Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Analýza modelu typu dravec-kořist s proměnnou funkční odpovědí

Bakalářská práce

Michaela Dušáková

Vedoucí práce: doc. Ing. Luděk Berec, Dr.

České Budějovice 2015

Dušáková, M., 2015: Analýza modelu typu dravec-kořist s proměnnou funkční odpovědí. [Analysis of a predator-prey model with a variable functional response. Bc. Thesis, in Czech] – 33 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Tato práce se zabývá analýzou populačního modelu typu dravec-kořist. Práce shrnuje analýzu modelu typu dravec-kořist pro dvě různé funkční odpovědi, Rosenzweigova-MacArthurova modelu s Hollingovou funkční odpovědí typu II a modelu s funkční odpovědí Beddingtonova-DeAngelisova typu. Zároveň práce definuje model s proměnnou funkční odpovědí, která s rostoucím poměrem počtu dravců k počtu kořisti přechází z Hollingovy odpovědi typu II do odpovědi Beddingtonova-DeAngelisova typu. Cílem této práce je provést numerickou bifurkační analýzu definovaného modelu pro různé hodnoty vybraných parametrů. Výsledky bifurkační analýzy jsou ověřeny pomocí numerického řešení definovaného modelu.

Annotation

This thesis deals with analysis of the predator-prey model. It summarizes the predator-prey model analysis for two different functional responses: the Rosenzweig-MacArthur model with the Holling type II functional response and the model with the Beddington-DeAngelis functional response. At the same time the thesis defines a predator-prey model with a variable functional response that converts according to the increasing ratio of predators to prey from the Holling type II functional response to the Beddington-DeAngelis functional response. The purpose of this work is to perform a numerical bifurcation analysis of the defined model for various values of selected parameters. Results of the bifurcation analysis are verified by numerical solution of the defined model.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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.

V Českých Budějovicích dne 24. dubna 2015

……..

Michaela Dušáková

Poděkování

Ráda bych na tomto místě poděkovala vedoucímu bakalářské práce doc. Ing. Luďku Berecovi, Dr. za trpělivé vedení a za čas, který mi věnoval při konzultacích.

Obsah

1 Úvod 1

2 Teoretická část 4

3 Model typu dravec-kořist s Hollingovou funkční odpovědí typu II 8

3.1 Model 8

3.2 Analýza 8

4 Model typu dravec-kořist s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí 13

4.1 Model 13

4.2 Analýza 13

5 Porovnání modelů s Hollingovou funkční odpovědí typu II a Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí 20

6 Model s proměnnou funkční odpovědí 22

6.1 Model 22

6.2 Analýza 22

7 Numerické simulace řešení zkoumaných modelů 29

8 Závěr 31

Seznam literatury 33

Kapitola 1

Úvod

Matematické modelování je bezesporu důležitou aplikací matematiky. V této práci budeme uvažovat populace dravce a kořisti a budeme analyzovat chování těchto populací pomocí modelů definovaných systémem diferenciálních rovnic. Modely typu dravec-kořist patří mezi základní modely matematické ekologie. Předpokládáme-li, že se dravec živí výhradně danou kořistí, může být odpovídající model popsán pomocí diferenciálních rovnic následovně [1]:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN\left(1-\frac{N}{K}\right) - f(N,P)P \\ \frac{dP}{dt} &= -mP + ef(N,P)P \end{aligned} \tag{1}$$

První rovnice popisuje dynamiku hustoty kořisti N a druhá rovnice dynamiku hustoty dravce P. Z první rovnice vidíme, že populace kořisti bez dravce roste logisticky. To znamená, že populace roste pro malé N exponenciálně s rychlostí r, ale jakmile se N blíží nosné kapacitě prostředí K, růst populace se zpomalí a poté úplně zastaví. Z druhé rovnice je zřejmé, že populace dravce bez kořisti exponenciálně vymře s rychlostí m. Výraz $f(N,P)$ se nazývá funkční odpověď dravce a popisuje interakce mezi kořistí a dravcem. Sežraná kořist je dravcem transformována do potomků s účinností e. Přehled všech použitých parametrů shrnuje tabulka 1.

Tabulka 1: Seznam použitých symbolů.

Parametry	**Význam parametrů**
N	Hustota kořisti
P	Hustota dravce
t	Čas
r	Růstová rychlost kořisti
K	Nosná kapacita prostředí kořisti
e	Efektivita (účinnost)
m	Rychlost umírání dravců
λ	Rychlost setkávání se dravce s kořistí
h	Čas potřebný na zpracování kořisti
b	Interference mezi dravci

V této bakalářské práci budeme uvažovat tři funkční odpovědi. První z nich bude funkční odpověď Hollingova typu II, která je jednou z nejrozšířenějších funkčních odpovědí v popisu vztahu dravec-kořist [1]:

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1+\lambda h N} \tag{2}$$

Jedná se o hyperbolickou funkci, která se s rostoucí hustotou kořisti N saturuje na určité hodnotě. Tato saturace vznikne díky času h nutnému ke zpracování kořisti [1]. Parametr λ značí rychlost, s jakou dravec potkává kořist. Druhou uvažovanou funkční odpovědí bude odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu s interferencí mezi dravci [2]:

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1+\lambda h N+bP}, b > 0 \tag{3}$$

Beddingtonova-DeAngelisova funkční odpověď vznikla modifikací Hollingovy odpovědi typu II. Zahrnuje interferenci mezi dravci, která roste s hustotou dravců a jejíž intenzita je určena parametrem b.

Obě tyto funkční odpovědi jsou známé a často užívané. Zdá se však, že nejsou zcela univerzální. Lze si totiž představit, že dravci mezi sebou přímo neinterferují, pokud je poměr počtu dravců k počtu kořisti relativně malý, což znamená, že je mnoho kořisti na každého dravce a není důvod o potravu bojovat. V opačném případě, kdy je tento poměr naopak velký, dravci mezi sebou velmi pravděpodobně interferovat budou. Mohou například o kořist bojovat.

Hollingovu odpověď typu II, bez interference mezi dravci, budeme proto používat v případě, že poměr dravce ke kořisti P/N je menší než c, kde c je nějaká daná kritická hodnota poměru počtu dravců k počtu kořisti. Pokud bude poměr počtu dravců k počtu kořisti větší než c, pak budeme uvažovat funkční odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu s interferencí mezi dravci. Tento model má ovšem nespojitou pravou stranu. Abychom mohli použít standardní teorii obyčejných diferenciálních rovnic, zhladíme tuto funkci při přechodu hodnoty c takto:

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1+\lambda h N+\chi bP}, \tag{4}$$

kde přechodová funkce χ má tvar:

$$\chi = \frac{\left(\frac{P}{N}/_{c}\right)^{n}}{1+\left(\frac{P}{N}/_{c}\right)^{n}}, n > 1 \tag{5}$$

Funkce χ popisuje sigmoidální přechod od nuly do jedné s rostoucí hodnotou *P/N*, který bude tím strmější a kratší, čím větší bude parametr *n*. Parametr *c* odpovídá hodnotě poměru *P/N*, pro kterou je funkce χ rovna hodnotě 1/2. Navíc, čím vyšší je parametr *n*, tím víc se inflexní bod blíží hodnotě *c*, protože inflexní bod funkce χ nastává pro

$$\frac{P}{N} = c\sqrt[n]{\frac{n-1}{n+1}}.$$

Cílem práce je porovnat známá řešení modelu (1) s funkční odpovědí Hollingova typu II (2) a Beddingtonova-DeAngelisova typu (3). Dále je cílem provést bifurkační analýzu modelu s proměnnou funkční odpovědí (4-5), která pro rostoucí poměr *P/N* spojitě přechází pomocí funkce χ z odpovědi Hollingova typu II na odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu, a to pro různé hodnoty parametrů *c* a *n*. Na závěr ověříme výsledky bifurkačních analýz pomocí numerických simulací řešení modelů.

Kapitola 2

Teoretická část

V této kapitole jsou shrnuty základní matematické definice a pojmy, na nichž celá práce staví. Předpokladem porozumění celé práci je schopnost porozumět a užívat následující definice a věty. Pochopitelně není vzhledem k rozsahu práce možné uvádět celou teorii obyčejných diferenciálních rovnic. Pro ucelení teorie obyčejných diferenciálních rovnic může čtenář použít práce [3, 4].

Definice 2.1 (Obyčejná diferenciální rovnice)

Nechť $D = (a, b)$ a $f: D \to R$. Rovnice

$$\dot{x} = f(x), \tag{6}$$

se nazývá autonomní obyčejná diferenciální rovnice I. řádu rozřešená vzhledem k derivaci.

Rovnice, v níž vystupují jako neznámé funkce a její derivace, se nazývá diferenciální rovnice. Je-li hledaná funkce funkcí jedné proměnné, pak mluvíme o obyčejných diferenciálních rovnicích. V případě více proměnných by se jednalo o parciální diferenciální rovnice. Řádem diferenciální rovnice rozumíme řád nejvyšší derivace s nenulovým koeficientem diferenciální rovnice.

Definice 2.2 (Soustava autonomních obyčejných diferenciálních rovnic, [3])

Mějme otevřenou množinu $D \subset R^n$ a $f_i: D \to R^n$, $i = 1, \ldots, n$. Pak soustavu rovnic

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \ldots, x_n) \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \ldots, x_n) \end{aligned} \tag{7}$$

nazýváme soustavou autonomních obyčejných diferenciálních rovnic I. řádu rozřešenou vzhledem k derivaci.

Soustavu (7) lze zapsat ve vektorovém tvaru následovně

$$\dot{x} = f(x), \tag{8}$$

kde $x = (x_1, \dots, x_n)$ a $f = (f_1, \dots, f_n)$ jsou vektorové funkce.

Dále budeme o soustavě (8) mluvit jako o soustavě nebo systému diferenciálních rovnic.

Definice 2.3 (Řešení, [3])

Předpokládejme, že funkce f je spojitá na otevřené množině $D \subset R^n$. Potom funkci $x(t)$ nazveme řešením soustavy diferenciálních rovnic (8) na intervalu *I*, je-li $x(t)$ diferencovatelná na *I* a pokud $\forall t \in I$ platí $x(t) \in D$ a

$$\dot{x}(t) = f\big(x(t)\big).$$

Definice 2.4 (Počáteční úloha, [4])

Nechť je dáno číslo $t_0 \in \mathbb{R}$ a vektor $x_0 \in \mathbb{R}^n$. K soustavě rovnic (8) připojme požadavek, aby hledaná vektorová funkce *x* nabývala v bodě t_0 hodnoty x_0:

$$x(t_0) = x_0.$$

Tomuto požadavku se říká počáteční podmínka. Úlohu řešit soustavu (8) s počáteční podmínkou nazýváme Cauchyovou nebo též počáteční úlohou.

Dále řekneme, že funkce $x(t)$ je řešením Cauchyovy či počáteční úlohy (na otevřeném intervalu *I*), jestliže $x(t)$ je řešením soustavy (8) a navíc platí $x(t_0) = x_0$.

Definice 2.5 (Rovnovážný bod)

Bod $x^* \in R^n$, který splňuje rovnici

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

nazýváme rovnovážným bodem soustavy obyčejných diferenciálních rovnic (8).

Rovnovážný bod bývá někdy označován jako kritický bod, stacionární bod, singulární bod nebo ekvilibrium.

Definice 2.6 (Stabilita rovnovážného bodu, [3])

Ekvilibrium x^* systému (8) je (ljapunovsky) stabilní, jestliže pro každé $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ tak, že pro všechna řešení $x(t)$ systému (8) s počáteční podmínkou $x(0) = x_0$, která splňuje $\|x(0) - x^*\| < \delta$ platí $\|x(t) - x^*\| < \varepsilon$ pro všechna $t \geq 0$.

Pokud je ekvilibrium x^* stabilní a navíc platí $\lim_{t\to\infty}\|x(t) - x^*\| = 0$, pak říkáme, že ekvilibrium je asymptoticky stabilní. Řešení, které není stabilní, nazýváme nestabilní.

Bifurkace [5]

Uvažujme dynamický systém s parametry

$$\dot{x} = f(x, \mu), \tag{9}$$

kde $x \in \mathbb{R}^n$ jsou stavové proměnné a $\mu \in \mathbb{R}^m$ jsou parametry. Řekneme, že rovnice (9) má v bodě (x_0, μ_0) bifurkaci, jestliže se chování řešení v okolí bodu x_0 v hodnotě $\mu = \mu_0$ podstatným způsobem změní. Podstatnou změnou chování rozumíme typicky vznik nebo zánik stacionárního bodu či změnu jeho stability.

Bifurkací nazýváme situaci, kdy v okolí bodu μ_0 dochází k porušení topologické ekvivalence příslušného dynamického systému, tj. pro každé okolí $U \subseteq \mathbb{R}^m$ bodu μ_0 existují $\mu_1, \mu_2 \in U$, pro něž systémy $\dot{x} = (x, \mu_1)$, $\dot{x} = (x, \mu_2)$ nejsou topologicky ekvivalentní. Bod μ_0 nazýváme bifurkační (kritický) bod.

Hopfova bifurkace

Při Hopfově bifurkaci má Jacobiho matice systému pro dané ekvilibrium dvojici ryze imaginárních vlastních čísel $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$. Jinými slovy, při změně parametru se mění ekvilibrium ze stabilního na nestabilní nebo naopak, a spolu s touto změnou se objeví limitní cyklus. Pro dvourozměrný systém (8) je kritériem pro existenci Hopfovy bifurkace to, že stopa Jacobiho matice je rovna nule, zatímco její determinant je kladný [6].

Transkritická bifurkace

Další typ lokální bifurkace, který se v této práci objeví, je transkritická bifurkace. K této bifurkaci dochází, pokud má systém ekvilibrium s vlastním číslem, jehož reálná část prochází nulou. Jinak lze transkritickou bifurkaci definovat pomocí determinantu Jacobiho matice, který je v ní nulový [6].

Jinými slovy, pokud má systém jedno stabilní a jedno nestabilní ekvilibrium, jejichž stability se v kritickém bodě vymění, dochází v tomto bodě k transkritické bifurkaci.

Bifurkační diagram

Jednoparametrický bifurkační diagram zobrazuje možné dlouhodobé hodnoty systému jako funkce nějakého bifurkačního parametru. Víceparametrický bifurkační diagram znázorňuje rozdělení parametrického prostoru na topologicky ekvivalentní oblasti spolu s možným znázorněním odpovídajících fázových portrétů.

Analýza rovnovážných bodů

V případě nelineárních systémů často existuje více než jeden rovnovážný bod. Jednou z otázek, kterým se budeme v této práci věnovat, je chování systémů v okolí rovnovážných bodů. Budeme vyšetřovat stabilitu a druhy ekvilibrií. Pro tuto analýzu bude potřeba provést linearizaci na okolí rovnovážného bodu, čímž se vyšetřuje lokální stabilita. Metoda linearizace je založena na výpočtu Jacobiho matice v daném rovnovážném bodě. Stabilitu a druh ekvilibrií lze určit pomocí znamének vlastních čísel Jacobiho matice. V případě analýzy dvourozměrné soustavy diferenciálních rovnic lze o stabilitě ekvilibrií rozhodnout i pomocí hodnot determinantu a stopy Jacobiho matice. Routhovo-Hurwitzovo kritérium říká, že pokud je determinant Jacobiho matice kladný a stopa této matice záporná, pak je dané ekvilibrium stabilní, neboť jsou reálné části vlastních čísel matice záporné.

Kapitola 3

Model typu dravec-kořist s Hollingovou funkční odpovědí typu II

V této kapitole budeme zkoumat model dravce a kořisti s funkční odpovědí Hollingova typu II, který je též známý pod názvem Rosenzweigův-MacArthurův model typu dravec-kořist. Tento model vykazuje zajímavé a ve své době neočekávané chování, které Rosenzweig pojmenoval jako paradox obohacení (paradox of enrichment). Jde o jev, kdy při zvýšení nosné kapacity prostředí může dojít k zániku populací. Rosenzweigův-MacArthurův model je popsán v díle [1].

3.1 Model

Funkční odpověď Hollingova typu II má následující tvar:

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1+\lambda h N},$$

kde λ je rychlost, s jakou dravec potkává kořist a h je doba potřebná na zpracování jedné kořisti.

Pro tuto funkční odpověď bude systém (1) tvaru:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN\left(1-\frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda N}{1+\lambda h N}P \\ \frac{dP}{dt} &= -mP + e\frac{\lambda N}{1+\lambda h N}P, \end{aligned} \tag{10}$$

kde r, K, m, e jsou kladné parametry, jejich význam je podán v tabulce 1 v úvodní kapitole.

3.2 Analýza

Prvním krokem analýzy modelu (10) je určení jeho rovnovážných bodů (ekvilibrií). To provedeme tak, že položíme pravé strany rovnic systému (10) rovny nule:

$$\begin{aligned} 0 &= N\left[r\left(1-\frac{N}{K}\right) - P\frac{\lambda}{1+\lambda h N}\right] \\ 0 &= P\left[\frac{e\lambda N}{1+\lambda h N} - m\right] \end{aligned}$$

Vyřešením tohoto systému jako dvou rovnic o dvou neznámých N a P získáme stěnová ekvilibria $E^0 = [0, 0]$ a $E^1 = [K, 0]$ a vnitřní ekvilibrium tvaru:

$$E^* = \left[\frac{m}{(e-hm)\lambda}, \frac{er(\lambda K(e-hm)-m)}{K\lambda^2(e-hm)^2}\right]$$

Z biologického hlediska nás zajímá jen první kvadrant, kdy jsou N^* a P^* kladná. Tedy vnitřní ekvilibrium existuje pokud $e > hm$ a $K > \frac{m}{\lambda(e-hm)}$.

Pro určení typu ekvilibrií potřebujeme vypočítat Jacobiho matice v těchto ekvilibriích. Jacobiho matice je matice parciálních derivací pravých stran rovnic systému (10) podle N a podle P. V tomto případě má tvar:

$$J = \begin{pmatrix} r - 2r\frac{N}{K} - \frac{\lambda P}{(1+\lambda hN)^2} & -\frac{\lambda N}{1+\lambda hN} \\ \frac{e\lambda P}{(1+\lambda hN)^2} & \frac{e\lambda N}{1+\lambda hN} - m \end{pmatrix}$$

Pro rovnovážný bod E^0 = [0, 0] můžeme snadno dokázat, že se jedná o sedlový bod, protože Jacobiho matice má v tomto bodě vlastní čísla rovna r a $-m$. Jacobiho matice v bodě E^1 = [K, 0] má následující vlastní čísla:

$$\lambda_1 = -r$$
$$\lambda_2 = \frac{eK\lambda}{1+\lambda hK} - m$$

Podle znaménka druhého vlastního čísla určíme, o jaký typ rovnovážného bodu se jedná. Pokud K nabude hodnoty $K_T = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$, pak bude jedno vlastní číslo nulové a E^1 nehyperbolickým rovnovážným bodem. Pro $K > K_T$ jde o sedlový bod (vlastní čísla s opačnými znaménky), pro $K < K_T$ jde o stabilní uzel (obě vlastní čísla záporná). V bodě $K = K_T$ nastává transkritická bifurkace.

Nyní se podívejme, co se děje v okolí vnitřního rovnovážného bodu E^*, kdy koexistují obě populace. Determinant Jacobiho matice v ekvilibriu E^* je dán takto:

$$det\, J(N^*, P^*) = \frac{mr}{e}\left(e - mh - \frac{m}{\lambda K}\right)$$

Za podmínek existence vnitřního ekvilibria je vždy kladný. Takže typ ekvilibria určíme podle hodnoty stopy Jacobiho matice. Stopa má tvar:

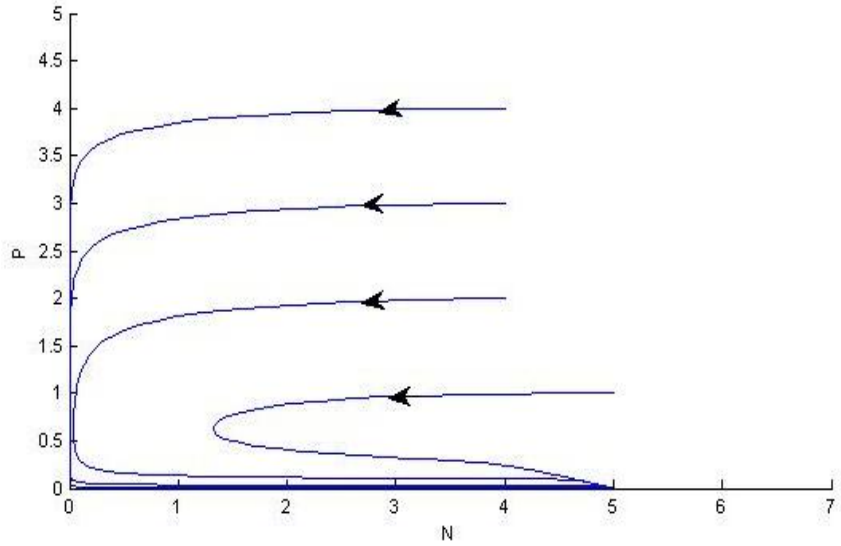
$$tr\, J(N^*, P^*) = \frac{mr(\lambda hK(e-hm) - e - hm)}{\lambda eK(e-hm)}$$

Stopa matice je rovna nule pro hodnotu $K_H = \frac{e+hm}{\lambda h(e-hm)}$. Protože pro $K = K_H$ je determinant Jacobiho matice kladný a stopa rovna nule, dochází v tomto bodě k Hopfově bifurkaci. Hodnotu K_H lze vyjádřit pomocí K_T takto:

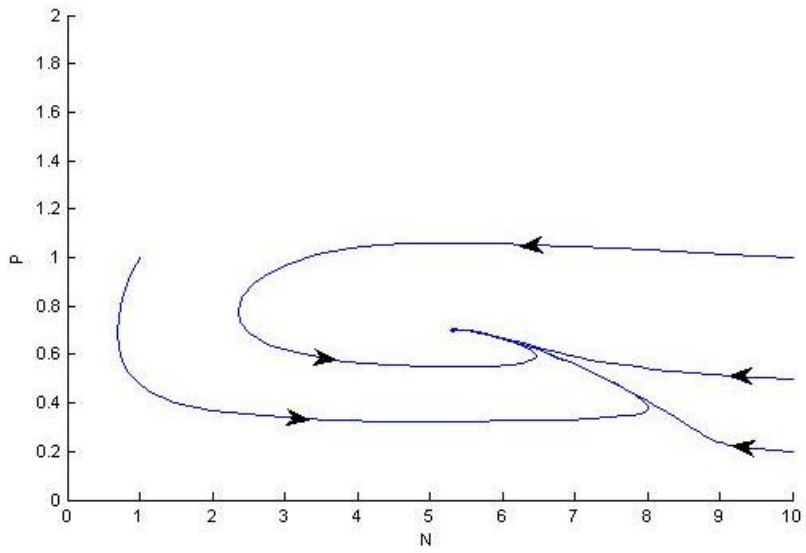
$$K_H = \frac{e + hm}{\lambda h(e - hm)} = K_T + \frac{e}{\lambda h(e - hm)} > K_T$$

Podle hodnoty parametru *K* tak mohou nastat následující situace:

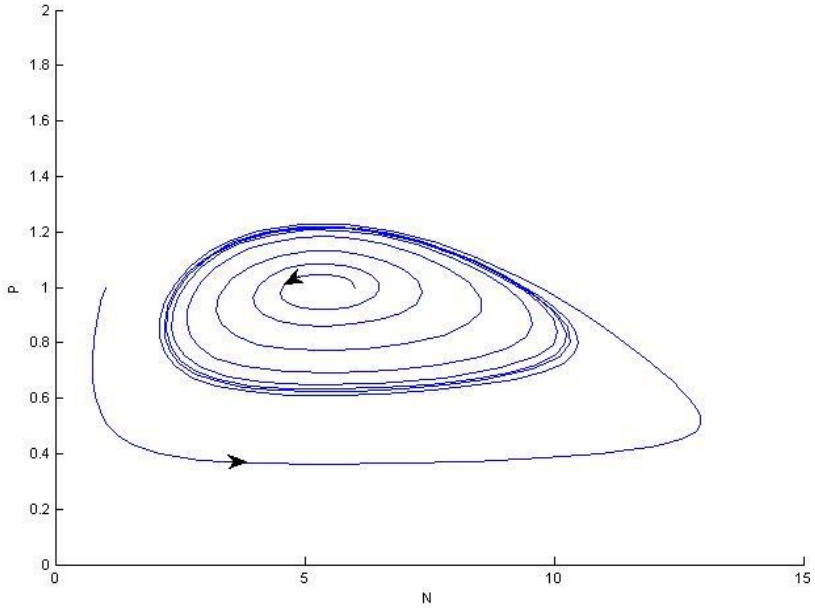
- $K < K_T$, pak E^0 je sedlo, E^1 je stabilní uzel a vnitřní ekvilibrium E^* nás z biologického hlediska nezajímá. Viz obr. 1.
- $K_T < K < K_H$, pak E^0 a E^1 jsou sedla, E^* je stabilní ekvilibrium. Viz obr. 2.
- $K > K_H$, pak E^0 a E^1 jsou sedla, E^* je nestabilní ekvilibrium se stabilním limitním cyklem ve svém okolí. Viz obr. 3.



Obrázek 1: Fázový portrét se stabilním ekvilibriem E^1 = [*K*, 0], v tomto případě *K* = 5. Populace dravce vymírá a kořist roste do nosné kapacity prostředí *K*. Pro grafické znázornění byly použity tyto hodnoty parametrů: *r* = 0,8; *e* = 0,07; *m* = 0,2; *h* = 0,2; λ = 1,25.



Obrázek 2: Fázový portrét se stabilním vnitřním ekvilibriem E^* pro K = 10. Všechny trajektorie směřují do bodu E^*. Ostatní parametry jsou shodné s parametry na obr. 1.



Obrázek 3: Fázový portrét se stabilním limitním cyklem pro K = 16. Ostatní parametry jsou shodné s parametry na obr. 1.

Hopfova bifurkace se vyskytuje v momentě, kdy izoklina dravce prochází přesně vrcholem parabolické izokliny kořisti [1]. Ukažme nyní důkaz tohoto tvrzení. Izoklina kořisti má tvar paraboly a je dána vztahem:

$$P = \frac{r}{\lambda}\left(1 - \frac{N}{K}\right)(1 + \lambda h N)$$

Izoklina dravce je konstantní a dána vztahem:

$$N = \frac{m}{\lambda(e - hm)}$$

Pro jaké *K* protne izoklina dravce vrchol izokliny kořisti? Ke změně monotónnosti funkce *P* dojde, pokud je $P' = 0$. Derivace paraboly *P* podle *N* je:

$$P' = \frac{r(\lambda hK - 2\lambda hN - 1)}{\lambda K}$$

Položíme P' rovno nule a dosadíme N^*:

$$r\left(\lambda hK - \frac{2\lambda hm}{\lambda(e - hm)} - 1\right) = 0$$

Pokud z rovnice vyjádříme *K*, dostaneme následující výraz:

$$K = \frac{e + hm}{\lambda h(e - hm)} = K_H$$

Tímto jsme ověřili, že k Hopfově bifurkaci dochází, pokud izoklina dravce prochází přesně vrcholem izokliny kořisti.

Jak jsme viděli, za určitých podmínek získáme stabilní ekvilibria. Provedenou analýzou stability ekvilibrií v populačních modelech dokazujeme jen jejich lokální stabilitu. Pro Rosenzweigův-MacArthurův model ovšem platí, že lokální stabilita implikuje globální stabilitu, jak uvádí [7]. Pro obecný systém diferenciálních rovnic to však platit nemusí.

Jak již bylo zmíněno, v systému se objevuje tzv. paradox obohacení. Jde o efekt destabilizace vnitřního ekvilibria s rostoucí nosnou kapacitou kořisti. Se zvyšující se nosnou kapacitou roste postupně i limitní cyklus, takže se buď populace kořisti, nebo populace dravce, nebo obě populace opakovaně blíží k nule víc a víc. Obohacení, které by mohlo být vnímáno jako něco, co přinese populaci prospěch, má tedy opačné důsledky. Reálné systémy obsahují prvek náhody, zatímco náš model je deterministický, takže pokud na řešení našeho modelu aplikujeme vliv náhodných fluktuací, může při dostatečně vysokém obohacení dojít k vymření populace dravce či obou populací [1].

Kapitola 4

Model typu dravec-kořist s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí

V této kapitole se budeme věnovat druhé uvažované funkční odpovědi, kterou je odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu. Vycházet budeme z prací [2, 8, 9]. Paradoxně žádná práce nepopisuje kompletní lokální analýzu námi zkoumaného modelu. Porovnáním výrazů pro Hollingovu odpověď typu II (2) a Beddingtonovu-DeAngelisovu odpověď (3) vidíme, že se příliš neliší. Beddingtonova-DeAngelisova odpověď obsahuje ve jmenovateli navíc člen bP, který modeluje interferenci mezi dravci. V tuto chvíli je vhodné zmínit další rozdíly ve funkčních odpovědích. Funkční odpověď Hollingova typu II je jen funkcí hustoty kořisti. Naopak funkční odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1 + \lambda h N + bP}, b > 0$$

je funkcí jak hustoty kořisti, tak hustoty dravce. V prvním případě hovoříme o funkční odpovědi jako o tzv. prey-dependent a ve druhém případě jako o tzv. predator-dependent [8].

4.1 Model

Systém (1) s funkční odpovědí (3) vypadá následovně:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda N}{1 + \lambda h N + bP}P \\ \frac{dP}{dt} &= -mP + e\frac{\lambda N}{1 + \lambda h N + bP}P \end{aligned} \tag{11}$$

4.2 Analýza

Při analýze modelu s funkční odpovědí Beddingtonova-DeAngelisova typu budeme postupovat stejně jako v předchozí kapitole. Jako první vypočítáme rovnovážné body systému. Položením pravých stran rovnic systému (11) nule získáme tvar:

$$\begin{aligned} 0 &= N\left[r\left(1 - \frac{N}{K}\right) - P\frac{\lambda}{1 + \lambda h N + bP}\right] \\ 0 &= P\left[\frac{e\lambda N}{1 + \lambda h N + bP} - m\right] \end{aligned}$$

Opět získáme tři ekvilibria. Prvním je triviální ekvilibruim E^0 = [0, 0]. Další ekvilibrium, které získáme dosazením P = 0 do první rovnice, je E^1 = [K, 0], což je případ vyhynutí populace dravce. Výpočet vnitřního ekvilibria není úplně triviální, proto je popsán v několika následujících řádcích.

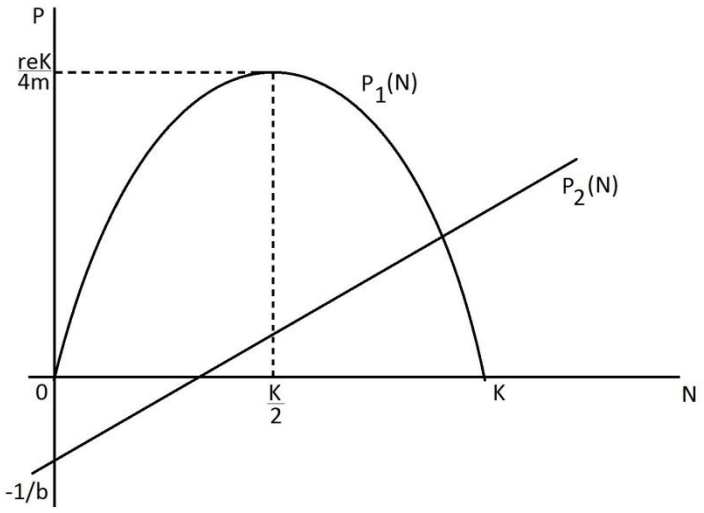
Mějme následující soustavu:

$$0 = r\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{P\lambda}{1 + \lambda hN + bP}$$
$$0 = \frac{e\lambda N}{1 + \lambda hN + bP} - m$$

Z druhé rovnice platí $(1 + \lambda hN + bP) = \frac{e\lambda N}{m}$. Tento výraz dosadíme do první rovnice a vyjádříme P, čímž získáme rovnici $P = \frac{re}{m}N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$. Vyjádřením P z druhé rovnice získáme rovnici $P = \frac{\lambda}{mb}(e - hm)N - \frac{1}{b}$. Když nyní porovnáme výrazy pro P, dostaneme kvadratickou rovnici, z níž snadno spočítáme N. Pak je vnitřní ekvilibrium tvaru E^* = [N^*, P^*] dáno takto:

$$N^* = \frac{2m}{\sqrt{(\lambda e - m\lambda b - reb)^2 + \frac{4mreb}{K}} + (\lambda e - m\lambda b - reb)}$$
$$P^* = \frac{\lambda}{mb}(e - hm)N^* - \frac{1}{b}$$

Nyní se podívejme, za jakých podmínek bude koexistenční ekvilibrium vůbec existovat. Vyšetřování podmínek existence provedeme graficky. Nakreslíme si vzájemnou polohu paraboly $P_1(N) = \frac{re}{m}N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ a přímky $P_2(N) = \frac{\lambda}{mb}(e - hm)N - \frac{1}{b}$. Jednu z možných vzájemných poloh vidíme na obr. 4.



Obrázek 4: Vzájemná poloha izoklin dravce (přímka $P_2(N)$) a kořisti (parabola $P_1(N)$).

Z biologického hlediska nás zajímá opět pouze první kvadrant, proto je přímka na obrázku 4 rostoucí. Potřebujeme tedy kladnou směrnici přímky, což znamená $P_2'(N) > 0$. První podmínka na existenci vnitřního ekvilibria je tedy $e > hm$. Aby přímka s parabolou měly právě jeden společný bod v prvním kvadrantu, získáme další podmínku a sice $P_2(K) = \frac{\lambda}{mb}(e - hm)K - \frac{1}{b} > 0$. Z toho dostáváme stejné podmínky pro existenci vnitřního ekvilibria jako pro model s funkční odpovědí Hollingova typu II:

$$e > hm$$
$$K > \frac{m}{\lambda(e - hm)}$$

K určení, o jaké rovnovážné body se jedná, musíme znát znaménka reálných vlastních čísel Jacobiho matice v daném rovnovážném bodě. Jacobiho matice systému (11) má tvar:

$$J = \begin{pmatrix} r - \frac{2r}{K}N - \frac{\lambda P(1+bP)}{(1+\lambda hN+bP)^2} & -\frac{\lambda N(1+\lambda hN)}{(1+\lambda hN+bP)^2} \\ \frac{e\lambda P(1+bP)}{(1+\lambda hN+bP)^2} & -m + \frac{e\lambda N(1+\lambda hN)}{(1+\lambda hN+bP)^2} \end{pmatrix}$$

Když dosadíme do Jacobiho matice rovnovážné body, můžeme vypočítat vlastní čísla a určit, o jaký typ rovnovážných bodů se jedná. Jacobiho matice pro E^0 je:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}$$

Z Jacobiho matice vidíme, že vlastní čísla jsou v tomto případě prvky na diagonále a jde o rovnovážný bod typu sedlo.

Jacobiho matice v bodě E^1 vypadá následovně:

$$J(K,0) = \begin{pmatrix} -r & -\dfrac{\lambda K}{1+\lambda h K} \\ 0 & -m + \dfrac{e\lambda K}{1+\lambda h K} \end{pmatrix}$$

Vlastní čísla této matice jsou opět prvky na diagonále, protože je matice v trojúhelníkovém tvaru.

$$\lambda_1 = -r$$

$$\lambda_2 = \frac{e\lambda K}{1+\lambda h K} - m$$

Vlastní číslo λ_2 je rovno nule pro hodnotu $K_T = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$. Pro $K > K_T$ je vlastní číslo λ_2 kladné a jde o rovnovážný bod typu sedlo. Pro $K < K_T$ jsou obě vlastní čísla záporná a rovnovážný bod E^1 je stabilním uzlem. V bodě $K = K_T$ nastává transkritická bifurkace. Diskuze o stabilitě rovnovážného bodu E^1 je tedy stejná jako v případě funkční odpovědi Hollingova typu II.

Nyní se podíváme na stabilitu vnitřního ekvilibria. Protože ve vnitřním ekvilibriu platí vztahy:

$$\begin{aligned} \frac{\lambda N^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} &= \frac{m}{e} \\ \frac{\lambda P^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} &= r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right), \end{aligned} \tag{12}$$

lze Jacobiho matici ve vnitřním ekvilibriu zjednodušit do následující podoby:

$$J(N^*,P^*) = \begin{pmatrix} r - \dfrac{2r}{K}N^* - r\left(1-\dfrac{N^*}{K}\right)\dfrac{1+bP^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} & -\dfrac{m(1+\lambda h N^*)}{e(1+\lambda h N^* + bP^*)} \\ er\left(1-\dfrac{N^*}{K}\right)\dfrac{1+bP^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} & \dfrac{-mbP^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} \end{pmatrix}$$

Znaménka jednotlivých prvků Jacobiho matice $J(N^*, P^*)$ jsou:

$$a_{12} < 0$$
$$a_{21} > 0$$
$$a_{22} < 0$$

Navíc pokud $N^* > K/2$, je $a_{11} < 0$. Odtud vyplývá, že pokud $N^* > K/2$, pak je determinant matice kladný a stopa matice záporná. Za těchto podmínek plyne z Routhova-Hurwitzova kritéria stabilita vnitřního ekvilibria. Vnitřní ekvilibrium je tedy stabilní přinejmenším v případě, kdy izoklina dravce protíná izoklinu kořisti napravo od jejího vrcholu. Tato množina však může být mnohem větší, což lze mimo jiné ukázat pomocí numerických simulací.

Je však také možno dostat analytický výsledek. Pokud provedeme v Jacobiho matici jiné úpravy s využitím rovnic (12), získáme následující tvar Jacobiho matice ve vnitřním ekvilibriu:

$$J(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}N^* + \frac{\lambda^2 h N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} & -\frac{\lambda N^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} + \frac{\lambda b N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} \\ \frac{e\lambda P^*}{1+\lambda h N^* + bP^*} - \frac{e\lambda^2 h N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} & -\frac{e\lambda b N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} \end{pmatrix}$$

Determinant Jacobiho matice je tvaru:

$$\det J(N^*, P^*) = \frac{rN}{K}\frac{e\lambda b N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} + \frac{e\lambda^2 N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^3}$$

Protože jsou všechny parametry kladné, je zřejmé, že determinant bude vždy kladný. O stabilitě ekvilibria tedy rozhodne znaménko stopy matice. Stopa má tvar:

$$tr\, J(N^*, P^*) = -\frac{r}{K}N^* + \frac{\lambda(\lambda h - eb)N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2}$$

Vnitřní ekvilibrium bude stabilní, pokud bude $tr\, J(N^*, P^*) < 0$. Vyřešením následující nerovnosti získáme podmínky pro stabilitu vnitřního ekvilibria.

$$\frac{\lambda(\lambda h - eb)N^* P^*}{(1+\lambda h N^* + bP^*)^2} < \frac{r}{K}N^*$$

Rozlišíme dva případy:

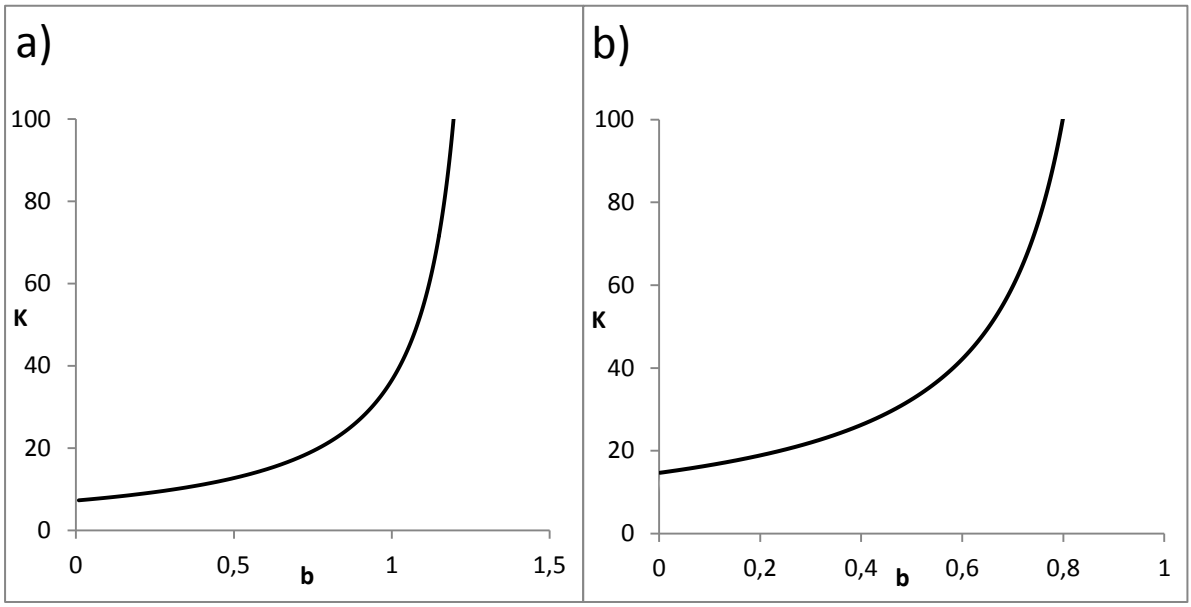
1. Pokud $\lambda h - eb > 0$, pak vnitřní ekvilibrium je stabilní za podmínky:
$$K < \frac{r(1 + \lambda h N^* + bP^*)^2}{\lambda(\lambda h - eb)P^*}$$
2. Pokud naopak $\lambda h - eb \leq 0$, pak nerovnice platí vždy a vnitřní ekvilibrium je vždy stabilní, za podmínky jeho existence $K > K_T$.

Protože pro $K = K_H$ (pro $\lambda h - eb > 0$) je determinant Jacobiho matice kladný a stopa matice rovna nule, dochází v tomto bodě k Hopfově bifurkaci a ze stabilní vnitřního ekvilibria se stává nestabilní ekvilibrium se stabilním limitním cyklem v okolí, kde K_H je dáno takto:

$$K_H = \frac{r(1 + \lambda h N^* + bP^*)^2}{\lambda(\lambda h - eb)P^*}$$

Ukázalo se, že zakomponováním interference mezi dravci do modelu s funkční odpovědí Hollingova typu II dochází k Hopfově bifurkaci pro vyšší hodnoty K nebo dokonce nevznikne vůbec (odvození výše a obr. 5).

Dokázaná stabilita je opět pouze lokální stabilitou. Ale také v modelu dravec-kořist s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí implikuje lokální stabilita vnitřního ekvilibria jeho globální stabilitu, jak ukázal Hwang v článku [2].



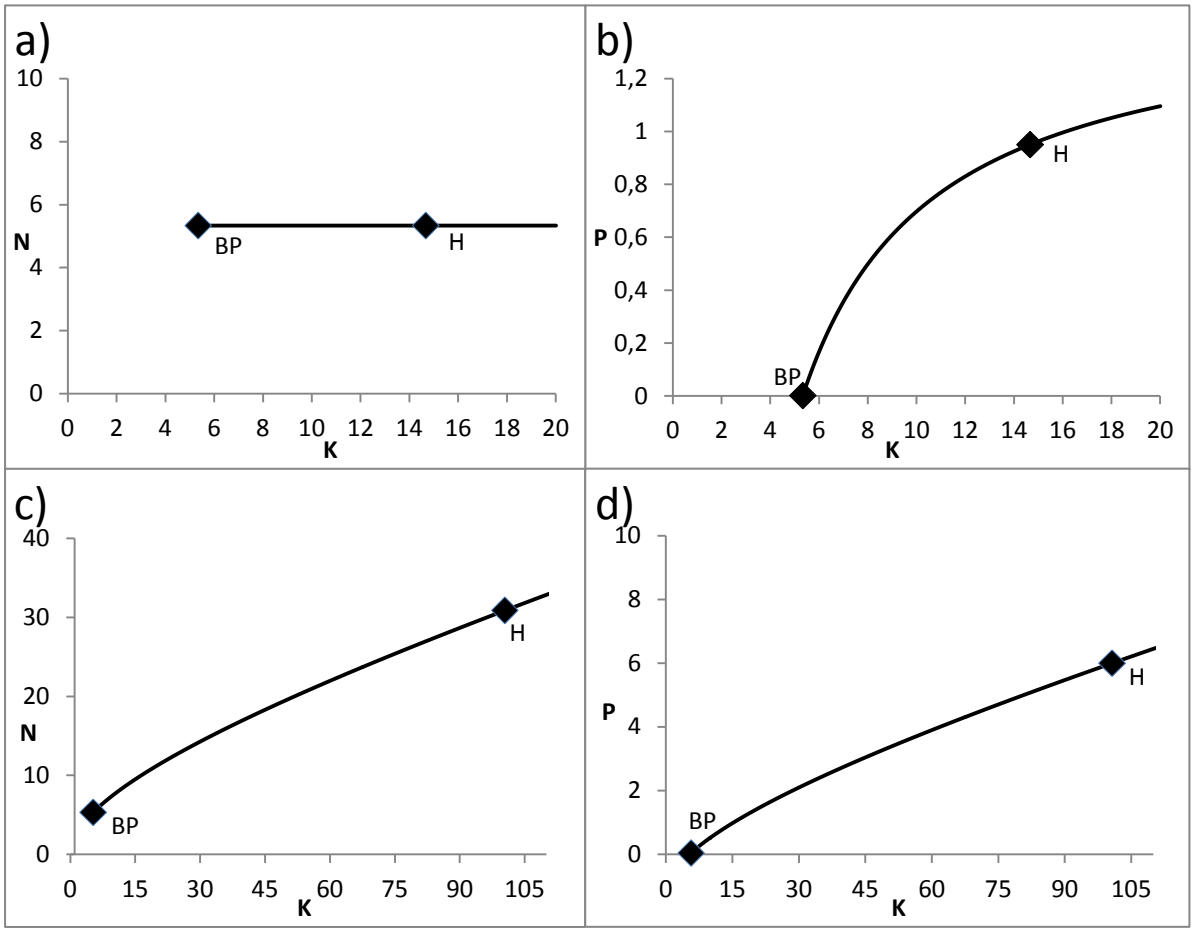
Obrázek 5: Křivka Hopfových bodů $K = K_H$ v závislosti na parametru *b*. Hodnoty ostatních parametrů: *r* = 0,8; *e* = 0,07; *h* = 0,2; λ = 1,25; *m* = 0,1 (a); *m* = 0,2 (b).

Obrázek 5 ukazuje, že zvýšením rychlosti umírání dravců nastává destabilizace systému dravec-kořist pro menší hodnoty *b*, tedy pro nižší hladinu interference, ale zároveň pro vyšší hodnoty *K*, tedy pro vyšší nosnou kapacitu kořisti. Z obr. 5 je také zřejmé, proč byla pro další výpočty s parametrem *m* = 0,2 použita hodnota *b* = 0,8. Kdybychom zvolili *b* vyšší, tak by Hopfova bifurkace nastala daleko za *K* = 100, což by nebylo pro následující bifurkační diagramy příliš názorné.

Kapitola 5

Porovnání modelů s Hollingovou funkční odpovědí typu II a Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí

Nyní se podíváme, jaký má funkční odpověď vliv na chování systému diferenciálních rovnic (1). Porovnejme chování modelů s Hollingovou funkční odpovědí typu II a odpovědí Beddingtonova-DeAngelisova typu. Podstatné informace lze vyčíst z obr. 6, který znázorňuje bifurkační diagramy pro oba modely.



Obrázek 6: Bifurkační diagramy pro Hollingovu funkční odpověď (a, b) a Beddingtonovu-DeAngelisovu funkční odpověď (c, d). Část (a) zobrazuje závislost hustoty kořisti v ekvilibriu na parametru K, kde pro K = 14,7 nastává Hopfova bifurkace. Hustota kořisti v ekvilibriu je konstantní a je dána vztahem $N^* = \frac{m}{\lambda(e-hm)}$. Část (b) vyjadřuje závislost hustoty dravce v ekvilibriu na parametru K. Použité parametry: r = 0,8; e = 0,07; m = 0,2; h = 0,2; λ = 1,25; b = 0,8.

Bod BP označuje tzv. branching point, který odpovídá hodnotě K_T, což je hodnota, kdy začne existovat vnitřní ekvilibrium. Už víme, že K_T nabývá pro oba modely stejných hodnot. Porovnáním částí (a-b) a (c-d) zjistíme, že Hopfova bifurkace nastává pro Beddingtonovu-DeAngelisovu funkční odpověď při vyšších hodnotách K než v případě Hollingova typu II, přibližně pro K = 100. Dále vidíme, že jsou hodnoty N^* a P^* pro Beddingtonovu-DeAngelisovu funkční odpověď vyšší než u modelu s funkční odpovědí Hollingova typu II.

Je tedy zřejmé, že pokud do modelu zahrneme interferenci mezi dravci, model dosáhne Hopfovy bifurkace pro větší hodnoty K nebo ji nedosáhne nikdy (viz kapitola 4). Z obrázku 5 plyne, že zvyšováním interference mezi dravci dosáhneme kritické hodnoty b, za kterou již Hopfova bifurkace nevznikne, což plyne z podmínky $\lambda h - eb > 0$.

Pokud bychom příliš snižovali nosnou kapacitu kořisti, zanikl by nejdříve limitní cyklus a dalším snižováním K by se pak stabilním ekvilibriem stal bod $E^1 = [K, 0]$, což znamená vyhynutí dravce. Proto musíme být v zasahování do přírodních ekosystémů obezřetní. Tyto poznatky lze naopak využít při záchraně ohrožených druhů živočichů.

Kapitola 6

Model s proměnnou funkční odpovědí

V této kapitole se zaměříme na model (1) s funkční odpovědí (4-5). Vypočítáme ekvilibria tohoto modelu a zjistíme jejich lokální stabilitu metodou linearizace.

6.1 Model

Model s proměnnou funkční odpovědí je dán soustavou diferenciálních rovnic:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\lambda NP}{1 + \lambda hN + \chi bP}$$
$$\frac{dP}{dt} = -mP + e\frac{\lambda NP}{1 + \lambda hN + \chi bP},$$

kde přechodová funkce χ je tvaru:

$$\chi = \frac{\left(\frac{P}{N}/_c\right)^n}{1 + \left(\frac{P}{N}/_c\right)^n}, n > 1$$

6.2 Analýza

V kapitolách 3 a 4 jsme ukázali, že stěnová ekvilibria jsou u obou funkčních odpovědí stejná, stejně jako jejich stabilita. Pojďme se nyní pokusit ukázat, že stěnová ekvilibria a jejich stabilita na námi uvažovaných funkčních odpovědích nezávisí. Uvažujme tedy model (1) s obecnou funkční odpovědí $f(N,P)$:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - f(N,P)P$$
$$\frac{dP}{dt} = -mP + ef(N,P)P$$

Jacobiho matice s obecnou funkční odpovědí má tvar:

$$J = \begin{pmatrix} r\left(1 - \frac{2N}{K}\right) - P\frac{\partial f}{\partial N} & -P\frac{\partial f}{\partial P} - f(N,P) \\ eP\frac{\partial f}{\partial N} & -m + eP\frac{\partial f}{\partial P} + ef(N,P) \end{pmatrix}$$

Stěnová ekvilibria modelu s proměnnou funkční odpovědí jsou opět $E^0 = [0, 0]$ a $E^1 = [K, 0]$. Jacobiho matice v ekvilibriu E^0 má tvar:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} r & -f(0,0) \\ 0 & -m + ef(0,0) \end{pmatrix}$$

Protože jedno vlastní číslo je vždy kladné, triviální ekvilibrium E^0 je vždy nestabilní.

Jacobiho matice v ekvilibriu E^1 má následují tvar:

$$J(K,0) = \begin{pmatrix} -r & -f(K,0) \\ 0 & -m + ef(K,0) \end{pmatrix}$$

Z matice je zřejmé, že ekvilibrium E^1 je stabilní, jestliže platí nerovnost $f(K,0) < \frac{m}{e}$. Výraz $f(K,0)$ je však pro funkční odpovědi (2-4) shodně roven $\frac{\lambda K}{1+\lambda h K}$. Podmínka stability ekvilibria E^1 je tedy:

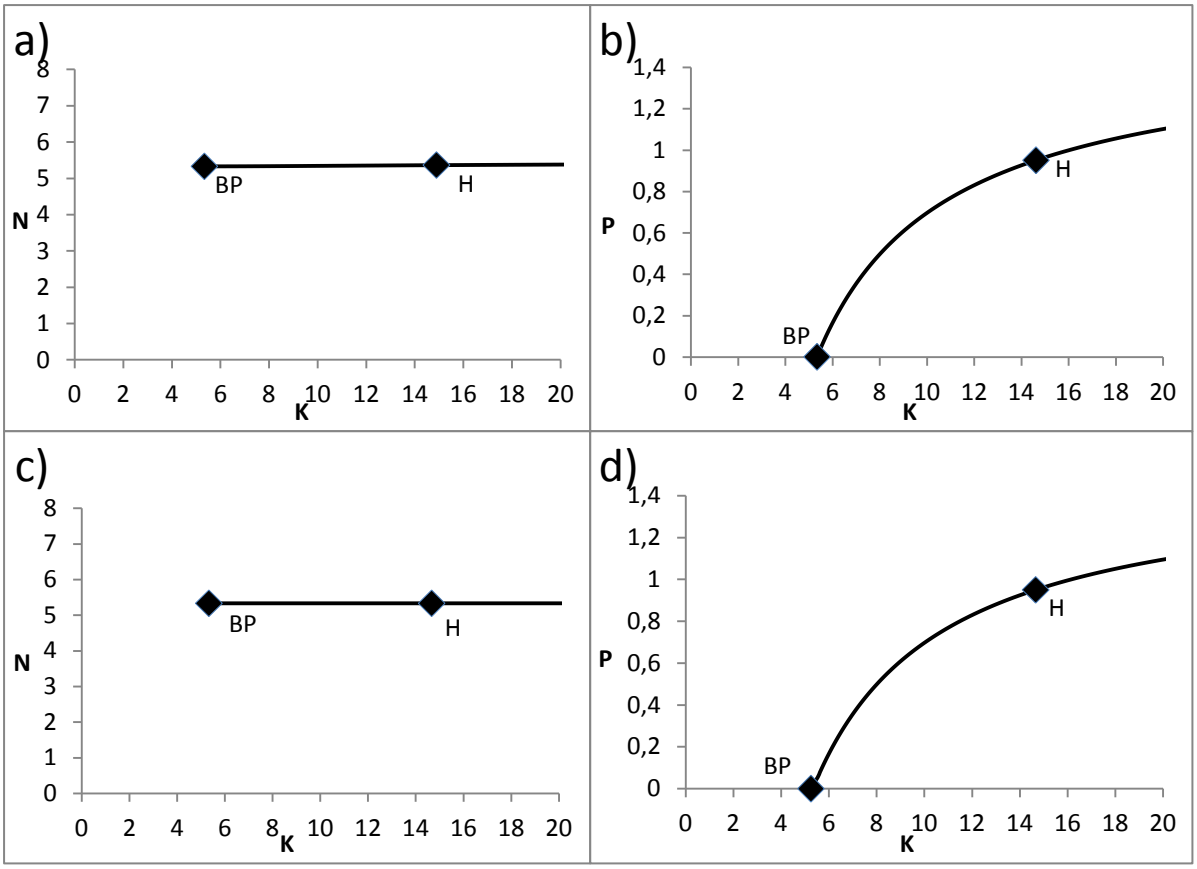
$$K < \frac{m}{\lambda(e - hm)}$$

Tato podmínka odpovídá vztahu $K < K_T$, což je podmínka z kapitol 3 a 4. Tímto se tedy potvrdila správnost výpočtů z předchozích kapitol.

Protože model (1) s proměnnou funkční odpovědí (4-5) je příliš složitý, nebudeme schopni řešit vnitřní ekvilibrium analyticky. Určíme toto ekvilibrium numericky v programu Matcont. Parametry jsou voleny záměrně stejné jako v předchozích kapitolách, abychom mohli porovnávat chování modelů. Budeme nyní měnit parametry *c* a *n*, které charakterizují přechodovou funkci χ proměnné funkční odpovědi

$$f(N,P) = \frac{\lambda N}{1 + \lambda h N + \chi b P}.$$

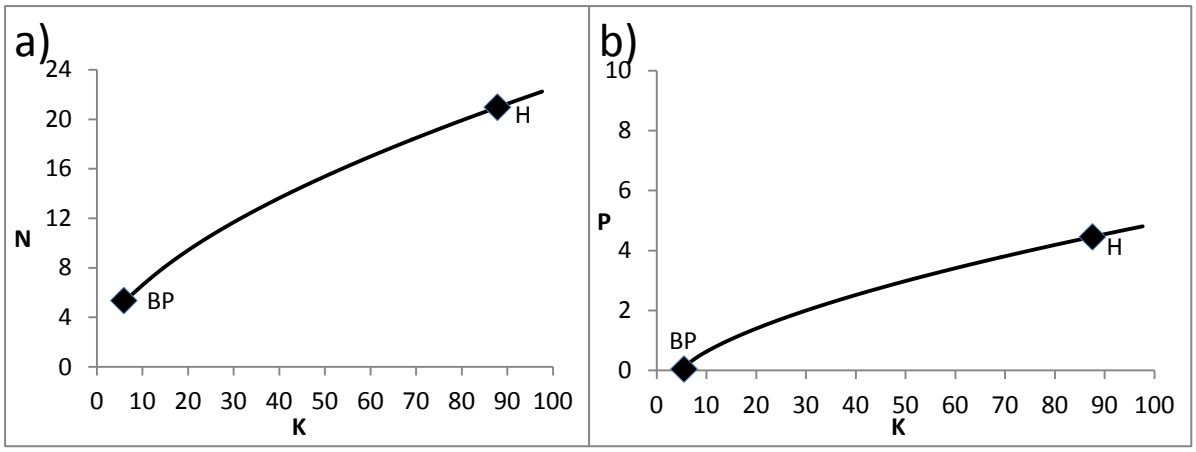
Na obrázku 7 vidíme bifurkační diagramy (*N*, *K*) a (*P*, *K*). Bifurkační diagramy pro zvolené hodnoty parametrů *c* a *n* jsou téměř shodné a podobné bifurkačním diagramům na obr. 6 pro funkční odpověď Hollingova typu II. Body BP jsou shodné, ale Hopfovy body nabývají hodnot $K = 14{,}9$ (pro $n = 2$; $c = 2$) a $K = 14{,}7$ (pro $n = 5$; $c = 5$).



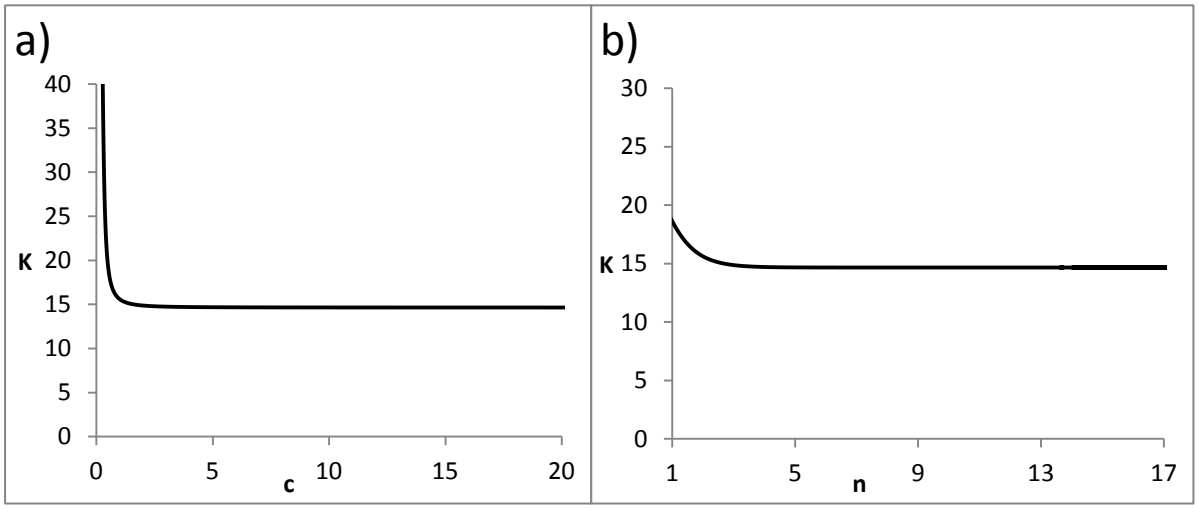
Obrázek 7: Bifurkační diagramy modelu (1) s proměnnou funkční odpovědí. Část (a) a (b) odpovídá $n = 2;\ c = 2$. Část (c) a (d) odpovídá $n = 5;\ c = 5$. Hodnoty ostatních parametrů: r = 0,8; e = 0,07; m = 0,2; h = 0,2; λ = 1,25; b = 0,8.

Proč se bifurkační diagramy na obr. 7 téměř shodují? Důvodem je, že byly zvoleny moc vysoké hodnoty parametru c a v průběhu výpočtu bylo P/N daleko menší než c. Pro c = 2 sice došlo k nepatrnému odchýlení, ale pro c = 5 model odpovídal přesně modelu s funkční odpovědí Hollingova typu II na obr. 6.

Podívejme se nyní na obr. 8, kde jsou bifurkační diagramy pro hodnoty n = 2 a c = 0,1. Branching point je roven hodnotě K_T. Hopfova bifurkace nastává přibližně pro hodnotu K_H = 87,8. Za těchto hodnot parametrů c a n jsme získali kombinaci modelů s Hollingovou funkční odpovědí a Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí.



Obrázek 8: Bifurkační diagramy modelu (1) s proměnnou funkční odpovědí pro hodnoty $n = 2$; $c = 0{,}1$. Ostatní hodnoty parametrů jsou stejné jako u obr. 7.

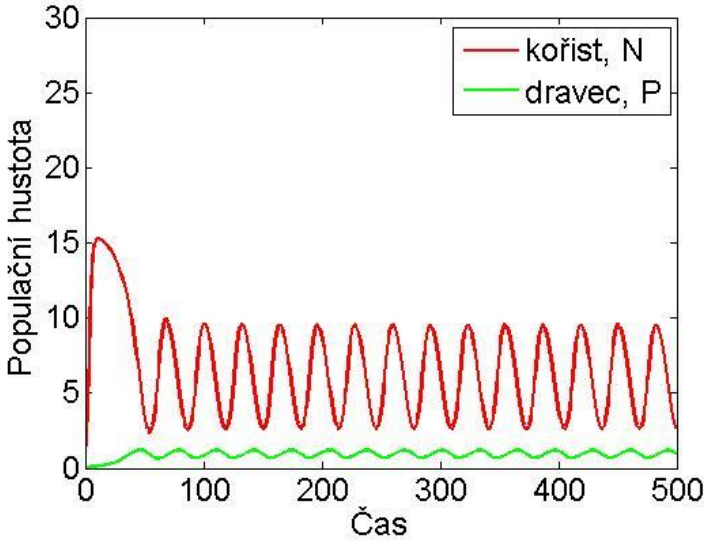


Obrázek 9: Křivky Hopfových bodů $K = K_H$ systému (1) s proměnnou funkční odpovědí. Část (a) popisuje závislost parametru K na c pro $n = 2$. Část (b) popisuje závislost parametru K na n pro $c = 1$. Hodnoty ostatních parametrů: $r = 0{,}8$; $e = 0{,}07$; $m = 0{,}2$; $h = 0{,}2$; $\lambda = 1{,}25$; $b = 0{,}8$.

Na obr. 9 můžeme vidět, kdy dochází v modelu s proměnnou funkční odpovědí k Hopfově bifurkaci. Z části (a) vidíme, že pro nízké hodnoty parametru c dochází k Hopfově bifurkaci pro vysoké hodnoty K, přičemž s rostoucí hodnotou c nastává Hopfova bifurkace pro menší hodnoty K. Z části (b) je zase zřejmé, že pro námi zvolené c dochází k Hopfově bifurkaci pro všechna n. Opět se ukazuje, že s rostoucí hodnotou n nastává Hopfova bifurkace pro menší hodnoty K.

Z předchozích úvah a výsledků se zdá být zřejmé, že se chování modelu s proměnnou funkční odpovědí bude pro vysoké c podobat chování s Hollingovou funkční odpovědí typu II, zatímco pro nízké c bude blízké chování modelu s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí. Pro jakou hodnotu c a jak rychle dojde k takovému přechodu?

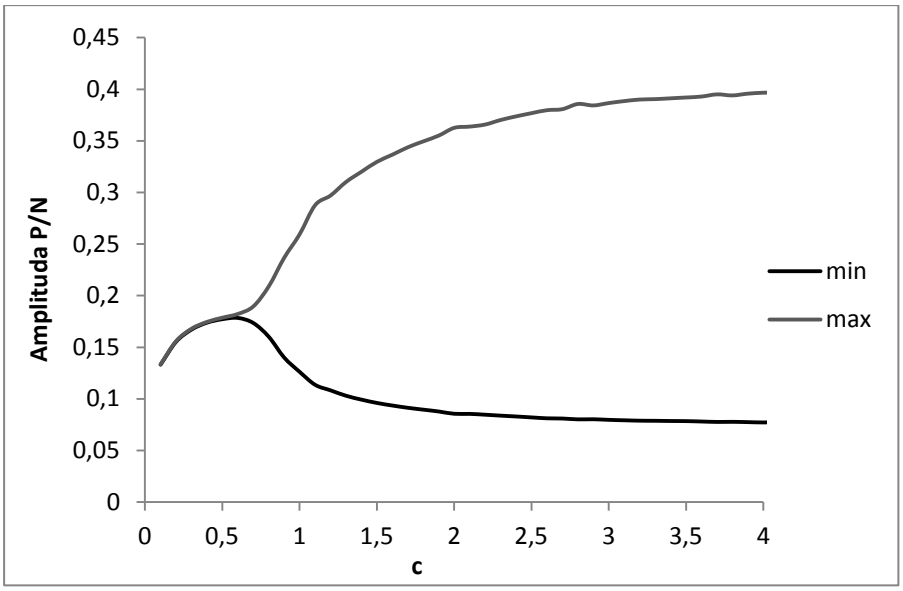
Na obrázku 10 můžeme vidět oscilace v čase pro hustotu kořisti a dravce zvlášť. Dále nás však bude zajímat poměr P/N.



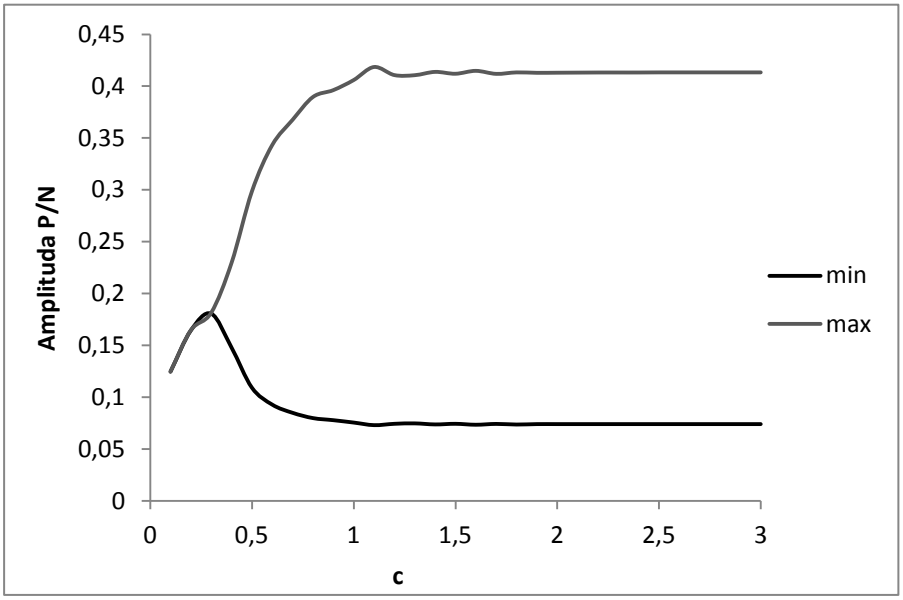
Obrázek 10: Dynamika systému s proměnnou funkční odpovědí v čase, která zobrazuje cykly pro $K = 16$. Ostatní parametry: $r = 0{,}8$; $e = 0{,}07$; $m = 0{,}2$; $h = 0{,}2$; $\lambda = 1{,}25$; $b = 0{,}8$; $c = 2$; $n = 2$.

Pokud bychom vykreslovali hodnoty P/N v čase pro parametry uvedené v obr. 10, získali bychom pro určité hodnoty parametrů n a c oscilace odpovídající limitním cyklům systému s Hollingovou funkční odpovědí typu II a pro jiné hodnoty n a c křivky pro systém s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí odpovídající stabilnímu ekvilibriu.

Na obrázku 11 je vykreslena závislost amplitudy veličiny P/N na parametru c pro $n = 2$. Je zřejmé, že pro nízké hodnoty c, kdy splývá minimum a maximum amplitudy, nastává stabilní ekvilibrium. Pro určitou hodnotu c se rozdělí větve minima a maxima a začne vznikat limitní cyklus. Se zvyšující se hodnotou c roste limitní cyklus, který se ustálí s určitou amplitudou.



Obrázek 11: Závislost maxima a minima amplitudy veličiny *P/N* na parametru *c*. Hodnoty parametrů byly zvoleny následovně: $r = 0{,}8$; $e = 0{,}07$; $m = 0{,}2$; $h = 0{,}2$; $\lambda = 1{,}25$; $b = 0{,}8$; $K = 16$; $n = 2$.



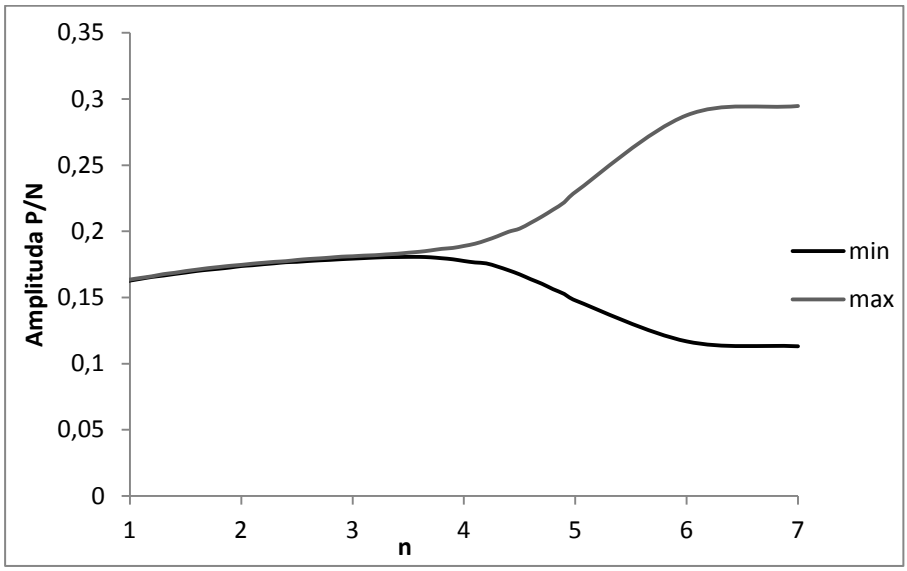
Obrázek 12: Závislost maxima a minima amplitudy veličiny *P/N* na parametru *c*. Hodnoty parametrů byly zvoleny následovně: $r = 0{,}8$; $e = 0{,}07$; $m = 0{,}2$; $h = 0{,}2$; $\lambda = 1{,}25$; $b = 0{,}8$; $K = 16$; $n = 5$.

Co se stane s amplitudou, pokud zvýšíme parametr *n*, můžeme vidět na obr. 12. Průběh závislosti velikosti amplitudy je zde analogický jako na obr. 11. Porovnáním obrázků 11 a 12 zjistíme, že zvýšením parametru *n* se amplituda cyklu ustálí pro nižší hodnotu *c* (přibližně

kolem hodnoty $c = 1{,}9$). Zároveň vidíme, že zvýšením *n* dojde ke vzniku cyklu dříve – pro nižší hodnotu *c*, což je dáno tvarem přechodové funkce χ. Přechod kolem hodnoty *c* je pro vyšší hodnotu *n* daleko rychlejší. Takže blízko ke kritické hodnotě *c* bude přechodová funkce nula a blízko za hodnotou *c* bude rovna jedné.

Obrázky 11 a 12 jsou vykresleny pro $K = 16$. Jak víme z předchozích grafů, model s Hollingovou funkční odpovědí pro $K = 16$ tvoří limitní cyklus, zatímco model s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí pro stejné *K* tvoří stabilní ekvilibrium. Z toho vyplývá, že se zvyšujícím se parametrem *c* přechází chování modelu z funkční odpovědi Beddingtonova-DeAngelisova typu na odpověď Hollingova typu II.

Jak se mění amplituda *P/N* v závislosti na *n* pro konstantní hodnotu *c* můžeme vidět na obr. 13. Opět vidíme, že pro nízké hodnoty parametru *n* splývá minimum a maximum amplitudy *P/N*, což odpovídá stabilnímu ekvilibriu. Pro určitou hodnotu parametru *n* se minimum a maximum rozdělí a začne vznikat limitní cyklus, který se zpočátku zvětšuje a nakonec se stabilizuje na velikosti odpovídající cyklu pro model s Hollingovou funkční odpovědí typu II.



Obrázek 13: Závislost maxima a minima amplitudy veličiny *P/N* na parametru *n* pro *c* = 0,4. Hodnoty ostatních parametrů: *r* = 0,8; *e* = 0,07; *m* = 0,2; *h* = 0,2; λ = 1,25; *b* = 0,8.

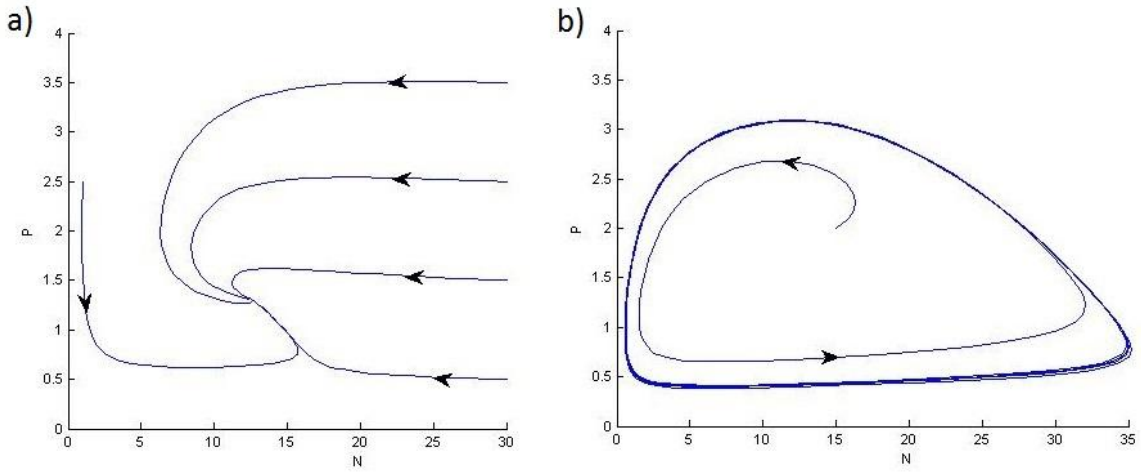
Kapitola 7

Numerické simulace řešení zkoumaných modelů

Pro ověření správnosti získaných výsledků lze využít numerických simulací řešení modelů. Následující výsledky byly počítány numericky pomocí programu MATLAB s balíkem Matcont pro bifurkační analýzu.

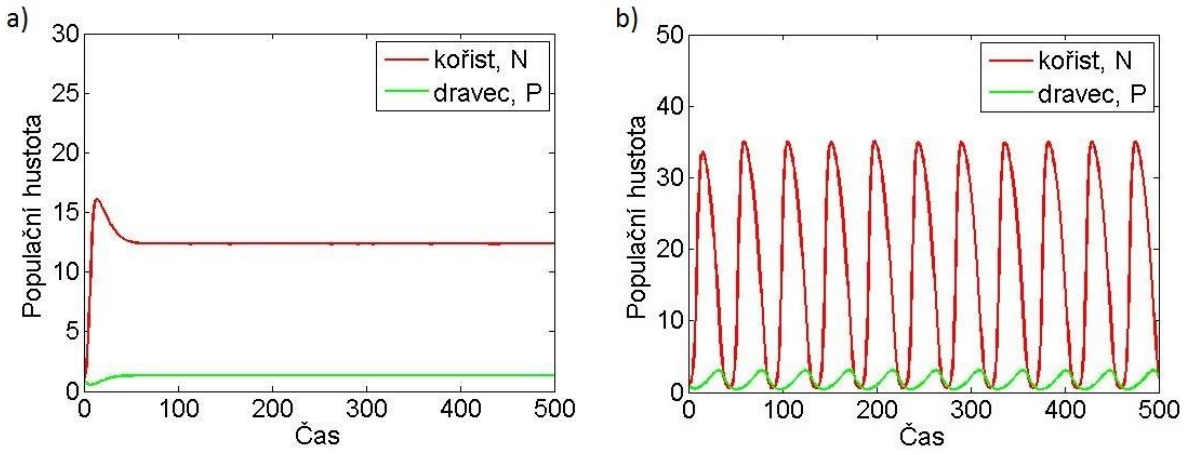
Numerické simulace modelu s funkční odpovědí Hollingova typu II byly provedeny již v kapitole 3 (viz obr. 1-3). V této kapitole provedeme numerické simulace modelů s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí a proměnnou funkční odpovědí.

Podívejme se zpět na obr. 5(b). Křivka Hopfových bodů rozděluje první kvadrant na dvě části. Zvolíme dva body, každý z jiné části, a provedeme numerické řešení systému. Na obrázku 14 je tato analýza provedena pro body [b, K] = [1; 20] a [b, K] = [0,4; 40].



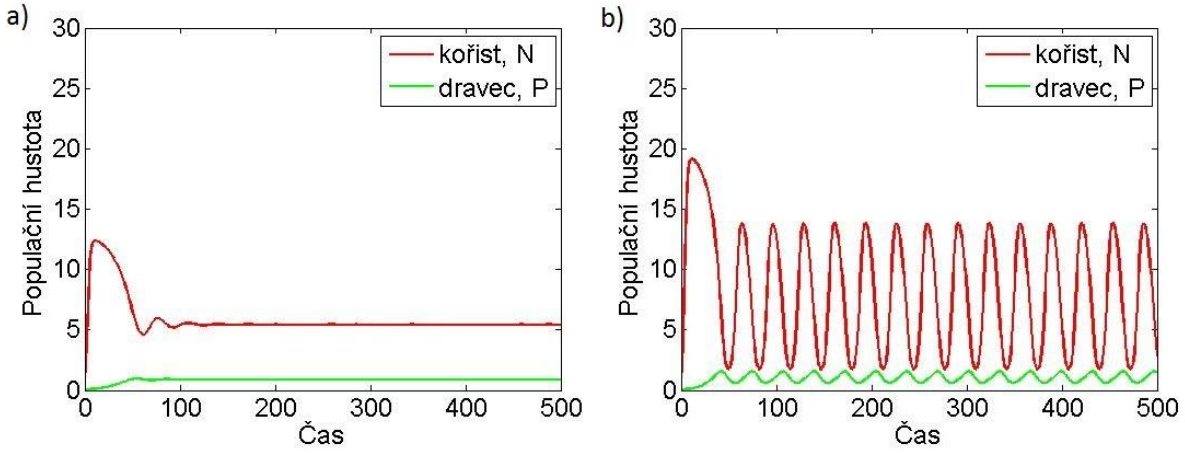
Obrázek 14: Fázový portrét modelu s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí pro K = 20; b = 1 (a) a pro K = 40; b = 0,4 (b). Část (a) odpovídá stabilnímu vnitřnímu ekvilibriu a část (b) stabilnímu limitnímu cyklu. Hodnoty ostatních parametrů: r = 0,8; e = 0,07; h = 0,2; m = 0,2; b = 0,8; λ = 1,25.

Pomocí numerického řešení systému jsme ověřili, že nad bifurkační křivkou obr. 5 dochází k oscilacím a pod bifurkační křivkou dochází ke stabilizaci modelu. Je důležité uvědomit si, jak vypadá limitním cyklus a stabilní ekvilibrium v čase, proto totéž, co vyjadřuje obr. 14, je zobrazeno na obr. 15, který zobrazuje růst populací v čase.



Obrázek 15: Populační hustota dravce a kořisti v čase pro $K = 20$; $b = 1$ (a) a pro $K = 40$; $b = 0{,}4$ (b). Hodnoty ostatních parametrů jsou stejné jako u obr. 14.

Numerické simulace provedeme i pro model s proměnnou funkční odpovědí. Uvažujme obrázek 9(b). Zvolíme si dva body, jeden pod křivkou a druhý nad křivkou Hopfových bodů.



Obrázek 16: Populační hustota v čase pro $n = 2$; $K = 13$ (a) a pro $n = 2$; $K = 20$ (b). Část (a) odpovídá stabilnímu vnitřnímu ekvilibriu a část (b) stabilnímu limitnímu cyklu. Hodnoty ostatních parametrů: $r = 0{,}8$; $e = 0{,}07$; $m = 0{,}2$; $h = 0{,}2$; $\lambda = 1{,}25$; $b = 0{,}8$; $c = 1$.

Z obrázku 16 vidíme, že pro $[n, K] = [2, 13]$ má systém stabilní ekvilibrium a pro $[n, K] = [2, 20]$ má systém limitní cyklus. Stejně jako u modelu s Beddingtonovou-DeAngelisovou funkční odpovědí jsme zjistili i u modelu s proměnnou funkční odpovědí, že nad bifurkační křivkou obr. 9(b) dochází k oscilacím a pod bifurkační křivkou dochází ke stabilizaci modelu.

Kapitola 8

Závěr

V práci jsme se zabývali matematickým modelem populace dravec-kořist. Shrnuli jsme model dravec-kořist (1) pro dvě různé funkční odpovědi. První odpovědí byla odpověď Hollingova typu II bez interference mezi dravci. Druhou odpovědí, kterou jsme se zabývali, byla odpověď Beddingtonova-DeAngelisova typu s interferencí mezi dravci. Provedli jsme analýzu obou modelů, při které jsme použili standardní teorii diferenciálních rovnic. V případě Beddingtonovy-DeAngelisovy funkční odpovědi jsme vycházeli z článků [2, 8, 9], které jsme rozšířili o kompletní lokální analýzu námi zvoleného modelu. Ukázali jsme, že model s interferencí mezi dravci dosahuje Hopfovy bifurkace pro vyšší hodnoty nosné kapacity kořisti nebo dokonce vůbec oproti funkční odpovědi Hollingova typu II. S rostoucí interferencí mezi dravci tedy dochází ke stabilizaci modelu.

Dále jsme zavedli model s proměnnou funkční odpovědí, který pomocí hodnot přechodové funkce χ přechází z Hollingovy funkční odpovědi do Beddingtonovy-DeAngelisovy funkční odpovědi, a to s rostoucím poměrem *P/N*. Zkoumali jsme vliv parametrů přechodové funkce *c* a *n* na chování definovaného modelu. Pomocí bifurkačních diagramů a příslušných grafů jsme zjistili, že pro malé hodnoty *c* chování odpovídá modelu s funkční odpovědí Beddingonova-DeAngelisova typu, zatímco pro velké hodnoty *c* se blíží modelu s funkční odpovědí Hollingova typu II. Tento přechod se zrychluje s rostoucím parametrem *n*.

Výsledky a grafy byly získány numericky pomocí programů MATLAB a Matcont. Program Matcont je nadstavbou výpočetního prostředí MATLAB a je k těmto analýzám určen. Ze získaných dat byly vytvořeny bifurkační diagramy, z nichž je vidět, kdy dochází k bifurkacím. Dále byly výsledky ověřeny pomocí numerických simulací v těchto programech.

Matematické modely zabývající se populacemi dravce a kořisti jsou z hlediska ekologie velmi důležité. Podstatným faktorem v našem uvažovaném modelu je nosná kapacita prostředí *K*, pokud bychom tento parametr příliš zvětšovali, vyskytne se v modelech tzv. paradox obohacení a populace by mohly vymřít. Na druhou stranu, pokud bychom nosnou kapacitu prostředí příliš zmenšovali, dojde k destabilizaci systému a stabilním ekvilibriem se stane bod [*K*, 0]. Opět by tedy došlo k vymření populace, v tomto případě populace dravce.

Člověk proto musí být ve snaze obohatit přírodní ekosystémy obezřetný, na což upozornil Rosenzweig již v roce 1971 [10].

Je mnoho možností, jak by se na tuto práci dalo navázat a studované modely rozšířit. Například bychom se mohli ptát, co by se stalo s modelem a jeho řešením, pokud bychom uvažovali prostorové rozložení kořisti a dravce nebo lovení kořisti ve smečkách. Pokud bychom do modelu zahrnuli tato rozšíření, která se v přírodě běžně vyskytují, mohli bychom pomocí modelu pochopit vliv dalších faktorů ovlivňujících dynamiku systému dravec-kořist. Vidíme, že studnice matematických modelů popisujících dynamiku populací je v podstatě nevyčerpatelná.

Seznam literatury

[1] Kot, M. *Elements of mathematical ecology*. 1st ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2001, 453 s. ISBN 0-521-00150-1.

[2] Hwang, T. W. *Global analysis of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response.* Journal of Mathematical Analysis and Applications. 2003, vol. 281, issue 1, s. 395-401. DOI: 10.1016/S0022-247X(02)00395-5. Dostupné z: http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022247X02003955.

[3] Perko, L. *Differential equations and dynamical systems*. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 2001, 553 s. ISBN 03-879-5116-4.

[4] Krajc, B., P. Beremlijski. *Obyčejné diferenciální rovnice* [online]. 2012. [cit. 2015-03-26]. Dostupné z: mi21.vsb.cz/modul/obycejne-diferencialni-rovnice.

[5] Kuznetsov, Y. A. *Elements of applied bifurcation theory*. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 1998, 631 s. ISBN 03-872-1906-4.

[6] Voorn, G. A. K. van et al. *Stabilization due to predator interference: comparison of different analysis approaches.* Mathematical Biosciences and Engineering. 2008, vol. 5, 567 – 583. DOI: 10.3934/mbe.2008.5.567.

[7] Hsu, S. B. *On global stability of a predator-prey system.* Mathematical Biosciences. 1978, vol. 39, s. 1-10. DOI: 10.1016/0025-5564(78)90025-1. Dostupné z: http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0025556478900251.

[8] Fan, M., Y. Kuang. *Dynamics of a nonautonomous predator–prey system with the Beddington–DeAngelis functional response.* Journal of Mathematical Analysis and Applications. 2004, vol. 295, issue 1, s. 15-39. DOI: 10.1016/j.jmaa.2004.02.038. Dostupné z: http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022247X04001957.

[9] Hwang, T. W. *Uniqueness of limit cycles of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response*. Journal of Mathematical Analysis and Applications. 2004, vol. 290, issue 1, s. 113-122. DOI: 10.1016/j.jmaa.2003.09.073. Dostupné z: http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022247X03006772.

[10] Rosenzweig, M. L. *Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time.* Science. 1971, vol. 171, issue 3969, s. 385-387. Dostupné z: http://www.jstor.org/stable/1731139.