

Západočeská univerzita v Plzni  
Fakulta aplikovaných věd  
Katedra matematiky

## **Bakalářská práce**

# **Populační modely v biologii a epidemiologii**

# Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně a výhradně s použitím uvedených zdrojů.

V Plzni dne 20. května 2014

.....

Martin Fencel

## Poděkování

V první řadě bych rád poděkoval vedoucímu mé bakalářské práce panu RNDr. Petru Tomiczkovi, CSc. za čas strávený nad touto prací a také za cenné rady a připomínky. Dále bych chtěl poděkovat panu Prof. RNDr. Milanu Kučerovi, DrSc. za užitečné tipy k modelu obaleče. Zároveň bych rád poděkoval panu doc. RNDr. Zdeňku Pospíšilovi, Dr. a paní RNDr. Lence Příbylové, PhD. z Ústavu matematiky a statistiky Masarykovy univerzity v Brně za konzultace k tématu a také inspiraci.

## Abstrakt

Cílem této bakalářské práce je představení a analýza základních a některých pokročilých modelů z matematické biologie, které popisují populační dynamiku.

**Klíčová slova:** Malthusův populační růst, Verhulstova rovnice, funkční odezva, model populační exploze obaleče, Lotka-Volterra, Rosenzweig-MacArthur, interference predátora, epidemické modely, endemické modely

## Abstract

The goal of this bachelor thesis is introduction and analysis of basic and advanced models of mathematical biology describing population dynamics.

**Key words:** Malthus population growth, Verhulst equation, functional response, insect outbreak model: spruce budworm, Lotka-Volterra, Rosenzweig-MacArthur, predator interference, epidemic models, endemic models

# Obsah

Úvod	1
Značení	2
<b>1 Základní pojmy</b>	<b>3</b>
1.1 Analýza stacionárních bodů– lineární případ . . . . .	3
1.2 Analýza stacionárních bodů- nelineární případ . . . . .	6
1.3 Dimenzionální analýza . . . . .	9
<b>2 Základní biologické modely</b>	<b>12</b>
2.1 Malthusův model populačního růstu . . . . .	12
2.2 Verhulstova rovnice . . . . .	13
2.3 Dynamika klimaxové populace . . . . .	15
2.4 Dynamika populace pod predatčním tlakem . . . . .	16
2.4.1 Funkční odezva . . . . .	16
2.4.2 Model populační exploze obaleče . . . . .	19
2.4.3 Model obaleče s parametrem jako časově závislou funkcí . . . . .	25
<b>3 Modely interakce živočišných druhů</b>	<b>27</b>
3.1 Model Lotka-Volterra predátor-kořist . . . . .	27
3.2 Model s logistickým růstem kořisti . . . . .	29
3.3 Model Rosenzweig–MacArthur . . . . .	31
3.4 Model predátor- kořist s interferencí predátora . . . . .	33
3.4.1 Případ $w \in (0, 1)$ . . . . .	34
3.4.2 Případ $w > 1$ . . . . .	37
<b>4 Modely šíření infekčních chorob</b>	<b>41</b>
4.1 Modely SI a SIS . . . . .	42
4.2 Epidemický SIR model . . . . .	43
4.3 Endemický SIR model . . . . .	44
4.3.1 Dynamika bez úmrtnosti související s nemocí . . . . .	45
4.3.2 Dynamika s úmrtností související s nemocí . . . . .	47
Závěr	48
Literatura	49

# Úvod

Jeden z prvních pokusů, jak modelovat změnu populace, byl Malthusův model populačního růstu z roku 1798. Na tuto myšlenku poté navázal Pierre François Verhulst se svou logistickou rovnicí roku 1838. Postupem času začala být populační dynamika využívána v matematické biologii pro chápání chování různých živočišných druhů. Jako základ pro diferenciální rovnice začala být používána teorie her, která popisovala chování jedinců při jejich interakci.

V této práci si kromě základních modelů populační dynamiky představíme Hollingovy funkční odezvy, které následně použijeme v modelu populační exploze obaleče a modelech interakce dvou živočišných druhů. Zaměříme se především na tzv. modely predátor-kořist, počínaje modelem Lotky a Volterry. V poslední kapitole se podíváme na základní modely šíření infekčních onemocnění.

Populační dynamika bude dána spojitými modely popsány obyčejnými diferenciálními rovnicemi, případně jejich soustavou. Zaměříme se především na kvalitativní vlastnosti jednotlivých modelů. Tedy budeme zkoumat počty a stabilitu stacionárních řešení a také bifurkace.

K analýze a výpočtům použijeme matematický software Mathematica a Matlab. K hledání bifurkací pak využijeme toolbox Matcont pro matematickou kontinuaci pro software Matlab.

## Značení

$\frac{dy}{dx}$	derivace funkce $y(x)$ podle proměnné $x$
$y^{(n)}$	$n$ -tá derivace funkce jedné proměnné $y$ podle její proměnné
$\mathcal{J}$	Jacobiova matice
$\lambda_n$	vlastní číslo matice
$\mathbf{v}_n$	vlastní vektor matice odpovídající vlastnímu číslu
$\mathbb{R}$	množina reálných čísel
$\mathbb{C}$	množina komplexních čísel
$\det(\mathbf{A})$	determinant matice $\mathbf{A}$
$tr(\mathbf{A})$	stopa matice $\mathbf{A}$
$i$	imaginární jednotka komplexních čísel

# 1 Základní pojmy

Nejprve zavedeme některé stěžejní pojmy a postupy. Matematické postupy a pojmy budeme čerpat z materiálů [6] a [8].

## Definice: Soustava autonomních diferenciálních rovnic

Mějme soustavu obyčejných diferenciálních rovnic

$$\frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x}(t)), \quad (1)$$

kde  $\mathbf{x}(t) = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}$  je vektor řešení a  $\mathbf{F}(\mathbf{x}(t)) = \begin{pmatrix} f_1(\mathbf{x}(t)) \\ \vdots \\ f_n(\mathbf{x}(t)) \end{pmatrix}$  je vektor pravých stran.

Soustava rovnic se nazývá autonomní, protože není závislá na nezávislé proměnné, tedy pravá strana  $\mathbf{F}(\mathbf{x}(t))$  není přímo závislá na proměnné  $t$ .

## Definice: Stacionární bod

Mějme soustavu autonomních obyčejných diferenciálních rovnic (1). Bod  $\bar{\mathbf{x}}$ , pro který platí

$$\mathbf{F}(\bar{\mathbf{x}}) = \mathbf{0}, \quad (2)$$

nazveme stacionární bod, popř. stacionární řešení, soustavy obyčejných diferenciálních rovnic.

## 1.1 Analýza stacionárních bodů– lineární případ

Uvažujme soustavu (1) v maticovém tvaru:

$$\frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{x}(t). \quad (3)$$

Pro jednoduchost předpokládejme, že matice  $\mathbf{A}$  je řádu  $2 \times 2$  a  $\mathbf{x} = [x, y]^T$ . Lineární soustava obyčejných diferenciálních rovnic má vždy nejvýše jeden stacionární bod (pro regulární matici  $\mathbf{A}$ ). K analýze stacionárního bodu budeme potřebovat vlastní čísla a vlastní vektory matice  $\mathbf{A}$ .

Jelikož je matice  $\mathbf{A}$  řádu  $2 \times 2$ , má dvě vlastní čísla  $\lambda_1, \lambda_2$  a k nim dva odpovídající vlastní vektory  $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2$ .

Stacionární body dělíme na stabilní a nestabilní. Speciální případem stability je pak asymptotická stabilita.



### Definice: Stabilita stacionárního bodu

Řekněme, že stacionární bod  $\bar{\mathbf{x}}$  je stabilní, pokud platí

$$\forall \epsilon > 0 \exists \delta > 0 : \forall t > 0 \forall \mathbf{x} : |\mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}}(0)| < \delta \Rightarrow |\mathbf{x}(t) - \bar{\mathbf{x}}| < \epsilon,$$

tedy, že každé řešení začínající dostatečně blízko stacionárního bodu, zůstane blízko stacionárního řešení. Pokud stacionární bod není stabilní, pak je nestabilní.

Pro stabilní stacionární řešení můžeme definovat ještě silnější stabilitu, tzv. asymptotickou stabilitu. Stacionární řešení je asymptoticky stabilní, pokud je stabilní a zároveň platí

$$\exists \delta > 0 : \forall \mathbf{x} : |\mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}}(0)| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \bar{\mathbf{x}},$$

tedy, že každé řešení, které začíná dostatečně blízko, bude ke stacionárnímu řešení konvergovat.

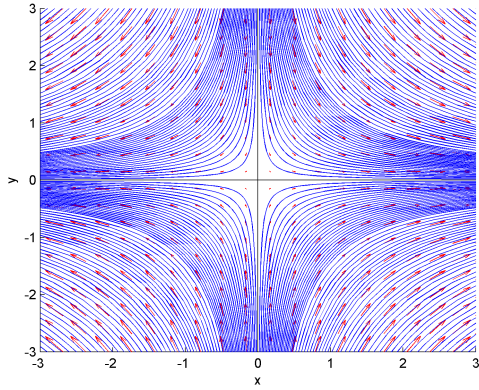
V následující tabulce rozdělíme stacionární body pomocí vlastních čísel regulární matice **A**:

Typ stacionárního řešení	Vlastní čísla	Fázový portrét
Nestabilní sedlo	$\lambda_1 > 0 > \lambda_2, \lambda_{1,2} \in \mathbb{R}$	Obrázek 1a
Nestabilní uzel	$\lambda_{1,2} > 0, \lambda_{1,2} \in \mathbb{R}$	Obrázek 1b
Stabilní uzel	$\lambda_{1,2} < 0, \lambda_{1,2} \in \mathbb{R}$	Obrázek 1c
Stabilní střed	$\lambda_{1,2} = \pm \beta i, \lambda_{1,2} \in \mathbb{C}, \beta \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$	Obrázek 1d
Stabilní spirála	$\lambda_{1,2} = \alpha \pm \beta i, \alpha < 0, \lambda_{1,2} \in \mathbb{C}, \beta \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$	Obrázek 1e
Nestabilní spirála	$\lambda_{1,2} = \alpha \pm \beta i, \alpha > 0, \lambda_{1,2} \in \mathbb{C}, \beta \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$	Obrázek 1f

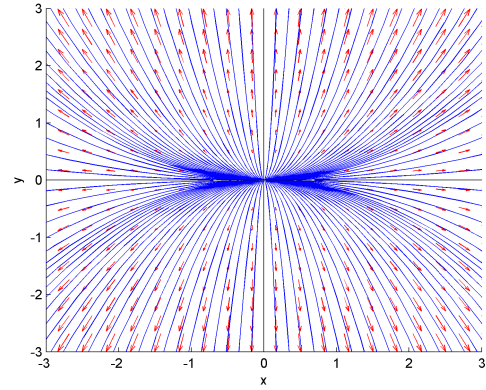
Každý vlastní vektor odpovídající svému vlastnímu číslu představuje charakteristický směr ve fázovém portréту, nebo-li je směrovým vektorem přímky podél níž se řešení přibližují nebo oddalují od stacionárního bodu  $[0, 0]$ . Oddalování resp. přibližování podél takové přímky závisí na zápornosti resp. kladnosti příslušného vlastního čísla. Například u sedla je na jedné ose nestabilní vlastní vektor odpuzující řešení a na druhé stabilní vektor přitahující řešení.

Z následujících fázových portrétů je vidět, že stabilní spirála a stabilní uzel jsou dokonce asymptoticky stabilní, zatímco střed je pouze stabilní.

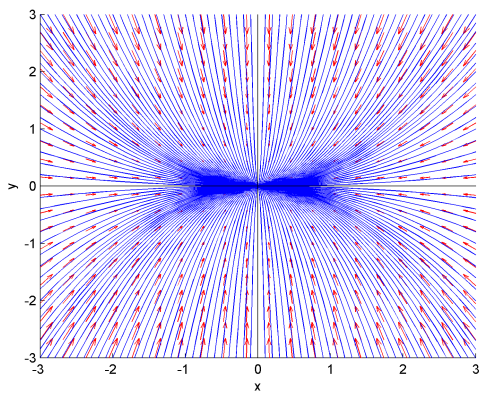
Obrázek 1: (a) Sedlo



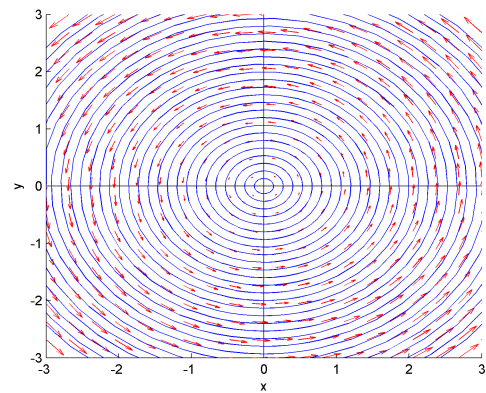
(b) Nestabilní uzel



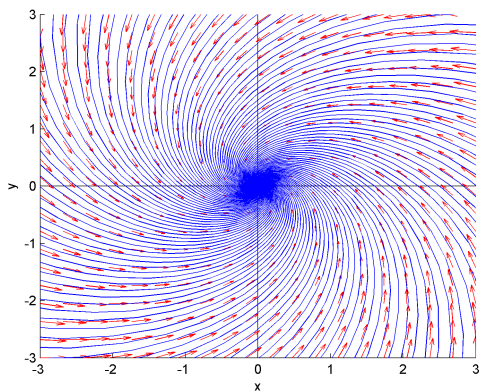
(c) Stabilní uzel



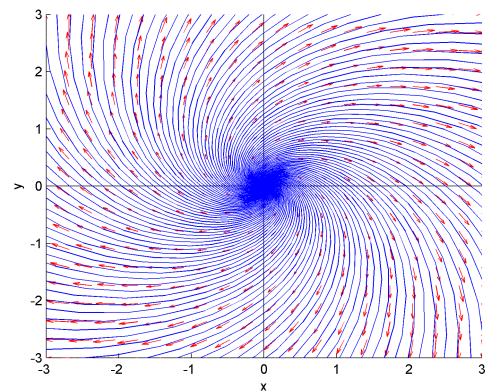
(d) Střed



(e) Stabilní spirála



(f) Nestabilní spirála



## 1.2 Analýza stacionárních bodů- nelineární případ

V nelineárním případě obvykle máme více než jeden stacionární bod. Abychom zjistili jeho stabilitu a druh, je třeba provést linearizaci na jeho okolí. K tomu použijeme Jacobiho matici  $\mathcal{J}$  soustavy obyčejných diferenciálních rovnic:

$$\mathcal{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(\mathbf{x}(t))}{\partial x_1(t)} & \dots & \frac{\partial f_1(\mathbf{x}(t))}{\partial x_n(t)} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n(\mathbf{x}(t))}{\partial x_1(t)} & \dots & \frac{\partial f_n(\mathbf{x}(t))}{\partial x_n(t)} \end{pmatrix}. \quad (4)$$

Po dosažení vybraného stacionárního bodu do Jacobiho matice můžeme dále pokračovat stejně jako v lineárním případě.

V některých případech může být problém exaktně získat hodnoty vlastních čísel Jacobiho matice. Lze tedy použít metodu založenou na determinantu a stopě Jacobiho matice.

Charakteristickou rovnicí (pro  $n = 2$ ) matice lze vyjádřit ve tvaru

$$\lambda^2 - tr(\mathcal{J})\lambda + det(\mathcal{J}) = 0$$

a hodnoty vlastních čísel ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{tr(\mathcal{J}) \pm \sqrt{tr(\mathcal{J}^2) - 4det(\mathcal{J})}}{2}.$$

Další užitečné vztahy jsou Viètovy vzorce:

$$\lambda_1 \lambda_2 = det(\mathcal{J}),$$

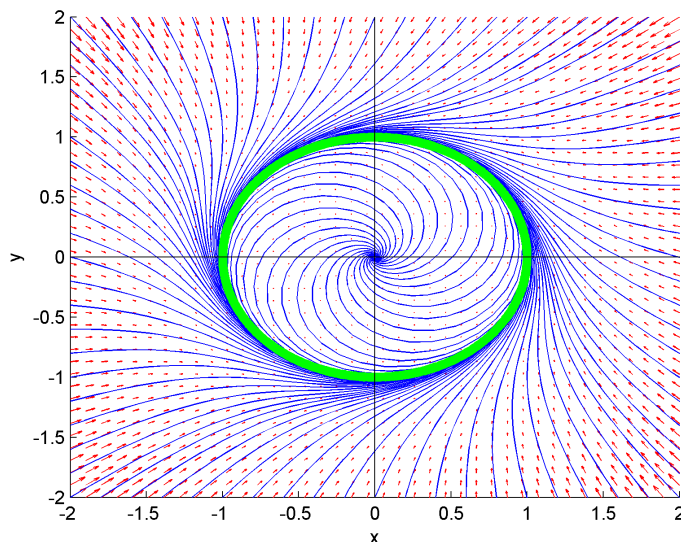
$$\lambda_1 + \lambda_2 = tr(\mathcal{J}).$$

Z těchto vztahů můžeme určovat stabilitu stacionárních bodů i bez znalosti vlastních čísel.

- Pokud je  $det(\mathcal{J}) < 0$ , pak máme reálná vlastní čísla s různým znaménkem a stacionární bod je nestabilní sedlo.
- Pokud je  $det(\mathcal{J}) > 0$  a diskriminant  $D \geq 0$ , pak jsou vlastní čísla reálná se stejným znaménkem. Tedy když je  $tr(\mathcal{J}) > 0$ , pak máme stabilní uzel a když je  $tr(\mathcal{J}) < 0$ , tak máme nestabilní uzel.
- Pokud je  $det(\mathcal{J}) > 0$  a  $tr(\mathcal{J}) = 0$ , pak jsou vlastní čísla ryze imaginární a stacionární bod je stabilní střed.
- Pokud je  $det(\mathcal{J}) > 0$  a diskriminant  $D < 0$ , pak jsou vlastní čísla imaginární a jejich reálná část je rovna  $\frac{tr(\mathcal{J})}{2}$ . Tedy když je  $tr(\mathcal{J}) > 0$ , pak máme stabilní spirálu a když je  $tr(\mathcal{J}) < 0$ , tak máme nestabilní spirálu.

## Limitní cyklus

V některých fázových portrétech se objevuje tzv. limitní cyklus (viz. Obrázek 2). K tomu dochází u soustav, které mají stacionární oscilující řešení (např. Van der Poolova rovnice). Limitní cyklus vypadá na fázovém portrétu jako uzavřená křivka a stejně jako stacionární body je cyklus stabilní nebo nestabilní, tedy ostatní řešení přitahuje nebo odpuzuje.



Obrázek 2: Limitní cyklus

## Definice: Atraktor

Atraktor je množina bodů, ke které se s postupujícím časem asymptoticky přibližují všechna řešení začínající v jejím určitém okolí. Tato množina je nejmenší možná a nedělitelná způsobem, který by zachoval její smysl. Okolí počátečních stavů, které se k atraktoru blíží, se nazývá bazén atrakce. Každý atraktor má svůj vlastní bazén atrakce. Asymptoticky stabilní stacionární bod a stabilní limitní cyklus jsou atraktory.

## Definice: Bifurkace

Bifurkace je kvalitativní změna ve fázovém portrétu soustavy obyčejných diferenciálních rovnic. Představuje změnu počtu a/nebo stability stacionárních řešení. Nastává u dynamických systémů s parametry.

## Definice: Bifurkační bod

Bifurkační bod je hodnota parametru, při které dochází k bifurkaci.

## Příklad 1

Mějme soustavu rovnic

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -x, \\ \frac{dy}{dt} &= py - y^3,\end{aligned}$$

kde  $p \in \mathbb{R}$  je parametr.

Hledáme stacionární body, tzn. položíme pravé strany rovnic rovné nule. Dostaneme tak triviální řešení  $[x, y] = [0, 0]$  a dále řešení závislé na parametru  $p$ :  $[x, y] = [0, \pm\sqrt{p}]$  ( $p > 0$ ). Soustava je nelineární, proto vypočítáme Jacobiho matici:

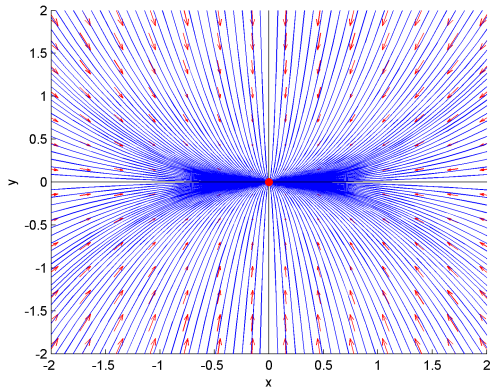
$$\mathcal{J} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & p - 3y^2 \end{pmatrix}.$$

Pokud do Jacobiho matice dosadíme stacionární body dostaneme:

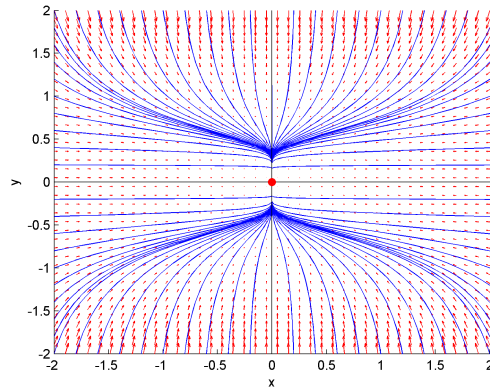
$$\mathcal{J}_1 = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & p \end{pmatrix}, \quad \mathcal{J}_{2,3} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -2p \end{pmatrix}.$$

Diagonální matice mají vlastní čísla na diagonále a v obou případech je vidět, že  $\lambda_1 = -1$  a druhé vlastní číslo mění znaménko, když parametr  $p$  prochází nulou. To nám ovlivňuje stabilitu (a také počet) stacionárních řešení, tedy můžeme říct, že bifurkační bod je  $p = 0$ . Rozdělíme si tedy problém, na tři podproblémy podle hodnoty parametru  $p$ :

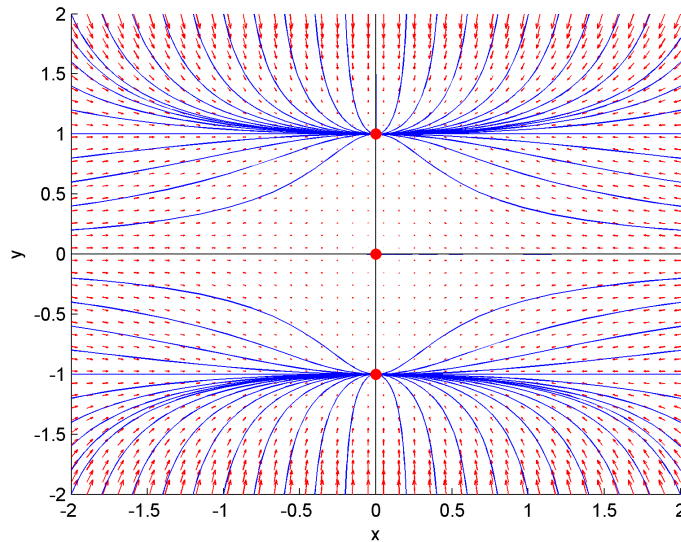
- $p < 0$ : Matice  $\mathcal{J}_1$  má vlastní čísla  $\lambda_1 = -1, \lambda_2 < 0$ , tedy toto nulové stacionární řešení je stabilní uzel. Vlastní vektory jsou  $\mathbf{v}_1 = (1, 0)^T, \mathbf{v}_2 = (0, 1)^T$ , okolní řešení se tedy budou ke stacionárnímu bodu přibližovat podél os. Další stacionární řešení pro tyto hodnoty parametru  $p$  neexistuje. Situaci odpovídá fázový portrét na obrázku 3a.
- $p = 0$ : Pro takovéto  $p$  jsou všechny stacionární body nulové, tedy máme jedno trojnásobné nulové stacionární řešení (stabilní uzel). Vlastní čísla Jacobiho matice jsou  $\lambda_1 = -1, \lambda_2 = 0$ , z čehož nemůžeme usoudit stabilitu. Z obrázku 3b je ovšem jasně vidět, že stacionární bod je stabilní. Vlastní vektory jsou v tomto případě stejné, jako pro  $p < 0$ .
- $p > 0$ : V tomto případě existují tři stacionární body. Nulový bod má vlastní čísla  $\lambda_1 = -1, \lambda_2 > 0$  a je tak nestabilním sedlem. Jeho vlastní vektory jsou opět  $\mathbf{v}_1 = (1, 0)^T, \mathbf{v}_2 = (0, 1)^T$ , tentokrát však  $\mathbf{v}_1$  je stabilní charakteristický směr a  $\mathbf{v}_2$  je nestabilní. Zde máme také dva reálné nenulové stacionární body, jejichž vlastní čísla jsou  $\lambda_1 = -1, \lambda_2 < 0$  a jsou tak oba stabilní. Vlastní vektory jsou stejné jako v předchozích případech a charakteristické směry jsou zde stabilní (viz obrázek 3c).



Obrázek 3a: Fázový portrét pro  $p = -1$



Obrázek 3b: Fázový portrét pro  $p = 0$



Obrázek 3c: Fázový portrét pro  $p = 1$

Bifurkaci, ke které zde dochází, nazýváme superkritická vidlicová bifurkace (pitchfork supercritic bifurcation). Pro  $p < 0$  máme jednoduché nulové stabilní stacionární řešení, při průchodu nulou se toto řešení stává trojnásobným. Následně se roztrhne na 3 jednoduchá stacionární řešení, přičemž nulové řešení se stává nestabilním sedlem a dvě zbylá stabilními uzly, které se po ose  $y$  oddalují od nulového řešení pro zvětšující se parametr  $p$ . Opačný problém popisuje subkritická vidlicová bifurkace (pitchfork subcritic bifurcation).

### 1.3 Dimenzionální analýza

Složitější modely, které budeme analyzovat, většinou obsahují velký počet parametrů, což značně ztěžuje analýzu a hledání bifurkačních bodů. V některých případech je proto vhodné použít tzv. dimenzionální analýzu (viz materiál [5]), pomocí které lze počet parametrů zredukovat a model tak zjednodušit.

Myšlenka, která stojí za touto metodou, je, že snížení jednoho parametru lze kompenzovat zvýšením druhého (nebo více) parametrů a systém přitom zůstává kvalitativně stejný. Postup je takový, že za proměnnou např.  $N$ , která reprezentuje nějakou veličinu zavedeme  $N = \bar{N}\hat{N}$ , kde  $\bar{N}$  reprezentuje hodnotu této veličiny a  $\hat{N}$  její rozměr (např. litr, metr atd.). Nová proměnná v diferenciální rovnici je pak  $\bar{N}$  a  $\hat{N}$  se snažíme zavést tak, abychom rovnici co nejvíce zjednodušili. Z toho vyplývá, že dimenzionální analýze není jednoznačná. Dimenzionální analýzu předvedeme na dvou modelech, které budeme později analyzovat v následujících kapitolách.

## Příklad 2

Mějme diferenciální rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN^2}{b^2 + N^2},$$

kde  $r, K, a$  a  $b$  jsou parametry. Dosadíme  $N = u(\tau)p_1$  a  $t = \tau p_2$  ( $u$  je funkce,  $\tau$  nezávislá proměnná) a dostaneme:

$$\frac{dup_1}{d\tau p_2} = rup_1\left(1 - \frac{up_1}{K}\right) - \frac{a(up_1)^2}{b^2 + (up_1)^2}.$$

Po úpravě dále:

$$\frac{du}{d\tau} = rup_2\left(1 - \frac{up_1}{K}\right) - \frac{au^2 p_1 p_2}{\left(1 + \frac{u^2 p_1^2}{b^2}\right)b^2}.$$

Podíváme-li se na tvar zlomku, je vhodné zavést  $p_1 = b$  a  $p_2 = \frac{b}{a}$ . Následně zvolíme nové parametry  $p = \frac{rb}{a}$  a  $q = \frac{K}{b}$  a dostaneme rovnici:

$$\frac{du}{d\tau} = pu\left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2},$$

kteřá už má pouze dva parametry a její analýza bude snazší.

## Příklad 3

Mějme soustavu 2 diferenciálních rovnic:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(r - aP) \\ \frac{dP}{dt} &= P(eaN - m) \end{aligned},$$

kde  $r, a, e$  a  $m$  jsou parametry. Dosadíme  $N = u(\tau)p_1$ ,  $P = v(\tau)p_2$  a  $t = \tau p_3$  a dostaneme:

$$\begin{aligned} \frac{dup_1}{d\tau p_3} &= up_1(r - avp_2) \\ \frac{dvp_2}{d\tau p_3} &= vp_2(eaup_1 - m) \end{aligned}.$$

Po úpravě dále:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= up_3(r - avp_2) \\ \frac{dv}{d\tau} &= vp_3(eaup_1 - m)\end{aligned}$$

U první závorky vytkneme  $r$  a z druhé  $m$ . Poté je vhodné zavést  $p_1 = \frac{m}{ea}$  a  $p_2 = \frac{r}{a}$ . Následně zavedeme třeba  $p_3 = \frac{1}{r}$  a nový parametr  $\alpha = \frac{m}{r}$ . Dostaneme tak soustavu

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - v) \\ \frac{dv}{d\tau} &= \alpha v(u - 1)\end{aligned}$$

která má pouze jeden parametr  $\alpha$ .



## 2 Základní biologické modely

V této kapitole se budeme věnovat základním biologickým a populačním modelům. Budeme čerpat z materiálů [5] a [7]. Tyto modely popisují změnu nějaké populace během času, přičemž populací můžeme chápat společenstvo živých jedinců (např. lidí nebo hmyzu) nebo i skupinu částic.

Množství jedinců populace budeme aproximovat spojitou nezápornou funkcí  $N(t)$  závislou na čase  $t$ . Dále pro nás budou důležité dvě funkce  $b(t, N(t))$ ,  $d(t, N(t))$ , které jsou závislé na velikosti populace a času. Funkce  $b$  představuje rychlost růstu dané populace, zatímco funkce  $d$  rychlost úbytku jedinců. U obou budeme předpokládat spojitost a nezápornost. Můžeme tedy tvrdit, že pokud bude  $b > d$ , populace bude růst, pro  $b = d$  stagnovat a pro  $b < d$  vymírat.

Nyní předpokládejme, že  $N(t)$  je funkce diferencovatelná. Chceme vyjádřit změnu velikosti populace na určitém časovém intervalu  $\Delta t$ :

$$N(t + \Delta t) - N(t) = b(t, N(t))N(t)\Delta t - d(t, N(t))N(t)\Delta t. \quad (5)$$

Po úpravě dostaneme:

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = b(t, N(t))N(t) - d(t, N(t))N(t). \quad (6)$$

Při limitním přechodu  $\Delta t \rightarrow 0$  dostaneme obyčejnou diferenciální rovnici:

$$\frac{dN}{dt} = (b(t, N) - d(t, N))N(t) = \mu(t, N)N(t). \quad (7)$$

Funkce  $\mu(t, N)$  zde udává míru růstu (úbytku) populace. Kromě času a velikosti populace může být závislá na různých dalších parametrech.

### 2.1 Malthusův model populačního růstu

V rovnici (7) se objevila funkce  $\mu(t, N)$ . Nejjednodušší tvar, jaký by mohla mít, je konstanta. Mějme tedy počáteční úlohu:

$$\frac{dN}{dt} = kN, \quad (8)$$

$$N(0) = N_0 \geq 0, \quad (9)$$

kde  $N_0$  je počáteční velikost populace a  $k \in \mathbb{R}_0^+$  je konstantní míra růstu.

Tuto úlohu můžeme snadno vyřešit pomocí separace proměnných a získat řešení:

$$N(t) = N_0 e^{kt}. \quad (10)$$

Populace tedy roste nebo klesá (pro hodnoty  $k$ ) exponenciálně. Tento model je velmi jednoduchý a je jasné, že příliš nereflextuje realitu. V určitých případech, ale může mít své využití. Pro malou populaci a krátký časový úsek je exponenciální růst odpovídající a Malthusův model zde má svůj smysl.

## 2.2 Verhulstova rovnice

Jak jsme viděli v předešlé podkapitole, Malthusův model je jen málo užitečný. První myšlenka, která nás napadne, je neaproximovat růstovou funkci  $\mu$  konstantou, ale třeba lineární funkcí.

Mějme počáteční úlohu:

$$\frac{dN}{dt} = (a - bN)N, \quad (11)$$

$$N(0) = N_0 \geq 0, \quad (12)$$

kde  $N(t)$  je velikost populace,  $N_0$  počáteční velikost populace a  $a, b$  jsou kladné konstanty. Konstanta  $a$  je zde koeficient růstu a  $b$  je koeficient zpomalení růstu.

Rovnici (11) upravíme do známějšího tvaru. Vytkneme koeficient  $a$  ze závorky a zavedeme dva koeficienty  $r := a$  a  $K := \frac{a}{b}$ . Výsledná rovnice

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N \quad (13)$$

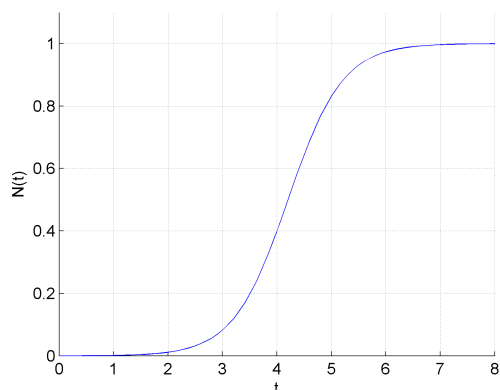
je tzv. Verhulstova rovnice, kde  $r$  je koeficient populačního růstu a  $K$  je nosná kapacita prostředí.

Tento model má dvě stacionární řešení. Jedno  $N_1 = 0$  a druhé  $N_2 = K$ . První stacionární řešení představuje nulovou populaci, která se tedy nemůže žádným způsobem zvětšovat. Druhé řešení je rovno nosné kapacitě prostředí, což je maximální velikost populace, která v daném prostředí může žít. Populace začínající o velikost  $K$  se tedy nemůže zvětšovat, ale nebude se ani zmenšovat.

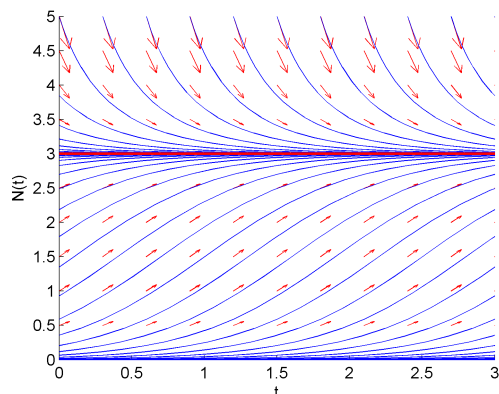
Rovnici (13) s počáteční podmínkou (12) lze analyticky vyřešit separací proměnných a rozkladem na parciální zlomky. Dostaneme tak řešení:

$$N(t) = \frac{KN_0e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}. \quad (14)$$

Pro  $N_0 > 0$  platí, že  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$ , tedy pro všechny kladné počáteční podmínky se řešení bude blížit k nosné kapacitě  $K$ . Můžeme tedy tvrdit, že stacionární řešení  $N_2$  je asymptoticky stabilní, zatímco  $N_1$  je nestabilní. Graf řešení mezi  $N_1$  a  $N_2$  se nazývá logistická křivka (viz Obrázek 4a).



Obrázek 4a: Logistická křivka



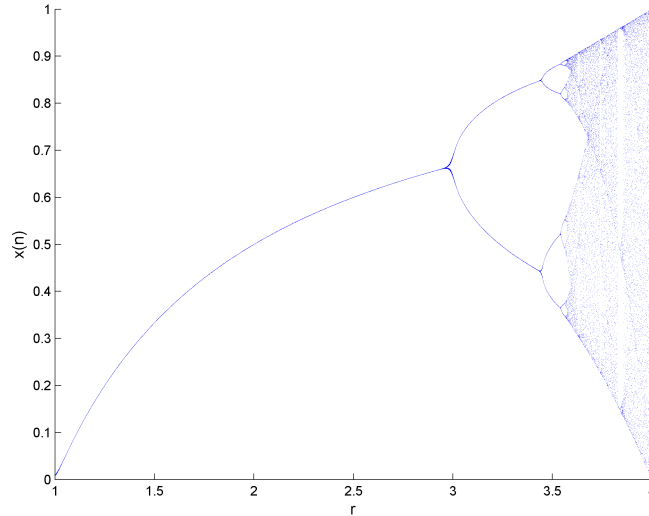
Obrázek 4b: Řešení Verhulstovy rovnice

Na obrázku č. 4b jsou vykreslena řešení pro různé počáteční velikosti populace při parametrech  $r = 2, K = 3$ . Toto numerické řešení potvrzuje stabilitu stacionárního řešení  $N_2 = K$ . Pro počáteční velikost populace mezi stacionárními řešeními populace roste ve tvaru logistické křivky, nejprve rychle a později pomaleji, jak se blíží ke kapacitě prostředí. Populace s počáteční velikostí větší než kapacita prostředí postupně vymírá, dokud počet jedinců neklesne na kapacitu  $K$ .

Na závěr poznamenejme, že existuje také diskrétní verze logistické rovnice, často také nazývaná logistická mapa, popsána diferenční rovnicí

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n), \quad (15)$$

kde parametr  $r > 1$  je biologický potenciál a  $x_n$  je okamžitá velikost populace dělená maximální možnou velikostí populace v roce  $n$ . Tato rovnice produkuje zajímavý bifurkační diagram (viz obrázek 4c). Při určitých hodnotách parametru  $r$  dochází k tzv. bifurkaci zdvojení periody (period doubling bifurcation), tedy nejprve vzniká limitní cyklus, u kterého se následně zdvojuje perioda. Jak vidíme z obrázku, vzdálenost mezi jednotlivými bifurkacemi se rychle zkracuje. Poměr délek dvou po sobě jdoucích intervalů se limitně blíží tzv. Feigenbaumově konstantě  $\delta = 4.669\dots$



Obrázek 4c: Bifurkační diagram logistické mapy

## 2.3 Dynamika klimaxové populace

V minulé podkapitole jsme předpokládali, že populace roste, pokud je její velikost pod kapacitou prostředí. Funkce  $\mu$  tedy byla klesající. V reálné případě se však může stát, že populace bude příliš malá na to, aby se mohla zvětšovat. Může se to stát třeba v případech, kdy není dostatek partnerů pro rozmnožování nebo populace nemá dost členů, aby se mohla ubránit vnějším vlivům prostředí.

Chceme tedy zadefinovat funkci  $\mu$  s nějakou prahovou hodnotou přežití populace. Budeme tedy vyžadovat, aby  $\mu$  byla kladná pro  $N \in (P, K)$  a záporná na intervalu  $N \in (0, P) \cup (K, \infty)$ , kde  $P$  je prahová hodnota přežití populace a  $K > P$  opět nosná kapacita prostředí.

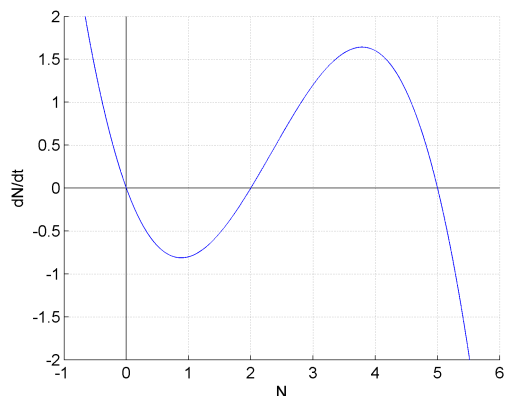
Nejjednodušší takovou funkcí je

$$\mu(N) = r\left(\frac{N}{P} - 1\right)\left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (16)$$

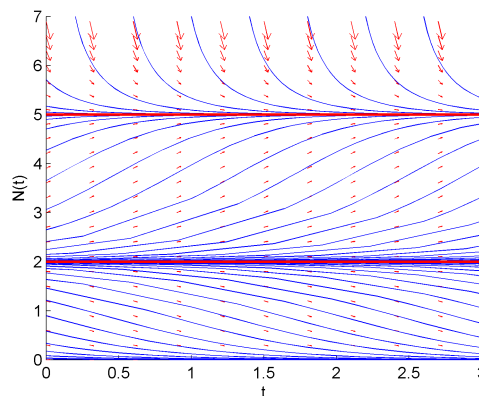
a diferenciální rovnice pak má tvar:

$$\frac{dN}{dt} = r\left(\frac{N}{P} - 1\right)\left(1 - \frac{N}{K}\right)N. \quad (17)$$

Najít exaktní řešení by zde bylo příliš problematické a tak nám nezbývá než použít kvalitativní analýzu. Snadno najdeme tři stacionární řešení  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = P$  a  $N_3 = K$ . Pravá strana rovnice (16) je funkcí  $N$  (viz Obrázek 5a) a je záporná pro  $N \in (0, P) \cup (K, \infty)$  a kladná pro  $N \in (P, K)$ . Jelikož je tato funkce derivací funkce  $N(t)$  platí, že funkce  $N(t)$  je na intervalu  $(0, P) \cup (K, \infty)$  klesající a na intervalu  $(P, K)$  rostoucí. Stacionární řešení  $N_{1,3}$  jsou tedy stabilní a  $N_2$  je nestabilní.



Obrázek 5a: Funkce derivace  $N(t)$



Obrázek 5b: Řešení rovnice (16)

Na obrázku č. 5b vidíme řešení modelu pro různé počáteční populace s parametry  $r = 2$ ,  $P = 2$  a  $K = 5$ . Můžeme vidět, že pokud je počáteční populace nižší než prahová hodnota  $P$ , tak vymírá. Když je mezi prahovou hodnotou a kapacitou prostředí, tak se zvětšuje. A pokud je počáteční velikost populace příliš velká tak opět vymírá, dokud se nedostane k nosné kapacitě prostředí. Řešení tohoto modelu tedy odpovídá naší představě o prahové hodnotě pro velikost populace.

## 2.4 Dynamika populace pod predatčím tlakem

Zatím jsem pracovali pouze s populací jejíž počty byly redukovány kvůli nedostatku živin v prostředí. Nyní předpokládejme, že se v prostředí vyskytují také predátoři, kteří tuto populaci loví. Predátora v diferenciální rovnici představuje tzv. predatční funkce  $P(N)$ , která populaci redukuje. Tato funkce je různá podle typu predátora. Všeobecně se tyto funkce označují jako funkční odezvy (functional response). V této části se budeme zabývat modely, které nejsou závislé na populaci predátora. Modely typu predátor-kořist budou následovat v další kapitole.

### 2.4.1 Funkční odezva

Ekolog C. S. Holling klasifikoval tři základní typy funkční odezvy, podle chování predátora. Vycházel přitom z myšlenky, že každý predátor dělí svůj čas na vyhledání kořisti ( $t_v$ ) a následně na její zpracování ( $t_z$ ), tedy:

$$t = t_v + t_z.$$

Je logické tvrdit, že čas na zpracování kořisti se bude odvíjet od počtu chycených jedinců ( $N_z$ ) kořisti, tedy

$$t_z = t_{z_1} N_z,$$

kde  $t_{z_1}$  je čas na zpracování jednoho jedince.

Predátor během času  $t_v$  prohledává oblast s rychlostí  $v$  a chytá kořist v této oblasti.

Velikost oblasti je pak daná  $vt_v$  a počet chyčených jedinců je  $N_z = vt_v N$ , kde  $N$  je populace kořisti v oblasti. Z těchto vztahů dostaneme:

$$t = \frac{N_z}{vN} + t_{z_1} N_z \quad \Rightarrow \quad N_z = \frac{vtN}{1 + t_{z_1}vN}.$$

Tato rovnice se nazývá tzv. Hollingova disková rovnice. Jelikož je  $N_z$  počet chyčených jedinců, je to i počet usmrčených. Pro jednotku času ( $t = 1$ ) pak:

$$P(N) = \frac{vN}{1 + t_{z_1}vN}. \quad (18)$$

Funkce  $P(N)$  je tedy predace za jednotku času při určité populaci  $N$ . Maximální predace je pak její limitní stav  $P_{MAX} = \lim_{N \rightarrow \infty} P(N) = \frac{1}{t_{z_1}}$ . Zavedeme také funkci úmrtnosti

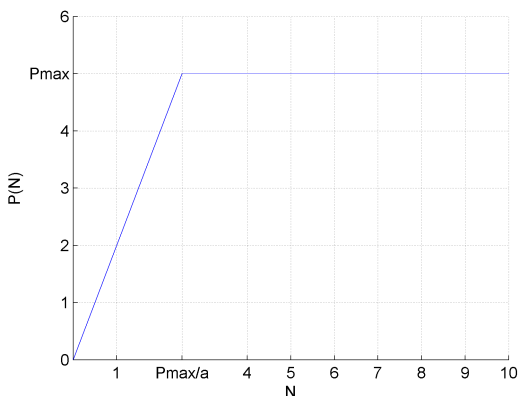
$D(N) = \frac{P(N)}{N}$ . Nyní můžeme rozlišit tři základní typy funkční odezvy.

### Typ I

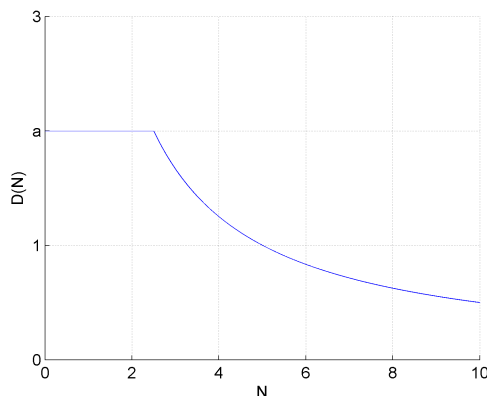
První typ odpovídá pasivnímu predátorovi, který svoji kořist nevyhledává, ale pouze vyčkává (např. pavouk vs. moucha). V rovnici (18) bude  $t_{z_1} = 0$  a funkce tak bude lineární. Abychom zamezili nekonečnému lovení kořisti, funkci  $P(N)$  definujeme po částech tak, aby dosáhla vybrané hladiny nasycení predátora  $P_{MAX}$ :

$$P(N) = \begin{cases} vN, & N \leq \frac{P_{MAX}}{v} \\ P_{MAX}, & N > \frac{P_{MAX}}{v} \end{cases}. \quad (19)$$

Na obrázku 6a vidíme graf funkce  $P(N)$  a na obrázku 6b vidíme úmrtnost  $D(N)$  v závislosti na velikosti celkové populace kořisti.



Obrázek 6a: Funkce  $P(N)$  typu I



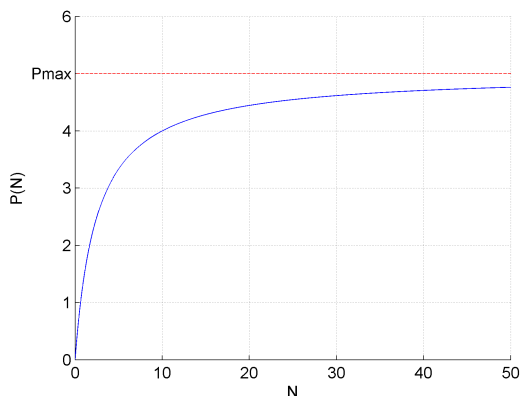
Obrázek 6b: Funkce úmrtnosti  $D(N)$

### Typ II

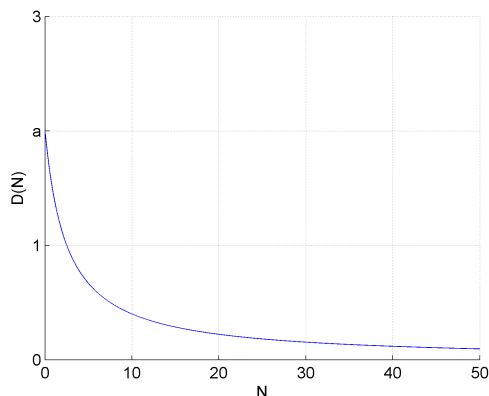
Funkční odpověď  $P(N)$  typu II odpovídá funkci (18), kde jsme ukázali, že  $P_{MAX} = \frac{1}{t_{z_1}}$ . Funkce má tedy tvar:

$$P(N) = \frac{vP_{MAX}N}{P_{MAX} + vN}. \quad (20)$$

Z obrázku 7a vidíme, že pro malou populaci  $N$  predace velmi ostře roste. Poté zpomaluje, protože u predátora začne převládat čas zpracování kořisti nad časem jejího nalezení, od čehož se také odvíjí hranice nasycení predátora  $P_{MAX} = \frac{1}{t_{z1}}$ . Graf funkce  $D(N) = \frac{vP_{MAX}}{P_{MAX}+vN}$  je na obrázku 7b.



Obrázek 7a: Funkce  $P(N)$  typu II



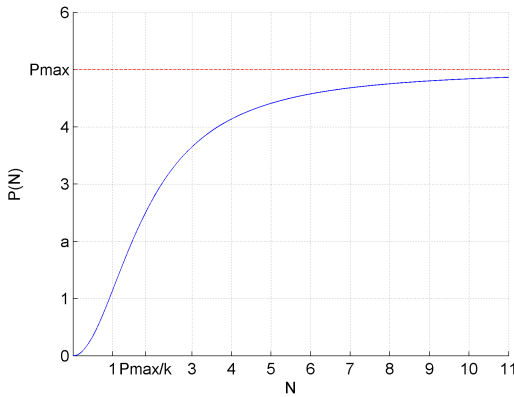
Obrázek 7b: Funkce úmrtnosti  $D(N)$

### Typ III

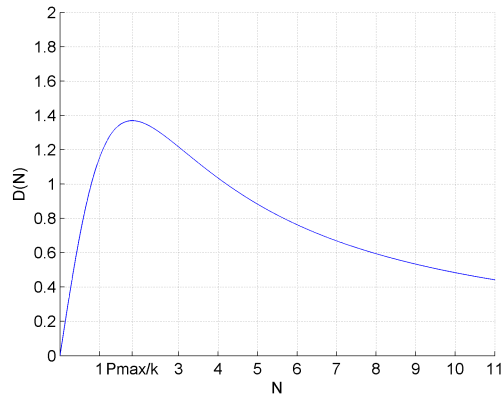
Oproti předchozím dvěma typům, u tohoto typu se rychlost hledání potravy zvyšuje, když se zvyšuje hustota kořisti. Funkce odpovídá predátorům, kteří vyhledávají kořist s největší populací (např. ptáci), tedy pro malou populaci  $N$  nedochází k velké predaci. Hranice nasycení bude opět  $P_{MAX} = \frac{1}{t_{z1}}$ , ale tentokrát bude rychlost  $v = kN$ , kde  $k > 0$  je konstanta uměrnosti mezi velikostí populace a rychlostí jejího hledání. Dostaneme tak funkci:

$$P(N) = \frac{P_{MAX}N^2}{\frac{P_{MAX}}{k} + N^2}. \quad (21)$$

Funkce bude mít tentokrát esovitý průběh (viz obrázek 8a) a bude opět konvergovat k  $P_{MAX}$ . Zlomovým bodem, kde dojde k nárůstu větší predace, je tzv. poloviční saturační konstanta  $\sqrt{\frac{P_{MAX}}{k}}$ . Funkce úmrtnosti má tvar  $D(N) = \frac{P_{MAX}kN}{P_{MAX}+kN^2}$ . Maximum funkce  $D(N)$  je právě při hodnotě poloviční saturační konstanty (viz obrázek 8b).



Obrázek 8a: Funkce  $P(N)$  typu III



Obrázek 8b: Funkce úmrtnosti  $D(N)$

### 2.4.2 Model populační exploze obaleče

Následující model popisuje populaci obaleče, což je lesní škůdce, který požírá jehlice stromů v Kanadě. Jeho populace je pak redukována ptactvem.

Vycházíme z Verhulstovy rovnice, která popisuje růst populace, a dále přidáme funkci, která představuje predaci:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - P(N). \quad (22)$$

$N(t)$  je populace obaleče,  $r > 0$  je koeficient růstu populace,  $K > 0$  nosná kapacita prostředí, která se v tomto případě vztahuje k hustotě jehlic na stromech. Funkce  $P(N)$  je predace.

Nyní je třeba zavést funkci  $P(N)$ . Použijeme Hollingovu funkční odezvu typu III. Ve funkci  $P(N) = \frac{P_{MAX}N^2}{\frac{P_{MAX}}{k} + N^2}$  přeznačíme  $a = P_{MAX}$  a  $b = \sqrt{\frac{P_{MAX}}{k}}$ , kde  $b$  bude poloviční saturační konstanta. Dostaneme tak predační funkci ve tvaru:

$$P(N) = \frac{aN^2}{b^2 + N^2}. \quad (23)$$

Tato funkce má následující vlastnosti:

- pokud je populace nulová, pak i  $P(0) = 0$ .
- pokud je populace velká, i predace bude velká, tedy  $P(N)$  je rostoucí.
- pokud je populace velká, predátoři ji neloví neomezeně, ale pouze do určité míry nasycení  $a$ . Platí tedy  $\exists a > 0 : \lim_{N \rightarrow \infty} P(N) = a$ .
- pokud je populace malá, očekáváme, že predátoři dají přednost jiným zdrojům potravy, než aby vyhledávali jedince této populace. Vyžadujeme tedy, aby pro malou populaci  $N$  menší než nějaká prahová hodnota  $b > 0$ , rostla predace pro rostoucí  $N$  jen pomalu.



Dostáváme tak diferenciální rovnici ve tvaru:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN^2}{b^2 + N^2}. \quad (24)$$

Naším cílem je provést kvalitativní analýzu, tedy zjistit počet stacionárních řešení, a jelikož naše rovnice obsahuje parametry, najít bifurkační body. Rovnice (24) má bohužel 4 parametry, budeme ji tedy chtít nějakým způsobem zjednodušit. Použijeme tedy dimenzi-  
onální analýzu (viz kapitola 1.3 o dimenzionální analýze):

$$N = ub, \quad t = \frac{b\tau}{a}, \quad p = \frac{rb}{a}, \quad q = \frac{K}{b}.$$

Dostaneme tak rovnici:

$$\frac{du}{d\tau} = p\left(1 - \frac{u}{q}\right)u - \frac{u^2}{1 + u^2}, \quad (25)$$

kteřá obsahuje pouze dva parametry a tak se nám s ní bude lépe pracovat.

Označme si pravou stranu rovnice (25) jako funkci  $f(u, p, q)$ . Stacionární řešení dostaneme jako kořeny rovnice  $f(u, p, q) = 0$ . Všechny parametry, které obsahovala rovnice (24) byly kladné, tedy i parametry  $p, q > 0$ . Nezávisle na jejich hodnotách vždy dostaneme jedno stacionární řešení  $u_0 = 0$ . Derivace  $\frac{df}{du}(u_0) = p > 0$ , tedy  $u_0$  je nestabilní stacionární řešení.

Počet a hodnoty dalších stacionárních řešení závisejí na hodnotách parametrů  $p, q$ . Další řešení jsou kořeny rovnice

$$p\left(1 - \frac{u}{q}\right) = \frac{u}{1 + u^2}, \quad (26)$$

což je na první pohled kubická rovnice, jejíž řešení by se analyticky určovalo špatně. Jelikož nás především zajímají počty stacionárních řešení, budeme je hledat graficky a numerickým experimentem. Označme si:

$$f_1(u, p, q) = p\left(1 - \frac{u}{q}\right), \quad f_2(u) = \frac{u}{1 + u^2}. \quad (27)$$

Stacionární řešení je pak bod, ve kterém přímka  $f_1$  protíná (dotýká se) funkci  $f_2$ . Průsečíky funkce  $f_1$  s osami jsou  $[0, p]$  a  $[q, 0]$ . V této chvíli si pomůžeme numerickým experimentem. Chtěli bychom do roviny  $q, p$  vykreslit oblasti hodnot parametrů, kde má rovnice (26) tři, dvě nebo jedno řešení (nenulové stacionární řešení). Pro další použití je vhodné rovnici (26) upravit do polynomiálního tvaru:

$$f_p(u, p, q) = pu^3 - pq u^2 + u(p + q) - pq = 0. \quad (28)$$

Jako rozhodovací kritérium použijeme diskriminant kubické rovnice:

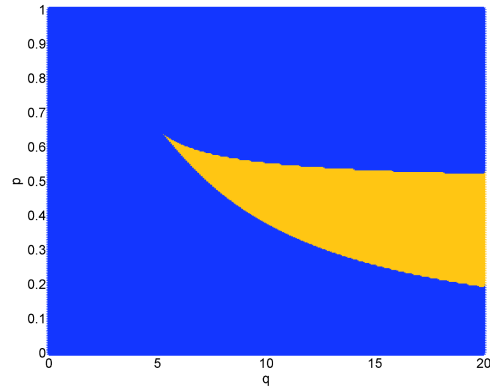
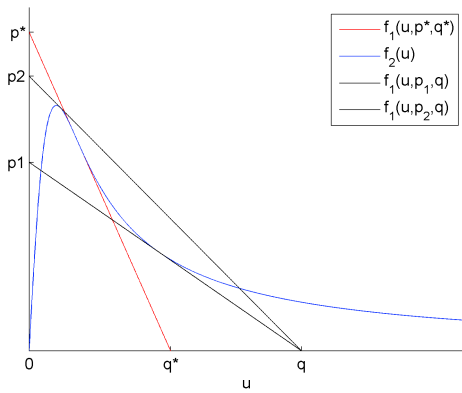
$$\Delta = 18abcd - 4b^3d + b^2c^2 - 4ac^3 - 27a^2d^2, \quad (29)$$

kde koeficienty  $a, b, c, d$  jsou koeficienty kubické rovnice (28).

Pokud je  $\Delta > 0$  dostaneme tři nenulová stacionární řešení. Pokud je  $\Delta < 0$  pak dostaneme jedno reálné a dvě komplexně sdružená řešení, přičemž nás zajímá pouze to reálné.

Pro  $\Delta = 0$  můžeme dostat jedno trojnásobné řešení nebo dvě, přičemž jedno z nich je dvojnásobné.

Uvědomme si, že dvojnásobné řešení lze interpretovat, jako tečna přímkou  $f_1$  k funkci  $f_2$ , např.  $f_1(u, p_1, q)$  nebo  $f_1(u, p_2, q)$  na obrázku 9a. Trojnásobné pak jako tečna v inflexním bodě. Inflexní bod má kubická funkce pouze jeden, takže trojnásobné řešení bude také jen jedno. Funkce  $f_2(u)$  má inflexní (nestacionární) bod v  $u = \sqrt{3}$  a tečna je pak funkce  $f_1(u, p^*, q^*)$  na obrázku 9a, kde  $q^* = \sqrt{27}$  a  $p^* = \frac{\sqrt{27}}{8}$ .



Obrázek 9a: Grafické hledání počtu řešení

Obrázek 9b: Počet řešení rovnice (28) v rovině  $(q, p)$

Výsledek numerického experimentu je obrázek 9b, kde jsou v rovině  $(q, p)$  označeny oblasti, kde je jedno stacionární řešení (modrá) a tři (žlutá). Na hranicích mezi těmito oblastmi jsou pak dvě stacionární řešení. Zajímavý je bod, kde se křivky se dvěma řešeními potkávají. V tomto bodě je jedno trojnásobné stacionární řešení odpovídající tečně v inflexním bodě na obrázku 9a.

Mohlo by nás také zajímat, kam se budou limitně blížit křivky ohraničující oblast na obrázku 9b. Pro body na těchto křivkách platí

$$\forall u : f_1(u, p, q) = f_2(u), \quad \frac{df_1}{du} = \frac{df_2}{du}, \quad (30)$$

tedy, že jsou to hodnoty  $p, q$ , pro které je přímkou  $f_1$  tečna ke grafu  $f_2$ . Pomocí těchto vztahů můžeme parametrizovat křivku z obrázku 9b. Platí tedy:

$$p + \frac{up}{q} = \frac{u}{1+u^2} \quad \frac{p}{q} = \frac{u^2 - 1}{(1+u^2)^2}. \quad (31)$$

Z (31) pak vypočítáme:

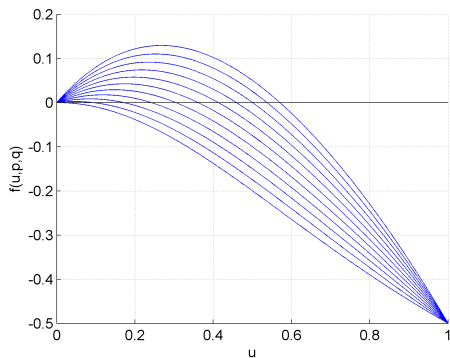
$$p(u) = \frac{2u^3}{(1+u^2)^2} \quad q(u) = \frac{2u^3}{u^2 - 1}. \quad (32)$$

Máme tak parametrizovanou křivku  $K(u) = [q(u), p(u)]^T$ . Pro  $u \rightarrow \infty : K(u) \rightarrow [\infty, 0]$  a pro  $u \rightarrow 1_+ : K(u) \rightarrow [\infty, \frac{1}{2}]$ .

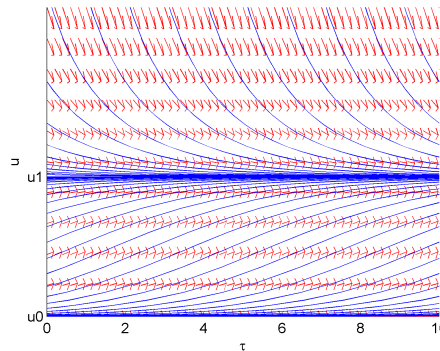
Nyní, když známe počty stacionárních řešení, přichází na řadu jejich stabilita. Jak jsme uvedli na začátku, vždy máme jedno nulové stacionární řešení  $u_0 = 0$ , které je nestabilní. Jelikož populace není nikdy záporná, očekáváme, že všechna nenulová stacionární řešení budou vždy kladná. Ověřit si to můžeme pomocí Descartova znaménkového pravidla (viz materiál [3]), která nám určí maximální počet kladných nebo záporných kořenů rovnice  $f_p(u, p, q) = 0$ . Počítáme změny znamének u koeficientů po sobě jdoucích mocnin  $u$  v polynomu  $f_p(-u, p, q) = -pu^3 - qpu^2 - (p+q)u - qp$ . Parametry  $p, q > 0$  a tak nám znaménko neovlivňují, výsledkem je tedy 0 změn, což znamená maximálně 0 záporných kořenů. Kromě jednoho nulového řešení, které již známe, jsou tedy všechna ostatní řešení kladná.

Jelikož neznáme konkrétní hodnoty stacionárních bodů, nemůžeme v těchto bodech počítat derivace funkce  $f$  podle  $u$  a zjišťovat tak stabilitu. Víme, že pokud je derivace v bodě záporná, pak je funkce v tomto bodě klesající a naopak. Stabilitu tak můžeme určovat graficky. Pro zjednodušení zafixujeme parametr  $q$ , parametr  $p$  budeme postupně zvětšovat a budeme pozorovat chování grafu funkce  $f(u, p, q)$  a také vykreslíme řešení diferenciální rovnice.

Pro  $q < q^* = \sqrt{27}$  dostáváme vždy jedno nenulové řešení  $u_1$ , viz obrázek 10a, které je stabilní, protože je funkce  $f$  v tomto bodě vždy klesající. Odpovídá tomu i graf řešení (viz obrázek 10b) pro konkrétní hodnotu parametru  $p$ .

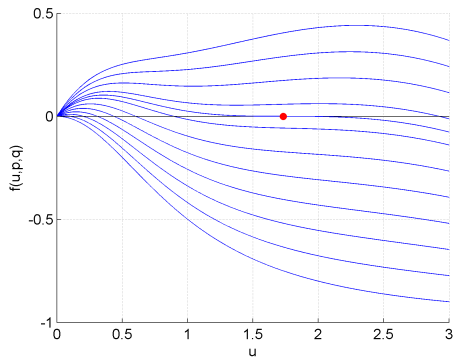


Obrázek 10a: Graf  $f(u, p, 1)$

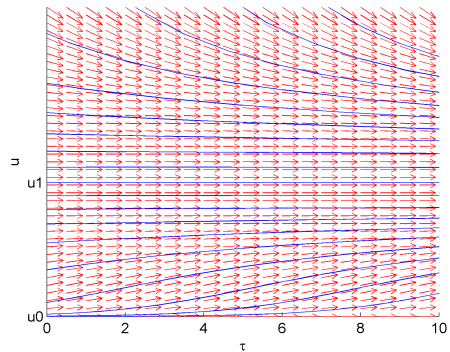


Obrázek 10b: Graf řešení  $u$  pro  $[p, q] = [0.5, 1]$

Pro  $q = q^*$  dostaneme opět jedno nenulové řešení  $u_1$  s tím rozdílem, že pro  $p = p^* = \frac{\sqrt{27}}{8}$  je trojnásobné (viz obrázek 11a). Zde známe konkrétní hodnoty parametrů a řešení  $u = \sqrt{3}$  a tak můžeme spočítat derivaci, která je v tomto bodě záporná a stacionární řešení je tak stabilní.

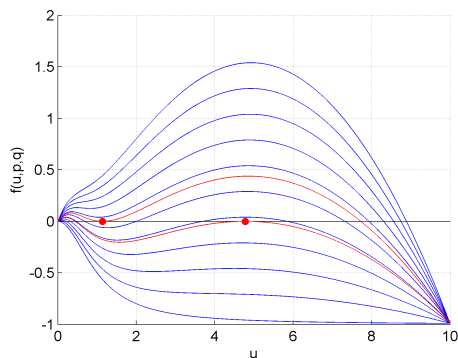


Obrázek 11a: Graf  $f(u, p, \sqrt{27})$

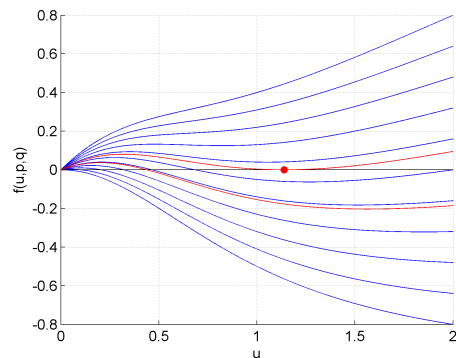


Obrázek 11b: Graf řešení  $u$  pro  $[p, q] = [\frac{\sqrt{27}}{8}, \sqrt{27}]$

Zafixujeme  $q^* < q$  (např.  $q = 10$ ), na obrázcích 12a a 12b vidíme chování funkce  $f$ . Pro  $p < p_1$  ( $p_1$  odpovídá tečně na obr. 9a) dostáváme jedno nenulové stabilní řešení  $u_1$ , řešení diferenciální rovnice se kolem  $u_1$  chovají podobně, jako na obrázku 11b.

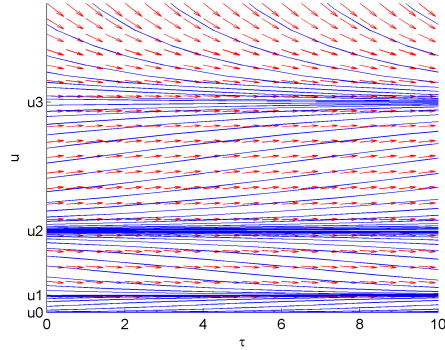
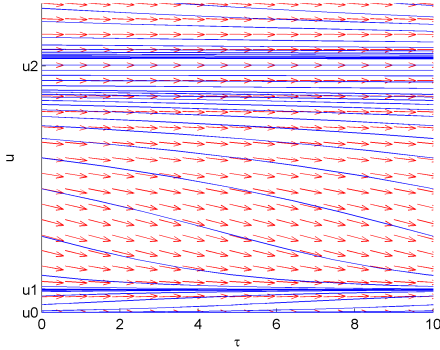


Obrázek 12a: Graf  $f(u, p, 10)$



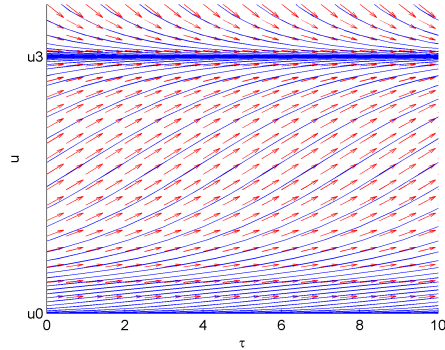
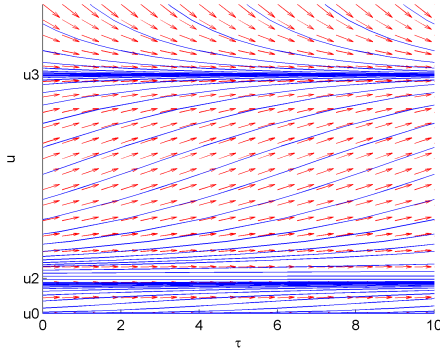
Obrázek 12b: Graf  $f(u, p, 10)$ - přiblížení

Ve chvíli, kdy dosáhneme  $p = p_1$  máme opět stabilní nenulové  $u_1$ , ale také se objevuje dvojnásobné řešení  $u_2$ . Derivace  $\frac{df(u_2)}{d\tau} = 0$ , protože má zde funkce  $f$  extrém. Při pohledu na obrázek 12c vidíme, že okolní řešení se z jedné strany přibližují a z druhé oddalují. Můžeme tedy říct, že  $u_2$  je nestabilní. Pro  $p_1 < p < p_2$  se dvojnásobné řešení  $u_2$  roztrhne na dvě a dostáváme tak tři nenulová stacionární řešení. Řešení  $u_1$  je stále stabilní,  $u_2$  je nestabilní a  $u_3$  je nové stabilní řešení.



Obrázek 12c: Graf řešení  $u$  pro  $q = 10$  a  $p = p_1$     Obrázek 12d: Graf řešení  $u$  pro  $q = 10$  a  $p_1 < p < p_2$

Pokud budeme parametr  $p$  nadále zvětšovat, pro  $p = p_2$  stacionární řešení  $u_1$  a  $u_2$  splynou v jedno nestabilní řešení  $u_2$  (viz obrázek 12e) a zůstane nám stabilní řešení  $u_3$ . Pro  $p > p_2$  dvojnásobné řešení zmizí a zůstane pouze jedno nenulové stabilní řešení  $u_3$  (viz obrázek 12f).



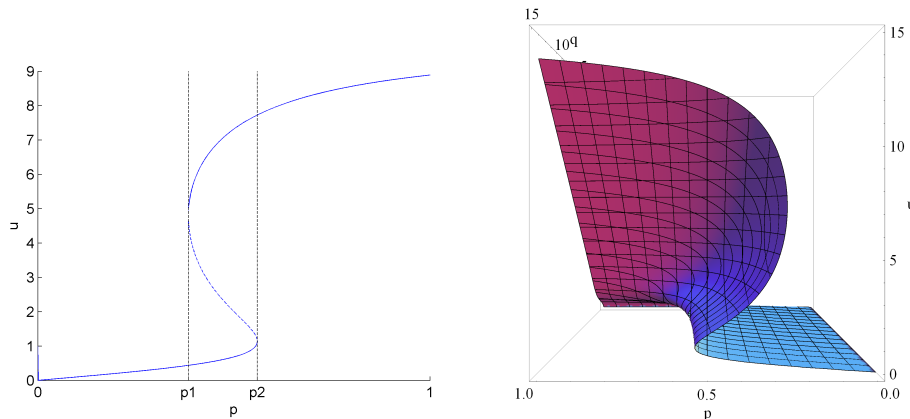
Obrázek 12e: Graf řešení  $u$  pro  $q = 10$  a  $p = p_2$     Obrázek 12f: Graf řešení  $u$  pro  $q = 10$  a  $p_2 < p$

Podívejme se na význam jednotlivých stacionárních řešení. Řešení  $u_1$  odpovídá tzv. stavu přežití. Populace obaleče (nenulová), která je menší než toto řešení roste, dokud nedosáhne určitého počtu. Pokud je velikost populace větší, pak klesá k tomuto řešení. Z toho vyplývá, že pokud chceme co nejvíce zredukovat populaci obaleče, snažíme se minimalizovat toto řešení vhodným zvolením parametrů a zabránit překročení  $u_2$ . Populace větší než  $u_1$  pak vždy k  $u_1$  klesne.

Pokud populace překročí řešení  $u_2$ , začne se nezadržitelně přibližovat k řešení  $u_3$ , což značí populační explozi. Je tedy jasné, že se chceme vyvarovat stavu, kdy  $u_1$  zmizí (viz obrázky 12e a 12f).

Jak vidíme z obrázku 9b, k bifurkaci dochází pouze při překročení křivky  $K(u)$ . Zjistili jsme, že při fixním  $q$  pro kritické hodnoty parametru  $p$  vzniká dvojnásobné řešení, které se následně roztrhne na dvě různá (a naopak). Při přechodu křivky  $K(u)$  tak dochází k

bifurkaci sedlo-uzel. Pro fixní  $q = 10$  můžeme nakreslit bifurkační diagram, viz obrázek 13a.



Obrázek 13a: Bifurkační diagram pro  $q = 10$

Obrázek 13b: Cusp bifurkace

Náš systém má dva parametry a kvalitativní změnu, ke které zde dochází, nazýváme bifurkace typu cusp, která je charakterizována plochou (viz obrázek 13b). Bod  $[q^*, p^*]$  se nazývá bod vratu a střetávají se zde dvě křivky, na kterých dochází k sedlo-uzlové bifurkaci (viz obr. 9b). Bifurkační diagram z obrázku 13a je řez touto plochou pro hodnotu parametru  $q = 10$ .

Zafixujme si parametr  $q > q^*$  a zvětšujme parametr  $p$ . Při pohledu na obrázek 13a vidíme, že řešení s počáteční podmínkou nižší než  $u_1$  následuje stacionární řešení  $u_1$  až do hodnoty parametru  $p = p_2$ . Při této hodnotě dochází k sedlo-uzlové bifurkaci, stacionární řešení  $u_1$  zaniká a řešení začínají následovat stacionární řešení  $u_3$ , které značí populační explozi. Tento skok se nazývá hystereze (hysteresis, hysteresis loop). Obdobně můžeme postupovat zprava doleva na obrázku 13a.

### 2.4.3 Model obaleče s parametrem jako časově závislou funkcí

Ukázali jsme, že v modelu populační exploze obaleče se objevuje zajímavý fenomén, tzv. hystereze a to při zvyšování a snižování parametru  $p$ . Mohli bychom tedy parametr  $p$  nahradit časově závislou funkcí a sledovat, zda-li se nebude něco podobného dít v průběhu času. Zavedeme tedy funkci

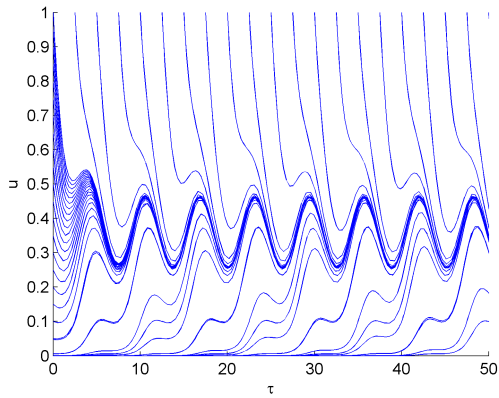
$$p(t) = \frac{1}{2}(\sin(t - \frac{\pi}{2}) + 1),$$

kteřá bude oscilovat mezi nulou a jedničkou. Dostaneme tak diferenciální rovnici:

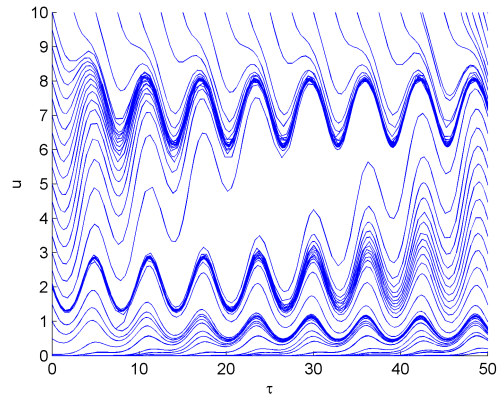
$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{2}(\sin(t - \frac{\pi}{2}) + 1)u(1 - \frac{u}{q}) - \frac{u^2}{1 + u^2}. \quad (33)$$

Rovnice (33) již není autonomní a tak ji nemůžeme analyzovat metodami, které jsme používali doposud. Zbývá tedy pouze simulace pro různá  $q$ . Na obrázku 13a můžeme vidět, že se křivky řešení přibližují k nějakému periodickému řešení, které nahrazuje stacionární

řešení. V ideální případě bychom si představovali, že pro oscilující funkci  $p(t)$  a  $q = 10$  se budou v průběhu času objevovat a zanikat stacionární řešení. Bohužel tomu tak není. Na obrázku 13b můžeme vidět, že jsou zde dvě stabilní periodická řešení, která přitahují okolní řešení. Lze tedy očekávat, že mezi nimi bude nestabilní periodické řešení, které okolní řešení odpuzuje. Jediné stacionární řešení, které zůstalo beze změny, je nulové a nestabilní. Ukazuje se, že jiné funkce  $p(t)$  nebo  $q(t)$  pouze mění tvar těchto "stacionárních" řešení a nedochází zde k efektům, jaké bychom si představovali.



Obrázek 13c: Fázový portrét pro  $q = 1$



Obrázek 13d: Fázový portrét pro  $q = 10$

### 3 Modely interakce živočišných druhů

V této kapitole se seznámíme s tematikou interakce populací živočišných druhů. Věnovat se budeme především modelům typu predátor-kořist, u kterých zavedeme základní model Lotka-Volterra a následně přejdeme ke složitějším modelům. Využijeme přitom informace ze zdrojů [5], [7] a [9].

Interakci rozdělujeme na tři základní typy. K pochopení tohoto rozdělení si pomůžeme zavedením soustavy 2 diferenciálních rovnic, které budou obecně popisovat interakci dvou populací:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (\epsilon_1 - \alpha_1 N_1)N_1 + \gamma_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (\epsilon_2 - \alpha_2 N_2)N_2 + \gamma_2 N_1 N_2\end{aligned}\tag{34}$$

V modelu interakce (34) jsou  $N_{1,2}$  velikosti dvou populací,  $t$  je čas a  $\alpha_{1,2}$ ,  $\epsilon_{1,2}$  jsou kladné konstanty. Znaménko koeficientů  $\gamma_{1,2}$  rozhoduje o typu interakce podle toho, jestli členy  $\gamma_{1,2}N_1N_2$  populaci redukuje nebo zvětšuje:

Mutualismus	++
Predace	+ - (-+)
Konkurence	--

#### 3.1 Model Lotka-Volterra predátor-kořist

Model Lotka-Volterra popisuje vztah dvou populací: predátora a kořisti. Populaci kořisti označíme jako funkci času  $N(t)$  a populaci predátora jako funkci  $P(t)$ . Tento model je velmi jednoduchý, ale důležitý zejména z teoretického hlediska:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= (a - bP)N \\ \frac{dP}{dt} &= (cN - d)P\end{aligned}\tag{35}$$

Model (35) je v literatuře standardně používán, ale pro naše účely se úplně nehodí, protože neumožňuje viditelný přechod k složitějším modelům. Proto použijeme obecnější model:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - Pf(N) \\ \frac{dP}{dt} &= ePf(N) - mP\end{aligned}\tag{36}$$

V modelu (36) je  $r$  míra růstu populace kořisti,  $K$  nosná kapacita prostředí,  $e$  účinnost přeměny zkonzumované kořisti na nové predátory,  $m$  míra úmrtnosti populace predátora a  $f(N)$  funkční odezva. Všechny parametry jsou kladné a funkce populací jsou nezáporné.

Ze soustavy (36) vidíme, že pokud je populace predátora nulová, pak populace kořisti roste logisticky a naopak pro nulovou populaci kořisti, populace predátora vymírá. Pokud



yní použijeme neomezenou funkční odezvu typu I  $f(N) = aN, a > 0$  a budeme předpokládat, že kapacita prostředí  $K \rightarrow \infty$ , dostaneme model Lotka-Volterra:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(r - aP) \\ \frac{dP}{dt} &= P(eaN - m) \end{aligned} \quad (37)$$

System (37) má dvě stacionární řešení, jedno triviální  $[N_1, P_1] = [0, 0]$ , které odpovídá vyhlazení populací a druhé  $[N_2, P_2] = [\frac{m}{ea}, \frac{r}{a}]$ . Analýza těchto řešení by byla kvůli čtyřem parametrům zbytečně složitá a tak použijeme dimenzionální analýzu (viz kapitola 1.3), abychom jejich počet zredukovali a soustavu tak zjednodušili:

$$u(\tau) = \frac{eaN}{m}, \quad v(\tau) = \frac{aP}{r}, \quad \tau = rt, \quad \alpha = \frac{m}{r}.$$

Získáme tak systém

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= u(1 - v) \\ \frac{dv}{d\tau} &= \alpha v(u - 1) \end{aligned} \quad (38)$$

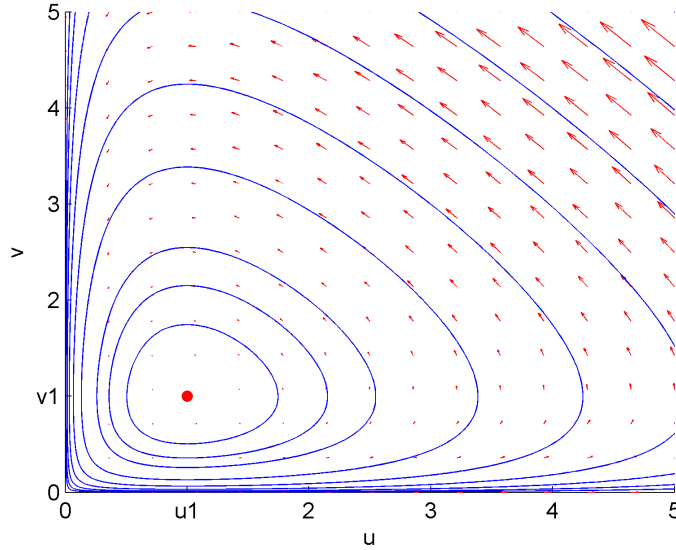
kde  $u(\tau)$  je populace kořisti,  $v(\tau)$  populace predátora a  $\alpha > 0$  je parametr.

Tento zjednodušený systém má opět triviální stacionární řešení  $[N_1, P_1] = [0, 0]$  a druhé stacionární řešení  $[N_2, P_2] = [1, 1]$ . Stacionární body, které uvažujeme ( $N, P \geq 0$ ) a které jsou zároveň oba nenulové, budeme nazývat koexistenční stacionární body, protože v nich koexistují obě populace.

Pro oba stacionární body vypočítáme Jacobiho matici:

$$\mathcal{J}_1([0, 0]) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}, \quad \mathcal{J}_2([1, 1]) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix}. \quad (39)$$

Vlastní čísla  $\mathcal{J}_1$  jsou  $\lambda_1 = 1$  a  $\lambda_2 = -\alpha < 0$ . Triviální stacionární bod je tedy sedlo. Vlastní čísla  $\mathcal{J}_2$  jsou  $\lambda_1 = -i\sqrt{\alpha}$  a  $\lambda_2 = i\sqrt{\alpha}$  a koexistenční stacionární bod je tedy stabilní střed (viz obrázek 14). Jelikož je parametr  $\alpha$  vždy kladný, nedochází zde k žádným bifurkačním jevům.



Obrázek 14: Fázový portrét modelu (38)

### 3.2 Model s logistickým růstem kořisti

Opět vyjdeme z obecného modelu (36), znovu použijeme neomezenou funkční odezvu typu I  $f(N) = aN$ , ale tentokrát budeme počítat s kapacitou prostředí  $K < \infty$ :

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} &= eaNP - mP \end{aligned} \quad (40)$$

Model (40) má opět jedno triviální stacionární řešení  $[N_1, P_1] = [0, 0]$ , dále jedno stacionární řešení  $[N_2, P_2] = [K, 0]$  a jedno koexistenční  $[N_3, P_3] = \left[\frac{m}{ea}, \frac{r(eaK-m)}{ea^2K}\right]$  (za určitých podmínek).

Triviální stacionární bod má vlastní čísla  $\lambda_1 = -m < 0$ ,  $\lambda_2 = r > 0$  a je tak sedlem nezávisle na hodnotách jakýchkoliv parametrů. Druhý stacionární bod, který představuje populaci kořisti bez predátora má vlastní čísla  $\lambda_1 = eaK - m$ ,  $\lambda_2 = -r < 0$ . Hodnota tohoto stacionárního bodu je závislá na parametru  $K$ , takže ostatní parametry vztáhneme k němu. Vlastní číslo  $\lambda_1 = 0$ , pokud  $K = \frac{m}{ea}$ . Pro  $K < \frac{m}{ea}$  je tento stacionární bod stabilní uzel a pro  $K > \frac{m}{ea}$  je to sedlo.

Třetí stacionární bod je relevantní pouze v případě, že je v prvním kvadrantu.  $N_3$  je vždy kladné,  $P_3 = 0$  pokud je  $K = \frac{m}{ea}$ . Vidíme tedy, že druhý a třetí stacionární bod při hodnotě parametru  $K = \frac{m}{ea}$  splývají. Druhý stacionární bod se mění ze sedla na stabilní uzel a tak můžeme předpokládat, že zde dochází k transkriptické bifurkaci. Pokud je  $K > \frac{m}{ea}$ , pak je  $P_3 > 0$  a tento stacionární bod uvažujeme.

Vlastní čísla stacionárního bodu  $[N_3, P_3]$  jsou

$$\lambda_1 = \frac{-mr + \sqrt{mr(-4a^2e^2K^2 + 4aeKm + mr)}}{2aeK},$$

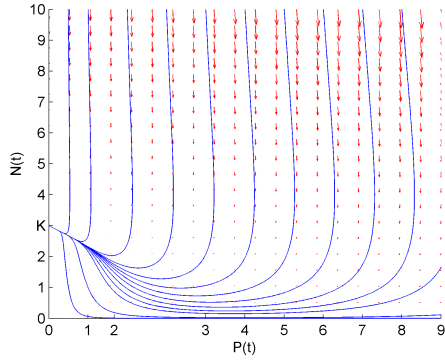
$$\lambda_2 = -\frac{mr + \sqrt{mr(-4a^2e^2K^2 + 4aeKm + mr)}}{2aeK}.$$

Vlastní číslo  $\lambda_1$  je pro  $K = \frac{m}{ea}$  nulové, takže můžeme tuto hodnotu parametru  $K$  označit za bifurkační bod transkriptické bifurkace. Vidíme, že obě vlastní čísla obsahují odmocninu. Výraz pod odmocninou by mohl být za určitých okolností záporný a mohla by tak vzniknout spirála. Zavedeme konkrétní hodnoty parametrů  $m = 2, e = 0.25, a = 2$  a dostaneme tak výraz pod odmocninou ve tvaru:  $r(32K - 8K^2 + 16r)$ . Hledáme rozsah parametru  $r$ , ve kterém bude tento výraz menší než nula:

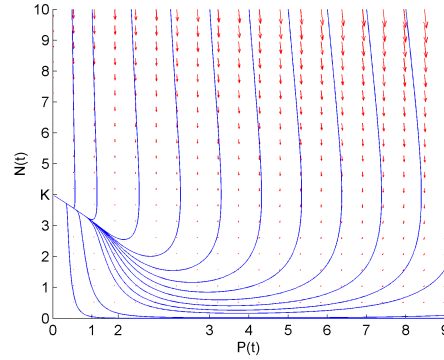
$$r < \frac{1}{2}K(K - 4).$$

Vidíme, že pokud je  $K < \frac{m}{ea} = 4$ , tak k tomu nedojde ( $r > 0$ ), ale pro  $K > 4$  vždy existuje hodnota parametru  $r$ , při které je výraz pod odmocninou záporný. Jelikož v obou vlastních číslech je člen  $-mr < 0$ , při vhodném  $r$  může vzniknout stabilní spirála.

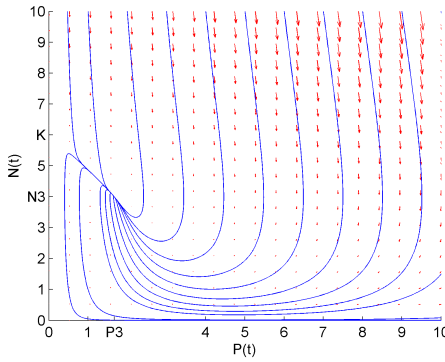
Shrňme naše poznatky. Pro  $K < \frac{m}{ea}$  máme v našem kvadrantu sedlo v počátku a stabilní uzel  $[N_2, P_2]$ . Při  $K = \frac{m}{ea}$  dochází k transkriptické bifurkaci. Pro  $K > \frac{m}{ea}$  je  $[N_2, P_2]$  sedlo,  $[N_3, P_3]$  přechází do našeho kvadrantu, je stabilním uzlem a pro určitou hodnotu  $r$  se degeneruje na stabilní spirálu (což není bifurkace). Pro  $m = 2, e = 0.25, a = 2, r = 10$  a různá  $K$  vykreslíme fázové portréty. Na obrázku 15a je portrét bez třetího stacionárního bodu, na obrázku 15b při bifurkaci, na obrázku 15c se stabilním uzlem a na obrázku 15d se stabilní spirálou.



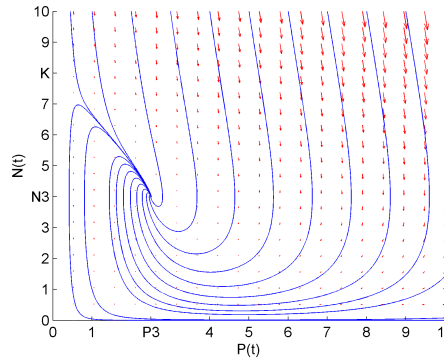
Obrázek 15a: Fázový portrét pro  $K = 3$



Obrázek 15b: Fázový portrét při bifurkaci  $K = 4$



Obrázek 15c: Fázový portrét pro  $K = 6$



Obrázek 15d: Fázový portrét pro  $K = 8$

### 3.3 Model Rosenzweig–MacArthur

V této podkapitole navážeme na předchozí model (40). Tentokrát ovšem do obecného modelu (36) za funkci  $f(N)$  dosadíme funkční odezvu typu II, tedy  $f(N) = \frac{\lambda N}{1+h\lambda N}$ , a dostaneme model:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda NP}{1+h\lambda N} \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{e\lambda NP}{1+h\lambda N} - mP \end{aligned} \quad (41)$$

Většina parametrů je stejná jako v předchozím modelu, navíc se zde objevuje parametr  $\lambda$  představující rychlost, se kterou predátor dopadne kořist, a parametr  $h$ , který popisuje čas na zpracování jedince kořisti. V [10] Rosenzweig představil tzv. paradox of enrichment, tedy že zvyšování kapacity prostředí  $K$  může vést k destabilizaci celého systému.

Model (41) je svým způsobem podobný modelu (40) a lze tedy očekávat, že výsledky kvalitativní analýzy budou v něčem podobné. Soustava (41) má stejně jako (40) tři stacionární body

$$[N_1, P_1] = [0, 0], \quad [N_2, P_2] = [K, 0], \quad [N_3, P_3] = \left[ \frac{m}{\lambda(e-hm)}, \frac{e(eK\lambda - m - hK\lambda m)r}{K\lambda^2(e-hm)^2} \right],$$

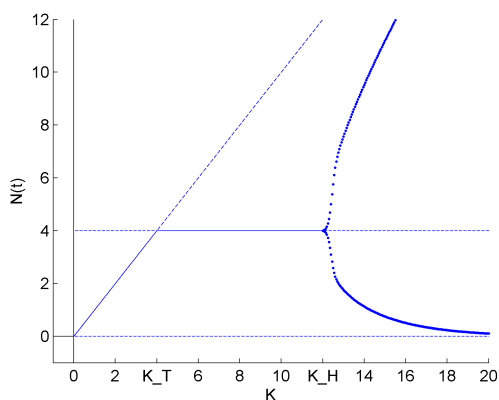
kde triviální  $[N_1, P_1]$  opět představuje vyhynulé populace,  $[N_2, P_2]$  populaci kořisti bez predátora. Třetí, koexistenční stacionární bod uvažujeme v případě, že  $e > hm$  a zároveň  $K \geq \frac{m}{\lambda(e-hm)}$ .

Triviální stacionární bod má vlastní čísla  $\lambda_1 = -m, \lambda_2 = r$  a je tedy opět sedlem. Stacionární bod  $[N_2, P_2]$  má vlastní čísla  $\lambda_1 = \frac{eK\lambda}{1+hK\lambda} - m, \lambda_2 = -r$ , takže pro  $e \leq hm$  a také pro  $K < \frac{m}{\lambda(e-hm)}$  a  $e > hm$  je stabilním uzlem a pro  $K > \frac{m}{\lambda(e-hm)}$  a  $e > hm$  je sedlem. Pro je  $K = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$  je  $\lambda_1 = 0$ , takže pro tuto hodnotu můžeme očekávat opět nějakou bifurkaci.

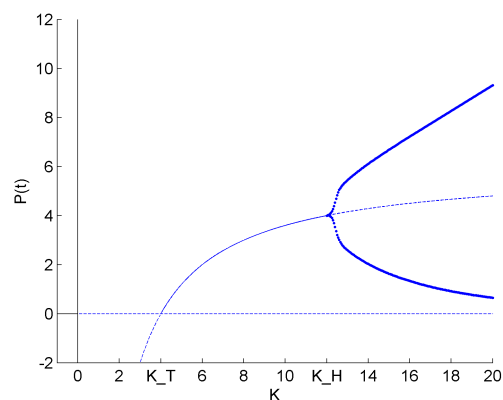
Vlastní čísla třetího stacionárního bodu jsou kvůli velkému počtu parametrů na obecnou analýzu poměrně složitá. Díky zkušenosti s předchozím modelem můžeme očekávat, že pro  $K = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$  opět dochází k transkriptické bifurkaci. Pokud položíme  $K = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$  a dosadíme do  $P_3$ , pak  $[N_2, P_2] = [N_3, P_3]$ . Při stejné hodnotě  $K$  je vlastní číslo třetího stacionárního bodu  $\lambda_2 = 0$  a tak můžeme potvrdit, že při této hodnotě parametru  $K$  dochází k transkriptické bifurkaci.

Zavedeme konkrétní hodnoty pro parametry  $e = 0.5, m = 1, h = 0.25, \lambda = 1$  a  $r = 3$ . Hodnota parametru  $K$  pro transkriptickou bifurkaci je  $K = 4$ . Stejně jako u minulého modelu se pro určitou hodnotu  $K$  mění koexistenční stacionární řešení ze stabilního uzlu na stabilní spirálu. Pro tyto hodnoty parametrů k tomu dochází při  $K = 6.11929$ . Nyní budeme zvyšovat parametr  $K$  a sledovat jestli se systém destabilizuje.

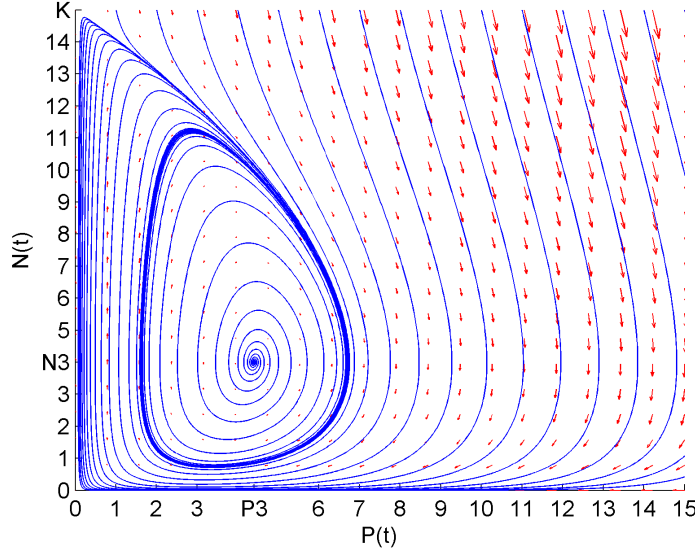
Pro hledání bifurkace při zvyšování parametru  $K$  lze použít toolbox pro MATLAB pro matematickou kontinuaci s názvem Matcont. S jeho pomocí zjistíme, že při hodnotě  $K = 12$  dochází k Hopfově bifurkaci. Při pohledu na fázový portrét (viz obrázek 16c) vidíme, že vzniká stabilní limitní cyklus. Hopfova bifurkace je tedy v bifurkačním bodě  $K = 12$  superkritická. Limitní cyklus se pro rostoucí parametr  $K$  dále rozšiřuje a díky své stabilitě destabilizuje chování obou populací, jak je vidět na bifurkačních diagramech (viz obrázky 16a, 16b). Pro dostatečně velkou amplitudu limitního cyklu jsou v určitém čase obě populace blízko nule a hrozí tedy, že jedna nebo obě vyhynou při nějaké odchylce. Pokud první vyhyne populace predátora, populace kořisti může také vyhynout nebo s trochou štěstí přežít a dokonvergovat ke kapacitě prostředí  $K$ .



Obrázek 16a: Bifurkační diagram  $(K, N)$



Obrázek 16b: Bifurkační diagram  $(K, P)$



Obrázek 16c: Fázový portrét s limitním cyklem při  $K = 15$

### 3.4 Model predátor- kořist s interferencí predátora

V této kapitole použijeme předchozí model Rosenzweig-MacArthur s Hollingovou funkční odpovědí typu II a navíc zavedeme parametr  $\lambda$  jako funkci  $\lambda(P) = \frac{\lambda_0}{(b+P)^w}$ . Dostáváme tak model:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda_0(b+P)^{(-w)}NP}{1+h\lambda_0(b+P)^{(-w)}N} \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{e\lambda_0(b+P)^{(-w)}NP}{1+h\lambda_0(b+P)^{(-w)}N} - mP \end{aligned} \quad (42)$$

Parametry  $b, \lambda_0 > 0$  a parametr  $w$  představuje stupeň vzájemného ovlivňování predátorů při lovu (foraging facilitation/predator interference). Hodnota parametru  $w$ , pak rozhoduje o typu chování predátorů. Pro  $w > 0$  se predátoři ovlivňují negativně, například kradou již ulovenou kořist jiným predátorům. Pro  $w < 0$  je efekt opačný a pro  $w = 0$  se model zjednoduší na model Rosenzweig-MacArthur, který jsme analyzovali v minulé podkapitole.

Zaměříme se interferenci predátorů tedy případ, kdy je parametr  $w > 0$ . Funkce  $\lambda(P)$ , která popisuje rychlost nalezení kořisti predátorem, je v tomto případě logicky klesající a  $\lambda(P)' < 0$ . Při pohledu na soustavu (42) vidíme, že opět určitě existuje triviální stacionární bod  $[N_1, P_1] = [0, 0]$ . Stejně tak je zjevné, že existuje stacionární bod  $[N_2, P_2] = [K, 0]$ , jako u předchozích modelů.

Triviální stacionární bod je opět vždy sedlo. Druhý stacionární bod má vlastní čísla:

$$\lambda_1 = \frac{eK\lambda_0 - (b^w + hK\lambda_0)m}{b^w + hK\lambda_0} = \frac{\lambda_0K(e - hm) - b^w m}{b^w + hK\lambda_0}, \quad \lambda_2 = -r.$$

Můžeme tedy vidět, že pokud je  $e \leq hm$  dostaneme vždy stabilní uzel. Stejně tak pro  $e > hm$  a  $K < \frac{mb^w}{\lambda_0(e-hm)}$  je stacionární bod stabilním uzlem. Pouze pro  $e > hm$  a

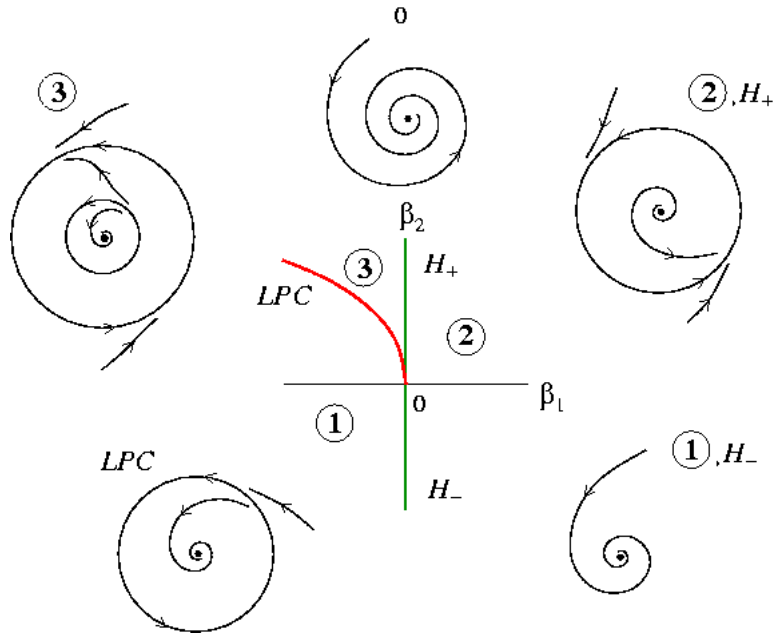
$K > \frac{mb^w}{\lambda_0(e-hm)}$  dostáváme sedlo. Pro  $K = \frac{mb^w}{\lambda_0(e-hm)}$  je  $\lambda_1 = 0$  a po zkušenosti s předchozími modely můžeme očekávat, že při této hodnotě bude opět docházet k transkriptické bifurkaci.

V [1] Berec ukázal, že pro  $w \in (0, 1)$  se může objevit maximálně jeden koexistenční stacionární bod. Dále pro  $w > 1$  můžeme dostat žádný, jeden nebo tři koexistenční stacionární body. V [9] je ukázána analýza bifurkací, která je ovšem obecně příliš složitá a nelze ji v rozsahu této kapitoly provést. Proto zavedeme konkrétní hodnoty pro některé parametry a podíváme se, jak se bude model chovat při změně hodnot parametrů  $K$  a  $w$ . Případy  $w \in (0, 1)$  a  $w > 1$  budeme řešit zvlášť kvůli různému počtu koexistenčních stacionárních bodů.

### 3.4.1 Příklad $w \in (0, 1)$

Již víme, že v tomto případě existuje maximálně jeden koexistenční stacionární bod, který může zmizet (mimo první kvadrant) pouze při transkriptické bifurkaci  $K = \frac{mb^w}{\lambda_0(e-hm)}$ . V minulém modelu jsme ukázali, že při změně parametru  $K$  dochází k Hopfově bifurkaci, takže zde budeme hledat něco podobného v bifurkační rovině  $(w, K)$  při hodnotách parametrů:  $r = 1, e = 2, m = 4, h = 0.25, b = 1, \lambda_0 = 6.4$ .

S využitím softwaru Matcont dostaneme v rovině  $(w, K)$  křivky, na kterých dochází k bifurkacím (viz obrázek 18a). Důležitou roli zde hraje bod  $GH$   $[w_{GH}, K_{GH}] \approx [0.74135215, 11.633134]$ , který charakterizuje tzv. Bautinovu bifurkaci (jinak zobecněná Hopfova bifurkace). V tomto bodě se střetávají 2 větve, na kterých dochází k subkritické a superkritické Hopfově bifurkaci a také křivka, na které dochází k sedlo-uzlové bifurkaci limitních cyklů, při které vzniká (zaniká) limitní cyklus, který se následně roztrhne na vnější stabilní a vnitřní nestabilní limitní cyklus. Bifurkační diagram normální formy Bautinovy bifurkace můžeme vidět na obrázku č. 17 (z materiálu [11]). Zde při přechodu křivek  $H_-$  resp.  $H_+$  dochází k superkritické resp. subkritické Hopfově bifurkaci a při přechodu křivky  $LPC$  dochází k již zmiňované sedlo-uzlové bifurkaci limitních cyklů. Na našem bifurkačním diagramu (viz obrázek 18a) jsou tyto křivky označeny šipkami.

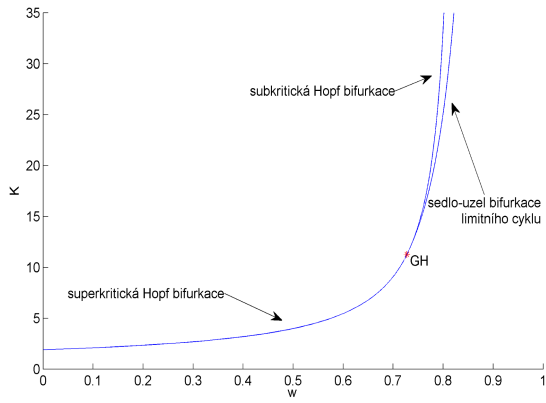


Obrázek 17: Bifurkační diagram Bautinovy bifurkace

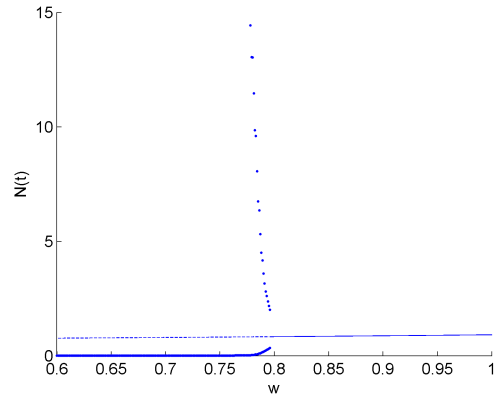
Pro  $K = 30$  vykreslíme bifurkační diagram (viz obrázek 18b) a popíšeme chování modelu při jednotlivých bifurkacích. Budeme postupovat zprava, tedy budeme snižovat parametr  $w$  od jedné k nule. Pro hodnotu  $w = 0.9$  máme pouze stabilní spirálu (viz. obrázek 18c). Přesnou hodnotu, při které dochází k sedlo-uzlové bifurkaci limitního cyklu je problematické získat, ale předpokládáme, že to bude přibližně hodnota parametru  $w \approx 0.812$ . V tomto bifurkačním bodě se kolem stabilní spirály objeví semistabilní limitní cyklus (zvnitř nestabilní, zvenku stabilní). Pokud budeme nadále snižovat parametr  $w$ , tento cyklus se roztrhne na dva (viz obrázek 18d). Vnitřní bude nestabilní, vnější stabilní a pro klesající hodnotu  $w$  se od sebe budou oddalovat. V bifurkačním bodě  $w \approx 0.79589101$  dojde k subkritické Hopfově bifurkaci (viz obrázek 18e) a vnitřní nestabilní cyklus zanikne a zbyde pouze stabilní cyklus kolem nyní nestabilní spirály (viz obrázek 18f). V oblasti se stabilním limitním cyklem vidíme, že se pro velká  $K$  objevuje paradox of enrichment, který jsme popsali u minulého modelu.

Jelikož jsme zvolili  $b = 1$ , ke transkriptické bifurkaci dochází při hodnotě  $K = 0.625$  nezávisle na hodnotě parametru  $w$ .

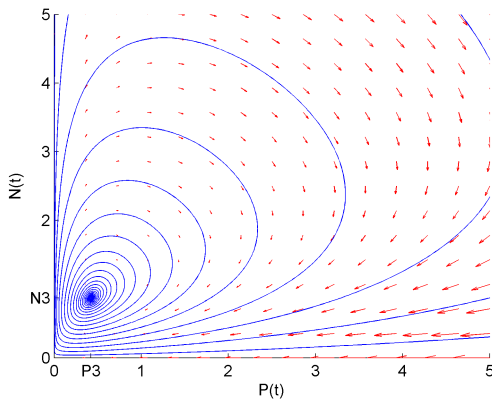




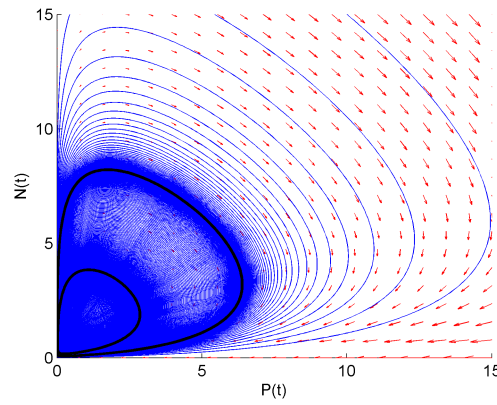
Obrázek 18a: Rovina parametrů ( $w, K$ )



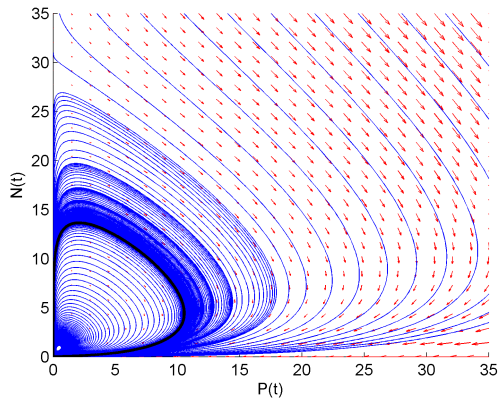
Obrázek 18b: Bifurkační diagram ( $w, N$ ) pro  $K = 30$



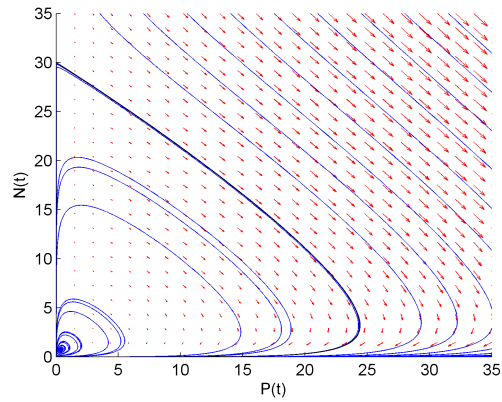
Obrázek 18c: Fázový portrét při  $w = 0.9$



Obrázek 18d: Fázový portrét při  $w = 0.82$



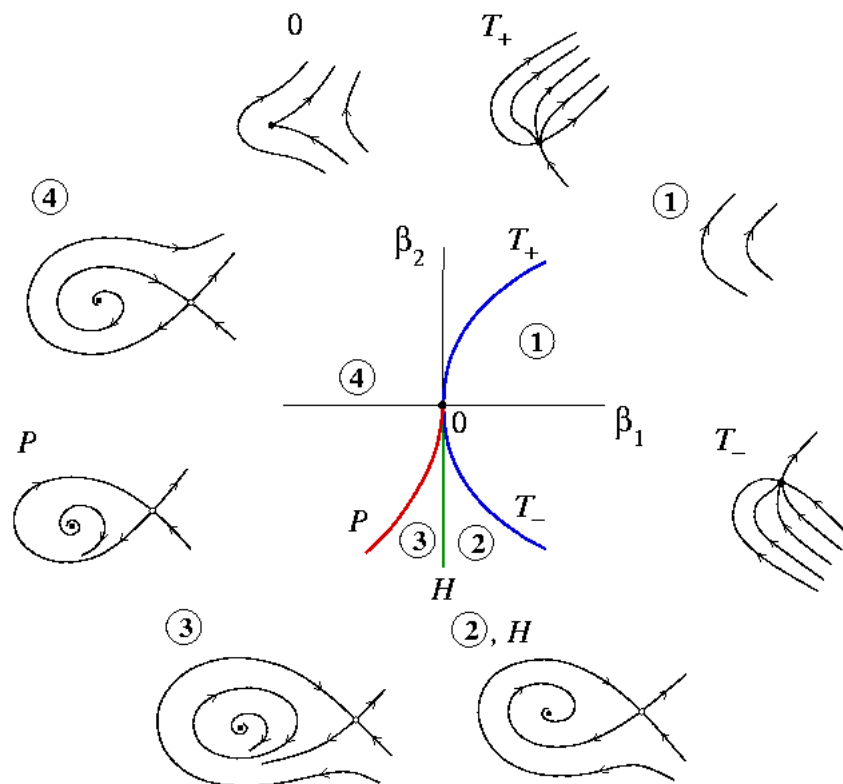
Obrázek 18e: Fázový portrét při  $w \approx 0.79589101$



Obrázek 18d: Fázový portrét při  $w = 0.5$

### 3.4.2 Příklad $w > 1$

Stejně jako v předchozím případě zvolíme konkrétní hodnoty parametrů:  $r = 3, e = 0.7, m = 1, h = 0.25, b = 1.3, \lambda_0 = 33.734$ . Pomocí Matcontu opět vykreslíme bifurkační diagram v rovině parametrů  $(w, K)$  (viz obrázek 20a). Tentokrát pro nás bude zajímavý bod  $BT [w_{BT}, K_{BT}] \approx [2.4806645, 6.1981507]$ , ve kterém dochází k tzv. Bogdanov-Tankensově bifurkaci. V tomto bodě tak dochází zároveň k superkritické Hopfově bifurkaci, sedlo-uzlové bifurkaci a sedlové homoklinické bifurkaci, která představuje anihilaci limitního cyklus při srážce se sedlem. Na obrázku 19 (z materiálu [12]) můžeme opět vidět bifurkační diagram Bogdanov-Takensovi bifurkace v normální formě, kde na křivkách  $T_{+,-}$  dochází k bifurkaci sedlo-uzel, na křivce  $H$  k Hopfově superkritické bifurkaci a na křivce  $P$  pak k sedlové homoklinické bifurkaci.

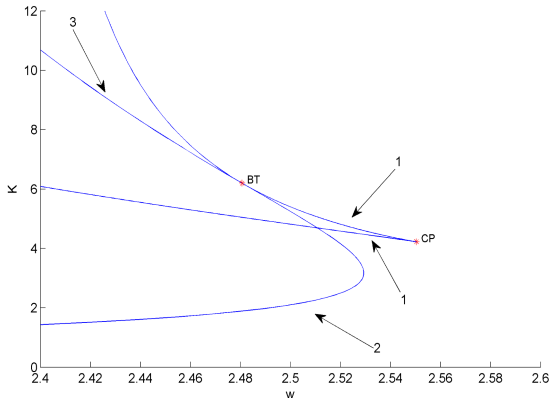


Obrázek 19: Bifurkační diagram Bogdanov-Takensovy bifurkace

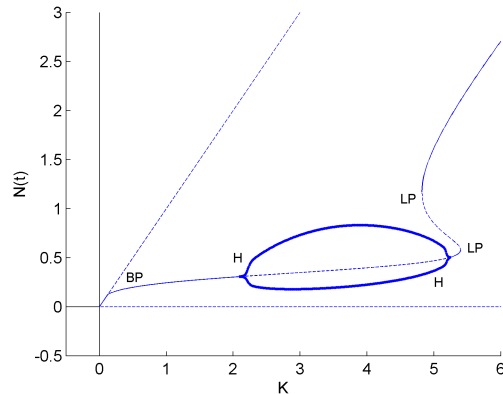
V našem případě se v rovině parametrů  $(w, K)$  (viz obrázek 20a) vyskytují dvě křivky označené číslem 1, na nichž dochází k bifurkaci sedlo-uzel a které se setkávají v bodě vratu  $(CP) [w_c, K_c] \approx [2.5503461, 4.2245834]$ , kde dochází ke cusp bifurkaci. Dále zde existuje křivka číslo 2, kde dochází k superkritické Hopfově bifurkaci. Tato křivka je tečná k jedné z větví sedlo-uzlové bifurkace a končí v bodě  $BT$ . Dále pokračuje křivka č. 3, na které se pouze transformuje spirála na uzel. Křivku, na které dochází k sedlové homoklinické bifurkaci je obtížné vykreslit, víme ale, že k této bifurkaci je zapotřebí sedlo, a tak můžeme tvrdit, že tato křivka se bude vyskytovat mezi křivkami sedlo-uzlových bifurkací.

Pro dostatečně velká  $w$  např.  $w = 2.5$  dojde ke dvěma superkritickým Hopfovým bifur-

kacím, aniž by byl limitní cyklus přerušen homoklinickou bifurkací (viz bifurkační diagram-  
obrázek 20b) a dvěma sedlo-uzlovým bifurkacím. Simulace ukázaly, že pro některá  $w > w_{BT}$   
je křivka s homoklinickou bifurkací dvojitě prohnutá, tedy dochází ke dvěma homoklinic-  
kým bifurkacím, jak můžeme vidět na bifurkačním diagramu při  $w = 2.49$  (viz obrázek  
20c).



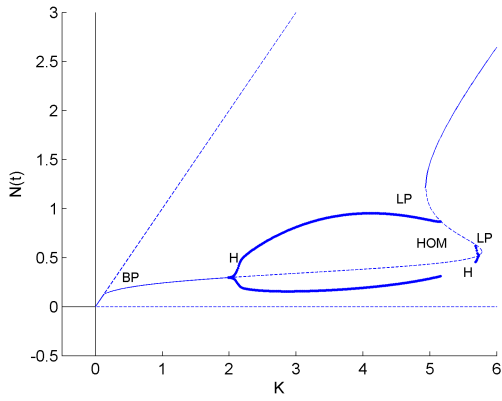
Obrázek 20a: Rovina parametrů  $(w, K)$



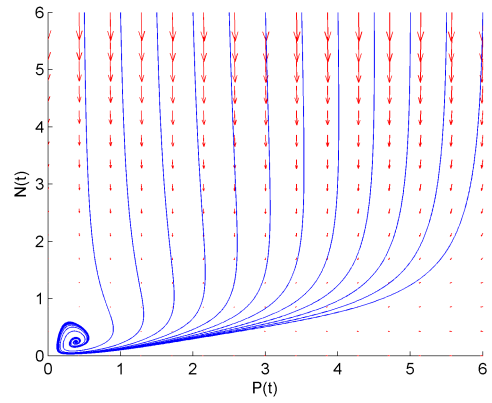
Obrázek 20b: Bifurkační diagram  $(w, N)$  pro  $w = 2.5$

Pokud budeme pro pevné  $w = 2.49$  zvyšovat  $K$ , model se bude chovat takto. Pro  $K < 0.12660142$  neexistuje žádný koexistenční stacionární bod. V  $K \approx 0.12660142$  dochází k transkriptické bifurkaci a objevuje se jeden koexistenční stacionární bod, který je stabilní spirálou (viz obrázek 20d). V bifurkačním bodě  $K \approx 1.9852649$  dochází k superkritické Hopfově bifurkaci a vzniká tak stabilní limitní cyklus (viz obrázek 20e). V  $K \approx 4.9392335$  dochází k bifurkaci sedlo-uzel (viz obrázek 20e) a vzniká sedlo a stabilní uzel (viz obrázek 20f). V  $K \approx 5.163$  dochází k první sedlové homoklinické bifurkaci a limitní cyklus mizí (viz obrázek 20g). Dále v  $K \approx 5.55425$  dojde k druhé sedlové homoklinické bifurkaci a stabilní limitní cyklus se opět objevuje s menší periodou (viz obrázek 20h). Poté při superkritické Hopfově bifurkaci v  $K \approx 5.7389735$  zmizí limitní cyklus (viz obrázek 20i) a při sedlo-uzlové bifurkaci v  $K \approx 5.7770289$  zanikne sedlo a stabilní spirála. Zbyde pouze stabilní uzel (viz obrázek 20j).

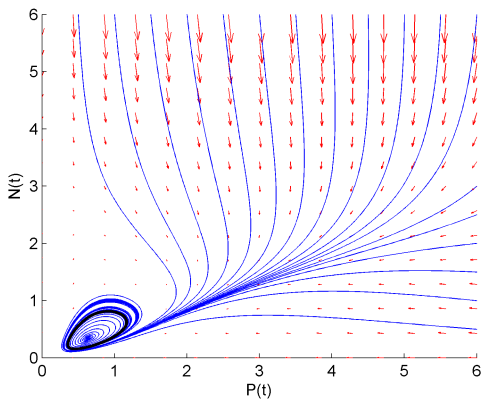
Z dalších simulací vyplývá, že pro  $w < w_{BT}$  dochází pouze k jediné homoklinické bifurkaci. Ukazuje se ovšem, že tato homoklinická bifurkace již není sedlová, ale sedlo-uzlová. Tedy, že na kraji limitního cyklu při určité hodnotě parametru dochází k sedlo-uzlové bifurkaci, která tento cyklus roztrhne.



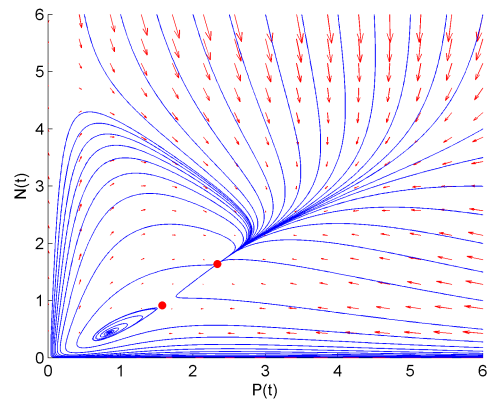
Obrázek 20c: Bifurkační diagram  $(w, N)$  pro  $w = 2.49$



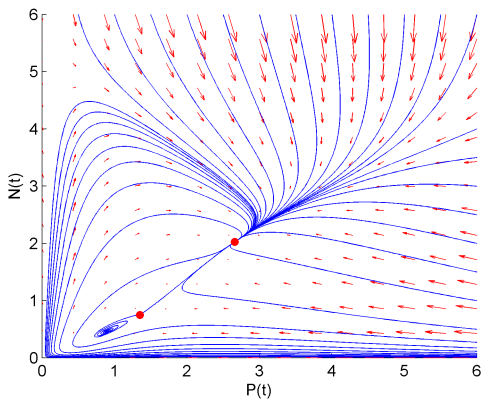
Obrázek 20d: Fázový portrét pro  $K = 1$



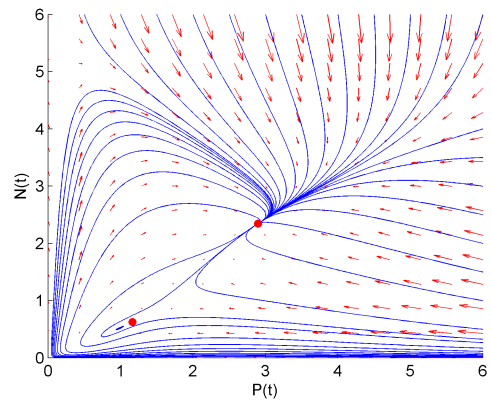
Obrázek 20e: Fázový portrét pro  $K = 3$



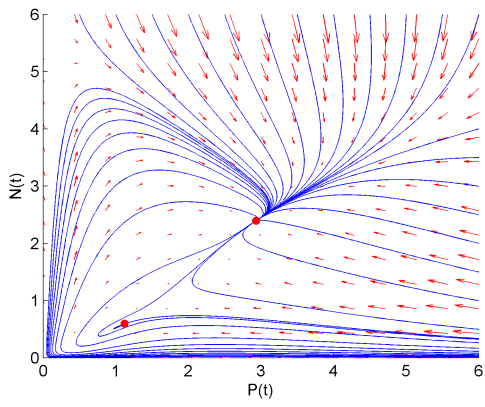
Obrázek 20f: Fázový portrét pro  $K = 5.1$



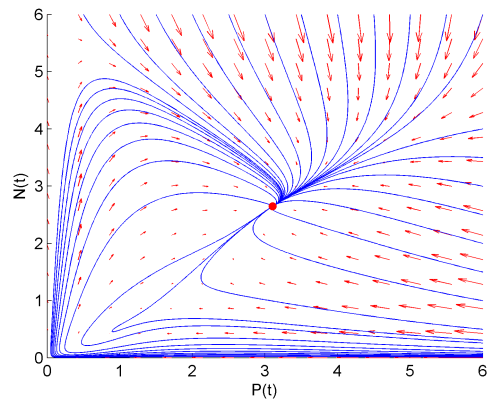
Obrázek 20g: Fázový portrét pro  $K = 5.5$



Obrázek 20h: Fázový portrét pro  $K = 5.7$



Obrázek 20i: Fázový portrét pro  $K = 5.75$



Obrázek 20j: Fázový portrét pro  $K = 6$

## 4 Modely šíření infekčních chorob

V této kapitole se budeme zabývat modely, které popisují šíření infekčních onemocnění. Čerpat budeme z materiálů [2] a [4]. Infekční onemocnění jsou nemoci způsobené parazity. Parazité se dělí na makroparazity (viditelné pouhým okem) a mikroparazity (viry, bakterie...). My se budeme zabývat mikroparazitickými infekcemi. Každý jedinec si při tomto onemocnění prochází několika fázemi. Ze začátku je zdravý a pouze náchylný k onemocnění. Ve chvíli nakažení vstupuje do latentního období, kdy nemá žádné symptomy a není nakažlivý. Poté se stává nakažlivým a v určité chvíli se projeví také symptomy. Dobu od okamžiku nakažení do projevení symptomů nazýváme tzv. inkubační období.

Budeme samozřejmě pracovat s celou populací, kterou popíšeme funkcí času  $N(t)$ . Dále budeme uvažovat několik funkcí, které budou popisovat část populace  $N$  v daném období:

- S- velikost části populace, která je náchylná k onemocnění (susceptible), tzn. jedinci, kteří jsou zdraví, ale mohou onemocnět danou nemocí.
- I- velikost části populace, která je již nakažena (infectious) a schopna nakazit ostatní.
- R- velikost části populace, která byla nakažena, ale nešíří již dále onemocnění. To může být způsobeno tím, že byli izolováni, jsou po smrti nebo se uzdravili a jsou nyní trvale imunní.

Všechny tyto funkce jsou závislé na čase a předpokládáme, že platí  $S(t) + I(t) + R(t) = N(t) > 0$ . Ve složitějších modelech se mohou objevit další funkce, např.  $E(t)$  odpovídající latentnímu období.

Různé modely se značí podle toho, jaké z těchto funkcí v nich vystupují a jak se jedinci přemísťují v jednotlivých skupinách. Pro přehlednost se používají následující diagramy:

$$S \rightarrow I$$

$$S \rightarrow I \rightarrow S$$

$$S \rightarrow I \rightarrow R$$

$$S \rightarrow I \rightarrow R \rightarrow S$$

$$S \rightarrow E \rightarrow I \rightarrow R$$

$$S \rightarrow E \rightarrow I \rightarrow R \rightarrow S$$

Modely popisující šíření infekčních onemocnění můžeme dále rozdělit na dva typy, epidemické a endemické. Epidemické modely popisují nemoci, které se objevují v populaci krátkodobě (SARS, ptačí chřipka). Proto se uvažují nulové koeficienty růstu a úmrtí. Většinou také uvažujeme nulový koeficient úmrtnosti související s nemocí, ačkoliv reálné nemoci mohou být smrtící. Velikost celkové populace  $N$  je pak konstantní.

Endemické modely popisují nemoci, které v daném prostředí existují neustále (např.

malárie v některých částech Afriky). Pracujeme tak na velkém časovém měřítku a koeficienty růstu a úmrtnosti nesouvisející s nemocí jsou nenulové. Hodnota koeficientu úmrtnosti související s nemocí se odvíjí od charakteru samotného onemocnění.

## 4.1 Modely SI a SIS

Základní epidemické modely pracují pouze se dvěma částmi populace, tedy se zdravými a nemocnými. Podle toho se také tyto modely označují. Model SI popisuje nemoc na krátkodobé časové škále (např. týdny) a předpokládá, že zdraví jedinci, kteří se nakazí, už zůstávají nemocní, což znázorňuje diagram  $S \rightarrow I$ . Pro funkce  $S, I$  bude platit:

$$S(t) + I(t) = N > 0,$$

kde  $N$  je celková velikost populace a je konstantní. Diferenciální rovnice pak mají tvar:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -f(S, I) \\ \frac{dI}{dt} &= f(S, I) \end{aligned} \quad (43)$$

Funkce  $f(S, I)$  popisuje výskyt nemoci. Tato funkce je rostoucí v obou proměnných a použijeme nejjednodušší model  $f(S, I) = \beta IS$ , kde  $\beta > 0$  představuje míru kontaktu nemocných a zdravých jedinců. Můžeme zde vidět jistou analogii s funkční odezvou, kterou jsme používali v modelech predátor-kořist. Model můžeme pak reprezentovat diagramem:

$$S \xrightarrow{\beta IS} I.$$

Soustavu (43) můžeme zredukovat na jednu rovnici eliminováním funkce  $S$  ( $S(t) = N - I(t)$ ). Dostaneme tak rovnici:

$$\frac{dI}{dt} = \beta IN \left(1 - \frac{I}{N}\right). \quad (44)$$

Tato rovnice má stejný tvar jako logistická rovnice s  $r = \beta N$  a  $K = N$ . Víme tedy, že nemoc se rozšíří v celé populaci  $N$ , tedy pro  $t \rightarrow \infty$  bude  $I \rightarrow N$  a  $S \rightarrow 0$ .

Model (43) nezahrnuje možnost uzdravení, tedy přesunu jedinců z populace  $I$  do populace  $S$ . K tomu slouží epidemický model SIS znázorňovaný diagramem  $S \rightarrow I \rightarrow S$ . V tomto modelu kromě funkce  $f(S, I)$  figuruje dále funkce  $g(I)$ , která představuje zotavování se z nemoci. Nejjednodušší možností je opět lineární funkce  $g(I) = \gamma I$ , kde koeficient  $\gamma > 0$  je míra zotavení. Model pak můžeme reprezentovat diagramem:

$$S \xrightarrow{\beta IS} I \xrightarrow{\gamma I} S$$

a popsat soustavou rovnic:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI + \gamma I \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I \end{aligned} \quad (45)$$

Eliminací funkce  $S(t)$  opět zredukujeme soustavu (45) na jednu diferenciální rovnici:

$$\frac{dI}{dt} = \beta I(N - I) - \gamma I.$$

Tuto rovnici můžeme upravit do logistického tvaru, přičemž zároveň zavedeme koeficient  $R_0 = \frac{\beta N}{\gamma}$  tzv. základní reprodukční poměr (basic reproductive ratio), což je počet jedinců infikovaných jedním jedincem. Dostáváme tak rovnici:

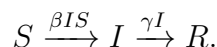
$$\frac{dI}{dt} = \gamma(R_0 - 1)I\left(1 - \frac{I}{N\left(1 - \frac{1}{R_0}\right)}\right). \quad (46)$$

Dostali jsme tedy rovnici v logistickém tvaru, kde  $r = \gamma(R_0 - 1)$  a  $K = N\left(1 - \frac{1}{R_0}\right)$ . Vidíme, že míra růstu  $r$  by mohla být pro některá  $R_0$  záporná. Pro  $R_0 < 1$  je  $r < 0$  a populace  $I$  klesá. Nemoc v takovém případě v průběhu času vymizí. Naopak pro  $R_0 > 1$  je  $r > 0$  a populace  $I$  poroste. Nemoc se tak stane endemickou. Pro  $t \rightarrow \infty$  pak  $S \rightarrow 0$  a  $I \rightarrow N\left(1 - \frac{1}{R_0}\right)$ . Hodnota koeficientu  $R_0$  nám tedy říká, zda-li se nemoc bude v populaci  $N$  šířit. Velikost koeficientu  $r$  pak ukazuje, jak rychlé takové šíření bude.

## 4.2 Epidemický SIR model

U předchozího modelu SIS jsme předpokládali, že jedinci populace  $N$ , kteří se uzdraví, jsou opět náchylní k onemocnění. U modelu SIR přidáme skupinu  $R$ , ve které budou jedinci, kteří se uzdravili a vybudovali si k onemocnění imunitu anebo jedinci, kteří byli izolováni, aby nenakazili ostatní zdravé jedince.

Pracujeme s epidemickým modelem takže opět platí, že  $S(t) + I(t) + R(t) = N > 0$ , kde  $N$  je konstantní velikost populace. Diagram modelu SIR se bude podobat diagramu modelu SIS, s tím rozdílem, že zde se jedinci přesunují ze skupiny  $I$  pouze do skupiny  $R$  při koeficientu  $\gamma$ :



Soustava diferenciálních rovnic pak vypadá takto:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\beta SI \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I \end{aligned} \quad (47)$$

Chtěli bychom, aby se v rovnicích opět objevil parametr  $R_0$ , použijeme tedy dimenziální analýzu:

$$S = uN, \quad I = vN, \quad R = wN, \quad t = \tau\gamma, \quad R_0 = \frac{\beta N}{\gamma}.$$



Dostaneme tak soustavu diferenciálních rovnic s jedním parametrem:

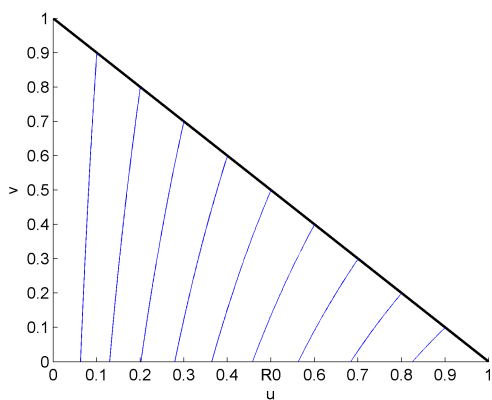
$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= -R_0uv \\ \frac{dv}{d\tau} &= (R_0u - 1)v \quad . \\ \frac{dw}{d\tau} &= v \end{aligned} \tag{48}$$

Nové proměnné  $u, v$  a  $w$  jsme zavedli jako podíl populace  $N$ , jejich součet bude tedy  $u + v + w = 1$ , což nám také zjednoduší následující analýzu. Budeme tedy pracovat na simplexu  $S_3 = \{(u, v, w) : 0 < u \leq 1, 0 < v \leq 1, 0 < w \leq 1, u + v + w = 1\}$ . Položíme pravé strany (48) rovné nule. Ze třetí rovnice plyne, že pro stacionární body musí být  $v = 0$ , což vynuluje i zbylé rovnice. Stacionárních bodů je proto nekonečně mnoho. Pro  $v = 0$  můžeme z rovnice  $u + v + w = 1$  odvodit, že pro stacionární body platí, že  $[u^*, v^*, w^*] = [u^*, 0, 1 - u^*]$ .

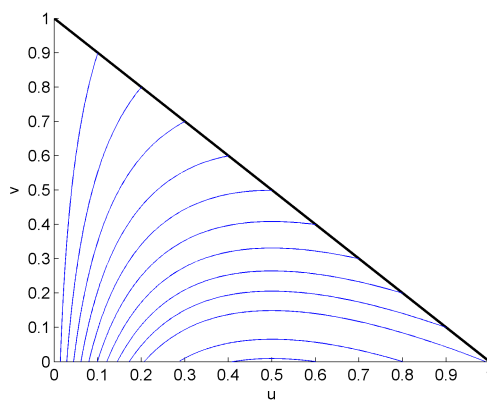
První dvě rovnice nejsou závislé na proměnné  $w$  a tak je můžeme analyzovat samostatně. Pravá strana třetí rovnice je rovna  $v$  a víme, že  $v(t) \geq 0$ . Derivace je tedy kladná (resp. nulová) a funkce  $w$  bude rostoucí. Jacobiho matice prvních dvou rovnic má tvar:

$$\mathcal{J} = \begin{pmatrix} -R_0v & -R_0u \\ R_0v & -1 + R_0u \end{pmatrix}.$$

Ve stacionárním bodě má Jacobiho matice vlastní čísla  $\lambda_1 = 0$  a  $\lambda_2 = R_0u^* - 1$ . V rovině  $(u, v)$  jsou všechny stacionární body na polose  $u : 0 \leq u \leq 1$ . Z druhého vlastního čísla a obrázků 21a, 21b můžeme vidět, že stacionární body  $u^* < \frac{1}{R_0}$  řešení přitahují a ostatní odpuzují.



Obrázek 21a: Fázový portrét pro  $R_0 = 0.5$



Obrázek 21b: Fázový portrét pro  $R_0 = 2$

### 4.3 Endemický SIR model

U epidemických modelů jsme pracovali na krátkodobé časové škále a tak jsme zanedbávali změny velikosti populace  $N$  a předpokládali jsme, že nemoc nezpůsobuje žádná úmrtí.

U endemických modelů s těmito faktory počítat budeme a lze je znázornit diagramem

$$\begin{array}{ccccc}
 bN & & \beta IS & \uparrow cI & \gamma I \\
 \rightarrow & S & \rightarrow & I & \rightarrow R, \\
 & \downarrow dS & & \downarrow dI & \downarrow dR
 \end{array}$$

kde koeficient  $b$  je míra narození,  $d$  míra úmrtí nesouvisejících s nemocí a  $c$  míra úmrtí souvisejících s nemocí. Celková populace je pak funkcí času  $N = N(t)$ , která splňuje diferenciální rovnici:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N - cI. \quad (49)$$

Budeme uvažovat dva případy, dynamiku s úmrtností a bez úmrtnosti, která souvisí s nemocí.

#### 4.3.1 Dynamika bez úmrtnosti související s nemocí

Předpokládáme model, kde  $b = d > 0$  a  $c = 0$ . Celková velikost populace je konstantní a soustava diferenciálních rovnic vypadá takto:

$$\begin{aligned}
 \frac{dS}{dt} &= bN - \beta IS - bS \\
 \frac{dI}{dt} &= \beta IS - \gamma I - bI \quad . \\
 \frac{dR}{dt} &= \gamma I - bR
 \end{aligned} \quad (50)$$

Použijeme opět dimenzionální analýzu

$$S = uN, \quad I = vN, \quad R = wN, \quad t = \frac{\tau}{(\gamma + b)}, \quad R_0 = \frac{\beta N}{(\gamma + b)}$$

a dostaneme soustavu rovnic:

$$\begin{aligned}
 \frac{du}{d\tau} &= \frac{b}{\gamma + b}(1 - u) - R_0 uv \\
 \frac{dv}{d\tau} &= (R_0 u - 1)v \\
 \frac{dw}{d\tau} &= \frac{\gamma v - bw}{\gamma + b}
 \end{aligned} \quad (51)$$

s omezením  $u + v + w = 1$ .

Soustavu budeme opět řešit na simplexu  $S_3$ , který jsme zavedli u předchozího modelu. Jelikož první dvě rovnice opět nejsou závislé na proměnné  $w$ , můžeme je řešit samostatně, jako projekci na trojúhelník v rovině  $(u, v)$ .

Soustava (51) má stacionární bod  $[u_1, v_1, w_1] = [1, 0, 0]$ , který představuje populaci  $N$  bez onemocnění. Tento stacionární bod má vlastní čísla  $\lambda_{1,2} = -\frac{b}{\gamma + b}$  a  $\lambda_3 = R_0 - 1$ . Můžeme tedy vidět, že pro  $R_0 < 1$  je tento stacionární bod stabilní uzel a pro  $R_0 > 1$  je sedlem.

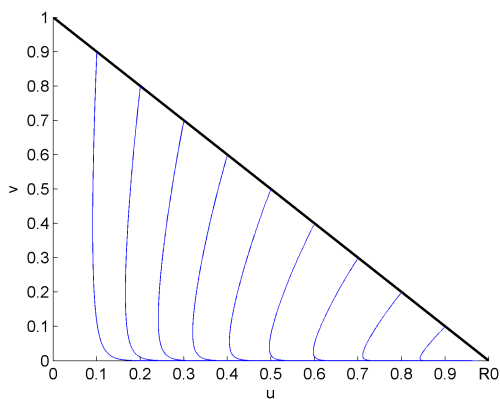
Pro  $R_0 = 1$  je toto vlastní číslo nulové, takže by zde mohlo docházet k nějaké bifurkaci. Podíváme se tedy na další stacionární bod.

Za určitých podmínek uvažujeme další endemický stacionární bod  $[u_2, v_2, w_2] = [\frac{1}{R_0}, \frac{b(R_0-1)}{(\gamma+b)R_0}, \frac{\gamma(R_0-1)}{(\gamma+b)R_0}]$ . Pro  $R_0 > 1$  je tento stacionární bod v uvažované oblasti a pro  $R_0 = 1$  splývá se stacionárním bodem  $[u_1, v_1, w_1]$ . Vlastní čísla tohoto stacionárního bodu jsou:

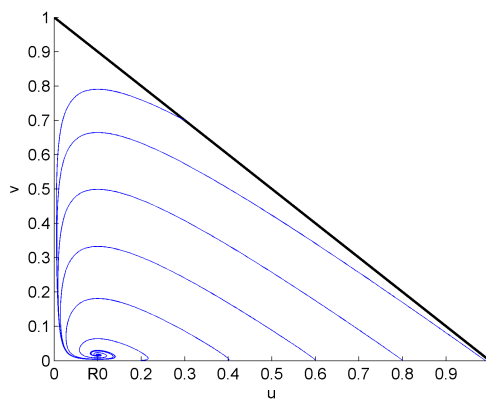
$$\lambda_1 = -\frac{b}{\gamma+b}, \quad \lambda_2 = -\frac{\sqrt{b}\sqrt{b(R_0-2)^2 - 4\gamma(R_0-1)} + bR_0}{2(b+\gamma)},$$

$$\lambda_3 = \frac{\sqrt{b}\sqrt{b(R_0-2)^2 - 4\gamma(R_0-1)} - bR_0}{2(b+\gamma)}.$$

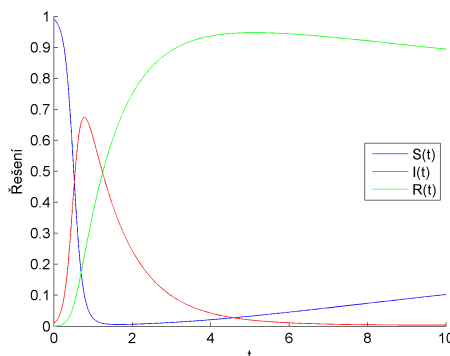
Lze snadno ověřit, že pro  $R_0 = 1$  je  $\lambda_3 = 0$  a zbylá vlastní čísla jsou identická s těmi u prvního stacionárního bodu. Vše nasvědčuje tomu, že pro  $R_0 = 1$  dochází k transkriptické bifurkaci. Pro  $R_0 > 1$  je první stacionární bod stabilní a druhý nestabilní a pro  $R_0 < 1$  je tomu naopak. Pro určitou hodnotu  $R_0$  v závislosti na ostatních parametrech se pak ještě stabilní uzel druhého stacionárního bodu transformuje na spirálu, což ovšem není nic zvlášť zajímavého. Na obrázcích 22a a 22b můžeme vidět fázové portréty pro oba případy a na obrázku 22c řešení pro  $R_0 = 10$ .



Obrázek 22a: Fázový portrét pro  $R_0 = 0.5$



Obrázek 22b: Fázový portrét pro  $R_0 = 10$



Obrázek 22c: Řešení pro  $R_0 = 10$

### 4.3.2 Dynamika s úmrtostmi související s nemocí

V následujícím modelu budeme předpokládat, že  $b > d$  a  $c > 0$ . Zároveň místo  $bN$  použijeme v rovnicích konstantní míru růstu  $B$ . Dostáváme tak rovnice

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= B - \beta IS - bS - dS \\ \frac{dI}{dt} &= \beta IS - \gamma I - cI - dI \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma I - dR \\ \frac{dN}{dt} &= B - cN - dN\end{aligned}\tag{52}$$

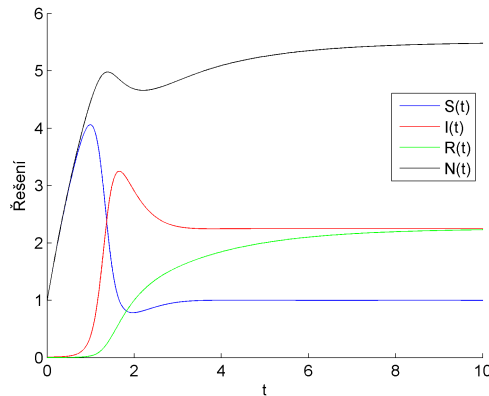
s omezením  $S + I + R = N$ .

Soustava (52) má jeden stacionární bod  $[S_1, I_1, R_1, N_1] = [\frac{B}{d}, 0, 0, \frac{B}{d}]$ , který představuje stav populace bez přítomnosti nemoci. Tento stacionární bod má vlastní čísla  $\lambda_{1,2,3} = -d$  a  $\lambda_4 = \frac{B\beta - d(c+d+\gamma)}{d}$ . Zavedeme opět parametr  $R_0 = \frac{B\beta}{d(c+d+\gamma)}$  a upravíme čtvrté vlastní číslo do tvaru  $\lambda_4 = (c+d+\gamma)(R_0 - 1)$ . Stacionární bod je tedy stabilní uzel pro  $R_0 < 1$  a sedlo pro  $R_0 > 1$ .

Za určitých podmínek opět uvažujeme endemický stacionární bod  $[S_2, I_2, R_2, N_2] = [\frac{B}{dR_0}, \frac{d(R_0-1)}{\beta}, \frac{\gamma(R_0-1)}{\beta}, \frac{c+(d+\gamma)R_0}{\beta}]$  a to při  $R_0 > 1$ . Druhý stacionární bod má vlastní čísla  $\lambda_{1,2} = -d$  a

$$\begin{aligned}\lambda_3 &= -\frac{dR_0 + \sqrt{d^2 R_0 + 4d(1-R_0)(c+d+\gamma)}}{2}, \\ \lambda_4 &= \frac{-dR_0 + \sqrt{d^2 R_0 + 4d(1-R_0)(c+d+\gamma)}}{2}.\end{aligned}$$

Za podmínky  $R_0 > 1$  je druhý stacionární bod stabilním uzlem. Pro  $R_0 = 1$  je  $\lambda_4 = 0$  a oba stacionární body splývají. Při této hodnotě tedy opět dochází k transkriptické bifurkaci. Na obrázku 23 můžeme vidět řešení pro  $R_0 = 10$ .



Obrázek 23: Řešení pro  $R_0 = 10$

## Závěr

V této práci jsme se zabývali modely populační dynamiky z matematické biologie. V první kapitole jsme zavedli některé stěžejní matematické pojmy a ukázali jsme, jak postupovat při kvalitativní analýze obyčejné diferenciální rovnice (resp. jejich soustavy). Také jsme si představili dimenzionální analýzu, jako metodu pro zjednodušení modelu popsaného diferenciálními rovnicemi způsobem, který nemění jeho kvalitativní vlastnosti.

Ve druhé kapitole jsme se seznámili se základními modely populační dynamiky, jako je Malthusův model populačního růstu a Verhulstova logistická rovnice. Na závěr kapitoly jsme se podívali na dynamiku s predatčným tlakem, kde jsme nejprve představili Hollingovy funkční odezvy a následně analyzovali model populační exploze obaleče. U tohoto modelu jsme pak experimentovali se záměnou parametru za časově závislou funkci.

V následující kapitole jsme se zaměřili na modely interakce dvou živočišných druhů, konkrétně na tzv. modely predátor-kořist. Jako první jsme se seznámili s jednoduchým modelem Lotky a Volterry. Od něho jsme postupovali přes model s logistickým růstem kořisti k modelu Rosenzweiga a MacArthura s tzv. "paradox of enrichment". Na závěr této kapitoly jsme model Rosenzweig-MacArthur obohatili o interferenci predátora a za pomoci simulací v toolboxu Matcont pro Matlab hledali bifurkace.

V poslední kapitole jsme se seznámili s modely šíření infekčních chorob. Od základních modelů SI a SIS jsme se propracovali k epidemickému modelu SIR a následně k jeho endemické podobě s a bez úmrtnosti související s nemocí.

## Literatura

- [1] Berec L. Impacts of Foraging Facilitation Among Predators on Predator-prey Dynamics. *Bulletin of Mathematical Biology*, Leden 2010, sv. 72, č. 1, s. 94- 121.
- [2] Britton N.: *Essential Mathematical Biology*, 1. vyd., Springer, 2003
- [3] Decartes' Sing Rule <<http://mathworld.wolfram.com/DescartesSignRule.html>>
- [4] Chasnov J. R.: *Mathematical biology*, The Hong Kong University of Science and Technology, 2010
- [5] Kalas J, Pospíšil Z.: *Spojité modely v biologii*, 1. vyd. Brno: Masarikova univerzita, 2001
- [6] Kuznetsov Y. A.: *Elements of Applied Bifurcation Theory*, 2. vyd. Berlin - Heidelberg: Springer- Verlag, 1998
- [7] Murray J. D.: *Mathematical biology I*, 3. vyd. Berlin - Heidelberg: Springer- Verlag, 2002
- [8] Panfilov A.: *Qualitative Analysis of Differential Equations*, Utrecht University, 2010
- [9] Příbylová L.: Predator- Prey Model with Predator Interference, *Mathematical Models and Financial Mathematics*, Brno: Masarykova univerzita, s. 59- 69.
- [10] Rosenzweig M. L. Paradox of Enrichment: Destabilisation of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, Leden 1971, sv. 171, č. 3969, s. 385- 387
- [11] Bautin bifurcation: <[http://www.scholarpedia.org/article/Bautin\\_bifurcation](http://www.scholarpedia.org/article/Bautin_bifurcation)>
- [12] Bogdanov-Takens bifurcation:  
<[http://www.scholarpedia.org/article/Bogdanov-Takens\\_bifurcation](http://www.scholarpedia.org/article/Bogdanov-Takens_bifurcation)>