

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Modely typu dravec-kořist se dvěma dravci
s různou funkční odpovědí**

Bakalářská práce

Martina Reindlová

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

České Budějovice 2019

Bibliografické údaje

REINDLOVÁ, M., 2019: Modely typu dravec-kořist se dvěma dravci s různou funkční odpovědí. [Predator-prey models with two predators with different functional responses. Bc. Thesis, in Czech.] - 33 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

V této bakalářské práci se budeme zabývat modely, které kombinují dravce různých typů majících různé funkční odpovědi. Budeme uvažovat jednu populaci kořisti a dvě populace dravce. Každá populace dravce bude mít buď konstantní hustotu, nebo proměnnou hustotu danou reakcí na změny hustoty kořisti. Do modelů také zahrneme funkční odpověď dravce, konkrétně funkční odpověď Hollingova typu II a Hollingova typu III. Dané modely popíšeme a provedeme jejich analýzu vzhledem k některým parametrům modelu.

Annotation

In this thesis we deal with models that combine predators of different types having different functional responses. We consider one population of prey and two populations of predators. Each population of the predator has either a constant density or a variable density given by the reaction to changes in prey density. To the models, we also include a functional response of the predator, specifically the Holling type II and Holling type III functional response. We describe these models and analyze them with respect to some model parameters.

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.

České Budějovice, 17. dubna 2019

.....

Martina Reindlová

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat doc. Ing. Lud'ku Berecovi, Dr. za odborné vedení a cenné rady, které mi při psaní této práce poskytl.

Obsah

1	Úvod	1
2	Teoretická část	4
3	Modely s konstantní hustotou dravců	8
3.1	Jedna populace dravce s funkční odpovědí typu II	8
3.2	Jedna populace dravce s funkční odpovědí typu III	10
3.3	Dvě populace dravce	13
4	Modely s proměnnou hustotou jednoho dravce	19
4.1	Jedna populace dravce s proměnnou hustotou	19
4.2	Dva dravci s proměnnou a konstantní hustotou	23
5	Závěr	31

Kapitola 1

Úvod

Jedním z cílů matematického modelování v ekologii je kvantitativní studium vzájemné interakce mezi dravcem a jeho kořistí. Historicky prvním modelem popisujícím dynamiku interakce dravec-kořist je Lotkův-Volterrův model. Tento model vychází z práce italského matematika Vity Volterry, který tímto modelem vysvětloval kolísání množství dravých ryb v Jaderském moři během první světové války [1]. Nezávisle na něm odvodil stejný model i Alfred James Lotka na základě hypotetické chemické reakce, pomocí které chtěl popsat periodické chování koncentrací reagujících látek [3]. Lotkův-Volterrův model má ale řadu nevýhod. Například je tzv. strukturálně nestabilní. To znamená, že jakákoliv malá změna v jeho struktuře může vést ke změně chování celého modelu [1]. Nicméně je jakýmsi odrazovým bodem pro realističtější modely typu dravec-kořist.

V této práci se budeme zabývat modely s jednou populací kořisti a dvěma populacemi dravce. Každá populace dravce bude mít buď konstantní hustotu, nebo proměnnou hustotu danou reakcí na změny hustoty kořisti. Zásadním prvkem modelu typu dravec-kořist je funkční odpověď dravce, což je rychlost, s jakou každý dravec loví kořist [1]. V této práci budeme uvažovat dva typy funkční odpovědi. Jednou z nich je funkční odpověď Hollingova typu II, kterou budeme uvažovat v následujícím tvaru [4]:

$$f(N) = \frac{aN}{1 + bN}, \quad a, b > 0.$$

Jedná se o hyperbolickou funkci, která se saturuje na určité hodnotě, a to kvůli času potřebnému ke zpracování jedné kořisti dravcem [1]. Další funkční odpovědí, kterou budeme v

této práci používat, je funkční odpověď Hollingova typu III, kterou budeme uvažovat ve tvaru [4]

$$f(N) = \frac{aN^k}{1 + bN^k}, \quad a, b > 0, k > 1.$$

Jedná se o sigmoidální křivku, která se opět saturuje na určité hodnotě a která předpokládá, že dravec neefektivně shánějí potravu při nízkých hustotách kořisti, například díky schopnosti kořisti ukrýt se před dravci [1].

Obecný model růstu populace kořisti v případě konstantní hustoty obou dravců (případ A) budeme uvažovat ve tvaru

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - f_1(N)P_1 - f_2(N)P_2. \quad (1.1)$$

Kořist tedy bez přítomnosti dravce roste logisticky s rychlostí růstu $r > 0$ a nosnou kapacitou $K > 0$, $f_i(N)$ je funkční odpověď predátora $i = 1, 2$ a P_i je hustota predátora $i = 1, 2$.

V případě, kdy jeden dravec bude mít proměnnou a druhý dravec konstantní hustotu (případ B) bude náš model vypadat následovně:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - f_1(N)P_1 - f_2(N)P_2, \\ \frac{dP_1}{dt} &= -mP_1 + ef_1(N)P_1. \end{aligned} \quad (1.2)$$

V nepřítomnosti dravce tedy kořist roste opět logisticky, mortalita dravce P_1 je $m > 0$ a parametr $e > 0$ značí účinnost, s jakou dravec přemění zkonzumovanou kořist v nové dravce. Dravec P_1 bude tedy s kořistí N svázán dynamicky.

Jednotlivé modely, kterými se budeme v této práci zabývat, jsou shrnuty v tabulce 1.1.

Cílem této práce je výše popsané modely analyzovat a výsledky dále diskutovat vzhledem k některým parametrům modelu.

Pochopení jednodušších modelů je užitečné k pochopení těch složitějších. Proto v této práci začneme od analýzy jednodušších modelů a výsledky pak dále využijeme při analýze složitějších modelů.

V druhé kapitole nejprve představíme základní definice a pojmy z teorie obyčejných diferenciálních rovnic, které v této práci budeme používat. Potom už přejdeme k analýze samotných modelů. V třetí kapitole jsou popsány a analyzovány modely, které jsou tvořeny

Model	Funkční odpověď dravce 1 $f_1(N)$	Funkční odpověď dravce 2 $f_2(N)$ (vždy konstantní hustota)
	<i>Konstantní hustota</i>	
A1	typ II	-
A2	typ III	-
A3	typ II	typ III
	<i>Proměnná hustota</i>	
B1	typ II	-
B2	typ II	typ III

Tabulka 1.1: *Tabulka modelů studovaných v této práci.*

jednou diferenciální rovnicí. Tato kapitola je rozdělena do tří podkapitol, ve kterých jsou jednotlivě popsány tři modely kombinující populaci dravce s konstantní hustotou a až dvěma funkčními odpověďmi. V prvním modelu je zahrnuta funkční odpověď Hollingova typu II, v druhém modelu funkční odpověď Hollingova typu III, třetí model pak obsahuje oba typy funkční odpovědi. Následuje čtvrtá kapitola, ve které jsou popsány a analyzovány modely tvořené soustavou dvou diferenciálních rovnic, a která je dále rozdělena do dvou podkapitol. V první z těchto podkapitol analyzujeme model s jednou populací dravce s proměnnou hustotou a funkční odpovědí typu II. V druhé podkapitole pak analyzujeme model se dvěma populacemi dravce, jak s proměnnou, tak s konstantní hustotou a funkčními odpověďmi Hollingova typu II a typu III. Všechny modely jsou vždy analyzovány vzhledem k vybraným parametrům daného modelu. Závěrečná kapitola je souhrnem celé bakalářské práce.

Kapitola 2

Teoretická část

V této kapitole jsou uvedeny základní definice a pojmy z teorie obyčejných diferenciálních rovnic, které budeme při analýze modelů v této práci budeme využívat. Vycházíme z přednášek Prof. RNDr. Vlastimila Křivana, CSc. z předmětu Úvod do diferenciálních rovnic, s výjimkou některých definic, které jsou dále citovány.

V této práci se budeme zabývat autonomními obyčejnými diferenciálními rovnicemi prvního řádu. Obyčejnou diferenciální rovnicí myslíme takovou rovnici, ve které se vyskytují derivace neznámé funkce a kdy tato neznámá funkce (závislá proměnná) závisí pouze na jedné nezávislé proměnné. *Řádem diferenciální rovnice* rozumíme řád nejvyšší derivace, která se v rovnici vyskytuje.

Rovnici

$$x' = f(t, x), \tag{2.1}$$

kde $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ je daná funkce, x je závislá proměnná a x' je její derivace, nazýváme *obyčejnou diferenciální rovnicí prvního řádu* rozřešenou vzhledem k derivaci. Pokud daná funkce f nezávisí na nezávislé proměnné t , označujeme tuto rovnici jako autonomní. Dále budeme uvažovat jen autonomní rovnice a budeme je označovat jen jako diferenciální rovnice.

Definice 2.1 (Řešení diferenciální rovnice) *Řešením diferenciální rovnice (2.1) nazveme funkci $x(t)$ definovanou na nějakém intervalu I , která má v tomto intervalu derivaci a splňuje rovnici (2.1) pro každé $t \in I$.*

Soustavu rovnic

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n), \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n),\end{aligned}\tag{2.2}$$

kde $f_i : D \rightarrow \mathbb{R}$ pro všechna $i = 1, \dots, n$ a $D \subset \mathbb{R}^n$, nazýváme *soustavou autonomních obyčejných diferenciálních rovnic*. Soustava (2.2) může být zapsána ve vektorovém tvaru jako

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

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

Definice 2.2 *Funkce $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ definovaná na nějakém intervalu I je řešením vektorové diferenciální rovnice (2.3), pokud pro každé $t \in I$ platí, že $x(t) \in D$ a $x'(t) = f(x(t))$ pro každé $t \in I$.*

Definice 2.3 (Cauchyova počáteční úloha) *Nalézt takové řešení diferenciální rovnice (2.3), které splňuje zadanou počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$, kde $x_0 \in \mathbb{R}^n$, $t_0 \in \mathbb{R}$, se nazývá Cauchyova počáteční úloha.*

Je třeba si uvědomit, že řešení Cauchyovy úlohy nemusí existovat nebo být jednoznačné. To, zda řešení Cauchyovy úlohy existuje a je jednoznačné, říká následující věta.

Věta 2.1 (Věta o existenci a jednoznačnosti řešení, [2]) *Nechť D je otevřená podmnožina \mathbb{R}^n obsahující x_0 a necht' f je spojitě diferencovatelná na D . Potom existuje $a > 0$ takové, že počáteční úloha*

$$x' = f(x),\tag{2.4}$$

$$x(0) = x_0,\tag{2.5}$$

má na intervalu $[-a, a]$ jediné řešení $x(t)$.

Definice 2.4 (Rovnovážný bod, ekvilibrium) *Bod $x^* \in \mathbb{R}^n$, který splňuje rovnici*

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

se nazývá rovnovážným bodem (ekvilibriem) diferenciální rovnice (2.3).

Definice 2.5 (Stabilita rovnovážného bodu) *Necht' $x^* \in \mathbb{R}^n$ je rovnovážný bod diferenciální rovnice (2.3). Rovnovážný bod x^* se nazývá lokálně stabilní, jestliže pro všechna $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že pro všechna řešení $x(t)$ diferenciální rovnice (2.3) s počáteční podmínkou $x(t_0)$ splňující $|x(t_0) - x^*| < \delta$ platí $|x(t) - x^*| < \varepsilon$ pro všechna $t > t_0$.*

Pokud navíc platí, že $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^$, pak říkáme, že rovnovážný bod je lokálně asymptoticky stabilní. Není-li stabilní, říkáme, že je nestabilní.*

Věta 2.2 (Hartmanova-Grobmanova věta) *Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic*

$$\frac{dx}{dt} = Ax(t) + g(x),$$

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

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

Potom platí: Mají-li všechna vlastní čísla matice A záporné reálné části, je nenulové řešení lokálně asymptoticky stabilní. Existuje-li vlastní číslo s kladnou reálnou částí, pak je nulové řešení nestabilní.

Lokální stabilitu rovnovážných bodů budeme určovat pomocí metody linearizace. Ta spočívá ve výpočtu Jacobiho matice, tj. matice parciálních derivací $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}\right)_{i,j=1}^n$ v daném rovnovážném bodě. O stabilitě pak rozhodují vlastní čísla Jacobiho matice. Mají-li všechna vlastní čísla této matice záporné reálné části, je daný rovnovážný bod lokálně asymptoticky stabilní. Má-li alespoň jedno vlastní číslo kladnou reálnou část, je rovnovážný bod nestabilní.

Určení lokální stability rovnovážného bodu x^* jedné diferenciální rovnice

$$x' = f(x), \quad x \in \mathbb{R}, \quad f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$$

odpovídá určení znaménka derivace funkce $f(x)$ v bodě x^* . Je-li $f'(x^*) < 0$, pak je ekvilibrium x^* lokálně asymptoticky stabilní. Je-li $f'(x^*) > 0$, je ekvilibrium x^* nestabilní.

Při analýze dvourozměrné soustavy diferenciálních rovnic můžeme o stabilitě rovnovážného bodu rozhodnout pomocí tzv. Routhova-Hurwitzova kritéria. Toto kritérium říká, že reálné části všech vlastních čísel jsou záporné, a tedy příslušný rovnovážný bod je lokálně

asymptoticky stabilní, pokud je determinant Jacobiho matice kladný a stopa této matice záporná [1].

Protože ve všech našich modelech jsou všechna lokálně stabilní ekvilibria zároveň lokálně asymptoticky stabilní, budeme dále lokálně asymptoticky stabilní ekvilibrium označovat jen jako stabilní ekvilibrium.

Kapitola 3

Modely s konstantní hustotou dravců

3.1 Jedna populace dravce s funkční odpovědí typu II

Uvažujme model A1 z tabulky 1.1, tedy model s jednou populací dravce s konstantní hustotou a Hollingovou funkční odpovědí typu II, která je ve tvaru

$$f_1(N) = \frac{aN}{1 + bN}.$$

Model růstu populace kořisti (1.1) můžeme přepsat jako:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN}{1 + bN} P_1. \quad (3.1)$$

Všechny parametry modelu uvažujeme kladné.

Analýza

Jako první budeme hledat ekvilibria. Pravou stranu rovnice (3.1) položíme rovnu nule a vyřešíme pro N :

$$N \left[r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aP_1}{1 + bN} \right] = 0.$$

To je splněno právě tehdy, když $N = 0$ nebo

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aP_1}{1 + bN} = 0. \quad (3.2)$$

Rovnici (3.2) upravíme a převedeme na kvadratickou rovnici

$$brN^2 + rN(1 - bK) + K(aP_1 - r) = 0, \quad (3.3)$$

která má řešení

$$N_1 = \frac{-r(1 - bK) + \sqrt{D}}{2br} \text{ a } N_2 = \frac{-r(1 - bK) - \sqrt{D}}{2br},$$

kde

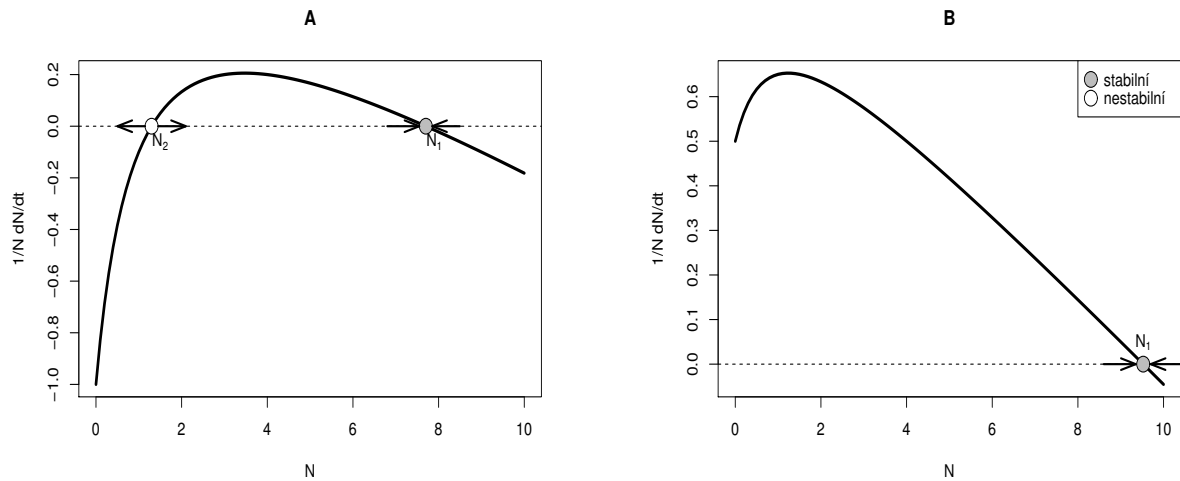
$$D = r^2(1 - bK)^2 - 4brK(aP_1 - r).$$

Nyní určíme existenci a stabilitu nalezených ekvilibrií. Z biologického hlediska nás zajímají jen nezáporná ekvilibria. Jejich stabilitu budeme řešit graficky pomocí fázové přímky. Nakreslíme si funkci $(1/N)(dN/dt)$ z rovnice (3.1) jako funkci hustoty N , označme ji jako funkci $g(N)$. Tam, kde tato křivka protne osu N , se nacházejí nenulové rovnovážné body. Na osu N můžeme zakreslit šipky, které popisují směr růstu či poklesu populační hustoty s časem. Je-li $g(N)$ kladná, potom hustota bude s časem růst, tudíž nakreslíme šipku směřující doprava. Je-li $g(N)$ záporná, potom hustota bude klesat a přidáme šipku směřující doleva. Když šipky směřují z obou stran do ekvilibria, potom je ekvilibrium stabilní. Když z něho v obou směrech vystupují, je ekvilibrium nestabilní. V případě, kdy na jedné straně šipka směřuje do ekvilibria a na druhé straně z něj vystupuje, se ekvilibrium nazývá semistabilní. [5].

Celkem tedy můžeme rozlišit čtyři případy:

1. Pokud $D < 0$ kvadratická rovnice (3.3) nemá reálné kořeny a tedy ekvilibria N_1 a N_2 neexistují. Existuje jen jedno ekvilibrium $N^* = 0$, které je globálně stabilní (přitahuje všechna řešení systému, nezávisle na počátečním bodě). V tomto případě populace kořisti vyhyne.
2. Pokud $D = 0$, existují jedno nebo dvě ekvilibria: $N^* = 0$, které je globálně stabilní, a pokud navíc platí, že $bK > 1$, existuje ještě $N^* = (bK - 1)/2b$, které je semistabilní.
3. Pokud $D > 0$, $P_1 > r/a$ a $bK > 1$, dostaneme tři ekvilibria: $N^* = 0$ a N_1 , která jsou stabilní a N_2 , které je nestabilní (viz obr. 3.1A).

4. Pokud $D > 0$ a $P_1 < r/a$, dostáváme pouze dvě ekvilibria, nestabilní $N^* = 0$ a globálně stabilní ekvilibrium N_1 (viz obr. 3.1B).



Obrázek 3.1: Ekvilibria modelu (3.1). Byly použity tyto hodnoty parametrů: $r = 1$, $a = 1$, $b = 1$, $K = 10$ a $P_1 = 2$ pro panel A a $P_1 = 0.5$ pro panel B. Stabilní nenulová ekvilibria jsou znázorněna šedým symbolem, nestabilní nenulová ekvilibria bílým symbolem.

Na obrázku 3.1 pozorujeme tzv. Allee efekt. Tento jev obecně znamená, že při nízkých hustotách nebo velikostech populace klesá fitness každého jedince v populaci [4]. Na obrázku 3.1A pozorujeme silný Allee efekt. Jeho výsledkem je kritická prahová hodnota, pod kterou se populace blíží k zániku [4].

3.2 Jedna populace dravce s funkční odpovědí typu III

Druhý model, model A2 z tabulky 1.1, se liší od prvního modelu typem funkční odpovědi. Nyní budeme uvažovat funkční odpověď Hollingova typu III, která má tvar

$$f_1(N) = \frac{aN^2}{1 + bN^2}.$$

Model pak bude vypadat následovně:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{aN^2}{1 + bN^2} P_1. \quad (3.4)$$

Všechny parametry modelu uvažujeme kladné.

Analýza

Při analýze postupujeme obdobně jako u předchozího modelu. Nalezneme ekvilibria a určíme jejich existenci a stabilitu. Pravou stranu rovnice (3.4) položíme rovnu nule. Rovnovážné body jsou pak řešením rovnice

$$rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN^2P_1}{1 + bN^2} = 0.$$

Jedním z těchto řešení je zřejmě $N = 0$. Zbývá ekvilibria, pokud existují, jsou řešením rovnice

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN P_1}{1 + bN^2} = 0.$$

Tuto rovnici si přepíšeme do následujícího tvaru:

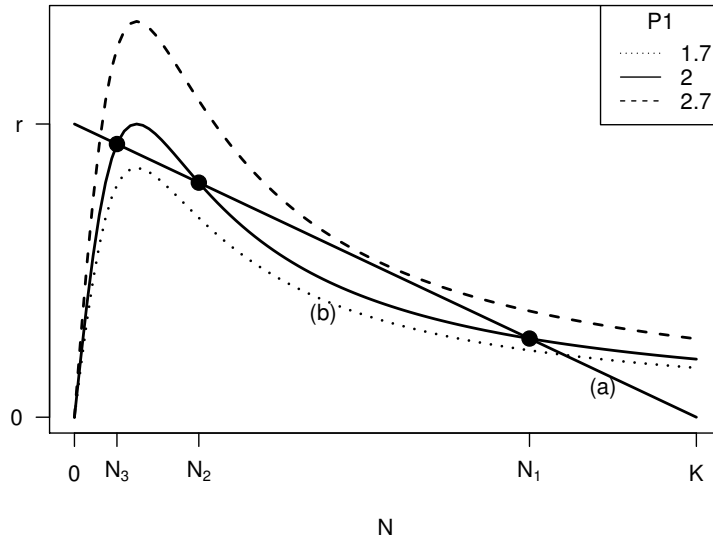
$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) = \frac{aN P_1}{1 + bN^2} \quad (3.5)$$

a vyřešíme existenci ekvilibrií graficky, jak je znázorněno na obrázku 3.2. Každá strana rovnice (3.5) udává jednu křivku. Na levé straně je přímka procházející body $(K, 0)$ a $(0, r)$, tato funkce určuje rychlost růstu populace kořisti N bez přítomnosti dravce. Pravá strana rovnice (3.5) je funkce proměnné N , která značí úmrtnost kořisti na jednoho jedince v důsledku predace. Graf této funkce prochází počátkem a pro vysoké hodnoty N je osa N jeho asymptotou. V průsečících těchto dvou křivek jsou hledaná nenulová ekvilibria. Počet a umístění těchto ekvilibrií závisí na pozici obou křivek, a tedy na hodnotách parametrů r , a , b , K a P_1 . Jak je vidět na obrázku 3.2, s rostoucím parametrem P_1 , tedy s rostoucím počtem dravců se mění počet průsečíků predanční křivky s křivkou růstu kořisti a získáváme postupně jeden, tři a znova jeden rovnovážný bod, na obr. 3.2 označené jako N_1 , N_2 , N_3 . Rovnice (3.5) má tedy minimálně jedno a maximálně tři nenulová řešení. Celkem má tedy model (3.4) dva až čtyři rovnovážné body, a to řešení rovnice (3.5) a $N^* = 0$.

Stabilitu ekvilibrií určíme graficky pomocí fázové přímky a funkce, která je dána vztahem

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN P_1}{1 + bN^2}, \quad (3.6)$$

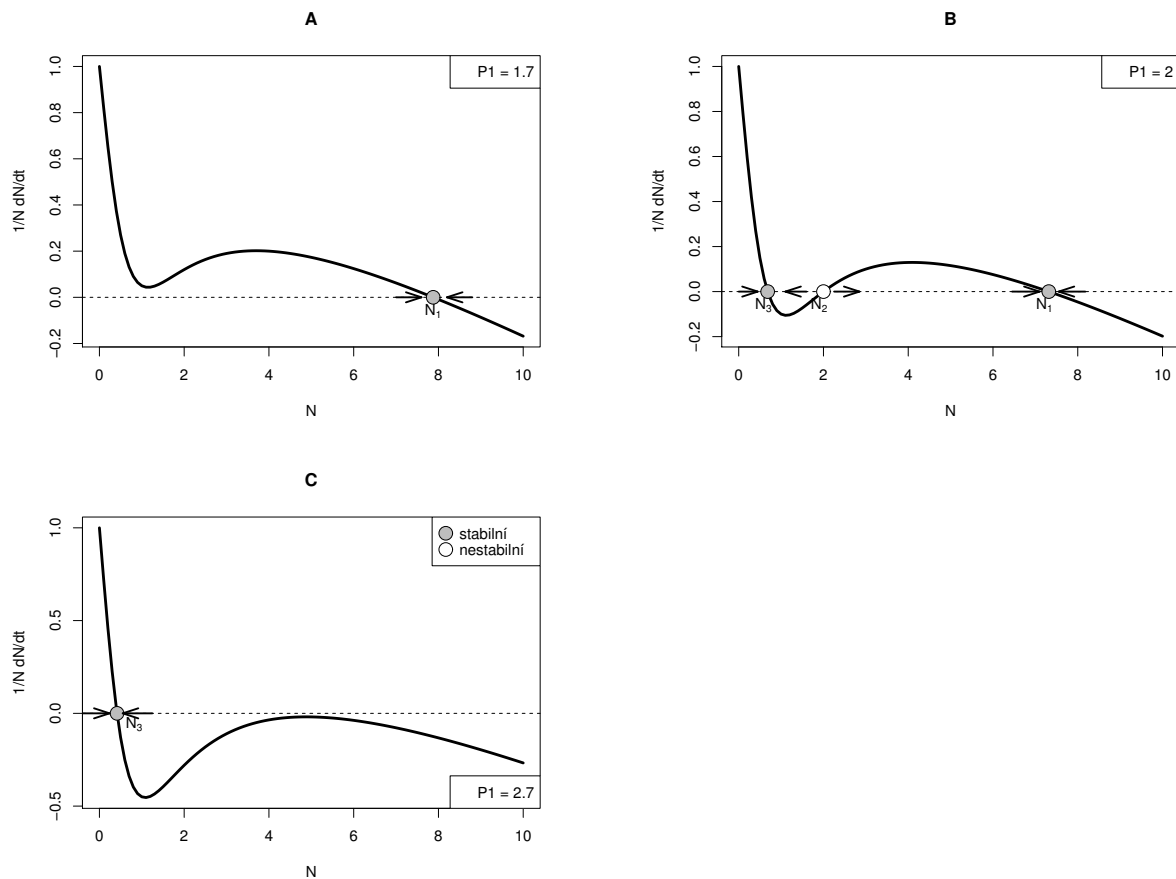
označena jako $h(N)$ a vykreslena na obrázku 3.3. Použijeme stejnou techniku jako u předchozího modelu. Na fázové přímce si označíme průsečíky funkce $h(N)$ s osou N , které udávají nenulová ekvilibria modelu. Směřují-li řešení v okolí ekvilibria do tohoto bodu, potom je stabilní, vystupují-li z něj, potom je nestabilní. Z obrázku 3.3 vidíme, že ekvilibria $N^* = 0$ a N_2



Obrázek 3.2: Růstová rychlost kořisti (a) $r(1 - N/K)$ a křivka predace (b) $(aN P_1)/(1 + bN^2)$ pro různé hodnoty parametru P_1 . Ostatní hodnoty parametrů jsou $r = a = b = 1$, $K = 10$.

jsou nestabilní a ekvilibria N_1 a N_3 jsou stabilní. Analogicky bychom mohli stabilitu ekvibrí určit přímo z obrázku 3.2.

V tomto modelu dochází k tzv. hysterezi [3]. Tento jev popisuje obrázek 3.4, na kterém je znázorněn bifurkační diagram, který popisuje, jak se s měnícím se parametrem P_1 mění hodnota ekvibrí. Předpokládejme, že máme dané parametry a, b, r a K a měníme hodnotu parametru P_1 . Potom s rostoucím parametrem P_1 hodnota stabilního ekvilibria N_1 (horní větev) klesá a pro dostatečně velkou hodnotu parametru P_1 (na obrázku tato hodnota odpovídá hodnotě p_2) toto ekvilibrium zmizí a trajektorie modelu budou přitahovány stabilním ekvibiem N_3 (dolní větev). Budeme-li nyní P_1 snižovat, v kritické hodnotě p_1 dojde k zániku ekvilibria N_3 a řešení modelu budou přitahována ekvibiem N_1 . Z obrázku vidíme, že pro $P_1 < p_1$ a $P_1 > p_2$ má model (3.4) jedno kladné stabilní ekvilibrium, kdežto pro $p_1 < P_1 < p_2$ má model tři kladná ekvilibria, dvě stabilní, oddělená jedním nestabilním.



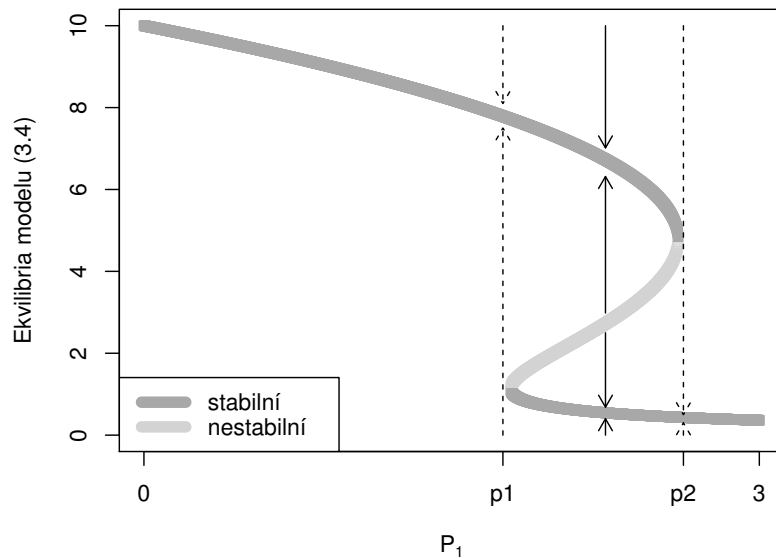
Obrázek 3.3: Grafické znázornění stability ekvibríí pro model (3.4). Zobrazené křivky jsou grafem funkce $h(N)$ (3.6). Hodnoty parametrů, které byly použity, jsou $r = a = b = 1$, $K = 10$, hodnota parametru P_1 je vyznačena v rámečku u každého obrázku. Význam šipek a symbolů je analogický jako u obr. 3.1.

3.3 Dvě populace dravce

V tomto modelu, označeném jako A3 v tabulce 1.1, budeme uvažovat dvě populace dravce s tím, že jedna populace dravce bude mít funkční odpověď Hollingova typu II a druhá populace funkční odpověď Hollingova typu III. Model má následující tvar:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{a_1 N}{1 + b_1 N} P_1 - \frac{a_2 N^2}{1 + b_2 N^2} P_2. \quad (3.7)$$

Všechny parametry modelu opět předpokládáme kladné.



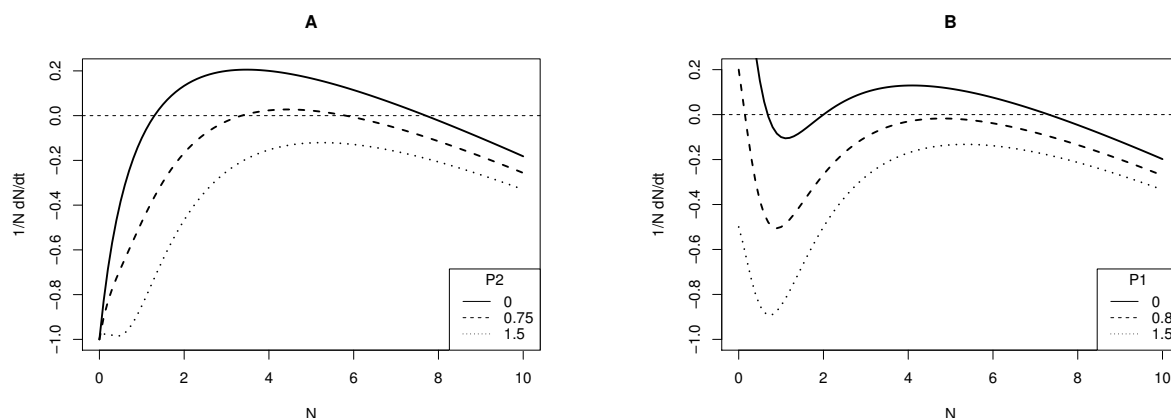
Obrázek 3.4: Bifurkační diagram pro model (3.4). Byly použity stejné hodnoty parametrů jako u obr. 3.3. Šipky znázorňují směr řešení. Tlusté čáry znázorňují hodnoty ekvilibríí. Horní čára tmavě šedé barvy znázorňuje hodnoty stabilního ekvilibríia N_1 s měnícím se parametrem P_1 , prostřední čára světle šedé barvy označuje hodnoty nestabilního ekvilibríia N_2 , spodní čára tmavě šedé barvy pak hodnoty stabilního ekvilibríia N_3 .

Analýza

Analýzu tohoto modelu provedeme opět graficky. Budeme vykreslovat funkci $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = c(N)$. Protože tento model je kombinací obou předchozích modelů, můžeme využít jejich analýzy.

1. Nastavíme parametry modelu A3 tak, aby odpovídal situaci, kdy má model A1 (3.1) dvě kladná ekvilibríia, jedno stabilní a jedno nestabilní (obr. 3.1A). Toho docílíme nastavením hodnot parametrů například na $r = 1$, $K = 10$, $a_1 = 1$, $b_1 = 1$, $P_1 = 2$, $a_2 = 1$, $b_2 = 1$ a na začátku $P_2 = 0$. Postupným zvyšováním parametru P_2 se graf funkce $c(N)$ prohýbá a posouvá se směrem dolů, až klesne pod osu N (viz. obrázek 3.5A). Obě kladná ekvilibríia tedy přestanou existovat a zůstane jen stabilní ekvilibríium $N^* = 0$.

2. Dalším výchozím stavem bude model A2 (3.4). Parametry nastavíme jako $r = 1$, $K = 10$, $a_2 = 1$, $b_2 = 1$, $P_2 = 2$. To odpovídá situaci, kdy má model A2 tři kladná ekvilibria, dvě stabilní oddělená jedním nestabilním ekvilibriem (obr. 3.3B). Z prvního případu použijeme hodnoty $a_1 = b_1 = 1$. P_1 položíme na začátku rovno 0 a jeho hodnotu budeme postupně zvyšovat. S rostoucí hodnotou P_1 dochází k poklesu křivky, až zůstane jen jedno stabilní ekvilibrium (např. pro $P_1 = 0.8$). Jakmile křivka klesne pod osu N , nebude existovat žádné nenulové ekvilibrium. Tuto situaci popisuje obrázek 3.5B.



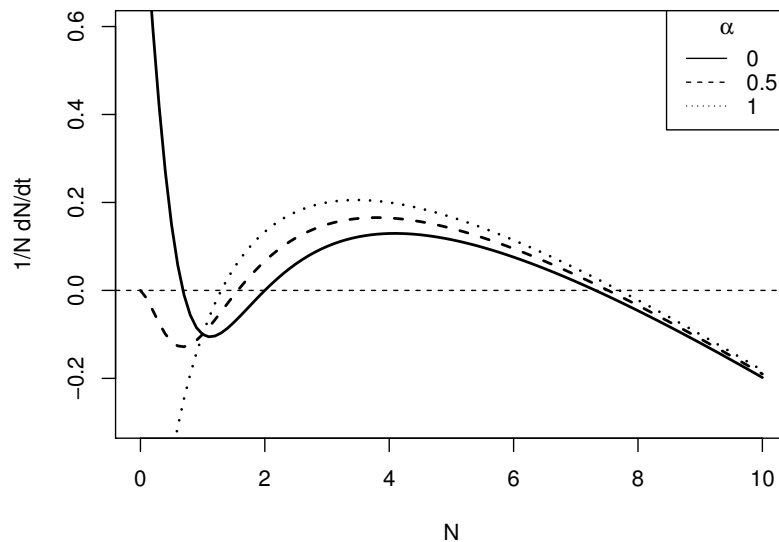
Obrázek 3.5: Grafické znázornění chování modelu (3.7) s postupným zvětšováním hodnot P_2 (A) nebo P_1 (B). Ostatní hodnoty parametrů jsou $r = a_1 = b_1 = a_2 = b_2 = 1$ a $K = 10$.

Vidíme, že zvyšování P_1 nebo P_2 vede k očekávaným výsledkům, dostáváme systémy podobné případům A1 (3.1) a A2 (3.4), dochází k poklesu křivky (přidali jsme k příslušným modelům další záporný člen), tudíž dochází ke ztrátě nenulových ekvilibrií. V prvním případě dostaneme ze dvou ekvilibrií jen stabilní ekvilibrium $N^* = 0$, populace tedy vyhyne. Ve druhém případě dostáváme jedno stabilní ekvilibrium, které je ale velmi malé, až nakonec také zmizí a populace rovněž vyhyne.

Zajímavé by bylo získat systém, který by měl čtyři nenulová ekvilibria: stabilní nulu a pak střídavě nestabilní a stabilní nenulová ekvilibria, tedy jakousi kombinaci Allee efektu a hystereze. Uvažované předpisy pro funkční odpovědi dravce jsou však příliš striktní a změnou parametrů toho nelze docílit. Zkusme model (3.7) přepsat do tvaru

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \alpha \frac{a_1}{1 + b_1 N} P_1 - (1 - \alpha) \frac{a_2 N}{1 + b_2 N^2} P_2. \quad (3.8)$$

Nyní budeme měnit parametr α od nuly do jedné. Tím bychom chtěli docílit toho, že když bude $\alpha = 0$, systém (3.8) přejde do systému (3.4), a pro $\alpha = 1$ přejde do systému (3.1). S rostoucím α by tak měl model (3.8) přecházet od modelu A2 do modelu A1. Hodnoty ostatních parametrů zůstávají stejné: $r = a_1 = b_1 = a_2 = b_2 = 1$, $K = 10$ a $P_1 = P_2 = 2$. Situaci ilustruje obrázek 3.6. Pro $\alpha = 0$ máme systém se třemi kladnými ekvilibrii, zvětšováním α se křivka zaobluje, dojde ke ztrátě jednoho ekvilibria a pro $\alpha = 1$ dostaneme systém s dvěma nenulovými ekvilibrii. Nedostáváme tedy čtyři ekvilibria, jak jsme chtěli. Vidíme ale, že změnou parametru α dochází k přechodu od jednoho systému k druhému, je to přechod od systému s Allee efektem (A1) do systému s hysterezí (A2).



Obrázek 3.6: Chování modelu (3.8) při změně parametru α . Hodnoty parametrů jsou $r = a_1 = b_1 = a_2 = b_2 = 1$, $K = 10$ a $P_1 = P_2 = 2$.

Protože ani v předchozím pokusu jsme nedocílili toho, aby měl systém čtyři nenulová ekvilibria, zkusíme ještě další možnost. Obě strany rovnice (3.7) vydělíme N , potom pravou stranu položíme rovnu nule a vyjádříme jako

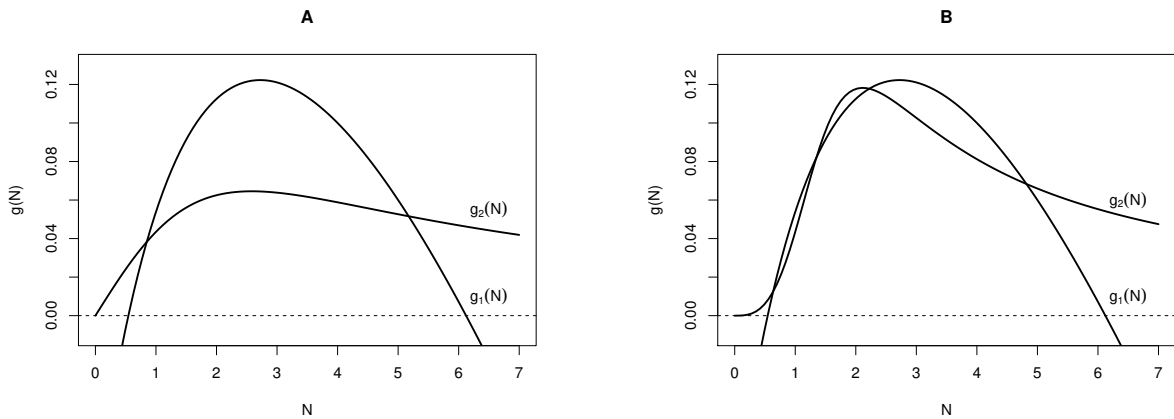
$$r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{a_1}{1 + b_1 N} P_1 = \frac{a_2 N}{1 + b_2 N^2} P_2. \quad (3.9)$$

Každá strana rovnice (3.9) udává jednu křivku. Označme si křivku na levé straně jako $g_1(N)$

a na pravé straně jako $g_2(N)$. Aby měl systém čtyři nenulová ekvilibria, musely by existovat čtyři průsečíky těchto křivek. Obě křivky jsou vykresleny na obrázku 3.7A. Tyto křivky jsou ale stále pevně dané, chtěli bychom, aby se křivky protínaly ve čtyřech bodech, jak je znázorněno na obrázku 3.7B. Toho docílíme tím, že pozměníme pravou stranu rovnice (3.9). Respektive změníme mocnitél proměnné N u funkční odpovědi typu III, tedy u funkce $g_2(N)$. Jak již bylo zmíněno v úvodu, obecný tvar funkční odpovědi typu III je $f(N) = aN^k/(1 + bN^k)$ pro $k > 1$. Funkci $g_2(N)$ si proto obecně můžeme napsat jako

$$g_2(N) = \frac{a_2 N^{k-1}}{1 + b_2 N^k} P_2. \quad (3.10)$$

Na začátku jsme pro model (3.7) uvažovali funkční odpověď typu III s mocnitelem $k = 2$. Funkce $g_2(N)$ pro $k = 2$ a pro $b_2 N^2$ malé roste na začátku skoro lineárně, a tedy nemůže dojít k většímu prohnutí křivky, tak jak je to na obrázku 3.7B.



Obrázek 3.7: Průsečíky křivek $g_1(N) = r(1 - N/K) - (a_1 P_1)/(1 + b_1 N)$ a (A) $g_2(N) = (a_2 N P_2)/(1 + b_2 N^2)$, (B) $g_2(N) = (a_2 N^3 P_2)/(1 + b_2 N^4)$. Pro grafické znázornění byly použity parametry: $r = 1$, $K = 10$, $a_1 = 1.1$, $b_1 = 0.3$, $P_1 = 1$, $a_2 = 0.5$, $b_2 = 0.15$, $P_2 = 0.1$.

Proto použijeme například $k = 4$, tedy

$$g_2(N) = \frac{a_2 N^3}{1 + b_2 N^4} P_2. \quad (3.11)$$

Pokud nyní bude člen $b_2 N^4$ velmi malý, tak abychom ho mohli zanedbat, potom celá funkce (3.11) bude kubická, a tím dojde na začátku k jejímu výraznému prohnutí. Potom rovnice

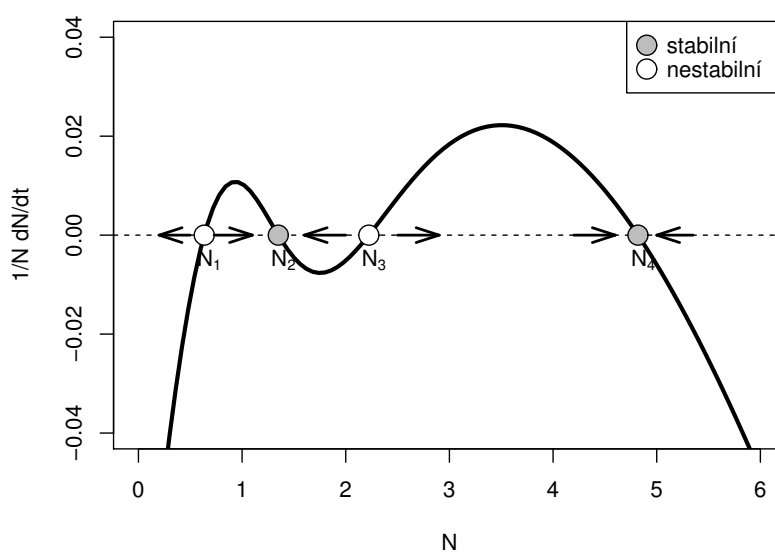
$$r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{a_1}{1 + b_1 N} P_1 = \frac{a_2 N^3}{1 + b_2 N^4} P_2$$

bude mít čtyři řešení, jak je znázorněno na obrázku 3.7B.

Z původního modelu (3.7) tedy dostáváme model

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{a_1 N}{1 + b_1 N} P_1 - \frac{a_2 N^4}{1 + b_2 N^4} P_2, \quad (3.12)$$

který má až čtyři nenulová ekvilibria. Jejich stabilita je určena v grafu na obrázku 3.8. Na tomto obrázku také vidíme, že dochází současně jak k Allee efektu, tak k hysterezi. Růst při Allee efektu je vidět v první části grafu 3.8, od bodu N_2 následuje růst při hysterezi.



Obrázek 3.8: *Stabilita nenulových ekvilibrií pro model (3.12). Šedé body znamenají stabilní ekvilibria, bílé body nestabilní ekvilibria. Parametry jsou stejné jako u obrázku 3.7. Nulové ekvilibrium $N^* = 0$ je v tomto případě stabilní.*

Aby měl model (3.7) čtyři nenulová ekvilibria, musíme změnit kvalitu jedné z pevně daných funkcí (3.9), tak aby se tyto funkce protínaly ve čtyřech bodech. Proto jsme změnili mocnitél proměnné N u funkční odpovědi typu III. Další možností by mohlo být použití θ -logistického růstu kořisti popsaného růstovou rychlostí na jedince $r(1 - \frac{N}{K})^\theta$ pro $\theta > 0$, a tím změnit druhou křivku tak, aby měl výsledný model zase čtyři nenulová ekvilibria. To už zde provádět nebudeme.

Kapitola 4

Modely s proměnnou hustotou jednoho dravce

4.1 Jedna populace dravce s proměnnou hustotou

V této kapitole budeme uvažovat model B1 z tabulky 1.1, tedy model s jednou populací kořisti a s jednou populací dravce, přičemž kořist bez dravce poroste logisticky a funkční odpověď dravce bude Hollingova funkční odpověď typu II. Tento model bývá označován jako Rosenzweigův-MacArthurův model a je popsán v díle [1]. Model vypadá následovně:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{aN}{1 + bN} P_1, \\ \frac{dP_1}{dt} &= -mP_1 + e \frac{aN}{1 + bN} P_1.\end{aligned}\tag{4.1}$$

Všechny parametry modelu jsou opět kladné.

Analýza

Nalezneme ekvilibria systému, určíme jejich existenci a stabilitu. Při analýze tohoto modelu vycházíme z práce [1].

Pravé strany obou rovnic systému (4.1) položíme rovny nule. Z rovnice $dN/dt = 0$ dosta-

neme dvě nulkliny kořisti:

$$N = 0 \quad \text{a} \quad P_1 = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{N}{K}\right) (1 + bN). \quad (4.2)$$

Z rovnice $dP_1/dt = 0$ dostaneme dvě nulkliny dravce:

$$P_1 = 0 \quad \text{a} \quad N = \frac{m}{ea - bm}. \quad (4.3)$$

V průsečících těchto nulklin se nacházejí ekvilibria systému (4.1). Získáváme tři ekvilibria: extinkční ekvilibrium $E_0 = (0, 0)$ a ekvilibrium s vyhynutím dravce $E_K = (K, 0)$, která existují vždy, a koexistenční ekvilibrium ve tvaru

$$E^* = (N^*, P_1^*) = \left(\frac{m}{ea - bm}, \frac{er(K(ea - bm) - m)}{K(ea - bm)^2} \right),$$

kteřé existuje, pokud jsou obě jeho složky kladné. Tedy musí platit, že $ea > bm$ a $K > \frac{m}{ea - bm}$. Druhá z těchto podmínek je ekvivalentní s podmínkou $K > N^*$.

Abychom si analýzu těchto ekvilibrií zjednodušili, přepíšeme si systém diferenciálních rovnic (4.1) obecněji jako

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= Ng(N) - f(N)P_1, \\ \frac{dP_1}{dt} &= ef(N)P_1 - mP_1, \end{aligned} \quad (4.4)$$

kde v našem případě

$$g(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \text{a} \quad f(N) = \frac{aN}{1 + bN}.$$

Stabilitu nalezených ekvilibrií určíme pomocí Jacobiho matice, jejíž prvky jsou parciální derivace pravých stran rovnic (4.4) podle N a P_1 a která má tvar

$$J = \begin{pmatrix} g(N) + Ng'(N) - P_1f'(N) & -f(N) \\ eP_1f'(N) & ef(N) - m \end{pmatrix}.$$

V bodě $E_0 = (0, 0)$ má Jacobiho matice tvar

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

Vlastní čísla této matice jsou $\lambda_1 = r$ a $\lambda_2 = -m$. Protože jsou reálná a mají opačná znaménka, jedná se o sedlový bod. V bodě $E_K = (K, 0)$ je $g(K) = 0$ a Jacobiho matice se v tomto bodě zjednoduší na

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

Vlastní čísla jsou opět prvky na diagonále:

$$\lambda_1 = -r, \lambda_2 = \frac{eaK}{1+bK} - m.$$

Protože je vlastní číslo $\lambda_1 < 0$, je ekvilibrium E_K stabilní, jestliže

$$\frac{eaK}{1+bK} < m.$$

To je ekvivalentní s podmínkou $K < N^*$. Tato podmínka se shoduje s podmínkou, kdy koexistenční ekvilibrium neexistuje. Proto ekvilibrium E_K je stabilní, jestliže žádné koexistenční ekvilibrium neexistuje, a nestabilní, jestliže koexistenční ekvilibrium existuje.

Koexistenční ekvilibrium $E^* = (N^*, P_1^*)$ si vyjádříme obecně. Pravé strany rovnic obecného systému (4.4) položíme rovny nule. Z první rovnice plyne $P_1^* = N^*g(N^*)/f(N^*)$ a z druhé rovnice $f(N^*) = m/e$. Ekvilibrium E^* pak obecně vypadá takto:

$$(N^*, P_1^*) = \left(N^*, \frac{N^*g(N^*)}{f(N^*)} \right).$$

Po dosazení za $f(N^*) = m/e$ má Jacobiho matice v bodě (N^*, P_1^*) tvar

$$J(N^*, P_1^*) = \begin{pmatrix} g(N^*) + N^*g'(N^*) - P_1^*f'(N^*) & -\frac{m}{e} \\ eP_1^*f'(N^*) & 0 \end{pmatrix}.$$

Podle Routhova-Hurwitzova kritéria je ekvilibrium (N^*, P_1^*) stabilní, jestliže je determinant Jacobiho matice v tomto bodě kladný a stopa záporná. Protože

$$\det J(N^*, P_1^*) = mP_1^*f'(N^*) > 0,$$

stabilita koexistenčního ekvilibria záleží na znaménku stopy Jacobiho matice, která má tvar

$$\text{tr } J(N^*, P_1^*) = g(N^*) + N^*g'(N^*) - P_1^*f'(N^*). \quad (4.5)$$

Pravou stranu rovnice (4.5) si můžeme postupně upravit takto:

$$\begin{aligned}
 & g(N^*) + N^*g'(N^*) - P_1^*f'(N^*) = \\
 & = g(N^*) + N^*g'(N^*) - N^*g(N^*)\frac{f'(N^*)}{f(N^*)} = \\
 & = \frac{(g(N^*) + N^*g'(N^*))f(N^*) - N^*g(N^*)f'(N^*)}{f(N^*)} = \\
 & = f(N^*)\frac{(g(N^*) + N^*g'(N^*))f(N^*) - N^*g(N^*)f'(N^*)}{(f(N^*))^2} = \\
 & = f(N^*) \left[\frac{Ng(N)}{f(N)} \right]' \Big|_{N=N^*}.
 \end{aligned}$$

Výraz $[Ng(N)/f(N)]'|_{N=N^*}$ udává směrnici tečny k nulklině kořisti v bodě N^* . Protože je $f(N^*) > 0$, má stopa Jacobiho matice v bodě (N^*, P_1^*) stejné znaménko jako tato směrnice v N^* . Koexistenční ekvilibrium je tedy stabilní právě tehdy, když je nulklina kořisti v N^* klesající, a je nestabilní, když je nulklina kořisti v N^* rostoucí.

Na obrázcích 4.2A a 4.2B je znázorněno koexistenční ekvilibrium, které leží v průsečíku nulklin dravce a kořisti. Toto ekvilibrium je stabilní, pokud $N^* > N_h$ a nestabilní, pokud $N^* < N_h$. V bodě, kde nulklina dravce protíná vrchol paraboly, tedy $N^* = N_h$, nastává tzv. Hopfova bifurkace [1]. Konkrétně je to v hodnotě (za předpokladu $bK > 1$)

$$N^* = N_h = \frac{bK - 1}{2b}. \quad (4.6)$$

Po dosazení $N^* = m/(ea - bm)$ do rovnice (4.6) pak získáváme

$$K = \frac{ea + bm}{b(ea - bm)} \equiv K_c.$$

Ekvivalentně je tedy koexistenční ekvilibrium stabilní pro $K < K_c$ a nestabilní pro $K > K_c$.

Zvyšováním nosné kapacity kořisti K se vrchol paraboly posouvá doprava, nulklinu dravce $N = m/(ea - bm)$ to však nijak neovlivňuje. Jak již bylo zmíněno, při přechodu vrcholu paraboly nulklinou dravce dochází k Hopfově bifurkaci: nejenže se s rostoucím K ze stabilního koexistenčního ekvilibria stane ekvilibrium nestabilní, ale pro $K > K_c$ bude také existovat stabilní limitní cyklus [1]. Amplituda tohoto cyklu roste se zvyšujícím se K , až se cyklus může

přiblížit tak blízko k osám, že dojde k vyhnutí jedné nebo obou populací. Tento efekt, při kterém dochází k destabilizaci koexistenčního ekvilibria a růstu amplitudy stabilního limitního cyklu při zvyšování nosné kapacity K , se nazývá *paradox obohacení* [1].

Jak se mění stabilita koexistenčního ekvilibria s rostoucím parametrem K je znázorněno na obrázku 4.3. Je na něm také vykreslena maximální a minimální hodnota hustoty dravce P_1 (pro zadané parametry), kterou může na stabilním limitním cyklu nabývat.

4.2 Dva dravci s proměnnou a konstantní hustotou

V této kapitole se budeme zabývat modelem B2 z tabulky 1.1, ve kterém se vyskytují dvě populace dravce. Jedna populace dravce bude mít proměnnou hustotu a funkční odpověď Hollingova typu II a druhá populace dravce bude mít konstantní hustotu a funkční odpověď Hollingova typu III. Model vypadá následovně:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{a_1 N}{1 + b_1 N} P_1 - \frac{a_2 N^2}{1 + b_2 N^2} P_2, \\ \frac{dP_1}{dt} &= -mP_1 + e \frac{a_1 N}{1 + b_1 N} P_1.\end{aligned}\tag{4.7}$$

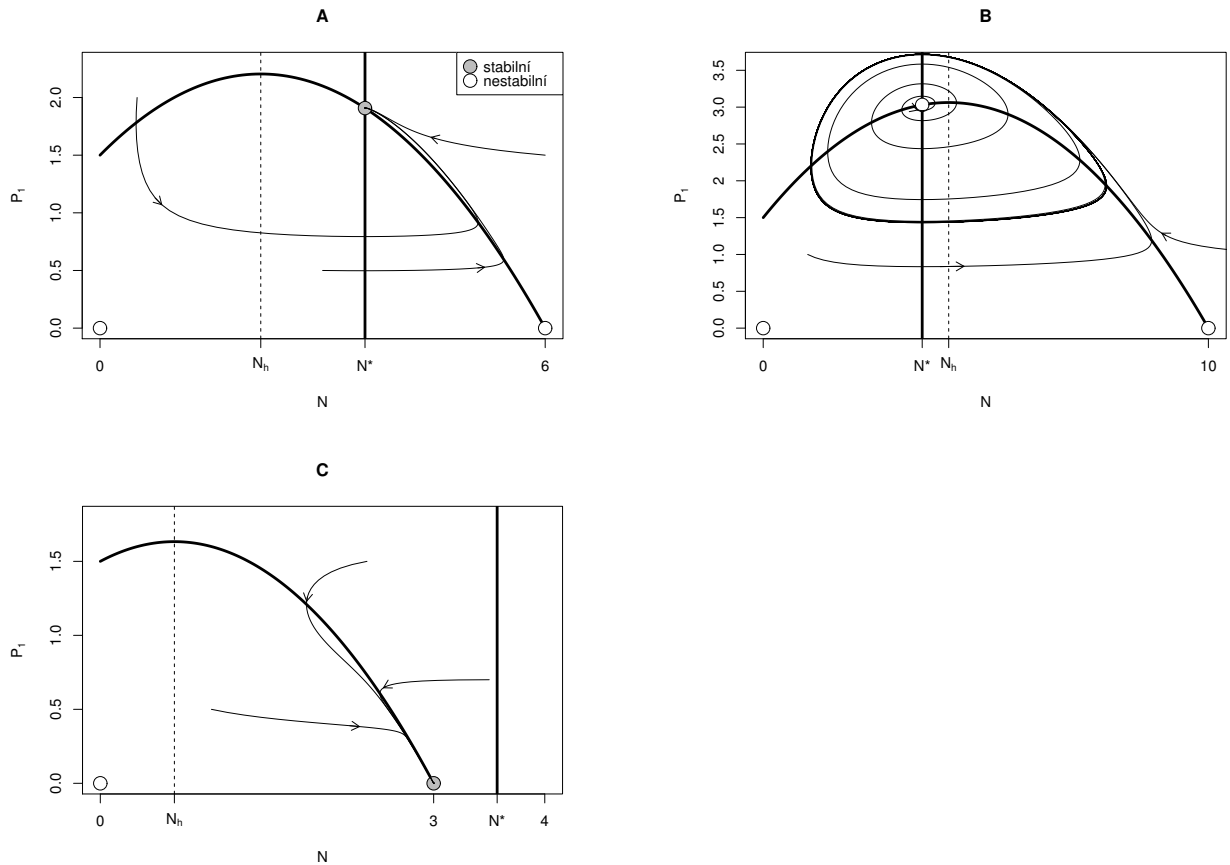
I zde předpokládáme všechny parametry kladné.

Analýza

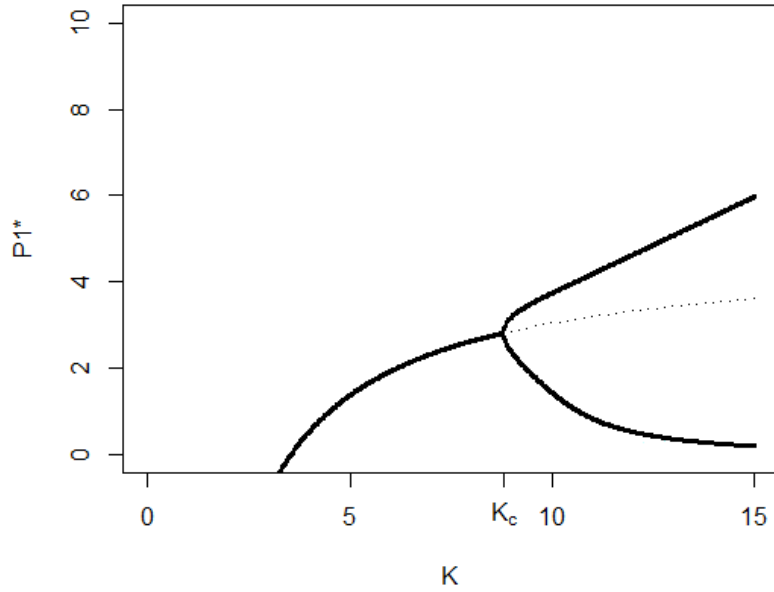
Opět položíme pravé strany obou rovnic (4.7) rovny nule a následně je vyřešíme jako soustavu dvou rovnic o dvou neznámých N a P_1 . Jedním takovým řešením je extinkční ekvilibrium $E_0 = (0, 0)$, které vždy existuje. Pro další ekvilibria platí: $P_1 = 0$ a

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) = \frac{a_2 N}{1 + b_2 N^2} P_2.\tag{4.8}$$

Rovnicí (4.8) jsme se podrobně zabývali při analýze modelu (3.4). Křivky na obou stranách této rovnice jsou nakresleny na obrázku 3.2. Tyto křivky se navzájem protínají buď v jednom nebo ve třech bodech, k čemuž dochází například při růstu parametru P_2 . Rovnice (4.8) tak má minimálně jedno a maximálně tři řešení. Proto pro nyní zkoumaný model (4.7) existují až tři ekvilibria ve tvaru $(N_1, 0)$, $(N_2, 0)$, $(N_3, 0)$.



Obrázek 4.2: Ekvilibria modelu (4.1). Zobrazené tučné křivky jsou nenulové nulkliny systému (4.1), tedy grafy funkcí (4.2) a (4.3). Šedý symbol označuje stabilní ekvilibrium, bílý symbol nestabilní ekvilibrium. (A) Stabilní koexistenční ekvilibrium, $K = 6$. (B) Nestabilní koexistenční ekvilibrium a stabilní limitní cyklus, $K = 10$. (C) Koexistenční ekvilibrium neexistuje, stabilní ekvilibrium $(K, 0)$, $K = 3$. Hodnoty ostatních parametrů jsou $r = 3$, $a = 2$, $b = 0.6$, $e = 0.44$, $m = 1$. Tenké křivky jsou příklady řešení systému (4.1), šipky udávají směr těchto řešení.



Obrázek 4.3: Bifurkační diagram pro model (4.1). Popisuje, jak se s rostoucím parametrem K mění hodnota P_1^* koexistenčního ekvilibria a amplituda limitního cyklu, pokud existuje. Plná čára pro hodnoty $K < K_c$ značí stabilní ekvilibrium, tečkovaná čára pro hodnoty $K > K_c$ značí nestabilní ekvilibrium. Silné čáry pro hodnoty $K > K_c$ značí maximální a minimální hodnotu hustoty dravce P_1 na stabilním limitním cyklu. Hodnoty parametrů jsou $r = 3$, $a = 2$, $b = 0.6$, $e = 0.44$, $m = 1$.

Pro koexistenční ekvilibrium (N^*, P_1^*) platí následující rovnice:

$$r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) - \frac{a_1 P_1^*}{1 + b_1 N^*} - \frac{a_2 N^* P_2}{1 + b_2 (N^*)^2} = 0, \quad (4.9)$$

$$\frac{a_1 N^*}{1 + b_1 N^*} = \frac{m}{e}. \quad (4.10)$$

Z rovnice (4.10) si vyjádříme N^* jako

$$N^* = \frac{m}{ea_1 - b_1 m}.$$

A z rovnice (4.9) si vyjádříme P_1^* jako

$$P_1^* = \frac{1 + b_1 N^*}{a_1} \left(r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) - \frac{a_2 N^* P_2}{1 + b_2 (N^*)^2} \right).$$

Po dosazení N^* do P_1^* získáme konkrétní tvar koexistenčního ekvilibria, který je

$$(N^*, P_1^*) = \left(\frac{m}{ea_1 - b_1m}, \frac{er}{ea_1 - b_1m} \left(1 - \frac{m}{K(ea_1 - b_1m)} - \frac{a_2m(ea_1 - b_1m)P_2}{r((ea_1 - b_1m)^2 + b_2m^2)} \right) \right).$$

Toto ekvilibrium existuje právě tehdy, když platí

$$ea_1 > b_1m,$$

$$K > \frac{rm[(ea_1 - b_1m)^2 + b_2m^2]}{(ea_1 - b_1m)[r(ea_1 - b_1m)^2 + rb_2m^2 - a_2m(ea_1 - b_1m)P_2]},$$

$$a_2mP_2(ea_1 - b_1m) < r(ea_1 - b_1m)^2 + rb_2m^2.$$

Pro $P_2 = 0$ se tyto podmínky redukují na podmínky existence koexistenčního ekvilibria v předchozím modelu B1 (4.1).

Nyní určíme stabilitu nalezených ekvilibrií. Pro zjednodušení si model (4.7) přepíšeme do obecného tvaru

$$\frac{dN}{dt} = Ng(N) - f_1(N)P_1 - f_2(N)P_2, \quad (4.11)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = ef_1(N)P_1 - mP_1,$$

kde

$$g(N) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad f_1(N) = \frac{a_1N}{1 + b_1N} \quad \text{a} \quad f_2(N) = \frac{a_2N^2}{1 + b_2N^2}.$$

Stabilitu ekvilibrií budeme určovat z Jacobiho matice odpovídající systému (4.11), která má tvar

$$J = \begin{pmatrix} g(N) + Ng'(N) - f_1'(N)P_1 - f_2'(N)P_2 & -f_1(N) \\ ef_1'(N)P_1 & ef_1(N) - m \end{pmatrix}.$$

V bodě $E_0 = (0, 0)$ má Jacobiho matice, stejně jako u předchozího modelu, vlastní čísla $\lambda_1 = r$ a $\lambda_2 = -m$. Ekvilibrium $E_0 = (0, 0)$ je tedy sedlový bod.

Pro ekvilibria bez přítomnosti dravce $((N_1, 0), (N_2, 0), (N_3, 0))$ má Jacobiho matice tvar (pro $N_i, i = 1, 2, 3$)

$$J(N_i, 0) = \begin{pmatrix} g(N_i) + N_i g'(N_i) - f_2'(N_i)P_2 & -f_1(N_i) \\ 0 & ef_1(N_i) - m \end{pmatrix}.$$

Vlastní čísla této matice jsou

$$\lambda_1 = g(N_i) + N_i g'(N_i) - f'_2(N_i)P_2,$$

$$\lambda_2 = e f_1(N_i) - m = e \frac{a_1 N_i}{1 + b_1 N_i} - m.$$

Všimněme si, že vlastní číslo λ_1 je derivace funkce $Ng(N) - f_2(N)P_2$ v bodě N_i . Tato funkce odpovídá funkci (3.6) po vydělení N a je nakreslena na obrázku 3.3. Z tohoto obrázku určíme, že pro $(N_1, 0)$ a $(N_3, 0)$ je $\lambda_1 < 0$ a pro $(N_2, 0)$ je $\lambda_1 > 0$. Ekvilibrium $(N_2, 0)$ je tedy nestabilní. Ekvilibria $(N_1, 0)$ a $(N_3, 0)$ jsou stabilní, jestliže je $\lambda_2 < 0$, tedy

$$N_{1,3} < \frac{m}{ea_1 - b_1 m}.$$

V opačném případě jsou nestabilní.

Pro koexistenční ekvilibrium má Jacobiho matice tvar

$$J(N^*, P_1^*) = \begin{pmatrix} g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_1(N^*)P_1^* - f'_2(N^*)P_2 & \frac{-m}{e} \\ e f'_1(N^*)P_1^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Stabilitu tohoto ekvilibria určíme pomocí determinantu a stopy Jacobiho matice. Protože determinant

$$\det J(N^*, P_1^*) = m P_1^* f'(N^*)$$

je vždy kladný, stabilitu koexistenčního ekvilibria určuje znaménko stopy, která je ve tvaru

$$\text{tr } J(N^*, P_1^*) = g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_1(N^*)P_1^* - f'_2(N^*)P_2^*. \quad (4.12)$$

Pravou stranu rovnice (4.12) si, stejně jako u předchozího modelu, můžeme dále upravit.

$$\begin{aligned} & g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_1(N^*)P_1^* - f'_2(N^*)P_2^* = \\ & = g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_2(N^*)P_2 - [N^* g(N^*) - f_2(N^*)P_2] \frac{f'_1(N^*)}{f_1(N^*)} = \\ & = \frac{[g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_2(N^*)P_2] f_1(N^*) - [N^* g(N^*) - f_2(N^*)P_2] f'_1(N^*)}{f_1(N^*)} = \\ & = f_1(N^*) \frac{[g(N^*) + N^* g'(N^*) - f'_2(N^*)P_2] f_1(N^*) - [N^* g(N^*) - f_2(N^*)P_2] f'_1(N^*)}{(f_1(N^*))^2} = \end{aligned}$$

$$= f_1(N^*) \left[\frac{Ng(N) - f_2(N)P_2}{f_1(N)} \right]' \Big|_{N=N^*}.$$

Výraz v hranatých závorkách je předpis pro nulklinu kořisti. Protože je $f_1(N^*) > 0$, je stopa $\text{tr } J(N^*, P_1^*) < 0$, a tedy koexistenční ekvilíbrium stabilní právě tehdy, když je derivace nulkliny kořisti v N^* záporná, a ekvilíbrium je nestabilní, je-li derivace v N^* kladná.

Ekvilíbria modelu (4.7) jsou nakreslena na obrázku 4.5. Nacházejí se v průsečíku nulklin kořisti

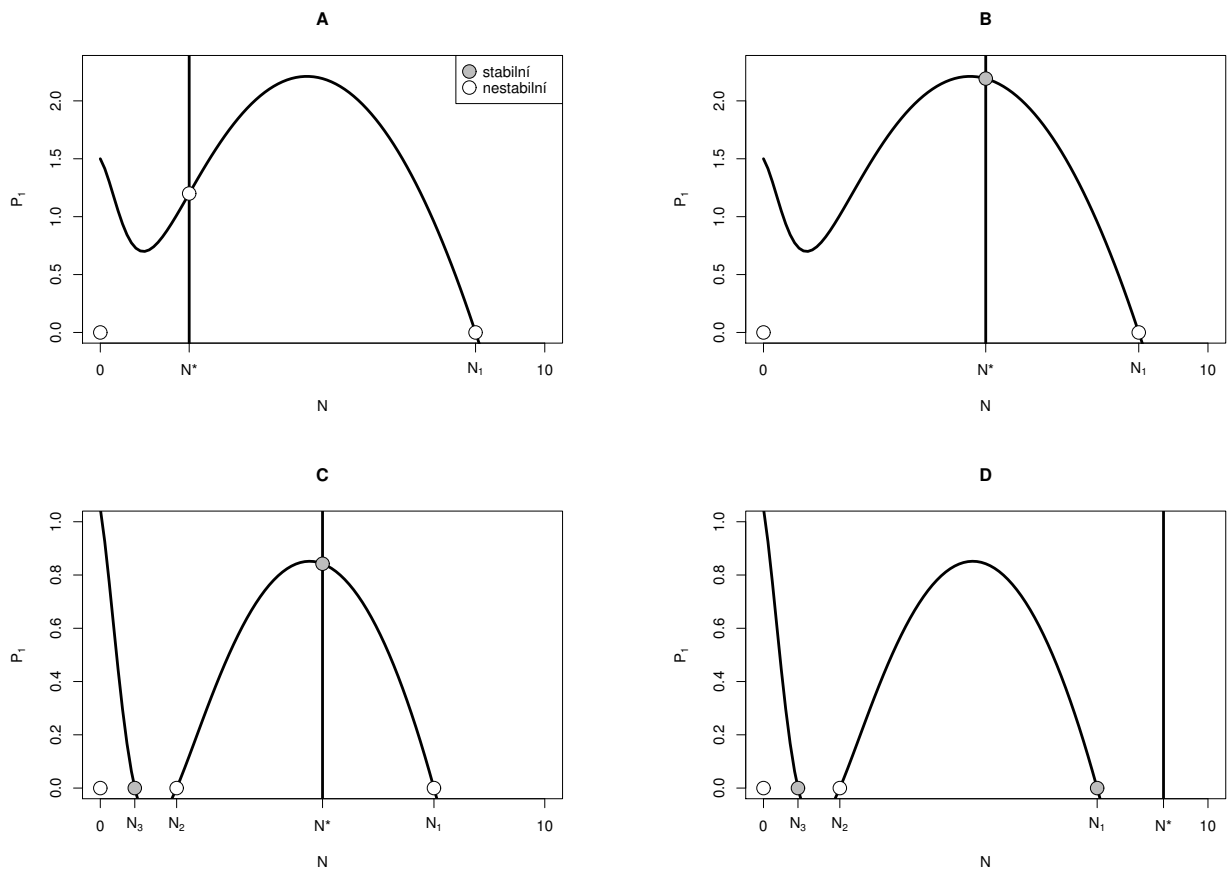
$$N = 0, P_1 = \frac{1 + b_1 N^*}{a_1} \left(r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) - \frac{a_2 N^* P_2}{1 + b_2 (N^*)^2} \right) \quad (4.13)$$

a nulklin dravce

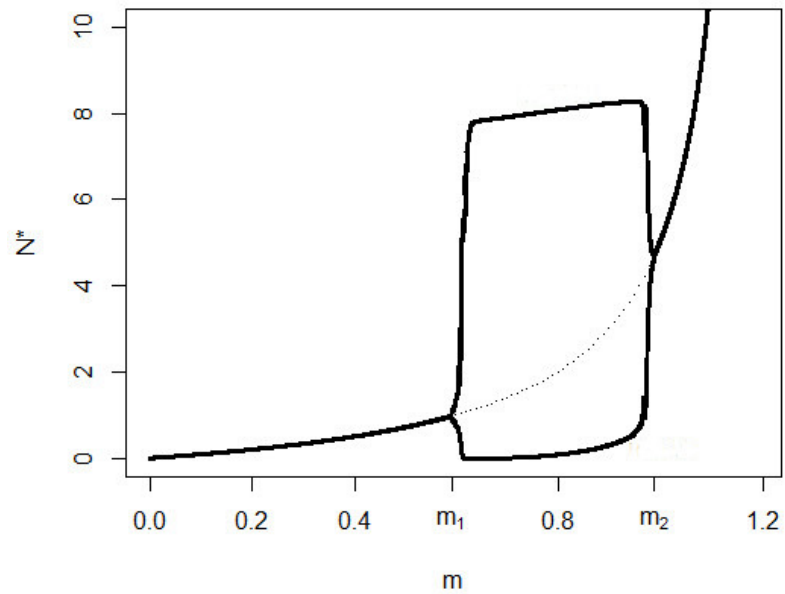
$$P_1 = 0, N = \frac{m}{ea_1 - b_1 m}. \quad (4.14)$$

Z předchozí analýzy víme, že koexistenční ekvilíbrium (N^*, P_1^*) je stabilní, pokud se nachází na klesající části nenulové nulkliny kořisti, a nestabilní, pokud se nachází na její rostoucí části. Pokud existují ekvilíbria $(N_1, 0)$ a $(N_3, 0)$, jsou stabilní, jestliže se nacházejí na ose N vlevo od koexistenčního ekvilíbria, a nestabilní, pokud jsou na ose N napravo od něj. Pokud existuje ekvilíbrium $(N_2, 0)$, je vždy nestabilní.

Z obrázku 4.5 je patrné, že jak se nulklina dravce $N = m/(ea_1 - b_1 m)$ posouvá po grafu zleva doprava například s rostoucí parametrem m , tak se mění i stabilita koexistenčního ekvilíbria. Stejně jako u předchozího modelu k této změně dochází v bodech, kdy nulklina dravce protíná nulklinu kořisti v jejím maximu nebo minimu. Předpokládáme, že s touto změnou se objeví i limitní cyklus a bude docházet k Hopfově bifurkaci. To je ukázáno na obrázku 4.6. S rostoucím parametrem m se ze stabilního koexistenčního ekvilíbria stane nestabilní ekvilíbrium a bude existovat limitní cyklus. Když nyní bude hodnota parametru m dále růst, stane se z nestabilního koexistenčního ekvilíbria opět ekvilíbrium stabilní. Na obrázku 4.6 vidíme, že zde dochází ke dvěma Hopfovým bifurkacím, a to v bodech $m = m_1$ a $m = m_2$.



Obrázek 4.5: *Ekvilibria modelu (4.7). Zobrazené tučné křivky jsou nenulové nulkliny systému (4.7), tedy grafy funkcí (4.13) a (4.14). Šedý symbol označuje stabilní ekvilibrium, bílý symbol nestabilní ekvilibrium. (A) $m = 0.8$, $r = 1.5$, (B) $m = 1$, $r = 1.5$, (C) $m = 1$, $r = 1.05$, (D) $m = 1.08$, $r = 1.05$. Hodnoty ostatních parametrů jsou $a_1 = a_2 = b_1 = b_2 = 1$, $K = 10$, $e = 1.2$, $P_2 = 2$.*



Obrázek 4.6: Bifurkační diagram pro model (4.7). Popisuje, jak se s rostoucím parametrem m mění hodnota N^* koexistenčního ekvilibria. Plná čára pro hodnoty $m < m_1$ a $m > m_2$ značí stabilní ekvilibrium, tečkovaná čára pro hodnoty $m_1 < m < m_2$ značí nestabilní ekvilibrium. Silné čáry pro hodnoty $m_1 < m < m_2$ značí maximální a minimální hodnotu hustoty kořisti N na stabilním limitním cyklu. Hodnoty parametrů jsou $r = 1.5$, $K = 10$, $a_1 = a_2 = b_1 = b_2 = 1$, $e = 1.2$, $P_2 = 2$.

Kapitola 5

Závěr

V této práci jsme sestavili celkem pět různých modelů typu dravec-kořist, z nichž jeden je již známý tzv. Rosenzweigův-MacArthurův model. Uvažovali jsme jednu populaci kořisti a jednu nebo dvě populace dravce jak s konstantní, tak s proměnnou hustotou. Do modelů jsme zahrnuli logistický růst kořisti v nepřítomnosti dravce a dále pak dva typy funkční odpovědi dravce, a to funkční odpověď Hollingova typu II a typu III.

Provedli jsme analýzu těchto modelů, ve které jsme se zabývali existencí a stabilitou ekvilibrií daného systému, a při které jsme využívali kvalitativní teorii obyčejných diferenciálních rovnic. Výsledky jsme pak dále diskutovali vzhledem k vybraným parametrům modelu. Ukázali jsme, že se změnou některého parametru modelu dojde i ke změně chování modelu samotného, například ke změně existence či stability ekvilibrií. Často tato změna vede k zajímavým jevům, některé jsme se v této práci pokusili nastínit. Například model A2 vykazoval hysterezi. Tak jak jsme měnili hodnotu jednoho parametru modelu, tak se spolu s ním měnila i hodnota ekvilibria, a tedy i jeho stabilita či existence. Pro určité hodnoty tohoto parametru tak mohla existovat až dvě stabilní ekvilibria spolu s jedním nestabilním. V modelu A3 jsme dokonce pozorovali čtyři nenulová ekvilibria, kdy docházelo ke kombinaci silného Allee efektu a hystereze. V modelech B1 a B2 popsaných soustavou dvou diferenciálních rovnic jsme pozorovali vznik limitních cyklů, ke kterým došlo spolu se změnou stability koexistenčního ekvilibria. Docházelo tedy k tzv. Hopfově bifurkaci. V modelu B2 jsme pozorovali dvě Hopfovy bifurkace a k limitnímu cyklu docházelo pro střední hodnoty mortality dravce s proměnnou

hustotou. K popsání a vysvětlení těchto jevů jsme pak použili bifurkační diagramy, které byly vytvořeny pomocí výpočetního systému R, pomocí kterého byly vytvořeny i všechny ostatní simulace, obrázky a grafy v této práci.

Literatura

- [1] KOT, M. Elements of Mathematical Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. ISBN 0-521-00150-1.
- [2] PERKO, L. Differential Equations and Dynamical Systems. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 2001. ISBN 0-387-95116-4.
- [3] MURRAY, J. D. Mathematical Biology: I. An Introduction. 3rd ed. New York: Springer-Verlag, 2002. ISBN 0-387-95223-3.
- [4] BEREC, L. Models of Allee Effects and Their Implications for Population and Community Dynamics. MONDAINI, Rubem P. a Rui DILAO. Biomat 2007: International Symposium on Mathematical and Computational Biology. Singapore: World Scientific Publishing, 2008, s. 179-207. ISBN 978-981-281-232-2.
- [5] SOETAERT, K a P. M. J. HERMAN. A Practical Guide to Ecological Modelling: Using R as a Simulation Platform. Dordrecht: Springer, 2009. ISBN 978-1-4020-8623-6.