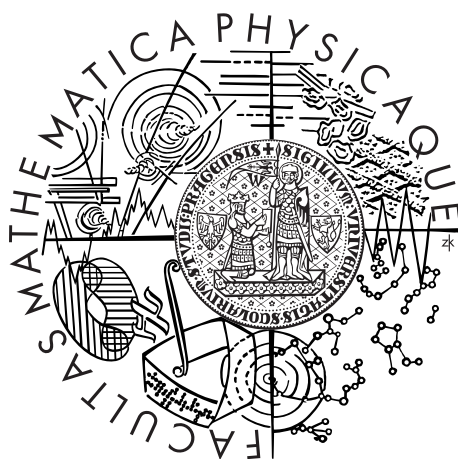


Univerzita Karlova v Praze
Matematicko-fyzikální fakulta

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



Adam Ráž

Dynamické vlastnosti ekologických modelů

Katedra matematické analýzy

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Milota Jaroslav, CSc.

Studijní program: Matematika

Studijní obor: obecná matematika

Praha 2011

Děkuji vedoucímu bakalářské práce panu doc. RNDr. Jaroslavu Milotovi, CSc. za vstřícnost, za pozornost, kterou věnoval mé práci, a za jeho odborné rady při vypracování této bakalářské práce.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů, literatury a dalších odborných zdrojů.

Beru na vědomí, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorského zákona v platném znění, zejména skutečnost, že Univerzita Karlova v Praze má právo na uzavření licenční smlouvy o užití této práce jako školního díla podle §60 odst. 1 autorského zákona.

V dne

Podpis autora

Název práce: Dynamické vlastnosti ekologických modelů

Autor: Adam Ráž

Katedra: Katedra matematické analýzy

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Milota Jaroslav, CSc.

Abstrakt: V práci se seznamujeme s výhodami i nevýhodami spojitého modelování koexistence populací. Podrobně analyzujeme klasický Lotka-Volterrův model dvou populací ve vztahu dravec-kořist. Ukazujeme jeho chování v nepřítomnosti jednoho druhu. Dokazujeme existenci periodických řešení a vyšetřujeme asymptotické vlastnosti modelu. Zavádíme ekologickou stabilitu modelu a z hlediska tohoto pojmu analyzujeme Lotka-Volterrův model.

Klíčová slova: Lotka-Volterrův model, dravec-kořist, ekologická stabilita

Title: Dynamical Properties of Ecological Models

Author: Adam Ráž

Department: Department of Mathematical Analysis

Supervisor: doc. RNDr. Milota Jaroslav, CSc.

Abstract: In this thesis we study advantages and disadvantages of continuous modelling of population coexistence. We analyze in detail the Lotka-Volterra equations, which model the population dynamics of predator-prey interactions. We analyze the behavior in the absence of one species. We prove the existence of periodic solutions and analyze asymptotic properties of the model. We introduce an ecological stability of a model and in the terms of ecological stability we analyze the Lotka-Volterra model.

Keywords: Lotka-Volterra model, predator-prey, ecological stability

Obsah

Seznam použitých zkratk	1
Úvod	2
1 Spojité modelování	4
1.1 Základy spojitého modelování	4
1.2 Asymptotické vlastnosti spojitých modelů	5
1.3 Zavedení modelu typu dravec-kořist	7
2 Lotka-Volterrův model	11
2.1 Zavedení Lotka-Volterrova modelu	11
2.2 Transformace modelu	13
2.3 Stabilita a periodicitu řešení	14
2.4 Další vlastnosti Lotka-Volterrova modelu	18
2.5 Ekologická stabilita	19
Závěr	20
Seznam použité literatury	21

Seznam použitých zkratek

\mathbb{R}	reálná čísla
Ω^0	vnitřek množiny Ω
$\partial\Omega$	hranice množiny Ω
$\overline{\Omega}$	uzávěr množiny Ω
(a, b)	otevřený interval a, b
$[a, b]$	uzavřený interval a, b
\dot{x}	značí $\frac{dx}{dt}$
$f'(x)$	Jacobiho matice zobrazení f v bodě x
$\nabla f(x)$	gradient f v bodě (x)
$\langle \cdot, \cdot \rangle : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$	standardní skalární součin na \mathbb{R}^2
$A \subsetneq B$	množina A je vlastní podmnožina B

Úvod

Pozorováním přírodních jevů v nejrůznějších ekosystémech narážíme na mnohdy stále rychleji měnící se velikosti populací různých živočichů i rostlin. Jsou například roky, kdy se kůrovec přemnoží a lesníci si s ním neví rady a pak přijdou léta, kdy po něm není ani stopy. Pozorování přinášejí důvod předpokládat, že takovéto jevy nejsou závislé jen na vnějších podmínkách pro kvalitu života populace kůrovce či smrku, ale závisí dosti i na vlastním vztahu těchto dvou (a mnohdy i více) populací. Právě tuto vnitřní závislost se můžeme snažit popsat a matematicky analyzovat.

Předpokládejme tedy, že máme nějaký počet populací (populací rozumějme soubor živočichů či rostlin stejného druhu žijící na daném území), které jsou spolu ve vzájemném vztahu. V případě kůrovce a smrku můžeme jejich koexistenci definovat jako vztah dravce a kořisti. Tento vztah je typický tím, že za přítomnosti kořisti (smrku) dravec (kůrovec) prosperuje a množí se. Naopak populace kořisti za přítomnosti dravce nepřežívá a její členové umírají. Pro toto společenství bývá ještě typická podmínka přežívání jednotlivých populací jako takových. Dravec sám (bez nebo s malou přítomností kořisti) nepřežívá – nemá se čím živit. Zato kořist bez dravce nemá přirozeného nepřitele a tak se celkem volně množí. V kapitole 1.3 (zavedení modelu dravec-kořist) tyto 4 podmínky snadno matematicky vyjádříme.

V obecnosti nás bude zajímat celý ekosystém s více než dvěma populacemi. V případě dvou populací budeme zavádět dvě veličiny x (v práci zpravidla označuje množství kořisti), y (množství dravce), v případě více populací bychom zavedli více veličin. Jakým způsobem ale budeme jejich množství modelovat v čase? Zodpovězením na tuto otázku určíme vhodný typ modelu. Pokud by nás zajímalo jejich určení v nějakých přesně daných časových intervalech, mohli bychom na veličinu x nahlížet jako na posloupnost $(x_n)_{n=1}^k$, kde bychom v každém z k časových bodů znali množství populací a na jejich základě mohli určit vývoj do dalších (pozdějších) časových bodů. Toto by vedlo na tzv. diskrétní model. Mohli bychom ale od časového vývoje očekávat víc. Předpokládejme, že velikost populací je tak velká, že by nás mohla zajímat prakticky v každém čase. Zároveň dodejme trochu matematické představitosti a předpokládejme, že vývoj populací je spojitý. Nahlížejme tedy na x jako na funkci $x(t)$, kde parametr t (čas) budeme brát z nějakého vhodného intervalu. Budoucí vývoj v modelu definují pomocí diferenciální rovnice, ve které nebudu uvažovat žádné časové zpoždění, tj. vývoj modelu v nějakém konkrétním čase t_0 je závislý toliko na veličinách $x(t_0), y(t_0)$ v tomto čase, ne dřívějším. Jedná se tedy o tzv. modely bez paměti.

V této práci jsem zvolil spojitý model bez paměti zejména proto, že je průhlednější a názornější. Necelé množství x můžeme interpretovat jako hustotu populace na daném území. Je zřejmé, že čím větší populace budeme modelovat, tím menší chybu volbou spojitého modelu uděláme. Zároveň budu uvažovat u populací jen jejich hustotu na daném území a nebude mě zajímat pohyb jedinců. Budu předpokládat, že při množení nehrají roli vzdálenosti mezi jedinci ani jejich

vzájemné rozdíly (tj. nehraje roli přirozený výběr apod.), všichni jsou si rovni. Budu modelovat tedy tzv. panmiktické populace.

V hlavní části práce (kapitola 2.1) definuji Lotka-Volterrův model jako jeden ze základních modelů vztahu dravec-kořist a budu ho podrobně analyzovat. Z jeho analýzy vyplývá celkem zajímavá vlastnost vývoje populací a to je periodicitu. Definujeme (kapitola 2.5) také tzv. ekologickou stabilitu a kooperativnost modelu a určíme, jakou z podmínek Volterrův model splní.

1. Spojité modelování

1.1 Základy spojitého modelování

Základem spojitého modelování ve vší obecnosti je soustava diferenciálních rovnic. V této práci nás bude zajímat pouze jeho speciální případ — soustava obyčejných diferenciálních rovnic prvního řádu. Navíc budeme modelovat zjednodušený případ, kdy v každém čase další populační vývoj závisí pouze na aktuálních velikostech populací, nikoliv však na čase ani na předchozím vývoji systému. Tento předpoklad nám umožňuje brát jako základ pro spojitý modely autonomní systém.

Definice (Autonomní systém). Vektorová diferenciální rovnice

$$\dot{x} = f(x), \tag{1.1}$$

kde \dot{x} značí $\frac{dx}{dt}$, $f : \Omega \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ je lokálně lipschitzovská vzhledem k proměnné x a Ω je otevřená souvislá množina, se nazývá *autonomní systém*. Proměnnou t budeme nazývat *čas*. *Řešením* budeme důsledně rozumět maximální řešení.

Za spojitý model budeme v této práci považovat autonomní systém s tím rozdílem, že nebudeme vždy uvažovat předpoklad, že Ω je otevřená množina. V modelech budeme nejčastěji uvažovat $\Omega = [0, +\infty)^n$, přičemž na $\partial\Omega$ bude funkce f definována tak, že řešení bude jednoznačné na celé Ω . Na $\partial\Omega$ tedy budeme řešit rovnici zvlášť a na Ω^0 platí již všechna tvrzení o autonomních systémech. Základní tvrzení 1.1.1 ukazuje, že absolutní hodnota času nehraje při zkoumání řešení roli. Můžeme tedy bez újmy na obecnosti předpokládat, že $t \in \mathbb{R}$ a že počáteční čas $t_0 = 0$.

Tvrzení 1.1.1. *Nechť funkce $\varphi(t)$ je řešení systému (1.1) na intervalu (c, d) a nechť $\alpha \in (-\infty, +\infty)$. Pak funkce $\varphi(t + \alpha)$ je řešení systému (1.1) s definičním intervalem $(c - \alpha, d - \alpha)$.*

Důkaz. Najdete v KOFROŇ[2] str. 253. □

Pro řešení systému (1.1) je typická jak rychlost vývoje, která je určena vektorem $f(x)$, tak množina bodů, kterými řešení projde. Dle následujících vět zjistíme, že tato množina je jednoznačně určena libovolným bodem x_0 , který je v ní obsažen a který určuje řešení počáteční podmínkou $x(0) = x_0$.

Definice (Trajektorie, singulární bod, cyklus). Nechť $X \subset \Omega$ je množina $\{\varphi(t) : t \in \mathbb{R}\}$, kde $\varphi(t)$ je řešení systému (1.1). X se nazývá *trajektorie* systému. Množina $X^+ = \{\varphi(t), t \in [t_0, +\infty)\}$, resp. $X^- = \{\varphi(t), t \in (-\infty, t_0]\}$ se nazývá *kladná*, resp. *záporná polotrajektorie* vycházející z bodu $\varphi(t_0)$.

Trajektorie, která odpovídá řešení $\varphi(t) = x_0 \in \Omega$ se nazývá *singulární bod* (nebo také *stacionární bod*, *degenerovaná trajektorie*) systému. Trajektorie, která je uzavřenou křivkou, se nazývá *cyklus*.

Tvrzení 1.1.2. *Dvě trajektorie X, Y systému (1.1) jsou buď disjunktní nebo totožné. Každým bodem Ω tedy prochází právě jedna trajektorie.*

Důkaz. Najdete v KOFROŇ[2] str. 253. □

Věta 1.1.3 (O typech trajektorií). *Mějme trajektorii X a jí odpovídající řešení $\varphi(t)$ systému (1.1). Pak nastane právě jeden z těchto případů:*

1. *Trajektorie X je degenerovaná. Řešení $\varphi(t) = \bar{x}$ a $f(\bar{x}) = 0$.*
2. *X je cyklus a je homeomorfní s kružnicí. Řešení $\varphi(t) \neq \text{konst}$, ale existují $t_1 \neq t_2, t_1, t_2 \in \mathbb{R} : \varphi(t_1) = \varphi(t_2)$. Pak $\varphi(t)$ je periodické s periodou $t_2 - t_1$. Každou periodu p funkce $\varphi(t)$ lze psát ve tvaru $p = jq, q = \inf p, j$ je celé.*
3. *Trajektorie X sama sebe neprotíná. Řešení $\varphi(t) \neq \text{konst}$ a $\varphi(t_1) \neq \varphi(t_2)$ pro $t_1 \neq t_2 \Rightarrow f(\varphi(t)) \neq 0$ pro $t \in \mathbb{R}$. Zobrazení $\varphi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ je spojitě a prostě.*

Důkaz. Najdete v KOFROŇ[2] str. 254. □

Poznámka. Všechny předchozí definice a tvrzení 1.1.1, 1.1.2, 1.1.3 lze snadno rozšířit i na námi chápaný spojitý model, tj. autonomní systém, kde Ω nemusí být otevřená.

Nyní vidíme, že při zkoumání populačního vývoje z nějakého počátečního stavu může nastat pouze jedna ze tří možností. Buď je tento stav stacionární a již se na populačních hustotách nic nezmění, nebo se po čase dostane vývoj znovu do počátečního stavu a tento cyklus se bude stále opakovat, nebo se za třetí bude stav stále odvíjet, ale nedostane se nikdy do stavu, ve kterém již byl. Právě tento třetí typ vývoje nás bude zajímat z hlediska stability celého systému. Pro definici a zkoumání stability systému je dobré zavést si nejdříve nástroje na zkoumání asymptotických vlastností řešení. Vlastní pojmy vhodné pro biologické interpretace zavedeme později v kapitole 2.5.

1.2 Asymptotické vlastnosti spojitých modelů

Uvažujeme-li řešení vyskytující se v okolí stacionárního bodu, zajímá nás jeho vývoj čase. Pokud se každé takové řešení v čase limitně blíží ke stacionárnímu bodu, říkáme, že je onen bod asymptoticky stabilní. Podobně zavedeme stabilitu a nestabilitu — viz přesně v následujících definicích dle KOFROŇ[2] kap. 11. Pro analýzu charakteru systému nás nyní zajímá jen stabilita stacionárních bodů, nikoli všech řešení (jak se obvykle obecně stabilita definuje).

Definice (Ljapunovská stabilita a nestabilita). Říkáme, že stacionární bod x_0 systému (1.1) je *Ljapunovsky stabilní*, jestliže ke každému $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že každá kladná polotrajektorie soustavy (1.1) vycházející z bodu x_1 ležícího v δ -okolí bodu x_0 , leží celá v ε -okolí bodu x_0 . Stacionární bod, který není Ljapunovsky stabilní, nazýváme *Ljapunovsky nestabilní*.

Definice (Asymptotická Ljapunovská stabilita). Říkáme, že stacionární bod x_0 systému (1.1) je *asymptoticky Ljapunovsky stabilní*, jestliže je Ljapunovsky stabilní a jestliže existuje $\beta > 0$ takové, že každá kladná polotrajektorie soustavy (1.1) vycházející z bodu x_1 ležícího v β -okolí bodu x_0 , konverguje pro $t \rightarrow \infty$ k bodu x_0 .

Pro vyšetřování asymptotické Ljapunovské stability u autonomních systémů nám vystačí věta 1.2.1. Pokud ovšem nejsou splněny předpoklady věty, je ještě stále možné zjistit stabilitu pomocí sestavení tzv. Ljapunovské funkce a užitím věty 1.2.2.

Věta 1.2.1. *Mějme autonomní systém (1.1). Nechť $x_0 \in \Omega$ je stacionární bod a funkce f je diferencovatelná v bodě x_0 . Označme $J = f'(x_0)$ Jacobiho matici zobrazení f v bodě x_0 . Mají-li vlastní čísla J záporné reálné části, je stacionární bod x_0 asymptoticky Ljapunovsky stabilní. Má-li alespoň jedno vlastní číslo J kladnou reálnou část, je stacionární bod x_0 Ljapunovsky nestabilní.*

Důkaz. Najdete v KOFROŇ[2] str. 272. □

Definice (Ljapunovská funkce). Spojitá reálná funkce L se nazývá *Ljapunovská funkce* systému (1.1) v bodě $x_0 \in \Omega$, když existuje okolí G bodu x_0 takové, že jsou splněny následující podmínky:

1. $L(x_0) = 0$ a $L(x) > 0$ pro všechna $x \in G \setminus \{x_0\}$, tj. L je pozitivně definitní v okolí G bodu x_0 .
2. Je-li $\varphi(t)$ řešení systému (1.1) s počáteční podmínkou $\varphi(0) \in G$, pak $L(\varphi(t))$ je nerostoucí pro všechna $t \geq 0$, pro něž $\varphi(t) \in G$.

Věta 1.2.2. *Existuje-li Ljapunovská funkce systému (1.1) v bodě $x_0 \in \Omega$ a $f(x_0) = 0$, pak je bod x_0 Ljapunovsky stabilní.*

Důkaz. Vyplývá z věty 9.3 v KALAS, RÁB[1] na str. 142 a z poznámky 3.2 na str. 126. □

Větami 1.2.1 a 1.2.2 lze celkem dobře charakterizovat chování spojitých modelů v nejbližším okolí stacionárních bodů. Jak se ovšem vyvíjejí řešení, která mají počáteční podmínku ve větší vzdálenosti? Směřují k nějakému bodu či k nějakému cyklu? Nebo úplně divergují? Tyto vlastnosti pomůže lépe charakterizovat tzv. ω -limitní množina trajektorie, která obsahuje body, ke kterým se řešení odpovídající trajektorii blíží. Zavedeme si také základní tvrzení 1.2.3, které nám umožní ω -limitní množiny lépe určovat. Jako velice užitečná se pak ukáže věta 1.2.4 (*Poincaré-Bendixon*), která se při znalosti ω -limitních množin hodí k hledání cyklů a stacionárních bodů. Ta ovšem platí jen pro dvourozměrný případ, ve více rozměrech je situace značně komplikovanější.

Definice (ω -limitní množina). Mějme autonomní systém (1.1), $x_0 \in \Omega$ a trajektorii X , které odpovídá řešení $\varphi(t)$ splňující počáteční podmínku $\varphi(0) = x_0$. Řekneme, že množina bodů $z \in \Omega$, k nimž existuje posloupnost reálných čísel $(t_i)_{i=1}^{\infty}$ taková, že platí

$$\lim_{i \rightarrow \infty} t_i = +\infty, \quad \lim_{i \rightarrow \infty} \varphi(t_i) = z,$$

se nazývá ω -limitní množina bodu x_0 a značíme ji $\omega(x_0)$.

Zřejmě je $\omega(x_0)$ rovna $\omega(y)$ pro všechny body $y \in X$. Můžeme tedy ekvivalentně mluvit o ω -limitní množině trajektorie X .

Tvrzení 1.2.3. *Mějme autonomní systém (1.1) a $n = 2$. Pak platí následující tvrzení:*

1. Množina $\omega(x_0)$ je uzavřená vzhledem k Ω pro $x_0 \in \Omega$.
2. Množina $\omega(x_0)$ je invariantní pro $x_0 \in \Omega$, tj. je-li $y \in \omega(x_0)$ a $\varphi(t)$ je řešení, pro které platí $\varphi(0) = y$, pak je $\varphi(t) \in \omega(x_0)$ pro všechna $t \in \mathbb{R}$.
3. Necht' $F \subset \Omega$ je uzavřená množina. Existují-li $t_0 \in \mathbb{R}, x_0 \in \Omega$ takové, že pro řešení $\varphi(t)$ splňující $\varphi(0) = x_0$ platí, že $\varphi(t) \in F$ pro $t \geq t_0$, pak $\omega(x_0) \subseteq F$.
4. Necht' $F \subset \Omega$ je kompaktní množina. Existují-li $t_0 \in \mathbb{R}, x_0 \in \Omega$ takové, že pro řešení $\varphi(t)$ splňující $\varphi(0) = x_0$ platí, že $\varphi(t) \in F$ pro $t \geq t_0$, pak $\omega(x_0) \neq \emptyset$.

Důkaz. Plyne snadno z definice. Tvrzení najdete v KURZWEIL[3] str. 289. □

Věta 1.2.4 (Poincaré-Bendixon). *Mějme autonomní systém (1.1) a $n = 2$. Necht' $x_0 \in \Omega$, $\omega(x_0)$ je kompaktní a $f(y) \neq 0$ pro $y \in \omega(x_0)$. Potom $\omega(x_0)$ je trajektorie periodického řešení systému, a tedy cyklus.*

Důkaz. Najdete v KURZWEIL[3] str. 294. □

V nové terminologii nyní snadno vidíme, že ω -limitní množinou stacionárního bodu je onen bod. Dále ω -limitní množinou cyklu je onen cyklus. Zajímavé je tedy zkoumat ω -limitní množiny trajektorií třetího typu, které již mohou být různé. Zřejmě v případě asymptoticky stabilního stacionárního bodu existuje jeho okolí, v němž se vyskytují pouze trajektorie, jejichž ω -limitní množina je onen stacionární bod.

1.3 Zavedení modelu typu dravec-kořist

V této práci budeme zkoumat pouze dvourozměrný spojitý model. Omezme se tedy z obecného autonomního systému (1.1) na případ, kdy $n = 2$ a uvažujme reálnou interpretaci modelu, kdy budeme předpokládat, že velikosti populací jsou nezáporné. Budeme ovšem chtít modelovat i situace na kladných poloosách, tedy na hranici definičního oboru. Vyžadujeme proto, aby byl model definován i kousek za osami, abychom mohli využít vlastností autonomního systému přímo na osách.

Definice (Spojitý dvourozměrný model). Necht' $\varepsilon > 0$. Systém diferenciálních rovnic

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad (1.2)$$

kde x, y jsou reálné funkce a $f : (-\varepsilon, +\infty)^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ je spojitě diferencovatelná funkce, se nazývá *spojitý dvourozměrný model*. Je to zřejmě autonomní systém. Pokud nebude moci dojít ke zmatení, budeme uvažovat, že funkce f je definována na $\Omega = [0, +\infty)^2$ a více nebudeme zmiňovat, že je f ve skutečnosti definována na oblasti větší než Ω . První složku funkce f budeme označovat f_1 a druhou složku f_2 .

Hodnoty funkcí $x(t)$ a $y(t)$ interpretujeme jako hustotu populací v čase t na daném území. Vývoj těchto funkcí v čase t je tedy dán funkcí f , která závisí toliko na aktuálních hustotách populací v čase t . Je třeba najít podmínky, které si chceme klást na funkci f , aby náš model odpovídal reálné biologické interpretaci. Naším základním požadavkem je, aby při vývoji v čase každé řešení spojitého dvourozměrného modelu, které prochází bodem z množiny Ω^0 , zůstalo v množině Ω^0 . Definujme tedy tuto podmínku následovně.

Podmínka (R): Řekneme, že spojitý dvourozměrný model 1.3 splňuje podmínku *reálné biologické interpretace*, pokud pro každé řešení $\varphi(t)$ systému 1.3 takové, že $\varphi(0) \in \Omega^0$, platí, že $\forall t \in \mathbb{R} : \varphi(t) \in \Omega^0$.

Nalezneme tedy vhodný předpoklad pro funkci f tak, aby byla splněna podmínka (R). Asi nejpřirozenější je, že trajektorie na osách zůstávají na osách, osy jsou tedy invariantní, což díky tvrzení 1.1.2 o jednoznačnosti znamená, že trajektorie ohraničené osami skrze ně nemohou projít. Samotná invariantnost os popisuje, že v případě nepřítomnosti některé populace se její nepřítomnost nemůže změnit. Chceme tedy, aby pro všechna $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \Omega$ platilo

$$f_1 \begin{pmatrix} 0 \\ y \end{pmatrix} = 0 \text{ a } f_2 \begin{pmatrix} x \\ 0 \end{pmatrix} = 0. \quad (1.3)$$

Lemma 1.3.1. *Spojitý dvourozměrný model (1.2) splňuje podmínku reálné biologické interpretace (R), právě když pro funkci f platí rovnice (1.3).*

Důkaz. Předpokládejme nejdříve, že platí rovnice (1.3) a řešme soustavu (1.2) na ose x . Hledáme tedy řešení soustavy, kde $y = 0$. Máme nyní rovnici $\dot{y} = f_2 \begin{pmatrix} x \\ 0 \end{pmatrix} = 0$. Vývoj y složky řešení je tedy $y(t) = y_0 = 0$. Ať už je tedy $x(t)$ jakékoli, trajektorie řešení zůstane na ose x . Z tvrzení 1.1.2 tedy nemůže existovat trajektorie, která se ocitla na ose x a nebyla v ní obsažena celá. Podobně ukážeme pro druhou osu.

Nyní předpokládejme, že neplatí rovnice (1.3), tedy zvolme bez újmy na obecnosti případ, že existuje $y_0 \in [0, +\infty)$ takové, že $f_1 \begin{pmatrix} 0 \\ y_0 \end{pmatrix} = c \neq 0$. Z tvrzení 1.1.2 jistě prochází tímto bodem jednoznačné řešení, které v první složce vypadá jako spojitá funkce $x(t)$, pro kterou platí v nějakém čase $t_0 \in \mathbb{R} : x(t_0) = 0$ a její derivace $\dot{x}(t_0) = c$. Z matematické analýzy víme, že existují body t_1, t_2 na δ -okolí bodu t_0 takové, že $x(t_1) > 0$ a $x(t_2) < 0$. Ze spojitosti trajektorie tedy můžeme

usoudit, že řešení projde bodem na ose i bodem v množině Ω^0 . Neplatí tedy podmínka (R). \square

Nyní, když máme základní matematický model dvou populací, budeme chtít určit další podmínky pro model, které nám umožní interpretovat jednotlivé populace dle jejich typu. Konkrétně budeme chtít zavést biologický model dravec-kořist, který definujeme na základě vývoje populací bez přítomnosti druhé a za přítomnosti druhé. Tyto požadavky shrneme v následujících biologických podmínkách:

Podmínka (K): Pro nízké hustoty populace kořisti platí, že se hustota za nepřítomnosti dravce zvyšuje.

Podmínka (D): Hustota populace dravce se za nepřítomnosti kořisti snižuje.

Podmínka (D-K): Zvyšování hustoty populace dravce má za následek snížení růstu populace kořisti.

Podmínka (K-D): Zvyšování hustoty populace kořisti má za následek zvýšení růstu populace dravce.

Poznámka. Místo podmínky (K) se někdy uvádí podmínka (K^*), která uvažuje nějakou maximální kapacitu prostředí, po jejímž překročení se již hustota populace kořisti nezvyšuje.

Podmínka (K^)*: Pro nízké hustoty populace kořisti platí, že se hustota za nepřítomnosti dravce zvyšuje. Pro vysoké hustoty populace kořisti platí, že se hustota již dále nezvyšuje.

Když jsou na model splněny požadavky (K), (D), (D-K) a (K-D), můžeme model biologicky interpretovat jako model typu dravec-kořist. Zavedeme si tedy následující definici.

Definice (Spojitý dvourozměrný model typu dravec-kořist). Řekneme, že systém (1.2) je *spojitý dvourozměrný model typu dravec-kořist*, pokud systém splňuje podmínku reálné biologické interpretace (R) a platí následující 4 podmínky:

1. $\exists K > 0 \forall x \in (0, K) : f_1(x, 0) > 0$
2. $\forall y \in (0, +\infty) : f_2(0, y) < 0$
3. v každém bodě Ω^0 : $\frac{\partial f_1}{\partial y} < 0$
4. v každém bodě Ω^0 : $\frac{\partial f_2}{\partial x} > 0$

Z interpretace funkce f v systému (1.2) snadno nahlédneme, že definice spojitého dvourozměrného modelu splňuje biologické podmínky. Body 1.-4. z definice po řadě odpovídají podmínkám (K), (D), (D-K), (K-D).

Standardně budeme označovat v modelu x hustotu populace kořisti na daném území a y hustotu populace dravce na daném území. Ono území je neurčitě definováno jako takové území, že jednotliví členové populací mají mezi sebou libovolně blízkou vzdálenost tak, aby pro účely modelování nehrála jejich poloha

žádnou roli. Jinými slovy nás nebude zajímat, jak je území velké ani kde a jak se jednotlivé organismy pohybují.

Výsledek této kapitoly shrneme v tvrzení 1.3.2, kde ukážeme nutnou a postačující podmínku, kterou musí naše spojité dvourozměrné modely splňovat, aby se o nich dalo mluvit jako o modelech typu dravec-kořist.

Tvrzení 1.3.2 (Dravec-kořist). *Nechť soustava rovnic*

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x, y) \\ h(x, y) \end{pmatrix} \quad (1.4)$$

je spojitý dvourozměrný model. Soustava (1.4) je spojitý dvourozměrný model typu dravec-kořist, právě když jsou splněny následující podmínky:

1. $\forall x, y \in [0, +\infty) : g\begin{pmatrix} 0 \\ y \end{pmatrix} = 0$ a $h\begin{pmatrix} x \\ 0 \end{pmatrix} = 0$
2. $\exists K > 0 \forall x \in (0, K) : g(x, 0) > 0$
3. $\forall y \in (0, +\infty) : h(0, y) < 0$
4. $\forall x, y \in (0, +\infty) : \frac{\partial g(x, y)}{\partial y} < 0$
5. $\forall x, y \in (0, +\infty) : \frac{\partial h(x, y)}{\partial x} > 0$

Důkaz. Plyne přímo z lemmatu 1.3.1 a definice. □

2. Lotka-Volterrův model

2.1 Zavedení Lotka-Volterrova modelu

Chceme-li zkoumat chování modelu dravec-kořist, bylo by dobré najít nějakou vhodnou reprezentaci. Za základní se považuje Lotka-Volterrův model, který jednoduchým způsobem popisuje vztah dvou populací a dá se snadno rozšířit či zobecnit pro více populací — viz např. SMÍTALOVÁ, ŠUJAN[4] str. 102. Zaveďme tedy a podrobně analyzujme jeho dvourozměrný základní případ, který je řešen v [4] na str. 61-65.

Definice (Lotka-Volterrův model). Diferenciální systém rovnic

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha x - \beta xy \\ k\beta xy - my \end{pmatrix}, \quad (2.1)$$

kde x, y jsou reálné funkce a $\alpha, \beta, k, m > 0$, nazýváme *Lotka-Volterrův model*.

Tvrzení 2.1.1. *Lotka-Volterrův model je spojitý dvourozměrný model typu dravec-kořist.*

Důkaz. Pravá strana soustavy (2.1) je zřejmě spojitě diferencovatelná funkce f dvou proměnných x, y na \mathbb{R}^2 . Systém rovnic (2.1) je tedy spojitý dvourozměrný model. Nyní užitím tvrzení 1.3.2, jejíž předpoklady snadno ověříme, dokážeme, že Lotka-Volterrův model je spojitý dvourozměrný model typu dravec-kořist. \square

Funkce $x(t)$ tedy odpovídá hustotě populace kořisti v čase t na daném území, $y(t)$ hustotě populace dravce v čase t na daném území. Můžeme se nyní pokusit interpretovat konstanty, které se v Lotka-Volterrově modelu vyskytují.

Koeficient α odpovídá relativní rodivosti kořisti, tj. množství potomstva, které se narodí jednomu členovi populace kořisti za jednotku času. Míra kořistění je v tomto modelu přímo úměrná velikosti obou populací a koeficient β odpovídá poměru kořistění, tj. určuje, jaká část setkání dravce s kořistí vede k ulovení kořisti za jednotku času. Koeficient k pak určuje míru přeměny energie získané z biomasy kořisti, tj. kolik se narodí jedinců dravce na počet ulovených jedinců kořisti. Nakonec koeficient m odpovídá relativní úmrtnosti dravce, tj. množství jedinců dravce, které zemřou na jednoho dravce za jednotku času.

Nutno dodat, že vysvětlení u relativní rodivosti a relativní úmrtnosti je mírně zjednodušené. Mohlo by se takto zdát, že v modelu neuvažujeme přirozenou smrt kořisti či narození dravce bez přímé podpory kořisti. Ve skutečnosti ale můžeme uvažovat, že relativní rodivost je rozdíl množství narozeného potomstva a množství zemřelých jedinců na jednoho člena za jednotku času. Relativní úmrtnost je pak opačný rozdíl, tj. rozdíl množství zemřelých a množství narozených jedinců na jednoho člena za jednotku času. Kladná relativní rodivost pak znamená, že se narodí více jedinců než zemře. A u relativní úmrtnosti

přesně naopak. Vhodná interpretace konstant α a m pak plyne z toho, že jsou vždy kladné a ze znamének, která v rovnici jejich členy mají. Je ale nutné potom vysvětlit, že se jedná pouze o přirozenou rodivost a úmrtnost a ne tu, která je důsledkem interakce populací.

Důsledkem tvrzení 2.1.1 je také značení, které přejímáme z kap. 1.3. Tedy, že $\Omega = [0, +\infty)^2$ je množina, na které budeme uvažovat definovanou funkci f takovou, že

$$f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x, y) \\ h(x, y) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha x - \beta xy \\ k\beta xy - my \end{pmatrix}.$$

Nyní budeme zkoumat vlastnosti řešení (2.1). Vyřešme nejdříve systém na poloosách, tedy na $\partial\Omega$, což jsou invariantní množiny (důsledek lemmatu 1.3.1).

Tvrzení 2.1.2. *Řešení systému (2.1) na $\partial\Omega$ obsahuje jediný stacionární bod $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$. Tento bod je l'japunovsky nestabilní. Kladná poloosa x je trajektorie systému a má ω -limitní množinu bod $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$, trajektorie na kladné poloose y je trajektorie systému a její ω -limitní množina je prázdná.*

Důkaz. Provedeme ve 3 krocích:

1. Předpokládejme, že $x(0) = 0$, $y(0) = y_0 \geq 0$. Nyní ze soustavy $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ -my \end{pmatrix}$ snadno plyne řešení:

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ y_0 e^{-mt} \end{pmatrix} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Tedy $\omega \begin{pmatrix} 0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \left\{ \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \right\}$.

2. Předpokládejme, že $x(0) = x_0 > 0$, $y(0) = 0$. Nyní ze soustavy $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha x \\ 0 \end{pmatrix}$ snadno plyne řešení:

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 e^{\alpha t} \\ 0 \end{pmatrix} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \begin{pmatrix} +\infty \\ 0 \end{pmatrix}$$

Tedy $\omega \begin{pmatrix} x_0 \\ 0 \end{pmatrix} = \emptyset$.

3. Speciálně pro $x(0) = 0$, $y(0) = 0$ je $\forall t \in \mathbb{R} : \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$. Bod $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ je tedy stacionární bod a z dvou předchozích bodů a definice plyne, že je to l'japunovsky nestabilní bod.

□

Z řešení na okrajích vidíme, že za nepřítomnosti dravce se kořist neomezeně (exponenciálně) množí. Abychom se více blížili realitě, upravuje se model tak, aby zohledňoval určitou kapacitu prostředí, po jejímž naplnění se již kořist dále nemnoží, tj podmínku (K^*) z kap. 1.3. To se dá zařídit např. úpravou systému 2.1 na následující systém

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha x - \beta xy - \gamma x^2 \\ k\beta xy - my \end{pmatrix}, \quad (2.2)$$

kde $\gamma > 0$. Tento model bude pak mít na osách dva stacionární body $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ a $\begin{pmatrix} \frac{\beta k}{\gamma m} \\ 0 \end{pmatrix}$, kde druhý bod je l'apunovsky nestabilní, ovšem za nepřítomnosti dravce (tedy jen na ose x) je asymptoticky l'apunovsky stabilní (podrobněji viz SMÍTALOVÁ, ŠUJAN[4] str. 66), tedy po překročení hustoty $\frac{\beta k}{\gamma m}$ je vidět, že je splněna podmínka (K^*) . Tento model obsahuje vnitrodruhovou konkurenci (u populace kořisti) a koeficient γ se interpretuje jako koeficient úmrtnosti v přímé závislosti na míře potkávání se jedinců populace kořisti. Tento model ale již dále v této práci nebudeme analyzovat.

2.2 Transformace modelu

Budeme vyšetřovat jen některé vlastnosti modelu jako je stabilita stacionárních bodů a periodicitu řešení. Tyto vlastnosti se zřejmě nemění dilatací ve směru os, provedeme proto následující substituci

$$X = \frac{k\beta x}{m}, \quad Y = \frac{\beta y}{\alpha},$$

kde $x, y \in \Omega$. Vznikne nám nová soustava

$$\begin{pmatrix} \dot{X} \\ \dot{Y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha X(1 - Y) \\ mY(X - 1) \end{pmatrix},$$

kteřou nyní budeme považovat za výchozí soustavu rovnic pro výpočty. Řešení původního systému (2.1) s počáteční podmínkou $\begin{pmatrix} x(0) \\ y(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$ snadno získáme zpětnou substitucí

$$x(t) = \frac{mX(t)}{k\beta}, \quad y(t) = \frac{\alpha Y(t)}{\beta}, \quad (2.3)$$

kde $\begin{pmatrix} X(t) \\ Y(t) \end{pmatrix}$ je řešení soustavy s počáteční podmínkou $\begin{pmatrix} X(0) \\ Y(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{k\beta x_0}{m} \\ \frac{\beta y_0}{\alpha} \end{pmatrix}$.

Uvažujme tedy zjednodušený Lotka-Volterrův model

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \zeta x(1 - y) \\ \eta y(x - 1) \end{pmatrix}, \quad (2.4)$$

kde $\zeta, \eta > 0$. V tvrzení 2.2.1 ukážeme, že stačí analyzovat vlastnosti tohoto zjednodušeného modelu, abychom získali vlastnosti modelu (2.1), tj. že modely jsou si v určitém smyslu ekvivalentní.

Tvrzení 2.2.1. *Existuje bijekce $\Phi : \Omega \rightarrow \Omega$ a platí, že každému řešení $\begin{pmatrix} X(t) \\ Y(t) \end{pmatrix}$ modelu (2.4) s počáteční podmínkou $\begin{pmatrix} X_0 \\ Y_0 \end{pmatrix}$ odpovídá ve vzájemně jednoznačném vztahu právě jedno řešení $\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$ modelu (2.1) s počáteční podmínkou $\begin{pmatrix} X_0 \\ Y_0 \end{pmatrix}$, kde $\alpha = \zeta$ a $m = \eta$, tak, že platí*

$$\forall t \in \mathbb{R} : \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \Phi \begin{pmatrix} X(t) \\ Y(t) \end{pmatrix}.$$

Důkaz. Definujme $\Phi \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\eta x}{k\beta} \\ \frac{\zeta y}{\beta} \end{pmatrix}$. Rovnost $\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \Phi \begin{pmatrix} X(t) \\ Y(t) \end{pmatrix}$ pak odpovídá substituci (2.3) s přeznačenými konstantami. Rovnost tedy platí z výsledků popsaných výše. Vzájemná jednoznačnost řešení pak plyne z vzájemné jednoznačnosti Φ a tvrzení 1.1.2 o jednoznačnosti řešení. \square

2.3 Stabilita a periodicitá řešení

Budeme hledat a vyšetřovat stacionární body modelu (2.4). Řešením soustavy $\begin{pmatrix} \zeta x(1-y) \\ \eta y(x-1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ zjistíme, že jediné možné stacionární body jsou $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ a $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. Zabývejme se nyní bodem $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. Pro jeho vyšetření z hlediska l'apunovské stability ovšem nebude možné použít větu 1.2.1 a budeme se muset pokusit sestrojít l'apunovskou funkci L . To se zdaří ve větě 2.3.4 a jako návod nám posloužila snaha o nalezení trajektorií systému v tvrzení 2.3.3, kde najdeme první integrál rovnice (2.4). Nejdříve si však dokážeme některé důležité vlastnosti funkce L .

Lemma 2.3.1. *Nechť $L : \Omega^0 \rightarrow \mathbb{R}$ je funkce definovaná následovně*

$$L \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} := \eta(x - \ln x - 1) + \zeta(y - \ln y - 1). \quad (2.5)$$

Pak L je nekonečně diferencovatelná, má jediný lokální extrém v bodě $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$, který je zároveň globální minimum a platí $L \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} = 0$.

Důkaz. Funkce L je zřejmě diferencovatelná na $\Omega^0 = (0, +\infty)^2$. Spočítejme partiální derivace:

$$\begin{aligned} \frac{\partial L}{\partial x} &= \eta \frac{x-1}{x}, \\ \frac{\partial L}{\partial y} &= \zeta \frac{y-1}{y}. \end{aligned}$$

Řešení soustavy $\eta \frac{x-1}{x} = 0 = \zeta \frac{y-1}{y}$ je na Ω^0 jediné $x = 1, y = 1$. Hodnota $L \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} = 0$. Zřejmě je v ostatních bodech L kladná (plyne z analýzy funkcí $\eta(x - \ln x - 1)$ a $\zeta(y - \ln y - 1)$). Bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ je tedy lokální i globální minimum. \square

Lemma 2.3.2. *Nechť L je funkce z (2.5). Definujme množiny*

$$K_c := \left\{ \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \Omega^0 : L \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c \right\} \text{ a} \quad (2.6)$$

Pak pro každé $c \in [0, +\infty)$ platí:

1. *Množina K_c je kompaktní.*
2. *Průnik libovolné přímky v Ω^0 s množinou K_c je množina obsahující maximálně dva prvky.*

Důkaz. Důkaz provedeme ve dvou krocích.

1. Ověříme, že K_c je omezená. Nechť $c \in [0, +\infty)$ je pevné. Označme $\delta := \max\{\frac{c}{\eta}, \frac{c}{\zeta}\}$ a $H_c := \{(x, y) \in \Omega^0 : x < e^{-\delta-1} \vee y < e^{-\delta-1} \vee x > 2\delta + 2 \vee y > 2\delta + 2\}$. Dokážeme, že $H_c \cap K_c = \emptyset$, z čehož již zřejmě plyne, že K_c je omezená. Ověříme, že když je splněna nějaká podmínka pro x z definice H_c , je již hodnota $L(x, y) > c$. Podmínky pro y by se ověřily obdobně.

(a) Nechť $x > 2\delta + 2$. Pak platí nerovnosti

$$L\left(\frac{x}{y}\right) \geq \eta(x - \ln x - 1) \geq \eta\left(\frac{x}{2} - 1\right) > \eta\delta \geq c.$$

(b) Nechť $x < e^{-\delta-1}$. Pak platí nerovnosti

$$L\left(\frac{x}{y}\right) \geq \eta(x - \ln x - 1) \geq \eta(\ln x^{-1} - 1) > \eta\delta \geq c.$$

Protože L je spojitě zobrazení z lemmatu 2.3.1, které můžeme restringovat na uzavřenou $\Omega^0 \setminus H_c$, je zřejmě K_c uzavřená množina. Tedy K_c je kompaktní.

2. Uvažujme pouze přímky, které protnou K_c alespoň ve dvou bodech $(x_1, y_1) \neq (x_2, y_2) \in \Omega^0$, ostatní zřejmě podmínku splňují. Přímku restringovanou na Ω^0 definuji takto

$$p := \{p_{\alpha, \beta} := \alpha \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} + \beta \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} : \alpha + \beta = 1, p_{\alpha, \beta} \in \Omega^0\}.$$

Ukážeme nyní, že na vnitřku úsečky $U := \{p_{\alpha, \beta} : \alpha + \beta = 1, \alpha, \beta \geq 0\}$ je hodnota funkce L ostře menší než c . Zvolme tedy pevně $\alpha, \beta > 0$ tak, aby platilo, že $\alpha + \beta = 1$. Zřejmě nyní bod $p_{\alpha, \beta} \in U$. Chceme dokázat nerovnost $L(p_{\alpha, \beta}) < c$. Protože $(x_1, y_1), (x_2, y_2) \in K_c$, platí z definice K_c , že $L(x_1, y_1) = L(x_2, y_2) = c$. Protože $c = \alpha c + \beta c$, můžeme psát $c = \alpha L(x_1, y_1) + \beta L(x_2, y_2)$. Chceme tedy dokázat nerovnost

$$L\left(\alpha \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} + \beta \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix}\right) < \alpha L\left(\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}\right) + \beta L\left(\begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix}\right).$$

Po dosazení a ekvivalentních úpravách nerovnice dojdeme až k výrazu

$$0 < \eta(\ln(\alpha x_1 + \beta x_2) - \alpha \ln x_1 - \beta \ln x_2) + \zeta(\ln(\alpha y_1 + \beta y_2) - \alpha \ln y_1 - \beta \ln y_2),$$

který (protože $\eta, \zeta > 0$) je splněn za předpokladu, že

$$\forall z_1, z_2 \in (0, +\infty) \ln(\alpha z_1 + \beta z_2) > \alpha \ln z_1 + \beta \ln z_2,$$

což je podmínka, která je z konkávnosti funkce \ln splněna vždy pro $\alpha, \beta > 0, \alpha + \beta = 1$. Dokázali jsme tedy, že na úsečce U jsou jediné dva body v K_c , a to její krajní body. Pomocí opačných nerovností bychom ukázali, že pro $p_{\alpha, \beta} \in p \setminus U$ platí $L(p_{\alpha, \beta}) > c$. Zřejmě tedy průnik $p \cap K_c = \{(x_1, y_1), (x_2, y_2)\}$.

□

Tvrzení 2.3.3. *Každá trajektorie systému (2.4) na Ω^0 je částí množiny K_c z (2.6) pro nějaké $c \in [0, +\infty)$. Zároveň pro každé řešení $\varphi(t)$ systému (2.4) na Ω^0 platí, že $\frac{dL(\varphi(t))}{dt} = 0$.*

Důkaz. Nechť $\varphi(t)$ je řešení systému (2.4) s počáteční podmínkou $\varphi(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0$. Předpokládejme nejdříve, že $\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. V takovém případě je trajektorie zřejmě bod $\{\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}\}$ a je dokonce roven degenerované křivce $K_0 = \{\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}\}$.

Zbývá případ, kdy $\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0 \setminus \{\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}\}$. Dosadíme řešení do funkce L a zderivujeme ji dle času v $t_0 \in \mathbb{R}$. Platí

$$\frac{dL(\varphi)}{dt}(t_0) = \langle \nabla L(\varphi(t_0)), \begin{pmatrix} \zeta x(t_0)(1 - y(t_0)) \\ \eta y(t_0)(x(t_0) - 1) \end{pmatrix} \rangle = 0$$

Zjistíme, že derivace funkce $L(\varphi(t))$ dle času je 0, z čehož plyne, že funkce $L(\varphi(t))$ je v čase konstantní. Neboli řešení prochází pouze body $\{\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} : L\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c\}$ pro nějaké $c \in \mathbb{R}$. Takové c je jednoznačně určeno počáteční podmínkou $L\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = c$ a z lemmatu 2.3.1 vyplývá, že $c \in (0, +\infty)$. □

Věta 2.3.4. *Nechť L je funkce z (2.5). Pak L je ljaminovská funkce systému (2.4) v bodě $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ a tento bod je ljaminovsky stabilní.*

Důkaz. Ověříme z definice, že L je ljaminovská funkce v bodě $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. Označme G jako δ -okolí bodu $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ takové, že $\delta = 0.5$. Zřejmě L je spojitá reálná funkce a na $G \setminus \{\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}\}$ je funkce kladná z lemmatu 2.3.1. $L\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} = 0$. Je tedy splněna první podmínka definice. Z tvrzení 2.3.3 je zřejmě splněna i druhá podmínka definice. Máme tedy ljaminovskou funkci v bodě $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$, který je stacionární bod systému (2.4), a dle věty 1.2.2 je tento bod ljaminovsky stabilní. □

Nyní, když známe stabilitu stacionárních bodů, zajímalo by nás ještě chování řešení v jejich okolí. Zejména nás zajímá otázka, zda je bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ asymptoticky ljaminovsky stabilní. Zjistíme, že není — viz důsledek 2.3.7. Nejdříve ale dokážeme ve větě 2.3.6, že každé řešení v systému (2.4) je periodické a tedy odpovídá cyklu. K tomu budeme potřebovat malé geometrické lemma 2.3.5.

Lemma 2.3.5. *Mějme $\Omega = (0, +\infty)$, na ní definovanou uzavřenou nedegenerovanou křivku $\varphi(t)$, $t \in [a, b]$, takovou, že $\forall t_1 < t_2 \in [a, b] : \varphi(t_1) = \varphi(t_2) \Rightarrow t_1 = a$ a $t_2 = b$, a bod $x \in \Omega$ takový, že pro každé $t \in [a, b] : \varphi(t) \neq x$. Pak existuje přímka, která prochází 3 různými body, z nichž jeden je x a zbylé dva leží na oné křivce.*

Důkaz. Popíši jen myšlenku důkazu. Zvolme libovolně body $x \neq y$ na křivce φ . Pokud body x, y, z leží na jedné přímce, je důkaz hotov. Předpokládejme tedy, že na přímce p leží y, z a ne bod x . Zřejmě existuje přímka q taková, že $x \in q$ a $p \cap q$ leží na úsečce $[y, z]$. Nyní zřejmě z bodu x vedou dvě různé cesty ψ_1, ψ_2 do bodu y takové, že vznikly změnou parametrizace křivky φ . Tyto dvě cesty se

nikde nekříží a obě nutně prochází přímkou q , každá v jiném bodě. Máme tedy hledané tři body. \square

Věta 2.3.6. *Každé řešení systému (2.4) s počáteční podmínkou $\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0 \setminus \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ je periodické a jeho trajektorie je cyklus, v jehož vnitřku leží stacionární bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$.*

Důkaz. Nechť $\varphi(t)$ je řešení (2.4) a platí, že $\varphi(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0 \setminus \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. Označme X jeho trajektorii, tedy $\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in X$. Vyšetřeme nyní ω -limitní množinu $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$. Dle tvrzení 2.3.3 existuje $c_0 \in (0, +\infty)$ takové, že $X \subseteq K_{c_0}$, kde K_{c_0} je z (2.6). Z lemmatu 2.3.2 pak plyne, že K_c je kompaktní nadmnožina X , můžeme tedy dle tvrzení 1.2.3 určit vlastnosti $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$. Množina $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$ je tedy uzavřená, neprázdná a platí, že $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right) \subseteq K_{c_0}$. Tedy $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$ je kompaktní.

Protože není žádný stacionární bod na množině K_{c_0} , není tedy ani na $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$ a můžeme použít větu 1.2.4 (Poincaré-Bendixon), ze které plyne, že $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$ je trajektorie periodického řešení, a tedy cyklus. Předpokládejme nyní, že $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right) \subsetneq K_{c_0}$, tedy existuje bod $h \in K_{c_0} \setminus \omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$. Z lemmatu 2.3.5 vyplývá, že existuje přímka, která prochází bodem h a dvěma dalšími různými body z $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right) \subset K_{c_0}$, což je spor s lemmatem 2.3.2. Tedy $\omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right) = K_{c_0}$. V tom případě nutně i $\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$. Z tvrzení 1.1.2 o jednoznačnosti již musí trajektorie $X = \omega\left(\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}\right)$. Tedy trajektorie X je cyklus.

Zbývá ukázat, že bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ leží ve vnitřku cyklu X . Protože $X = K_{c_0}$ a již víme, že to je uzavřená křivka, nalezneme vnitřek z implicitního předpisu a z důkazu bodu 2 v lemmatu 2.3.2 jako množinu $\left\{ \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \Omega^0 : L\left(\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}\right) < c_0 \right\}$. Z lemmatu 2.3.1 zřejmě plyne, že bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ patří do této množiny. \square

Důsledek 2.3.7. *V systému (2.4) bod $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ není asymptoticky ljanunovsky stabilní.*

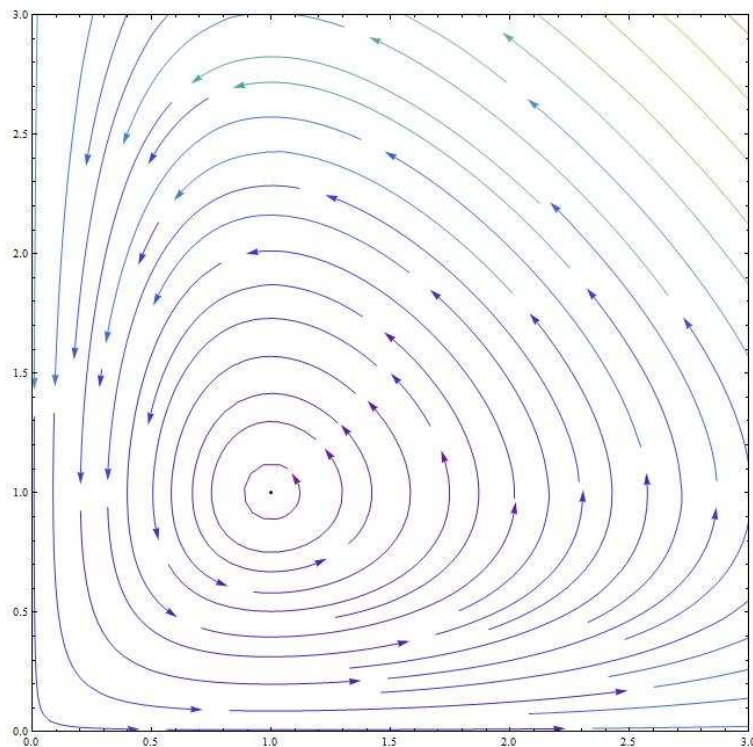
Důkaz. Jak plyne z definice asymptotické ljanunovské stability, musí existovat okolí bodu $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$, na kterém mají všechny trajektorie ω -limitní množinu rovnu $\left\{ \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} \right\}$. To je ale ve sporu s větou 2.3.6, podle které jsou ω -limitní množinou všech trajektorií na $\Omega^0 \setminus \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ ony trajektorie samy. \square

Vraťme se nyní k původní úloze (2.1) a zformulujme ve větě 2.3.8 hlavní výsledky pro tento model.

Věta 2.3.8. *Mějme systém (2.1). Pak existují právě dva stacionární body $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$, $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{m}{k\beta} \\ \frac{\alpha}{\beta} \end{pmatrix}$, kde bod $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ je ljanunovsky nestabilní a bod $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}$ je ljanunovsky stabilní. Každá trajektorie procházející bodem v $\Omega^0 \setminus \left\{ \begin{pmatrix} \frac{m}{k\beta} \\ \frac{\alpha}{\beta} \end{pmatrix} \right\}$ je cyklus, v jehož vnitřku leží bod $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}$.*

Důkaz. Věta je snadným důsledkem tvrzení 2.1.2, tvrzení 2.2.1 o transformaci modelu a věty 2.3.6. \square

Náhled na tvar trajektorií systému (2.4), kde $\eta = \zeta = 1$, udává obrázek č. 1 (vytvořen v programu *Mathematica* 7). Vodorovná osa odpovídá x a svislá osa y .



Obrázek č. 1: Lotka-Volterrov model

2.4 Další vlastnosti Lotka-Volterrova modelu

Je otázkou, jaký má vlastně ve spojitém modelování přesný význam čas a jak bychom ho měli správně interpretovat. Co vlastně přesně znamená abolutní časová jednotka $\Delta t = 1$ nemusí být jasné. Je ale zajímavé sledovat, jakou rychlostí se vyvíjí řešení modelu v různých bodech. Z tvrzení 2.4.1 a délky částí trajektorie každého cyklu můžeme odhadovat rychlost řešení procházejícího různými částmi trajektorie.

Tvrzení 2.4.1. *Nechť $\varphi(t)$ je řešení (2.4), pro které platí počáteční podmínka $\varphi(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0 \setminus \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ a $T > 0$ je perioda. Pak platí $\frac{1}{T} \int_0^T \varphi(t) dt = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$.*

Důkaz. $\varphi(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$ je zřejmě dle věty 2.3.6 periodické řešení systému (2.4). Nechť $T > 0$ je jeho perioda. Platí tedy, že $\varphi(0) = \varphi(T)$. Průměrná hodnota $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}$ řešení $\varphi(t)$ během jednoho cyklu se pak spočte následovně $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} = \frac{1}{T} \int_0^T \varphi(t) dt$.

Platí ale

$$0 = \int_0^T \frac{d \ln(x(t))}{dt} dt = \int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \int_0^T \zeta - \zeta y(t) dt = \zeta T - \zeta \int_0^T y(t) dt,$$

$$0 = \int_0^T \frac{d \ln(y(t))}{dt} dt = \int_0^T \frac{\dot{y}(t)}{y(t)} dt = \int_0^T \eta x(t) - \eta dt = \eta \int_0^T x(t) dt - \eta T,$$

z čehož snadno vyplývá, že $\begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} = \left(\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt, \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt \right) = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$. □

2.5 Ekologická stabilita

Můžeme zavést další pojmy stability pro biologické modely. Jsou jimi *ekologická stabilita* a *kooperativnost* modelu. Tyto pojmy lépe vystihují schopnost systému zachovat v čase jednotlivé populace. Pojmy zavedeme na našem spojitým dvourozměrném modelu. Dají se jistě rozšířit i pro obecnější modely.

Definice (Ekologická stabilita). Mějme spojitý dvourozměrný model (1.2). Tento model nazveme *ekologicky stabilní*, jestliže pro každou omezenou uzavřenou množinu $F_0 \subset \Omega^0$ existuje omezená uzavřená množina $F \subset \Omega^0$ taková, že pro každé řešení $\varphi(t)$ systému (1.2) s počáteční podmínkou $\varphi(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in F_0$ platí, že je-li $t > 0$, pak $\varphi(t) \in F$.

Definice (Kooperativnost). Mějme spojitý dvourozměrný model (1.2). Tento model nazveme *kooperativní*, jestliže existuje omezená uzavřená množina $F \subset \Omega^0$ a platí, že každé řešení $\varphi(t)$ systému (1.2) s počáteční podmínkou $\varphi(0) = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in \Omega^0$ je omezené a $\omega \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \in F$.

Z hlediska biologické interpretace je ekologicky stabilní takový model, kde všechny populace systému stále přežívají a jejich hustoty jsou nějakým způsobem ohraničené. Nemůže se tedy např. stát, že by se vývoj řešení pohyboval neomezeně blízko 0, a tedy by v reálném případě hrozilo vymření nějakého druhu. Kooperativní model zase určuje nějaké ohraničené rozmezí hustot, do kterého se vývoj každé trajektorie v systému v každém případě dostane. Nyní můžeme analyzovat náš Lotka-Volterrův model (2.1) z hlediska těchto pojmů v tvrzení 2.5.1.

Tvrzení 2.5.1. *Mějme Lotka-Volterrův model (2.1). Pak je tento model ekologicky stabilní, ale není kooperativní.*

Důkaz. Dokážeme z definice, že model (2.1) je ekologicky stabilní. Zvolme libovolně uzavřenou omezenou $F_0 \subset \Omega^0$. Definujme nyní množinu

$$F := \bigcup_{z \in F_0} X_z,$$

kde X_z je trajektorie řešení procházejícího bodem $z \in F_0$. Všechny tyto trajektorie jsou cykly nebo stacionární body dle věty 2.3.8. Každá $X_z = K_{c_z}$ z lemmatu 2.3.2 a důkazu věty 2.3.6, kde pro c_z platí $L(z) = c_z$, kde L je funkce z lemmatu 2.3.1. Z důkazu lemmatu 2.3.2 snadno plyne, že pokud $c_1 < c_2$, pak K_{c_1} leží ve vnitřku K_{c_2} ve smyslu křivky. Protože L je spojitá, najdeme na kompaktu F_0 její maximum c_m . Zřejmě tedy platí, že F se dá množinově psát jako sjednocení K_{c_m} a vnitřku K_{c_m} ve smyslu křivky. Obě tyto množiny jsou omezené a jejich sjednocení je uzavřené, F je tedy kompaktní. Z definice F pak již snadno plyne, že obsahuje všechna řešení, procházející všemi body $z \in F_0$. Dokázali jsme tedy, že model (2.1) je ekologicky stabilní.

Model zřejmě není kooperativní, neboť pro každou kompaktní F existuje bod $z \in \Omega^0 \setminus F$, kterým prochází řešení soustavy (2.1). Takové řešení je dle věty 2.3.8 cyklus a má zřejmě ω -limitní množinu celou svou trajektorii, tedy obsahuje i bod z , který neleží v F . \square

Závěr

V této práci jsme analyzovali jen speciální dvourozměrný spojitý případ Lotka-Volterrova modelu, který je základní modelem pro vztah dvou populací dravec-kořist. Tento model se dá rozšířit do více rozměrů, dá se zkoumat v diskrétní verzi, dají se analyzovat jeho změny na základě působení vnějších vlivů a je možné uvažovat pohyb jedinců v prostoru. Lotka-Volterrov model není jediný systém, který se hodí k analýze vztahu dravce a kořisti. Většinou se provádí analýza Kolmogorova modelu, který zobecňuje koeficienty z Lotka-Volterrova modelu a nahrazuje je funkcemi, které závisí na hustotě populace kořisti.

Naše výsledky ukazují, že biologická interpretace Lotka-Volterrova modelu dobře odpovídá v přírodě pozorovaným vznikajícím cyklům, ve kterých se populace pohybují. Na druhé straně se bez vnitrodruhové konkurence model za nepřítomnosti dravce chová nereálně a kořist se neomezeně množí. Tento nedostatek se dá odstranit zobeněním rovnice případně použitím jiných modelů.

Další možností, jak model přiblížit realitě, je přidat do rovnic závislost na čase, resp. na předchozí historii systému. Přeci jen se u vyšších organismů nedá porodnost odvíjet přímo na jejich počtu, ale je třeba uvažovat vlivy jako je určitý čas dospívání jedinců, roční období jako cykly, obecné vnější zásahy do systému apod. Analýza modelů se tím ovšem znovu značně zesložití.

Seznam použité literatury

- [1] KALAS, Josef – RÁB, Miloš. *Obyčejné diferenciální rovnice*. 1. vyd. Brno: Masarykova univerzita, 1995. 212 s. ISBN 80-210-1130-0.
- [2] KOFROŇ, Josef. *Obyčejné diferenciální rovnice v reálném oboru*. 2. vyd. Praha: Karolinum, 2004. 285 s. ISBN 80-246-0946-0
- [3] KURZWEIL, Jaroslav. *Obyčejné diferenciální rovnice: Úvod do teorie obyčejných diferenciálních rovnic v reálném oboru*. 1. vyd. Praha: Nakladatelství technické literatury, 1978. 424 s.
- [4] SMÍTALOVÁ, Kristína – ŠUJAN, Štefan. *Dynamické modely biologických spoločenstiev*. 1. vyd. Bratislava: Veda, 1989. 160 s. ISBN 80-224-0033-5