

UNIVERZITA KOMENSKÉHO V BRATISLAVE  
FAKULTA MATEMATIKY, FYZIKY A INFORMATIKY



TROJROZMERNÉ MODELY TYPU DRAVEC KORISŤ

BAKALÁRSKA PRÁCA

2017

Ivana Eliašová

UNIVERZITA KOMENSKÉHO V BRATISLAVE  
FAKULTA MATEMATIKY, FYZIKY A  
INFORMATIKY

TROJROZMERNÉ MODELY TYPU  
DRAVEC KORIST'

BAKALÁRSKA PRÁCA

Študijný program: Matematika  
Študijný odbor: 1113 Matematika  
Školiace pracovisko: Katedra matematickej analýzy a numerickej matematiky  
Školiteľ: RNDr. Michal Demetrian, PhD.

Bratislava 2017

Ivana Eliašová



Univerzita Komenského v Bratislave  
Fakulta matematiky, fyziky a informatiky

---

## ZADANIE ZÁVEREČNEJ PRÁCE

**Meno a priezvisko študenta:** Ivana Eliašová  
**Študijný program:** matematika (Jednoodborové štúdium, bakalársky I. st., denná forma)  
**Študijný odbor:** matematika  
**Typ záverečnej práce:** bakalárska  
**Jazyk záverečnej práce:** slovenský  
**Sekundárny jazyk:** anglický

**Názov:** Trojrozmerné modely typu dravec korisť  
*Three dimensional predator-prey models*

**Cieľ:** Na formulovať 2 až 3 3D modely typu dravec korisť, preskúmať teoreticky základné vlastnosti ich dynamiky a urobiť praktické simulácie na počítači.

**Vedúci:** RNDr. Michal Demetrian, PhD.  
**Katedra:** FMFI.KMANM - Katedra matematickej analýzy a numerickej matematiky  
**Vedúci katedry:** doc. RNDr. Zbyněk Kubáček, CSc.

**Spôsob sprístupnenia elektronickej verzie práce:**  
bez obmedzenia

**Dátum zadania:** 09.06.2016

**Dátum schválenia:** 13.06.2016

prof. RNDr. Ján Filo, CSc.  
garant študijného programu

.....  
študent

.....  
vedúci práce

Čestne prehlasujem, že túto bakalársku prácu som vypracovala samostatne s použitím citovaných zdrojov.

.....

### **PodĎakovanie**

Rada by som sa poďakovala svojmu vedúcemu bakalárskej práce RNDr. Michalovi Demetrianovi, PhD. za ochotu, pomoc pri písaní práce a poskytnutie cenných rád.

# Abstrakt

Práca sa zaoberá populačnými modelmi typu dravec-korist'. Cieľom bakalárskej práce je popísať rôzne dvojrozmerné a trojrozmerné modely typu dravec-korist' a vlastnosti ich dynamiky. Zaoberáme sme sa napríklad Lotkovým-Volterrovým modelom, Hollingovým-Tannerovým modelom a taktiež trojrozmernými modelmi. Rozoberáme prípad trojrozmerného modelu pozostávajúceho z dvoch populácií dravca a jednej populácie koristi aj modelu s dvoma populáciami koristi a jednou populáciou dravca. Preskúmame sme model s logistickým obmedzením a nakoniec sme sa venujeme trojrozmerným potravinovým reťazcom.

Sú preskúmané stacionárne body systémov, ich stabilita a správanie populácií v okolí stacionárnych bodov.

# Abstract

In the thesis we examine predator-prey models. The main result of the bachelor thesis is description of different two-dimensional and three-dimensional predator-prey models, their properties and dynamics. We study Lotka-Volterra model, Holling-Tanner model and also three-dimensional models. We examine three-dimensional two-prey one-predator model and two-predator and one-prey model. We describe three-dimensional logistic model and three-dimensional food chains.

Thesis examines equilibrium points of the systems, stability of equilibria and system behaviour near the equilibrium points.

# Obsah

<b>1</b>	<b>Lotkov-Volterrov model</b>	<b>9</b>
1.1	Rovnovážny stav a jeho vlastnosti . . . . .	11
1.1.1	Diskusia . . . . .	13
1.2	Niektoré modifikácie LV modelu . . . . .	13
1.2.1	Hollingov-Tannerov model . . . . .	13
1.2.2	Vlastný model . . . . .	17
<b>2</b>	<b>Trojrozmerné modely Lotkovho-Volterrovho typu</b>	<b>21</b>
2.1	Modifikácia LV modelu pre jednu populáciu dravca a dve populácie koristi	21
2.2	Modifikácia LV modelu pre dve populácie dravcov a jednu populáciu koristi . . . . .	25
2.3	Trojrozmerný model s logistickým obmedzením na populáciu koristi . .	28
<b>3</b>	<b>Trojrozmerný potravinový reťazec</b>	<b>40</b>
3.1	Základný model potravinového reťazca . . . . .	40
3.2	Potravinový reťazec s logistickým obmedzením na populáciu koristi . . .	44
	<b>Literatúra</b>	<b>52</b>

# Úvod

Pod modelmi typu dravec-korist' rozumieme populačné modely pozostávajúce z dvoch a viacerých populácií, pričom aspoň jedna populácia je označovaná za korisť a aspoň jedna za dravca. Hlavným znakom modelov dravec-korist' je fakt, že základným zdrojom potravy dravca je práve korisť.

Prvú sa populačným modelom dravec-korist' z matematického pohľadu zaoberali vo svojich prácach ([4], [5]) Alfred Lotka a Vito Volterra. Dnes je známych mnoho iných modelov opisujúcich spolužitie dravca a koristi, pričom všetky sú inšpirované pôvodnými Lotkovými a Volterrovými rovnicami.

V práci rozoberieme rôzne populačné modely typu dravec-korist'. V prvej kapitole sa budeme venovať dvojrozmerným modelom, opíšeme pôvodný Lotkov-Volterrov model a jeho modifikácie, napríklad Hollingov-Tannerov model ([6], [7]), ktorý je jedným z najznámejších dvojrozmerných modelov typu dravec-korist' s logistickým obmedzením.

V druhej kapitole budeme opisovať trojrozmerné modely Lotkovho-Volterrovho typu a taktiež trojrozmerný model s logistickým obmedzením na populáciu koristi. V tretej kapitole preskúmame trojrozmerné potravné reťazce.

Cieľom práce je priblížiť čitateľovi základné populačné modely typu dravec-korist', ako aj opísať ich stabilitu a správanie v okolí stacionárných bodov.

Hlavným zdrojom informácií pri písaní prvej kapitoly bola najmä kniha *Mathematical Biology: I. An Introduction* [1].



# Kapitola 1

## Lotkov-Volterrov model

Základným modelom typu dravec-korist' je Lotkov-Volterrov model, pomenovaný po talianskom matematikovi Vitovi Volterrovi a americkom chemikovi Alfredovi Lotkovi.

V dvadsiatych rokoch dvadsiateho storočia Vito Volterra vytvoril systém diferenciálnych rovníc, ktorými opísal vývoj dvoch interagujúcich populácií dravca a koristi. Chcel vysvetliť a opísať pokles populácie nedravých rýb a súčasný nárast populácie dravých rýb v Jadranskom mori počas prvej svetovej vojny. Nezávisle na Volterrovi odvodiť rovnaké rovnice aj Alfred Lotka pri opisovaní hypotetických chemickej reakcií.

Nech  $N(t)$  označuje populáciu koristi a  $P(t)$  označuje populáciu dravcov v čase  $t$ . Predpokladajme, že korisť má neobmedzený zdroj potravy. Lotkov-Volterrov populačný model je potom nasledujúci systém rovníc

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bP), \quad (1.1)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(cN - d), \quad (1.2)$$

kde  $a, b, c, d > 0$  sú parametre. Jednotlivé parametre určujú:  $a$  natalitu koristi,  $b$  úspešnosť dravcov pri love,  $c$  natalitu dravcov a  $d$  mortalitu dravcov. Potom  $\frac{dN}{dt}$  a  $\frac{dP}{dt}$  označujú mieru rastu populácie koristi a dravca.

Z týchto rovníc môžeme vyvodiť, že:

- Neprítomnosť dravca vyvolá exponenciálny nárast v populácii koristi (v rovnici (1.1) je to člen  $Na$ ). Ak si zvolíme  $P = 0$ , dostaneme  $N(t) = N(0)e^{at}$ .
- Dravec spôsobuje zníženie populácie koristi (člen  $-NbP$  v (1.1)).
- Neprítomnosť koristi spôsobí vyhynutie dravca (člen  $-dP$  v (1.2)). Ak zvolíme  $N = 0$ , dostaneme  $P(t) = P(0)e^{-dt}$ .
- Korisť má vplyv na rast (zvyšuje rast) populácie dravca (člen  $PcN$  v (1.2)).

Pri analýze Lotkovho-Volterrovho modelu si systém upravíme zavedením bezrozmerných premenných

$$u(\tau) = \frac{cNt}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bPt}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = d/a, \quad (1.3)$$

na tvar:

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= u(1 - v), \\ \frac{dv}{d\tau} &= \alpha v(u - 1). \end{aligned} \quad (1.4)$$

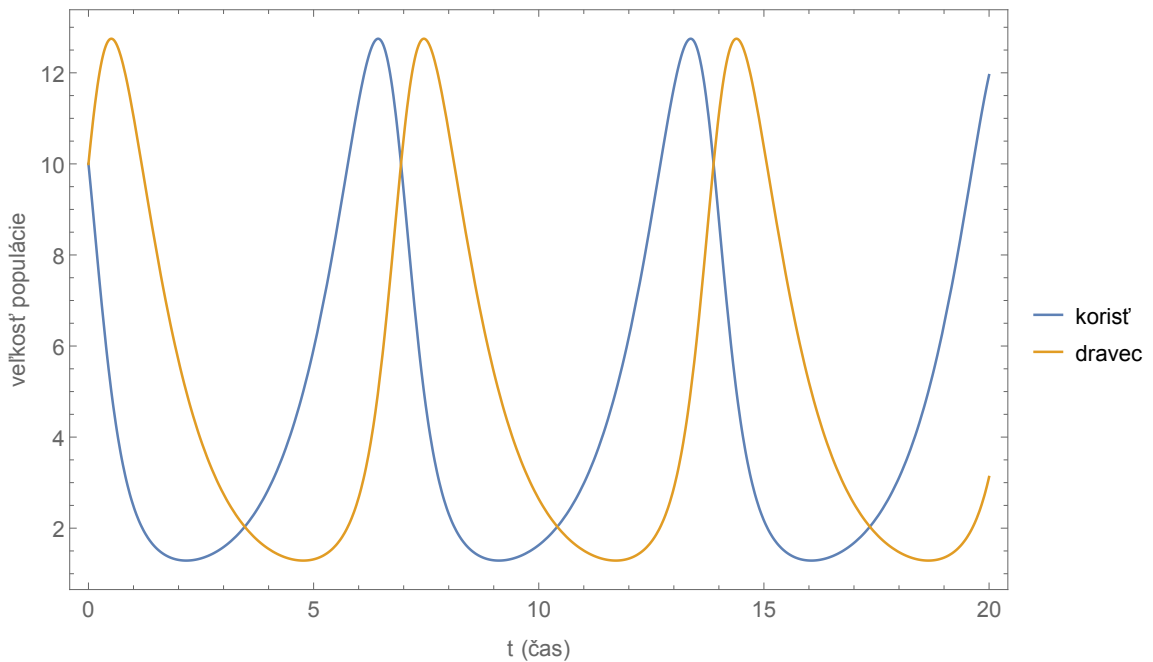
Z toho dostaneme diferenciálnu rovnicu

$$\frac{du}{dv} = \alpha \frac{v(u - 1)}{u(1 - v)}, \quad (1.5)$$

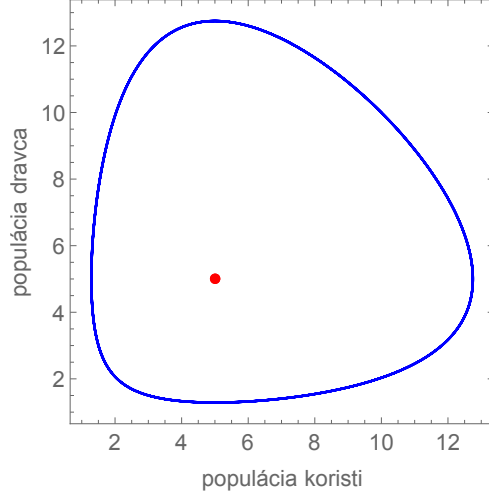
ktorej singulárnymi riešeniami sú  $u = v = 0$  a  $u = v = 1$ . Výpočtom nájdeme riešenie

$$\alpha u + v - \ln u^\alpha v = H, \quad (1.6)$$

kde  $H > H_{min}$  je konštanta taká, že  $H_{min} > 1 + \alpha$  je minimum pre  $H$  cez všetky  $(u, v)$ . Z (1.6) vidíme, že riešenia Lotkovho-Volterrovho systému vždy tvoria uzavretú krivku.



Obr. 1.1: Príklad vývoja populácie dravca a koristi v čase  $t$  pre parametre  $a = d = 1$  a  $b = c = 0.2$ . Pozorujeme, že obe populácie rastú a klesajú periodicky.



Obr. 1.2: Fázový portrét - vývoj populácie dravca a koristi pre parametre  $a = d = 1$  a  $b = c = 0.2$ .

## 1.1 Rovnovážny stav a jeho vlastnosti

V Lotkovom-Volterrovom populačnom modeli nastane rovnovážny stav práve vtedy, keď sa nemení ani populácia dravca, ani koristi. Teda, keď

$$\frac{dN}{dt} = 0 \wedge \frac{dP}{dt} = 0.$$

Z rovníc (1.1) a (1.2) vidíme, že takáto situácia nastane práve vtedy, keď

$$N = 0 \wedge P = 0$$

alebo, keď

$$N = \frac{d}{c} \wedge P = \frac{a}{b}.$$

Pri skúmaní stability pevných bodov systému využívame lineárnu aproximáciu použitím parciálnych derivácií. Ak si pravú stranu rovnice (1.1) (respektíve (1.2)) označíme ako funkciu  $f(N, P)$  (respektíve  $g(N, P)$ ), Jacobiho matica modelu bude vyzeráť nasledovne:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial N} & \frac{\partial f}{\partial P} \\ \frac{\partial g}{\partial N} & \frac{\partial g}{\partial P} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - Pb & -Nb \\ Pc & Nc - d \end{pmatrix} \quad (1.7)$$

Vlastné hodnoty matice  $J$  získame výpočtom:

$$\det(J - \lambda I) = \begin{vmatrix} a - Pb - \lambda & -Nb \\ Pc & Nc - d - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (1.8)$$

Pre vlastné hodnoty  $\lambda$  potom platí:

$$\lambda^2 - \text{tr}(J)\lambda + \det(J) = 0 \quad (1.9)$$

Vlastné hodnoty  $\lambda_1$  a  $\lambda_2$  hovoria o stabilite ekviliórií a o tom, ako sa funkcia správa blízko nich.

### Stacionárny bod $(0, 0)$ - triviálny

Vlastné hodnoty Jacobiho matice v bode  $(0, 0)$  môžeme vypočítať pomocou vzťahu (1.9), dostávame

$$\lambda_1 = a, \quad \lambda_2 = -d.$$

Keďže jedna vlastná hodnota je kladná a druhá záporná, bod  $(0, 0)$  je sedlovým bodom, teda hyperbolickým (nedegenerovaným) ekvilióriom.

### Stacionárny bod $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$

Vlastné hodnoty Jacobiho matice v bode  $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$  sú

$$\lambda_1 = i\sqrt{ad}, \quad \lambda_2 = -i\sqrt{ad}.$$

Tieto vlastné čísla sú rýdzoimaginárne a súčasne platí, že

$$\lambda_1 = \overline{\lambda_2}.$$

Bod  $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$  je teda eliptickým ekvilióriom - centrom. Riešenie linearizovaného systému je v tvare

$$\begin{pmatrix} \frac{dN}{dt} \\ \frac{dP}{dt} \end{pmatrix} = le^{i\sqrt{ad}t} + me^{-i\sqrt{ad}t}, \quad (1.10)$$

kde  $l$  a  $m$  sú konštatné vektory. Po úprave:

$$\begin{aligned} le^{i\sqrt{ad}t} + me^{-i\sqrt{ad}t} &= \\ &= l(\cos \sqrt{ad}t + i \sin \sqrt{ad}t) + m(\cos \sqrt{ad}t - i \sin \sqrt{ad}t) = \\ &= l_1 \cos \sqrt{ad}t + m_1 \sin \sqrt{ad}t, \end{aligned} \quad (1.11)$$

pre  $l_1$  a  $m_1$  konštantné. Riešenie linearizovaného systému je v okolí bodu  $(\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$  periodické s periódou

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{ad}}.$$

Môžeme vidieť, že perióda riešenia závisí len na natalite koristi a mortalite dravcov. Preto, napríklad, pokles úmrtnosti dravca periódu zvýši.

### 1.1.1 Diskusia

Existuje množstvo pokusov o aplikáciu Lotkovho-Volterrovho modelu na reálne populácie. Tento model môžeme považovať za presný, ak sa populácie dravca a koristi nachádzajú blízko ekvilibria. V opačnom prípade je Lotkov-Volterrov model nerealistický a nepresný, keďže funguje na princípe periodicky sa opakujúcich vzorov.

V prírode na rast a pokles populácie vplýva viacero faktorov, ktoré Lotkov-Volterrov model nezahŕňa - iné populácie dravcov, iné populácie koristi, počasie, zásah človeka a podobne.

Ak sa obmedzíme na prípad jedného dravca a jednej koristi, Lotkov-Volterrov model môže byť stále nerealistický. Napríklad, ďaleko od ekvilibria sa rast a pokles populácie bude aj naďalej vyvíjať periodicky.

Nech existuje populácia, ktorej sa počet členov v nejakom čase prudko zníži a potom opäť narastie. Z periodickosti Lotkovho-Volterrovho modelu vyplýva, že takýto vzor sa vždy po určitej perióde zopakuje, čo sa ale v prírode nestáva.

## 1.2 Niektoré modifikácie LV modelu

### 1.2.1 Hollingov-Tannerov model

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= r_1 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{qNP}{N+a}, \\ \frac{dP}{dt} &= r_2 P \left(1 - \frac{P}{hN}\right)\end{aligned}\tag{1.12}$$

Premenné  $N(t)$  a  $P(t)$  označujú populáciu koristi a dravca v čase  $t$ , parametre  $r_1$  a  $r_2$  určujú ich miery rastu. Hodnota  $k$  je nosná kapacita prostredia, teda maximálny možný počet členov, ktorý môže populácia koristi nadobudnúť bez toho, aby začala vymierať na nedostatok potravy. Člen  $hN$  označuje nosnú kapacitu prostredia pre populáciu dravca, pričom maximálny možný počet dravcov, ktorí v danom prostredí prežijú, je podmienený populáciou koristi. Teda parameter  $h$  vyjadruje mieru kvality koristi ako potravy pre dravcov. Parameter  $q$  označuje maximálny počet koristi, ktorý môže byť ulovený dravcom za čas  $t$  a parameter  $a$  označuje hodnotu nasýtenia dravca. Všetky parametre sú kladné. ([2], [6], [7])

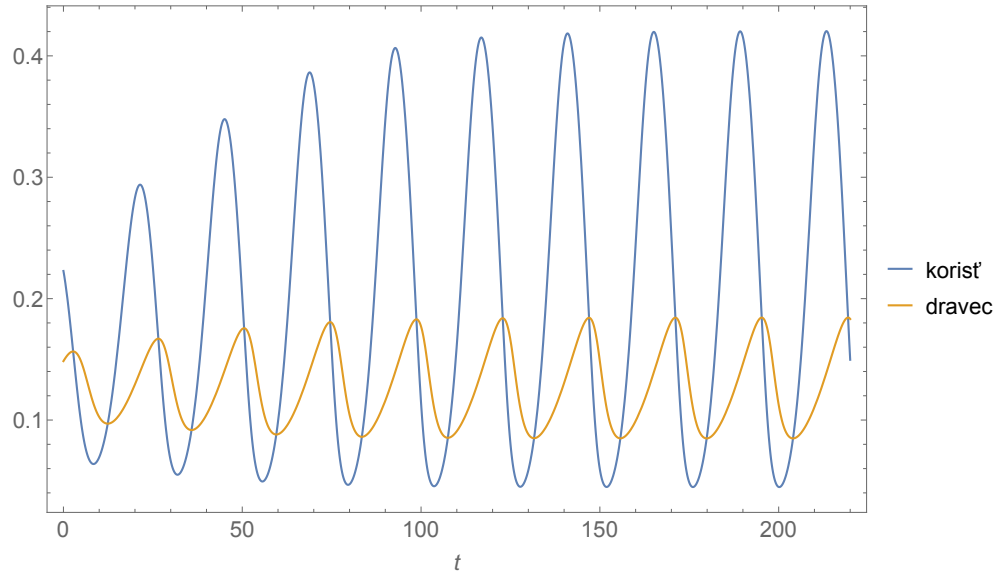
Hollingov-Tannerov model upravíme zavedením bezrozmerných premenných  $u$  a  $v$

a zdefinovaním nových parametrov  $r, b, c$ :

$$\begin{aligned} u(\tau) &= \frac{N}{k}, & v(\tau) &= \frac{P}{hk}, & \tau &= r_1 t, \\ r &= \frac{r_2}{r_1}, & b &= \frac{a}{k}, & c &= \frac{qh}{r_1} \end{aligned} \quad (1.13)$$

Systém (1.12) teda upravíme na tvar:

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= u(1-u) - \frac{cuv}{u+b}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= rv \left(1 - \frac{v}{u}\right) \end{aligned} \quad (1.14)$$



Obr. 1.3: Príklad vývoja populácii dravca a koristi v Hollingovom-Tannerovom modeli pre parametre  $r = 0.1, c = 3$  a  $b = 0.3$ . Môžeme vidieť, že zo začiatku sa obidve populácie zväčšujú, no po určitom čase začnú rásť a klesať pravidelne.

Hollingov-Tannerov model má dve ekvilibriá. Prvé ekvilibrium je triviálne, nastane práve vtedy, keď

$$u = 1 \wedge v = 0.$$

Teda v prípade, keď neexistuje populácia dravca.

Jacobiho matica Hollingovho-Tannerovho modelu:

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2u - \frac{cvb}{(u+b)^2} & -\frac{cv}{(u+b)^2} \\ \frac{rv^2}{u^2} & r(1 - \frac{2v}{u}) \end{pmatrix} \quad (1.15)$$

Vlastné hodnoty Jacobiho matice v bode  $(1, 0)$ :

$$\det(J(1, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & 0 \\ 0 & r - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + \lambda(1 - r) - r = 0$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = r$$

Keďže vlastné hodnoty  $\lambda_1$  a  $\lambda_2$  sú obe reálne a majú navzájom rôzne znamienka, ekvilibrium  $(1, 0)$  je sedlovým bodom.

Druhé ekvilibrium môžeme vyjadriť nasledovne:

$$v = u \quad \wedge \quad u^2 + (b + c - 1)u - b = 0.$$

Zaujímajú nás len nezáporné hodnoty pre  $u$  a  $v$ . Jediný taký bod označíme  $(u^*, v^*)$ , kde

$$u^* = v^* = \frac{1 - b - c + \sqrt{(b + c - 1)^2 + 4b}}{2}. \quad (1.16)$$

Pri vyšetrovaní stability ekvilibria systém (1.14) linearizujeme, uvažujeme len v okolí bodu  $(u^*, v^*)$ . Jacobiho matica Hollingovho-Tannerovho modelu v bode  $(u^*, v^*)$ :

$$J(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} u^* \left( \frac{cu^*}{(u^* + b)^2} - 1 \right) & \frac{-cu^*}{u^* + b} \\ r & -r \end{pmatrix} \quad (1.17)$$

Vlastné hodnoty Jacobiho matice sú dané vzťahom (1.9). Aby bolo ekvilibrium stabilné, je nevyhnutné, aby  $\text{Re}(\lambda) < 0$ . Nutné a postačujúce podmienky stability preto sú

$$\text{tr}(J) < 0 \implies u^* \left( \frac{cu^*}{(u^* + b)^2} - 1 \right) - r < 0, \quad (1.18)$$

$$\det(J) > 0 \implies -u^* r \left( \frac{cu^*}{(u^* + b)^2} - 1 \right) + \frac{rcu^*}{u^* + b} > 0. \quad (1.19)$$

Keďže  $c > 0$  aj  $d > 0$ , podmienka (1.19) bude vždy splnená. Dosadením (1.16) za  $u^*$  dostaneme podmienky na stabilitu ekvilibria, ktoré sú závislé na parametroch  $r$ ,  $b$  a  $c$  a teda aj na pôvodných parametroch  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $k$ ,  $q$ ,  $a$  a  $h$  z (1.12).

Aby bolo ekvilibrium centrom, potrebujeme zaistiť rýdzoimaginárnosť vlastných čísel  $\lambda_{\pm}$ . To nastane len v prípade, keď  $\text{Re}(\lambda) = 0$ , čiže práve vtedy, keď  $\text{tr}(J) = 0$ .

$$\text{tr}(J) = 0 \iff r = u^* \left( \frac{cu^*}{(u^* + b)^2} - 1 \right). \quad (1.20)$$

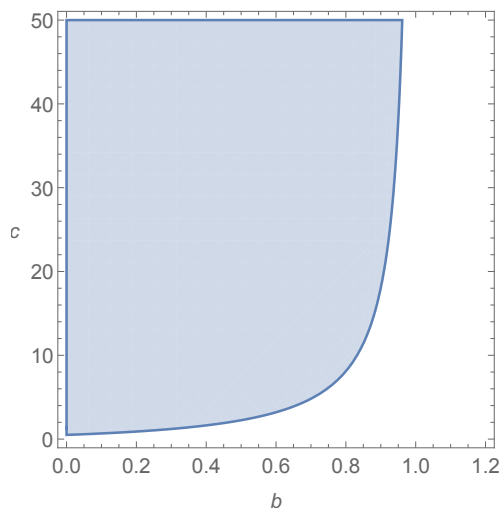
Vlastné čísla vieme potom vyjadriť ako funkcie premenných  $b, c$ :  $\lambda_{\pm} = \pm i \sqrt{\det(J)}$ .

Vlastné čísla budú rýdzoimaginárne práve vtedy, keď parameter  $r$  bude funkciou

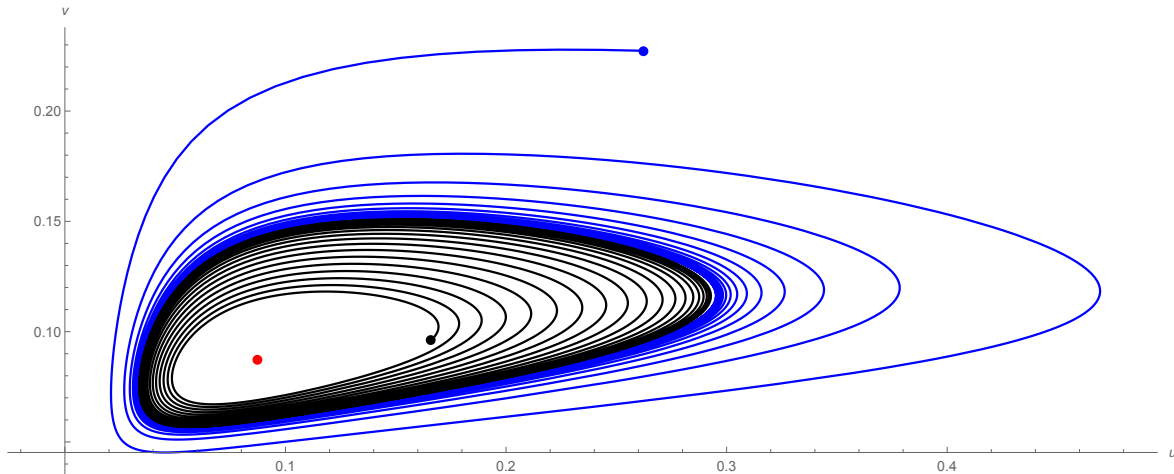
premenných  $b$  a  $c$ , teda  $r = \hat{r}(b, c)$  spĺňajúce podmienku (1.20).

Pre fixné hodnoty  $b$  a  $c$  sa stabilita ekvilbria mení pre  $r < \hat{r}$  a  $r > \hat{r}$ . V prípade  $r > \hat{r}$  bude ekvilbrium stabilné, v opačnom prípade nestabilné.

Z (1.13) je parameter  $r$  definovaný ako podiel kladných čísel. Aby  $r > 0$ , je potrebné určiť podmienky pre hodnoty parametrov  $b$  a  $c$ .

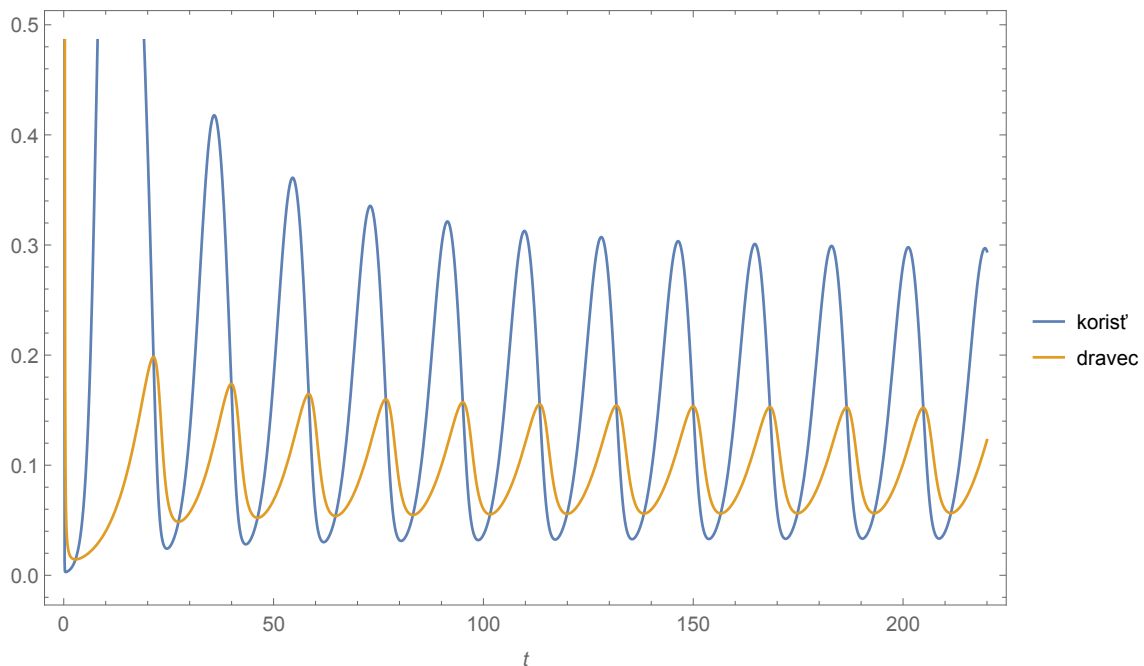


Obr. 1.4: Prípustná oblasť pre parametre  $b$  a  $c$ , kde  $\hat{r}$  nadobúda kladné hodnoty.



Obr. 1.5: Konkrétny príklad limitného cyklu systému (1.14) pre parametre  $b = 0.2$  a  $c = 3$ .





Obr. 1.6: Vývoj populácií v čase  $t$  pre parametre  $b = 0.2$  a  $c = 3$ . Obidve populácie začínajú vo vysokých hodnotách a postupne klesajú. Po určitom čase ale začnú rásť a klesať pravidelne.

### 1.2.2 Vlastný model

Nasledujúci model je modifikáciou pôvodného Lotkovho-Volterrovho modelu. Hlavný rozdiel spočíva v tom, že existuje člen  $-N^2\epsilon$ ,  $\epsilon > 0$ , ktorý označuje úmrtnosť koristi, na ktorú nemá vplyv dravec a teda ani nijako neprispieva k rastu populácie dravca. V prírode môže ísť napríklad o určitú formu kanibalizmu v populácii koristi, najčastejšie, keď počet členov prekročí istú medznú hodnotu.

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N(a - bP) - N^2\epsilon, \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d)\end{aligned}\tag{1.21}$$

Tento systém nadobúda rovnovážny stav v troch bodoch.

Prvým z nich je bod  $(0, 0)$ , čiže triviálne ekvilibrium, keď neexistuje ani populácia dravca, ani populácia koristi.

Jacobiho matica systému (1.21):

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} a - Pb - 2N\epsilon & -Nb \\ Pc & Nc - d \end{pmatrix}\tag{1.22}$$

V bode  $(0, 0)$  nadobúda Jacobiho matica také isté hodnoty, ako v pôvodnom Lotkovom-

Volterrovom modeli:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \quad (1.23)$$

Vlastné čísla sú  $\lambda_1 = a$  a  $\lambda_2 = -d$ , teda toto ekvilibrium je sedlovým bodom.

Druhé ekvilibrium nastáva v bode  $(\frac{a}{\epsilon}, 0)$  čiže vtedy, keď neexistuje populácia dravca. Jacobiho matica v bode  $(\frac{a}{\epsilon}, 0)$ :

$$J(\frac{a}{\epsilon}, 0) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{ab}{\epsilon} \\ 0 & \frac{ac}{\epsilon} - d \end{pmatrix} \quad (1.24)$$

Vlastné hodnoty sú  $\lambda_1 = -a$  a  $\lambda_2 = \frac{ac}{\epsilon} - d$ . Pri vyšetrovaní stability rozlišujeme dva prípady. Buď  $\lambda_2 < 0$  alebo  $\lambda_2 > 0$ . Prípad, kedy  $\lambda_2 < 0$ , teda  $\frac{ac}{\epsilon} < d$  je stabilným ekvilibrium (zdrojom), v opačnom prípade ide o sedlový bod.

Tretie ekvilibrium systém nadobúda v bode  $(\frac{d}{c}, \frac{ca-d\epsilon}{cb})$ .

$$J(\frac{d}{c}, \frac{ca-d\epsilon}{cb}) = \begin{pmatrix} -\frac{d\epsilon}{c} & -\frac{db}{c} \\ \frac{ac-d\epsilon}{b} & 0 \end{pmatrix} \quad (1.25)$$

Vlastné hodnoty sú

$$\lambda_{\pm} = \frac{-d\epsilon \pm \sqrt{d^2\epsilon^2 - 4dc(ac - d\epsilon)}}{2c}.$$

Stabilita ekvilibria závisí od parametrov  $a, d, c, \epsilon$ . Existuje niekoľko možností:

- $\lambda_{\pm}$  sú rýdzoimaginárne a  $\lambda_+ = \overline{\lambda_-}$ . Táto možnosť nastane práve vtedy, keď  $\text{tr}(J) = d\epsilon = 0$ , parameter  $d > 0$ , preto tento prípad nastane len a len vtedy, keď  $\epsilon = 0$ , čiže, keď v rovnici (1.21) neexistuje člen  $-N^2\epsilon$ .
- $\text{Re}(\lambda) < 0$ , teda ekvilibrium je stabilné.  $\text{Re}(\lambda) < 0$  práve vtedy, keď  $ac > d\epsilon$ . V opačnom prípade ( $ac < d\epsilon$ ) dostaneme na druhej súradnici ekvilibria zápornú hodnotu. Možnosť, že  $ac = d\epsilon$  zmení ekvilibrium  $(\frac{d}{c}, \frac{ca-d\epsilon}{cb})$  na  $(\frac{a}{\epsilon}, 0)$ , opísané vyššie.

## Príklad

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(a - bP) - (N - N_0)^2\epsilon, \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d) \end{aligned} \quad (1.26)$$

Nech parametre  $a, b, c, d, N_0$  sú kladné a pre  $\epsilon$  platí:

$$\epsilon = 0 \iff N \leq N_0$$

$$\epsilon > 0 \iff N > N_0.$$

Teda predpokladajme, že v populácii koristi neexistuje člen  $-N^2\epsilon$ , čiže úmrtnosť, na ktorú nemá vplyv dravec, kým počet členov populácie koristi  $N$  nedosiahne nejakú konkrétnu hodnotu  $N = N_0$ .

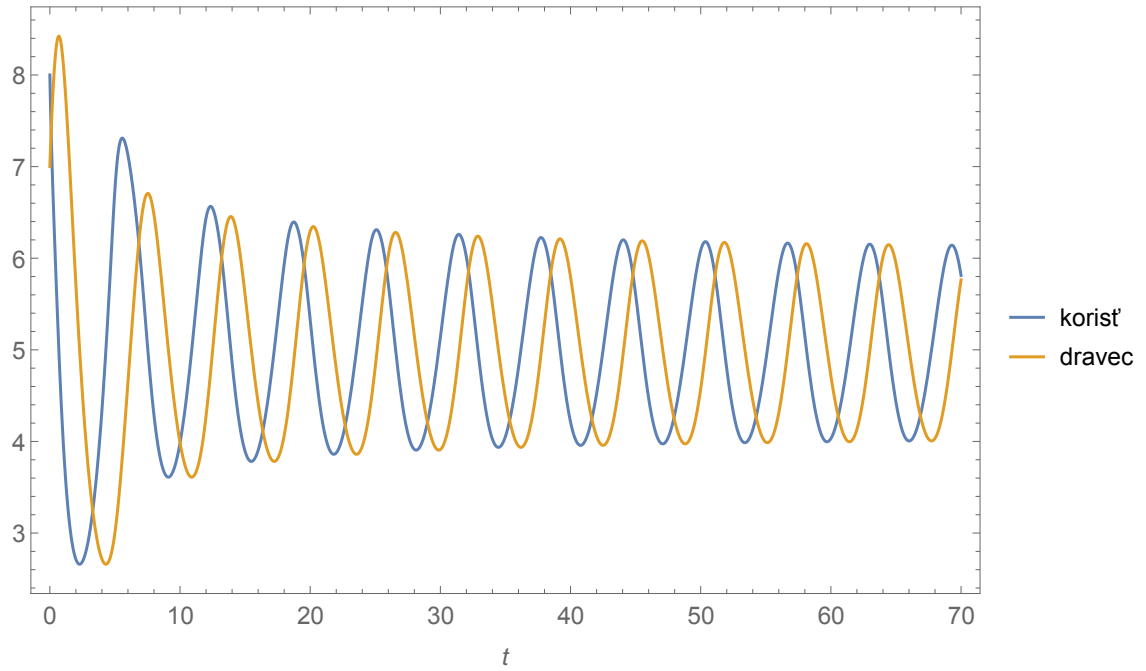
Netriviálne ekvilibrium systému (1.26) sa nadobúda v bode  $\left(\frac{d}{c}, \frac{ad-c(\frac{d}{c}-N_0)^2\epsilon}{db}\right)$ .

Systém (1.26) aj ekvilibrium pre  $N \leq N_0$  sú rovnaké, ako v Lotkovom-Volterrovom modeli (1.1), (1.2).

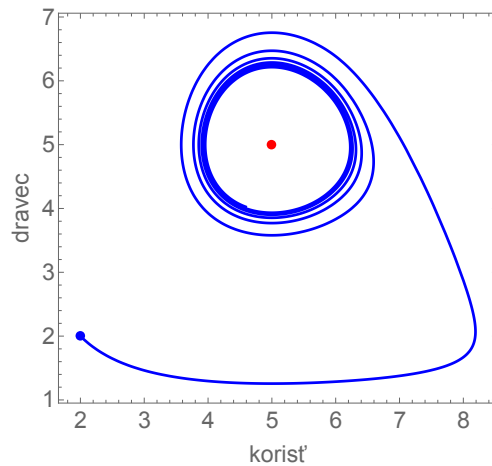
Pri skúmaní stability ekvilbria  $\left(\frac{d}{c}, \frac{ad-c(\frac{d}{c}-N_0)^2\epsilon}{db}\right)$  systému (1.26) dostávame z Jacobiho matice nasledujúce vlastné čísla:

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left( -\epsilon \left( \frac{d}{c} - N_0^2 \frac{c}{d} \right) \pm \sqrt{\epsilon^2 \left( \frac{d}{c} - N_0^2 \frac{c}{d} \right)^2 - 4 \left( ad - c \left( \frac{c}{d} - N_0^2 \right) \epsilon \right)} \right)$$

Vlastné hodnoty ekvilbria budú rýdzoimaginárne práve vtedy, keď  $-\epsilon \left( \frac{d}{c} - N_0^2 \frac{c}{d} \right) = 0$ , čo ale nastane len v prípade, že  $\frac{d}{c} = N_0$ . Vlastné hodnoty budú vtedy  $\lambda_1 = i\sqrt{ad}$  a  $\lambda_2 = -i\sqrt{ad}$ . Čo ale znamená, že ekvilibrium  $\left(\frac{d}{c}, \frac{ad-c(\frac{d}{c}-N_0)^2\epsilon}{db}\right)$  bude centrom len a len vtedy, keď veľkosť populácie koristi nadobudne hodnotu  $N_0$ .



Obr. 1.7: Konkrétny príklad vývoja populácie koristi  $N$  a populácie dravca  $P$  v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $a = d = \epsilon = 1$ ,  $b = c = 0.2$  a  $N_0 = 6$ . Môžeme vidieť, že obidve populácie začínajú vo vysokých hodnotách, no postupne sa ustália. Rast a klesanie budú pre obidve populácie pravidelné, periodické.



Obr. 1.8: Fázový portrét systému (1.26). Červený bod označuje ekvilibrium, ktoré je pre hodnoty parametrov  $a = d = \epsilon = 1$ ,  $b = c = 0.2$  a  $N_0 = 5$  centrom. Počiatočná hodnota populácie  $N$  je menšia ako hodnota parametra  $N_0 = 5$ , no môžeme vidieť, že po nejakom čase ju prekročí a trajektória bude v okolí ekvilbria periodická.

## Kapitola 2

# Trojrozmerné modely Lotkovho-Volterrovho typu

Pod systémami Lotkovho-Volterrovho typu rozumieme populačné modely, kde pri neprítomnosti dravca populácia koristi exponenciálne rastie, rast populácie dravca je závislý len na populácii koristi a apetít dravca nie je nijako obmedzený.

### 2.1 Modifikácia LV modelu pre jednu populáciu dravca a dve populácie koristi

Prvý príklad trojrozmerného modelu typu dravec-koristi pozostáva z dvoch rôznych populácií koristi a jednej populácie dravca:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xz, \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma y - \delta yz, \\ \frac{dz}{dt} &= -\epsilon z + z(\zeta x + \eta y)\end{aligned}\tag{2.1}$$

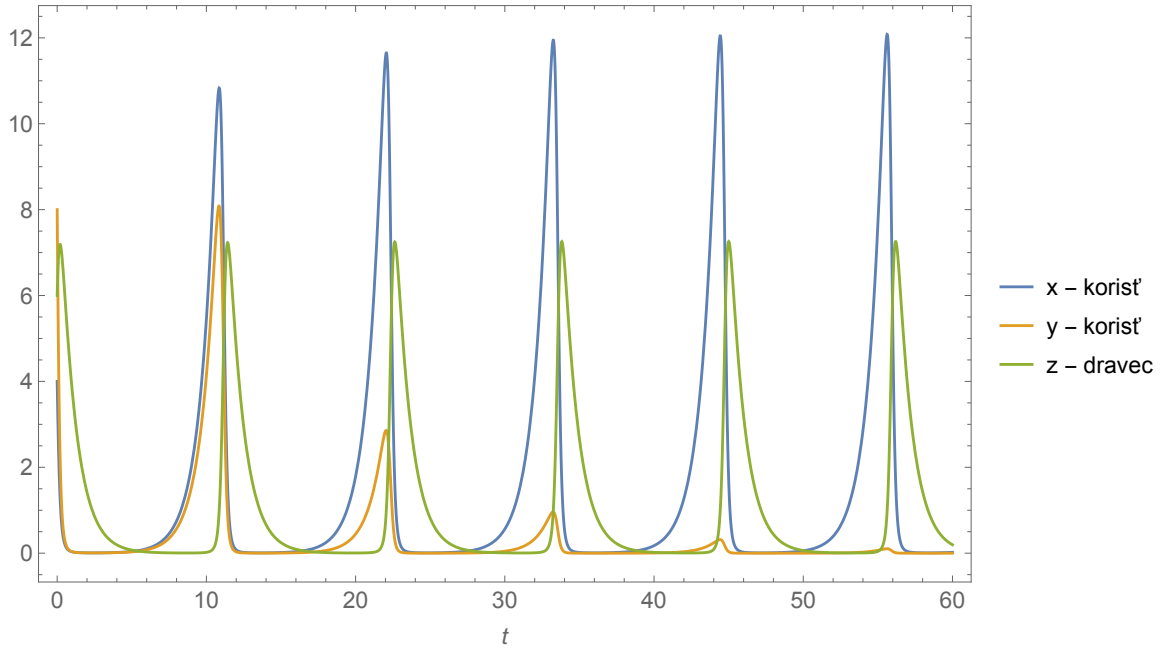
Premenné  $x$  a  $y$  označujú populácie dvoch rôznych druhov koristi, premenná  $z$  označuje populáciu dravca. Parametre  $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \epsilon, \zeta$ , a  $\eta$  sú kladné. Systém (2.1) môžeme upraviť na tvar:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x - xz, \\ \frac{dy}{dt} &= y - ayz, \\ \frac{dz}{dt} &= -z + z(bx + cy)\end{aligned}\tag{2.2}$$

V prípade, že parameter  $a = 1$ , bude fázovou trajektóriou systému (2.2) uzavretá krivka.

Jacobiho matica systému (2.2):

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - z & 0 & -x \\ 0 & 1 - az & -ay \\ bz & cz & bx + cy - 1 \end{pmatrix} \quad (2.3)$$



Obr. 2.1: Konkrétny príklad vývoja populácií koristi  $x$  a  $y$  a populácie dravca  $z$  pre hodnoty parametrov  $a = 1.1$ ,  $b = 0.6$  a  $c = 0.1$ . Je vidieť, že populácia korisť  $y$  smeruje k vyhynutiu, pretože parameter  $a > 1$  (pre  $a < 1$  by populácia korisť  $x$ ). Populácie dravca a korisť  $x$  rastú a klesajú pravidelne, periodicky.

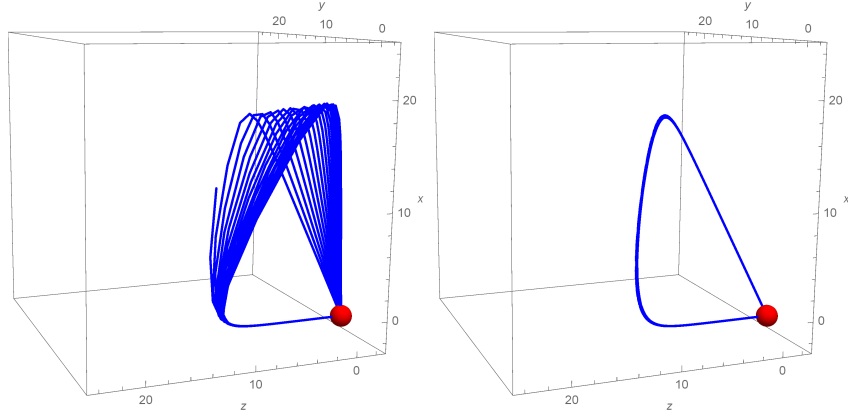
Systém (2.2) nadobúda rovnovážny stav v nasledujúcich bodoch:

Prvé ekvilibrium systému (2.2) je triviálne, nadobúda sa v bode  $(0, 0, 0)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho matice:

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)^2(-1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = 1, \quad \lambda_3 = 1$$

Keďže jedna vlastná hodnota je záporná a ostatné dve sú kladné, ekvilibrium je sedlovým bodom.



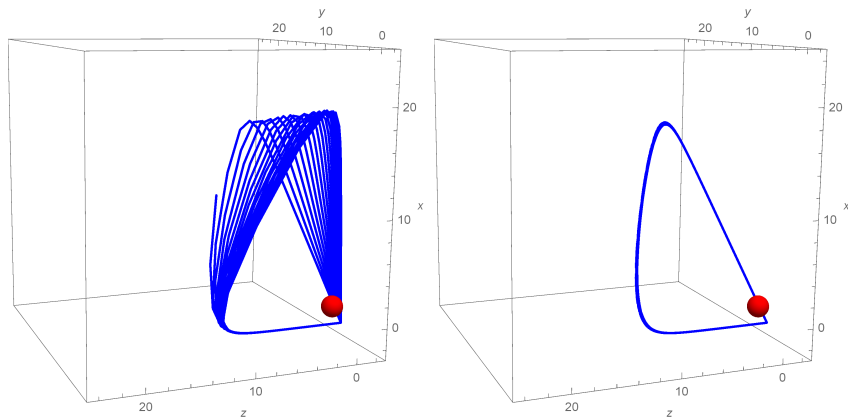
Obr. 2.2: Vývoj populácii koristií a dravca pre parametre  $a = 1.01$ ,  $b = 0.6$  a  $c = 0.1$  vľavo, pre  $a = 1$ , vpravo. V prípade, že  $a = 1$  vzniká uzavretá trajektória.

Druhé ekvilibrium systému sa nadobúda v bode  $\left(\frac{1}{b}, 0, 1\right)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho matice:

$$\det \left( J\left(\frac{1}{b}, 0, 1\right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} -\lambda & 0 & -\frac{1}{b} \\ 0 & 1 - a - \lambda & 0 \\ b & c & -\lambda \end{vmatrix} = (1 - a - \lambda)(1 + \lambda^2) = 0$$

$$\lambda_1 = 1 - a, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

Stabilita ekvilibria  $\left(\frac{1}{b}, 0, 1\right)$  závisí na hodnote parametra  $a$ . Keďže  $\lambda_2 = \overline{\lambda_3}$ , ekvilibrium bude pre  $a = 1$  neutrálnym bodom.



Obr. 2.3: Vývoj populácii koristií a dravca pre parametre  $a = 1.01$ ,  $b = 0.6$  a  $c = 0.1$  vľavo, pre  $a = 1$  vpravo.

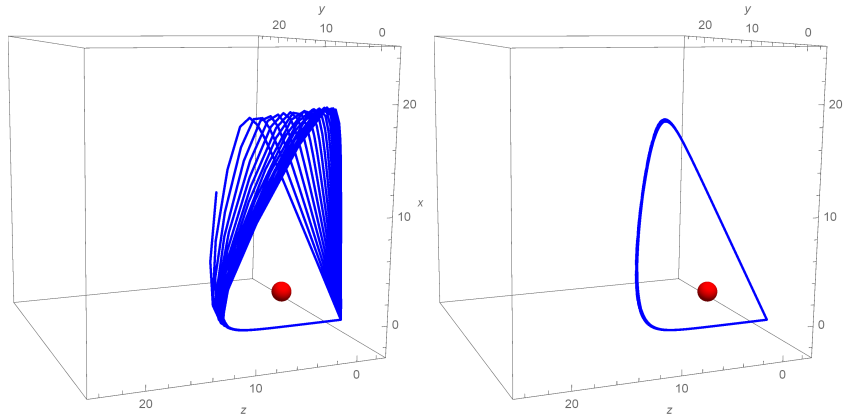
Tretie ekvilibrium systému sa nadobúda v bode  $\left(0, \frac{1}{c}, \frac{1}{a}\right)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho

matice:

$$\det \left( J \left( 0, \frac{1}{c}, \frac{1}{a} \right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} 1 - \frac{1}{a} - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & -\lambda & -\frac{a}{c} \\ \frac{b}{a} & \frac{c}{a} & -\lambda \end{vmatrix} = \left( 1 - \frac{1}{a} - \lambda \right) (1 + \lambda^2) = 0$$

$$\lambda_1 = 1 - \frac{1}{a}, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

$\lambda_2 = \overline{\lambda_3}$ . Stabilita ekvilibria  $\left( 0, \frac{1}{c}, \frac{1}{a} \right)$  závisí na hodnote  $\lambda_1$ , teda ekvilibrium bude neutrálnym bodom práve vtedy, keď hodnota parametra  $a = 1$ .



Obr. 2.4: Vývoj populácii koristií a dravca pre parametre  $a = 1.01$ ,  $b = 0.6$  a  $c = 0.1$  vľavo, pre  $a = 1$  vpravo.

Ďalšie možné ekvilibrium  $(x, y, z)$  systému (2.2) nastane práve vtedy, keď  $z = 1, y \neq 0$  a hodnota parametra  $a = 1$ . V tomto prípade prvé dve súradnice ekvilibria môžeme určiť z tretej rovnice systému (2.2):

$$bx^* + cy^* = 1. \quad (2.4)$$

Všetky body  $(x^*, y^*, 1)$  budú ekvilibriami systému (2.2).

Vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (2.2):

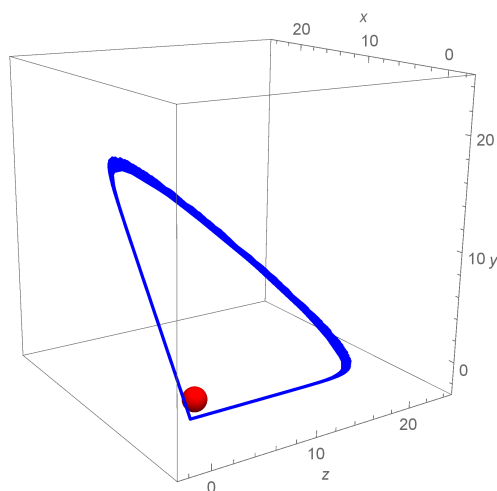
$$\det(J(x^*, y^*, 1) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\lambda & 0 & -x^* \\ 0 & -\lambda & -y^* \\ b & c & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda(-bx^* - cy^* - \lambda^2) = 0$$

$$\lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

Pre všetky ekvilibriá  $(x^*, y^*, 1)$  spĺňajúce rovnicu (2.4) sú vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (2.2) rovnaké, nezávisia na parametroch  $b$  a  $c$ . Preto všetky body



$(x^*, y^*, 1)$  budú neutrálnymi bodmi systému (2.2).



Obr. 2.5: Vývoj populácii koristi a dravca pre parametre  $a = 1$ ,  $b = 0.3$  a  $c = 0.6$ . Ekvilibrium je v bode  $(1, 1, 1)$ .

## 2.2 Modifikácia LV modelu pre dve populácie dravcov a jednu populáciu koristi

Druhým príkladom trojrozmerného modelu typu dravec-korist je systém pozostávajúci z troch premenných  $x$ ,  $y$  a  $z$ , ktoré označujú populáciu koristi a dve rôzne populácie dravcov.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - x(\beta y + \gamma z), \\ \frac{dy}{dt} &= -\delta y + \epsilon xy, \\ \frac{dz}{dt} &= -\zeta z + \eta xz\end{aligned}\tag{2.5}$$

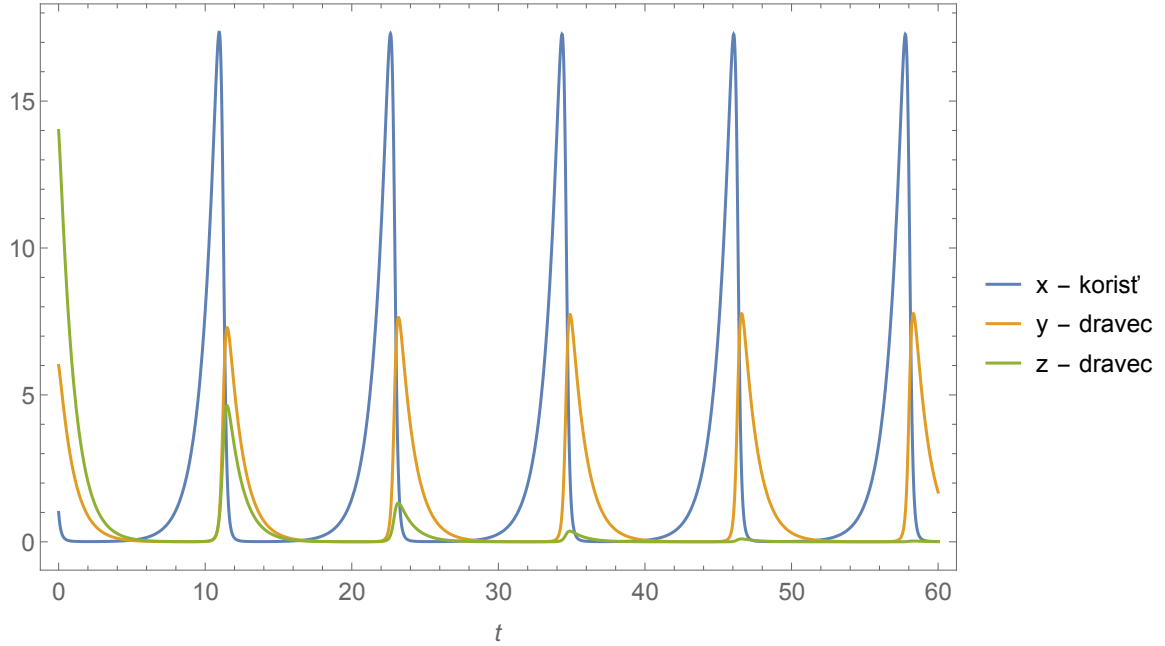
Premenná  $x$  označuje populáciu koristi, premenné  $y$  a  $z$  označujú populácie dravcov. Parametre  $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \epsilon, \zeta$ , a  $\eta$  sú kladné. Systém (2.4) môžeme upraviť na tvar:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x - x(y + az), \\ \frac{dy}{dt} &= -y + bxy, \\ \frac{dz}{dt} &= -z + cxz\end{aligned}\tag{2.6}$$

V prípade, že parametre  $b$  a  $c$  sa rovnajú, fázovou trajektóriou systému (2.6) bude uzavretá krivka. Systém (2.6) nadobúda rovnovážny stav v troch bodoch.

Jacobiho matica systému (2.5):

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - y - az & -x & -ax \\ by & bx - 1 & 0 \\ cz & 0 & cx - 1 \end{pmatrix} \quad (2.7)$$



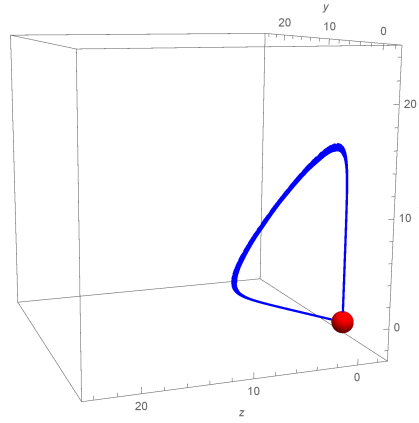
Obr. 2.6: Konkrétny príklad vývoja populácie koristi  $x$  a populácií dravcov  $y$  a  $z$  pre hodnoty parametrov  $a = 0.1$ ,  $b = 0.45$  a  $c = 0.4$ . Vidíme, že populácia dravca  $z$  vyhynie, zatiaľ čo populácie dravca  $y$  a koristi  $x$  rastú a klesajú pravidelne.

Prvé ekvilibrium je triviálne, nadobúda sa v bode  $(0, 0, 0)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho matice:

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & -1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (-1 - \lambda)^2(1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = -1$$

Ekvilibrium  $(0, 0, 0)$  je sedlovým bodom.



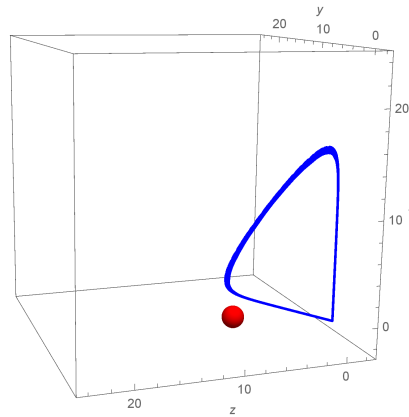
Obr. 2.7: Vývoj populácii dravcov a koristi pre parametre  $a = 0.1$ ,  $b = 0.65$  a  $c = 0.65$ .

Druhé ekvilibrium systému sa nadobúda v bode  $\left(\frac{1}{c}, 0, \frac{1}{a}\right)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho matice:

$$\det \left( J\left(\frac{1}{c}, 0, \frac{1}{a}\right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{1}{c} & -\frac{a}{c} \\ 0 & \frac{b}{c} - 1 - \lambda & 0 \\ \frac{c}{a} & 0 & -\lambda \end{vmatrix} = \left(\frac{b}{c} - 1 - \lambda\right)(1 + \lambda^2) = 0$$

$$\lambda_1 = \frac{b}{c} - 1, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

Ekvilibrium  $\left(\frac{1}{c}, 0, \frac{1}{a}\right)$  bude neutrálnym bodom práve vtedy, keď  $\lambda_1 = 0$ , teda práve vtedy, keď pre parametre  $b$  a  $c$  bude platiť, že  $b = c$ .



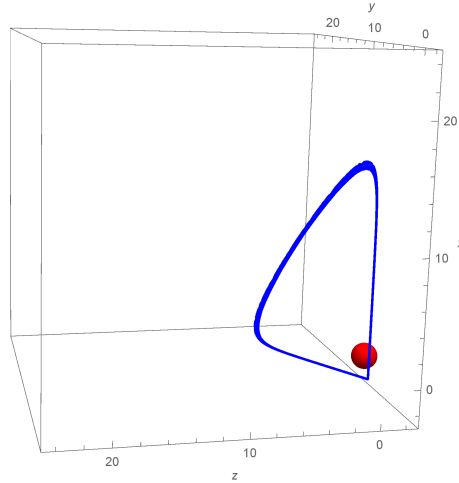
Obr. 2.8: Vývoj populácii dravcov a koristi pre parametre  $a = 0.1$ ,  $b = 0.65$  a  $c = 0.65$ .

Tretie ekvilibrium systému sa nadobúda v bode  $\left(\frac{1}{b}, 1, 0\right)$ . Vlastné hodnoty Jacobiho matice:

$$\det \left( J\left(\frac{1}{b}, 1, 0\right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{1}{b} & -\frac{a}{b} \\ b & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & \frac{c}{b} - 1 - \lambda \end{vmatrix} = \left(\frac{c}{b} - 1 - \lambda\right)(1 + \lambda^2) = 0$$

$$\lambda_1 = \frac{c}{b} - 1, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

Stabilita ekvlibria  $\left(\frac{1}{b}, 1, 0\right)$  závisí na hodnote parametrov  $b$  a  $c$ : pre  $c = b$  bude ekvilibrium neutrálnym bodom.

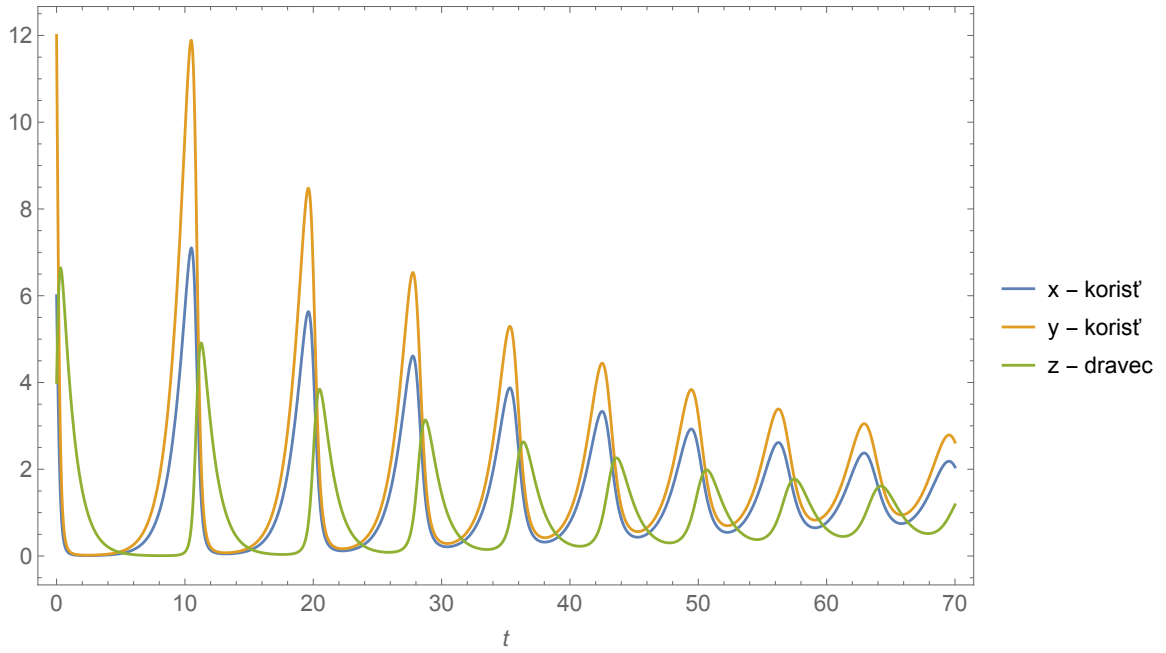


Obr. 2.9: Vývoj populácii dravcov a koristi pre parametre  $a = 0.1$ ,  $b = 0.65$  a  $c = 0.65$ .

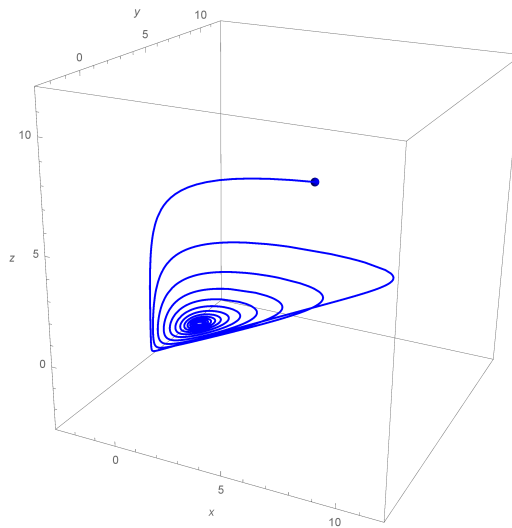
## 2.3 Trojrozmerný model s logistickým obmedzením na populáciu koristi

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x \left( 1 - \frac{x}{k_x} \right) - xz, \\ \frac{dy}{dt} &= y \left( 1 - \frac{y}{k_y} \right) - ayz, \\ \frac{dz}{dt} &= -z + z(bx + cy) \end{aligned} \tag{2.8}$$

System (2.8) opisuje populačný model s logistickým obmedzením na populáciách oboch koristií. Koeficient  $k_x$  (resp.  $k_y$ ) označuje nosnú kapacitu prostredia pre populáciu koristi  $x$  (resp.  $y$ ). Parametre  $a, b, c, k_x$  a  $k_y$  sú kladné.



Obr. 2.10: Konkrétny príklad vývoja populácií systému (2.8) v čase  $t$  pre zvolené parametre  $a = 1.01$ ,  $b = 0.6$ ,  $c = 0.1$ ,  $k_x = 16$  a  $k_y = 24$ . Môžeme vidieť, že všetky tri populácie klesajú.



Obr. 2.11: Vývoj populácií systému (2.8) pre zvolené parametre  $a = 1.01$ ,  $b = 0.6$ ,  $c = 0.1$ ,  $k_x = 16$  a  $k_y = 24$ .

Jacobiho matica systému (2.8):

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2x}{k_x} - z & 0 & -x \\ 0 & 1 - \frac{2y}{k_y} - az & -ay \\ bz & cz & bx + cy - 1 \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

Systém (2.8) nadobúda ekvilibrium v siedmich bodoch. Tri ekvilibriá ( $E_1$ ,  $E_2$  a  $E_5$ )

sa nachádzajú v rovine  $x = 0$ , tri ( $E_1, E_3$  a  $E_6$ ) v rovine  $y = 0$ , štyri ( $E_1, E_2, E_3$  a  $E_4$ ) v rovine  $z = 0$  a jedno ekvilibrium ( $E_7$ ) je vnútorným bodom priestoru.

- $E_1 = (0, 0, 0)$ ,
- $E_2 = (0, k_y, 0)$ ,
- $E_3 = (k_x, 0, 0)$ ,
- $E_4 = (k_x, k_y, 0)$ ,
- $E_5 = \left(0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y}\right)$ ,
- $E_6 = \left(\frac{1}{b}, 0, 1 - \frac{1}{bk_x}\right)$ ,
- $E_7 = \left(k_x \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y+bk_x}, k_y \frac{bk_x(1-a)+a}{ack_y+bk_x}, \frac{bk_x+ck_y-1}{ack_y+bk_x}\right)$ .

Keďže počet členov populácie je nezáporné číslo, je potrebné zaistiť, aby všetky súradnice ekvilibrií boli nezáporné. Preto pre  $E_5$

$$ck_y \geq 1,$$

pre  $E_6$

$$bk_x \geq 1$$

a pre  $E_7$ :

$$ck_y(1-a) \leq 1, \quad bk_x(a-1) \leq a, \quad bk_x + ck_y \geq 1.$$

**Triviálne ekvilibrium**  $(0, 0, 0)$

Vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (2.8):

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)^2(-1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = 1, \quad \lambda_3 = -1$$

Všetky vlastné hodnoty sú reálne čísla, dve z nich sú kladné a jedna je záporná. Preto je ekvilibrium  $(0, 0, 0)$  sedlovým bodom.

**Stacionárny bod**  $(0, k_y, 0)$

$$\det(J(0, k_y, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & -1 - \lambda & -ak_y \\ 0 & 0 & ck_y - 1 - \lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)(-1 - \lambda)(ck_y - 1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = ck_y - 1$$

Všetky né hodnoty sú reálne čísla, aspoň jedna vlastná hodnota je kladná a aspoň jedna je záporná. Ekvilibrium  $(0, k_y, 0)$  je preto sedlovým bodom nezávisle nvlasta hodnotách parametrov  $c$  a  $k_y$ .

**Stacionárny bod**  $(k_x, 0, 0)$

$$\det(J(k_x, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & 0 & -k_x \\ 0 & 1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & bk_x - 1 - \lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)(-1 - \lambda)(bk_x - 1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = bk_x - 1$$

Ekvilibrium  $(k_x, 0, 0)$  je, ako v predchádzajúcom prípade, sedlovým bodom nezávisle na hodnotách parametrov  $b$  a  $k_x$ .

**Stacionárny bod**  $(k_x, k_y, 0)$

$$\det(J(k_x, k_y, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & 0 & -k_x \\ 0 & -1 - \lambda & -ak_y \\ 0 & 0 & bk_x + ck_y - 1 - \lambda \end{vmatrix} =$$

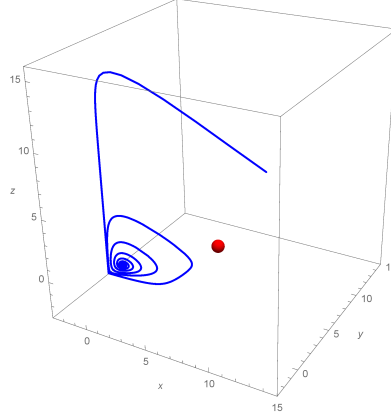
$$= (-1 - \lambda)^2(bk_x + ck_y - 1 - \lambda) = 0$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = bk_x + ck_y - 1$$

Ekvilibrium  $(k_x, k_y, 0)$  bude sedlovým bodom práve vtedy, keď pre hodnoty parametrov  $b, c, k_x$  a  $k_y$  platí:  $bk_x + ck_y > 1$ . V opačnom prípade bude ekvilibrium stabilným uzlovým bodom.

Prípád, kedy je ekvilibrium nestabilné (teda  $bk_x + ck_y > 1$ ) nastane napríklad vtedy, keď nosná kapacita prostredia  $k_x$  (resp.  $k_y$ ) je dostatočne veľká. Pre veľmi veľké hodnoty parametra  $k_x$  (resp.  $k_y$ ) stačia aj malé hodnoty parametra  $b$  (resp.  $c$ ) na to, aby bolo ekvilibrium nestabilné. Čo znamená, že ak je populácia jednej z koristií takmer neobmedzená (teda nosná kapacita prostredia je vysoká), populácia dravca bude rásť, aj keď koeficient opisujúci vplyv koristi na rast populácie dravca bude malý. (Konkrétne, napríklad ak  $k_x = 15$  a  $b = 0.1$ , ekvilibrium bude nestabilné.)

Podobne, ak bude koeficient, ktorý opisuje vplyv populácie koristi na rast populácie dravca vysoký, stačí nízka hodnota nosnej kapacity prostredia. (Napríklad  $k_x = 1$  a  $b = 2$ , tak  $bk_x + ck_y > 1$ .)



Obr. 2.12: Ukážka vývoja populácií koristi a dravca pre parametre  $a = 1.2, b = 0.6, c = 1, k_x = 5$  a  $k_y = 7$ . Pre tieto hodnoty je ekvilibrum  $(k_x, k_y, 0)$  sedlovým bodom.

### Stacionárny bod $\left(0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y}\right)$

Pri vyšetřovaní stability ekvilibria  $\left(0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y}\right)$  potrebujeme zaistiť, aby boli všetky súradnice nezáporné, preto stačí uvažovať len  $ck_y \geq 1$ .

$$\begin{aligned} \det \left( J \left( 0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y} \right) - \lambda I \right) &= \begin{vmatrix} \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y} - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 2 - \frac{3}{ck_y} - \lambda & -\frac{a}{c} \\ \frac{b}{a} \frac{ck_y-1}{ck_y} & \frac{1}{a} \frac{ck_y-1}{k_y} & -\lambda \end{vmatrix} = \\ &= \left( \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y} - \lambda \right) \left( \lambda^2 + \left( \frac{3}{ck_y} - 2 \right) \lambda + \frac{ck_y-1}{ck_y} \right) = 0 \end{aligned}$$

$$\lambda_1 = \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y}, \quad \lambda_2 = 1 - \frac{3}{2ck_y} + \frac{\sqrt{9-11ck_y}}{2ck_y}, \quad \lambda_3 = 1 - \frac{3}{2ck_y} - \frac{\sqrt{9-11ck_y}}{2ck_y}$$

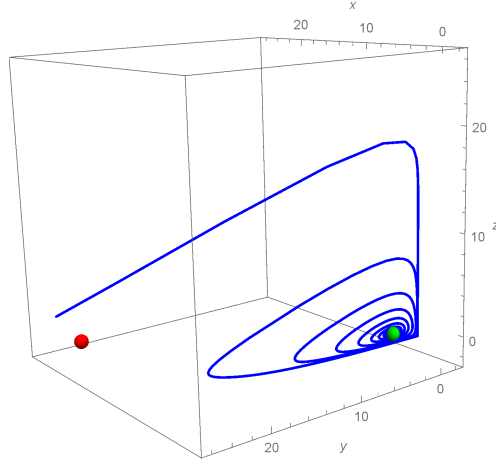
Stabilita ekvilibria  $\left(0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y}\right)$  závisí na hodnotách parametrov  $a, c$  a  $k_y$ . Ak by  $ck_y \leq \frac{9}{11}$ , všetky vlastné hodnoty by boli reálne čísla, čo ale nie je možné, pretože tretia súradnica ekvilibria by bola v takom prípade záporná.

Preto budú vlastné hodnoty  $\lambda_2$  a  $\lambda_3$  komplexne združené. Ak navyše

$$(1-a)ck_y = 1,$$

ekvilibrum bude neutrálnym bodom.





Obr. 2.13: Vývoj populácií koristi a dravca pre parametre  $a = 0.8\bar{6}$ ,  $b = 0.5$ ,  $c = 0.3$ ,  $k_x = 20$  a  $k_y = 25$ . Pre tieto hodnoty je ekvilibrium  $(0, \frac{1}{c}, \frac{ck_y-1}{ack_y})$  neutrálnym bodom (zelený bod) a ekvilibrium  $(k_x, k_y, 0)$  sedlovým bodom (červený bod).

### Stacionárny bod $(\frac{1}{b}, 0, 1 - \frac{1}{bk_x})$

Aby boli všetky súradnice ekvilbria nezáporné, stačí uvažovať  $bk_x \geq 1$ .

$$\det \left( J \left( \frac{1}{b}, 0, 1 - \frac{1}{bk_x} \right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} -\frac{1}{bk_x} - \lambda & 0 & -\frac{1}{b} \\ 0 & 1 - a \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right) - \lambda & 0 \\ b \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right) & c \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right) & -\lambda \end{vmatrix} =$$

$$= \left( 1 - a \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right) - \lambda \right) \left( \lambda^2 + \frac{\lambda}{bk_x} + 1 - \frac{1}{bk_x} \right) = 0$$

$$\lambda_1 = 1 - a \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right), \quad \lambda_2 = \frac{-1}{2bk_x} + \frac{\sqrt{1 - 4bk_x + 4(bk_x)^2}}{2bk_x}, \quad \lambda_3 = \frac{-1}{2bk_x} - \frac{\sqrt{1 - 4bk_x + 4(bk_x)^2}}{2bk_x}$$

Stabilita ekvilbria  $(\frac{1}{b}, 0, 1 - \frac{1}{bk_x})$  závisí na hodnotách parametrov  $a$ ,  $b$  a  $k_x$ . V prípade, že

$$1 \leq bk_x \leq \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{2}}{2},$$

všetky vlastné hodnoty budú reálne čísla.

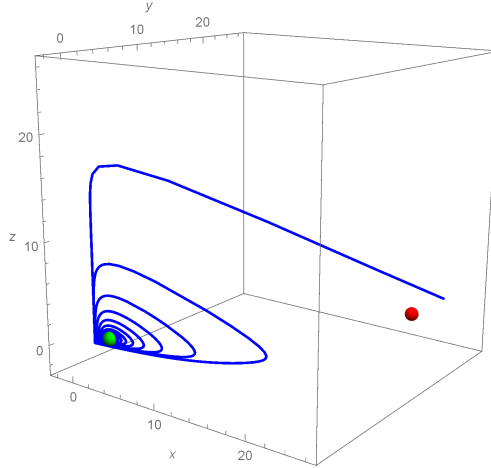
Pre

$$bk_x > \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{2}}{2}$$

budú  $\lambda_2$  a  $\lambda_3$  komplexne združené. Ak navyše  $\lambda_1 = 0$ , teda

$$a \left( 1 - \frac{1}{bk_x} \right) = 1,$$

ekvilíbrio bude neutrálnym bodom.



Obr. 2.14: Vývoj populácií koristi a dravca pre parametre  $a = 1.11$ ,  $b = 0.5$ ,  $c = 0.3$ ,  $k_x = 20$  a  $k_y = 25$ . Pre tieto hodnoty je ekvilíbrio  $\left(\frac{1}{b}, 0, 1 - \frac{1}{bk_x}\right)$  neutrálnym bodom (zelený bod) a ekvilíbrio  $(k_x, k_y, 0)$  sedlovým bodom (červený bod).

**Stacionárny bod**  $\left(k_x \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y+bk_x}, k_y \frac{bk_x(1-a)+a}{ack_y+bk_x}, \frac{bk_x+ck_y-1}{ack_y+bk_x}\right)$

Posledné ekvilíbrio systému (2.8) sa nadobúda v bode

$$\left(k_x \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y+bk_x}, k_y \frac{bk_x(1-a)+a}{ack_y+bk_x}, \frac{bk_x+ck_y-1}{ack_y+bk_x}\right)$$

(ozn.  $(x^*, y^*, z^*)$ ).

Ekvilíbrio nadobúda nezáporné hodnoty práve vtedy, keď sú splnené nasledujúce nerovnosti:

$$ck_y(1-a) \leq 1, \quad bk_x(a-1) \leq a, \quad bk_x + ck_y \geq 1. \quad (2.10)$$

Charakteristický polynóm Jacobiho matice:

$$\begin{aligned} \det(J(x^*, y^*, z^*) - \lambda I) &= \begin{vmatrix} \frac{ck_y(1-a)-1}{ack_y+bk_x} - \lambda & 0 & -k_x \frac{ck_y(a-1)+1}{ack_y+bk_x} \\ 0 & \frac{bk_x(a-1)-a}{ack_y+bk_x} - \lambda & -k_y a \frac{bk_x(1-a)+a}{ack_y+bk_x} \\ b \frac{bk_x+ck_y-1}{ack_y+bk_x} & c \frac{bk_x+ck_y-1}{ack_y+bk_x} & -\lambda \end{vmatrix} = \\ &= -\lambda^3 + \lambda^2 \left( \frac{bk_x(a-1) - a + ck_y(1-a) - 1}{ack_y + bk_x} \right) + \lambda \left( \frac{(bk_x(a-1) - a)(1 - ck_y(1-a))}{(ack_y + bk_x)^2} - \right. \\ &\quad \left. - \frac{bk_x(1 - ck_y(1-a))(bk_x + ck_y - 1)}{(ack_y + bk_x)^2} - \frac{ack_y(bk_x(1-a) + a)(bk_x + ck_y - 1)}{(ack_y + bk_x)^2} \right) + \\ &\quad + \frac{(ck_y(a-1) + 1)(bk_x + ck_y - 1)(bk_x(a-1) - a)}{(ack_y + bk_x)^2} \end{aligned}$$

Správanie sa systému (2.8) v okolí ekvilbria  $(x^*, y^*, z^*)$  zistíme pomocou nasledujúcej vety:

[3] Majme systém

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, t \in \mathbb{R}, \quad (2.11)$$

s ekvilibriom  $(x_0, t_0)$  a  $f \in C^\infty$ . Uvažujme podmienky (P1) a (P2):

(P1) Dve vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (2.11) sú rýdzoimaginárne a komplexne združené, reálne časti ostatných vlastných hodnôt sú záporné,

(P2)  $\frac{d}{dt} \operatorname{Re}(\lambda(t_0)) \neq 0$ .

Označme charakteristický polynóm Jacobiho matice

$$p(\lambda, t) = p_0(t) + p_1(t)\lambda + \dots + p_n(t)\lambda^n, \quad (2.12)$$

pričom všetky funkcie  $p_i(t)$  sú hladké a  $p_n(t) = 1$ . Môžeme sa obmedziť len na prípad  $p_0(t) > 0$ . Nech

$$L_n(t) = \begin{pmatrix} p_1(t) & p_0(t) & \dots & 0 \\ p_3(t) & p_2(t) & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{2n-1}(t) & p_{2n-2}(t) & \dots & p_n(t) \end{pmatrix}, \quad (2.13)$$

kde  $p_i(t) = 0$  ak  $i < 0$  alebo ak  $i > n$ . Reálne časti všetkých koreňov polynómu (2.11) sú záporné práve vtedy, keď pre všetky subdeterminanty matice  $L_n(t)$  platí:

$$D_1(t) = \det(L_1(t)) = p_1(t) > 0,$$

$$D_2(t) = \det(L_2(t)) = \det \begin{pmatrix} p_1(t) & p_0(t) \\ p_3(t) & p_2(t) \end{pmatrix} > 0,$$

...

$$D_n(t) = \det(L_n(t)) > 0.$$

**Veta 1.** *Nech existuje hladká krivka ekvilibríí  $(x(t), t)$  so začiatočnou podmienkou  $x(t_0) = x_0$  systému (2.11). Nutné podmienky (P1) a (P2) jednoduchej Hopfovej bifurkácie sú ekvivalentné nasledujúcim podmienkam pre koeficienty charakteristického polynómu (2.12):*

- $p_0(t_0) > 0, D_1(t_0) > 0, \dots, D_{n-2}(t_0) > 0, D_{n-1}(t_0) = 0$
- $\frac{d}{dt} D_{n-1}(t_0) \neq 0$ . [3]

Keďže v charakteristickom polynóme Jacobiho matice systému (2.8) je koeficient pri  $\lambda^3$  záporný, prenásobíme ho  $-1$ . Označme teraz  $p(\lambda)$  prenásobený polynóm v bode

$(x^*, y^*, z^*) :$

$$p(\lambda) = p_0 + p_1\lambda + p_2\lambda^2 + p_3\lambda^3.$$

Teda

$$\begin{aligned} p_0 &= -\frac{(ck_y(a-1)+1)(bk_x+ck_y-1)(bk_x(a-1)-a)}{(ack_y+bk_x)^2}, \\ p_1 &= -\frac{(bk_x(a-1)-a)(1-ck_y(1-a))}{(ack_y+bk_x)^2} + \frac{bk_x(1-ck_y(1-a))(bk_x+ck_y-1)}{(ack_y+bk_x)^2} + \\ &\quad + \frac{ack_y(bk_x(1-a)+a)(bk_x+ck_y-1)}{(ack_y+bk_x)^2}, \\ p_2 &= -\frac{bk_x(a-1)-a+ck_y(1-a)-1}{ack_y+bk_x}, \\ p_3 &= 1. \end{aligned}$$

Keďže podmienky z Vety 1. sú ekvivalentné podmienkam (P1) a (P2), potom, ak platí, že  $p_0 > 0$ ,  $p_1 > 0$  a  $p_1p_2 - p_0p_3 = 0$ , tak je splnená podmienka (P1). To znamená, že dve vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (2.8) sú rýdzoimaginárne a komplexne združené a súčasne reálna časť tretej vlastnej hodnoty je záporná.

Vzniká systém nerovníc:

$$\begin{aligned} p_0 > 0 &\Leftrightarrow -(ck_y(a-1)+1)(bk_x+ck_y-1)(bk_x(a-1)-a) > 0 \\ p_1 > 0 &\Leftrightarrow -(bk_x(a-1)-a)(1-ck_y(1-a)) + bk_x(1-ck_y(1-a))(bk_x+ck_y-1) + \\ &\quad + ack_y(bk_x(1-a)+a)(bk_x+ck_y-1) > 0 \end{aligned}$$

A súčasne platí:

$$\begin{aligned} p_1p_2 - p_0p_3 = 0 &\Leftrightarrow a^3c(-1+bk_x)k_y(b^2k_x^2-2ck_y+bk_x(-1+ck_y))+ \\ &\quad + bk_x(-1+ck_y)(bk_x(-2+ck_y)+ck_y(-1+ck_y)) + a(b^3ck_x^3k_y+(-1+ck_y)^2- \\ &\quad -b^2k_x^2(2-4ck_y+c^2k_y^2)+bk_x(1+c^2k_y^2-2c^3k_y^3))+a^2(1+ck_y-2b^3ck_x^3k_y-2c^2k_y^2+ \\ &\quad +b^2k_x^2(1+ck_y-c^2k_y^2)+bk_x(-2+4c^2k_y^2+c^3k_y^3)) = 0 \end{aligned}$$

Systém, nakoľko má päť premenných, nevieme riešiť explicitne. Najprv si parametre  $k_x$  a  $k_y$  zvolíme pevne a hľadáme množinu, na ktorej budú splnené dve nerovnosti a rovnica v premenných  $a, b$  a  $c$ . Pre rôzne zvolené parametre  $k_x$  a  $k_y$  pozorujeme, že systém nemá pre kladné hodnoty parametrov  $a, b$  a  $c$  riešenie.

Pri pevne zvolených parametroch  $b, c, k_x$  a  $k_y$  riešime systém nerovníc a rovnice v premennej  $a$ . Pre konkrétne hodnoty  $b = c = k_x = 2$  a  $k_y = 3$  dostaneme z podmienok

system nerovnic premennej  $a$

$$\frac{9(-4+3a)(-5+6a)}{4(2+3a)^2} > 0,$$

$$\frac{-200+471a-180a^2}{(4+6a)^2} > 0,$$

ktorého riešením je množina

$$\frac{8}{15} < a < \frac{5}{6} \quad \vee \quad \frac{4}{3} < a < \frac{25}{12}.$$

Z podmienok (2.10) nezápornosti súradníc ekvilbria pre pevne zvolené parametre  $b = c = k_x = 2$  a  $k_y = 3$  ale vidíme, že prípustný interval pre parameter  $a$  je

$$\frac{5}{6} \leq a \leq \frac{4}{3}.$$

Rovnica

$$p_1 p_2 - p_0 p_3 = \frac{920 - 1395a + 135a^2 + 432a^3}{(4+6a)^3} = 0$$

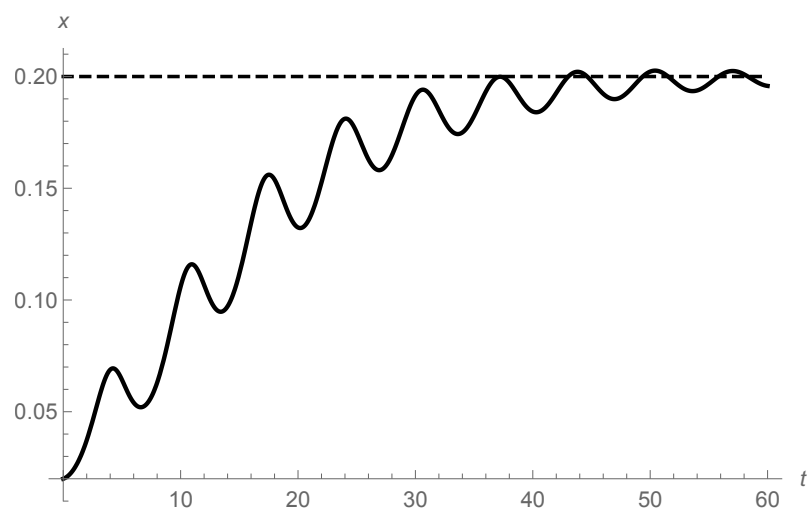
taktiež nemá riešenie pre  $a > 0$ .

Približné numerické riešenia sú:

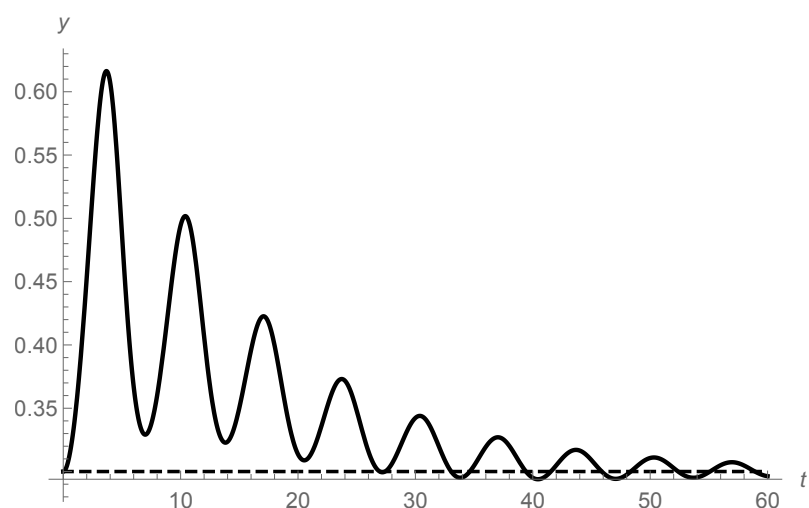
$$a \approx 0.949 + 0.252i,$$

$$a \approx 0.949 - 0.252i,$$

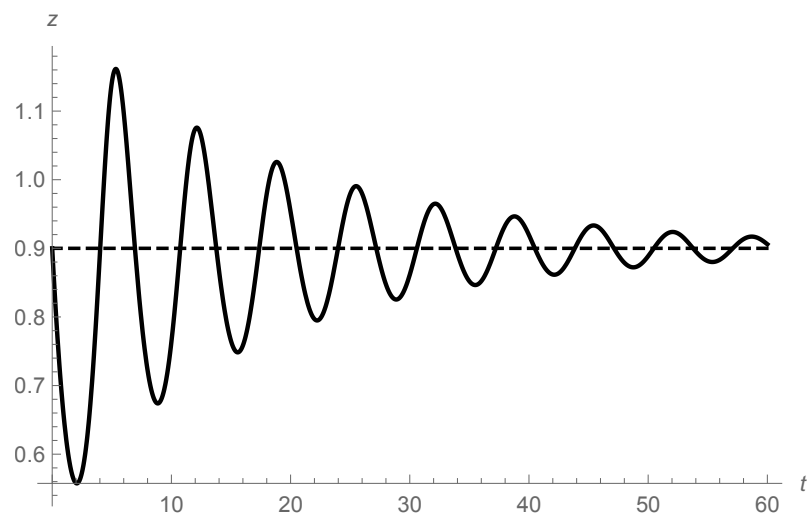
$$a \approx -2.209.$$



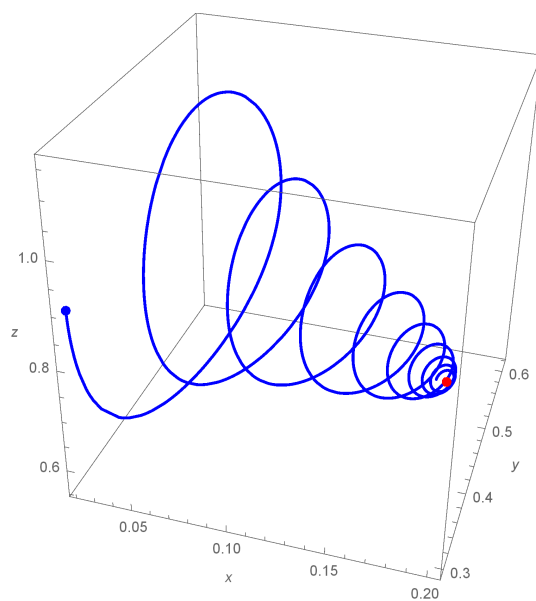
Obr. 2.15: Vývoj populácie  $x$  v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $b = c = k_x = 2$ ,  $k_y = 3$  a  $a = 1$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu ekvilibria  $x^*$ . Môžeme vidieť, že hoci populácia  $x$  bola na začiatku takmer vyhynutá, prudko narastá až k hodnote ekvilibria.



Obr. 2.16: Vývoj populácie  $y$  v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $b = c = k_x = 2$ ,  $k_y = 3$  a  $a = 1$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu ekvilibria  $y^*$ . Veľkosť populácia klesá, blíži sa k hodnote ekvilibria.



Obr. 2.17: Vývoj populácie  $z$  v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $b = c = k_x = 2$ ,  $k_y = 3$  a  $a = 1$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu ekvilibria  $z^*$ . Populácia sa, rovnako ako v predchádzajúcich obrázkoch, blíži k hodnote ekvilibria.



Obr. 2.18: Vývoj populácií  $x, y, z$  v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $b = c = k_x = 2$ ,  $k_y = 3$  a  $a = 1$ .

## Kapitola 3

# Trojrozmerný potravný reťazec

Potravným reťazcom označujeme populačný model, v ktorom prvá populácia je korisťou pre druhú populáciu, druhá populácia je korisťou pre tretiu atď..

### 3.1 Základný model potravného reťazca

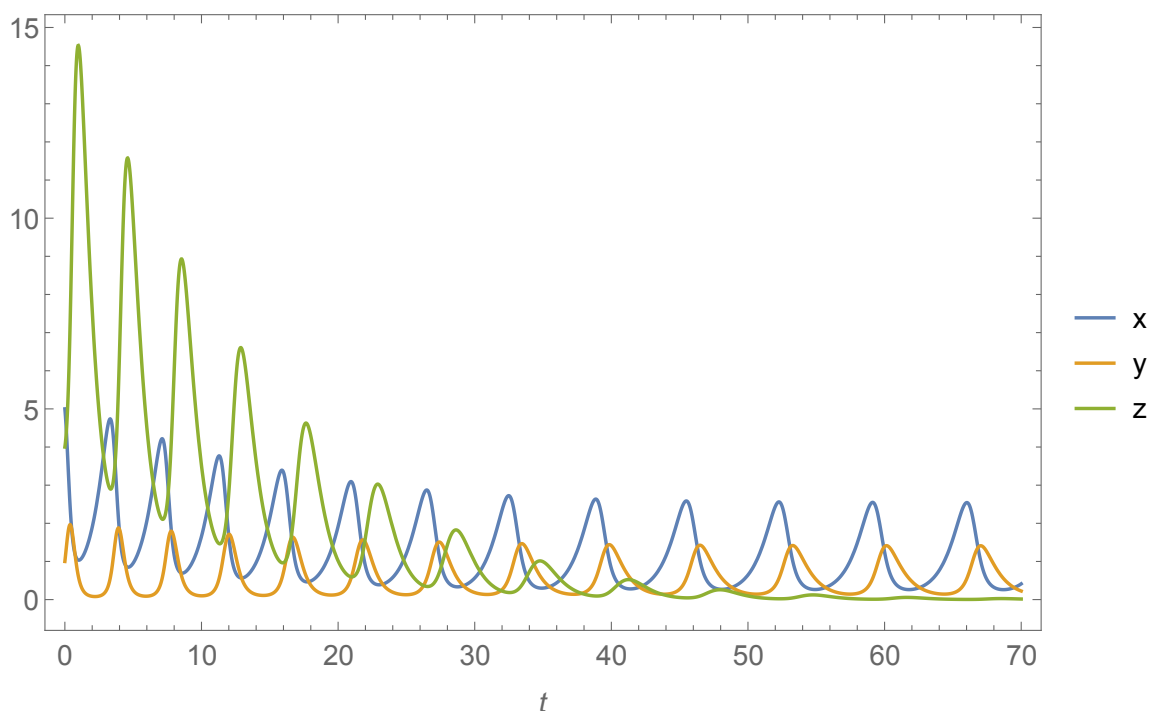
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x - axy, \\ \frac{dy}{dt} &= -y + xy - byz, \\ \frac{dz}{dt} &= -z + cyz\end{aligned}\tag{3.1}$$

Premenná  $x$  označuje populáciu koristi, premenná  $y$  označuje populáciu dravca, ktorá sa ňou živí. Premenná  $z$  označuje populáciu dravca, ktorá sa živí populáciou  $y$ . Parametre  $a, b$  a  $c$  sú kladné.

Jacobiho matica systému (2.13):

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - ay & -ax & 0 \\ y & x - bz - 1 & -by \\ 0 & cz & cy - 1 \end{pmatrix}\tag{3.2}$$





Obr. 3.1: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  systému (2.13) pre parametre  $a = 1.8, b = 0.2$  a  $c = 1.6$ . Môžeme vidieť, že dve populácie rastú a klesajú periodicky, zatiaľ čo tretia populácia smeruje k vyhynutiu, čo je spôsobené nízkou hodnotou parametra  $b$ .

Systém (2.13) nadobúda rovnovážny stav v troch bodoch:

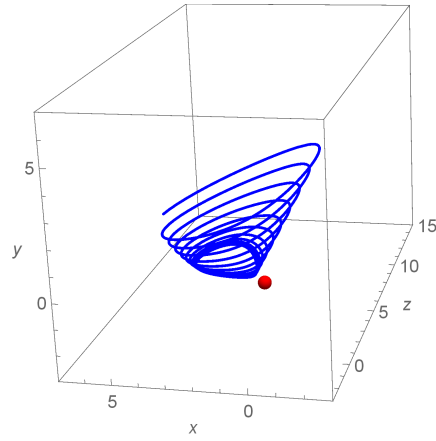
- $E_1 = (0, 0, 0)$ ,
- $E_2 = \left(1, \frac{1}{a}, 0\right)$ ,
- $E_3 = \left(x^*, \frac{1}{a}, z^*\right)$ , pre konkrétne hodnoty parametrov  $a, b$  a  $c$ .

Prvé ekvilibrium je triviálne nadobúda sa v bode  $(0, 0, 0)$ . Vlastné čísla Jacobiho matice (2.14):

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & -1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)(-1 - \lambda)^2$$

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = -1$$

Všetky vlastné hodnoty sú reálne čísla, aspoň jedna vlastná hodnota je záporná a aspoň jedna je kladná. Preto je ekvilibrium  $(0, 0, 0)$  sedlovým bodom.



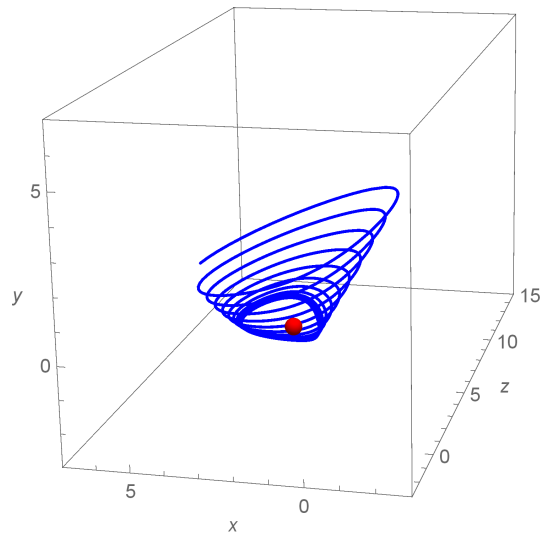
Obr. 3.2: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = 1.8, b = 0.2$  a  $c = 1.6$ .

Druhé ekvilibrium sa nadobúda v bode  $\left(1, \frac{1}{a}, 0\right)$ . Vlastné čísla Jacobiho matice (2.14):

$$\det \left( J \left( 1, \frac{1}{a}, 0 \right) - \lambda I \right) = \begin{vmatrix} -\lambda & -a & 0 \\ \frac{1}{a} & -\lambda & -\frac{b}{a} \\ 0 & 0 & \frac{c}{a} - 1 - \lambda \end{vmatrix} = (\lambda^2 + 1) \left( \frac{c}{a} - 1 - \lambda \right)$$

$$\lambda_1 = \frac{c}{a} - 1, \quad \lambda_2 = i, \quad \lambda_3 = -i$$

Stabilita ekvilibria závisí na hodnotách parametrov  $a$  a  $c$ . Keďže  $\lambda_2 = \overline{\lambda_3}$ , ekvilibrium bude centrom (neutrálnym bodom), ak bude pre parametre  $a$  a  $c$  platiť, že  $a = c$ .



Obr. 3.3: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = 1.8, b = 0.2$  a  $c = 1.6$ .

Tretie ekvilibrium systému (2.13) sa nadobúda v bode  $(x^*, y^*, z^*)$  práve vtedy, keď

$$y = \frac{1}{a} = \frac{1}{c}$$

a súčasne  $x^*$  a  $z^*$  vyhovujú rovnici

$$x^* - bz^* = 1. \quad (3.3)$$

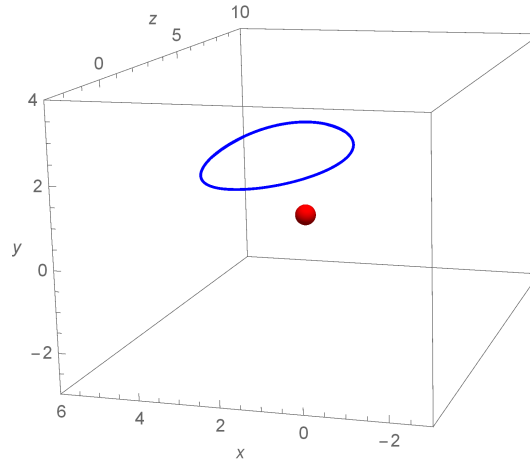
$$\det(J(x^*, y^*, z^*) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\lambda & -ax^* & 0 \\ \frac{1}{a} & -\lambda & -\frac{b}{a} \\ 0 & cz^* & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda(1 - 2x^* - \lambda^2)$$

$$\lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = \sqrt{1 - 2x^*}, \quad \lambda_3 = -\sqrt{1 - 2x^*}$$

Hodnoty  $\lambda_2$  a  $\lambda_3$  závisia na hodnote súradnice ekvilibra. Ak súradnica

$$x^* > \frac{1}{2},$$

vlastné hodnoty sú rýdzoimaginárne a komplexne združené. V takom prípade bude ekvilibrium  $(x^*, y^*, z^*)$  neutrálnym bodom - centrom.

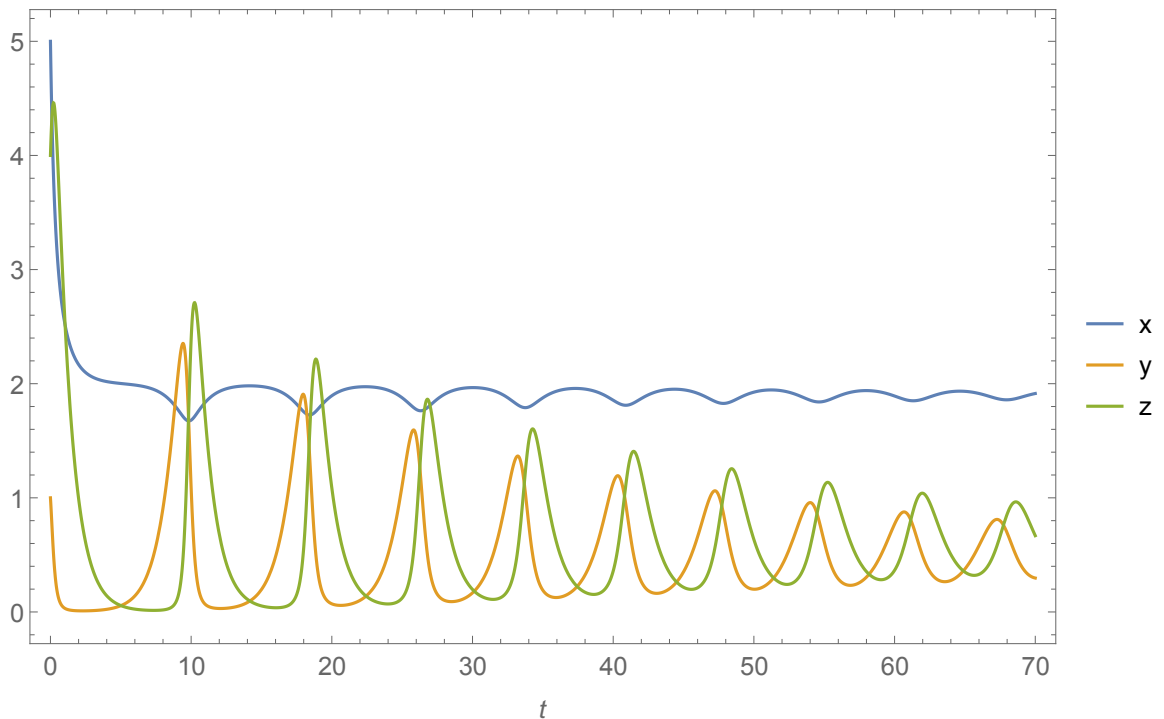


Obr. 3.4: Príklad vývoja populácií  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = c = 1.2$  a  $b = 0.4$ . Súradnice ekvilibria  $(x^*, y^*, z^*)$  spĺňajú rovnicu (2.15). Pre hodnoty parametrov  $a = c$  je fázovou trajektóriou uzavretá krivka.

### 3.2 Potravový reťazec s logistickým obmedzením na populáciu koristi

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x\left(1 - \frac{x}{k_x}\right) - axy, \\ \frac{dy}{dt} &= -y + xy - byz, \\ \frac{dz}{dt} &= -z + cyz\end{aligned}\tag{3.4}$$

Parameter  $k_x$  označuje nosnú kapacitu prostredia pre populáciu koristi  $x$ . Všetky parametre sú kladné.



Obr. 3.5: Príklad vývoja populácií  $x, y$  a  $z$  v čase  $t$  pre parametre  $a = 0.1, b = 1.5, c = 2$  a  $k_x = 2$ . Vidíme, že populácia  $x$  sa ušľahuje na hodnote menšej ako  $k_x$ , populácie  $y$  a  $z$  klesajú.

Systém (3.4) nadobúda ekvilibrium v štyroch bodoch:

- $E_1 = (0, 0, 0)$ ,
- $E_2 = (k_x, 0, 0)$ ,
- $E_3 = \left(1, \frac{1}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right), 0\right)$ ,
- $E_4 = \left(k_x\left(1 - \frac{a}{c}\right), \frac{1}{c}, \frac{1}{b}\left(k_x\left(1 - \frac{a}{c}\right) - 1\right)\right)$ .

Keďže počet členov populácie musí byť nezáporné číslo, potrebujeme zaistiť, aby všetky súradnice ekvilibríí boli nezáporné. Preto pre parametre  $a, c$  a  $k_x$  musí platiť v prípade ekvilibríu  $E_3$ :

$$k_x \geq 1. \quad (3.5)$$

A v prípade ekvilibríu  $E_4$ :

$$a < c \quad \wedge \quad \frac{c}{c-a} \leq k_x. \quad (3.6)$$

Jacobiho matica systému (3.4):

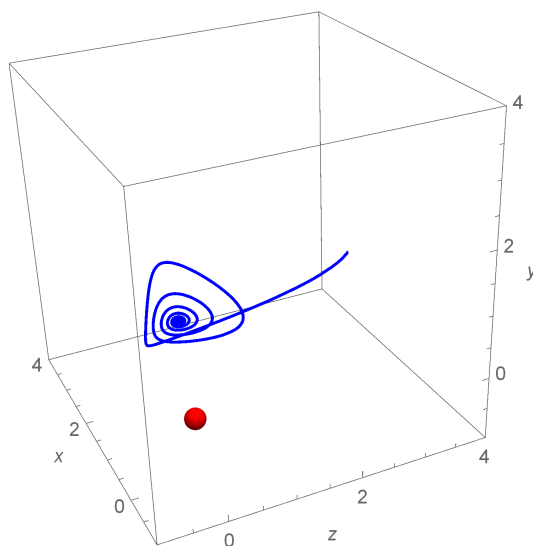
$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2x}{k_x} - ay & -a & 0 \\ y & x - 1 - bz & -by \\ 0 & cz & cy - 1 \end{pmatrix} \quad (3.7)$$

Vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (3.4) v bode  $(0, 0, 0)$ :

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & -a & 0 \\ 0 & -1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (-1 - \lambda)^2(1 - \lambda)$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = 1$$

Vlastné hodnoty sú reálne čísla, aspoň jedna vlastná hodnota je kladná a aspoň jedna je záporná. Preto je ekvilibríum  $(0, 0, 0)$  sedlovým bodom.



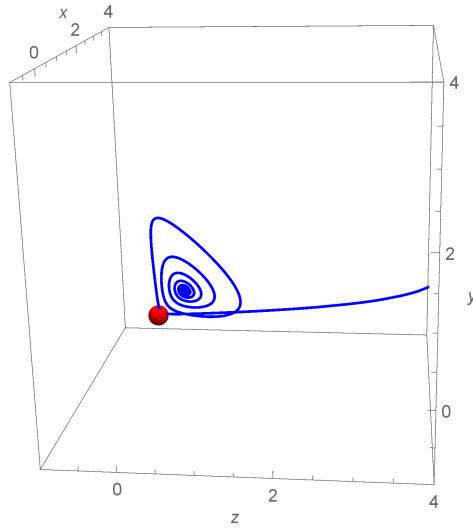
Obr. 3.6: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = 0.3, b = 1.5, c = 2$  a  $k_x = 1.9$ .

Vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (3.4) v bode  $(k_x, 0, 0)$ :

$$\det(J(0, 0, 0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & -a & 0 \\ 0 & k_x - 1 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -1 - \lambda \end{vmatrix} = (-1 - \lambda)^2(k_x - 1 - \lambda)$$

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = -1, \quad \lambda_3 = k_x - 1$$

Vlastné hodnoty sú reálne čísla. Dve vlastné hodnoty sú záporné, tretia je kladná (z podmienok (3.5) vidíme, že  $k_x \geq 1$ ). Ekvilíbrium  $(k_x, 0, 0)$  je preto sedlovým bodom.



Obr. 3.7: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = 0.3, b = 1.5, c = 2$  a  $k_x = 1.9$ .

Vlastné hodnoty Jacobiho matice systému (3.4) v bode  $\left(1, \frac{1}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right), 0\right)$ :

$$\det\left(J\left(1, \frac{1}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right), 0\right) - \lambda I\right) = \begin{vmatrix} -\frac{1}{k_x} - \lambda & -a & 0 \\ \frac{1}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right) & -\lambda & -\frac{b}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right) \\ 0 & 0 & \frac{c}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right) - 1 - \lambda \end{vmatrix} =$$

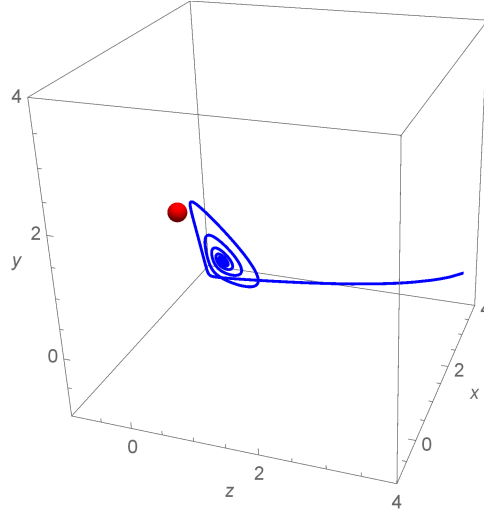
$$= \left(\frac{c}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right) - 1 - \lambda\right)\left(\left(\lambda + \frac{1}{k_x}\right)\lambda + 1 - \frac{1}{k_x}\right)$$

$$\lambda_1 = \frac{c}{a}\left(1 - \frac{1}{k_x}\right) - 1, \quad \lambda_2 = \frac{1}{2}\left(-\frac{1}{k_x} + \sqrt{\frac{1}{k_x^2} + \frac{4}{k_x} - 4}\right), \quad \lambda_3 = \frac{1}{2}\left(-\frac{1}{k_x} - \sqrt{\frac{1}{k_x^2} + \frac{4}{k_x} - 4}\right)$$

Stabilita ekvilíbria závisí na hodnotách parametrov  $a, c$  a  $k_x$ . Ak

$$\frac{1}{2} - \frac{\sqrt{2}}{2} \leq k_x \leq \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{2}}{2},$$

vlastné hodnoty Jacobiho matice budú reálne čísla.  $\lambda_2$  a  $\lambda_3$  sú vždy záporné. Ak bude záporná aj vlastná hodnota  $\lambda_1$ , ekvilibrium bude uzlovým bodom. Ak bude  $\lambda_1$  kladná, ekvilibrium bude sedlovým bodom.



Obr. 3.8: Príklad vývoja populácii  $x, y$  a  $z$  pre parametre  $a = 0.3, b = 1.5, c = 2$  a  $k_x = 1.9$ , kedy je ekvilibrium sedlom.

Charakteristický polynóm Jacobiho matice systému (3.4) v bode  $(x^*, y^*, z^*) =$

$$= \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right), \frac{1}{c}, \frac{1}{b} \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right) - 1 \right) \right) :$$

$$\det(J(x^*, y^*, z^*) - \lambda I) = \begin{vmatrix} \frac{a}{c} - 1 - \lambda & -a & 0 \\ \frac{1}{c} & -\lambda & -\frac{b}{c} \\ 0 & \frac{c}{b} \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right) - 1 \right) & -\lambda \end{vmatrix} =$$

$$= -\lambda^3 + \lambda^2 \left( \frac{a}{c} - 1 \right) + \lambda \left( 1 - \frac{a}{c} \right) (1 - k_x) + \left( \frac{a}{c} - 1 \right) \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right) - 1 \right)$$

Správanie sa systému (3.4) v okolí ekvilibria  $(x^*, y^*, z^*)$  budeme riešiť, ako v predchádzajúcej kapitole, pomocou Vety 1. Charakteristický polynóm Jacobiho matice systému (3.4) preto pre násobíme číslom  $-1$ , aby bol koeficient pri najvyššej mocnine  $\lambda$  kladný.

Potom

$$p(\lambda) = \lambda^3 + \lambda^2 \left( 1 - \frac{a}{c} \right) + \lambda \left( 1 - \frac{a}{c} \right) (k_x - 1) + \left( 1 - \frac{a}{c} \right) \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right) - 1 \right). \quad (3.8)$$

Podmienky Vety 1 budú splnené práve vtedy, keď

$$p_0 = \left( 1 - \frac{a}{c} \right) \left( k_x \left( 1 - \frac{a}{c} \right) - 1 \right) > 0$$

$$p_1 = \left( 1 - \frac{a}{c} \right) (k_x - 1) > 0$$

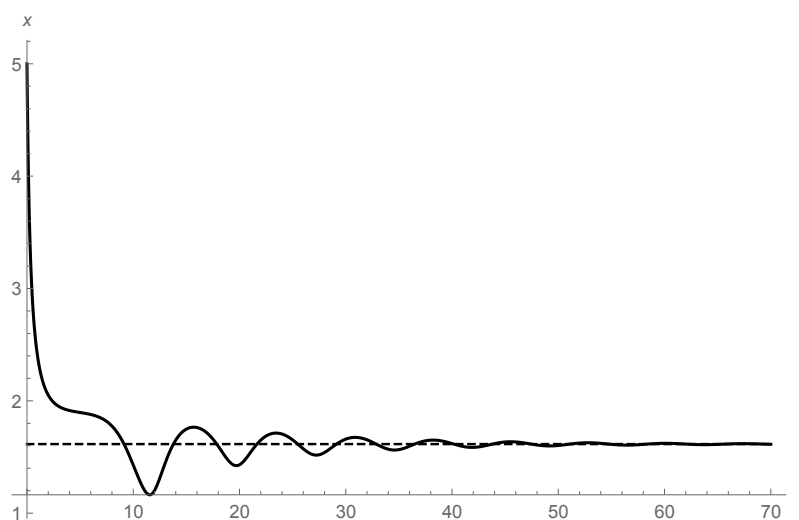
a súčasne

$$p_1 p_2 - p_0 p_3 = \frac{a(-a + c)}{c^2} = 0.$$

Z poslednej rovnice môžeme vidieť, že podmienky Vety 1 budú splnené len a len vtedy, ak sa hodnoty parametrov  $a$  a  $c$  rovnajú. Prípade, kedy by bol parameter  $a = 0$  neuvažujeme, systém (3.4) by v takom prípade nebol potravovým reťazcom.

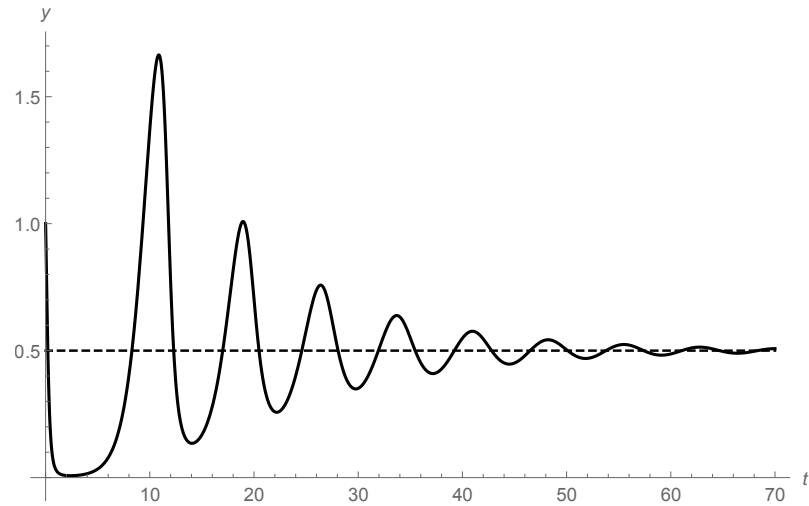
Ale v prípade, že  $a = c$ , prvé dve nerovnice nemajú riešenie, keďže  $p_0$  aj  $p_1$  sú rovné nule. Vlastné čísla  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  aj  $\lambda_3$  sú v tomto prípade nulové, teda naozaj žiadne vlastné číslo nemá zápornú reálnu časť.

Možnosť, že sa hodnoty parametrov  $a$  a  $c$  rovnajú ale nemôže nastať z podmienok (3.6). Jedna zo súradníc ekvilibríu by vtedy bola záporná.

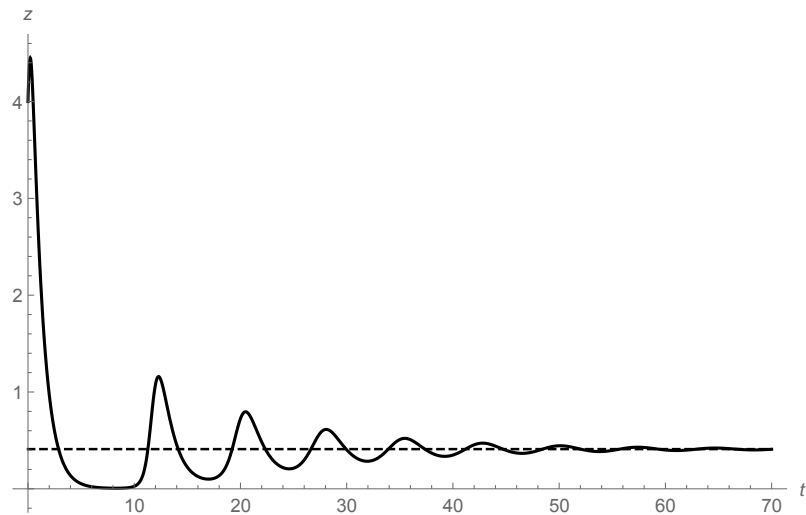


Obr. 3.9: Ukážka vývoja populácie  $x$  systému (3.4) pre parametre  $a = 0.3$ ,  $b = 1.5$ ,  $c = 2$  a  $k_x = 1.9$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu prvej súradnice ekvilibríu  $(x^*, y^*, z^*)$ . Je vidieť, že populácia, hoci začínala na vysokých hodnotách, klesá a približuje sa hodnote ekvilibríu.

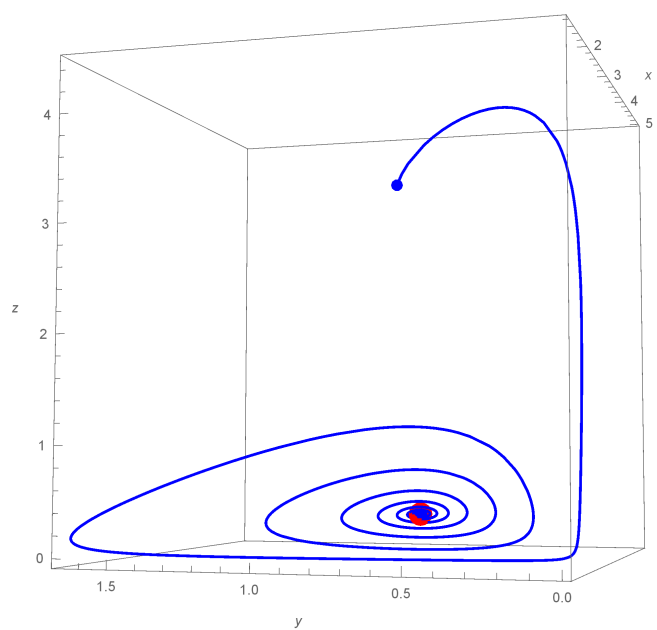




Obr. 3.10: Ukážka vývoja populácie  $y$  systému (3.4) pre parametre  $a = 0.3$ ,  $b = 1.5$ ,  $c = 2$  a  $k_x = 1.9$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu druhej súradnice ekvilibria  $(x^*, y^*, z^*)$ , ku ktorej sa populácia  $y$  približuje.



Obr. 3.11: Vývoj populácie  $z$  systému (3.4) v čase  $t$  pre hodnoty parametrov  $a = 0.3$ ,  $b = 1.5$ ,  $c = 2$  a  $k_x = 1.9$ . Prerušovaná čiara označuje hodnotu tretej súradnice ekvilibria  $(x^*, y^*, z^*)$ . Rovnako, ako pre populáciu  $x$ , aj populácia  $z$  začína vo vysokých hodnotách, no postupne klesá a približuje sa hodnote ekvilibria.



Obr. 3.12: Vývoj populácií  $x, y$  a  $z$  v čase  $t$  v okolí ekvilibria  $(x^*, y^*, z^*)$  pre hodnoty parametrov  $a = 0.3, b = 1.5, c = 2$  a  $k_x = 1.9$ .

# Záver

V prvej kapitole bakalárskej práce sme sa zaoberali dvojrozmernými populačnými modelmi typu dravec-korist', našli sme všetky stacionárne body modelov a preskúmali ich stabilitu. Ukázali sme, že Lotkov-Volterrov model má periodické riešenie. Všimli sme si, že v niektorých modeloch pre špecifické parametre môžu v okolí stacionárnych bodov vzniknúť limitné cykly, konkrétne napríklad v Hollingovom-Tannerovom modeli.

V druhej kapitole sme sa venovali trojrozmerným populačným modelom typu dravec-korist' a v tretej kapitole sme skúmali trojrozmerné potravné reťazce.

Ukázali sme, ako sa pre rôzne konštantné koeficienty mení stabilita stacionárnych bodov systémov. Napríklad, ako pre konkrétne koeficienty vzniká uzavretá fázová trajektória, pričom pre iné môže vzniknúť limitný cyklus.

# Literatúra

- [1] J. D. Murray, *Mathematical Biology: I. An Introduction*, Springer New York, 2002.
- [2] P. A. Braza, *The Bifurcation Structure of the Holling–Tanner Model for Predator–Prey Interactions Using Two–Timing*, SIAM J. Appl. Math., 63, (2003), 889–891.
- [3] Wei-Min Liu, *Criterion of Hopf Bifurcations without Using Eigenvalues*, J. Math. Ana. Appl., 182, (1994), 250–256
- [4] Volterra, V., *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically*, Nature 118 (1926), 558–560
- [5] Lotka, A. J., *Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems*, Proc. Nat. Acad. 6 (1920), 410–415
- [6] C. S. Holling, *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly*, Can. Entomol. 91 (1959), 293–320.
- [7] J. T. Tanner, *The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations*, Ecology 56 (1975), 855–867.