

# Elementární modely v matematické biologii

Dalibor Pražák

Katedra matematické analýzy MFF UK

<http://www.karlin.mff.cuni.cz/~prazak/vyuka/>

## Elementární modely:

- jednoduché odvození
- jednoduchá analýza
- možno kombinovat do složitějších modelů
- překvapivě dobrá shoda s reálnými daty
- lze na nich demonstrovat obecné principy

# Základní růstový model.

$x = x(t)$  ..... velikost populace  $x$  v čase  $t$

$$x(t+1) = x(t) + r \cdot x(t) = (1+r) \cdot x(t)$$

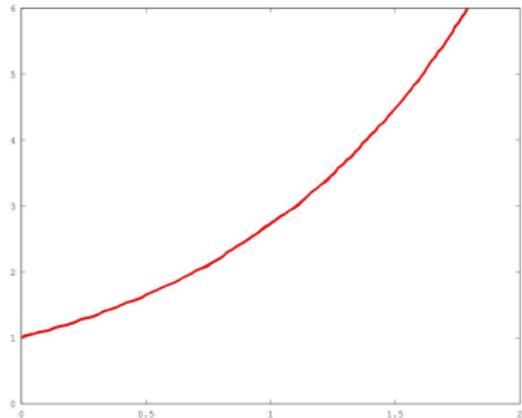
$$x(t+dt) = (1 - dt) \cdot x(t) + dt(1+r) \cdot x(t)$$

$$\frac{x(t+dt) - x(t)}{dt} = r \cdot x(t) \quad \dots dt \text{ nekonečně malé}$$

$$x'(t) = r \cdot x(t)$$

parametr modelu:  $r > 0$  ... přirozená míra růstu

# Exponenciální růst.

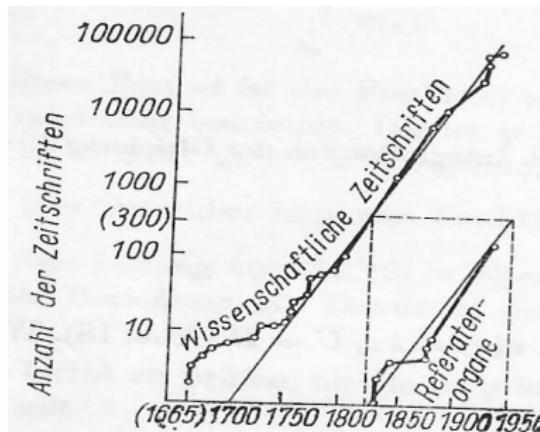


$$x'(t) = r \cdot x(t)$$

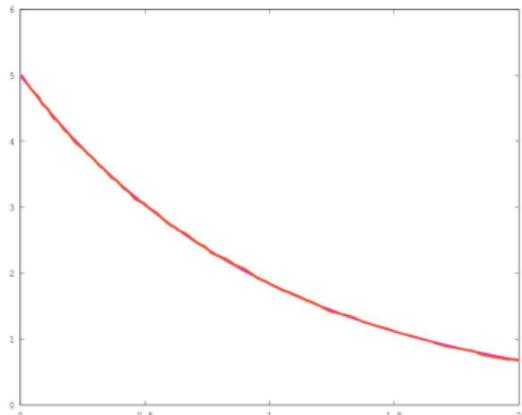
$$x(0) = x_0$$

$$\implies x(t) = x_0 \exp(rt)$$

**Obrázek:**  
růst vědeckých časopisů  
na úsvitu novověku



## Varianta: exponenciální pokles



$$\begin{aligned}x'(t) &= -h \cdot x(t) \\x(0) &= x_0 \\&\implies x(t) = x_0 \exp(-ht)\end{aligned}$$

**Pozn.** Střední očekávaná délka života:  $\frac{1}{h}$

v čase  $t$  až  $t + dt$  uhyne .....  $e^{-ht} - e^{h(t+dt)} = -de^{-ht}$

do průměru přičteme .....  $-de^{-ht} \cdot t$

celkový průměr je „součet“  $\int_0^\infty -de^{-ht} \cdot t = \int_0^\infty e^{-ht} \cdot dt = \frac{1}{h}$

## Základní model – shrnutí.

$$x'(t) = a \cdot x(t)$$

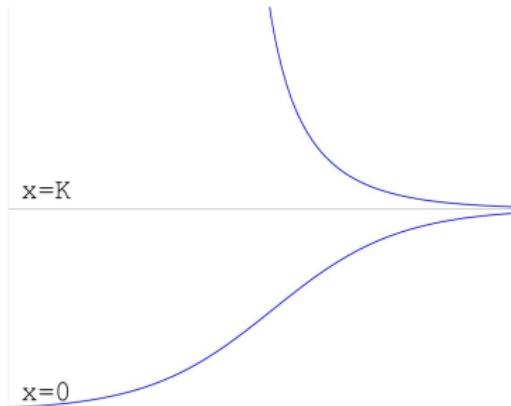
kde mohou nastat tyto situace:

$a > 0$  ... růst populace

$a < 0$  ... úbytek populace

$a = 0$  ... stacionární stav

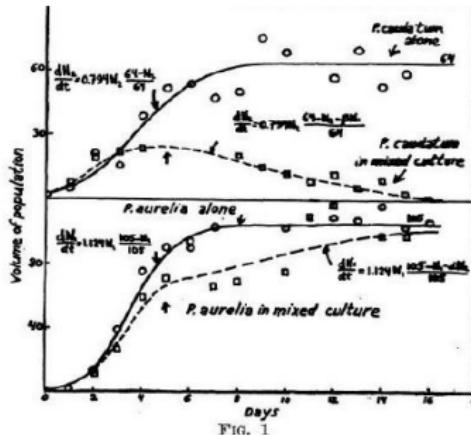
# Logistický (Verhulstův) model

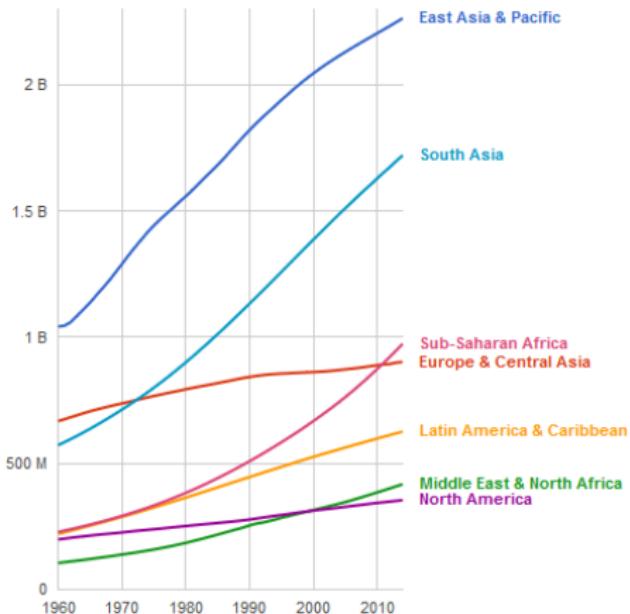


$$x'(t) = r \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) \cdot x(t)$$

$r$  ... přirozená míra růstu  
 $K$  ... kapacita prostředí

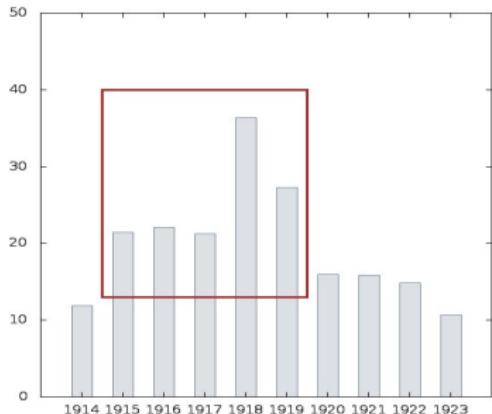
**G.F. Gause:**  
*The struggle for existence.*  
(1934)





Obrázek: Zalidnění kontinentů 1960-2010

# d'Anconův problém



*Umberto d'Ancona:*  
nárůst **podílu** žraloků  
Středozemní moře  
1915-19

⇒ problém vzájemné dynamiky „dravec-kořist“

*Vito Volterra*

# Lotka-Volterrův model

$x = x(t)$  ..... sledi (kořist)

$y = y(t)$  ..... žraloci (dravec)

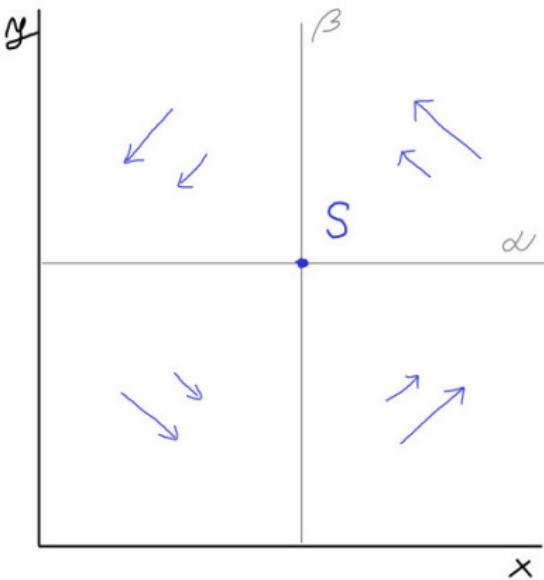
$$x'(t) = a \cdot x(t) \quad \text{kde} \quad a = r - k \cdot y(t)$$

$$y'(t) = b \cdot y(t) \quad \text{kde} \quad b = -h + p \cdot x(t)$$

$$x'(t) = (r - k \cdot y(t)) \cdot x(t)$$

$$y'(t) = (-h + p \cdot x(t)) \cdot y(t)$$

parametry modelu: ...  $r, h, k, p > 0$



$$\begin{aligned}x'(t) &= (r - k \cdot y(t)) \cdot x(t) \\y'(t) &= (-h + p \cdot x(t)) \cdot y(t)\end{aligned}$$

podmínky stacionarity:

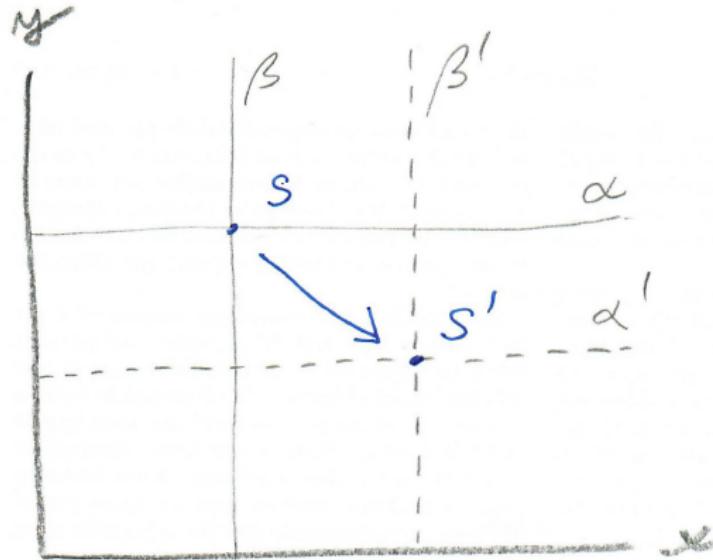
$$(\alpha) : \quad y = \frac{r}{k} \quad (\beta) : \quad x = \frac{h}{p}$$

Co když se prostředí jako celek zhorší?

$h \dots$  roste  
 $r \dots$  klesá

$\Rightarrow$

- ( $\alpha$ ) :  $y = r/k$   
... posun dolů  
( $\beta$ ) :  $x = h/p$   
... posun vpravo



## Volterrův princip

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

Lotka-Volterrův model je příliš jednoduchý ...

# Holling-Tannerův model

$$x'(t) = \left( r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right) - \frac{m \cdot y(t)}{A + x(t)} \right) \cdot x(t)$$
$$y'(t) = s \left( 1 - \frac{P y(t)}{x(t)} \right) \cdot y(t)$$

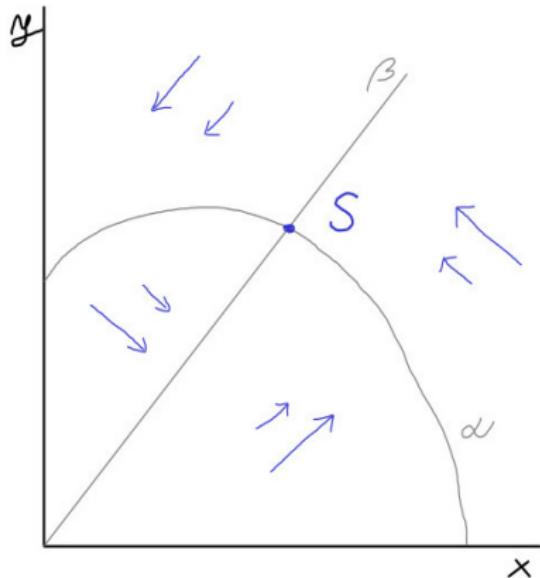
**Komentář:**

$r \left( 1 - \frac{x(t)}{K} \right)$  ..... logistický model

$- \frac{m \cdot y(t)}{A + x(t)}$  ..... lov s nasycením dravce

$s \left( 1 - \frac{y(t)}{x(t)/P} \right) \cdot y(t)$  ..... „logistický model“ – kapacita  $x(t)/P$   
 $P$  ... spotřeba kořisti na 1 predátora

# Holling-Tannerův model – analýza



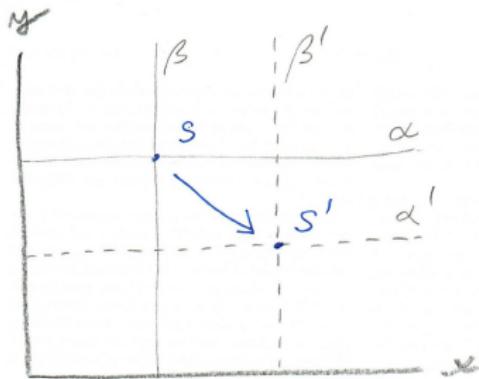
$$(\alpha) : y = \frac{r}{m} \left(1 - \frac{x}{K}\right)(A + x)$$

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

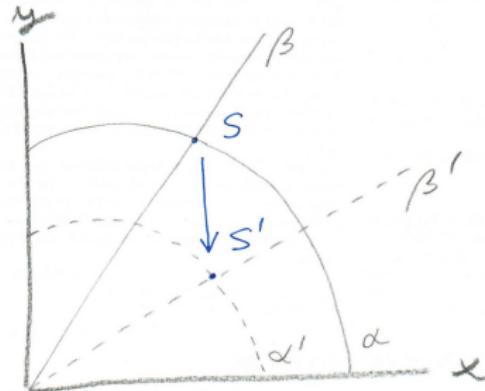
**Volterrův princip ... platí i zde!**

celkové zhoršení prostředí  $\implies P \nearrow \implies y/x = 1/P \searrow$

# Volterrův princip – obecné pochopení?



Obrázek: Lotka-Volterra



Obrázek: Holling-Tanner