

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Modely typu predátor-kořist



Katedra matematické analýzy a aplikací matematiky

Vedoucí bakalářské práce: **doc. RNDr. Jan Tomeček, Ph.D.**

Vypracoval(a): **Vojtěch Zlatník**

Studijní program: B1103 Aplikovaná matematika

Studijní obor : Průmyslová matematika

Forma studia: prezenční

Rok odevzdání: 2023

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Autor: Vojtěch Zlatník

Název práce: Modely typu predátor-kořist

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra matematické analýzy a aplikací matematiky

Vedoucí práce: doc. RNDr. Jan Tomeček, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2023

Abstrakt: Tato práce se zabývá dvěma zobecněnými populačními modely, které vychází z Lotka-Volterra modelu predátor-kořist. Konkrétním předmětem zobecnění je člen růstu populace kořisti, ve kterém je zohledněna kapacita prostředí, mimo jiné také díky logistické rovnici. Tyto modely jsou zde popsány, vyšetřeny a je vykreslen jejich fázový portrét. U kritických bodů je zkoumána jejich stabilita a jiné charakteristiky.

Klíčová slova: Dynamický systém, model predátor-kořist, Lotka-Volterra model, kapacita prostředí, logistická rovnice, stabilita kritických bodů.

Počet stran: 47

Počet příloh: 0

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author: Vojtěch Zlatník

Title: Predator-prey type models

Type of thesis: Bachelor's

Department: Department of Mathematical Analysis and Application of Mathematics

Supervisor: doc. RNDr. Jan Tomeček, Ph.D.

The year of presentation: 2023

Abstract: This thesis deals with two generalized population models that are based on the Lotka-Volterra predator-prey model. The specific subject of the generalization is the prey population growth term, in which the capacity of the environment is taken into account, among other things also thanks to the logistic equation. These models are described, examined and their phase portrait is drawn here. At critical points, their stability and other characteristics are investigated.

Key words: Dynamical system, predator-prey model, Lotka-Volterra model, environment capacity, logistic equation, stability of critical points.

Number of pages: 47

Number of appendices: 0

Language: Czech

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracoval samostatně pod vedením pana doc. RNDr. Jana Tomečka, Ph.D a všechny použité zdroje jsem uvedl v seznamu literatury.

V Olomouci dne

.....

podpis

Obsah

Úvod	7
1 Matematický aparát	8
1.1 Dynamické systémy	8
1.2 Planární dynamické systémy	11
1.2.1 Planární lineární dynamické systémy	12
1.2.2 Planární nelineární dynamické systémy	15
2 Klasický Lotka-Volterra model predátor-kořist	17
2.1 Sestavení modelu	17
2.2 Analytické řešení	20
2.3 Fázový portrét	21
3 První zobecněný model predátor-kořist	24
3.1 Vyšetření systému v polorovině $x \geq p$	25
3.1.1 Fázový portrét	27
3.2 Fázový portrét prvního zobecněného modelu	30
3.3 Interpretace	33
3.4 Parametr p	34
4 Druhý zobecněný model predátor-kořist	36
4.1 Logistická (Verhulstova) rovnice	36
4.2 Sestavení modelu	39
4.3 Vyšetření modelu	40
Závěr	46
Literatura	47

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval vedoucímu mé bakalářské práce doc. RNDr. Janu Tomečkovi, Ph.D za odborné vedení práce a za cenné rady, které mi po dobu psaní bakalářské práce poskytoval.

Úvod

Matematické modely jsou abstraktní modely používající matematický jazyk k popisu systémů z reálného světa. Využívají se v mnoha odvětvích, kde jedním z nich je například populační dynamika. Ta je specifická populačními modely, které jsou užitečným nástrojem pro popis, simulaci a predikci jevů v různých biologických společenstvech. Jedním z nejvíce studovaných modelů populační dynamiky je model predátor-kořist. Nejznámějším je Lotka-Volterra model, jenž popisuje interakci dvou živočišných druhů na určitém území, kdy jeden druh je potravou pro ten druhý.

Cílem bakalářské práce je zobecnit tento klasický model, tak aby více odpovídal realitě. Konkrétně bychom se zaměřili na člen růstu populace kořisti a určitým způsobem do něj zakomponovali kapacitu prostředí. Jednou z možností je například využít logistickou (Verhulstovu) rovnici, jenž popisuje logistický růst jedné populace.

Práce je rozdělena do čtyř kapitol. V první kapitole si zavedeme matematický aparát nezbytný k pochopení problematiky, kterou se budeme zabývat. V druhé kapitole si představíme a vyšetříme klasický Lotka-Volterra model predátor-kořist. V praktické části, tedy posledních dvou kapitolách, si sestavíme dva zobecněné modely vycházející z Lotka-Volterra modelu. Tyto modely následně vyšetříme. Zaměříme se na stabilitu a typ kritických bodů a vykreslíme si fázové portréty těchto modelů.

Kapitola 1

Matematický aparát

V první kapitole si zavedeme matematický aparát nezbytný k pochopení problematiky, kterou se budeme dále zabývat. Všechny úvahy, definice a věty budou vycházet ze zdroje [1], kde lze nalézt i důkazy zmíněných vět.

1.1. Dynamické systémy

Dynamický systém je matematický model takového systému, který se mění v čase. U tohoto modelu se předpokládá, že jeho vývoj závisí na výchozím stavu, ale je nezávislý na konkrétním čase, v němž výchozí stav nastal.

Před tím než si definujeme dynamický systém, si ještě zavedeme obecné značení pro spojitost vektorové funkce:

- Symbol $\mathbf{f} \in C^1(M)$ vyjadřuje, že složky vektorové funkce \mathbf{f} jsou spojité na M .
- Zvolme $k \in \mathbb{N}$, pak $\mathbf{f} \in C^k(M)$ značí, že složky vektorové funkce \mathbf{f} mají spojité k -té derivace na M .

Definice 1.1.1. Nechť G je otevřená podmnožina prostoru \mathbb{R}^n a vektorová funkce $\varphi(t, \mathbf{x})$ zobrazuje množinu $\mathbb{R} \times G$ do G . Dále nechť $\varphi \in C(\mathbb{R} \times G)$ má následující vlastnosti:

- (i) $\varphi(0, \mathbf{x}^0) = \mathbf{x}^0$ pro každé $\mathbf{x}^0 \in G$;
- (ii) $\varphi(t + s, \mathbf{x}^0) = \varphi(t, \varphi(s, \mathbf{x}^0))$ pro každé $t, s \in \mathbb{R}$, $\mathbf{x}^0 \in G$;

(iii) pro každé $t \in \mathbb{R}$ existuje k zobrazení $\varphi(t, \cdot)$ inverzní zobrazení a je rovno $\varphi(-t, \cdot)$.

Potom zobrazení $\varphi : \mathbb{R} \times G \rightarrow G$ nazveme *tok*. Pro každé pevné $t \in \mathbb{R}$ nazveme zobrazení

$$\varphi(t, \cdot) : G \rightarrow G$$

dynamický systém v \mathbb{R}^n .

Uvažujme soustavu n autonomních obyčejných diferenciálních rovnic prvního řádu

$$\begin{cases} x_1'(t) = f_1(x_1(t), \dots, x_n(t)), \\ \dots \\ x_n'(t) = f_n(x_1(t), \dots, x_n(t)). \end{cases} \quad (1.1)$$

Soustavu (1.1) lze ekvivalentně zapsat ve tvaru vektorové rovnice

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)). \quad (1.2)$$

Nyní si připomeňme pojmy z teorie diferenciálních rovnic.

Definice 1.1.2. *Řešením rovnice (1.2) na intervalu $J \subset \mathbb{R}$ rozumíme vektorovou funkci $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ takovou, že $\mathbf{x} \in C^1(J)$ splňuje rovnici (1.2) pro každé $t \in J$.*

Jelikož rovnice (1.2) má obvykle nekonečně mnoho řešení, tak základní podmínka, kterou můžeme specifikovat jednotlivá řešení se nazývá *počáteční (Cauchyova) podmínka* a je ve tvaru

$$x_1(0) = x_1^0, \dots, x_n(0) = x_n^0. \quad (1.3)$$

Podmínku (1.3) lze ekvivalentně zapsat ve tvaru

$$\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}^0. \quad (1.4)$$

Bod \mathbf{x}^0 nazýváme *počáteční bod řešení*.

Věta 1.1.3 (Základní věta o existenci a jednoznačnosti). *Nechť G je otevřená podmnožina v \mathbb{R}^n obsahující bod \mathbf{x}^0 , $\mathbf{f} \in C^1(G)$.*

Potom úloha (1.2), (1.4) má jediné řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ definované na maximálním intervalu $I_{\mathbf{x}^0} = (a_{\mathbf{x}^0}, b_{\mathbf{x}^0}) \subset \mathbb{R}$ obsahujícím 0.

V následující větě si ukážeme, jak rovnice (1.2) vytváří dynamický systém.

Věta 1.1.4 (Generování dynamického systému). *Nechť \mathbf{x}^0 je libovolný bod z otevřené množiny G v \mathbb{R}^n , $\mathbf{f} \in C^1(G)$ a $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ je řešením úlohy (1.2), (1.4) na \mathbb{R} . Předpokládejme, že φ jako vektorová funkce $n+1$ proměnných t, x_1^0, \dots, x_n^0 zobrazuje množinu $\mathbb{R} \times G$ do G .*

Potom φ je tok. Dále pro každé pevné $t \in \mathbb{R}$ je zobrazení $\varphi(t, \cdot) : G \rightarrow G$ dynamický systém v \mathbb{R}^n .

Představme si nyní pojmy, jenž popisují a charakterizují dynamický systém, který rovnice (1.2) vytváří.

Definice 1.1.5. *Graf řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ je množina všech bodů $(t, \varphi(t, \mathbf{x}^0))$, kde $t \in I_{\mathbf{x}^0}$.*

Definice 1.1.6. *Orbita řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ je množina všech bodů $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$, kde $t \in I_{\mathbf{x}^0}$.*

Orbitu jako ortogonální projekci grafu řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ do prostoru \mathbb{R}^n značíme $\gamma(\mathbf{x}^0)$ a má tvar

$$\gamma(\mathbf{x}^0) = \{(x_1(t), \dots, x_n(t)) : t \in I_{\mathbf{x}^0}\} \subset G.$$

Definice 1.1.7. *Fázový portrét rovnice (1.2) je množina všech řešení rovnice společně se šipkami na orbitách, které vyznačují pohyb bodu $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ na orbitě pro rostoucí t . Prostor \mathbb{R}^n obsahující fázový portrét rovnice (1.2) nazveme fázový prostor.*

Stěžejním pojmem pro vyšetření fázového portréту jsou *kritické body* (také se využívá termín *rovnovážný bod* nebo *ekvilibrrium*).

Definice 1.1.8. *Kritický bod* rovnice (1.2) je bod $\bar{\mathbf{x}} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n) \in \mathbb{R}^n$ splňující soustavu rovnic

$$\begin{cases} f_1(x_1, \dots, x_n) = 0, \\ \dots \\ f_n(x_1, \dots, x_n) = 0. \end{cases}$$

Kritický bod odpovídá konstantnímu řešení $\varphi(t, \bar{\mathbf{x}}) \equiv \bar{\mathbf{x}}$ rovnice (1.2). Důležitou vlastností kritického bodu je jeho *stabilita*, kterou definujeme následovně.

Definice 1.1.9. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}} \in G$ rovnice (1.2) nazveme *stabilní*, jestliže platí

$$\begin{cases} \forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0 \forall \mathbf{x}^0 \in G : \|\bar{\mathbf{x}} - \mathbf{x}^0\| < \delta \Rightarrow \|\varphi(t, \mathbf{x}^0) - \bar{\mathbf{x}}\| < \varepsilon \\ \text{pro každé } t \geq 0. \end{cases}$$

Definice 1.1.10. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}} \in G$ rovnice (1.2) nazveme *nestabilní*, jestliže není stabilní.

Definice 1.1.11. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}} \in G$ rovnice (1.2) nazveme *asymptoticky stabilní*, jestliže je stabilní, a navíc platí

$$\exists r > 0 \forall \mathbf{x}^0 \in G : \|\bar{\mathbf{x}} - \mathbf{x}^0\| < r \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \|\varphi(t, \mathbf{x}^0) - \bar{\mathbf{x}}\| = 0.$$

1.2. Planární dynamické systémy

Položíme-li v definicích a větách sekce 1.1 dimenzi n rovnu 2, dostáváme planární dynamické systémy, které vznikají ze soustavy dvou autonomních diferenciálních rovnic prvního řádu

$$\begin{cases} x_1'(t) = f_1(x_1(t), x_2(t)), \\ x_2'(t) = f_2(x_1(t), x_2(t)). \end{cases} \quad (1.5)$$

Ekvivalentní vektorový zápis soustavy (1.5) má tvar

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)), \quad (1.6)$$

kde $\mathbf{f} : G \rightarrow \mathbb{R}^2$ je obecně nelineární vektorová funkce dvou proměnných x_1, x_2 , $\mathbf{f} \in C^1(G)$ a $G \subset \mathbb{R}^2$.

1.2.1. Planární lineární dynamické systémy

Speciálním případem planárních dynamických systémů jsou planární lineární dynamické systémy s konstantní čtvercovou maticí \mathbf{A} , pro které má rovnice (1.6) tvar

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{A} \cdot \mathbf{x}(t). \quad (1.7)$$

Poznatky z lineárních dynamických systémů později využijeme k vyšetření kritických bodů nelineárních dynamických systémů.

Fázové portréty lineárních dynamických systémů jsou charakterizovány právě maticí \mathbf{A} , konkrétně jejími vlastními čísly. Proto si fázové portréty nyní klasifikujeme.

Klasifikace fázových portrétů rovnice (1.7):

Fázové portréty dělíme na třídy, kde k některým lze určit i konkrétní typ. Pro determinant a stopu matice \mathbf{A} budeme používat značení $\det \mathbf{A}$, $\text{tr} \mathbf{A}$ a pro vlastní čísla λ_1, λ_2 . Je nutné podotknout, že některé z fázových portrétů byly vynechány z důvodu, že s nimi dále nebudeme pracovat. Proto celou klasifikaci a podrobné odvození lze nalézt v [1].

I. Třída *výlevka* je charakterizována nerovnostmi

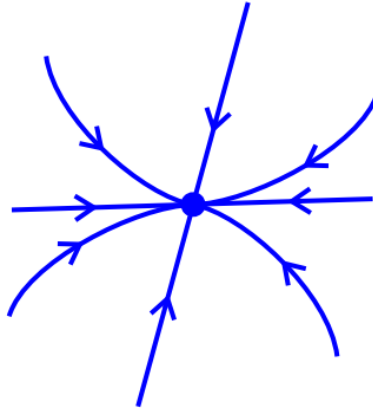
$$\det \mathbf{A} > 0, \quad \text{tr} \mathbf{A} < 0.$$

K této třídě zmíníme dva konkrétní typy fázových portrétů.

(a) Typ *uzel-výlevka* (viz Obrázek 1.1) je charakterizován vztahem

$$4 \det \mathbf{A} \leq (\text{tr} \mathbf{A})^2.$$

Pak $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$.



Obrázek 1.1: Uzel-výlevka (zdroj [1]).

Kritický bod $(0, 0)$ se u tohoto typu nazývá *uzel-výlevka* a je **asymptoticky stabilní**.

(b) Typ *ohnisko-výlevka* (viz Obrázek 1.2) je charakterizován nerovností

$$4 \det \mathbf{A} > (\operatorname{tr} \mathbf{A})^2.$$

Pak $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$, $\alpha < 0$, $\beta \neq 0$.



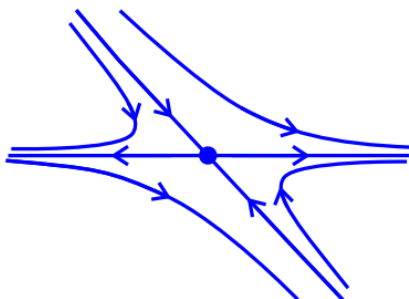
Obrázek 1.2: Ohnisko-výlevka (zdroj [1]).

Kritický bod $(0, 0)$ se u tohoto typu nazývá *ohnisko-výlevka* a je **asymptoticky stabilní**.

II. Třída *sedlo* (viz Obrázek 1.3) je charakterizována nerovností

$$\det \mathbf{A} < 0.$$

Pak $\lambda_1 \lambda_2 < 0$.



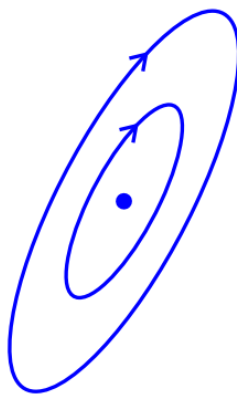
Obrázek 1.3: Sedlo (zdroj [1]).

Kritický bod $(0, 0)$ se u téhle třídy nazývá *sedlo* a je **nestabilní**.

III. Třída *střed* (viz Obrázek 1.4) je charakterizována podmínkami

$$\det \mathbf{A} > 0, \quad \text{tr} \mathbf{A} = 0.$$

Pak $\lambda_{1,2} = \pm i\beta$, $\beta \neq 0$.



Obrázek 1.4: Střed (zdroj [1]).

Kritický bod $(0, 0)$ se u téhle třídy nazývá *střed* a je **stabilní**.

Mezi vynechanými fázovými portréty jsou ve třídě *výlevka* typy *uzel-výlevka s jednou, dvěma a samými vlastními přímkami*, dále třídy *zřídlo*, *přímka stabilních*, případně *nestabilních kritických bodů* a *degenerovaný fázový portrét*.

1.2.2. Planární nelineární dynamické systémy

V bakalářské práci budeme pracovat pouze s planárními nelineárními dynamickými systémy, které úzce souvisí s lineárními dynamickými systémy. Pokud kritický bod nelineárního systému splňuje určité podmínky, tak přebírá vlastnosti kritického bodu lineárního systému. Lze tedy nalézt lineární systém příslušný nelineárnímu systému. Nyní si definujeme pojmy, potřebné k vysvětlení tohoto principu.

Definice 1.2.1. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}} \in G$ rovnice (1.6) se nazývá *hyperbolický* (HKB), má-li Jacobiho matice

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2) \end{pmatrix} \quad (1.8)$$

obě vlastní čísla s nenulovými reálnými složkami.

Definice 1.2.2. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}} \in G$ rovnice (1.6) se nazývá *nehyperbolický* (NKB), má-li Jacobiho matice (1.8) alespoň jedno vlastní číslo s nulovou reálnou složkou.

Z předchozích definic vyplývá, že kritický bod systému (1.6) je nehyperbolický, právě tehdy když determinant nebo stopa Jacobiho matice (1.8) jsou nulové.

Definice 1.2.3. Necht' $\bar{\mathbf{x}} \in G$ je kritický bod rovnice (1.6). Rovnice

$$\mathbf{y}' = D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}})\mathbf{y} \quad (1.9)$$

se nazývá *lineární variační rovnice* k rovnici (1.6) v bodě $\bar{\mathbf{x}}$.

Definice 1.2.4. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}$ rovnice (1.6) se nazývá *výlevka*, pokud existuje okolí U bodu $\bar{\mathbf{x}}$ takové, že pro každý bod $\mathbf{x}^0 \in U$ celá kladná část orbity řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ zůstává v U a navíc platí

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t, \mathbf{x}^0) = \bar{\mathbf{x}}$$

(viz Obrázky 1.1, 1.2).

Definice 1.2.5. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}$ rovnice (1.6) se nazývá *sedlo*, pokud existují body $\mathbf{x}^0 \neq \bar{\mathbf{x}}$ a $\mathbf{x}^1 \neq \bar{\mathbf{x}}$ takové, že

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t, \mathbf{x}^0) = \bar{\mathbf{x}} \quad \text{a} \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} \varphi(t, \mathbf{x}^1) = \bar{\mathbf{x}}$$

(viz Obrázek 1.3).

Definice 1.2.6. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}$ rovnice (1.6), který je výlevkou, se nazývá *ohnisko*, jestliže existuje okolí U bodu $\bar{\mathbf{x}}$ takové, že pro každý bod $\mathbf{x}^0 \in U$ oběhne kladná část orbity řešení $\varphi(t, \mathbf{x}^0)$ nekonečněkrát bod $\bar{\mathbf{x}}$. Oběhnou-li orbity kolem $\bar{\mathbf{x}}$ pouze konečněkrát, nazývá se $\bar{\mathbf{x}}$ *uzel* (viz Obrázky 1.2, 1.1).

Nyní si ukážeme, jak určit třídu, případně typ, u planárních nelineárních dynamických systémů.

Věta 1.2.7. *Nechť $\bar{\mathbf{x}} \in G$ je HKB nelineární rovnice (1.6). Potom $\bar{\mathbf{x}}$ je třídy*

- výlevka,
- sedlo,

právě tehdy, když je kritický bod $(0,0)$ lineární variační rovnice (1.9) v bodě $\bar{\mathbf{x}}$ právě takový.

Věta 1.2.8. *Nechť $\mathbf{f} \in C^2(G)$ a necht $\bar{\mathbf{x}} \in G$ je HKB nelineární rovnice (1.6).*

Potom $\bar{\mathbf{x}}$ je typu

- uzel-výlevka,
- ohnisko-výlevka,
- sedlo,

právě tehdy, když je kritický bod $(0,0)$ lineární variační rovnice (1.9) v bodě $\bar{\mathbf{x}}$ právě takový.

Kapitola 2

Klasický Lotka-Volterra model predátor-kořist

V této kapitole se budeme zabývat nejznámějším dvoudruhovým populačním modelem, známým jako Lotka-Volterra model, který se vyskytuje téměř ve všech knihách a článcích pojednávajících právě o populační dynamice. V této práci je čerpáno z [2], [3], [4].

Tento model vyvinuli nezávisle na sobě americký matematik, fyzikální chemik a statistik Alfred J. Lotka a italský matematik a fyzik Vito Volterra. Lotka využil model v roce 1925 k analýze interakcí predátora a kořisti ve své knize o biomatematice. Volterra publikoval stejný soubor rovnic v roce 1926. Inspirací pro něj byla spolupráce s mořským biologem Umbertem D'Anconou, jenž zkoumal rybolov v Jaderském moři. Ten zjistil, že se procento ulovených ryb v moři během první světové války zvýšilo, přestože se rybolov v této době značně snížil.

2.1. Sestavení modelu

Uvažujeme dva živočišné druhy, predátora a kořist, které spolu interagují na určitém území, konkrétně jeden druh loví ten druhý. Model má několik předpokladů, ze kterých následně sestavíme soustavu dvou autonomních diferenciálních rovnic.

1. Oba druhy jsou rovnoměrně rozprostřeny v omezeném prostředí, izolovaném od vnějších vlivů.

2. Kořist má neomezené množství potravy a bez zásahu dravců je nárůst její populace přímo úměrný její velikosti.
3. Přežití predátora závisí pouze na kořisti, bez její přítomnosti predátor vymírá a tento pokles je přímo úměrný velikosti jeho populace.
4. Predátor má neomezenou potřebu lovit.
5. Kořist ani predátor se nemůžou adaptovat na prostředí, které se nemění, a tedy nezvýhodňuje žádnou populaci.

Tyto předpoklady jsou uměle vytvořeny pro náš model, v přírodě nutně nemusí platit. V reálném prostředí závisí na vývoji populací mnohem více aspektů, například omezenost potravy pro kořist, migrace populace, adaptace druhu vůči prostředí, zásah jiného druhu, případně fakt, že jeden jedinec nedokáže udržet populaci na živu. Tyto aspekty nejsou do Lotka-Volterra modelu zahrnuty.

Sestavení modelu začneme označením si $x = x(t)$, což představuje velikost populace kořisti v čase t a $y = y(t)$ představující velikost populace dravce v čase t . Tyto veličiny mohou být také interpretovatelné jako hustota populace či biomasa. Pro jednoduchost s nimi ale budeme dále pracovat pouze jako s velikostí populace.

Předpokládejme, že jeden dravec v časovém intervalu $\langle t, t + \Delta t \rangle$ (dále jen za jednotku času $\Delta t > 0$) potká a následně sežere $bx(t)\Delta t$ kořisti, kde $b > 0$. Z toho vyplývá, že při množství dravců $y(t)$ bude úbytek kořisti vlivem lovu roven $bx(t)y(t)\Delta t$. Dále z druhého předpokladu víme, že za jednotku času Δt přirozeně přibude $ax(t)\Delta t$ kořisti, kde $a > 0$. V čase $t + \Delta t$ bude tedy množství kořisti vyjádřeno jako

$$x(t + \Delta t) = x(t) + ax(t)\Delta t - bx(t)y(t)\Delta t.$$

Úpravou rovnice a limitním přechodem pro $\Delta t \rightarrow 0$ dostáváme okamžitou změnu populace kořisti

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = ax(t) - bx(t)y(t).$$

První rovnice má tedy tvar

$$x' = ax - bxy. \quad (2.1)$$

Pomocí stejných úvah sestavíme i druhou rovnici. Za jednotku času Δt vzroste populace dravců díky lovu kořisti o $dx(t)y(t)\Delta t$, kde $d > 0$. Přirozený úbytek dravců za jednotku času Δt je přímo úměrný velikosti jejich populace tedy $cy(t)\Delta t$, kde $c > 0$. V čase $t + \Delta t$ bude množství dravců

$$y(t + \Delta t) = y(t) - cy(t)\Delta t + dx(t)y(t)\Delta t.$$

I zde nás bude zajímat okamžitý přírůstek populace dravce, jenž je ve tvaru

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{y(t + \Delta t) - y(t)}{\Delta t} = -cy(t) + dx(t)y(t).$$

Tak dostáváme druhou rovnici

$$y' = -cy + dxy. \quad (2.2)$$

Vztahy (2.1) a (2.2) tvoří výslednou soustavu dvou nelineárních diferenciálních rovnic Lotka-Volterra modelu

$$\begin{aligned} x' &= ax - bxy, \\ y' &= -cy + dxy. \end{aligned} \quad (2.3)$$

Nyní se ještě zastavíme u významu kladných parametrů a , b , c , d naší soustavy.

- Parametr a představuje koeficient růstu populace kořisti (natalitu - relativní porodnost).
- Parametr c zase úmrtnost populace predátora (mortalitu).
- Parametr b představuje míru predace, tedy míru konzumace kořisti predátorem. Interpretací může být více, pokud by dravec vždy kořist usmrtil, lze si parametr představit jako pravděpodobnost setkání dravce s populací kořistí, případně pravděpodobnost, že predátor zahubí kořist při jejich vzájemném setkání.

- Parametr d představuje míru růstu populace dravce vlivem lovu. Tento parametr souvisí s mírou predace b , ale obecně nemusí být stejný. Často se dá parametr vyjádřit jako $d = bd_1$, kde kladná konstanta d_1 charakterizuje míru energie získané z biomasy kořisti.

2.2. Analytické řešení

Nejprve se pokusíme nalézt analytické řešení soustavy (2.3) v prvním kvadrantu. Jedná se o systém dvou autonomních nelineárních rovnic prvního řádu. Soustavu si přepíšeme na následující tvar

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by), \\ \frac{dy}{dt} &= y(dx - c).\end{aligned}$$

Rovnice soustavy vzájemně vydělíme

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y}{a - by} \frac{dx - c}{x}.$$

Dostáváme rovnici se separovanými proměnnými, kterou upravíme a zintegrujeme

$$\int \frac{a - by}{y} dy = \int \frac{dx - c}{x} dx.$$

Po integraci dostáváme

$$a \ln|y| - by = dx - c \ln|x| + C, \quad C \in \mathbb{R}.$$

Jelikož se pohybujeme v prvním kvadrantu, můžeme vynechat absolutní hodnoty

$$a \ln y + c \ln x - by - dx = C.$$

Levou stranu si označíme jako funkci proměnných x a y

$$F(x, y) = a \ln y + c \ln x - by - dx. \quad (2.4)$$

Řešení systému (2.3) je dvojice $(x(t), y(t))$, kde $x(t) > 0$ a $y(t) > 0$, tak že existuje $C \in \mathbb{R}$ takové, že

$$F(x(t), y(t)) = C, \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

Orbity systému tedy leží na hladinách funkce F .

2.3. Fázový portrét

Abychom získali vizuální představu, jak model funguje, pokusíme se sestavit fázový portrét. Nejprve se zaměříme na kritické body, v nichž dochází k rovnováze a množství populace se v nich nemění.

Obě rovnice systému (2.3) položíme rovny nule a dostáváme dva kritické body

$$\bar{\mathbf{x}}_1 = (0, 0), \quad (2.5)$$

$$\bar{\mathbf{x}}_2 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right). \quad (2.6)$$

Poté sestavíme Jacobiho matici systému (2.3), která má tvar

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} a - by & -bx \\ dy & dx - c \end{pmatrix}. \quad (2.7)$$

Nyní se budeme zabývat kritickým bodem $\bar{\mathbf{x}}_1$, který dosadíme do Jacobiho matice a dostáváme

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_1) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$

Z kořenů charakteristického polynomu

$$(a - \lambda)(-c - \lambda) = 0,$$

dostáváme vlastní čísla $\lambda_1 = a$, $\lambda_2 = -c$. Díky předpokladu kladných parametrů je jedno vlastní číslo kladné a druhé záporné, kritický bod je *hyperbolický* a tudíž podle Věty 1.2.7 můžeme určit i jeho třídu. Kritický bod je třídy *sedlo*, jedná se tedy o *nestabilní* kritický bod. Okolí tohoto bodu ve fázovém portréту bude přibližně vypadat jako v klasifikaci kritických bodů 1.2.1 na Obrázku 1.3. Orbitou, která se limitně blíží ke kritickému bodu, je kladná část osy y a orbitou, která směřuje z kritického bodu je kladná část osy x .

Pokud bychom postupovali stejným způsobem i u kritického bodu $\bar{\mathbf{x}}_2$, dostali bychom se k závěru, že tento kritický bod je *nehypobolický*. Tudíž bychom v našem nelineárním případě podle Věty 1.2.7 nedokázali rozhodnout o jeho třídě, i přesto, že by v lineárním případě byl třídy *střed* a tedy *stabilní* kritický bod.

V tuto chvíli ale můžeme využít analytického řešení z předchozí sekce. Jelikož orbity systému (2.3) leží na hladinách funkce (2.4), kde bod \bar{x}_2 je právě ostrým lokálním maximem této funkce, tak jsou orbity uzavřené a obíhají kolem kritického bodu \bar{x}_2 . Z toho vyplývá, že kritický bod \bar{x}_2 je *stabilní*.

Nakonec budeme potřebovat ještě určit směr toku na periodických orbitách. Když do soustavy (2.3) dosadíme počáteční podmínku

$$\mathbf{x}^0 = \left(\frac{c}{d}, y^0 \right), \quad y^0 > \frac{a}{b}, \quad (2.8)$$

dostáváme

$$\begin{aligned} x' &= \frac{ac}{d} - \frac{bc}{d}y^0, \\ y' &= 0. \end{aligned}$$

Upravíme-li první rovnici dostaneme

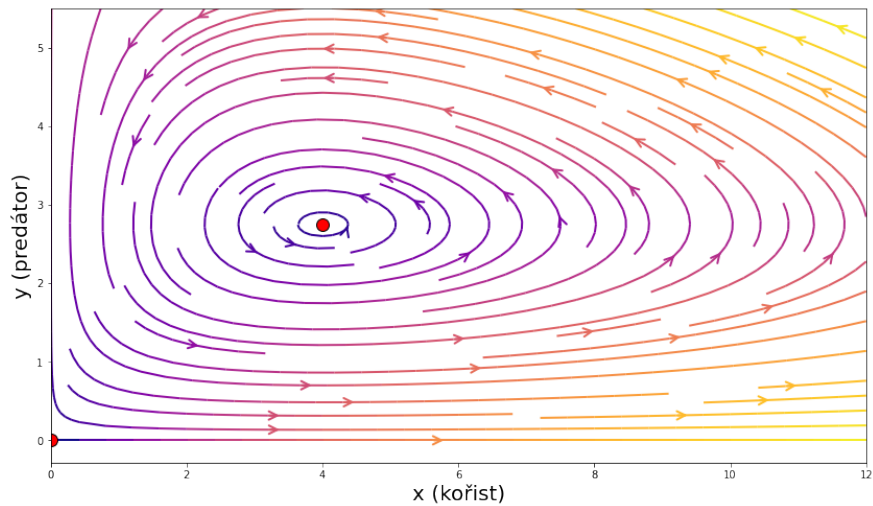
$$x' = \frac{bc}{d} \left(\frac{a}{b} - y^0 \right) < 0.$$

Změna ve směru osy x je záporná a ve směru osy y nulová, z čehož vyplývá, že pro počáteční podmínku (2.8) je směr šipek ve směrovém poli horizontálně záporný.

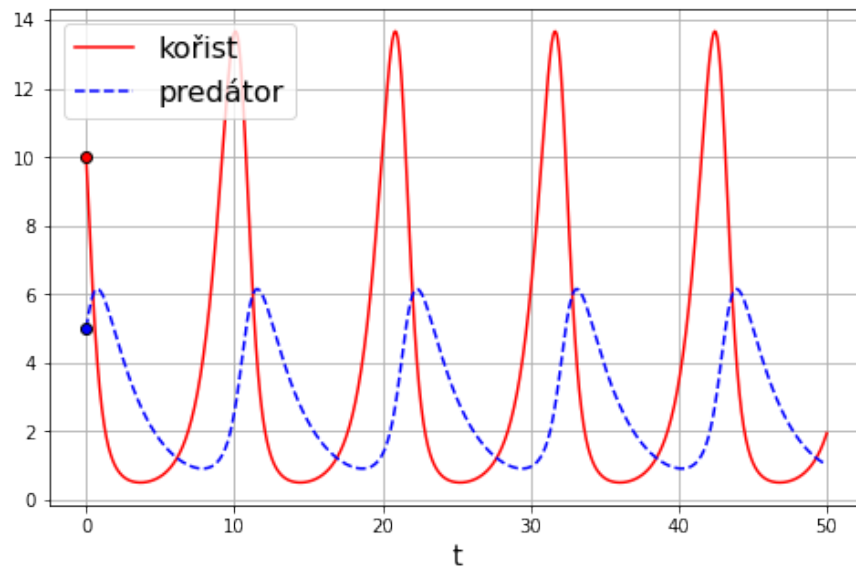
Pokud bychom uvažovali $y^0 \in (0, \frac{a}{b})$ dostali bychom opačný směr. Z těchto poznatků vyplývá, že periodické orbity obíhají kolem kritického bodu \bar{x}_2 proti směru hodinových ručiček.

Model se dá interpretovat následovně. Pokud je množství obou populací nenulové, tak populace oscilují kolem určitých hodnot. Například v jeden moment populace dravců narůstá vlivem lovu kořisti. Z tohoto důvodu po čase začne populace kořisti klesat. Tím pádem přestanou mít dravci dostatek potravy k udržení tak velké populace a v určitý moment přirozený úbytek dravců začne převyšovat jejich přírůstek. Jelikož kořisti ubývá jejich přirozený nepřítel, začne se jejich populace po čase znovu obnovovat. Tento celý děj se opakuje periodicky. Žádná z populací v tomhle případě nevyhyne. Ve specifickém případě, kdy je množství populace na hodnotě $\frac{c}{d}$ a dravců na hodnotě $\frac{a}{b}$, jsou obě populace v rovnovážném bodě. Jejich množství se nemění.

V následujících Obrázcích 2.1, 2.2 můžeme vidět fázový portrét Lotka-Volterra modelu a pro lepší znázornění oscilace i časový průběh populací při určitých parametrech.



Obrázek 2.1: Fázový portrét Lotka-Volterra modelu s parametry $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$.



Obrázek 2.2: Časový průběh populací Lotka-Volterra modelu s parametry $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, pro počáteční podmínku $\mathbf{x}^0 = (10, 5)$.

Kapitola 3

První zobecněný model predátor-kořist

Klasický Lotka-Volterra model zjevně neodpovídá naplno realitě. Pokusíme se tedy o určitá zobecnění, která by měla více odpovídat reálnému vztahu populace predátora a kořisti.

Předpoklad, že populace kořisti bez vlivu predátora roste exponenciálně, není zcela realistický. V přírodě má kořist omezené množství potravy, a také území, na kterém se nachází, má určitou kapacitu (např. velikost vodní oblasti, pole či lesa). Nejprve tedy zobecníme Lotka-Volterra model tak, že v systému (2.3) nahradíme člen růstu populace kořisti ax členem $a\Phi(x)$, kde funkce $\Phi(x)$ bude záviset na kapacitě prostředí $p > 0$.

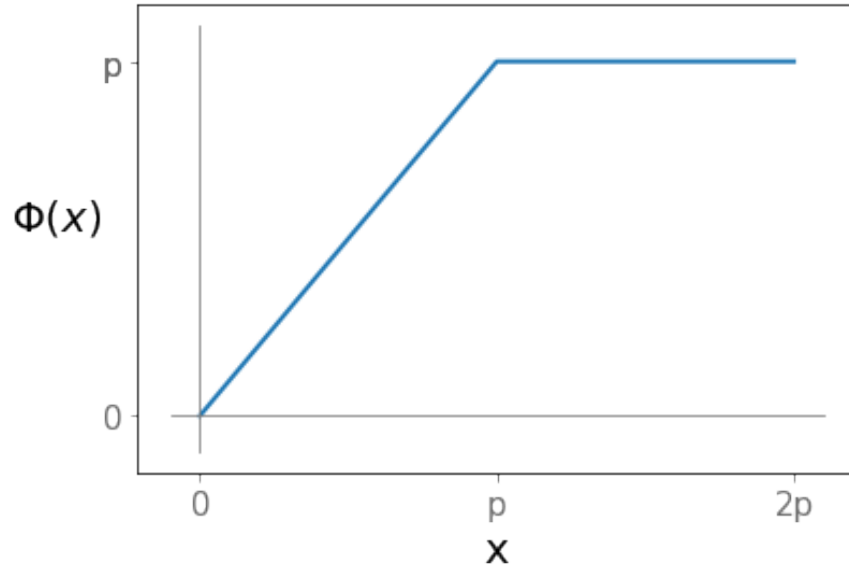
Nový systém bude vypadat následovně

$$\begin{aligned}x' &= a\Phi(x) - bxy, \\y' &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.1}$$

kde

$$\Phi(x) = \begin{cases} x, & x < p, \\ p, & x \geq p. \end{cases}$$

Graf funkce $\Phi(x)$ v prvním kvadrantu můžeme vidět na Obrázku 3.1.



Obrázek 3.1: Funkce $\Phi(x)$.

Funkce Φ je definovaná po částech. Do hodnoty $x = p$ je lineární a od této hodnoty dál je konstantní. Prakticky by toto zobecnění znamenalo, že se na růstu populace kořisti, při dosažení kapacity p , podílí pouze množství jedinců rovné kapacitě prostředí p . Systém tedy budeme muset vyšetřovat zvlášť na obou množinách, pro které je definovaná funkce Φ jejím předpisem.

Na množině $x < p$ je systém shodný se systémem klasického Lotka-Volterra modelu, který už máme vyšetřený v kapitole 2. Z toho důvodu budeme v následující sekci vyšetřovat systém (3.1) na množině $x \geq p$.

Ještě je nutné zmínit, že funkce pravé strany soustavy (3.1) sice není z $C^1(\mathbb{R}^2)$, ale je alespoň lipschitzovsky spojitá, takže platí jednoznačnost počáteční úlohy.

3.1. Vyšetření systému v polorovině $x \geq p$

Systém (3.1) v polorovině $x \geq p$ vypadá následovně

$$\begin{aligned} x' &= ap - bxy, \\ y' &= -cy + dxy. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Tento systém má jediný kritický bod

$$\bar{\mathbf{x}} = \left(\frac{c}{d}, \frac{apd}{bc} \right), \quad (3.3)$$

který se nachází v polorovině $x \geq p$, pouze pokud je jeho první souřadnice větší nebo rovna parametru p . Z toho vyplývá vztah $\frac{c}{d} \geq p$. Jacobiho matice tohoto systému vypadá následovně

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} -by & -bx \\ dy & dx - c \end{pmatrix}.$$

Po dosažení kritického bodu a úpravě dostáváme matici

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) = \begin{pmatrix} \frac{-apd}{c} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{apd^2}{bc} & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.4)$$

Abychom zjistili, jaké třídy je kritický bod, zaměříme se na determinant a stopu Jacobiho matice právě v kritickém bodě

$$\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) = -\frac{apd}{c}, \quad \det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) = apd.$$

Stopa je díky předpokladu kladných parametrů záporná a determinant ze stejného důvodu kladný. Kritický bod (3.3) je *hyperbolický* a podle klasifikace 1.2.1 třídy *výlevka*, tím pádem *asymptoticky stabilní*.

K určení konkrétního typu kritického bodu musíme znát znaménko obou vlastních čísel Jacobiho matice. Z pomocného vzorce pro výpočet hodnot vlastních čísel

$$\lambda_{1,2} = \frac{\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) \pm \sqrt{(\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}))^2 - 4 \det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}})}}{2}$$

nás bude zajímat člen pod odmocninou, tedy diskriminant charakteristického polynomu matice. Je to z důvodu, abychom zjistili, zda jsou vlastní čísla reálná nebo komplexní. Zajímá nás tedy vztah výrazů

$$(\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}))^2, \quad 4 \det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}).$$

V následující větě si shrneme poznatky o vlastnostech kritického bodu a také určíme jeho typ.

Věta 3.1.1. *Kritický bod (3.3) systému (3.2) je třídy výlevka, tedy asymptoticky stabilní. Navíc platí*

(a) *Pokud $\frac{apd}{c^2} \geq 4$, pak $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, kritický bod je typu **uzel-výlevka**.*

(b) *Pokud $\frac{apd}{c^2} < 4$, pak $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$, kde $\alpha < 0$, $\beta \neq 0$, kritický bod je typu **ohnisko-výlevka**.*

Důkaz. ad (a): Předpokládejme že platí vztah $\frac{apd}{c^2} \geq 4$. Z klasifikace 1.2.1 vyplývá, že typ *uzel-výlevka* je charakterizován vztahem

$$(\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}))^2 \geq \det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}).$$

Pro matici (3.4) dostáváme

$$\left(\frac{apd}{c}\right)^2 \geq 4apd.$$

Po zjednodušení dostáváme předpokládaný vztah

$$\frac{apd}{c^2} \geq 4.$$

Kritický bod je v tomto případě opravdu typu *uzel-výlevka*.

ad (b): Důkaz bychom vedli na stejném principu, jako u předchozího bodu.

□

3.1.1. Fázový portrét

Typ kritického bodu (3.3) systému (3.2) už známe z Věty 3.1.1. Důležitým poznatkem je, že tento kritický bod je pro jakékoli hodnoty parametrů a , b , c , d , p asymptoticky stabilní.

Nyní se zaměříme na zbylé aspekty fázového portréту. Pokud bychom položili pravou stranu druhé rovnice soustavy (3.2) rovnu nule, dostáváme rovnici

$$y' = -cy + dxy = 0. \tag{3.5}$$

Tato rovnice se nazývá *rovnice druhé izokliny*. Charakterizuje množinu bodů, na které je směr toku ve směru osy y nulový, tudíž na ní mají šipky ve fázovém portrétu horizontální směr.

Z rovnice (3.5) dostáváme dvě rovnice

$$\begin{aligned}y &= 0, \\x &= \frac{c}{d},\end{aligned}$$

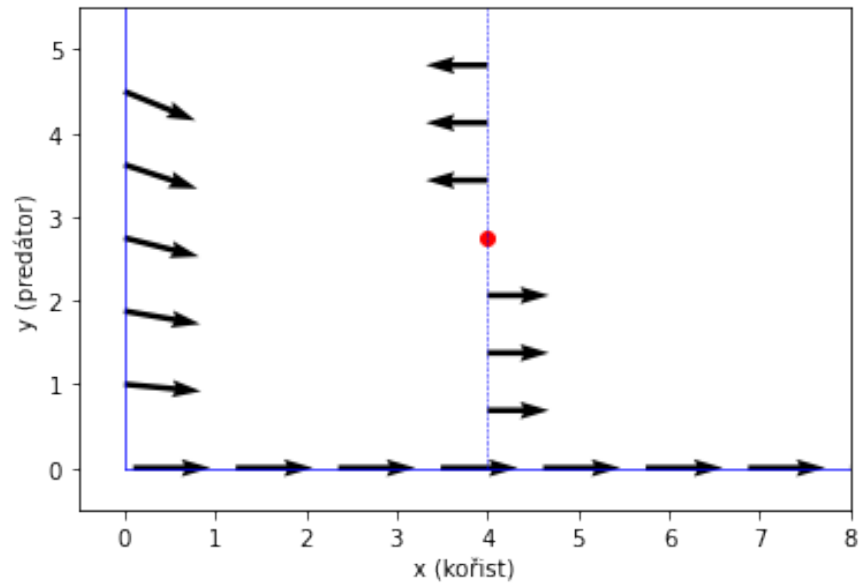
jenž popisují přímky, na nichž je změna ve směru osy y nulová. Na ose x je směr toku horizontálně kladný a na přímce $x = \frac{c}{d}$ je směr toku stejný, jako u totožné přímky vyšetřené v Lotka-Volterra modelu v sekci 2.3.

Posledním krokem je určit, jak se chovají orbity ve fázovém portrétu na ose y . Proto do soustavy (3.2) dosadíme počáteční podmínku $\mathbf{x}^0 = (0, y^0)$, $y^0 > 0$ a dostáváme rovnice

$$\begin{aligned}x'(0) &= ap > 0, \\y'(0) &= -cy^0 < 0.\end{aligned}$$

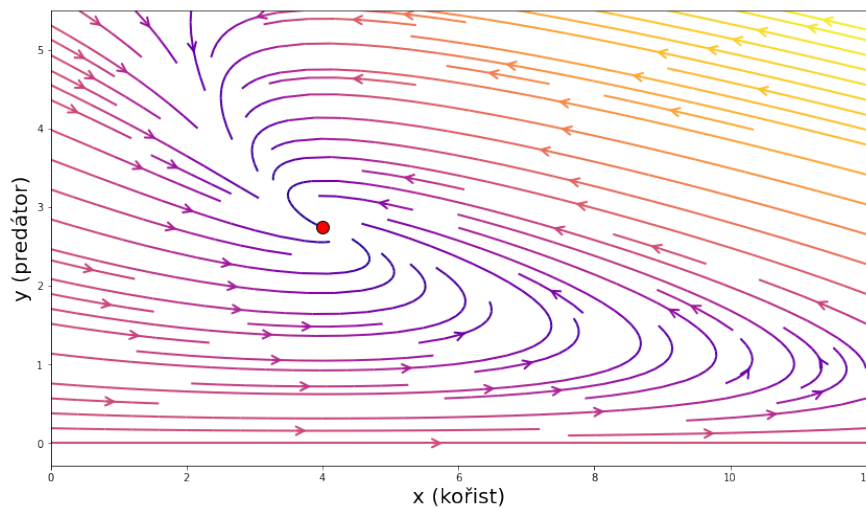
Změna ve směru osy x je u těchto počátečních podmínek vždy kladná a ve směru osy y záporná, blížící se k nule pro $y^0 \rightarrow 0^+$.

Všechny dosavadní poznatky si vykreslíme v Obrázku 3.2 do prvního kvadrantu neúplného směrového pole.



Obrázek 3.2: Částečné směrové pole systému (3.2) s jednotkovými vektory pro $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, $p = 4$.

Spolu se znalostí charakteristik kritického bodu z Věty 3.1.1 můžeme usoudit, že fázový portrét systému (3.2) bude vypadat jako na Obrázku 3.3.



Obrázek 3.3: Fázový portrét systému (3.2) pro $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, $p = 4$.

3.2. Fázový portrét prvního zobecněného modelu

Nyní se už dostáváme k výslednému fázovému portrétu prvního zobecněného modelu (3.1). Ten sestavíme prostým spojením levé poloviny fázového portréту Lotka-Volterra modelu a pravé poloviny fázového portréту námi v předchozí sekci vyšetřenému systému. Tyto poloviny jsou odděleny přímkou

$$x = p. \tag{3.6}$$

Fázový portrét má vždy dva kritické body. První kritický bod leží v počátku soustavy souřadnic

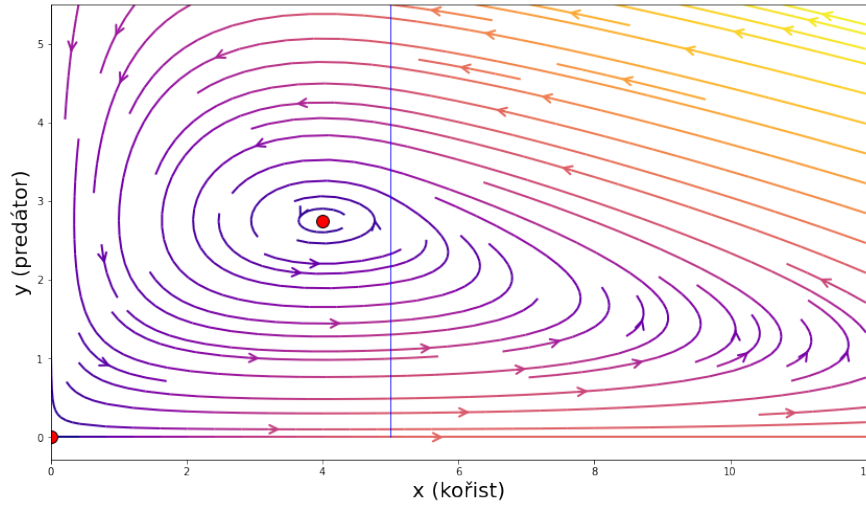
$$\bar{\mathbf{x}}_1 = (0, 0).$$

Tento kritický bod je třídy *sedlo*, které je *nestabilní*. U druhého kritického bodu $\bar{\mathbf{x}}_2$ bude záležet na tom, ve které polovině se nachází, tedy vztah hodnot $\frac{c}{d}$ a p . Mohou nastat tři případy výsledného fázového portrétu, které si nyní rozebereme.

- (a) Pokud platí nerovnost $\frac{c}{d} < p$, tak se kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$ nachází v levé polovině od přímky (3.6) a má souřadnice

$$\bar{\mathbf{x}}_2 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right).$$

Kritický bod je *stabilní*. Leží v levé polovině fázového portrétu, která odpovídá Lotka-Volterra modelu. Pravá polovina odpovídá systému (3.2) bez kritického bodu. Fázový portrét pro nerovnost $\frac{c}{d} < p$ můžeme vidět na Obrázku 3.4.

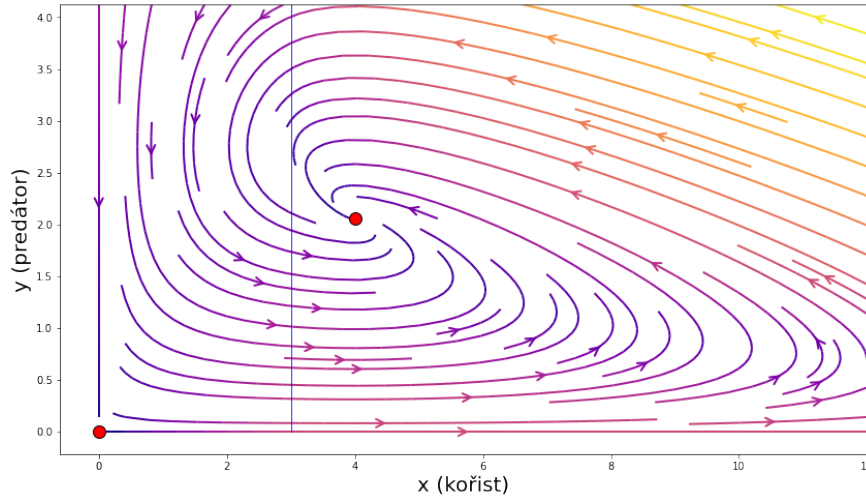


Obrázek 3.4: Fázový portrét prvního zobecněného modelu pro $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, $p = 5$ s červeně označenými kritickými body a modře označenou přímkou $x = p$.

- (b) Pokud platí nerovnost $\frac{c}{d} > p$, tak se kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$ nachází v pravé poloovině od přímky (3.6) a má souřadnice

$$\bar{\mathbf{x}}_2 = \left(\frac{c}{d}, \frac{apd}{bc} \right).$$

Kritický bod je třídy *výlevka*, tudíž je *asymptoticky stabilní*. Leží v pravé poloovině fázového portréту, která odpovídá systému (3.1). Levá polovina odpovídá Lotka-Volterra modelu bez kritického bodu $\bar{\mathbf{x}}_2$. Fázový portrét pro nerovnost $\frac{c}{d} > p$ můžeme vidět na Obrázku 3.5.

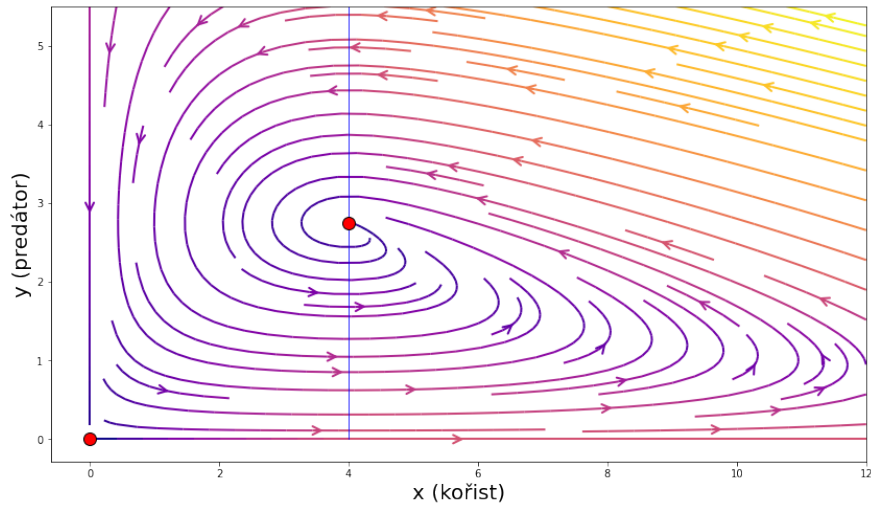


Obrázek 3.5: Fázový portrét prvního zobecněného modelu pro $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, $p = 3$ s červeně označenými kritickými body a modře označenou přímkou $x = p$.

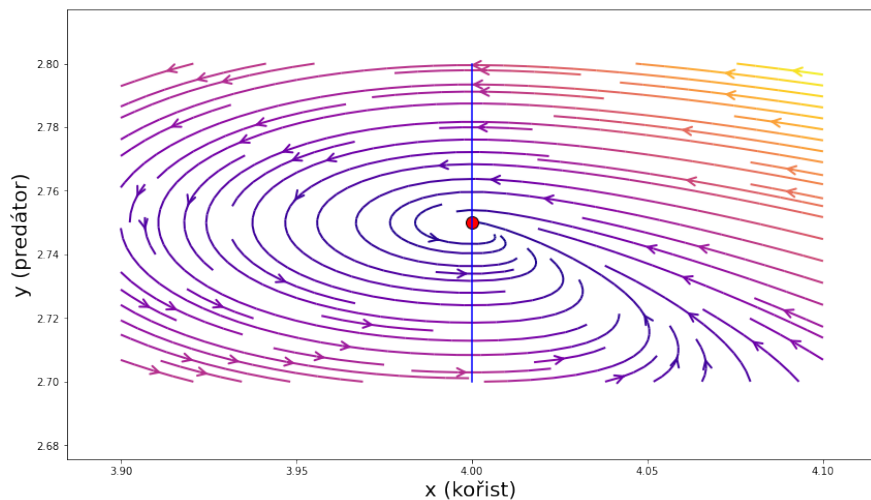
- (c) Pokud platí rovnost $\frac{c}{d} = p$, tak kritický bod \bar{x}_2 leží přímo na přímce $x = p$ a má souřadnice

$$\bar{x}_2 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right).$$

Levá polovina odpovídá Lotka-Volterra modelu a pravá systému (3.2). Jelikož kritický bod \bar{x}_2 leží v bodě, ve kterém není pravá strana soustavy (3.1) diferencovatelná (nemá diferenciál v bodě \bar{x}_2), nedokážeme rozhodnout o stabilitě kritického bodu jen z klasické teorie. „Z jedné strany přebírá vlastnost stability levé poloviny a z druhé strany vlastnost asymptotické stability pravé poloviny.“ Fázový portrét a přiblížení na kritický bod \bar{x}_2 pro rovnost $\frac{c}{d} = p$ můžeme vidět na Obrázcích 3.6, 3.7.



Obrázek 3.6: Fázový portrét prvního zobecněného modelu pro $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$, $p = 4$ s červeně označenými kritickými body a modře označenou přímkou $x = p$.



Obrázek 3.7: Přiblížení na okolí kritického bodu \bar{x}_2 .

3.3. Interpretace

Model je pro vztah parametrů $\frac{c}{d} < p$ téměř totožný s Lotka-Volterra modelem, jediným rozdílem je, že orbity jsou více přilehlé k ose x . Prakticky by to mohlo znamenat, že po poklesu populace dravce trvá déle, než jeho populace začne znovu růst. K růstu tedy dravec obecně potřebuje více kořisti, než tomu je u Lotka-Volterra modelu.

Pro vztah parametrů $\frac{c}{d} > p$ se už model liší, jelikož se ze *stabilního* kritického bodu $\bar{\mathbf{x}}_2$ stává *asymptoticky stabilní*. Důsledkem toho je, že pro každou kladnou počáteční podmínku \mathbf{x}^0 v obou složkách je ω -limitním bodem orbity $\gamma(\mathbf{x}^0)$ právě kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$. Prakticky to znamená, že se množství obou populací po čase ustálí v bodě $(\frac{c}{d}, \frac{apd}{bc})$.

3.4. Parametr p

Na konec kapitoly se ještě zaměříme na rovnovážný bod $\bar{\mathbf{x}}_2$, a to na jeho souřadnice, v případě, že bychom uvažovali parametr p jako proměnnou. Pro $p \in (\frac{c}{d}, \infty)$ jsou souřadnice kritického bodu vždy $\bar{\mathbf{x}}_2 = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$. Změna nastává až když $p \in (0, \frac{c}{d})$. Souřadnice se mění na $\bar{\mathbf{x}}_2 = (\frac{c}{d}, \frac{apd}{bc})$, kde druhá souřadnice je závislá na proměnné p . Prozkoumáme, jak se druhá souřadnice chová pro krajní hodnoty $p \in (0, \frac{c}{d})$

$$\lim_{p \rightarrow 0^+} \frac{apd}{bc} = 0,$$

$$\lim_{p \rightarrow \frac{c}{d}^-} \frac{apd}{bc} = \frac{a}{b}.$$

Z těchto poznatků vyplývá, že kapacita prostředí p nemá vliv na množství kořisti v rovnovážném bodě, ale pouze na množství dravců a to tak, že se zmenšující se kapacitou se zmenšuje i množství dravců v rovnovážném bodě. Tyto výsledky nejsou moc intuitivní. Je možné, že příčina bude ve tvaru modelu. V následující kapitole se tedy pokusíme o lepší zobecnění.

Nyní ještě prozkoumáme, jak proměnná p ovlivní typ kritického bodu. Budeme vycházet z Věty 3.1.1. Pro krajní hodnoty $p \in (0, \frac{c}{d})$ dostáváme

$$\lim_{p \rightarrow 0^+} \frac{apd}{c^2} = 0 < 4,$$

$$\lim_{p \rightarrow \frac{c}{d}^-} \frac{apd}{c} = \frac{a}{c}.$$

Když vezmeme v úvahu poznatky z Věty 3.1.1, tak pro $p \rightarrow 0^+$ je kritický bod \bar{x}_2 pro jakékoli hodnoty zbylých parametrů a, b, c, d typu *ohnisko*. Pro $p \rightarrow \frac{c}{d}^-$ dokážeme o typu rozhodnout až po srovnání hodnoty výrazu $\frac{a}{c}$ s číslem 4.

Kapitola 4

Druhý zobecněný model predátor-kořist

Jelikož výsledky z předchozí kapitoly při interpretaci parametru p nebyly dostačující, pokusíme se o druhé zobecnění klasického Lotka-Volterra modelu. V následující sekci se seznámíme s důležitou rovnicí jednodruhových populačních modelů, kterou využijeme právě k našemu zobecnění.

4.1. Logistická (Verhulstova) rovnice

Jednou ze stěžejních rovnic jednodruhových populačních modelů je logistická rovnice, také známá jako Verhulstova rovnice (viz [5]), jenž má tvar

$$x' = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (4.1)$$

kde $x = x(t)$ je velikost populace v čase t a kladná konstanta a reprezentuje koeficient růstu populace. Kladný parametr K se dá interpretovat jako kapacita prostředí, případně představuje množství populace, které je prostředí schopno uživit.

Rovnici (4.1) lze vyřešit metodou separace proměnných (viz [6]). Nejprve nalezneme separované funkce

$$f(t) = a, \quad g(x) = x \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

jejichž definiční obory jsou

$$D(f) = \mathbb{R}, \quad D(g) = \langle 0, \infty \rangle.$$

Dále nalezneme konstantní řešení položením pravé strany rovnice (4.1) nule

$$\begin{aligned} x(t) &= 0, \\ x(t) &= K, \quad t \in \mathbb{R}. \end{aligned}$$

Nyní se zaměříme na nekonstantní řešení. Rovnici (4.1) si přepíšeme na tvar

$$\frac{dx}{dt} = \frac{ax(K-x)}{K},$$

který upravíme a zintegrujeme

$$\int \frac{K}{x(K-x)} dx = \int a dt.$$

Na levé straně rovnice využijeme rozklad na parciální zlomky

$$\int \frac{1}{x} + \frac{1}{K-x} dx = \int a dt$$

a zintegrujeme na

$$\ln|x| - \ln|K-x| = at + C, \quad C \in \mathbb{R}.$$

Abychom se zbavili absolutní hodnoty vyšetříme rovnici zvlášť pro $x \in (0, K)$ a $x \in (K, \infty)$.

Pro $x \in (0, K)$ dostáváme

$$\ln\left(\frac{x}{K-x}\right) = at + C. \tag{4.2}$$

Funkce $x \mapsto \ln\left(\frac{x}{K-x}\right)$ zobrazuje interval $(0, K)$ na \mathbb{R} , proto $t \in \mathbb{R}$. Po úpravě rovnice (4.2) a definování $C_1 = e^C$ dostáváme

$$\frac{x}{K-x} = C_1 e^{at}, \quad C_1 > 0.$$

Následně si vyjádříme funkci $x(t)$

$$x(t) = \frac{C_1 K e^{at}}{1 + C_1 e^{at}}. \quad (4.3)$$

Dalším krokem bude určit hodnotu C_1 . Do rovnice dosadíme počáteční podmínku $x(0) = x_0$ a C_1 si vyjádříme

$$C_1 = \frac{x_0}{K - x_0}.$$

Dosadíme C_1 do rovnice (4.3) a dostáváme řešení logistické rovnice (4.1) pro počáteční podmínku $x(0) = x_0$, kde $x_0 \in (0, K)$

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{at}}{(K - x_0) + x_0 e^{at}}, \quad t \in \mathbb{R}.$$

Pro $x \in (K, \infty)$ dostáváme rovnici

$$\ln \left(\frac{x}{x - K} \right) = at + C. \quad (4.4)$$

Funkce $x \mapsto \ln \left(\frac{x}{x - K} \right)$ zobrazuje interval (K, ∞) na $(0, \infty)$, proto pravá strana rovnice (4.4) musí spadat do tohoto intervalu. Z toho vyplývá, že $t \in \left(-\frac{C}{a}, \infty\right)$. Stejným způsobem jako v předešlém postupu si z rovnice (4.4) vyjádříme funkci $x(t)$

$$x(t) = \frac{-C_1 K e^{at}}{1 - C_1 e^{at}}, \quad C_1 > 0.$$

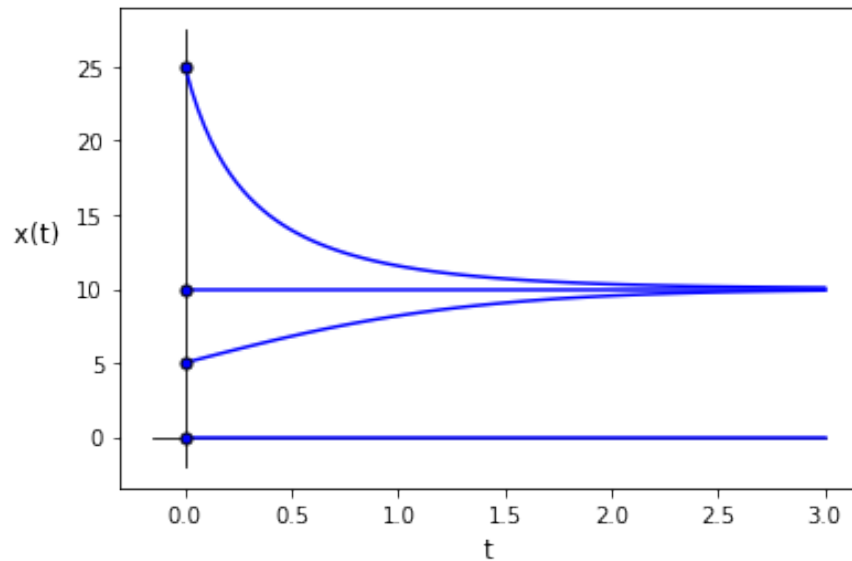
Po dosazení počáteční podmínky a vyjádření si konstanty

$$C_1 = \frac{x_0}{x_0 - K},$$

dostáváme řešení logistické rovnice (4.1) pro $x_0 \in (K, \infty)$, kde $t \in \left(-\frac{C}{a}, \infty\right)$. Tento interval ještě můžeme upravit, aby místo konstanty C obsahoval počáteční podmínku x_0 a dostáváme

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{at}}{(K - x_0) + x_0 e^{at}}, \quad t \in \left(-\frac{1}{a} \ln \left(\frac{x_0}{x_0 - K} \right), \infty\right).$$

Do Obrázku 4.1 si vykreslíme čtyři konkrétní charakteristická řešení rovnice (4.1).



Obrázek 4.1: Řešení logistické rovnice s parametry $a = 1.5$, $K = 10$ pro počáteční podmínky $x_0 = 0$, $x_0 = K$, $x_0 = 5$, $x_0 = 25$.

4.2. Sestavení modelu

Stejně jako u prvního zobecněného modelu v kapitole 3 budeme nahrazovat v soustavě (2.3) klasického Lotka-Volterra modelu člen růstu populace kořisti ax . Jak už předchozí sekce napovídá, tento člen v rovnici nahradíme právě pravou stranou logistické rovnice (4.1). Toto zobecnění se dá interpretovat tak, že bez zásahu dravce by se velikost populace kořisti limitně blížila ke kapacitě prostředí, kterou tu zastupuje kladná konstanta K . Pro $x(0) < K$ by se jednalo o růst a pro $x(0) > K$ o pokles. Z praktického hlediska prostředí nedokáže pojmout (nebo uživit) větší množství jedinců, než má přirozeně dáno. Samo tedy populaci redukuje, nebo brzdí její růst. Ve specifickém případě, kdy $x(0) = K$, populaci udržuje v rovnovážném stavu.

Z poznatků předchozího odstavce dostáváme systém druhého zobecněného modelu

$$\begin{aligned}x' &= ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bxy, \\y' &= -cy + dxy.\end{aligned}\tag{4.5}$$

Funkce pravé strany soustavy (4.5) je z $C^1(\mathbb{R}^2)$, takže platí jednoznačnost počáteční úlohy.

4.3. Vyšetření modelu

Soustava (4.5) má tři kritické body

$$\bar{\mathbf{x}}_1 = (0, 0),\tag{4.6}$$

$$\bar{\mathbf{x}}_2 = (K, 0),\tag{4.7}$$

$$\bar{\mathbf{x}}_3 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bdK}\right).\tag{4.8}$$

Jelikož se pohybujeme v prvním kvadrantu roviny, kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$ bude existovat pouze v případě, že jeho druhá souřadnice bude nezáporná, což vyjadřuje nerovnost $K \geq \frac{c}{d}$. Navíc při rovnosti budou druhý a třetí kritický bod totožné. Jacobiho matice systému (4.5) vypadá následovně

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} a - \frac{2ax}{K} - by & -bx \\ dy & dx - c \end{pmatrix}.\tag{4.9}$$

Typ kritických bodů určíme v následující větě.

Věta 4.3.1. *Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_1$ systému (4.5) je třídy **sedlo**. Pro kritické body $\bar{\mathbf{x}}_2$ a $\bar{\mathbf{x}}_3$ mohou nastat následující dva případy:*

- (a) *Pokud $\frac{c}{d} > K$, pak $\bar{\mathbf{x}}_2$ je třídy **výlevka** a $\bar{\mathbf{x}}_3$ neleží v prvním kvadrantu.*
- (b) *Pokud $\frac{c}{d} < K$, pak $\bar{\mathbf{x}}_2$ je třídy **sedlo** a $\bar{\mathbf{x}}_3$ je třídy **výlevka**.*

Důkaz. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_1$ má stejné souřadnice i Jacobiho matici

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_1) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

jako kritický bod v klasickém Lotka-Volterra modelu. Je tedy i stejné třídy *sedlo*.

ad (a): Předpokládejme, že platí nerovnost $\frac{c}{d} > K$. Dosadíme $\bar{\mathbf{x}}_2$ do Jacobiho matice (4.9) a dostáváme matici

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & dK - c \end{pmatrix}. \quad (4.10)$$

Pro její determinant platí

$$\det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = -a(dK - c).$$

Z předpokladu si K zapíšeme jako $K = \frac{c}{d} - \varepsilon$, kde $\varepsilon > 0$. Po dosazení do rovnice determinantu dostáváme

$$\det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = -a \left(d \left(\frac{c}{d} - \varepsilon \right) - c \right).$$

Rovnici upravíme

$$\det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = ad\varepsilon.$$

Determinant je tedy kladný. Dále si vyjádříme stopu matice (4.10)

$$\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = dK - a - c.$$

Stejným způsobem jako u determinantu stopu upravíme a dostáváme

$$\operatorname{tr} D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = -a - \varepsilon.$$

Stopa matice je tedy záporná. Kladný determinant a záporná stopa Jacobiho matice charakterizují podle klasifikace kritických bodů 1.2.1 třídu *výlevka*.

Nyní se zaměříme na kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$. Pokud nerovnost $\frac{c}{d} > K$ dosadíme do jeho druhé souřadnice, vyjde záporná hodnota, tudíž se $\bar{\mathbf{x}}_3$ nenachází v prvním kvadrantu a do fázového portréту ho nezahrneme.

ad (b): Předpokládejme, že platí nerovnost $\frac{c}{d} > K$. Podobně jako v první části důkazu si díky předpokladu zapíšeme K jako $K = \frac{c}{d} + \varepsilon$, kde $\varepsilon > 0$. Po dosazení a úpravě dostáváme záporný determinant

$$\det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = -a(d\varepsilon).$$

Z toho vyplývá, že kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$ je podle klasifikace třídy *sedlo*.

Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$ se už díky nerovnosti $\frac{c}{d} < K$ nachází v prvním kvadrantu, tudíž ho vyšetříme. Souřadnice dosadíme do Jacobiho matice (4.9) a dostáváme matici

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_3) = \begin{pmatrix} -\frac{ac}{dK} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} - \frac{ac}{bK} & 0 \end{pmatrix}.$$

Pro její determinant platí

$$\det D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_3) = ac - \frac{ac^2}{dK} = ac \left(1 - \frac{c}{dK}\right).$$

Jelikož předpokládáme nerovnost $K < \frac{c}{d}$, tak ve výrazu $\frac{c}{dK}$ dělíme menší číslo větším, tudíž bude tento výraz ostře menší než 1. Z toho plyne, že je determinant kladný. Vyjádříme si stopu matice

$$\text{tr } D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_3) = -\frac{ac}{dK}.$$

Ta je díky předpokladu kladných parametrů záporná. Podle klasifikace je tedy kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$ třídy *výlevka*. □

Poznámka. Lze si povšimnout, že v předchozí větě nemáme zahrnut případ pro $K = \frac{c}{d}$. Pro tuto nerovnost by platilo, že kritické body $\bar{\mathbf{x}}_2$ a $\bar{\mathbf{x}}_3$ jsou totožné. Jejich Jacobiho matice by vypadala následovně

$$D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_2) = D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}_3) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Všimněme si, že determinant této matice je nulový. Z toho vyplývá, že totožné kritické body \bar{x}_2 a \bar{x}_3 jsou *nehyperbolické*, proto nemůžeme s naším matematickým aparátem nic říci o jejich stabilitě nebo typu. Z tohoto důvodu se o případ $K = \frac{c}{d}$ nebudeme zajímat. Je nutné podotknout, že se tento jev děje, jelikož je rovnice (4.5) v bodě $(K, 0)$ v bifurkaci pro bifurkační hodnotu parametru $K = \frac{c}{d}$.

Z Věty 4.3.1 můžeme usoudit, že druhý zobecněný model má v závislosti na hodnotách parametrů c, d, K dva charakteristicky odlišné fázové portréty, které nyní zvlášť sestavíme.

(a) Model má pro vztah parametrů $\frac{c}{d} > K$ dva kritické body:

$$\textit{nestabilní } \bar{x}_1 = (0, 0),$$

$$\textit{asymptoticky stabilní } \bar{x}_2 = (K, 0).$$

Kritický bod \bar{x}_1 je třídy *sedlo* a \bar{x}_2 třídy *výlevka*. Směr šipek na osách x a y je téměř stejný, jako u Lotka-Volterra modelu. Jedinou výjimkou je, že se směr šipek na ose x mění při přechodu přes druhý kritický bod.

Nyní se zaměříme na izokliny systému (4.5), což jsou křivky na kterých je změna ve směru souřadnicových os rovna nule. *První izoklina*, na níž je nulová změna ve směru osy x , se stává z osy y a přímky popsané rovnicí

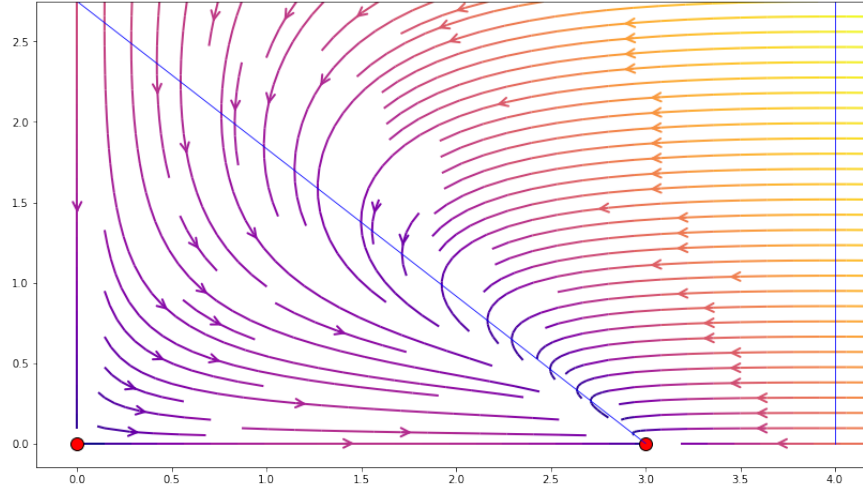
$$y = \frac{a}{b} - \frac{1}{K}x. \quad (4.11)$$

Tato přímka protíná kritický bod \bar{x}_2 a tok na ní má v prvním kvadrantu fázového portréту vertikálně záporný směr. *Druhou izoklinu* tvoří osa x a přímka

$$x = \frac{c}{d}, \quad (4.12)$$

na nichž má tok horizontálně záporný směr.

Nyní už známe všechny indicie pro sestavení fázového portréту, který si vykreslíme v Obrázku 4.3.



Obrázek 4.2: Fázový portrét druhého zobecněného modelu pro $K < \frac{c}{d}$, konkrétně $K = 3$. Zbylé parametry: $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$. Červeně jsou označeny kritické body a modře izokliny (4.11), (4.12).

Z fázového portréту můžeme usoudit, že pro každou kladnou počáteční podmínku \mathbf{x}^0 je ω -limitním bodem orbity $\gamma(\mathbf{x}^0)$ kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$. Z hlediska našeho modelu to znamená, že populace dravce při vztahu parametrů $\frac{c}{d} > K$ vždy vymře a pokud populace kořisti není nulová, tak se ustálí v hodnotě K . Z toho vyplývá, že při poměrně malé hodnotě kapacity K , je následkem zánik populace predátora.

(b) Model má pro vztah parametrů $\frac{c}{d} < K$ tři kritické body:

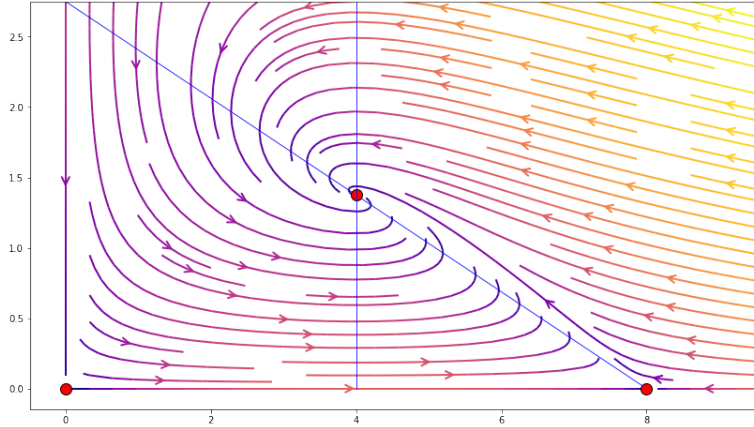
$$\text{nestabilní } \bar{\mathbf{x}}_1 = (0, 0),$$

$$\text{nestabilní } \bar{\mathbf{x}}_2 = (K, 0),$$

$$\text{asymptoticky stabilní } \bar{\mathbf{x}}_3 = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bdK} \right).$$

Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_1$ je stejný jako v předchozím případě. Směr šipek na osách x a y je také stejný s výjimkou toho, že kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_2$ je tentokrát třídy *sedlo*. Kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$ je třídy *výlevka*.

Izokliny mají stejný tvar jako v předchozím případě s výjimkou toho, že obě izokliny (4.11), (4.12) nyní prochází kritickým bodem $\bar{\mathbf{x}}_3$, přes který se mění jejich směr šipek na opačný. Fázový portrét si vykreslíme v Obrázku 4.2.



Obrázek 4.3: Fázový portrét druhého zobecněného modelu pro $K > \frac{c}{d}$, konkrétně $K = 8$. Zbylé parametry: $a = 1.1$, $b = 0.4$, $c = 0.4$, $d = 0.1$. Červeně jsou označeny kritické body a modře izokliny (4.11), (4.12).

Z fázového portréту můžeme usoudit, že pro každou kladnou počáteční podmínku \mathbf{x}^0 je ω -limitním bodem orbity $\gamma(\mathbf{x}^0)$ kritický bod $\bar{\mathbf{x}}_3$. Z hlediska našeho modelu to znamená, že se populace dravce i kořisti pro vztah parametrů $\frac{c}{d} < K$ po čase ustálí v bodě $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bdK}\right)$, pokud obě populace obsahují alespoň pár jedinců.

Závěr

V práci jsme si představili několik populačních modelů popisujících vztah predátora a kořisti. Nejprve jsme zkoumali klasický Lotka-Volterra model, jenž popisuje oscilaci obou populací, kdy ve fázovém portrétu orbity systému obíhají periodicky kolem rovnovážného bodu. Na tomto modelu jsme provedli určitá zobecnění, která souvisela se členem růstu populace kořisti. Do prvního zobecněného modelu jsme zahrnuli kapacitu prostředí a to tak, že při dosažení množství populace kořisti této kapacity, se na růstu populace mohlo podílet pouze ono množství rovné kapacitě. Tato změna zapříčinila, že za určitého vztahu parametrů se populace místo oscilace ustálily v rovnovážném bodě. U druhého zobecněného modelu jsme si představili logistickou (Verhulstovu) rovnici, kterou jsme poté nahradili členem růstu populace kořisti. Došli jsme k závěru, že v tomto modelu se po čase množství obou populací ustálí v rovnovážném bodě. V případě určitého vztahu parametrů se může stát, že populace dravce vymře a množství kořisti se ustálí v hodnotě kapacity prostředí. Z obou modelů vyplývá, že určité omezení populace kořisti ovlivňuje hlavně populaci dravce. A to tak, že se buď jeho množství v rovnovážném bodě sníží, nebo dokonce dravec vymře.

Literatura

- [1] Rachůnková, I., Fišer, J.: *Dynamické systémy 1*. Univerzita Palackého v Olomouci, 2014.
- [2] Edelstein-Keshet, L.: *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, 2005.
- [3] Lynch, S.: *Dynamical Systems with Applications using Python*. Springer International Publishing AG, Manchester, UK, 2018.
- [4] Lotka-Volterra equations [online]. 2023 [cit. 2023-02-05]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra_equations.
- [5] Logistic function [online]. 2023 [cit. 2023-02-05]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Logistic_function.
- [6] Fišer, J.: *Úvod do teorie obyčejných diferenciálních a diferenčních rovnic*. Univerzita Palackého v Olomouci, 2013.