

Univerzita Karlova v Praze  
Matematicko-fyzikální fakulta

## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



Karel Vostruha

### **Analýza systémů dravec-kořist**

Katedra matematické analýzy

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Dalibor Pražák Ph.D.

Studijní program: Obecná matematika

2009

Chtěl bych poděkovat doc. RNDr. Daliboru Pražákovi Ph.D. za ochotné zapůjčení literatury, konstruktivní kritiku, ochotné konzultace a odpřednesení teorie obyčejných diferenciálních rovnic v ročníkové přednášce na Matematicko-Fyzikální fakultě Univerzity Karlovy.

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci napsal samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů. Souhlasím se zapůjčováním práce a jejím zveřejňováním.

V Praze dne 24. května 2009

Karel Vostruha

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod a motivace</b>	<b>5</b>
<b>2</b>	<b>Použité věty a tvrzení</b>	<b>7</b>
<b>3</b>	<b>Modely pro jeden živočišný druh</b>	<b>13</b>
3.1	Model exponenciálního růstu (úbytku) . . . . .	13
3.2	Logistický model růstu populace . . . . .	15
3.3	Model vymírání . . . . .	17
<b>4</b>	<b>Systémy dravec-kořist</b>	<b>19</b>
4.1	Volterra-Lotkův model . . . . .	19
4.2	Holling-Tannerův model . . . . .	25
4.3	Upravený Volterra-Lotkův model . . . . .	30
4.4	Model soutěžení . . . . .	32
<b>5</b>	<b>Závěr</b>	<b>35</b>
<b>6</b>	<b>Apendix</b>	<b>36</b>
6.1	A - dodatky k Modelu soutěžení . . . . .	36
6.2	B - dodatky k Upravenému Volterra-Lotkovu modelu . . . . .	37
	<b>Literatura</b>	<b>38</b>

Název práce: Analýza systémů dravec-kořist  
Autor: Vostruha Karel  
Katedra (ústav): Katedra matematické analýzy  
Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDR. Pražák Dalibor, Ph.D.  
e-mail vedoucího: prazak@karlin.mff.cuni.cz

Abstrakt: Náplní této práce je předložit přehledný náhled do problematiky modelování vývoje populace jednoho a dvou živočišných druhů a navíc se pokusíme o drobné zobecnění modelů pro jeden živočišný druh. V modelech budeme využívat obyčejných diferenciálních rovnic, soustav obyčejných diferenciálních rovnic, a vysvětlovat si význam všech uvedených členů. Hlavním cílem předložené práce je seznámit se s klasickými modely typu "dravec - kořist" a provést jejich podrobnou matematickou analýzu - stabilita stacionárních řešení, zjišťování existence periodických řešení a studovat asymptotické chování. Navíc se budeme zabývat možnostmi aplikace studovaných modelů v praktickém životě, diskutovat výhody a nevýhody studovaných modelů a všimnout si chování vývoje populace(i) podle studovaných modelů pro velké časy.

Klíčová slova: systémy typu dravec-kořist

Title: Analysis of the systems predator-prey  
Author: Vostruha Karel  
Department: Department of Mathematical Analysis  
Supervisor: doc. RNDR. Pražák Dalibor, Ph.D.  
Supervisor's e-mail address: prazak@karlin.mff.cuni.cz

Abstract: Purpose of this work is to present introduction into the problematics of population modeling considering populations of one or two species as well as giving some slight generalizations for one specie models. We use ordinary differential equations, systems of ordinary differential equations and explain significance of all presented equation terms. Main objective is to present classical "predator-prey" models and analyze them in detail i.e. study stability of stationary solutions, existence of periodic solutions and asymptotic behaviour. In addition we focus on problematics of real-life applications of presented models.

Keywords: systems predator-prey

# Kapitola 1

## Úvod a motivace

Populační modely se dostaly do popředí zájmů vědecké veřejnosti v první polovině 19. stol. Průmyslová revoluce vyčerpávala výrobu potravin, nemoci se šířily a vše se zdálo chaotické. Vznikla potřeba vše nějak rozumně matematicky popsat, aby se dalo dosáhnout nejvýnosnějších sklizní, nejlepší obchodní strategie či kontrolovat šíření nemocí.

Autorem jedním z prvních populačních modelů byl Pierre François Verhulst, který formuloval logistický model růstu populace v roce 1838. Tento model popisoval plynulý růst (úbytek) populace jednoho živočišného druhu. Později se ukázalo, že modely popisující vývoj populace jen jednoho druhu jsou nedostačující pro potřeby praxe.

Začátkem 20. stol. začaly vznikat modely pro dva konkurenční druhy. Jedním ze základních modelů popisující vztah predátora parazitujícího na své kořisti je Volterra-Lotkův model popisující vztah predátor (dravec) - kořist. Jednou z možných motivačních úloh pro vznik tohoto modelu bylo podivné kolísání počtu žraloků před a po I. světové válce. Biologové si všimli, že počet žraloků ve Středozezemním moři během I. světové války neuměrně narostl a po válce zase neuměrně klesl.

Během války bylo potopeno mnoho lodí a ve vodě se náhle octlo mnoho zraněných námořníků a žralokům přibýlo potravy. Po válce se nepotápělo tak velké množství lodí a z nedostatku potravy (zranění námořníci v moři) žraloci hynuli hlady.

Možná tato úloha byla ta, která vedla k napsání systému dvou ODR popisující vztahy mezi kořistí a parazitujícím predátorem. Později se ukázalo, že model Volterra-Lotky je nedostatečný pro praxi, protože tento model obsahuje členy, které jsou nereálné. Později byl na myšlenkách modelu Volterra-Lotky postaven model Holling-Tannera, který odstranil nedostatky modelu Volterra-Lotky a je blíž k realitě než model Volterra-Lotky.

Tyto modely se dají ještě zobecňovat, ale za cenu jistých teoretických ztrát - přechod od autonomních rovnic k neautonomním rovnicím. Myšlenky modelů Volterra-Lotky či Holling-Tannera se dají zobecňovat i pro více druhů. Zobecňování modelů pro více druhů přináší mnoho zajímavých variací vztahů mezi predátory, kořistmi a mezipredátory. Příklad: kočky, ptáci a krysy -

kočka loví krysy a ptáky, krysa loví ptáky. Potom kočka je absolutní predátor, krysa je mezipredátor a pták je kořist. Populační modely se nyní v praxi používají při plánování navrácení vyhynulých živočišných druhů do přírody, vysazení parazitujícího predátora na škůdce či plánování obchodní strategie. Jako příklad bych uvedl vysazení vlků v Yellowstoneckém národním parku na snížení stavu přemnožených jelenů, nebo vysazení slůneček sedmitečných na mšice parazitující na rostlinách.

O problematice modelování v biologii bylo napsáno mnoho článků a knih. Pro tuto práci jsem čerpal informace o Volltera-Lotkově modelu a hlavně o Holling-Tannerově modelu v knize Dynamical systems od D.Arrowsmithe.

# Kapitola 2

## Použité věty a tvrzení

Teorie obyčejných diferenciálních rovnic je poměrně stará a obsahuje několik klasických vět, které zaručují při splnění předpokladů existenci řešení a že získané řešení bude jen jedno, periodické orbity či k jaké limitní množině se v limitě bude řešení blížit.

V celé práci se budeme setkávat s touto úlohou

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= f(x, t) \\ x(t_0) &= x_0\end{aligned}\tag{2.1}$$

, kde  $f(x, t)$  je pravá strana diferenciální rovnice a  $x_0$  je počáteční podmínka v čase  $t_0$ ,  $I=(a,b)$  je interval, kde  $a < b$ . Řekneme, že  $x : I \rightarrow \Omega$  je řešení naší úlohy, když  $x \in C^1(I)$  a  $\forall t \in I : \dot{x}(t) = f(x, t)$ .

**Věta 2.0.1.** (*Peanova věta*)

*Uvažujme úlohu 2.1 a necht'  $\Omega \in \mathbb{R}^{n+1}$  ot. ,  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  spojité,  $(x_0, t_0) \in \Omega$  dáno, potom  $\exists \delta > 0$  tak, že  $\exists x : (t_0 - \delta, t_0 + \delta) \rightarrow \mathbb{R}^n$  řešení úlohy 2.1.*

důkaz lze najít na [1, str.233]

**Definice 2.0.2.**  $\Omega \subset \mathbb{R}^{n+1}$  ot.,  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ , pak  $f$  se nazve lokálně lipschitzovská v  $\Omega$  vůči  $x$ , pokud:  $\forall (x_0, t_0) \in \Omega, \exists \delta > 0, \exists L > 0$  tak, že  $|f(\xi, t) - f(\eta, t)| \leq L|\xi - \eta|$  pro  $\forall t \in U(t_0, \delta); \xi, \eta \in U(x_0, \delta)$ .

**Věta 2.0.3.** (*Picardova věta*)

*Necht'  $\Omega \subset \mathbb{R}^{n+1}$  ot.,  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  spoj,  $f$  je lokálně lipschitzovská v  $x$  v  $\Omega$  a  $(x_0, t_0) \in \Omega$ , potom řešení úlohy 2.1 je určeno lokálně jednoznačně  $\Omega$ .*

důkaz lze najít na [1, str.233]

Věta v tomto tvaru se těžko aplikuje, protože máme problémy s ověřením lokální lipschitzovskosti. Následující lemma nám pomůže k jednoduchému důsledku Picardovy věty, který budeme dál často používat.

**Lemma 2.0.4.** (o lipschitzovskosti diferencovatelných funkcí)

Nechť  $\Omega \subset \mathbb{R}^{n+1}$  ot.,  $f$  spoj.,  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $\frac{\partial f}{\partial x_i}$  spoj. v  $\Omega$ . Potom  $f$  je v  $\Omega$  lokálně lipschitzovská v  $x$ .

*Důkaz.*  $(x_0, t_0) \in \Omega$  dáno, ze spoj.  $\frac{\partial f}{\partial x_i}$  nám  $\exists \delta > 0$ ,  $\exists K > 0$  tak, že  $|\frac{\partial f}{\partial x_i}| < K$  na  $U := U(x_0, \delta) \times U(t_0, \delta)$ , dále  $f(\xi, t) - f(\mu, t) = [f(\mu - s(\xi - \mu), t)]_{s=0}^{s=1} = \int_0^1 \frac{d}{ds} f(\mu - s(\xi - \mu), t) ds$  a  $\mu - s(\xi - \mu) \in U$ , potom  $|\frac{d}{ds} f(\mu - s(\xi - \mu), t)| = |\sum_{j=1}^n \frac{\partial f}{\partial x_j}(\mu - s(\xi - \mu), t)(\xi_j - \mu_j)| \leq K \int_0^1 \sum_{j=1}^n |\xi_j - \mu_j| dx \leq nK|\xi - \mu| = L|\xi - \mu|$ . Nyní stačí vzít za konstantu lipschitzovskosti  $L$  na  $U$  a máme lokální lipschitzovskost  $f$  na  $\Omega$   $\square$

**Věta 2.0.5.** (Důsledek Picardovy věty)

Nechť  $f$  je jako v tvrzení Picardovy věty a navíc  $f$  je  $C^1(\Omega)$ . Potom řešení úlohy 2.1 je určeno lokálně jednoznačně na  $\Omega$ .

*Důkaz.* dle lemmatu 2.0.4 je  $f$  lokálně lipschitzovskost v  $\Omega$ , potom dle Picardovy věty 2.0.3 existuje lokálně jednoznačné řešení úlohy (DR)  $\square$

Často nás bude zajímat, zda existuje  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t)$ . Následující lemma nám dává návod, jak určit kandidáty na limitu řešení systémů autonomních diferenciálních rovnic.

**Lemma 2.0.6.** (limita řešení autonomního systému ODR)

Uvažujme úlohu  $\dot{x} = f(x(t))$ ,  $x(0) = x_0$ ,  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  spojité. Nechť  $\exists \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \hat{x} \Rightarrow |f(\hat{x})| = 0$ .

*Důkaz.* V důkazu využijeme, že  $x(t) = x_0 + \int_0^t f(x(s)) ds$  a  $f(x(t)) = (f_1(x(t)), \dots, f_n(x(t)))$ .

Nechť  $\exists \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \hat{x}$ , potom pro  $h > 0$  pevné:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t+h) = \hat{x} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \hat{x}$$

$$\begin{aligned} 0 &= |\hat{x} - \hat{x}|^2 = \lim_{t \rightarrow \infty} |x(t+h) - x(t)|^2 = \lim_{t \rightarrow \infty} |x_0 + \int_0^{t+h} f(x(s)) ds - x_0 - \int_0^t f(x(s)) ds|^2 = \lim_{t \rightarrow \infty} |\int_t^{t+h} f(x(s)) ds|^2 \stackrel{s=y+t}{=} \lim_{t \rightarrow \infty} |\int_0^h f(x(y+t)) dy|^2 = \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n (\int_0^h f_i(x(y+t)) dy)^2 \stackrel{Lebesgue}{=} \sum_{i=1}^n (\int_0^h \lim_{t \rightarrow \infty} f_i(x(y+t)) dy)^2 \stackrel{VOLSF}{=} \\ &= \sum_{i=1}^n (\int_0^h f_i(\hat{x}) dy)^2 = h^2 |f(\hat{x})|^2 \Rightarrow |f(\hat{x})| = 0 \end{aligned}$$

Při záměně limity a integrálu jsme použili Lebesquevu větu s majorantami

$$g_i(y) := \max_{y \in [0, h]} |f_i(x(y+t))|$$



funkce  $g_i(y) < +\infty$  a integrovatelná na  $[0, h]$ , protože  $f_i$  je spojitá na  $\mathbb{R}^n$ ,  $t$  je konstantní a graf  $x(t + y)$  je spojitá křivka na  $[0, h]$  (kompakt), potom  $f_i(x(y + t)) : [0, h] \rightarrow \mathbb{R}$  je spojitá funkce na kompaktní množině a ze základních vět analýzy víme, že spojitá funkce na kompaktu nabývá svého maxima a minima. V důkazu jsme použili Větu o limitě složené funkce (VOLSF) a spojitosti funkcí  $f_i$  v bodě  $\hat{x}$ .  $\square$

Poznámka: lemma neplatí pro neautonomní systémy (systémy, kde se explicitně vyskytuje čas). Hlavní důvod proč lemma neplatí pro neautonomní systémy je ten, že nedokážeme obecně nic říci o limitním chování  $f(x(t), t)$ . Vše si ukážeme na protipříkladě. Uvažujme tuto rovnici

$$\dot{x} = \left(\frac{1}{1+t^2}\right)x$$

Potom kdyby platilo lemma o limitě řešení, je  $x \equiv 0$  jediným kandidátem na limitu. Nyní ukážeme, že limit je nekonečně a jsou závislé na  $x_0$ .

$$\dot{x} = (\arctan(t))'x \Rightarrow x = x_0 \exp(\arctan(t))$$

a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x_0 e^{\frac{\pi}{2}}$$

Takže pro jakékoliv  $x_0$  existuje  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t)$  závislá na  $x_0$ .

Dalším důležitým pojmem je stabilita (nestabilita) stacionárního bodu autonomního systému rovnic.

**Definice 2.0.7.** *Nechť máme úlohu  $\dot{x} = f(x)$  a řekneme, že  $x_0$  je stacionární bod rovnice  $\dot{x} = f(x)$ , právě když  $|f(x_0)| = 0$ . Řekneme, že stacionární bod je stabilní, když  $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0$  tak, že  $|x_0 - y_0| < \delta \Rightarrow |\varphi(t, y_0)| < \varepsilon \forall t > 0$ . Kde  $\varphi(t, y_0)$  je řešení úlohy  $\dot{y} = f(y)$  a  $y(t_0) = y_0$ . Pro potřeby formulace budeme v dalším studovat stabilitu 0-vého řešení.*

**Definice 2.0.8.** *Nechť  $x_0$  je stabilní stacionární bod a řekneme, že bod  $x_0$  je asymptoticky stabilní:  $\exists \delta > 0; \varphi(t, y_0) \rightarrow 0$  když  $t \rightarrow +\infty \forall y_0 \in U(x_0, \delta)$ .*

**Věta 2.0.9.** *(o linearizované stabilitě)*

*Nechť je dána rovnice  $\dot{x} = f(x)$  a nechť  $x_0$  je stacionární bod  $f$ ,  $f \in C^1$  na okolí  $x_0$ . Nechť  $Re(\lambda) < 0$  pro  $\forall \lambda \in \sigma(A)$ , kde  $A = \nabla_x f(x_0) (\in \mathbb{R}^{n \times n})$ . Potom  $x_0$  je asymptoticky stabilní.*

Důkaz lze najít na [1, str.272]

**Věta 2.0.10.** *(o linearizované nestabilitě)*

*Nechť je dána rovnice  $\dot{x} = f(x)$  a nechť  $x_0$  je stacionární bod  $f$ ,  $f \in C^1$  na okolí  $x_0$ . Nechť  $\exists \lambda \in \sigma(A)$ ,  $Re(\lambda) > 0$ . Kde  $A = \nabla_x f(x_0) (\in \mathbb{R}^{n \times n})$ . Potom  $x_0$  je nestabilní.*

Důkaz lze najít na [1, str.269]

Často se budeme zabývat spektrem matice  $\mathbf{A}$ , jež je  $2 \times 2$  a budou nás zajímat znaménka  $Re(\lambda)$   $\lambda \in \sigma(\mathbf{A})$ . Následující lemma nám dá návod na řešení naší otázky

**Lemma 2.0.11.** *(lemma o spektru matice  $2 \times 2$ )*

Nechť  $\{\lambda_1, \lambda_2\} \in \sigma(\mathbf{A})$

(i) Nechť  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ ,  $\det(\mathbf{A}) > 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{A}) < 0$ . Potom  $Re(\lambda_1) < 0$  a  $Re(\lambda_2) < 0$ .

(ii) Nechť  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ ,  $\det(\mathbf{A}) < 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{A}) < 0$ . Potom  $Re(\lambda_1) > 0$  a  $Re(\lambda_2) < 0$ .

(iii) Nechť  $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ ,  $\det(\mathbf{A}) > 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{A}) > 0$ . Potom  $Re(\lambda_1) > 0$  a  $Re(\lambda_2) > 0$ .

Důkaz. Nechť  $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ , potom  $0 = \det(A - \lambda I) = ad - bc - (a+d)\lambda + \lambda^2 = \det(\mathbf{A}) - \text{tr}(\mathbf{A})\lambda + \lambda^2$ . Kořeny této kvadratické rovnice jsou:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}(\mathbf{A}) \pm \sqrt{\text{tr}(\mathbf{A})^2 - 4 \det(\mathbf{A})}}{2}$$

(ad i) zřejmě platí  $\text{tr}^2(\mathbf{A}) > \text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A}) \Rightarrow$  (i)

(ad ii) zřejmě platí  $\text{tr}^2(\mathbf{A}) < \text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A}) \Rightarrow$   
 $2Re(\lambda_1) = Re(\text{tr}(\mathbf{A}) + \sqrt{\text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A})}) > 0$   
 $2Re(\lambda_2) = Re(\text{tr}(\mathbf{A}) - \sqrt{\text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A})}) < 0$

(ad iii) platí  $\text{tr}^2(\mathbf{A}) > \text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A}) \Rightarrow$   
 $2Re(\lambda_2) = Re(\text{tr}(\mathbf{A}) - \sqrt{\text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A})}) > 0$   
 $2Re(\lambda_1) = Re(\text{tr}(\mathbf{A}) + \sqrt{\text{tr}^2(\mathbf{A}) - 4 \det(\mathbf{A})}) > 0$

□

Při studiu periodických řešení budeme potřebovat další věty. Věta vypovídající o periodických řešení v  $\mathbb{R}^2$  je Poincaré-Bendixsonova a občas se ukáže, že se řešení "navíjejí" na periodický orbit.

**Definice 2.0.12.** *(Dynamický systém)*

Dynamickým systémem nazveme dvojici  $(\varphi, \Omega)$ , kde  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$  ot.,

$\varphi(t, x) : \mathbb{R} \times \Omega \rightarrow \Omega$  spojitě zobrazení, a platí

(i)  $\varphi(0, x) = x, \forall x \in \Omega$

(ii)  $\varphi(s, \varphi(t, x)) = \varphi(s + t, x) \forall t, s \in \mathbb{R}, \forall x \in \Omega$  (semigrupová vlastnost)

**Definice 2.0.13.**

Nechť  $(\varphi, \Omega)$  ... dynamický systém,  $x_0 \in \Omega$ , potom definujeme

- (i) úplný orbit  $\gamma(x_0)$ :  $\gamma(x_0) := \{\varphi(t, x_0); t \in \mathbb{R}\}$
- (ii) dopředný orbit  $\gamma^+(x_0)$ :  $\gamma(x_0) := \{\varphi(t, x_0); t \in [0, +\infty)\}$
- (iii)  $M \subset \Omega$  se nazve úplně invariantní, pokud  $\forall x_0 \in M$  je  $\gamma(x_0) \subset M$
- (iv)  $\omega(x_0)$  je omega-limitní množina bodu  $x_0$ , když  
 $\omega(x_0) := \{y \in \Omega; \exists t_k \rightarrow +\infty, \varphi(t_k, x_0) \rightarrow y\}$

Poznámka: Dynamický systém souvisí úzce s řešeními diferenciálních rovnic.

Vše si ukážeme na příkladě:

Nechť  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$  ot.,  $f(x) : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  spojitě a lokálně lipschitzovské v  $\Omega$ , pak pro rovnici

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) \\ x(0) &= x_0 \end{aligned} \tag{2.2}$$

definujeme  $\varphi(t, x_0) \rightarrow x(t)$  "řešící funkce". Potom  $\varphi(t, x_0)$  existuje lokálně jednoznačně díky 2.0.1 a 2.0.3. Dále je splněna podmínka (i),(ii) z definice dynamického systému příslušejícího  $(\varphi, \Omega)$  k (2.2).

**Věta 2.0.14.** (Poincaré-Bendixsonova věta)

Nechť  $p \in \Omega \subset \mathbb{R}^2$  otevřená,  $\gamma^+(p)$  je kompaktní, necht'  $\omega(p)$  neobsahuje stacionární bod. Potom  $\omega(p) = \Gamma$ , kde  $\Gamma$  je orbit netriviálního periodického řešení.

Důkaz lze najít na [2, str.101]

Nyní máme kritérium pro existenci periodických orbitů, ale občas se hodí ukázat, že periodický orbit nemůže existovat. Tento případ ošetřuje následující věta.

**Věta 2.0.15.** (Bendixon-Dulacovo kritérium)

Nechť  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  ot., jednoduše souvislá (doplňk  $\Omega$  do  $\mathbb{R}^2$  je souvislá množina),  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^2$  je  $C^1$ .

- (1) Pokud  $\text{div } f > 0$  (nebo  $\text{div } f < 0$ ) s.v. v  $\Omega$ , pak úloha  $\dot{x} = f(x)$  nemá v  $\Omega$  netriviální periodické řešení.
- (2) Obecněji, pokud  $\exists B : \Omega \rightarrow \mathbb{R} \dots C^1$  funkce tak, že  $\text{div}(Bf) > 0$  (nebo  $\text{div}(Bf) < 0$  s.v. v  $\Omega$ , pak úloha  $\dot{x} = f(x)$  nemá v  $\Omega$  netriviální periodické řešení.

*Důkaz.* sporem: necht'  $\exists \gamma \subset \Omega$  ... netriviální periodické řešení úlohy  $\dot{x} = f(x)$ , definujme  $M := \text{Int}\gamma$ , zřejmě  $M \subset \Omega$ , a necht' máme vhodnou funkci  $B$  z případu (2) takovou, že  $\text{div}(Bf) > 0$ . Nyní Gaussova věta o divergenci říká:

$$\int_M \text{div}(Bf) dx dy = \int_\gamma (Bf \cdot n) ds$$

$LS$  rovnosti je nezáporná s.v. z předpokládů, a  $n$  ... vnější normála je kolmá na tečnu ke  $\gamma$ , a  $B(x)f(x)$  je rovnoběžná s tečnou ke  $\gamma(x)$  v bodě  $x$ , protože  $B(x)$  je skalární funkce a  $f(x)$  je vektor pravé strany v bodě  $x$ , potom  $B(x)f(x) \cdot n(x) = B(x)(f(x) \cdot n(x)) = B(x)0 = 0$ . Využíváme, že tečna ke křivce je kolmá na normálu ke křivce bodově a jejich bodový skalární součin (při pevném  $x$ ) v  $\mathbb{R}^2$  je roven 0.

Takže nyní dostáváme:  $0 < LS = PS = 0$ , což je spor, protože jsme předpokládali, že  $\gamma$  je orbit netriviálního periodického řešení. A případ (1) je speciální případ pro  $B \equiv 1$ .  $\square$

Poznámka: funkce  $B$  se nazývá Dulacovská funkce. V důkazu jsme vyšetřili případ  $\text{div}(Bf) > 0$ , případ  $\text{div}(Bf) < 0$  se udělá naprosto stejně.

**Definice 2.0.16.** *Ljapunovská funkce*

Necht'  $\dot{x} = f(x)$ ,  $f : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $x_0$  stacionární bod uvažované úlohy. BÚNO  $x_0 = 0$ ,  $U$  ... okolí 0,  $V(x) : U \rightarrow [0, +\infty)$  spojitá

- (i)  $V(0) = 0$ , a  $V(x) > 0 \forall x \in U - \{0\}$  (pozitivně definitní)
- (ii)  $t \rightarrow V(x(t))$  je nerostoucí pro  $\forall x(t)$  řešení uvažované úlohy.

**Definice 2.0.17.** *Orbitální derivace*

Necht'  $\dot{x} = f(x)$ ,  $f : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $U \subset \Omega$  otevřená a je-li  $V \in C^1(U)$ , pak orbitální derivací  $V$  vůči systému  $\dot{x} = f(x)$  rozumíme

$$\dot{V} := \nabla V \cdot \dot{x} = \nabla V \cdot f(x), \quad \forall x \in U$$

# Kapitola 3

## Modely pro jeden živočišný druh

### 3.1 Model exponenciálního růstu (úbytku)

Modely pro jeden druh (jednodimenzionální) začaly vznikat už v polovině 19. stol. V celé kapitole budeme uvažovat, že  $x_0 \in (0, +\infty)$ . Než začneme studovat jednotlivé modely a jejich variace, začneme s laboratorní úlohou. Předpokládejme, že máme v Petriho misce na živném roztoku bakteriální kulturu a sledujeme změny počtu bakterií. Označme  $x(t)$  počet bakterií v čase  $t$  a  $x(t+h)$  počet bakterií v čase  $t+h$ , z měření víme, že  $x(t+h) = x(t) + ax(t)h$  kde  $a$  je konstanta charakterizující rychlost množení. Význam konstanty  $a$  bude objasněn později. Nyní už víme, jaký je počet bakterií v čase  $t$  i v čase  $t+h$ , ale nás zajímá okamžitá rychlost množení. Neboli jak se mění rychlost množení v závislosti na aktuálním počtu bakterií.

$$x(t+h) - x(t) = x(t) + ax(t)h - x(t) = ax(t)h \quad (3.1)$$

Nyní stačí obě strany rovnice přenásobit  $1/h$  a obdržíme tuto rovnici

$$\frac{x(t+h) - x(t)}{h} = ax(t) / \lim_{h \rightarrow 0^+} \quad (3.2)$$

Levá strana rovnosti je limita z diferenčního podílu a pravá strana je nezávislá na  $h$ , takto obdržíme tuto obyčejnou diferenciální rovnici

$$\dot{x} = ax \quad (3.3)$$

Uvažujeme-li, že v čase  $t=0$ s je počet bakterií  $x(0) = x_0$ , pak dostáváme rovnici (3.4).

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax \\ x(0) &= x_0 \end{aligned} \quad (3.4)$$

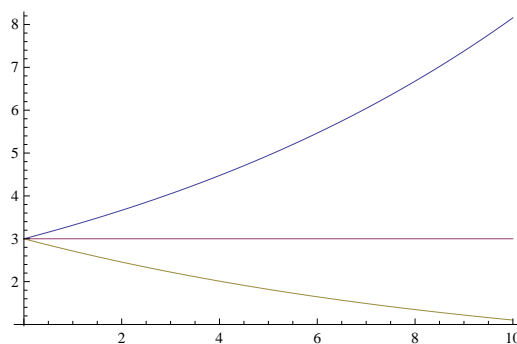
Získaná rovnice je lineární, Označíme-li  $f(x, t)$  pravou stranu rovnice:

- (i)  $f(x, t)$  je spojitá na  $(0, \infty)$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje řešení rovnice (3.4) procházející bodem  $x(0) = x_0$ .
- (ii)  $f(x, t) = ax$  je lipschitzovská v  $x$  na  $(0, \infty)$ , potom dle Picardovy věty 2.0.3 je řešení určeno lokálně jednoznačně na  $(0, +\infty)$ .

Peanova a Picardova věta nám zaručily lokální existenci a jednoznačnost řešení rovnice (3.4) a rovnice (3.4) má jen jedno stacionární řešení  $x(t) \equiv 0$ . Interpretace stacionárního řešení je taková, že populace je nulová a nic se s ní v průběhu času neděje. Řešení rovnice (3.4) se dá nelézt metodou separace proměnných, integračního faktoru nebo v tomto velmi jednoduchém případě uhádnout, že řešením je  $x(t) = x(0) \exp(at)$ . Tedy řešením rovnice (3.4) jsou exponenciální funkce v závislosti na parametru  $a$ , nebo-li znaménko  $a$  určuje, zda se bude kultura rozrůstat, upadat či stagnovat. Nyní probereme vlastní řešení v závislosti na parametru  $a$ .

- (i)  $a > 0$  řešením jsou rostoucí exponenciální funkce. Bakteriální kultura se exponenciálně rozrůstá.
- (ii)  $a = 0$  řešením je konstantní funkce  $x(t) = x_0$ . Bakteriální kultura stagnuje.
- (iii)  $a < 0$  řešením jsou klesající exponenciální funkce. Bakteriální kultura exponenciálně hyne.

Tento model pěkně popisuje množení či vymírání bakterií, ale je nereálný v případě narůstání počtu bakterií. Počet jedinců roste exponenciálně a v konečném čase počet bakterií přeroste únosný počet, kdy se kultura na živném roztoku ještě užívá a dle modelu by počet jedinců nadále rostl, což v reálném životě není možné. Jako zajímavost se hodí na tomto místě uvést, že tento model je použitelný pro modelování růstu lidské populace od 18. stol po současnost. Statisticky bylo zjištěno, že se lidská populace rozrůstá exponenciálně od zavedení hygienických opatření a zlepšení zdravotní péče.



Obrázek 3.1:

Na obrázku 3.1 je znázorněn průběh funkcí  $x(t) = 3 \exp(at)$ , kde  $a = 0.1, 0, -0.1$

## 3.2 Logistický model růstu populace

V předchozí podkapitole jsme odvodili nejjednodušší model růstu populace a ukázali jsme si jeho nereálnost. Problém předchozího modelu byl v tom, že populace neustále rostla nekontrolovaným růstem. Model by byl použitelný pro modelování velmi pomalu se množícího druhu s neomezenými zdroji potravy a dostatečným prostorem pro život, ale jen pro krátký časový okamžik. Ukázali jsme si, že růst či hynutí určoval koeficient  $a$ . Když nebudeme koeficient  $a$  uvažovat jako funkci  $a(x, t)$  (označme pro další potřeby  $a(x, t)$  jako koeficient přirozeného přírůstku populace), potom dostaneme širší třídu modelů, které se budou mnohem lépe přibližovat k reálnému případu a budou použitelné pro modelování v praxi. Pro začátek nechť  $K > 0$  maximální počet jedinců, které dané prostředí uživí. Čím víc se bude počet jedinců přibližovat k maximu, tím pomaleji se bude náš množící se druh množit, při dosažení maximálního počtu se rychlost množení zastaví. Nyní stačí jen vše dát dohromady. Označme:

$x$  - počet jedinců,  $K$  - maximální počet jedinců,  $b > 0$  - koeficient rychlosti množení,  $x(0)$  - počet jedinců v čase  $t = 0$ , obrzíme rovnicí (3.5)

$$\begin{aligned} \dot{x} &= b(K - x)x & (3.5) \\ x(0) &= x_0 \end{aligned}$$

V rovnici (3.5) jsme obdrželi logistický model růstu tak, jak ho formuloval Pierre François Verhulst roku 1838. Označíme-li  $f(x, t) = b(K - x)x$ , potom

- (i)  $f(x, t)$  je spojitá na  $(0, \infty)$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 ex. řešení rovnice 2.2 procházející bodem  $x(t_0) = x_0$ .
- (ii)  $\frac{d}{dx}f(x, t) = bK - 2bx$  je spojitá funkce v  $x$  na  $(0, \infty)$ , potom dle důsledku Picardovy věty 2.0.5 je řešení rovnice (3.5) určeno lokálně jednoznačně.

Nyní máme lokální existenci a jednoznačnost řešení rovnice (3.5).

Rovnice (3.5) má dvě stacionární řešení, a to  $x \equiv 0$  a  $x \equiv K$ . Řešení je určeno jednoznačně a vlastní řešení se bude odvíjet od  $x_0$ . Řešení odpovídající  $x \equiv K$ , říká, že populace dosáhla optimálního stavu a nemění se počet jedinců v populaci v průběhu času.

- (i)  $x_0 < K$  řešení neopustí pás  $(0, K)$ , jinak by se obdržel spor s jednoznačností řešení. Znaménko derivace je kladné pro všechny časy, tedy řešení je monotónně rostoucí a rovnice 3.5 je autonomní, potom dle lematu 2.0.6 limitou může být jen stacionární řešení. V našem případě mám dvě stacionární řešení  $\hat{x} \equiv 0$  a  $\hat{x} \equiv K$ , řešení je monotónně rostoucí na  $\mathbb{R}$ . Těmito úvahami dostáváme, že

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = K \text{ a } \lim_{t \rightarrow -\infty} x(t) = 0.$$

- (ii)  $x_0 > K$  řešení nikdy neopustí množinu  $(K, +\infty)$  jinak bychom dostali spor s jednoznačností řešení. Znaménko derivace je záporné pro všechny časy, tedy řešení je monotoně klesající a zdola omezené, jediným kandidátem na limitu je dle lemmatu 2.0.6 stacionární bod. Touto úvahou dostáváme, že  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = K$ .

Nyní víme vše o řešení, a to jak se chová pro různé počáteční podmínky a jaké má limity pro čas jdoucí do  $\pm\infty$ .

Jedinné co nám zbývá je vlastní explicitně napsané řešení. Tato diferenciální rovnice se dá řešit metodou separace proměnných. Předpokládejme, že  $x_0 \neq K \wedge x_0 \neq 0$ .

$$b = \frac{\dot{x}}{x(K-x)} = \frac{\dot{x}}{K} \left( \frac{1}{x} + \frac{1}{K-x} \right) / \int_0^t ds \quad (3.6)$$

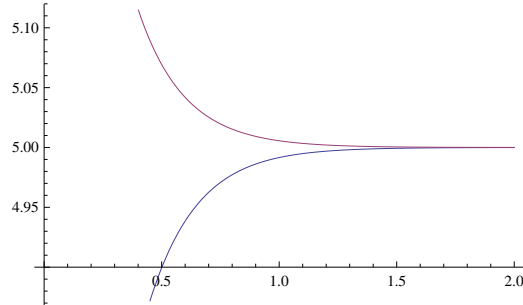
Po několika úpravách obdržíme:

$$\frac{K-x_0}{x_0} \exp(Kbt) = \frac{x}{K-x} \quad (3.7)$$

Po několika dalších úpravách obdržíme:

$$x = K \frac{x_0 \exp(Kbt)}{x_0 \exp(Kbt) + K - x_0} \quad (3.8)$$

$t \in \mathbb{R}$



Obrázek 3.2:

Na obrázku 3.2 je znázorněno sbíhání se řešení rovnice (3.5) u stacionárního řešení  $x \equiv 5$  pro počáteční podmínky  $x_0 = 2,6$  s parametry  $b = 1, K = 5$ .

Řešení (3.8) splňuje všechny výsledky, které jsme získali analýzou tvaru rovnice (3.5). Tento model je použitelný pro modelování růstu populace sirných bakterií v okolí podmořských sopek. Podmořská sopka vyvrhne do okolí jen konečné množství síry za jednotku času, a proto se může v okolí sopky uživit jen konečně mnoho bakterií.



### 3.3 Model vymírání

V úvodu předchozí kapitoly jsme nastínili metodu jak vytvářet další modely. Stačí za funkci realizující přirozený přírůstek (resp. úbytek) zvolit vhodnou funkci. Vhodná funkce může a nemusí explicitně záviset na čase. Při vhodné volbě funkce  $a(x, t)$  můžeme zohlednit čas do vyčerpání zdrojů potravy, periodické jevy (střídání ročních období, periodicky objevující se mořské proudy ...). Nyní se podíváme na jeden příklad vyčerpání zdrojů potravy v konečném čase.

Předpokládejme, že v daném prostředí může být jen  $K$  jedinců, potrava dojde za čas  $T$  a po překročení času začne populace hynout se stejným koeficientem množení jako se množila, koeficient množení je  $b$  a  $0 \leq x_0 < K$ . Za těchto předpokladů má koeficient přirozeného přírůstku tvar  $a(x, t) = b(1 - \frac{t}{T})(K - x)$  a příslušná rovnice (3.9)

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= b(1 - \frac{t}{T})(K - x)x \\ x(0) &= x_0\end{aligned}\tag{3.9}$$

Nyní se podíváme na vlastnosti této rovnice.

- (i) pravá strana rovnice je spojitá na  $(0, \infty)$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje lokálně řešení rovnice (3.9) na  $(0, \infty)$ .
- (ii)  $\frac{\partial}{\partial x} f(x) = b(1 - \frac{t}{T})(K - 2x)$  je spojitá funkce v  $x$  na  $(0, \infty)$ , potom dle důsledku Picardovy věty 2.0.5 je řešení určeno lokálně jednoznačně.

Rovnice má dvě stacionární řešení  $x \equiv 0$  a  $x \equiv K$ , když  $0 < x_0 < K$  řešení neopustí pás  $(0, K)$ , jinak obdržíme spor s jednoznačností řešení. Dále pravá strana mění znaménko jen v čase  $t = T$ . Když je čas  $t < T$ , tak pravá strana je kladná a když je čas  $t > T$ , tak je pravá strana záporná. Člen  $K - x$  je kladný pro všechny časy díky podmínce na  $x_0$ . Pro velké časy ( $t > T$ ) je pravá strana záporná, a řešení monotoně klesá a je zdola omezené. Tedy jedním z kandidátů na limitu řešení je  $x \equiv 0$ . Určili jsme kandidáta na limitu řešení rovnice (3.9), ale nevíme zda je to skutečně limita řešení či zda existuje více limit řešení. Rovnice (3.9) není autonomní, proto nemůžeme použít lemma o limitě řešení 2.0.6.

Vlastní řešení rovnice (3.9) provedeme metodou separace proměnných:

$$b(1 - \frac{t}{T}) = \frac{\dot{x}}{K} (\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x}) / \int_0^t ds\tag{3.10}$$

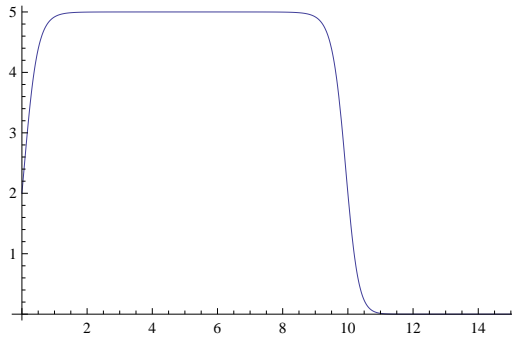
Po několika úpravách dospějeme k této rovnosti

$$\frac{x}{K-x} = \frac{x_0}{K-x_0} \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right) \quad (3.11)$$

Po několika dalších úpravách dojdeme k řešení rovnice (3.9)

$$x(t) = K \frac{x_0 \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right)}{x_0 \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right) + K - x_0} \quad (3.12)$$

$t \in (0, +\infty)$



Obrázek 3.3:

Na obrázku 3.3 je znázorněn vývoj počtu jedinců podle modelu (3.9) s parametry  $x_0 = 2, b = 1, K = 5, T = 5$ .

Nyní když máme explicitní předpis řešení rovnice (3.9), můžeme určit limitu řešení pro  $x_0 \in (0, K)$ :

$$0 \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} K \frac{x_0 \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right)}{x_0 \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right) + K - x_0} \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{Kx_0 \exp\left(Kb\left(t - \frac{t^2}{2T}\right)\right)}{K - x_0} = 0 \text{ Tedy } \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0 \text{ je limita řešení.}$$

Tento model by se dal použít pro modelování vývoje počtu bakterií živených na živném roztoku, přičemž v čase  $T$  přestaneme dodávat výživu a populace začne hynout hlady.

# Kapitola 4

## Systemy dravec-kořist

Modely popisující systémy dravec-kořist jsou mnohem zajímavější, ale také složitější než pro jeden druh. V této kapitole budeme rozebírat vzájemné vztahy dravce a kořisti. Jeden druh bude v pozici predátora a druhý druh bude v pozici kořisti. Budeme studovat modely popisující vzájemné soužití a provedeme podrobnou matematickou analýzu typických modelů. Hlavně nás bude zajímat existence a jednoznačnost řešení, periodické orbity, stabilita stacionárních bodů a zda nějaký druh může vyhynout (řešení dojde v limitě na osu  $x$  či  $y$ ). Budeme pracovat s funkcemi, které nám budou popisovat jak se kořist (predátor) množí či hyne a v celé kapitole budeme předpokládat, že bod  $(x_0, y_0)$  leží v I. kvadrantu. Všechny uvažované modely v této kapitole budou tohoto tvaru:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a(t, x)x - b(t, x, y)xy \\ \dot{y} &= -c(t, y)y + d(t, x, y)xy\end{aligned}\tag{4.1}$$

, kde  $x$  je kořist,  $y$  je predátor,  $a(t, x)$  je přirozený přírůstek kořisti,  $c(t, y)$  je přirozený úbytek predátora,  $b(t, x, y)$  realizuje úbytek kořisti lovem predátora a  $d(t, x, y)$  realizuje přírůstek predátora.

### 4.1 Volterra-Lotkův model

Volterra-Lotkův model je nejjednodušší model popisující systém dravec-kořist. Ukazuje se jako modelový příklad při výuce nelineárních soustav obyčejných diferenciálních rovnic. Celý model je založen na myšlence, že jeden živočišný druh se množí a druhý na něm parazituje. Nyní se na věc podíváme důkladněji. Označme si  $x$  jako kořist a  $y$  jako predátora. Z první kapitoly víme, jak napsat modely popisující růst populace. Označme přirozený přírůstek kořisti  $a(x, t) := a$ , kořist je lovena predátorem rychlostí, která je závislá na počtu kořisti, počtu predátorů a konstantě. Označme úbytek kořisti způsobený lovem  $b(x, y, t) := bxy$ . Nyní máme popsány všechny vztahy popisující vývoj počtu kořisti a ještě predátora. Předpokládejme, že predátor

je na kořisti přímo závislý, kořist je jeho jediný zdroj potravy. Označme přirozený ubytok predátora  $c(y, t) := c$ , které nám říká, že predátor hyne a přírůstek predátora  $d(x, y, t) := dxy$ , které nám říká, že predátor se živí kořistí a díky tomu může zvyšovat své počty. Nyní stačí vše jen dát dohromady a obdržíme rovnice 3.1.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy \\ \dot{y} &= -cy + dxy\end{aligned}\tag{4.2}$$

$a, b, c, d > 0$ .

Rovnice (4.2) nazveme Volterra-Lotkovy rovnice pro systém dravec-kořist. Nyní se podíváme na vlastnosti této soustavy. Označme  $f(x, y)$  vektor pravých stran.

- (i) pravé strany soustavy jsou spojité funkce na  $\mathbb{R}^2$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje řešení soustavy (4.2), které prochází bodem  $(x_0, y_0)$ .
- (ii) pravá strana systému je diferencovatelná funkce na  $\mathbb{R}^2$ , potom dle důsledku Picardovy věty 2.0.5 jsou řešení procházející bodem  $(x_0, y_0)$  určena lokálně jednoznačně v  $\mathbb{R}^2$ .  
Nyní víme, že řešení soustavy (4.2) existuje a je určeno jednoznačně. Nyní se podíváme na další vlastnosti této soustavy.
- (iii) stacionární body: soustava má právě 2 stacionární body  $(0, 0)$  a  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ . Jeden stacionární bod leží v počátku a druhý v I.kvadrantu.
- (iv) řešení rovnice 3.1 neopustí I. kvadrant.

*Důkaz.* Důkaz: zvolme  $x(t) \equiv 0$ , potom systém 3.1 přejde na tvar  $\dot{y} = -cy$ . Řešením této diferenciální rovnice je  $y(t) = y_0 \exp(-ct)$ . Toto řešení nám říká, že při absenci kořisti dravec hyne exponenciální rychlostí a řešení, které začne na ose y, ji neopustí. Dále zvolme  $y(t) \equiv 0$ , potom systém 3.1 přejde na tvar  $\dot{x} = ax$ . Řešením této diferenciální rovnice jsou  $x(t) = x_0 \exp(at)$ . Toto řešení nám říká, že při absenci predátora se kořist množí exponenciální rychlostí. Když řešení začne na ose x, tak ji neopustí. Nyní víme, že řešení začínající na osách je neopustí. Nyní stačí zvolit  $(x_0, y_0)$  v I. kvadrantu, potom řešení neopustí I. kvadrant, jinak by integrální křivka musela protnout jednu z os kvadrantu, a tím by se ihned obdržel spor s jednoznačností. Z toho nám plyne, že ani jeden druh nevyhyne.  $\square$

**Definice 4.1.1.** (*I. integrál*)

Funkce  $U(x) : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  spoj., se nazve první integrál rovnice  $\dot{x} = f(x)$ , jestliže:

(i)  $U \in C^1(\Omega)$  a  $U$  je nekonstantní funkce

(ii)  $U(x(t)) = \text{konst.}$  pro  $\forall x(t)$  řešení uvažované rovnice

Stabilita stacionárních bodů: bod  $(0, 0)$  je nestabilní, protože řešení po ose  $y$  jdou do bodu  $(0, 0)$  pro  $\forall y_0 > 0$ , ale řešení po ose  $x$  jdou od bodu  $(0, 0)$  pro  $\forall x_0 > 0$ . Pro vyšetření stability bodu  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  využijeme, že systém 3.1 má první integrál ve tvaru

$$V(x, y) = x^c \exp(-dx)y^a \exp(-by) = g(x)h(y) \quad (4.3)$$

**Lemma 4.1.2.** *Takto definovaná funkce  $V(x, y)$  je první integrál systému (4.2).*

*Důkaz.* Z tvaru  $V(x, y)$  vidíme, že je diferencovatelná a nekonstantní v I. kvadrantu, dokonce  $V(x, y) > 0$ . Dále musíme ověřit, že  $V(x, y)$  je konstantní podél řešení, nebo-li orbitální derivace je nulová.

Zdefinujme si novou funkci

$$\tilde{V}(x, y) := \log(V(x, y)) \quad (4.4)$$

, potom  $\dot{\tilde{V}} = \frac{\dot{V}}{V} = 0 \Leftrightarrow \dot{V} = 0$ . Takto vzniklá funkce je opět I. integrál (log je prostá funkce na  $(0, +\infty)$ ) a má smysl ji definovat uvnitř I. kvadrantu, protože funkce  $V(x, y) > 0$  je uvnitř I. kvadrantu.

$$\begin{aligned} \tilde{V}(x, y) &= c \log x - dx + a \log y - by \Rightarrow \dot{\tilde{V}} = \frac{\dot{V}}{V} = c \frac{\dot{x}}{x} - d\dot{x} + a \frac{\dot{y}}{y} - by = \\ &= \dot{x}(\frac{c}{x} - d) + \dot{y}(\frac{a}{y} - b) = \frac{\dot{x}}{x}(c - dx) + \frac{\dot{y}}{y}(a - by) \stackrel{(4.2)}{=} \\ &= (a - by)(c - dx) - (a - by)(c - dx) = 0 \quad \square \end{aligned}$$

Nyní ukážeme, že funkce  $V(x, y) : (0, +\infty) \times (0, +\infty) \rightarrow (0, +\infty)$  nabývá maxima v I. kvadrantu v bodě  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ .

*Důkaz.*  $V(x, y)$  je nezáporná na  $(0, +\infty) \times (0, +\infty)$  a je z třídy  $C^\infty(0, +\infty) \times (0, +\infty)$  díky diferencovatelnosti funkcí  $g(x)$  a  $h(y)$ .

$$0 = \frac{\partial}{\partial x} V(x, y) = \frac{\partial}{\partial x} g(x)h(y) \quad \text{a} \quad 0 = \frac{\partial}{\partial y} V(x, y) = \frac{\partial}{\partial y} h(y)g(x)$$

Nyní stačí položit

$$\frac{\partial}{\partial x} g(x) = 0 \quad \text{a} \quad \frac{\partial}{\partial y} h(y) = 0$$

$$0 = \frac{\partial}{\partial x} g(x) = (c - dx)x^{c-1} \exp(-dx) \Rightarrow c - dx = 0 \quad (4.5)$$

$$0 = \frac{\partial}{\partial y} h(y) = (a - by)y^{a-1} \exp(-by) \Rightarrow a - by = 0 \quad (4.6)$$

Tedy jediným kandidátem na extrém je bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ . Pro vyšetření charakteru podezřelého bodu použijeme 4.4

$$\frac{\partial^2 \tilde{V}}{\partial x^2}(x, y) = -\frac{c}{x^2} \quad \frac{\partial^2 \tilde{V}}{\partial y^2}(x, y) = -\frac{a}{y^2} \quad \frac{\partial^2 \tilde{V}}{\partial x \partial y}(x, y) = 0$$

, potom označíme-li  $\mathbf{M}$  matici druhých parciálních derivací v bodě  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ .

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} -\frac{d}{c} & 0 \\ 0 & -\frac{b}{a} \end{pmatrix}$$

Matice  $\mathbf{M}$  je diagonální členy na hlavní diagonále jsou záporné, matice  $\mathbf{M}$  je negativně definitní  $\Rightarrow$  bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  je bodem lokálního maxima funkce  $\tilde{V}(x, y)$ , ale funkce  $\tilde{V}(x, y)$  vznikla složením prosté funkce a  $V(x, y) \Rightarrow$  bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  je bodem maxima funkce  $V(x, y)$ . Dále bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  je bodem globálního maxima v I. kvadrantu. Ukážeme, že pro libovolné  $\varepsilon > 0$  existuje  $K$  kompakt a  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}) \in K$  tak, že funkce  $V(x, y) < \varepsilon$  mimo  $K$  v I. kvadrantu.

Zvolme  $\varepsilon > 0$  pevné, definujme  $K := \{(x, y) \in \mathbf{R}^2; [\frac{1}{L}, L] \times [\frac{1}{M}, M]\}$ , konstanty  $L > \max\{\frac{c}{d}, 1\}$ ,  $M > \max\{\frac{a}{b}, 1\}$ , hodnoty  $M, L$  budou upřesněny později. Chceme, aby  $V(x, y) < \varepsilon$  mimo  $K$  v I. kvadrantu. Z předchozího výpočtu víme: nutná podmínka extrému je splněna jen pro bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ , ale ten díky podmínkám na  $M$  a  $L$  leží v  $K$ .

Vsuvka: pro potřeby dalších výpočtů vyšetříme extrémy funkce  $g(x) = x^c \exp(-dx)$  na  $U := [0, \frac{1}{L}] \cup [L, +\infty)$ .  $g'(x) = (c - dx)x^{c-1} \exp(-dx)$ , potom  $g'(x) > 0$  na  $(0, \frac{1}{L})$ ,  $g'(x) < 0$  na  $(L, +\infty)$  (z volby  $L$ ) a  $g(0) = \lim_{x \rightarrow +\infty} g(x) = 0 \Rightarrow \max_{x \in U} g(x) = \max\{g(L), g(\frac{1}{L})\}$ . Díky volbě  $L$  se dá  $\max_{x \in U} g(x) < \varepsilon$  pro libovolné  $\varepsilon > 0$ . To nám plyne ze spojitosti  $g$  na  $U$  a anulování se v limitě do "0-" a do "+ $\infty$ ". Totéž platí pro  $h(y)$  na  $[0, \frac{1}{M}] \cup [M, +\infty)$

$V(x, y)$  nabývá extrému jen na  $\partial K$ , díky rozseparovanosti  $V(x, y)$  na  $g(x)$  a  $h(y)$  a faktu, že stačí hledat maximální hodnotu jen ve "vrcholech" obdélníku (vlastnosti  $g$  a  $h$  diskutované ve vsuvce), který tvoří  $\partial K$ . Nyní stačí zvolit konstanty  $M$  a  $L$  tak, aby platilo

$$\max\{g(\frac{1}{L})h(\frac{1}{M}); g(\frac{1}{L})h(M); g(L)h(\frac{1}{M}); g(L)h(M)\} < \varepsilon \quad (4.7)$$

Potom bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  je bodem globálního maxima  $V(x, y)$  v I. kvadrantu. □

**Lemma 4.1.3.** *Úrovňové křivky (vrstevnice)  $V(x, y)$  jsou v I. kvadrantu jednoduché křivky.*

*Důkaz.* Opět uvažujme  $\tilde{V}(x, y) = \log(V(x, y))$  v I. kvadrantu, označme

$$\tilde{V}(x, y) = c \log x - dx + a \log y - by = G(x) + H(y) \quad (4.8)$$

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} G(x) = -\frac{c}{x^2} \quad \frac{\partial^2}{\partial y^2} H(y) = -\frac{b}{y^2}$$

Matice druhých parciálních derivací je diagonální a negativně definitní v I. kvadrantu  $\Rightarrow \tilde{V}(x, y)$  je ryze konkávní v I. kvadrantu  $\Rightarrow$  úrovněvé křivky jsou jednoduché uzavřené křivky.

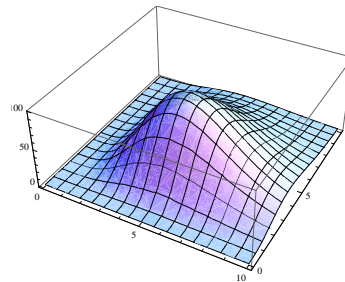
$$\begin{pmatrix} -\frac{c}{x^2} & 0 \\ 0 & -\frac{b}{y^2} \end{pmatrix}$$

□

Nyní víme, že první integrál systému (4.2) je nezáporná funkce v I. kvadrantu, nabývá maxima ve stacionárním bodě systému (4.2). Navíc úrovněvé křivky  $V(x, y)$  jsou jednoduché uzavřené křivky. Definujme-li

$$W(x, y) := V\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) - V(x, y) \quad (4.9)$$

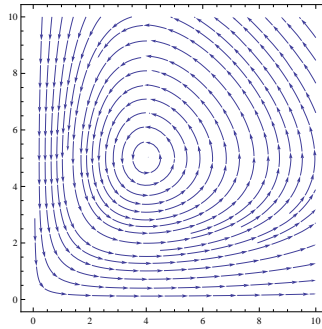
, pak  $W(x, y)$  je první integrál soustavy (4.2),  $W(x, y)$  je nezáporná funkce v I. kvadrantu a nabývá globálního minima v bodě  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ . Nyní si stačí uvědomit, že  $W(x, y)$  je Ljapunovská funkce systému (4.2). Z tohoto máme stabilitu bodu  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  a navíc řešení jsou periodické orbity, které obíhají bod  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ , protože první integrál je konstantní podél řešení a úrovněvé křivky  $W(x, y)$  jsou jednoduché uzavřené křivky.



Obrázek 4.1:

Na obrázku 4.1 je graf funkce  $V(x, y) = x^5 \exp(-x) y^4 \exp(-y)$  v I. kvadrantu. Na obrázku 4.1 je řešení Volterra-Lotkových rovnic s parametry  $a = 5, b = 1, c = 4, d = 1$

Všechny vlastnosti řešení systému (4.2) v I. kvadrantu se odvíjejí od vlastností  $W(x, y)$ , kolmé průměty vrstevnic funkce  $W(x, y)$  do roviny  $xy$  jsou řešením systému (4.2). Další zajímavou vlastností řešení systému (4.2) je přímá úměra mezi průměrnými počty kořisti (predátora) za dobu jedné periody a souřadnicemi stacionárního bodu.



Obrázek 4.2:

**Lemma 4.1.4.** *Nechť  $(x(t), y(t))$  je orbit netriviálního periodického řešení systému (4.2). Potom*

$$\bar{x} := \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} \quad \bar{y} := \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b}$$

, kde  $T$  je doba periody periodického řešení.

Poznámka: lemma nám říká, že integrální průměry počtu kořisti (predátora) za dobu jedné periody jsou rovny souřadnicím stacionárního bodu.

*Důkaz.*  $\frac{\dot{x}}{x} = (\log(x))' = a - by/$   $\frac{1}{T} \int_0^T dt \ 0 = a - b\bar{y} \Rightarrow \bar{y} = \frac{a}{b}$

Analogicky bychom zjistili, že

$$0 = c - d\bar{x} \Rightarrow \bar{x} = \frac{c}{d}$$

□

Lemma nám dává informaci o průměrném počtu kořisti (predátora) a vede k zajímavému výsledku. Budeme předpokládat, že lovíme intenzivně sardinky a sardinky loví žraloci. Pro tento stav najdeme hodnoty konstant  $a, b, c, d$ , jež se vyskytují ve Volterra-Lotkově modelu. Nyní přestaneme lovit sardinky, a to povede k prudkému zvýšení přirozeného přírůstku počtu sardinek  $a \nearrow A$ , ale zbylé konstanty se nezmění. Dalo by se očekávat, že se průměrný počet sardinek zvýší. Nyní nám lemma říká, že průměrný počet sardinek je  $\bar{x} = \frac{c}{d}$  a průměrný počet žraloků je  $\bar{y} = \frac{A}{b}$ . Interpretace výsledků říká, že když přestaneme lovit sardinky, tak se jejich průměrný počet nezmění, ačkoliv se průměrný počet žraloků zvýší. Neboli jakkoliv intenzivní rybolov nemá vliv na průměrné stavy ryb.

Volterra-Lotkův model je jednoduchý, dobře se s ním pracuje, ale nemá praktické využití. Povoluje při absenci predátora exponenciální nárůst kořisti, což nemá obdobu v praktickém modelování vývoje populací. Dále



člen  $-bxy$  říká, že predátor neustále loví a nikdy nemá dost. Lemma nám dalo zajímavý výsledek, který je v běžné praxi nemožný. Některé nedostatky se dají odstranit a na jednu možnost se podíváme v podkapitole Upravený Volterra-Lotkův model.

## 4.2 Holling-Tannerův model

V minulé kapitole jsme se seznámili s Volterra-Lotkovým modelem, provedli podrobnou analýzu a ukázali si nereálnost tohoto modelu. Holling-Tannerův model se snaží odstranit nereálnosti Volterra-Lotkova modelu, celá úprava je ve speciální volbě funkcí, které realizují přirozené přírůstky a úbytky, tímto postupem získáme systém (4.10).

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a\left(1 - \frac{x}{K}\right)x - w\frac{xy}{D+x} \\ \dot{y} &= b\left(1 - J\frac{y}{x}\right)y \end{aligned} \quad (4.10)$$

$a, b, w, K, D, J > 0$

Systém rovnic (4.10) nazveme Holling-Tannerův model systému dravec-kořist a nyní se podíváme na členy vystupující v modelu.

- (a)  $a\left(1 - \frac{x}{K}\right)x$  tento člen popisuje vývoj populace kořisti bez přítomnosti predátora. Z první kapitoly víme, že růst populace je limitován maximálním počtem kořisti  $K$ , která se užíví v daném prostředí, tedy nemůže nastat exponenciální nárůst kořisti.
- (b)  $\frac{wx}{D+x}$  tento člen popisuje působení predátora na populaci kořisti a říká nám kolik kořisti bylo zabito predátorem za jednotku času. Dále tento člen říká, že predátor se nasytí a už neloví dál. V modelu (4.2) jsme měli člen  $bx$ , který říkal, že predátor loví úměrně k počtu kořisti. V případě systému (4.10) je  $\frac{wx}{D+x} < w$  pro  $\forall x > 0$  a

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} w\frac{x}{D+x} = w$$

- (c)  $b\left(1 - J\frac{y}{x}\right)y$  popisuje hynutí(množení) predátora a číslo  $J$  říká kolik kořisti musí jeden predátor ulovit, aby neumíral hladu.

Nyní se podíváme na vlastnosti řešení systému (4.10):

- (i) pravá strana systému (4.10) je spojitá pro  $\forall (x_0, y_0)$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje lokálně řešení procházející bodem  $(x_0, y_0)$ .
- (ii) pravé strany jsou diferencovatelné v I. kvadrantu, potom dle důsledku Picardovy věty 2.0.5 jsou řešení určena lokálně jednoznačně.

Systém není definovaný na ose  $y$ . Vzniká zajímavá otázka, zda existuje řešení systému (4.10), které v limitě dokonverguje na osu  $y$ . Položíme-li  $y_0 \equiv 0$ , pak dostaneme rovnici pro  $x$  ve tvaru

$$\dot{x} = a(K - x)x$$

a vzniklé řešení neopustí osu  $x$ . Nyní si ukážeme, že žádné řešení neopustí I. kvadrant. Víme, že na ose  $x$  máme řešení systému (4.10). Kdyby nějaké řešení protlo osu  $x$ , tak dostaneme spor s jednoznačností. Zbývá osa  $y$ . Zvolme malé  $\epsilon > 0$  a definujme si výsek

$$M_\epsilon := \{(x, y) \in (0, +\infty) \times (0, +\infty); x < \epsilon \ y > \frac{2x}{J}\}$$

a zvolme bod  $(x_0, y_0)$  z  $M_\epsilon$  a nyní se podíváme na chování systému v  $M_\epsilon$ . Kdyby řešení, které začne v bodě  $(x_0, y_0)$ , protlo osu  $y$ , tak k tomu dojde v konečném čase  $t_1$ . Kdyby řešení došlo na osu  $y$  pro  $t \rightarrow +\infty$ , pak by jediným kandidátem na limitu byl stacionární bod, ale systém (4.10) nemá žádné stacionární body na ose  $y$ . Dále  $\dot{y} < 0$  pro  $(x, y) \in M_\epsilon$ . Podívejme se na rovnice pro  $x$  a  $y$ .

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (a - wy)x + o(x^2) \\ \dot{y} &= -by + o(y^2) \end{aligned} \tag{4.11}$$

$\Rightarrow y \rightarrow 0; t \rightarrow +\infty$ . Dále od jistého času  $T > 0$  je výraz  $(a - wy(t)) > 0$  (protože  $a, w > 0$  a  $y \rightarrow 0+$ )  $\forall t > T \Rightarrow \exists L > 0$  tak, že  $\dot{x} \geq Lx$  pro  $t > T$ . Tato rovnice nám říká, že  $x \geq x(T)\exp(Lt)$ , a to je rostoucí funkce. Z toho máme okamžitě, že řešení ve směru osy  $x$  opustí výsek  $M_\epsilon$  v konečném čase a tedy řešení neprostne osu  $y$ . Z toho nám plyne, že ani jeden druh nevyhyne.

Nyní se podíváme na stacionární body systému (4.10).

$$\begin{aligned} 0 = \dot{x} &= x(a(K - x) - w\frac{y}{D + x}) \Rightarrow y = \frac{a}{w}(K - x)(D + x) \\ 0 = \dot{y} &= b(1 - \frac{Jy}{x})y \Rightarrow x = Jy \end{aligned}$$

Křivka pro  $\dot{x} = 0$  je parabola s kořeny v bodech  $x = K$  a  $x = -D$  a tato parabola má maximum v bodě  $\frac{K-D}{2}$ . Křivka pro  $\dot{y} = 0$  je přímka se směrnici  $\frac{1}{J}$ . Z toho dostáváme, že existuje jediný průsečík v I. kvadrantu. Označme tento průsečík  $(x^*, y^*)$  a zavedme nové proměnné  $X := \frac{x}{x^*}$  a  $Y := \frac{y}{y^*}$ , nebo-li převedeme systém (4.10) na berzozměrný tvar. Po dosazení do rovnice (4.10) obdržíme novou soustavu (4.12).

$$\begin{aligned}\dot{X} &= a\left(1 - \frac{X}{k}\right)X - wX\frac{Y}{d+X} \\ \dot{Y} &= b\left(1 - \frac{JY}{X}\right)Y\end{aligned}\quad (4.12)$$

Označíme-li  $k := \frac{K}{x^*}$  a  $d := \frac{D}{x^*}$ , pak dostáváme, že stacionární bod v proměnných  $X, Y$  má souřadnice

$$(X^*, Y^*) = \left(1, \frac{a}{w}(d+1)\left(1 - \frac{1}{k}\right)\right) = (1, J^{-1}) \quad (4.13)$$

Poznámka: pro určení stacionárního bodu jsme použili trik přeškálování měřítko na osách  $x, y$ . V nových proměnných má stacionární bod na ose  $x$  souřadnici 1, a z toho jsme dopočítali  $y$ -ovou souřadnici a našli vztah mezi konstantami, které se vyskytují v Holling-Tannerově modelu.

Pro vyšetření stability stacionárního bodu použijeme větu o linearizované stabilitě. Označme  $\mathbf{W}$  jako gradientní matici vektoru pravých stran v bodě  $(X^*, Y^*)$ .

$$\mathbf{W} = \begin{pmatrix} a\left(-\frac{1}{k} + \frac{w}{aJ(1+d)^2}\right) & -\frac{w}{1+d} \\ \frac{b}{J} & -b \end{pmatrix}$$

Podívejme se na

$$\det(\mathbf{W}) = ab\left(\frac{1}{k} + \frac{wd}{aJ(1+d)^2}\right) > 0 \quad (4.14)$$

$$\operatorname{tr}(\mathbf{W}) = a\left(\frac{w}{aJ(1+d)^2} - \frac{1}{k}\right) - b = \frac{a(k-d-2)}{k(1+d)} - b \quad (4.15)$$

$\operatorname{tr}(\mathbf{W})$  může být kladná i záporná. Bod  $(X^*, Y^*)$  je asymptoticky stabilní podle věty o linearizované stabilitě, když je reálná část spektra gradientní matice záporná. Podle lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$  víme, že když  $\det(\mathbf{W}) > 0$  a  $\operatorname{tr}(\mathbf{W}) < 0$ , potom reálná část spektra matice  $\mathbf{W}$  je záporná. Z tohoto máme ihned podmínky na  $(a, b, k, d)$

$$b > \frac{a(k-d-2)}{k(1+d)} \quad (4.16)$$

Při splnění podmínek pro  $(a, b, k, d)$  máme dle věty o linearizované stabilitě asymptotickou stabilitu bodu  $(X^*, Y^*)$ .

Když bude  $\operatorname{tr}(\mathbf{W}) > 0$  a víme, že  $\det(\mathbf{W}) > 0$ , potom dle lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$  víme, že  $\operatorname{Re}(\lambda_1) > 0$  a  $\operatorname{Re}(\lambda_2) > 0$ , potom dle věty o linearizované nestabilitě máme nestabilitu bodu  $(X^*, Y^*)$ . V případě  $\operatorname{tr}(\mathbf{W}) = 0$  nevíme obecně nic.

Nyní se podíváme na existenci periodických řešení. Pro použití Poincaré-Bendixonovy věty potřebujeme najít omezenou invariantní oblast. Zvolme nezápornou funkci  $V(x, y) = \frac{x^2}{2a} + \frac{y^2}{2b}$  a spočtěme orbitální derivaci  $\dot{V}$  pro systém (4.12).

$$\dot{V} = \frac{2x}{2a}\dot{x} + \frac{2y}{2b}\dot{y} = \left(x^2 - \frac{wyx^2}{(D+x)} - \frac{x^3}{K} + y^2 - \frac{J}{x}y^3\right) \quad (4.17)$$

Nyní použijeme polární souřadnice v I. kvadrantu, abychom ukázali, že  $\exists R > 0$  dostatečně velké tak, aby  $\dot{V} < 0$  pro  $\forall(x, y)$  z I. kvadrantu splňující následující nerovnost  $\frac{x^2}{2a} + \frac{y^2}{2b} \leq R^2$ .

$$\begin{aligned} \dot{V}(r \cos \varphi, r \sin \varphi) &= r^2 \cos^2 \varphi - \frac{r^3 \cos^3 \varphi}{K} - \frac{wr^3 \sin \varphi \cos^2 \varphi}{a(D+r \cos \varphi)} + r^2 \sin^2 \varphi - \frac{Jr^3 \sin^3 \varphi}{r \cos \varphi} = \\ &= r^2 \left(1 - \frac{r \cos^3 \varphi}{K} - \frac{wr \sin \varphi \cos^2 \varphi}{a(D+r \cos \varphi)} - \frac{J \sin^3 \varphi}{\cos \varphi}\right) \leq r^2 \left(1 - \frac{r \cos^3 \varphi}{K} - \frac{J \sin^3 \varphi}{\cos \varphi}\right) = \\ &= r^2 \left(1 - \frac{r \cos^3 \varphi}{K} - J \sin \varphi \frac{1-\cos^2 \varphi}{\cos \varphi}\right) = r^2 \left(1 - \frac{r \cos^3 \varphi}{K} - J \operatorname{tg} \varphi + J \sin \varphi \cos \varphi\right) \leq \\ &\leq r^2 \left(1 + J - \frac{r \cos^3 \varphi}{K} - J \operatorname{tg} \varphi\right) < 0 \end{aligned}$$

pro  $\forall \varphi \in (0, \frac{\pi}{2})$ ,  $r > R$ ,  $R$  dostatečně velké, protože  $\cos \varphi$  je omezená funkce a pro malé úhly zařídíme platnost nerovnosti vhodnou volbou  $r$  a pro úhly blízko  $\frac{\pi}{2}$  zajistí platnost nerovnosti neomezenost funkce  $\operatorname{tg} \varphi$  ( $\lim_{\varphi \rightarrow \frac{\pi}{2}^-} \operatorname{tg} \varphi = +\infty$ ).

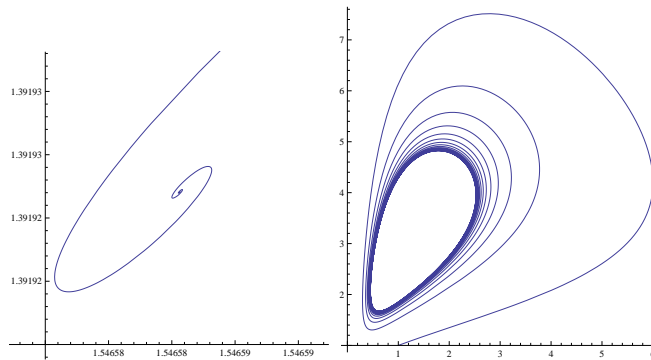
Poznámka: V odhadech jsme využili  $-\frac{wr^3 \sin \varphi \cos^2 \varphi}{a(D+r \cos \varphi)} \leq 0$  pro  $\varphi \in (0, \frac{\pi}{2})$  a známých vzorců pro goniometrické funkce a faktu, že  $\sin \varphi$  i  $\cos \varphi$  jsou nezáporné a omezené funkce na  $(0, \frac{\pi}{2})$ .

Nyní máme zaručeno, že  $\dot{V} < 0$  pro dostatečně velké  $r$  z polárních souřadnic a kruhová výseč určená osami  $x$ ,  $y$  a grafem  $x^2 + y^2 = R^2$ , kde  $R > r$  (z polárních souřadnic), obsahuje  $(x^*, y^*)$ . Tato kruhová výseč je omezená, tedy její uzávěr je kompakt, a invariantní - označme si ji  $\Delta$ . Pro použití Poincaré-Bendixonovy věty 2.0.14 potřebujeme, aby tato invariantní množina neobsahovala stacionární bod. Za předpokladu, že  $\operatorname{tr}(\mathbf{A}) > 0$  (víme  $\det(\mathbf{W}) > 0 \xrightarrow{\text{lemma}} \operatorname{Re}(\lambda_1) > 0$  a  $\operatorname{Re}(\lambda_2) > 0$ ) stacionární bod "odpuzuje" řešení ve všech směrech (nebo-li při obrácení času  $t := -t$ , změní všechna vlastní čísla znaménka a dostaneme asymptotickou stabilitu stacionárního bodu - tj. negativní asymptotickou stabilitu), zvolme  $\epsilon > 0$  malé, def.  $\Omega := \Delta - \overline{B_\epsilon((x^*, y^*))}$  Nyní je  $\Omega$  omezená invariantní množina neobsahující stacionární bod, potom dle Poincaré-Bendixonovy věty 2.0.14  $\exists \Gamma$  periodický orbit systému (4.12), ke kterému se všechna řešení, jež započnou mimo  $(x^*, y^*)$  a  $\Gamma$  asymptoticky přimykají.

Když bude

$$b > \frac{a(k-d-2)}{k(1+d)} \quad (4.18)$$

, potom optimálním stavem je stabilní stacionární bod  $(x^*, y^*)$ , ke kterému se budou všechna řešení sbíhat.



Obrázek 4.3:

V případě

$$b < \frac{a(k - d - 2)}{k(1 + d)} \quad (4.19)$$

je optimálním stavem periodický orbit a nestabilní stacionární bod. Když  $(x_0, y_0) \neq (x^*, y^*)$ , potom dle Poincaré-Bendixonovy věty 2.0.14 se všechna řešení budou navíjet na periodický orbit  $\Gamma$ , protože periodický orbit je  $\omega$  limitní množina. Ta řešení, která započnou v  $Int\Gamma$ , se budou navíjet zevnitř, a ta řešení, která započnou v  $Ext\Gamma$ , se budou navíjet z vnějšku.

Případ, kdy nastane rovnost, neuvažujeme, protože v praxi se vstupní data získávají empirickými měřeními a všechny konstanty vyskytující se v modelu jsou potom zatíženy chybou, proto pro praxi neuvažujeme rovnost.

Na obrázku 4.2 je graficky znázorněné řešení systému 4.10. Na prvním obrázku je vidět stabilní spirála, která vznikne při koeficientech  $a = 1, b = 1, k = 10, w = 1, d = 0.1, J = \frac{30}{27}$ . Na druhém obrázku je vidět periodický orbit a navíjející se řešení, který vznikne při koeficientech  $a = 3, b = 1, k = 10, w = 2, d = 1, J = \frac{10}{27}$ .

Holling-Tannerův model se dá velmi dobře použít pro modelování reálných situací. Konstanty vyskytující se v modelu se získají empirickým měřením a potom stačí dosadit do jednoduché rovnice, podle znaménka určíme  $\text{tr}(\mathbf{W})$  a dle diskuze provedené podle znaménka  $\text{tr}(\mathbf{W})$  snadno určíme, jak se systém bude vyvíjet do budoucna. Dalším důležitým výsledkem Holling-Tannerova modelu je, že se systém stabilizuje - systém spěje k jednomu optimálnímu bodu, nebo systém spěje k periodickému ději, který můžeme interpretovat takto: dojde-li k markantnímu přemnožení kořisti, tak po čase celý systém sám přejde na optimální periodický děj, nebo systém přejde do optimálního bodu - příroda se sama postará o rovnováhu. Pomocí tohoto mo-

delu si můžeme představit situaci, jak se v Yellowstoneském národním parku přemnožili jeleni a vlci byli vybiti. Přemnožení jeleni páchali velké škody a po vysazení vlků do volné přírody se počet jelenů začal snižovat a systém jeleni-vlci po čase přešel na jeden z optimálních stavů. Další trochu paradoxní využití Holling-Tannerova modelu je modelování humanitární pomoci. Předpokládejme, že někde na Zemi máme skupinu lidí, která je v kritické hmotné nouzi a je přímo závislá na humanitární pomoci. Nyní v pozici kořisti by bylo množství dodané pomoci a v pozici predátora by byla skupinka lidí. Množení kořisti by vyjadřovalo dodávání hmotné pomoci, které by se odvyjelo od množství již dodané a uskladněné pomoci. Význam konstant by byl následující:  $a$  rychlost dodávání humanitární pomoci,  $K$  maximální množství uskladnitelné pomoci, člen  $\frac{wxy}{d+y}$  by vyjadřoval čerpání pomoci,  $J$  počet jednotek pomoci, které musí jeden jedinec vyčerpat, aby neumíral.

### 4.3 Upravený Volterra-Lotkův model

Volterra-Lotkův model jsme už podrobně analyzovali a objasnili si všechny jeho nevýhody. Nyní se podíváme na upravený Volterra-Lotkův model, kde budeme neustále hlídat populaci kořisti. Např. aplikace postříku

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - \varepsilon x - by) \\ \dot{y} &= y(-b + dx)\end{aligned}\tag{4.20}$$

$a, b, c, d, \varepsilon > 0$

Model (4.20) se liší od Volterra-Lotkova modelu jen v rovnici pro kořist, člen  $-\varepsilon x$  dělá regulaci růstu kořisti

- (i) pravé strany jsou spojité v  $\mathbb{R}^2$ , potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje lokálně řešení procházejícím bodem  $(x_0, y_0)$  z I. kvadrantu.
- (ii) pravé strany jsou diferencovatelné v  $\mathbb{R}^2$ , potom dle Picardovy věty 2.0.5 jsou řešení v I. kvadrantu určena lokálně jednoznačně.

Řešení neopustí I. kvadrant

*Důkaz.* Pro  $x \equiv 0$  dostaneme  $\dot{y} = -cy$  a tato rovnice má řešení pro všechna  $y_0$  na ose  $y$ , naopak pro  $y \equiv 0$  dostaneme  $\dot{x} = x(a - \varepsilon x)$ , to je ale logistická rovnice a o ní víme, že má řešení pro všechna  $x_0$  na ose  $x$ . Nyní kdyby řešení opustilo I. kvadrant, tak by muselo protnout osu  $x$  či  $y$ , ale tím bychom obdrželi ihned spor s jednoznačností. Nyní víme, že ani jeden druh nevyhyne.  $\square$

Stacionární řešení systému (4.20) najdeme řešením této soustavy rovnic.

$$\begin{aligned}0 &= x(a - \varepsilon x - by) \\ 0 &= y(-c + dx)\end{aligned}\tag{4.21}$$

Z výpočtu zjistíme, že jsou jen 3 stacionární body:  $(0, 0)$ ,  $(\frac{a}{\varepsilon}, 0)$  a  $(\frac{c}{d}, \frac{ad-\varepsilon c}{bd})$ . První a druhý stacionární bod leží na ose  $x$ , zajímavý je třetí bod. Pokud budeme předpokládat tuto podmínku na koeficienty:  $ad - \varepsilon c > 0$ , potom budeme mít stacionární bod uvnitř I. kvadrantu.

Stabilita stacionární bodů

Označme  $\mathbf{B}(x, y)$  gradientní matici pravých stran

$$\mathbf{B}(x, y) = \begin{pmatrix} a - 2\varepsilon x - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{pmatrix}$$

Bod  $(0, 0)$  je nestabilní, protože řešení pro  $y \equiv 0$  odbíhají od počátku a protože pro  $x$  blízko počátku  $\dot{x} = x(a - \varepsilon x) > 0$ . Pro vyšetření bodu  $(\frac{a}{\varepsilon}, 0)$  použijeme metodu linearizace.

$$\mathbf{B}\left(\frac{a}{\varepsilon}, 0\right) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{ba}{\varepsilon} \\ 0 & -c + \frac{da}{\varepsilon} \end{pmatrix}$$

$$\det(\mathbf{B}) = \frac{a}{\varepsilon}(c\varepsilon - da) < 0 \quad (4.22)$$

$$\text{tr}(\mathbf{B}) = \frac{-a\varepsilon - c\varepsilon + da}{\varepsilon}$$

Pozn.:  $\det(\mathbf{A}) < 0$ , protože předpokládáme  $c\varepsilon - da < 0$

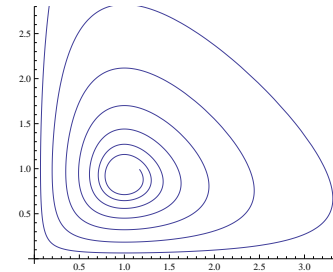
Dle lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$  existuje jedno vlastní číslo  $\lambda \in \sigma(\mathbf{A})$  tak, že  $\text{Re}(\lambda) > 0 \Rightarrow$  nestabilita bodu  $(\frac{a}{\varepsilon}, 0)$

Nejzajímavější je třetí bod.

$$\mathbf{B}\left(\frac{c}{d}, \frac{ad - \varepsilon c}{bd}\right) = \begin{pmatrix} -\frac{\varepsilon c}{d} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad - \varepsilon c}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\det(\mathbf{B}) = \frac{c}{d}(ad - \varepsilon c) > 0 \quad (4.23)$$

$$\text{tr}(\mathbf{B}) = -\frac{\varepsilon c}{d} < 0$$



Nyní dle lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$  máme asymptotickou stabilitu stacionárního bodu  $(\frac{c}{d}, \frac{ad-\varepsilon c}{bd})$ .

Na obrázku 4.3 je znázorněno řešení systému (4.20) s parametry  $a = 1$ ,  $b = 1, c = 1, d = 1, \varepsilon = 0.1$

Ještě jedna otázka zůstala nezodpovězená. Existuje nějaká počáteční podmínka  $(x_0, y_0)$ ,  $\varepsilon > 0$  a  $a, b, c, d > 0$  tak, aby vznikl netriviální periodický orbit systému 4.20? Odpověď je záporná.

*Důkaz.* K důkazu použijeme Bendixson-Dulacovo kritérium 2.0.15 a za  $B(x, y) := \frac{1}{xy}$ , potom  $B$  je diferencovatelná funkce v I. kvadrantu a  $\operatorname{div}(Bf) = \frac{\partial}{\partial x}(\frac{a-\varepsilon x-by}{y}) + \frac{\partial}{\partial y}(\frac{dx-c}{x}) = -\frac{\varepsilon}{y} < 0$ , potom dle Bendixson-Dulacova kritéria 2.0.15 neexistuje netriviální periodický orbit systému 4.20.  $\square$

Na tomto modelu můžeme vidět, že i při nepatrném zásahu do populace kořisti ( $\varepsilon$  hodně malé) dostáváme stabilní spirálu v I. kvadrantu a 2 nestabilní stacionární body. Když se zpětně podíváme na řešení Volterra-Lotkova modelu (uzavřené jednoduché křivky), vidíme ihned velkou změnu, nebo-li nepatrná změna rovnic vede k prudkým změnám v chování řešení. Tento jev se tradičně nazývá nerobustnost. Model je robustní, když "malá" změna rovnice nevede k velkým změnám v chování řešení. Tedy Volterra-Lotkův model není robustní.

## 4.4 Model soutěžení

Nyní se podíváme na model, který nepatří do systémů dravec-kořist, ale byla by škoda ho zde neuvést. Nyní budeme mít dvě populace, které na sebe neútočí, ale sdílejí společné prostředí, které užíví jen konečný počet jedinců a tyto populace se ovlivňují jen tak, že si užívají vzájemně potravu.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax\left(1 - \frac{x}{K_1} - c_{1,2}\frac{y}{K_1}\right) \\ \dot{y} &= by\left(1 - \frac{x}{K_2} - c_{2,1}\frac{y}{K_2}\right) \end{aligned} \quad (4.24)$$

$$a, b, c_{1,2}, c_{2,1}, K_1, K_2 > 0$$

Nyní se podrobněji podíváme na koeficienty v modelu (4.24).  $a, b$  jsou koeficienty přirozeného růstu,  $K_1, K_2$  jsou kapacity prostředí a říkají, kolik jedinců druhu  $x, y$  se v daném prostředí užíví a členy  $c_{1,2}$  a  $c_{2,1}$  jsou koeficienty ovlivnění. Než se podíváme na analýzu tohoto modelu, provedeme substituci.

$X = \frac{x}{K_1}, Y = \frac{y}{K_2}, d_{1,2} = c_{1,2}\frac{K_1}{K_2}, d_{2,1} = c_{2,1}\frac{K_1}{K_2}, \rho = \frac{b}{a}$  a  $\tau = at$   
 Touto substitucí převedeme systém (4.24) na tzv. bezrozměrný tvar



$$\begin{aligned}\dot{X}(\tau) &= X(\tau)(1 - X(\tau) - d_{1,2}Y(\tau)) \\ \dot{Y}(\tau) &= \rho Y(\tau)(1 - Y(\tau) - d_{2,1}X(\tau))\end{aligned}\tag{4.25}$$

Nyní budeme analyzovat model (4.25), protože je jednodušší než původní model, ale vše důležité - stabilita a asymptotické chování - zůstalo zachováno.

- (i) pravé strany jsou spojité v I. kvadrantu, potom dle Peanovy věty 2.0.1 existuje řešení procházející bodem  $(X_0, Y_0)$ .
- (ii) pravá strana je diferencovatelná v I. kvadrantu, potom dle důsledku Picardovy věty 2.0.5 jsou řešení procházející bodem  $(X_0, Y_0)$  určena lokálně jednoznačně.

Nyní se podíváme na to, že řešení neopustí I. kvadrant. Zvolme  $x \equiv 0$ , potom systém (4.25) přejde v rovnici  $\dot{Y} = \rho Y(1 - Y)$  a z druhé kapitoly víme, že tato rovnice má řešení pro  $\forall y_0$ . Další speciální volbou  $y \equiv 0$  zjistíme, že na ose  $x$  existuje řešení pro všechna  $x_0$ . Nyní kdyby řešení, které započne v I. kvadrantu, opustilo I. kvadrant, tak by muselo protnout jednu z os, a tím bychom jsme obdrželi spor s jednoznačností. Nyní víme, že ani jeden druh nevyhyne v konečném čase.

Stacionární body systému (4.25) najdeme řešením této soustavy rovnic

$$\begin{aligned}0 &= X(1 - X - d_{1,2}Y) \\ 0 &= Y(1 - Y - d_{2,1}X)\end{aligned}\tag{4.26}$$

$S_0 = (0, 0)$ ,  $S_1 = (1, 0)$ ,  $S_2 = (0, 1)$  a  $S_3 = \left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)$   
 $d_{1,2}d_{2,1} \neq 1$  a  $(d_{1,2} < 1 \wedge d_{2,1} < 1) \vee (d_{1,2} > 1 \wedge d_{2,1} > 1)$

Nyní se podíváme na stabilitu jednotlivých bodů.  $S_0$  je nestabilní, protože řešení, která započnou v okolí počátku na ose  $X$  či  $Y$ , odbíhají po ose  $X$  i  $Y$  od počátku.

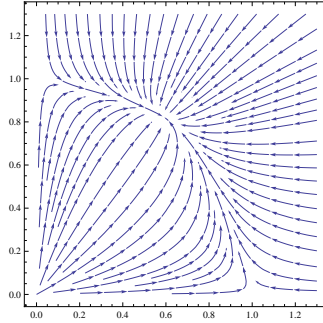
Označme si  $\mathbf{V}(X, Y)$  gradientní matici systému (4.25) v bodě  $(X, Y)$

$$\mathbf{V}(X, Y) = \begin{pmatrix} 1 - 2X - d_{1,2}Y & -d_{1,2}X \\ -\rho d_{2,1}Y & \rho(1 - 2Y - d_{2,1}X) \end{pmatrix}$$

Stabilita ostatních bodů je závislá na míře vzájemného ovlivnění. Nebudeme zde uvádět všechny matice, jejich stopy a determinanty. Všechny dílčí výsledky jsou uvedeny v appendixu. Jediný zajímavý výsledek obdržíme pro  $d_{1,2} < 1$  a  $d_{2,1} < 1$ . Při těchto parametrech je stacionární bod  $S_3 = \left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)$  asymptoticky stabilní a to nám říká, že oba druhy přežijí, přičemž jiné nastavení parametrů vede k vyhynutí jednoho z druhů.

$$\det(\mathbf{V}) = \left( \frac{1 - d_{1,2}}{1 - d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1 - d_{2,1}}{1 - d_{1,2}d_{2,1}} \right) > 0 \quad (4.27)$$

$$\text{tr}(\mathbf{V}) = \left( \frac{1 - d_{1,2}}{1 - d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1 - d_{2,1}}{1 - d_{1,2}d_{2,1}} \right) < 0$$



Potom dle lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$  máme, že obě vlastní čísla gradientní matice mají zápornou reálnou část  $\Rightarrow$  asymptotická stabilita. Ostatní body jsou nezajímavé. Analýza stability, gradientní matice a jejich determinanty a stopy jsou uvedeny v apendixu.

Neuvažovali jsme tuto rovnost  $d_{1,2} = d_{2,1} = 1$ . Tato rovnost nám říká, že se oba druhy ovlivňují stejnou měrou, ale pro praktické užití je naprosto nevhodná, protože získaná data jsou vždycky zatížena chybou a tato rovnováha je velmi křehká. Kdyby platila rovnost, tak nemáme jeden stacionární bod, ale celou úsečku stacionárních bodů  $S := (X, Y) \in \mathbb{R}^2; 1 - X - Y = 0$ . Při jakkoliv malé změně vzájemného ovlivňování ( $d_{1,2} = d_{2,1} \pm \varepsilon$ ) se úsečka  $S$  rozpadne na několik stacionárních bodů. Tento model je použitelný pro modelování soužití dvou druhů, které nejsou ve vztahu dravec-kořist, ale ovlivňují se nepřímo. Další využití v praxi by mohlo být modelování "soužití" velkých obchodů a malých prodejen v jednom městě.

# Kapitola 5

## Závěr

V této práci jsme se seznamovali a podrobně analyzovali klasické modely popisující množení a vzájemné vztahy mezi dravcem a kořistí. Dozvěděli jsme se mnoho zajímavých informací a poznali výhody a nevýhody všech studovaných modelů a ukázali si jejich použití v praxi.

Viděli jsme, jak vypadají řešení obyčejných diferenciálních rovnic, soustav diferenciálních rovnic a všimli si optimálních stavů ke kterým se stavy kořistí a dravců blíží.

Vlastní aplikace modelů typu dravec-kořist je velmi rozmanitá a nemusí se vztahovat jen na živočišnou sféru. Stačí jen vybrat vhodné představitele dravce a kořisti. Například ve 3. kapitole jsme nastínili použití Holling-Tannerova modelu na určení optimálního dodávání humanitární pomoci, aby se dodaná pomoc nezkažila a populace příjemců neměnila svůj stav (neumírali z nedostatku). Toto je jen jedno z mnoha použití.

Práce jako taková je jen ilustrací dané problematiky a některé získané výsledky jsou okamžitě aplikovatelné.

Např. když budeme používat Holling-Tannerův model na modelování, tak stačí získané koeficienty dosadit do jednoduchých nerovností a víme okamžitě, jak se bude systém vyvíjet do budoucna. Dále modelů používaných pro praktické modelování systémů "dravec-kořist" je mnoho a v této práci jsme nastínili metody analýzy takovýchto modelů a poznali, jak vytvářet modely pro dané situace. Při psaní rovnic pro složitější situace se dá začlenit do rovnic explicitně čas, ale tím se ztratí mnoho hlubokých tvrzení, které jsou formulovány pro autonomní systémy.

Existují složitější modely, které popisují vzájemné vztahy tří živočišných druhů, které jsou založeny myšlenkově na Holling-Tannerově modelu. Jako příklad bych uvedl ostrov, kde žijí jen kočky, krysy a ptáci - kočky loví krysy a ptáky, krysy loví ptáky. Model pro tuto situaci byl sestaven a založen na myšlenkách Holling-Tannerova modelu. Kompletní analýza tohoto modelu včetně stability stacionárního řešení byla publikována v časopise *Bulletin of Mathematical Biology* 67 (2005).

# Kapitola 6

## Apendix

### 6.1 A - dodatky k Modelu soutěžení

V modelu soutěžení jsme neuvedli stabilitu (nestabilitu) stacionárních bodů  $S_1$ ,  $S_2$  a  $S_3$  pro různá nastavení parametrů. Nyní v rychlosti uvedeme veškeré dílčí výsledky a závěry o stabilitě (resp. nestabilitě) pomocí lemmatu o spektru matice  $2 \times 2$ . Pod slovy stabilita (nestabilita) budeme rozumět asymptotickou stabilitu (nestabilitu) vyšetřovaného stacionárního řešení

bod  $S_1 = (1, 0)$

$$\mathbf{V}(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -d_{1,2} \\ 0 & \rho(1 - d_{2,1}) \end{pmatrix}$$

$$\det(\mathbf{V}(1, 0)) = -\rho(1 - d_{2,1})$$

$$\text{tr}(\mathbf{V}(1, 0)) = -1 + \rho(1 - d_{2,1})$$

Případy:

(a)  $d_{1,2} < 1$ ,  $d_{2,1} < 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}(1, 0)) < 0 \Rightarrow$  nestabilita

(b)  $d_{1,2} > 1$ ,  $d_{2,1} > 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}(1, 0)) > 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{V}(1, 0)) < 0 \Rightarrow$  asymptotická stabilita

bod  $S_2 = (0, 1)$

$$\mathbf{V}(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - d_{1,2} & 0 \\ -\rho d_{2,1} & -\rho \end{pmatrix}$$

$$\det(\mathbf{V}(0, 1)) = -\rho(1 - d_{1,2})$$

$$\det(\mathbf{V}(0, 1)) = -\rho d_{1,2} + 1 - d_{1,2}$$

Případy:

(a)  $d_{1,2} < 1$ ,  $d_{2,1} < 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}(0, 1)) < 0 \Rightarrow$  nestabilita

(b)  $d_{1,2} > 1$ ,  $d_{2,1} > 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}(0, 1)) > 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{V}(0, 1)) < 0 \Rightarrow$  asymptotická stabilita

pro  $S_3 = \left( \frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} \right)$

$$\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right) = \begin{pmatrix} \frac{-1+d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} & -d_{1,2}\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} \\ -\rho d_{2,1}\frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} & \rho\frac{-1+d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} \end{pmatrix}$$

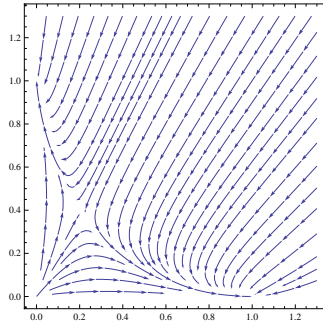
$$\det(\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)) = \frac{\rho}{(1-d_{1,2}d_{2,1})^2}(-1+d_{1,2})(-1+d_{2,1})(1+d_{1,2}d_{2,1})$$

$$\text{tr}(\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)) = \frac{-1+d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}} + \frac{-1+d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}$$

Případy:

(a)  $d_{1,2} < 1, d_{2,1} < 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)) > 0$  a  $\text{tr}(\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)) < 0 \Rightarrow$  stabilita

(b)  $d_{1,2} > 1, d_{2,1} > 1$ , potom  $\det(\mathbf{V}\left(\frac{1-d_{1,2}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}, \frac{1-d_{2,1}}{1-d_{1,2}d_{2,1}}\right)) < 0 \Rightarrow$  nestabilita



Obrázek 6.1:

Na obrázku 6.1 jsou znázorněna řešení systému 4.25 s parametry  $d_{1,2} = 2$ ,  $d_{2,1} = 3$  a  $\rho = 1$ . Z obrázku je vidět, že stacionární řešení odpovídající bodu  $S_3$  je nestabilní, zatímco body  $S_1$  a  $S_2$  jsou asymptoticky stabilní.

## 6.2 B - dodatky k Upravenému Volterra-Lotkovu modelu

V podkapitole Upravený Volterra-Lotkův model jsme měli systém (4.20).

Mohli jsme si ulehčit práci zavedením této substituce:

$X(\tau) = \frac{dx(\tau)}{c}$ ,  $Y(\tau) = \frac{by(\tau)}{a}$ ,  $\tau = at$ ,  $\rho = \frac{c}{a}$  a  $\hat{\varepsilon} = \frac{c\varepsilon}{ad}$ , potom se systém (4.20) převede na tzv. bezrozměrný tvar:

$$\begin{aligned} \dot{X}(\tau) &= X(1 - \hat{\varepsilon}X - Y) \\ \dot{Y}(\tau) &= \rho Y(X - 1) \end{aligned} \tag{6.1}$$

Analýza takto transformovaného modelu je jen o něco jednodušší než analýza původního systému. Metoda převádění na bezrozměrný tvar se dobře využije v situacích, kde se vyskytuje mnoho konstantních koeficientů a vhodnou substitucí se dá snížit počet koeficientů.

# Literatura

- [1] Kofroň J.: *Obyčejné diferenciální rovnice v reálném oboru*, skriptum, Karolinum, Praha 2004.
- [2] Chicone C.: *Ordinary differential equations with applications*, Springer, 2006
- [3] Arrowsmith D.: *Dynamical systems* , Chapman and Hall/CRC, 1998.