JEDNODUCHÉ MODELY VÝVOJA POPULÁCIÍ

KRISTÍNA SMÍTALOVÁ, Bratislava

Tento článok môže byť prvou informáciou o matematických modeloch v biológii. Možno ho prípadne použiť aj v žiackych záujmových krúžkoch. Ďalší materiál o biologických modeloch možno nájsť napr. v knihách [1], [2].

Uvedieme dva jednoduché modely vývoja populácií organizmov. Vieme napr., že mnohé druhy baktérií sa množia geometrickým radom, pokiaľ im v tom nebránia vonkajšie podmienky. Podobne možno v laboratóriu vytvoriť biologický model populácií organizmov vyššieho typu a potom ho opísať aj matematicky. Otázka je, do akej miery takýto biologický model vystihuje situáciu vo voľnej prírode. Odpoveď na túto otázku možno získať skúmaním matematického modelu; ide o to, či sú dosiahnuté stavy populácií ustálené (stabilné). Dôležité je vedieť, či aj malá zmena životných podmienok môže zapríčiniť podstatnú zmenu vo vývoji populácie. Treba skúmať stabilitu dosiahnutých rovnovážnych stavov.

1. Vývoj jednej populácie

Model vývoja jedného druhu organizmu je najjednoduchší. Nech k je prirodzené číslo. Označme x_k hustotu k-tej generácie populácie. Je to počet jedincov daného biologického druhu na plošnej, resp. objemovej jednotke. Do x_k však zaraďujeme len členov k-tej generácie, starších jedincov sem nepočítame. (Robíme to kvôli prehľadnosti; v prípade, že x_k znamená hustotu všetkých žijúcich členov populácie až po k-tú generáciu, môžeme robiť podobné úvahy ako v ďalšom texte.)

Hustotu $(k+1)$-ej generácie možno všeobecne vyjadriť vzťahom

$$x_{k+1} = r(x_k)x_k = f(x_k) \tag{1}$$

Funkcia $r(x)$, nazvime ju reprodukčným činiteľom, je zrejme nezáporná. Ak daná populácia nevymiera, je $r(x) \geqq 1$ aspoň pre nejaké $x > 0$. Tie body x, v ktorých $r(x) = 1$, sú pevné body funkcie f, t.j. $f(x) = x$. Pevné body funkcie f znamenajú z biologického hľadiska rovnovážne stavy populácií. Z hľadiska ďalšieho vývoja je dôležité vedieť, či je dosiahnutý rovnovážny stav danej populácie stabilný, či sa môže udržať dlhší čas aj za nie veľmi zmenených podmienok.

Zavedieme pojem stability pevného bodu funkcie f z rovnice (1). Najprv však musíme situáciu bližšie opísať z matematického hľadiska.

Nech R je množina všetkých reálnych čísel, $J \subset R$ je interval a $f: J \to J$ je spojitá funkcia. Nech $x_1 \in J$. Definujme číselnú postupnosť $\{x_k\}_{k=1}^{\infty}$ takto

$$x_{k+1} = f(x_k); \quad k = 1, 2, 3, \ldots$$

Ak táto postupnosť konverguje, t.j. ak $x_k \to \bar{x} \in J$ pre $k \to \infty$, tak zo spojitosti funkcie f vyplýva, že

$$\bar{x} = f(\bar{x}) \tag{2}$$

Takže $\bar{x}$ je riešenie rovnice $f(x) = x$ alebo *pevný bod* zobrazenia f.

Definícia 1. Pevný bod $\bar{x}$ funkcie f je *stabilný*, ak existuje také jeho okolie $U = \{x;\ |x - \bar{x}| < \delta\}$, že každá postupnosť $\{x_k\}_{k=1}^{\infty} = \{x_1, f(x_1), f(f(x_1)), \ldots\}$, ktorá sa začína v U (t.j. $x_1 \in U$), konverguje k $\bar{x}$.

Pevný bod $\bar{x}$ funkcie f je *nestabilný*, ak existuje také okolie U bodu $\bar{x}$, že každá postupnosť $x_1, x_2, x_3, \ldots$, ktorá sa začína v U ($x_1 \in U$), vyjde z U.

Na *obr. 1* je bod *a* stabilný a bod *b* nestabilný pevný bod funkcie f. Sformulujme postačujúcu podmienku stability pevného bodu.

Veta 1. Ak je f spojite diferencovateľná funkcia a ak v pevnom bode $\bar{x}$ platí $|f'(\bar{x})| < 1$, tak $\bar{x}$ je stabilný pevný bod funkcie f.

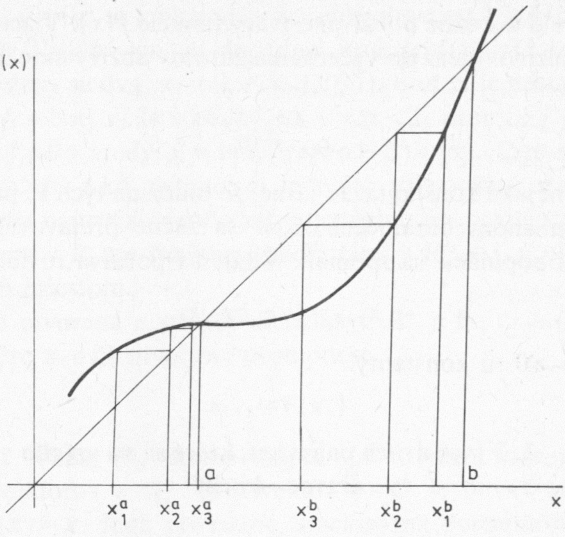
Dôkaz. Pretože f' je spojitá funkcia, je $|f'(x)| < 1$ v nejakom okolí bodu $\bar{x}$. Možno nájsť také čísla $K < 1$ a $\delta > 0$, aby $|f'(x)| < K$ pre všetky $x \in U = \{x;\ |x - \bar{x}| < \delta\}$.

Pre $x_1 \in U$ podľa Lagrangeovej vety platí:

$$x_2 - \bar{x} = f(x_1) - f(\bar{x}) = f'(\xi)(x_1 - \bar{x})$$

kde $\xi \in U$, takže $|x_2 - \bar{x}| \leqq K|x_1 - \bar{x}|$. Analogicky

$$|x_3 - \bar{x}| \leqq K|x_2 - \bar{x}| \leqq K^2|x_1 - \bar{x}|$$



Obr. 1

a všeobecne $|x_k - \bar{x}| \leqq K^{k-1}|x_1 - \bar{x}|$. Pretože $0 \leqq K < 1$, je $\lim |x_k - \bar{x}| = 0$ pre $k \to \infty$.

Poznámka. Ak $|f'(\bar{x})| > 1$, je $\bar{x}$ nestabilný pevný bod funkcie f. Podobne ako v dôkaze vety 1 dostaneme:

$$|x_k - \bar{x}| \geqq K^{k-1}|x_1 - \bar{x}| \quad \text{a} \quad \lim |x_k - \bar{x}| = \infty \quad \text{pre} \quad k \to \infty$$

Vráťme sa k rovnici (1). Reprodukčný činiteľ $r(x)$, definovaný pre $x \geqq 0$, by mal byť, vzhľadom na svoj reálny zmysel, malý pre $x \to 0$ a pre $x \to \infty$. Uveďme ako príklad funkciu

$$r(x) = \begin{cases} \dfrac{(120-x)x}{500} & \text{ak} \quad 0 \leqq x \leqslant 100 \\[2ex] \dfrac{100}{x-75} & \text{ak} \quad 100 \leqq x < \infty \end{cases}$$

Ak $f(x) = x\,r(x)$, tak populácia má (okrem bodu $x = 0$) jeden stabilný a jeden nestabilný rovnovážny stav. Čitateľ sa o tom ľahko presvedčí sám.

Uveďme ešte dva bežne používané tvary funkcie $r(x)$. Viaceré populácie nižších organizmov sa až do vyčerpania zdrojov obživy množia geometricky, t. j.

$$x_{k+1} = r x_k \tag{4}$$

kde $r \geqq 1$ je nejaká konštanta. Je jasné, že množina tých k, pre ktoré platí vzťah (4), je zhora ohraničená. Keď sa začne prejavovať nedostatok potravy, rast populácie sa spomalí. Vtedy sa používa rovnica

$$x_{k+1} = (a - bx_k)x_k \tag{5}$$

kde $a > 1$, $b > 0$ sú konštanty.

2. Vývoj dvoch populácií, ktoré sú vo vzťahu dravec—korisť

Ako sa budú vyvíjať populácie dvoch druhov organizmov, ak jeden druh je potravou pre ten druhý? Označme hustotu k-tej generácie obetí x_k a k-tej generácie dravcov y_k. Nech sa obete rozmnožujú podľa vzťahu

$$x_{k+1} = a x_k - b x_k^2; \quad a > 1, \ b > 0 \tag{6}$$

Nech je počet potomkov populácie dravcov úmerný počtu rodičov a počtu obetí

$$y_{k+1} = \mathrm{d} x_k y_k; \quad \mathrm{d} > 0$$

Pritom $c x_k y_k$ obetí sa skutočne stane korisťou dravcov, takže

$$x_{k+1} = a x_k - b x_k^2 - c x_k y_k; \quad c > 0$$

Zaveďme nové označenie konštánt — v ďalšom oceníme jeho výhody

$$\begin{aligned} x_{k+1} &= (1+\alpha)x_k - \beta\delta x_k^2 - \gamma\delta x_k y_k \\ y_{k+1} &= \delta x_k y_k \end{aligned} \tag{7}$$

kde $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ sú kladné čísla. Nájdime rovnovážne stavy oboch populácií. Riešme rovnice

$$\begin{aligned} x &= (1+\alpha)x - \beta\delta x^2 - \gamma\delta xy \\ y &= \delta xy \end{aligned}$$

1. možnosť: $y=0$; to znamená, že niet dravcov. Stabilita systému v prípade $y=0$ závisí len od derivácie funkcie $f(x)=(1+\alpha)x-\beta\delta x^2$. Rovnovážne stavy sú dva: $x_1=0$, $x_2=\alpha/(\beta\delta)$. Bod x_1 je nestabilný pevný bod funkcie f a bod x_2 je stabilný, ak $0<\alpha<2$, pretože $f'(x_2)=1-\alpha$.
2. možnosť: $y\neq 0$; vtedy $x=1/\delta$, $y=(\alpha-\beta)/(\gamma\delta)$. Pritom musí byť $\alpha>\beta$, lebo $y>0$. Ako zistíme, či je tento rovnovážny stav populácií stabilný? Treba najprv zovšeobecniť pojem stability pevného bodu funkcie s hodnotami v R pre funkcie s hodnotami v R^n, t.j. v n-rozmernom euklidovskom priestore.

Nech G je otvorená a súvislá množina v R^n a $\mathbf{F}$: $G\to G$ je spojité zobrazenie. Pre $\boldsymbol{x}_1\in G$ utvoríme postupnosť

$$\boldsymbol{x}_{k+1}=\mathbf{F}(\boldsymbol{x}_k) \tag{8}$$

vektorov z G. Vzťah (8) možno chápať ako rovnicu, ktorej riešenia sú postupnosti vektorov z G. Nech vektor $\bar{\boldsymbol{x}}\in G$ je pevný bod zobrazenia $\mathbf{F}$, t.j. $\mathbf{F}(\bar{\boldsymbol{x}})=\bar{\boldsymbol{x}}$. Inak povedané, stacionárna postupnosť $\boldsymbol{x}_k=\bar{\boldsymbol{x}}$ pre $k=1, 2, \ldots$ je riešením rovnice (8).

Definícia 2. Riešenie $\bar{x}$ rovnice (8), $\mathbf{F}(\bar{\boldsymbol{x}})=\bar{\boldsymbol{x}}$, je stabilné, ak ku každému $\varepsilon>0$ možno nájsť také $\delta>0$, že pre všetky riešenia $\{\boldsymbol{x}_k\}_{k=1}^{\infty}$ rovnice (8), pre ktoré je $\|\boldsymbol{x}_1-\bar{\boldsymbol{x}}\|<\delta$, platí $\|\boldsymbol{x}_k-\bar{\boldsymbol{x}}\|<\varepsilon$, $k=2, 3, \ldots$.

Poznámka. Norma $\|\boldsymbol{x}_k-\bar{\boldsymbol{x}}\|$ znamená vzdialenosť bodov $\boldsymbol{x}_k$ a $\bar{\boldsymbol{x}}$ v R^n, t.j.

$$\|\boldsymbol{x}_k-\bar{\boldsymbol{x}}\|=\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(x_{ki}-\bar{x}_i)^2}$$

Treba ešte zovšeobecniť vetu 1 — postačujúcu podmienku stability pevného bodu.

Pre lineárnu rovnicu

$$\boldsymbol{x}_{k+1}=\mathbf{A}\boldsymbol{x}_k+\boldsymbol{b}, \quad k=1, 2, \ldots \tag{9}$$

kde $\mathbf{A}$ je štvorcová matica typu $n\times n$, a $\boldsymbol{b}$ je vektor z R^n, platí táto veta:

Pevné body funkcie $\mathbf{F}(\boldsymbol{x})=\mathbf{A}\boldsymbol{x}+\boldsymbol{b}$ sú riešenia rovnice

$$(\mathbf{I}-\mathbf{A})\boldsymbol{x}=\boldsymbol{b} \tag{10}$$

kde $\mathbf{I}$ je jednotková matica typu $n\times n$. Postupnosť (9) konverguje k riešeniu sústavy (10) pre ľubovoľné $\boldsymbol{x}_1$ a $\boldsymbol{b}$ práve vtedy, keď sú všetky korene rovnice det $(\lambda\mathbf{I}-\mathbf{A})=0$, t. j. vlastné hodnoty matice $\mathbf{A}$, v absolútnej hodnote menšie ako 1. Dôkaz tejto vety vynecháme.

Vetu využijeme aj v nelineárnom prípade. Nelineárnu rovnicu (8) možno, ak predpokladáme diferencovateľnosť funkcie $\mathbf{F}$, upraviť takto: Položme $\mathbf{x}_k=\bar{\mathbf{x}}+\mathbf{z}_k$, takže zo vzťahu (8) dostaneme

$$\mathbf{x}_{k+1}=\bar{\mathbf{x}}+\mathbf{z}_{k+1}=\mathbf{F}(\bar{\mathbf{x}}+\mathbf{z}_k)=\mathbf{F}(\bar{\mathbf{x}})+\mathbf{F}(\bar{x})\mathbf{z}_k+o(\|\mathbf{z}_k\|)$$

(Funkciu $\mathbf{F}$ sme rozvinuli do Taylorovho radu v bode $\bar{\mathbf{x}}$.) Postupnosť $\{\mathbf{z}_k\}_{k=1}^{\infty}$ je teda riešením rovnice

$$\mathbf{z}_{k+1}=\mathbf{F}'(\bar{\mathbf{x}})\mathbf{z}_k+o(\|\mathbf{z}_k\|) \tag{11}$$

s pevným bodom $\bar{\mathbf{z}}=0$. Tento pevný bod je stabilný práve vtedy, keď je stabilný pevný bod $\bar{\mathbf{x}}$ rovnice (8). To znamená, že podmienka stability pevného bodu $\bar{\mathbf{z}}=0$ rovnice (11) je súčasne podmienkou stability riešenia $\bar{\mathbf{x}}$ rovnice (8).

Veta 2. Ak je funkcia $\mathbf{F}$ diferencovateľná v otvorenej súvislej množine $G\subset R^n$ a ak všetky vlastné hodnoty matice $\mathbf{F}'(\bar{\mathbf{x}})$ sú v absolútnej hodnote menšie ako 1, tak pevný bod $\bar{\mathbf{x}}\in G$ funkcie $\mathbf{F}$ je stabilný.

Teraz už môžeme skúmať stabilitu rovnovážneho stavu $\bar{x}=1/\delta$, $\bar{y}=$ $=(\alpha-\beta)/\gamma\delta$ sústavy rovníc (7). Súradnice pevného bodu sme vypočítali z rovníc

$$\begin{aligned} x&=(1+\alpha)x-\beta\delta x^2-\gamma\delta xy=f_1(x,y)\\ y&=\delta xy=f_2(x,y)\end{aligned}$$

Utvorme maticu

$$\mathbf{F}'(x,y)=\begin{pmatrix}\dfrac{\partial f_1(x,y)}{\partial x} & \dfrac{\partial f_1(x,y)}{\partial y}\\[2ex] \dfrac{\partial f_2(x,y)}{\partial x} & \dfrac{\partial f_2(x,y)}{\partial y}\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}1+\alpha-2\beta\delta x & -\gamma\delta x\\ \delta y & \delta x\end{pmatrix}$$

Dosaďme sem súradnice pevného bodu

$$\mathbf{F}'(\bar{x},\bar{y})=\begin{pmatrix}1-\beta & -\gamma\\ \dfrac{\alpha-\beta}{\gamma} & 1\end{pmatrix}$$

a hľadajme vlastné hodnoty tejto matice

$$\begin{vmatrix} \lambda - 1 + \beta & \gamma \\ \dfrac{\beta - \alpha}{\gamma} & \lambda - 1 \end{vmatrix} = 0$$

Ak vypočítame determinant na ľavej strane a rozriešime kvadratickú rovnicu, dostaneme:

$$\lambda_{1,2} = 1 - \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{\beta^2 + 4\beta - 4\alpha}$$

Treba ešte zistiť, pre aké hodnoty α, β je zaručená stabilita pevného bodu $(\bar{x}, \bar{y})$. Ak má byť $|\lambda_1| < 1$, $|\lambda_2| < 1$, musí platiť $\beta < 4$, $\alpha > 3\beta - 4$, $\alpha > \beta$ alebo $\alpha < 2\beta$ podľa toho, či sú čísla λ_1, λ_2 reálne alebo komplexne združené.

Literatúra

1. Hadeler, K., P.: Mathematik für Biologen. Springer Verlag, Berlin 1974.
2. Smith, J., M.: Models in ecology. Cambridge 1974 (ruský preklad: Modeli v ekologii. Mir, Moskva 1976).
3. Medveď, M.: Úvahy o netradičných aplikáciách matematiky. Matematické obzory, 9, 1976, s. 61 až 69.