SPOJITÉ A DISKRÉTNÍ MODELY POPULAČNÍ BIOLOGIE

LUCIE ONDROVÁ

Abstrakt. Článek se zabývá analýzou logistického modelu jednodruhové populace ve spojitém i diskrétním tvaru. U každého modelu je komentován rovnovážný stav, jeho stabilita a chování řešení při různých počátečních podmínkách. Článek poukazuje na velké rozdíly v kvalitativních vlastnostech, zejména na periodické chování řešení diskrétního modelu. V diskrétním modelu se také navíc objevuje chaotické chování řešení. Chování řešení je závislé na parametru, který charakterizuje míru růstu zkoumané populace. Pro vybrané hodnoty tohoto parametru jsou jednotlivé druhy chování obou modelů graficky interpretovány[1].

Populační biologie je vědní disciplína zkoumající nejen vývoj a změny uvnitř populace jednoho druhu, ale také interakci mezi více živočišnými druhy. Takový vývoj nebo interakci je možné popsat matematickým modelem, jehož analýzou lze ukázat jisté vlastnosti zkoumaného systému. V závislosti na volbě časové osy se modely dělí na spojité a diskrétní. Spojitý model popisuje systém na souvislém časovém intervalu a je tvořen soustavou diferenciálních rovnic. Diskrétní model popisuje systém na intervalu stejně dlouhých časových úseků, a je tvořen soustavou diferenčních rovnic.

Mezi nejznámější modely populační biologie patří logistický model, který popisuje změnu velikosti populace daného druhu v čase t. Tato změna je závislá na parametrech r a K, které z biologického hlediska charakterizují daný druh. Parametr r vyjadřuje míru růstu (nebo poklesu) populace a parametr K vyjadřuje únosnou kapacitu prostředí, ve kterém daná populace žije (tedy takovou velikost populace, jejíž potřeby jsou ještě uspokojitelné dostupnými zdroji). Analýzou logistického modelu lze najít rovnovážné stavy velikosti populace a určit, zda v takovém stavu populace setrvá (označováno jako rovnováha systému a její stabilita), případně zda změna velikosti populace systému může vykazovat opakované chování (označováno jako periodické chování systému).

Spojitý logistický model je sestaven z diferenciální rovnice prvního řádu tvaru

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = ry\left(1 - \frac{y}{K}\right),$$

2010 *MSC.* Primární 39A12; Sekundární 34D20,39A30.

Klíčová slova. Diferenciální rovnice, diferenční rovnice, logistická rovnice, rovnováha modelu, cyklus řádu k, stabilita řešení, periodické chování, chaotické chování.

[1]Článek vznikl na základě bakalářské práce autorky v oboru Matematické inženýrství na FSI VUT v Brně. Vedoucím práce byl Jan Čermák z Ústavu matematiky FSI VUT v Brně.

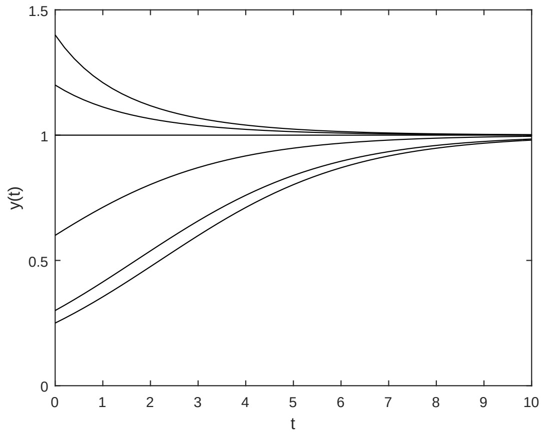
kterou lze snadno řešit pomocí separace proměnných a dostat tak řešení ve tvaru

$$y(t) = \frac{Ky_0}{y_0 + (K - y_0)e^{-rt}},$$

kde y_0 vyjadřuje počáteční velikost populace a $y(t)$ velikost populace v čase t. Pro tento model existují dva rovnovážné stavy

$$y_1^* = 0, \qquad y_2^* = K.$$

Stabilita jednotlivých rovnováh závisí na velikosti parametru r. Rovnováha y_1^* je stabilní pro $r < 0$, naopak rovnováha y_2^* je stabilní pro $r > 0$. Tyto výsledky lze vidět na obrázcích 1 a 2. Je také zřejmé, že při $r > 0$ se velikost popu-



Obrázek 1. Graf řešení spojitého modelu pro $K = 1$, $r = 0,5$.

lace bude s rostoucím časem přibližovat únosné kapacitě prostředí K, a to při jakékoliv počáteční velikosti populace. Tento systém nevykazuje periodické chování při žádné hodnotě parametru r.

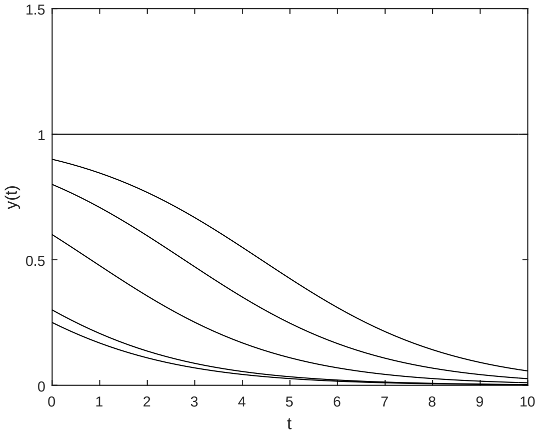
Oproti předchozímu systému, diskrétní logistický model vykazuje podstatně bohatší chování systému. Je tvořený diferenční rovnicí prvního řádu tvaru

$$x_{n+1} = x_n + rx_n\left(1 - \frac{x_n}{K}\right),$$

která však navzdory poměrně jednoduchému tvaru není obecně řešitelná. Lze sice postupně určovat velikosti populace $x_1, x_2, \dots$ v jednotlivých časových úsecích za pomoci počáteční velikosti populace x_0, ovšem tento proces je velmi zdlouhavý a nedává žádné informace o vlastnostech řešení pro velká n. Tento systém má opět dvě rovnováhy

$$x_1^* = 0, \qquad x_2^* = K,$$

které se však od rovnováh spojitého modelu liší oblastí stability. Rovnováha x_1^* je stabilní pouze pro $r \in (-1, 0)$, rovnováha x_2^* je stabilní pouze pro $r \in (0, 2)$. Velikost populace tak bude konvergovat k únosné kapacitě prostředí K při jakékoliv



Obrázek 2. Graf řešení spojitého modelu pro $K = 1$, $r = -0,5$.

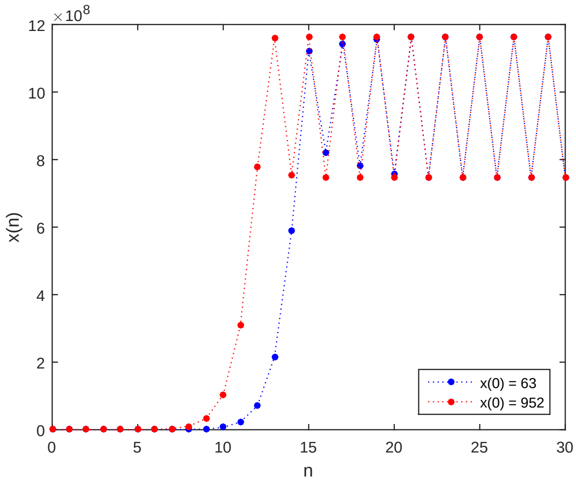
počáteční velikosti populace pouze, pokud bude míra růstu populace v intervalu $r \in (0, 2)$. Pro $r > 2$ je tedy chování systému odlišné, avšak nastává otázka, do jaké míry.

I pro tyto hodnoty parametru r lze ukázat jisté zákonitosti v chování systému. Velikost populace se po nějakém časovém úseku začne opakovat v určitých cyklech (označováno jako cyklus řádu k), jejichž periodu k a existenci lze potvrdit k-tou iterací pravé strany tohoto modelu. Cyklus řádu k je tedy tvořen k body (k velikostmi populace), které se od určitého časového úseku začnou opakovat. Každý cyklus je navíc stabilní pro určitý interval hodnot parametru r. Tabulka 1 popisuje oblasti stability jednotlivých cyklů i rovnováh obou modelů. Je nutné

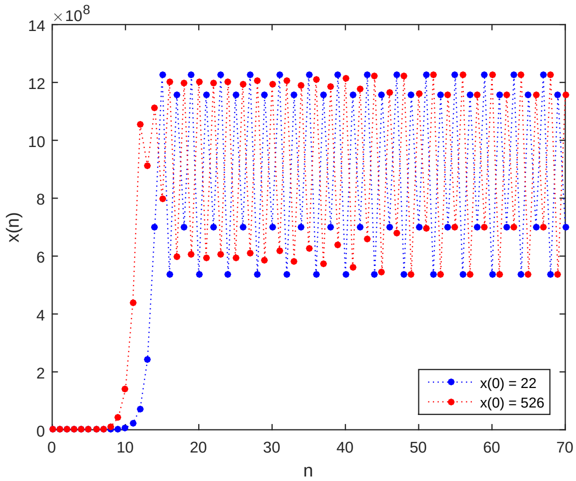
<table>
<tr><th colspan="2">Spojitý model</th><th colspan="2">Diskrétní model</th></tr>
<tr><th>Druh řešení</th><th>Asymptotická stabilita</th><th>Druh řešení</th><th>Asymptotická stabilita</th></tr>
<tr><td>Rovnováha $y^* = 0$</td><td>$r < 0$</td><td>Rovnováha $x^* = 0$</td><td>$-1 < r < 0$</td></tr>
<tr><td rowspan="7">Rovnováha $y^* = K$</td><td rowspan="7">$r > 0$</td><td>Rovnováha $x^* = K$</td><td>$0 < r \leq 2$</td></tr>
<tr><td>Cyklus řádu 2</td><td>$2 < r < \sqrt{6}$</td></tr>
<tr><td>Cyklus řádu 4</td><td>$\sqrt{6} < r < 2{,}544$</td></tr>
<tr><td>Cyklus řádu 8</td><td>$2{,}544 < r < 2{,}564$</td></tr>
<tr><td>Cyklus řádu 16</td><td>$2{,}564 < r < 2{,}568$</td></tr>
<tr><td>$\vdots$</td><td>$\vdots$</td></tr>
<tr><td>Cyklus řádu 3</td><td>$r = \sqrt{8}$</td></tr>
</table>

Tabulka 1. Tabulka shrnutí obou modelů.

podotknout, že se tyto cykly objevují v řešení postupně se zvyšujícím se r. Pokud se v řešení objeví cyklus daného řádu, je ihned stabilní, a jakmile ztrácí svoji stabilitu, objeví se stabilní cyklus následujícího řádu (který doposud neexistoval). Pořadí, ve kterém se cykly objevují, je dané Šarkovského větou. Obrázky 3–5 ukazují příklady periodických řešení tohoto modelu.

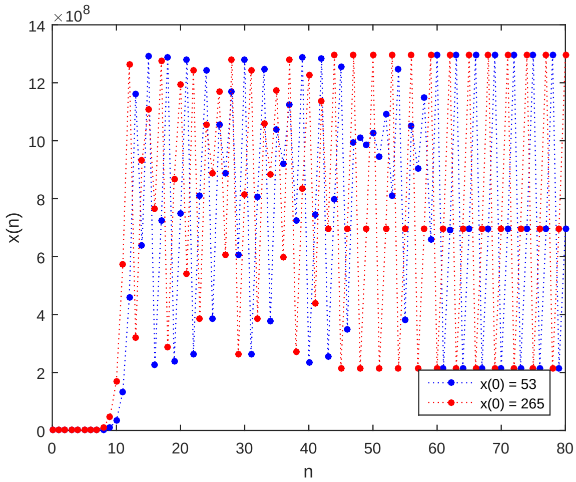


Obrázek 3. Periodické řešení tvořené dvojcyklem.

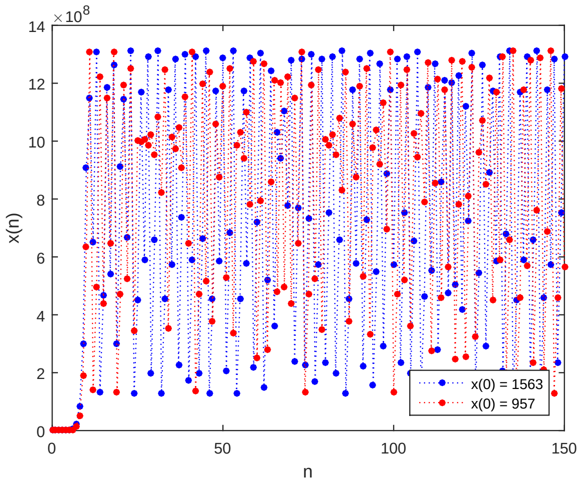


Obrázek 4. Periodické řešení tvořené čtyřcyklem.

Poslední stabilní řešení tohoto modelu je řešení tvořené trojcyklem při hodnotě parametru $r = \sqrt{8}$. Pro $r > \sqrt{8}$ se pak každé řešení s libovolnou počáteční velikostí

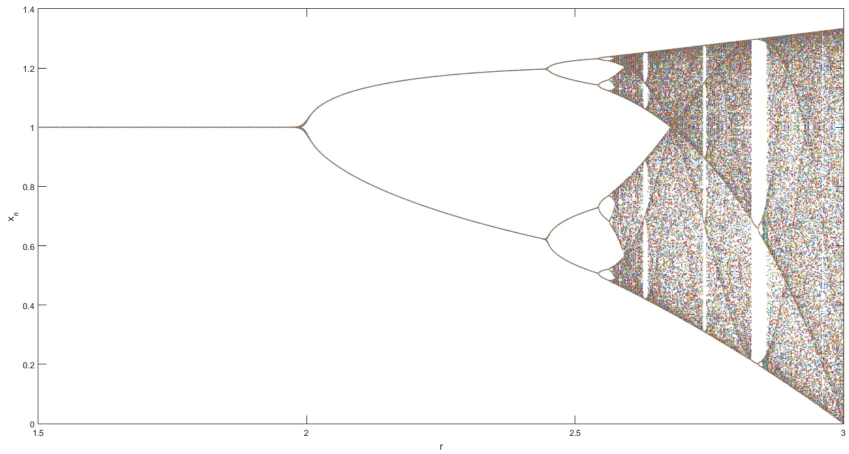


Obrázek 5. Periodické řešení tvořené trojcyklem.



Obrázek 6. Chaotické chování řešení.

populace chová odlišně. Mohou se objevovat jak periodická řešení kteréhokoliv řádu, přičemž každá výchylka počáteční velikosti populace zapříčíní odlišné chování, tak i řešení, jejichž chování je zcela nahodilé. Takové chování se nazývá chaotické a lze jej zachytit v bifurkačním diagramu. Pro tento model je vstupním parametrem do bifurkačního diagramu právě parametr r. Na obrázcích je vidět chaotické chování systému (viz obrázek 6) a bifurkační diagram (viz obrázek 7), který



Obrázek 7. Bifurkační diagram.

ilustruje cestu od existence stabilní rovnováhy až po chaotické chování v závislosti na rostoucím parametru r.

Rozdíly v chování spojitého a diskrétního modelu jsou opravdu velké. Různorodé chování diskrétního modelu je v případě spojitého modelu redukováno pouze do dvou rovnovážných stavů. Je to způsobeno faktem, že diskrétní model představuje diskretizaci spojitého modelu s jednotkovým diskretizačním krokem. Zmenšení diskretizačního kroku ovšem vede k prodloužení intervalu stability jednotlivých řešení diskrétního modelu (rovnováh i periodických řešení). Tedy pokud se délka diskretizačního kroku limitně blíží k nule, periodické a chaotické chování řešení je potlačeno („posunuto"do nekonečna), přičemž diskrétní model přechází na model spojitý.

Lucie Ondrová, Ústav matematiky, Fakulta strojního inženýrství, Vysoké učení technické v Brně, Technická 2, 616 69 Brno, Česká republika,
e-mail: `ondrova.lu@gmail.com`