

Rozhledy matematicko-fyzikální

Radek Erban

Matematická biologie: Populační modely, dynamika a chaos

Rozhledy matematicko-fyzikální, Vol. 95 (2020), No. 1, 1–10

Persistent URL: <http://dml.cz/dmlcz/148120>

Terms of use:

© Jednota českých matematiků a fyziků, 2020

Institute of Mathematics of the Czech Academy of Sciences provides access to digitized documents strictly for personal use. Each copy of any part of this document must contain these *Terms of use*.



This document has been digitized, optimized for electronic delivery and stamped with digital signature within the project *DML-CZ: The Czech Digital Mathematics Library* <http://dml.cz>

Matematická biologie: Populační modely, dynamika a chaos

Radek Erban, Mathematical Institute, University of Oxford

V časopisu s názvem Rozhledy matematicko-fyzikální by neměly chybět články o aplikacích matematiky. Už si zde zájemci mohli přečíst o lékařských testech [5], metodě Monte Carlo [3], statistice [4] a lineární optimalizaci [6]. Do této kategorie patří i tento článek o matematické biologii, který se souhlasem autora otiskujeme a který původně vyšel ve školním roce 2004/2005 jako 1. část seriálu 24. ročníku Matematického korespondenčního semináře [1].

1. Historie

Druhá polovina dvacátého století přinesla revoluci v našem poznání živých systémů, počínaje rozluštěním struktury DNA a lidským genomem konče. Vznikaly nové mezioborové vědecké disciplíny a v neposlední řadě došlo k postupnému pronikání matematiky do biologie a medicíny. V tomto článku si budeme povídat o tom, že biologie a matematika mohou najít společnou řeč, o oboru, který budeme nazývat matematická biologie.

Biologie je věda zabývající se studiem velice různorodých živých systémů. Abychom pochopili život, musíme znát strukturu a funkci jednotlivých molekul, které se vyskytují v tělech rostlin a živočichů. Na druhou stranu, biologové také zkoumají objekty mnohem větší – například jednotlivé buňky, orgány, organismy či v neposlední řadě celá společenstva organismů. Stručně řečeno, biolog může (na jedné straně) přejíždět stovky kilometrů při studiu populace medvědů na Aljašce, nebo se (na druhou stranu) pohybovat ve světě molekul, kde se typické vzdálenosti měří v nanometrech. K pochopení takto rozdílných světů je samozřejmě potřeba rozdílná matematika.

V následujícím textu se zaměříme na objekty velké – na chování celých populací organismů (např. bakterií, mravenců, medvědů, lidí) či skupin buněk (např. růst rakovinného nádoru).

Abychom mohli použít matematiku ke studiu živých objektů, musíme si nejprve ujasnit, s jakými problémy nám matematika může pomoci. Chceme-li studovat aljašské medvědy grizzly, otázek nás napadne

spousta. Čím se medvěd živí? Jak rychle běhá? Proč v zimě spí? Kolik je medvědů na Aljašce? atd. Najít odpověď na podobné otázky vyžaduje spoustu pozorování, experimentů a studia biologické literatury. To samozřejmě platí i pro další biologické systémy – chceme-li přispět matematikou k pochopení biologie, musíme se nejprve naučitologii! A i když se nakonec biologii naučíme, vystačíme mnohdy jen se slovní popisnou odpovědí. Například pozorováním zodpovíme naši poslední otázku větou, že na Aljašce žije přibližně 35 tisíc medvědů grizzly. Na druhou stranu, ptáme-li se, kolik bude medvědů na Aljašce za rok, za deset let nebo za sto let, pak s pouhým pozorováním nevystačíme a můžeme začít zapojovat své matematické myšlení. Podobné otázky o budoucnosti populace nemusíme klást jen pro populaci medvědů, ale pro jakoukoliv skupinu jedinců, zvířat či rostlin. Studujeme-li například rostoucí zhoubný nádor, zajímá nás, kolik buněk bude obsahovat v budoucnosti. Bojujeme-li s epidemií, zajímá nás vývoj počtu nakažených lidí. Pokusme se tedy zformulovat podobné otázky obecně matematicky.

Uvažujme, že charakteristická jednotka času pro naši populaci je jeden rok, a označme si počet jedinců dnes jako N_0 , počet jedinců za rok jako N_1 , počet jedinců za dva roky jako N_2 , obecně počet jedinců za t let jako N_t . Předpokládejme pro jednoduchost, že na základě pozorování víme, že velikost populace v roce $t + 1$ můžeme vypočítat z velikosti populace v roce t podle vzorečku

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (1)$$

kde f je nějaká známá funkce. Rovnice typu (1) matematici nazývají *diferenční rovnice*. Chování populace je jednoznačně dáno rovnicí (1) a hodnotou N_0 , kterou budeme nazývat *počáteční podmínka*.

Jako jednoduchý příklad rovnice (1) předpokládejme, že velikost populace v roce $t + 1$ je dvojnásobkem velikosti populace v roce t , pak (1) zní

$$N_{t+1} = 2N_t.$$

Budeme-li tedy v čase $t = 0$ mít sto jedinců (tzn. $N_0 = 100$), bude jich za rok $N_1 = 200$, za dva roky $N_2 = 400$, za tři roky $N_3 = 800$, za čtyři roky $N_4 = 1\,600$ atd. Obecně za t let bude populace obsahovat $N_t = 2^t \cdot 100$ jedinců, což si můžete sami dokázat matematickou indukcí. Jak vidíme z obecného vyjádření, roste počet jedinců s časem nade všechny meze. To ovšem v reálném problému nastat nemůže, neboť organismy mají

omezený zdroj potravy, omezený prostor, ve kterém žijí, apod. Realističtější je předpokládat, že s rostoucím počtem jedinců klesá jejich rychlost množení. Příkladem může být diferenční rovnice

$$N_{t+1} = \left(2 - \frac{N_t}{500}\right) N_t. \quad (2)$$

Rovnice (2) je příkladem takzvané *logistické rovnice*. Pro malý počet jedinců N_t můžeme na chvíli zanedbat malé číslo $\frac{N_t}{500}$ a dostaneme, že chování populace je podobné jako chování dané dříve zkoumanou rovnicí $N_{t+1} = 2N_t$. Na druhou stranu, zvyšuje-li se počet N_t , snižuje se faktor $(2 - \frac{N_t}{500})$ a tím dochází ke snižování růstu populace, což řeší problém s nerealistickým přemnožením populace. V neposlední řadě modely ve tvaru rovnice (2) byly i v nedávné době s úspěchem použity na modelování rozličných biologických systémů, například pro modelování růstu rakovinného nádoru (kde N_t označuje počet rakovinných buněk), či vývoje počtu obyvatel různých států. Podotkněme, že rovnice (2) nám dává obecně posloupnost reálných čísel N_t , a chceme-li finální výsledky interpretovat jako počty jedinců, musíme je zaokrouhlit. V každém případě čísla N_t , $t = 0, 1, 2, \dots$, musí být reálná nezáporná, to znamená, že $N_t \geq 0$ a $N_{t+1} = (2 - \frac{N_t}{500}) N_t \geq 0$. Řešením těchto dvou nerovnic dostaneme nutnou podmínku pro N_t ve tvaru $N_t \in \langle 0, 1000 \rangle$.

Zajímá nás tedy chování *posloupnosti reálných čísel* daných rovnicí (2) při počáteční podmínce $N_0 \in \langle 0, 1000 \rangle$. Jako první krok analýzy diferenčních rovnic ve tvaru (1) je užitečné spočítat si takzvané *pevné body*, které jsou definovány jako řešení rovnice $N = f(N)$ a mají následující interpretaci. Je-li N_0 rovno pevnému bodu, potom $N_0 = N_1 = N_2 = N_3 = \dots$, tzn. že biologický systém má v každém čase t stejný počet $N_t = N_0$ jedinců. V případě modelu (2) jsou tedy pevné body dány řešením rovnice $N = (2 - \frac{N}{500}) N$. To je kvadratická rovnice, která má dvě řešení $N = 0$ a $N = 500$. To znamená, že pokud v čase $t = 0$ žilo $N_0 = 500$ jedinců, nebude se jejich počet měnit a dostaneme $N_t = 500$ pro libovolný čas t . Podobně, pokud na začátku nebyl žádný jedinec v systému ($N_0 = 0$), budeme mít $N_t = 0$ pro libovolné t . Tím jsme odhalili všechno zajímavé o modelu (2) pro speciální počáteční podmínky $N_0 = 0$ a $N_0 = 500$. Co však můžeme říci pro obecnou počáteční podmínku N_0 z intervalu $(0, 1000)$?

Zvolme například $N_0 = 100$ a počítejme. S využitím rovnice (2) dostaneme (při zaokrouhlení na jedno desetinné místo) $N_1 = 180$, $N_2 = 295,2$, $N_3 = 416,1$, $N_4 = 485,9$, $N_5 = 499,6$, $N_6 = 500$, $N_7 = 500$, $N_8 = 500$

atd. Vidíme, že se hodnoty N_t s rostoucím časem přibližují k hodnotě 500, což je hodnota jednoho z pevných bodů. Ke stejnému výsledku vede i jakákoliv jiná počáteční podmínka z intervalu $(0, 1000)$, jak se můžete sami přesvědčit. Tímto pozorováním jsme jednak popsali dynamické chování modelu (2) pro všechny zajímavé počáteční podmínky, ale také jsme zjistili, že pevný bod 500 je mnohem významnější než pevný bod 0, neboť členy všech posloupností začínajících číslem $N_0 \in (0, 1000)$ jsou pro velká t prakticky rovné číslu 500. Naproti tomu jenom posloupnosti začínající čísly 0 a 1 000 vedou k druhému pevnému bodu 0. Poznamenejme, že posloupnosti začínající číslem mimo interval $\langle 0, 1000 \rangle$ vedou k záporným číslům, nemají žádnou biologickou interpretaci a nemá smysl se jimi zabývat.

Na základě předcházejícího pozorování pro rovnici (2) zkusme vybudovat obecnou teorii pro rovnici (1). Rovnice (1) a počáteční podmínka N_0 nám definují nekonečnou posloupnost reálných čísel $N_0, N_1, N_2, N_3, \dots, N_t, \dots$. Důležitým matematickým objektem, který se hodí ke studiu posloupností, je takzvaná limita posloupnosti. Intuitivně je *limita posloupnosti* číslem, ke kterému se blíží členy posloupnosti N_t pro velké časy, toto číslo se standardně označuje $\lim N_t$. Například jsme již dříve objevili, že pro libovolnou počáteční podmínku $N_0 \in (0, 1000)$ dostaneme pro posloupnost danou modelem (2) hodnotu $\lim N_t = 500$.¹⁾ Poznamenejme, že pro některé posloupnosti limita nemusí existovat.

Nyní již můžeme definovat, že pevný bod \bar{N} rovnice (1) je *globálně stabilní*, pokud pro libovolnou počáteční podmínku N_0 existuje limita posloupnosti N_t a platí $\lim N_t = \bar{N}$. Naše definice v podstatě říká, že počet jedinců v populaci se s rostoucím časem blíží k pevnému bodu \bar{N} . Takový globálně stabilní pevný bod je bezesporu velmi významný, neboť v tomto jednom čísle je ukryto chování populace pro velké časy pro libovolnou počáteční podmínku. Na druhou stranu není příliš časté, aby takový globálně stabilní pevný bod existoval. Například v případě rovnice (2) není pevný bod 500 globálně stabilní, protože např. posloupnost začínající 0 se nikdy k číslu 500 nepřiblíží. V tomto případě je proto lepší definovat jen takzvanou lokální stabilitu pevného bodu, která požaduje, že $\lim N_t = \bar{N}$ platí jen pro počáteční podmínky N_0 z nějakého otevřeného intervalu obsahujícího zkoumaný pevný bod \bar{N} . Ve smyslu této definice má mo-

¹⁾Pozn. redakce: Definici limity posloupnosti můžeme vyslovit takto: Číslo A se nazývá limita posloupnosti (a_n) , pokud ke každému číslu $\varepsilon > 0$ existuje přirozené číslo n_0 tak, že pro všechna přirozená čísla $n \geq n_0$ je $|a_n - A| < \varepsilon$ (skoro všechny členy posloupnosti leží libovolně blízko A).

del (2) lokálně stabilní pevný bod rovný číslu $\overline{N} = 500$. Vskutku, pro jakoukoliv počáteční podmínku $N_0 \in (0, 1000)$ platí $\lim N_t = 500$. Na druhou stranu, pevný bod 0 rovnice (2) není stabilní, tudíž vidíme, že definice stability nám pomohla rozlišit významné a méně významné pevné body. Pochopení definice stability si můžete vyzkoušet v příkladu 2 [2], při jehož řešení si vystačíte s jednoduchou středoškolskou matematikou. V obecném případě se k vyšetřování stability pevných bodů hodí elementární znalost derivací. Pokud jste již o derivacích slyšeli, pak by pro vás neměl být problém dokázat stabilitu pevného bodu 500 v našem předcházejícím případě. Abychom nediskriminovali mladší řešitele, nebudeme v tomto seriálu derivace potřebovat.

Dynamika (rozuměj chování řešení) rovnic podobných rovnici (2) může být mnohem komplikovanější než dynamika, kterou jsme již viděli. Uvažujme například diferenční rovnici

$$N_{t+1} = R \left(1 - \frac{N_t}{1000} \right) N_t, \quad (3)$$

kde R je dané známé číslo. Zvolíme-li $R = 2$ v modelu (3), dostaneme model (2), jehož chování už známe. Zvolme proto $R = 3,2$ v modelu (3) a sledujme, jak se změní chování této diferenční rovnice. Zvolíme-li počáteční podmínku $N_0 = 500$, dostaneme $N_1 = 800$, $N_2 = 512$, $N_3 = 799,5$, $N_4 = 512,9$, $N_5 = 799,5$, $N_6 = 513,0$, $N_7 = 799,5$, $N_8 = 513,0$ atd. Vidíme, že řešení po čase osciluje mezi hodnotami 799,5 a 513,0. K takovému výsledku dojdeme pro libovolnou počáteční podmínku z intervalu $(0, 1000)$. Tím jsme zjistili, že rovnice (3) pro $R = 3,2$ nemá stabilní pevný bod (ona má dva nestabilní pevné body, které snadno najdete), ale má oscilující řešení s periodou délky 2. Taková řešení se dají pro libovolnou rovnici (1) odhalit jako řešení rovnice $N = f(f(N))$.

Dosadíme-li $R = 3,5$ do modelu (3), objevíme periodické řešení o délce 4, podobně, dosadíme-li $R = 3,55$ do modelu (3), objevíme periodické řešení o délce 8, jak se můžete sami přesvědčit. Dynamika daná modelem (3) začne být ještě překvapivější, když dosadíme čísla $R > 3,570$. Můžeme dostat jednak periodická řešení, ale také řešení zcela neperiodická. Například pro $R = 4$ a počáteční podmínku $N_0 = 50$ model (3) dává $N_1 = 190$, $N_2 = 615,6$, $N_3 = 946,5$, $N_4 = 202,4$, $N_5 = 645,7$, $N_6 = 915,1$, $N_7 = 310,8$ atd. Tím jsme objevili *deterministický chaos* – neperiodické omezené řešení dané jednoduchým vzorečkem, které velice citlivě záleží na počáteční podmínce N_0 . Vraťme se ale k biologii.

Model (1) nám říká, že počet jedinců v čase $t + 1$ je funkcí počtu jedinců v čase t . V některých případech může být takový model daleko od reality. Uvažujeme-li například populaci medvědů, pak model (1) má v sobě zakotven předpoklad, že populace 100 mláďat se bude vyvíjet úplně stejně jako populace 100 starých medvědů. To je samozřejmě velice zjednodušený předpoklad. Abychom dostali věrohodnější popis skutečnosti, je dobré studovat nejen počet jedinců v populaci, ale také věkové rozložení populace.

Abychom si zjednodušili použitou matematiku, bude nás zajímat jen počet samic v populaci. Navíc, abychom si ještě více zjednodušili použitou matematiku, budeme předpokládat, že se samice dožívají maximálně dvou let (jako cvičení si zkuste promyslet, jak se naše úvahy změní, pokud se samice dožívají třeba třiceti let). Budeme tedy rozlišovat samice s věkem do jednoho roku (nula-leté), jejichž počet v roce t budeme označovat N_t^0 , a samice s věkem od jednoho do dvou let (jednoleté), jejichž počet v roce t budeme označovat N_t^1 . Při dovršení dvou let samice umírá. Samice mají potomky v daném ročním období (například na jaře) a víme, že nula-leté samici se v průměru narodí 2 mladé samičky a jednoleté samici se v průměru narodí 4 mladé samičky. Pouze 75 % nula-letých samic přežije první rok života a všechny samice umírají s dovršením druhého roku života. Potom můžeme spočítat počet nula-letých a jednoletých samic v roce $t + 1$ z počtu nula-letých a jednoletých samic v roce t podle vzorce

$$N_{t+1}^0 = 2N_t^0 + 4N_t^1, \quad N_{t+1}^1 = 0,75N_t^0. \quad (4)$$

Model (4) je příkladem takzvaného *Leslieho modelu*. V každém případě je vývoj populace jednoznačně dán rovnicí (4) a počáteční podmínkou – uspořádanou dvojicí (N_0^0, N_0^1) . Rovnice (4) nám potom dává posloupnost uspořádaných dvojic (N_0^0, N_0^1) , (N_1^0, N_1^1) , (N_2^0, N_2^1) , (N_3^0, N_3^1) , \dots , (N_t^0, N_t^1) , \dots

K tomu, abychom pochopili chování modelu (4), je dobré nejprve nalézt jisté speciální počáteční podmínky, které budeme nazývat vlastními vektory modelu (4) a definujeme je takto: Nenulová počáteční podmínka (N_0^0, N_0^1) je *vlastním vektorem*, pokud existuje reálné číslo λ takové, že $N_1^0 = \lambda N_0^0$ a $N_1^1 = \lambda N_0^1$. Číslo λ budeme pak nazývat *vlastním číslem*. Definice vlastního vektoru nám říká, že populace v následujícím roce je λ -násobkem roku předcházejícího. Je-li tedy populace v čase $t = 0$ rovna vlastnímu vektoru modelu (4), pak počet jedinců v populaci v čase t můžeme jednoduše spočítat jako $N_t^0 = \lambda^t N_0^0$ a $N_t^1 = \lambda^t N_0^1$, jak si čtenář

snadno dokáže matematickou indukcí. Využijeme-li tedy předcházející definice, pak všechny vlastní vektory a vlastní čísla modelu (4) splňují

$$\lambda N_0^0 = 2N_0^0 + 4N_0^1, \quad \lambda N_0^1 = 0,75N_0^0,$$

což po malé úpravě dává

$$(2 - \lambda)N_0^0 + 4N_0^1 = 0, \quad 0,75N_0^0 - \lambda N_0^1 = 0. \quad (5)$$

Uvažujeme-li nyní číslo λ jako parametr a čísla N_0^0 a N_0^1 jako souřadnice ve dvoudimenzionálním prostoru, potom dvě rovnice (5) popisují dvě přímky procházející bodem o souřadnicích $N_0^0 = 0$ a $N_0^1 = 0$. Uspořádaná dvojice $(N_0^0, N_0^1) = (0, 0)$ je samozřejmě vždy řešením rovnice (5). Přečteme-li si ovšem pozorně definici vlastního vektoru, zjistíme, že hledáme *nenulová* řešení soustavy (5). Taková nenulová řešení existují pouze v případě, když přímky dané oběma rovnicemi jsou totožné, jinými slovy, když první rovnice v soustavě (5) je násobkem druhé. Z tohoto pozorování vyplývá, že vlastní čísla λ splňují rovnici

$$\lambda(2 - \lambda) + 0,75 \cdot 4 = 0.$$

To je kvadratická rovnice, která má dvě řešení $\lambda = 3$ a $\lambda = -1$. Tím jsme objevili, že model (4) má dvě vlastní čísla.

Uvažujme nyní vlastní číslo $\lambda = 3$ a spočítejme si příslušný vlastní vektor. Dosazením $\lambda = 3$ do (5) dostaneme jednu rovnici

$$-N_0^0 + 4N_0^1 = 0$$

pro dvě neznámé N_0^0 a N_0^1 . Taková rovnice má samozřejmě nekonečně mnoho řešení, nám bude stačit jen jedno řešení, například $N_0^0 = 4$ a $N_0^1 = 1$. Tím jsme objevili vlastní vektor

$$(N_0^0, N_0^1) = (4, 1)$$

příslušející vlastnímu číslu $\lambda = 3$. Zkusme nyní použít uspořádanou dvojici $(N_0^0, N_0^1) = (4, 1)$ jako počáteční podmínku pro model (4). Dostaneme posloupnost uspořádaných dvojic $(N_1^0, N_1^1) = (12, 3) = (3 \cdot 4, 3)$, $(N_2^0, N_2^1) = (36, 9) = (3^2 \cdot 4, 3^2)$, $(N_3^0, N_3^1) = (108, 27) = (3^3 \cdot 4, 3^3)$ atd. Obecně tedy v roce t bude mít populace strukturu $N_t^0 = 3^t \cdot 4$ a $N_t^1 = 3^t$. Tím jsme ovšem našli vzoreček pro obecný člen posloupnosti dané modelem (4) pro speciální počáteční podmínku $(N_0^0, N_0^1) = (4, 1)$.

Podobně můžeme nalézt vlastní vektor pro vlastní číslo $\lambda = -1$. Dosazením $\lambda = -1$ do (5) dostaneme jednu rovnici

$$3N_0^0 + 4N_0^1 = 0$$

pro dvě neznámé N_0^0 a N_0^1 , jejímž jedním řešením je například $N_0^0 = 4$ a $N_0^1 = -3$. Tím jsme objevili vlastní vektor

$$(N_0^0, N_0^1) = (4, -3)$$

příslušející vlastnímu číslu $\lambda = -1$. Mělo by nás samozřejmě ihned zarazit, že vlastní vektor obsahuje záporné číslo, proto vlastnímu vektoru $(4, -3)$ nemůžeme dát biologickou interpretaci. Na druhou stranu bude vlastní vektor $(4, -3)$ spolu s vlastním vektorem $(4, 1)$ užitečným pomocným prostředkem k pochopení chování modelu (4). K tomu bude velice užitečné rovněž následující pozorování. Uvažujme libovolné dvě reálné konstanty C_1 a C_2 a uvažujme počáteční podmínku danou součtem

$$(N_0^0, N_0^1) = C_1(4, 1) + C_2(4, -3),$$

což znamená $N_0^0 = C_1 \cdot 4 + C_2 \cdot 4$ a $N_0^1 = C_1 - C_2 \cdot 3$. Potom je počet nula-letých a jednoletých samic v čase t dán vztahem

$$(N_t^0, N_t^1) = C_1 3^t (4, 1) + C_2 (-1)^t (4, -3),$$

což znamená

$$N_t^0 = C_1 3^t \cdot 4 + C_2 (-1)^t \cdot 4, \quad N_t^1 = C_1 3^t - C_2 (-1)^t \cdot 3. \quad (6)$$

Vztah (6) získáme dosazením počáteční podmínky do (4), použitím vlastností vlastních vektorů $(4, 1)$ a $(4, -3)$ a využitím matematické indukce. S využitím vztahu (6) můžeme spočítat počet jedinců daných modelem (4) pro libovolný čas t a pro libovolnou počáteční podmínku (N_0^0, N_0^1) .

Typická úloha může tedy znít takto: Uvažujme populaci obsahující 8 mladších samic a 22 starších samic, která se vyvíjí podle modelu (4). Kolik bude mladších a starších samic za sto let? V tomto případě je počáteční podmínka $(N_0^0, N_0^1) = (8, 22)$. Nejprve nalezneme takové konstanty C_1 a C_2 , které splňují

$$(8, 22) = C_1(4, 1) + C_2(4, -3),$$

neboli budeme řešit soustavu rovnic

$$\begin{aligned}4C_1 + 4C_2 &= 8, \\ C_1 - 3C_2 &= 22.\end{aligned}$$

Řešením této soustavy rovnic je $C_1 = 7$ a $C_2 = -5$. Využitím vzorce (6) proto dostaneme, že počet mladších samic v roce $t = 100$ je roven

$$N_{100}^0 = 7 \cdot 3^{100} \cdot 4 - 5 \cdot (-1)^{100} \cdot 4 = 28 \cdot 3^{100} - 20$$

a počet starších samic v roce $t = 100$ je roven

$$N_{100}^1 = 7 \cdot 3^{100} + 5 \cdot (-1)^{100} \cdot 3 = 7 \cdot 3^{100} + 15.$$

Sami si můžete dokázat, že poměr počtu mladších a starších samic pro velké t je přibližně roven 4 : 1, tzn.

$$\lim \frac{N_t^0}{N_t^1} = 4.$$

V předcházejících odstavcích jsme prezentovali metodu, jejíž pochopení si můžete otestovat v příkladu 1 [2] a která nám pro libovolnou počáteční podmínku a pro libovolný čas t dá jednoduchý výpočet počtu mladších samic N_t^0 a starších samic N_t^1 . Jedna z věcí, která by nás měla zarazit, je, že počet jedinců roste s rostoucím časem nade všechny meze, což není příliš realistické. Se zvyšujícím se počtem organismů roste spotřeba živin, prostoru atd., což má v konečném důsledku za následek zpomalení růstu populace způsobené větší úmrtností, menší porodností apod. S problémem přemnožení populace jsme se již dříve setkali, když jsme zkoumali rovnici $N_{t+1} = 2N_t$. Tehdy jsme problém vyřešili uvažováním komplikovanějšího modelu (2), který obsahoval kvadratickou funkci. Úplně stejná myšlenka se dá uplatnit i zde. Zavedením vhodných komplikovanějších funkcí do modelu pak dostaneme omezená řešení, která se budou buď blížit k nějakému bodu, či budou oscilovat, nebo odhalíme opět deterministický chaos jako v případě rovnice (3).

Doposud jsme studovali modely ve tvaru (1) a model s věkově strukturovanou populací (4), všechny tyto modely zatím popisovaly jeden živočišný druh. Většinou ovšem spolu v přírodě žije mnoho různých druhů pohromadě, které spolu soupeří o potravu, o prostor, o přežití. Uvažujme například les, ve kterém žijí vlci a zajáci, a zjednoduše si situaci tím, že

vlci žerou jenom zajíce a zajíci mají trávy vždycky dost. Pak si můžeme slovně popsat dynamiku tohoto systému takto: Pokud je v lese hodně zajíců, začnou se množit vlci, neboť mají dost potravy. Tím, že se začali množit vlci, začnou ubývat zajíci. Tím, že začali ubývat zajíci, nemají vlci co žrát a začne jejich počet klesat. Tím, že klesá počet vlků, začne zase přibývat zajíců, neboť je nemá kdo lovit. Tím, že je hodně zajíců, začne se opět po čase zvyšovat počet vlků atd. Shrnuto, počty zajíců a vlků budou patrně oscilovat. Samozřejmě, že bychom teď mohli po studiu relevantní biologické literatury napsat model pro takový ekosystém a jako správní matematikové bychom dokázali odhalit podobné oscilatorní chování. Na to již zde není místo, čtenář si může ovšem sám vyšetřit jednoduchý model chování soupeřících druhů v příkladu 3 [2]. Zde je dynamika mnohem jednodušší než v případě vlků a zajíců a k řešení příkladu 3 není potřeba nic víc, než co jsme si v dosavadním textu pověděli. Pokud byste nevěděli, jak si s příkladem 3 poradit, zvolte si nějakou počáteční podmínku, napište si několik prvních členů posloupností a ono vás už něco napadne.

Závěrem nutno podotknout, že jsme se v tomto článku dotkli rozdílných partií matematiky a jste-li zvědaví, můžete v tomto trendu pokračovat. Od diferenčních rovnic, pevných bodů a chaosu je jen krůček k rovnicím diferenciálním, od Leslieho modelu k maticím a lineární algebře. Věříme, že vás náš článek bude motivovat k dalšímu samostudiu.

Literatura

- [1] Matematická biologie, seriál Matematického korespondenčního semináře 2004/2005, dostupné z: <https://prase.cz/archive/archive.php>.
- [2] Matematická biologie, úlohy k seriálu Matematického korespondenčního semináře 2004/2005, dostupné z: <https://prase.cz/archive/24/9.pdf>.
- [3] Dvořáková, L.: Vyzkoušejte metodu Monte Carlo. *Rozhledy matematicko-fyzikální*, roč. 94 (2019), č. 2, s. 1–11.
- [4] Vencálek, J.: Příklad do hodiny věnované statistice. *Rozhledy matematicko-fyzikální*, roč. 94 (2019), č. 3, s. 1–8.
- [5] Vybíral, J.: Lékařské testy individuální a skupinové. *Rozhledy matematicko-fyzikální*, roč. 94 (2019), č. 1, s. 10–22.
- [6] Zahradník, P.: Lineární optimalizace. *Rozhledy matematicko-fyzikální*, roč. 94 (2019), č. 4, s. 1–8.