

ZÁPADOČESKÁ UNIVERZITA V PLZNI
FAKULTA APLIKOVANÝCH VĚD

INTERAKCE V DYNAMICKÝCH MODELECH VÍCE POPULACÍ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2022

PETRA MARYŠKOVÁ

nahradit listem zadání

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a výhradně s použitím odborné literatury a pramenů, jejichž úplný seznam je její součástí.

V Plzni, dne 24. května 2022

.....
vlastnoruční podpis

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu bakalářské práce panu RNDr. Jonáši Volkovi, Ph.D., za odborné vedení, konstruktivní připomínky při konzultacích, ochotu a čas, který mi věnoval při zpracování.

Abstrakt

V bakalářské práci se věnujeme problematice stability řešení systému dvou populací, které vycházejí z Lotkova-Volterrova modelu. Detailně se zabýváme vyšetřením vlastností obecné interakce populací typu symbióza, soutěž a typu lovec-kořist. Dále se zaměřujeme na kvalitativní analýzu a popis změn dynamiky systému (bifurkací) pro tři rozšířené modely typu lovec-kořist. V těchto modelech zkoumáme vliv vnitrodruhové konkurence populace a vliv funkcionální odezvy lovce na změnu hustoty kořisti.

Klíčová slova: populační modely, interakce dvou populací, Lotkovy-Volterrovy modely, stabilita, bifurkace.

Abstract

The bachelor's thesis investigates the stability of stationary solutions of a two population system relying on the Lotka-Volterra model. General interaction properties of two populations characterised by symbiosis, competition and predator-prey type shall be investigated in detail. Furthermore, the qualitative analysis shall be discussed and changes in the system dynamics (bifurcations) described for three extended predator-prey models. We examine the effect of intraspecific population competition and the effect of functional response of the predator to changes in prey density in these models.

Keywords: population models, interaction of two populations, Lotka-Volterra models, stability, bifurcations.

Obsah

1	Základní populační modely	1
1.1	Přehled základních typů populačních modelů	2
2	Lotkûv-Volterrûv obecný model interakce	9
2.1	Interakce typu symbióza	11
2.2	Interakce typu soutěŹ	15
2.3	Interakce typu lovec-kořist	19
3	Rozšířené modely typu lovec-kořist	23
3.1	Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti	23
3.2	Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce	29
3.3	Model s trofickou funkcí lovce	34
4	Závěr	45
	Literatura	47

Základní populační modely 1

Matematické modely populací nám umožňují zkoumat změny populační hustoty v čase. Tyto změny mohou být závislé na vlastnostech prostředí, na porodnosti, úmrtnosti, migraci populace apod. Pod pojmem populace chápeme skupinu jedinců stejného druhu, žijící ve vymezeném prostředí. Základním předpokladem populačních modelů je, že se populace rozmnožují takovou rychlostí, která je úměrná jejich počtu [7, 8].

První zmínku o populační teorii najdeme už v 18. století, kdy anglický ekonom Thomas Robert Malthus (1766-1834) zformuloval základní principy růstu a regulace populace. Ve svém díle nazvaném "Esej o principu populace" (1798) se zabývá otázkou nerovnováhy mezi exponenciálním nárůstem četnosti populace a zdroji potravy, které rostou pouze lineárně [6]. Je vhodné zmínit, že tento teoretický základ byl velmi nedokonalý při popisu reálné skutečnosti. Především nebyly respektovány některé přírodní zákonitosti, například populace nemůže růst neomezeně a také zdroje v prostředí, kde populace žije, nejsou nevyčerpatelné. V první polovině 19. století byla tato teorie převedena do matematické interpretace, kdy belgický matematik Pierre Francois Verhulst (1804-1849) definoval logistický model populačního růstu [6].

Populační model, který se zabývá zkoumáním mezidruhové koexistence populací, nazýváme Lotkúv-Volterrúv model. Tento model vznikl v období let 1920-1926 a zformulovali ho nezávisle na sobě italský matematik Vito Volterra (1860-1940) a americký vědec Alfréd James Lotka (1880-1949). Volterrúv popis modelu vznikl, když zkoumal změny množství ryb ulovených v Jaderském moři. A. Lotka odvodil shodné rovnice při modelování chemických reakcí a následně zkoumal interakce mezi lovcem a kořistí [6]. I tyto navržené modely typu Lotka-Volterra vykazovaly nedostatky, protože nerespektovaly podmínky, které ovlivňují život populací v přírodě. Obecně platí, že podmínky pro reprodukci populací nejsou konstantní, zdroje jsou omezené a např. v případě interakce lovce a kořisti nebývá kořist jediným zdrojem obživy. Přesto můžeme říci, že Lotkúv-Volterrúv model, který nám umožňuje simulovat změny populační hustoty, se stal základem pro návrhy reálnějších modelů, odrážející populační dynamiku v přírodě. Mnoho dalších vědců detailně studovalo tento model a dále ho rozšiřovali. Příkladem je model G.F. Gauseho, model P.H. Leslieho apod. V roce 1965 publikoval svoji studii také vědec C.S. Holling (1930), který detailně zkoumal vliv nasycení lovce a poprvé v modelech lovec-kořist zavedl pojem funkcionální odezva lovce [6].

Dále se budeme zabývat speciálně Lotkovými-Volterrovými modely a zaměříme se na vyšetření stability řešení systémů dvou populací. Základní matematické definice a pojmy, které jsou důležité pro kvalitativní analýzu populačních modelů, lze nalézt v literatuře [1, 2, 3, 4, 5], z které jsme primárně čerpali. Nejprve si stručně představíme základní typy populačních modelů, ze kterých budeme v této práci vycházet.

1.1 Přehled základních typů populačních modelů

Malthusův model růstu populace

Jedná se o jeden z nejjednodušších modelů, kde základním předpokladem je existence populace, která má neomezené zdroje potravy a nepůsobí na ní žádné vnější vlivy. Model poskytuje informaci o rychlosti růstu populace v čase t , kdy aktuální změnu četnosti populace ovlivňuje pouze rozdíl narozených jedinců a jedinců, kteří umírají [8].

Rovnici modelu pro jeden druh populace můžeme napsat ve tvaru [8]

$$x' = nx - mx,$$

kde $x = x(t)$ vyjadřuje velikost populace v čase t , n je poměr narozených jedinců a m je poměr úmrtnosti.

Rovnici můžeme napsat ve zkráceném tvaru

$$x' = \alpha x, \tag{1.1}$$

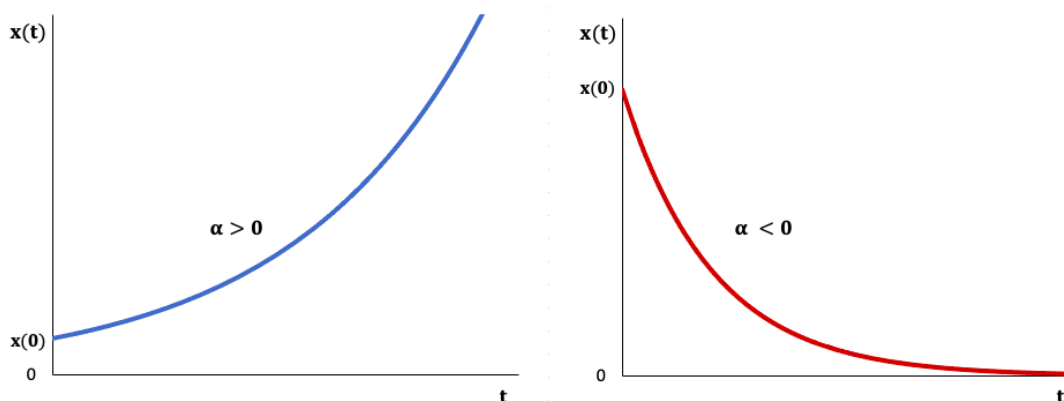
kde $\alpha = n - m \in \mathbb{R}$ je parametr rovnice a vyjadřuje míru růstu populace. Pro $\alpha > 0$ populace roste (narodí se více jedinců, než jich umírá), nebo naopak pokud je $\alpha < 0$, počet populace klesá.

Řešení rovnice (1.1) je ve tvaru

$$x(t) = x_0 e^{\alpha(t-t_0)},$$

kde $x_0 = x(t_0)$.

Z řešení rovnice a obrázku 1.1 je patrné, že rychlost změny četnosti populace v čase t je exponenciální.



Obrázek 1.1: Malthusův model růstu populace (1.1). Na obrázku vlevo populace roste exponenciálně (parametr $\alpha > 0$), na obrázku vpravo populace exponenciálně klesá (parametr $\alpha < 0$).

V reálném prostředí nejsou výchozí podmínky modelu dosažitelné (dostatek potravy, neomezený prostor, podmínka izolovanosti). Proto si stručně představme možná rozšíření Malthusova modelu, která budou tato reálná omezení jistým způsobem zohledňovat.

Verhulstův model (logistický model)

Reálné prostředí neposkytuje neomezené zdroje pro život populace, proto P. F. Verhulst rozšířil Malthusův model o člen, který zohledňuje tuto skutečnost. To můžeme interpretovat tak, že při zvyšování množství populace se obecně zhoršují podmínky soužití populace (méně potravy, nedostatek životního prostoru apod.), a to vede k pomalejšímu růstu populace [8].

Rovnici modelu pro jeden druh populace můžeme napsat ve tvaru

$$x' = \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (1.2)$$

kde $\alpha, K > 0$ jsou parametry rovnice.

Parametr α reprezentuje míru růstu populace, která ještě nepociťuje nedostatek zdrojů či prostoru. Parametr K je nosná kapacita prostředí, která vyjadřuje omezené zdroje populace (např. zdroje potravy, životního prostoru apod.). Nosnou kapacitu prostředí můžeme také chápat jako maximální počet populace, která se užívá v prostředí, ve kterém žije.

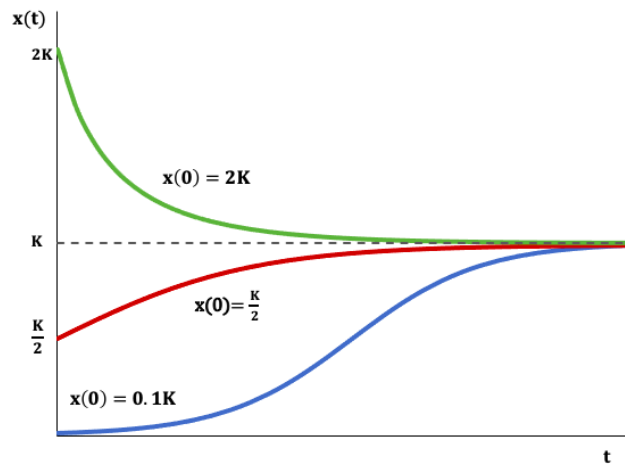
Řešení rovnice (1.2) bychom našli separací proměnných ve tvaru

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-\alpha(t-t_0)'}}$$

kde $x_0 = x(t_0)$.

System má dva rovnovážné stavy, tj. stavy, kde $x' = 0$, a tedy $x(t) = x(t_0)$. Tyto stavy jsou $x(t) = 0$ a $x(t) = K$. Triviální řešení $x(t) = 0$ je nestabilní a druhý rovnovážný stav $x(t) = K$ je stabilní, tj. platí, že pokud počáteční podmínka četnosti populace $x(0) > 0$, pak $x(t) \rightarrow K$ pro $t \rightarrow \infty$, tj. populace nikdy nevyhyne [9].

Na obrázku 1.2 můžeme vidět průběh řešení pro různě volené počáteční podmínky $x(0)$. Pokud je $x(0) < K$, pak řešení $x(t)$ je monotónně rostoucí k hodnotě K . Pokud $x(0) > K$, pak $x(t)$ monotónně klesá k hodnotě K .



Obrázek 1.2: Verhulstův model populace (1.2). Průběh četnosti populace v čase t pro počáteční podmínky $x(0) = 0.1K$, $x(0) = \frac{K}{2}$ a $x(0) = 2K$.

Lotkúv-Volterrův obecný model interakce

Model nese jméno podle vědců Alfreda Lotky a Vita Volterra a simuluje změny v četnosti n populací v závislosti na jejich vzájemné interakci.

Mějme dvě populace, jejichž velikosti v čase t označme $x = x(t)$, $y = y(t)$. V nejjednodušším případě, pokud populace nemají vzájemnou interakci, tj. pravděpodobnost setkání je nulová, lze model popsat rovnicemi ve tvaru

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x, \\ y' &= \gamma y, \end{aligned} \tag{1.3}$$

kde $\alpha, \gamma \in \mathbb{R}$ jsou parametry.

Zde předpokládáme, že se vnitrodruhová dynamika řídí nejjednodušším Malthusovým modelem (1.1).

V případě, že dochází mezi populacemi k interakci můžeme základní model pro dvě populace (1.3) rozšířit na tvar

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x + \beta xy, \\y' &= \gamma y + \delta xy,\end{aligned}\tag{1.4}$$

kde $\alpha, \beta, \gamma, \delta \in \mathbb{R}$ jsou parametry.

Členy rovnic αx a γy reprezentují růst, nebo pokles populací dle míry porodnosti a úmrtnosti každé populace v případě, že druhá populace je nulová, resp. není vůbec přítomná. Součinné členy βxy , resp. δxy v obou rovnicích vyjadřují dynamiku hustoty populací při interakci. Parametry β a δ lze interpretovat jako míry užitku při vzájemné interakci.

Kvalitativní vlastnosti v závislosti na parametrech tohoto modelu budeme detailně zkoumat v kapitole 2.

Lotkúv-Volterrův model s logistickou funkcí

Obecný model dvou populací (1.4) můžeme dále rozšiřovat o další vstupní předpoklady a tím vytvářet realističtější podobu modelu. V případě přidání logistické funkce (1.2) omezíme dynamiku růstu populací kapacitou prostředí.

Rovnice modelu pro dva druhy populací můžeme napsat ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) + \beta xy, \\y' &= \gamma y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + \delta xy,\end{aligned}$$

kde parametry $\alpha, \gamma, K_1, K_2 > 0, \beta, \delta \in \mathbb{R}$. Parametry K_1, K_2 vyjadřují maximální nosnou kapacitu prostředí populace x a populace y .

Tento typ modelu budeme detailně analyzovat v kapitole 3.

Lotkovy-Volterrovy modely s trofickou funkcí lovce

Obecný model (1.4) může vyjadřovat různé typy interakcí mezi populacemi. Jedním z typů je interakce nazývaná lovec-kořist. Obecný model předpokládá, že úbytek kořisti při interakci s lovcem závisí pouze na pravděpodobnosti setkání a u lovce není omezeno množství kořisti, kterou je schopen zpracovat za jednotku času. Takový předpoklad není realistický, proto do modelu přidáme člen, který reprezentuje funkční reakci lovce na změnu hustoty kořisti. Tato funkce určuje zpravidla hladinu, kdy je lovec nasycen [6].

Rovnice modelu pro dva druhy populací lze vyjádřit vztahem

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - f(x)y, \\y' &= \gamma y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + \delta f(x)y,\end{aligned}\tag{1.5}$$

kde parametry $\alpha, \gamma, K_1, K_2 > 0, \delta \in \mathbb{R}$. V případě interakce typu lovec-kořist budeme využívat značení, že $x = x(t)$ je kořist a $y = y(t)$ je lovec.

Součinnové členy obecného modelu (1.4) jsou nahrazeny členem $f(x)y$, kde $f(x)$ je omezená funkce a nazýváme ji trofická funkce, resp. funkcionální odezva lovce. Funkce $f(x)$ vyjadřuje závislost počtu ulovené kořisti jedním lovcem za jednotku času na hustotě populace kořisti [6, 7]. Tvar této funkce je určen dalšími přítomnými parametry.

Základní typy trofické funkce definoval C.S. Holling (1930), kdy vstupní podmínky na průběh funkce $f(x)$ jsou:

1. $f(0) = (0)$, tj. pokud kořist není dostupná, pak počet ulovené kořisti je nulový.
2. $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x) = S$, tj. při nadbytku kořisti se počet ulovené kořisti asymptoticky blíží bodu nasycení $S > 0$.
3. Funkce $f(x)$ je neklesající.

Hollingovy trofické funkce se zpravidla klasifikují následovně:

- **Typ I**

Tvar funkce je

$$f(x) = \begin{cases} \beta x, & \text{pro } x < \frac{S}{\beta}, \\ S, & \text{pro } x \geq \frac{S}{\beta}, \end{cases}$$

kde $S, \beta > 0$.

Trofickou funkci můžeme interpretovat tak, že lovec loví kořist přímo úměrně jejímu množství do doby, než dojde k jeho nasycení na hodnotu S . Po dosažení hladiny nasycení lovce zůstává počet ulovené kořisti jedním lovcem konstantní (obrázek 1.3). Příkladem jsou lovci, kteří jsou schopni pohltit kořist celou a doba zpracování potravy je téměř nulová [7].

- **Typ II**

Tvar funkce je

$$f(x) = \frac{Sx}{\beta + x},$$

kde $S, \beta > 0$.

Jedná se o tvar funkce odvozený z Typu I. Rychlost lovení se při zvyšování četnosti populace kořisti snižuje po konkávní křivce, která se asymptoticky blíží k bodu nasycení. Čím více je kořisti, tím se snižuje potřebný čas na celkový proces lovu (obrázek 1.3) [6].

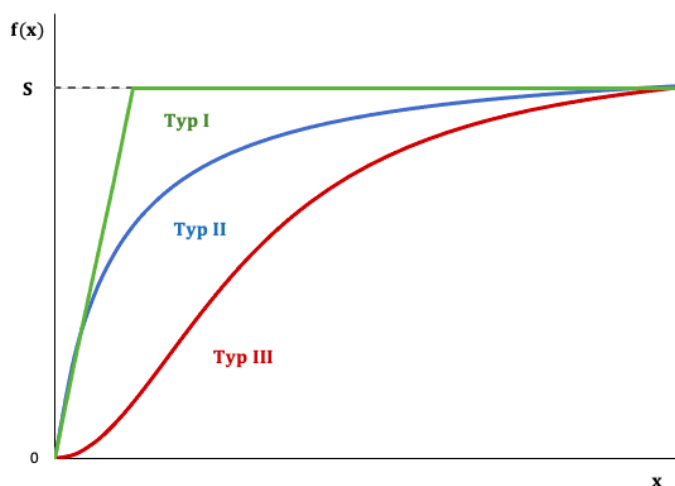
- **Typ III**

Tvar funkce je

$$f(x) = \frac{Sx^2}{\beta^2 + x^2},$$

kde $S, \beta > 0$.

Trofická funkce je sigmoidálního tvaru. Vychází z trofické funkce Typu II. Při nízké hustotě populace kořisti je rychlost lovu lovce minimální. Pro vyšší hustotu kořisti se rychlost získávání kořisti lovcem prudce zvyšuje. To může být dáno např. osvojením nových zkušeností a vyšší efektivitou při lovu. Pro vysoké četnosti kořisti se rychlost lovu kořisti naopak asymptoticky zpomaluje k hodnotě nasycení S (obrázek 1.3). To lze vysvětlit stejně jako u trofické funkce Typu II. Pokud je nadbytek kořisti, pak počet zpracovaných jedinců závisí především na čase, který potřebuje lovec na zpracování kořisti a ten je nezávislý na jejím počtu [6].



Obrázek 1.3: Základní typy trofických funkcí dle C.S. Hollinga.

Lotkúv-Volterrúv model s vlastní trofickou funkcí

Uvažujme příklad modelu, který obsahuje vlastní navrženou funkční odezvu lovce. Budeme vycházet z obecného modelu (1.5), kde u populace kořisti zvolíme vlastní trofickou funkci lovce $f(x)$. V druhé rovnici pro jednoduchost nebudeme uvažovat nosnou kapacitu lovce a použijeme pouze člen δxy místo $\delta f(x)y$.

Dostaneme systém ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - f(x)y, \\y' &= -\gamma y + \delta xy,\end{aligned}$$

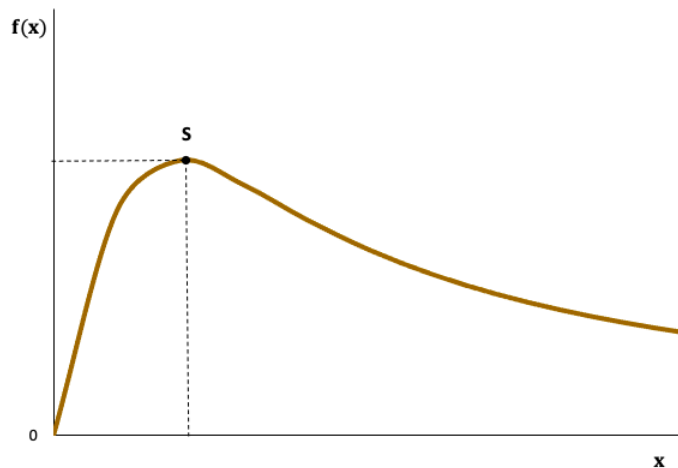
kde $\alpha, \gamma, \delta, K > 0$ jsou parametry. Jejich význam je stejný jako u modelů ze kterých vycházíme.

Tvar specifické trofické funkce $f(x)$ lovce zvolíme následovně

$$f(x) = \frac{\beta x}{\mu + x^2}, \quad (1.6)$$

kde $\beta, \mu > 0$ je parametr. Pro zjednodušení volíme $\beta = \mu$.

Parametry b, μ nám ovlivňují maximální počet kořisti, kterou je lovec schopen ulovit za jednotku času. Pro nízké počty kořisti se úspěšnost lovu zvyšuje téměř lineárně a blíží se hodnotě S . Po dosažení maximální hodnoty S dochází u lovce k pozvolné ztrátě schopnosti lovu se zvyšující se četností kořisti. Tento jev můžeme interpretovat jako schopnost kořisti využít kolektivní obranu při dosažení takové hustoty kořisti, která umožní soužití ve smečkách či větších skupinách.



Obrázek 1.4: Vlastní trofická funkce (1.6).

Tento typ modelu budeme kvalitativně analyzovat v kapitole 3.3.

Lotkúv-Volterrův obecný model interakce 2

V této části práce se zaměříme na detailní kvalitativní analýzu pro vybrané modely dvou populací. Všechny dále analyzované modely vychází z Lotkova-Volterrova obecného modelu, kdy použijeme matematická východiska, která byla představena v 1. kapitole.

Analyzujeme Lotkúv-Volterrův obecný model interakce dvou populací. Rovnice modelu jsou ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x + \beta xy, \\y' &= \gamma y + \delta xy,\end{aligned}\tag{2.1}$$

kde $\alpha, \beta, \gamma, \delta \in \mathbb{R}$ jsou parametry.

Podle toho, jak volíme znaménka parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ modelu, můžeme rozlišovat různé typy interakcí. Rovnice pak vyjadřují, zda populace ze vzájemné interakce profitují, nebo je interakce ohrožuje.

V další části práce se zaměříme na tři základní typy interakcí obecného modelu (2.1):

- **Symbióza**
V rovnicích modelu volíme příslušné parametry tak, aby vyjadřovaly vztah, který zajišťuje profit ze společného soužití. Rovnice podmínku splňují pro $\beta > 0$ a $\delta > 0$.
- **Soutěž**
Volíme vstupní parametry modelu tak, aby vyjadřovaly vztah konkurence, kdy se populace interakcí vzájemně poškozují. Rovnice podmínku splňují pro $\beta < 0$ a $\delta < 0$.
- **Lovec-kořist**
Model vyjadřuje vztah mezi populací lovce y a populací kořisti x . Vstupní parametry volíme s ohledem na podmínku, že lovec profituje ze vzájemné interakce a kořist, která je zdrojem potravy pro lovce, je vzájemnou interakcí poškozována. Tuto podmínku splníme, pokud $\beta < 0$ a $\delta > 0$.

Možné kombinace interakce shrnuje tabulka 2.1.

interakce	α	β	γ	δ
symbióza	-	+	-	+
	+	+	+	+
	+	+	-	+
soutěž	+	-	+	-
	+	-	-	-
	-	-	-	-
lovec - kořist	+	-	-	+
	+	-	+	+
	-	-	+	+
	-	-	-	+

Tabulka 2.1: Znaménka parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ v modelu (2.1) a jejich kombinace v závislosti na modelovaném typu interakce.

Stanovení stacionárních bodů obecného modelu

Pro určení stability obecného modelu provedeme vyšetření stacionárních bodů. Položíme levé strany obou rovnic v (2.1) rovné nule

$$\begin{aligned} 0 &= \alpha x + \beta xy, \\ 0 &= \gamma y + \delta xy. \end{aligned}$$

Provedeme úpravu rovnic

$$\begin{aligned} 0 &= x(\alpha + \beta y), \\ 0 &= y(\gamma + \delta x). \end{aligned}$$

Z rovnic získáme x -ovou a y -ovou nuloklinu

$$\begin{aligned} N_x &= \left\{ (x, y) : x = 0 \vee y = -\frac{\alpha}{\beta} \right\}, \\ N_y &= \left\{ (x, y) : y = 0 \vee x = -\frac{\gamma}{\delta} \right\}. \end{aligned}$$

V průsečících x -ových a y -nových nuloklin nalezneme dva stacionární body

$$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0), \quad (x_1^*, y_1^*) = \left(-\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta} \right). \quad (2.2)$$

Stacionární bod (x_0^*, y_0^*) leží v počátku (bod extinkce - obě populace vymírají). Netriviální stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je v případě, že leží v 1. kvadrantu fázového prostoru, bodem koexistence obou populací a je vyjádřen pomocí parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$.

Pro určení stability stacionárních bodů nelineární soustavy (2.1) provedeme linearizaci systému. Sestavíme Jacobiho matici, která má tvar

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha + \beta y & \beta x \\ \delta y & \gamma + \delta x \end{pmatrix}.$$

Pro stacionární body $(x_0^*, y_0^*), (x_1^*, y_1^*)$ má Jacobiho matice tvar

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}, \quad J\left(-\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ -\frac{\alpha\delta}{\beta} & 0 \end{pmatrix}. \quad (2.3)$$

Pro stacionární bod (x_0^*, y_0^*) získáme vlastní čísla $\lambda_1 = \alpha, \lambda_2 = \gamma$. Pro stacionární bod (x_1^*, y_1^*) získáme vlastní čísla $\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{\alpha\gamma}$.

V další části provedeme analýzu stability vybraných typů interakce - symbióza, soutěž, lovec-kořist. Zaměříme se na hodnocení pouze těch případů, které zajišťují společnou existenci populací. Vybereme takovou kombinaci parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$, kdy koexistenční stacionární bod (x_1^*, y_1^*) leží v 1. kvadrantu fázové roviny, tj. má nezáporné obě souřadnice (x, y) (tabulka 2.2).

interakce - koexistence	α	β	γ	δ
symbióza	-	+	-	+
soutěž	+	-	+	-
lovec - kořist	+	-	-	+

Tabulka 2.2: Výběr znamének parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ v modelu (2.1) v závislosti na modelovaném typu interakce.

2.1 Interakce typu symbióza

Model dvou populací s interakcí typu symbióza vyjadřuje vztah založený na vzájemné kooperaci [2]. Pokud uvažujeme případ, kdy nedochází ke vzájemné interakci a přirozená úmrtnost populací je vyšší než porodnost, klesá četnost jednotlivých populací podle Malthusova modelu (1.1). V případě vzájemné interakce obě populace preferují, aby druhá populace byla přítomna, protože jedna bez druhé nedokáže přežít. Populace se vzájemně podporují a obě z toho profitují. Tento typ interakce je důležitý pro některé životní procesy v přírodě [6].

Interakci typu symbióza můžeme popsat pomocí dvou diferenciálních rovnic (2.1), kde $\beta > 0$ a $\delta > 0$. Ostatní parametry α, γ stanovíme dle výše uvedeného a tak, aby koexistenční stacionární bod měl nezáporné souřadnice (tabulka 2.2).

Pro přehlednost volíme

$$\begin{aligned} \alpha &= -a, \\ \beta &= +b, \\ \gamma &= -c, \\ \delta &= +d, \end{aligned} \quad (2.4)$$

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

Získáme upravený tvar rovnic

$$\begin{aligned}x' &= -ax + bxy, \\y' &= -cy + dxy.\end{aligned}\tag{2.5}$$

Záporné znaménko před parametry a a c vyjadřuje pokles počtu populací v případě, kdy je druhá populace nepřítomná (nulová). Rovnice dále obsahují kladný součinný člen bxy resp. dxy , vyjadřující růst četnosti obou populací při vzájemné interakci.

Stabilita stacionárních bodů

Stacionární body vychází z obecného řešení (2.2) se zohledněním parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ pro tento typ interakce (2.4)

$$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0), \quad (x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

Také pro nalezení vlastních čísel λ_1, λ_2 Jacobiho matice vycházíme z obecného řešení (2.3) se zohledněním parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ pro tento model.

Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -a < 0, \\ \lambda_2 &= -c < 0.\end{aligned}$$

Hodnoty λ_1, λ_2 určují, že stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je stabilní uzel.

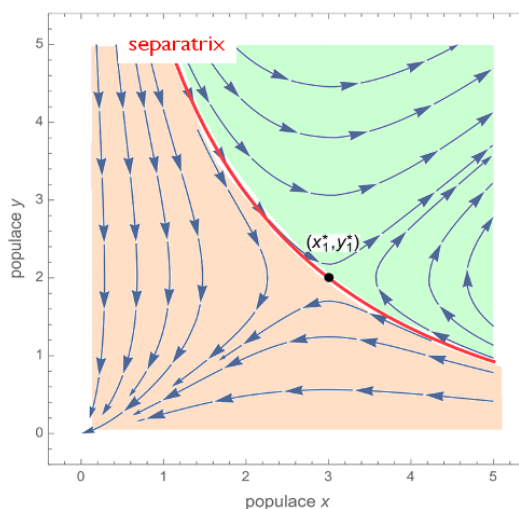
Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ jsou

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{ac}, \quad \text{kde } ac > 0.$$

Stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je sedlo.

Vytvořením fázového portréту modelu (2.5) můžeme pozorovat, že do sedlového bodu (x_1^*, y_1^*) směřují dvě trajektorie, dělicí fázový prostor na dvě disjunktní oblasti. Tuto křivku nazýváme separatrix (obrázek 2.1).

Pokud volíme počáteční podmínku (x_0, y_0) tak, že leží na křivce separatrix, populace přežívají a trajektorie řešení směřují do koexistenčního stacionárního bodu (x_1^*, y_1^*) . V případě, že volíme počáteční podmínku (x_0, y_0) tak, že trajektorie začínají pod oblastí vymezenou křivkou separatrix, všechna řešení směřují do bodu (x_0^*, y_0^*) , tj. $x(t) \rightarrow 0, y(t) \rightarrow 0$ pro $t \rightarrow \infty$. Při volbě počáteční podmínky v oblasti nad křivkou separatrix, trajektorie řešení rostou exponenciálně do nekonečna, tj. $x(t) \rightarrow \infty, y(t) \rightarrow \infty$ pro $t \rightarrow \infty$.



Obrázek 2.1: Interakce typu symbióza popsaná systémem (2.5). Obrázek znázorňuje rozdělení fázového portréту na dvě oblasti křivkou separatrix v sedlovém bodě (x_1^*, y_1^*) .

Rovnici křivky separatrix získáme tak, že určíme trajektorie řešení systému (2.5), které směřují do koexistenčního bodu (x_1^*, y_1^*) . Vydělením rovnic (2.5) obdržíme, že x -ová a y -ová souřadnice trajektorií vyhovuje diferenciální rovnici

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

Dále upravíme na tvar se separovanými proměnnými

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

Po integraci získáme

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

Po úpravě dostaneme výraz

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

Vidíme, že podél vybrané trajektorie se nemění hodnota veličiny

$$V(x, y) = -c \ln |x| + a \ln |y| + dx - by,$$

neboť podél trajektorie $V(x, y) = C$.

Pro určení rovnice separatrix využijeme skutečnost, že trajektorie směřuje do koexistenčního bodu (x_1^*, y_1^*) , a tedy dosadíme bod $(x_1^*, y_1^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ do $V(x, y)$. Dostáváme, že rovnice separatrix je

$$V(x, y) = -c \ln \left| \frac{c}{d} \right| + a \ln \left| \frac{a}{b} \right| + c - a. \quad (2.6)$$

Poznámka 2.1. Separatrix je pouze část křivky (2.6).

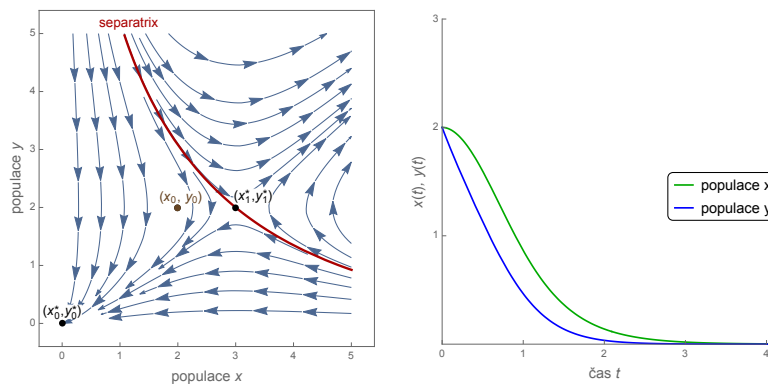
Model má dva stacionární body. Stacionární bod v počátku (x_0^*, y_0^*) je bodem extinkce a druhý stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je bodem koexistence. Stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je stabilní uzel a bod (x_1^*, y_1^*) je sedlo.

Souhrnný přehled stability stacionárních bodů je uveden v tabulce 2.3.

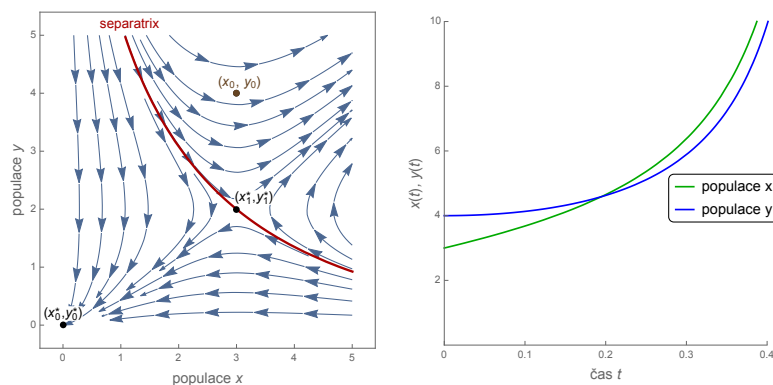
	$a, b, c, d > 0$
$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$	stabilní uzel
$(x_1^*, y_1^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$	sedlo

Tabulka 2.3: Interakce typu symbióza (2.5). Přehled typu a stability stacionárních bodů.

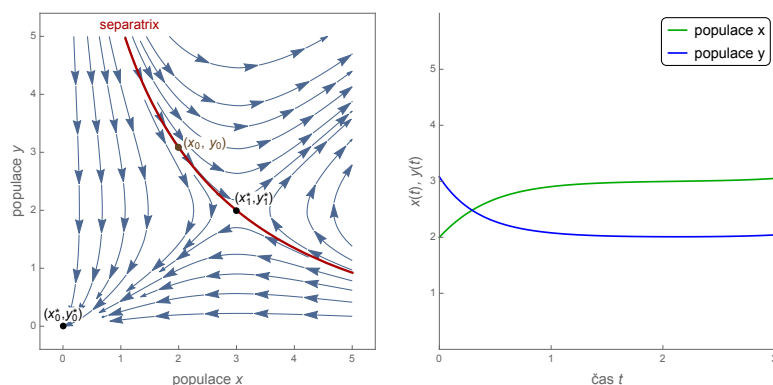
Z průběhu trajektorií řešení na obrázku 2.2, 2.3 a 2.4 můžeme pozorovat, že při nepřítomnosti druhé populace, není schopna žádná z populací samostatně přežít. Jak již bylo zmíněno výše koexistence obou populací závisí na volbě počáteční podmínky (x_0, y_0) . Obrázek 2.2 ilustruje časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky pod křivkou separatrix, kdy trajektorie fázového portréту směřují do bodu extinkce a obě populace vymírají. Na obrázku 2.3 je zobrazen případ, kdy počáteční podmínka je volena v oblasti nad křivkou separatrix. Obě populace společně přežívají a jejich hustota roste exponenciálně do nekonečna. Na obrázku 2.4 je zobrazena varianta, kdy volíme počáteční podmínku na křivce separatrix. Obě populace společně koexistují a na časovém vývoji modelu můžeme pozorovat, že hustota obou populace se ustálí na hodnotách, které odpovídají koexistenčnímu stacionárnímu bodu (x_1^*, y_1^*) .



Obrázek 2.2: Interakce typu symbióza (2.5). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky v oblasti pod křivkou separatrix. Volba parametrů: $a = 2, b = 1, c = 3, d = 1$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (2, 2)$.



Obrázek 2.3: Interakce typu symbióza (2.5). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky v oblasti nad křivkou separatrix. Volba parametrů: $a = 2, b = 1, c = 3, d = 1$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (3, 4)$.



Obrázek 2.4: Interakce typu symbióza (2.5). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky na křivce separatrix. Volba parametrů: $a = 2, b = 1, c = 3, d = 1$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (2, 3.1)$.

2.2 Interakce typu soutěž

Pro interakci typu soutěž je charakteristické, že popisuje model soužití dvou populací, které si navzájem konkurují [2]. Uvažujme příklad, kdy populace potřebují stejné životní prostředí, nebo soutěží o stejné zdroje potravy. Pokud máme dvě populace, které nemají interakci, bude se četnost každé z populací zvyšovat exponenciálně dle Malthusova modelu (1.1). V případě, že se obě populace setkávají, jsou interakcí poškozovány, a to ovlivňuje jejich četnost [6].

Interakci typu soutěž lze vyjádřit pomocí dvou diferenciálních rovnic (2.1), kde $\beta < 0, \delta < 0$. Ostatní parametry α, γ opět volíme tak, aby byly splněny podmínky pro tento typ interakce (tabulka 2.2).

Po volbě znamének parametrů je upravený tvar rovnic

$$\begin{aligned}x' &= ax - bxy, \\y' &= cy - dxy,\end{aligned}\tag{2.7}$$

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

Kladná znaménka před parametry a a c vyjadřuje růst počtu populací v případě, kdy je druhá populace nepřítomná. Vzájemnou interakci v rovnicích reprezentuje součinnový člen bxy resp. dxy . Záporná znaménka před parametry b a d vyjadřují pokles počtu příslušné populace vlivem vzájemné soutěže (konkurence).

Stabilita stacionárních bodů

Stacionární body vychází z obecného řešení (2.2) se zohledněním parametrů pro tento typ interakce

$$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0), \quad (x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

Pro určení vlastních čísel λ_1, λ_2 použijeme Jacobiho matici vycházející z obecného řešení (2.3). Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= a > 0, \\ \lambda_2 &= c > 0.\end{aligned}$$

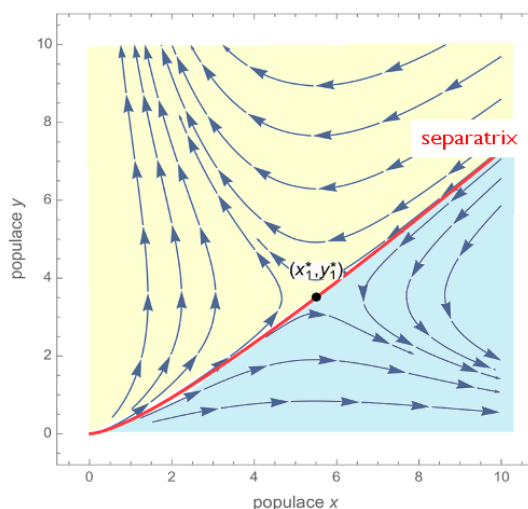
Stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je nestabilní uzel.

Pro stacionární bod $(x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ získáme vlastní čísla

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{ac}, \quad \text{kde } ac > 0.$$

Stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je sedlo.

Na obrázku 2.5 můžeme pozorovat, že trajektorie separatrix směřuje do sedlového bodu (x_1^*, y_1^*) a rozděluje fázový portrét na dvě oblasti, kde každá má charakteristický tvar trajektorií. Stejně jako u interakce typu symbióza platí, že volba počáteční podmínky ovlivňuje charakter řešení. Záleží tedy, zda počáteční podmínka je v oblasti pod/nad separatrix, nebo je volena na této křivce. Charakter řešení pro jednotlivé příklady můžeme vidět na obrázku 2.6, 2.7 2.8.



Obrázek 2.5: Interakce typu soutěž (2.7). Obrázek znázorňuje rozdělení fázového portréту na dvě oblasti křivkou separatrix v sedlovém bodě (x_1^*, y_1^*) .

Trajektorii křivky separatrix získáme stejným postupem jako u interakce typu symbióza ve tvaru

$$V(x, y) = c \ln \left| \frac{c}{d} \right| - a \ln \left| \frac{a}{b} \right| - c + a.$$

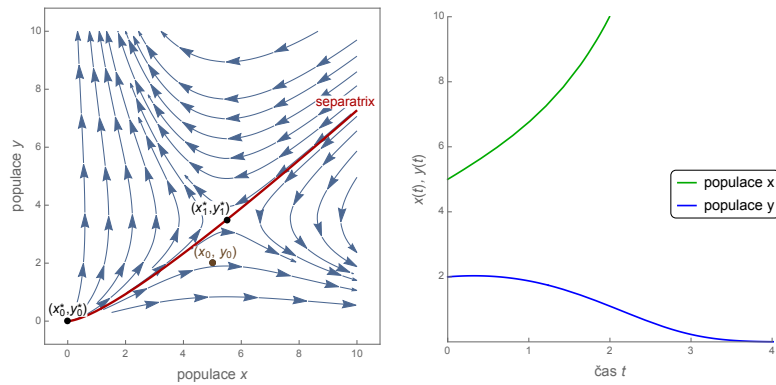
Z výsledků analýzy stability systému vyplývá, že model má dva stacionární body. První stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je nestabilním uzlem a druhý stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je sedlo.

Souhrnný přehled stacionárních bodů nalezneme v tabulce 2.4.

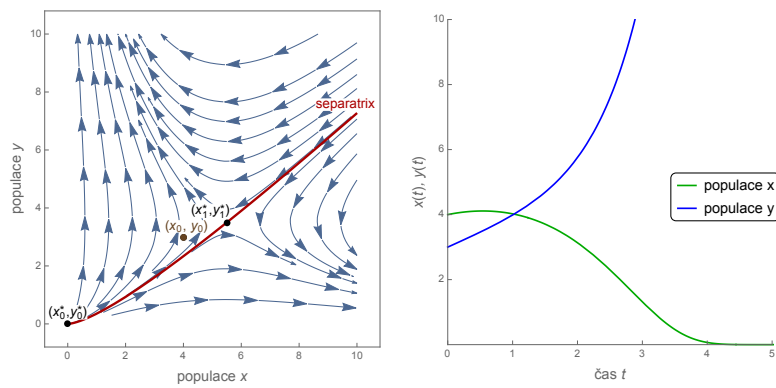
	$a, b, c, d > 0$
$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$	nestabilní uzel
$(x_1^*, y_1^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$	sedlo

Tabulka 2.4: Interakce typu soutěž (2.7). Přehled typu a stability stacionárních bodů.

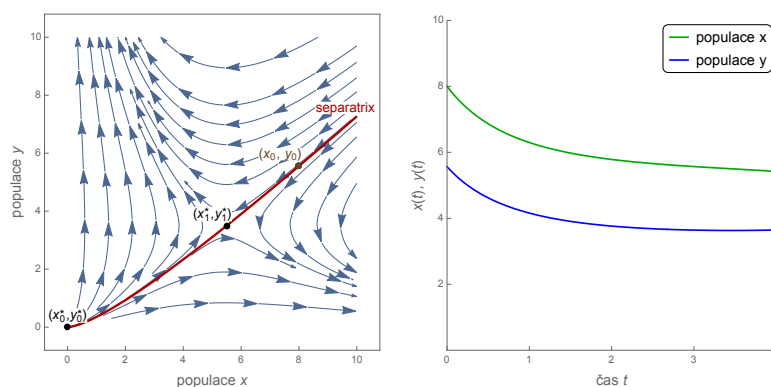
Při volbě počáteční podmínky (x_0, y_0) pod křivkou separatrix (obrázek 2.6) populace y po určitém čase vymírá ($y(t) \rightarrow 0$ pro $t \rightarrow \infty$). Populace x přežívá a roste bez omezení ($x(t) \rightarrow \infty$ pro $t \rightarrow \infty$). Naopak při počáteční podmínce (x_0, y_0) takové, že trajektorie začínají v oblasti nad křivkou separatrix (obrázek 2.7), populace x po určitém čase vymírá ($x(t) \rightarrow 0$ pro $t \rightarrow \infty$) a populace y roste neomezeně ($y(t) \rightarrow \infty$ pro $t \rightarrow \infty$). Pokud volíme počáteční podmínku na křivce separatrix (obrázek 2.8), obě populace přežívají a časový vývoj modelu ukazuje, že se četnost populací ustálí na hodnotách odpovídající koexistenčnímu bodu (x_1^*, y_1^*) .



Obrázek 2.6: Interakce typu soutěž (2.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky v oblasti pod křivkou separatrix. Volba parametrů: $a = 0.7, b = 0.2, c = 1.1, d = 0.2$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (5, 2)$.



Obrázek 2.7: Interakce typu soutěž (2.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky v oblasti nad křivkou separatrix. Volba parametrů: $a = 0.7, b = 0.2, c = 1.1, d = 0.2$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (4, 3)$.



Obrázek 2.8: Interakce typu soutěž (2.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu při volbě počáteční podmínky na křivce separatrix. Volba parametrů: $a = 0.7, b = 0.2, c = 1.1, d = 0.2$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (8, 5.6)$.

2.3 Interakce typu lovec-kořist

Interakce typu lovec-kořist se zaměřuje na vzájemný vztah, kdy v případě dvou populací jedna populace (lovec) profituje ze vzájemných interakcí a druhá populace (kořist) je vzájemným působením poškožována [2]. Předpokládejme, že lovec nemá jiný zdroj potravy, pak bez interakce s kořistí klesá jeho četnost exponenciálně dle Malthusova modelu (1.1). Naopak kořist, která není ohrožována lovcem, může neomezeně růst. Pro interakci uvažujme podmínku, že díky predaci lovce se snižuje růst kořisti úměrně jejich vzájemnému setkávání a dostupnost kořisti zajišťuje růst populace lovce [6].

U interakce typu lovec-kořist vycházíme ze systému rovnic (2.1), kde $\beta < 0$ a $\delta > 0$ a ostatní parametry α, γ volíme dle tabulky 2.2.

Získáme upravený tvar rovnic

$$\begin{aligned} x' &= ax - bxy, \\ y' &= -cy + dxy. \end{aligned} \quad (2.8)$$

kde $a, b, c, d > 0$, $x = x(t)$ je kořist a $y = y(t)$ je lovec.

Kladné znaménko před parametrem a v první rovnici vyjadřuje růst počtu populace kořisti, pokud je populace lovce nepřítomná. Záporné znaménko před parametrem c ve druhé rovnici vyjadřuje úbytek populace lovce, pokud je populace kořisti nulová. Obě rovnice obsahují součinné členy bxy a dxy reprezentující vliv interakce populací. Záporné znaménko před parametrem b vyjadřuje pokles četnosti kořisti, a naopak kladné znaménko před parametrem d vyjadřuje růst populace lovce vlivem vzájemného působení.

Stabilita stacionárních bodů

Pro určení stacionárních bodů vycházíme z obecného řešení (2.2), kde zohledníme znaménka parametrů $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ pro tento typ interakce

$$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0), \quad (x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

Dále určíme hodnoty vlastních čísel λ_1, λ_2 v bodech $(x_0^*, y_0^*), (x_1^*, y_1^*)$. Příslušná Jacobiho matice vychází z obecného řešení (2.3).

Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= a > 0, \\ \lambda_2 &= c < 0. \end{aligned}$$

Stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je sedlo.

Pro stacionární bod $(x_1^*, y_1^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ jsou vlastní čísla

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{ac}, \quad \text{kde } ac < 0, \text{ tj. } \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{|ac|}.$$

Vlastní čísla λ jsou komplexně sdružená a reálná část je nulová, tj. stacionární bod (x_1^*, y_1^*) není hyperbolický bod. Proto nemůžeme o stabilitě rozhodnout na základě věty o linearizaci. Stacionární bod může být střed, stabilní nebo nestabilní ohnisko.

Provedeme detailnější analýzu pro určení tvaru trajektorií řešení v okolí stacionárního bodu. Využijeme skutečnost, že systém (2.8) je konzervativní, tj. že existuje jeho první integrál. Nalezení prvního integrálu provedeme stejným postupem jako v kapitole 2.1 při hledání rovnice křivky separatrix.

První integrál je funkce $V(x, y)$, která je konstantní na trajektoriích systému (2.8) a najdeme ji ve tvaru

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

Trajektorie systému (2.8) jsou hladinami 1. integrálu $V(x, y)$. Pro určení tvaru trajektorií řešení, provedeme analýzu funkce $V(x, y)$. Nejprve určíme první a druhé parciální derivace funkce $V(x, y)$ a sestavíme Hessovu matici druhých parciálních derivací této funkce

$$\begin{aligned} \frac{\partial V}{\partial x} &= -\frac{c}{x} + d, & \frac{\partial V}{\partial y} &= -\frac{a}{y} + b, \\ \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} &= \frac{c}{x^2}, & \frac{\partial^2 V}{\partial x \partial y} &= 0, & \frac{\partial^2 V}{\partial y \partial x} &= 0, & \frac{\partial^2 V}{\partial y^2} &= \frac{a}{y^2}. \end{aligned}$$

Hessova matice má tvar

$$H(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{c}{x^2} & 0 \\ 0 & \frac{a}{y^2} \end{pmatrix}. \quad (2.9)$$

Po dosažení stacionárního bodu $(x_1^*, y_1^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ je zřejmé, že matice druhých parciálních derivací $H(x, y)$ (2.9) je pozitivně definitní ($\lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0$). To znamená, že funkce $V(x, y)$ je konvexní a v bodě (x_1^*, y_1^*) nabývá svého minima.

Protože bod (x_1^*, y_1^*) je lokální minimum funkce $V(x, y)$ a hladiny na jeho okolí jsou uzavřené křivky, pak platí že, všechny trajektorie v jeho okolí jsou také uzavřené. Můžeme tedy konstatovat, že stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je (nelineární) střed.

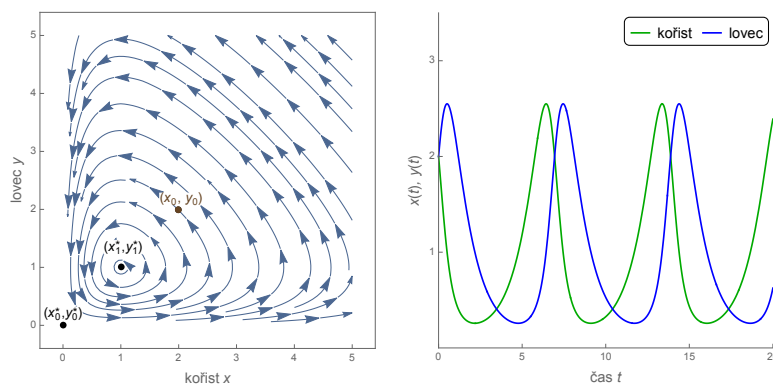
Analyzovaný model má dva stacionární body. Jeden stacionární bod (x_0^*, y_0^*) je sedlo. Druhý stacionární bod (x_1^*, y_1^*) je střed, jedná se o koexistenční bod.

Souhrnný přehled stability stacionárních bodů nalezneme v tabulce 2.5.

	$a, b, c, d > 0$
$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$	sedlo
$(x_1^*, y_1^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$	střed

Tabulka 2.5: Interakce typu lovec-kořist (2.8). Přehled typu a stability stacionárních bodů.

Z fázového portréту na obrázku 2.9 vidíme, že jednotlivá řešení mají tvar uzavřených křivek kolem stacionárního bodu (x_1^*, y_1^*) . Pokud je kořisti minimum, má lovec nedostatek potravy a začne vymírat. To umožní nárůst populace kořisti, která je méně lovena. Důsledkem je, že lovci mají opět více potravy a zvýší se lov kořisti. Tím hustota kořisti postupně klesá a v okamžiku, kdy počet lovců dosahuje maxima, následuje prudký pokles četnosti kořisti. Celý cyklus se opakuje a dochází tak k cyklické změně četnosti lovce a kořisti. Četnost obou populací se může dostat blízko k bodu extinkce, ale jsou schopni se zotavit a koexistovat společně.



Obrázek 2.9: Interakce typu lovec-kořist (2.8). Fázový portrét a časový vývoj modelu. Volba parametrů: $a = 1, b = 1, c = 1, d = 1$. Počáteční podmínka $(x_0, y_0) = (2, 2)$.

Rozšířené modely typu lovec-kořist 3

V této kapitole provedeme rozšíření obecného Lotkova-Volterrova modelu interakce typu lovec-kořist, kdy pro realističtější podobu přidáme do modelu další vstupní předpoklady. Cílem bude provést vyšetření kvalitativních vlastností systému, případně popis vyskytujících se bifurkací.

3.1 Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti

V obecném modelu lovec-kořist (2.8) roste populace kořisti při nepřítomnosti lovce podle Malthusova modelu (1.1). V reálném prostředí není možný neomezený růst, protože prostředí, kde kořist žije, poskytuje omezené zdroje. Proto provedeme rozšíření modelu lovec-kořist, kdy do modelu zahrneme vliv konkurence populace kořisti.

Upravíme rovnici (2.8) tak, že přidáme logistickou funkci (1.2) do rovnice populace kořisti a dostaneme systém ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bxy, \\y' &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.1}$$

kde $a, b, c, d, K > 0$ jsou parametry.

Znaménka před parametry modelu a, b, c, d jsou shodné s obecným modelem lovec-kořist (2.8). Dochází-li ke vzájemné interakci lovce a kořisti, kořist je touto interakcí poškozována, protože je zdrojem potravy pro lovce. V případě, že lovec nemá dostatek potravy, dochází k úbytku populace lovce. Do modelu je u populace kořisti zařazen logistický člen obsahující parametr K , který reprezentuje nosnou kapacitu prostředí. Čím více se bude počet kořisti limitně přibližovat k nosné kapacitě prostředí K , tím pomaleji se bude kořist množit.

Pro snížení počtu parametrů modelu provedeme zjednodušení tím, že převedeme systém na bezrozměrný tvar.

Upravíme výchozí tvar rovnic (3.1)

$$\begin{aligned}\frac{1}{b} \frac{dx}{dt} &= \frac{a}{b} x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - xy, \\ \frac{1}{d} \frac{dy}{dt} &= -\frac{c}{d} y + xy.\end{aligned}$$

Zavedeme nové neznámé u a v a nový parametr r

$$u = \frac{d}{c} x, \quad v = \frac{b}{a} y, \quad r = \frac{c}{dK} > 0,$$

kde $r > 0$.

Po úpravě dostaneme tvar

$$\begin{aligned}\frac{1}{a} \frac{du}{dt} &= u(1 - ru) - uv, \\ \frac{1}{c} \frac{dv}{dt} &= -v + uv.\end{aligned}$$

Pro eliminaci parametrů a, c zavedeme další parametr ρ a novou časovou proměnnou τ

$$\tau = at, \quad \rho = \frac{c}{a} > 0,$$

kde $\rho > 0, \tau > 0$, tj. $\frac{du}{d\tau} = \frac{du}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{a} \frac{du}{dt}$ a podobně $\frac{dv}{d\tau} = \frac{a}{c} \frac{dv}{dt}$.

Získáme bezrozměrný tvar modelu (3.1)

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - ru - v), \\ \frac{dv}{d\tau} &= \rho v(u - 1).\end{aligned} \tag{3.2}$$

Stabilita stacionárních bodů

Stanovíme nulokliny

$$\begin{aligned}N_u &= \{(u, v) : u = 0 \vee v + ru = 1\}, \\ N_v &= \{(u, v) : u = 1 \vee v = 0\}.\end{aligned}$$

Stacionární body pro tento model jsou

$$(u_0^*, v_0^*) = (0, 0), \quad (u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r}, 0\right), \quad (u_2^*, v_2^*) = (1, 1 - r).$$

U populačních modelů má stacionární bod nezáporné obě souřadnice. Proto budeme stacionární bod (u_2^*, v_2^*) uvažovat a analyzovat pouze v případě $r \in (0, 1)$.

Sestavíme Jacobiho matici

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2ru - v & -u \\ \rho v & \rho u - \rho \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= 1, \\ \lambda_2 &= -\rho < 0. \end{aligned}$$

Stacionární bod (u_0^*, v_0^*) je typu sedlo.

Pro stacionární bod $(u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r}, 0\right)$ najdeme vlastní čísla λ_1, λ_2 Jacobiho matice ve tvaru

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \rho \left(\frac{1}{r} - 1\right), \\ \lambda_2 &= -1. \end{aligned}$$

Pro stacionární bod (u_1^*, v_1^*) platí, že pro $r \in (0, 1)$ je $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ a jedná se o sedlo. Pro $r > 1$ je $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$ a stacionární bod je stabilní uzel.

Pro stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 1 - r)$ z Jacobiho matice určíme charakteristickou rovnici

$$\det(J(1, 1 - r) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -r - \lambda & -1 \\ \rho - \rho r & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + r\lambda + (\rho - \rho r) = 0.$$

Z charakteristické rovnice určíme vlastní čísla λ_1, λ_2

$$\lambda_{1,2} = \frac{-r \pm \sqrt{D}}{2},$$

kde $D = r^2 - 4\rho(1 - r)$. Charakter vlastních čísel λ_1, λ_2 závisí na znaménku diskriminantu D . Diskriminant $D = 0$ pro

$$r_{1,2} = -2\rho \pm 2\sqrt{\rho^2 + \rho}.$$

Jelikož $r_2 = -2\rho - 2\sqrt{\rho^2 + \rho} < 0$ a my uvažujeme, že $r > 0$, bude pro nás důležitý kořen $r_1 = -2\rho + 2\sqrt{\rho^2 + \rho}$.

S ohledem na volbu parametru r rozlišujeme dva případy, které určují charakter vlastních čísel λ_1, λ_2 .

Pro $r \in (0, r_1)$ je $D < 0$ a vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou komplexně sdružená. Reálná část vlastních čísel je

$$\operatorname{Re}(\lambda_1, \lambda_2) = -\frac{r}{2} < 0.$$

Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 1 - r)$ je stabilní ohnisko.

Poznámka 3.1. Pro $r = r_1$ je diskriminant $D = 0$. Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) má dvojnásobná vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ a existuje jeden lineárně nezávislý vlastní vektor. Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) je degenerovaný uzel.

Pro $r \in (r_1, 1)$ je $D > 0$ a vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou reálná záporná. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 1 - r)$ je stabilní uzel.

Poznámka 3.2. Pro $r = 1$ je jedno vlastní číslo $\lambda_1 = 0$. Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) není hyperbolický a nelze rozhodnout o typu stability pomocí věty o linearizaci. Je nutné použít alternativní postup, který zde nebudeme provádět.

Pro $r > 1$ bychom jednoznačně obdrželi, že $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$, a tedy (u_2^*, v_2^*) by byl sedlem, ovšem ležícím mimo 1. kvadrant.

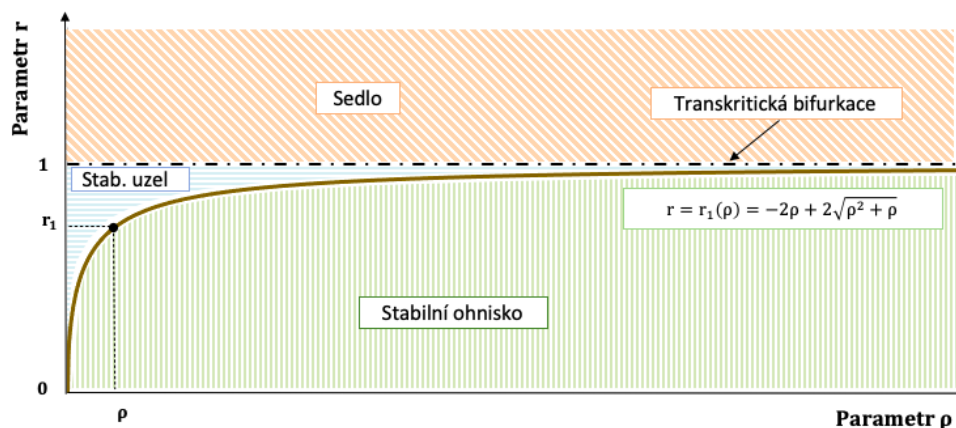
Analyzovaný model je po převedení na bezrozměrný tvar 2-parametrický systém, kde populační dynamiku ovlivňují parametry ρ a r . Systém má tři stacionární body. V případě stacionárního bodu (u_0^*, v_0^*) ovlivňují parametry ρ a r systém pouze kvantitativně, tj. mají vliv pouze na tvar trajektorií a stacionární bod je sedlo. U stacionárního bodu (u_1^*, v_1^*) určuje parametr r souřadnice bodu ve fázovém portrétu a také typ stability. Pro $r \in (0, 1)$ se jedná o sedlo a pro $r > 1$ se jedná o stabilní uzel.

Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) je koexistenční bod, kdy parametr r určuje jeho souřadnice ve fázovém prostoru. V celém rozsahu parametru $r \in (0, 1)$ je bod asymptoticky stabilní. Uvnitř tohoto intervalu dochází ke změně typu stacionárního bodu ze stabilního ohniska na stabilní uzel v závislosti na volbě parametru ρ a r . Na obrázku 3.1 můžeme pozorovat, že volba parametru $r = r_1(\rho)$ určuje hraniční hodnotu parametru, kde dochází ke změně charakteru vlastních čísel λ a tedy ke změně typu stacionárního bodu. Parametr r_1 rozděluje interval $r \in (0, 1)$ na dvě oblasti, kdy pro $r \in (0, r_1)$ je bod (u_2^*, v_2^*) stabilní ohnisko a pro $r \in (r_1, 1)$ je bod (u_2^*, v_2^*) stabilní uzel. Pro $r = 1$ se stacionární body (u_1^*, v_1^*) a (u_2^*, v_2^*) sjednotí, dochází k výměně typu a jejich stability, tj. transkritické bifurkaci. Pro $r > 1$ se stacionární bod (u_2^*, v_2^*) mění ze stabilního uzlu na sedlo. V takovém případě má ale bod (u_2^*, v_2^*) zápornou jednu souřadnici a pro náš model pak zůstávají smysluplné pouze stacionární body (u_0^*, v_0^*) (sedlo) a (u_1^*, v_1^*) (stabilní uzel).

Přehled změn stability stacionárních bodů je shrnutý v tabulce 3.1.

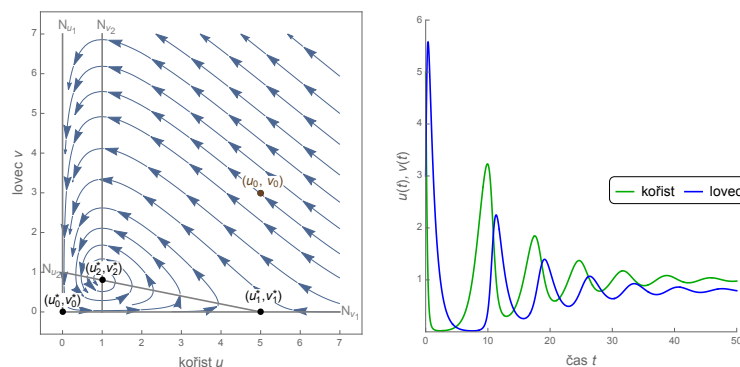
	$r \in (0, r_1)$	$r \in (r_1, 1)$	$r > 1$
$(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$	sedlo		
$(u_1^*, v_1^*) = (\frac{1}{r}, 0)$	sedlo		stabilní uzel
$(u_2^*, v_2^*) = (1, 1 - r)$	stabilní ohnisko	stabilní uzel	sedlo (mimo 1. kvadrant)

Tabulka 3.1: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.2). Přehled typu a stability stacionárních bodů.

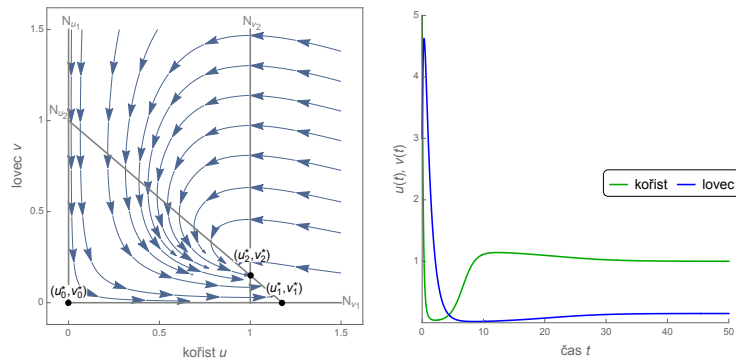


Obrázek 3.1: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.2). Změna typu stability stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) v závislosti na volbě parametrů ρ a r .

Obrázek 3.2 a 3.3 ilustruje fázový portrét a časový vývoj modelu pro dvě různé situace. V případě, že volíme $r \in (0, r_1)$, tj. kapacita prostředí kořisti je vysoká, dochází k ustálenému stavu populace lovce a kořisti tlumenými oscilacemi v bodě (u_2^*, v_2^*) , který je v tomto případě stabilním ohniskem. Pokud volíme $r \in (r_1, 1)$, tj. kapacita prostředí kořisti je nízká, dochází k ustálení stavu populace lovce a kořisti v krátkém čase po několika zakolísání amplitudy v bodě (u_2^*, v_2^*) , který je v tomto případě stabilní uzel. Četnost kořisti i lovce se ustálí na hodnotách odpovídající koexistenčnímu bodu (u_2^*, v_2^*) . Tím, že jsme do systému přidali logistický člen, dochází ke stabilizaci řešení v koexistenčním bodě v závislosti na zadané kapacitě prostředí na straně kořisti.

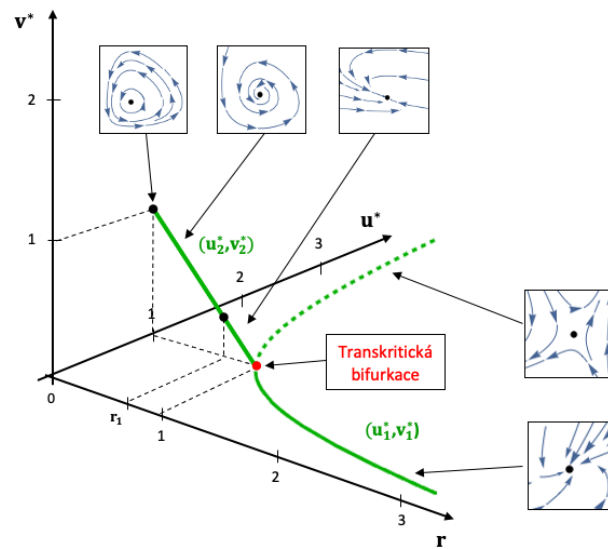


Obrázek 3.2: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.2). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r \in (0, r_1)$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je stabilní ohnisko. Volba parametrů: $r = 0.2, \rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (5, 3)$.



Obrázek 3.3: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.2). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r \in (r_1, 1)$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je stabilní uzel. Volba parametrů: $r = 0.85, \rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (5, 3)$.

Na obrázku 3.4 je zobrazen bifurkační diagram znázorňující změnu dynamiky systému (3.2) v závislosti na hodnotě parametru r při konstantní hodnotě parametru $\rho > 0$. V případě, že parametr $r = 0$, chování modelu je identické s obecným modelem lovec-kořist (2.8). Dále je z bifurkačního diagramu zřejmé, že pro parametr $r = 1$ se v bodě $(1, 0)$ potkávají větve stacionárních bodů (u_1^*, v_1^*) , (u_2^*, v_2^*) , dochází zde ke změně typu a stability ze stabilního uzlu na sedlo a tedy nastává transkritická bifurkace.



Obrázek 3.4: Bifurkační diagram modelu s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.2). Obrázek ilustruje změnu dynamiky systému v závislosti na hodnotě parametru r při konstantní hodnotě $\rho > 0$. Při volbě parametru $r = 1$ nastává v bodě $(u^*, v^*) = (1, 0)$ transkritická bifurkace.

3.2 Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce

Model lovec kořist s přidanou logistickou funkcí u populace kořisti (3.1) eliminoval nereálný předpoklad, že bez přítomnosti dravce roste kořist exponenciálně. Pro realističtější podobu do modelu přidáme logistickou funkci také u populace lovce. Získáme tak model, kdy u obou populací dochází k vnitrodruhové konkurenci s ohledem na nosnou kapacitu prostředí. Dále přidáme podmínku, že kořist není nezbytnou potravou pro lovce, a tedy i bez existence kořisti je lovec schopen přežít.

Model můžeme vyjádřit pomocí dvou diferenciálních rovnic, které vychází z modelu (3.1) s rozšířením o logistický člen u populace lovce.

Tvar rovnic je

$$\begin{aligned}x' &= ax \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - bxy, \\y' &= cy \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + dxy,\end{aligned}\tag{3.3}$$

kde $a, b, c, d, K_1, K_2 > 0$.

Znaménka před parametry modelu a, b, d a jejich význam je shodný s modelem (2.8). Pro parametr c volíme kladné znaménko, které vyjadřuje schopnost lovce přežít i bez přítomnosti kořisti. Pro obě populace jsou do modelu zařazeny logistické funkce, které obsahují koeficienty K_1, K_2 , reprezentující nosnou kapacitu kořisti a lovce. Logistické členy v rovnicích zajišťují, že pokud populace nemají vzájemnou interakci, porostou maximálně do své nosné kapacity.

Opět převedeme systém (3.3) na bezrozměrný tvar.

Upravíme výchozí tvar rovnic (3.3)

$$\begin{aligned}\frac{1}{b} \frac{dx}{dt} &= \frac{a}{b} x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - xy, \\ \frac{1}{d} \frac{dy}{dt} &= \frac{c}{d} y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) + xy.\end{aligned}$$

Zavedeme nové neznámé u a v , nové parametry r_1, r_2, ρ a novou časovou proměnnou τ

$$u = \frac{d}{c}x, \quad v = \frac{b}{a}y, \quad r_1 = \frac{c}{dK_1}, \quad r_2 = \frac{a}{bK_2}, \quad \tau = at, \quad \rho = \frac{c}{a} > 0,$$

kde $r_1, r_2, \rho > 0$.

Získáme bezrozměrný tvar modelu

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - r_1u - v), \\ \frac{dv}{d\tau} &= \rho v(1 - r_2v + u).\end{aligned}\tag{3.4}$$

Stabilita stacionárních bodů

Stanovíme nulokliny

$$\begin{aligned}N_u &= \{(u, v) : u = 0 \vee v + r_1u = 1\}, \\ N_v &= \{(u, v) : v = 0 \vee u - r_2v = -1\}.\end{aligned}$$

Určíme stacionární body, které jsou

$$\begin{aligned}(u_0^*, v_0^*) &= (0, 0), & (u_1^*, v_1^*) &= \left(\frac{1}{r_1}, 0\right), \\ (u_2^*, v_2^*) &= \left(0, \frac{1}{r_2}\right), & (u_3^*, v_3^*) &= \left(\frac{r_2 - 1}{1 + r_1r_2}, \frac{1 + r_1}{1 + r_1r_2}\right).\end{aligned}$$

Pro biologický model, uvažujme podmínku, že stacionární body mají nezáporné souřadnice (u, v) . Proto budeme pro stacionární bod (u_3^*, v_3^*) uvažovat a analyzovat pouze hodnoty parametrů $r_1 > 0$ a $r_2 > 1$.

Jacobiho matice má tvar

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2r_1u - v & -u \\ \rho v & \rho - 2\rho r_2v + \rho u \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= 1, \\ \lambda_2 &= \rho > 0.\end{aligned}$$

Stacionární bod (u_0^*, v_0^*) je nestabilní uzel.

Pro stacionární bod $(u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r_1}, 0\right)$ je

$$J\left(\frac{1}{r_1}, 0\right) = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{1}{r_1} \\ 0 & \rho\left(1 + \frac{1}{r_1}\right) \end{pmatrix}.$$

Jelikož se jedná o horní trojúhelníkovou matici, ihned vidíme vlastní čísla

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -1, \\ \lambda_2 &= \rho\left(1 + \frac{1}{r_1}\right) > 0.\end{aligned}$$

Stacionární bod $(u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r_1}, 0\right)$ je sedlo.

Pro stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = \left(0, \frac{1}{r_2}\right)$ je

$$J\left(0, \frac{1}{r_2}\right) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{1}{r_2} & 0 \\ \frac{\rho}{r_2} & -\rho \end{pmatrix}.$$

Protože se jedná o dolní trojúhelníkovou matici, ihned vidíme vlastní čísla

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= 1 - \frac{1}{r_2}, \\ \lambda_2 &= -\rho < 0. \end{aligned}$$

Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = \left(0, \frac{1}{r_2}\right)$ je pro $r_2 \in (0, 1)$ stabilní uzel, a pro $r_2 > 1$ je typu sedlo.

Pro stacionární bod $(u_3^*, v_3^*) = \left(\frac{r_2-1}{1+r_1r_2}, \frac{1+r_1}{1+r_1r_2}\right)$ z Jacobiho matice určíme charakteristickou rovnici

$$\det\left(J\left(\frac{r_2-1}{1+r_1r_2}, \frac{1+r_1}{1+r_1r_2}\right) - \lambda I\right) = \begin{vmatrix} \frac{r_1-r_1r_2}{1+r_1r_2} - \lambda & \frac{1-r_2}{1+r_1r_2} \\ \frac{\rho+\rho r_1}{1+r_1r_2} & \frac{-\rho r_1 r_2 - 2\rho r_2}{1+r_1r_2} - \lambda \end{vmatrix} = A\lambda^2 + B\lambda + C = 0,$$

kde

$$\begin{aligned} A &= 1 + r_1^2 r_2^2, \\ B &= (-r_1 - r_1^2 r_2 + r_1 r_2 + r_1^2 r_2^2) + \rho(2r_2 + r_1 r_2 + 2r_1 r_2^2 + r_1^2 r_2^2), \\ C &= \rho(-1 - r_1 + r_1^2 + r_2 + r_2^2 - r_1 r_2 - r_1^2 r_2 + 2r_1 r_2^2). \end{aligned}$$

Z charakteristické rovnice stanovíme vlastní čísla λ_1, λ_2

$$\lambda_{1,2} = \frac{-B \pm \sqrt{D}}{2A},$$

kde $D = B^2 - 4AC$.

Protože stacionární bod (u_3^*, v_3^*) uvažujeme pouze pro $r_1, \rho > 0, r_2 > 1$, je diskriminant $D > 0$ a $\lambda_1, \lambda_2 < 0$. Stacionární bod $(u_3^*, v_3^*) = \left(\frac{r_2-1}{1+r_1r_2}, \frac{1+r_1}{1+r_1r_2}\right)$ je stabilní uzel.

Pro $r_1, \rho > 0, r_2 \in (0, 1)$ je stacionární bod (u_3^*, v_3^*) sedlo, ale leží mimo 1. kvadrant, proto ho nebudeme uvažovat.

Poznámka 3.3. Pro $r_2 = 1$ je jedno vlastní číslo $\lambda_1 = 0$. Stacionární bod (u_3^*, v_3^*) není hyperbolický a nelze rozhodnout o typu stability pomocí věty o linearizaci. Je nutné použít alternativní postup, který zde nebudeme provádět.

Zkoumaný model jsme zjednodušili převedením na bezrozměrný tvar a získali jsme soustavu rovnic, která obsahuje parametry ρ, r_1 a r_2 . Tyto parametry ovlivňují model jak kvalitativně, tak kvantitativně. Systém má čtyři stacionární body. Triviální stacionární bod (u_0^*, v_0^*) je nestabilní uzel, kdy parametr ρ stabilitu neovlivňuje a má vliv pouze na tvar trajektorie řešení. Pro stacionární bod (u_1^*, v_1^*) platí, že parametry $\rho > 0$ a $r_1 > 0$ neovlivňují stabilitu ani typ a stacionární bod je sedlo.

V případě stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) je pro typ a stabilitu určující zvolená hodnota parametrů ρ a r_2 . Při volbě parametru $r_2 \in (0, 1)$ je stacionární bod stabilní uzel, pro $r_2 > 1$ je stacionární bod sedlo.

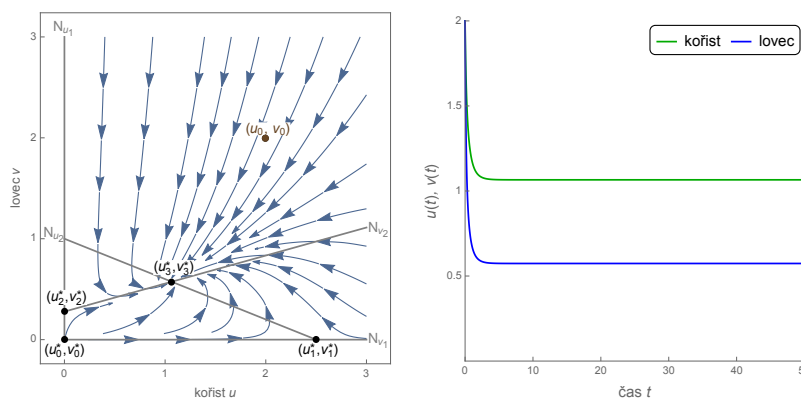
Stacionární bod (u_3^*, v_3^*) je koexistenční bod a typ jeho stability ovlivňuje nastavení parametrů ρ, r_1 a r_2 . Parametry r_1, r_2 určují polohu stacionárního bodu ve fázovém prostoru a umožňují regulovat maximální kapacitu prostředí u populace kořisti (r_1) a maximální kapacitu prostředí u populace lovce (r_2). Při podmínce, která zajišťuje reálnost modelu ($\rho > 0, r_1 > 0$ a $r_2 > 1$) je stacionární bod stabilní uzel. Pokud bychom volili parametr $r_2 \in (0, 1)$, pak stacionární bod je sedlo. Jedná se o situaci, kdy souřadnice bodu (u_3^*, v_3^*) jsou záporné a takový stav neodpovídá realitě populačního modelu. Pro $r_2 = 1$ dochází ke splynutí bodů (u_2^*, v_2^*) a (u_3^*, v_3^*) , kdy si vzájemně vymění typ stacionárního bodu a stabilitu, tj. nastává transkritická bifurkace.

Přehled změn stability stacionárních bodů je shrnutý v tabulce 3.2.

$r_1 > 0$	$r_2 \in (0, 1)$	$r_2 > 1$
$(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$	nestabilní uzel	
$(u_1^*, v_1^*) = (\frac{1}{r_1}, 0)$	sedlo	
$(u_2^*, v_2^*) = (0, \frac{1}{r_2})$	stabilní uzel	sedlo
$(u_3^*, v_3^*) = (\frac{r_2-1}{1+r_1r_2}, \frac{1+r_1}{1+r_1r_2})$	sedlo (mimo 1. kvadrant)	stabilní uzel

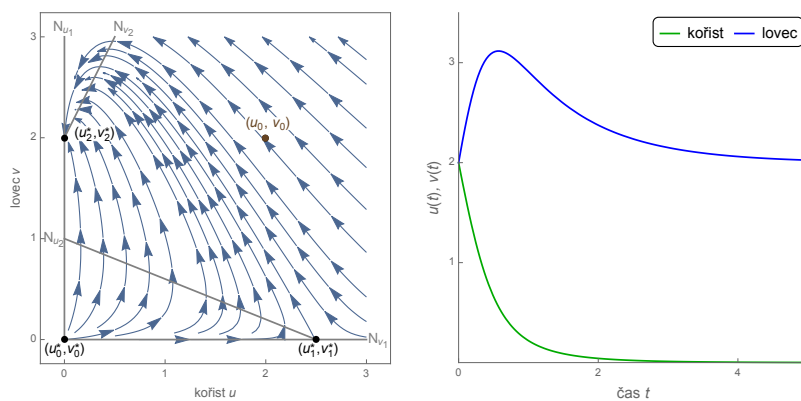
Tabulka 3.2: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce (3.4). Přehled typů a stability stacionárních bodů.

Na obrázku 3.5 můžeme pozorovat fázový portrét a časový vývoj řešení modelu pro parametr $r_2 > 1$. Z polohy stacionárních bodů (u_1^*, v_1^*) a (u_2^*, v_2^*) je zřejmé, že v případě, kdy se populace nepotkávají, každá z populací se ustálí na hodnotě odpovídající své nosné kapacitě, tj. pro kořist na hodnotě $\frac{1}{r_1}$ a u lovce na hodnotě $\frac{1}{r_2}$. To je v souladu se vstupním předpokladem, že kořist není pro lovce jediným zdrojem potravy a může přežívat hledáním jiné alternativy. V případě vzájemné interakce populací, všechny trajektorie řešení směřují ke koexistenčnímu stacionárnímu bodu (u_3^*, v_3^*) a dochází ke stabilizaci četnosti populací na hodnotách odpovídající koexistenčnímu bodu.



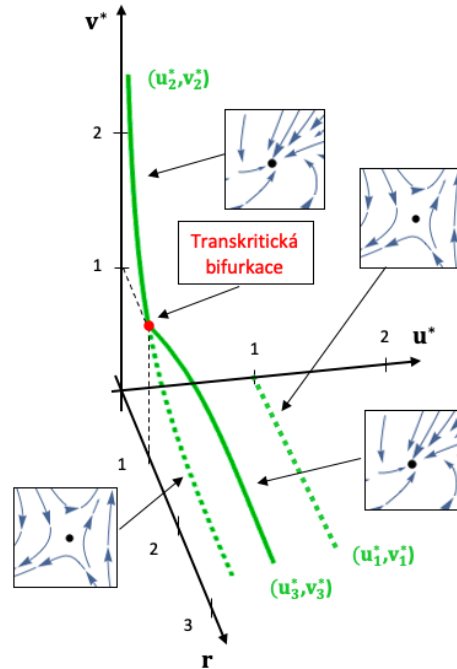
Obrázek 3.5: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce (3.4). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r_2 > 1$. Koexistenční bod (u_3^*, v_3^*) je stabilní uzel. Volba parametrů: $r_1 = 0.4$, $r_2 = 3.6$, $\rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (2, 2)$.

Obrázek 3.6 ukazuje fázový portrét a časový vývoj modelu pro situaci, kdy parametr $r_2 \in (0, 1)$. Pro stacionární bod (u_2^*, v_2^*) platí, že se změnil jeho typ ze sedla na stabilní uzel. Také koexistenční bod (u_3^*, v_3^*) mění stabilitu (stane se sedlem), ale nachází se mimo 1. kvadrant. Z časového vývoje řešení můžeme pozorovat, že u populace kořisti dochází k exponenciálnímu poklesu, který končí vymřením populace. U populace lovce dochází k nárůstu četnosti po dobu, dokud je kořist přítomná a po jejím vymření se stabilizuje na hodnotě odpovídající své nosné kapacitě prostředí. To můžeme interpretovat tak, že lovec je nucen si najít jiný zdroj potravy.



Obrázek 3.6: Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce (3.4). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r_2 \in (0, 1)$. Koexistenční bod (u_3^*, v_3^*) je sedlo (mimo 1. kvadrant). Volba parametrů: $r_1 = 0.4$, $r_2 = 0.5$, $\rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (2, 2)$.

Pro model jsme sestrojili bifurkační diagram a zhodnotili dynamiku systému v případě změny bifurkačního parametru r . Pro zjednodušení volíme $r_1 = 1, r_2 = r$. Pro hodnotu $r = 1$ se potkávají dvě větve stacionárních bodů, konkrétně bodu (u_2^*, v_2^*) a koexistenčního bodu (u_3^*, v_3^*) . Žádné nové stacionární body nezanikají ani nevznikají, ale v bodě $(u^*, v^*) = (0, 1)$ nastává změna stability systému. V systému (3.4) tedy dochází k transkritické bifurkaci.



Obrázek 3.7: Bifurkační diagram modelu s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce (3.4). Změna dynamiky systému v závislosti na hodnotě parametru r ($r_1 = 1, r_2 = r$). Při hodnotě parametru $r = 1$ nastává v bodě $(u^*, v^*) = (0, 1)$ transkritická bifurkace.

3.3 Model s trofickou funkcí lovce

V závěrečné části provedeme další rozšíření obecného modelu lovec-kořist přidáním trofické funkce lovce. Tím v modelu zohledníme skutečnost, že v reálném prostředí lovec není schopen ulovit za jednotku času neomezené množství kořisti a počet ulovené kořisti jedním lovcem závisí také na hustotě kořisti.

Budeme vycházet z obecného Lotkova-Volterrova modelu s trofickou funkcí (1.5), který jsme zjednodušili tak, že volíme vlastní trofickou funkci pouze u populace kořisti. Také pro jednoduchost nebudeme u populace lovce uvažovat nosnou kapacitu prostředí.

Dostaneme systém ve tvaru

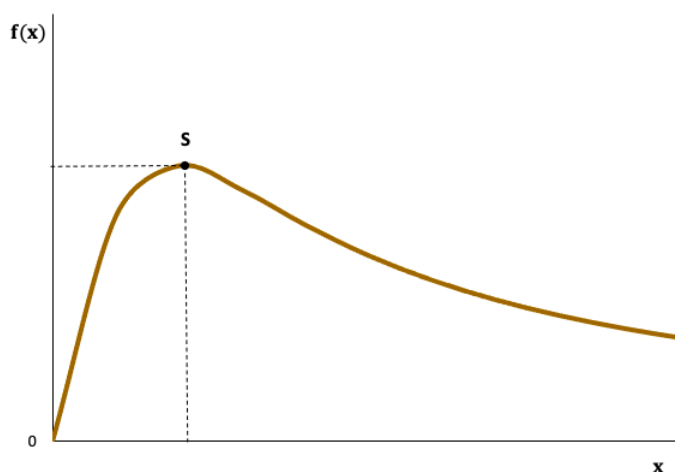
$$\begin{aligned}x' &= ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - f(x)y, \\y' &= -cy + dx, \end{aligned} \quad (3.5)$$

kde

$$f(x) = \left(\frac{bx}{b+x^2}\right), \quad (3.6)$$

je zvolená trofická funkce lovce, $a, b, c, d, K > 0$ jsou parametry.

Znaménka před parametry a, c, d a jejich význam je shodný s obecným modelem lovec-kořisti (2.8). Parametr b ovlivňuje průběh trofické funkce $f(x)$ lovce, tj. strmost funkce a maximum počtu kořisti x , kterou je schopen lovec ulovit za jednotku času. Na obrázku 3.8 můžeme pozorovat, že zvolená funkční odezva lovce je specifická tím, že po dosažení hraniční hodnoty S dochází u lovce k pozvolné ztrátě schopnosti lovu. Důvodem může být například to, že se kořisti při větším množství pohybuje ve smečkách, či větších skupinách a dokáže se společně bránit útokům lovce.



Obrázek 3.8: Trofická funkce (3.6), resp. funkcionální odezva lovce na změnu hustoty kořisti.

Pro snížení počtu parametrů modelu převedeme systém opět na bezrozměrný tvar. Upravíme výchozí tvar rovnic (3.5).

Zavedeme nové neznámé u a v a nové parametry r, m

$$u = \frac{d}{c}x, \quad v = \frac{y}{a}, \quad r = \frac{c}{dK}, \quad m = \frac{bd^2}{c^2} > 0,$$

kde $r, m > 0$.

Po úpravě dostaneme tvar

$$\begin{aligned}\frac{1}{a} \frac{du}{dt} &= u(1 - ru) - \frac{muv}{m + u^2}, \\ \frac{1}{c} \frac{dv}{dt} &= -v + uv.\end{aligned}$$

Pro eliminaci parametrů a, c zavedeme další parametr ρ a novou časovou proměnnou τ

$$\tau = at, \quad \rho = \frac{c}{a} > 0,$$

kde $\rho > 0, \tau > 0$, tj. $\frac{du}{d\tau} = \frac{du}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{a} \frac{du}{dt}$ a podobně $\frac{dv}{d\tau} = \frac{a}{c} \frac{dv}{dt}$.

Získáme bezrozměrný tvar modelu (3.5)

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - ru) - \frac{muv}{m + u^2}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= \rho v(u - 1).\end{aligned}$$

Pro zjednodušení dále zvolíme, že parametr $m = 1$ a výsledný model má tvar

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - ru) - \frac{uv}{1 + u^2}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= \rho v(u - 1).\end{aligned} \tag{3.7}$$

Stabilita stacionárních bodů

Stanovíme nulokliny

$$\begin{aligned}N_u &= \left\{ (u, v) : u = 0 \vee ru + \frac{v}{1 + u^2} = 1 \right\}, \\ N_v &= \{ (u, v) : u = 1 \vee v = 0 \}.\end{aligned}$$

Stacionární body pro tento model jsou

$$(u_0^*, v_0^*) = (0, 0), \quad (u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r}, 0 \right), \quad (u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r).$$

U populačních modelů má stacionární bod nezáporné obě souřadnice. Proto budeme pro stacionární bod (u_2^*, v_2^*) opět uvažovat a analyzovat pouze případ, kdy $r \in (0, 1)$.

Sestavíme Jacobiho matici

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2ru + \frac{2u^2v}{(1+u^2)^2} - \frac{v}{1+u^2} & -\frac{u}{1+u^2} \\ \rho v & \rho u - \rho \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla λ_1, λ_2 pro stacionární bod $(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$ jsou

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= 1, \\ \lambda_2 &= -\rho < 0.\end{aligned}$$

Stacionární bod (u_0^*, v_0^*) je typu sedlo.

Pro stacionární bod $(u_1^*, v_1^*) = \left(\frac{1}{r}, 0\right)$ najdeme vlastní čísla λ_1, λ_2 Jacobiho matice ve tvaru

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \frac{\rho(1-r)}{r}, \\ \lambda_2 &= -1.\end{aligned}$$

Pro $r \in (0, 1)$ je $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ a stacionární bod (u_1^*, v_1^*) je typu sedlo. Pro $r > 1$ je $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$ a stacionární bod je stabilní uzel.

Pro stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ z Jacobiho matice určíme charakteristickou rovnici

$$\det(J(1, 2 - 2r) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - 2r - \lambda & -\frac{1}{2} \\ \rho(2 - 2r) & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + (2r - 1)\lambda + (\rho - \rho r) = 0.$$

Z charakteristické rovnice určíme vlastní čísla λ_1, λ_2

$$\lambda_{1,2} = \frac{1 - 2r \pm \sqrt{D}}{2}, \quad (3.8)$$

kde $D = 1 - 4r + 4r^2 - 4\rho + 4r\rho$. Charakter vlastních čísel λ_1, λ_2 závisí na znaménku diskriminantu D . Diskriminant $D = 0$ pro

$$r_{1,2} = \frac{1 - \rho \pm \sqrt{2\rho + \rho^2}}{2}.$$

S ohledem na možnou volbu parametru r rozlišujeme čtyři možné případy, které určují charakter vlastních čísel λ_1, λ_2 .

Pro $r \in (0, r_2)$ je $D > 0$ a vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou reálná kladná. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ je nestabilní uzel.

Pro $r \in \left(r_2, \frac{1}{2}\right)$ je $D < 0$ a vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou komplexně sdružená s $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) > 0$. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ je nestabilní ohnisko.

Poznámka 3.4. Pro $r = \frac{1}{2}$ platí, že reálná část $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) = 0, D < 0$, tj. λ_1, λ_2 jsou ryze imaginární a nelze rozhodnout o typu stability stacionárního bodu dle věty o linearizaci. Nastává zde Hopfova bifurkace (viz dále).

Pro $r \in (\frac{1}{2}, r_1)$ je $D < 0$, vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou komplexně sdružená s $\text{Re}(\lambda_1, \lambda_2) < 0$. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ je typu stabilní ohnisko.

Pro $r \in (r_1, 1)$ je $D > 0$ a vlastní čísla λ_1, λ_2 jsou reálná záporná. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ je stabilní uzel.

Poznámka 3.5. Pro $r = 1$ je jedno vlastní číslo $\lambda_1 = 0$. Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) není hyperbolický a nelze rozhodnout o typu stability pomocí věty o linearizaci. Je nutné použít alternativní postup, který zde nebudeme provádět.

Pro $r > 1$ je $D > 0$ a vlastní čísla $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$. Stacionární bod $(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$ je sedlo, ale nachází se mimo 1. kvadrant.

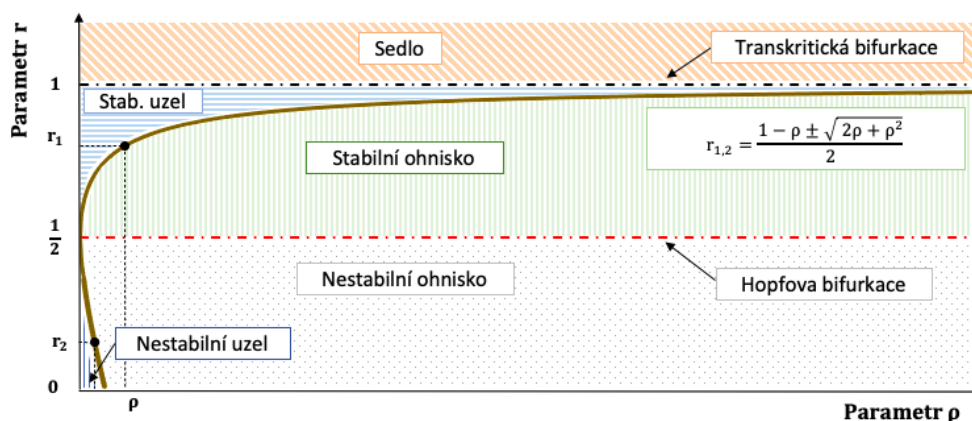
Poznámka 3.6. Pro $r = r_1$ a $r = r_2$ je diskriminant $D = 0$, tj. stacionární bod (u_2^*, v_2^*) má dvojnásobná vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ a v obou případech existuje jeden lineárně nezávislý vlastní vektor. Stacionární bod (u_2^*, v_2^*) je tedy degenerovaný uzel.

Analyzovaný model jsme zjednodušili na systém, kdy jeho kvalitativní chování ovlivňují dva parametry ρ a r . Systém má tři stacionární body. V případě stacionárního bodu (u_0^*, v_0^*) platí, že parametr ρ ovlivňuje systém pouze kvantitativně a jedná se o sedlo. Druhý stacionární bod (u_1^*, v_1^*) je pro $r \in (0, 1)$, $\rho > 0$ sedlo a pro $r > 1$, $\rho > 0$ se jedná o stabilní uzel. Zajímavé kvalitativní změny nastávají u koexistenčního bodu (u_2^*, v_2^*) . Polohu bodu ve fázovém portréту určuje pouze parametr r . Volba obou parametrů ρ a r , ale zásadně ovlivňuje typ stacionárního bodu. Na obrázku 3.9 můžeme pozorovat změny typu stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) dle volby parametru $r = r_{1,2}(\rho)$. Stacionární bod je nestabilní uzel, nestabilní ohnisko, stabilní ohnisko, stabilní uzel nebo sedlo.

Přehled změn stability stacionárních bodů je shrnutý v tabulce 3.3.

	$r \in (0, r_2)$	$r \in (r_2, \frac{1}{2})$	$r \in (\frac{1}{2}, r_1)$	$r \in (r_1, 1)$	$r > 1$
$(u_0^*, v_0^*) = (0, 0)$	sedlo				
$(u_1^*, v_1^*) = (\frac{1}{r}, 0)$	sedlo				stabilní uzel
$(u_2^*, v_2^*) = (1, 2 - 2r)$	nestabilní uzel	nestabilní ohnisko	stabilní ohnisko	stabilní uzel	sedlo (mimo 1. kv)

Tabulka 3.3: Model s trofickou funkcí lovice (3.7). Přehled typů a stability stacionárních bodů.



Obrázek 3.9: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Změna typu stability stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) v závislosti na volbě parametrů r a ρ .

Pro stacionární bod (u_2^*, v_2^*) jsou při hodnotě $r = \frac{1}{2}$ vlastní čísla λ_1, λ_2 komplexní s nulovou reálnou částí. Nastává zde tzv. Hopfova bifurkace. V takovém případě můžeme očekávat, že pro $r = \frac{1}{2}$ dochází ke vzniku limitních cyklů.

Jedním ze způsobů ověření existence periodických řešení je využití Hopfovy věty [1] ve stacionárním bodě (u_2^*, v_2^*) pro $r = \frac{1}{2}$. Budeme vycházet z vlastních čísel stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) (3.8) ve tvaru $\lambda_{1,2}(r) = \alpha(r) \pm i\beta(r)$, kde

$$\begin{aligned} \operatorname{Re} \lambda_{1,2}(r) = \alpha(r) &= \frac{1-2r}{2}, \\ \operatorname{Im} \lambda_{1,2}(r) = \beta(r) &= \frac{\sqrt{1-4r+4r^2-4\rho+4r\rho}}{2}. \end{aligned}$$

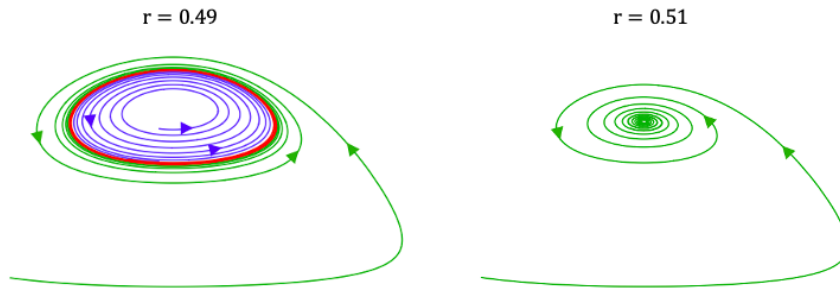
Dále ověříme splnění předpokladů Hopfovy věty, tedy

$$\begin{aligned} \alpha\left(\frac{1}{2}\right) &= 0, \\ \beta\left(\frac{1}{2}\right) &= \sqrt{\frac{\rho}{2}} > 0, \\ \frac{d\alpha}{dr}\left(\frac{1}{2}\right) &= -1 \neq 0. \end{aligned}$$

Protože jsou splněny potřebné podmínky, pak pro $r = \frac{1}{2}$ bifurkují v bodě $(u_2^*, v_2^*) = (1, 1)$ limitní cykly.

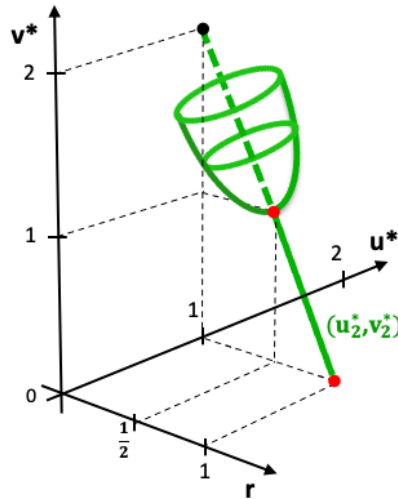
Ověřili jsme existenci Hopfovy bifurkace a dále se zaměříme na posouzení, zda se jedná o superkritický nebo subkritický typ Hopfovy bifurkace. Ověření nebudeme provádět analytickým výpočtem, ale využijeme zobrazení trajektorií řešení ve fázovém prostoru při změně bifurkační hodnoty r .

Z výsledků analýzy modelu (tabulka 3.3) je zřejmé, že pro $r \in (r_2, \frac{1}{2})$ je bod (u_2^*, v_2^*) nestabilní ohnisko a pro $r \in (\frac{1}{2}, r_1)$ je stacionární bod stabilní ohnisko. Dále dle [4, 9] nastává superkritická bifurkace, pokud při změně bifurkačního parametru r dochází k výměně stability stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) ze stabilního ohniska na nestabilní ohnisko, které je obklopeno stabilním limitním cyklem. Vznik stabilního limitního cyklu ilustruje obrázek 3.10 vlevo a obrázek 3.13, kdy pro hodnoty $r < \frac{1}{2}$ dochází ke vzniku periodických řešení.



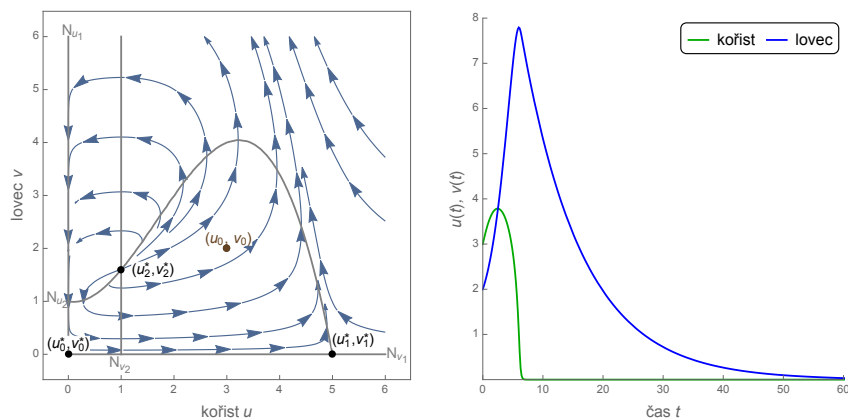
Obrázek 3.10: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Vznik limitního cyklu. Obrázek vlevo ilustruje vznik limitního cyklu (u_2^*, v_2^*) pro $r = 0.49$ a obrázek vpravo ukazuje, že pro $r = 0.51$ trajektorie řešení netvoří cyklus a (u_2^*, v_2^*) je stabilní ohnisko.

Tedy v našem případě nastává superkritická Hopfova bifurkace, kdy při dosažení kritické hodnoty $r = \frac{1}{2}$ stabilní ohnisko přechází na stabilní limitní cyklus, tj. trajektorie řešení pro $t \rightarrow \infty$ směřují k limitnímu cyklu a systém zůstává stabilní (obrázek 3.11).

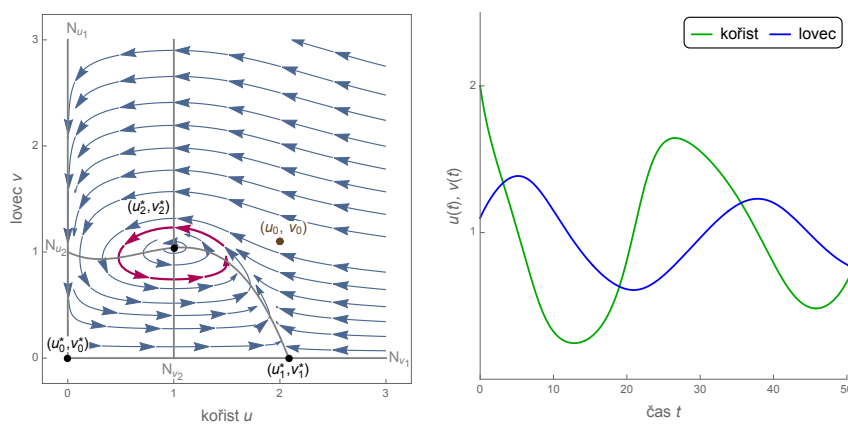


Obrázek 3.11: Superkritická Hopfova bifurkace stacionárního bodu (u_2^*, v_2^*) . V bodě $r = \frac{1}{2}$ stabilní ohnisko přechází na nestabilní ohnisko, které je obklopeno stabilním limitním cyklem.

Na obrázku 3.12 a 3.13 můžeme pozorovat fázový portrét a časový vývoj hustoty populací pro případ, kdy parametr $r \in (0, \frac{1}{2})$ a stacionární stav (u_2^*, v_2^*) přechází nestabilními stavy od nestabilního uzlu k nestabilnímu ohnisku. Současně zde vzniká stabilní limitní cyklus (obrázek 3.13)

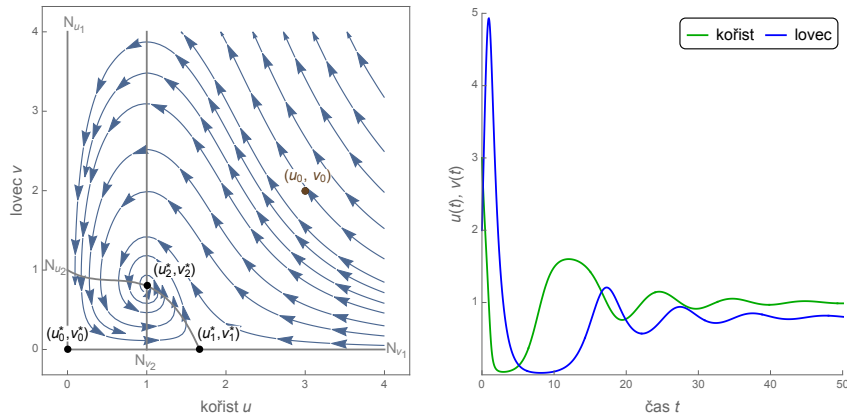


Obrázek 3.12: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r = (0, r_2)$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je nestabilní uzel. Volba parametrů: $r = 0.2, \rho = 0.1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (3, 2)$.

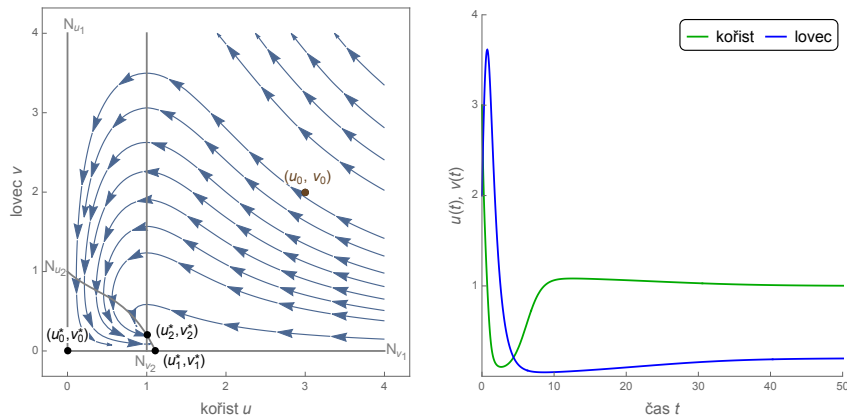


Obrázek 3.13: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r \in (r_2, \frac{1}{2})$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je nestabilní ohnisko a vzniká zde stabilní limitní cyklus. Volba parametrů: $r = 0.48, \rho = 0.1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (2, 1.1)$.

Obrázek 3.14 a 3.15 zobrazuje fázový portrét a časový vývoj hustoty populací v případech, kdy volíme hodnotu parametru r v rozmezí hodnot $r \in (\frac{1}{2}, 1)$. Dynamika modelu je srovnatelná s modelem s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.1), která je bez trofické funkce lovce. Obě populace společně přežívají a ustálí se v koexistenčním bodě (u_2^*, v_2^*) , který je buď stabilním ohniskem nebo stabilním uzlem.

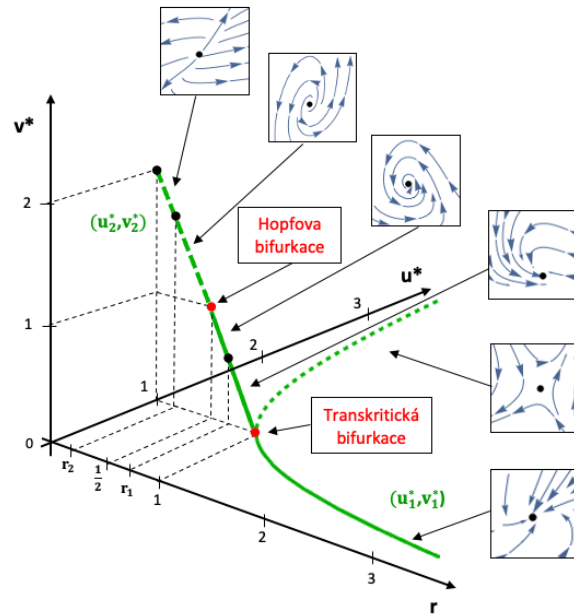


Obrázek 3.14: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r \in (\frac{1}{2}, r_1)$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je stabilní ohnisko. Volba parametrů: $r = 0.6, \rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (3, 2)$.



Obrázek 3.15: Model s trofickou funkcí lovce (3.7). Fázový portrét a časový vývoj modelu pro $r \in (r_1, 1)$. Koexistenční bod (u_2^*, v_2^*) je stabilní uzel. Volba parametrů: $r = 0.9, \rho = 1$. Počáteční podmínka $(u_0, v_0) = (3, 2)$.

Bifurkační diagram na obrázku 3.16 znázorňuje změnu kvalitativního chování modelu, pokud dochází ke změně bifurkačního parametru r pro pevné $\rho \ll 1$. Při hodnotě $r = 1$ se potkávají větve stacionárního bodu (u_1^*, v_1^*) a (u_2^*, v_2^*) . V tomto bodě se mění jejich stabilita a můžeme tedy pozorovat transkritickou bifurkaci systému. Pro $r = \frac{1}{2}$ nastává superkritická Hopfova bifurkace, tj. stabilní ohnisko přechází na stabilní limitní cyklus.



Obrázek 3.16: Bifurkační diagram modelu s trofickou funkcí lovce (3.7). Obrázek znázorňuje změnu dynamiky systému v závislosti na hodnotě parametru r pro pevné $\rho \ll 1$. Při volbě parametru $r = 1$ nastává v bodě $(u^*, v^*) = (1, 0)$ transkritická bifurkace. Při volbě parametru $r = \frac{1}{2}$ nastává v bodě $(u^*, v^*) = (1, 1)$ superkritická Hopfova bifurkace.

Závěr 4

Cílem bakalářské práce bylo seznámení se základními typy interakcí v populačních modelech. Zabývali jsme se kvalitativní analýzou modelů dvou populací vycházející s Lotkova-Volterrova modelu. Detailně jsme zkoumali existenci a typy stacionárních řešení pro šest typově odlišných systémů.

V první části jsme se zaměřili na vyhodnocení stability řešení u interakce dvou populací typu symbióza, soutěž a lovec-kořist. Dílčí výsledky lze interpretovat tak, že zásadní vliv na to, zda populace z interakce profitují, nebo jsou vzájemně poškozovány, má nejen volba typu modelu, ale také zvolené počáteční podmínky a ostatní hodnoty parametrů modelu. Současně ale musíme dodat, že tyto obecné modely dostatečně neodráží realitu soužití dvou populací. Příkladem je neomezený růst jedné populace, pokud druhá není přítomna.

Reálnější vstupní předpoklady pak zahrnovaly modely zkoumané v další části, kdy jsme přidali podmínku, že růst a koexistence populací je řízena dostupností zdrojů. Analyzované modely s vnitrodruhovou konkurencí kořisti, resp. i lovce potvrzují očekávání, že míra koexistence populací je ovlivněna mezní hodnotou představující kapacitu prostředí. Z vyhodnocení dále vyplývá, že ke změně dynamiky systému dochází v závislosti na hodnotě přítomných parametrů.

V závěrečné části jsme se zaměřili na model, který byl rozšířen o navrženou funkční odezvu lovce na změnu hustoty kořisti. Analýza kvalitativních vlastností modelu ukázala, že trofická funkce lovce a zvolené vstupní parametry mají zásadní vliv na změny dynamiky systému. V modelu dochází ke změnám stability řešení v závislosti na hodnotě bifurkačního parametru, tj. v systému nastávají bifurkace stacionárních stavů a také superkritická Hopfova bifurkace periodických trajektorií.

Modely, které jsme analyzovali je možné dále rozšiřovat o nové předpoklady, které odrážejí další specifické podmínky soužití dvou nebo více populací. Uveďme si některé náměty, kterými bychom mohli na tuto práci navázat:

- **Obecný model lovec-kořist s vnějšími vlivy**

Možností rozšíření obecného modelu typu lovec-kořist (2.8) je zahrnout vnější vlivy, které současně působí na obě populace. Tento typ modelu může přinést odpovědi na zajímavé otázky, např. jak silný je vliv chování člověka na stabilitu biologických systémů. Inspirační příklady možných vnějších vlivů jsou nastíněny v [8].

- **Model lovec-kořist s Alleeho efektem u populace kořisti**

Do modelu s vnitrodruhovou konkurencí kořisti (3.1) bychom mohli zahrnout podmínku, která bere v úvahu jev, kdy při nízké četnosti kořisti existuje určitý práh přežití. Naopak příliš vysoká četnost kořisti omezuje růst a reprodukci vlivem vzájemné konkurence [1].

- **Model lovec-kořist Leslieho typu**

Model s vnitrodruhovou konkurencí kořisti a lovce (3.3) je možné rozšířit o podmínku na straně populace lovce odrážející skutečnost, že okamžitá kapacita prostředí lovce je určena velikostí populace kořisti. Tomuto typu modelu se detailně věnuje např. [6].

- **Model lovec-kořist s modifikovanou trofickou funkcí lovce**

U modelu s vlastní trofickou funkcí lovce (3.5) jsme uvažovali určitá zjednodušení. Alternativou je volba jiné vstupní hodnoty parametrů této funkce ovlivňující její průběh nebo použití některé z Hollingových trofických funkcí typu I-III, které jsme si představili v kapitole 1. Pro realističtější podobu modelu by bylo vhodné rozšířit systém o trofickou funkci také v rovnici u populace lovce.

- **Modely koexistence více než dvou populací**

Dalším možným směrem je neomezovat se na interakce pouze dvou populací a pro obecný model interakce (2.1) uvažovat koexistenci více populací. Příkladem je situace, kdy dvě populace kořisti soupeří o společné zdroje prostředí a současně jsou potravou pro třetí populaci lovce. Tomuto případu se věnuje např. [6].

Na závěr je vhodné dodat, že naznačené náměty na rozšíření lze různě kombinovat a vytvářet tak mnoho dalších modelů, u kterých můžeme vyšetřovat podmínky, za jakých nastává stabilní koexistence populací a další zmíněné kvalitativní vlastnosti.

Literatura

- [1] L. J. S. Allen, *An Introduction to mathematical biology*, Pearson Education, 2007. ISBN 0-13-035216-0.
- [2] J. D. Murray, *Mathematical Biology: I. An Introduction*, Third Edition, Springer, New York, 2002. ISBN 0-387-95223-3.
- [3] G. Teschl, *Ordinary differential equations and dynamical systems*, American Mathematical Society, 2012. ISBN 978-0-8218-8328-0.
- [4] S. H. Strogatz, *Nonlinear dynamics and chaos, with Applications to Physics*, CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, 2018. ISBN 978-0-8133-4910-7.
- [5] P. Stehlík, J. Volek, *Obyčejné diferenciální rovnice*, Západočeská univerzita, Plzeň, 2019.
- [6] J. Kalas, Z. Pošpíšil, *Spojité modely v biologii*, 1. vydání, Masarykova univerzita, Brno, 2001. ISBN 80-210-2626-X.
- [7] V. Jarošík, *Růst a regulace populací*, 1. vydání, Academia, Praha, 2005. ISBN 80-200-1330-X.
- [8] L. Samková, *Matematické modelování v biologických disciplínách*, Jihočeská univerzita, České Budějovice, 2011. ISBN 978-80-7394-300-4.
- [9] M. Kučera, *Diferenciální rovnice v biologii*, Západočeská univerzita, Plzeň.