

# Elementární modely v matematické biologii

Dalibor Pražák, KMA MFF UK

## Abstrakt

Cílem tohoto textu je odvození některých jednoduchých ODR modelů s aplikacemi (nejen) v biologii. Všimneme si jak matematických vlastností rovnic, tak jejich shody s reálnými daty a v neposlední řadě i abstraktnějších teoretických důsledků.

## 1. ZÁKLADNÍ RŮSTOVÝ MODEL

Předpokládejme, že velikost populace je vyjádřena neznámou funkcí  $x = x(t)$  časové proměnné  $t$ . Nejjednodušší růstový model předpokládá, že za jednotku času přibude na jednotku populace  $r$ -nových jedinců, tj. matematicky zapsáno

$$x(t+1) = x(t) + rx(t) = (1+r)x(t)$$

Budeme dále předpokládat, že reprodukce se neděje takto ve skocích, nýbrž je v čase rozložena spojitě. To lze jednoduše modelovat tak, že během krátkého okamžiku  $dt$  se reprodukuje jen  $dt$ -procent jedinců, zatímco zbylých  $1 - dt$  se nemění, tedy

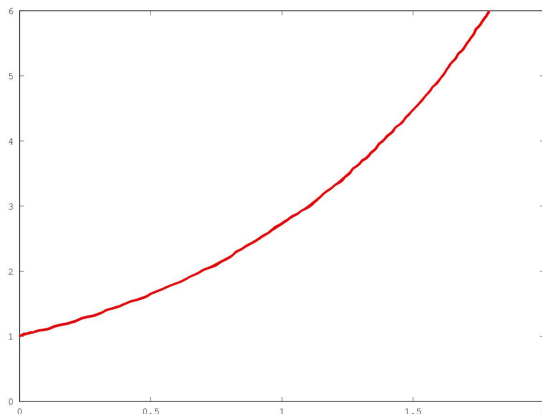
$$x(t+dt) = (1-dt)x(t) + dt(1+r)x(t)$$

Odsud snadno vyjádříme

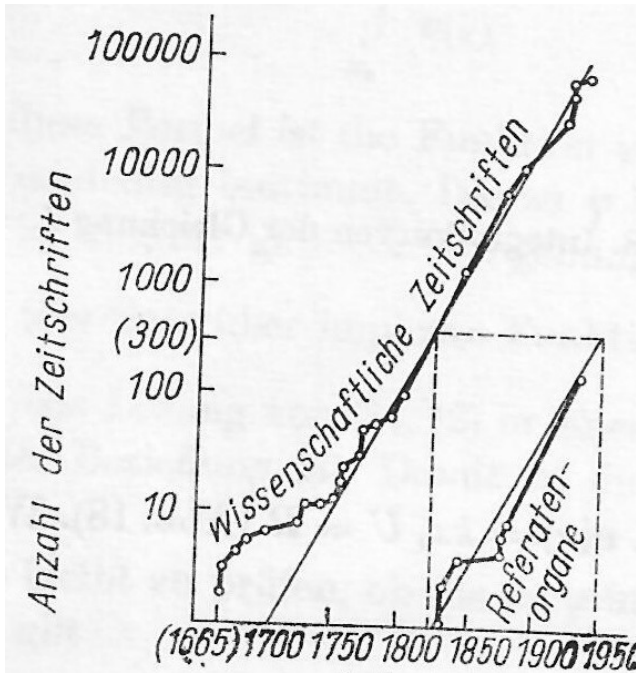
$$\frac{x(t+dt) - x(t)}{dt} = rx(t)$$

Nyní si představíme, že  $dt$  je *nekonečně malé*. Podíl na levé straně je pak okamžitá změna velikosti, neboli derivace funkce  $x(t)$ . Dostáváme základní růstový model v diferenciálním tvaru, neboli ve tvaru diferenciální rovnice

$$x'(t) = rx(t) \tag{1}$$



Obrázek 1: Řešením rovnice (1), jak známo, je exponenciální funkce  $x(t) = x_0 \exp(rt)$ , kde  $x(0) = x_0$  je hodnota populace v čase  $t = 0$ , neboli *počáteční podmínka*. Ukazuje se, že pro malé hodnoty  $x(t)$ , přesněji řečeno po dobu, kdy růst není omezován nedostatkem zdrojů a následným bojem o ně, se mnoho (nejen biologických) veličin zvětšuje právě exponenciální rychlostí.



Obrázek 2: Téměř dokonale *lineární* růst počtu vědeckých časopisů na úsvitu novověku – ovšem vzhledem k *logaritmické* ose! Jde tedy opět o příklad exponenciálního růstu v situaci, která není zatím omezena vnějšími podmínkami.

Malá obměna předchozí úvahy ukazuje, že podobná rovnice může naopak modelovat přirozený pokles (vymírání) populace v čase. Předpokládejme, že  $h \in (0, 1)$  je procento úbytku za jednotku času, tedy

$$x(t+1) = x(t) - hx(t) = (1-h)x(t)$$

V případě spojitého času předpokládáme, že úbytek zasáhne pouze  $dt$ -procent populace, tedy

$$x(t+dt) = (1-dt)x(t) + dt(1-h)x(t)$$

a odsud vyjádříme podobně jako výše pro  $dt$  nekonečně malé

$$\frac{x(t+dt) - x(t)}{dt} = -hx(t) \quad (2)$$

$$x'(t) = -hx(t) \quad (3)$$

Pokusme se vyjádřit střední (průměrnou) dobu života jedince  $P$ , řídí-li se celková populace právě odvozenou funkcí  $x(t) = \exp(-ht)$ . Pomůžeme si následující infinitezimální úvahou: v čase mezi  $t$  a  $t+dt$  uhynie poměrná část populace  $e^{-ht} - e^{-h(t+dt)}$ , tedy k počítanému průměru je nutno přidat člen

$$(e^{-ht} - e^{-h(t+dt)}) \cdot t = -d(e^{-ht}) \cdot t$$

Tuto veličinu musíme vysčítat přes všechny nekonečně malé intervaly  $(t, t+dt)$  od nuly do nekonečna, což se tradičně značí symbolem  $\int$ . Dostaneme

$$P = \int_0^{\infty} -d(e^{-ht}) \cdot t$$

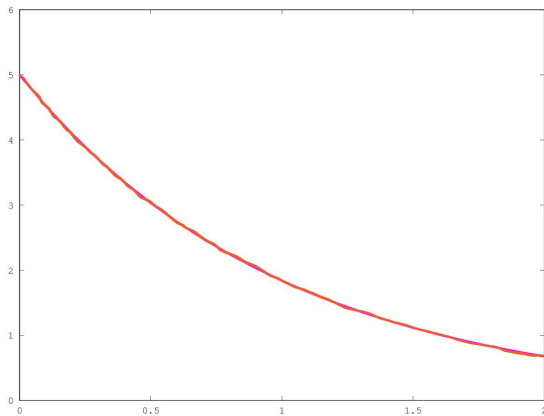
Nyní využijeme formuli pro integraci per-partes, podle níž

$$\int_0^{\infty} df \cdot g + \int_0^{\infty} f \cdot dg = (f \cdot g)(\infty) - (f \cdot g)(0)$$

V našem případě volíme  $f = e^{-ht}$  a  $g = t$ ; protože součin těchto funkcí se jak pro  $t = 0$ , tak pro  $t = \infty$  anulují, dostáváme

$$\int_0^{\infty} -d(e^{-ht}) \cdot t = \int_0^{\infty} e^{-ht} \cdot dt = \frac{1}{h}$$

Tedy střední doba života  $P$  je *nepřímo úměrná* jednotkové rychlosti úhynu  $h$ .



Obrázek 3: Řešením rovnice

$$x'(t) = -hx(t)$$

je opět exponenciála, ovšem klesající, tedy  $x(t) = x_0 \exp(-ht)$ , a opět jde o chování pozorovatelné v mnoha situacích náhodného ubývání (mj. též radioaktivního rozpadu).

## 2. VERHULSTŮV (TÉŽ LOGISTICKÝ) MODEL

V předchozí sekci jsme odvodili základní růstový model

$$x'(t) = ax(t) \quad (4)$$

kde  $x = x(t)$  je neznámá velikost populace v čase a konstanta  $a$  je buď kladná (růst) nebo záporná (pokles). Hranickým případem je  $a = 0$ , kdy  $x'(t) = 0$ , a tedy velikost populace se nemění (stacionární stav).

Možná zobecnění tohoto modelu dostaneme tak, že  $a$  již nebude konstantní, nýbrž bude záviset na dalších veličinách. Jedním z nejjednodušších případů je model, v němž míru růst lineárně klesá s velikostí populace:

$$a = r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) \quad (5)$$

Hodnotu  $K$  můžeme chápat jako přirozenou kapacitu prostředí, tj. hodnotu, pro níž další růst není možný v důsledku vzájemné konkurence. Dostáváme tzv. logistickou rovnici (zvanou též někdy Verhulstův model)

$$x'(t) = r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) x(t) \quad (6)$$

Jak se tato rovnice chová? Vidíme, že pro  $x(t) < K$  je  $a > 0$ , tedy populace roste, naopak pro  $x(t) > K$  je  $a < 0$ , tedy pokles. Hodnota  $x(t) = K$  implikuje  $a = 0$ : stacionární bod. Rovnice tedy přirozeně stabilizuje  $x(t)$  k hodnotě  $K$ , kterou jsme nazvali kapacitou prostředí.

Zkusme rovnici analyzovat podrobněji: roznásobíme

$$x'(t) = rx(t) - \frac{r}{K}x^2(t) \quad (7)$$

Pro  $x(t) > 0$  velmi malé můžeme člen  $x^2(t)$  zanedbat, a máme tedy rovnici (1) s exponenciálním růstem. Rychlý růst  $x(t)$  ovšem znamená, že člen  $x^2(t)$  přestává být zanedbatelný, vidíme, že  $x(t)$  roste, ale koeficient růstu  $a$  se zmenšuje, viz rovnice (5).

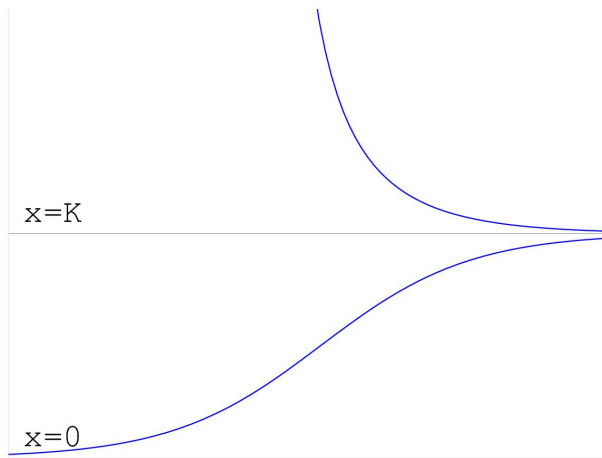
Rychlost „růstu růstu“ můžeme vyšetřit přesněji pomocí další derivace:

$$x''(t) = (x'(t))' = rx'(t) - \frac{r}{K}2x(t)x'(t) \quad (8)$$

$$= r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) x(t) - \frac{r}{K}2x(t) \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) x(t) \quad (9)$$

$$= r^2x(t) \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) \left( 1 - \frac{2x(t)}{K} \right) \quad (10)$$

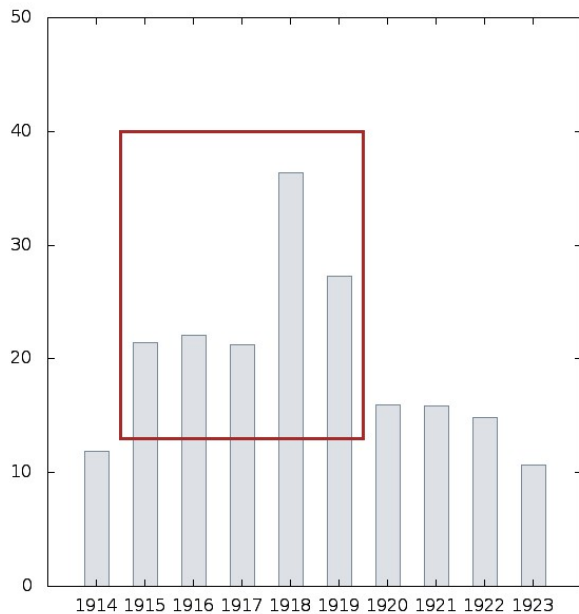
Odsud snadno plyne: pokud  $x(t)$  je mezi 0 a  $K$ , je  $x''(t) > 0$  pokud  $0 < x(t) < K/2$ , tj. funkce  $x(t)$  je konvexní – růst se zrychluje. Naopak  $x''(t) < 0$  pro  $K/2 < x(t) < K$ , tedy růst se zpomaluje



Obrázek 4: Řešení logistického modelu (6) s omezením kapacity  $K$  mají pro  $0 < x(t) < K$  typický  $S$ -tvar; růst se nejprve zrychluje, je maximální pro  $x(t) = K/2$ , poté opět klesá.

– funkce je konkávní. Při hodnotě  $x(t) = K/2$  je  $x''(t) = 0$ , inflexní bod. Rychlost růstu je tedy maximální přesně v okamžiku, kdy je dosažena polovina celkové kapacity prostředí  $K/2$ .

V režimu  $x(t) > K$  je naopak stále  $x''(t) > 0$ , tedy  $x(t)$  je konvexní.



Obrázek 5: Relativní nárůst podílu dravých ryb ve Středozemním moři v důsledku snížení rybolovu v letech 1914-1918. Svislá stupnice je v procentech.

### 3. VOLTERRŮV PRINCIP

Počátkem 20. let minulého století pozoroval italský biolog Umberto D’Ancona zajímavý jev: ze záznamů rybářských lodí vyplývá, že v letech 1915-1919 znatelně narostl podíl dravých ryb ve Středozemním moři. D’Ancona věděl, že v letech 1914-1918 se v důsledku války výrazně snížil objem rybolovu, a šlo by tedy chápat, že se zvýší množství ryb v moři *absolutně*. Proč však roste *relativní* zastoupení určitých druhů?

D’Ancona správně vytušil, že řešení spočívá v pochopení dynamiky vztahu dravce a kořisti, a požádal o radu matematika Vita Volterra.

Ten uvažoval zhruba následovně: rozdělme rybí populaci na dvě skupiny: dravé ryby  $y(t)$  a jejich kořist  $x(t)$ . Základní růstový model vede na systém

$$x'(t) = ax(t) \quad (11)$$

$$y'(t) = by(t) \quad (12)$$

Jak máme stanovit koeficienty růstu  $a$  a  $b$ ? Volterra navrhl velmi jednoduchý model:

$$a = r - ky(t) \quad (13)$$

$$b = -h + px(t) \quad (14)$$

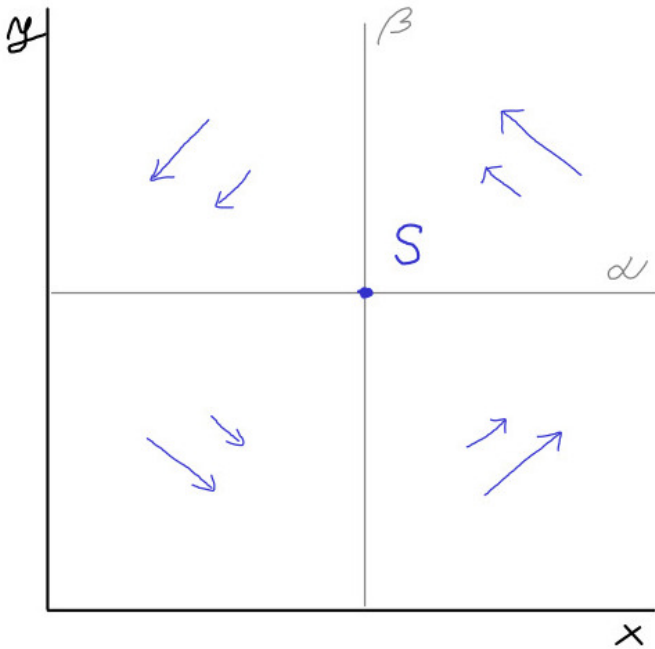
Názorně: kořist má přirozenou míru růstu  $r > 0$ , která je však korigována tím, že se stává úlovkem dravců úměrně jejich počtu: člen  $-ky(t)$ . Naproti tomu dravci sami o sobě hynou rychlostí  $-h$ , ledaže jsou schopni obstarat si potravu lovem, což je úměrné velikosti populace kořisti: člen  $px(t)$ .

Celkově tedy dostáváme následující systém rovnic (obvykle zvaný Lotka-Volterrův model)

$$\begin{aligned} x'(t) &= (r - ky(t))x(t) \\ y'(t) &= (-h + px(t))y(t) \end{aligned} \quad (15)$$

Pokusme se nyní tento model matematicky analyzovat. Omezíme se na první kvadrant  $x > 0$ ,  $y > 0$ . Prvním úkolem je nalézt *podmínky stacionarity*, tj. podmínky, za nichž nastává  $x'(t) = 0$  resp.  $y'(t) = 0$ . To je zřejmě právě tehdy, když se anulují závorky na pravé straně soustavy (15), neboli

$$\begin{aligned} \alpha : \quad & y = \frac{r}{k} \\ \beta : \quad & x = \frac{h}{p} \end{aligned} \quad (16)$$



Obrázek 6: Řešení Lotka-Volterrova systému v prvním kvadrantu. Šipky naznačují směr pohybu řešení, šedé čáry jsou podmínky stacionarity, jejich průnikem je pak stacionární bod.

Jejich průnikem je pak *stacionární bod*  $(\bar{x}, \bar{y}) = (h/p, r/k)$ . Dále není těžké si rozmyslet znaménka  $x'(t)$  a  $y'(t)$ :

$$x(t) < \bar{x} \implies y'(t) < 0 \dots y(t) \text{ roste} \quad (17)$$

$$x(t) > \bar{x} \implies y'(t) > 0 \dots y(t) \text{ klesá} \quad (18)$$

$$y(t) < \bar{y} \implies x'(t) < 0 \dots x(t) \text{ klesá} \quad (19)$$

$$y(t) > \bar{y} \implies x'(t) > 0 \dots x(t) \text{ roste} \quad (20)$$

Lokální charakter dynamiky v prvním kvadrantu tedy vypadá cca jako na obrázku 6. V tomto případě však lze získat jednoduše i globální informaci: řešení se spojí do uzavřených křivek, tedy vznikají periodická řešení. Vskutku – dělíme-li druhou rovnici první, máme

$$\frac{y'(t)}{x'(t)} = \frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}} = \frac{dy}{dx} = \frac{y(px - h)}{x(r - ky)}$$

Poslední rovnici pak upravíme a integrujeme

$$(r/y - k) dy + (h/x - p) dx = 0 \quad (21)$$

$$r \ln y - ky + h \ln x - px = c \quad (22)$$

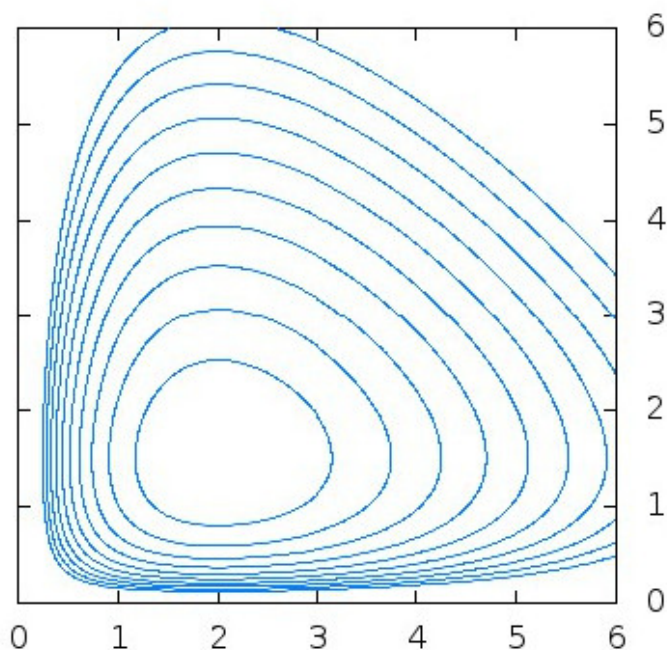
Všimněme si ještě jedné věci: nechť například  $y = y(t)$  je takovéto periodické řešení druhé rovnice, nechť  $T > 0$  je čas periody. Potom máme

$$\frac{dy}{y} = (px - h) dt \quad (23)$$

Integrujme (23) podél času periody. Na levé straně je ovšem  $dy/y = d \ln y$ , čehož integrál dává  $\ln y(T) - \ln y(0) = 0$ . Na pravé straně dostaneme

$$p \int_0^T x(t) dt - Th$$

Vidíme, že průměrná hodnota populace  $x(t)$  v čase periody, neboli  $\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$ , je rovna  $h/p$ , tedy stacionární hodnotě  $\bar{x}$ . Analogicky bychom dostali, že průměrná hodnota  $y(t)$  je rovna  $\bar{y}$ .



Obrázek 7: Řešení zůstávají konstantní podél vrstevnic funkce  $V(x, y) = r \ln y - ky + h \ln x - px$ ; musí to být tedy uzavřené křivky – řešení jsou periodická.

Shrňme: systém má sice obecně různá periodická řešení s obecně různými periodami, ale průměrná velikost populace zůstává vzdor kolísání stále stejná, a to přesně taková, jaká je ve stacionárním bodě.

Vraťme se však k původnímu D’Anconovu problému. Představme si, do systému zasáhneme zvenčí způsobem, který celkově zhorší životní podmínky obou populací. Tedy speciálně růst kořisti  $r$  se zmenší, zatímco míra úhonu dravců  $h$  se zvětší. Ovšem ze vztahů (16) ihned vidíme, že  $\bar{x}$  poroste, zatímco  $\bar{y}$  klesá. Z předchozí úvahy plyne, že i průměrná velikost populace kořisti bude větší, naproti tomu střední počet dravců se sníží. A pochopitelně naopak: zlepšení životních podmínek v moři (tj. například omezení rybolovu) prospěje dravcům, zatímco populaci kořisti může paradoxně zmenšit.

Lotka-Volterrův model je ve skutečnosti příliš jednoduchý; reálné hodnoty dat popisovat nemůže. Vystihuje vlastně jen základní skutečnost negativní zpětné vazby mezi dravcem a kořistí. Přesto však zachycuje jev, který pozoroval d’Ancona a který nazveme *Volterrovým principem*:

V systémech s negativní zpětnou vazbou (typu „dravec-kořist“) vede **zhoršení prostředí** k relativnímu **poklesu počtu dravců** a k relativnímu **nárůstu počtu kořisti**.

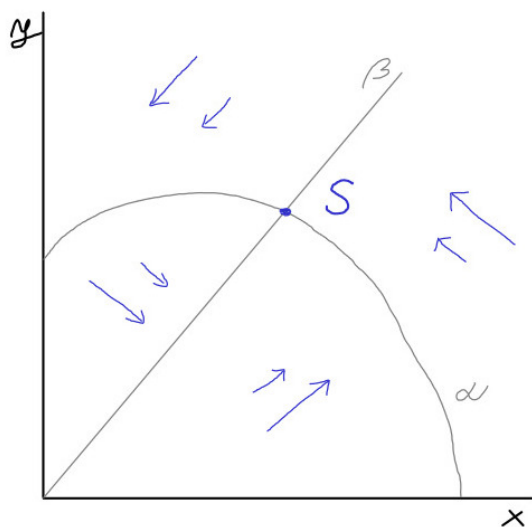
#### 4. HOLLING-TANNERŮV MODEL

Již jsme říkali, že Lotka-Volterrův model je příliš jednoduchý. Problém spočívá v členech zpětné vazby  $-kx(t)y(t)$  a  $px(t)y(t)$  v rovnicích (15)<sub>1</sub> resp. (15)<sub>2</sub>, a to v tom, že tyto členy rostou kvadraticky s velikostí populací, což jistě není reálné.

Ve druhé půli 20. století se v pracích C.S. Hollinga a J.T. Tannera objevuje výrazně komplikovanější model

$$x'(t) = \left( r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) - \frac{my(t)}{A + x(t)} \right) \cdot x(t) \quad (24)$$

$$y'(t) = s \left( 1 - \frac{Py(t)}{x(t)} \right) y(t) \quad (25)$$



Obrázek 8: Dynamika Holling-Tannerova modelu. Šipky naznačují směr pohybu řešení, šedé křivky opět vyznačují podmínky stacionarity.

Rovnice jsou však komplikované jenom na první pohled – ve skutečnosti se jedná opět o variace předchozích základních modelů. První člen na pravé straně (24) není nic jiného než starý známý logistický (Verhulstův) model růstu.

Druhý člen popisuje požívání kořisti dravcem, na rozdíl od Lotka-Volterrova modelu se zde dělí veličinou  $A + x(t)$ , která modeluje „nasyčení“ dravce.

Pro naše úvahy o Volterrově principu je však klíčová druhá rovnice (25), kterou můžeme přepsat jako

$$y'(t) = s \left( 1 - \frac{y(t)}{L} \right), \quad \text{kde } L = \frac{x(t)}{P}$$

Vidíme, že populace dravce  $y = y(t)$  se řídí vlastně logistickým modelem s přirozenou rychlostí růstu  $s$  a kapacitou prostředí  $L = x(t)/P$ . Konstantu  $P$  zde interpretujeme jako množství kořisti, která je nutná k uživení jednoho dravce, tedy celá populace  $x(t)$  užíví právě  $x(t)/P$  dravců a již víme, že rovnice bude mít tendenci stabilizovat  $y(t)$  právě k této hodnotě.

Podrobná analýza Holling-Tannerova modelu je obtížná. Nám však postačí všimnout si podmínek stacionarity a jejich závislosti na parametrech modelu. Rovnice  $x'(t) = 0$  a  $y'(t) = 0$  dávají

$$\alpha: \quad y = \frac{r}{m} \left( 1 - \frac{x}{K} \right) (A + x) \quad (26)$$

$$\beta: \quad y = \frac{x}{P} \quad (27)$$

Geometricky se jedná o parabolu obrácenou dolů a přímku se směrnicí  $1/P$ , viz obrázek. Platí zde Volterrův princip? Představme si, že dojde k celkovému zhoršení životního prostředí. To jistě znamená, že veličina  $P$  poroste - dravci budou potřebovat více kořisti, aby se uživili - ať už proto, že kořist bude méně výživná, nebo proto, že dravcům se bude hůře lovit. Tedy  $1/P$  poklesne, neboli podíl  $y/x$  se sníží, přesně jak očekáváme!

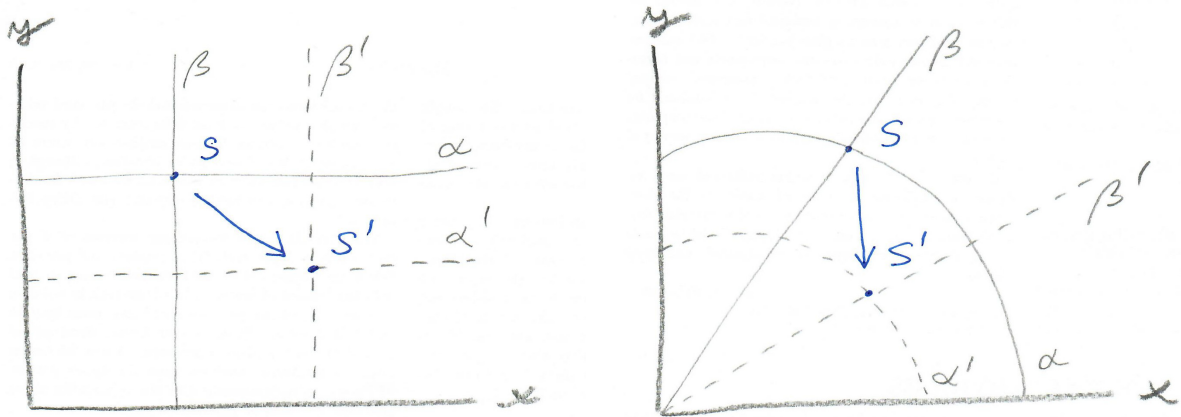
## 5. VOLTERRŮV PRINCIP – ZÁVĚREČNÁ ÚVAHA

Předložili jsme dva modely, jeden velmi jednoduchý (Lotka-Volterrův), druhý podstatně složitější a realističtější (Holling-Tannerův). Pro oba modely Volterrův princip platí: zhoršení celkového prostředí vede k relativnímu snížení počtu dravců a relativnímu zvýšení počtu kořisti.

Mohli bychom analyzovat rozličné další modely a zjišťovat, zda Volterrův princip platí či ne. Pokusme se ale nyní o něco jiného: o jakýsi obecnější či abstraktnější pohled, který se pokusí postihnout *společný rys* obou modelů, stojící za Volterrovým principem.



Připomeňme, že  $\alpha$ ,  $\beta$  značí podmínky stacionarity pro  $x(t)$ ,  $y(t)$ , tedy množiny bodů (zde křivky), pro něž nastává  $x'(t) = 0$  resp.  $y'(t) = 0$ . Tyto podmínky stacionarity se zhoršením prostředí posouvají do  $\alpha'$ ,  $\beta'$ . Stacionární bod  $S$  se posouvá do  $S'$ .



Co mají oba obrázky společného? Křivka  $\beta$  je strmější a zhoršením prostředí se odklání pryč od osy  $y$ . Naopak křivka  $\alpha$  je spíše vodorovná a při zhoršení prostředí se posouvá dolů. Stacionární bod coby průsečík křivek  $\alpha$ ,  $\beta$  se tedy posouvá vpravo dolů, což odpovídá poklesu podílu  $y/x$ .

Obecné pochopení Volterrova principu by znamenalo přesnější pochopení, proč platí fakta naznačená v předchozím odstavci, tj. například relativně větší strmost křivky  $\beta$  či naopak plochost křivky  $\alpha$ , a proč se tyto křivky při zhoršení prostředí posouvají naznačeným způsobem. To je jistě možné matematicky přesněji vyjádřit, přesahuje to však rámec našeho textu. Určitě by se však jednalo o zajímavé téma např. pro bakalářskou práci v oboru matematická analýza!