

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Analýza matematických modelů populační
dynamiky kůrovce**

Bakalářská práce

David Zenkl

Školitel: doc. Ing. Luděk Berec, Dr.

České Budějovice 2014

Bibliografické údaje

Zenkl, D., 2014: Analýza matematických modelů populační dynamiky kůrovce. [Analysis of mathematical models of bark beetle population dynamics. Bc. Thesis, in Czech.] - 57 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

This thesis is concerned with mathematical modeling of bark beetle population dynamics. This thesis is divided into five parts. The first part is concerned with the introduction to the issue of modeling bark beetle population dynamics. The second part summarizes the theory necessary to analyze nonlinear dynamical systems. The third part deals with continuous models of bark beetle population dynamics at the level of a single tree. The main topic here is the study of critical value of beetles necessary to overcome the tree defence as a function of various model parameters. In the fourth part I describe discrete models of bark beetle population dynamics at the level of entire forest and examine the effectivity of different methods of supervision of bark beetle outbreaks. The final chapter expands the results and discusses other difficulties which concern this issue. Mathematically, the main aspect of this work is exploration of the stability of equilibrium points of the system of autonomous first order differential equations and difference equations.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s §47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 23. dubna 2014

.....
David Zenkl

Poděkování

Děkuji vedoucímu mé bakalářské práce doc. Ing. Ludku Berecovi, Dr. za pravidelné konzultace při vypracování práce, za poskytnutí zdrojů, ze kterých jsem čerpal, za cenné rady, které mi vždy ochotně poskytl a za jeho trpělivost. Také děkuji prof. RNDr. Vlastimilu Křivanovi, CSc. za poskytnutí zdrojů, ze kterých jsem čerpal. Dále děkuji své rodině a přátelům za podporu při psaní této práce.

Obsah

1	Úvod	1
2	Teorie	5
2.1	Obyčejné diferenciální rovnice	5
2.2	Diferenční rovnice	9
3	Spojité model: úroveň stromu	11
3.1	Model podle Nelson & Lewis (2008)	11
3.2	Stochastická modifikace	18
3.3	Modifikace zahrnující zdraví stromu	22
3.4	Model s omezenou metabolizací pryskyřice	23
3.5	Model s rojením	27
4	Diskrétní model: úroveň lesa	38
4.1	Základní model bez kontroly	38
4.2	Model s kontrolou	42

Kapitola 1

Úvod

Je obecně známo, že člověk je tvor zvědavý. Kromě jiného chce také pochopit princip fungování světa, či jeho částí. Avšak nejen pochopit, člověk se snaží předpovídat chování těchto fungujících systémů a dokonce je i ovlivňovat. Pro snazší uskutečnění těchto dvou nelehkých procesů pochopení a předpovídání člověku slouží proces popsání fungujícího systému. K tomu všemu slouží modely. Jelikož svět okolo nás je natolik složitý, že jej nelze celkově matematicky popsat, vytyčíme si na začátku sestavování modelu určitý cíl, jenž budeme sledovat a některé proměnné zanedbáme. Tyto modely mající funkci popsat, pochopit a předpovídat reálnou situaci nám pomáhají zahlédnout nesmírně komplexní svět pomocí relativně jednoduchých matematických formulí. Nesmíme však při interpretaci výsledků zapomínat, že jsme studovali pouze model, jehož chování se v nejlepším případě pouze přibližuje chování celého systému.

Existují dva druhy matematických modelů, a to modely simulační, řešené numericky nebo statisticky a modely analytické, které využívají metody matematické analýzy k vyřešení rovnic přibližně popisujících skutečnost. Výhody matematických modelů jsou zřejmé. Zaprvé, pokud umíme pochopit změny systému, dokážeme s určitou pravděpodobností předpovídat do budoucna, co se stane. Dále, pomocí modelů jsme schopni studovat i takové systémy, kde experimenty nejsou možné nebo jsou příliš drahé. Modely nám taktéž pomáhají ozřejmit určitá pravidla, podle nichž se pravděpodobně za určitých podmínek systém, potažmo celá příroda, řídí.

Za každým modelem stojí teorie. Obecný postup hledání teorií je následující: Člověk pozoruje určitou situaci a na základě získaných informací vysloví několik hypotéz. Tyto hypotézy převede do matematických modelů a na základě jejich vyšetření vyvodí závěry. Pokud jsou nesmyslné, původní hypotéza pravděpodobně neplatí. Smysluplné závěry teprve ověří pokusy. Takto z několika hypotéz vybere tu, jež se nejvíce přibližuje realitě. Matematicko-biologické modely, které jsou součástí i mé práce, se snaží popsat, pochopit nebo předpovídat chování živého světa okolo nás. Jinými slovy, snažíme se získat povědomí, jaké určující a podstatné vlastnosti systém má, jak tyto vznikají, udržují se nebo zanikají. Následně zjišťujeme, kterak tyto určující vlastnosti reagují na výchyly, tj. zajímá nás, jak se bude chovat systém s jistou perturbací. Pakliže toto dovedeme pochopit, tak s jistou přesností dokážeme odhadovat, kterak se systém bude vyvíjet, pokud jej budeme cíleně ovlivňovat a jaké následky to bude mít. Modely se mohou lišit v závislosti na tom, jestli je naším cílem pochopení či predikování nebo obojí současně. Modely, které já níže studuji, bych spíše zařadil do kategorie „přednostně systém pochopit s možnou následnou prognózou jeho budoucnosti“.

Za téma své bakalářské práce jsem si zvolil modelování populační dynamiky kůrovce. Populační dynamika je obor ekologie, který se zabývá studiem dynamiky různých populací organismů v čase a prostoru a v důsledku také kontrolou populací škůdců a ochranou ohrožených druhů. Nezaměřuji se zde pouze na šumavského lýkožrouta smrkového, nýbrž beru v úvahu obecně podčeleď kůrovci (dále jen kůrovec). Kůrovci způsobují až 60% úmrtí všech stromů, dokonce více než lesní požáry [Raffa et al. 2008]. Jsou proto velkým problémem nejen z ekologického hlediska, jelikož podstatně narušují rozsáhlé plochy lesních ekosystémů, ba i z hlediska hospodaření, protože finanční ztráty při kůrovcové kalamitě jsou obrovské [Fahse & Heurich 2011]. V Bavorském národním parku se v 80. letech rozhodli, že kůrovcovou kalamitu nebudou nijak korigovat a ponechali les přírodním procesům. Dnes se se svými 6000 ha suchého lesa jedná o největší zasažené území v Evropě a tento příklad slouží jako motivace pro modelování účinnosti jednotlivých druhů kontrol (viz níže, model s kontrolou) [Fahse & Heurich 2011]. Druhým extrémem je příklad ze Skandinávie, kde začátkem 80. let utratili několik milionů dolarů za feromonové lapače, aniž by využili poznatky z populační dynamiky kůrovce. Výsledkem bylo velké množství kůrovce chyceného v lapačích, ale nikdo se nepozastavoval nad tím, že

důležitější je, kolik jedinců přežije a rozmnoží se v další generaci [Stenseth 1989]. Proto modelování jejich chování považuji za důležité a přínosné nejen pro hospodaření v lese, leč také pro zachování vysokého stupně přírodní biodiverzity.

V Evropě je za největšího původce kůrovcových kalamit považován lýkožrout smrkový v poškozených monokulturách smrku ztepilého. Na jaře kůrovci vylétávají ze zimovišť a na přelomu dubna a května (v závislosti na druhu, stanovišti, podnebí či počasí) se rojí. Hledají vhodné stromy, na kterých by následně mohli parazitovat. Tyto vhodné stromy jsou často stromy zeslabené větrem, suchem, vývraty, polomy a jiné narušené stromy. Po příletu na strom a zavrtání v něm vypouštějí feromony. Tyto chemické látky (dále jen agregační feromony) jim pomáhají přilákat do stromu další jedince stejného druhu [Nelson & Lewis 2008]. Tuto snahu přilákat další kůrovce do stromu (dále jen agregace, shlukování) mají ve své genetické výbavě. Zavrtávají se do kůry, následně do lýka, v němž požírají a ničí pryskyřičné kanálky, zvané sítkovice, dopravující stromem zásobní látky. Strom se však brání a chodby kůrovcem vyhloubené v lýku zaplavuje pryskyřicí a snaží se je tímto způsobem zabít. Ti však pryskyřici dokáží částečně metabolizovat a přeměňovat na další agregační feromony. Důvod, proč toto činí, je prostý. Snaží se, aby jich ve stromě bylo více než určité kritické množství (dále jen kritické množství kůrovce). Při překročení kritického množství už se strom neubrání a uschne. Kůrovec se totiž dokáže rozmnožit pouze v mrtvém stromu [Nelson & Lewis 2008; Raffa et al. 2008; Stenseth 1989]. Pakliže jich je ve stromě méně než kritické množství, strom se dokáže ubránit, kůrovec se nerozmnoží a zahyne. Jednoduše řečeno, pryskyřice, jíž se strom brání proti kůrovci, vyvolává v populační dynamice kůrovce tzv. Allee efekt [Nelson & Lewis 2008].

Allee efekt je proces, při němž je růst populace pozitivně hustotně závislý. To znamená, že některé populace mohou být limitovány v růstu, pokud jsou relativně malé. Neplatí tedy čím méně jedinců, tím lépe pro každého jedince. Tento princip zřejmě vysvětluje fakt, že jedinců není dostatečné množství na to, aby si pomohli, nebo dokonce, aby se našli, rozmnožili, chránili atd. Názorným příkladem Allee efektu je právě dynamika kůrovce, protože je schopen se rozmnožit, pouze pokud strom zabije a to se stane, pouze pokud počet jedinců překročí určité kritické množství jedinců na jednotkovou plochu kůry. Pak platí: čím více jedinců, tím lépe pro celou populaci, avšak jen do určité míry dané

omezeným množstvím zdrojů [Nelson & Lewis 2008]. Pokud kůrovec pozná, že jedinců ve stromě je již mnoho, začne vylučovat antiagregační feromon namísto agregačního a ostatní tak odpuzuje [Borden 1989]. Poněvadž parazitování na zdravém stromu je pro kůrovce riskantní, raději parazitují na čerstvě popadaných, oslabených nebo již napadených stromech a to až do počtu jedinců, kteří svými antiagregačními feromony odpuzují další jedince natolik, že raději strom nenapadnou [Kausrud et al. 2012].

Běžně se tedy kůrovci rozmnožují v poškozených či oslabených stromech, jejichž hodnota však rychle klesá a kůrovce nevábí více než rok suchý strom [Økland & Bjørnstad 2006]. Při vysokém množství jedinců, tj. např. při jejich přemnožení po lesní kalamitě v poškozených stromech, mohou parazitovat a zabíjet stromy zdravé [Kausrud et al. 2012]. O tom, jestli zdravý strom bude či nebude napaden, rozhoduje hustota populace kůrovce a kvalita stromu, jinými slovy genotyp stromu a podmínky, v nichž roste [Økland & Bjørnstad 2006]. Ukazuje se, že les, který se skládá z více druhů stromů, je méně náchylný k poškození při přemnožení kůrovce. Ačkoliv při velkých kalamitách je zapotřebí kmeny zbavit kůry, či z velké části vytěžit, odvezení veškerého dřeva může působit nevhodně, jelikož dochází ke snížení druhové bohatosti v místě včetně přirozených nepřátel kůrovce (dále jen predátoři). Většina odborníků se shoduje na tom, že se změnou klimatu a s rostoucími teplotami budou přibývat případy přemnožení kůrovce a odpovídající lesní území jím zasažené [Kausrud et al. 2012]. I proto je třeba tento systém lépe pochopit a snažit se jej korigovat.

Ve své práci analyzuji matematický model populační dynamiky kůrovce z článku Nelson & Lewis (2008), který dále rozšiřuji o hledání kritického množství kůrovce v závislosti na parametrech modelu (které jsou blíže popsány níže, viz kapitola 3) a následně získávám závislost této kritické hodnoty na parametrech majících praktické vysvětlení (např. „zdraví stromu“). Strukturu tohoto modelu dále pozměňuji vhodnými úvahami a zabývám se studiem stability ekvilibrií těchto modelů. V další části své práce se zabývám matematickým modelem populační dynamiky kůrovce z článku Stenseth (1989), jenž analyzuji. Doplnuji jej některými metodami kontroly prováděnými v lesnické praxi. Tento nový model nazvaný „model s kontrolou“ také analyzuji a zjišťuji, za jakých okolností je zapotřebí určitou kontrolu provádět, načež vyvozuji závěry.

Kapitola 2

Teorie

V této kapitole je rozepsána teorie (systémů) autonomních obyčejných diferenciálních rovnic a diferenčních rovnic včetně určování stability ekvilibrií dynamických systémů, což je z matematického hlediska v této práci hlavní část. Definice a věty, u kterých není uveden zdroj, byly převzaty z přednášky prof. RNDr. Vlastimila Křivana, CSc. Matematická analýza IV, konané v zimním semestru akademického roku 2012/2013 na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity.

2.1 Obyčejné diferenciální rovnice

Zavedu nejprve několik obecných definic nezbytných pro formulování důležité věty o podmínkách stability ekvilibrií.

Definice 2.1.1 (Obyčejná diferenciální rovnice) *Nechť $D = (a, b)$ a $f : D \rightarrow \mathbb{R}$.
Rovnice*

$$x' = f(x) \tag{2.1}$$

se nazývá autonomní obyčejná diferenciální rovnice I. řádu rozřešená vzhledem k derivaci. Dále budeme o této rovnici mluvit jen jako o obyčejné diferenciální rovnici (2.1).

Definice 2.1.2 (Cauchyova úloha) Úloha nalézt řešení obyčejné diferenciální rovnice (2.1) se zadanou počáteční podmínkou $x(0) = x_0, x_0 \in D$ se nazývá Cauchyova nebo též počáteční úloha.

Definice 2.1.3 (Soustava obyčejných diferenciálních rovnic) Mějme funkci $f = (f_1, \dots, f_n)$ n -proměnných, $f_i : D \rightarrow \mathbb{R}, D \subset \mathbb{R}^n$. Soustavu n -rovníc

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n) \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n) \end{aligned}$$

nazýváme soustavou autonomních obyčejných diferenciálních rovnic I . řádu rozřešenou vzhledem k derivaci. Zavedeme-li značení $x = (x_1, \dots, x_n)$, můžeme tuto soustavu zapsat ve vektorovém tvaru jako

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad (2.2)$$

Definice Cauchyovy neboli počáteční úlohy pro soustavu (2.2) je analogická výše uvedené definici této úlohy pro jednu rovnici.

Definice 2.1.4 (Řešení, [Perko 2001], strana 71) Předpokládejme, že funkce f je spojitá na otevřené množině $D \subset \mathbb{R}^n$. Potom funkci $x(t)$ nazveme řešením diferenciální rovnice (2.2) na intervalu I , je-li $x(t)$ diferencovatelná na I a pokud $\forall t \in I$ platí $x(t) \in D$ a

$$x'(t) = f(x(t)).$$

Pro dané $x_0 \in D$ je $x(t)$ řešením počáteční úlohy

$$x' = f(x)$$

$$x(0) = x_0$$

na intervalu I jestliže $0 \in I, x(0) = x_0$ a $x(t)$ je řešením diferenciální rovnice (2.2) na intervalu I .

Věta 2.1.5 (Existence a jednoznačnost řešení, [Perko 2001], strana 74) *Nechť D je otevřená podmnožina R^n obsahující x_0 a necht f je hladká na D . Pak existuje $a > 0$ taková, že počáteční úloha*

$$x' = f(x) \tag{2.3}$$

$$x(0) = x_0$$

má jednoznačné řešení $x(t)$ na intervalu $\langle -a, a \rangle$.

Věta 2.1.6 (Maximální interval existence, [Perko 2001], strana 89) *Nechť D je otevřená podmnožina R^n a necht f je hladká na D . Pak pro každý bod $x_0 \in D$ existuje maximální interval J , na kterém má počáteční úloha (2.3) jednoznačné řešení, $x(t)$, tj. pokud má počáteční úloha řešení $y(t)$ na intervalu I , pak $I \subset J$ a $y(t) = x(t) \forall t \in I$. Navíc maximální interval J je otevřený, tj. $J = (\alpha, \beta)$.*

Definice 2.1.7 (Maximální interval existence, [Perko 2001], strana 90) *Interval (α, β) z předchozí věty se nazývá maximální interval existence řešení $x(t)$ počáteční úlohy (2.3) nebo jednodušeji maximální interval existence počáteční úlohy (2.3).*

Nyní přejdeme od základních definic a vět teorie obyčejných diferenciálních rovnic k praktické analýze stability ekvilibríí.

Definice 2.1.8 (Ekvilibrrium) *Bod $x^* \in D$, který splňuje rovnici*

$$f(x^*) = 0,$$

se nazývá ekvilibríem nebo též pevným bodem obyčejné diferenciální rovnice (2.1), případně soustavy obyčejných diferenciálních rovnic (2.2).

Definice 2.1.9 (Stabilita ekvilibríí) *Nechť $x^* \in R^n$ je ekvilibríem soustavy obyčejných diferenciálních rovnic (2.2), tj. $f(x^*) = 0$. Ekvilibríum x^* se nazývá lokálně stabilní, pokud $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0$ taková, že pro všechna řešení $x(t)$ systému (2.2) s počáteční podmínkou $x(0) = x_0$ splňující $|x_0 - x^*| < \delta$ platí $|x(t) - x^*| < \varepsilon \forall t > 0$. Platí-li navíc*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^*,$$

pak říkáme, že ekvilibrium x^* je lokálně asymptoticky stabilní. Dále říkáme, že ekvilibrium x^* je nestabilní, pokud není stabilní.

Věta 2.1.10 (Hartman-Grobman) *Uvažujme soustavu obyčejných diferenciálních rovnic*

$$x' = Ax + g(x), \quad (2.4)$$

kde $g(0) = 0$ a g je spojitá funkce splňující podmínku

$$\lim_{\|x\| \rightarrow 0} \frac{\|g(x)\|}{\|x\|} = 0.$$

Pak platí:

1. Mají-li všechna vlastní čísla matice A záporné reálné části, pak je nulové řešení systému (2.4) lokálně asymptoticky stabilní.
2. Existuje-li vlastní číslo matice A s kladnou reálnou částí, pak je nulové řešení systému (2.4) nestabilní.

Hartman-Grobmanova věta nám umožňuje následující praktický postup (linearizace) pro vyšetřování stability ekvilibrií systému (2.2). Mějme obecně nelineární soustavu diferenciálních rovnic

$$x' = f(x), x \in R^n, f : D \rightarrow R^n.$$

Nechť $f(x^*) = 0$, tj. x^* je ekvilibrium této soustavy. Rozvojem vektorové funkce f do Taylorovy řady se středem v bodě x^* obdržíme

$$f(x) = f(x^*) + Df(x^*)(x - x^*) + \dots,$$

přičemž

$$Df(x^*) =: J(x^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}_{x=x^*}$$

Tuto matici nazýváme Jacobiho matice systému (2.2) a její determinant nazýváme Jacobian systému (2.2). Protože $f(x^*) = 0$, získáme po označení $y := x - x^*$, $A := Df(x^*)$ linearizovaný systém

$$y' = Ay \quad (2.5)$$

Kombinací tohoto odvození a Hartman - Grobmanovy věty zjišťujeme, že stabilita ekvilibrií x^* systému (2.2) je dána charakterem vlastních čísel matice A systému (2.5). Platí následující tvrzení:

Věta 2.1.11 (Postačující podmínka stability ekvilibrií, [Perko 2001], strana 102)

Nechť x^ je hyperbolické ekvilibrium systému (2.2) (žádné z vlastních čísel matice $A = Df(x^*)$ nemá nulovou reálnou část). Pak x^* je lokálně asymptoticky stabilní $\Leftrightarrow \Re(\lambda_j) < 0 \quad \forall j = 1, \dots, n$, kde λ_j jsou vlastní čísla matice A a $\Re(\lambda)$ značí reálnou část obecně komplexního čísla λ . Naopak, ekvilibrium x^* je nestabilní, existuje-li alespoň jedno $j \in \{1, \dots, n\}$ takové, že $\Re(\lambda_j) > 0$.*

2.2 Diferenční rovnice

Definice 2.2.1 (Diferenční rovnice, [Holden 1986], strana 39, 40) *Jednorozměrné zobrazení $T : x \rightarrow f(x)$, $x \in \langle a, b \rangle \subset \mathbb{R}$ zapsané také ve tvaru*

$$x_{n+1} = f(x_n) \tag{2.6}$$

nazveme diferenční rovnicí, pokud $f(x)$ je dostatečně hladká. Bod $p \in (a, b)$ nazveme ekvilibriem diferenční rovnice (2.6), pokud platí $p = f(p)$.

Definice 2.2.2 (Iterace, trajektorie, [Gulick 1992], strana 6) *Nechť f je funkce a x_0 je z definičního oboru f . Potom $f(x_0)$ nazýváme první iterací x_0 , $f(f(x_0))$ nazýváme druhou iterací x_0 . Obecně, pokud n je přirozené číslo a a_n značí n -tou iteraci x_0 , pak $f(a_n)$ je $(n+1)$ ní iterace x_0 . Užitečné je následující značení: $f^{[2]}(x_0)$ pro $f(f(x_0))$, $f^{[3]}(x_0)$ pro $f(f(f(x_0)))$, a obecně $f^{[n]}(x_0)$ pro n -tou iteraci x_0 . Posloupnost $\{f^{[n]}(x_0)\}_{n=0}^{\infty}$ nazýváme trajektorií x_0 .*

Definice 2.2.3 (Stabilita ekvilibria, [Gulick 1992], strana 14) *Nechť p je ekvilibrium diferenční rovnice (2.6). Pokud existuje interval $I := (p - \varepsilon, p + \varepsilon)$ obsahující p tak, že je-li x v definičním oboru funkce f a v intervalu I , pak $f^{[n]}(x) \rightarrow p$ s rostoucím n ade*

všechny meze, nazýváme ekvilibrium p lokálně asymptoticky stabilní. Naopak, ekvilibrium p se nazývá nestabilní, pokud existuje interval I obsahující p tak, že je-li x v definičním oboru funkce f a v intervalu I , avšak $x \neq p$, pak $|f(x) - p| > |x - p|$.

Lokální chování v blízkosti ekvilibria p je stanoveno následovně.

Věta 2.2.4 (Podmínky stability, [Gulick 1992], strana 15) *Nechť funkce f definující diferenční rovnici (2.6) je diferencovatelná v ekvibriu p , přičemž f' označuje derivaci f , pak je toto ekvilibrium lokálně asymptoticky stabilní, pokud $|f'(p)| < 1$, a nestabilní, pokud $|f'(p)| > 1$.*

Kapitola 3

Spojité model: úroveň stromu

3.1 Model podle Nelson & Lewis (2008)

Uvažujme situaci, při níž všichni kůrovci parazitující na stromě se již ve stromě nacházejí a žádní další k nim přibývat nebudou. Podle práce Nelson & Lewis (2008) je model uvažující dynamiku zahrnující agregaci a rojení kůrovce do stromu ekvivalentní s modelem, jenž tyto procesy nezahrnuje. Tuto ekvivalenci lze vysvětlit rozdílností v délce trvání procesu agregace a procesu parazitování kůrovce na stromě a jeho následného usychání. Zatímco trvání agregace a rojení se počítá v rámci dnů až do jednoho týdne, napadení stromu a parazitování na něm, které může vést k jeho zkáze, trvá v rozmezí 4 - 6 týdnů a na dalším přibývání kůrovce již téměř nezávisí [Nelson & Lewis 2008]. To znamená, že vzájemné působení mezi kůrovcem a stromem se uskutečňuje mnohem pomaleji nežli samotná agregace kůrovce. Proto v následujícím modelu neuvažujeme agregaci ani rojení, nýbrž nás zajímá vzájemné působení kůrovec - strom na úrovni jednoho stromu. Tudíž na počátku máme určité množství kůrovce, které se může pouze snižovat působením obrany stromu. Analogicky máme počáteční hustotu pryskyřičných cév (dále také sítkovice), jež se také pouze snižuje a to parazitováním kůrovce. Množství pryskyřice z počáteční hodnoty ubývá rychlostí metabolizace kůrovcem a přibývá rychlostí, jakou ji strom doplňuje.

Mějme následující soustavu nelineárních autonomních diferenciálních rovnic

[Nelson & Lewis 2008]:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -A h(R) && \text{kůrovec} \\ \frac{dS}{dt} &= -S k(A) && \text{sítkovice} \\ \frac{dR}{dt} &= S f(R) - R g(A) && \text{pryskyřice}\end{aligned}$$

Zde A značí velikost populace brouků kůrovce žijících ve stromě, S značí početnost nezničených sítkovic, R je množství pryskyřice ve stromě. Model také zahrnuje čtyři funkce, které popisují rychlosti různých probíhajících procesů:

- $h = h(R)$ mortalita kůrovce způsobená pryskyřicí na jedince, tj. per capita
- $k = k(A)$ rychlost poškozování sítkovic kůrovcem
- $f = f(R)$ rychlost produkce pryskyřice na jednu nenarušenou cévu
- $g = g(A)$ funkce popisující úbytek pryskyřice v závislosti na metabolismu kůrovce

Nelson & Lewis (2008) uvažovali model s lineárními funkcemi:

- $f(R) = f_m \left(1 - \frac{R}{R_m}\right)$
- $g(A) = g_0 A$
- $h(R) = h_0 R$
- $k(A) = k_0 A$

Význam parametrů je následující:

- f_m maximální hodnota produkce pryskyřice na jednu cévu
- R_m maximální hodnota pryskyřice ve stromě

- g_0 rychlost úbytku pryskyřice související s napadením stromu kůrovcem
- h_0 mortalita kůrovce související s množstvím pryskyřice
- k_0 rychlost odumírání sítkovic související s napadením stromu kůrovcem

Původní soustava se tedy dosazením těchto funkcí změní v soustavu:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -h_0 A R \\ \frac{dS}{dt} &= -k_0 A S \\ \frac{dR}{dt} &= f_m \left(1 - \frac{R}{R_m}\right) S - g_0 A R\end{aligned}$$

Tento model lze za pomoci následujících substitucí přepsat do modelu se dvěma parametry [Nelson & Lewis 2008]:

$$S = \tilde{S} S_0,$$

$$A = \frac{\tilde{A} h_0 R_m}{g_0}$$

$$R = \tilde{R} R_m$$

$$t = \frac{\tilde{t}}{h_0 R_m}$$

Dosazením substitucí dostaneme model:

$$\begin{aligned}\frac{d\frac{\tilde{A} h_0 R_m}{g_0}}{dt} &= -h_0 \frac{\tilde{A} h_0 R_m}{g_0} \tilde{R} R_m \\ \frac{d\tilde{S} S_0}{dt} &= -k_0 \frac{\tilde{A} h_0 R_m}{g_0} \tilde{S} S_0 \\ \frac{d\tilde{R} R_m}{dt} &= f_m \left(1 - \frac{\tilde{R} R_m}{R_m}\right) \tilde{S} S_0 - g_0 \frac{\tilde{A} h_0 R_m}{g_0} \tilde{R} R_m\end{aligned}$$

Podle pravidel derivací

$$\frac{d(\alpha f(t))}{dt} = \alpha \frac{df(t)}{dt}, \quad \alpha \in R$$

lze tento model přepsat jako

$$\begin{aligned}\frac{h_0 R_m}{g_0} \frac{d\tilde{A}}{dt} &= -h_0 \frac{h_0 R_m}{g_0} \tilde{A} \tilde{R} R_m \\ S_0 \frac{d\tilde{S}}{dt} &= -k_0 \frac{h_0 R_m}{g_0} \tilde{A} \tilde{S} S_0 \\ R_m \frac{d\tilde{R}}{dt} &= f_m (1 - \tilde{R}) S_0 \tilde{S} - g_0 \frac{h_0 R_m}{g_0} \tilde{A} \tilde{R} R_m\end{aligned}$$

Krácením konstant v příslušných rovnicích, vynásobením první a druhé rovnice výrazem $\frac{1}{h_0 R_m}$ a současně vynásobením třetí rovnice výrazem $\frac{1}{h_0 R_m^2}$ získáme soustavu ve tvaru:

$$\begin{aligned}\frac{1}{h_0 R_m} \frac{d\tilde{A}}{dt} &= -\tilde{A} \tilde{R} \\ \frac{1}{h_0 R_m} \frac{d\tilde{S}}{dt} &= -k_0 \frac{1}{g_0} \tilde{A} \tilde{S} \\ \frac{1}{h_0 R_m} \frac{d\tilde{R}}{dt} &= \frac{f_m S_0}{h_0 R_m^2} (1 - \tilde{R}) \tilde{S} - \tilde{A} \tilde{R}\end{aligned}$$

Nyní podle výše popsané substituce lineárně přeškálujeme čas $\tilde{t} = t h_0 R_m$, opět podle pravidel derivací $\frac{d}{d\tilde{t}} = \frac{1}{h_0 R_m} \frac{d}{dt}$. Po přeškálování času a vypuštění všech vlnek ze zápisu (pro zjednodušení) dostáváme tuto soustavu tří rovnic:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -A R \\ \frac{dS}{dt} &= -\frac{k_0}{g_0} A S \\ \frac{dR}{dt} &= \frac{f_m S_0}{h_0 R_m^2} S (1 - R) - A R\end{aligned}$$

Nyní označme $\zeta := \frac{k_0}{g_0}$ a $\gamma := \frac{f_m S_0}{h_0 R_m^2}$. Máme tedy výsledný model obsahující dva parametry:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -A R && \text{kůrvec} \\ \frac{dS}{dt} &= -\zeta A S && \text{sítkovice} \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma S (1 - R) - A R && \text{pryskyřice}\end{aligned} \tag{3.1}$$

Hledejme nyní ekvilibria této soustavy. První ekvilibrium je zřejmě $(\bar{A}, 0, 0)$, $\bar{A} > 0$. Povšimněme si však, že se nejedná pouze o bod, nýbrž o celou polopřímku ekvibríí.

To, ve kterém konkrétním ekvilibriu trajektorie skončí, závisí na tom, z jaké počáteční podmínky systém začne. Další množiny ekvilibríí jsou $(0, \bar{S}, 1)$, $0 < \bar{S} < 1$ a $(0, 0, \bar{R})$, $0 \leq \bar{R} \leq 1$. Opět se jedná o celé úsečky či polopřímky ekvilibríí, což lze vysvětlit tak, že v konečném stavu po zabití všech brouků může zůstat ve stromu buď částečná síť sítkovic, která umožní doplnění pryskyřice na maximální úroveň, nebo žádná síť sítkovic a různé množství pryskyřice. Stabilita těchto ekvilibríí není triviální, jelikož v každém ekvilibriu je alespoň jedno vlastní číslo nulové. Následující Jakobiho matice pro tyto rovnice to potvrzují. Obecná Jakobiho matice je

$$J(A^*, S^*, R^*) = \begin{pmatrix} -R^* & 0 & -A^* \\ -\zeta S^* & -\zeta A^* & 0 \\ -R^* & \gamma(1 - R^*) & -\gamma S^* - A^* \end{pmatrix}$$

Konkrétně v jednotlivých ekvilibríích tedy:

$$J(\bar{A}, 0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -\bar{A} \\ 0 & -\zeta \bar{A} & 0 \\ 0 & \gamma & -\bar{A} \end{pmatrix}$$

$$J(0, \bar{S}, 1) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 \\ -\zeta \bar{S} & 0 & 0 \\ -1 & 0 & -\gamma \bar{S} \end{pmatrix}$$

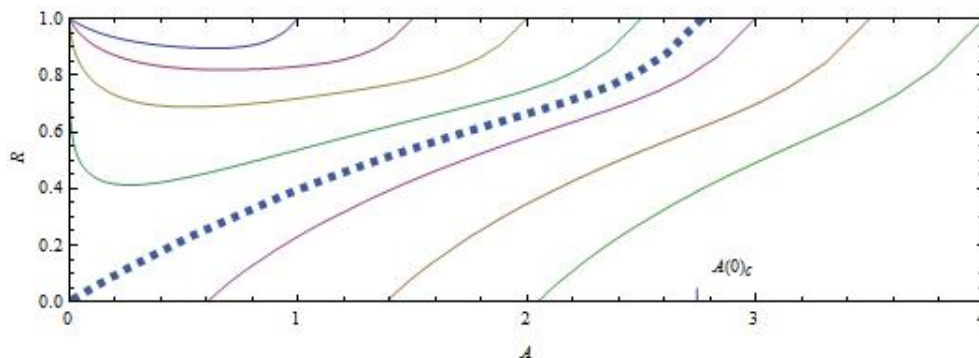
$$J(0, 0, \bar{R}) = \begin{pmatrix} -\bar{R} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ -\bar{R} & \gamma(1 - \bar{R}) & 0 \end{pmatrix}$$

Je patrné, že v každé množině ekvilibríí existuje alespoň jedno nulové vlastní číslo, tudíž neumíme rozhodnout. Vzhledem k tomu, že se nejedná o izolovaná ekvilibria, nelze použít ani teorii centrálních variet. Proto Nelson & Lewis (2008) provedli simulace nelineárních perturbací ekvilibríí. Na základě těchto simulací lze množinu ekvilibríí $(0, \bar{S}, 1)$ považovat za stabilní, množinu ekvilibríí $(0, 0, \bar{R})$ za nestabilní, pokud jsou splněny podmínky $\zeta > 0$, $\gamma > 0$, $\bar{R} > 0.01$ a množinu ekvilibríí $(\bar{A}, 0, 0)$ za stabilní za podmínek $\zeta > 0$, $\bar{A} \geq 0.01$.

Biologicky vzato, $(0, \bar{S}, 1)$ stabilní znamená, že populace kůrovce vyhynula, cévy jsou do určité míry porušené a hodnota pryskyřice se ustálila na své maximální hodnotě. Rozumná výchylka od tohoto ekvilibria způsobí, že se trajektorie časem vrátí zpět na tuto polopřímku, protože hustota kůrovce je relativně nízká a téměř zdravý strom jej zahubí a doplní si zásoby pryskyřice. Nevrátí se však do identického bodu, ale do jiného ekvilibria typu $(0, \bar{S}, 1)$, neboť i těch pár kůrovců stačí před svým vyhnutím několik sítkovic zničit. Jednotlivá ekvilibria na této polopřímce tak lze považovat za stabilní, ale ne asymptoticky stabilní. Množina ekvilibrií $(0, 0, \bar{R})$ nestabilní za daných podmínek znamená, že kůrovec vyhynul, všechny sítkovice jsou zničené a ve stromě zbylo určité množství pryskyřice. Malá výchylka z těchto ekvilibrií (relativně málo jedinců kůrovce a neporušených sítkovic) změní podstatně chování celého systému, systém buď skončí v $(\bar{A}, 0, 0)$ (strom uschnul), nebo $(0, \bar{S}, 1)$ (kůrovec vyhynul). Dále, ekvilibrium $(\bar{A}, 0, 0)$ je stabilní za určitých podmínek, což biologicky znamená, že strom uschnul a populace kůrovce se ustálila na určité hodnotě. Malá perturbace opět vede k posunu hodnoty \bar{A} , avšak konečný stav je stále na polopřímce ekvilibrií $(\bar{A}, 0, 0)$. Řešení soustavy (3.1) závisí na volbě parametrů ζ , γ a na počátečních podmínkách $A(0)$, $S(0)$ a $R(0)$.

Jak jsem se již zmínil výše, budoucnost stromu a tedy i kůrovce záleží na tom, kolik jedinců daný strom napadlo. S rostoucím počtem jedinců roste pravděpodobnost, že strom jimi napadený uschne z důvodu vyčerpání celých svých zásob pryskyřice. Tedy po napadení stromu přichází fáze zavrtávání do něj a strom se brání. Nyní mohou nastat tři různé situace. Buď je ve stromu kůrovce relativně málo, pak se tedy strom aktivně ubrání, své parazity zabije a sám neuschne. Systém tedy dospěje do ekvilibria $(0, \bar{S}, 1)$. Další možností je, že je jich mnoho, strom se neubrání, uschne a kůrovec se může rozmnožit. Toto matematicky odpovídá ekvilibriu $(\bar{A}, 0, 0)$. Za mezní situaci považujeme, když na počátku napadení (po vyrojení) je kůrovce určité kritické množství, označme jej $A(0)_c$, které je dostatečné proto, aby strom uschnul, ale nedostatečné pro přežití kůrovce. V tomto případě strom vydá veškerou svoji pryskyřici na obranu, usychá, avšak zároveň s ním umírá i kůrovec, jelikož toto množství pryskyřice již nedokáže metabolizovat. Analogie tohoto případu je ekvilibrium $(0, 0, \bar{R})$. Přestože ve stromě zbylo určité množství pryskyřice, strom uschnul, jelikož pryskyřice ani jiné zásobní látky nemají kudy téct ($S = 0$). To znamená, že $A(0)_c$ tvoří hranici mezi přežitím stromu a přežitím kůrovce.

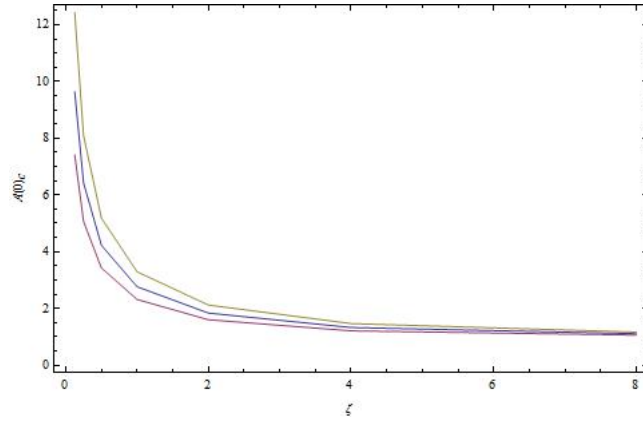
Nemůže totiž z biologického hlediska nastat případ, kdyby strom vegetoval a zároveň se kůrovec rozmnožil a tudíž nezahynul [Nelson & Lewis 2008; Raffa et al. 2008; Stenseth 1989]. Uvědomme si tedy, že konečný stav systému je určen počátečním stavem. Pro $A(0) > A(0)_c$ obdržíme podle simulací $\bar{R} = 0$, $\bar{A} > 0$, čili kůrovec zničí strom, ve kterém se rozmnoží, na druhé straně pro $A(0) < A(0)_c$ dostaneme $\bar{R} > 0$, $\bar{A} = 0$, tudíž kůrovec zahyne a strom nadále roste (Obrázek 3.1).



Obrázek 3.1: Trajektorie lineárního modelu s dvěma parametry ζ a γ . Tyto trajektorie vzniknou pro $\zeta = 1$, $\gamma = 8$, $S(0) = R(0) = 1$ a různé počáteční podmínky $A(0)$. Počáteční podmínka, jejíž trajektorie (zde tučně čárkovaná) směřuje do počátku $(A, R) = (0, 0)$, se nazývá kritické počáteční množství kůrovce a značíme jej $A(0)_c$.

Zaměříme se nyní na to, jak se hodnota $A(0)_c$ bude měnit v závislosti na změnách parametrů γ a ζ okolo pevně daných hodnot $\gamma = 8$, $\zeta = 1$ [Nelson & Lewis 2008]. Nechtě tedy $\gamma = 8$, $\zeta = 1$, poté $A(0)_c = 2,764$. Tato hodnota je odhadnuta ze simulací a pro počáteční podmínky $S(0) = R(0) = 1$ (tedy pro zdravý strom). Zafixováním γ na třech různých hodnotách ($\gamma \in \{4, 8, 16\}$) a současně zvolením různých hodnot ζ obdržíme závislost zobrazenou v Obrázku 3.2. Funkce $A(0)_c = A(0)_c(\zeta)$ je ostře klesající, což je biologicky rozumné, poněvadž ζ značí rychlost ubývání sítkovic. Naopak s rostoucím γ je $A(0)_c$ větší a to zejména pro ζ malé. Z čehož lze vyvodit fakt, že při větších rychlostech ubývání sítkovic je vliv γ na $A(0)_c$ zanedbatelný, kdežto při relativně pomalém ubývání sítkovic je závislost $A(0)_c$ na produkci pryskyřice zřejmá a to ostře rostoucí.

Uvažujme nyní dvě rozšíření modelu (3.1). Nejprve do tohoto modelu zavedeme jistou míru nahodilosti (v podkapitole 3.2) a poté model (3.1) rozšíříme o parametr určující



Obrázek 3.2: Graf závislosti $A(0)_c = A(0)_c(\zeta)$ pro tři různá γ . Žlutá (nejvyšší) čára aproximuje $A(0)_c$ pro $\gamma = 16$, modrá (prostřední) pro $\gamma = 8$ a červená (nejnižší) pro $\gamma = 4$.

zdraví stromu (v podkapitole 3.3).

3.2 Stochastická modifikace

Už víme, že perturbace systému (3.1) v okolí množin ekvibríí typu $(\bar{A}, 0, 0)$ a $(0, \bar{S}, 1)$ vrátí systém opět na tyto polopřímky či úsečky ekvibríí. Nyní nás bude zajímat, co se stane, pokud budeme perturbace vyvolávat opakovaně. K tomu sestavíme vhodný stochastický model, a to následovně [Dennis 2002]:

$$\begin{aligned}
 \frac{dn}{dt} &= m(n) && \text{deterministický model} \\
 \frac{n(t+h)-n(t)}{h} &\approx m(n) && \text{diskretizace deterministického modelu} \\
 dn_t &:= n(t+h) - n(t) = h m(n) && \text{explicitní Eulerova metoda} \\
 dN_t &= h m(N_t) + \sqrt{v(N_t)} dW_t && \text{stochastický model}
 \end{aligned}
 \tag{3.2}$$

Tento typ stochastických modelů se nazývá difúzní proces [Dennis 2002]. Difúzní proces N_t je spojitá, i když náhodně poskakující funkce času. Je určena dvěma funkcemi, infinitezimální střední hodnotou $m(N)$ a infinitezimální variancí $v(N)$. Infinitezimální střední

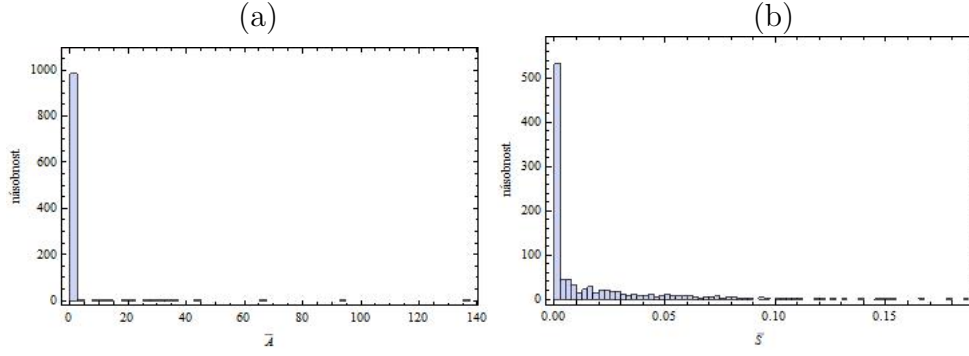
hodnota určuje deterministický trend procesu a infinitezimální variance specifikuje velikost stochastických fluktuací při různých populačních velikostech [Dennis 2002]. Veličina dW_t reprezentující perturbace systému je normálně rozdělená náhodná veličina se střední hodnotou 0 a variancí h . Opakováním simulací z určité počáteční podmínky obdržíme rozdělení hodnot zkoumané stavové veličiny. V našem případě přepíšeme model (3.1) jako

$$\begin{aligned}
A_{t+h} &= A_t - h A_t R_t + \sqrt{\alpha A_t} dW_t && \text{kůrovec} \\
S_{t+h} &= S_t - h \zeta A_t S_t && \text{sítkovice} \\
R_{t+h} &= R_t + h (\gamma S_t (1 - R_t) - A_t R_t) && \text{pryskyřice}
\end{aligned} \tag{3.3}$$

Nahodilost tedy předpokládáme pouze u kůrovce, což lze biologicky vysvětlit jako náhodné umírání kůrovce při parazitování či dodatečné zavrtávání se nových jedinců zvenčí. Jako funkci $v(A_t)$ jsme v modelu zvolili αA_t , která reprezentuje demografickou stochasticitu [Dennis 2002].

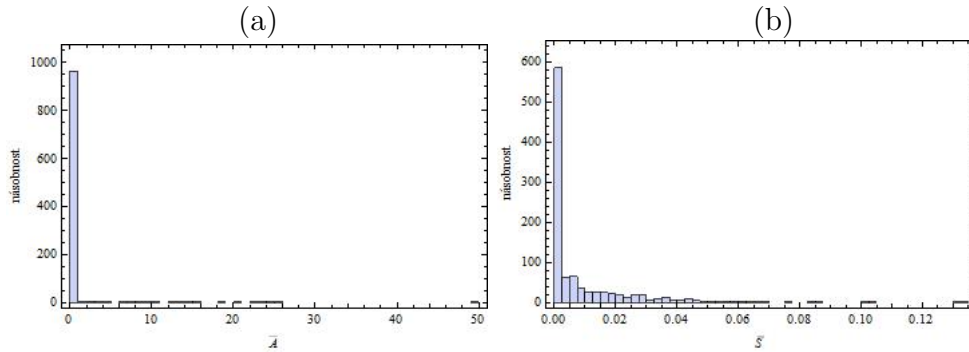
Model nám poslouží k představě o stabilitě ekvilibrií. Prověříme dvě různé počáteční podmínky, $A(0) = 2.8$, která je poblíž hodnoty $A(0)_c = 2.764$ a $A(0) = 5$ (dále od hodnoty $A(0)_c$), spolu se dvěma hodnotami parametru $\alpha \in \{1, 2\}$ (Obrázky 3.3 - 3.6). Smysl počáteční podmínky $A(0) = 2.8$ je tento: vezmeme-li v úvahu deterministický model (3.1), pak konečná hodnota $\bar{A} = 0.16$. Přidáme-li do něj stochasticitu, některé výchyly způsobí, že trajektorie překročí mezní trajektorii počínající v $A(0)_c$ a jsou přitahovány ekvilibrii typu $(0, \bar{S}, 1)$. Tato situace nastane v naprosté většině případů pro $\alpha = 2$ (Obrázek 3.3a). Na Obrázku 3.3b lze vidět pravděpodobné rozdělení konečné hodnoty \bar{S} pro stejné hodnoty $A(0)$ a α . Z grafu lze vyčíst, že zdaleka ne vždy $\bar{S} = 0$ jako v deterministickém modelu, naopak je to přibližně jen 53%. Některé trajektorie skončí na množině ekvilibrií $(0, 0, \bar{R})$, nebo $(0, \bar{S}, 1)$. Tuto nahodilost lze tedy považovat za velmi silnou, protože zcela mění chování modelu (3.1).

Pokud začneme ze stejné počáteční podmínky, akorát pro $\alpha = 1$, obdržíme podobné výsledky, jen s tím rozdílem, že méně simulací se blíží do $\bar{A} = 0$, přesto je ovšem velká pravděpodobnost (95%), že systém v $\bar{A} = 0$ skončí (Obrázek 3.4a). Pokud se zaměříme na konečné hodnoty \bar{S} , zjistíme, že vzroste pravděpodobnost situace $\bar{S} = 0$ (Obrázek 3.4b).



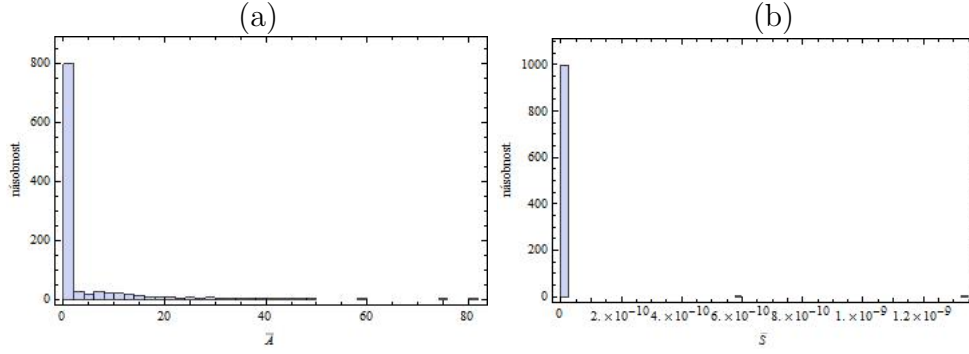
Obrázek 3.3: Frekvenční diagram rozložení náhodné veličiny \bar{A} (panel a) a \bar{S} (panel b) pro počáteční podmínku $A(0) = 2.8$ a parametr $\alpha = 2$. Počet simulací je 1000, rovnice simulujeme do času $t_{max} = 500$ při počátečních podmínkách $S(0) = R(0) = 1$ a hodnotách parametrů $\zeta = 1$, $\gamma = 8$.

To lze vysvětlit tím, že s nižším α se snižují výchyly od deterministických trajektorií, tím pádem tedy méně trajektorií překročí onu mezní trajektorii a více jich skončí na polopřímce ekvibrů ($\bar{A}, 0, 0$). Navíc, ty simulace, které tuto trajektorii překročí, tak učiní pro mnohem nižší hodnoty S .



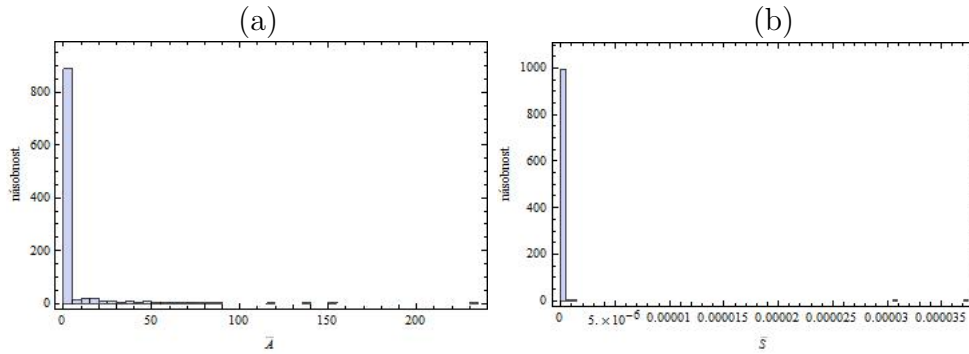
Obrázek 3.4: Frekvenční diagram rozložení náhodné veličiny \bar{A} (panel a) a \bar{S} (panel b) pro počáteční podmínku $A(0) = 2.8$ a parametr $\alpha = 1$. Počet simulací je 1000, rovnice simulujeme do času $t_{max} = 500$ při počátečních podmínkách $S(0) = R(0) = 1$ a hodnotách parametrů $\zeta = 1$, $\gamma = 8$.

Změníme-li počáteční podmínku na $A(0) = 5$, deterministický model se blíží k $\bar{A} = 3.25$. Model stochastický však naopak s velkou pravděpodobností (80%) skončí v $\bar{A} = 0$ (Obrázek 3.5a). Na téměř 100% vzrostla pravděpodobnost, že $\bar{S} = 0$ (Obrázek 3.5b) a tedy model skončí buďto na ekvibrů ($0, 0, \bar{R}$) nebo ($\bar{A}, 0, 0$).



Obrázek 3.5: Frekvenční diagram rozložení náhodné veličiny \bar{A} (panel a) a \bar{S} (panel b) pro počáteční podmínku $A(0) = 5$ a parametr $\alpha = 1$. Počet simulací je 1000, rovnice simulujeme do času $t_{max} = 500$ při počátečních podmínkách $S(0) = R(0) = 1$ a hodnotách parametrů $\zeta = 1$, $\gamma = 8$.

Ponecháme-li stejnou počáteční podmínku a pozměníme-li $\alpha = 2$, zjistíme, že vzroste pravděpodobnost jevu $\bar{A} = 0$ téměř na 90% (Obrázek 3.6a). Lze to opět vysvětlit většími výchyly od deterministického modelu a tedy větší pravděpodobností, že trajektorie překročí mezní trajektorii od $A(0)_c$. Naopak pravděpodobnost, že konečná hodnota $\bar{S} = 0$, jen velmi nepatrně klesne (Obrázek 3.6b).



Obrázek 3.6: Frekvenční diagram rozložení náhodné veličiny \bar{A} (panel a) a \bar{S} (panel b) pro počáteční podmínku $A(0) = 5$ a parametr $\alpha = 2$. Počet simulací je 1000, rovnice simulujeme do času $t_{max} = 500$ při počátečních podmínkách $S(0) = R(0) = 1$ a hodnotách parametrů $\zeta = 1$, $\gamma = 8$.

Otázkou zůstává, proč na rozdíl od deterministického modelu (3.1) končí stochastický model (3.3) často na polopřímkách či úsečkách ekvilibrií $(0, 0, \bar{R})$, popřípadě $(0, \bar{S}, 1)$ i z dostatečně velkých počátečních hodnot $A(0)$. Studovali jsme totiž $A(0) = 5$ a systém

s touto počáteční podmínkou končil s 80% pravděpodobností v $\bar{A} = 0$ pro $\alpha = 1$, respektive s 90% pravděpodobností pro $\alpha = 2$. Ukazuje se dokonce, že toto procento dále roste s délkou simulace t_{max} . Odpovědí by mohlo být jiné pojetí časových kroků. Zde totiž, na rozdíl od deterministického modelu (3.1), pokud se systém přiblíží k $A \rightarrow 0$ či $S \rightarrow 0$ a na simulace zbývá ještě dostatek časových kroků, stochastické perturbace budou pokračovat a systém se takto často postupně dostane do $\bar{A} = \bar{S} = 0$. Nerealističnost tohoto výpočtu však spočívá v tom, že reálná doba trvání procesu popisovaného modelem (3.3) není nekonečná. Ukončíme-li simulace dříve, pozorujeme určité „zvonovité“ rozdělení konečných hodnot okolo jisté kladné hodnoty \bar{A} .

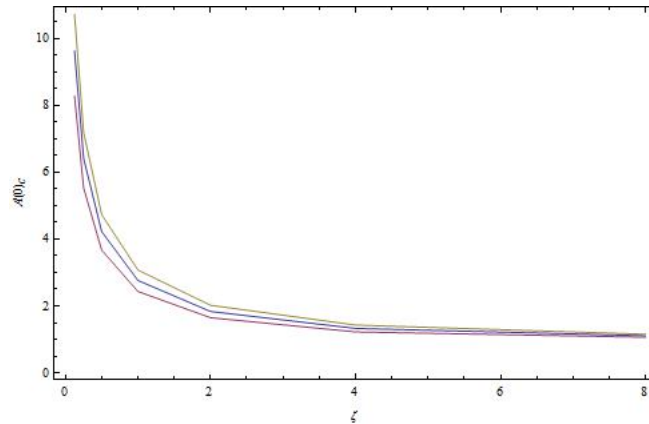
3.3 Modifikace zahrnující zdraví stromu

Vraťme se nyní k deterministickému modelu (3.1), který vhodně upravíme o parametr θ ovlivňující zdraví stromu, neboli rychlost doplňování pryskyřice (více níže). Model s tímto parametrem má tvar:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -A R \\ \frac{dS}{dt} &= -\zeta A S \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma (1 - R^\theta) S - A R\end{aligned}$$

Nový parametr θ je zde v pozici exponentu proporcionální části pryskyřice ve stromu, pro $\theta > 1$ klesá hodnota pryskyřice ve stromě pomaleji (pro $\theta > 1$ a zároveň $0 \leq a \leq 1 : a^\theta \leq a$), pro $\theta < 1$ klesá hodnota pryskyřice ve stromě rychleji (pro $\theta < 1$ a zároveň $0 \leq a \leq 1 : a^\theta \geq a$) než v původním lineárním modelu, tj. modelu odpovídajícímu $\theta = 1$. Má tedy význam zdraví stromu, neboť s rostoucím θ se spotřebovaná pryskyřice rychleji doplňuje. Pro průměrně zdravý strom $\theta = 1$, pro optimálně či velmi zdravý strom $\theta > 1$, naopak pro poškozený strom $\theta < 1$. Vyšetříme $A(0)_c$ v závislosti na změnách θ . Omezíme se na tři různá $\theta \in \{\frac{1}{2}, 1, 2\}$, současně zvolíme různé hodnoty ζ a zafixujeme $\gamma = 8$. Výsledkem je ostře klesající závislost $A(0)_c$ na ζ zobrazená na Obrázku 3.7. Z obrázku vidíme, že s rostoucím θ roste i výsledná kritická hodnota kůrovce, protože

θ má význam zdraví stromu. Vliv θ na $A(0)_c$ je při větších rychlostech ubývání sítkovic zanedbatelný, avšak závislost $A(0)_c$ na zdraví stromu se projeví při pomalém ubývání sítkovic.



Obrázek 3.7: Graf závislosti $A(0)_c = A(0)_c(\zeta)$ pro $\gamma = 8$ a tři různá θ . Žlutá (nejvyšší) čára aproximuje $A(0)_c$ pro $\theta = 2$, modrá (prostřední) pro $\theta = 1$ a červená (nejnižší) pro $\theta = \frac{1}{2}$.

3.4 Model s omezenou metabolizací pryskyřice

Upravme nyní původní model následovně:

$$\begin{aligned} \frac{dA}{dt} &= -h_0 A R && \text{kůrovec} \\ \frac{dS}{dt} &= -k_0 A S && \text{sítkovice} \\ \frac{dR}{dt} &= f_m \left(1 - \left(\frac{R}{R_m} \right)^\theta \right) S - g_m \frac{A}{A + c_m} R && \text{pryskyřice} \end{aligned}$$

Tento model je oproti deterministickému modelu s lineárními funkcemi (3.1) rozšířen o tři parametry θ , g_m a c_m . Význam parametru θ již byl vysvětlen výše. Parametr g_m ovlivňuje rychlost ubývání pryskyřice ve stromě, se zvyšujícím se g_m pryskyřice ubývá rychleji. Nese tedy informaci o tom, jakou maximální rychlostí může kůrovec pryskyřici metabolizovat. Ten pryskyřici metabolizuje a vzniká tak agregační feromon, který slouží

jako lákadlo pro jedince stejného druhu (viz výše). Logicky však nemohou metabolizovat nekonečně velkou rychlostí, tj. nekonečně velké množství pryskyřice, ale právě g_m . Při přiblížení se této rychlosti se s přibývajícím počtem jedinců rychlost úbytku pryskyřice už téměř nadále nezvyšuje. Matematicky řečeno:

$$\lim_{A \rightarrow +\infty} g_m \frac{A}{A + c_m} = g_m$$

Poslední nový parametr, c_m , pak určuje množství kůrovce, při kterém rychlost metabolizování pryskyřice dosáhne poloviny své maximální hodnoty g_m . Logicky tedy pro „malé“ c_m bude křivka výrazu $g_m \frac{A}{A+c_m}$ strmější, proto rychlost metabolizování pryskyřice větší, tudíž kritické množství kůrovce se sníží (Obrázky 3.9 a 3.10). Pokud $c_m = 0$, pak $\frac{A}{A+c_m} = 1$, což znamená, že úbytek pryskyřice ve stromu nezávisí na počtu jedinců ve stromě. Celkově funkce $g_m \frac{A}{A+c_m}$ říká, že pro velké množství kůrovce již je příspěvek každého dalšího kůrovce pro zpracování pryskyřice zanedbatelný.

Nyní vynásobením druhé rovnice výrazem $\frac{1}{S_0}$ a substitucí $\tilde{S} = \frac{S}{S_0}$ dostáváme soustavu:

$$\begin{aligned} \frac{dA}{dt} &= -h_0 A R \\ \frac{d\tilde{S}}{dt} &= -k_0 A \tilde{S} \\ \frac{dR}{dt} &= f_m S_0 \left(1 - \left(\frac{R}{R_m} \right)^\theta \right) \tilde{S} - g_m \frac{A}{A + c_m} R \end{aligned}$$

Vynásobíme-li teď první dvě rovnice výrazem $\frac{1}{R_m}$ a třetí rovnici výrazem $\frac{1}{R_m^2}$ a zavedeme-li následně substituci $\tilde{R} = \frac{R}{R_m}$, pak soustava vypadá následovně:

$$\begin{aligned} \frac{1}{R_m} \frac{dA}{dt} &= -h_0 A \tilde{R} \\ \frac{1}{R_m} \frac{d\tilde{S}}{dt} &= -\frac{k_0}{R_m} A \tilde{S} \\ \frac{1}{R_m} \frac{d\tilde{R}}{dt} &= \frac{f_m S_0}{R_m^2} \left(1 - \tilde{R}^\theta \right) \tilde{S} - \frac{g_m}{R_m} \frac{A}{A + c_m} \tilde{R} \end{aligned}$$

Nyní každou rovnici vynásobíme výrazem $\frac{1}{h_0}$ a zároveň zavedeme substituci pro přešká-

lování času $\tilde{t} = t h_0 R_m$, opět podle pravidel derivací $\frac{d}{d\tilde{t}} = \frac{1}{h_0 R_m} \frac{d}{dt}$. Dostáváme tak:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{d\tilde{t}} &= -A \tilde{R} \\ \frac{d\tilde{S}}{d\tilde{t}} &= -\frac{k_0}{h_0 R_m} A \tilde{S} \\ \frac{d\tilde{R}}{d\tilde{t}} &= \frac{f_m S_0}{h_0 R_m^2} (1 - \tilde{R}^\theta) \tilde{S} - \frac{g_m}{h_0 R_m} \frac{A}{A + c_m} \tilde{R}\end{aligned}$$

Položme nyní $\alpha = \frac{k_0}{h_0 R_m}$, $\gamma = \frac{f_m S_0}{h_0 R_m^2}$, $\beta = \frac{g_m}{h_0 R_m}$. Po této úpravě a po vypuštění vlnek dostaneme následující soustavu tří rovnic:

$$\begin{aligned}\frac{dA}{dt} &= -A R && \text{kúrovec} \\ \frac{dS}{dt} &= -\alpha A S && \text{sítkovice} \\ \frac{dR}{dt} &= \gamma (1 - R^\theta) S - \beta \frac{A}{A + c_m} R && \text{pryskyřice}\end{aligned}$$

Analýza stability ekvilibríí tohoto modelu opět není triviální z důvodu existence nulových vlastních čísel. Ekvilibria (A^*, S^*, R^*) jsou následující: $(A_1, 0, 0)$, $(0, S_2, 1)$, $(0, 0, R_3)$, $A_1 > 0, 0 < S_2 < 1, 0 \leq R_3 \leq 1$. Opět se jedná o úsečky či polopřímky neizolovaných ekvilibríí jako v modelu (3.1). Jakobiho matice pro tyto rovnice je ve tvaru:

$$J(A^*, S^*, R^*) = \begin{pmatrix} -R^* & 0 & -A^* \\ -\alpha S^* & -\alpha A^* & 0 \\ -\frac{\beta c_m R^*}{(A^* + c_m)^2} & \gamma (1 - (R^*)^\theta) & -\gamma \theta S^* (R^*)^{\theta-1} - \frac{\beta A^*}{A^* + c_m} \end{pmatrix}$$

Konkrétně tedy:

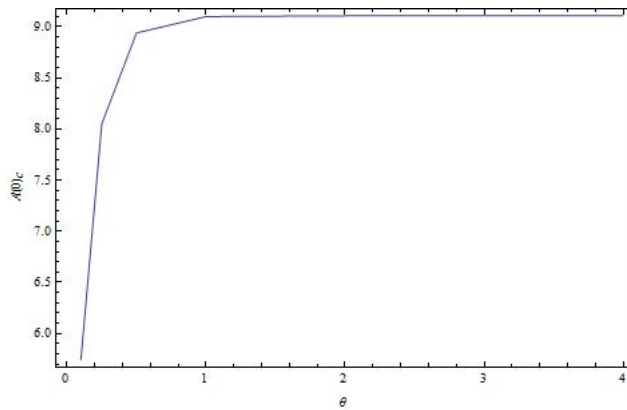
$$J(A_1, 0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & -A_1 \\ 0 & -\alpha A_1 & 0 \\ 0 & \gamma & -\frac{\beta A_1}{A_1 + c_m} \end{pmatrix}$$

$$J(0, S_2, 1) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 \\ -\alpha S_2 & 0 & 0 \\ -\frac{\beta}{c_m} & 0 & -\gamma \theta S_2 \end{pmatrix}$$

$$J(0, 0, R_3) = \begin{pmatrix} -R_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ -\frac{\beta R_3}{c_m} & \gamma(1 - R_3^\theta) & 0 \end{pmatrix}$$

Aby nevzniklo nulové vlastní číslo, muselo by existovat ekvilibrium (A^*, S^*, R^*) , $A^* > 0, R^* > 0, S^* \geq 0$. Leč toto ekvilibrium model nemá, protože nemůže nastat zároveň, aby strom přežil ($R^* > 0$) a kůrovec taktéž ($A^* > 0$).

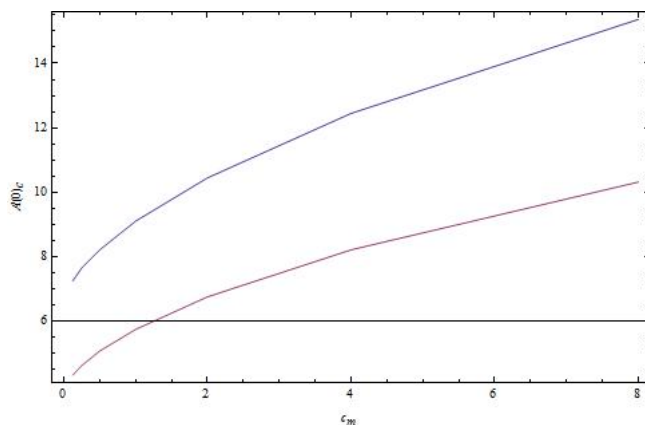
Pro počáteční simulaci zvolme $\gamma = 8, c_m = 1, \beta = 10000, \alpha = 0.0001, \theta = 1$. Odhad $A(0)_c = 9.09$ (ze simulací) se bude měnit v závislosti na změnách θ a c_m . Ponechme $c_m = 1$, postupným zvyšováním θ zjistíme, že $A(0)_c$ se mění až na druhém desetinném místě, avšak snižováním θ se výrazně snižuje $A(0)_c$, například pro $\theta = \frac{1}{10}$, $A(0)_c = 5.74$ (Obrázek 3.8). Z toho lze usuzovat, že čím méně je strom zdravý, tím více je náchylnější na kolonizování kůrovcem, protože $A(0)_c$ se snižuje, což v přírodě pozorujeme. Naopak pokud je strom zdravější než průměrně zdravý, tak to na úspěšnost parazitování kůrovce nemá vliv.



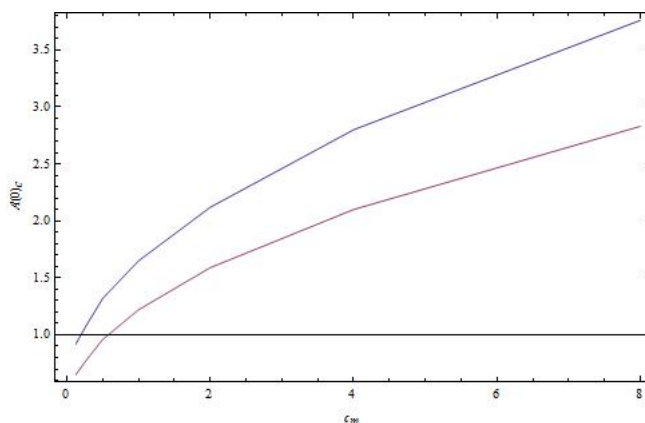
Obrázek 3.8: Graf závislosti $A(0)_c = A(0)_c(\theta)$ pro parametry $\alpha = 0.0001, \beta = 10000, \gamma = 8$ a $c_m = 1$.

Studujme tedy jen dva případy θ : $\theta = 1$ a kupříkladu $\theta = \frac{1}{10}$. Nyní ponechme $\theta = 1$ a ostatní parametry pevné, pak se zvyšujícím se c_m roste $A(0)_c$ mnohem rychleji než s θ , ne však lineárně (Obrázek 3.9). V přeneseném významu to znamená, že kritická hodnota kůrovce je tím větší, čím větší je množství kůrovce, při kterém rychlost metabolizování

dosáhne poloviny své maximální hodnoty. Řečeno biologicky, čím více musí být kůrovce, aby bylo dosaženo poloviny maximální rychlosti metabolizování pryskyřice, tím větší je hranice počtu, kterou kůrovec musí překročit, aby zdravý strom úspěšně parazitoval. Nyní zvyšme β o jeden řád a pozorujme podobnou závislost (Obrázek 3.10).



Obrázek 3.9: Graf závislosti $A(0)_c = A(0)_c(c_m)$ pro $\alpha = 0.0001$, $\beta = 10000$ a $\gamma = 8$. Modrá (vyšší) čára platí pro $\theta = 1$ a fialová (nižší) pro $\theta = \frac{1}{10}$.



Obrázek 3.10: Graf závislosti $A(0)_c = A(0)_c(c_m)$ pro $\alpha = 0.0001$, $\beta = 100000$ a $\gamma = 8$. Modrá (vyšší) čára platí pro $\theta = 1$ a fialová (nižší) pro $\theta = \frac{1}{10}$.

3.5 Model s rojením

Nyní začněme studovat model zahrnující rojení i agregaci kůrovce. Tento model bude zahrnovat nejen procesy probíhající ve stromě, tj. vzájemné působení kůrovce - strom,

ale i rojení kůrovce, jeho atrakci feromony a také jeho agregaci. Tudíž uvažujeme situaci, při níž se nejprve vyrojí nová generace kůrovce. Necht' je tedy na počátku již určitá hustota populace kůrovce volně létajícího v prostoru. Tato kategorie se napadením stromu mění v kategorii parazitickou. Avšak nejen vyhledání vhodného stromu a zavrtání se do něj ubírá jedince z této třídy. Jsou tu také predátoři, kteří požírají volně létající jedince a kteří jsou přitahováni agregačním feromonem kůrovce. Další veličina, která nás bude oproti předešlým modelům zajímat je množství feromonu. Kůrovci vypouštějí v závislosti na podmínkách dva typy feromonů. Pokud napadnou strom, začnou vypouštět tzv. agregační feromony, díky nimž přilákají další jedince stejného druhu do téhož stromu. Činí tak, aby celková hustota jejich populace ve stromě vzrostla a přesáhla kritickou hodnotu, což zapříčiní, že obrana stromu ve formě pryskyřice na kůrovce nestačí a strom uschne. V takto usychajícím stromu se teprve mohou rozmnožovat. Pokud by svými agregačními feromony nenalákali dostatek dalších jedinců a nepřekročili tak hranici nutnou pro zamoření stromu, strom se proti nim ubrání a oni zahynou. Na druhou stranu, když překročí koncentrace kůrovce ve stromě určitou mez, začnou vylučovat antiagregační feromon, který další jedince od tohoto stromu odpuzuje, aby si zbytečně nekonkurovali navzájem [Nelson & Lewis 2008; Raffa et al. 2008; Borden 1989]. Kromě dalších jedinců láká agregační feromon také predátory. Všechny tyto poznatky jsou shrnuty v následujícím modelu:

$$\begin{aligned}
\frac{dB}{dt} &= -f_P(P) B - f_C(B) C && \text{rojící se kůrovec} \\
\frac{dP}{dt} &= A f_R(R) f_A(A) - d_P P && \text{feromony} \\
\frac{dA}{dt} &= -A h(R) + f_P(P) B && \text{parazitující kůrovec} \\
\frac{dS}{dt} &= -S k(A) && \text{sítkovice} \\
\frac{dR}{dt} &= S f(R) - R g(A) && \text{pryskyřice}
\end{aligned}$$

Poslední dvě rovnice zůstaly od modelu s lineárními funkcemi (3.1) beze změny. Do třetí rovnice přibyl člen $f_P(P) B$, který vyjadřuje počet jedinců nově parazitujících strom. Stejný počet ubývá z první rovnice. Navíc z ní ještě ubývá počet jedinců, které sežere predátor, tj. $f_C(B) C$, kde C vyjadřuje počet predátorů. Předpokládejme, že $C = \alpha P$, kde $\alpha > 0$ je kladná konstanta mající jiný význam než v předchozích modelech. To

znamena předpokládejme, že počet predátorů závisí lineárně na koncentraci agregačního feromonu ve vzduchu. Druhá rovnice popisuje rychlost přírůstku koncentrace agregačního feromonu, který se ze stromu dostává do jeho okolí. V modelu se objevují dvě nové stavové proměnné, P , koncentrace agregačního feromonu, a B , počet rojících se jedinců. Agregační feromony vypouštějí pouze parazitující jedinci ve stromě. Tyto feromony však neslouží jen jako lákadlo pro příslušníky stejného druhu, ale také pro predátory. Pro predátory předpokládáme, že požívají kůrovce pouze ve fázi rojení, nikoliv však ve fázi parazitování na stromu. Tento předpoklad je ve shodě s úvahami uvedenými výše. Dále se tu vyskytují funkce, jejichž význam je následující:

- $f_P = f_P(P)$ rychlost vyhledání vhodného stromu a parazitování na něm per capita (na jedince) rojícího se kůrovce
- $f_C = f_C(B)$ rychlost požívání kůrovce predátorem per capita
- $f_R = f_R(R)$ rychlost produkování agregačního feromonu v závislosti na množství pryskyřice per capita
- $f_A = f_A(A)$ inhibice produkce feromonu per capita pro velké A , tj. z biologického hlediska efekt produkce antiagregačního feromonu

Tyto funkce lze na základě jejich biologických vlastností aproximovat například těmito předpisy:

- $f_P(P) = f_0^P + \beta P$ je zřejmě lineární, uvažme, že s narůstající koncentrací feromonu v určitém okolí stromu poroste i počet jedinců, který si tento strom zvolí (β má zde jiný význam než v předchozích modelech)
- $f_C(B) = \lambda B$ je také zvolena jako lineární, což lze interpretovat takto: čím více bude rojících se jedinců, tím více jich predátoři sežerou
- $f_R(R) = f_m^R \frac{R}{R+c_m^R}$, v tomto případě se jedná o tzv. saturační funkci, její limita je rovna f_m^R , což znamená, že pro malá R se chová jako lineární funkce, pro velká R je

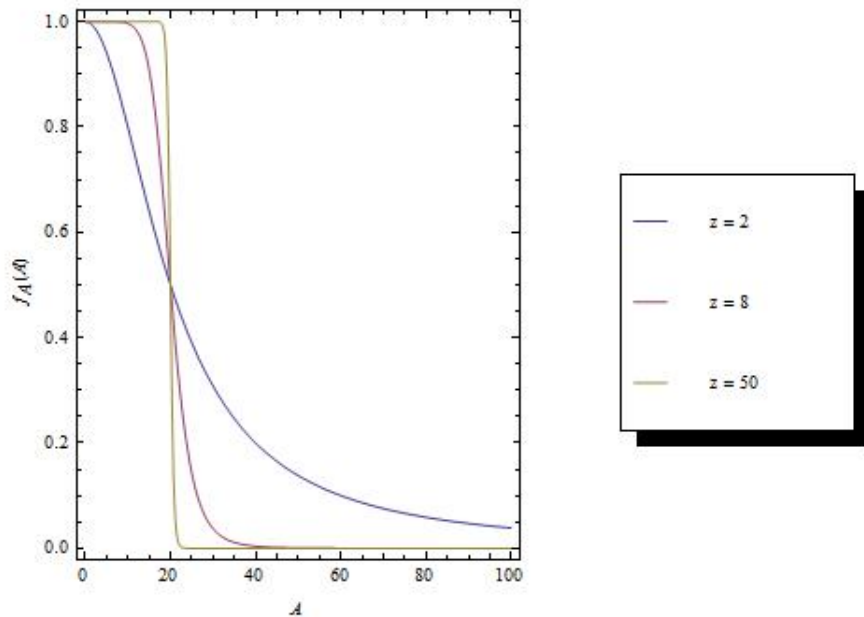
však omezená, pro velké hodnoty R je příspěvek jakéhokoliv dalšího R zanedbatelný, také z biologického hlediska: rychlost produkce feromonu kůrovcem nemůže být logicky neomezená pro velké hodnoty pryskyřice ve stromě

- $f_A(A) = 1 - \frac{A^z}{A^z + (c_m^A)^z} = \frac{(c_m^A)^z}{(c_m^A)^z + A^z}$, přičemž c_m^A je kritický počet kůrovce ve stromě, při jehož překročení přestává kůrovec produkovat agregační feromon a začíná produkovat antiagregační feromon. Jedná se o ostře klesající funkci. Při větším z inhibice (tj. utlumení) nastupuje rychleji (Obrázek 3.11) a limitně pro z rostoucí nade všechny meze je tato funkce po částech konstantní.

$$\lim_{z \rightarrow \infty} \left(1 - \frac{A^z}{A^z + (c_m^A)^z} \right) = \lim_{z \rightarrow \infty} \frac{(c_m^A)^z}{(c_m^A)^z + A^z} = 0 \quad \text{pro } c_m^A < A,$$

$$\lim_{z \rightarrow \infty} \frac{(c_m^A)^z}{(c_m^A)^z + A^z} = \frac{1}{2} \quad \text{pro } c_m^A = A,$$

$$\lim_{z \rightarrow \infty} \frac{(c_m^A)^z}{(c_m^A)^z + A^z} = 1 \quad \text{pro } c_m^A > A.$$



Obrázek 3.11: Graf závislosti $f_A = f_A(A)$ pro $z = \{2, 8, 50\}$ a pro parametr c_m^A pevný.

Význam koeficientů přehledně níže, viz Tabulka 3.1. Ostatní funkce jsou pouze s malými odlišnostmi oproti modelu (3.1):

- $h(R) = h_0 R$,
- $k(A) = k_0 A$,
- $f(R) = f_m \left(1 - \left(\frac{R}{R_m}\right)^\theta\right)$ zde je tedy navíc exponent θ , jehož význam jsem vysvětlil výše,
- $g(A) = g_0 A$.

Dosadíme-li zde odvozené předpisy funkcí do modelu o pěti rovnicích, přihlédneme-li k tomu, že $C = \alpha P$ (viz výše) a nadefinujeme-li zde nový parametr $\delta := \alpha \lambda$, tak obdržíme:

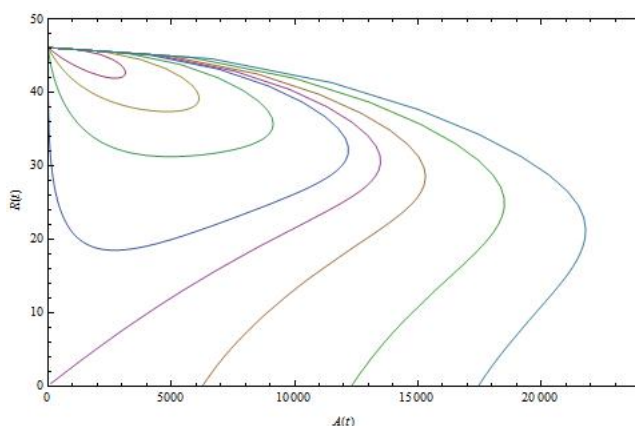
$$\begin{aligned}
\frac{dB}{dt} &= -(f_0^P + \beta P) B - \delta B P && \text{rojící se kůrovec} \\
\frac{dP}{dt} &= A f_m^R \frac{R}{R + c_m^R} \frac{(c_m^A)^z}{(c_m^A)^z + A^z} - d_p P && \text{feromony} \\
\frac{dA}{dt} &= -A h_0 R + (f_0^P + \beta P) B && \text{parazitující kůrovec} \\
\frac{dS}{dt} &= -S k_0 A && \text{sítkovice} \\
\frac{dR}{dt} &= S f_m \left(1 - \left(\frac{R}{R_m}\right)^\theta\right) - g_0 A R && \text{pryskyřice}
\end{aligned} \tag{3.4}$$

Ekvilibria $(B^*, P^*, A^*, S^*, R^*)$ tohoto modelu jsou následující. S přihlédnutím k rovnici pro sítkovice (S) zjistíme, že alespoň jedna z proměnných A a S musí být rovna nule. Z této dedukce vyplývají tato ekvilibria: $(0, 0, \bar{A}, 0, 0)$, $(0, 0, 0, \bar{S}, R_m)$, $(0, 0, 0, 0, \bar{R})$, splňující tyto podmínky: $\bar{A} > 0, 0 < \bar{S} < 1, 0 \leq \bar{R} \leq 1$. Opět se jedná o množiny ekvilibrií spíše než jednotlivá izolovaná ekvilibria. Za zmínku stojí, že neexistuje ekvilibrium takové, aby $B > 0, P > 0$. Jestliže provedeme klasickou analýzu stability nelineárního systému (3.4) pomocí linearizace, zjistíme, že ohledně stability neumíme rozhodnout, jelikož Jakobiány všech ekvilibrií obsahují vždy alespoň jedno nulové vlastní číslo.

Proto se zaměříme na simulace. Analogicky jako v jednoduchém modelu bez agregace nás bude zajímat určitá kritická hodnota $B(0)_c$, při jejímž překročení dokáže populace kůrovce obranu zdravých stromů překonat a rozmnožit se, avšak pokud je kůrovce méně,

nepřežijí. $B(0)_c$ tedy vyjadřuje mezní hodnotu hustoty populace rojícího se kůrovce. Jelikož tento model na rozdíl od předchozích zahrnuje predátory, budeme studovat zejména vliv predátorů na tuto kritickou hodnotu hustoty populace, tj. $B(0)_c = B(0)_c(\delta)$. Nejprve nalezneme $B(0)_c$ při „rozumně“ stanovených hodnotách koeficientů (Tabulka 3.1) a $\delta = 0$.

Analogicky jako u všech předchozích modelů mohou nastat tři situace. Buď strom přežije, kůrovec zahyne, nebo naopak strom uschne a kůrovec se rozmnoží, respektive poslední je mezní situace, kdy strom uschne, ale zbylá pryskyřice stačí kůrovce zahubit. Do této situace se systém dostane právě z počáteční podmínky $B(0)_c$. Pro $B(0) > B(0)_c$ obdržíme podle simulací $\bar{R} = 0$, $\bar{S} = 0$, $\bar{A} > 0$, čili kůrovec zničí strom, ve kterém se rozmnoží, na druhé straně pro $B(0) < B(0)_c$ dostaneme $\bar{R} = R_m$, $\bar{S} > 0$, $\bar{A} = 0$, tudíž kůrovec zahyne a strom nadále roste (Obrázky 3.12 a 3.13 a 3.14).

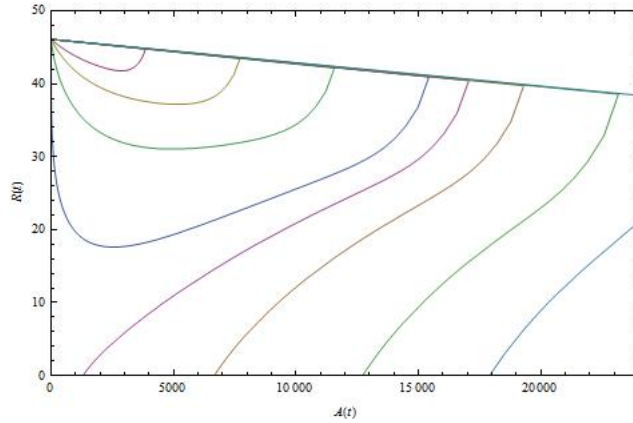


Obrázek 3.12: Trajektorie modelu (3.4) s rojením. Tyto trajektorie vzniknou pro parametry z Tabulky (3.1), $\delta = 0$ a různé počáteční podmínky $B(0) > 0$. Počáteční podmínka, jejíž trajektorie směřuje do počátku $(A, R) = (0, 0)$, se nazývá kritické počáteční množství rojícího se kůrovce a značíme jej $B(0)_c$. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

Porovnáme-li model s rojením s modelem bez rojení, zjistíme, že při určitých konstelacích parametrů obdržíme velice podobné trajektorie (srovnej kupříkladu Obrázek 3.1 a Obrázek 3.13). Vzhledem k tomu, že model s rojením je složen z pěti diferenciálních rovnic, lze uvažovat nad tím, zda rojení nepominout a počítat pouze zjednodušený model. Potvrdíme tak za jistých podmínek hypotézu, že rojení není třeba uvažovat díky rozdílnosti

Tabulka 3.1: Tato tabulka obsahuje všechny parametry modelu s rojením, jejich označení, význam, hodnotu používanou při počítačových simulacích a referenci. Značka p.c. znamená per capita.

Parametr	Význam	Hodnota	Reference
f_0^P	Rychlost vyhledání stromu bez feromonů	0.1	zvoleno
β	Rychlost vyhledání stromu	0.1	zvoleno
δ	Součin rychl. požívání kůrovce a objevování predátorů p.c.	různé	zvoleno
f_m^R	Max. rychlost produkce feromonu p.c.	1	zvoleno
c_m^R	Množství pryskyřice, při níž $f_m^R \rightarrow \frac{1}{2} f_m^R$	$\frac{R_m}{2}$	Nelson & Lewis [2008]
c_m^A	Množství kůrovce, při němž $f_m^R \rightarrow \frac{1}{2} f_m^R$ (inhibice)	10	zvoleno
z	Parametr určující max. rychlost změny funkce f_A	2	zvoleno
d_P	Rychlost odbourávání feromonu v prostředí	0.01	zvoleno
h_0	Mortalita kůrovce způsobená pryskyřicí p.c.	0.0003869	Nelson & Lewis [2008]
k_0	Rychlost odumírání sítkovic způsobená kůrovcem p.c.	$2.1 \cdot 10^{-6}$	Nelson & Lewis [2008]
f_m	Maximální hodnota produkce pryskyřice na jednu cévu	$8 h_0 R_m$	Nelson & Lewis [2008]
R_m	Maximální hodnota pryskyřice ve stromě	46.1	Nelson & Lewis [2008]
θ	Zdraví stromu	1	zvoleno
g_0	Rychlost úbytku pryskyřice způsobená kůrovcem p.c.	$4.44 \cdot 10^{-6}$	Nelson & Lewis [2008]

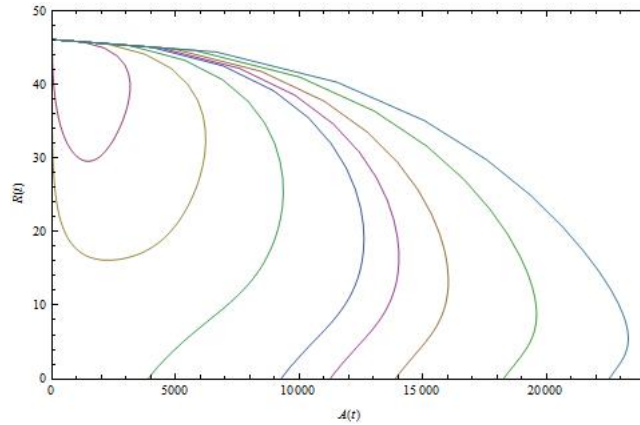


Obrázek 3.13: Trajektorie modelu (3.4) s rojením. Tyto trajektorie vzniknou pro $f_0^P > 2$ a ostatní parametry podle Tabulky 3.1 nebo pro $\beta > 50$ a ostatní parametry podle Tabulky 3.1 nebo pro $z < 1$ a ostatní parametry podle Tabulky 3.1 nebo i pro jiné kombinace parametrů, ve všech případech však $\delta = 1$ a různé počáteční podmínky $B(0)$. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

v době trvání rojení a parazitování [Nelson & Lewis 2008]. Na druhou stranu, odlišné trajektorie Obrázků 3.1 a 3.14 implikují, že model s rojením má za určitých podmínek smysl studovat, zejména chceme-li explicitně modelovat vliv predátora přitahovaného agregačními feromony kůrovce.

Jak jsem se již zmínil, dále se budeme zabývat otázkou, jak se mění kritické množství rojícího se kůrovce v závislosti na výskytu a „žravosti“ predátorů. Ze simulací zjistíme, že pro parametry v Tabulce 3.1 je tato hodnota přibližně $B(0)_c = 17755$. Ponechme tedy všechny parametry vyjma δ stejné a prostudujme závislost kritické hodnoty na tomto parametru (Obrázek 3.15). Hodnota $B(0)_c$ s rostoucím δ roste, přičemž rychlost růstu klesá. Je tedy patrné, že s rostoucím výskytem a „žravostí“ predátorů se kritická hodnota zvyšuje, což při kontrole populací kůrovce požadujeme.

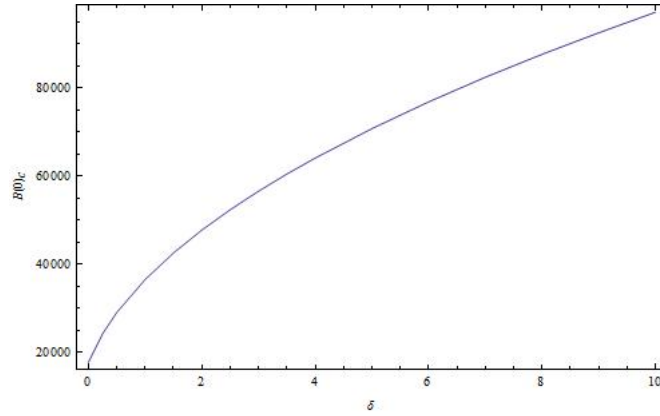
Další oblastí našeho zájmu se stane závislost kritické hodnoty $B(0)_c$ rojícího se kůrovce na těch parametrech, které jsme v předchozích modelech nezkoumali. Patří mezi ně β , f_m^R a c_m^A . Poněvadž první z nich znamená rychlost, s níž kůvec po vyrojení nachází vhodný strom k parazitování, lze očekávat ostře klesající závislost. Náš model toto potvrzuje (Obrázek 3.16). Tuto závislost považuji za důležitou, jelikož při ochraně stromů



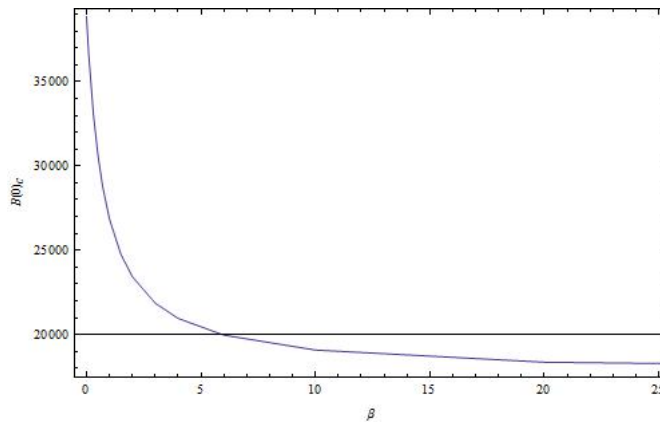
Obrázek 3.14: Trajektorie modelu (3.4) s rojením. Tyto trajektorie vzniknou pro $\theta = \frac{1}{10}$, $\delta = 1$, ostatní parametry podle Tabulky 3.1 a různé počáteční podmínky $B(0)$. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

spojené s kůrovcem se velmi dbá na zhoršení životních podmínek kůrovce. Patří mezi ně kontroly systému jako jsou feromonové lapače, transport napadených stromů, feromonové pesticidy aj. (viz kapitola 4), které vedou k tomu, že kůrovec obtížněji a tím pádem pomaleji hledá a nachází hostitelský strom. Je zřejmé, že pokud kůrovec dokáže rychleji najít vhodný strom k parazitování, a tedy snáze parazituje, například ve velmi poškozených lesích, kritická hodnota nutná k překonání obrany stromu rychle klesá. Proto se tak snadno rozšiřuje a rozmnožuje po polomech. Z čehož vyplývá, že jakýkoliv zásah do systému snižující tuto rychlost β se projeví zvýšením kritické hodnoty $B(0)_c$, což je při kontrolách těchto systémů zapotřebí.

Následující závislost na parametru f_m^R , čili na maximální rychlosti produkce agregačních feromonů, je naopak ostře rostoucí (Obrázek 3.17). Ač by se mohlo zdát, že když může kůrovec produkovat více feromonů, pak k sobě naláká více jedinců stejného druhu a tedy $B(0)_c$ by bylo nižší, není tomu tak. Výsledná závislost je naopak ostře rostoucí. To způsobují predátoři, jejichž vliv na tuto dynamiku je rozhodující, protože s rostoucí maximální produkcí feromonu roste i nasycenost vzduchu feromonem, kterážto láká predátory ke stromům. A proto se zvyšující se maximální produkcí feromonu roste i kritická hodnota $B(0)_c$. Nasycenost vzduchu feromonem lze zajistit rozumnou aplikací agregačních feromonů (viz kapitola 4).

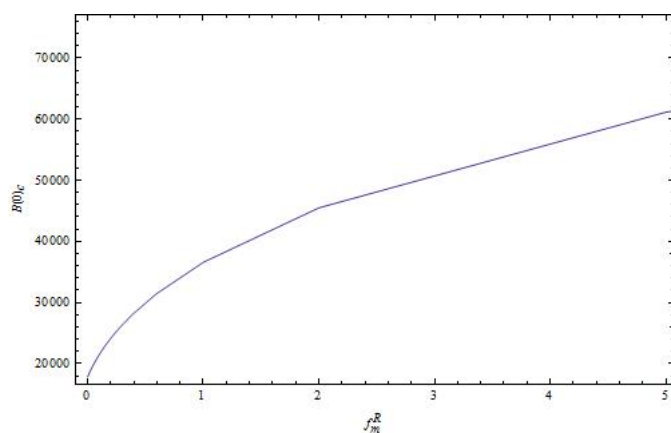


Obrázek 3.15: Graf závislosti $B(0)_c = B(0)_c(\delta)$. $B(0)_c$ s rostoucím δ roste, přičemž rychlost růstu klesá. Číselné hodnoty všech ostatních parametrů jsou v Tabulce 3.1.

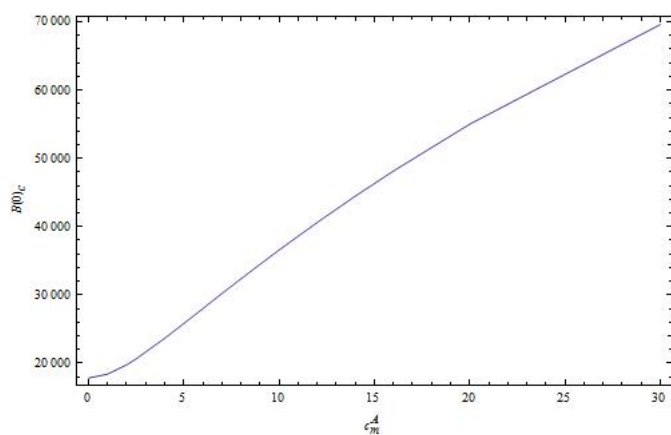


Obrázek 3.16: Graf závislosti $B(0)_c = B(0)_c(\beta)$. $B(0)_c$ s rostoucím β klesá, přičemž rychlost poklesu klesá. Číselné hodnoty všech ostatních parametrů jsou v Tabulce 3.1.

Konečně, závislost kritické hodnoty rojícího se kůrovce na c_m^A je ostře rostoucí (Obrázek 3.18). Jelikož c_m^A znamená množství kůrovce, při němž rychlost produkce agregačního feromonu dosáhne poloviny své maximální hodnoty, čili přibližně množství kůrovce, při jehož překročení namísto agregačního feromonu produkuje kůrvec feromon antiagregační, lze pozorovat, že s rostoucí touto hodnotou poroste přibližně úměrně i $B(0)_c$. Opět zde svou roli hrají predátoři, neboť produkce feromonu trvá déle a jeho koncentrace v prostředí se zvyšuje.



Obrázek 3.17: Graf závislosti $B(0)_c = B(0)_c(f_m^R)$. $B(0)_c$ s rostoucím f_m^R roste, přičemž rychlost růstu klesá. Číselné hodnoty všech ostatních parametrů jsou v Tabulce 3.1.



Obrázek 3.18: Graf závislosti $B(0)_c = B(0)_c(c_m^A)$. $B(0)_c$ s rostoucím c_m^A roste, téměř lineárně. Číselné hodnoty všech ostatních parametrů jsou v Tabulce 3.1.

Kapitola 4

Diskrétní model: úroveň lesa

4.1 Základní model bez kontroly

Nyní se nechme inspirovat prací Stenseth (1989). Dosud jsme uvažovali pouze spojité modely na úrovni jednoho stromu a jeho blízkého okolí. Uvažujme nyní model na úrovni celého lesa s diskretním časem. Diskrétní model umožňuje rozdělit proces do několika pod-procesů, které probíhají jeden za druhým. Tento model sice přehlíží vzájemné působení mezi stromem a kůrovcem, avšak lépe přibližuje životní cyklus kůrovce. Životní cyklus kůrovce lze rozdělit do třech hlavních etap: rojení, parazitování a rozmnožování, a přezimování. Předpokládejme, že kůrovci se množí jednou do roka a přezimují pouze nově narození. Necht N_t je množství dospělých jedinců, kteří přezimují do jara v roce t . Pak

$$N_{t+1} = R N_t,$$

přičemž $R = R(N_t)$ udává změnu v populaci za jeden rok.

Funkce R je složena z různých funkcí (pravděpodobností), tak jak tyto funkce (pravděpodobnosti) převádí počty kůrovce mezi jednotlivými kategoriemi rojení, parazitování, rozmnožování a následného dalšího jarního rojení. První pravděpodobnost, nazvěme ji g , převádí hustotu přezimujících jedinců (N_t) na hustotu jedinců parazitujících (A_t). Necht

H_t značí hustotu stromů, myšleno v množství plochy kůry, na níž mohou „přistávat“, pak

$$A_t = g(N_t, H_t) N_t.$$

Podle Kausrud et al. (2012) závisí tato funkce kromě jiného i na větru a teplotě. Druhá pravděpodobnost, kupříkladu f , definuje vztah mezi hustotou parazitujících kůrovců a hustotou nově vylíhlých jedinců, kteří se rojí (E_t), tj.

$$E_t = f\left(\frac{A_t}{H_t}\right) A_t,$$

kde $\frac{A_t}{H_t}$ má význam hustoty kůrovce na jednotkovou plochu kůry. Podle Kausrud et al. (2012) dosahuje rychlost rozmnožování na jedince nejvyšších hodnot v řídkých populacích kůrovce parazitujících na suchých stromech. Konečně pravděpodobnost přezimování, která uzavírá jednorocní cyklus, tj. vztah mezi E_t a N_{t+1} vyjadřuje s , kterou lze uvažovat nezávislou na hustotě populace kůrovce i na hustotě stromů, tedy

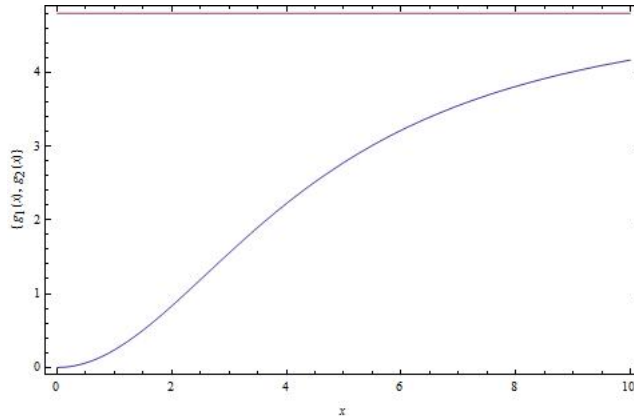
$$N_{t+1} = s E_t.$$

Celkem tedy

$$N_{t+1} = s E_t = s f\left(\frac{A_t}{H_t}\right) A_t = s f\left(\frac{g(N_t, H_t) N_t}{H_t}\right) g(N_t, H_t) N_t.$$

Uvažujme situaci, kdy kritická hranice pro úspěšné rozmnožení kůrovce byla překonána. Pravděpodobnost f je zřejmě funkce klesající. Tento průběh lze vysvětlit faktem, že čím více je kůrovce na určitou plochu, tím více si konkurují. Avšak pro „malé“ $\frac{A_t}{H_t}$ lze považovat f za konstantní. Dále uvažujme situaci rojení, při níž si kůrovec může vybrat mezi oslabenými(1) a zdravými(2) stromy, přičemž stromů v obou kategoriích je dostatek. Tento předpoklad nám funkci $g = g(N_t, H_t)$ zjednodušuje na funkci $g = g(N_t)$. Pokud je strom oslabený, či dokonce suchý, pak g má opět klesající tvar, jelikož pro „malé“ hodnoty přezimujících si jedinci na stromě vadit nebudou (tj. konstantní), avšak poté začnou vypouštět antiagregační feromony, čili budou odpuzovat další jedince. Zatímco u živých stromů má funkce g pro řídkou populaci kůrovce sigmoidální tvar, protože u kůrovce vzniká Allee efekt (viz výše) díky obraně stromu, pro větší populaci je opět klesající

(antiagregace). Předpokládejme však, že studujeme dostatečně řídkou populaci kůrovce, tzn. že pravděpodobnost uchycení na oslabeném stromě je konstantní, respektive na zdravém stromě má ostře rostoucí sigmoidální průběh (Obrázek 4.1). Neuvažujeme tedy vlivy antiagregačních feromonů, které by se projevíly klesajícími částmi křivek v hustších populacích. Jednak nás totiž v téhle chvíli zajímá jen dynamika malých populací, s cílem předcházet velkým epidemiím, jednak si problém výrazně zjednodušíme po matematické stránce.



Obrázek 4.1: Závislost $g = g(x)$, tj. funkce rojení závislá na hustotě populace přežívajícího kůrovce. Modrá sigmoidální křivka ukazuje Allee efekt způsobený přirozenou obranou stromu, zatímco červená (konstantní) přímka značí nezávislost této funkce pro stromy suché. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

Tyto úvahy lze formalizovat následovně

$$f(x) = f, \quad g_1(x) = g_1 \quad \text{a} \quad g_2(x) = g_2 \frac{x^2}{x^2 + w}.$$

Pokud uvažujeme les, ve kterém se nachází jak zdravé, tak oslabené stromy (běžně), tak $g(x)$ bude lineární kombinací $g_1(x)$ a $g_2(x)$ s určitým parametrem λ , kde λ značí procento poškozených stromů v lese:

$$g(N_t) = \lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w}$$

Celkově tedy

$$N_{t+1} = s \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} \right) f N_t. \quad (4.1)$$

Uvažujme $N_t > 0$, pak tedy dělením předchozí rovnice N_t obdržíme

$$R(N_t) := \frac{N_{t+1}}{N_t} = s \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} \right) f.$$

Nyní

$$\lim_{N_t \rightarrow 0} R(N_t) = \lim_{N_t \rightarrow 0} s \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} \right) f = s f \lambda g_1,$$

protože

$$\lim_{N_t \rightarrow 0} (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} = 0.$$

Toto přibližně odvozuje i Stenseth (1989), jehož změna v populaci za jeden rok má následující tvar: $R = \beta (1 - \mu_s) \gamma_s$. Zde β má význam rychlosti rozmnožování, μ_s znamená pravděpodobnost úmrtí a γ_s značí pravděpodobnost nalezení hostitelského stromu na jaře. Také platí, že

$$\lim_{N_t \rightarrow \infty} R(N_t) = \lim_{N_t \rightarrow \infty} s \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} \right) f = s (\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2) f,$$

protože

$$\lim_{N_t \rightarrow \infty} (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} = (1 - \lambda) g_2.$$

Platí

$$s f \lambda g_1 < s (\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2) f.$$

A podle pravidel derivací také platí následující:

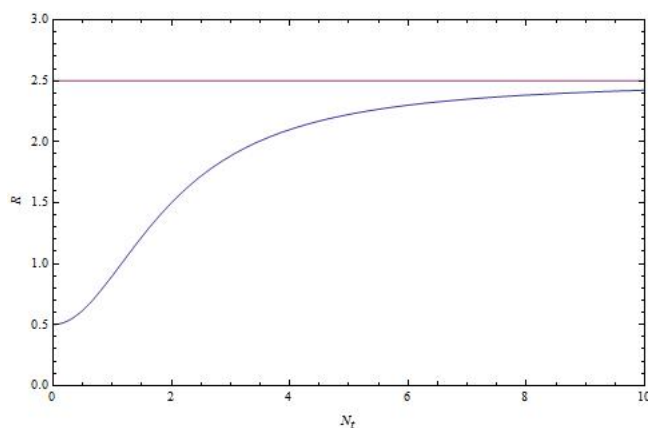
$$\frac{d(R(N_t))}{dN_t} = \frac{d \left(s \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w} \right) f \right)}{dN_t} = s f \left(\lambda g_1 + (1 - \lambda) g_2 \frac{2N_t w}{(N_t^2 + w)^2} \right).$$

Nyní protože $s, f, g_1, g_2, N_t, w > 0$ a $\lambda \in \langle 0, 1 \rangle$, tak

$$\frac{d(R(N_t))}{dN_t} > 0,$$

a proto $R(N_t)$ je funkce ostře rostoucí. Z těchto dílčích výsledků lze vyvodit následující závěr. Funkci $R(N_t)$ označujme jako změnu v populaci za jeden rok, nebo jako růstovou

rychlost populace na jednoho jedince (per capita). Tato růstová rychlost je vždy kladná, ostře rostoucí a omezená funkce hustoty populace, což znamená, že „velké“ populace rostou rychlejším (ale konečným) tempem než „malé“ (Obrázek 4.2). To lze považovat za částečné vysvětlení rychlého rozmnožování velkých populací např. v Bavorském národním parku, nazývaného kůrovcová kalamita (kůrovec se v poškozených stromech rozmnoží natolik, že v příští generaci snadno kolonizuje zdravé stromy v okolí).



Obrázek 4.2: Závislost růstové rychlosti per capita na hustotě populace $R = R(N_t)$, mající sigmoidální tvar s nenulovou hodnotou pro velmi nízký stav populace. Pro velmi velkou hustotu populace kůrovce se růstová rychlost limitně přibližuje určité limitní hodnotě. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

4.2 Model s kontrolou

Jelikož člověk se snaží chovat hospodárně, jeho záměrem se stala ochrana lesa (ovšem nejen) před kůrovcem. Z praxe lesníků vyloučily různé typy strategií, kterak populace kůrovce kontrolovat. Cílem se stalo pěstovat stromy odolné k napadení kůrovcem, nevysazovat monokultury jednotlivých druhů, nýbrž smysluplně smíšené lesy. Jsou totiž odolnější vůči polomům a mívají také efektivnější obranu [Kausrud et al. 2012]. Dalším cílem je snížení stresu stromů, čímž se myslí pěstování stromu na vhodném místě, snaha nenarušovat kořeny ani nadzemní části a v neposlední řadě také prořezávání hustých porostů. Samozřejmostí je taktéž nehromadit nařezané dříví v blízkosti živých stromů.

Tyto mechanismy jsou nutnou součástí práce lesníků mající za následek zvýšení zdraví stromu [Seybold et al. 2008].

Pokud se budeme věnovat kategorii dospělců kůrovce, jsou asi čtyři následující základní metody, jak populaci kůrovce kontrolovat. Předchozí model (4.1) těmito strategiemi pozměníme. První z nich je aplikace pesticidů na rojící se jedince (myšleno na nově narozené na podzim, ba i na rojící se dospělé po jaru). Pokud v modelu (4.1) je s pravděpodobnost přezimování, tak nyní obdržíme $p_1 s$, $0 < p_1 < 1$, takže

$$N_{t+1} = p_1 s E_t$$

(při ponechání předchozího značení). Jelikož v modelu bez kontroly g značí pravděpodobnost úspěšné okupace stromu, zde lze tuto pravděpodobnost vyjádřit výrazem $p_1 g$, $0 < p_1 < 1$ tj.

$$A_t = p_1 g N_t.$$

Pro jednoduchost předpokládejme, že pravděpodobnost přežití aplikace pesticidů (p_1) je stejná jak na podzim, tak na jaře. Tato kontrola s sebou přináší určitá úskalí, protože kupříkladu v národních parcích je používání chemických látek omezeno, nebo dokonce zakázáno. Nejvýznamnější úspěch však zaznamenala strategie „beat the beatles at their own game“ prováděná pomocí tzv. lapáků a lapačů kůrovce [Borden 1989]. Kůrovce lze vábit jednak do suchých stromů, které se po napadení, avšak před rojením, z lesa odvezou (lapáky), nebo na umělé feromony v dřevěných budkách (lapače), které lze potkat nejen v NP Šumava [Kausrud et al. 2012]. Tato kontrola se používá po celý rok, to znamená, že tento mechanismus opět snižuje pravděpodobnost přezimování s na $p_2 s$, $0 < p_2 < 1$, tudíž

$$N_{t+1} = p_1 p_2 s E_t.$$

Analogicky se snižuje pravděpodobnost úspěšné agregace z g na $p_2 g$, $0 < p_2 < 1$, tj.

$$A_t = p_1 p_2 g N_t.$$

Opět předpokládejme, že pravděpodobnost nenalákání kůrovce lapákem či lapačem je stejná na podzim i na jaře. Na rozdíl od použití pesticidů není lapák ani lapač škodlivý

pro životní prostředí. Tato metoda může být jak neefektivní, tak může sloužit ke snížení počtu jedinců v následující generaci [Kausrud et al. 2012]. Třetí kontrolou, která se běžně využívá při lesních polomech nebo jiných katastrofách, je snížení počtu oslabených stromů. Pokud se nejedná o velké lesní polomy, tak problémem zůstává vyhledávání takových stromů, jelikož často jsou tyto stromy nalezeny, když je většina mladých jedinců již opustila, což je pozdě. Pro obnovu lesa po velkých přírodních katastrofách je doporučováno ponechat les bez zásahu, což bývá efektivnější, než poničené stromy pokácet, nechat ležet, nebo je zbavit kůry [Kausrud et al. 2012]. Předpokládejme však, že v lese zásahy provádíme a to jednak odkůrováním stromů a ponecháním jejich hmoty na místě, jednak odvezením oslabených stromů a jejich následné zpracování na pile. Tuto metodu je zapotřebí praktikovat preventivně s cílem snížení produkce agregačních feromonů [Borden 1989]. Tak jako tak klesá procento oslabených stromů z λ na $p_3 \lambda$, $0 < p_3 < 1$. Tedy

$$g(N_t) = p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + w}.$$

Vhodnost a efektivita tohoto druhu kontroly vzrůstá s rychlejším lesnickým zásahem. Je to zapotřebí provést co nejdříve po zjištění přítomnosti kůrovce uvnitř stromu, abychom spolu se stromem odvezli z lesa co největší množství kůrovce. Další možností, jak kontrolovat populace kůrovce, je aplikace antiagregačních feromonů na stromy, které jsou již kůrovcem zasaženy. Cíl této strategie je opět snížení produkce agregačních feromonů [Borden 1989]. Toto vede ke zvýšení z w na $p_4 w$, $p_4 > 1$, tj.

$$g(N_t) = p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w}.$$

Jsou i jiné metody kontroly, jako např. aplikace agregačních feromonů na již napadené stromy za účelem vysoké koncentrace „útoků“ kůrovce a jejich následné odstranění [Borden 1989], jimiž se však zabývat nebudeme. Celkově tedy

$$N_{t+1} = p_1^2 p_2^2 s \left(p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w} \right) f N_t. \quad (4.2)$$

Označme $p_{12} := (p_1 p_2)^2$. Nyní opět spočítáme limity $R(N_t)$ pro $N_t \rightarrow 0$ a $N_t \rightarrow \infty$:

$$\lim_{N_t \rightarrow 0} R(N_t) = \lim_{N_t \rightarrow 0} p_{12} s \left(p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w} \right) f = p_{12} p_3 s \lambda g_1 f,$$

protože

$$\lim_{N_t \rightarrow 0} (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w} = 0.$$

Analogicky

$$\begin{aligned} \lim_{N_t \rightarrow \infty} R(N_t) &= \lim_{N_t \rightarrow \infty} p_{12} s \left(p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w} \right) f = \\ &= p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2), \end{aligned}$$

protože

$$\lim_{N_t \rightarrow \infty} (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_t^2}{N_t^2 + p_4 w} = (1 - p_3 \lambda) g_2.$$

Platí tedy

$$s f \lambda g_1 > p_{12} p_3 s \lambda g_1 f \quad \text{a také} \quad p_{12} p_3 s \lambda g_1 f < p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2).$$

Důležitější než hodnoty limit je však pozice „kritické“ hustoty populace N_c , pro kterou $R(N_c) = 1$, tudíž hodnota neznámého ekvilibria N_c (pokud však existuje). Populace se totiž pro $R < 1$ snižuje, kdežto pro $R > 1$ hustota populace roste. Abychom prováděli kontrolní zásahy co nejefektivněji, požadujeme, aby $R(N) < 1$ pro co největší rozsah hodnot N . Biologicky řečeno, chceme dosáhnout toho, aby se hustota populace kůrovce snižovala i při relativně vysokých hustotách jeho populace. Toho lze dosáhnout dvěma způsoby, podle typu kontroly. Strategie jako antiagregační feromony a odkůrování suchých stromů lze považovat za první typ kontroly, který primárně nesnižuje hustotu populace kůrovce (avšak činí to jako svůj důsledek v následujících generacích), nýbrž zvyšuje N_c . Čímž docílíme toho, že je potřeba většího množství kůrovce, aby jejich růstová rychlost $R > 1$. Na druhé straně, strategie pesticidů, lapačů a snižování počtu oslabených stromů přímo snižují počty kůrovce. Pomocí těchto metod tedy lze snížit počet jedinců tak, aby $R < 1$, tj. například zajistit, aby $s f \lambda g_1 < 1$, poněvadž v opačném případě bychom obdrželi $R > 1 \quad \forall N > 0$, tedy populace by rostla i pro velmi malé množství kůrovce. Touto metodou tedy lze současný stav populace snížit pod její kritickou hodnotu a následně již používat metodu první. Účinnou kontrolu lze zajistit kombinací obou strategií, tj. jak zvyšováním kritické hodnoty populace kůrovce, tak snižováním jeho

současného počtu [Tobin et al. 2011]. Příkladem může být metoda kombinující agregační a antiagregační feromony, při níž agregační feromony přimějí kůrovce k útoku, leč antiagregační zaručí řídkou populaci ve stromech, tudíž stromy přežijí díky své vlastní obraně a útočící kůrovci se chytí do lapačů [Borden 1989].

Nyní se pokusme nalézt N_c :

$$R(N_c) = 1 \Leftrightarrow p_{12} s \left(p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_c^2}{N_c^2 + p_4 w} \right) f = 1 \quad (4.3)$$

Uvažujeme $p_{12}, s, f \neq 0$ a tedy

$$p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 \frac{N_c^2}{N_c^2 + p_4 w} = \frac{1}{p_{12} s f}.$$

Dále

$$\begin{aligned} N_c^2 p_3 \lambda g_1 + p_4 w p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2 N_c^2 &= \frac{N_c^2}{p_{12} s f} + \frac{p_4 w}{p_{12} s f} \\ N_c^2 \left(p_3 \lambda g_1 - \frac{1}{p_{12} s f} + (1 - p_3 \lambda) g_2 \right) &= -p_4 w p_3 \lambda g_1 + \frac{p_4 w}{p_{12} s f} \end{aligned}$$

Podělením za předpokladu, že jmenovatel je různý od nuly, obdržíme

$$N_c^2 = \frac{p_4 w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1)}{p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1}. \quad (4.4)$$

Aby toto ekvilibrium bylo biologicky smysluplné, musí platit $N_c^2 > 0$, tedy

$$\frac{p_4 w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1)}{p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1} > 0.$$

Nastávají dvě možnosti, a to

$$p_4 w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1) > 0 \quad (4.5)$$

a

$$p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1 > 0, \quad (4.6)$$

nebo druhá možnost

$$p_4 w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1) < 0$$

a

$$p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1 < 0.$$

Prozkoumejme nyní první možnost. Z podmínky pro čítele (4.5) obdržíme $s f \lambda g_1 < \frac{1}{p_{12} p_3}$ a z podmínky pro jmenovatele (4.6) obdržíme $p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) > 1$, což lze zaručit, protože jinak by $R(N) < 1 \forall N > 0$, což nás nezajímá. Druhou dvojici podmínek přeformulovanou jako $s f \lambda g_1 > \frac{1}{p_{12} p_3} > 1$ a $p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) < 1$ však nelze splnit zároveň, poněvadž pokud by platila první z nich, tj. $s f \lambda g_1 > 1$, tak by to znamenalo, že neexistuje vnitřní ekvilibrium N_c . A tedy uvažujme pouze první dvojici podmínek (4.5) a (4.6). Poté

$$N_c = \left(\frac{p_4 w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1)}{p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1} \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Stabilitu kteréhokoliv ekvilibria ověřujeme následovně. Víme, že

$$N_{t+1} = N_t R(N_t) =: f(N_t)$$

a pro ekvilibrium platí

$$N^* = f(N^*) \Leftrightarrow N^* = N^* R(N^*) \Leftrightarrow R(N^*) = 1.$$

Spočtěme nyní derivaci

$$f'(N_t) = (N_t R(N_t))' = R(N_t) + p_{12} s f g_2 (1 - p_3 \lambda) \frac{2N_t^2 p_4 w}{(N_t^2 + p_4 w)^2}.$$

Dosazením N_c do tohoto výrazu lze tedy prověřit stabilitu N_c :

$$|f'(N_c)| = \left| 1 + 2s f p_{12} g_2 (1 - p_3 \lambda) \frac{N_c^2 p_4 w}{(N_c^2 + p_4 w)^2} \right| > 1,$$

protože

$$2s f p_{12} g_2 (1 - p_3 \lambda) \frac{N_c^2 p_4 w}{(N_c^2 + p_4 w)^2} > 0.$$

Použijeme zde Větu 2.2.4 z kapitoly 2, která říká, že pokud je $|f'(p)| > 1$ pro nějaké ekvilibrium funkce f , tak při splnění předpokladů je ekvilibrium p nestabilní. Z čehož vyplývá, že vnitřní ekvilibrium N_c modelu (4.2) je nestabilní. Triviální ekvilibrium modelu

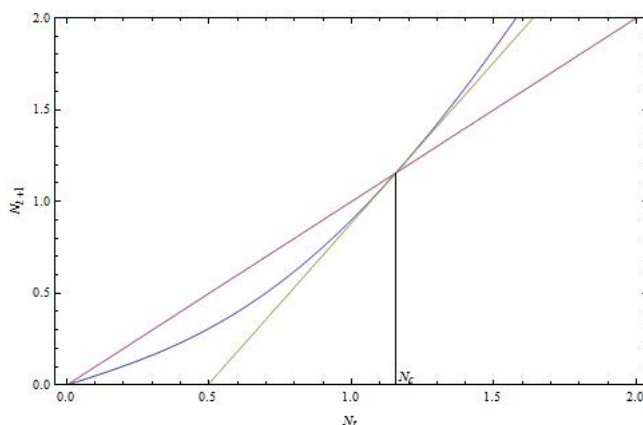
je $N^* = 0$. Prověřme analogicky stabilitu i tohoto ekvilibrria:

$$|f'(0)| = |R(0)| = |p_{12} s f p_3 \lambda g_1| < 1 \Leftrightarrow N_c \text{ existuje}$$

a naopak

$$|f'(0)| > 1 \Leftrightarrow N_c \text{ neexistuje.}$$

Pokud N_c existuje, je (také podle Věty 2.2.4) 0 stabilní ekvilibrrium (Obrázek 4.3).



Obrázek 4.3: Závislost růstové rychlosti $f = R(N_t) N_t$ celé populace kůrovce na její velikosti N_t . Tato funkce je vykreslena modrou křivkou, červená přímka (s menší směrnici) vyhovuje rovnici $N_{t+1} = N_t$, to znamená průsečíky f s touto přímkou jsou ekvilibrria. Žlutá přímka představuje tečnu funkce f v bodě N_c , tj. v bodě, kde se funkce f protne s přímkou $N_{t+1} = N_t$, tj. v ekvilibriu. Jelikož směrnice této tečny je větší než směrnice červené přímky, tj. větší než 1, je toto ekvilibrrium nestabilní. Číselné hodnoty jsou pouze ilustrativní.

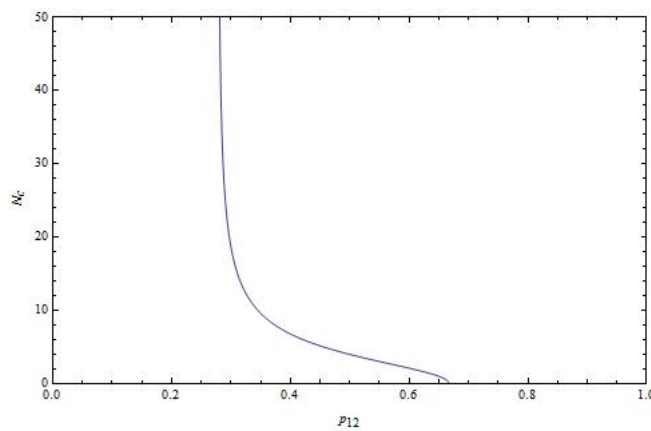
Pokračujme nyní s analýzou N_c^2 , která je ekvivalentní analýze N_c . Bude nás zajímat závislost N_c^2 na jednotlivých parametrech definujících kontrolu. Pro jednotlivé parametry po úpravách dostáváme

$$\begin{aligned} \frac{\partial N_c^2}{\partial p_{12}} &= - \frac{p_4 s f w g_2 (1 - p_3 \lambda)}{(p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1)^2} \\ \frac{\partial N_c^2}{\partial p_3} &= \frac{p_{12} p_4 s f \lambda w g_2 (1 - p_{12} s f g_1)}{(p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1)^2} \\ \frac{\partial N_c^2}{\partial p_4} &= \frac{w (1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1)}{p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1} \end{aligned}$$

Budeme se nyní zabývat znaménky jednotlivých parciálních derivací. Pro parametr p_{12} máme

$$\frac{\partial N_c^2}{\partial p_{12}} < 0 \Leftrightarrow p_4 s f w g_2 (1 - p_3 \lambda) > 0$$

Tato nerovnice je jistě splněna, poněvadž všechny konstanty jsou kladné a $p_3 \lambda < 1$. Podle kalkulu tedy víme, že funkce $N_c^2 = N_c^2(p_{12})$ je ostře klesající, a poněvadž $N_c^2(p_{12}) \geq 0$, tak i funkce $N_c = N_c(p_{12})$ je ostře klesající (Obrázek 4.4). Biologicky to znamená, že se snižujícím se součinem pravděpodobnosti přežití aplikace pesticidů a pravděpodobnosti nenalákání kůrovce lapačem roste kritická hodnota N_c , což je naším cílem.



Obrázek 4.4: Závislost $N_c = N_c(p_{12})$ je zřejmě ostře klesající. Tato závislost vznikne pro $s = 0.6, f = 10, g_1 = 0.5, g_2 = 0.7, w = 50, \lambda = 0.5$ a pro $p_3 = p_4 = 1$.

Vyplývá tedy z toho, že kombinací strategií feromonových pastí a aplikace pesticidů na rojící se kůrovce vždy zvýšíme kritickou hodnotu kůrovce, a tedy zvýšíme minimální nutný počet jedinců, který daná populace musí překročit, aby v následujícím roce byla větší. Při splnění předpokladů jsme tedy zjistili, že k úspěšné kontrole populace kůrovce vždy poslouží kombinace strategií feromonových pastí a aplikace pesticidů. Navíc tato kontrola snižuje aktuální počet rojícího se kůrovce. Lze takto tedy současné N_t snížit pod kritickou hodnotu N_c , čímž bude zaručeno, že v příštím roce bude $N_{t+1} < N_t$.

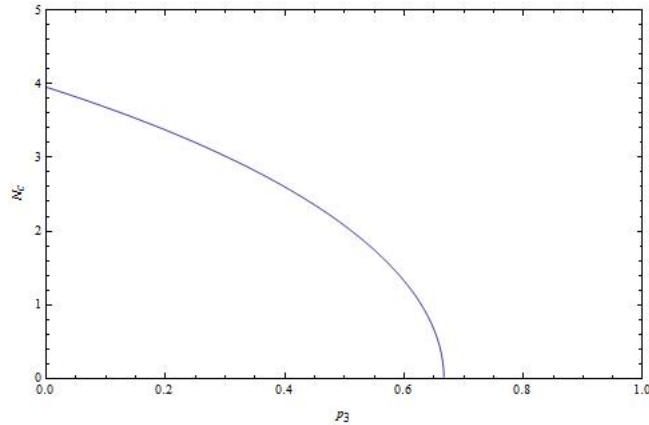
Vyšetřeme nyní znaménko parciální derivace podle p_3 , tj. zajímejme se o závislost kritické hodnoty N_c^2 na transportu oslabených stromů z lesa.

$$\frac{\partial N_c^2}{\partial p_3} < 0 \Leftrightarrow p_{12} p_4 s f \lambda w g_2 (1 - p_{12} s f g_1) < 0 \Leftrightarrow p_{12} s f g_1 > 1$$

Analogicky jako u předchozí analýzy tedy zjistíme, že funkce $N_c = N_c(p_3)$ je ostře klesající (Obrázek 4.5) při splnění podmínky

$$p_{12} s f g_1 > 1, \quad (4.7)$$

tedy pokud kontrola daná parametrem p_{12} nebyla úspěšná a neznamenal vznik N_c . Což lze interpretovat jako úspěšné účinky strategie odvážení oslabených stromů z lesa.



Obrázek 4.5: Závislost $N_c = N_c(p_3)$ je zřejmě ostře klesající. Tato závislost vznikne pro $s = 0.6, f = 10, g_1 = 0.5, g_2 = 0.7, w = 50, \lambda = 0.5$ a pro $p_{12} = p_4 = 1$.

Ovšem pokud platí

$$p_{12} s f g_1 < 1, \quad (4.8)$$

pak je funkce $N_c = N_c(p_3)$ rostoucí, tudíž jakékoliv množství odvezených stromů z lesa má negativní efekt, protože velikost populace v následujícím roce se na základě této kontroly zvýší. Aby však vnitřní ekvilibrium modelu N_c vůbec existovalo, musí platit

$$p_{12} p_3 s f \lambda g_1 < 1 \quad (4.9)$$

$$\text{a tedy } p_3 < \frac{1}{p_{12} s f g_1 \lambda}$$

a protože požadujeme, aby platila podmínka (4.7), tak při určitém λ , které značí procento stromů, na nichž kůrovec parazituje, platí, že čím je p_3 menší, tím je kontrola úspěšnější (tím je N_c větší). Zjišťujeme tedy, že kontrola lesa metodou snižování počtu oslabených

stromů, ať již prováděná jako zbavení lesa napadených stromů nebo stromů náchylných k napadení kůry, nebo pokácení těchto stromů a jejich následné rychlé zpracování, funguje pouze při splnění určitých podmínek. Není tedy zřejmé, kdy tuto kontrolu uplatnit, aniž bychom lesní systém nezkoumali.

Analyzujme konečně také závislost kritické hodnoty N_c^2 na parametru p_4 , jenž označuje míru aplikace antiagregačních feromonů na napadených stromech.

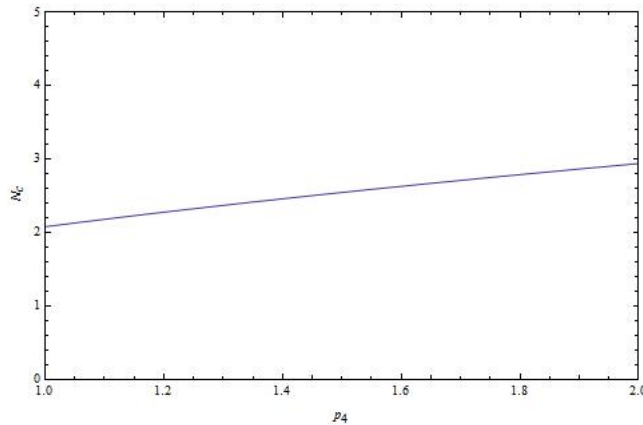
$$\frac{\partial N_c^2}{\partial p_4} < 0 \Leftrightarrow w(1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1) < 0 \wedge p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1 > 0$$

Opačná možnost nemá smysl. Druhá nerovnost je splněna, protože to předpokládáme a tedy vyšetříme

$$w(1 - p_{12} p_3 s f \lambda g_1) < 0 \Leftrightarrow p_{12} p_3 s f \lambda g_1 > 1.$$

Při splnění této podmínky je tedy funkce $N_c = N_c(p_4)$ ostře klesající. Opět, pokud tato podmínka splněna není, tj. platí podmínka (4.9), tak funkce $N_c = N_c(p_4)$ je rostoucí (Obrázek 4.6), poněvadž pro jmenovatel platí pořád

$$p_{12} s f (p_3 \lambda g_1 + (1 - p_3 \lambda) g_2) - 1 > 0.$$



Obrázek 4.6: Závislost $N_c = N_c(p_4)$ je zřejmě ostře rostoucí. Tato závislost vznikne pro $s = 0.6, f = 10, g_1 = 0.5, g_2 = 0.7, w = 50, \lambda = 0.5$ a pro $p_{12} = 1, p_3 = \frac{1}{2}$.

Povšimněme si ovšem, že postačující podmínka pro ostře klesající funkci $N_c = N_c(p_4)$ je velmi podobná postačující podmínce pro klesání funkce $N_c = N_c(p_3)$. Dokonce platí, že

$$p_{12} s f g_1 > p_{12} p_3 s f \lambda g_1 > 1,$$

z čehož vyplývá, že pokud platí

$$p_{12} p_3 s f \lambda g_1 > 1, \tag{4.10}$$

pak je automaticky splněna i podmínka (4.7). Lze tedy usoudit, že pokud je kritická hodnota ostře klesající funkcí p_4 , pak i je ostře klesající funkcí p_3 .

Nesmíme ovšem zapomenout, že $p_4 > 1$ a efektivnější kontrolu provedeme s vyšším p_4 . To znamená, že pokud je funkce $N_c = N_c(p_4)$ ostře klesající, pak jsou účinky strategie aplikace antiagregačních feromonů nežádoucí. Zde tedy požadujeme, aby funkce $N_c = N_c(p_4)$ byla rostoucí, tj. požadujeme aby platila podmínka (4.9) (jinak by také neexistovalo vnitřní ekvilibrium N_c). Biologicky to při splnění této podmínky znamená, že čím více stromů bude nastříkáno antiagregačními feromony, tím více poroste kritická hodnota N_c . Vraťme se však ještě k možnosti, že kontrola p_4 je kontraproduktivní, tzn. platí podmínka (4.10) (N_c je ostře klesající funkcí p_4). Protože $p_3 \lambda < 1$, tak z toho vyplývá, že platí podmínka (4.7). Je-li tato podmínka splněna, stává se kontrola p_3 efektivní. Samozřejmě platí i obměna této implikace, tj. pokud je kontrola p_3 kontraproduktivní (platí podmínka 4.8), pak je p_4 efektivní. Pro efektivní kontrolu, která se skládá z obou strategií - tj. typu odvoz oslabených stromů z lesa a aplikace antiagregačních feromonů - tedy musí platit podmínky (4.7) a (4.9) zároveň. Celkem tedy požadujeme

$$p_{12} p_3 s f \lambda g_1 < 1 < p_{12} s f g_1,$$

což nemusí být splněno vždy. Totiž $p_3 \lambda$ musí být dostatečně malé, konkrétně

$$p_3 \lambda < \frac{1}{p_{12} s f g_1}.$$

A tedy při splnění této podmínky platí, že kombinace kontroly odstranění oslabených stromů z lesa a aplikace antiagregačních feromonů snižuje počet jedinců v následujícím roce.

Kapitola 5

Závěr

Pomocí výše vysvětlených modelů dokážeme přibližně popsat chování lesního ekosystému zahrnujícího však pouze stromy a kůrovce, respektive ještě jejich predátory. Jedná se tedy o obrovské zjednodušení velmi komplikovaného systému. Tento systém sám o sobě určitým způsobem funguje a vyvíjí se. Snažíme se jej pochopit alespoň pomocí modelů zkoumajíc, jak se daný aspekt modelu bude vyvíjet, pokud budeme ovlivňovat jistou veličinu. Jestliže vývoj modelu spěje správným směrem, pak s určitou pravděpodobností by ovlivňování skutečné reálné hodnoty v systému mohlo nasměrovat jeho vývoj na požadovanou cestu. Směr této cesty již zdaleka není jen velký hospodářský zisk, nýbrž také zachování bohatosti rostlinných i živočišných druhů v dané lokalitě a v neposlední řadě též trvalá stabilizace a zlepšování krajinného rázu.

Model jsme v prvním případě vyjádřili pomocí diferenciálních rovnic, respektive soustav diferenciálních rovnic. Rozumně jsme takto popsali souvislosti mezi stromy, jejich obranou vůči napadení kůrovcem a mezi feromony. Zkoumali jsme trajektorie, po kterých se tento systém pohybuje a kam dospěje z různých počátečních podmínek. Zajímalo nás, která ekvilibria jsou stabilní, a snažili jsme se o vysvětlení těchto vlastností biologicky. Jelikož klasická analýza pomocí linearizace systémů selhávala kvůli nulovým vlastním číslům a neizolovaným ekvilibriím, simulovali jsme tyto systémy na počítači. Poté jsme studovali závislosti kritické hodnoty kůrovců nutné pro překonání obrany stromu na různých parametrech, které často potvrdily intuitivní domněnky o této problematice.

Druhou možností, jak přiblížit tuto problematiku matematice, jsou diferenciální rovnice. Diferenciální rovnici jsme se snažili analyzovat ve druhé části práce, převádějí počty kůrovce ve stádiu po přezimování z předchozího do následujícího roku pomocí různých funkcí. Do modelu byly následně přidány čtyři parametry odpovídající čtyřem kontrolám prováděným běžně v lesnické praxi. Opět jsme se zajímali o stabilitu ekvilibrií této rovnice, přičemž následně jsme studovali závislosti nenulového ekvilibria odpovídajícího kritickému množství kůrovce nutnému pro zachování populace na parametrech modelu. Určili jsme následně podmínky, za nichž jsou kontroly efektivní.

Na rozdíl od dalších situací a populačních modelů je spojitý model odlišný v tom, že v každém Jakobiánu existuje nulové vlastní číslo. Nelze tedy jednoduše rozhodnout o stabilitě ekvilibrií. Další zvláštností je, že se nejedná o izolovaná ekvilibria, nýbrž o celé přímky ekvilibrií. O tom, na kterém bodě těchto přímek systém skončí, rozhoduje počáteční podmínka. Nejedná se tedy o typický model analyzovatelný vlastními čísly Jakobiánu. Naproti tomu však v několika směrech rozvíjíme model z článku Nelson & Lewis (2008), který je dobře aplikovatelný a vzhledem k chování reálného systému věrohodný.

Možné hypotézy, které jsme si mohli na základě pozorování dvojice kůrovec-strom utvořit jsou asi tyto. Kůrovec se rychleji a úspěšněji rozmnožuje v poškozených porostech lesa. Pokud však tyto stromy dokážeme včas zbavit kůry, nebo je vytěžit a zpracovat, rozsah kůrovcové kalamity se sníží. Hustotu populace kůrovce lze snížit také rozmístěním lapačů obsahující agregační feromony. Za další hypotézu lze považovat myšlenku, že s vyšším počtem predátorů dosáhneme snížení hustoty populace kůrovce. Tuto hypotézu potvrzuje Obrázek 3.15, jenž naznačuje, že se zvyšující se přítomností a „žravostí“ predátorů roste i kritická hodnota množství kůrovce. Tu je za účelem snížení hustoty populace kůrovce zapotřebí zvyšovat. Předchozí úvahy naznačují, že počet jedinců se sníží (hypotéza modelem potvrzená). Výhodnou strategií by tedy mohlo být umělé vypouštění predátorů, což je však třeba více promyslet s ohledem na to, že jakýkoliv zásah může mít i svoji negativní stránku vzhledem k provázanosti reálného systému. První hypotézu zřejmě potvrzuje Obrázek 3.2, podle nějž se se zvyšující produkcí pryskyřice zvyšuje kritická hodnota, z čehož jasně vyplývá, že v poškozeném lese (produkující méně pryskyřice) se kritická hodnota snižuje, a tedy kůrovec se snáze šíří. Hustotu populace

kůrovce dále snížíme jednak snižováním rychlosti ubývání sítkovic jednak zlepšováním zdraví stromu. Tyto faktory lze ovlivňovat zejména zlepšováním podmínek, ve kterých stromy rostou. Model s rojením potvrdil domněnku, že hustota populace kůrovce klesá s klesající rychlostí nacházení vhodného stromu k parazitování, kteroužto lze snižovat například nevysazováním monokulturních lesů. Dále kritická hodnota roste s rostoucí maximální produkcí feromonu a rostoucím množstvím kůrovce, při jejímž překročení převažují antiagregační feromony nad agregačními. Diskrétní model pak podal odpověď na otázku týkající se efektivity jednotlivých kontrol populace kůrovce. Výhodná je kombinace strategií feromonových pastí a aplikace pesticidů na kůrovce, protože ta podle našeho modelu funguje efektivně vždy. Kontrola prováděná odkůrováním stromů nebo odvozem napadených stromů funguje pouze při určité intenzitě této kontroly. Analogicky je kombinace strategií odvozu stromů a aplikace antiagregačních feromonů efektivní jen při jisté intenzitě odvozu stromů.

Spoustou druhů kontrol jsme se nezabývali. Vyjmenujme alespoň některé z nich, které lze použít ke snižování hustoty populace kůrovce a mohly by poslední model vhodně rozšířit. Patří mezi ně vypouštění neplodných samců kůrovce v době rojení, které má za následek snížení rychlosti rozmnožování celé populace. Důvodem je totiž snížený podíl oplodněných samic. Ten lze dále snížit vypouštěním neplodných samic. Další možnou ochranou před kůrovcovou kalamitou by mohlo být zahlcení lesa feromony, které by všechny kůrovce rozprostřelo přibližně rovnoměrně na všechny stromy a ty by neuschly, jelikož v každém stromě by kůrovce bylo nedostatek. Mohli bychom dále také zkoumat, co se bude dít, když model budeme přibližovat skutečnosti, tj. například pozměníme předpoklad o množení jednou do roka podle reálné situace a pozorovali bychom, jestli se chování modelu přibližuje více ke skutečnosti. Problematika modelování populační dynamiky kůrovce a možností jeho kontroly je tedy nejen zajímavá, ale také ve spoustě směrů stále otevřená.

Literatura

- [Borden 1989] Borden JH (1989) *Semiochemicals and bark beetle populations: Exploitation of natural phenomena by pest management strategists*. *Holarctic Ecology* 12:501-510
- [Dennis 2002] Dennis B (2002) *Allee effects in stochastic populations*. *Oikos* 96:389-401
- [Fahse & Heurich 2011] Fahse L, Heurich M (2011) *Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level*. *Ecological Modelling* 222:1833-1846
- [Gulick 1992] Gulick D (1992) *Encounters with chaos*. První vydání. USA: University of Maryland, College Park
- [Holden 1986] Holden AV (1986) *Chaos*. První vydání. USA: New Jersey: Manchester University Press, Princeton
- [Kausrud et al. 2012] Kausrud K, Økland B, Skarpaas O, Grégoire JC, Erbilgin N, Stenseth NC (2012) *Population dynamics in changing environments: The case of an eruptive forest pest species*. *Biological Reviews* 87:34-51
- [Nelson & Lewis 2008] Nelson WA, Lewis MA (2008) *Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system*. *Theoretical Ecology* 1:163-177
- [Økland & Bjørnstad 2006] Økland B, Bjørnstad ON (2006) *A resource-depletion model of forest insect outbreaks*. *Ecology* 87:283-290
- [Perko 2001] Perko L (2001) *Diferential equations and dynamical systems*. Třetí vydání. USA: Springer-Verlag New York, Inc.

- [Raffa et al. 2008] Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH (2008) *Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions*. *BioScience* 6:501-517
- [Seybold et al. 2008] Seybold SJ, Paine TD, Dreistadt SH (2008) *Bark beetles integrated pest management for home gardeners and landscape professionals*. *Pest Notes* 7421:1-7
- [Stenseth 1989] Stenseth NCH (1989) *A simple population model for bark beetles providing general guidelines for the application of aggregation and anti-aggregation pheromones*. *Holarctic Ecology* 12:395-407
- [Tobin et al. 2011] Tobin PC, Berec L, Liebhold AM (2011) *Exploiting Allee effects for managing biological invasions*. *Ecology Letters* 14:615-624