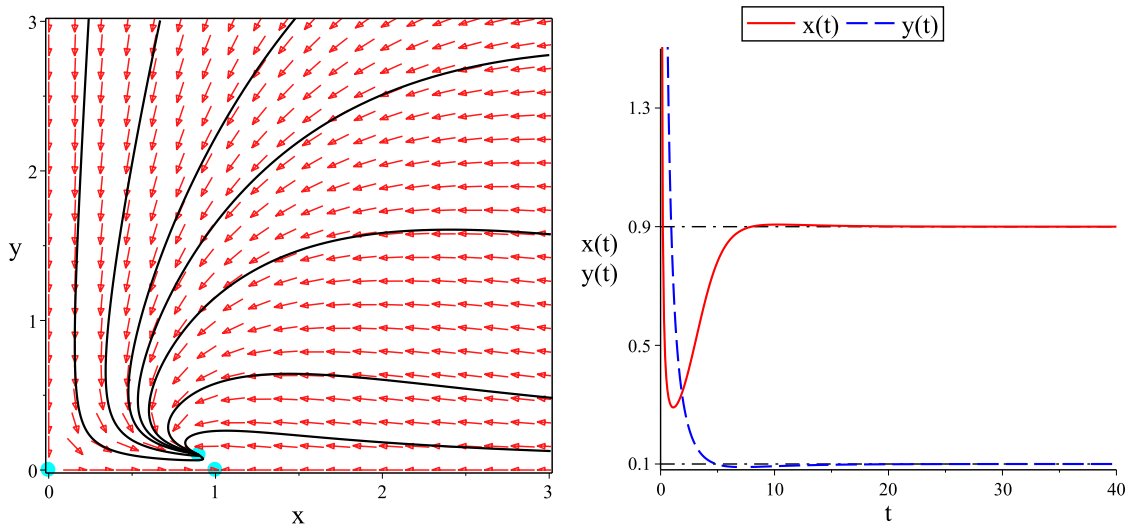
$$\lambda^2 - \frac{-(1 + ac) - (b - c)}{1 + ab} \lambda + \frac{(1 + ac)(b - c)(1 + ab)}{(1 + ab)^2} = 0,$$

takže vlastní čísla matice (4.8) jsou

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

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

Pro diskriminant D platí $D < (1 + ac + b - c)^2$ a pokud $D \geq 0$, pak jsou vlastní čísla reálná záporná. Pokud $D < 0$, pak jsou vlastní čísla komplexně sdružená se zápornou reálnou částí. V obou případech je stacionární bod s nenulovou složkou y asymptoticky stabilní, a to buď *uzel*, nebo *ohnisko*.



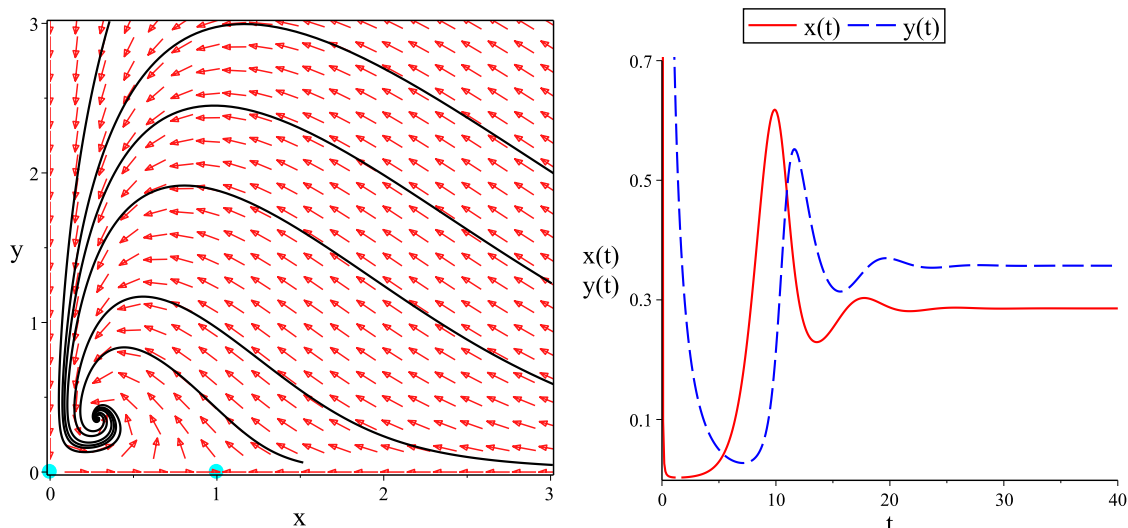
Obrázek 11: Vlevo fázový portrét řešení, vpravo časový průběh obou populací pro $b > c$ se stabilním uzlem blízko bodu $[1, 0]$. ($a = 1, b = 1, c = 0.8$).

V tomto případě se tedy populace kořisti ustálí na hodnotě $[(1 + ac)/(1 + ab)] \bar{x}$ a populace dravce na hodnotě $[(b - c)/(1 + ab)] \bar{y}$. Tomuto bodu odpovídá bod

$$\left[\frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} - r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}} \right].$$

4.2. MODEL Y S ČASOVÝM ZPOŽDĚNÍM

Pokud je tento stacionární bod dostatečně blízký bodu $[1, 0]$, pak populace k ustálenému stavu dospějí s nejdříve konečným počtem zakolísání kolem něho. Chování systému je pak podobné případu, kdy $b < c$, dravec ale nevymře, jen se jeho počet ustálí na velmi nízké hodnotě (oproti populaci kořisti). V jiném případě populace k ustálenému stavu dospějí s tlumenými oscilacemi. Tyto výsledky jsou zobrazeny na Obrázku 11 a 12.



Obrázek 12: Vlevo fázový portrét řešení, vpravo časový průběh obou populací pro $b > c$ se stabilním ohniskem. ($a = 2, b = 3, c = 0.5$).

Jev, kdy $b = c$, tedy $r_1 a_{21} = r_2 a_{11}$ nebudeme rozebírat, protože případ, kdy skutečné hodnoty přesně odpovídají dané rovnici je nepravděpodobný.

4.2. Modely s časovým zpožděním

Další způsob, jak učinit studované populační modely realističtější, spočívá v zahrnutí časového zpoždění. Toto zahrnutí lze obecně uvažovat v situaci, kdy dynamické chování modelu závisí (kromě jiného) na předcházejících stavech systému (v příslušných modelech se pak vyskytuje hodnota $x(t-\tau)$ nebo $y(t-\tau)$ vyjadřující hodnotu stavové proměnné s časovým zpožděním τ oproti průběžnému času t). Obecně toto zpoždění může mít zásadní vliv na stabilitu systému, jeho periodické chování, bifurkaci a další dynamické vlastnosti. Cílem této kapitoly je posoudit vliv zpoždění τ na stabilitu jednoho z dříve uvažovaných modelů. Tato kapitola vychází z [8, 14].

V případě rozšířeného Lotkova-Volterrova modelu ve tvaru (4.2) lze uvažovat časově zpožděnou odezvu $\tau > 0$ ve členu popisující specifickou míru růstu populace kořisti, tedy

$$\begin{aligned} x'(t) &= x(t) [r_1 - a_{11}x(t-\tau) - a_{12}y(t)], \\ y'(t) &= y(t) [-r_2 + a_{21}x(t) - a_{22}y(t)]. \end{aligned} \quad (4.9)$$

Tento model poprvé navrhl v roce 1973 May [9]. V nepřítomnosti dravce vývoj populace kořisti popisuje logistická rovnice se zpožděním známá také jako *Hutchinsonova rovnice*

$$x'(t) = x(t) [r_1 - a_{11}x(t-\tau)],$$

v nepřítomnosti kořisti populace dravce vymírá.

Song a Wei [13] dále zkoumali stabilitu a bifurkaci tohoto systému, kde za bifurkační parametr zvolili právě zpoždění τ .

Faria [2] se zabývala modelem tvaru

$$\begin{aligned}x'(t) &= x(t) [r_1 - a_{11}x(t) - a_{12}y(t - \tau_1)], \\y'(t) &= y(t) [-r_2 + a_{21}x(t - \tau_2) - a_{22}y(t)]\end{aligned}$$

s $\tau_1 \geq 0$ a $\tau_2 > 0$, přitom τ_2 brala autorka jako bifurkační parametr. V tomto případě se za bifurkační parametr dá také zvolit $\tau_1 + \tau_2$.

Pokud budeme v systému (4.9) uvažovat časové zpoždění také ve členu popisující růst dravce, dostaneme model ve tvaru

$$\begin{aligned}x'(t) &= x(t) [r_1 - a_{11}x(t - \tau) - a_{12}y(t)], \\y'(t) &= y(t) [-r_2 + a_{21}x(t) - a_{22}y(t - \tau)].\end{aligned}\tag{4.10}$$

Právě modelem (4.10) se budeme ve zbytku této kapitoly zabývat, konkrétně budeme zkoumat, za jakých podmínek je vnitřní stacionární bod stabilní. Poznamenejme, že zavedení zpoždění τ nemá vliv na stacionární body systému. Budeme se tedy zabývat bodem

$$[\hat{x}, \hat{y}] = \left[\frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} - r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}} \right]$$

(systém (4.10) musí zároveň splňovat předpoklad $r_1 a_{21} - r_2 a_{11} > 0$).

Linearizací systému (4.10) v okolí bodu $[\hat{x}, \hat{y}]$ dostaneme soustavu lineárních diferenciálních rovnic se zpožděním

$$\begin{aligned}x'(t) &= -a_{11}\hat{x}x(t - \tau) - a_{12}\hat{x}y(t), \\y'(t) &= a_{21}\hat{y}x(t) - a_{22}\hat{y}y(t - \tau).\end{aligned}\tag{4.11}$$

Z linearizační věty pro dynamické systémy se zpožděním vyplývá, že pokud je nulové řešení linearizovaného systému (4.11) asymptoticky stabilní, pak vnitřní stacionární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ nelineárního systému (4.10) je také (lokálně) asymptoticky stabilní, a proto se nyní můžeme zaměřit na nulové řešení daného linearizovaného systému.

Z teorie stability lineárních diferenciálních systémů se zpožděním je známo (viz např. [7]), že nulové řešení (4.11) je asymptoticky stabilní právě tehdy, když všechny kořeny charakteristické rovnice tohoto systému mají zápornou reálnou část, tedy $\text{Re}(\lambda) < 0$ pro všechna λ splňující

$$\widehat{F}(\lambda) \equiv \det \begin{pmatrix} \lambda + a_{11}\hat{x}e^{-\lambda\tau} & a_{12}\hat{x} \\ -a_{21}\hat{y} & \lambda + a_{22}\hat{y}e^{-\lambda\tau} \end{pmatrix} = 0.\tag{4.12}$$

Při obecných koeficientech $a_{11}\hat{x}$, $a_{12}\hat{x}$, $a_{21}\hat{y}$, $a_{22}\hat{y}$ je analýza lokalizace kořenů charakteristické rovnice (4.12) velmi komplikovaná (a není dosud v obecném případě v literatuře popsána). Proto přistoupíme ke zjednodušení jejího tvaru, tedy budeme předpokládat, že koeficienty členů se zpožděním jsou totožné. Dále proto budeme značit $\alpha = a_{11}\hat{x} = a_{22}\hat{y}$.

4.2. MODEL Y S ČASOVÝM ZPOŽDĚNÍM

Pro přehlednost si také přeznačíme mimodiagonální konstanty z (4.12) jako $\beta = a_{12}\hat{x}$ a $\gamma = -a_{21}\hat{y}$. Charakteristická rovnice bude tedy tvaru

$$F(\lambda) \equiv \det \begin{pmatrix} \lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} & \beta \\ \gamma & \lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} \end{pmatrix} = 0. \quad (4.13)$$

Zdůrazněme, že v případě tohoto zpožděného modelu se jedná o kvalitativně složitější situaci ve srovnání s původním nezpožděným modelem, kde odpovídající charakteristická rovnice byla kvadratická rovnice (a analýza rozložení jejích kořenů byla relativně jednoduchá početní záležitost). Ve zpožděném případě je charakteristická rovnice (4.13) transcendentní rovnicí mající nekonečně mnoho komplexních kořenů. Dále se budeme zabývat dílčími polynomy získanými rozkladem výše uvedené rovnice:

$$F(\lambda) = (\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau})^2 - \beta\gamma = \begin{cases} (\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} - \sqrt{\beta\gamma})(\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} + \sqrt{\beta\gamma}) & (\beta\gamma \geq 0) \\ (\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} - i\sqrt{-\beta\gamma})(\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} + i\sqrt{-\beta\gamma}) & (\beta\gamma < 0). \end{cases}$$

V této práci si podrobně rozebereme případ, kdy $\beta\gamma \geq 0$. Pro případ $\beta\gamma < 0$ se využívá stejného principu, který je však výpočetně náročnější.

Pro $\beta\gamma \geq 0$ musí kořeny charakteristické rovnice systému splňovat rovnici

$$\lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} - \sqrt{\beta\gamma} = 0 \quad \text{nebo} \quad \lambda + \alpha e^{-\lambda\tau} + \sqrt{\beta\gamma} = 0.$$

Pro takový typ rovnic platí následující lemma, které uvedeme včetně důkazu.

Lemma 10 *Nechť p a q jsou reálná čísla. Pak všechny kořeny transcendentní rovnice*

$$Q(\lambda) \equiv \lambda + p + qe^{-\lambda\tau} = 0 \quad (4.14)$$

mají negativní reálnou část právě tehdy, když

$$-p < q \leq p$$

nebo

$$|p| < q \quad \text{a} \quad 0 < \tau < \frac{1}{\sqrt{q^2 - p^2}} \arccos\left(-\frac{p}{q}\right).$$

Důkaz Určeme nejprve množinu všech dvojic reálných čísel $[p, q]$ takových, že existuje ryze imaginární (případně nulový) kořen $\lambda = i\varphi$, $\varphi \in \mathbb{R}$ rovnice (4.14). Množina všech takových dvojic pak vytvoří v (p, q) -rovině křivku nebo systém křivek s vlastností, že počet kořenů rovnice (4.14) s kladnou reálnou částí se může změnit pouze tehdy, přechází-li dvojice parametrů $[p, q]$ přes některou z těchto křivek. Z toho speciálně vyplývá, že hranice množiny všech $[p, q]$ takových, že odpovídající rovnice (4.14) má všechny kořeny se zápornou reálnou částí je tvořena některými křivkami z tohoto systému.

Dosazením $\lambda = i\varphi$ do (4.14), využitím Eulerova vztahu $e^{-i\varphi} = \cos \varphi - i \sin \varphi$ a separací reálné a imaginární části dostaneme soustavu rovnic

$$\text{Re: } p + q \cos(\varphi\tau) = 0, \quad (4.15)$$

$$\text{Im: } \varphi - q \sin(\varphi\tau) = 0 \quad (4.16)$$

pro neznámé p, q .

Z rovnic (4.15), (4.16) vyplývá, že je-li $\lambda = i\varphi$ kořen rovnice (4.14), pak jeho komplexně sdružené číslo $\bar{\lambda} = -i\varphi$ je také její kořen. Stačí se tedy omezit na případ $\varphi \geq 0$.

Nyní rozlišíme dva případy. Nejprve nechť $\varphi\tau = k\pi$ pro nějaké $k \in \mathbb{N}_0$ (symbolem \mathbb{N}_0 rozumíme množinu nezáporných celých čísel). Pak z (4.16) vyplývá $\varphi = 0$, a tedy $k = 0$. Z rovnice (4.15) dostáváme předpis pro přímku $p + q = 0$.

Druhá možnost je $\varphi\tau \neq k\pi$ pro všechna $k \in \mathbb{N}_0$. Z rovnic (4.15), (4.16) dostáváme systém křivek

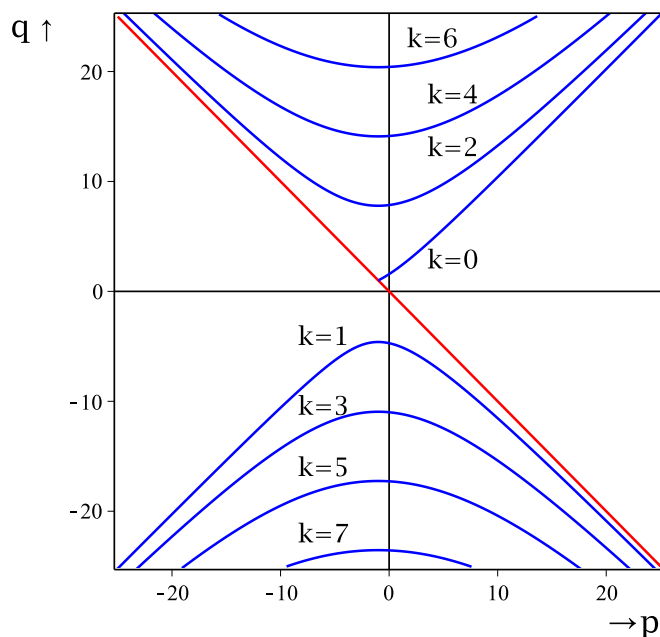
$$p = -\frac{\varphi \cos(\varphi\tau)}{\sin(\varphi\tau)}, \quad q = \frac{\varphi}{\sin(\varphi\tau)}, \quad \varphi \in \left(0, \frac{\pi}{\tau}\right) \cup \left(\frac{\pi}{\tau}, \frac{2\pi}{\tau}\right) \cup \dots \quad (4.17)$$

Ze spojitě závislosti kořenů rovnice (4.14) na koeficientech p, q plyne, že ve všech otevřených množinách ohraničenými některými křivkami (4.17) (případně jejich částmi), nebo přímkou $p + q = 0$ (případně její částí) se počet kořenů rovnice (4.14) s kladnou reálnou částí nemění. Zbývá nám tedy určit, která z těchto množin neobsahuje žádný kořen s kladnou reálnou částí.

Jestliže $p + q \leq 0$, pak $Q(0) = p + q \leq 0$ a zároveň $Q(\lambda) \rightarrow \infty$ s $\lambda \rightarrow \infty$. Tedy pokud $p + q \leq 0$, charakteristická rovnice (4.14) má nezáporný reálný kořen. Jelikož hledáme oblast, kde tato rovnice nemá žádný kořen s nezápornou reálnou částí, stačí se zaměřit na oblast nad přímkou $p + q = 0$. Tomuto požadavku odpovídají křivky

$$p = \frac{-\varphi \cos(\varphi\tau)}{\sin(\varphi\tau)}, \quad q = \frac{\varphi}{\sin(\varphi\tau)}, \quad \varphi \in \left(\frac{k\pi}{\tau}, \frac{(k+1)\pi}{\tau}\right), \quad k = 0, 2, 4, \dots \quad (4.18)$$

Tyto křivky protínají osu q v bodech $q_k^* = (2k+1)\pi/(2\tau)$ (pro $k = 0, 2, 4, \dots$), asymptoticky se blíží k přímce $p + q = 0$ pro $\varphi \rightarrow (k+1)\pi/\tau$ zprava a vzájemně se neprotínají (viz Obrázek 13).



Obrázek 13: (p, q) -rovina s parametrickým systémem křivek (4.17) ($\tau = 1$) a s přímkou $p + q = 0$.

4.2. MODELKY S ČASOVÝM ZPOŽDĚNÍM

Pro určení oblasti neobsahující žádný kořen rovnice (4.14) s nezápornou reálnou částí speciálně využijeme vlastnosti, že transcendentní rovnice (4.14) uvažovaná s nulovým parametrem p (tedy mající tvar $\tilde{Q}(\lambda) \equiv \lambda + qe^{-\lambda\tau} = 0$) má všechny kořeny se zápornou reálnou částí právě tehdy, když

$$0 < \tau < \pi/(2q), \quad \text{neboli} \quad 0 < q < \pi/(2\tau). \quad (4.19)$$

Hraniční body 0 a $\pi/(2\tau)$ odpovídají v Obrázku 13 průsečíkům osy q s přímkou $p + q = 0$ a křivkou (4.18) pro $k = 0$. Odtud již vyplývá, že hledanou oblastí všech $[p, q]$ takových, že všechny kořeny charakteristické rovnice (4.14) mají zápornou reálnou část, je množina vyznačená na Obrázku 14. Hranicí oblasti stability je tedy křivka

$$p = -\frac{\varphi \cos(\varphi\tau)}{\sin(\varphi\tau)}, \quad q = \frac{\varphi}{\sin(\varphi\tau)}, \quad \varphi \in \left(0, \frac{\pi}{\tau}\right) \quad (4.20)$$

a část přímky $p + q = 0$.

Parametrický zápis křivky (4.20) nyní přepíšeme do explicitního tvaru. Dostáváme tak

$$-\frac{p}{q} = \cos(\varphi\tau).$$

Z podmínky $\varphi\tau \in (0, \pi)$ můžeme τ vyjádřit z předchozí rovnice jako

$$\tau = \frac{1}{\varphi} \arccos\left(-\frac{p}{q}\right), \quad |p| < q. \quad (4.21)$$

Dále rovnice (4.15) a (4.16) přepíšeme takto:

$$\begin{aligned} -p &= q \cos(\varphi\tau), \\ \varphi &= q \sin(\varphi\tau). \end{aligned}$$

Umocněním těchto výrazů a jejich následným sečtením dostaneme vztah $\varphi = \pm\sqrt{q^2 - p^2}$ a dosazením do (4.21) (uvažujeme $\varphi > 0$) získáváme

$$\tau = \frac{1}{\sqrt{q^2 - p^2}} \arccos\left(-\frac{p}{q}\right), \quad |p| < q.$$

Tímto je Lemma 10 dokázáno. \square

Poznámka Pro posouzení dalších kvalitativních vlastností daného systému může být užitečné posoudit i případné násobnosti kořenů (4.14), respektive počty kořenů této rovnice s kladnou reálnou částí. Myšlenka postupu jak tyto informace zjistit je předmětem následujících úvah.

V každém bodě q_k^* se objeví dvojice komplexně sdružených kořenů s nulovou reálnou částí, které jsou jednonásobné. Předpokládáme-li totiž, že pro nějaké λ platí obě rovnice

$$\tilde{Q}(\lambda) = \lambda + qe^{-\lambda\tau} = 0 \quad \text{a} \quad \tilde{Q}'(\lambda) = 1 - \tau qe^{-\lambda\tau} = 0,$$

tj. λ je alespoň dvojnásobný kořen $\tilde{Q}(\lambda)$, pak $\lambda = -1/\tau$ a $q = 1/(\tau e) \neq q_k^*$ pro všechna $k \in \mathbb{N}_0$. Podobně lze ukázat, že bod $q = 0$ je jednonásobným kořenem této rovnice.

K posouzení počtu kořenů v jednotlivých dílčích oblastech si ukážeme, jak se změní reálná část kořenů rovnice $\tilde{Q}(\lambda) = 0$ při změně parametru q . Derivací $\tilde{Q}(\lambda)$ podle q dostáváme

$$\frac{d\lambda}{dq} + e^{-\lambda\tau} - q\tau e^{-\lambda\tau} \frac{d\lambda}{dq} = 0.$$

Úpravou této rovnice a dosazením za $-qe^{-\lambda\tau} = \lambda$ (vyjádřením z $\tilde{Q}(\lambda) = 0$) dostaneme

$$\frac{d\lambda}{dq} = \frac{-e^{-\lambda\tau}}{1 - q\tau e^{-\lambda\tau}} = \frac{\lambda}{q(1 + \lambda\tau)},$$

a následně

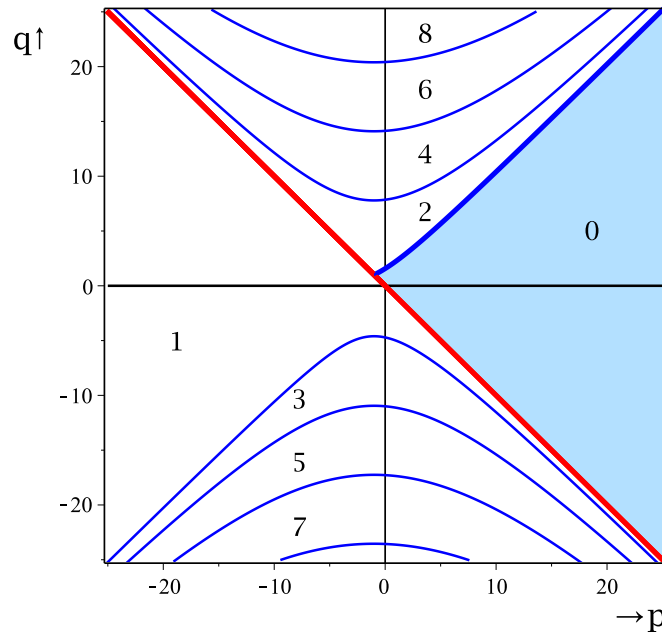
$$\left. \frac{d\lambda}{dq} \right|_{\lambda=i\varphi} = \frac{i\varphi}{q(1 + i\varphi\tau)} = \frac{i\varphi(1 - i\varphi\tau)}{q(1 + \varphi^2\tau^2)}.$$

Pro změnu reálné části kořene λ s ohledem na měnící se q tedy platí

$$\left. \frac{d \operatorname{Re}(\lambda)}{dq} \right|_{\lambda=i\varphi} = \frac{\varphi^2\tau}{q(1 + \varphi^2\tau^2)}.$$

Pro kladné q je tedy $(d\operatorname{Re}(\lambda)/dq)|_{\lambda=i\varphi} > 0$ a pro záporné q je $(d\operatorname{Re}(\lambda)/dq)|_{\lambda=i\varphi} < 0$. To znamená, že s rostoucím $|q|$ roste reálná část kořene λ rovnice $\tilde{Q}(\lambda) = 0$.

Shrnutím předcházejících úvah dostáváme, že počet kořenů rovnice (4.14) majících nezápornou reálnou část je v jednotlivých oblastech znázorněn na Obrázku 14.



Obrázek 14: (p, q) -rovina s počtem kořenů rovnice (4.14) s nezápornou reálnou částí v jednotlivých oblastech.

Tvrzení Lemmatu 10 tedy implikuje, že nulové řešení linearizovaného systému

$$\begin{aligned} x'(t) &= -\alpha x(t - \tau) - \beta y(t), \\ y'(t) &= -\gamma x(t) - \alpha y(t - \tau) \end{aligned} \quad (4.22)$$

4.2. MODELÝ S ČASOVÝM ZPOŽDĚNÍM

je v případě $\beta\gamma \geq 0$ asymptoticky stabilní právě tehdy, když jsou splněny podmínky $\sqrt{\beta\gamma} < \alpha$ a $0 < \tau < (1/\sqrt{\alpha^2 - \beta\gamma}) \arccos(\sqrt{\beta\gamma}/\alpha)$.

Případ $\beta\gamma < 0$ je technicky komplikovanější, princip však zůstává stejný. Okomentujeme hlavní výsledky vztahující se k tomuto případu.

Matsunaga [8] dokázal, že nulové řešení linearizovaného systému (4.22) pro $\alpha > 0$ a $\beta\gamma < 0$ je asymptoticky stabilní právě tehdy, když

$$\sqrt{-\beta\gamma} \leq 4\alpha \quad \text{a} \quad 0 < \tau < \tau_{1,0} \equiv \frac{\pi}{2(\alpha + \sqrt{-\beta\gamma})} \quad (4.23)$$

nebo

$$0 < 4\alpha < \sqrt{-\beta\gamma} \quad \text{a} \quad \tau \in (0, \tau_{1,0}) \cup (\tau_{2,0}, \tau_{1,1}) \cup \dots \cup (\tau_{2,k-1}, \tau_{1,k}), \quad (4.24)$$

kde

$$\tau_{1,n} \equiv \frac{(4n+1)\pi}{2(\alpha + \sqrt{-\beta\gamma})}, \quad \tau_{2,n} \equiv \frac{(4n+3)\pi}{2(-\alpha + \sqrt{-\beta\gamma})}, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

a pro $\alpha < 0$ a $\beta\gamma < 0$ je nulové řešení asymptoticky stabilní právě tehdy, když

$$-\sqrt{-\beta\gamma} < 2\alpha < 0 \quad \text{a} \quad \tau \in (\tau_{1,0}, \tau_{2,0}) \cup (\tau_{1,1}, \tau_{2,1}) \cup \dots \cup (\tau_{1,l}, \tau_{2,l}).$$

k a l jsou nezáporná celá čísla definována funkcí největšího celého čísla $[\cdot]$:

$$k = \left[\frac{\sqrt{-\beta\gamma}}{4\alpha} \right] \quad (0 < 4\alpha < \sqrt{-\beta\gamma}), \quad l = \left[-\frac{\sqrt{-\beta\gamma}}{4\alpha} - \frac{1}{2} \right] \quad (-\sqrt{-\beta\gamma} < 2\alpha < 0).$$

Hodnoty $\tau_{1,n}$ a $\tau_{2,n}$ jsou tzv. přepínače stability, kdy daný systém s rostoucím τ opakovaně ztrácí (a zpětně získává) stabilitu.

Nyní aplikujeme tyto výsledky na speciální případ, kdy konstanty modelu (4.10) zvolíme následovně: $r_1 = 1, r_2 = 1, a_{11} = 1, a_{12} = \kappa, a_{21} = \kappa + 2, a_{22} = 1, \kappa > 0$. Zkoumáme tedy model

$$\begin{aligned} x'(t) &= x(t) [1 - x(t - \tau) - \kappa y(t)], \\ y'(t) &= y(t) [-1 + (\kappa + 2)x(t) - y(t - \tau)]. \end{aligned} \quad (4.25)$$

Předpoklad $r_1 a_{21} - r_2 a_{11} = (\kappa + 2) - 1 > 0$ je splněn, a tedy daný systém má vnitřní stacionární bod, kde $\hat{x} = \hat{y} = 1/(\kappa + 1)$. Linearizovaný systém v okolí tohoto bodu je

$$\begin{aligned} x'(t) &= -\hat{x}x(t - \tau) - \kappa\hat{x}y(t), \\ y'(t) &= (\kappa + 2)\hat{y}x(t) - \hat{y}y(t - \tau). \end{aligned}$$

S využitím označení $\alpha = a_{11}\hat{x} = \hat{x} = \hat{y} = a_{22}\hat{y}, \beta = a_{12}\hat{x} = \kappa\hat{x}$ a $\gamma = -a_{21}\hat{y} = -(\kappa + 2)\hat{y}$ tento systém přejde do tvaru (4.22) s $\alpha > 0$ a $\beta\gamma < 0$. Pak podle (4.23) a (4.24) je vnitřní stacionární bod systému (4.25) lokálně asymptoticky stabilní právě tehdy, když

$$0 < \kappa \leq \sqrt{17} - 1 \quad \text{a} \quad 0 < \tau < \frac{(\kappa + 1)\pi}{2(1 + \sqrt{\kappa(\kappa + 2)})}$$

nebo

$$\kappa > \sqrt{17} - 1 \quad \text{a} \quad \tau \in (0, \sigma_{1,0}) \cup (\sigma_{2,0}, \sigma_{1,1}) \cup \dots \cup (\sigma_{2,r-1}, \sigma_{1,r}),$$

kde

$$\sigma_{1,n} \equiv \frac{(4n+1)(\kappa+1)\pi}{2(1+\sqrt{\kappa(\kappa+2)}), \quad \sigma_{2,n} \equiv \frac{(4n+3)(\kappa+1)\pi}{2(-1+\sqrt{\kappa(\kappa+2)})}, \quad n \in \mathbb{N}_0 \quad \text{a} \quad r = \left[\frac{\sqrt{\kappa(\kappa+2)}}{4} \right].$$

Tento výsledek můžeme interpretovat tak, že s τ rostoucím od nuly, řešení modelu (4.25) je lokálně asymptoticky stabilní pro $0 < \kappa \leq \sqrt{17}-1$ a pro $\kappa > \sqrt{17}-1$ řešení v konečném počtu „přepíná“ svůj stav ze stabilního do nestabilního a zpět.

Při zkoumání modelu se zpožděním přirozeně vyvstává otázka, zda jeho chování přechází při $\tau \rightarrow 0$ v chování stejného modelu bez zpoždění. Porovnejme proto na závěr této práce oba realističtější modely studované v této práci.

Z hlediska limitního přechodu $\tau \rightarrow 0$ přecházejí vlastnosti stability příslušného zpožděného modelu ve vlastnosti původního modelu. Přesněji, charakteristická rovnice (4.12) přechází v příslušnou kvadratickou rovnici s týmiž vlastními čísly $\lambda_{1,2}$ (viz str. 35).

Pro kladné časové zpoždění může dojít ke změně stability. V takovém případě je důležité vědět kritické hodnoty zpoždění, kdy k této změně dochází. Pro soustavu (4.25) byla nejmenší kritická hodnota stanovena jako

$$\tau^* = \frac{(\kappa+1)\pi}{2(1+\sqrt{\kappa(\kappa+2)})}.$$

Je-li $0 < \tau < \tau^*$, dané zpoždění nemá na stabilitu příslušného stacionárního bodu vliv. Při $\tau = \tau^*$ linearizační věta informaci o typu stability nedává, při $\tau > \tau^*$ (a $0 < \kappa \leq \sqrt{17}-1$) je tento stacionární bod nestabilní. Je-li $\kappa > \sqrt{17}-1$, pak je vliv časového zpoždění ještě komplikovanější a může dojít k opakovanému výskytu (konečně mnoha) přepínačů stability.

4.2. *MODELY S ČASOVÝM ZPOŽDĚNÍM*

5. Závěr

Tato bakalářská práce se zabývala kvalitativní analýzou Lotkových-Volterrových modelů typu dravec-kořist se zaměřením na studium stability a periodického chování. Klasický model byl analyzován poměrně obsírně – kromě jeho samotného sestavení následovaným analytickým řešením a určením stability či nestability stacionárních bodů systému jsme ukázali periodičnost jeho řešení a následně jsme odhadli jeho periodu. Dále jsme ukázali, jaký vliv na toto řešení má změna počátečních podmínek či parametrů modelu a výsledky jsme ilustrovali na příkladě. Získané poznatky z kapitoly věnované tomuto modelu jsme shrnuli okomentováním fázového portréту řešení a nakonec jsme tento model aplikovali na reálná data společnosti Hudson Bay Company.

Další část práce byla zaměřena na realističtější modely Lotkova-Volterrova typu. Nejprve jsme uvedli zobecněný tvar klasického modelu a následně jsme se věnovali modelu s vnitrodruhovou konkurencí v populaci kořisti i dravce. Rozlišili jsme dva případy, které mohou v tomto modelu nastat a vyšetřili jsme stabilitu stacionárních bodů těchto jednotlivých možností. Po uvedení několika příkladů zavedení zpoždění do zkoumaného modelu jsme se dále věnovali jednomu z nich. Analýza populačních systémů zpožděného typu je obecně podstatně komplikovanější než v případě klasických modelů (místo rozložení kořenů kvadratické rovnice musíme vyšetřovat rozložení kořenů jisté transcendentní rovnice). Pro tyto zpožděné modely byly vyvinuty speciální důkazové postupy, z nichž jeden byl použit i v této práci. V závěru jsme diskutovali vliv časového zpoždění na stabilitu uvažovaných modelů.

Původní přínos této práce spočíval především v rozpracování některých důkazových technik pro populační modely se zpožděním a v testování závislosti vlastností řešení na měnících se hodnotách parametrů. Dosažené výsledky práce jsou graficky znázorněny pomocí softwaru Maple.

Na tuto práci lze navázat zkoumáním dalších vlastností modelu se zpožděním, např. jeho periodickým chováním. Dále lze uvažovat modely se zpožděním v jiných členech nebo vyšetřovat jiné realističtější modely (např. zahrnující předpoklad nasycení dravce) a vzájemně je mezi sebou srovnávat, případně do nich také zavést zpoždění. Zcela samostatnou disciplínou je pak analýza příslušných diskrétních populačních modelů.

Literatura

- [1] BRAUER, Fred a Carlos CASTILLO-CHAVEZ. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. 2nd edition. New York: Springer, 2012. 508 s. ISBN 978-1-4614-1685-2.
- [2] FARIA, Teresa. Stability and Bifurcation for a Delayed Predator–Prey Model and the Effect of Diffusion. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* [online]. 2001, **254**(2), 433–463 [cit. 2016-05-02]. DOI: 10.1006/jmaa.2000.7182. Dostupné z: <http://dx.doi.org/10.1006/jmaa.2000.7182>
- [3] FRANČŮ, Jan. *Obyčejné diferenciální rovnice* [online]. 6.12.2012 [cit. 2016-04-29]. Dostupné z: <http://www.mat.fme.vutbr.cz/home/francu>.
- [4] HOLČÍK, J. a FOJT, O. *Modelování biologických systémů: (vybrané kapitoly)*. Vyd. 1. Brno: Vysoké učení technické, 2001. 120 s. ISBN 80-214-2023-5.
- [5] KALAS, Josef a Zdeněk POSPÍŠIL. *Spojité modely v biologii*. Vyd. 1. Brno: Masarykova univerzita, 2001. vii, 256 s. ISBN 80-210-2626-x.
- [6] KLÍČ, Alois, Miroslava DUBCOVÁ a Lubor BUŘIČ. *Soustavy obyčejných diferenciálních rovnic: kvalitativní teorie, dynamické systémy* [online]. Verze 1.0. Praha: VŠCHT Praha, 2009 [cit. 2016-05-02]. ISBN 978-80-7080-724-8. Dostupné z: <http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid.isbn-978-80-7080-724-8/pages-img/obalka-1.html>
- [7] KOLMANOVSKII, V. a A. MYSHKIS. *Introduction to the Theory and Applications of Functional Differential Equations*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. xvi, 648 s. ISBN 0-7923-5504-0.
- [8] MATSUNAGA, Hideaki. Stability switches in a system of linear differential equations with diagonal delay. *Applied Mathematics and Computation* [online]. 2009, **212**(1), 145–152 [cit. 2016-05-02]. DOI: 10.1016/j.amc.2009.02.010. ISSN 0096-3003. Dostupné z: <http://dx.doi.org/10.1016/j.amc.2009.02.010>
- [9] MAY, Robert M. Time-Delay Versus Stability in Population Models with Two and Three Trophic Levels. *Ecology* [online]. 1973, **54**(2), 315–325 [cit. 2016-05-02]. DOI: 10.2307/1934339. ISSN 1939-9170. Dostupné z: <http://dx.doi.org/10.2307/1934339>
- [10] MURRAY, J.D. *Mathematical Biology: I. An Introduction*. 3rd edition. New York: Springer, 2002. 551 s. ISBN 0-387-95223-3.
- [11] POSPÍŠIL, Zdeněk a Lenka PŘIBYLOVÁ. *Spojité deterministické modely I*. In: HOLČÍK, J., KOMENDA, M. (eds.) a kol.. *Matematická biologie: e-learningová učebnice* [online]. Brno: Masarykova univerzita, 2015 [cit. 2016-04-29]. ISBN 978-80-210-8095-9. Dostupné z: <http://portal.matematickabiologie.cz/index.php?pg=analyza-a-modelovani-dynamickych-biologicky-ch-dat-spojite-deterministicke-modely-i-autonomni-systemy-a-kvalitativni-teorie>

LITERATURA

- [12] SMÍTALOVÁ, Kristína a Štefan ŠUJAN. *Dynamické modely biologických spoločensk*. Vyd. 1. Bratislava: Veda, 1989. 155 s. ISBN 80-224-0033-5.
- [13] SONG, Yongli a Junjie WEI. Local Hopf bifurcation and global periodic solutions in a delayed predator-prey system. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* [online]. 2005, **301**(1), 1-21 [cit. 2016-05-02]. DOI: 10.1016/j.jmaa.2004.06.056. Dostupné z: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmaa.2004.06.056>
- [14] YAN, Xiang-Ping a Wan-Tong LI. Hopf Bifurcation and Global Periodic Solutions in a Delayed Predator-prey System. *Applied Mathematics and Computation* [online]. 2006, **177**(1), 427-445 [cit. 2016-05-02]. DOI: 10.1016/j.amc.2005.11.020. ISSN 0096-3003. Dostupné z: <http://dx.doi.org/10.1016/j.amc.2005.11.020>