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

Budeme předpokládat, že velikost populace je vyjádřená 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 „velmi krátkého" okamžitku $\mathrm{d}t$ se reprodukuje jen $\mathrm{d}t$-procent jedinců, zatímco zbylých $1 - \mathrm{d}t$ se nemění, tedy

$$x(t+\mathrm{d}t) = (1-\mathrm{d}t)x(t) + \mathrm{d}t(1+r)x(t)$$

Odsud snadno vyjádříme

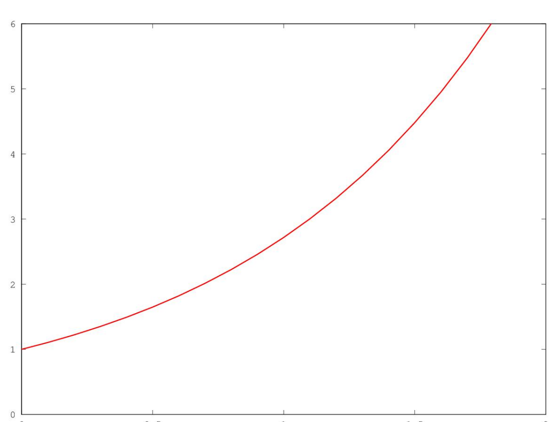
$$\frac{x(t+\mathrm{d}t) - x(t)}{\mathrm{d}t} = rx(t)$$

a pokud pošleme $\mathrm{d}t \to 0$, dostáváme základní růstový model v diferenciálním tvaru, neboli ve tvaru diferenciální rovnice

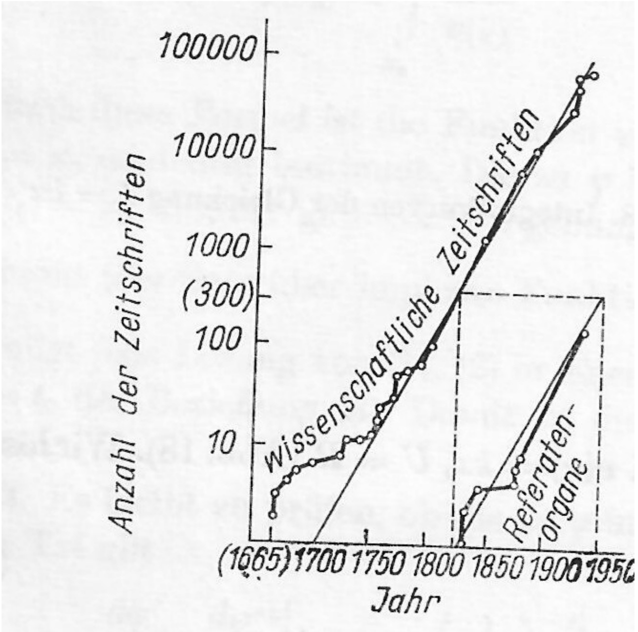
$$x'(t) = rx(t) \tag{1}$$

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

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



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: Obrázek vlevo ukazuje 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.

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

$$x(t + \mathrm{d}t) = (1 - \mathrm{d}t)x(t) + \mathrm{d}t(1 - h)x(t)$$

a odsud vyjádříme a limitíme $\mathrm{d}t \to 0$

$$\frac{x(t + \mathrm{d}t) - x(t)}{\mathrm{d}t} = -hx(t) \tag{2}$$

$$x'(t) = -hx(t) \tag{3}$$

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

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

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

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

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

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

2. Verhulstův (logistický) model

V předchozí sekci jsme odvodili základní růstový model

$$x'(t) = ax(t) \tag{4}$$

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

Obrázek 3: Řešení logistického modelu (**??**) 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.

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:

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

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)

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

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

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

Pro $x(t)$ 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 (**??**).

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

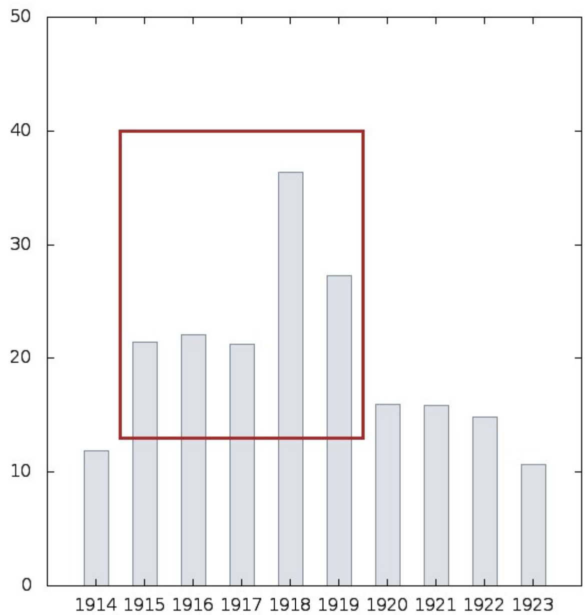
$$\begin{aligned} x''(t) &= \big(x'(t)\big)' = rx'(t) - \frac{r}{K}2x(t)x'(t) && (8)\\ &= r\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)x(t) - \frac{r}{K}2x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)x(t) && (9)\\ &= r^2x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)\left(1 - \frac{2x(t)}{K}\right) && (10) \end{aligned}$$

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 – 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.

3. Volterrův princip

Počátkem 20. let minulého století narazil italský biolog Umberto D'Ancona na zajímavý jev: ze záznamů rybářských lodí se vyplývá, že v letech 1915-1919 znatelně narostl podíl žraloků ve



Obrázek 4: Relativní nárust žraloků ve Středozemním moři v důsledku snížení rybolovu v letech 1914-1918. Svislá stupnice je v *procentech*.

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 určitého druhu?

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

$$x'(t) = ax(t) \tag{11}$$

$$y'(t) = by(t) \tag{12}$$

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

$$a = r - ky(t) \tag{13}$$

$$b = -h + px(t) \tag{14}$$

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)

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

Pokusme se nyní tento model matematicky analyzovat. Omezíme se na první kvadrant $x > 0$, $y > 0$. Zde existuje jediný stacionární bod, určený podmínkami $x'(t) = 0$ a $y'(t) = 0$ a to je $(x(t), y(t)) = (\overline{x}, \overline{y})$, kde

$$(\overline{x}, \overline{y}) = (h/p, r/k) \tag{16}$$

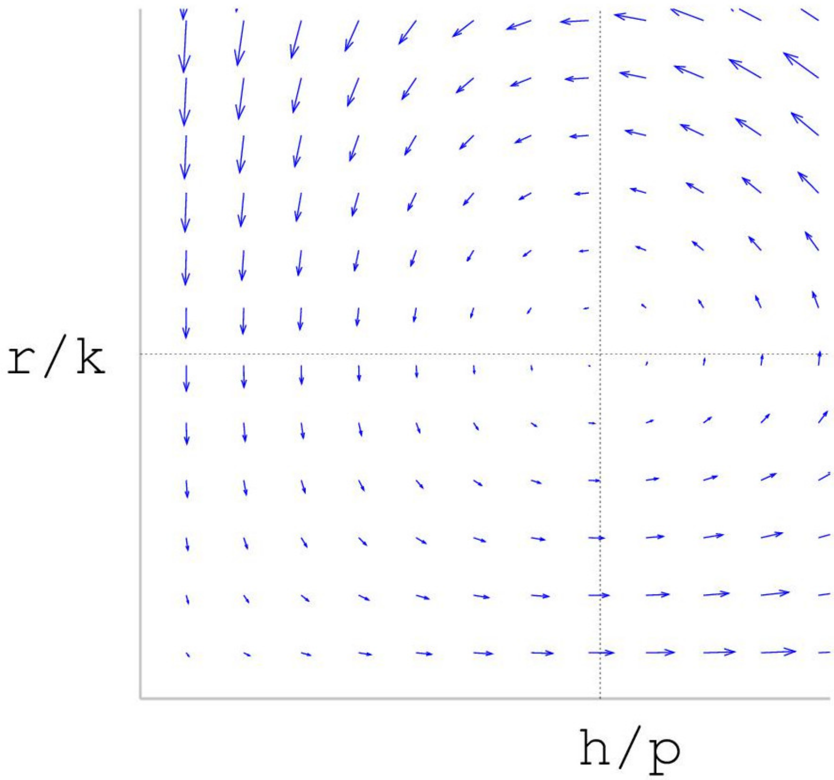
Dále není těžké si rozmyslet znaménka $x'(t)$ a $y'(t)$:

$$x(t) < \overline{x} \implies y'(t) < 0 \ldots y(t) \text{ roste} \tag{17}$$

$$x(t) > \overline{x} \implies y'(t) > 0 \ldots y(t) \text{ klesá} \tag{18}$$

$$y(t) < \overline{y} \implies x'(t) < 0 \ldots x(t) \text{ klesá} \tag{19}$$

$$y(t) > \overline{y} \implies x'(t) > 0 \ldots x(t) \text{ roste} \tag{20}$$



Obrázek 5: Řešení Lotka-Volterrova systému v prvním kvadrantu. Šipky naznačují směr pohybu řešení, tečkované čáry jsou podmínky stacionarity.

Lokální charakter dynamiky v prvním kvadrantu tedy vypadá cca jako na obrázku 5. 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

$$\big(r/y - k\big)\,dy + \big(h/x - p\big)\,dx = 0 \tag{21}$$

$$r \ln y - ky + h \ln x - px = c \tag{22}$$

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

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

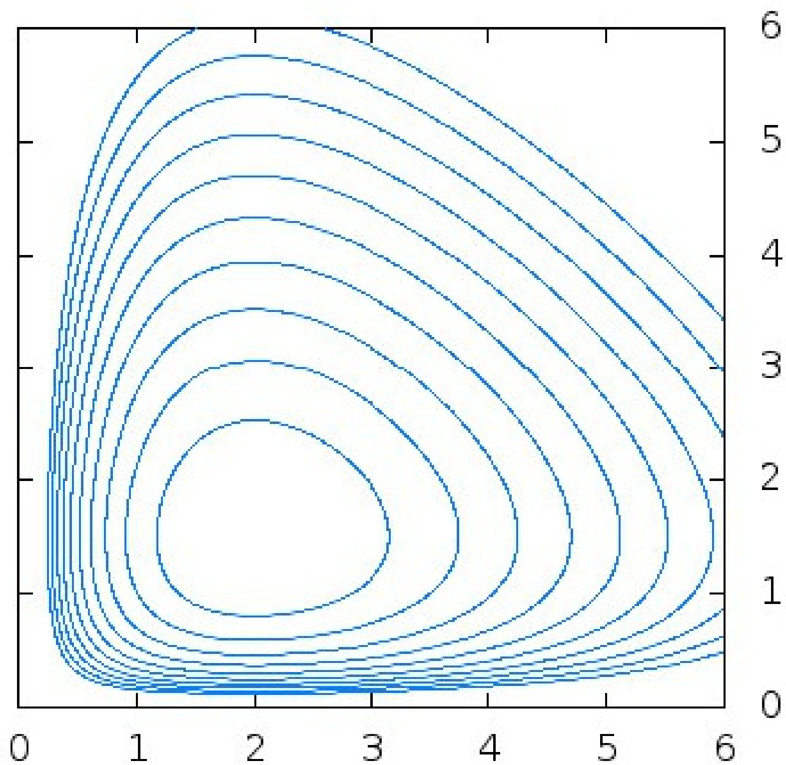
Integrujme (23) podél času periody. Na levé straně je ovšem $dy/y = d \ln y$, čehož integrál dává $\ln y(T) - \ln y(0) = 0$. Na pravé straně dostaneme

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

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 $\overline{x}$. Analogicky bychom dostali, že průměrná hodnota $y(t)$ je rovna $\overline{y}$.

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 počátečnímu problému. Představme si, do systému zasáhneme zvenčí způsobem, který celkově zhorší životní podmínky obou populací. Tedy speciálně růst kořisti r se zmenší,



Obrázek 6: 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.

zatímco míra úhonu dravců h se zvětší. Ovšem ze vztahů (16) ihned vidíme, že $\overline{x}$ poroste, zatímco $\overline{y}$ 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

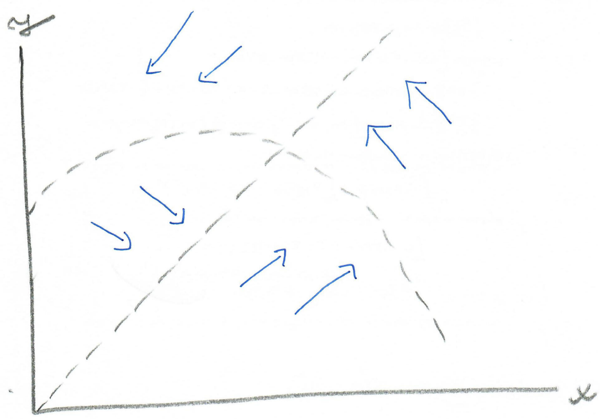
Již jsme říkali, že Lotka-Volterrův model je příliš jednoduchý. Problém spočívá v členech zpětné vazby $-kx(t)y(t)$ a $px(t)y(t)$ v rovnicích $(15)_1$ resp. $(15)_2$, a to v tom, že tyto členy rostou kvadraticky s velikostí populací, což jistě není reálné.

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

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

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

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.



Obrázek 7: Dynamika Holling-Tannerova modelu. Šipky naznačují směr pohybu řešení, tečkované čáry jsou podmínky stacionarity.

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

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

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

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 $x(t)$ uživí 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

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

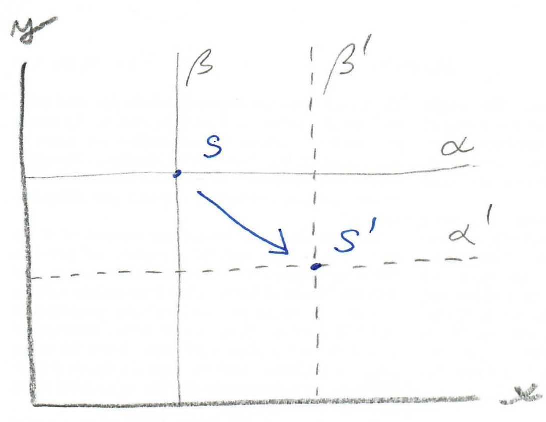
$$y = \frac{x}{P} \tag{27}$$

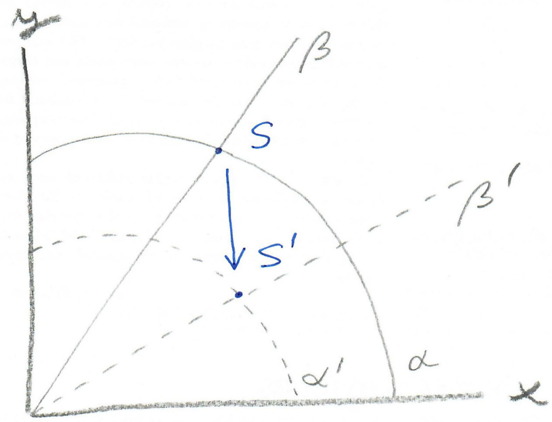
Geometricky se jedná o parabolu obrácenou dolů a přímku se směrnicí $1/P$, viz obrázek. Platí zde Volterrův princip? Představme si, že dojde k celkovému zhoršení životního prostředí. To jistě znamená, že veličina P poroste - dravci budou potřebovat více kořisti, aby se uživili - ať už proto, že kořist 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 relativními snížení počtu dravců a relativnímu zvýšení počtu kořisti.

Mohli bychom samozřejmě analyzovat mnohé další modely a zjišťovat, zda Volterra platí i zde. Pokusme se však o obecnější náhled, jakési pochopení, které vyjde z toho, že porovnáme oba modely ve zjednodušeném geometrickém náhledu. Označme jako α, β 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 α', β'. Stacionární body, tj. průsečíky α, β resp. α', β', značíme S a S'.





Co mají oba obrázky společného? Křivka β je strmější a zhoršením prostředí se odklání pryč od osy y. Naopak křivka α je spíše vodorovná a při zhoršení prostředí se posouvá dolů. Stacionární bod coby průsečík křivek α, β se tedy posouvá vpravo dolů, ve směru poklesu y/x.

Obecné pochopení Volterrova principu by znamenalo přesnější pochopení, proč platí fakta naznačená v předchozím odstavci, tj. například relativně větší strmost křivky β či naopak plochost křivky α, 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!

(verze 27. listopadu 2017)