

I. DISKRETNİ MATEMATIČNI MODELI

Uvod: o matematični biologiji in o matematičnem modeliranju

Kaj je matematična biologija: kako obsežna je (knjige, članki, tekoče raziskave), številna področja: nastanek in bistvo življenja, genetika, evolucija, selekcija, ekologija, populacijska dinamika, epidemiologija, fiziologija

Kratek oris vsebine predmeta: diskretni modeli, zvezni modeli, zgledi, matematika v ozadju (analiza, linearna algebra, diferencialne enačbe, dinamični sistemi), poudarek: deterministični linearni in nelinearni modeli, navadne diferencialne enačbe (parcialnim se bomo izognili), bolj teoretični principi, uporaba na konkretnih zgledih, tipičen predmet uporabne matematike (z dokazi ali brez)

Sodelovanje s študenti: zgledi na vajah, domače naloge (kratki projekti), uporaba Mathematice in/ali Matlaba (računalniška simulacija), brskanje po internetu

Osnovna literatura: Linda J.S. Allen, *An Introduction to Mathematical Biology*, Pearson, Prentice Hall, New York 2007. (Glej tudi druge knjige v seznamu literature.)

Osnovni principi modeliranja:

Širša uporaba (ne le v biologiji): fizika, kemija, medicina, ekonomija, finance, industrija, filmska umetnost

Trije osnovni koraki: formulacija, analiza, interpretacija

Podrobnejša shema: identifikacija problema \rightarrow eksplicitna formulacija predpostavk \rightarrow izpeljava matematičnih enačb \rightarrow rešitev enačb \rightarrow analiza rešitev in interpretacija rezultatov \rightarrow ocena vrednosti modela \rightarrow izboljšanje modela na novih predpostavkah

Umetnost modeliranja. Iskanje ravnovesja med preveč preprostim modelom (ki morda ni dovolj realističen) in preveč kompliciranim modelom (ki je morda težko rešljiv)

1. Linearne diferenčne enačbe

Diferenčna enačba reda m : $f(x_{t+m}, \dots, x_t, t) = 0, t = 0, 1, 2, \dots$

Če na levi strani spremenljivka t (diskretni čas) ne nastopa eksplicitno kot argument v f je to *avtonomna* enačba. Poseben primer je

Linearna diferenčna enačba reda m : $x_{t+m} + a_{1t}x_{t+m-1} + \dots + a_{mt}x_t = b_t, a_{mt} \neq 0,$

ki je lahko *homogena* (če je $b_t = 0$ za vsak t) ali *nehomogena* (če je $b_t \neq 0$ vsaj za en t).

V bistvu gre za rekurzivno formulo reda m . Nasploh rešitev obstaja in je ena sama pri m začetnih pogojih.

Ta enačba je *avtonomna*, če so koeficienti a_{it} in b_t konstantni (neodvisni od t), torej $x_{t+m} + a_1x_{t+m-1} + \dots + a_mx_t = b, a_m \neq 0$. Privzeli bomo, da so vsi koeficienti in vse funkcije realne.

Linearna diferenčna enačba prvega reda:

$$x_{t+1} = a_t x_t + b_t, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Rešitev: $x_{t+1} = (\prod_{i=0}^t a_i) x_0 + \sum_{i=0}^t (b_i \prod_{j=i+1}^t a_j)$ (produkt po prazni množici naj bo 1), v posebnem primeru konstantnih koeficientov pa dobimo $x_{t+1} = a^{t+1} x_0 + b \sum_{i=0}^t a^i$.

Po premiku argumenta za eno enoto lahko zapišemo rešitev v eksplicitni obliki:

$$x_t = a^t x_0 + b(1 - a^t)/(1 - a) = b/(1 - a) + a^t(x_0 - b/(1 - a)), \quad \text{če je } a \neq 1, \text{ in}$$

$$x_t = x_0 + bt, \quad \text{če je } a = 1.$$

Opomba. Včasih namesto indeksa raje pišemo argument, torej $x(t)$ namesto x_t . To je pomembno pri sistemih diferenčnih enačb, kjer imajo indeksi drugačno vlogo.

Zgled (model jemanja zdravil): Zdravilo je predpisano vsake štiri ure in sicer v odmerku b . Naj bo $x(t)$ količina zdravila v krvnem obtoku takoj po jemanju (na začetku t -tega štiriurnega intervala). Telo v vsakem intervalu izloči določen delež zdravila iz telesa, naj bo ta delež npr. enak p ($0 < p < 1$).

Potem je $x_0 = 0$, $x_1 = b$ in na začetku naslednjega $(t + 1)$ -tega intervala imamo

$$x_{t+1} = (1 - p)x_t + b \quad (\text{količina v času } t \text{ minus izloček plus nova doza}).$$

Diferenčna enačba ima konstantne koeficiente. Izračun nam da za vsak $t \geq 0$ rešitev

$$x_t = b/p - (1 - p)^t b/p$$

in v limiti dobimo ravnovesno količino zdravila v telesu $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = b/p$.

Če je npr. $b = 2 \text{ mm}^3$ in $p = 1/4$, je po dveh dneh jemanja zdravila v obtoku $7,746 \text{ mm}^3$ zdravila, limitna vrednost pa je 8 mm^3 .

Linearne diferenčne enačbe drugega reda s konstantnimi koeficienti:

Homogena enačba je $x_{t+2} + ax_{t+1} + bx_t = 0$, njena karakteristična enačba pa $\lambda^2 + a\lambda + b = 0$. Splošno rešitev poiščemo v obliki:

$$x_t = c_1 \lambda_1^t + c_2 \lambda_2^t \quad (\text{za } \lambda_1 \neq \lambda_2) \text{ in } x_t = c_1 \lambda_1^t + c_2 t \lambda_1^t = (c_1 + c_2 t) \lambda_1^t \quad (\text{za } \lambda_1 = \lambda_2).$$

Casoratijeva determinanta za dve rešitvi: $C(x_t^1, x_t^2) = \det \begin{bmatrix} x_t^1 & x_t^2 \\ x_{t+1}^1 & x_{t+1}^2 \end{bmatrix}$, npr. $C(\lambda_1^t, \lambda_2^t) = (\lambda_1 \lambda_2)^t (\lambda_2 - \lambda_1)$, odloča o linearni odvisnosti ali neodvisnosti rešitev. Če je nič, sta odvisni, sicer pa neodvisni. Podobno velja pri enačbah višjega reda.

Kadar sta korena karakteristične enačbe konjugirano kompleksna, tj. $\lambda_1 = \alpha + i\beta$, $\lambda_2 = \alpha - i\beta$, lahko z vpeljavo polarne oblike $\lambda_1 = r(\cos \phi + i \sin \phi)$ in $\lambda_2 = r(\cos \phi - i \sin \phi)$ zapišemo rešitev tudi v obliki $x_t = r^t(d_1 \cos t\phi + d_2 \sin t\phi)$, kjer je $d_1 = c_1 + c_2$ in $d_2 = i(c_1 - c_2)$.

Sistem m diferenčnih enačb reda 1: $x_i(t + 1) = f_i(x_1(t), \dots, x_m(t), t)$, $i = 1, 2, \dots, m$.

Sistem je *avtonomen*, če je neodvisen od t , se pravi, da so vse desne strani f_i funkcije samo m spremenljivk x_1, x_2, \dots, x_m . V *vektorski obliki* ga zapišemo kot $X(t + 1) = F(X(t))$, kjer je $X = (x_1, \dots, x_m)^T$ in $F = (f_1, \dots, f_m)^T$.

Linearen sistem: $x_i(t + 1) = \sum_{j=1}^m a_{ij}(t)x_j(t) + b_i(t)$, $i = 1, 2, \dots, m$

Linearno enačbo višjega reda je vedno možno prevesti na sistem linearnih enačb prvega reda. Splošna oblika (avtonomnega) sistema linearnih enačb se v *matrični obliki* glasi:

$$X(t + 1) = AX(t) + B,$$

kjer sta A in B konstantna matrika oziroma stolpec; rešitev je oblike $X(t) = X_h(t) + X_p(t)$. Kako se rešitev vede čez dolgo časa, je odvisno od lastnih vrednosti oziroma od spektralnega radija $\rho(A)$ matrike A . Če je npr. $\rho(A) < 1$, je limitna rešitev homogenega sistema (pri $B = 0$) enaka 0.

Vaje.

1. Reši homogeni linearni diferenčni enačbi višjega reda:

(a) $x_{t+3} + x_{t+2} + x_{t+1} + x_t = 0$,

Odg.: $x_t = c_1(-1)^t + c_2 \cos(\pi t/2) + c_3 \sin(\pi t/2)$;

(b) $x_{t+4} - 6x_{t+3} + 13x_{t+2} - 12x_{t+1} + 4x_t = 0$,

Odg.: $x_t = c_1 + c_2 t + (c_3 + c_4 t)2^t$.

2. Prevedi linearno diferenčno enačbo drugega reda na sistem in ga reši:

(a) $x_{t+2} - 2x_{t+1} + x_t = \cos(\pi t)$,

Odg: $X(t+1) = AX(t) + B(t)$, kjer je $A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -1 & 2 \end{bmatrix}$, stolpec $B(t) = (0, \cos(\pi t))^T$,

$X(t) = (x_1(t), x_2(t))^T$, $x_1(t) = x_t$, $x_2(t) = x_{t+1}$, splošna rešitev pa je enaka

$x_t = c_1 + c_2 t + \cos(\pi t)/4$;

(b) $x_{t+4} - ax_t = 0$, $a > 0$,

Odg: Matrika po vrsticah: $0, 1, 0, 0$; $0, 0, 1, 0$; $0, 0, 0, 1$; $a, 0, 0, 0$; lastne vrednosti $\pm \sqrt[4]{a}$, $\pm i \sqrt[4]{a}$, rešitev pa $x_t = a^{t/4}(c_1 + c_2(-1)^t + c_3 \cos(\pi t/2) + c_4 \sin(\pi t/2))$.

3. Fibonaccijevo diferenčno enačbo $x_{t+2} = x_{t+1} + x_t$, $x_0 = x_1 = 1$, prepisi v Fibonaccijev sistem. Izračunaj $\lim_{t \rightarrow \infty} (x_{t+1}/x_t)$.

Odg.: $X(t+1) = AX(t)$, kjer je $A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$ (Fibonaccijeva matrika) oziroma, če

zamenjamo $x_1(t)$ in $x_2(t)$, $A = \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$ (Lesliejeva matrika), limita je $\tau = (1 + \sqrt{5})/2$ (razmerje zlatega reza).

2. Lesliejev starostno strukturirani model

V štiridesetih letih 20. stoletja je **Patrick H. Leslie** (1900-1974) predlagal matrični model, ki upošteva starostno strukturo populacije. Danes je to ena najbolj razširjenih in koristnih metod, ki jo uporabljajo demografi in drugi raziskovalci populacijske dinamike, zlasti pri proučevanju rasti ženske populacije.

Žensko populacijo razdelimo v končno mnogo, recimo m , starostnih razredov enake širine. Če je M maksimalna možna starost, naj bodo starostni razredi

$$[0, M/m), [M/m, 2M/m), \dots, [(m-1)M/m, M].$$

Vektor $\mathbf{x}(0) = (x_1(0), x_2(0), \dots, x_m(0))^T$ naj predstavlja začetno porazdelitev populacije po razredih. Opazujemo spremembe v časovnih intervalih, ki so enako dolgi kot starostni razredi. Na koncu t -tega intervala, tj. v trenutku tM/m , je razporeditev po razredih v splošnem drugačna kot na začetku, enaka $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))^T$.

Vektorju $\mathbf{x}(t)$ rečemo na kratko tudi *stanje* v t -tem trenutku. Stanje sistema (porazdelitev po razredih) torej opazujemo v diskretnih trenutkih $t = 0, 1, 2, \dots$. Zanima nas, kako se to stanje spreminja s t , predvsem pa, kaj se zgodi čez dolgo časa, v limiti ($t \rightarrow \infty$).

Smiselno je predpostaviti, da je stanje v trenutku t odvisno samo od stanja v predhodnem trenutku $t-1$ (in seveda od reproduktivnih lastnosti sistema). Vpeljimo standardne oznake. Za vsak $i = 1, 2, \dots, m$ naj bo

$b_i \geq 0$ povprečno število hčera posamezne ženske iz i -tega razreda in

s_i ($0 < s_i \leq 1$) delež žensk i -tega razreda, ki preživijo obdobje rasti in prestopijo v razred $i+1$.

Število b_i imenujemo na kratko *rodnost* i -tega razreda, število s_i pa *verjetnost preživetja* v i -tem razredu.

Povezava med dvema zaporednima trenutkoma, v katerih sistem opazujemo, je potem dana s sistemom diferenčnih enačb:

$$\begin{aligned}x_1(t+1) &= b_1x_1(t) + b_2x_2(t) + \dots + b_mx_m(t) \\x_{i+1}(t+1) &= s_ix_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, m-1,\end{aligned}$$

kar lahko elegantno zapišemo v matrični obliki

$$\mathbf{x}(t+1) = L\mathbf{x}(t), \quad k = 1, 2, \dots, \quad (1)$$

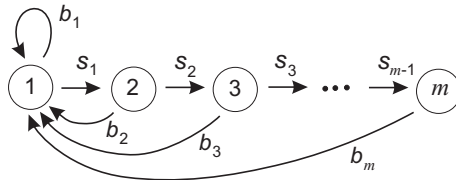
kjer je L t.i. *Lesliejeva* (ali *reprodukcijska*) *matrika*, dana z

$$L = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{m-1} & 0 \end{bmatrix}.$$

Vidimo, da so elementi matrike ravno koeficienti rodnosti in preživetja, torej vsa informacija glede reproduktivne sposobnosti sistema.

Opomba. Potiho smo predpostavili, da je matrika L na vsakem koraku ista, neodvisna od t , kar odraža privzetek, da se koeficienti (tj. celotne razmere) v času ne spreminjajo. Rečemo, da obravnavamo *avtonomni* oziroma *časovno homogeni model*.

Sistem si lahko predstavimo tudi nazorno z *usmerjenim grafom* G_L , v katerem točke predstavljajo posamezne razrede, usmerjene povezave med njimi pa so določene z neničelnimi (pozitivnimi) elementi matrike L . Razred i je dosegljiv iz razreda j (iz točke j kaže puščica v i), če je element na (i, j) -tem mestu v matriki L pozitiven. Ob puščicah napišemo številsko vrednost ustreznega matričnega elementa (rodnost ali preživetveno sposobnost) ustreznega razreda (glej sliko 1).



SLIKA 1

Enakost (1) je rekurzivna formula za določanje kasnejšega stanja sistema. Seveda iz nje takoj najdemo tudi eksplicitno izražavo vsakega stanja v trenutku $t > 0$ z začetnim stanjem:

$$\mathbf{x}(t) = L^t \mathbf{x}(0).$$

Zgled 1. Denimo, da je najvišja starost, ki jo dosežejo ženski osebk v neki živalski populaciji 15 let. Napravimo tri starostne razrede oziroma tri časovna obdobja dolžine 5 let: $[0, 5)$, $[5, 10)$, $[10, 15]$. Naj bo Lesliejeva matrika enaka

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 4 & 3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{bmatrix}$$

in začetno stanje $s^{(0)} = (1000, 1000, 1000)^\top$. Potem se lahko hitro prepričamo, da je $\mathbf{x}^{(1)} = (7000, 500, 250)^\top$, $\mathbf{x}^{(2)} = (2750, 3500, 125)^\top$ in $\mathbf{x}^{(3)} = (14375, 1375, 875)^\top$.

Lastnosti Lesliejeve matrike

Videli bomo, da je rast sistema dolgoročno odvisna od največje lastne vrednosti Lesliejeve matrike, stanje (porazdelitev po razredih) pa od pripadajočega lastnega vektorja. Poglejmo, kaj se da povedati o lastnih vrednostih.

Izrek 1. *Lesliejeva matrika L ima eno samo pozitivno lastno vrednost λ_1 , ki je enostavna, pripadajoči lastni vektor pa je večkratnik vektorja s pozitivnimi komponentami. Za vsako drugo lastno vrednost λ_j velja $|\lambda_j| \leq \lambda_1$. Če sta dva zaporedna koeficienta rodnosti, npr. b_l in b_{l+1} , oba različna od 0, velja $|\lambda_j| < \lambda_1$ za $j > 1$.*

Dokaz. Karakteristični polinom $p(\lambda) = \det(\lambda I - L)$ ima v tem primeru zelo lepo obliko:

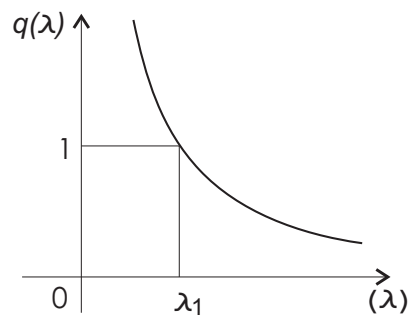
$$p(\lambda) = \lambda^m - b_1\lambda^{m-1} - b_2s_1\lambda^{m-2} - \dots - b_ms_{m-1}\dots s_2s_1.$$

Vidimo, da so razen prvega vsi koeficienti nepozitivni. To ima koristne posledice.

Lastne vrednosti so ničle polinoma p . Če vpeljemo še racionalno funkcijo $q(\lambda) = 1 - \frac{p(\lambda)}{\lambda^m}$ oziroma

$$q(\lambda) = \frac{b_1}{\lambda} + \frac{b_2s_1}{\lambda^2} + \dots + \frac{b_ms_{m-1}\dots s_2s_1}{\lambda^m},$$

vidimo, da velja $p(\lambda) = 0$ natanko takrat, ko je $q(\lambda) = 1$. Toda q je za $\lambda > 0$ strogo padajoča funkcija, zato obstaja samo ena točka $\lambda_1 > 0$, ko je $q(\lambda_1) = 1$ (glej sliko 2).



SLIKA 2

Lesliejeva matrika L ima torej eno samo pozitivno lastno vrednost λ_1 . Ta vrednost je v primeru, ko je vsaj en $b_i > 0$, enostavna, kar vidimo iz dejstva, da lahko odvod polinoma p zaradi posebne strukture koeficientov v p zapišemo v obliki $\lambda p'(\lambda) = mp(\lambda) + p_1(\lambda)$, kjer je p_1 netrivialni polinom z nenegativnimi koeficienti, in je zato $p'(\lambda_1) \neq 0$, če je le $b_i > 0$ vsaj za en i . Poleg tega lahko neposredno preverimo, da je lastni vektor pri pozitivni lastni vrednosti λ_1 enak

$$\mathbf{s}_1 = (1, s_1/\lambda_1, s_1s_2/\lambda_1^2, \dots, s_1s_2\dots s_{m-1}/\lambda_1^{m-1})^\top. \quad (2)$$

Vidimo, da so vse njegove komponente nenegativne. Ta vektor imenujemo tudi Pieloujev vektor, v čast kanadski ekologiniji **Evelyn Christine Pielou** (r. 1920).

Drugi del izreka spoznamo iz polarnega zapisa kompleksnih števil. Naj bo $\lambda_j = |\lambda_j|e^{i\theta_j}$ kakšen drug koren enačbe $q(\lambda) = 1$. Potem je $\lambda_j^k = |\lambda_j|^k e^{ik\theta_j}$ za $k = 1, 2, \dots, m$, zato dobimo

$$\begin{aligned} 1 &= q(\lambda_j) = b_1|\lambda_j|^{-1}e^{-i\theta_j} + b_2s_1|\lambda_j|^{-2}e^{-2i\theta_j} + \dots + b_ms_1s_2\dots s_{m-1}|\lambda_j|^{-m}e^{-mi\theta_j} \quad \text{in} \\ 1 &= \operatorname{Re} q(\lambda_j) = b_1|\lambda_j|^{-1} \cos \theta_j + b_2s_1|\lambda_j|^{-2} \cos 2\theta_j + \dots + b_ms_1s_2\dots s_{m-1}|\lambda_j|^{-m} \cos m\theta_j \leq \\ &\quad b_1/|\lambda_j| + b_2s_1/|\lambda_j|^2 + \dots + b_ms_1s_2\dots s_{m-1}/|\lambda_j|^m = q(|\lambda_j|). \end{aligned} \quad (3)$$

Ker je torej $q(|\lambda_j|) \geq 1$, mora biti $|\lambda_j| \leq \lambda_1$. Denimo zdaj, da je $b_l \neq 0$ in $b_{l+1} \neq 0$. Če bi bilo pri nekem j res $|\lambda_j| = \lambda_1$, torej $q(|\lambda_j|) = q(\lambda_1) = 1$, bi v (3) moral biti v vseh od nič različnih členih vsak kosinus enak 1. V posebnem primeru bi morale biti $\cos l\theta_j = 1$ in hkrati $\cos(l+1)\theta_j = 1$, kar pa je mogoče le, ko je θ_j cel mnogokratnik števila 2π , torej $\lambda_j = \lambda_1$.

Opomba. Isto bi veljalo, če bi bil $b_k \neq 0$ in $b_l \neq 0$, kjer sta k, l tuji si števili. Celó bolj splošno: kadar so $b_{l_1}, b_{l_2}, \dots, b_{l_k} \neq 0$ in je največji skupni delitelj za l_1, l_2, \dots, l_k enak 1 (glej definicijo primitivnosti matrice spodaj).

Zaradi lastnosti $|\lambda_j| \leq \lambda_1$ za vsak j rečemo, da je λ_1 *dominantna* lastna vrednost. Kadar velja tu celo strogi neenačaj za vsak $j \neq 1$, pa govorimo o *strogi dominantnosti*. Lesliejeva matrika v splošnem nima strogo dominantne vrednosti. Za matriko

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}$$

so npr. lastne vrednosti ravno tretji koreni enote in 1 ni strogo dominantna lastna vrednost. (Vidimo, da pogoj iz zadnjega stavka izreka 1 ni izpolnjen.) V tem primeru se da pokazati, da se stanje sistema ciklično ponavlja s periodo 3. Odslej privzemimo, da ima L strogo dominantno lastno vrednost; se pravi, da pravkar opisana situacija ne nastopi.

Opomba. Lesliejeva matrika je poseben primer matrice z nenegativnimi komponentami. Za take matrice obstaja ti. Perron-Frobeniusov izrek, ki opisuje njihove spektralne lastnosti podobno kot izrek 1. Seveda za specialne Lesliejeve matrice ni potrebno uporabiti Perron-Frobeniusove teorije, saj so zanje dokazi, kot smo videli, dokaj elementarni. Kljub temu navedimo Perron-Frobeniusov izrek, ker ga, če ga poznamo, lahko uporabimo tudi v drugih primerih nenegativnih matrik.

Dodatek: Perron-Frobeniusova teorija nenegativnih matrik

Kvadratna ($m \times m$) matrika A je (permutacijsko) *nerazcepna* (*ireducibilna*), če nima netrivialnih *koordinatnih* invariantnih podprostorov, tj. takih invariantnih podprostorov, ki jih razpenja prava neprazna podmnožica standardnih baznih vektorjev $\{e_1, e_2, \dots, e_m\}$ (e_k je m -terica iz samih ničel in 1 na k -tem mestu). Drugače rečeno, A ni permutacijsko podobna bločni zgornje trikotni matriki z ničlo pod diagonalo, tj. za nobeno permutacijsko matriko P ne velja

$$PAP^{-1} = \begin{bmatrix} E & F \\ 0 & G \end{bmatrix}.$$

Za nenegativne kvadratne matrice lahko opredelimo nerazcepnost še drugače: za poljuben par indeksov i, j obstaja tako naravno število k (odvisno od i in j), da je $(A^k)_{ij} > 0$. To lahko povemo tudi v jeziku usmerjenih grafov: nenegativna matrika A je nerazcepna, če je (tako kot za Lesliejevo matriko) prirejeni usmerjeni graf G_A *kreepko povezan*, tj. za poljuben par indeksov (i, j) obstaja v grafu usmerjena pot, ki vodi od i k j .

Zgled. Za graf Lesliejeve matrice takoj vidimo, da je kreepko povezan natanko takrat, ko je $b_m > 0$. Natanko tedaj je Lesliejeva matrika nerazcepna.

Izrek (Frobenius 1912). *Nerazcepna nenegativna matrika A ima vedno pozitivno lastno vrednost λ_1 , ki je enostavna ničla karakterističnega polinoma in dominantna (njena vrednost je večja ali enaka absolutni vrednosti vsake druge lastne vrednosti). Lastni vrednosti λ_1 pripada lastni vektor, ki ima vse koordinate pozitivne.*

Lastno vrednost $\lambda_1 > 0$ imenujemo včasih Perron-Frobeniusova lastna vrednost in je enaka spektralnemu radiju $r = \rho(A)$ matrice A .

Za nenegativno matriko A definiramo, da je *perioda indeksa i* največji skupni delitelj vseh naravnih števil k z lastnostjo $(A^k)_{ii} > 0$. Kadar je matrika A nerazcepna, imajo vsi indeksi $i = 1, 2, \dots, n$ isto periodo. To periodo h imenujemo potem kar *perioda matrice A* . Periodo lahko tudi definiramo kot največji skupni delitelj dolžin vseh sklenjenih usmerjenih poti po grafu G_A . Če je perioda enaka 1, rečemo, da je nerazcepna matrika A *neperiodična*.

Dopolnilo k Frobeniusovemu izreku:

Če je h perioda nerazcepne nenegativne matrike A , ima A natanko h kompleksnih lastnih vrednosti z absolutno vrednostjo r . Vsaka od njih je enostavna ničla karakterističnega polinoma in je enaka produktu $r\omega$, kjer je ω eden od h -tih korenov enote ($\omega = e^{2k\pi i/h}$, $k = 1, 2, \dots, h$). Za vsak h -ti koren enote ω je matrika A podobna matriki ωA , zato je spekter $\sigma(A)$ invarianten za množenje z ω , tj. za zasuk za poljuben kot $2k\pi/h$, $k = 1, 2, \dots, h$.

Če je $h > 1$, obstaja taka permutacijska matrika P , da velja

$$PAP^{-1} = \begin{bmatrix} 0 & A_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & A_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & A_{h-1} \\ A_h & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix}.$$

Kadar je $h = 1$ rečemo, da je matrika A primitivna, sicer pa je neprimitivna in h njen indeks neprimitivnosti.

Ekvivalentna definicija pravi, da je nenegativna matrika A primitivna, če obstaja tako naravno število k , da je matrika A^k pozitivna (tj. vsi njeni elementi so strogo pozitivni). Vsaka primitivna matrika je torej tudi nerazcepna; v resnici so primitivne matrike ravno vse nerazcepne neperiodične nenegativne matrike. Da se pokazati, da je nenegativna matrika z neničelno diagonalo primitivna (obratno pa ne velja, glej npr. matriko reda več kot 2 s samimi enkami razen na diagonalni, kjer so ničle).

Vsaka pozitivna matrika A (tj. taka matrika A , ki ima vse elemente pozitivne) je očitno primitivna. Take matrike je obravnaval Perron 1907. Lesliejeva matrika L pa je npr. primitivna natanko takrat, ko je največji skupni delitelj vseh indeksov $i \in \{1, 2, \dots, m\}$ z lastnostjo $b_i > 0$ enak 1 (Sykes 1969).

Za primitivne matrike A je njihova Perron-Frobeniusova lastna vrednost strogo dominantna (večja od absolutne vrednosti vsake druge lastne vrednosti). V posebnem primeru to velja za vse pozitivne matrike.

Za dokaze v zvezi s Perron-Frobeniusovo teorijo glej npr. [20], Chapter 8. Vrnimo se k Lesliejevemu modelu.

Limitno vedenje Lesliejevega sistema

Naj bo L primitivna Lesliejeva matrika reda m . Zaradi lažje nadaljnje obravnave privzemimo, da se matrika L da diagonalizirati, tj. da obstajajo (ne nujno različne) lastne vrednosti $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m$ (s strogo dominantno vrednostjo λ_1) in linearno neodvisni lastni vektorji $\mathbf{s}_1, \mathbf{s}_2, \dots, \mathbf{s}_m$. Ta lastnost za Lesliejevo matriko v splošnem sicer ne velja, niti ni potrebna za nadaljnjo obravnavo.

Iz lastnih vektorjev lahko sestavimo obrnljivo matriko $S = [\mathbf{s}_1, \mathbf{s}_2, \dots, \mathbf{s}_m]$ (po stolpcih), tako da je $L = SDS^{-1}$, kjer je $D = \text{diag}(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m)$ diagonalna matrika. Potem je $L^t = SD^tS^{-1}$ in

$$\mathbf{x}(t) = L^t \mathbf{x}(0) = SD^tS^{-1} \mathbf{x}(0)$$

oziroma bolj na dolgo

$$\mathbf{x}(t) = S \begin{bmatrix} \lambda_1^t & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^t & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda_m^t \end{bmatrix} S^{-1} \mathbf{x}(0).$$

Delimo obe strani z λ_1^t pa dobimo

$$\mathbf{x}(t)/\lambda_1^t = S \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & (\lambda_2/\lambda_1)^t & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & (\lambda_3/\lambda_1)^t & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & (\lambda_m/\lambda_1)^t \end{bmatrix} S^{-1}\mathbf{x}(0).$$

Ker za vsak $j = 2, 3, \dots, m$ velja $|\lambda_j/\lambda_1| < 1$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} (\lambda_j/\lambda_1)^t = 0$ za vsak j . Torej je

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t)/\lambda_1^t = S \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix} S^{-1}\mathbf{x}(0).$$

Označimo prvi element vektorja $S^{-1}\mathbf{x}(0)$ s črko c , tako da na desni strani dobimo večkratnik lastnega vektorja pri strogo dominantni lastni vrednosti λ_1 , tj. $c\mathbf{s}_1$. Torej je $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t)/\lambda_1^t = c\mathbf{s}_1$ in pri dovolj velikem t (čez dolgo časa) imamo približno

$$\mathbf{x}(t) \approx c\lambda_1^t \mathbf{s}_1.$$

To pomeni, da razmerje po razredih čez dolgo časa postane konstantno, tj. dobimo (stabilno) *stacionarno porazdelitev*, ki je ista kot pri lastnem vektorju \mathbf{s}_1 . Poleg tega vidimo, da se zaradi $\mathbf{x}(t) \approx \lambda_1 \mathbf{x}(t-1)$ čez dolgo časa na vsakem koraku število pripadnikov vsakega starostnega razreda poveča (ali zmanjša) približno s faktorjem λ_1 . Če je $\lambda_1 > 1$, imamo povečanje, pri $\lambda_1 < 1$ pa zmanjšanje.

Zgled 2. Pri podatkih iz zgleda 1 lahko izračunamo, da je strogo dominantna lastna vrednost enaka $\lambda_1 = 3/2$. S tem faktorjem raste populacija čez dolgo časa. Stabilna stacionarna porazdelitev po razredih pa je premosorazmerna lastnemu vektorju $\mathbf{s}_1 = (1, 1/3, 1/18)^\top = (18, 6, 1)^\top / 18$ v skladu z (2). To pomeni, da je v stacionarnem stanju od celotne populacije $18/25 = 72\%$ v prvem, $6/25 = 24\%$ v drugem in $1/25 = 4\%$ v tretjem starostnem razredu.

Definicija. Označimo $R_0 = q(1) = b_1 + b_2 s_1 + \dots + b_m s_1 s_2 \dots s_{m-1}$.

To število imenujemo *čisti reprodukcijski faktor* oziroma *čisto reprodukcijsko stopnjo*. Pomeni povprečno število hčera, ki jih rodi ena ženska skozi celotno svojo življenjsko dobo.

Kadar je $\lambda_1 > 1$, vemo, da čez dolgo časa populacija narašča. Toda zaradi padanja funkcije q (glej sliko 1) vidimo, da je v tem primeru $R_0 > 1$. Ko je $\lambda_1 < 1$, populacija čez čas pada. V tem primeru je $R_0 < 1$. Kadar pa je $\lambda_1 = 1$, rečemo, da se rast populacije stabilizira oziroma da gre za *ničelno rast*. Tedaj je tudi $R_0 = 1$. V zgledu 1 je npr. $R_0 = 2 + 3/8 = 2.375$, torej imamo naraščanje.

Namesto z dominantno lastno vrednostjo λ_1 lahko torej (dolgoročno) naraščanje ali padanje populacije ugotavljamo kar s čistim reprodukcijskim faktorjem R_0 .

Zgled 3. Leta 1965 so merili *rodnost kanadskih žensk* do 50-tega leta starosti, razdeljenih v 10 starostnih razredov dolžine 5 let. Podatki za parametre v Leslieevi matriki so naslednji:

Starostni interval	[0, 5)	[5, 10)	[10, 15)	[15, 20)	[20, 25)
b_i	0.00000	0.00024	0.05861	0.28608	0.44791
s_i	0.99651	0.99820	0.99802	0.99729	0.99694
Starostni interval	[25, 30)	[30, 35)	[35, 40)	[40, 45)	[45, 50]
b_i	0.36399	0.22259	0.10457	0.02826	0.00240
s_i	0.99621	0.99460	0.99184	0.98700	–

Numerično izračunamo $\lambda_1 = 1.07622$ in $R_0 \approx 1.5$. Stabilno stanje podaja vektor

$$\mathbf{s}_1 = (1.00000, 0.92594, 0.85881, 0.79641, 0.73800, 0.68364, 0.63281, 0.58482, 0.53897, 0.49429)^\top.$$

Če bi kanadske ženske tako nadaljevale dolgo časa (kar se seveda ne bo zgodilo), bi se vsakih 5 let njihovo število povečalo približno za 7.6%, njihova starostna porazdelitev pa bi bila taka, kot jo določa lastni vektor \mathbf{x}_1 . Toda vrednost R_0 je v 40 letih gotovo padla. Za Slovenijo so bili npr. leta 1970 (in še 1980) podatki $R_0 = 1,00$, leta 1999 pa le še $R_0 = 0.59$.

Podobnih (in bolj izpopolnjenih) modelov se poslužujejo demografi, ki napovedujejo dejansko spreminjanje števila prebivalstva na svetu (po regijah ali po državah). Za primer si pogledjmo, kakšne so aktualne dolgoročne napovedi agencije za populacijo pri ZN, poročilo iz februarja 2003 (glej [22]).

Zgled 4. Danes je na svetu 7 milijarde ljudi. Napoved za leto 2050 je 8.9 milijard (še leta 2002 celo 9.3 milijarde). Razlog za zmanjšanje za 400 milijonov je, da je hitreje, kot so predvidevali, padla rodnost in se povečala stopnja umrljivosti zaradi AIDSa. Leta 2050 bo tri četrt sveta imelo totalno stopnjo rodnosti 1.85 otrok na žensko. Danes je ta stopnja okrog 3, pred 25 leti še 6 otrok na žensko. Stopnja rodnosti je še močno padla, npr. v Španiji na 1.2, v Rusiji na 1.1. V Sloveniji je bila leta 1980 še 2.1, leta 1999 le še približno 1.2, danes je spet nekoliko porasla, na nekaj manj kot 1.4.

Kar 33 držav bo imelo manj populacije kot danes, Japonska za 14%, Italija za 22%, Rusija in Ukrajina med 30 in 50%. V Južni Afriki bo manj prebivalstva zaradi AIDSa (za to boleznijo jih bo na svetu umrlo okrog 278 milijonov). ZDA bodo povečale prebivalstvo s sedanjih 285 milijonov na 400 milijonov, Velika Britanija z 59 na 66 milijonov.

Število prebivalstva v starosti nad 80 let se bo 5-krat povečalo, polovica jih bo starih pod 37 let, polovica nad 37 let. (Okrog leta 2100 naj bi bilo več kot 1/3 ljudi starejših od 60 let, na Japonskem več kot 1/2.) Sedanja mediana je 26 let, 20% današnje populacije (1.2 milijarde) je najstniška (med 10 in 19 let). Skoraj 90% najstnikov živi v nerazvitih deželah. Populacija pod 10 let je že danes manjša kot prej.

Vaje.

1. Za naslednje Lessliejeve matrike ugotovi ali so nerazcepne in primitivne, nariši ustrezni usmerjeni graf življenjskega cikla, poišči kakarakteristični polinom, vse lastne vrednosti in lastni vektor za dominantno lastno vrednost, čisto reprodukcijsko stopnjo, določi limitno vedenje rešitev in (če obstaja) stabilno starostno porazdelitev:

$$(a) L = \begin{bmatrix} 0 & 3a^2/2 & 3a^3/2 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}, a > 0,$$

Odg.: nerazcepna, primitivna, lastni vrednosti a (strogo dominantna) in $-a/2$ (dvojna), lastni vektor in hkrati stabilna starostna porazdelitev $(1, 1/2a, 1/6a^2)^T$, čista reprodukcijska stopnja $R_0 = a^2(a+3)/4$.

$$(b) L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6a^3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}, a > 0,$$

Odg.: nerazcepna, ni primitivna, lastne vrednosti $a, a\omega, a\omega^2$, kjer je ω tretji koren enote, lastni vektor za a je $(6a^2, 3a, 1)^T$, začetna porazdelitev se ciklično ponavlja, le pomnoži se s potenco a^3 , čista reprodukcijska stopnja $R_0 = a^3$.

2. Za naslednje nenegativne matrike nariši pripadajoči graf življenjskega cikla in ugotovi, ali so nerazcepne in primitivne, ter določi periodo posameznih razredov:

$$(a) L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 \end{bmatrix}, b_3, s_1, s_2 > 0 \quad (\text{nerazcepna, neprimitivna, skupna perioda } h = 3)$$

$$(b) L = \begin{bmatrix} 0 & b_2 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & s_3 \end{bmatrix}, b_2, b_4, s_1, s_2, s_3 > 0 \text{ (razcepna, neprimitivna, perioda razreda 1}$$

in 2 je 2, perioda razreda 3 je 1)

$$(c) L = \begin{bmatrix} 0 & b_2 & 0 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{bmatrix}, b_2, s_1, s_2, s_3 > 0 \text{ (nerazcepna, neprimitivna, perioda } h = 2)$$

3. Model gojenja enoletnic (za tri leta): Naj bo α_i delež i -let starega semena ($i = 1, 2, 3$), ki vzklije vsako pomlad, σ verjetnost preživetja semena čez zimo, γ število semen, ki jih producira ena rastlina. Naj bo r_t število rastlin leta t in s_t^i , $i = 1, 2$, število i let starih semen v letu t . Model je potem:

$$\begin{aligned} r_{t+1} &= \alpha_1 \sigma \gamma r_t + \alpha_2 \sigma (1 - \alpha_1) s_t^1 + \alpha_3 \sigma (1 - \alpha_2) s_t^2, \\ s_{t+1}^1 &= \sigma \gamma r_t, \\ s_{t+1}^2 &= \sigma (1 - \alpha_1) s_t^1. \end{aligned}$$

Napiši Lesliejevo matriko za ta model in ugotovi, pri katerih parametrih je nerazcepna in primitivna. Poišči čisto reprodukcijsko stopnjo in opiši parametre, pri katerih bodo rastline preživele v bodočnosti.

4. Model tvorbe rdečih krvnih teles: Naj bo R_t število rdečih krvničk v krvnem obtoku dne t , f , $0 < f < 1$, (konstanten) delež rdečih krvničk, ki se dnevno odstranijo iz obtoka, M_t število rdečih krvničk, ki se tvorijo v kostnem mozgu dne t , sorazmerno s številom odstranjenih rdečih krvničk prejšnji dan, $\gamma > 0$ produkcijska konstanta. Linearen model potem izgleda tako:

$$\begin{aligned} R_{t+1} &= (1 - f)R_t + M_t, \\ M_{t+1} &= \gamma f R_t. \end{aligned}$$

Zapišite matriko sistema, poiščite njene lastne vrednosti in določite njihov predznak. Ali je model smiseln? Če je npr. λ_1 zelo blizu 1, koliko je γ (kakšna je produkcija novih krvničk)? Kako se tedaj približno vede R_t ? Ali je vedenje sistema stabilno?

Problem žetve v Lesliejevem modelu

Lesliejev model pogosto uporabljamo ne za študij prebivalstva ampak za proučevanje povečevanja števila rastlin ali živali, npr. v pridelovanju za trg v vrtnarstvu, sadjarstvu, gozdarstvu (rastline ali semena), vzreji živine ali drobnice, v ribolovu itd. Prirastek živali ali pridelek rastlin bi radi prodali na trgu, ne da bi s tem ogrozili rast in reprodukcijsko sposobnost ostanka. Ta problem zajamemo s splošnim pojmom t.i. *stabilne žetve*.

Vpeljemo *žetveno matriko* H , ki je nenegativna diagonalna matrika reda m , tako kot Lesliejeva matrika. Diagonalni elementi h_i , $0 \leq h_i \leq 1$, povedo, kolikšen del populacije v i -tem starostnem razredu odstranimo ob koncu ravnega obdobja (sezone). Vpeljimo še matriko ostanka $R = I - H$ z (diagonalnimi) elementi $r_i = 1 - h_i$, ki pove, kolikšen del i -tega razreda ostane na koncu.

Če smo imeli na začetku sezone stanje \mathbf{x} , ostane po žetvi vektor $RL\mathbf{x}$. Radi bi, da bi bil ta vektor (vsaj) tolikšen kot na začetku ravnega obdobja, torej $RL\mathbf{x} = \mathbf{x}$. Iščemo torej lastni vektor matrike RL , ki pripada lastni vrednosti 1. Toda

$$RL = \begin{bmatrix} b_1 r_1 & b_2 r_1 & \dots & b_{m-1} r_1 & b_m r_1 \\ s_1 r_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 r_3 & \dots & 0 & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{m-1} r_m & 0 \end{bmatrix}$$

je tudi (nekoliko drugačna) Lesliejeva matrika, zato je pogoj za lastno vrednost 1 enak $q(1) = 1$ oziroma

$$r_1(b_1 + b_2s_1r_2 + b_3s_1s_2r_2r_3\dots + b_ms_1s_2\dots s_{m-1}r_2r_3\dots r_m) = 1.$$

Lastni vektor je večkratnik vektorja $\mathbf{x}_1 = (1, s_1r_2, s_1s_2r_2r_3, \dots, s_1s_2\dots s_{m-1}r_2r_3\dots r_m)^\top$, ki določa starostno porazdelitev pri stabilni žetveni politiki (t.i. stabilno stanje). Določena so le razmerja, ne pa absolutna velikost, ki je odvisna od lastnih vrednosti osnovne Lesliejeve matrike.

Glede žetve so možne različne strategije:

1. *Enakomerna strategija.* Iz vsakega razreda odstranimo enak delež populacije, torej $h_i = h$ oziroma $r_i = r = 1 - h$ za vsak i . Zahtevamo, da r ni niti 0 (totalna žetev, nič ne ostane) niti 1 (prazna žetev, vse ostane), pa vidimo iz pogoja $RL\mathbf{x} = \mathbf{x}$, da je $rL\mathbf{x} = \mathbf{x}$ oziroma, da je $\lambda_1 = 1/r$ edina pozitivna, torej dominantna, lastna vrednost za matriko L s pripadajočim lastnim vektorjem \mathbf{x}_1 , ki ga iščemo:

$$\mathbf{x}_1 = (1, s_1r, s_1s_2r^2, \dots, s_1s_2\dots s_{m-1}r^{m-1})^\top.$$

Pri enakomerni žetvi pustimo za nadaljnjo reprodukcijo delež populacije v višini $r = 1/\lambda_1$.

Zgled 5. V [25] je objavljen numerični primer v zvezi z rejo ovac na Novi Zelandiji. Obdobje rasti oziroma razmik med opazovalnimi trenutki je 1 leto, ovce spremljamo 12 let. Lesliejeva matrika velikosti $m = 10$ ima strogo dominantno lastno vrednost $\lambda_1 = 1.221$, zato je $h = 1 - 1/\lambda_1 = 0.181$, tj. vsako leto odstranimo približno 18% celotne populacije.

2. Drugačna strategija je npr. žetev *samo v najnižjem razredu* (odstranimo samo nov pridelek oziroma prirastek). Zdaj vzamemo $h_1 = h$ in $h_i = 0$ za $i > 1$. To pot je $r = 1 - h = 1/R_0$, kjer je R_0 čisti reprodukcijski faktor za matriko L , lastni vektor pa

$$\mathbf{x}_1 = (1, s_1, s_1s_2, \dots, s_1s_2\dots s_{m-1})^\top.$$

V zgledu 5 je npr. $R_0 = 2.513$, zato je $h = 1 - 1/R_0 = 0.602$, kar znese približno 17.8% celotne populacije tik pred žetvijo.

3. Optimalna strategija je tista, ki prinaša največji donos (ko lahko odstranimo največji delež populacije tik pred žetvijo), seveda ob pogoju dolgoročne stabilnosti populacije. Najboljšo strategijo je treba določiti s skrbnim planiranjem oziroma optimizacijo donosa. Za optimalno se izkaže, da žanjemo samo v enem ali dveh razredih. Kadar žanjemo v dveh razredih, višjega (starejšega) popolnoma požanjemo. V zgledu 5 je najbolje vzeti $h_1 = 0.522$, $h_9 = 1$ in $h_i = 0$ za $i \neq 1, 9$. Skupaj odstranimo vsako leto približno 19.9% celotne populacije pred žetvijo.

Vaje. Za Lesliejevo matriko iz zglada 1 poiščite

- donos in stabilno stanje pri enakomerni žetvi;
- pri žetvi v najnižjem razredu;
- optimalno žetveno strategijo.

Posplošitev Lesliejevega modela

Splošnejša oblika strukturiranega reprodukcijskega modela je linearni model z $m \times m$ matriko $L = F + T$ (fertility + transition), kjer je F nenegativna (reprodukcijska) matrika ranga 1 (samo prva vrstica) in T nenegativna (tranzicijska ali preživetvena) matrika z lastnostjo $\sum_{i=1}^m t_{ij} \leq 1$ za vsak j (verjetnost prehoda iz razreda j v katerikoli drugi ali isti razred i mora biti manjša ali enaka 1). Matrika T s tako lastnostjo je *substohastična*.)

Lastne vrednosti tranzicijske matrike so po absolutni vrednosti manjše ali enake 1. Res, naj bo λ lastna vrednost za T . Potem je λ lastna vrednost tudi za transponirano matriko T^T , npr. z lastnim vektorjem x z neskončno normo 1, in imamo oceno $|\lambda| = \|\lambda x\| = \|T^T x\| = \max_j |\sum_{i=1}^m (T^T)_{ji} x_i| = \max_j |\sum_{i=1}^m t_{ij} x_i| \leq \max_j \sum_{i=1}^m t_{ij} |x_i| \leq 1$.

Pri pogoju $\max_j \sum_{i=1}^m t_{ij} < 1$ so vse lastne vrednosti matrike T strogo manjše od 1, zato je matrika $I - T$ obrnljiva in velja $(I - T)^{-1} = I + T + T^2 + \dots$. Lahko konstruiramo *matriko naslednje generacije*:

$$Q = F(I - T)^{-1} = F + FT + FT^2 + \dots$$

Njen spektralni radij $\rho(Q)$ definiramo kot *čisto reprodukcijsko stopnjo*, se pravi $R_0 = \rho(Q)$.

Trditev. V primeru Lesliejevega modela se tako definiran R_0 ujema z znanim

$$R_0 = b_1 + b_2 s_1 + \dots + b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1}.$$

Dokaz. Iz oblike za F in T v Lesliejevem modelu hitro vidimo, da je tam matrika T nilpotentna (ker je strogo spodnje trikotna), zato je njen spektralni radij $r(T) = 0$, torej $I - T$ obrnljiva, vrsta za $(I - T)^{-1} = I + T + T^2 + \dots$ se konča. Z množenjem z matriko rodnosti F , ki ima pri Leslieju od nič različno samo prvo vrstico, vidimo, da je tudi Q matrika ranga ena, sestavljena samo iz prve vrstice, ki ima prvi element (na diagonali) enak $R_0 = b_1 + b_2 s_1 + \dots + b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1}$; to je tudi spektralni radij matrike Q .

Modeliranje populacije glavatih želv (*Caretta caretta*). Te želve naseljujejo skoraj vse oceane in so (ob kalifornijski obali) ogrožena vrsta. Zrastejo povprečno do enega metra in tehtajo tudi do 150 kg. Strukturiran model zanje je razdeljen v sedem razredov, tako da je matrika $L = F + T$ oblike (vsi $b_i, s_i, p_i > 0$)

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & b_5 & b_6 & b_7 \\ s_1 & p_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & p_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & p_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & s_6 & p_7 \end{bmatrix},$$

Prepričamo se lahko, da je matrika nerazcepna (narišimo npr. graf) in tudi primitivna, zato ima strogo dominantno lastno vrednost. Eksperimentalni podatki, ki so jih dobili z merjenjem so pokazali, da je ta vrednost $\lambda_1 \approx 0.94503$, torej je vrsta ogrožena in dolgoročno ne bo preživela (ker je $\lambda_1^{25} \approx 0.243$, se bo v 25 letih populacija zmanjšala na manj kot četrtnino sedanje).

3. Nelinearne diferenčne enačbe

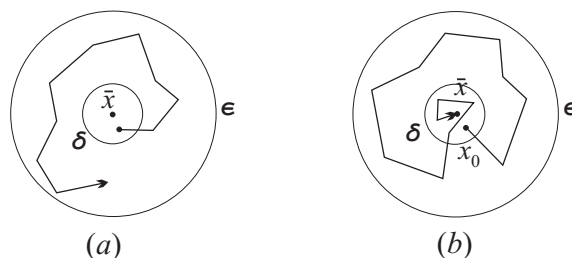
Definicija 1. *Ravnovesje* (ali *negibna točka*) avtonomne diferenčne enačbe prvega reda $x_{t+1} = f(x_t)$, $t \geq 0$, je vsaka rešitev enačbe $\bar{x} = f(\bar{x})$.

Cikel (*periodično rešitev*) reda m dobimo iz enačbe $\bar{x} = f^m(\bar{x})$ (f^m m -kratni kompozitum). *Periodična orbita* je potem množica $\{\bar{x}, f(\bar{x}), \dots, f^{m-1}(\bar{x})\}$.

Oboje je pomembno v naravi (okoljsko ravnovesje, periodični pojavi, izginjanje vrst, preživetje, iztrebljanje bolezni itd.)

Zgled 1: $x_{t+1} = ax_t/(b + x_t)$, $a, b > 0$; tu je $f(x) = ax/(b + x)$, ravnovesje pa rešitev enačbe $\bar{x} = a\bar{x}/(b + \bar{x})$ oziroma $\bar{x} = 0$ in $\bar{x} = a - b$; če je $a = b$, je seveda samo eno ravnovesje, $\bar{x} = 0$.

Periodičnih rešitev reda 2 (2-ciklov) ni, kot vidimo iz enačbe $x = f^2(x)$ oziroma iz $x = a(ax/(b + x))/(b + ax/(b + x)) = a^2x/(b^2 + (a + b)x)$, ki ima sicer dve rešitvi $x = 0$ in $x = a - b$, vendar ju že poznamo in sta obe celo ravnovesji. Prav tako ni višjih ciklov, saj je eksplicitna rešitev enaka $f^t(x) = a^t x / (b^t + ((a^t - b^t)/(a - b))x)$ za vsak t , če je $a \neq b$, in $f^t(x) = ax/(a + tx)$, če je $a = b$.



SLIKA 3

Lokalna stabilnost diferenčnih enačb

Definicija 2 (Lokalna stabilnost): Ravnovesje \bar{x} je *lokalno stabilno*, če za vsak $\epsilon > 0$ obstaja tak $\delta > 0$, da iz $|x_0 - \bar{x}| < \delta$ sledi $|x_t - \bar{x}| < \epsilon$ za vsak $t \geq 0$ (slika 3a).

Zgled: V prejšnjem zgledu je $|f(x)| < \epsilon$, če je $|x| < \delta = b\epsilon/(a + \epsilon)$; za $a < b$ je $\epsilon < \delta$, torej ravnovesje 0 lokalno stabilno, za $a > b$ pa ne. Podobno je $|f(x) - (a - b)| < \epsilon$, če je $|x - (a - b)| < \delta = a\epsilon/(b + \epsilon)$; zdaj je $\epsilon < \delta$, če je $a > b$ (lokalna stabilnost), za $a < b$ pa je ravnovesje $a - b$ nestabilno.

Definicija 3 (Lokalna privlačnost): Ravnovesje \bar{x} je *lokalno privlačno*, če obstaja tak $\gamma > 0$, da iz $|x_0 - \bar{x}| < \gamma$ sledi $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = \bar{x}$. Rečemo, da je ravnovesje \bar{x} (lokalni) *atraktor*.

Zgled: V zgledu 1 je vsako stabilno ravnovesje lokalno privlačno. Naj bo $f(x) = x + 1$ za $x < 1$ in $f(x) = 1$ za $x \geq 1$ (funkcija v točki 1 ni zvezna). Tu pa je 1 privlačno ravnovesje, ki ni stabilno.

Definicija 4 (Lokalna asimptotična stabilnost): Ravnovesje \bar{x} je *lokalno asimptotično stabilno*, če je hkrati lokalno stabilno in lokalno privlačno (slika 3b).

Zgled: V zgledu 1 imamo torej (poleg nestabilnih ravnovesij) le asimptotično stabilna ravnovesja.

Definicija 5 (Stabilnost m -cikla): Cikel $\{\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_m\}$, kjer je $\bar{x}_k = f^{k-1}(\bar{x}_1)$ za $k = 1, 2, \dots, m$, je *lokalno (asimptotično) stabilen*, če je \bar{x}_1 lokalno (asimptotično) stabilno ravnovesje za preslikavo f^m .

Premik ravnovesja v izhodišče. Če je $\bar{x} = f(\bar{x})$ ravnovesje avtonomne diferenčne enačbe $x_{t+1} = f(x_t)$, lahko s premikom $u_t = x_t - \bar{x}$ dosežemo, da je nič ravnovesje za enačbo $u_{t+1} = g(u_t)$, kjer je $g(u) = f(u + \bar{x}) - f(\bar{x})$ nova funkcija. Velja tudi obratno. Poleg tega je nič (asimptotično) lokalno stabilno ali nestabilno ravnovesje za g natanko takrat, ko je \bar{x} iste vrste ravnovesje za f .

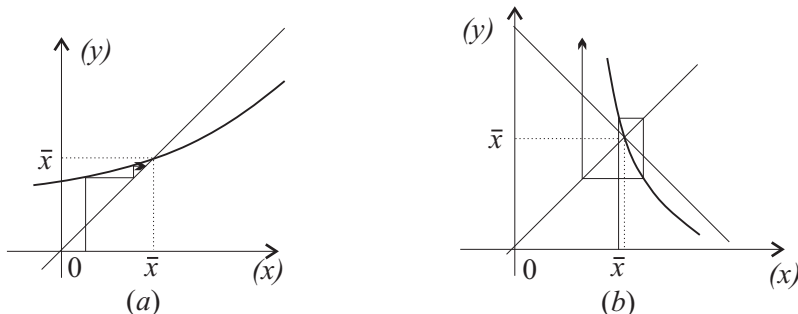
Lokalna linearizacija enačbe prvega reda. Če je f odvedljiva funkcija v ravnovesju \bar{x} in označimo $u_t = x_t - \bar{x}$ za vsak t , lahko zapišemo $u_{t+1} \approx f'(\bar{x})u_t$. Potem pravimo, da je linearna diferenčna enačba $u_{t+1} = f'(\bar{x})u_t$ *linearizacija* prvotne nelinearne diferenčne enačbe $x_{t+1} = f(x_t)$.

Definicija 6. Rečemo, da je ravnovesje \bar{x} prvotne enačbe *hiperbolično*, če je $|f'(\bar{x})| \neq 1$, in *nehiperbolično*, če je $|f'(\bar{x})| = 1$.

Izrek 1 (Hiperbolično ravnovesje). Naj bo f' zvezna na odprtem intervalu, ki vsebuje \bar{x} . Potem je \bar{x} lokalno asimptotično stabilno ravnovesje, če je $|f'(\bar{x})| < 1$ (slika 4a), in nestabilno ravnovesje, če je $|f'(\bar{x})| > 1$ (slika 4b).

Dokaz. Če je $|f'(\bar{x})| < 1$, obstaja zaradi zveznosti okolica $[\bar{x} - \epsilon, \bar{x} + \epsilon]$, kjer je $|f'(x)| \leq c < 1$. Po Lagrangeu dobimo za $x_0 \in [\bar{x} - \epsilon, \bar{x} + \epsilon]$ oceno $|f(x_0) - \bar{x}| = |f(x_0) - f(\bar{x})| = |f'(\xi_1)||x_0 - \bar{x}| \leq c|x_0 - \bar{x}| < \epsilon$. V naslednjem koraku dobimo $|f^2(x_0) - \bar{x}| \leq c^2|x_0 - \bar{x}|$ itd. Ker $c^t \rightarrow 0$ pri pogoju $t \rightarrow \infty$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = \bar{x}$.

Če je $|f'(\bar{x})| > 1$, obstaja zaradi zveznosti okolica $[\bar{x} - \epsilon, \bar{x} + \epsilon]$, kjer je $|f'(x)| \geq c > 1$. Za poljuben x_0 , $0 < |\bar{x} - x_0| < \epsilon$, dobimo po Lagrangeu to pot $|f(x_0) - \bar{x}| \geq c|x_0 - \bar{x}|$. Če je $|f(x_0) - \bar{x}| < \epsilon$ nadaljujemo po Lagrangeu in dobimo $|f^2(x_0) - \bar{x}| \geq c^2|x_0 - \bar{x}|$. Prej ali slej je $c^t|x_0 - \bar{x}| \geq \epsilon$ in zato $|f^t(x_0) - \bar{x}| \geq \epsilon$ (nestabilnost).



SLIKA 4

Zgled: $x_{t+1} = ax_t/(b + x_t)$, $a, b > 0$. Ravnovesji: $\bar{x} = 0$, $\bar{x} = a - b$. Iz vrednosti odvodov $f'(x) = ab/(b + x)^2$, $f'(0) = a/b$, $f'(a - b) = b/a$, sledi, kdaj sta ravnovesji asimptotično stabilni: ravnovesje 0, ko je $a < b$ in ravnovesje $a - b$, ko je $a > b$ (oboje že vemo).

Izrek 2 (*m*-cikel). Naj bo f' zvezna na odprtem intervalu, ki vsebuje cikel dolžine m : $\{\bar{x}_1, f(\bar{x}_1), \dots, f^{m-1}(\bar{x}_1)\}$. Ta cikel je lokalno asimptotično stabilen, če je $|df^m(\bar{x}_k)/dx| < 1$ za nek k , in nestabilen, če je $|df^m(\bar{x}_k)/dx| > 1$ za nek k (potem za vse k).

Če izrazimo odvod po verižnem pravilu, vidimo, da zadošča pogoj preveriti za en k .

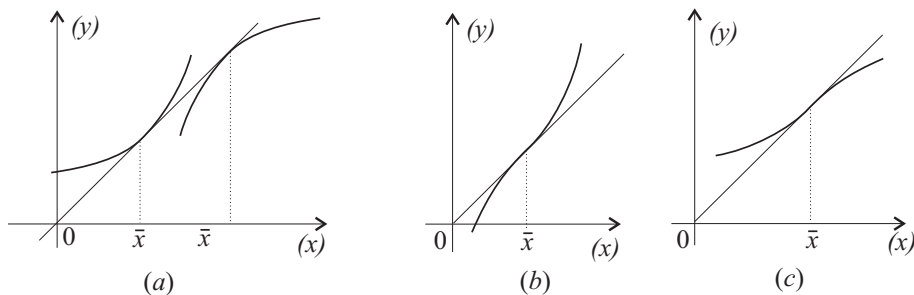
Posledica. *m*-cikel $\{\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_m\}$ je lokalno asimptotično stabilen, če velja $|f'(\bar{x}_1)f'(\bar{x}_2)\dots f'(\bar{x}_m)| < 1$.

V nehiperboličnem primeru imamo dve možnosti: $f'(\bar{x}) = \pm 1$.

Izrek 3. Naj bo $f'(\bar{x}) = 1$, \bar{x} ravnovesje, in f''' zvezen na intervalu okrog ravnovesja. Potem velja:

- (i) Če je $f''(\bar{x}) \neq 0$, je ravnovesje nestabilno (slika 5a).
- (ii) Če je $f''(\bar{x}) = 0$ in $f'''(\bar{x}) > 0$, je ravnovesje nestabilno (slika 5b).
- (iii) Če je $f''(\bar{x}) = 0$ in $f'''(\bar{x}) < 0$, je ravnovesje lokalno asimptotično stabilno (slika 5c).

Dokaz je grafično nazoren.



SLIKA 5

Zgled: V zgledu 1 naj bo $a = b$. Potem imamo samo eno ravnovesje $\bar{x} = 0$, ki je po izreku 3 nestabilno.

Kadar je $f'(\bar{x}) = -1$, običajno vpeljemo še en novi pojem.

Definicija (*Schwarzov odvod*): $(Sf)(x) = f'''(x)/f'(x) - (3/2)(f''(x)/f'(x))^2$.

Izrek 4. Naj bo $f'(\bar{x}) = -1$, \bar{x} ravnovesje, in f''' zvezen na intervalu okrog ravnovesja. Potem velja:

- (i) Če je $(Sf)(\bar{x}) > 0$, je ravnovesje nestabilno.
- (ii) če je $(Sf)(\bar{x}) < 0$, je ravnovesje lokalno asimptotično stabilno.

Dokaz. Uporabimo lahko izrek 3 za funkcijo $g(x) = f^2(x)$. Ker je \bar{x} negibna točka za f , je tudi za g . Iz nestabilnosti za g takoj sledi nestabilnost za f . Lokalna privlačnost za g pa je zaradi zveznosti funkcije f celo ekvivalentna lokalni privlačnosti za f ($\lim_{t \rightarrow \infty} g^t(x_0) = \bar{x} \iff \lim_{t \rightarrow \infty} f^t(x_0) = \bar{x}$). Poleg tega je $g'(x) = f'(f(x))f'(x)$ in $g''(x) = f''(f(x))f'(x)^2 + f'(f(x))f''(x)$, zato $g'(\bar{x}) = 1$ in $g''(\bar{x}) = 0$. Torej lahko za g uporabimo izrek 3(ii) ali (iii). Ker je $g'''(\bar{x}) = -2f'''(\bar{x}) - 3f''(\bar{x})^2 > 0$ (< 0) natanko takrat, ko je $(Sf)(\bar{x}) > 0$ (< 0), veljata točki (i) in (ii).

Zgled: Naj bo $x_{t+1} = -x_t^3 - x_t$. Edino ravnovesje je $\bar{x} = 0$. Ker je $f'(0) = -1$, $f''(0) = 0$ in $f'''(0) = -6$, je $(Sf)(0) = 6 > 0$. Po izreku 4 je ravnovesje $\bar{x} = 0$ nestabilno.

Globalna stabilnost pri enačbi prvega reda.

Definicija 7. Ravnovesje \bar{x} je:

globalno privlačno, če za vse začetne približke $x_0 \in (0, a)$ (kjer je $a > 0$, ker so biološko zanimive samo pozitivne rešitve) velja $x_t \rightarrow \bar{x}$, in
globalno asimptotično stabilno, če je globalno privlačno in lokalno stabilno (zato tudi lokalno asimptotično stabilno).

Opomba. Da se pokazati, da je za zvezno funkcijo f globalno privlačno ravnovesje nujno lokalno asimptotično stabilno (Sedaghat 1997), torej je v tem primeru globalna privlačnost in globalna asimptotična stabilnost eno in isto (za nezvezne funkcije to ni nujno res, isti nezvezni primer kot prej).

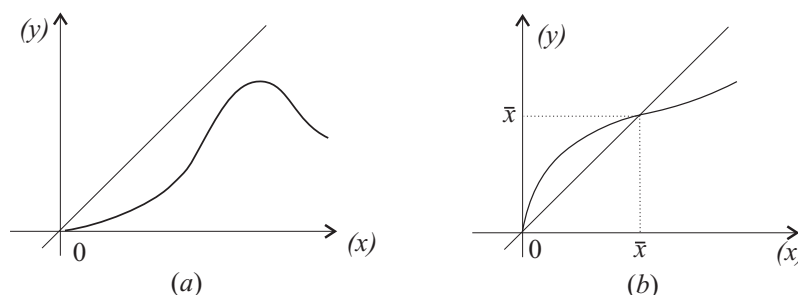
Kdaj je ravnovesje globalno stabilno, je biološko zanimivo. V tem primeru nas zanimajo samo nenegativna ravnovesja (običajno je eno enako 0, lahko pa obstaja tudi eno ali več pozitivnih ravnovesij).

Predpostavke:

- (i) $f : [0, a) \rightarrow [0, a)$, $0 < a \leq \infty$,
- (ii) f zvezna na $[0, a)$,
- (iii) $f(0) = 0$, $f(\bar{x}) = \bar{x}$, $\bar{x} > 0$ (če pozitivno ravnovesje obstaja),
- (iv) $f(x) > x$ za $0 < x < \bar{x}$,
- (v) $f(x) < x$ za $\bar{x} < x < a$,
- (vi) če ima f lokalni maksimum pri $x_M < \bar{x}$, je f padajoča za $x > x_M$.

Izrek 5. Naj funkcija f izpolnjuje predpostavki (i) in (ii). Potem velja:

- (a) Če je $0 < f(x) < x$ za $0 < x < a$, je 0 globalno asimptotično stabilno ravnovesje (glej sliko 6a).
- (b) Če pozitivno ravnovesje \bar{x} obstaja in če je $x < f(x) < \bar{x}$ za $0 < x < \bar{x}$ in $\bar{x} < f(x) < x$ za $x > \bar{x}$, je \bar{x} globalno asimptotično stabilno ravnovesje (slika 6b).



SLIKA 6

(b) Predpostavimo, da obstaja tak t_0 , da je $0 < f^{t_0}(x_0) < \bar{x}$ za nek $x_0 \in (\bar{x}, a)$. Potem kot na koraku 2 (za točko $f^{t_0}(x_0)$ namesto x_0) vidimo, da je $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(f^{t_0}(x_0)) = \bar{x}$. Sledi $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} f^{t+t_0}(x_0) = \bar{x}$.

Zgled. $x_{t+1} = ax_t/(b+x_t)$, $0 < b < a$, na $[0, \infty)$ dve ravnovesji: 0 in $\bar{x} = a - b > 0$. Prepostavke (i)-(vi) so vse izpolnjene, $f'(x) = ab/(b+x)^2$ pove, da f nima pozitivnega maksima. Vemo, da je po izreku 5(b) ravnovesje $\bar{x} = a - b$ globalno asimptotično stabilno. Ker smo že videli, da ni 2-ciklov, lahko uporabimo tudi izrek 6. Da ni 2-ciklov, sledi tudi iz naslednjega kriterija.

Izrek 7 (Odsotnost 2-ciklov). Naj bo f' zvezna funkcija na intervalu I , $f : I \rightarrow I$. Če je $1 + f'(x) \neq 0$ na I , diferenčna enačba $x_{t+1} = f(x_t)$ nima 2-ciklov.

Dokaz. Integriramo izraz $1 + f'(x)$ med obema točkama morebitnega 2-cikla. Dobimo protislovje: $0 \neq \int_{x_1}^{x_2} (1 + f'(x)) dx = (x_2 + f(x_2)) - (x_1 + f(x_1)) = f^2(x_1) - x_1 = 0$.

Zgled: $x_{t+1} = ax_t/(b+x_t)$, $a, b > 0$. Tudi po izreku 7 funkcija $f(x) = ax/(b+x)$ nima 2-ciklov, saj je $1 + f'(x) = 1 + ab/(b+x)^2 \neq 0$.

Izrek 8 (Globalna asimptotična stabilnost za \bar{x}).

Funkcija f naj izpolnjuje predpostavke (i)-(vi).

- (a) Če nima lokalnega maksimuma v $(0, \bar{x})$, je \bar{x} globalno asimptotično stabilno ravnovesje.
 (b) Če ima lokalni maksimum pri $x_M \in (0, \bar{x})$, je \bar{x} globalno asimptotično stabilno ravnovesje natanko takrat, ko je $f(f(x)) > x$ za vse $x \in [x_M, \bar{x})$.

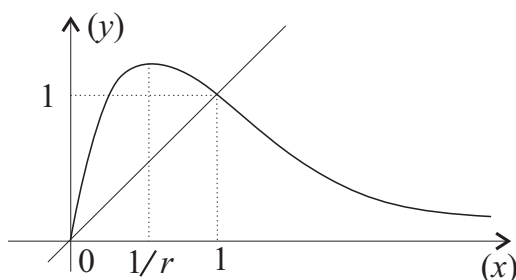
Dokaz. (a) Denimo, da je $\{x_1, x_2\}$ 2-cikel. Po predpostavkah (iv) in (v) mora biti $x_1 < \bar{x} < x_2$. Toda iz $x_1 \in (0, \bar{x})$ sledi $x_1 < x_2 = f(x_1) < \bar{x}$, ker f nima maksimuma na $(0, \bar{x})$. Protislovje dokazuje, da ni 2-ciklov in po izreku 6 je \bar{x} globalno asimptotično stabilno ravnovesje.

(b) Najprej, če je \bar{x} globalno asimptotično ravnovesje, ni 2-ciklov in v dokazu izreka 6 smo že videli, da potem velja $f(f(x)) > x$ za $0 < x < \bar{x}$. Obratno, naj bo $f(f(x)) > x$ za $x \in [x_M, \bar{x})$. Ločimo tri primere:

(1) $x_0 \in [x_M, \bar{x})$. Tedaj je $x_1 = f(x_0) > \bar{x}$ in $x_2 = f(f(x_0)) < \bar{x}$ po predpostavki izreka in predpostavki (vi). Zaporedje sodih členov narašča, je navzgor omejeno z \bar{x} in konvergira proti \bar{x} . Potem isto velja za zaporedje lihich členov.

(2) $x_0 \in (0, x_M)$. Ker zdaj zaporedje $f^t(x_0)$ narašča, je za dovolj velik t_0 res $f^{t_0}(x_0) \geq x_M$. Če $f^{t_0}(x_0) \in [x_M, \bar{x}]$, konvergira $f^{t_0+t}(x_0)$ kot v primeru (1) proti \bar{x} . Če pa $f^{t_0}(x_0) > \bar{x}$, obstaja $x_1 \in [x_M, \bar{x}]$, da je $f(x_1) = f^{t_0}(x_0)$, in spet konvergira $f^t(x_1) = f^{t_0+t}(x_0)$ proti \bar{x} .

(3) $x_0 \in (\bar{x}, a)$. Tedaj je $x_1 = f(x_0) < \bar{x}$ in lahko uporabimo primer (1) ali (2).



SLIKA 8

Zgled: $x_{t+1} = x_t e^{r(1-x_t)}$ (glej sliko 8). Ravnovesji sta 0 in $\bar{x} = 1$, maksimum funkcije $f(x) = x e^{r(1-x)}$ pa je dosežen v točki $x_M = 1/r$. Če je $r \leq 1$, ta točka ne leži na intervalu $[0, \bar{x}] = [0, 1]$, zato je ravnovesje 1 po izreku 8(a) globalno asimptotično stabilno. Če pa je $r > 1$, je leži $x_M = 1/r$ na intervalu $[0, 1)$, zato moramo po izreku 8(b) za analizo globalne asimptotične stabilnosti preveriti pogoj $f(f(x)) > x$ za $x \in [1/r, 1)$. Da se pokazati, da je ta pogoj enakovreden pogoju $f(x) < 2 - x$ in da je na intervalu $[1/r, 1)$ izpolnjen natanko takrat, ko je $1 < r \leq 2$.

4. Populacijski modeli za eno vrsto

1. Rickerjev model: $y_{t+1} = y_t e^{r(1-y_t/K)}$, kjer sta $r, K > 0$

Ravnovesji: $\bar{y} = 0, \bar{y} = K$. Tu je $f'(y) = (1 - ry/K)e^{r(1-y/K)}$, torej $f'(0) = e^r > 1$ (nestabilno ravnovesje) in $f'(K) = 1 - r$, torej $|1 - r| < 1$, če je $0 < r < 2$ (lokalno asimptotično stabilno ravnovesje). Tudi pri $r = 2$ imamo asimptotično stabilnost. Če enačbo delimo s K in pišemo $x_t = y_t/K$, dobimo natančno enačbo iz zadnjega zгледа. Torej je pozitivno ravnovesje v primeru $0 < r \leq 2$ tudi globalno asimptotično stabilno.

Model je bil prvotno razvit za proučevanje ribje populacije, se pa pogosto uporablja tudi drugje. Iznašel ga je leta 1954 kanadski biolog **William Ricker** (1908-2001), utemeljitelj in raziskovalec ribištva kot znanosti. Za njim so model proučevali tudi drugi (npr. Kot 1996, Caswell 2001).

2. Lasotov model za tvorbo rdečih krvničk: $x_{t+1} = (1 - a)x_t + bx_t^r e^{-sx_t}$, kjer je $0 < a \leq 1$ in $b, r, s > 0$

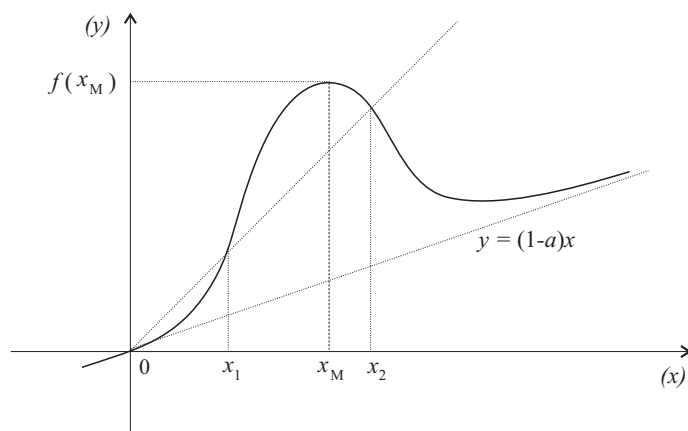
Rdeča krvna telesa nastajajo in odmirajo v krvi. Ker so življenjskega pomena, saj prenašajo kisik v celice, morajo vedno biti prisotne v zadostnem številu. Vsak dan jih določen delež propade, naslednji dan pa v kostnem mozgu nastanejo nove. Ali lahko ocenimo, koliko krvničk bomo imeli po t dneh, če poznamo začetno stanje?

Pod normalnimi pogoji ima zdrav človek v krvi večje število (okrog 25 bilijonov) rdečih krvničk (eritrocitov), ki rahlo oscilira, in sicer jih ima moški 5.4 ± 0.8 milijard na mililiter, ženska pa 4.8 ± 0.6 milijard na mililiter. V času bolezni, ali pri slabokrvnosti (anemiji), se število drastično zmanjša. Krvničke ves čas nastajajo in odmirajo.

Pri diskretnem modeliranju tega procesa je njihovo število x_{t+1} v naslednji generaciji odvisno od stanja (števila) krvničk x_t v t -ti generaciji in od števila odmrlih in novo nastalih krvničk v t -ti generaciji. Zveza je naslednja

$$x_{t+1} = x_t + p_t - d_t,$$

kjer je p_t število na novo produciranih krvničk ($p_t \approx 100$ milijonov /min) in d_t število odmrlih krvničk v t -ti generaciji. Leta 1977 je A. Lasota konstruiral svoj model tvorbe rdečih krvničk, pri čemer je napravil naslednji predpostavki: (1) sorazmernost odmiranja krvničk po zakonu $d_t = ax_t$, $0 < a \leq 1$, in (2) produkcija novih krvničk po zakonu $p_n = bx_n^r e^{-sx_n}$, $b, r, s > 0$. Tipična vrednost za a je $\approx 1/250$.



SLIKA 9

Torej je **Lasotov model** (glej [17]):

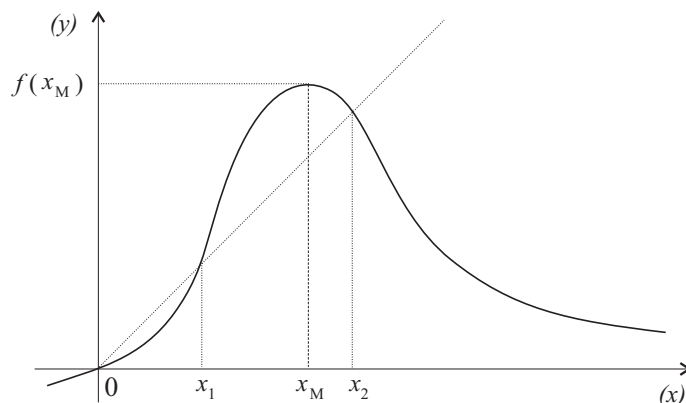
$$x_{t+1} = (1 - a)x_t + bx_t^r e^{-sx_t}.$$

Funkcija $f(x) = (1 - a)x + bx^r e^{-sx}$ je gladka, $f(0) = 0$ (slika 9). Ena negibna točka je 0. Ker je $f'(x) = 1 - a + b(r - sx)x^{r-1}e^{-sx}$, je 0 privlačna točka za $r > 1$. To je smiselno tudi s kliničnega stališča, saj se kri ne more popraviti, če število krvničk pade pod neko kritično mejo x_1 (*prag preživetja*). Tedaj je $f'(0) = 1 - a < 1$. Privzeli bomo torej $r > 1$.

Če je $a = 1$, se vse krvničke, ki so žive v trenutku n , tudi uničijo. Model je preprostejši

$$x_{t+1} = bx_t^r e^{-sx_t},$$

funkcija $f(x) = bx^r e^{-sx}$ ima en ekstrem in asimptoto $y = 0$. Prikazana je na spodnji sliki 10 in ima dve pozitivni negibni točki. Numerični izračuni kažejo, da je sistem lahko kaotičen na nekem intervalu (odvisno od izbire parametrov).



SLIKA 10

Podobno je tudi v splošnem primeru ($a < 1$), ko numerični izračuni sugerirajo eksistenco maksimuma x_M , pri katerem je $f(x_M) > x_M$. Maksimum je stacionarna točka, zato mora v njem biti izpolnjena enakost

$$bx_M^r e^{-sx_M} = x_M \frac{1 - a}{sx_M - r},$$

torej mora biti $r < sx_M$. Iz $f(x_M) > x_M$ in iz prejšnjih enačb dobimo naslednjo oceno $r < sx_M < r + (1 - a)/a$. V pozitivni negibni točki je $ax = bx^r e^{-sx}$, zato je v njej odvod $f'(x) = 1 - a + a(r - sx) = 1 + a(r - sx - 1)$. Iz medicinskih razlogov mora biti najmanjša pozitivna negibna točka x_1 odbojna, zato mora biti v njej $r > sx_1 + 1$. Deluje kot prag: preživetje je možno le za $x > x_1$, kot se lepo vidi tudi iz slike.

Zaradi asimptotičnega približevanja k asimptoti $y = (1 - a)x$ za velike x in zaradi $f(x_M) > x_M$ obstaja še ena negibna točka x_2 , ki predstavlja stanje redečih krvničk pri zdravem človeku (*stabilno stanje*), zato mora biti privlačna, se pravi odvod funkcije f v njej po absolutni vrednosti manj od 1. Torej je $0 < sx_2 - r + 1 < 2/a$.

3. Beverton-Holtov model: $x_{t+1} = \lambda K x_t / (K + (\lambda - 1)x_t)$, kjer je $\lambda > 1, K > 0$. Desna stran je poseben primer funkcije $f(x) = ax/(b + x)$, ki jo že poznamo od prej; tu je $a = \lambda K / (\lambda - 1)$ in $b = K / (\lambda - 1)$.

Parametra sta $\lambda = e^r > 1$, kjer je $r > 0$ stopnja rasti, in $K > 0$, nosilna kapaciteta. Ravnovesji: $\bar{x} = 0, \bar{x} = K, f(0) = 0, f(K) = K, f'(x) = \lambda K^2 / (K + (\lambda - 1)x)^2 > 0, f'(0) = \lambda > 1$ (nestabilno ravnovesje), $f'(K) = 1/\lambda < 1$ (lokalno asimptotično stabilno ravnovesje).

Tudi ta model je bil razvit v petdesetih letih 20. stoletja najprej na področju ribištva. **Raymond Beverton** (1922-1995) in **Sidney Holt** (r. 1926) sta leta 1957 objavila članek o dinamiki ribje populacije. Za njima so ta model obravnavali in posploševali tudi drugi raziskovalci (Pielou 1977, Kot 1996). Ena od posplošitev je npr. **Hasselov model:** $x_{t+1} = ax_t / (1 + bx_t)^c$ (za $c = 1$ dobimo v bistvu Beverton-Holtov model).

Zgled: Ameriški žerjavi (*Grus americana*) so bili leta 1970 razglašeni za ogroženo vrsto in sprejeli so ukrepe za njeno ohranitev. Z natančnim merjenjem velike populacije v narodnem parku Buffalo v Kanadi so določili model eksponentne rasti in tudi Beverton-Holtov model (ob predpostavki, da je ocenjena nosilnost 500). Oba modela sta pokazala, da so z ohranitvenimi ukrepi uspeli zagotoviti približno vrednost $\lambda \approx 1.04$, kar pomeni, da populacija zdaj raste povprečno 4% na leto (glej natančnejše podatke v [1], str. 139).

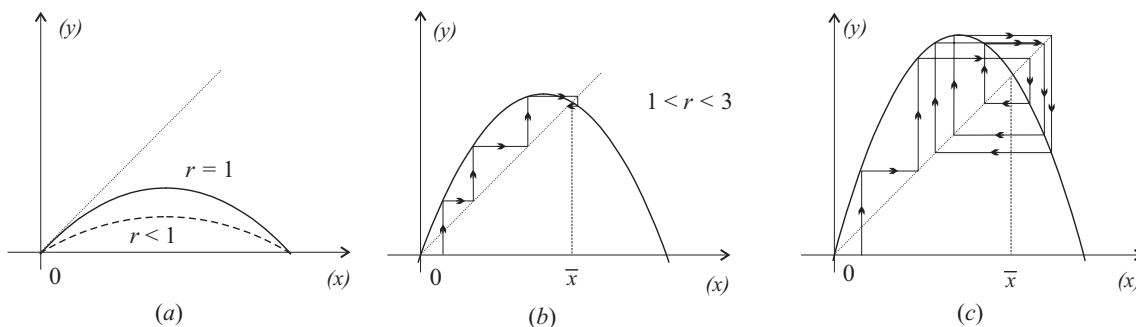
Beverton-Holtovo enačbo imenujejo tudi **eksaktna diskretna logistična enačba**, ker ima njena splošna rešitev enako obliko kot rešitev znane Verhulstove logistične diferencialne enačbe, ki jo bomo obravnavali v drugem delu (glej tudi vajo 3 v tem razdelku).

Aproksimativna diskretna logistična enačba

Iz logistične diferencialne enačbe lahko z njeno diskretizacijo in uvedbo nove spremenljivke (glej vajo 4) pridemo do ti. (brezdimenzijske) *aproksimativne diskretne logistične enačbe*

$$x_{t+1} = rx_t(1 - x_t),$$

kjer je $r > 0$ brezdimenzijski parameter.



SLIKA 11

Iz bioloških razlogov želimo pozitivno rešitev ($x_t \geq 0$). Ker doseže funkcija $f(x) = rx(1-x)$ svoj maksimum pri $x = 1/2$ in je $f(1/2) = r/4$ moramo zahtevati $0 < r < 4$ in $0 \leq x_0 < 1$, da bo tudi $0 \leq f(x_t) < 1$ za vsak t (za $r > 4$ je $f(1/2) > 1$ in $f(f(1/2)) < 0$).

Ravnovesji sta $\bar{x} = 0$ in $\bar{x} = (r-1)/r = 1 - 1/r$. Če je $0 < r \leq 1$, je točka 0 edino nenegativno ravnovesje; tedaj velja $0 < f(x) < x$ za vsak $x \in (0, 1)$ in imamo $\lim_t f^t(x_0) = 0$. Ker je $f'(x) = r - 2rx$, torej $f'(0) = r$ in $f'(1 - 1/r) = 2 - r$, je za $r > 1$ ničelno ravnovesje nestabilno, za pozitivno ravnovesje $\bar{x} = (r-1)/r$ pa dobimo lokalno asimptotično stabilnost pri pogoju $|2 - r| < 1$ ali $1 < r < 3$. Za $r > 3$ je to ravnovesje nestabilno.

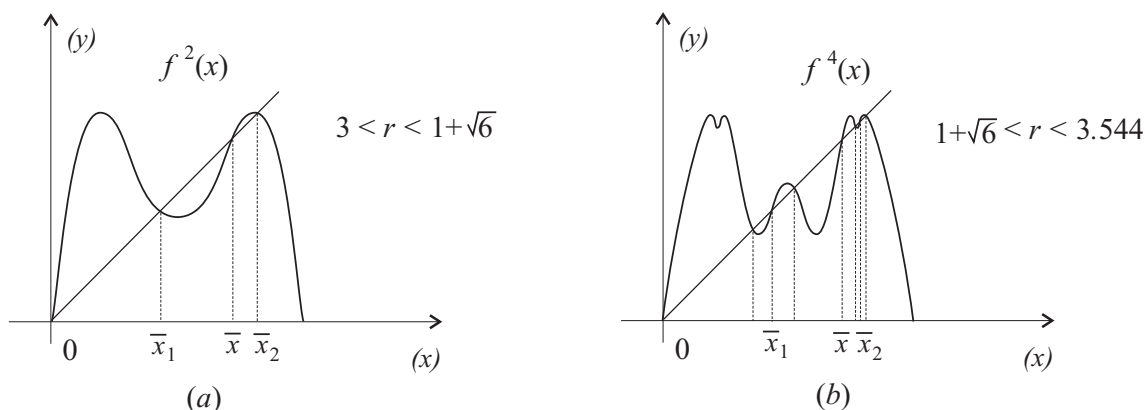
Bifurkacija

Ker se pri $r = 1$ in $r = 3$ stabilnost ravnovesij 0 in $(r-1)/r$ spremeni, govorimo o *bifurkaciji*. Pri $r = 3$ je npr. ravnovesje $\bar{x} = (r-1)/r = 2/3$ še lokalno asimptotično stabilno, saj je $f'(2/3) = -1$ in Schwarzov odvod $(Sf)(2/3) < 0$. Ko je r malo večji od 3, se pojavi 2-cikel (rečemo, da gre pri $r = 3$ za *podvojitev periode*).

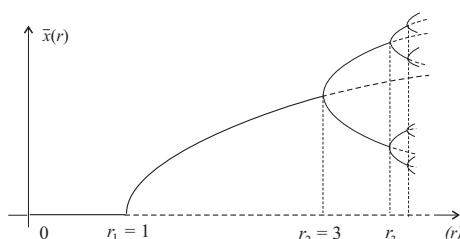
Če izračunamo $f^2(x) = r^2x(1-x)(1-rx(1-x))$ in rešimo enačbo $f^2(x) = x$, se pravi $r^3x^4 - 2r^3x^3 + (1+r)r^2x^2 + (1-r^2)x = 0$ oziroma $x(rx+1-r)(r^2x^2 - (1+r)rx + 1+r) = 0$, dobimo poleg dveh prejšnjih ravnovesij še dve:

$$\bar{x}_{1,2} = \frac{r+1 \pm \sqrt{(r-3)(r+1)}}{2r}.$$

Pogoj za lokalno asimptotično stabilnost $|f'(\bar{x}_2)f'(\bar{x}_1)| < 1$ nam da $|1 - (r-3)(r+1)| < 1$ oziroma $0 < (r-3)(r+1) < 2$, kar je izpolnjeno za $3 < r < 1 + \sqrt{6}$. Tedaj imamo stabilen 2-cikel, za $r > 1 + \sqrt{6}$ pa je ta 2-cikel nestabilen, pojavi pa se stabilen 4-cikel (spet imamo pri $r = 1 + \sqrt{6}$ podvojitev periode).



SLIKA 12



SLIKA 13

To lahko nadaljujemo. Označimo z r_n , $n \geq 1$, točke, pri katerih je nastopila podvojitev periode, torej $r_1 = 1$, $r_2 = 3$, $r_3 = 1 + \sqrt{6} \approx 3.4495$, $r_4 \approx 3.5441$ itd. Zanimivo je, da pri tem razmerja zaporednih diferenc $r_{n+1} - r_n$ konvergirajo. Njihova limita, torej $\delta = \lim \frac{r_{n+1} - r_n}{r_{n+2} - r_{n+1}} \approx 4.66920\dots$, se imenuje **Feigenbaumova konstanta**. Odkrijemo jo tudi pri drugih funkcijah, ki so podobne obrnjeni paraboli, npr. pri Rickerjevem modelu.

Točke r_n se gostijo, s preходом čez vsako se pojavi nov cikel s podvojeno periodo, od vrednosti $r_\infty \approx 3.570$ dalje se pojavijo tudi točke s periodo, različno od 2^n . Na koncu se pri $r = r_c = 1 + \sqrt{8} \approx 3.8284$ pojavi tudi perioda 3. Rešitve se začnejo obnašati zelo nepravilno oziroma nepredvidljivo, kaotično. Rečemo, da je nastopil *kaos*.

O aproksimativni diskretni logistični krivulji, podvojitvi periode in prehodu v kaos v populacijski dinamiki je prvi pisal **Robert May** leta 1976 (glej [18]).

Na sploh obstajajo štiri tipi bifurkacije: 1. *sedelna ali tangentna* (blue sky), ko dve ravnovesji (stabilno in nestabilno) izgineta, 2. *viličasta* (pitchfork), ko se pojavijo tri ravnovesja, stabilno in nestabilno (subkritična, če stabilno na sredi, sicer pa superkritična oz. bistabilna), 3. *transkritična*, ko dve ravnovesji, stabilno in nestabilno, zamenjata svoji vlogi, 4. *podvojitev periode* (superkritična, če stabilno ravnovesje postane nestabilno in se pojavi stabilen 2-cikel, v nasprotnem primeru, ko nastane nestabilen 2-cikel, pa subkritična), bifurkacijski diagrami, zgledi za vse štiri primere pri $r = 0$: 1. $x_{t+1} = r + x_t + x_t^2$, 2. $x_{t+1} = (r + 1)x_t - x_t^3$, 3. $x_{t+1} = (r + 1)x_t + x_t^2$, 4. $x_{t+1} = r - x_t - x_t^2$.

Kaos

V zvezi z dinamičnimi sistemi sta ta izraz prvič uporabila **James Yorke** in **Tien-Yien Li** leta 1975 v znamenitem članku o tem, da perioda 3 vodi v kaos (glej [16]). Podala sta tudi svojo definicijo kaosa, temelječo na pojmu občutljivosti na začetne pogoje (pomislimo na ti. *metuljev efekt*). Kasneje so kaos različni avtorji definirali na različne načine.

Danes je najbolj uveljavljena definicija, ki jo je leta 1989 predstavil **Robert Devaney** [10].

Definicija (Devaney). Funkcija $f : X \rightarrow X$ na polnem separabilnem metričnem prostoru X z razdaljo d je *kaotična*, če velja:

- (a) Množica periodičnih točk je gosta v X .
- (b) Funkcija f je topološko tranzitivna.
- (c) Funkcija f je občutljiva na začetne pogoje.

Topološka tranzitivnost pomeni, da za poljubni neprazni odprti podmnožici $U, V \subset X$ obstaja tak t , da je $f^t(U) \cap V \neq \emptyset$ (vsaj ena orbita, ki začne v U , seka V). *Občutljivost na začetne pogoje* pa prepostavlja obstoj take konstante $\delta > 0$, da za vsak $x \in X$ in vsako okolico U točke x obstaja tak $y \in U$ in tak $t \geq 1$, da je $d(f^t(x), f^t(y)) > \delta$.

Dokazali so, da je topološka tranzitivnost na polnem separabilnem prostoru brez izoliranih točk ekvivalentna obstoju vsaj ene goste orbite in da na takem prostoru pogoj (c) (občutljivost na začetne pogoje) sledi iz prvih dveh pogojev (a) in (b) (glej [5]). Na vsakem intervalu (s to situacijo imamo opravka v zvezi z diferencialnimi enačbami prvega reda) pa zadošča za kaos preveriti samo topološko tranzitivnost.

Občutljivost na začetne pogoje merimo s ti. **eksponenti Ljapunova** v začetnih točkah.

Definicija v točki x_0 je $\lambda(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)|$.

Ker je vsota logaritmov logaritmem produkta in ker je $f'(x_0)f'(x_1)\dots f'(x_{t-1}) = df^t(x)/dx|_{x=x_0}$ je $\lambda(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln |df^t(x)/dx|_{x=x_0}|$ oziroma $e^{t\lambda(x_0)} \approx df^t(x)/dx|_{x=x_0}$. Eksponent Ljapunova lahko izračunamo v ravnovesju \bar{x} . Kadar je $\lambda(\bar{x}) < 0$, je ravnovesje lokalno stabilno, v primeru $\lambda(\bar{x}) > 0$ pa nestabilno. Če je $\lambda(x_0) > 0$ za vsak x_0 iz domene, je celoten sistem občutljiv na izbiro začetnega približka, kar je ena od značilnosti kaosa.

V teorijo bifurkacije in kaosa se tu podrobneje ne bomo spuščali. To področje je sicer še vedno zelo moderno in raziskovalno aktivno. O njem so napisane cele knjige.

Vaje.

1. Določi vsa ravnovesja in ugotovi, ali so lokalno asimptotično stabilna ali nestabilna za naslednje diferencialne enačbe prvega reda:

- (a) $x_{t+1} = x_t^2/2 + 3x_t$,
- (b) $x_{t+1} = (x_t^3 + x_t)/2$,
- (c) $x_{t+1} = ax_t^3 + x_t$, $a \neq 0$.

2. (a) Pokaži, da enačba $x_{t+1} = ax_t^3$, $a > 0$, na intervalu $[0, \infty)$ nima 2-ciklov (uporabi izrek 7).

(b) Poišči vse 2-cikle za enačbo $x_{t+1} = x_t^2 - 1$ in razišči, ali so lokalno asimptotično stabilni.

3. **Eksaktna diskretna logistična enačba:** *Diferencialna logistična enačba* je enačba $dx/dt = rx(1 - x/K)$, kjer je $r > 0$ koeficient rasti in $K > 0$ nosilna kapaciteta (če je $x(0) > 0$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$).

(a) Izpelji iz nje eksaktno diskretno logistično enačbo tako, da ločiš spremenljivke in integriraš po času od t do $t + 1$ in po x od x_t do x_{t+1} (privzemi $x_t < x_{t+1} < K$ ali $x_t > x_{t+1} > K$). Diskretno enačbo zapiši v obliki (kjer je $\lambda = e^r > 1$)

$$x_{t+1} = \frac{\lambda K x_t}{K + (\lambda - 1)x_t}.$$

(b) Ugotovi, da je to poseben primer enačbe $x_{t+1} = ax_t/(b + x_t)$, kjer je $a = \lambda K/(\lambda - 1)$ in $b = K/(\lambda - 1)$. Pokaži, da je pozitivno ravnovesje $\bar{x} = a - b = K$ globalno asimptotično stabilno.

(c) S substitucijo $x_t = 1/u_t$ prevedi enačbo v linearno obliko $u_{t+1} = (b/a)u_t + (1/a)$, $u_0 = 1/x_0$ in jo reši. Prepričaj se, da je potem za prvotno diskretno logistično enačbo rešitev enaka $x_t = x_0 K \lambda^t / (K + x_0(\lambda^t - 1))$ in še enkrat izračunaj $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t$.

4. Aproksimativna diskretna logistična enačba: Spet izhajamo iz diferencialne logistične enačbe $dy/dt = ay(1-y/K)$, $a, K > 0$, kjer pa nadomestimo diferencialni kvocient dy/dt z diferenčnim $\Delta y/\Delta t = (y(t+\Delta t) - y(t))/\Delta t$, nato pa namesto $y(t)$ pišemo y_t in $\Delta t = 1$. Dobimo

$$y_{t+1} = y_t + ay_t(1 - y_t/K) = (1 + a)y_t - ay_t^2/K.$$

Brezdimenzijsko obliko dosežemo s substitucijo $x_t = ay_t/K(1 + a)$, tako da je

$$x_{t+1} = \frac{a}{K(1+a)} y_{t+1} = \frac{a}{K} y_t - \frac{a^2}{K^2(1+a)} y_t^2 = \frac{ay_t}{K} (1 - x_t) = (1 + a)x_t(1 - x_t)$$

oziroma $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$, kjer je $r = 1 + a > 1$ brezdimenzijski parameter.

5. Stabilnost nelinearnih sistemov

Avtonomni sistem nelinearnih diferenčnih enačb prvega reda lahko predstavimo v vektorski obliki $X(t+1) = F(X(t))$, $t \geq 0$. Naj bo \bar{X} ravnovesje tega sistema (negibna točka vektorske funkcije F). S premikom $Y(t) = X(t) - \bar{X}$ dobimo sistem $Y(t+1) = G(Y(t))$, kjer je $G(Y) = F(\bar{X} + Y) - F(\bar{X})$. Ta sistem ima ničelno ravnovesje, $G(0) = 0$.

Pri predpostavki, da je vektorska funkcija F v ravnovesju \bar{X} odvedljiva (diferenciabilna), velja isto za vektorsko funkcijo G v točki 0. Torej lahko zapišemo

$$Y(t+1) = DG(0)Y(t) + R(Y(t)),$$

kjer je $\|R(Y)\| = o(\|Y\|)$ ($\|Y\| \rightarrow 0$), tj. za vsak $\epsilon > 0$ obstaja $\delta > 0$, da iz $\|Y\| < \delta$ sledi $\|G(Y)\| < \epsilon\|Y\|$. Če označimo z $J = DG(0) = DF(\bar{X})$ Jacobijevo matriko funkcije G v točki 0 oziroma funkcije F v točki \bar{X} , lahko zapišemo krajše

$$Y(t+1) = JY(t) + R(Y(t)), \text{ kjer je } \|R(Y)\| = o(\|Y\|) \text{ } (\|Y\| \rightarrow 0).$$

Pokažimo, da je od linearnega sistema $Y(t+1) = JY(t)$, se pravi od lastnih vrednosti matrike J , odvisna lokalna stabilnost oziroma lokalna asimptotična stabilnost nelinearnega sistema $X(t+1) = F(X(t))$.

Izrek (Lokalna asimptotična stabilnost sistema). *Naj bo funkcija F odvedljiva v ravnovesju \bar{X} in naj ima tam Jacobijevo matriko J , tako da je linearizirani sistem enak $Y(t+1) = JY(t) + R(Y(t))$ za vsak $t \geq 0$. Če za spektralni radij Jacobijeve matrike velja $\rho(J) < 1$ (vse lastne vrednosti so po absolutni vrednosti manjše od 1), je ravnovesje lineariziranega in s tem tudi prvotnega sistema lokalno asimptotično stabilno.*

Dokaz. Z indukcijo iz enakosti $Y(t+1) = JY(t) + R(Y(t))$ hitro ugotovimo, da za vsak $n \geq 1$ in $t \geq n$ velja

$$Y(t) = J^n Y(t-n) + J^{n-1} R(Y(t-n)) + J^{n-2} R(Y(t-n+1)) + \dots + R(Y(t-1)),$$

od koder pri $t = n$ dobimo

$$Y(n) = J^n Y(0) + J^{n-1} R(Y(0)) + J^{n-2} R(Y(1)) + \dots + R(Y(n-1)).$$

Naj bo $\rho(J) < r < 1$. Ker je $\rho(J) = \inf \|J^k\|^{1/k} = \lim_{k \rightarrow \infty} \|J^k\|^{1/k}$, obstaja taka pozitivna konstanta $M \geq 1$, da imamo za vsak k oceno $\|J^k\| \leq Mr^k$ in zato tudi oceno

$$\|Y(n)\| \leq r^n M \|Y(0)\| + \sum_{k=0}^{n-1} r^{n-k-1} M \|R(Y(k))\|.$$

Za vsak $\epsilon > 0$ obstaja $\delta > 0$, tako da je $\|R(Y)\| < \epsilon\|Y\|$, kakor hitro je $\|Y\| < \delta$. Izberimo $\epsilon < (1-r)/M$ in ustrezen δ , ter dokažimo, da potem za vsak $n \geq 0$ velja $\|Y(n)\| \leq M(r + M\epsilon)^n \|Y(0)\|$, če je le $\|Y(0)\| < \delta/M$.

Za $n = 0$ ta ocena velja, saj je $M \geq 1$. Predpostavimo, da velja za vsak $k < n$, tj. $\|Y(k)\| \leq M(r + M\epsilon)^k \|Y(0)\|$. Torej velja $\|Y(k)\| \leq M\|Y(0)\| < \delta$, saj je $r + M\epsilon < 1$ in zato tudi $\|R(Y(k))\| < \epsilon\|Y(k)\| \leq M\epsilon(r + M\epsilon)^k \|Y(0)\|$. Z indukcijo potem iz prejšnje neenakosti dobimo

$$\begin{aligned} \|Y(n)\| &\leq r^n M \|Y(0)\| + \sum_{k=0}^{n-1} r^{n-k-1} M \|R(Y(k))\| \leq \\ &M(r^n \|Y(0)\| + \sum_{k=0}^{n-1} r^{n-k-1} \epsilon \|Y(k)\|) \leq M(r^n + \sum_{k=0}^{n-1} r^{n-k-1} M\epsilon(r + M\epsilon)^k) \|Y(0)\| \leq \\ &Mr^n (1 + \frac{M\epsilon}{r} \sum_{k=0}^{n-1} (1 + \frac{M\epsilon}{r})^k) \|Y(0)\| = Mr^n (1 + \frac{M\epsilon}{r} \frac{(1 + \frac{M\epsilon}{r})^n - 1}{\frac{M\epsilon}{r}}) \|Y(0)\| = \\ &Mr^n (1 + \frac{M\epsilon}{r})^n \|Y(0)\| = M(r + M\epsilon)^n \|Y(0)\|. \end{aligned}$$

Sledi $\|Y(n)\| \leq M\|Y(0)\|$ (stabilnost) in $\|Y(n)\| \rightarrow 0$ (privlačnost). Torej je pri pogoju $\rho(J) < 1$ ravnovesje $\bar{Y} = 0$ za sistem $Y(t+1) = JY(t) + R(Y(t))$ oziroma ravnovesje \bar{X} za sistem $X(t+1) = F(X(t))$ lokalno asimptotično stabilno.

Dvorazsežni nelinearni sistem

Poseben primer takega sistema je sistem velikosti 2×2 , torej

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= f(x_t, y_t), \\ y_{t+1} &= g(x_t, y_t). \end{aligned}$$

Ravnovesje je zdaj točka $\bar{X} = (\bar{x}, \bar{y})$ v fazni ravnini. Pogoji izreka 9 so izpolnjeni na primer, če imata f in g zvezne parcialne odvode v okolici točke (\bar{x}, \bar{y}) . Jacobijeva matrika je zdaj

$$J = J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f(\bar{x}, \bar{y})}{\partial x} & \frac{\partial f(\bar{x}, \bar{y})}{\partial y} \\ \frac{\partial g(\bar{x}, \bar{y})}{\partial x} & \frac{\partial g(\bar{x}, \bar{y})}{\partial y} \end{bmatrix}$$

in naj ima *karakteristično enačbo* $\lambda^2 - \text{tr}(J)\lambda + \det(J) = 0$, kjer je $\text{tr}(J)$ sled in $\det(J)$ determinanta matrike J . Kdaj je $\rho(J) < 1$ ali $\rho(J) > 1$, se pravi, kdaj bo ravnovesje asimptotično stabilno oziroma nestabilno, lahko ugotovimo direktno iz koeficientov karakteristične enačbe.

Trditev 1. Imejta f in g zvezne parcialne odvode v okolici ravnovesja (\bar{x}, \bar{y}) in naj bo $J = J(\bar{x}, \bar{y})$ ustrezna Jacobijeva matrika. Potem velja:

(a) Obe lastni vrednosti matrike J sta po absolutni vrednosti manjši od 1 natanko takrat, ko je

$$|\text{tr}(J)| < 1 + \det(J) < 2.$$

V tem primeru je ravnovesje lokalno asimptotično stabilno.

(b) Ravnovesje je nestabilno, če velja vsaj ena od neenakosti

$$\text{tr}(J) > 1 + \det(J), \text{tr}(J) < -1 - \det(J), \det(J) > 1.$$

Dokaz. (a) Naj bo $\rho(J) < 1$, tj. naj bosta obe lastni vrednosti matrike J po absolutni vrednosti manjši od 1. Označimo $\tau = \text{tr}(J)$ in $\delta = \det(J)$ in pokažimo, da je tedaj $|\tau| < 1 + \delta < 2$. Ločimo dva primera:

(1) Obe lastni vrednosti sta realni ($\tau^2 \geq 4\delta$). Naj bo npr. $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Ker je $|\lambda_i| < 1$, kjer je $\lambda_i = (\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\delta})/2$ za $i = 1, 2$, mora biti $-1 < \lambda_2 \leq \tau/2 \leq \lambda_1 < 1$. Torej je $|\tau|/2 < 1$ in zato zaradi $4\delta \leq \tau^2 < 4$ tudi $\delta < 1$. Ker je $|\tau/2 - \lambda_1| < |\tau/2 - 1|$ in $|\tau/2 - \lambda_2| < |\tau/2 + 1|$, je $\sqrt{\tau^2 - 4\delta}/2 = |\tau/2 - \lambda_1| = |\tau/2 - \lambda_2| < 1 - |\tau|/2$. S kvadriranjem in krajšanjem dobimo $|\tau| < 1 + \delta$. Po drugi strani je seveda $\delta = \lambda_1 \lambda_2 < 1$.

(2) Lastni vrednosti sta konjugirano kompleksni ($\tau^2 < 4\delta$). Zdaj je $\delta = |\lambda_1\lambda_2| = |\lambda_i|^2 < 1$ za $i = 1, 2$. Torej je $0 < \delta < 1$ in $|\tau| < 2\sqrt{\delta} < 1 + \delta < 2$.

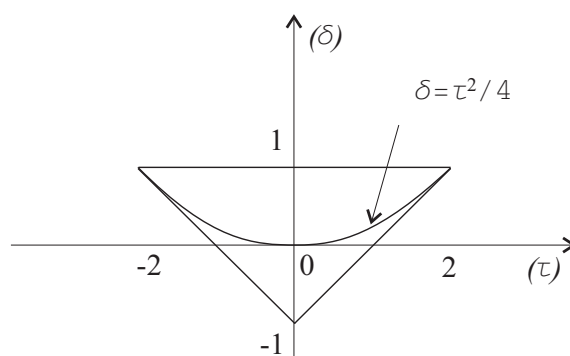
Obratno, naj bo $|\tau| < 1 + \delta < 2$. Spet ločeno obravnavajmo oba primera:

(1) Za realni vrednosti naj velja $\lambda_2 \leq \lambda_1$. Ker je $1 - |\tau| > -\delta$, je $(1 - |\tau|/2)^2 > \tau^2/4 - \delta \geq 0$ in zato $1 - |\tau|/2 > \sqrt{\tau^2/4 - \delta}/2$. Torej je $\lambda_1 = \tau/2 + \sqrt{\tau^2/4 - \delta}/2 < 1$ in $\lambda_2 = \tau/2 - \sqrt{\tau^2/4 - \delta}/2 > -1$.

(2) Za konjugirani kompleksni lastni vrednosti je $|\lambda_i|^2 = \lambda_1\lambda_2 = \delta < 1$.

V obeh primerih je torej $\rho(J) < 1$, kar po izreku 9 pomeni, da je ravnovesje (\bar{x}, \bar{y}) lokalno asimptotino stabilno.

(b) Kadar pogoj $|\tau| \leq 1 + \delta \leq 2$ ni izpolnjen, je vsaj ena lastna vrednost $|\lambda_i| > 1$ (to vidimo kot v prvem delu točke (a) zgoraj). Tedaj je ravnovesje $(0,0)$ za lineariziran sistem nestabilno in pokazati se da, da je potem nestabilno tudi ravnovesje (\bar{x}, \bar{y}) za prvotni nelinearni sistem .



SLIKA 14

Zgled (Plen-plenilec):

$$x_{t+1} = x_t(a - x_t - y_t),$$

$$y_{t+1} = y_t(b + x_t),$$

kjer je $a > 0$, $0 < b < 1$. Ravnovesja so tri: $(0, 0)$, $(a - 1, 0)$ in $(1 - b, a + b - 2)$. Splošna

Jacobijeva matrika je $J = \begin{bmatrix} a - 2x - y & -x \\ y & b + x \end{bmatrix}$, v posameznih ravnovesjih pa dobimo

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & b \end{bmatrix},$$

$$J(a - 1, 0) = \begin{bmatrix} 2 - a & 1 - a \\ 0 & a + b - 1 \end{bmatrix}, \quad J(1 - b, a + b - 2) = \begin{bmatrix} b & b - 1 \\ a + b - 2 & 1 \end{bmatrix}.$$

Ravnovesje $(0, 0)$ je lokalno asimptotično stabilno, če $a < 1$ (plen in plenilec izgineta). Ravnovesje $(a - 1, 0)$ je nenegativno in lokalno asimptotično stabilno pri pogoju $1 < a < 2 - b$ (plen ostane, plenilec izgine). Tretje ravnovesje $(1 - b, a + b - 2)$ je pozitivno in lokalno asimptotično stabilno pri pogoju $2 < a + b < 3$, saj je tedaj tudi $|1 + b| < 1 + b + (1 - b)(a + b - 2) < 2$ (plen in plenilec ostaneta).

Juryjevi pogoji stabilnosti (Schur-Cohnovi pogoji)

Kdaj so vse lastne vrednosti Jacobijeve matrike reda n po absolutni vrednosti pod 1? Navedimo nekaj potrebnih in zadostnih pogojev v posebnih primerih.

(a) **Primer** $n = 1$: Karakteristična enačba je $\lambda + a_1 = 0$, pogoj $|a_1| < 1$.

(b) **Primer** $n = 2$: Karakteristična enačba je $\lambda^2 + a_1\lambda + a_2 = 0$, pogoj $|a_1| < 1 + a_2 < 2$ (primerjaj posledico izreka 9, ko je $a_1 = -\tau$ in $a_2 = \delta$).

(c) **Primer** $n = 3$: Karakteristična enačba je $\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0$, pogoji pa

(i) $1 + a_1 + a_2 + a_3 > 0$,

(ii) $1 - a_1 + a_2 - a_3 > 0$,

(iii) $1 - a_3^2 > |a_2 - a_1a_3|$.

Splošni Juryjevi pogoji za matriko velikosti $n \times n$ so bolj komplicirani (glej [15]):

Če je $p(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_n$ karakteristični polinom Jacobijeve matrike, T_{n-1} spodnje trikotna $(n-1) \times (n-1)$ Toeplitzova matrika z zadnjo vrstico $(a_{n-2}, a_{n-1}, \dots, a_1, 1)$ in ničlami nad diagonalo, H_{n-1} spodnje trikotna $(n-1) \times (n-1)$ Hankelova matrika z zadnjo vrstico $(a_n, a_{n-1}, \dots, a_2)$ in ničlami nad kodiagonalo ter $A_{n-1}^\pm = T_{n-1} \pm H_{n-1}$, so vse ničle polinoma p po absolutni vrednosti pod 1 natanko takrat, ko je:

(i) $p(1) > 0$,

(ii) $(-1)^n p(-1) > 0$,

(iii) determinante vseh notranjih matrik v A_{n-1}^\pm so pozitivne.

Notranje matrike dane matrike A so poleg same matrike A še tiste matrike, ki jih dobimo iz A z zaporednim črtanjem prve in zadnje vrstice ter prvega in zadnjega stolpca.

Vaje.

1. Za primer $n = 2$ in $n = 3$ napišite ustrezno Toeplitzovo matriko T_{n-1} , Hankelovo matriko H_{n-1} in matriki A_{n-1}^\pm , ter se prepričajte, da iz splošnih Juryjevih pogojev res dobimo znane pogoje za to, da so lastne vrednosti Jacobijeve matrike po absolutni vrednosti pod 1.

2. Iz splošnih Juryjevih pogojev izpeljite konkretne pogoje za primer $n = 4$.

Diferenčne enačbe z zamikom

Pogosto je naslednje stanje odvisno ne samo od prejšnjega, ampak tudi od stanja pred T koraki, dobimo enačbo reda $T + 1$, kot je npr. naslednja logistična enačba z zamikom: $x_{t+1} = rx_t(1 - x_{t-T})$.

Najprej si oglejmo primer, ko je $T = 1$. Imejmo enačbo (reda 2) oblike $x_{t+1} = g(x_{t-1})x_t$ in jo primerjajmo s podobno enačbo (reda 1) brez zamika: $x_{t+1} = g(x_t)x_t$. Obe imata isti dve ravnovesji 0 in \bar{x} , kjer je $g(\bar{x}) = 1$ (denimo, da obstaja ena sama pozitivna rešitev enačbe $g(x) = 1$). Kriterij asimptotične stabilnosti z odvodom v neničelnem ravnovesju \bar{x} je pri prvi enačbi $0 < -\bar{x}g'(\bar{x}) < 2$, pri drugi (s prevedbo na sistem reda 2) dobimo Jacobijevo matriko $J = \begin{bmatrix} 1 & \bar{x}g'(\bar{x}) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$ s karakteristično enačbo $\lambda^2 - \lambda - g'(\bar{x})\bar{x} = 0$ in po trditvi 1 pogoj $0 < -\bar{x}g'(\bar{x}) < 1$.

Pieloujeva enačba z zamikom

Znana Pieloujeva enačba brez zamika je enačba $x_{t+1} = \alpha x_t / (1 + \beta x_t)$ s parametroma $\alpha > 1$, $\beta > 0$, torej eksaktna diskretna logistična enačba, kjer je $\lambda = \alpha$ in $K = (\alpha - 1)/\beta$. Enačba z zamikom pa je

$$y_{t+1} = \alpha y_t / (1 + \beta y_{t-1})$$

z istima parametroma $\alpha > 1$, $\beta > 0$. Ker je ravnovesje $\bar{y} = K = (\alpha - 1)/\beta$, dobimo za $z_t = y_t - (\alpha - 1)/\beta$ nelinearno diferenčno enačbo drugega reda

$$z_{t+1} = (\alpha z_t - (\alpha - 1)z_{t-1}) / (\alpha + \beta z_{t-1})$$

z ravnovesjem 0. Če pišemo $Y(t) = (z_t, z_{t-1})^T$, to enačbo prevedemo v sistem, ki ima Jacobijevo matriko v ravnovesju $(0, 0)$ enako (kot zgoraj)

$$J = \begin{bmatrix} 1 & (1 - \alpha)/\alpha \\ 1 & 0 \end{bmatrix}.$$

Vidimo, da je sled $\tau = \text{tr}(J) = 1$ in determinanta $\delta = \det(J) = (\alpha - 1)/\alpha$. Pogoj lokalne asimptotične stabilnosti iz trditvi 1, se pravi pogoj $|\text{tr}(J)| < 1 + \det(J) < 2$, se torej glasi $1 < 1 + (\alpha - 1)/\alpha < 2$ in je za $\alpha > 1$ vedno izpolnjen. To pomeni, da je ravnovesje $(0, 0)$ za sistem oziroma 0 za enačbo $z_{t+1} = (\alpha z_t - (\alpha - 1)z_{t-1})/(\alpha + \beta z_{t-1})$ oziroma $K = (\alpha - 1)/\beta$ za prvotno enačbo $y_{t+1} = \alpha y_t/(1 + \beta y_{t-1})$ lokalno asimptotično stabilno.

Pa še primer enačbe z zamikom višjega reda.

Clarkov model populacije kitov

Clark je 1976 razvil naslednji model (glej [21]):

$$x_{t+1} = (1 - \mu)x_t + R(x_{t-T}),$$

kjer je $0 < \mu < 1$ in $R(x) = \mu x(1 + q(1 - (x/K)^z))$ s parametri $K, q, z > 0$. Tu pomeni $(1 - \mu)x_t$ populacijo odraslih kitov, ki preživi vsako leto, $R(x_{t-T})$ pa prirastek generacije odraslih kitov, ki so se rodili pred T leti ($T = 5$ do 10 let). K je ravnovesje, 0 je faktor, ki je v zvezi z rodnostjo samic, in z koeficient v zvezi z medsebojno interakcijo (borba za hrano).

Z vpeljavo nove spremenljivke $y_t = x_t/K - 1$ postavimo ravnovesje v izhodišče in lineariziramo dobljeno enačbo. Dobimo

$$y_{t+1} = (1 - \mu)y_t + \mu(1 - qz)y_{t-T},$$

torej linearno enačbo reda $k = T+1$ s karakteristično enačbo $\lambda^k - (1 - \mu)\lambda^{k-1} - \mu(1 - qz) = 0$, ki je oblike $\lambda^k + a\lambda^{k-1} + b = 0$. Taka enačba ima po Rouchéjevem izreku iz teorije analitičnih funkcij pri pogoju $|a| + |b| < 1$ znotraj enotskega kroga natanko k ničel, torej vse ničle. Pri nas je $a = -(1 - \mu)$ in $b = -\mu(1 - qz)$, zato se pogoj glasi $|1 - qz| < 1$. Tedaj je ravnovesje 0 asimptotično stabilno. Z uporabo Juryjevih kriterijev stabilnosti bi npr. dobili potreben pogoj $qz > 1 + 1/\mu$.

Rouchéjev izrek. Če sta f in g analitični funkciji znotraj in na robu enostavno sklenjene krivulje γ v \mathbb{C} in velja $|g(z)| < |f(z)|$ za vsak $z \in \gamma$ imata funkciji f in $f + g$ znotraj γ enako število ničel.

V zgornjem primeru bi vzeli $f(z) = z^k$, $g(z) = az^{k-1} + b$ in za γ enotsko krožnic $|z| = 1$.

6. Nekateri realni populacijski modeli

Obravnavali bomo nekatere preproste klasične modele, najprej za dve vrsti, ki sobivata na istem prostoru, živita v simbiozi, morda v zajedavstvu, tekmujeta za iste naravne vire (prostor, hrano) ali se celo med sebj preganjata.

Nicholson-Baileyev model

To je eden najzgodnejših znanih modelov. V 30-tih letih 20. stoletja sta ga konstruirala **Alexander John Nicholson** (1895-1969), irsko-avstralski entomolog in specialist za populacijsko dinamiko insektov, in **Victor Albert Bailey** (1895-1964) britansko-avstralski fizik.

Model je tipa *parazitoid in gostitelj* in obravnava zajedavstvo med žuželkami. Medtem ko parazit preživi ves čas na račun drugega in običajno v svojem življenjskem ciklu zamenja več gostiteljev, parazitoid živi samostojno in svobodno zunaj gostitelja, vendar odlaga jajčeca v ličinke ali bube gostitelja (gostitelj z jajčecem umre, jajčece preživi in se razvije).

V Nicholson-Baileyevem modelu je parazitoid osa *Encarsia formosa*, gostitelj pa drobčna žuželka *Trialeurodes vaporariorum*, sicer škodljivec v rastlinjakih, zato encarsio uporabljajo kot naraven pesticid pri zaščiti rastlin.

Opišimo model:

Spremenljivki sta N_t - število gostiteljev in P_t - število parazitoidov, $f(N_t, P_t)$ naj pomeni delež neparazitiziranih gostiteljev,

r - število jajčec gostitelja, ki preživijo do naslednje generacije ($r > 0$),

s - število jajčec parazitoida v enem gostitelju, ki preživijo ($s > 0$).

Enačbi sta: $N_{t+1} = rN_t f(N_t, P_t)$, $P_{t+1} = sN_t(1 - f(N_t, P_t))$.

Če je $N_t = 0$, je $P_{t+1} = 0$ (brez gostitelja ni parazitoida).

Določimo še obliko funkcije $f(N_t, P_t)$:

Predpostavimo, da je število uspešnih srečanj n (tj. takih, ki privedejo do okužbe) enega gostitelja z zajedalci porazdeljeno po diskretnem Poissonovem zakonu $p(n) = e^{-\mu} \mu^n / n!$. Za okuženost gostitelja je pomembno le prvo uspešno srečanje; Potem je $p(0) = e^{-\mu}$ verjetnost, da gostitelj ni okužen, in $1 - p(0)$ verjetnost, da je okužen. Pri Poissonovi porazdelitvi pomeni μ ravno pričakovano (povprečno) število napadov na enega gostitelja. Ocenimo μ . Ker je vseh možnih stikov med gostitelji in zajedalci $N_t P_t$, vseh uspešnih stikov pa $a N_t P_t$, $0 < a < 1$, je vseh uspešnih stikov, ki odpadejo na enega gostitelja $a N_t P_t / N_t = a P_t$. Torej je $\mu = a P_t$ in zato $f(N_t, P_t) = p(0) = e^{-\mu} = e^{-a P_t}$. Tako smo našli končno obliko Nicholson-Baileyvega modela:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= r N_t e^{-a P_t}, \\ P_{t+1} &= s N_t (1 - e^{-a P_t}). \end{aligned}$$

Ravnovesji sta:

- (1) $\bar{N} = 0, \bar{P} = 0$ (ničelno ravnovesje, brez gostiteljev in brez zajedalcev) ter
- (2) $\bar{N} = r \ln r / (r - 1) a s, \bar{P} = \ln r / a$ (neničelno ravnovesje), kjer je $r > 1$, da bo $\bar{N} > 0$.

Jacobijeva matrika je $J(N, P) = \begin{bmatrix} r e^{-a P} & -a r N e^{-a P} \\ s(1 - e^{-a P}) & a s N e^{-a P} \end{bmatrix}$,

v ničelnem ravnovesju pa imamo

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, J(\bar{N}, \bar{P}) = \begin{bmatrix} 1 & -r \ln r / (r - 1) s \\ (r - 1) s / r & \ln r / (r - 1) \end{bmatrix}.$$

Po trditvi 1 imamo za lokalno asimptotično stabilno ravnovesje pogoj

$$|tr(J)| < 1 + det J < 2.$$

Za točko (0,0) je $tr(J) = r$, torej mora biti za asimptotično stabilnost izpolnjen pogoj $0 < r < 1$. V tem primeru se škodljivca (in njegovega parazitoida) na dolgi rok rešimo.

Za pozitivno ravnovesje (\bar{N}, \bar{P}) pa dobimo neenakost

$$|1 + \ln r / (r - 1)| < 1 + \ln r / (r - 1) + \ln r < 2.$$

Prva neenakost je izpolnjena pri $r > 1$, druga potem pove, da mora biti $r \ln r < r - 1$, kar pa ni nikoli res, tako da nimamo stabilnega pozitivnega ravnovesja za $r > 0$.

Dokažimo, da neenakost $r \ln r < r - 1$ ni izpolnjena za noben $r > 1$. Naj bo $s(r) = 1 - r + r \ln r$; ker je $s(1) = 0$ in $s'(r) = \ln r > 0$ za $r > 1$, je s strogo naraščajoča funkcija za $r > 1$ in zato tam $s(r) > 0$.

Pri klasičnem Nicholson-Baileyevem modelu je precej nerealističnih predpostavk, npr. da je r konstanten ali, da je a konstanten.

Drugi (bolj realistični) modeli gostitelj-parazitoid:

(a) Predpostavka: parameter r ni konstanten, ampak odvisen od N_t . V klasični model namesto r zapišemo $g(N_t)$, kjer je $g(N_t)$ enako npr. $r/N_t, r/(1 + cN_t)^b, e^{r(1-N_t/K)}$ (r ne sme biti prevelik). Model se potem glasi:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t g(N_t) e^{-aP_t}, \\ P_{t+1} &= sN_t(1 - e^{-aP_t}). \end{aligned}$$

(b) Predpostavka: imamo nehomogeno okolje, določen proporcionalni delež gostiteljev je varen pred parazitoidi, zato v prvo enačbo dodamo še en člen:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= r(1 - \gamma)N_t + r\gamma N_t e^{-aP_t}, \\ P_{t+1} &= \gamma sN_t(1 - e^{-aP_t}). \end{aligned}$$

Lahko je tudi konstantno število N_0 gostiteljev varnih pred parazitoidi:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_0 + r(N_t - N_0)e^{-aP_t}, \\ P_{t+1} &= s(N_t - N_0)(1 - e^{-aP_t}). \end{aligned}$$

(c) Predpostavka: nastopa več vrst parazitoidov P_t, Q_t in en gostitelj N_t . Model je zdaj reda tri (P deluje prvi, Q na preostalih, ki preživijo Q):

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t f_1(P_t) f_2(Q_t), \\ P_{t+1} &= sN_t(1 - f_1(P_t)) \\ Q_{t+1} &= sN_t f_1(P_t)(1 - f_2(Q_t)). \end{aligned}$$

(d) Model gostitelj-parazitoid-hiperparazitoid (zadnji parazitoizira prvi parazitoid). Model:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= rN_t f_1(P_t), \\ P_{t+1} &= s_1 N_t(1 - f_1(P_t)) f_2(Q_t) \\ Q_{t+1} &= s_2 N_t(1 - f_1(P_t))(1 - f_2(Q_t)). \end{aligned}$$

Model Leslie-Gower

To je model tipa gostitelj-parazit (paraziti v nasprotju s parazitoidi ne ubijejo gostitelja). Model se glasi:

$$\begin{aligned} H_{t+1} &= \alpha_1 H_t / (1 + \gamma_1 P_t), \\ P_{t+1} &= \alpha_2 P_t / (1 + \gamma_2 P_t / H_t), \end{aligned}$$

kjer je $H_0, P_0 > 0, \alpha_i, \gamma_i > 0$.

Rešitve so pozitivne. Če je $\alpha_i < 1$ za $i = 1, 2$, obstaja le ničelna limita.

Če je $\alpha_i > 1$, imamo eno samo pozitivno ravnovesje (\bar{P}, \bar{H}) , kjer je

$$\bar{P} = (\alpha_1 - 1) / \gamma_1, \quad \bar{H} = \gamma_2 \bar{P} / (\alpha_2 - 1) = \gamma_2 (\alpha_1 - 1) / \gamma_1 (\alpha_2 - 1).$$

Jacobijeva matrika za pozitivno ravnovesje je

$$J = \begin{bmatrix} 1 & -\gamma_2(\alpha_1 - 1) / \alpha_1(\alpha_2 - 1) \\ (\alpha_2 - 1)^2 / \alpha_2 \gamma_2 & 1 / \alpha_2 \end{bmatrix}.$$

Pogoji trditve 1 so izpolnjeni pri $\alpha_i > 1, i = 1, 2$, torej imamo tedaj lokalno asimptotično stabilno ravnovesje.

Diskretni model Lotka-Volterra

To je diskretna analogija znanega zveznega modela tipa plenilec-plen. Per capita rast je linearna. Model (Neubert, Kot 1992) se glasi:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t + rN_t(1 - N_t/K) - eN_t P_t, \\ P_{t+1} &= bN_t P_t + (1 - d)P_t, \end{aligned}$$

kjer so vsi parametri pozitivni: $r, e, b, d, K > 0$.

Spremenljivki sta N_t in P_t , kjer pomeni N_t plen, P_t plenilec, eP_t per capita redukcija plena zaradi plenilca, bN_t per capita rast plenilca zaradi plena, d stopnja umrljivosti plenilca.

Če plenilec živi le eno generacijo, vzamemo $d = 1$ in dobimo bolj preprost sistem; to bomo odslej privzeli.

Z uvedbo novih spremenljivk $x_t = N_t/K$, $y_t = eP_t/bK$, $c = bK$, dobimo za ta model brezdimenzijski enačbi, kjer ostaneta le dva parametra r, c :

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= (r+1)x_t - rx_t^2 - cx_t y_t, \\y_{t+1} &= cx_t y_t.\end{aligned}$$

Da spremenljivki ostaneta nenegativni, včasih popravimo prvo enačbo modela: $x_{t+1} = \max\{0, (r+1)x_t - rx_t^2 - cx_t y_t\}$; če se zgodi $x_{t+1} = 0$, sta obe naslednji spremenljivki x_{t+2} in y_{t+2} , kot se takoj vidi iz enačb, enaki nič. V primeru $y_0 = 0$ (tj., če na začetku ni plenilca) pa imamo za x_t aproksimativno logistično rast (mora biti $0 < x_0 < (r+1)/r$).

Opomba: Opazimo lahko, da dobimo z nadaljnjo uvedbo novih spremenljivk, če namesto rx_t pišemo kar x_t in namesto cy_t kar y_t , že znani sistem tipa plenilec-plen $x_{t+1} = x_t(a - x_t - y_t)$, $y_{t+1} = y_t(b + x_t)$ za primer $a = 1 + r$ in $b = 0$.

Analizirajmo model:

Ravnovesja izračunamo iz enačb: $\bar{x} = \bar{x}(r+1 - r\bar{x} - c\bar{y})$, $\bar{y} = c\bar{x}\bar{y}$. Odtod dobimo $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, dalje $\bar{x} = 1$, $\bar{y} = 0$ in nazadnje $\bar{x} = 1/c$, $\bar{y} = r(c-1)/c^2$. Torej imamo tri ravnovesja: ničelno, $(0, 0)$, ravnovesje $(1, 0)$ in pozitivno (\bar{x}, \bar{y}) .

Jacobijeva matrika je

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} r+1 - 2rx - cy & -cx \\ cy & cx \end{bmatrix};$$

iz nje dobimo:

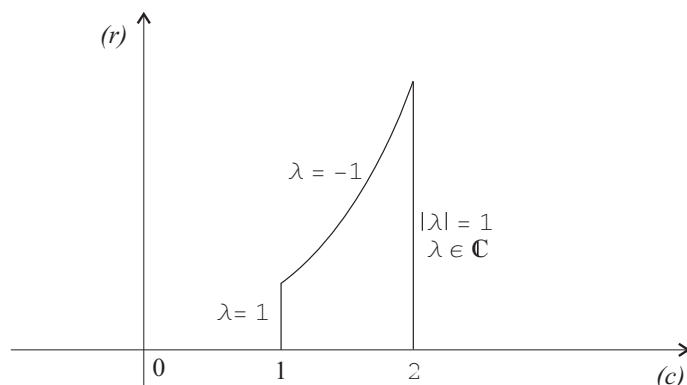
$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} r+1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \text{ nestabilno ravnovesje (kot v Nicholson-Baileyevem modelu),}$$

$$J(1, 0) = \begin{bmatrix} 1-r & -c \\ 0 & c \end{bmatrix}, \text{ lokalno asimptotično stabilno, če } 0 < r < 2 \text{ in } 0 < c < 1,$$

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{bmatrix} 1 - r/c & -1 \\ r - r/c & 1 \end{bmatrix},$$

pogoj za lokalno asimptotično stabilnost je zdaj $1 < c < 2$ in $r < 4c/(3-c)$ (glej sliko 15 območja lokalne asimptotične stabilnosti v prostoru parametrov).

V tem primeru nastopi *transkritična bifurkacija* (pri $r = 4c/(3-c)$), *podvojitev periode* (pri $c = 1$) ali *Hopfova* (v diskretnem primeru imenovana tudi *Neimark-Sackerjeva*) *bifurkacija* (pri $c = 2$), ko se pojavi par čisto imaginarnih lastnih vrednosti (glej sliko bifurkacijskih diagramov v [1], str. 102).



SLIKA 15

Nelinearni Lesliejev model

Parametri v Lesliejevi matriki so zdaj odvisni od gostote oz. velikosti populacije $x(t)$ (density-dependent).

1. model [2]: Verjetnosti preživetja in koeficienti rodnosti naj se spreminjajo (zmanjšujejo) v sorazmerju z velikostjo populacije, tj. $b_i q(x(t))$, $s_i q(x(t))$, kjer je q pozitivna padajoča funkcija, $q(0) = 1$ in $x(t) = \sum_{i=1}^m x_i(t)$, pri čemer je $X(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))^T$.

Model se glasi:

$$X(t+1) = q(x(t))LX(t),$$

kjer je L Lesliejeva matrika iz linearnega modela, nerazcepna, primitivna ali ne, z dominantno lastno vrednostjo $\lambda_1 > 1$.

Zgled za q : $q(x(t)) = K/(K + (\lambda_1 - 1)x(t))$, $K > 0$ nosilna kapaciteta.

Izrek. Za opisani model s pravkar definirano funkcijo q velja:

(i) Če je L primitivna matrika, je $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = N$, kjer je N stabilna porazdelitev, za katero velja $LN = \lambda_1 N$ in $\|N\|_1 = \sum_{i=1}^m N_i = K$.

(ii) Če je L imprimitivna matrika, je $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = N(t)$, kjer je $N(t)$ periodična funkcija ($N(t+h) = N(t)$), kjer je h indeks imprimitivnosti za L , tj. število lastnih vrednosti na spektralni krožnici).

Dokaz glej v [2].

Zgled: (1) $L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 3a^2/2 & 3a^2/2 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}$, primitivna matrika, $\lambda_1 = a$, $\lambda_2 = -a/2$ (st. 2),

stabilna porazdelitev je enaka $(6a^2, 3a, 1)^T$.

Nelinearen model $X(t+1) = 100/(100 + (a-1)x(t))L_1 X(t)$, $K = 100$, $x(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t)$; če je $a = 2$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = (100/31)(24, 6, 1)^T$; če je $a = 3$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = (100/64)(54, 9, 1)^T$.

(2) $L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6a^3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}$, imprimitivna matrika, $\lambda_1 = a$, $\lambda_{2,3} = a(1/2 \pm i\sqrt{3}/2)$, vse

imajo isto absolutno vrednost $|\lambda_i| = a$. Če je $q(t)$ isti faktor kot prej, je $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = N(t)$ periodična funkcija s periodo 3, odvisno od začetne porazdelitve (glej Ortega J.M. 1987, *Matrix theory; a second course*, Plenum Press).

2. model (Silva, Hallam 1992, 1993): Samo rodnost je odvisna od velikosti populacije. To je ti. model DDR (density-dependent recruitment); pogosto uporabljen pri modeliranju populacije rib (De Angelis 1980, Levin, Goodyear 1980, Getz, Haight 1989).

Opis parametrov: s_i verjetnost preživetja v i -tem razredu, \tilde{b}_i rodnost v i -tem razredu ($b_i = \tilde{b}_i/2$ samo ženske), $s_0 = ag(w(t))$ delež, ki preživi rekrutiranje, kjer je $0 < a < 1$, $g(w(t))$ verjetnost preživetja, odvisna od gostote, $w(t) = \sum_{i=1}^m \alpha_i x_i(t)$ utežena velikost populacije. Model LMMDDR (Leslie matrix model with density-dependent recruitment) se potem glasi:

$$\begin{aligned} x_1(t+1) &= ag(w(t)) \sum_{i=1}^m b_i x_i(t), \\ x_2(t+1) &= s_1 x_1(t), \\ x_3(t+1) &= s_2 x_2(t), \\ \dots & \dots \dots \\ x_m(t+1) &= s_{m-1} x_{m-1}(t). \end{aligned}$$

Poleg tega je $E(t) = \sum_{i=1}^m b_i x_i(t)$ produkcija jajčec v času t , $R(t) = x_1(t)$ število vseh rekrutov v času t , $R(t+1) = ag(w(t))E(t)$, kjer je $g(x)$ Rickerjeva ali Beverton-Holtova funkcija, ali kaj podobnega. V splošnem je $g > 0$, padajoča, dvakrat odvedljiva, $g(0) = 1$, $\lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$.

Če je $w(t) = E(T)$, je $R(t+1) = ag(w(t))w(t) = ah(w(t))$, kjer imenujemo $h(w) = g(w)w$ funkcija rekrutiranja.

Čista reprodukcijska stopnja: $R_0 = b_1 + s_1b_2 + s_1s_2b_3 + \dots + s_1s_2\dots s_{m-1}b_m$.

Izrek. V opisanem modelu velja:

(i) Če je $aR_0 < 1$, obstaja le ničelno ravnovesje;

(ii) Če je $aR_0 > 1$, obstaja natanko eno pozitivno ravnovesje $\bar{X} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_m)^T$, $\bar{x}_i = s_1s_2\dots s_{i-1}\bar{w}/K$, $g(\bar{w}) = 1/aR_0$, $K = \alpha_1 + s_1\alpha_2 + s_1s_2\alpha_3 + \dots + s_1s_2\dots s_{m-1}\alpha_m$, $\bar{w} = \sum_{i=1}^m \alpha_i\bar{x}_i$ in velja $\lim_{aR_0 \rightarrow 1+} \bar{x}_i = 0$ za vsak i .

Dokaz: Ravnovesje zadošča pogojem $\bar{x}_2 = s_1\bar{x}_1$, itd., torej $\bar{w} = K\bar{x}_1$, iz prve enačbe $\bar{x}_1 = ag(\bar{w})R_0\bar{x}_1$ in zato $\bar{x}_1 = 0$ ali $g(\bar{w}) = 1/aR_0$.

(i) Če $aR_0 < 1$, je $g(\bar{w}) > 1$. Ker je $0 \leq g \leq 1$, je edino ravnovesje $\bar{x}_1 = 0$ (in zato vsi $\bar{x}_i = 0$).

(ii) Če je $aR_0 > 1$, je $g(\bar{w}) < 1$. Ker g pada proti 0, obstaja natanko en $\bar{w} > 0$, da je $g(\bar{w}) = 1/aR_0$, torej $\bar{x}_1 = \bar{w}/K > 0$ edina pozitivna rešitev (druge \bar{x}_i) izračunamo. Ker $g(\bar{w}) \rightarrow 1$, vidimo, da $\bar{w} \rightarrow 0$, zato $\bar{x}_1 \rightarrow 0$ in potem $\bar{x}_i \rightarrow 0$ za vsak i .

Zgled (LMMDDR z dvema razredoma): Oglejmo si model

$$\begin{aligned} x_1(t+1) &= ag(w(t)) \sum_{i=1}^2 b_i x_i(t), \\ x_2(t+1) &= sx_1(t), \end{aligned}$$

kjer je $w(t) = \alpha_1 x_1(t) + \alpha_2 x_2(t)$. Silva, Hallam (1992) imata varianto: $\alpha_i = b_i$, $E(t) = b_1 x_1(t) + b_2 x_2(t) = w(t)$, $R(t+1) = ag(w(t))w(t)$.

Positivno ravnovesje je $\bar{w} = b_1\bar{x}_1 + b_2\bar{x}_2$, sled $tr J = ab_1(g(\bar{w}) + g'(\bar{w})\bar{w})$ in determinanta $det J = -sab_2(g(\bar{w}) + g'(\bar{w})\bar{w})$. Izberimo $g(x) = e^{-x}$, $b_1 = 0$, $b_2 = 10$, $s = 0.5$, $a = 1$, pa dobimo $R_0 = 5$, $\bar{w} = \ln 5$, $\bar{x}_1 = \ln 5/5$, $\bar{x}_2 = \ln 5/10$, $g(\bar{w}) = 1/5$, $tr J = 0$, $det J = 1 - \ln 5$. Torej imamo asimptotično stabilnost in kompleksni lastni vrednosti ($|\lambda_{1,2}| = 0.6$).

Če pa vzamemo $b_2 = 20$, vse ostalo obdržimo nespremenjeno, je $|\lambda_{1,2}| \approx 1.3 > 1$; pojavila se je bifurkacija, dobimo periodične rešitve s periodo 4 (diagrami).

Strukturirani model LPA za hrošča mokařja (*Tribolium*)

Ta model je bil poleg teoretične obravnave tudi pogosto testiran v laboratoriju (Costatino 1997, Cushing 1998, 2003, Henson, Cushing 1997, Henson 1998). Model je strukturiran: populacija je razdeljena na ličinke, bube in odrasle osebkke (po angleško: larva, puppa, adult), odtod tudi naziv model LPA.

Model (koeficienti so vsi pozitivni, $\mu_l, \mu_a < 1$):

$$\begin{aligned} L_{t+1} &= bA_t e^{-c_{ea}A_t - c_{el}L_t}, \\ P_{t+1} &= L_t(1 - \mu_l), \\ A_{t+1} &= P_t e^{-c_{pa}A_t} + A_t(1 - \mu_a). \end{aligned}$$

Tu so c_{ea}, c_{el}, c_{pa} stopnje kanibalizma jajčec z odraslimi, jajčec z ličinkami, bub z odraslimi, in $e^{-c_{ea}A_t}$, $e^{-c_{el}L_t}$, $e^{-c_{pa}A_t}$ verjetnosti, da jajčece (buba) ni požrto (s strani odraslih ali ličink). Nadalje je b povprečno število ličink, ki jih producira odrasla žuželka, μ_a, μ_l delež umrlih med odraslimi oziroma med ličinkami ($0 < \mu_a, \mu_l < 1$).

$$\text{Jacobijeva matrika je } J = \begin{bmatrix} -bc_{el}Ae^{-c_{ea}A - c_{el}L} & 0 & b(1 - c_{ea}A)e^{-c_{ea}A - c_{el}L} \\ 1 - \mu_l & 0 & 0 \\ 0 & e^{-c_{pa}A} & 1 - \mu_a - c_{pa}Pe^{-c_{pa}A} \end{bmatrix}$$

Eno ravnovesje je gotovo ničelno z Jacobijevo matriko: $J(0, 0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b \\ 1 - \mu_l & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 - \mu_a \end{bmatrix}$.

Karakteristični polinom je $p(\lambda) = \lambda^3 - (1 - \mu_a)\lambda^2 - b(1 - \mu_l)$.

Juryjevi pogoji za asimptotično stabilnost so

$$\mu_a - b(1 - \mu_l) > 0, \quad -2 + \mu_a - b(1 - \mu_l) < 0, \quad 1 - b^2(1 - \mu_l)^2 > b(1 - \mu_l)(1 - \mu_a),$$

od katerih je drugi pri danih osnovnih predpostavkah vedno izpolnjen, tretji pa sledi iz prvega. Pogoj za stabilnost ničelnega ravnovesja je torej $b(1 - \mu_l) < \mu_a$.

Tedaj imamo celo globalno ravnovesje: Ker je

$$L_{t+1} \leq bA_t, \quad P_{t+1} \leq L_t(1 - \mu_l) \text{ in } A_{t+1} \leq P_t + A_t(1 - \mu_a),$$

lahko rečemo, da velja $X(t+1) \leq J(0,0,0)X(t)$ (neenakost po komponentah) oziroma $X(t) \leq J(0,0,0)^t X(0)$. Ker so lastne vrednosti za $J(0,0,0)$ manjše od 1, konvergira vse skupaj proti nič.

Biološka razlaga pogoja $b(1 - \mu_l) < \mu_a$ je naslednja: izumrtje hrošča mokarja v odsotnosti kanibalizma (ko so vsi koeficienti $c = 0$) je možno, če je delež novih ličink, ki preživijo do odraslosti, manjši od deleža odraslih, ki umrejo v tem času.

Vsako pozitivno ravnovesje $(\bar{L}, \bar{P}, \bar{A})$ zahteva enačbo $\mu_a = b(1 - \mu_l)e^{-c_{ea}\bar{A} - c_{el}\bar{L} - c_{pa}\bar{A}}$, kjer je eksponentni faktor manjši od 1. Če je torej $b(1 - \mu_l) \leq \mu_a$, pozitivnega ravnovesja ni. Pri pogoj $b(1 - \mu_l) > \mu_a$ nastopi več možnosti, celo kaos.

Strukturirani model za severno pegasto sovo

Severnoameriška pegasta sova (*Strix occidentalis caurina*) je ogrožena monogamna vrsta. Mnogo so jo preučevali in razvili več vrst modelov, naslednji bo strukturiran, odvisen od populacije (Thomas 1990, Lamberson 1992).

Sova potrebuje dovolj velik primeren habitat, T možnih lokacij, med njimi U dostopnih. Samica, če ne najde samca, da postaneta par, propade (izgine). Mladi ptiči, ki preživijo do odraslosti, se razpršijo po terenu na koncu 1. leta, samci iščejo nezasedene lokacije, samice iščejo proste samce. Če je P_t število parov, $S_t = S_{m,t}$ število samskih samcev in $S_{f,t} = S_t$ število samskih samic, je število okupiranih lokacij $O_t = P_t + S_t$, oziroma boljše: $O_t = \min\{U, P_t + S_t\}$, število nezasedenih dostopnih lokacij pa $A_t = U - O_t$. Model se glasi:

$$\begin{aligned} P_{t+1} &= p_s P_t + s_s M_t S_t, \\ S_{t+1} &= f s_j D_t P_t / 2 + s_s (1 - M_t) S_t + p_b P_t. \end{aligned}$$

Tu je $D_t = 1 - (1 - A_t/T)^m$ verjetnost preživetja mladičev, $M_t = 1 - (1 - \max\{T, 2S_t\}/T)^n$ verjetnost, da samica najde prostega samca, s_s delež samskih samic, ki preživijo leto, s_j delež mladičev, ki preživijo do odraslosti v enem letu, p_s verjetnost, da oba iz para preživita leto in ostaneta skupaj, p_b verjetnost, da par preživi leto, vendar se loči, f število potomcev enega para v enem letu, m faktor uspešnosti iskanja neokupiranih lokacij, n faktor uspešnosti iskanja prostega samca.

Prva enačba pove, da novo generacijo parov ustvarijo tisti prejšnji pari, ki preživijo in ostanejo skupaj ter tisti samci, ki preživijo in najdejo partnerja. Po drugi enačbi pa so novi samci tisti samci iz prejšnjih parov, ki preživijo, a se ločijo ter tisti samci, ki preživijo in ne najdejo partnerja, poleg tega pa še moški mladiči, ki preživijo.

Rešitve so nenegativne. V bližini ničelnega ravnovesja $E_0 = (0,0)$ je $2S_t < T$, torej $M_t = 1 - (1 - 2S_t/T)^n$, zato je $J(E_0) = \begin{bmatrix} p_s & 0 \\ f s_j (1 - (1 - U/T)^m) / 2 + p_b & s_s \end{bmatrix}$.

Ker je $0 < p_s, s_s < 1$, je ničelno ravnovesje lokalno asimptotično stabilno; če smo v bližini, populacija izumre.

Druga ravnovesja dobimo iz enačb $\bar{P} = s_s \bar{S} \bar{M} / (1 - p_s)$ in $\bar{S} = (f s_j \bar{D} / 2 + p_b) \bar{P} + s_s \bar{S} (1 - \bar{M})$, kjer je pri pogoj $2\bar{S} < T$ in $\bar{P} + \bar{S} = 1$ tudi $\bar{M} = 1 - (1 - 2\bar{S}/T)^n$ in poleg tega prav tako $\bar{D} = 1 - (1 - (U - \bar{P} - \bar{S}/T)^m)$. Ti dve enačbi dasta skupaj polinom, katerega koreni so ravnovesja za S , potem pa \bar{P} izračunamo iz prve enačbe.

Zgled s konkretnimi parametri ($s_s = 0.71$, $s_j = 0.60$, $p_s = 0.88$, $p_b = 0.056$, $f = 0.66$, $m = n = 20$, $T = 1000$): Za $U > 14$ dobimo tri ravnovesja: ničelno E_0 , nestabilno E_1 in stabilno E_2 (glej slike v [1], str. 120). Nestabilno ravnovesje je ti. *Alleejev prag*, pod katerim nastopi *Alleejev efekt* (pri premajhi populaciji je težko najti partnerja, število rojstev upade in grozi izumrtje).

Dvospolni model

Ta model uporabljamo, ko je pričakovana življenjska doba odvisna od spola, npr. pri človeku (faktor 1,15 v korist žensk), pri kitih ubijalcih (faktor 2), pri črnih vdovah (faktor 2.7), ali ko razmerje med spoloma ni enako, ali ko je vedenje pri spolih tako specifično, da vpliva na populacijsko dinamiko.

Vpeljemo ti. *rojstno (poročno)* funkcijo $B = B(m, f)$ z lastnostmi:

- (i) $B : [0, \infty) \times [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$,
- (ii) $B(0, f) = 0$, $B(m, 0) = 0$,
- (iii) $\partial B / \partial m \geq 0$, $\partial B / \partial f \geq 0$,
- (iv) $B(km, kf) = kB(m, f)$, $k \geq 0$.

Zgledi takih funkcij (le zadnji dve imata vse štiri lastnosti): $B(m, f) = m$ (moška dominanca), $B(m, f) = f$ (ženska dominanca), $B(m, f) = \sqrt{mf}$ (geometrijska sredina), $B(m, f) = mf / (m + f)$ (harmonična sredina).

N. Keyfitz je npr. leta 1972 uporabil za poročno funkcijo harmonično sredino in sestavil model:

$$\begin{aligned} m_{t+1} &= 2r_m m_t f_t / (m_t + f_t), \\ f_{t+1} &= 2r_f m_t f_t / (m_t + f_t). \end{aligned}$$

Vidimo, da je $m_t / f_t = r_m / r_f = \text{konst.}$, torej dobimo $m_{t+1} = (2r_m r_f / (r_m + r_f)) m_t$, $f_{t+1} = (2r_m r_f / (r_m + r_f)) f_t$, se pravi $m_{t+1} = \lambda m_t$, $f_{t+1} = \lambda f_t$, kjer je $\lambda = 2r_m r_f / (r_m + r_f)$. Za $\lambda < 1$ populacija dolgoročno izumre, za $\lambda > 1$, naraste preko vsake meje.

Obstajajo še drugi modeli, ki upoštevajo spol.

7. Diskretni epidemiološki modeli

Matematični modeli so koristni tudi pri obravnavanju poteka različnih (kužnih) bolezni. Tu nastopajo populacija zdravih (neokuženih osebkov), populacija okuženih (obolelih) osebkov, pa populacija imunih osebkov, včasih pozdravljenih osebkov itd. Poznamo različne vrste modelov.

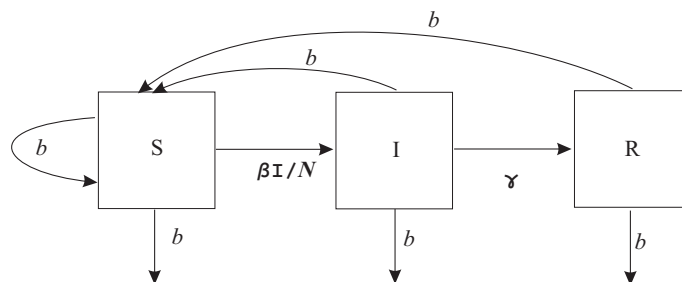
(a) Model SIR

V tej oznaki pomeni S zdrave osebe, ki so dovzetne za okužbe (angl. susceptible individuals), I okužene (inficirane) osebe (angl. infected individuals), R ozdravljene in imune osebe (angl. recovered individuals). Spremenljivke so torej S_t, I_t, R_t , njihova vsota naj bo konstantna $S_t + I_t + R_t = N$, parametri pa β ($0 < \beta < 1$) verjetnost okužbe pri stiku okuženega in zdravega osebka, γ ($0 < \gamma < 1$) verjetnost ozdravitve, b ($0 < b < 1$) verjetnost rojstva, ki je zaradi predpostavke o konstantnosti populacije enaka verjetnost smrti; pri tem naj bo $0 < b + \gamma < 1$.

Ker je verjetnost, da se pri poljubnem stiku dveh oseb zgodi okužba, enaka $\beta I_t S_t / N^2$, je povprečno (oziroma pričakovano) število na novo okuženih v populaciji velikosti N enako $(\beta I_t S_t / N^2) N = (\beta / N) I_t S_t$. Model se torej glasi:

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= S_t - (\beta / N) I_t S_t + b(I_t + R_t), \\ I_{t+1} &= (1 - b - \gamma) I_t + (\beta / N) I_t S_t, \\ R_{t+1} &= (1 - b) R_t + \gamma I_t. \end{aligned}$$

Z oddelčnim diagramom (slika 16) si lahko predstavimo, kaj se dogaja v posamezni skupini.



SLIKA 16

Redukcija na sistem dveh enačb (odprava ene spremenljivke):

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= S_t - (\beta/N)I_t S_t + b(N - S_t), \\ I_{t+1} &= (1 - b - \gamma)I_t + (\beta/N)I_t S_t \end{aligned}$$

Dve ravnovesji:

- (1) $\bar{S} = N$, $\bar{I} = 0$ (ničelno stanje, brez bolezni) in
- (2) $\bar{S} = (b + \gamma)N/\beta$, $\bar{I} = bN(\beta - b - \gamma)/\beta(b + \gamma)$ (endemično stanje).

Endemično ravnovesje obstaja (je pozitivno), če je $\beta > b + \gamma$.

Jacobijeva matrika: $J(S, I) = \begin{bmatrix} 1 - b - \beta I/N & -(\beta/N)S \\ \beta I/N & 1 - b - \gamma + (\beta/N)S \end{bmatrix}$. Torej imamo za ničelno ravnovesje (1):

$$J(N, 0) = \begin{bmatrix} 1 - b & -\beta \\ 0 & 1 - b - \gamma + \beta \end{bmatrix}; \text{ lastni vrednosti sta } \lambda_1 = 1 - b \text{ in } \lambda_2 = 1 - b - \gamma + \beta$$

in pogoj za lokalno asimptotično stabilnost je samo $\lambda_2 < 1$ oziroma $\beta/(b + \gamma) < 1$. Ta ulomek imenujemo *osnovno reprodukcijsko razmerje* R_0 , torej $R_0 = \beta/(b + \gamma)$. Če je $R_0 < 1$, obstaja samo ničelno ravnovesje in je lokalno asimptotično stabilno.

Da (pozitivno) endemično ravnovesje (2) obstaja, mora biti torej $R_0 > 1$. Tedaj je:

$J(\bar{S}, \bar{I}) = \begin{bmatrix} 1 - bR_0 & -\beta/R_0 \\ b(R_0 - 1) & 1 \end{bmatrix}$. Tu je sled $tr(J) = 2 - bR_0 > 0$ pozitivna, saj je $bR_0 = \beta b/(b + \gamma) < 1$. Pogoj za asimptotično stabilnost $tr(J) < 1 + det(J) < 2$ je tedaj izpolnjen: endemično ravnovesje obstaja in je lokalno asimptotično stabilno, kakor hitro je $R_0 > 1$. V tem primeru govorimo o epidemiji ustrezne bolezni. (V nasprotnem primeru je lahko ravnovesje stabilno ali nestabilno, lahko obstajajo celo periodične in kaotične rešitve.)

Pri zelo nalezljivih otroških boleznih je običajno $R_0 > 1$: npr. pri kozah 3-5, ošpicah 13, oslovskem kašlju 13-17, rdečkah 6, noricah 9-10, davici 4-6, škrlatinki 5-7, mumpsu 4-7, otroški paralizi 6.

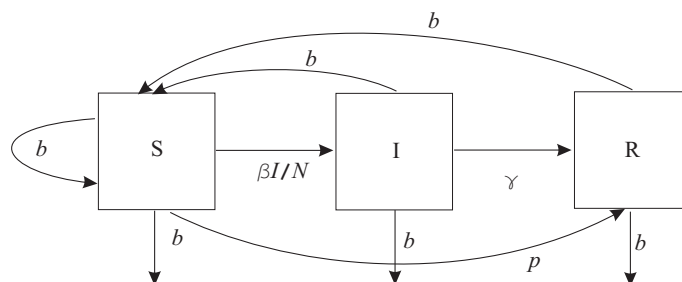
(b) Model SIR s cepljenjem

Tako imenujemo naslednji model s proporcionalno stopnjo b rojevanj in smrti:

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= (1 - p)S_t - (\beta/N)I_t S_t + b(R_t + I_t), \\ I_{t+1} &= (1 - b - \gamma)I_t + (\beta/N)I_t S_t, \\ R_{t+1} &= (1 - b)R_t + \gamma I_t + pS_t, \end{aligned}$$

kjer je b per capita število rojstev ali smrti (tj. verjetnost rojstva oziroma smrti), β verjetnost okužbe pri stiku dovzetne in okužene osebe, γ verjetnost okrevanja (torej spet $0 < b, \beta, \gamma < 1$) in p ($0 \leq p < 1$) delež cepljenih zdravih oseb (tistih v S_t). Če je $p = 0$, cepljenja nimamo in model se ujema s prejšnjim.

Grafična predstavitev modela je praktično ista kot na sliki 16, z dodano puščico spodaj med S_t in R_t z deležem cepljenih oseb p (glej sliko 17).



SLIKA 17

Redukcija na dve enačbi nam da:

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= (1 - b - p)S_t - (\beta/N)I_t S_t + bN, \\ I_{t+1} &= (1 - b - \gamma)I_t + (\beta/N)I_t S_t. \end{aligned}$$

Rešitve so nenegativne, če je $0 < b + p < 1$ in $0 < b + \gamma < 1$.

Ravnovesji sta:

- (1) $\bar{I} = 0$; sledi $\bar{S} = bN/(b + p)$ (stanje brez bolezni)
- (2) $\bar{I} \neq 0$; sledi $\bar{S} = (b + \gamma)N/\beta$ in $\bar{I} = N(\beta b - (b + p)(b + \gamma))/\beta(b + \gamma)$ (endemično stanje)

Jacobijeva matrika se glasi: $J(S, I) = \begin{bmatrix} 1 - b - p - (\beta/N)I & -(\beta/N)S \\ (\beta/N)I & 1 - b - \gamma + (\beta/N)S \end{bmatrix}$.

V ravnovesjih pa imamo:

$$(1) J(bN/(b + p), 0) = \begin{bmatrix} 1 - b - p & -\beta b/(b + p) \\ 0 & 1 - b - \gamma + \beta b/(b + p) \end{bmatrix}.$$

Prva lastna vrednost je $\lambda_1 = 1 - b - p$ in zanjo velja $0 < \lambda_1 < 1$; druga lastna vrednost je $\lambda_2 = 1 - b - \gamma + \beta b/(b + p)$ in je pozitivna.

Pogoj $\lambda_2 < 1$ pokaže $\beta b/(b + p) < b + \gamma$ oziroma $R'_0 < 1$, če pišemo $R'_0 = \beta b/(b + p)(b + \gamma)$.

Zadnja količina pomeni osnovno reprodukcijsko razmerje v primeru cepljenja. Takoj vidimo, da je

$$R'_0 = bR_0/(b + p) < R_0,$$

kjer je $R_0 = \beta/(b + \gamma)$ osnovno reprodukcijsko razmerje v primeru modela brez cepljenja. V primeru $p = 0$ je seveda $R'_0 = R_0$. Toda tudi če je $R_0 > 1$, je lahko $R'_0 < 1$, če le vzamemo $p > b(R_0 - 1)$. Potreben pogoj za to je seveda $b(R_0 - 1) < 1$, torej $1 < R_0 < 1 + 1/b$.

(2) Ker je pozitivno ravnovesje dano z $\bar{S} = (b + \gamma)N/\beta$ in $\bar{I} = (b + p)(N/\beta)(R'_0 - 1)$, je

$$J(\bar{S}, \bar{I}) = \begin{bmatrix} 1 - (b + p)R'_0 & -(b + \gamma) \\ (b + p)(R'_0 - 1) & 1 \end{bmatrix}.$$

Ali v tem primeru velja $|trJ| < 1 + detJ < 2$?

Od prej vemo, da je $R_0 < 1/b < 2/b$, zato tudi $R'_0 \leq 2/(b + p)$, torej $trJ = 2 - (b + p)R'_0 \geq 0$ in pogoj $trJ < 1 + detJ$ je izpolnjen. Velja pa tudi $detJ < 1$, saj je $(b + \gamma)(1 - 1/R'_0) < 1$ in zato $detJ = 1 - (b + p)R'_0 + (b + \gamma)(b + p)(R'_0 - 1) < 1$.

Če torej v primeru $R_0 > 1$ cepimo premajhen del zdrave populacije ($p < b(R_0 - 1)$), je tudi $R'_0 > 1$ in obstaja pozitivno (endemično) ravnovesje (bolezensko stanje), ki je pri $R_0 \leq 2/b$ celo asimptotično stabilno. Če pa cepimo dovolj velik del zdrave populacije ($p > b(R_0 - 1)$), je $R'_0 < 1$; tedaj endemičnega ravnovesja ni, ničelno stanje (stanje brez bolezni) pa je asimptotično stabilno.

(c) Model SIR epidemije ošpic s cepljenjem

Tak model sta obravnavala R.M. Anderson in R.M. May leta 1982. SIR model predpostavlja konstantno in enako število rojstev in smrti B , okrevanje v enem tednu in rojstvo le zdravih (dovzetnih) novorojencev (v razred S). Dodatna zahteva pa je, da vsak teden cepimo pS , $0 \leq p < 1$, dovzetnih oseb. Model:

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= (1-p)S_t - \alpha I_t S_t + B, \\ I_{t+1} &= \alpha I_t S_t, \\ R_{t+1} &= R_t + I_t - B + pS_t, \end{aligned}$$

kjer je $\alpha = \beta/N$ in β ($0 < \beta < 1$) kot prej verjetnost prenosa okužbe pri stiku okužene in zdrave osebe. Seveda je spet $S_t + I_t + R_t = N$ (konstanta), kar omogoča redukcijo na dve enačbi. Ravnovesje dobimo iz $p\bar{S} = B - \bar{I}\bar{S}$ in $\bar{I} = \alpha\bar{I}\bar{S}$. Obstaja ničelno ravnovesje $\bar{I} = 0$, $\bar{S} = B/p$ in endemično ravnovesje $\bar{S} = 1/\alpha$, $\bar{I} = B - p/\alpha$ (če je $p = 0$, se pravi, če ni cepljenj, ničelno ravnovesje ni možno).

Jacobijeva matrika je $J_p(S, I) = \begin{bmatrix} 1-p-\alpha I & -\alpha S \\ \alpha I & \alpha S \end{bmatrix}$.

Za $p = 0$ (brez cepljenja) je za endemično ravnovesje $J_0(1/\alpha, B) = \begin{bmatrix} 1-\alpha I & -\alpha S \\ \alpha I & \alpha S \end{bmatrix}$ z lastnimi vrednostmi $\lambda_{1,2} = (2 - \alpha \pm \sqrt{\alpha B(\alpha B - 4)})/2$. Če je $\alpha B < 4$, sta lastni vrednosti konjugirano kompleksni z absolutno vrednostjo 1, zato imamo oscilacijo okrog ravnovesja.

Za $p > 0$ (cepljenje) je $J_p(B/p, 0) = \begin{bmatrix} 1-p & -\alpha B/p \\ 0 & \alpha B/p \end{bmatrix}$. Lastni vrednosti sta $\lambda_1 = \alpha B/p$ in $\lambda_2 = 1-p$, obe pozitivni. Če je $\alpha B < p$, imamo lokalno asimptotično stabilno ničelno ravnovesje. Če pa je p dovolj majhen, ravnovesje ni stabilno. Odločilni faktor je $R_0 = \alpha B/p$, osnovno reprodukcijsko število.

Za endemično ravnovesje je v tem primeru $J_p(1/\alpha, B - p/\alpha) = \begin{bmatrix} 1-\alpha B & -1 \\ \alpha B - p & 1 \end{bmatrix}$, zato je to ravnovesje lokalno asimptotično stabilno, če je $|2 - \alpha B| < 2 - p < 2$ ali ekvivalentno $p < \alpha B < 4 - p$. Odtod vidimo, da (pri pogoju $\alpha B < 2$) velja $1 < R_0 < 2/p$.

Tudi pri cepljenju se lahko pri majhnih vrednostih p (če je $p < \alpha B$) še vedno lahko pojavi epidemija, toda delež cepljenih p vpliva na periodo (čas med dvema izbruhoma epidemije). Pred uvedbo cepljenja leta 1963, so bili npr. v ZDA redni izbruhi epidemije ošpic vsaka 2-3 leta. Da izkoreninimo epidemijo, mora biti $p > \alpha B$. Ker je npr. stopnja rojevanja B v manj razvitih deželah trikrat večja kot na Zahodu, je treba tam tudi delež cepljenih otrok p trikrat povečati.

(d) Model SIS (brez imunosti):

Nazadnje si oglejmo še model bolezni, za katero ne obstaja imunost oziroma se je ne da pozdraviti (torej $R_t = 0$ za vsak $t \geq 0$):

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= S_t - (\beta/N)I_t S_t + (b + \gamma)I_t, \\ I_{t+1} &= (1 - b - \gamma)I_t + (\beta/N)I_t S_t. \end{aligned}$$

Zaradi pozitivnosti rešitev zahtevamo $0 < b + \gamma < 1$. Spet je populacija konstantna, $S_t + I_t = N$, zato lahko sistem reduciramo na eno samo enačbo:

$$I_{t+1} = (1 - b - \gamma)I_t + (\beta/N)I_t(N - I_t).$$

Ravnovesja so: 0 (ničelno) in $\bar{I} = N - N(b + \gamma)/\beta = N(1 - 1/R_0)$.

Funkcijo $f(I) = (1 - b - \gamma + \beta)I - (\beta/N)I^2$ odvajajmo po I : $f'(I) = 1 - b - \gamma + \beta - 2(\beta/N)I$ in dobimo $f'(0) = 1 - b - \gamma + \beta = 1 - (b + \gamma)(1 - 1/R_0)$ ter $f'(\bar{I}) = 1 + b + \gamma - \beta = 1 - (b + \gamma)(R_0 - 1)$. Odtod vidimo, da je ničelno ravnovesje lokalno asimptotično stabilno natanko takrat, ko je $R_0 < 1$, in da pozitivno ravnovesje obstaja le pri $R_0 > 1$; takrat pa je lokalno asimptotično stabilno.

Pri parametru $R_0 = 1$ spremenita stanja svoj stabilnostni značaj (zamenjata stabilnost z nestabilnostjo in obratno). Taki spremembi rečemo *transkrična bifurkacija*.

Opomba: Opazimo, da je epidemiološka enačba za I_t poseben primer dobro znane aproksimativne diskretne logistične enačbe. Epidemiološko enačbo namreč lahko prepisemo v naslednjo obliko $I_{t+1} = (1 - b - \gamma + \beta)I_t(1 - \beta I_t/N(1 - b - \gamma + \beta))$, poleg tega zamenjajmo spremenljivko $x_t = \beta I_t/N(1 - b - \gamma + \beta)$ in parameter $r = 1 - b - \gamma + \beta$, pa imamo $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$.

8. Populacijska genetika

Poleg klasičnega Hardy-Weinbergovega zakona o stabilnosti genotipov si bomo ogledali osnovni populacijski genetski model z upoštevanjem selekcije in nekaj primerov uporabe. Iz biologije potrebujemo nekaj znanja o mehanizmih dednosti in spolne reprodukcije, iz matematike pa osnove diskretne verjetnosti.

Osnovni pojmi

Nosilci dednosti so *kromosomi*, ki v jedru običajnih celic nastopajo v parih (človek jih ima 23 parov) oziroma njihovi sestavni deli *geni* (bakterije jih imajo 2000 do 3000, višji organizmi več 10.000, človek npr. okrog 30.000).

Geni vsebujejo informacije, ki se prenašajo na nove generacije. Nahajajo se na določenih lokacijah in določajo fizične karakteristike (*fenotip*) organizma. Na vsaki lokaciji (*lokusu*) sta dva gena (eden od očeta, eden od matere), vsak gen ima običajno več različic (*alelov*). Če npr. določena lokacija dopušča n alelov ustreznega gena, je vseh možnih kombinacij s ponavljanjem (n elementov na dveh mestih) $\binom{n+2-1}{2} = \binom{n+1}{2} = n(n+1)/2$.

Vsaki taki kombinaciji rečemo *genotip*. V primeru dveh alelov a, b so npr. genotipi aa, ab in bb , pri treh alelih a, b, c pa imamo genotipe aa, ab, ac, bb, bc in cc . Običajno en alel prevlada nad drugim v smislu, da se pri organizmu navzven pokaže lastnost (fenotip), ki jo odraža ta alel; rečemo, da je *dominanten*, drugi pa *recesiven*. V tem primeru dominantnost poudarimo tako, da pišemo ustrezni alel z veliko črko, npr. AA, Ab, bb (prva dva genotipa določata fenotip A , zadnji fenotip b).

Mendelovi zakoni genetike

Oče genetike **Gregor Mendel** (1822-1884) je leta 1866 formuliral naslednje tri osnovne zakone genetike:

- (1) *Zakon enakomernosti:* Potomci staršev, ki se razlikujejo v eni lastnosti, so enaki ali podobni enemu od staršev.
- (2) *Zakon ločitve alelov:* Aleli staršev se ločijo in na novo kombinirajo.
- (3) *Zakon neodvisnosti:* Aleli za različne lastnosti so med seboj neodvisni.

Mendelovo delo je izšlo v interni publikaciji brnskega prirodoslovnega društva in je ostalo nezapaženo (Charles Darwin ga npr. ni poznal, čeprav je nekaj let prej objavil svoje znamenito delo o razvoju vrst). Trideset let kasneje so do istih zakonov (morda ne čisto neodvisno od Mendela) prišli Nemeč **Carl Correns**, Nizozemec **Hugo de Vries** in Avstrijec **Erich Tschermak**. Angleški botanik **William Bates**, ki je novo vedo poimenoval *genetika*, pa je prvi opozoril svet na Mendela in njegovo delo.

Zgled 1. Grah je taka rastlina, da je sposobna samooploditve. Oče genetike Mendel je gojil različne sorte graha, ki so se med seboj razlikovale v eni lastnosti (eni so npr. imeli okrogle plodove, drugi vbokle). Križal jih je med seboj in potem pustil, da so se križanci sami naprej razmnoževali. Opazil je, da so v prvi generaciji vsi plodovi okrogli, v drugi pa je bilo razmerje v korist okroglih 3:1. Kako si to razložimo?

Razlaga je preprosta, če uporabimo tabelo z rezultati križanj med različnimi genotipi:

	<i>aa</i>	<i>ab</i>	<i>bb</i>
<i>aa</i> × <i>aa</i>	1	–	–
<i>aa</i> × <i>ab</i>	1/2	1/2	–
<i>aa</i> × <i>bb</i>	–	1	–
<i>ab</i> × <i>ab</i>	1/4	1/2	1/4
<i>ab</i> × <i>bb</i>	–	1/2	1/2
<i>bb</i> × <i>bb</i>	–	–	1

Pri tem naj npr. pomeni alel *a* okrogel plod, alel *b* pa vbokel plod. Ker je v prvi generaciji dobil plodove samo ene vrste, v drugi pa različne, je očitno križal genotip *aa* z genotipom *bb* (ne pa npr. z *ab*), pri čemer je bil alel *a* dominanten. V prvi generaciji je dobil samo genotip *ab* s fenotipom *a* (okrogel plod). V drugi generaciji je bilo 1/4 plodov genotipa *aa*, 1/2 plodov genotipa *ab* in 1/4 plodov genotipa *bb*, skupaj torej 3/4 plodov fenotipa *a* in 1/4 plodov fenotipa *b*.

Podobno je pri več alelih, kjer pa je lahko kodominantna skupina alelov.

Zgled 2. Krvne grupe pri človeku npr. določa gen *ABO*, ki se nahaja na devetem kromosomu (točna lokacija je 9q34.1) in ima tri alele *A*, *B*, in *O*, pri čemer sta *A* in *B* kodominantna, *O* pa recesiven. Ustreznih genotipov je $\binom{3+2-1}{2} = \binom{4}{2} = 6$ in so po vrsti *AA*, *AB*, *AO*, *BB*, *BO* in *OO*. Pri tem genotipa *AA* in *AO* določata fenotip (krvno grupo) *A*, genotipa *BB* in *BO* določata krvno grupo *B*, genotip *AB* je odgovoren za krvno grupo *AB*, genotip *OO* pa za krvno grupo *O*.

Pri križanju teh šestih genotipov dobimo 21 novih možnosti (število kombinacij s ponavljanjem 6 simbolov (genotipov) na dveh (starševskih) mestih. Naslednja tabela pove, kolikšen je delež določenega dobljenega genotipa v celotni prvi generaciji potomcev:

	<i>AA</i>	<i>AO</i>	<i>BB</i>	<i>BO</i>	<i>AB</i>	<i>OO</i>		<i>AA</i>	<i>AO</i>	<i>BB</i>	<i>BO</i>	<i>AB</i>	<i>OO</i>
<i>AA</i> × <i>AA</i>	1	–	–	–	–	–	<i>BB</i> × <i>BB</i>	–	–	1	–	–	–
<i>AA</i> × <i>AO</i>	1/2	1/2	–	–	–	–	<i>BB</i> × <i>BO</i>	–	–	1/2	1/2	–	–
<i>AA</i> × <i>BB</i>	–	–	–	–	1	–	<i>BB</i> × <i>AB</i>	–	–	1/2	–	1/2	–
<i>AA</i> × <i>BO</i>	–	1/2	–	–	1/2	–	<i>BB</i> × <i>OO</i>	–	–	–	1	–	–
<i>AA</i> × <i>AB</i>	1/2	–	–	–	1/2	–	<i>BO</i> × <i>BO</i>	–	–	1/4	1/2	–	1/4
<i>AA</i> × <i>OO</i>	–	1	–	–	–	–	<i>BO</i> × <i>AB</i>	–	1/4	1/4	1/4	1/4	–
<i>AO</i> × <i>AO</i>	1/4	1/2	–	–	–	1/4	<i>BO</i> × <i>OO</i>	–	–	–	1/2	–	1/2
<i>AO</i> × <i>BB</i>	–	–	–	1/2	1/2	–	<i>AB</i> × <i>AB</i>	1/4	–	1/4	–	1/2	–
<i>AO</i> × <i>BO</i>	–	1/4	–	1/4	1/4	1/4	<i>AB</i> × <i>OO</i>	–	1/2	–	1/2	–	–
<i>AO</i> × <i>AB</i>	1/4	1/4	–	1/4	1/4	–	<i>OO</i> × <i>OO</i>	–	–	–	–	–	1
<i>AO</i> × <i>OO</i>	–	1/2	–	–	–	1/2							

Primer usodne vendar redke bolezni

Včasih je kakšna različica gena (kakšen okvarjen gen) lahko usodna za človeka, čeprav je recesivna. Denimo, da je *A* zdrava, *b* pa okvarjena različica gena (genotip *bb* pomeni bolezen). Denimo, da je ta bolezen tako huda, da človek, ki jo podeduje, zboli in umre že v otroštvu, tj. predno odraste in ima lahko otroke. Kljub temu lahko v sebi nosi okvarjen gen, in sicer v primeru, ko ima genotip *Ab* (medtem ko je *AA* genotip popolnoma zdravega človeka).

Denimo, da je v normalni populaciji verjetnost nosilca bolezni enaka $P(Ab) = p$, kjer je $0 < p < 1$. Običajno gre za redko bolezen, zato je p majhno število, blizu 0. Toda če imamo o nekem odraslem človeku podatek, da je eden od bratov ali sester umrl za to boleznijo, potem ta človek ni več poljuben predstavnik celotne populacije, temveč ima, kot rečemo, *zgodovino*. Verjetnost, da je nosilec bolezni, ni več tako majhna. Zdaj gre za pogojno verjetnost. Oba njegova starša sta morala biti nosilca bolezni, torej genotipa *Ab*, sicer ne bi mogla imeti potomca genotipa *bb*, ki je umrl.

Ker je človek, ki ga raziskujemo, preživel otroštvo in odrasel, ne more biti genotipa bb , lahko le AA ali Ab . Torej je pogojna verjetnost za vsakega od teh dveh možnih genotipov enaka

$$P(AA/AA \cup Ab) = \frac{P(AA)}{P(AA) + P(Ab)} = \frac{1/4}{1/4 + 1/2} = 1/3 \text{ in}$$

$$P(Ab/AA \cup Ab) = \frac{P(Ab)}{P(AA) + P(Ab)} = \frac{1/2}{1/4 + 1/2} = 2/3.$$

Vidimo, da je (pogojna) verjetnost, da je obravnavana oseba nosilec bolezni, zdaj $2/3$, kar je precej več kot pri človeku brez zgodovine, ko je ta verjetnost enaka p (blizu 0).

Kako pa je z njegovimi otroki? Denimo, da se poroči z žensko, za katero ne obstajajo podatki o bolnih sorodnikih. Ona je lahko genotipa AA z verjetnostjo $1 - p$ ali genotipa Ab z verjetnostjo p . Verjetnost različnih kombinacij je naslednja:

$P(AA \times AA) = \frac{1}{3} \cdot (1 - p) = (1 - p)/3$; otrok je z verjetnostjo 1 genotipa AA ;

$P(AA \times Ab) = \frac{1}{3} \cdot p = p/3$; otrok je z verjetnostjo $1/2$ genotipa AA in z verjetnostjo $1/2$ genotipa Ab ;

$P(Ab \times AA) = \frac{2}{3} \cdot (1 - p) = 2(1 - p)/3$; otrok je z verjetnostjo $1/2$ genotipa AA in z verjetnostjo $1/2$ genotipa Ab ;

$P(Ab \times Ab) = \frac{2}{3} \cdot p = 2p/3$; otrok je z verjetnostjo $1/4$ genotipa AA , z verjetnostjo $1/2$ genotipa Ab in z verjetnostjo $1/4$ genotipa bb .

Torej so za tega otroka za posamezen genotip značilne naslednje verjetnosti, izračunane po formuli za polno verjetnost glede na zgornje štiri primere:

$$P'(AA) = (1 - p)/3 \cdot 1 + p/3 \cdot 1/2 + 2(1 - p)/3 \cdot 1/2 + 2p/3 \cdot 1/4 = 2/3 - p/3,$$

$$P'(Ab) = p/3 \cdot 1/2 + 2(1 - p)/3 \cdot 1/2 + 2p/3 \cdot 1/2 = 1/3 + p/6,$$

$$P'(bb) = 2p/3 \cdot 1/4 = p/6.$$

Verjetnost, da otrok umre, je samo $p/6$; da odraste $1 - p/6$ in da je nosilec bolezni, če odraste (pogojna verjetnost!), pa zanaša

$$P'(Ab/AA \cup Ab) = \frac{1/3 + p/6}{1 - p/6} = \frac{2 + p}{6 - p}.$$

Če je p zanemarljiv, je to približno $1/3$, torej pol manj kot pri njegovem očetu.

Vse to so vnaprejšnje verjetnosti za potomca človeka z zgodovino. Morda pa nas zanimajo sinove verjetnosti, če **vemo**, da je njegov oče nosilec bolezni (zdaj njegova zgodovina ni več pomembna), mati pa je ali ni nosilka z verjetnostjo p oziroma $1 - p$. Za potomca so potem drugačne verjetnosti genotipov:

$$P'(AA) = (1 - p) \cdot 1/2 + p \cdot 1/4 = 1/2 - p/4,$$

$$P'(Ab) = (1 - p) \cdot 1/2 + p \cdot 1/2 = 1/2,$$

$$P'(bb) = p \cdot 1/4 = p/4.$$

Tedaj je verjetnost, da otrok umre, enaka $p/4$ (nekoliko večja kot prej) in da je nosilec bolezni, če odraste enaka

$$P'(Ab/AA \cup Ab) = \frac{1/2}{1 - p/4} = \frac{2}{4 - p},$$

torej (malo) več kot $1/2$.

Opomba. Ker na razvoj bolezni vplivajo običajno tudi drugi genetski faktorji, velja zgornji izračun le za prvo in grobo aproksimacijo.

Geni, vezani na spol

Včasih se delovanje kakšnega gena izraža pri moških potomcih (sinovih) drugače kot pri ženskih potomcih (hčerah). Vzrok: gen leži samo na ženskem kromosomu X ali samo na moškem kromosomu Y .

Zgled 3. Zelo zanimiva za proučevanja dednosti so živa bitja, ki se hitro množijo in je pri njih dedovanje znakov lahko opazovati. V tem pogledu je slavna vinska (sadna) mušica *Drosophila melanogaster*, ki jo je prvi proučeval **Thomas Hunt Morgan** (1866-1945), sicer Nobelov nagrajenec za leto 1933, prvi s področja fiziologije ali medicine za genetiko. Mušice so majhne, se hitro razmnožujejo (imajo okrog 30 generacij letno), jajčeca se razvijajo zunaj materinega telesa in so zato lahka za proučevanje. Poleg tega ima vsaka mušica le 4 pare kromosomov.

Morgan je gojil mušice, dokler se ni pojavil samček z belimi očmi (običajno so rdeče). Potem je križal samčke z belimi očmi s samicami z rdečimi: prva generacija je imela samo rdeče oči (alel za rdeče oči je torej dominanten), v drugi generaciji je dobil Mendelovo razmerje 3:1 v korist rdečih oči. Toda bele oči so se pojavile le pri (nekaterih) samcih, ne pa pri samicah. Tretji Mendelov zakon (o neodvisnosti) je bil prekršen, saj bi morala biti po njem barva oči neodvisna od spola.

Izkazalo pa se je, da je gen za barvo oči še kako povezan s spolom, saj leži samo na ženskem kromosomu X, ne pa na moškem Y.

Naslednja tabela prikazuje, kaj se lahko zgodi (genotip XX pomeni ženski spol, XY moškega, A naj bo alel za rdeče oči, b za bele):

	XX	XX	XY	XY
$AA \times A$	AA	AA	A	A
$AA \times b$	Ab	Ab	A	A
$Ab \times A$	AA	Ab	A	b
$Ab \times b$	Ab	bb	A	b
$bb \times A$	Ab	Ab	b	b
$bb \times b$	bb	bb	b	b

Če npr križamo $AA \times b$, dobimo v prvi generaciji 1/2 samic genotipa Ab in 1/2 samčkov genotipa A , vsi pa imajo zaradi dominantnosti alela A rdeče oči (to je mogoče samo pri križanju teh dveh genotipov). V drugi generaciji križamo ženski genotip Ab z moškim genotipom A , kar nam da pa 1/4 populacije genotipa AA , 1/4 genotipa Ab , 1/4 genotipa A in 1/4 genotipa b . Torej je polovica populacije samic z rdečimi očmi, polovica pa samčkov, od katerih ima polovica rdeče in polovica bele oči.

Zgled 4. Podobna situacija je pri nekaterih dednih boleznih, kot je npr. *hemofilija*. Ustrezni gen leži samo na kromosomu X in je recesiven. Genotip AA pomeni zdravje, Ab prenašalca bolezni in bb bolezen. Hči zbolijo za hemofilijo samo, če je od vsakega od staršev podedovala po en alel tipa b , sin pa zbolijo bolj pogosto: dovolj je, da ima en alel b (sploh ne more biti genotipa bb zaradi moške kombinacije XY). Če je sin hemofilika zdrav, je od matere dobil zdravi alel A in ne more biti več prenašalec bolezni.

Populacijski genetski modeli

V tem primeru imamo opravka s populacijami različnih genotipov ali s populacijami različnih alelov.

Obravnavajmo primer dveh alelov, prvi, A , naj bo dominanten, drugi, a , recesiven (običajno v takem primeru uporabljamo kar isto črko). Genotipi so AA , aa (*homozigoti*) in Aa (*heterozigoti*). Že zelo zgodaj po odkritju genov oziroma dednostnih mehanizmov se je pojavilo vprašanje, ali se frekvenca (pogostnost) alela ali genotipa z generacijami spreminja?

Predpostavke:

- (1) slučajno križanje
- (2) enako število potomcev za vse genotipe
- (3) enaka sposobnost preživetja za vse genotipe
- (4) ni migracij
- (5) ni mutacij
- (6) generacije se ne prekrivajo.

Hardy-Weinbergov zakon (1908):

Oznake:

p delež (verjetnost) alela A , q delež (verjetnost) alela a ($p + q = 1$),

$P(AA)$ delež (verjetnost) genotipa AA , $P(Aa)$ delež (verjetnost) genotipa Aa ,

$P(aa)$ delež (verjetnost) genotipa aa ($P(AA) + P(Aa) + P(aa) = 1$).

Ker lahko pride A le iz genotipov AA in Aa , je (po formuli za polno verjetnost)

$$p = P(AA) + P(Aa)/2,$$

$$q = P(aa) + P(Aa)/2.$$

Slučajno parjenje (križanje) da (po Bernoullijevi formuli) naslednjih šest možnosti:

$AA \times AA$ z verjetnostjo $P(AA)^2$,

$AA \times Aa$ z verjetnostjo $2P(AA)P(Aa)$,

$AA \times aa$ z verjetnostjo $2P(AA)P(aa)$,

$Aa \times Aa$ z verjetnostjo $P(Aa)^2$,

$Aa \times aa$ z verjetnostjo $2P(Aa)P(aa)$,

$aa \times aa$ z verjetnostjo $P(aa)^2$.

Verjetnost genotipov v novi generaciji pa je (spet po formuli za polno verjetnost):

$$P'(AA) = P(AA)^2 \cdot 1 + 2P(AA)P(Aa) \cdot 1/2 + P(Aa)^2 \cdot 1/4 = (P(AA) + P(Aa)/2)^2 = p^2,$$

$$P'(Aa) = 2P(AA)P(Aa) \cdot 1/2 + 2P(AA)P(aa) \cdot 1 + P(Aa)^2 \cdot 1/2 + 2P(Aa)P(aa) \cdot 1/2 = 2(P(AA) + P(Aa)/2)(P(aa) + P(Aa)/2) = 2pq,$$

$$P'(aa) = P(aa)^2 \cdot 1/4 + 2P(Aa)P(aa) \cdot 1/2 + P(aa)^2 \cdot 1 = (P(aa) + P(Aa)/2)^2 = q^2.$$

Te nove verjetnosti genotipov morda niso iste kot prej, vsekakor pa spet velja relacija $P'(AA) + P'(Aa) + P'(aa) = p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = 1$. Poleg tega velja:

$$p' = P'(AA) + P'(Aa)/2 = p^2 + pq = p,$$

$$q' = P'(aa) + P'(Aa)/2 = q^2 + pq = q,$$

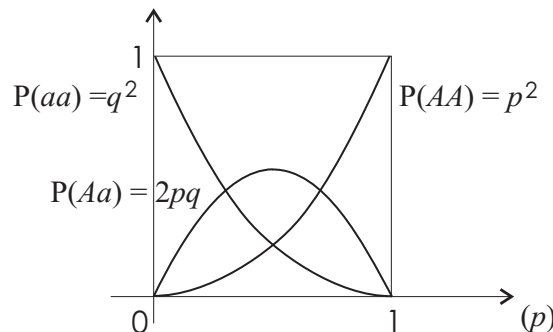
Glede alelov imamo torej iste verjetnosti kot v prejšnji generaciji in na naslednjem koraku se zgodba ponovi. Tudi verjetnosti genotipov ostanejo odslej ves čas iste.

Dokazali smo naslednji izrek, ki nosi ime po znanem angleškem matematiku **Godfreyu H. Hardyju** (1877-1947) in nemškem zdravniku **Wilhelmu Weinbergu** (1862-1937):

Izrek (Hardy-Weinberg). *V populaciji staršev naj ima določen gen dva alela A in a z deležema p in q . Pri predpostavkah (1)-(6) je v generaciji $t \geq 1$ potem delež alelov $p_t = p$ in $q_t = q$, delež genotipov pa $P_t(AA) = p^2$, $P_t(Aa) = 2pq$, $P_t(aa) = q^2$.*

Razmere v populaciji alelov oziroma genotipov so iz generacije v generacijo konstantne (iste). Recesivni alel a npr. ne izumre.

Hardy Weinbergov zakon lahko nazorno predstavimo z grafom, ki prikazuje odvisnost verjetnosti za tri možne genotipe od spremenljivke p ($0 < p < 1$), ki pomeni verjetnost alela A (glej sliko 18).



SLIKA 18

Druga možnost je t.i. *Punnettov kvadrat*:

		mati	
		A	a
		p	q
	A	p	pq
	p	p^2	
oče			
	a	q	pq
	q		q^2

Podobno situacijo bi imeli pri genih z več aleli na določenem lokusu, npr. pri krvnih skupinah.

Zgled 5. Če so verjetnosti za krvno skupino A , B in O po vrsti p , q in r , so verjetnosti posameznih genotipov naslednje:

$$P(AA) = p^2, P(BB) = q^2, P(OO) = r^2, P(AB) = 2pq, P(AO) = 2pr \text{ in } P(BO) = 2qr.$$

To se ponavlja iz roda v rod, tako da ostanejo deleži genotipov in zato tudi deleži krvnih skupin iz generacijo v generacijo konstantni.

Za Anglijo so v zvezi s krvnimi skupinami znana naslednja razmerja (glej [8], str. 122):
 A 32.1%, B 22.4%, AB 7.1%, O 38.4%.

Preverimo, ali je to skladno z modelom Hardyja in Weinberga. V tem modelu so verjetnosti za posamezne krvne skupine naslednje: $p_A = P(AA) + P(AO) = p^2 + 2pr$, $p_B = P(BB) + P(BO) = q^2 + 2qr$, $p_{AB} = P(AB) = 2pq$ in $p_O = P(OO) = r^2$. Hitro izračunamo, da mora biti $p = \sqrt{p_A + p_O} - \sqrt{p_O} \approx 0.22$, $q = \sqrt{p_B + p_O} - \sqrt{p_O} \approx 0.16$ in $r = \sqrt{p_O} \approx 0.62$.

Verjetnost genotipov drugega otroka

Predpostavimo, da so v populaciji trije genotipi AA , Aa in aa v razmerju $p^2 : 2pq : q^2$, $p + q = 1$, kot določa Hardy-Weinbergov zakon. Slučajno izbrana starša, katerih genotipov ne poznamo, imata otroka genotipa AA . Vemo, da je verjetnost za to tudi enaka p^2 . Potem se odločita še za drugega otroka. Ta pa ni več neodvisno in slučajno izbran iz celotne populacije, ampak rečemo, da ima *zgodovino*.

Verjetnost, da je tudi drugi otrok genotipa AA , je zdaj pogojna in odvisna od tega, katera dva starševska genotipa sta se srečala. Izračunati moramo $P((AA)_2 / (AA)_1) = P((AA)_1 \cap (AA)_2) / P((AA)_1)$. Seveda je po Hardyju in Weinbergu imenovalc enak p^2 , verjetnost v števcu pa izračunamo po formuli za polno verjetnost glede na kombinacije staršev:

$$P((AA)_1 \cap (AA)_2) = P(AA \times AA) \cdot 1^2 + P(AA \times Aa) \cdot 1/2^2 + P(Aa \times Aa) \cdot 1/4^2 = p^4 + p^3q + p^2q^2/4.$$

Dobimo

$$P((AA)_2 / (AA)_1) = P((AA)_1 \cap (AA)_2) / P((AA)_1) = p^2 + pq + q^2/4 = (1 + p)^2/4.$$

Podobno bi dobili tudi druge verjetnosti, npr.

$$P((Aa)_2 / (AA)_1) = P((AA)_1 \cap (Aa)_2) / P((AA)_1) = (p^2 + 3pq + q^2)/2 = (p + q/2)q,$$

$$P((aa)_2 / (AA)_1) = P((AA)_1 \cap (aa)_2) / P((AA)_1) = 4p^2q^2/4^2p^2 = q^2/4$$

(opazimo, da je vsota vseh treh zadnjih pogojnih verjetnosti enaka 1) ali

$$P((Aa)_2 / (Aa)_1) = P((Aa)_1 \cap (Aa)_2) / P((Aa)_1) = (p^2 + 3pq + q^2)/2 = (1 + pq)/2.$$

Opomba. Hardy-Weinbergov zakon velja samo pri strogih predpostavkah. V resnici križanje ni vedno slučajno (glej npr. vajo 1), različni genotipi nimajo vedno enakega števila potomcev, možnosti preživetja niso več enake itd. Tudi ne velja za gene, ki so vezani na spolna kromosoma, pri ljudeh X za ženske in Y za moške (glej vajo 2).

Selekcija

Kadar se v reprodukcijski proces vmeša tak ali drugačen boj za obstanek med različnimi genotipi, govorimo o populacijskem genetskem modelu s *selekcijo* (naravnim izborom).

Naj bodo w_{AA} , w_{Aa} , $w_{aa} > 0$ (med seboj v splošnem različna) števila, ki merijo *reprodukcijsko sposobnost (vitalnost)* posamičnih genotipov (v angleški literaturi se uporablja izraz *prilagojenost na okolje* oziroma *fitness*).

S parametri w_{AA} , w_{Aa} , w_{aa} je zajeta tako sposobnost genotipov da preživijo do odraslosti in spolne zrelosti, njihova plodnost, obstojnost gamet do združitve; skratka večja ali manjša uspešnost prispevanja genov za genotipe nove generacije (sposobnejši preživijo oziroma imajo razvojno prednost). Običajno se ta števila od generacije do generacije ne spreminjajo, se pravi, da niso odvisna od časa, in tudi niso odvisna od velikosti populacije (angl. *frequency independent selection*). Poleg tega je pomembna samo njihovo razmerje (relativna vitalnost glede na druge genotipe), ne pa absolutna vrednost, zato jih pogosto normiramo tako, da enega od njih izenačimo z 1. Če pa so npr. vsa števila med seboj enaka (razmerje enako 1), nimamo selekcije.

Denimo, da imamo populacijo, v kateri je p_t delež alela A in $q_t = 1 - p_t$ delež alela a pri odraslih osebah v generaciji t . Ker selekcija pri rekombinaciji genov (križanju ustreznih genotipov) ne deluje, dobimo tako kot prej za verjetnosti posameznih genotipov v naslednji generaciji vrednosti p_t^2 za AA , $2p_tq_t$ za Aa in q_t^2 za aa . To so hkrati deleži mladih v novi generaciji v celi populaciji. Zdaj nastopi selekcija, tj. različne možnosti preživetja mladih v odvisnosti od genotipa.

Delež mladih genotipa AA , ki preživijo, odrastejo in spolno dozori ter pripravijo vse potrebno za reprodukcijo, je glede na celotno začetno populacijo v generaciji t enak $p_t^2 w_{AA}$. Podobno je za genotip Aa ta delež enak $2p_tq_t w_{Aa}$, za genotip aa pa $q_t^2 w_{aa}$.

Skupna (povprečna) reprodukcijska sposobnost (oziroma vitalnost) celotne populacije (ne glede na genotip) znaša potem

$$w_t = p_t^2 w_{AA} + 2p_tq_t w_{Aa} + q_t^2 w_{aa}.$$

Torej so pogojne verjetnosti posameznih genotipov glede na selekcijsko modificirano populacijo enake

$$P_{t+1}(AA) = p_t^2 w_{AA} / w_t, \quad P_{t+1}(Aa) = 2p_tq_t w_{Aa} / w_t \quad \text{in} \quad P_{t+1}(aa) = q_t w_{aa} / w_t.$$

V generaciji $t + 1$ torej dobimo, upoštevajoč tudi selekcijo, naslednji delež alela A :

$$p_{t+1} = P_{t+1}(AA) + P_{t+1}(Aa)/2 = \\ p_t^2 w_{AA} / w_t + 2p_tq_t w_{Aa} / w_t \cdot 1/2 = p_t(p_t w_{AA} + q_t w_{Aa}) / w_t.$$

Delež alela a v generaciji $t + 1$ je potem $q_{t+1} = 1 - p_{t+1}$. Če so vsi parametri w_{AA} , w_{Aa} , w_{aa} enaki 1, dobimo Hardy-Weinbergov rezultat $p_{t+1} = p_t$, ker ni selekcije.

Fisher-Haldane-Wrightova formula

Zadnja formula za izračun verjetnosti alela A v novi generaciji je znamenita *Fisher-Haldane-Wrightova formula* (po **R. Fisherju**, **J.B.S. Haldaneu** in **S. Wrightu**, ki so Darwinovi selekciji dali precizno matematično obliko). Zapišemo jo lahko tudi v obliki

$$p_{t+1} = p_t + p_t q_t [(w_{AA} - w_{Aa})p_t + (w_{Aa} - w_{aa})q_t] / w_t.$$

Včasih uvedemo tudi *preživetveno sposobnost* alelov A in a s predpisoma

$$w_t(A) = (w_{AA}p_t^2 + w_{Aa}p_tq_t) / (p_t^2 + p_tq_t) = w_{AA}p_t + w_{Aa}q_t,$$

$$w_t(a) = (w_{Aa}p_tq_t + w_{aa}q_t^2) / (p_tq_t + q_t^2) = w_{Aa}p_t + w_{aa}q_t.$$

V tem primeru je $w_t = w_t(A)p_t + w_t(a)q_t$ in Fisher-Haldane-Wrightovo formulo lahko zapišemo bolj preprosto

$$p_{t+1} = p_t w_t(A) / w_t$$

ali v drugi obliki

$$p_{t+1} = p_t + p_t(w_t(A) - w_t)/w_t = p_t + p_t q_t (w_t(A) - w_t(a))/w_t.$$

Včasih celo raje uporabljamo razmerja, npr. $u_t = p_t/q_t$. Tedaj je

$$u_{t+1} = u_t + u_t(w_t(A) - w_t(a))/w_t(a).$$

Poenostavitev modela

Naj bo $w_{AA} = 1 - s$, $w_{Aa} = 1$, $w_{aa} = 1 - r$, kjer sta parametra $r, s < 1$, ne oba hkrati enaka 0. Potem je $w_t = p_t^2(1 - s) + 2p_t q_t + q_t^2(1 - r) = 1 - p_t^2 s - q_t^2 r > 0$ in iz Fisher-Haldane-Wrightove formule dobimo dinamični model v obliki diferenčne enačbe

$$p_{t+1} = p_t(1 - p_t s)/(1 - p_t^2 s - (1 - p_t)^2 r).$$

Ravnovesja za to enačbo so:

- (1) $\bar{p} = 0$ (ostane le alel a),
- (2) $\bar{p} = 1$ (ostane le alel A) in
- (3) $\bar{p} = r/(r + s)$ (ostaneta oba alela A in a).

Izračunajmo odvod: $f'(p) = (1 - r + 2s(r - 1)p + (r + s - 2rs)p^2)/(1 - p^2 s - (1 - p)^2 r)^2 = ((1 - s)p^2 + 2(1 - s)(1 - r)p(1 - p) + (1 - r)(1 - p)^2)/(1 - p^2 s - (1 - p)^2 r)^2 > 0$, pa vidimo, da je le-ta pozitiven za $0 \leq p \leq 1$ in $r, s < 1$.

Analiza posameznih ravnovesij:

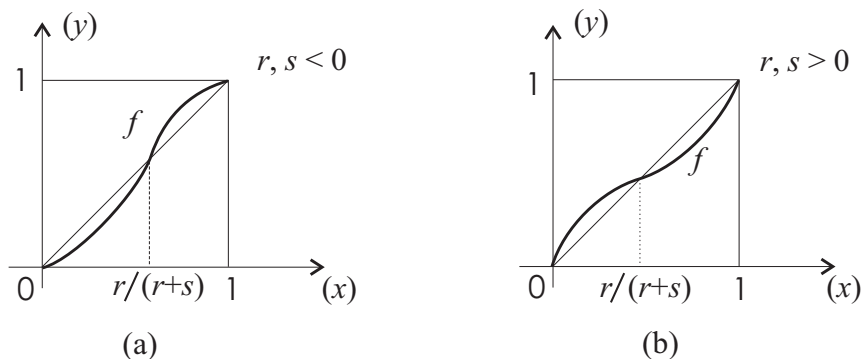
- (1) Pri $\bar{p} = 0$ je $f'(0) = 1/(1 - r) < 1$ natanko takrat, ko je $r < 0$ oziroma $w_{aa} > 1 = w_{Aa}$ (pogoj za lokalno asimptotično stabilno ravnovesje).
- (2) Pri $\bar{p} = 1$ je $f'(1) = 1/(1 - s) < 1$ natanko takrat, ko je $s < 0$ oziroma $w_{AA} > 1 = w_{Aa}$ (pogoj za lokalno asimptotično stabilno ravnovesje).
- (3) Malo več dela je z analizo tretjega ravnovesja. Pri $\bar{p} = r/(r + s)$ je $f'(r/(r + s)) = (r + s - 2rs)/(r + s - rs)$.

Če želimo, da je $0 < \bar{p} < 1$, mora biti $rs > 0$ (oba parametra istega predznaka). Odtod vidimo, da ravnovesje ni stabilno, če je $r + s - rs < 0$. V tem primeru je namreč $f'(r/(r + s)) = 1 - rs/(r + s - rs) > 1$. Torej mora za stabilnost biti $r + s - rs \geq 0$, tj. $r, s > 0$ (oba parametra pozitivna).

Zaradi $r, s < 1$ je $r + s - rs > 0$ in $f'(r/(r + s)) < 1$. Ker velja tudi $rs/(r + s - rs) < s$, dobimo še $f'(r/(r + s)) > 0$, zato imamo v tem primeru zagotovo lokalno asimptotično stabilnost.

Biološka razlaga:

Genotip Aa ima tedaj največjo stopnjo preživetja: $w_{Aa} > \max\{w_{AA}, w_{aa}\}$, zato ima prednost, oba alela obstaneta. Vidi se tudi, da w_t narašča, dokler ne doseže ravnovesja. Glej tudi grafe za različne možnosti za r, s (slika 19 ali [1], str. 108).



SLIKA 19

Več vrst selekcije:

- (1) glede na preživetje raznih genotipov (viability) kot zgoraj;
- (2) glede na različno rodnost genotipov (fecundity),
- (3) glede na spol (oz. različne preference pri parjenju),
- (4) glede na gamete (producirajo se različni deleži alelov).

Na selekcijo lahko vpliva tudi velikost populacije, tako da je npr. moč preživetja genotipa AA je odvisna od njegove številčnosti: $w_{AA} = w_{AA}(p)$; angleški izraz za to je *frequency depending selection*.

Zgled (Elaydi [13]): Imejmo naslednje pogoje $w_{Aa} = 1$, $w_{aa}(p) \cdot w_{AA}(p) = 1$ z dodatno simetrijo $w_{AA}(p) = w_{aa}(1-p)$ in $w_{AA}(p) = 1/w_{aa}(p) = f(p)$, funkcija f pa naj bo pozitivna, zvezna in strogo padajoča, poleg tega pa naj še velja $f(0) > 1$, $f(1-p) = 1/f(p)$.

Model (Fisher-Haldane-Wrightova formula) se v tem primeru glasi:

$$p_{t+1} = p_t f(p_t) (p_t + (1-p_t)/f(p_t)) / (p_t f(p_t) + 1 - p_t) (p_t + (1-p_t)/f(p_t)) = \\ p_t f(p_t) / (p_t f(p_t) + 1 - p_t).$$

Desno stran imejmo za funkcijo spremenljivke p_t , pa imamo $p_{t+1} = F(p_t)$, kjer je funkcija enaka

$$F(p) = p f(p) / (p f(p) + 1 - p),$$

odvod pa

$$F'(p) = (f(p) + p(1-p)f'(p)) / (p f(p) + 1 - p)^2.$$

Ravnovesja so $\bar{p} = 0$, $\bar{p} = 1$ in p^* , kjer je $f(p^*) = 1$.

Torej imamo $F'(0) = f(0) > 1$, $F'(1) = 1/f(1) = f(0) > 1$, zato sta 0, 1 nestabilni ravnovesji. V tretjem ravnovesju je $F'(p^*) = 1 + p^*(1-p^*)f'(p^*) < 1$. Stabilnost je tedaj, ko je tudi $F'(p^*) > -1$ oziroma $p^*(1-p^*)f'(p^*) > -2$.

Če je npr. $f(p) = e^{\beta(1-2p)}$, je $p^* = 1/2$ in prejšnji pogoj je izpolnjen, če je $\beta < 4$, ravnovesje p^* je lokalno asimptotično stabilno. V primeru $\beta = 4$, je $F'(1/2) = -1$ in Schwarzov odvod $SF(1/2) < 0$, zato je tudi tedaj ravnovesje p^* asimptotično stabilno. Za $\beta > 4$ pa p^* izgubi asimptotično stabilnost, pojavi se nov (asimptotično stabilen) 2-cikel. Imamo torej podvojitev periode.

Vaje.

1. Naj bodo $x = P(AA)$, $y = P(Ab)$ in $z = P(bb)$ verjetnosti (deleži) genotipov AA, Ab in bb v neki populaciji, obenem pa naj bo tudi verjetnost križanja AA \times AA enaka x , verjetnost križanja Ab \times Ab enaka y in verjetnost križanja bb \times bb enaka z (verjetnosti drugih križanj pa enake nič). Napiši:

- (a) tabelo možnih genotipov v naslednji generaciji skupaj z njihovimi verjetnostmi (deleži),
- (b) diferenčno enačbo, ki povezuje verjetnosti genotipov x, y, z in verjetnosti alelov p, q v zaporednih generacijah.

2. Ali velja Hardy-Weinbergov zakon za gene, ki so vezani na spolni kromosom X? Napiši npr. diferenčne enačbe za prehod na novo generacijo za Huntove poskuse z vinsko mušico (zgled 3) pri slučajnem križanju ženskega in moškega genotipa. Pri tem naj bo $x = P(AA)$, $y = P(Ab)$ in $z = P(bb)$ ($x + y + z = 1$) za ženske genotipe ter $r = P(A^*)$ in $s = P(b^*)$ ($r + s = 1$) za moška genotipa (ni pomembno, kateri gen je na homolgni lokaciji moškega kromosoma Y). Izračunaj ustrezne verjetnosti genotipov (in alelov) v naslednji generaciji.

3. Pri kavkazijski rasi je *barvna slepota* povzročena z recesivnim alelom b gena, vezanega na ženski kromosom X. V dani populaciji naj bo ta alel v ravnovesju. Moški, ki ima na svojem kromosomu X alel b je barvno slep (bolezen prizadene 5% kavkazijskih moških), ženska pa je barvno slepa samo, če ima oba alela enaka b . Oцени pogostost (verjetnost) barvne slepote med kavkazijskimi ženskami.

4. *Bolezen srpastih celic* je genetska, povzročajo jo gen HBB na 11. kromosomu z zdravo različico A in bolno b . Genotip AA je torej povsem zdrav, genotip Ab ni bolan, ampak je samo prenašalec bolezni in obenem odporen proti malariji, genotip bb pa pomeni bolezen, ki je lahko usodna, obenem pa tudi ne ščiti pred malarijo. Verjetnosti preživetja (vitalnost) posameznih genotipov naj bo $w_{AA} = 1$, $w_{bb} = 1 - r$, $0 < r \leq 1$ in $w_{Ab} = 1 + s$, $s > 0$.

(a) Pokaži, da je Fisher-Haldane-Wrightova enačba za $p = P(A)$ ($q = 1 - p$) dana s predpisom

$$p' = p + pq(r(1 - p) + s(1 - 2p))/(1 + 2spq - rq^2).$$

(b) Analiziraj enačbo, poišči ravnovesja.

(b) Privzemi, da bolezen srpastih celic reducira vitalnost w_{bb} tako, da je $w_{bb} = w_{AA}/5$, medtem ko vitalnost w_{Ab} ostane enaka. Pogostost alela b v populaciji naj bo konstantna, enaka 0.2 (tako je v nekaterih afriških pokrajinah). Izračunaj oziroma oceni verjetnost, da nekdo z genotipom AA umre za malarijo predno postane polnoleten.

9. Rast in izumiranje linij

Ogledali si bomo preprost verjetnostni model o rasti števila moških potomcev iz generacije v generacijo. Moški so običajno nosilci priimkov, zato model pove, kako se večja ali manjša število moških oseb z danim priimkom in kakšne so možnosti za izginotje priimka oziroma izumrtje dane moške linije.

Številčnost n -te generacije

Spremenljivka X_n naj šteje, koliko moških živi v n -ti generaciji. Predpostavimo, da je $X_0 = 1$ (linija izvira iz nekega praočeta) in da ima vsak moški lahko $0, 1, 2, \dots, N$ sinov, neodvisno od drugih (tu je N zelo veliko število, lahko vzamemo $N = \infty$). Koliko jih ima, je odvisno od slučaja; točno število je torej vrednost diskretne slučajne spremenljivke z neko porazdelitvijo

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 & \dots & N \\ p_0 & p_1 & p_2 & \dots & p_N \end{pmatrix}$$

Tu je $p_i = P(S = i) > 0$ verjetnost, da ima oče i sinov za $i = 0, 1, 2, \dots, N$. Seveda mora veljati $p_0 + p_1 + p_2 + \dots + p_N = 1$.

Torej je $X_1 = S$, $X_2 = S_1 + S_2 + \dots + S_i$, kjer je i število sinov v 1. generaciji in so S_1, S_2, \dots, S_i med seboj neodvisne slučajne spremenljivke, ki so porazdeljene enako kot spremenljivka S . Enako velja za vse generacije:

$$X_n = S_1 + S_2 + \dots + S_i,$$

če je bilo v prejšnji generaciji i sinov. V naslednjih generacijah je lahko vseh sinov skupaj zelo veliko. Verjetnost, da je v n -ti generaciji j sinov ($j = 0, 1, 2, \dots$), izračunamo rekurzivno, če poznamo poleg verjetnostne porazdelitve za prejšnjo generacijo, še pogojne verjetnosti. Uporabimo namreč formulo za polno verjetnost ($j = 0, 1, 2, \dots$):

$$P(X_n = j) = \sum_{i=1}^{\infty} P(X_{n-1} = i)P(X_n = j|X_{n-1} = i).$$

V podrobni izračun se tu ne bomo spuščali. Pač pa bomo skušali oceniti pričakovano število vseh sinov v n -ti generaciji.

Pričakovano število oseb v n -ti generaciji

Slučajna spremenljivka S ima matematično upanje $E(S) = \sum_{i=1}^N ip_i$. To število označimo z r ; pomeni pričakovano (povprečno) število sinov, ki jih ima en (katerikoli) oče. V vsaki generaciji označimo z $r_n = E(X_n)$ pričakovano število moških potomcev (sinov vseh moških predhodne generacije oziroma vnukov vseh moških iz predprejšnje generacije itd.). Npr. $r_0 = 1$, $r_1 = r$ itd. Kako bi izračunali r_n za vsak n ?

Po definiciji matematičnega upanja je

$$\begin{aligned} r_n = E(X_n) &= \sum_{j=0}^{\infty} jP(X_n = j) = \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{i=0}^{\infty} jP(X_{n-1} = i)P(X_n = j|X_{n-1} = i) = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} P(X_{n-1} = i) \sum_{j=0}^{\infty} jP(X_n = j|X_{n-1} = i) = \sum_{i=0}^{\infty} P(X_{n-1} = i)E(X_n|i). \end{aligned}$$

Ker je pogojno upanje $E(X_n|i) = \sum_{k=1}^i E(S_k) = ir$, saj je pri pogoju $X_{n-1} = i$ naslednja spremenljivka enaka $X_n = S_1 + S_2 + \dots + S_i$, dobimo (za $n \geq 1$)

$$r_n = r \sum_{i=0}^{\infty} iP(X_{n-1} = i) = rE(X_{n-1}) = r \cdot r_{n-1}.$$

To je rekurzivna formula za zaporedje pričakovanih vrednosti r_n . Ker je $r_0 = 1$, je končno

$$r_n = r^n, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

Kdaj linija izumre

Obravnavajmo vprašanje, kakšne so možnosti, da moška linija izumre do (vključno) n -te generacije. Označimo ta dogodek z I_n , nasprotni dogodek, da linija traja (se ohrani) vsaj do n -te generacije pa z O_n , tako da je $I_n + O_n = G$ (gotov dogodek) za vsak n . Če meri T čas preživetja linije, lahko rečemo, da je $I_n = (T < n)$ in $O_n = (T \geq n)$.

Če imamo k neodvisnih linij, naj bo $I_n^{(k)}$ dogodek, da vse izumrejo do n -te generacije (torej $I_n^{(1)} = I_n$).

Naj bo $q_n = P(I_n)$ verjetnost, da (ena) linija izumre do n -te generacije. Kolikšna pa je verjetnost, da do n -te generacije izumre k neodvisnih linij?

Seveda je $P(I_n^{(k)}) = q_n^k$. Potem lahko tudi za eno linijo sklepamo po formuli za polno verjetnost:

$$q_{n+1} = P(I_{n+1}) = \sum_{k=0}^N P(X_1 = k)P(I_n^{(k)}|X_1 = k) = \sum_{k=0}^N p_k q_n^k. \quad (1)$$

Definirajmo funkcijo $f(x) = \sum_{k=0}^N p_k x^k$ in jo opazujmo na poltraku $x \geq 0$. Funkcija je polinom v x z naslednjimi lastnostmi:

- (i) $f(0) = p_0 > 0$ (predpostavimo, da je verjetnost, da linija izumre v prvi generaciji pozitivna, sicer ni zanimivo),
- (ii) $f(1) = p_0 + p_1 + \dots + p_N = 1$,
- (iii) $f'(x) = \sum_{k=1}^N k p_k x^{k-1} > 0$ (funkcija je za $x \geq 0$ naraščajoča),
- (iv) $f'(1) = \sum_{k=1}^N k p_k = r$ (naklon krivulje $y = f(x)$ v točki $x = 1$ pomeni pričakovano število sinov v 1. generaciji),
- (v) $f''(x) = \sum_{k=2}^N k(k-1)p_k x^{k-2} > 0$ (funkcija je konveksna za $x \geq 0$).

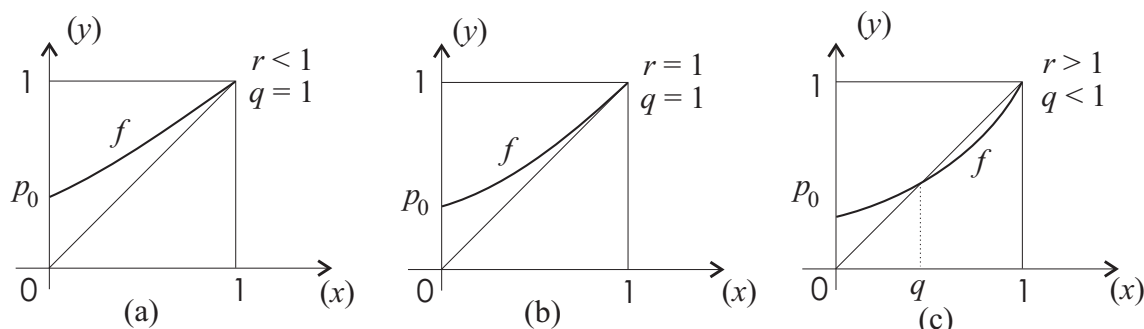
Formula (1) definira zaporedje (q_n) , določeno z rekurzivno formulo $q_{n+1} = f(q_n)$ in začetnim členom $q_0 = 0$. Ker je f naraščajoča funkcija, je zaporedje naraščajoče. Navzgor je omejeno z 1. Potem je konvergentno in konvergira k najmanjši negibni točki $q \leq 1$ funkcije f , tj. točki q , ki zadošča enačbi $q = f(q)$. Velja torej $\lim_{n \rightarrow \infty} q_n = q$.

Vrednost q je verjetnost, da bo linija nekoč (lahko čez neskončno generacij) izumrla. Ločimo tri primere (glej sliko 20):

(a) $r < 1$ (slika 20a). Tedaj je verjetnost izumrtja $q = 1$. Pričakovano število članov n -te generacije r^n pada in konvergira proti 0.

(b) $r = 1$ (slika 20b). Spet je $q = 1$, vendar tudi $r^n = 1$ za vsak n . V vsaki generaciji pričakujemo enega sina, čeprav hkrati pričakujemo, da bo linija izumrla. To je nekako protislovno (glej Watsonov paradoks).

(c) $r > 1$ (slika 20c). V tem primeru je $q < 1$. Verjetnost izumrtja je manjša od 1, a tudi verjetnost preživetja $1 - q$ je manjša od 1. Pričakovano število r^n članov n -te generacije seveda narašča hkrati z n v neskončnost.



SLIKA 20

Watsonov paradoks

Pogojna verjetnost, da je v n -ti generaciji k oseb, če linija traja vsaj do n -te generacije enaka $P(X_n = k|O_n) = P((X_n = k) \cap O_n)/P(O_n) = P(X_n = k)/P(O_n)$, če je $k \geq 1$ in 0, če je $k = 0$. Torej je pričakovano število oseb v n -ti generaciji enako

$$r^n = E(X_n) = \sum_{k=0}^{\infty} kP(X_n = k) = P(O_n) \sum_{k=1}^{\infty} kP(X_n = k|O_n) = P(O_n)E(X_n|O_n).$$

Odtod dobimo za pričakovano moč n -te generacije pri pogoju, da linija preživi vsaj do nje, $E(X_n|O_n) = r^n/P(O_n)$. V posebnem primeru pri $r = 1$ imamo torej $E(X_n|O_n) = 1/P(O_n)$.

Naj bo I'_n dogodek, da linija izumre točno v n -ti generaciji. Potem je dogodek, da nekoč izumre, enak $I = I'_1 + I'_2 + \dots$, njegova verjetnost pa $q = P(I) = P(I'_1) + P(I'_2) + \dots = 1$ (kot vemo, je $q = 1$ pri $r = 1$). Podobno je verjetnost, da linija izumre do n -te generacije, enaka $P(I_n) = \sum_{k=1}^n P(I'_k)$, verjetnost nasprotnega dogodka, da preživi, pa $P(O_n) = \sum_{k=n+1}^{\infty} P(I'_k)$. Ker vrsta $\sum_{k=1}^{\infty} P(I'_k)$ konvergira, mora veljati $P(O_n) = 1 - P(I_n) \rightarrow 0$ ($n \rightarrow \infty$). Torej v tem primeru velja tudi

$$E(X_n|O_n) = 1/P(O_n) \rightarrow \infty.$$

Kaj smo ugotovili? Verjetnost, da linija traja vsaj do n , je zaradi $P(O_n) \rightarrow 0$ pri velikem n zelo majhna. Če pa se to vseeno zgodi, je pričakovano število članov n -te generacije zaradi $E(X_n|O_n) \rightarrow \infty$ zelo veliko. To je vsebina ti. *Watsonovega paradoksa*.

Zgledi

1. **Odmaknjena območja.** Dejansko lahko zlasti v manjših in izoliranih skupnostih, npr. v gorskih vaseh, pogosto opazimo, da je pri približno enakem številu pripadnikov vsake generacije veliko ljudi z enakim priimkom, različnih priimkov pa je razmeroma malo, kar je v skladu z Watsonovim paradoksom. Da se o tem prepričamo, zadošča obisk lokalnega pokopališča in bežen pregled priimkov na nagrobnikih.

2. **Demografija priimkov.** Znano je npr., da obstaja na **Kitajskem** okrog 200 najpogostejših priimkov, ki pokrivajo približno 96% celotne populacije. V resnici samo tri priimke nosi okrog 20% populacije (kar pomeni okrog 300 milijonov ljudi!). Ti trije priimki so (po rangiranju iz leta 2006) *Li*, *Wang* in *Zhang*. Po pogostosti sledijo priimki *Zhao*, *Chen*, *Yang*, *Wu*, *Liu*, *Huang* in *Zhou*. Teh deset prvih priimkov pokriva okrog 40% populacije.

Še bolj drastično se to vidi pri **Korejcih**. Vsega skupaj imajo okrog 250 priimkov in samo

trije najbolj pogosti (*Kim, Lee, Park*) pokrivajo kar 45% populacije.

V nasprotju s tem je npr. na **Nizozemskem** npr. okrog 68.000 različnih priimkov z vsega skupaj več kot 100.000 variantami. Začeli so jih uporabljati šele po napoleonskih vojnah. Najpogostejši trije nizozemski priimki so *De Jong, Jansen* in *De Vries*, vendar je njihov skupni delež med vsemi priimki samo 1.44%.

Ekstremen primer je **Tajska**, kjer je različnih priimkov skoraj toliko kot je vseh družin. Uporabljajo jih šele od leta 1920. Oblasti zahtevajo, da ima vsaka družina svoj priimek, poleg tega ljudje svoje priimke, ne glede na poroke, menjavajo zelo pogosto, zato je njihov sistem priimkov zelo kompliciran. V vzorcu več kot 45.000 pregledanih ljudi so npr. odkrili 81% unikatnih priimkov.

Konec leta 2008 je bilo v **Sloveniji** 90.294 različnih priimkov (85% redkih, tj. pod 5%, 68% unikatnih). Trije najpogostejši priimki so *Novak* 11.298 (12,5% = 1/8), *Horvat* 9.934 in *Kovačič* 5.665. Sledijo priimki *Krajnc* 5.661, *Zupančič* 5.044, *Kovač* 4.791, *Potočnik* 4.759, *Mlakar* 4.000, *Vidmar*, *Kos*, *Golob*, *Turk*, *Božič*, *Kralj*, *Zupan*, ... Priimke so v naše kraje uvedli v 11. stoletju v Beneški republiki, v 13. stoletju na Tržaškem in v 15. stoletju v osrednji Sloveniji.

3. Izvor človeka. Pojav izumiranja linij raziskujejo tudi v genetiki, kjer pa moško linijo lahko pogosto zamenjajo z žensko. Z modernimi raziskavami mitohondrijske DNK, ki se prenaša samo z matere na hčer, lahko danes genetiki sledijo biološki liniji daleč v preteklost. Ugotovili so, da je pred manj kot deset tisoč generacijami (tj. od 150.000 do 200.000 leti) živel ženska, pramati, iz katere izhajajo vse danes živeče osebe ženskega spola na svetu (ti. *mitohondrijska Eva*). To ne pomeni, da takrat ni bilo na svetu drugih žensk, ampak da so vse druge ženske linije do danes izumrle. V tistem času je celotna človeška populacija menda obsegala nekaj tisoč posameznikov, ki so mnogo generacij živeli približno na istem območju brez velikih številčnih sprememb. Čez čas so različne linije izumrle; ostal je le en tip mitohondrijske DNK (ena linija), ki jo podedujemo še danes. Kot vemo, je človeška vrsta danes zelo številčna in šteje okrog sedem milijard prebivalcev.

Podobno so z analizo DNK na moškem kromosomu Y, ki se podeduje le z očeta na sina, našli ti. *Y-kromosomskega Adama*, praočeta vseh danes živečih moških. Zanimivo, da ni živel istočasno z mitohondrijsko Evo, ampak približno 100.000 let kasneje.

Najmlajši (tj. najpozneje živeči) *skupni prastarši*, se pravi skupni par prednikov, iz katerih izvira (po moški ali po ženski liniji) vsak izmed nas, pa naj bi živeli pred približno 5000 leti.

4. Množična strežba. Pojav je splošen; lahko ga opazimo npr. tudi pri *množični strežbi*, kjer imamo na eni strani nekaj strežnikov, na drugi strani pa stranke, ki prihajajo (slučajno) do strežnikov. Zaradi premajhne zmogljivosti sistema pogosto nastajajo vrste čakajočih. Za zunanjega opazovalca so čakajoči nasledniki ('sinovi') stranke, ki je na vrsti. Ko zmanjka strank (npr. ko blagajničarka zapre blagajno in začne šteti denar), linija 'izumre'.

O vedenju vrste odloča r , povprečno število novih strank, ki pridejo, medtem ko se eni streže. Če je $r < 1$, bo vrsta nekoč (v limiti) prazna. Če je $r > 1$, obstaja pozitivna verjetnost, da se to ne bo zgodilo. Če pa je $r = 1$, je malo verjetno, da bi se vrsta dolgo obdržala, toda če se to zgodi, je v njej (po Watsonu ali po naših vsakodnevnih izkušnjah) veliko čakajočih.

Nauk: zaradi Watsonovega paradoksa ni dobro, da je r blizu 1. Noben sistem ne sme delovati blizu svoje optimalne zmogljivosti.

5. Ostalo. Pojav izumiranja linij lahko opazimo npr. tudi pri prenašanju informacij, širjenju govoric, nekaterih boleznih, pri genetskih spremembah v populaciji, v jedrski fiziki itd.

Zgodovinske opombe

Anglež **Henry William Watson** (1827-1903) je na pobudo **Francisa Galtona** (1822-1911) podal prvo zadovoljivo rešitev problema, zakaj in kako izginjajo angleški aristokratski priimki. Njun skupni članek o verjetnosti izumiranja družin *On the probability of extinction of families* iz leta 1874 se šteje za začetek teorije ti. *razvejitenih stohastičnih procesov* (*Galton-Watsonovih procesov*). V poznih dvajsetih in tridesetih letih 20. stoletja so njuno delo dopolnili drugi (R. Fisher, J.B.S. Haldane, A.K. Erlang in J.F. Steffensen). Ime razvejiteni procesi sta sicer vpeljala šele A.N. Kolmogorov in N.A. Dmitrijev leta 1947.

Francis Galton (1822-1911) je bil angleški znanstvenik, geograf, meteorolog, izumitelj, (pred)genetik, eksperimentalni psiholog, antropolog in statistik. Raziskoval je Jugozaahodno Afriko 1850-52, poimenoval pojav *anticiklona*, uvajal kvantitativno analizo, psihometrično testiranje, proučeval dednost različnih sposobnosti, opravil pionirsko delo pri uvedbi anket in podrobnih vprašalnikov, uvedel statistične pojme, kot so *standardna deviacija*, *korelacija* in *regresija*, dosegel, da so uvedli *metodo prstnih odtisov* za identifikacijo. Bil je znan kot zagovornik ti. *evgenike* (zanjo je skoval ime) in leta 1904 ustanovil (po njem imenovani) laboratorij za statistične raziskave. Prvi profesor v njem je bil statistik **Karl Pearson** (do leta 1933), drugi **Ronald Fisher** (do leta 1943). Galton in Pearson sta že leta 1901 ustanovila tudi revijo *Biometrika*, ki še vedno izhaja.

Danski matematik in inženir **Agner Krarup Erlang** (1878-1929) je imel zanimivo lastno izkušnjo z izginevanjem priimkov. Po materini strani je bil priimek Krarup že v njegovi mladosti zelo redek in tik pred tem, da izumre. Erlang se je uveljavil s svojim modelom iz *teorije množične strežbe*. Ima tudi svojo verjetnostno porazdelitev. Ukvarjal se je predvsem s telefonskimi centralami in telefonskim prometom. Po njem se imenuje enota *erlang* za intenzivnost telefonskega prometa.

LITERATURA

- [1] L.J.S. Allen, *An Introduction to Mathematical Biology*, Pearson, Prentice Hall, New York 2007.
- [2] L.J.S. Allen, A density-dependent leslie matrix model, *Mathematical Bioscience* 95 (1989), 179-187.
- [3] R.B. Banks, *Slicing Pizzas, Racing Turtles, and Further Adventures in Applied Mathematics*, Princeton University Press 1999.
- [4] R.B. Banks, *Ledene gore, padajoče domine in druge prigode iz uporabne matematike, 2. del*, Knjižnica Sigma, DMFA-založništvo, Ljubljana 2005.
- [5] J. Banks, J. Brooks, G. Cairns, G. Davis, and P. Stacey, *On Devaney's Definition of Chaos*, Amer. Math. Monthly 99 (1992), 332-334.
- [6] B. Barnes, G.R. Fulford, *Mathematical Modeling with Case Studies*, Taylor and Francis, London, New York 2002.
- [7] M. Braun, *Differential Equations and Their Applications*, Springer-Verlag, New York 1975.
- [8] N.F. Britton, *Essential Mathematical Biology*, Springer Undergraduate Mathematics Series, 2003.
- [9] P. Cull, *Population Models: Stability in One Dimension*, Bull. Math. Biology 69 (2006), 989-1017.
- [10] R.L. Devaney, *An Introduction to Chaotic Dynamical Systems*, Addison-Wesley, Redwood City 1989.
- [11] L. Edelstein-Keshet, *Mathematical models in biology*, Birkhauser Mathematics series, McGraww-Hill, Boston et all, 1988.
- [12] S.N. Elaydi, *An Introduction to Difference Equations*, Springer-Verlag, New York 1999.
- [13] S.N. Elaydi, *Discrete Chaos*, Chapman & Hall/CRC, Boca Raton 2000.
- [14] F.R. Gantmacher, *Matrix Theory, Vol. II*, Chelsea Publ., New York 1964.
- [15] E.I. Jury, *Inners and Stability of Dynamic Systems*, John Wiley & Sons, New York 1974.
- [16] T.-Y. Li, J. Yorke, *Period three implies chaos*, Amer. Math. Monthly 82 (1975), 985-992.
- [17] M. Martelli, *Introduction to Discrete Dynamical System and Chaos*, John Wiley & Sons, New York 1999.
- [18] R.M. May, *Simple mathematical models with very complicated dynamical behavior*, Nature 261 (1976), 459-467.
- [19] R.M. May, W. Leonard, *Nonlinear aspects of competition between three species*, SIAM J. APPL. MATH. 29 (1975), 243-253.
- [20] C. Meyer, *Matrix Analysis and Applied Linear Algebra*, SIAM (2000)
- [21] J. Murray, *Mathematical Biology*, 2nd ed., Springer 1993.
- [22] NewScientist.com (02 August 01 in 08 October 03)
- [23] J.H.F. Ritzterfeld, *On Stability Tests for Continuous and Discrete-Time Linear Systems*, spletna stran www.sps.ele.tue.nl/members/J.H.F.Ritzterfeld/pdfs/proris05.pdf
- [24] C. Robinson, *Dynamical Systems, Stability, Symbolic Dynamics, and Chaos*, 2nd ed., CRC Press 1999.
- [25] C. Rorres, H. Anton, *Applications of Linear Algebra*, John Wiley & Sons, 1979.
- [26] H. Sedaghat, *The Impossibility of Unstable, Globally Attracting Fixed Points for Continuous Mappings of the Line*, Amer. Math. Monthly 104 (1997), 356-358.
- [27] L.A. Segel, *A mathematical model relating to herbicide resistance*, Case Studies in Mathematical Modeling, ed. W.E. Boyce, Pitman Advanced Publishing Program, Boston-London-Melbourne 1981.
- [28] A.N. Sharkovsky, *Coexistence of cycles of a continous map of a line into itself (v ruščini)*, Ukr. Mat. Z. 16 (1964), 61-71.
- [29] A.N. Sharkovsky, Yu.L. Maistrenko, E.Yu. Romanenko, *Difference Equations and Their Applications*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1993.
- [30] T. Toni, *Matematično ozadje nekaterih modelov populacijske dinamike*, diplomsko delo, Ljubljna 2005.