

## REPLIKÁTOROVÁ ROVNICE – PŘÍKLAD UŽITÍ MATEMATIKY V BIOLOGII

ZDENĚK POSPÍŠIL

ABSTRAKT. Přehledový článek uvádí matematický model vývoje společenstva populací zapsaný diferenciálními rovnicemi a model změny frekvence alel v jedné populaci zapsaný diferenční rovnicí. Tyto modely mají analogický tvar, což ukazuje, že z jistého hlediska jsou genetika a populační ekologie speciálními případy jedné obecnější teorie; konkrétně se jedná o evoluční syntézu (neodarwinismus). Tento výsledek ilustruje sílu matematiky také při popisu živé přírody.

Ve druhé části jsou uvedeny základní asymptotické vlastnosti sestavené rovnice.

### 1. ÚVOD

Matematika zasahuje do každého oboru lidské činnosti a biologie není v tomto směru výjimkou. Tato fráze je bezpochyby pravdivá, ovšem nic určitého neříká. Pokusíme se ji trochu zpřesnit. Užití matematiky může znamenat prostě nasazení výpočetní techniky pro uchování a analýzu experimentálních dat. Dlouhou tradici má také používání matematických modelů pro předpovídání vývoje nějakých procesů, a tím také pro jejich řízení; zakladatelskou prací v tomto směru je model šíření neštovic, který sestavil Daniel Bernoulli [2]. Takové použití matematiky však okamžitě vyvolává diskusi o adekvátnosti sestaveného modelu; to dokládá jednak bezprostřední reakce Jeana le Rond d'Alemberta na Bernoulliův článek [1], jednak diskuse pokračující dosud [5]. Novověká evropská přírodověda vidí v matematice „jazyk, kterým Bůh napsal přírodu“ (Galileo Galilei, sr. diskusi možného významu této fráze v [18]). Jinak řečeno, matematika pomáhá porozumět přírodě, matematika je formou přírodních zákonů. Z tohoto pohledu je nejdokonalejší vědou fyzika, která své teorie formuluje rovnicemi; pojmy „matematická“ a „teoretická“ fyzika bývají zaměňovány, přestože jejich smysl se liší [17].

Na cestu přibližování se k ideálu fyziky se biologie vydala z Brna, kde Johann Gregor Mendel výsledky svých pokusů s křížením rostlin prováděných v klášterní zahradě zformuloval jako vzorečky o poměrech výskytu sledovaných znaků v následujících generacích [19]. Genetika po svém znovuoobjevení na začátku dvacátého století cestu matematizace již neopustila. V této souvislosti je vhodné zmínit čístejšího matematika Godfreye Harolda Hardyho, který sice „neudělal nikdy nic užitečného“ [13, str. 135 českého překladu], ale přesto se podle něho jmenuje základní

---

2010 MSC. Primární 92D15; Sekundární 92-01.

*Klíčová slova.* Replikátorová rovnice, matematický model, ekologie, populační genetika, evoluce.

Práce byla podporována projektem A-Math-Net – Síť pro transfer znalostí v aplikované matematice (CZ.1.07/2.4.00/17.0100).

pravidlo genetiky (Hardyho-Weinbergův zákon, objevený dvakrát [12, 24] nezávisle na sobě). Další významnou postavou oboru je matematik a fyzik Ronald Aynler Fisher, který zkombinoval Mendelovy zákony s Darwinovou myšlenkou přirozeného výběru [9, 10]. Jeho teorii dále rozvíjeli biologové J. B. S. Haldane [11] a S. Wright [25]. Současný stav problematiky je zpracován např. v monografii [6].

Jinou matematicky propracovanou oblastí biologie je teorie přirozeného výběru na úrovni znaků, nikoliv genů. John Maynard Smith, původně letecký inženýr, použil spolu s Georgem Pricem terminologii teorie her k popisu konfliktů mezi zvířaty, darwinovskému „boji o život“ (struggle for existence), [22, 21]. Impuls Maynarda Smithe využili Peter Taylor a Leo Jonker a spojením některých myšlenek teorie her s diferenciálními rovnicemi vytvořili evoluční teorii her [23]. Jejich článek však zůstal téměř bez odezvy až do doby, kdy teorii použili Karl Sigmund a Peter Schuster [20] k upozornění na chybu ve slavné knize Richarda Dawkinse [4]. O evoluční teorii her se lze poučit v učebnici matematické biologie [3, kap. 4.] nebo podrobně v monografii [14].

Tento článek chce přiblížit zmíněné dva směry teoretické biologie – genetiku a evoluci. V první části následující sekce je sestavena rovnice popisující změny frekvence alel (variant genů) v populaci, v její druhé části rovnice popisující vývoj struktury nějakého společenstva biologických (pseudo)druhů. Základním výsledkem je to, že oba procesy popisuje stejná rovnice, kterou nazýváme replikátorová (replicator equation). To ukazuje, že se v jistém smyslu jedná o proces jediný (podnětnou diskusi o „fundamentální jednotě přírody“ vyjádřené tím, že různé děje jsou popsány stejnými rovnicemi, uvádí R. P. Feynman [8, díl 3, kap. 12.7]) a je hlubším teoretickým zdůvodněním neodarwinismu – syntézy evoluce a genetiky.

Ve třetí sekci jsou studovány některé základní asymptotické vlastnosti řešení replikátorové rovnice. Zejména je charakterizováno asymptoticky stabilní stacionární řešení, tzv. evolučně stabilní stav, které může být vhodnou formalizací pojmu „zamrzlá evoluce“, o níž mluví provokativně psaná kniha [7]. Základní Věta 3.4 o řešení rovnice (2.14) byla původně dokázána v článku [15] pro speciálnější rovnici (3.1).

Používaná symbolika je standardní. Méně obvyklý je snad jen Hadamardův součin vektorů; pro vektory  $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_k)$ ,  $\mathbf{y} = (y_1, y_2, \dots, y_k)$  je definován vztahem  $\mathbf{x} \circ \mathbf{y} = (x_1 y_1, x_2 y_2, \dots, x_k y_k)$ . Potřebné poznatky o obyčejných diferenciálních rovnicích lze najít např. v učebnici [16].

## 2. KONSTRUKCE REPLIKÁTOROVÉ ROVNICE

### 2.1. Genetika populací

Populační genetika popisuje přenos genů (nosičů dědičnosti) mezi generacemi nějakých organismů. V tomto článku se budeme věnovat jednomu velice zjednodušenému případu zmíněného přenosu. Představme si, že dospělí jedinci nějakého druhu produkují pohlavní buňky, *gamety*. Spojením dvou gamet vznikne nový jedinec, *zygota*. Ten může dospět do plodného věku, produkovat gamety a celý cyklus se bude opakovat. Budeme předpokládat, že čas, který uplyne od stadia gamety přes zygotu a plodného jedince do produkce dalších gamet, je jednotkový,

tj. pokud gamety první, *parentální*, generace jsou vytvořeny v čase  $t$ , pak gamety následující, *první filialní*, generace jsou vytvořeny v čase  $t + 1$ .

Geny si budeme představovat mendelovským způsobem, podrobnosti na molekulární úrovni nejsou pro potřeby tohoto článku relevantní. Jeden gen je představován nějakým místem na chromozomu, *lokusem*. Zygoty a dospělí jedinci mají chromozomy v párech, jsou *diploidní*. To znamená, že na jednom lokusu jsou dvě varianty genetického materiálu, *alely*, které nemusí být shodné. Tato neuspořádaná dvojice alel určuje *genotyp* jedince. Naproti tomu gamety mají každý chromozom jen jednou, jsou *haploidní*, a tedy nesou jen jednu alelu.

Budeme uvažovat chromozom, který není pohlavní, a na něm jeden lokus se dvěma možnými alelami, které označíme  $A$ ,  $a$ . Jako první předpoklad přijmeme, že do gamet přechází alely náhodně. To znamená, že gameta vyprodukovaná jedincem s genotypem  $Aa$  s pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  obsahuje alelu  $A$  a se stejnou pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  obsahuje alelu  $a$ . Gameta vyprodukovaná jedincem genotypu  $AA$  jistě, tj. s pravděpodobností 1, obsahuje alelu  $A$ , gameta vyprodukovaná jedincem genotypu  $aa$  jistě obsahuje alelu  $a$ .

Označme  $x(t)$  podíl gamet, které nesou alelu  $A$ , mezi všemi gametami v čase  $t$ . Hodnotu  $x(t)$  můžeme také považovat za klasickou pravděpodobnost, že náhodně vybraná gameta nese alelu  $A$ . V důsledku toho je podíl gamet, které mezi všemi gametami v čase  $t$  nesou alelu  $a$ , roven  $1 - x(t)$ . Budeme také předpokládat, že tyto podíly jsou stejné i u samotných samičích gamet, nebo samotných samčích gamet. Jinak řečeno, subpopulace samic a samců jsou z hlediska uvažovaného lokusu geneticky identické.

Budeme dále předpokládat, že v populaci dochází k náhodnému křížení, že populace je *panmiktická*. To znamená, že gamety se při vytváření zygot spojují náhodně a nezávisle na alelách, které nesou; libovolná samičí gameta se může spojit s libovolnou samčí gametou. (Tento proces je asi lepší si představovat jako pylová zrna nesená náhodně vanoucími větry na blizny náhodně rozmístěné v krajině, ne jako spermie a vajíčka spojující se v těle samice.) Označme  $Z_{AA}$ ,  $Z_{Aa}$  a  $Z_{aa}$  počet zygot genotypu  $AA$ ,  $Aa$  a  $aa$ . Položme  $Z = Z_{AA} + Z_{Aa} + Z_{aa}$ . Dále označme

$$p_{AA} = \frac{Z_{AA}}{Z}, \quad p_{Aa} = \frac{Z_{Aa}}{Z}, \quad p_{aa} = \frac{Z_{aa}}{Z} \quad (2.1)$$

podíl zygot příslušného genotypu mezi všemi zygotami, který můžeme považovat za klasickou pravděpodobnost, že náhodně vybraná zygota je daného genotypu. Zygota genotypu  $AA$  je realizací nezávislých náhodných jevů, že gameta od jednoho rodiče nese alelu  $A$ , pravděpodobnost tohoto jevu je rovna  $x(t)$ , a že gameta od druhého rodiče nese také alelu  $A$ , což je jev se stejnou pravděpodobností  $x(t)$ . Pravděpodobnost vzniku zygoty genotypu  $AA$  je tedy rovna  $p_{AA} = x(t)x(t) = x(t)^2$ . Analogickou úvahou zjistíme, že  $p_{aa} = (1 - x(t))^2$ . Poněvadž každá zygota je právě jednoho z možných genotypů, platí  $p_{Aa} = 1 - (p_{AA} + p_{aa})$ . Dostáváme tak vztahy

$$p_{AA} = \frac{Z_{AA}}{Z} = x(t)^2, \quad p_{Aa} = \frac{Z_{Aa}}{Z} = 2x(t)(1 - x(t)), \quad p_{aa} = \frac{Z_{aa}}{Z} = (1 - x(t))^2. \quad (2.2)$$

Budeme předpokládat, že zygoty různých genotypů mohou mít různou pravděpodobnost, že se dožijí plodného věku, a že plodní jedinci různých genotypů

mohou mít různou plodnost, tj. vyprodukují různý počet gamet. Jinak řečeno, výběr (ať už přirozený nebo umělý) působí na úrovni genotypu. Označme  $S_{AA}$  podíl zygot mezi všemi zygotami genotypu  $AA$ , které dosáhnou plodné fáze, tj. pravděpodobnost, že se zygoty genotypu  $AA$  dožijí plodnosti. Dále označme  $m_{AA}$  počet gamet, které vyprodukuje dospělý jedinec genotypu  $AA$ . V analogickém významu budeme používat označení  $S_{Aa}$ ,  $S_{aa}$ ,  $m_{Aa}$  a  $m_{aa}$ . (Poznámka pro ty, kteří si pamatují ze střední školy o genetice něco více: Genotyp „není vidět“, proto selekce na úrovni genotypu nemůže probíhat. Ovšem fenotyp je genotypem jednoznačně určen. Pokud by alela  $A$  byla dominantní a alela  $a$  recesivní, platilo by  $S_{AA} = S_{Aa}$ ,  $m_{AA} = m_{Aa}$ .)

Označme dále  $N_{AA}$ ,  $N_{Aa}$ ,  $N_{aa}$  počet plodných jedinců příslušných genotypů, a  $M_{AA}$ ,  $M_{Aa}$  a  $M_{aa}$  celkový počet gamet, které vyprodukují všichni jedinci příslušného genotypu. Pak s využitím vztahů (2.1) a (2.2) dostaneme

$$M_{AA} = m_{AA}N_{AA} = m_{AA}S_{AA}Z_{AA} = m_{AA}S_{AA}Zx(t)^2 \quad (2.3)$$

a podobně

$$M_{Aa} = 2m_{Aa}S_{Aa}Zx(t)(1-x(t)), \quad M_{aa} = m_{aa}S_{aa}Z(1-x(t))^2. \quad (2.4)$$

Všechny zygoty genotypu  $AA$ , kterých bylo  $Z_{AA}$ , můžeme považovat za „prvotní producenty“ celkem  $M_{AA} = m_{AA}S_{AA}Z_{AA}$  gamet. To znamená, že jednu zygotu genotypu  $AA$  můžeme považovat za původce

$$\frac{M_{AA}}{Z_{AA}} = m_{AA}S_{AA}$$

gamet. Tuto veličinu lze považovat za *reprodukční zdatnost* genotypu  $AA$ . Označme ji  $w_{AA}$ . Stejnou úvahu můžeme provést a analogické označení zavést pro ostatní genotypy. Pak přepíšeme vztahy (2.3), (2.4) ve stručnějším tvaru

$$M_{AA} = w_{AA}Zx(t)^2, \quad M_{Aa} = 2w_{Aa}Zx(t)(1-x(t)), \quad M_{aa} = w_{aa}Z(1-x(t))^2. \quad (2.5)$$

Všechny gamety vyprodukované jedinci genotypu  $AA$  nesou alelu  $A$  a polovina gamet vyprodukovaných jedinci genotypu  $Aa$  nese také alelu  $A$ . Celkový počet  $K_A$  gamet s alelou  $A$  v čase  $t+1$  tedy je  $K_A = M_{AA} + \frac{1}{2}M_{Aa}$ . Podobně celkový počet  $K_a$  gamet s alelou  $a$  je  $K_a = M_{aa} + \frac{1}{2}M_{Aa}$ . Pro podíl gamet nesoucích alelu  $A$  v čase  $t+1$  nyní s využitím vztahů (2.5) dostaneme vyjádření

$$x(t+1) = \frac{K_A}{K_A + K_a} = \frac{w_{AA}x(t)^2 + w_{Aa}x(t)(1-x(t))}{w_{AA}x(t)^2 + 2w_{Aa}x(t)(1-x(t)) + w_{aa}(1-x(t))^2},$$

z něhož bezprostředně plyne *Fischerova-Haldaneova-Wrightova rovnice populační genetiky*

$$x(t+1) = \frac{w_{AA}x(t) + w_{Aa}(1-x(t))}{w_{AA}x(t)^2 + 2w_{Aa}x(t)(1-x(t)) + w_{aa}(1-x(t))^2}x(t). \quad (2.6)$$

Veličiny  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  a  $w_{aa}$  vyjadřují reprodukční zdatnosti jednotlivých genotypů. Nyní můžeme uvažovat náhodnou veličinu „reprodukční zdatnost populace“

a vypočítat její střední hodnotu  $\bar{w}$  pomocí pravděpodobnostní funkce genotypů (2.2):

$$\begin{aligned}\bar{w} &= w_{AA}p_{AA} + w_{Aa}p_{Aa} + w_{aa}p_{aa} = \\ &= w_{AA}x(t)^2 + 2w_{Aa}x(t)(1-x(t)) + w_{aa}(1-x(t))^2 = \\ &= \left(w_{AA}x(t) + w_{Aa}(1-x(t))\right)x(t) + \left(w_{Aa}x(t) + w_{aa}(1-x(t))\right)(1-x(t)).\end{aligned}\tag{2.7}$$

Při označení

$$w_A = w_{AA}x(t) + w_{Aa}(1-x(t)), \quad w_a = w_{Aa}x(t) + w_{aa}(1-x(t))\tag{2.8}$$

můžeme psát

$$\bar{w} = w_A x(t) + w_a (1-x(t)).\tag{2.9}$$

Střední hodnotu reprodukční zdatnosti populace tedy vyjadřuje výraz, který je formálně roven střední hodnotě jisté náhodné veličiny na dvouprvkovém pravděpodobnostním prostoru. Tato náhodná veličina má hodnotu  $w_A$  na jevu, jehož pravděpodobnost je rovna  $x(t)$ , tedy na jevu, že náhodně vybraná alela je  $A$ . Analogickou úvahu provedeme pro  $w_a$ . Hodnoty  $w_A$ ,  $w_a$  tedy můžeme interpretovat jako reprodukční zdatnosti alely  $A$  a alely  $a$ .

Základní rovnici (2.6) můžeme s označením (2.7), (2.8) a (2.9) přepsat ve tvaru

$$x(t+1) = \frac{w_A}{\bar{w}}.$$

Podíl

$$f_A = \frac{w_A}{\bar{w}}$$

vyjadřuje relativní reprodukční zdatnost alely  $A$  vzhledem k reprodukční zdatnosti populace. Hodnota  $f_A$  samozřejmě závisí na relativní frekvenci  $x$  alely  $A$ ,  $f_A = f_A(x)$ . Fischerovu-Haldaneovu-Wrightovu rovnici (2.6) nyní můžeme vyjádřit ve tvaru rekurentní formule

$$x(t+1) = f_A(x(t))x(t)$$

nebo autonomní diferenční rovnice

$$\Delta x = x(f_A(x) - 1).\tag{2.10}$$

Tuto rovnici můžeme přečíst: „pokud je hodnota relativní reprodukční zdatnosti alely  $A$  větší než 1, pak relativní zastoupení alely  $A$  v populaci roste.“

## 2.2. Vývoj společenstva populací

Nejprve budeme modelovat vývoj velikosti jedné populace. Budeme ji považovat za homogenní, tj. takovou, že všichni jedinci tvořící populaci jsou stejní. Označme  $n = n(t)$  velikost populace v čase  $t$ . Tuto velikost můžeme vyjádřit např. počtem jedinců, počtem jedinců vztahených na jednotku plochy (populační hustotou), celkovou biomasou populace a podobně. Budeme předpokládat, že populace je velká, takže funkci  $n$  budeme považovat za diferencovatelnou. Velikost populace  $n(t+h)$  po krátkém časovém úseku délky  $h$  bude zřejmě rovna její velikosti na počátku uvažovaného úseku zvětšené o množství nově narozených jedinců a zmenšené o množství jedinců uhynulých. Abychom tuto myšlenku vyjádřili přesněji,

označíme symbolem  $d$  poměr uhynulých jedinců ku všem za jednotku času, tzv. *úmrtnost (death rate)* populace, a  $b$  množství novorozenců, které „vyprodukuje“ jedinec za jednotku času, tzv. *porodnost (birth rate)*. Při tomto označení máme

$$n(t+h) = n(t) + bn(t)h - dn(t)h.$$

Pro zjednodušení zápisu položíme  $r = b - d$ , rovnost obvyklým způsobem upravíme a provedeme limitní přechod  $h \rightarrow 0$ . Dostaneme obyčejnou diferenciální rovnici

$$n' = rn.$$

Tato rovnice je lineární homogenní pouze v případě, že *růstový koeficient (growth rate)*  $r$  nezávisí na velikosti populace  $n$ . Tak tomu však ve většině případů není – v malé populaci může být obtížné najít partnera k páření (je malá porodnost), velká populace spotřebuje zdroje prostředí (je velká úmrtnost) a podobně. Je tedy  $r = \varphi(n)$  a rovnice růstu populace nabývá tvar

$$n' = n\varphi(n). \quad (2.11)$$

Uvažme nyní společenstvo tvořené  $k$  populacemi. Velikosti jednotlivých populací označíme  $n_i = n_i(t)$  a jejich růstové koeficienty  $\varphi_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ . Jednotlivé populace se budou vyvíjet podle rovnic analogických (2.11), ovšem velikosti růstových koeficientů mohou záviset na velikostech jednotlivých populací – populace si mohou konkurovat ve využívání zdrojů prostředí, jedna může být potravou jiné a podobně. Dostáváme tedy model společenstva ve tvaru autonomního systému  $k$  obyčejných diferenciálních rovnic

$$n'_i = n_i\varphi_i(n_1, n_2, \dots, n_k), \quad i = 1, 2, \dots, k,$$

nebo v zápisu využívajícím označení  $\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_k)$

$$n'_i = n_i\varphi_i(\mathbf{n}), \quad i = 1, 2, \dots, k, \quad (2.12)$$

případně jako jednu vektorovou rovnici

$$\mathbf{n}' = \mathbf{n} \circ \varphi(\mathbf{n}),$$

kde  $\circ$  označuje Hadamardův součin vektorů (součin „po složkách“).

Označme nyní

$$N = N(t) = \sum_{i=1}^k n_i(t), \quad x_i = x_i(t) = \frac{n_i(t)}{N(t)}, \quad i = 1, 2, \dots, k$$

celkovou velikost společenstva a relativní zastoupení jednotlivých populací ve společenstvu. Pak vzhledem k (2.12) platí

$$\begin{aligned} x'_i &= \frac{n'_i N - n_i N'}{N^2} = \frac{n'_i}{N} - \frac{n_i}{N} \sum_{j=1}^k \frac{n'_j}{N} = \frac{n_i}{N} \varphi_i(\mathbf{n}) - \frac{n_i}{N} \sum_{j=1}^k \frac{n_j}{N} \varphi_j(\mathbf{n}) = \\ &= \frac{n_i}{N} \left( \varphi_i(\mathbf{n}) - \sum_{j=1}^k \frac{n_j}{N} \varphi_j(\mathbf{n}) \right). \end{aligned}$$

Při označení

$$f_i(\mathbf{x}) = \varphi_i(N\mathbf{x}) = \varphi_i(\mathbf{n})$$

dostaneme systém obyčejných diferenciálních rovnic

$$x'_i = x_i \left( f_i(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^k x_j f_j(\mathbf{x}) \right), \quad i = 1, 2, \dots, k. \quad (2.13)$$

Poněvadž  $\sum_{j=1}^k x_j = 1$ , lze druhý výraz v závorce považovat za vážený průměr jednotlivých  $f_j$ ,  $j = 1, 2, \dots, k$ . Proto ho označíme  $\bar{f}$  a systém (2.13) přepíšeme ve tvaru

$$x'_i = x_i (f_i(\mathbf{x}) - \bar{f}(\mathbf{x})), \quad i = 1, 2, \dots, k. \quad (2.14)$$

Tuto rovnici můžeme přečíst: „pokud je hodnota veličiny  $f$  pro  $i$ -tou populaci větší, než průměrná, pak relativní zastoupení této populace ve společenstvu roste.“ Tato interpretace ukazuje, že veličina  $f_i$  vyjadřuje *darwinovskou zdatnost (fitness)*  $i$ -té populace. Nějaká přirozená jednotka darwinovské zdatnosti neexistuje. Můžeme ji tedy zvolit tak, aby průměrná zdatnost  $\bar{f}$  byla jednotková; toto tvrzení budeme precizovat v následující sekci, Lemma 3.2. Diferenciální rovnice (2.14) je pak bezprostřední spojitou analogií diferenční rovnice (2.10).

Rovnice (2.10) modeluje vývoj relativního zastoupení alely v populaci; alela je jakási entita, která se stále znovu vytváří jako kopie entity rodičovské, replikuje se v čase. Rovnice (2.14), přesněji systém obyčejných diferenciálních rovnic, modeluje vývoj relativního zastoupení jedinců jednoho druhu ve společenstvu; ti také stále znovu vznikají jako kopie svých rodičů, replikují se v čase. Z těchto důvodů se (2.14) nazývá *replikátorová rovnice*. Systém rovnic (2.14) můžeme totiž zapsat jako jednu vektorovou rovnici

$$\mathbf{x}' = \mathbf{x} \circ \mathbf{f}(\mathbf{x}) - (\mathbf{x} \cdot \mathbf{f}(\mathbf{x})) \mathbf{x},$$

kde  $\mathbf{f} = (f_1, f_2, \dots, f_k)$ , symboly  $\circ$  a  $\cdot$  označují Hadamardův a skalární součin vektorů.

### 3. VLASTNOSTI REPLIKÁTOROVÉ ROVNICE

Budeme předpokládat, že všechny funkce  $f_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, k$ , jsou spojitě diferencovatelné. Pak mají pravé strany systému (2.14) ohraničené parciální derivace podle všech proměnných, což znamená, že jsou Lipschitzovské v proměnné  $\mathbf{x}$  a počáteční úloha pro systém (2.14) je jednoznačně řešitelná na intervalu  $[0, \infty)$ .

**Věta 3.1.** *Nechť  $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_k(t))$  je řešení systému (2.14). Pak platí*

- (i) *Je-li  $\sum_{i=1}^k x_i(0) = 1$ , pak je  $\sum_{i=1}^k x_i(t) = 1$  pro každé  $t \geq 0$ .*
- (ii) *Je-li  $x_i(0) = 0$ , resp.  $x_i(0) > 0$ , pro nějaké  $i \in \{1, 2, \dots, k\}$ , pak je  $x_i(t) = 0$ , resp.  $x_i(t) > 0$ , pro všechna  $t \geq 0$ .*

Důkaz: Položme  $y(t) = \sum_{i=1}^k x_i(t) - 1$ . Pak

$$\frac{d}{dt} y = \sum_{i=1}^k x'_i = \sum_{i=1}^k x_i (f_i(\mathbf{x}) - \bar{f}(\mathbf{x})) = \bar{f}(\mathbf{x}) - \left( \sum_{i=1}^k x_i \right) \bar{f}(\mathbf{x}) = 0.$$

To znamená, že  $y(t) \equiv \text{const}$ , podrobněji

$$y(t) \equiv y(0) = \sum_{i=1}^k x_i(0) - 1$$

a odtud plyne tvrzení (i).

Systém (2.14) má podle předpokladu jediné řešení, jeho  $i$ -tá složka splňuje rovnost

$$x_i(t) = x_i(0) \exp \int_0^t x_i(s) \left( f_i(\mathbf{x}(s)) - \bar{f}(\mathbf{x}(s)) \right) ds,$$

ze které plynou obě tvrzení (ii).  $\square$

Větu můžeme interpretovat tak, že složky řešení replikátorové rovnice vyjadřují časově závislé relativní zastoupení jednotlivých komponent modelovaného biologického systému – alel v genotypu nebo druhů ve společenstvu. Komponenta, která není v systému od začátku, se v něm v průběhu času neobjeví; v systému nic nového nevzniká. Replikátorová rovnice tedy popisuje deterministickou část evoluce, tj. selekci, nikoliv složku stochastickou, tj. mutace. Tento závěr není nějak překvapivý, replikátorová rovnice byla takto sestavena. Druhá z vlastností (ii) říká, že komponenta systému, který v něm je na začátku, v konečném čase nezmizí. Nevyklučuje však možnost

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$$

pro složku takovou, že  $x_i(0) > 0$ . Komponenta systému může vymizet (vyhynout) v „dostatečně dlouhém“ čase.

Připomeňme, že množina

$$S_k = \left\{ \mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_k) \in \mathbb{R}^k : \sum_{i=1}^k x_i = 1, (\forall i) x_i \geq 0 \right\}$$

se nazývá  $k$ -rozměrný simplex. Větu 3.1 nyní můžeme přeformulovat: simplex  $S_k$ , jeho vnitřek  $S_k^\circ$  a hranice  $\partial S_k$  jsou pozitivně invariantní množiny systému (2.14).

**Lemma 3.2.** *Buď  $\Psi : S_k \rightarrow \mathbb{R}$  spojitě diferencovatelná funkce. Položme*

$$g_i = g_i(\mathbf{x}) = f_i(\mathbf{x}) + \Psi(\mathbf{x})$$

*pro  $i \in \{1, 2, \dots, k\}$ . Funkce  $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$  je řešením rovnice (2.14) právě tehdy, když je řešením rovnice*

$$x'_i = x_i \left( g_i(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^k x_j g_j(\mathbf{x}) \right).$$

Důkaz: Tvrzení plyne z rovnosti

$$\begin{aligned} x'_i &= x_i (f_i(\mathbf{x}) - \bar{f}(\mathbf{x})) = x_i \left( f_i(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^k x_j f_j(\mathbf{x}) \right) = \\ &= x_i \left( g_i(\mathbf{x}) - \Psi(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^k x_j (g_j(\mathbf{x}) - \Psi(\mathbf{x})) \right) = x_i \left( g_i(\mathbf{x}) - \sum_{j=1}^k x_j g_j(\mathbf{x}) \right). \end{aligned}$$



□

Volbou  $\Psi(\mathbf{x}) = 1 - \bar{f}(\mathbf{x})$  dostaneme

$$\sum_{j=1}^k x_j g_j(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^k x_j (f_j(\mathbf{x}) + 1 - \bar{f}(\mathbf{x})) = \bar{f}(\mathbf{x}) + 1 - \bar{f}(\mathbf{x}) = 1.$$

Průměrnou darwinovskou zdatnost společenstva tedy můžeme bez újmy na obecnosti pokládat za jednotkovou.

**Lemma 3.3** (Speciální tvar Jensenovy nerovnosti). *Bud'  $\varphi$  diferencovatelná ryze konvexní funkce definovaná na intervalu  $I \subseteq \mathbb{R}$ , tj. pro všechna  $\xi_1, \xi_2 \in I$  platí*

$$\varphi(\xi_1) \geq \varphi(\xi_2) + \varphi'(\xi_2)(\xi_1 - \xi_2)$$

*a nerovnost je ostrá, kdykoliv  $\xi_1 \neq \xi_2$ . Pak pro libovolná  $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_k \in I$  a každý vektor  $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_k) \in S_k^\circ$  platí*

$$\varphi\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \leq \sum_{i=1}^k p_i \varphi(\xi_i),$$

*přičemž rovnost nastane právě tehdy, když  $\xi_1 = \xi_2 = \dots = \xi_k$ .*

Důkaz: Z konvexnosti funkce  $\varphi$  plyne, že pro libovolný index  $j \in \{1, 2, \dots, k\}$  platí

$$\varphi(\xi_j) \geq \varphi\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) + \varphi'\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \left(\xi_j - \sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right).$$

Každou takovou nerovnost vynásobíme  $p_j$  a sečteme je přes všechny indexy  $j$ . Dostaneme

$$\begin{aligned} & \sum_{j=1}^k p_j \varphi(\xi_j) \geq \\ & \geq \sum_{j=1}^k p_j \varphi\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) + \sum_{j=1}^k p_j \left[ \xi_j \varphi'\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) - \varphi'\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \right] = \\ & = \varphi\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) + \varphi'\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \sum_{j=1}^k p_j \xi_j - \sum_{j=1}^k p_j \varphi'\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right) \sum_{i=1}^k p_i \xi_i = \\ & = \varphi\left(\sum_{i=1}^k p_i \xi_i\right). \end{aligned}$$

Pokud ne všechna  $\xi_j$  jsou stejná, pak pro  $j$  takové, že  $\xi_j = \max\{\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_k\}$ , platí  $\xi_j > \sum_{i=1}^k p_i \xi_i$ , neboť na pravé straně je vážený průměr čísel  $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_k$ . V takovém případě je nerovnost ostrá. □

**Věta 3.4.** *Nechť pro  $\hat{\mathbf{x}} = (\hat{x}_1, \hat{x}_2, \dots, \hat{x}_k) \in S_k$  existuje okolí  $U \subseteq S_k$  takové, že pro všechna  $\mathbf{x} \in U \setminus \{\hat{\mathbf{x}}\}$  platí*

$$\sum_{i=1}^k \hat{x}_i f_i(\mathbf{x}) > \bar{f}(\mathbf{x}).$$

Pak  $\hat{\mathbf{x}}$  je asymptoticky stabilní stacionární bod systému (2.14).

Důkaz: Pro  $\mathbf{y} \in S_k$  označme  $\text{supp } \mathbf{y} = \{i \in \{1, 2, \dots, k\} : y_i > 0\}$  a pro vektor  $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_k)$  položme

$$V(\mathbf{x}) = \prod_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i^{\hat{x}_i} - \prod_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} x_i^{\hat{x}_i}.$$

Ukážeme, že  $V$  je l'apunovskou funkcí systému (2.14) v bodě  $\hat{\mathbf{x}}$ .

Podle Lemmatu 3.3 pro bod  $\mathbf{x}$  z okolí bodu  $\hat{\mathbf{x}}$  takový, že  $\text{supp } \mathbf{x} = \text{supp } \hat{\mathbf{x}}$  platí

$$\sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \ln \frac{\hat{x}_i}{x_i} = \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \left( -\ln \frac{x_i}{\hat{x}_i} \right) \geq -\ln \left( \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \frac{x_i}{\hat{x}_i} \right) = -\ln 1 = 0.$$

To znamená, že

$$\sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \ln \hat{x}_i \geq \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \ln x_i, \quad \text{tj.} \quad \ln \left( \prod_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i^{\hat{x}_i} \right) \geq \ln \left( \prod_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} x_i^{\hat{x}_i} \right).$$

Odlogaritmováním poslední nerovnosti dostaneme  $V(\mathbf{x}) \geq 0$ . Rovnost přitom nastane právě tehdy, když

$$\frac{x_i}{\hat{x}_i} = \frac{x_j}{\hat{x}_j} \quad \text{pro všechny indexy } i, j \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}},$$

tj. právě tehdy, když  $\mathbf{x} = c\hat{\mathbf{x}}$  pro nějakou konstantu  $c$ . Poněvadž  $\mathbf{x}, \hat{\mathbf{x}} \in S_k$ , musí být  $c = 1$ . Rovnost  $V(\mathbf{x}) = 0$  tedy nastává právě tehdy, když  $\mathbf{x} = \hat{\mathbf{x}}$ .

Označme nyní

$$P(\mathbf{x}) = \prod_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} x_i^{\hat{x}_i}.$$

Pak je  $P(\mathbf{x}) > 0$  a  $V(\mathbf{x}) = P(\hat{\mathbf{x}}) - P(\mathbf{x})$ . Odtud plyne, že pro derivaci funkce  $V$  vzhledem k rovnici (2.14) platí  $\dot{V}(\mathbf{x}) = -\dot{P}(\mathbf{x})$ . Dále podle předpokladu věty platí

$$\begin{aligned} \frac{\dot{P}(\mathbf{x})}{P(\mathbf{x})} &= \frac{d}{dt} \ln P(\mathbf{x}) = \frac{d}{dt} \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \ln x_i = \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i \frac{x_i'}{x_i} = \\ &= \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i (f_i(\mathbf{x}) - \bar{f}(\mathbf{x})) = \sum_{i \in \text{supp } \hat{\mathbf{x}}} \hat{x}_i f_i(\mathbf{x}) - \hat{f}(\mathbf{x}) > 0. \end{aligned}$$

Odtud plyne  $\dot{V}(\mathbf{x}) < 0$ . □

Vektor  $\hat{\mathbf{x}}$  splňující předpoklady Věty 3.4 vyjadřuje takovou strukturu modelovaného biologického systému, při níž se relativní zastoupení jednotlivých komponent nemění. Pokud je struktura systému „blízko“ struktuře  $\hat{\mathbf{x}}$ , tj. struktura se „příliš neliší“ od  $\hat{\mathbf{x}}$ , pak se systém do stavu  $\hat{\mathbf{x}}$  vyvine a zůstane v něm. To nás opravňuje nazvat  $\hat{\mathbf{x}}$  splňující předpoklady věty *evolučně stabilním stavem vzhledem ke zdatnosti*  $f_1, f_2, \dots, f_k$ .

Uvažujme nyní jednodušší, ale důležitý případ, kdy zdatnosti  $f_1, f_2, \dots, f_k$  jsou lineárními funkcemi vektoru  $\mathbf{x}$ , tj. kdy existují konstanty  $a_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, k$

takové, že

$$f_i(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^k a_{ij}x_j, \quad i = 1, 2, \dots, k.$$

Nechť  $\mathbf{A}$  je matice s prvky  $a_{ij}$ ,  $\mathbf{A} = (a_{ij})_{i,j=1}^k$ , vektory budeme považovat za sloupcové. Pak  $f_i(\mathbf{x}) = (\mathbf{Ax})_i$  ( $i$ -tá složka vektoru  $\mathbf{Ax}$ ) a

$$\bar{f}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^k x_i a_{ij} x_j = \mathbf{x}^T \mathbf{Ax}.$$

Replikátorovou rovnici (2.14) můžeme v takovém případě zapsat ve tvaru

$$x'_i = x_i ((\mathbf{Ax})_i - \mathbf{x}^T \mathbf{Ax}), \quad i = 1, 2, \dots, k, \quad (3.1)$$

nebo jako jednu vektorovou rovnici  $\mathbf{x}' = \mathbf{x} \circ \mathbf{Ax} - (\mathbf{x}^T \mathbf{Ax}) \mathbf{x}$ . V této podobě – s lineárními zdatnostmi – byla replikátorová rovnice zavedena v člancích [23, 20].

Matice  $\mathbf{A}$  reprezentuje nějakou maticovou hru. Jednotlivé druhy tvořící společenstvo (nebo jednotlivé alely na vybraném lokusu) lze v tomto pojetí interpretovat jako ryzí strategie, které používají hráči v „boji o život“. Zdatnosti  $f_i(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^k a_{ij}x_j$  pak představují střední výhru  $i$ -tého druhu při konfliktech s ostatními druhy, se kterými se náhodně potkává; pravděpodobnost, že se setká s  $j$ -tým druhem, je totiž rovna relativnímu výskytu  $j$ -tého druhu ve společenstvu. Tato úvaha umožňuje (aspoň v prvním přiblížení) stanovit zdatnosti jednotlivých druhů.

## REFERENCE

- [1] J. d'Alembert: *Onzième mémoire, Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole*, Opuscles mathématiques **2** (1761), 26–95.
- [2] D. Bernoulli: *Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l'inoculation pour la prévenir*, Hist. Acad. R. Sci. Paris (1760/1766), 1–45.
- [3] N. F. Britton: *Essential Mathematical Biology*, Springer-Verlag, London, 2003.
- [4] R. Dawkins: *The Selfish Gene*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1989, český překlad: *Sobecký gen*, Mladá fronta, Praha, 1998.
- [5] K. Dietz, J. A. P. Heesterbeek: *Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited*, Math. Biosci. **180** (2002), 1–21.
- [6] A. W. F. Edwards: *Foundations of Mathematical Genetics*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2000.
- [7] J. Flegel: *Zamrzlá evoluce aneb je to jinak, pane Darwin*, Academia, Praha, 2006.
- [8] R. P. Feynman, R. B. Leighton, M. Sands: *The Feynman lectures on physics*, Addison-Wesley Publishing Company, 1966.
- [9] R. A. Fisher: *On the dominance ratio*, Proc. R. Soc. Edinb. **42** (1922), 321–341.
- [10] R. A. Fisher: *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, Oxford, 1930.
- [11] J. B. S. Haldane: *A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation*, Proc. Camb. Philos. Soc. **23** (1927), 838–844.
- [12] G. H. Hardy: *Mendelian proportions in a mixed population*, Science **28** (1908), 49–50.
- [13] G. H. Hardy: *A Mathematician's Apology*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1967, český překlad: *Obrana matematikova*, Prostor, Praha, 1999.
- [14] J. Hofbauer, K. Sigmund: *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2002.
- [15] J. Hofbauer, P. Schuster, K. Sigmund: *A note on evolutionarily stable strategies and game dynamics*, J. Theor. Biol. **81** (1979), 609–612.
- [16] J. Kalas, M. Ráb: *Obyčejné diferenciální rovnice*, Masarykova univerzita, Brno, 2001.

- [17] R. Kotecký: *Na rozhraní mezi matematikou a fyzikou*, v: P. Kůrka, A. Matoušek, B. Velický (ed.): *Spor o matematizaci světa*, Pavel Mervart, Červený Kostelec, 2011, 45–54.
- [18] L. Kvasz: *Galileovská fyzika vo svetle Husserlovej fenomenologie*, *Filosofický časopis* **48** (2000), 373–399.
- [19] J. G. Mendel: *Versuche über Pflanzenhybriden*, *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn* **4** (1866), 3–47.
- [20] P. Schuster, K. Sigmund: *Coyness, philandering and stable strategies*, *Anim. Behavior* **29** (1981), 186–192.
- [21] J. Maynard Smith: *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1982.
- [22] J. Maynard Smith, G. Price: *The logic of animal conflict*, *Nature* **246** (1973), 15–18.
- [23] P. D. Taylor, L. Jonker: *Evolutionary stable strategies and game dynamics*, *Math. Biosci* **44** (1978), 145–156.
- [24] W. Weinberg: *Über den Nachweis der Verebung beim Menschen*, *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* **64** (1908), 369–382.
- [25] S. Wright: *Evolution in Mendelian populations*, *Genetics* **16** (1931), 97–159.

Zdeněk Pospíšil, Ústav matematiky a statistiky, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Kotlářská 2, 611 37, Brno, Česká republika,  
*e-mail*: `pospisil@math.muni.cz`