

## II. ZVEZNI MATEMATIČNI MODELI

### 1. Linearne diferencialne enačbe in sistemi

Diferencialne enačbe so orodje za opisovanje (napovedovanje) zveznih sprememb. Z njimi obravnavamo eksponentno in druge oblike rasti, modeliramo razne pojave v naravi in tudi druge, proučujemo stabilnost ravnovesij (različni kriteriji, zgledi).

**Diferencialna enačba  $n$ -tega reda:**  $f(x, dx/dt, \dots, d^n x/dt^n, t) = 0$

*Autonomna*, če ni eksplicitno odvisna od  $t$ ; sicer neavtonomna. Poseben primer je

**Linearna diferencialna enačba  $n$ -tega reda:**

$$d^n x/dt^n + a_1(t)d^{n-1}x/dt^{n-1} + \dots + a_n(t)x = g(t),$$

ki je lahko homogena, če  $g = 0$ , ali nehomogena, če  $g \neq 0$ . Vemo, kaj so splošne rešitve, kaj rešitve začetnih problemov (pri ustreznih začetnih pogojih).

Splošna rešitev je oblike  $x(t) = x_h(t) + x_p(t)$

(rešitev homogene enačbe + partikularna rešitev nehomogene enačbe)

Namesto enačbe višjega reda pogost obravnavamo *sistem diferencialnih enačb prvega reda*:  $dX/dt = F(X, t)$ ; poseben primer je linearen sistem  $dX/dt = A(t)X + G(t)$ , kjer je  $A(t)$  funkcijska matrika in  $G(t)$  funkcijski stolpec, z ustreznimi začetnimi pogoji  $X(t_0) = X_0$ .

**Linearna diferencialna enačba prvega reda:**  $dx/dt + a_1(t)x = g(t)$ ,  $x(t_0) = x_0$ , rešitev:

$$x(t) = e^{-\int_{t_0}^t a_1(\tau)d\tau} \left( x_0 + \int_{t_0}^t e^{\int_{t_0}^{\tau} a_1(s)ds} g(\tau)d\tau \right)$$

Posebej za konstanten  $a_1$  in  $t_0 = 0$  dobimo  $x(t) = e^{-a_1 t} \left( x_0 + \int_0^t e^{a_1 \tau} g(\tau)d\tau \right)$ .

**Fundamentalni sistem linearno neodvisnih rešitev** za homogeno enačbo:

$\{\phi_k; k = 1, 2, \dots, n\}$ ; z njim se izraža rešitev homogene enačbe:  $x_h(t) = \sum_{k=1}^n c_k \phi_k(t)$ .

Rešitve  $\phi_1, \dots, \phi_n$  linearne diferencialne enačbe  $n$ -tega reda so linearno neodvisne na danem intervalu  $I$  natanko takrat, ko je determinanta Wronskega  $W(\phi_1, \dots, \phi_n) \neq 0$  vsaj za en  $t \in I$ . Stolpci v matriki Wronskega so oblike  $(\phi_k, \phi_k', \dots, \phi_k^{(n-1)})^T$ .

**Linearna diferencialna enačba s konstantnimi koeficienti reda  $n$ :**

$$d^n x/dt^n + a_1 d^{n-1}x/dt^{n-1} + a_2 d^{n-2}x/dt^{n-2} + \dots + a_n x = 0$$

Vedno jo lahko prevedemo na sistem  $n$  linearnih enačb prvega reda:  $dX/dt = AX$ , kjer je  $A$  spremljajoča matrika oziroma prirejenka (nad diagonalo 1, v zadnji vrstici  $-a_n, -a_{n-1}, \dots, -a_1$ ).

Karakteristična enačba homogene enačbe (ali prirejenke sistema) je

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_n = 0.$$

Fundamentalni sistem rešitev je sestavljen iz linearno neodvisnih funkcij oblike  $e^{\lambda t}$ ,  $te^{\lambda t}$ ,  $\dots$ ,  $t^{r-1}e^{\lambda t}$ , če je  $\lambda$   $r$ -kratna ničla karakterističnega polinoma (lastna vrednost prirejenke).

Splošna rešitev je potem enaka  $x_h(t) = \sum_{k=1}^m \sum_{j=0}^{r_k-1} c_{kj} t^j e^{\lambda_k t}$ .

Rešitve za primer  $n = 2$ :

(1)  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ , realni,  $x(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 e^{\lambda_2 t}$

(2)  $\lambda_1 = \lambda_2$ , realna,  $x(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 t e^{\lambda_1 t}$

(3)  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$ , konjugirano kompleksni,  $\beta \neq 0$ ,  $x(t) = e^{\alpha t} (c_1 \cos \beta t + c_2 \sin \beta t)$ .

Homogena linearna enačba ima vedno eno rešitev enako nič. To je ti. ničelna *kritična točka* ali *ravnovesje* (ni gibanja). Njena stabilnost je odvisna od korenov karakteristične enačbe.

**Izrek 1.** Če so vse ničle karakterističnega polinoma negativne ali imajo negativne realne dele, potem za vsako rešitev linearne diferencialne enačbe  $n$ -tega reda s konstantnimi koeficienti obstaja  $M > 0$  in  $\omega > 0$ , da je  $|x(t)| \leq Me^{-\omega t}$  za  $t \geq 0$ . Tedaj je ničelno ravnovesje asimptotično stabilno: za vsak  $\epsilon > 0$  obstaja  $\delta > 0$ , da iz  $\|X_0\| < \delta$  sledi  $\|X(t)\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq 0$  in velja  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ .

**Dokaz.** Fundamentalne rešitve so oblike  $\phi_{kj}(t) = t^j e^{\lambda_k t}$ ,  $\lambda_k = \alpha_k + i\beta_k$  in rešitve  $x(t) = \sum_{k,j} c_{kj} \phi_{kj}(t)$ ; ocenimo:

$$\begin{aligned} |x(t)| &\leq \sum_{k,j} |c_{kj}| |\phi_{kj}(t)| \leq \sum_{k,j} |c_{kj}| |t^j| e^{Re \lambda_k t} \\ &\leq \sum_{k,j} |c_{kj}| |t^j| e^{Re(\lambda_k + \omega)t} e^{-\omega t} \leq \left( \sum_{k,j} |c_{kj}| M_{kj} \right) e^{-\omega t}, \end{aligned}$$

kjer je  $Re \lambda_k < -\omega < 0$  za vsak  $k$ . Odtod vidimo, da  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ .

Označimo še  $C = (c_{11}, c_{12}, \dots, c_{mr, m-1})^T$  (dolžine  $n$ ) in  $X_0 = (x(0), x'(0), \dots, x^{(n-1)}(0))^T$ , tako da je  $C = PX_0$  za neko obrnljivo matriko  $P$ . Potem je  $\|C\| \leq \|P\| \|X_0\|$  in imamo od prej tudi oceno

$$|x(t)| \leq \sum_{k,j} |c_{kj}| M_{kj} e^{-\omega t} \leq \left( \sum_{k,j} M_{kj}^2 \right)^{1/2} \left( \sum_{k,j} |c_{kj}|^2 \right)^{1/2} = \left( \sum_{k,j} M_{kj}^2 \right)^{1/2} \|C\| \leq M \|X_0\|,$$

kjer je  $M = \left( \sum_{k,j} M_{kj}^2 \right)^{1/2} \|P\|$ . Odtod takoj vidimo, da je  $|x(t)| < \epsilon$ , če je  $\|X_0\| < \delta = \epsilon/M$  in imamo tudi stabilnost.

### Routh-Hurwitzovi kriteriji za stabilnost

Kdaj ležijo vse ničle karakterističnega polinoma v levi polravnini (tedaj vse rešitve v neskončnosti konvergirajo proti 0)?

**Izrek 2:** Če je  $p(\lambda) = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n$  polinom z realnimi koeficienti, definiramo  $n$  Hurwitzovih matrik:

$$H_1 = [a_1], H_2 = \begin{bmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{bmatrix}, H_3 = \begin{bmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{bmatrix}, H_4 = \begin{bmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 \\ a_7 & a_6 & a_5 & a_4 \end{bmatrix}, \dots,$$

kjer je  $a_j = 0$  za  $j > n$ . Potem so vsi koreni polinoma v levi polravnini natanko takrat, ko so determinante vseh Hurwitzovih matrik pozitivne, tj.  $\det H_j > 0$  za vsak  $j = 1, 2, \dots, n$ .

**Dokaz.** Izrek pustimo nedokazan (glej npr. v [14]).

**Opomba.** To je analogija Juryjevih kriterijev v diskretnem primeru. V resnici se da dokazati, da so Routh-Hurwitzovi pogoji ekvivalentni Juryjevim za nek drug polinom, transformiran z linearno lomljeno transformacijo  $\lambda = (\mu + 1)/(\mu - 1)$  oziroma njenim inverzom  $\mu = (\lambda + 1)/(\lambda - 1)$  (glej [23]). Koeficienti polinoma se pri tej transformaciji spremenijo, Routh-Hurwitzovi pogoji za stare koeficiente se prevedejo na Juryjeve pogoje za nove koeficiente in obratno.

### Posebni primeri:

$n = 2$ :  $a_1, a_2 > 0$  (ker  $\det H_1 = a_1$ ,  $\det H_2 = a_1 a_2$ )

$n = 3$ :  $a_1, a_3 > 0$ ,  $a_1 a_2 > a_3$  (sledi tudi  $a_2 > 0$ )

$n = 4$ :  $a_1, a_3, a_4 > 0$ ,  $a_1 a_2 a_3 < a_3^2 + a_1^2 a_4$

$n = 5$ :  $a_1, a_2, a_3, a_4, a_5 > 0$ ,  $a_1 a_2 a_3 < a_3^2 + a_1^2 a_4$ ,

$(a_1 a_4 - a_5)(a_1 a_2 a_3 - a_3^2 - a_1^2 a_4) > a_5(a_1 a_2 - a_3)^2 + a_1 a_5^2$

Dokaz za primer  $n = 2$  je trivialen ( $a_1 = -\lambda_1 - \lambda_2$ ,  $a_2 = \lambda_1 \lambda_2$ ).

**Posledica** (potreben pogoj): Če so vse ničle karakterističnega polinoma z realnimi koeficienti na negativni polravnini, so vsi koeficienti pozitivni.

**Dokaz.** V razcepu polinoma  $(\lambda + r_1)\dots(\lambda + r_k)(\lambda^2 + 2c_1\lambda + c_1^2 + d_1^2)\dots(\lambda^2 + 2c_l\lambda + c_l^2 + d_l^2)$  so vsi  $r_i > 0$ ,  $c_j > 0$ , zato so koeficienti  $a_k > 0$ .

Če je npr. en koeficient enak nič, je vsaj en koren tudi 0, čisto imaginaren ali pa leži na desni polravnini (zglej:  $\lambda^3 + 2\lambda + 1 = 0$ , en koren je negativen  $(-0.453)$ , druga dva konjugirana  $(0.227 \pm 1.468i)$ ).

**Zgled:** Kdaj ležijo vse ničle polinoma  $p(\lambda) = \lambda^3 + 4\lambda^2 + \lambda + a$  na levi polravnini? (Odgovor: ko velja  $0 < a < 4$ .)

### Linearni sistemi prvega reda

To so sistemi oblike

$$dX/dt = A(t)X(t) + G(t),$$

kjer je  $A(t)$  matrika reda  $n$  in  $G(t)$  stolpec dolžine  $n$ . Če je fundamentalna matrika sistema  $\Phi(t)$ , je njegovalna rešitev, ki ustreza začetnemu pogoju  $X(t_0) = X_0$  enaka

$$X(t) = \Phi(t)\Phi(t_0)^{-1}X_0 + \Phi(t) \int_{t_0}^t \Phi(s)^{-1}G(s)ds.$$

#### Avtonomni linearni sistemi:

Matrika je konstantna:  $A(t) = A$  in  $\Phi(t) = e^{tA}$ . Splošna rešitev homogenega sistema je zdaj oblike  $X(t) = e^{At}C$ , kjer je  $C$  poljubna konstanta. Torej moramo v splošnem izračunati eksponentno matrično funkcijo  $e^{At}$ . Poleg računanja z eksponentno vrsto poznamo vsaj dve metodi:

- (i) prevedbo matrike  $A$  na *jordansko obliko* oziroma z *diagonalizacijo* (če gre),
- (ii) *Leonardovo metodo*: najprej rešimo ustrezno linearno diferencialno enačbo  $n$ -tega reda (z istim karakterističnim polinomom) s primernimi začetnimi pogoji, pri katerih je matrika Wronskega identična matrika; potem je rešitev  $e^{tA} = x_1(t)I + x_2(t)A + \dots + x_n(t)A^{n-1}$ .

#### Posebni primer homogenega sistema ( $n = 2$ )

To je sistem oblike  $dX/dt = AX(t)$ , kjer je  $A$  konstantna matrika reda 2.

Karakteristična enačba je  $\lambda^2 - \text{tr}(A)\lambda + \det(A) = 0$ .

Imamo lahko različne primere, odvisno od tega, kakšne so lastne vrednosti matrike  $A$ :

- (1) Če sta  $\lambda_1, \lambda_2$  realni lastni vrednosti in obstajata linearno neodvisna lastna vektorja  $V_1, V_2$ , je splošna rešitev  $X(t) = c_1V_1e^{\lambda_1 t} + c_2V_2e^{\lambda_2 t}$ .
- (2) Če  $\lambda_1 = \lambda_2$  in obstaja samo en linearno neodvisen lastni vektor  $V_1$  je splošna rešitev  $X(t) = c_1V_1e^{\lambda_1 t} + c_2(V_1te^{\lambda_1 t} + K_1e^{\lambda_1 t})$ , kjer je  $K_1$  korenski vektor, tj.  $(A - \lambda_1 I)K_1 = V_1$ .
- (3) Za  $\lambda_{1,2} = a \pm ib$  konjugirani lastni vrednosti pa  $X(t) = Ce^{at} \cos bt + De^{at} \sin bt$ , kjer sta vektorja  $C$  in  $D$  odvisna od lastnih vrednosti in lastnih vektorjev (ostaneta samo dve splošni konstanti).

**Zgled.** (a)  $A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 2 \end{bmatrix}$ ,  $A^k = \begin{bmatrix} 0 & 2^{k-1} \\ 0 & 2^k \end{bmatrix}$ ,  $e^{tA} = \begin{bmatrix} 1 & (e^{2t} - 1)/2 \\ 0 & e^{2t} \end{bmatrix}$ .

Splošno rešitev  $X(t) = e^{tA}C = (c_1 + c_2(e^{2t} - 1)/2, c_2e^{2t})^T$  lahko poiščemo na dva načina:

Z *diagonalizacijo*:

Lastni vrednosti sta 0 in 2, lastna vektorja  $(1, 0)^T$  in  $(1, 2)^T$ , matrika  $A$

je podobna diagonalni matriki z diagonalo  $(0, 2)^T$  in  $e^{tA} = \begin{bmatrix} 1 & (e^{2t} - 1)/2 \\ 0 & e^{2t} \end{bmatrix}$ .

Z *Leonardovo metodo*:

Rešimo enačbo  $\ddot{x} - 2\dot{x} = 0$  in poiščemo ustrezne rešitve  $x_1(t) = 1$ ,

$x_2(t) = (e^{2t} - 1)/2$ ; potem je  $e^{tA} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} + \frac{1}{2}(e^{2t} - 1) \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 2 \end{bmatrix}$ .

(b)  $A = \begin{bmatrix} 1 & 2 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$ , lastni vektor  $V = (1, 0)^T$ , korenski vektor  $(A - I)K = V$ ,  $K = (0, 1/2)^T$ , rešitev  $X(t) = c_1 e^t V + c_2 (te^t V + e^t K) = ((c_1 + c_2 t)e^t, c_2 e^t / 2)^T$ .

*Leonardova metoda:* Ustrezni rešitvi enačbe  $\ddot{x} - 2\dot{x} + x = 0$  sta  $x_1(t) = (1 - t)e^t$  in  $x_2(t) = te^t$ , dobimo  $e^{tA} = \begin{bmatrix} e^t & 2te^t \\ 0 & e^t \end{bmatrix}$  in potem splošno rešitev  $X = e^{tA}(c_1, c_2)^T$  kot prej.

Stabilnost takega sistema spoznamo z uporabo izreka 1 oziroma iz Routh-Hurwitzovih pogojev.

**Trditve 1:** *Izhodišče je asimptotično stabilno, če je  $\text{tr}(A) < 0$ ,  $\det(A) > 0$ , stabilno, če je  $\text{tr}(A) \leq 0$  in  $\det(A) > 0$  in nestabilno, če je  $\text{tr}(A) > 0$  ali  $\det(A) < 0$ .*

**Dokaz.** Sledi takoj iz Routh-Hurwitzovega pogoja za primer  $n = 2$ , saj je  $\text{tr}(A) = -a_1$  in  $\det A = a_2$ .

**Zgled (Farmakokinetični model jemanja zdravil (glej [1]):**

Spremenljivki  $x$  in  $y$  naj pomenita koncentracijo zdravila v prebavnem traktu oziroma v krvi, parametra  $a$  in  $b$  ( $a, b > 0$ ) pa hitrost izločanja zdravila iz prebavnega trakta oziroma iz krvi. Model se potem glasi:

$$\begin{aligned} dx/dt &= -ax + g(t), \\ dy/dt &= ax - by \end{aligned}$$

Rešitev je oblike  $X(t) = e^{At}X_0 + e^{At} \int_0^t e^{-As}G(s)ds$ ,  $G(s) = (g(s), 0)^T$ .

Ker je matrika enaka  $A = \begin{bmatrix} -a & 0 \\ a & -b \end{bmatrix}$  sta lastni vrednosti  $-a, -b$ . V limiti je homogeni del enak nič. Torej je

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} e^{At} \int_0^t e^{-As}G(s)ds.$$

Lahko se prepričamo, da je eksponentna funkcija enaka

$$e^{tA} = \begin{bmatrix} e^{-at} & 0 \\ a(e^{-bt} - e^{-at})/(a - b) & e^{-bt} \end{bmatrix}.$$

Če je npr.  $g(t) = 1$  in  $X(0) = (0, 0)^T$ , je potem  $x(t) = (1 - e^{-at})/a$  in  $y(t) = 1/b + e^{-at}/(a - b) - ae^{-bt}/b(a - b)$ , se pravi  $x(t) \rightarrow 1/a$  in  $y(t) \rightarrow 1/b$ .

Največkrat je vnos zdravil periodičen (npr. vsakih 6 ur). Pomembno je, kako niha koncentracija zdravil v krvi (dovolj velik minimum, ne prevelik maksimum).

**Linearni avtonomni sistemi dveh diferencialnih enačb in fazna ravnina.**

Sistem

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax + by, \\ dy/dt &= cx + dy \end{aligned}$$

zapišimo v matrični obliki:  $dX/dt = AX$ , kjer je  $X = \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}$ ,  $A = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}$

Če je matrika  $A$  obrnljiva, je kritična točka izolirana in ena sama, izhodišče  $(0, 0)$ , (sicer pa je lahko cela premica skozi  $(0, 0)$  ali vsa ravnina).

**Asimptotična stabilnost izhodišča:** Po izreku 1 (ki velja tudi za sisteme) rešitve eksponentno konvergirajo proti nič natanko takrat, ko sta obe lastni vrednosti negativni ali imata negativna realna dela oziroma po trditvi 1, ko je  $\text{tr}(A) < 0$  in  $\det(A) > 0$ .

Označimo  $\tau = \text{tr} A = a + d = \lambda_1 + \lambda_2$ ,  $\delta = \det A = ad - bc = \lambda_1 \lambda_2$ , tako da je karakteristični polinom enak  $\lambda^2 - \tau\lambda + \delta = \lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc)$ . Vpeljimo še oznako za diskriminanto kvadratne enačbe  $\Delta = \tau^2 - 4\delta$ . Potem lahko klasificiramo, kakšne vrste kritična točka (ravnovesje) je točka  $(0, 0)$  oziroma kako se sistem vede v bližini te točke.

**Klasifikacija:**

I.  $\delta \neq 0$  (nobena lastna vrednost matrike  $A$  ni enaka nič, točka  $(0,0)$  je izolirana kritična točka).

(1)  $\Delta > 0$ , različni realni lastni vrednosti  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ , linearno neodvisna lastna vektorja, matrika  $A$  podobna diagonalni matriki z  $\lambda_1, \lambda_2$  po diagonali, sistem ekvivalenten sistemu  $\dot{u} = \lambda_1 u, \dot{v} = \lambda_2 v$  z rešitvama  $u = c_1 e^{\lambda_1 t}, v = c_2 e^{\lambda_2 t}$ , v fazni ravnini (ko izločimo čas  $t$ ) dobimo  $v = c_2 (u/c_1)^{\lambda_2/\lambda_1}$

(a)  $\delta > 0$  (obe lastni vrednosti sta istega predznaka, tiri so potenčne funkcije skozi izhodišče): **vozel**

(i) **stabilen**, če sta obe negativni (gibanje proti izhodišču)

(ii) **nestabilen**, če obe pozitivni (gibanje stran od izhodišča)

(b)  $\delta < 0$  (lastni vrednosti sta nasprotnega predznaka, tiri so hiperbole): **sedlo** (vedno nestabilno)

(2)  $\Delta < 0$ , lastni vrednosti tvorita par konjugiranih kompleksnih števil:  $\lambda_1 = \alpha + i\beta, \lambda_2 = \alpha - i\beta = \bar{\lambda}_1$  (v tem primeru mora biti  $\delta = |\lambda_1|^2 > 0$ ; lahko dosežemo, da je rešitev ekvivalentnega sistema podana z  $u = c_1 e^{\lambda_1 t}, v = \bar{c}_1 e^{\bar{\lambda}_1 t}$ , torej  $v = \bar{u}$ )

(a)  $\alpha \neq 0$  (če pišemo  $c_1 = r_1 e^{is_1}$ , dobimo rešitev  $u = r_1 e^{\alpha t} e^{i(\beta t + s_1)}$ , ki pomeni logaritmčno spiralo v kompleksni ravnini): **fokus**

(i) **stabilen**, če  $\alpha < 0$

(ii) **nestabilen**, če  $\alpha > 0$

(b)  $\alpha = 0$  (rešitev je zdaj  $u = r_1 e^{i(\beta t + s_1)}$ , tiri so koncentrične krožnice okrog izhodišča): **center** (vedno stabilen)

(3)  $\Delta = 0$ , ena sama realna lastna vrednost  $\lambda, \delta = \lambda^2 > 0$

(a)  $A = PDP^{-1} = \lambda I$  (skalarna matrika, rešitve  $x = c_1 e^{\lambda t}, y = c_2 e^{\lambda t}, y = (c_2/c_1)x$ , fazni tiri so premice skozi izhodišče): **kritični vozel (žarek, zvezda)**

(i) **stabilen**, če  $\lambda < 0$

(ii) **nestabilen**, če  $\lambda > 0$

(b)  $A = PJP^{-1}, J = \begin{bmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix}$  jordska matrika (sistem ekvivalenten sistemu  $\dot{u} = \lambda u + v, \dot{v} = \lambda v$  z rešitvama  $u = (c_1 + c_2 t)e^{\lambda t}, v = c_2 e^{\lambda t}$ , fazni tiri so transcendentne krivulje  $u = (c_1/c_2)v + (v/\lambda) \ln(v/c_2)$ ): **logaritmčni ali dikritični vozel**

(i) **stabilen**, če je  $\lambda < 0$

(ii) **nestabilen**, če je  $\lambda > 0$

II.  $\delta = 0$  (vsaj ena lastna vrednost, npr.  $\lambda_1$ , je nič; kritične točke niso izolirane)

(1)  $\Delta = \tau^2 > 0$ , (druga lastna vrednost  $\lambda_2 \neq 0$ , matrika  $A$  ni obrnljiva, kritične točke ležijo na premici, ekvivalenten sistem  $\dot{u} = 0, \dot{v} = \lambda_2 v$  ima rešitvi  $u = c_1, v = c_2 e^{\lambda_2 t}$ , fazni tiri so premice, vzporedne ordinatni osi)

(i)  $\lambda_2 < 0$  (gibanje proti abscisni osi)

(ii)  $\lambda_2 > 0$  (gibanje stran od abscisne osi)

(2)  $\Delta = \tau^2 = 0$  (obe lastni vrednosti sta nič)

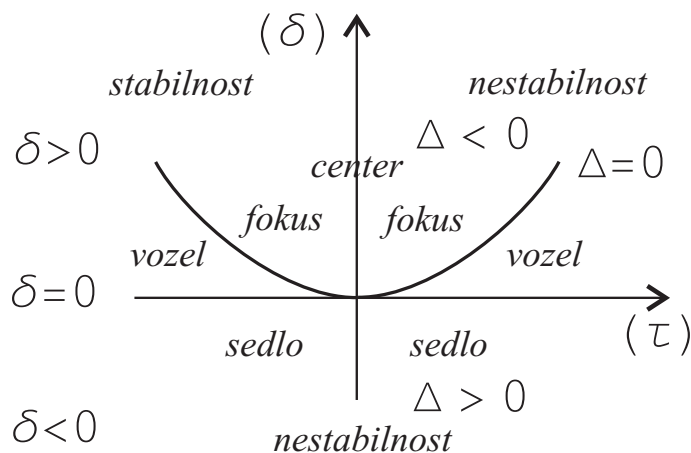
(a)  $A = 0$ , vse točke na ravnini so kritične:  $\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$  (gibanja ni)

(b)  $A = PJP^{-1}, J = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$  jordska matrika (sistem ekvivalenten sistemu  $\dot{u} = v, \dot{v} = 0$  z rešitvama  $u = c_2 t + c_1, v = c_2$ , fazni tiri so vzporedni abscisni osi), kritične so vse točke na abscisni osi

**Zgledi:**  $A = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$  (center),  $A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$  (sedlo),  $A = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 3 \end{bmatrix}$  (vozel).

**Povzetek.** Če je  $\tau = \text{tr}(A), \delta = \det(A)$  in  $\Delta = \tau^2 - 4\delta$ , imamo za  $\Delta \geq 0$  nestabilen vozel, če  $\tau > 0, \delta > 0$ , sedlo, če  $\delta < 0$ , stabilen vozel, če  $\tau < 0$  in  $\delta > 0$ , za  $\Delta < 0$  pa nestabilen fokus, če  $\tau > 0$ , center, če  $\tau = 0$  in stabilen fokus, če  $\tau < 0$ .

Na sliki 1 predstavljajo točke v drugem kvadrantu stabilen, v ostalih kvadrantih pa nestabilen sistem. Točke pod abscisno osjo pomenijo realne lastne vrednosti različnega predznaka (sedlo), nad njo pa istega predznaka (vozel) oziroma konjugirano kompleksne vrednosti (fokus ali center). Parabola  $4\delta = \tau^2$  loči sedlo in vozel (spodaj) od fokusa in centra (zgoraj). Center je vedno stabilen, sedlo vedno nestabilno.



SLIKA 1

## 2. Stabilnost linearnih sistemov

Pri linearnih avtonomnih sistemih diferencialnih enačb prvega reda je izhodišče 0 vedno kritična točka (ravnovesje). Kot smo videli, je lahko edina, lahko pa so še druge. Kadar je trivialna rešitev (asimptotično) stabilna, bomo rekli preprosto, da je dinamični sistem (asimptotično) stabilen.

Pri linearnem avtonomnem sistemu je desna stran določena z matriko  $A$  s konstantnimi koeficienti:  $F(X) = AX$ . Poleg tega privzemimo, da je  $t_0 = 0$  (rešitve so tako in tako definirane na vsej realni osi).

**Trditev 1.** *Linearen sistem  $dX/dt = AX$  je stabilen natanko takrat, kadar obstaja pozitivna konstanta  $M > 0$ , tako da za vsak  $t \geq 0$  velja  $\|e^{tA}\| \leq M$  (to pomeni, da je polgrupa  $\{e^{tA}; t \geq 0\}$  omejena).*

**Dokaz.** Rešitev začetnega problema z začetnim pogojem  $X(0) = X_0$  je  $X(t) = e^{tA}X_0$ . Če je sistem stabilen, se pravi, če za vsak  $\epsilon > 0$  obstaja tak  $\delta > 0$ , da iz  $\|X_0\| < \delta$  sledi  $\|e^{tA}X_0\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq 0$ , polgrupa  $\{e^{tA}; t \geq 0\}$  ne more biti neomejena. V tem primeru bi namreč za vsak  $n \in \mathbb{N}$  obstajal tak  $t_n > 0$ , da bi bilo  $\|e^{t_n A}\| > n$  in zato tudi tak  $X_n$  z normo  $\|X_n\| = 1$ , da bi bilo  $\|e^{t_n A}X_n\| > n$ . Tedaj bi izbrali  $X_0 = \delta X_n/2$  in bi imeli  $\|X_0\| = \delta/2 < \delta$ , vendar pa  $\|e^{t_n A}X_0\| = \frac{\delta}{2}\|e^{t_n A}X_n\| > n\delta/2$ , kar je pri velikem  $n$  gotovo večje od  $\epsilon$  (protislovje!).

Obratno je takoj: iz  $\|e^{tA}\| \leq M$  za vsak  $t \geq 0$  sledi  $\|e^{tA}X_0\| \leq M\|X_0\|$ , odkoder vidimo stabilnost sistema.

Pokažimo, da je stabilnost povezana z lokacijo lastnih vrednosti. Videli bomo, da enako velja za asimptotično stabilnost, ki jo bomo obravnavali v trditvi 3.

**Trditev 2.** *Če je linearen sistem  $dX/dt = AX$  stabilen, za vsako lastno vrednost  $\lambda$  matrike  $A$  velja  $\operatorname{Re}\lambda \leq 0$ .*

**Dokaz.** V nasprotnem primeru bi za lastni vektor  $X$ ,  $\|X\| = 1$ , ki pripada lastni vrednosti  $\lambda$  z  $\operatorname{Re}\lambda > 0$ , imeli oceno  $\|e^{tA}\| \geq \|e^{tA}X\| = |e^{t\lambda}| = e^{t\operatorname{Re}\lambda}$  za vsak  $t \geq 0$  (nestabilnost).

**Opomba.** Obratno ne velja: pri  $Re\lambda \leq 0$  sistem ni nujno stabilen. Zgled: Izberimo si matriko

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ -1 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & -1 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Njen karakteristični polinom je enak  $\det(\lambda I - A) = (\lambda^2 + 1)^2$ , tako da sta lastni vrednosti  $i$  in  $-i$ , vendar vsaki od njiju pripada le en linearno neodvisen lastni vektor. Za  $i$  je to npr. vektor  $(1, 0, i, 0)^T$ , ustrezeni korenski vektor pa  $(1, 1, i, i)^T$ ; za  $-i$  pa je lastni vektor  $(i, 0, 1, 0)^T$  in korenski vektor  $(i, i, 1, 1)^T$ .

Če torej pišemo

$$S = \begin{bmatrix} 1 & 1 & i & i \\ 0 & 1 & 0 & i \\ i & i & 1 & 1 \\ 0 & i & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

in izračunam  $S^{-1}$ , vidimo, da je  $S^{-1}AS = \begin{bmatrix} i & 1 \\ 0 & i \end{bmatrix} \oplus \begin{bmatrix} -i & 1 \\ 0 & -i \end{bmatrix}$ . Potem pa je matrika

$e^{tA}$  podobna direktni vsoti  $e^{it} \begin{bmatrix} 1 & t \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \oplus e^{-it} \begin{bmatrix} 1 & t \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$ , torej obstaja taka konstanta  $c > 0$ , da je

$$\|e^{tA}\| \geq c \left\| \begin{bmatrix} 1 & t \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \right\| \geq c|t| \rightarrow \infty.$$

Kar smo rekli za avtonomen linearen sistem, recimo kar za matriko, ki ta ta sistem določa, in posplošimo še na kompleksne matrike.

**Definicija 1.** Kompleksna matrika  $A$  je

- (i) *stabilna*, če velja  $\|e^{tA}\| \leq M$  za neko konstanto  $M > 0$  in vsak  $t \geq 0$ , v nasprotnem primeru pa *nestabilna*;
- (ii) *asimptotično stabilna*, če velja  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|e^{tA}\| = 0$ .

Trditvev 2 npr. pove, da ima vsaka latna vrednost stabilne matrike realni del nepozitiven. Za asimptotično stabilnost pa imamo naslednji rezultat.

**Trditvev 3.** Za kompleksno matriko  $A$  so ekvivalentne naslednje trditve:

- (i) Matrika  $A$  je asimptotično stabilna.
- (ii) Za vsako lastno vrednost  $\lambda$  matrike  $A$  je realni del  $Re\lambda < 0$ .
- (iii) Obstajata taki pozitivni konstanti  $M > 0$  in  $\omega > 0$ , da za vsak  $t \geq 0$  velja  $\|e^{tA}\| \leq Me^{-\omega t}$ .

**Dokaz.** (i)  $\implies$  (ii) Če je  $Re\lambda \geq 0$  in je  $X$  ustrezeni lastni vektor, imamo  $\|e^{tA}X\| = e^{tRe\lambda}\|X\| \geq \|X\|$ , se pravi  $\|e^{tA}X\| \not\rightarrow 0$ .

(ii)  $\implies$  (iii) Zapišimo matriko  $A$  v jordanški obliki. Za jordanški blok  $J_k = \lambda_k I_k + Q_k$ , kjer je  $Q_k$  nilpotent, je  $e^{tJ_k} = e^{\lambda_k t} (I + \lambda_k t Q_k + \dots + (\lambda_k t)^{n_k-1} / (n_k - 1)! \cdot Q_k^{n_k-1})$ , torej  $\|e^{tJ_k}\| = e^{tRe\lambda_k} p_k(t)$ , kjer je  $p_k(t) = \|I + \lambda_k t Q_k + \dots + (\lambda_k t)^{n_k-1} / (n_k - 1)! \cdot Q_k^{n_k-1}\|$ . Ker je matrika  $A$  podobna direktni vsoti jordanških blokov, obstaja taka konstanta  $c > 0$ , da je  $\|e^{tA}\| \leq c \max_k \|e^{tJ_k}\| = c \max_k e^{tRe\lambda_k} p_k(t) \leq Me^{-\omega t}$ , kjer je  $\omega = -\max_k Re\lambda_k/2$  in  $M = c \max_k \max_t e^{-\omega t} p_k(t)$ .

(iii)  $\implies$  (i) Dokaz je trivialen.

V naslednjih dveh izrekih bomo spoznali, da je (asimptotična) stabilnost dane matrike odvisna od rešitve posebne matrične enačbe. To bomo uporabili kasneje pri nelinearnih sistemih diferencialnih enačb.

**Izrek 1.** Kompleksna matrika  $A$  je asimptotično stabilna natanko takrat, ko ima matrična enačba  $A^*X + XA = -Y$  za vsako pozitivno definitno matriko  $Y$  tudi pozitivno definitno rešitev  $X$ .

**Dokaz.** Če je  $A$  asimptotično stabilna matrika, po trditvi 3 velja  $\|e^{tA}\| \leq Me^{-\omega t}$  za vsak  $t \geq 0$ , zato je integral  $X = \int_0^\infty e^{tA^*} Y e^{tA} dt$  dobro definiran in predstavlja pozitivno definitno matriko  $X$ , če je le  $Y$  pozitivno definitna matrika. Poleg tega  $X$  reši matrično enačbo  $A^*X + XA = -Y$ . To najlažje vidimo z odvodi (da pa se utemeljiti tudi z eksponentno vrsto):

$$A^*X + XA = \int_0^\infty (A^* e^{tA^*} Y e^{tA} + e^{tA^*} Y e^{tA} A) dt = \int_0^\infty (e^{tA^*} Y e^{tA})' dt = e^{tA^*} Y e^{tA} \Big|_0^\infty = -Y.$$

Obratno, naj velja pogoj v zvezi z rešljivostjo omenjene matrične enačbe in naj bo  $v$  lastni vektor za poljubno lastno vrednost  $\lambda$  matrike  $A$ . Potem za (kompleksni) skalarni produkt  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  velja  $\langle A^* X v, v \rangle + \langle X A v, v \rangle = -\langle Y v, v \rangle$ . Odtod dobimo  $2 \operatorname{Re} \lambda \langle X v, v \rangle = -\langle Y v, v \rangle$ . Ker sta števili  $\langle X v, v \rangle$  in  $\langle Y v, v \rangle$  pozitivni, sledi

$$\operatorname{Re} \lambda = -\frac{1}{2} \langle Y v, v \rangle / \langle X v, v \rangle < 0.$$

**Opomba.** Tu je seveda  $A^*$  adjungirana (konjugirana in transponirana) matrika matrike  $A$ . Če je  $A$  realna matrika, je seveda  $A^* = A^T$  in enačba se glasi  $A^T X + XA = -Y$ . V tem primeru imamo pri *realni* pozitivno definitni matriki  $Y$  tudi *realno* pozitivno definitno rešitev  $X$ .

**Izrek 2.** Če je  $A$  nestabilna realna matrika z lastnostjo, da nobena lastna vrednost ne leži na imaginarni osi, obstaja taka nestabilna sebi adjungirana obrnljiva matrika  $B$ , ki ima vsaj eno pozitivno lastno vrednost, da je pozitivno definitna tudi matrika

$$C = A^T B + B A.$$

**Dokaz.** Denimo najprej, da so vsi realni deli  $\operatorname{Re} \lambda > 0$  pozitivni. Tedaj je matrika  $-A$  po trditvi 3 asimptotično stabilna in po izreku 1 obstaja za vsako (realno) pozitivno definitno matriko  $C$  taka (realna) pozitivno definitna, torej tudi sebi adjungirana (simetrična) obrnljiva in nestabilna matrika  $B$ , da velja  $C = A^T B + B A$ .

Denimo zdaj, da ima  $A$  tako lastne vrednosti s pozitivnim kot tudi lastne vrednosti z negativnim realnim delom. Tedaj je matrika  $A$  podobna direktni vsoti dveh matrik  $A_1$  in  $A_2$ , od katerih ima prva samo lastne vrednosti s pozitivnim realnim delom, druga pa

samo take z negativnim realnim delom. Torej je  $A = S \begin{bmatrix} A_1 & 0 \\ 0 & A_2 \end{bmatrix} S^{-1}$  za neko obrnljivo

kompleksno matriko  $S$ . Izberimo matriko  $C$  tako, da bo  $S^* C S = \begin{bmatrix} C_1 & 0 \\ 0 & C_2 \end{bmatrix}$ , kjer sta  $C_1$

in  $C_2$  poljubni pozitivno definitni matriki. Ker je tu desna stran pozitivno definitna, velja isto tudi za matriko  $C$ . Enačba  $A^T B + B A = C$  je potem ekvivalentna enačbi

$$\begin{bmatrix} A_1^* & 0 \\ 0 & A_2^* \end{bmatrix} Y + Y \begin{bmatrix} A_1 & 0 \\ 0 & A_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C_1 & 0 \\ 0 & C_2 \end{bmatrix},$$

kjer je  $Y = S^* B S$ . Pišimo  $Y = \begin{bmatrix} X_1 & Y_1 \\ Y_2 & X_2 \end{bmatrix}$  in dobimo štiri enačbe:

$$A_1^* X_1 + X_1 A_1 = C_1, \quad A_1^* Y_1 + Y_1 A_2 = 0, \quad A_2^* Y_2 + Y_2 A_1 = 0, \quad A_2^* X_2 + X_2 A_2 = C_2.$$

Ker je  $C_1$  pozitivno definitna matrika, obstaja po izreku 1 pozitivno definitna matrika  $X_1$ , ki reši prvo enačbo. Podobno obstaja negativno definitna matrika  $X_2$ , ki reši zadnjo enačbo. Srednji enačbi sta izpolnjeni, če postavimo  $Y_1 = Y_2 = 0$ .

Potem je  $Y = \begin{bmatrix} X_1 & 0 \\ 0 & X_2 \end{bmatrix}$  sebi adjungirana nestabilna (ker velja  $X_1 \neq 0$ ) in obrnljiva matrika, ki reši enačbo

$$\begin{bmatrix} A_1^* & 0 \\ 0 & A_2^* \end{bmatrix} Y + Y \begin{bmatrix} A_1 & 0 \\ 0 & A_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C_1 & 0 \\ 0 & C_2 \end{bmatrix}.$$

Matrika  $B = S^{-1}YS^{-1}$  je potem sebi adjungirana obrnljiva matrika, ki zadošča iskanemu pogoju  $A^T B + BA = C$ . Če bi za vsako lastno vrednost matrike  $B$  veljalo  $\lambda \leq 0$ , bi isto veljalo za lastne vrednosti matrike  $Y$ , kar pa ni res. Torej ima  $B$  vsaj eno pozitivno lastno vrednost in je zato nestabilna matrika.

**Posledica.** Naj bo  $A$  nestabilna realna matrika, ki ima vsaj eno lastno vrednost s pozitivnim realnim delom. Tedaj obstaja število  $\alpha > 0$ , nestabilna sebi adjungirana matrika  $B$  z vsaj eno pozitivno lastno vrednostjo in pozitivno definitna matrika  $C$ , tako da velja

$$A^T B + BA = \alpha B + C.$$

**Dokaz.** Število  $\alpha > 0$  izberemo tako, da je matrika  $A - (\alpha/2)I$  še vedno nestabilna in brez lastnih vrednosti na imaginarni osi. Po izreku 2 obstaja taka nestabilna sebi adjungirana obrnljiva matrika  $B$  z vsaj eno pozitivno lastno vrednostjo, da je

$$C = (A^T - \alpha I/2)B + B(A - \alpha I/2)$$

pozitivna definitna matrika

**Opomba.** Kadar lastne vrednosti matrike  $A$  ne ležijo na imaginarni osi, rečemo, da imamo *hiperbolični primer* (ki ga je lažje obravnavati).

### Kvalitativna matrična stabilnost

Včasih lahko samo iz matrike predznakov  $Q = \text{sign}(A)$  sklepamo na stabilnost matrike  $A$ .

**Definicija.** Rečemo, da je kvadratna matrika  $A$  *kvalitativno stabilna*, če imajo vse matrike z istim  $Q = \text{sign}(A)$  vse lastne vrednosti v levi polravnini.

Kvalitativna stabilnost je strožja zahteva, saj implicira lokalno asimptotično stabilnost, obratno pa ne velja (kriterij je zadosten, ne pa potreben). Prednost kvalitativne obravnave je lažja uporaba. Ker nas zanimajo samo predznaki, ni treba izvajati obširnih računov kot npr. pri Routh-Hurwitzovem kriteriju. Poleg tega lahko predznake pogosto določimo kar iz usmerjenega grafa (digrafa), ki pripada matriki  $Q$ .

Potrebne pogoje za kvalitativno stabilnost matrike sta že v 60-tih letih 20. stoletja navedla ekonomista **James Quirk** in **Richard Ruppert**:

**Izrek 3.** Če je obrnljiva matrika  $A$  kvalitativno stabilna in je  $Q = \text{sign}(A) = (q_{ij})$ , velja:

- (1)  $q_{ii} \leq 0$  za vsak  $i$ ,
- (2)  $q_{ii} < 0$  za nek  $i$ ,
- (3)  $q_{ij}q_{ji} \leq 0$  za vsak par  $i \neq j$ ,
- (4) v vsakem ciklu  $q_{ij}q_{jk}\dots q_{ri}$  z vsaj tremi različnimi indeksi je vsaj en element enak 0.

Zaradi obrnljivosti matrike  $A$  je ravnovesje 0 izolirano. Zaradi točk (1) in (2) v digrafu ni pozitivnih zank, obstaja pa vsaj ena negativna zanka. Točka (3) pove naslednje: kadar med dvema točkama grafa obstajajo nasprotni puščici, je ena pozitivna ena negativna. Po točki (4) pa digraf nima ciklov dolžine 3 ali več.

Quirkov in Ruppertovi pogoji še niso dovolj za odločitev o kvalitativni stabilnosti sistema. Dodatne pogoje je formuliral **Clark Jeffries** leta 1974 in so osnovna sestavina ti. *barvnega testa*.

**Definicija.** *Plenilska povezava* je par oglišč, povezan z enim + in enim - (puščici v obe smeri), *plenilska skupnost* (oziroma *plenilska koalicijska*) je podgraf iz povezanih plenilskih povezav.

Vozle z zanko pobarvavimo črno, ostale vozle belo. Za vsako plenilsko skupnost testiramo, ali velja naslednje:

- (i) obstaja vsaj en bel vozle,
- (ii) vsak bel vozle je povezan s plenilsko povezavo z drugim belim vozlom,
- (iii) vsak črn vozle, ki je povezan s plenilsko povezavo z belim vozlom, je povezan s plenilsko povezavo še z nekim drugim belim vozlom.

**Izrek 4 (barvni test):** Če obrnljiva matrika  $A$  zadošča štirim potrebnim pogojem iz izreka 3 in dodatno vsaka plenilska koalicija zgreši vsaj enega od treh pogojev (i),(ii),(iii) barvnega testa, je matrika  $A$  kvalitativno stabilna.

Kasneje bomo obravnavali nelinearne dinamične sisteme, ki uravnavajo tekmovanja ali prehrabene "navade" med različnimi vrstami, ki sobivajo na istem prostoru (sistemi Lotka-Volterra). Za stabilnost vsakega od ustreznih ravnovesij je tedaj odločilna vrednost Jacobijeve matrike  $A$  v tem ravnovesju. Oba naslednja zглеda sta iz [11].

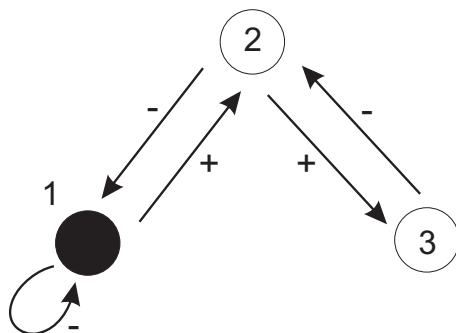
**Zглеda 1.** (Prehrabena veriga reda 3):

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(a_{10} - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\ dx_2/dt &= x_2(-a_{20} + a_{21}x_1 - a_{23}x_3), \\ dx_3/dt &= x_3(-a_{30} + a_{32}x_2), \end{aligned}$$

Vsi nastopajoči koeficienti naj bodo  $a_{ij} > 0$ . Pri predpostavki, da obstaja pozitivno ravnovesje  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3)$ ,  $\bar{x}_i > 0$  za  $i = 1, 2, 3$ , dobimo obrnljivo Jacobijevo

matriko za to ravnovesje:  $A = \begin{bmatrix} -a_{11}\bar{x}_1 & -a_{12}\bar{x}_1 & 0 \\ a_{21}\bar{x}_2 & 0 & -a_{23}\bar{x}_2 \\ 0 & a_{32}\bar{x}_3 & 0 \end{bmatrix}$ . Torej je  $Q = \begin{bmatrix} - & - & 0 \\ + & 0 & - \\ 0 & + & 0 \end{bmatrix}$ .

Narišimo še ustrezni digraf.



SLIKA 2

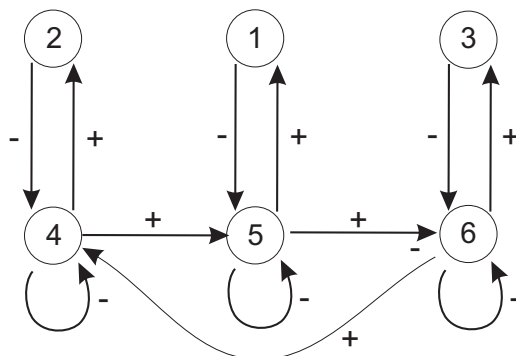
Iz matrike  $Q$  ali njenega digrafa hitro vidimo, da so vsi štirje potrebni pogoji za kvalitativno stabilnost v tem primeru izpolnjeni. Od pogojev iz barvnega testa (izrek 4) pa sta prva dva očitno izpolnjena, tretji pa ne. Torej je matrika  $A$  (in s tem pozitivno ravnovesje nelinearnega sistema) po izreku 4 kvalitativno stabilna.

Kasneje bomo o prehrabeni verigi še govorili v zvezi s obstojem populacij in njihovo persistenco.

2. (Sistem Lotka-Volterra reda 6, trije parazitoidi  $P_1, P_2, P_3$ , tri faze  $H_1, H_2, H_3$  gostitelja). Sistem je zdaj bolj kompliciran (glej [11]), za kvalitativno matriko predznakov dobimo

$$Q = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & + & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & + & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & + \\ - & 0 & 0 & - & 0 & + \\ 0 & - & 0 & + & - & 0 \\ 0 & 0 & - & 0 & + & - \end{bmatrix}.$$

Ustrezni digraf pa je:



SLIKA 3

Zdaj pa za matriko  $Q$  potreben pogoj (4) glede odsotnosti ciklov dolžine 3 iz izreka 3 ni izpolnjen. Torej matrika  $A$  ni kvalitativno stabilna. To pa seveda še ne pomeni, da ni morda lokalno asimptotično stabilna.

### 3. Nelinearne diferencialne enačbe in sistemi

Ogledali si bomo avtonomne diferencialne enačbe in avtonomne sisteme, njihove kritične točke oziroma ravnovesja, pojem lokalne in globalne stabilnosti in nekaj zgledov uporabe.

#### Avtonomni sistem

To je sistem  $dX/dt = F(X)$  z začetnim pogojem  $X(t_0) = X_0$ .

Naj pripomnimo, da se da z uvedbo nove spremenljivke vsak sistem prevesti na avtonomnega. Največkrat bomo predpostavili, da je funkcija  $F$  definirana na vsem prostoru  $\mathbb{R}^n$  in zvezna.

*Rešitev avtonomnega sistema* je taka odvedljiva vektorska funkcija  $X = X(t)$ , ki zadošča (vektorski) diferencialni enačbi in začetnemu pogoju. Zaradi avtonomnosti sistema je neodvisna od premikov v času: funkcija  $X_s(t) = X(t - s)$  je tudi rešitev, le pri drugem času  $t_0 + s$  poteka skozi  $X_0$ .

**Definicija.** Funkcija  $F$  je *Lipschitzova* na (odprti) podmnožici  $\mathcal{D} \subset \mathbb{R}^n$ , če obstaja taka konstanta  $K > 0$ , da za vsak par  $X, Y \in \mathcal{D}$  velja  $\|F(X) - F(Y)\| \leq K\|X - Y\|$ .

Če je npr. funkcija  $F$  odvedljiva (diferenciabilna) na  $\mathcal{D}$  in je  $DF$  zvezna preslikava iz  $\mathcal{D}$  (z evklidsko metriko) v prostor linearnih operatorjev (matrik) na  $\mathbb{R}^n$ , npr. če so vsi parcialni odvodi zvezne in omejene funkcije na  $\mathcal{D}$ , je  $F$  tudi Lipschitzova s konstanto  $K = \sup\{\|DF(X)\|; X \in \mathcal{D}\} = \sup\{\|(\partial f_i(X)/\partial x_k)\|; X \in \mathcal{D}\}$ .

**Eksistenčni izrek:** Če je funkcija  $F$  Lipschitzova na  $\mathcal{D}$ , obstaja za vsak  $X_0 \in \mathcal{D}$  natanko ena rešitev začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(t_0) = X_0$ , definirana v dovolj majhni okolici točke  $t_0$ .

Da se tudi pokazati, da je pri pogojih eksistenčnega izreka rešitev *zvezno odvisna od začetnega pogoja*  $X_0$ , in da se jo da vedno razširiti na *maksimalni eksistenčni interval*  $(\alpha, \beta)$ .

Maksimalni eksistenčni interval je lahko končen (npr.  $\beta < \infty$ ), razen če je rešitev omejena (tj. če trajektorija ostane v kompaktni množici); vedno pa lahko sistem tako preoblikujemo, da ostanejo trajektorije iste in enako orientirane, njihova parametrizacija pa je taka, da so nove rešitve definirane za vsak  $t \in \mathbb{R}$ . (Za vse te trditve glej npr. [24], razdelek 5.3.)

Če je  $F$  Lipschitzova funkcija na vsem prostoru  $\mathbb{R}^n$ , velja za avtonomen sistem  $dX/dt = F(X)$  celo naslednje.

**Globalni eksistenčni izrek:** *Naj bo  $F$  zvezna in Lipschitzova funkcija na  $\mathbb{R}^n$ . Potem za poljuben  $t_0 \in \mathbb{R}$  in  $X_0 \in \mathbb{R}^n$  obstaja natanko ena rešitev  $X = X(t)$  začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(t_0) = X_0$ , ki je definirana za vsak  $t \in (-\infty, \infty)$ .*

Odslej bomo privzeli, da so rešitve vedno definirane na vsej realni osi.

Lipschitzova lastnost desne strani sistema zagotavlja enoličnost rešitve vsakega začetnega problema, vendar le med odvedljivimi funkcijami, ki tudi same zadoščajo nekemu Lipschitzovemu pogoju (kar se vidi iz dokaza eksistenčnega izreka). Če želimo imeti enoličnost rešitve med vsemi možnimi rešitvami začetnega problema, potrebujemo naslednjo oceno.

**Trditev (Gronwallova neenakost).** *Naj bosta  $u, v$  poljubni nenegativni zvezni skalarni funkciji na intervalu  $(a, b)$ ,  $a < t_0 < b$ , in  $C \geq 0$ . Če velja za  $a < t < b$  ocena*

$$v(t) \leq C + \left| \int_{t_0}^t u(s)v(s)ds \right|,$$

velja za  $a < t < b$  tudi neenakost  $v(t) \leq Ce^{\left| \int_{t_0}^t u(s)ds \right|}$ .

**Dokaz.** Obravnavajmo najprej primer  $t_0 \leq t < b$ . V ta namen definirajmo funkcijo

$$w(t) = C + \int_{t_0}^t u(s)v(s)ds,$$

tako da velja  $C = w(t_0)$  in  $v(t) \leq w(t)$ . Naj bo  $C > 0$ ; potem je za vsak  $t$  tudi  $w(t) > 0$ . Ker je  $w'(t) = u(t)v(t) \leq u(t)w(t)$ , je  $w'(t)/w(t) \leq u(t)$  in z integracijo dobimo  $\ln w(t)/w(t_0) \leq \int_{t_0}^t u(s)ds$  oziroma  $w(t) \leq w(t_0)e^{\int_{t_0}^t u(s)ds} = Ce^{\int_{t_0}^t u(s)ds}$ . Upoštevajmo, da je  $v(t) \leq w(t)$ .

Če je  $a < t \leq t_0$  in  $C > 0$ , definiramo raje  $w(t) = C + \int_t^{t_0} u(s)v(s)ds$ , zato imamo  $w'(t) = -u(t)v(t) \geq -u(t)w(t)$  in podobno kot prej  $\ln w(t_0)/w(t) \geq -\int_t^{t_0} u(s)ds$  oziroma  $w(t) \leq Ce^{\int_t^{t_0} u(s)ds}$ . Spet upoštevajmo  $v(t) \leq w(t)$ .

Če pa je  $C = 0$ , izberemo zaporedje  $C_k$  padajočih in proti nič konvergirajočih števil. Zanje velja po prejšnjem  $v(t) \leq C_k e^{\left| \int_{t_0}^t u(s)ds \right|}$  in v limiti  $v(t) \leq 0$  oziroma  $v(t) = 0$ .

**Izrek (O zvezni odvisnosti od začetnega pogoja in o enoličnosti).** *Pri pogojih eksistenčnega izreka je rešitev  $X(t)$  začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(t_0) = X_0$ , ena sama in zvezno odvisna od  $X_0$ .*

**Dokaz.** Naj bosta  $X(t)$  in  $Y(t)$  dve rešitvi istega sistema diferencialnih enačb vendar (v splošnem) pri različnih začetnih pogojih  $X(t_0) = X_0$  in  $Y(t_0) = Y_0$ . Sledi

$$X(t) - Y(t) = X_0 - Y_0 + \int_{t_0}^t (F(X(s)) - F(Y(s)))ds.$$

Če označimo  $v(t) = \|X(t) - Y(t)\|$ , je  $v(t_0) = \|X_0 - Y_0\|$  in dobimo neenakost

$$v(t) \leq v(t_0) + \left\| \int_{t_0}^t (F(X(s)) - F(Y(s)))ds \right\| \leq v(t_0) + \left| \int_{t_0}^t K \|X(s) - Y(s)\| ds \right| \leq v(t_0) + \left| \int_{t_0}^t K v(s) ds \right|.$$

Po Gronwallovi neenakosti je potem  $v(t) \leq v(t_0)e^{K|t-t_0|}$  oziroma

$$\|X(t) - Y(t)\| \leq \|X_0 - Y_0\| e^{K|t-t_0|},$$

od koder sledi tako zvezna odvisnost od začetnega pogoja kot tudi enoličnost rešitev.

**Tok diferencialne enačbe:** To je zvezna funkcija  $\phi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , odvedljiva po prvi spremenljivki, z lastnostjo  $d\phi/dt = F(\phi(t, X_0))$  in  $\phi(0, X_0) = X_0$  (tj.  $X(t) = \phi(t, X_0)$  je rešitev začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(0) = X_0$ ). Da se pokazati, da ima  $\phi$  grupno lastnost:  $\phi(s+t, X_0) = \phi(t, \phi(s, X_0))$  za vsak  $s, t \in \mathbb{R}$ .

**Kritična točka ali ravnovesje** (stacionarna rešitev): Včasih je rešitev konstantna vektorska funkcija  $X = \bar{X}$ . To se zgodi takrat, ko je  $F(\bar{X}) = 0$ , saj je tudi  $dX/dt = 0$ . Trajektorija se v tem primeru reducira na eno samo točko  $\{\bar{X}\}$ . Tako točko imenujemo *ravnovesje* ali *posebna, kritična točka*, tudi *točka mirovanja* (če začnemo v njej, tudi ostanemo v njej; ni gibanja, ampak le mirovanje). Pri logistični enačbi  $dx/dt = rx(1 - x/K)$  je npr. ravnovesje enako 0 ali  $K$ . Druge točke imenujemo *navadne točke*.

**Trajektorije.** Rešitveno krivuljo  $\Gamma(X_0) = \{\phi(t, X_0); t \in \mathbb{R}\}$  imenujemo *tir* oziroma *trajektorijo (orbito)* skozi  $X_0$ . Parametrizirana je s tokom  $X = \phi(t, X_0)$  in poteka po *faznem prostoru*  $\mathbb{R}^n$ . Včasih uspemo parameter (čas)  $t$  izločiti in dobimo implicitno ali eksplicitno enačbo trajektorije. Fazni prostor, skupaj s tokovnicami in trajektorijami ter njihovimi posebnimi točkami, imenujemo *fazni portret dinamičnega sistema*.

Trajektorije skozi navadne točke imajo lepe lastnosti:

- (i) Skozi vsako navadno točko poteka natanko ena trajektorija.
- (ii) Rešitve, ki začnejo v navadni točki, dosežejo kritično točko šele po neskončnem času.
- (iii) Nobena trajektorija, ne seka v navadni točki nobene druge trajektorije, sebe pa le, če je sklenjena (tj. če je rešitev *periodična*).

**Fazna ravnina.** V primeru  $n = 2$  je dinamični sistem reda 2:

$$\begin{aligned} dx/dt &= f(x, y), \\ dy/dt &= g(x, y) \end{aligned}$$

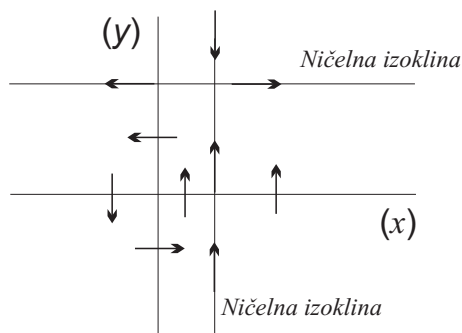
Tedaj zadošča opazovati trajektorije v ravnini (govorimo o *fazni ravnini*). V navadnih točkah je smer določena, v kritičnih ne.

Običajno analiziramo le tok vzdolž *ničelnih izoklin* v smeri abscisne osi (ko je  $dy/dt = 0$ ) in ordinatne osi (ko je  $dx/dt = 0$ ), se pravi vzdolž krivulj  $g(x, y) = 0$  in  $f(x, y) = 0$ . Na ničelnih izoklinah je polje smeri navpično oziroma vodoravno.

**Zgled 1.** Oglejmo si preprost ravninski dinamični sistem:

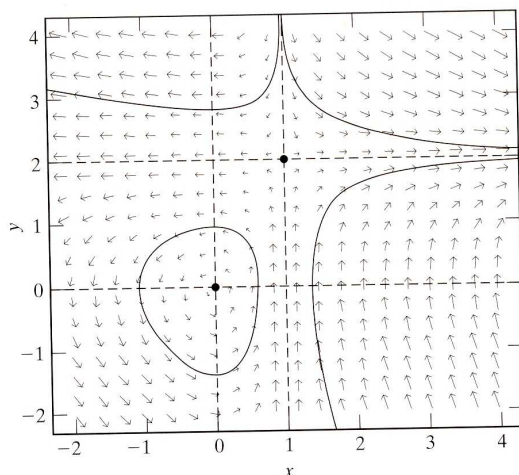
$$\begin{aligned} dx/dt &= y(x-1), \\ dy/dt &= x(2-y). \end{aligned}$$

Ničelne izokline so premice:  $y = 0$ ,  $x = 1$  in  $x = 0$ ,  $y = 2$ , skiciramo polje smeri (slika 4):



SLIKA 4

Konstrukcija celotnega faznega portreta danega toka je ponavadi bolj zahtevna, v zgornjem primeru je npr. polje smeri predstavljeno na naslednjem diagramu, vrisane so tudi nekatere trajektorije (glej sliko 5):

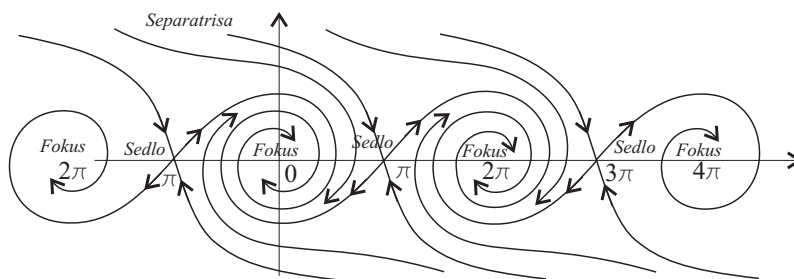


SLIKA 5. Polje smeri in nekaj tirov (iz knjige [1], str. 194)

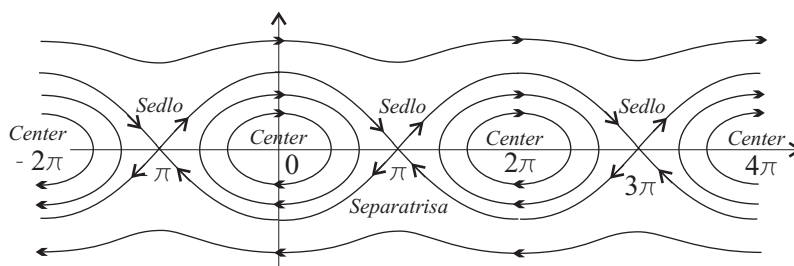
**Zgled 2 (nihanje matematičnega nihala):** Enačba gibanja (drugi Newtonov zakon) je  $m\ddot{\theta} = -mg \sin \theta - k\dot{\theta}$  oziroma  $\ddot{\theta} + 2\alpha \dot{\theta} + \omega_0^2 \sin \theta = 0$ , kjer je  $\alpha = k/2m$  in  $\omega_0^2 = g/l$ . Z vpeljavo spremenljivk  $x = \theta$  in  $y = \dot{\theta}$  prevedemo na sistem reda 2

$$\begin{aligned} dx/dt &= y, \\ dy/dt &= -\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y \end{aligned}$$

Ta sistem ima vse kritične točke na realni osi:  $(k\pi, 0)$ ,  $k \in \mathbb{Z}$ . Pri  $\alpha > 0$  (dušeno nihanje) so te točke izmenoma fokusi in sedla (slika 6), pri  $\alpha = 0$  (nedušeno nihanje) pa centri in sedla (slika 7). Ustrezna fazna portreta sta prikazana na spodnjih dveh slikah.



SLIKA 6



SLIKA 7

## 4. Primeri uporabe diferencialnih enačb

### (a) Radiokarbonska metoda določanja starosti fosilov.

Radiokarbonsko metodo ugotavljanja starosti je odkril ameriški fizik **Willard Frank Libby** (1908-1980) leta 1947, nekako v času, ko so odkrili Kumranske rokopise, tako da so metodo lahko takoj uporabili. Za to odkritje je Libby leta 1960 dobil Nobelovo nagrado za fiziko.

Metoda temelji na dejstvu, da je v naravi (v zraku, pa tudi v živih organizmih zaradi stalne izmenjave  $CO_2$ ) stalno razmerje med radioaktivnim ogljikovim izotopom  $C_{14}$  in običajnim ogljikom  $C_{12}$ . To razmerje je sicer zelo majhno  $r \approx 1.3 \cdot 10^{-12}$  in v glavnem konstantno. (V resnici se rahlo spreminja v 8000-letnih ciklih, poleg tega vulkanski izbruhi zmanjšujejo razmerje, preskusi nuklearnega orožja v prejšnjem stoletju pa ga povečujejo. Vse to nas prisili, da moramo pri zelo natančnem ugotavljanju starosti metodo kalibrirati; to bomo tu v prvem približku zanemarili.)

Radioaktivni izotop  $C_{14}$  stalno nastaja v ozračju iz natrija  $Na_{14}$  pod vplivom nenehnega bombardiranja Zemljinega ozračja s kozmičnimi žarki. Zaradi dihanja (izmenjave plinov) pride ta radioaktivni izotop tudi v žive organizme. Kadar organizem umre, ni več izmenjave z okoljem, zato se količina radioaktivnega ogljika v odmrlem tkivu zmanjšuje. Radioaktivni razpad namreč pretvori  $C_{14}$  v  $Na_{14} + \text{nevtrino} + \beta$ . Zaradi radioaktivnosti količina ogljika  $C_{14}$  eksponentno upada po zakonu  $y(t) = y(0)e^{-kt}$ , kjer je  $k > 0$  konstanta.

Za  $C_{14}$  znaša  $k = 3.84 \cdot 10^{-12} s^{-1}$ , tako da je razpolovna doba  $t_0 = \ln 2/k \approx 5730$  let (v knjigah najdemo tudi drugačne podatke: 5568 let ali 5715 let). To pomeni, da se v 5730 letih prvotna količina radioaktivnega ogljika  $C_{14}$  zmanjša na polovico.

Bolj kot sama količina je pomembna hitrost razpadanja (aktivnost razpada). Po definiciji je to odvod funkcije  $y$ , torej  $a(t) = dy/dt = -ky(0)e^{-kt} = -ky(t)$ . Vidimo, da se ta aktivnost spreminja s časom, tako kot  $y$ . Če označimo  $a(0) = -ky(0)$ , je  $a(t) = a(0)e^{-kt}$ . Sedanjo aktivnost  $a(t)$  merimo z Geigerjevim števcem, tj. štejemo število razpadov na časovno enoto v dani količini snovi, denimo  $a(t) = -0.2s^{-1}g^{-1}$ .

Kako pa poiščemo  $a(0)$  (aktivnost razpada na začetku, ko je bil organizem še živ)? Seveda je  $a(0) = -ky(0)$ , ugotoviti moramo  $y(0)$ . Tu nam pomaga Avogadrov zakon in stalno razmerje med radioaktivnim in navadnim ogljikom  $y(0) = rx(0)$ .

V 1 molu, tj. v 12 g ogljika  $C_{12}$ , je Avogadrovo število  $A$  molekul ogljika  $C_{12}$ , v enem gramu torej  $x(0) = A/12$ . Ker je  $A \approx 6 \cdot 10^{23}$ , dobimo  $x(0) \approx 5 \cdot 10^{22}$  molekul oziroma  $y(0) = rx(0) \approx 1.3 \cdot 10^{-12} \cdot 5 \cdot 10^{22} = 6.5 \cdot 10^{10}$  molekul. Začetna aktivnost razpada je torej  $a(0) = -ky(0) \approx -3.84 \cdot 6.5 \cdot 10^{-2} = -0.25s^{-1}g^{-1}$ .

Prišli smo do konca. Ugotoviti moramo le še to, koliko časa je minilo od takrat, ko je bila aktivnost razpada  $-0.25s^{-1}g^{-1}$ , do danes, ko se je ta aktivnost zmanjšala na  $-0.2s^{-1}g^{-1}$ . To pa najdemo iz enačbe  $a(t) = a(0)e^{-kt}$ , torej  $t = \ln(a(0)/a(t))/k \approx 6.10^1 s \approx 1929$  let.

**Še en zgled.** Pri ugotavljanju starosti predzgodovinskih poslikav v jami Lascaux v Franciji so tudi uporabili radiokarbonsko metodo. Za razpolovni čas izotopa  $C_{14}$  so vzeli  $t_0 = 5568 \pm 30$  let in  $k \approx 0.0001245$  na leto. Izmerjene vrednosti  $a(0) = -1.69min^{-1}g^{-1}$  so primerjali z današnjo  $a(t) = -13.5min^{-1}g^{-1}$  in po zgornji metodi za starost poslikav v jami dobili  $16690 \pm 94$  let.

Radiokarbonska metoda je (zaradi razpolovne dobe radioaktivnega ogljika  $C_{14}$  primerna za ugotavljanje starosti organizmov, ki so odmrli v razponu od nekaj sto do nekaj deset tisoč let (npr. od 200 do 70 000 let).

Za ugotavljanje starosti kamnin to ni primerno. Prvič so kamnine stare lahko tudi več milijard let, zato moramo namesto ogljika uporabiti druge radioaktivne elemente, npr. rubidij  $Rb_{87}$  (z razpolovno dobo  $48.6 \cdot 10^9$  let) ali uran  $U_{238}$  (z razpolovno dobo  $4.47 \cdot 10^9$  let). Drugič zdaj nimamo več referenčne vrednosti, ne vemo, koliko je bilo radioaktivnega elementa na začetku, zato so izračuni bolj zamotani.

Po drugi strani radiokarbonska metoda ni primerna za ugotavljanje starosti organskih objektov iz bližnje preteklosti. Za detekcijo ponaredb v slikarstvu nekaj sto let starih umetnin uporabljajo radioaktivni izotop svinca  $Pb_{210}$  z razpolovno dobo približno 22 let (glej [6]).

### Dodatek

Leta 1984 so na Antarktiki našli meteorit, imenovan po kraju najdbe Allan Hills 84001 (ALH84001), za katerega so ugotovili, da ga je pred 15 milijoni let odneslo ob zadetku asteroida z Marsovega površja in se je pred 13000 leti zaril v led na Antarktiki. Meteorit je s seboj odnesel del Marsove atmosfere. Na njem so našli magnetit, ki se na Zemlji tvori pri izločanju organizmov, prav tako žveplov mineral pirotit, ki ga tvorijo bakterije in mikrobi, odkrili so tudi organske molekule ter posebne mikroskopske kanalčke, ki bi jih lahko tvorili živi organizmi. Vse to bi lahko bil znak, da je (bilo nekoč) na Marsu življenje.

Leta 1993 so Libbyjevo radiokarbonsko metodo na Univerzi Washington močno izboljšali (dr. M. Stuiver) oziroma jo kalibrirali s primerjanjem z drevesnimi letnicami (zelo starih dreves), tako da so dosegli natančnost okrog  $\pm 20$  let. Leta 1998 je dr. A.J.T. Jull s to metodo preveril tudi ogljikovodike v meteoritu ALH84001. Ko je meril razmerje med izotopoma  $C_{14}$  in  $C_{12}$  je ugotovil, da je identično z Zemljinim razmerjem, ki pa je na Marsu (po analizi vzorca Marsove atmosfere) popolnoma drugačno. Tako je sklepal, da je vsak organizem, ki se je nahajal na meteoritu, moral vanj priti na Zemlji in teorija o prenosu življenja z Marsa na Zemljo je bila (zaenkrat) zavrnjena.

### (b) Naseljenost Zemlje.

Danes živi na Zemlji okrog 7 milijard ljudi, vendar jih ni vedno bilo toliko. Kako bi izračunali naraščanje svetovnega prebivalstva, po kateri formuli? Kako bi prešteli vse ljudi, ki so doslej kadarkoli živeli na Zemlji? Na ta in podobna vprašanja bomo skušali odgovoriti s preprosto matematiko in rezultate primerjali z znanimi podatki in ocenami.

Oglejmo si najprej tabelo 1, ki prikazuje, kako je naraščalo svetovno prebivalstvo od leta 1650 dalje (podatki so v milijardah in vzeti iz [3]).

XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX		
1650	0.510	0.525
1700	0.625	0.606
1750	0.710	0.717
1800	0.910	0.877
1850	1.130	1.129
1900	1.600	1.585
1950	2.565	2.658
1960	3.050	3.075
1970	3.721	3.646
1980	4.476	4.478
1990	5.320	5.801
2000	6.120	8.236

Tabela 1

Enačba za eksponentno rast  $dy/dt = ay$  oziroma  $y = y_0 e^{at}$  ne bi natančno ustrezala podatkom iz tabele. S preskušanjem so ugotovili, da je boljša enačba oblike  $dy/dt = by^2$ .

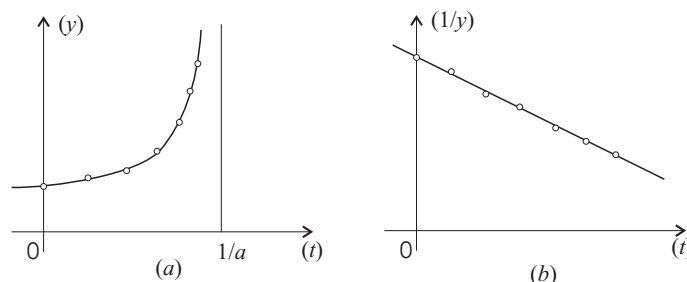
Definirajmo še  $a = by_0$  in zapišimo enačbo za ti. *koalicijsko rast*:

$$\frac{dy}{dt} = \frac{a}{y_0}y^2.$$

Njena rešitev pri pogoju  $y(0) = y_0$  je krivulja

$$y = \frac{y_0}{1 - at}$$

(glej sliko 8a).



SLIKA 8

Recipročna vrednost  $1/y$  pa zadošča premici  $1/y = 1/y_0 - (a/y_0)t$  (slika 8b). Začnimo meriti čas ( $t = 0$ ) leta 1650. Vidimo, da sta v enačbi dva parametra  $a$  in  $y_0$ . Če želimo, da bo krivulja dobro opisovala podatke iz tabele 1, uporabimo metodo najmanjših kvadratov in dobimo za parametra vrednosti:  $a = 0.00267$ ,  $y_0 = 0.525$  (v milijardah). Po tem modelu koalicijske rasti, dobimo npr. število prebivalcev na Zemlji po letih: -1.000.000 = 0.0002, -40.000 = 0.005, -10.000 = 0.016, -4.000 = 0.033, 0 ( $t = -1650$ ) 0.097, 1000 ( $t = -650$ ) 0.192, 1650 ( $t = 0$ ) 0.525, 1850 ( $t = 200$ ) 1.129, 2000 ( $t = 350$ ) 8.235 (odločno preveč, medtem ko je do 1990 kar dobro), 2010 ( $t = 360$ ) 14.189, 2020 ( $t = 370$ ) 51.220, 2021 ( $t = 371$ ) 69.307, 2022 ( $t = 372$ ) 107.140, 2023 ( $t = 373$ ) 235.960, 1.10.2023 ( $t = 373,75$ ) 2400.000. Katastrofa (*sodni dan*) naj bi se torej zgodila  $\approx 1.11.2023$ , tj.  $t = 373.832$ .

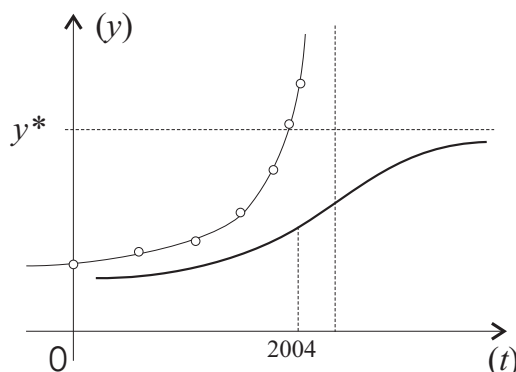
Vidimo, da model ni več ustrezen po letu 1990, zato uvedejo t.i. *zaviralne faktorje*. Model zapišemo v obliki

$$\frac{dy}{dt} = \frac{a}{y_0}y^2\left(1 - \frac{y}{y_*}\right).$$

Rešitev te enačbe lahko dobimo le v implicitni obliki

$$at = 1 - \frac{y_0}{y} + \frac{y_0}{y_*} \ln \frac{y_* - y_0}{y_0} \frac{y}{y_* - y}.$$

Tu je  $y_*$  t.i. *nosilna kapaciteta sveta*, to je maksimalno možno število prebivalcev, ki jih prenese Zemlja (glej sliko 9).



SLIKA 9

Če bi poslali  $y_* \rightarrow \infty$  (tj. če omejitev ne bi bilo), bi v limiti dobili  $at = 1 - y_0/y$ , torej prejšnjo rešitev. Z zanesljivimi podatki za leti 1980 in 1990 določimo  $a = 0.0303$ ,  $y_0 = 4.450$  in tudi  $y_*$ . Po tem modelu bi dobili 5 milijard prebivalcev okrog leta 1987, 6 milijard leta 1998, 7 milijard leta 2008, 8 milijard leta 2018 in 9 milijard leta 2032. V resnici so napovedi zadnje čase nekoliko popravili (9 milijard šele okrog leta 2050). Krivulja ima prevoj ravno okrog leta 2004 (glej 9).

**Opomba.** Če oviramo eksponentno rast, dobimo dobro znano *logistično enačbo* oziroma *logistično krivuljo*:  $dy/dt = ay(1 - y/y_*)$  in  $1/y = 1/y_* + (1/y_0 - 1/y_*)e^{-at}$  (pri  $y_* \rightarrow \infty$  je  $y \rightarrow ae^{at}$ ). Sorodna je t.i. *eksponentno-arkustangensna rast*, ko imamo enačbo enako  $dy/dt = \frac{1}{4}ay_* \sin(\pi y/y_*)$ , rešitev pa  $y = \frac{2}{\pi}y_* \arctg(\tg \frac{\pi y_0}{2y_*} e^{\pi at/4})$ .

Zanimivo je preučevati podvojitveni čas  $\tau = t_2 - t_1$ , ko je  $y(t_2) = 2y(t_1)$ . Pri eksponentni rasti je konstanten:  $\tau = t_2 - t_1 = \ln 2/a$ . Pri koalicijski rasti pa se spreminja (povečuje) s časom, saj dobimo iz zgornje enačbe  $t_2 = \frac{1}{2a} + \frac{1}{2}t_1$  oziroma  $\tau = t_2 - t_1 = \frac{1}{2a} - \frac{1}{2}t_1$ . Tako je bil po osnovnem modelu koalicijske rasti podvojitveni čas okrog leta 1000 enak 512 let, leta 1650 še vedno 187 let, leta 1950 je znašal 37 let, leta 1990 pa še komaj 17 let (če bi model veljal še naprej, kar smo videli, da ni res, bi leta 2007 imeli dvakrat več prebivalcev (11.600 milijard) kot leta 1990, ko jih je bilo 5.801 milijard).

No, tudi v modelu ovirane koalicijske rasti se danes svetovno prebivalstvo vsako leto poveča za dobrih 100 milijonov. Če bi vse naselili na zaključenem teritoriju, bi to pomenilo, da bi vsako leto nastala nova velika država, ki se po številu prebivalcev uvrstila na 11 mesto (za Kitajsko, Indijo, ZDA, Indonezijo, Brazilijo, Rusijo, Pakistanom, Japonsko, Bangladešem in Nigerijo, kar je spisek prvih 10 največjih držav na svetu).

Vprašajmo se še, kako bi ocenili skupno število vseh ljudi, ki so kdajkoli v zgodovini, od pradavnine do danes, živeli na svetu. Uporabimo osnovni koalicijski model. Krivulja na sliki 8a pove trenutno številčno stanje prebivalstva na Zemlji ( $y(t)$  za vsak trenutek  $t$ ). Če funkcijo  $y$  integriramo od  $-\infty$  (no, recimo od  $t_0 = -1.000.000$  do trenutka  $t$ , dobimo kumulativno stanje

$$M(t) = \int_{t_0}^t y(s) ds = y_0 \int_{y_0}^t \frac{ds}{1 - as} = \frac{y_0}{a} \ln \frac{1 - at_0}{1 - at}.$$

Toda to je ploščina pod krivulo, merjena v enotah "oseba leto". Oceno za število prebivalcev dobimo, če upoštevamo, da je bila skozi zgodovino povprečna življenjska doba človeka okrog 25 let, zato moramo  $M$  še deliti s 25. Torej je kumulativno število prebivalcev do trenutka  $t$  enako  $Y(t) = M(t)/25 = 4M(t)/100$ . Rezultat (v milijardah) prikazuje tabela 2.

XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX	
- 5.000.000	5.4
-2.500.000	10.8
-100.000	17.9
-10.000	34.7
- 4.000	40.1
0	48,7
1000	54.0
1500	59.3
1650	62.0
1700	63.1
1800	66.0
1900	70.6
1950	47.7
1980	78.8
1990	80.8

Tabela 2

Zanimive so nekatere splošne ugotovitve. Drugi viri in izračuni navajajo, da je doslej živelo od 50 do 110 milijard, kar se ujema s pričujočimi izračuni. Danes živi približno 8% vseh doslej živečih ljudi. Vseh doslej živečih je bilo okrog 90 milijard, polovica v predzgodovini (pred letom -2000), polovica kasneje.

## 5. Stabilnost nelinearnih diferencialnih enačb in sistemov

Pojem stabilnosti je uvedel ruski matematik **Aleksander M. Ljapunov** (1857-1918), ki je stabilnost obravnaval na dva načina. Po prvi metodi je treba poznati rešitve sistema, po drugi metodi, ki si jo bomo na kratko ogledali, pa tega ni treba. Najprej potrebujemo nekaj definicij.

Kot doslej obravnavajmo nelinearni avtonomni sistem diferencialnih enačb  $dX/dt = F(X)$ . Predpostavimo, da so izpolnjeni pogoji eksistenčnega izreka, se pravi da je vsak začetni problem za začetni pogoj  $X(t_0) = X_0$  rešljiv in da rešitev obstaja na vsej realni osi  $\mathbb{R}$  ali vsaj na poltraku  $[t_0, \infty)$ .

**Definicija 1.** Rešitev  $Y$  začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(t_0) = Y_0$ , definirana za  $t \geq t_0$ , je *stabilna po Ljapunovu*, če za vsak  $\epsilon > 0$  obstaja  $\delta > 0$ , da za vsako drugo rešitev  $X$  z lastnostjo  $X(t_0) = X_0$  iz  $\|X_0 - Y_0\| < \delta$  sledi  $\|X(t) - Y(t)\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq t_0$ . Če poleg tega velja še  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|X(t) - Y(t)\| = 0$ , je  $Y$  *asimptotično stabilna* rešitev.

**Lokalna stabilnost ravnovesja  $\bar{X}$ :** Za vsak  $\epsilon > 0$  obstaja  $\delta > 0$ , da iz  $\|X_0 - \bar{X}\| < \delta$  sledi  $\|X(t) - \bar{X}\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq t_0$ .

**Lokalna asimptotična stabilnost ravnovesja  $\bar{X}$ :** Ravnovesje  $\bar{X}$  mora biti lokalno stabilno, poleg tega pa mora obstajati tak  $\gamma > 0$ , da iz neenakosti  $\|X_0 - \bar{X}\| < \gamma$  sledi  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|X(t) - \bar{X}\| = 0$ .

Ker lahko vsako kritično točko  $\bar{X}$  premaknemo v izhodišče z vpeljavo nove spremenljivke  $Y = X - \bar{X}$  in nove desne strani  $G(Y) = F(Y + \bar{X})$ , tako da je 0 kritična točka za sistem  $dY/dt = G(Y)$ , zadošča obravnavati stabilnost izhodišča. Velja namreč naslednje:

Za vsako rešitev začetnega problema  $dX/dt = F(X)$ ,  $X(t_0) = X_0$ , iz  $\|X_0 - \bar{X}\| < \delta$  sledi  $\|X(t) - \bar{X}\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq t_0$  natanko takrat, ko za vsako rešitev začetnega problema  $dY/dt = G(Y)$ ,  $Y(t_0) = Y_0$ , iz  $\|Y_0\| < \delta$  sledi  $\|Y(t)\| < \epsilon$  za vsak  $t \geq t_0$ . Podobno je z limito pri asimptotični stabilnosti.

### Druga (direktna) metoda Ljapunova

Imejmo avtonomni sistem diferencialnih enačb  $dX/dt = F(X)$  s kritično točko 0, se pravi, da je  $F(0) = 0$ . To bomo odslej vedno privzeli.

**Definicija 2.** Rekli bomo, da je skalarno polje  $V = V(X)$ , definirano v okolici točke 0, *funkcija Ljapunova*, če je  $V \in C^1$  in  $V(0) = 0$ .

Definiramo tudi *usmerjeni odvod skalarnega polja  $V$  vzdolž vektorskega polja  $F$* :

$$V' = \langle \text{grad } V, F \rangle = \langle \nabla V, F \rangle.$$

Ta usmerjeni odvod  $V'$  pomeni v primeru, ko je  $F(X) = dX/dt$ , ravno odvod skalarnega polja  $V$  po času  $t$ , torej

$$V'(X) = \langle \text{grad } V, F(X) \rangle = \langle \text{grad } V, dX/dt \rangle = dV(X)/dt.$$

Pri sistemu reda 2 je npr. za  $F(x, y) = (f(x, y), g(x, y))$  in skalarno polje  $V = V(x, y)$  res

$$\begin{aligned} V'(x, y) &= (\partial V / \partial x) f(x, y) + (\partial V / \partial y) g(x, y) = \\ &(\partial V / \partial x) dx/dt + (\partial V / \partial y) dy/dt = dV(x, y)/dt. \end{aligned}$$

**Definicija 3.** Funkcija  $V$  je *pozitivna* (*negativna*), če je  $V(X) \geq 0$  ( $V(X) \leq 0$ ) v okolici točke 0. Funkcija  $V$  je *pozitivno definitna* (*negativno definitna*), če je  $V(X) > 0$  ( $V(X) < 0$ ) za  $X \neq 0$  v okolici točke 0.

**Zgled.** Naj bo  $dX/dt = AX$ , kjer je  $A$  realna matrika, in za sebi adjungirano matriko  $B$  definirajmo  $V(X) = \langle BX, X \rangle$ . Potem je

$$V'(X) = \langle BdX/dt, X \rangle + \langle BX, dX/dt \rangle = \langle BAX, X \rangle + \langle BX, AX \rangle = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle.$$

Torej je  $V$  pozitivna (pozitivno definitna) funkcija natanko takrat, ko je  $B$  pozitivna (pozitivno definitna) matrika. Poleg tega je  $V'$  pozitivna (pozitivno definitna) funkcija natanko takrat, ko je  $A^T B + BA$  pozitivna (pozitivno definitna) matrika.

Oglejmo si dva izreka Ljapunova (o stabilnosti in o asimptotični stabilnosti).

**Izrek 1** (Ljapunov). *Če obstaja pozitivno definitna funkcija Ljapunova  $V$  z negativnim usmerjenim odvodom  $V' \leq 0$ , je 0 točka stabilnosti sistema diferencialnih enačb.*

**Dokaz.** Zaradi pozitivne definitnosti je  $V$  na sferi  $S_\epsilon = \{X; \|X\| = \epsilon\}$  navzdol omejena funkcija, torej  $V(X) \geq m > 0$  za  $\|X\| = \epsilon$ . Ker je  $V(0) = 0$ , obstaja tak  $\delta > 0$ , da iz  $\|X\| < \delta$  sledi  $V(X) < m$ . Naj bo  $\|X(0)\| < \delta$ ; potem je

$$V(X(t)) - V(X(0)) = \int_0^t V'(X(s)) ds \leq 0,$$

torej  $V(X(t)) \leq V(X(0)) < m$  za vsak  $t \geq 0$ . Tir ne zapusti krogle  $K_\epsilon = \{X; \|X\| < \epsilon\}$ , sicer bi zaradi zveznosti prečkal sfero  $S_\epsilon$  npr. v točki  $X(t_1)$ ,  $t_1 > 0$ , kjer bi torej veljalo  $V(X(t_1)) \geq m$ , kar je v nasprotju z zgornjo ugotovitvijo.

**Posledica.** *Če je  $V$  pozitivno definitna funkcija z lastnostjo  $V(0) = 0$  in konstantna vzdolž tira (tj. prvi integral sistema), je 0 stabilna točka.*

**Dokaz.** Zaradi konstantnosti vzdolž tira je  $V' = 0$  (tj.  $V' \leq 0$ ) in uporabimo izrek 1.

**Zgled.** Funkcija  $V(x, y) = y^2/2 + \omega_0^2(1 - \cos x)$  je pozitivna funkcija in hkrati prvi integral sistema  $dx/dt = y$ ,  $dy/dt = -\omega_0^2 \sin x$ . Ker je  $V(0, 0) = 0$ , je po posledici točka 0 stabilna.

**Izrek 2** (Ljapunov). *Če obstaja pozitivno definitna funkcija Ljapunova  $V$  z negativno definitnim usmerjenim odvodom  $V'$ , je 0 asimptotično stabilna točka.*

**Dokaz.** Stabilnost sledi iz izreka 1, saj so njegove predpostavke tudi zdaj izpolnjene. Pokazati moramo še, da je tudi  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|X(t)\| = 0$ .

Kot v dokazu izreka 1 za vsak dovolj majhen  $\epsilon > 0$  (tak, da so v krogli  $K_\epsilon$  izpolnjeni pogoji izreka) obstaja tak  $\delta > 0$ , tako da iz  $\|X\| < \delta$  sledi  $V(X) < m \leq \min\{V(X); \|X\| = \epsilon\}$ .

Če je  $\|X(0)\| < \delta$ , ostane tir tako kot prej v krogli  $K_\epsilon$ . Ker je  $\overline{K}_\epsilon = \{X; \|X\| \leq \epsilon\}$  kompaktna množica, obstaja zaporedje  $t_n \rightarrow \infty$  z lastnostjo  $X(t_n) \rightarrow P \in \overline{K}_\epsilon$  in zaradi zveznosti funkcije  $V$  tudi  $V(X(t_n)) \rightarrow V(P)$  in sicer je zaradi  $V' < 0$  ves čas  $V(X(t_n)) > V(P)$ . Pokazali bomo, da mora biti  $P = 0$ .

Denimo, da bi bilo  $P \neq 0$ . Potem bi veljalo  $V(P) > 0$  in  $V'(P) < 0$ , zato za dovolj majhen  $t > 0$  velja  $V(X(t; P)) < V(P)$ . (Tu je  $X = X(t; P)$  rešitev sistema  $dX/dt = F(X)$  pri pogoju  $X(0) = P$ ). Za dovolj velik  $n$  je  $X(t_n)$  dovolj blizu  $P$ , da je zaradi zvezne odvisnosti rešitve od začetnega pogoja tudi  $X(t; X(t_n))$  blizu  $X(t; P)$  in zato  $V(X(t; X(t_n))) < V(P)$ . Toda  $X(t; X(t_n)) = X(t + t_n)$  in za  $t_m > t + t_n$  velja zaradi padanja funkcije  $V$  vzdolž tira (saj je  $V' < 0$ ) neenakost  $V(P) < V(X(t_m)) < V(X(t + t_n))$ , kar je v nasprotju s prejšnjo oceno. To pomeni, da mora biti  $P = 0$ .

**Zgled.** Pri pravem dušenem nihanju matematičnega nihala (ko je  $\alpha > 0$ ) je sistem enak  $dx/dt = y$ ,  $dy/dt = -\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y$ . Izberemo isto funkcijo Ljapunova kot prej, se pravi funkcijo  $V(x, y) = y^2/2 + \omega_0^2(1 - \cos x)$ , in zdaj izračunamo  $V'(x, y) = -2\alpha y^2 < 0$  za  $y \neq 0$ . Torej je po izreku 2 točka  $(0,0)$  asimptotično stabilna.

**Opomba.** Za linearne sisteme velja tudi obrat izreka 2: Če je 0 asimptotično stabilna točka, vemo, da za vsako pozitivno definitno matriko  $C$  obstaja pozitivno definitna matrika  $B$ , da je  $A^T B + BA = -C$ . Torej je funkcija  $V(X) = \langle BX, X \rangle$  pozitivno definitna, njen usmerjeni odvod  $V'(X) = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle = -\langle CX, X \rangle$  pa negativno definiten.

Imamo tudi tri izreke o nestabilnosti.

**Izrek 3** (Ljapunov). Če obstaja funkcija Ljapunova  $V$ , ki v vsaki okolici točke 0 zavzame tudi pozitivne vrednosti in ima pozitivno definiten usmerjen odvod  $V'$ , je 0 nestabilna točka.

**Dokaz.** Naj leži krogla  $\overline{K}_\epsilon = \{X; \|X\| \leq \epsilon\}$  v območju pozitivne definitnosti odvoda  $V'$ . V vsaki okolici točke 0 lahko najdemo  $X_0$ , kjer je  $V(X_0) > 0$ . Začnimo v tej točki in predpostavimo, da tir ostane v  $\overline{K}_\epsilon$ .

Ker je  $V' > 0$ , je  $t \mapsto V(X(t))$  naraščajoča funkcija časa  $t$ , zato velja  $V(X(t)) \geq V(X_0)$  za  $t \geq 0$ . Tir leži v kompaktni množici  $\overline{K}_\epsilon \cap \{X; V(X) \geq V(X_0)\}$ . Ker ta množica ne vsebuje točke 0, je  $V'$  kot pozitivno definitna funkcija na njej navzdol omejena, se pravi da obstaja  $m' > 0$  z lastnostjo  $V'(X) \geq m'$  za vsak  $X \in \overline{K}_\epsilon \cap \{X; V(X) \geq V(X_0)\}$ . To velja tudi na tiru, zato dobimo oceno

$$V(X(t)) - V(X_0) = \int_0^t V'(X(s)) ds \geq m' t \text{ za vsak } t \geq 0.$$

Toda tak tir ne more ostati v kompaktni množici  $K_\epsilon$ ; torej je točka 0 nestabilna.

**Zgled.** Sistem  $dx/dt = y$ ,  $dy/dt = -\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y$  s kritično točko  $(\pi, 0)$  spremenimo s substitucijo  $x \rightarrow x + \pi$ ,  $y \rightarrow y$  v sistem  $dx/dt = y$ ,  $dy/dt = \omega_0^2 \sin x - 2\alpha y$  s kritično točko  $(0, 0)$ . Zdaj vzamemo funkcijo Ljapunova  $V(x, y) = \alpha x^2 + xy$  in izračunamo

$$V'(x, y) = (2\alpha x + y)y + x(\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y) = y^2 + \omega_0^2 x \sin x.$$

Ker zavzame funkcija  $V$  pozitivne vrednosti v poljubni bližini točke  $(0,0)$  in je  $V'(x, y) > 0$  za  $x^2 + y^2 \neq 0$ , je po zgornjem izreku  $(0,0)$  nestabilna točka za spremenjeni sistem oziroma  $(\pi, 0)$  nestabilna točka za prvotni sistem.

**Izrek 4** (Ljapunov). Če obstaja funkcija Ljapunova  $V$ , ki v vsaki okolici točke 0 zavzame tudi pozitivne vrednosti in je  $V' = \alpha V + W$ , kjer je  $\alpha > 0$  in  $W \geq 0$ , je 0 nestabilna točka.

**Dokaz.** Pogoji naj veljajo v krogli  $\overline{K}_\epsilon = \{X; \|X\| \leq \epsilon\}$ . Kot prej začnimo v točki  $X_0$ , kjer je  $V(X_0) > 0$  in denimo, da tir ostane v  $\overline{K}_\epsilon$ .

Vzdolž tira je  $V'(X(t)) - \alpha V(X(t)) = W(X(t))$  oziroma

$$\frac{d}{dt}[V(X(t))e^{-\alpha t}] = W(X(t))e^{-\alpha t}.$$

Z integracijo dobimo  $V(X(t))e^{-\alpha t} - V(X_0) = \int_0^t W(X(s))e^{-\alpha s} ds \geq 0$ , torej  $V(X(t)) \geq V(X_0)e^{\alpha t}$  za vsak  $t \geq 0$ . Tak tir ne ostane v  $K_\epsilon$ , zato je 0 nestabilna točka.

**Opomba.** Za linearen sistem  $dX/dt = AX$ , kjer ima  $A$  vsaj eno lastno vrednost z realnim delom  $\operatorname{Re} \lambda > 0$ , velja tudi obratno, saj vemo, da v primeru nestabilnosti za matriko  $A$  obstaja nestabilna sebi adjungirana matrika  $B$  z vsaj eno lastno vrednostjo s pozitivnim realnim delom in število  $\alpha > 0$ , da je  $A^T B + BA = \alpha B + C$ , kjer je  $C$  pozitivno definitna matrika (glej posledico trditve 3 iz razdelka 2). Torej je

$$V'(X) = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle = \alpha \langle BX, X \rangle + \langle CX, X \rangle = \alpha V(X) + W(X),$$

kjer je  $V(X) = \langle BX, X \rangle$  in  $W(X) = \langle CX, X \rangle$ , oziroma  $V' = \alpha V + W$ ,  $\alpha > 0$ .

**Izrek 5** (Četajev). *Točka 0 je nestabilna, če obstaja funkcija Ljapunova  $V$  z lastnostmi:*

- (i) *v vsaki okolici točke 0 zavzame  $V$  pozitivne vrednosti,*
- (ii) *iz  $V(X) > 0$  sledi  $V'(X) > 0$ ,*
- (iii) *za vsak  $\alpha > 0$  obstaja tak  $\beta > 0$ , da iz  $V(X) > \alpha$  sledi  $V'(X) > \beta$ .*

**Dokaz.** Naj bo  $\overline{K}_\epsilon$  v območju, kjer velja izrek. Po točki (i) lahko v vsaki okolici točke 0 najdemo tak  $X_0$ , da je  $\alpha = V(X_0) > 0$ . Potem je zaradi zveznosti funkcija  $V > 0$  tudi v okolici točke  $X_0$  in zaradi (ii) je tam tudi  $V' > 0$ . Torej je  $t \mapsto V(X(t))$  naraščajoča funkcija časa  $t$ , zato velja  $V(X(t)) > \alpha$  za vsak  $t > 0$ .

Po točki (iii) je potem tudi  $V'(X(t)) > \beta$  za neko konstanto  $\beta > 0$ . Dobimo

$$V(X(t)) = V(X_0) + \int_0^t V'(X(s))ds > \alpha + \beta t.$$

Tir torej zapusti kroglo  $\overline{K}_\epsilon$  in 0 je nestabilna točka.

**Zgled:**  $dx/dt = x^5 + y^3$ ,  $dy/dt = x^3 + y^5$ ; kritične točke so  $(0, 0)$ ,  $(1, -1)$ ,  $(-1, 1)$ , ogledajmo si samo prvo. Izberimo  $V = x^4 - y^4$ . Potem je

$$V' = \langle \text{grad}V, F \rangle = 4x^3(x^5 + y^3) - 4y^3(x^3 + y^5) = 4(x^8 - y^8) = 4(x^4 + y^4)V.$$

Nobena od funkcij,  $V$  in  $V'$ , ni definitna funkcija. Vendar lahko v poljubni bližini točke 0 dobimo točko, v kateri je  $V > 0$ . Ker je poleg tega  $V' > 0$ , če je  $V > 0$ , sta pogoja (i) in (ii) izreka 3 izpolnjena. Če pa je  $V > \alpha > 0$ , je celo

$$V' = 4(x^4 + y^4)V = 4(x^4 - y^4)V + 8y^4V \geq 4V^2 > 4\alpha^2.$$

Tudi točka (iii) je torej izpolnjena, če izberemo  $\beta = 4\alpha^2$ . To pomeni, da je tu 0 nestabilna točka.

### Primerjava z linearnim približkom

Naj bo točka 0 kritična točka avtonomnega nelinearnega sistema  $dX/dt = F(X)$  (vedno lahko dosežemo, da je to točka 0). Nadalje naj bo  $F$  odvedljiva funkcija v 0, tako da obstaja odvod  $A = F'(0) : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  (torej je  $A$  Jacobijeva matrika funkcije  $F$  v točki 0). Zapišimo

$$F(X) = AX + G(X), \quad G(X)/\|X\| \rightarrow 0 \quad (X \rightarrow 0).$$

**Zgled** ( $n=2$ ):  $dx/dt = f(x, y) = ax + by + f_1(x, y)$ ,  $dy/dt = g(x, y) = cx + dy + g_1(x, y)$ , kjer  $f_1(x, y)/\sqrt{x^2 + y^2} \rightarrow 0$  in  $g_1(x, y)/\sqrt{x^2 + y^2} \rightarrow 0$  ( $x, y \rightarrow 0$ ).

Naj bo  $B$  sebi adjungirana matrika in  $V(X) = \langle BX, X \rangle$ . Potem je

$$V'(X) = \langle BdX/dt, X \rangle + \langle BX, dX/dt \rangle = \langle B(AX + G(X)), X \rangle + \langle BX, AX + G(X) \rangle = \\ \langle (A^T B + BA)X, X \rangle + \langle BG(X), X \rangle + \langle BX, G(X) \rangle = V_0(X) + V_1(X),$$

kjer je  $V_0(X) = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle$  in  $V_1(X) = \langle BG(X), X \rangle + \langle BX, G(X) \rangle$ .

**Trditev 1.** *Če je  $V_0$  pozitivno (negativno) definitna funkcija, je tudi  $V'$  pozitivno (negativno) definitna funkcija.*

**Dokaz.** Seveda je  $V'(0) = V_0(0) = 0$ . Po zgornjem je

$$|V'(X) - V_0(X)| = |V_1(X)| \leq 2\|B\|\|G(X)\|\|X\|.$$

Ker zaradi odvedljivosti funkcije  $F$  za vsak  $\epsilon > 0$  obstaja tak  $\delta > 0$ , da iz  $\|X\| < \delta$  sledi  $\|G(X)\| \leq \|X\|\epsilon$ , dobimo za take  $X$  oceno  $|V'(X) - V_0(X)| \leq 2\|B\|\|X\|^2\epsilon$ .

Če je  $V_0$  pozitivno definitna funkcija, velja  $V_0(X) \geq m\|X\|^2$  za neko konstanto  $m > 0$ . Če je še  $\epsilon$  tako majhen, da je  $2\|B\|\epsilon < m$ , je tudi

$$V'(X) \geq V_0(X) - 2\|B\|\epsilon\|X\|^2 \geq (m - 2\|B\|\epsilon)\|X\|^2$$

za vsak  $\|X\| < \delta$ . Torej je  $V'$  pozitivno definitna funkcija.

Podobno dokažemo primer negativne definitnosti.

Obratno ne velja. Pri pogoju  $V' \geq 0$  ali celo  $V' > 0$  za  $\|X\| \neq 0$  lahko sklepamo le  $V_0(X) \leq 0$  oziroma  $A^T B + BA \geq 0$  (ni negativnih lastnih vrednosti, lahko pa so enake 0).

**Zgled.** Naj bo  $F(X) = AX + \|X\|^2 X$ , kjer je  $A^T = -A$  poševno simetrična matrika. Izberimo  $B = I$ , torej  $V(X) = \langle X, X \rangle$ . V tem primeru je  $V_0(X) = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle = 0$ ,  $V_1(X) = 2\langle G(X), X \rangle = 2\|X\|^4$  in  $V'(X) = V_1(X) = 2\|X\|^4 > 0$  za  $X \neq 0$ . Funkcija  $V_0$  ni pozitivno definitna.

**Izrek 6 (o linearnem približku).** *Dinamični sistem naj bo oblike  $dX/dt = F(X)$ , kjer je  $F(X) = AX + G(X)$  in  $A = F'(0)$ . Nadalje naj bo  $V(X) = \langle BX, X \rangle$ , kjer je  $B$  sebi adjungirana matrika, in  $V' = V_0 + V_1$ ,  $V_0(X) = \langle (A^T B + BA)X, X \rangle$  in  $V_1(X) = \langle BG(X), X \rangle + \langle G(X), BX \rangle$ .*

(a) *Če je  $A$  asimptotično stabilna matrika, je 0 asimptotično stabilna točka nelinearnega sistema  $dX/dt = F(X)$ .*

(b) *Če ima (nestabilna) matrika  $A$  vsaj eno lastno vrednost s pozitivnim realnim delom, je 0 nestabilna točka nelinearnega sistema  $dX/dt = F(X)$ .*

**Dokaz.** (a) Zaradi asimptotične stabilnosti matrike  $A$  obstaja za vsako pozitivno definitno matriko  $C$  taka pozitivno definitna matrika  $B$ , da je  $A^T B + BA = -C$ . Torej je ustrezna  $V$  pozitivno definitna funkcija Ljapunova, ustrezna  $V_0$  in zato po trditvi 1 tudi  $V'$  negativno definitna funkcija. Po drugem izreku Ljapunova o stabilnosti je 0 asimptotično stabilna točka.

(b) Če ima  $A$  eno lastno vrednost z realnim delom  $Re\lambda > 0$ , obstaja po posledici izreka 2 iz 2. razdelka pozitivno definitna matrika  $C$ , sebi adjungirana nestabilna obrnljiva matrika  $B$  z vsaj eno lastno vrednostjo s pozitivnim realnim delom in številu  $\alpha > 0$ , da je  $A^T B + BA = \alpha B + C$ . To pomeni, da zavzame  $V$  pozitivne vrednosti v poljubni okolici točke 0, odvod pa je enak  $V' = V_0 + V_1 = \alpha V + W$ , kjer je  $W(X) = \langle CX, X \rangle + V_1(X)$ . Ker je  $C$  pozitivno definitna matrika, je podobno kot  $V'$  v trditvi 1 tudi  $W$  pozitivno definitna funkcija. Potem je 0 po drugem izreku Ljapunova o nestabilnosti (izrek 4) nestabilna točka sistema.

**Zgled (Dušeno nihanje).** Naj bo  $0 < \alpha < \omega_0$  in  $dx/dt = y$ ,  $dy/dt = -\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y$ , tako da sta npr. kritični točki  $(0, 0)$  in  $(\pi, 0)$ . Tu je

(i)  $A = F'(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -\omega_0^2 & -2\alpha \end{bmatrix}$ . Lastni vrednosti sta  $\lambda_1 = -\alpha + i\beta$ ,  $\lambda_2 = -\alpha - i\beta$ , kjer je  $\beta = \sqrt{\omega_0^2 - \alpha^2}$ , torej sta  $Re\lambda_1 < 0$ ,  $Re\lambda_2 < 0$ , matrika  $A$  asimptotično stabilna in 0 asimptotično stabilna točka.

(ii)  $A = F'(\pi, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \omega_0^2 & -2\alpha \end{bmatrix}$ . Lastni vrednosti sta  $\lambda_1 = -\alpha + \sqrt{\alpha^2 + \omega_0^2} > 0$ ,  $\lambda_2 = -\alpha - \sqrt{\alpha^2 + \omega_0^2} < 0$ , matrika  $A$  asimptotično nestabilna (ena lastna vrednost je pozitivna) in 0 nestabilna točka.

Kritični primer, ki ga je veliko težje obravnavati je primer, ko za vsako lastno vrednost matrike  $A = F'(0)$  velja  $Re\lambda \leq 0$ .

## Lokalna stabilnost pri sistemih prvega in drugega reda

Po izreku o linearnem približku je vedenje nelinearnega sistema v okolici ravnovesja  $\bar{X}$  odvisno od njegove linearizacije v okolici  $\bar{X}$ , torej od Jacobijeve matrike  $J$ .

### (A) Sistemi z eno enačbo

To so diferencialne enačbe prvega reda, smo jih že obravnavali. Jacobijeva matrika je tedaj reda 1:  $J(x) = (f'(x))$ , stabilnost pa odvisna od predznaka  $f'(\bar{x})$ , kjer je  $\bar{x}$  kritična točka.

**Izrek 7** (hiperbolični primer, ko  $f'(\bar{x}) \neq 0$ ): Naj bo odvod  $f'$  zvezna funkcija na intervalu  $I$ , ki vsebuje kritično točko  $\bar{x}$ . Potem je ravnovesje  $\bar{x}$  lokalno asimptotično stabilno, če je  $f'(\bar{x}) < 0$ , in nestabilno, če je  $f'(\bar{x}) > 0$ .

**Dokaz.** Označimo  $y = x - \bar{x}$ , kjer je  $f(\bar{x}) = 0$ . Torej je

$$dy/dt = dx/dt = f(x) = f(y + \bar{x}) = f'(\bar{x})y + g(y),$$

kjer  $g(y)/y \rightarrow 0$  ( $y \rightarrow 0$ ) oziroma  $|g(y)| \leq \epsilon|y|$  za  $|y| < \delta$ . Potem velja za dovolj majhen  $t > 0$  (kot pri reševanju nehomogene linearne enačbe)

$$y(t) = e^{f'(\bar{x})t}y_0 + \int_0^t e^{f'(\bar{x})(t-s)}g(y(s))ds,$$

zato imamo oceno

$$|y(t)| \leq e^{f'(\bar{x})t}|y_0| + \int_0^t e^{f'(\bar{x})(t-s)}\epsilon|g(y(s))|ds.$$

Naj bo zdaj  $f'(\bar{x}) < 0$ ; označimo  $b = -f'(\bar{x})$  in izberimo  $\epsilon > 0$  tako majhen, da je  $\epsilon < b$ . Poleg tega naj bo  $t$  tako majhen, da je  $|y(s)| < \delta$  za  $0 \leq s \leq t$ .

Potem je zadnji integral manjši ali enak  $\int_0^t e^{bs}e^{-bt}\epsilon|y(s)|ds$  in velja ocena

$$e^{bt}|y(t)| \leq |y_0| + \int_0^t \epsilon e^{bs}|y(s)|ds.$$

Po Gronwallovi neenakosti, kjer izberemo  $u(t) = \epsilon$  in  $v(t) = e^{bt}|y(t)|$ , je potem  $e^{bt}|y(t)| \leq |y_0|e^{\epsilon t}$  oziroma  $|y(t)| \leq |y_0|e^{(-b+\epsilon)t}$ . Odtod takoj sledi asimptotična stabilnost ravnovesja  $\bar{x}$  v primeru  $f'(\bar{x}) < 0$ . Nestabilnost v primeru  $f'(\bar{x}) > 0$  dokažemo podobno.

Izrek 7, ki smo ga dokazali z uporabo Gronwallove neenakosti, je seveda tudi neposredna posledica izreka 6 o linearnem približku. Kot koristno uporabo izreka 7 si oglejmo nekaj preprostih primerov rasti ene same populacije. Včasih lahko tudi pri njih uporabimo funkcijo Ljapunova, a bomo to večkrat storili kasneje pri sistemih drugega reda.

## Modeli populacijske rasti

(1) **Malthusov model** (Thomas Malthus 1755-1845, angleški ekonomist):

Imamo preprosto avtonomno linearno enačbo prvega reda  $dx/dt = ax$ ,  $a \neq 0$ . Edino ravnovesje je  $\bar{x} = 0$ , rešitev  $x(t) = x(0)e^{at}$ . Glede stabilnosti lahko uporabimo izrek 2: Ker je  $f'(0) = a$ , imamo eksponentna rast pri  $a > 0$  in eksponentni upad pri  $a < 0$ ; prvo pride v poštev pri naravni rasti, drugo npr. pri radioaktivnem razpadu (glej zgled (a) v prejšnjem razdelku) ipd. Podvojitveni oziroma razpolovni čas (to je čas, ki je potreben, da se začetna količina podvoji oziroma razpolovi), je pri tem modelu konstanten in znaša  $t = \ln 2/|a|$ .

Neomejena eksponentna rast ponavadi ne traja dolgo zaradi različnih zaviralnih faktorjev, zato je tudi Malthusov model uporaben le lokalno. Običajno ga nadomesti ta ali drugi model *omejene rasti*.

(2) **Logistični model** (Peter Verhulst 1804-1849, belgijski matematik):

Če v prejšnjem modelu zahtevamo, da je koeficient  $a$  odvisen od stanja, torej  $a = a(x)$ , dobimo nelinearno avtonomno diferencialno enačbo  $dx/dt = a(x)x$ . V posebnem primeru, ko je  $a(x) = r(1 - x/K)$ , je ta enačba logistična:  $dx/dt = rx(1 - x/K)$ .

Rešitev  $x(t) = x(0)K/(x(0) + (K - x(0))e^{-rt})$  poiščemo s separacijo spremenljivk ali s substitucijo  $x = 1/y$ , ki privede do linearne diferencialne enačbe prvega reda  $dy/dt + ry = r/K$  z rešitvijo  $y = (1/x(0) - 1/K)e^{-rt} + 1/K$ . Enačba ima ravnovesji 0 in  $K$ . Ker je za funkcijo  $f(x) = rx(1 - x/K)$  odvod enak  $f'(x) = r - 2rx/K$ , dobimo  $f'(0) = r$  in  $f'(K) = -r$ ; torej je 0 nestabilno in  $K$  lokalno asimptotično stabilno ravnovesje (izrek 7).

### (3) Koalicijski model:

To je model  $dx/dt = ax^2$ ,  $a > 0$ , oziroma  $dx/dt = a(x)x$ , kjer je  $a(x) = ax$ . Rešitev je  $x(t) = x(0)/(1 - ax(0)t)$  in ima ima pol pri  $t = 1/ax(0)$ , kar pomeni, da se trajektorija ne more nadaljevati v neskončnost (desna stran ni Lipschitzova funkcija povsod na  $\mathbb{R}$ ).

Koalicijski model je npr. uporaben v demografiji, kjer so podatki o rasti svetovnega prebivalstva od srednjega veka dalje pokazali, da se jim bolj prilega koalicijski model kot npr. Malthusov model (glej podrazdelek (b) v razdelku 4). V zadnjih dvajsetih letih pa podatki odstopajo tudi od koalicijskega modela, zato ga za bodoče napovedi gibanja populacije nadomestimo s koalicijskim modelom z zaviralnim faktorjem (glej razdelek 4).

### (4) Gompertzov model (Benjamin Gompertz 1779-1865, angleški aktuar):

V običajni formulaciji modela nastopa neavtonomna linearna diferencialna enačba (ki nima konstantnih koeficientov)  $dx/dt = ke^{-\alpha t}x$ ,  $k, \alpha > 0$ , oziroma  $dx/dt = a(t)x$ , kjer je  $a(t) = ke^{-\alpha t}$ . Rešitev  $x(t) = x(0)e^{k(1-e^{-\alpha t})/\alpha}$  takoj dobimo s separacijo spremenljivk. Iz nje pa najdemo  $a = a(t) = ke^{-\alpha t} = k - \alpha \ln x(t)/x(0)$ ; torej reši  $x$  tudi (nelinearno) avtonomno enačbo  $dx/dt = (k - \alpha \ln x/x(0))x$ , ki ima dve ravnovesji:  $\bar{x} = 0$  in  $\bar{x} = x(0)e^{k/\alpha}$ . Ker za funkcijo  $f(x) = kx - \alpha x \ln(x/x(0))$ , velja  $f'(x) = k - \alpha - \alpha \ln(x/x(0))$ , po izreku 7 odkrijemo  $f'(0) = \infty$  (nestabilnost) in  $f'(x(0)e^{k/\alpha}) = -\alpha$  (asimptotična stabilnost). Podvojitveni čas  $\ln 2/a(t) \rightarrow \infty$  se zdaj spreminja, ni konstanten.

Gompertzov model se uporablja npr. pri modeliranju rasti tumorjev, pa tudi v ekonomiji, npr. pri rasti državnega dolga, v tehnologiji (razvoj novih tehnologij, širjenje inovacij) itd. Primerjaj npr. razdelek 15 v knjigi [4].

### (5) Alleejev model (Warder Clyde Allee 1885-1955, ameriški zoolog):

Model se glasi  $dx/dt = x(a + bx + cx^2)$ ,  $a < 0$ ,  $b > 0$ ,  $c < 0$  in  $b^2 > 4ac$ , oziroma  $dx/dt = a(x)x$ , kjer je  $a(x) = a + bx + cx^2$ . Ravnovesja so 0 (asimptotično stabilno),  $\alpha > 0$  (nestabilno),  $\beta > 0$  (asimptotično stabilno), kjer sta  $\alpha, \beta$  ( $\alpha < \beta$ ) korena enačbe  $a + bx + cx^2 = 0$ . Stabilnost ugotovimo po izreku 7: za funkcijo  $f(x) = x(a + bx + cx^2)$  je  $f'(x) = a + 2bx + 3cx^2$  in zato  $f'(0) = a < 0$ ,  $f'(\alpha) > 0$  in  $f'(\beta) < 0$ .

V zvezi s tem modelom omenimo ti. *Alleejev efekt*: zmanjšanje prilagojenosti in upad populacije pod nekim pragom gostote (ko je zmanjšano število možnih kontaktov); pogosta posledica je izumrtje populacije.

Omenjene modele lahko predstavimo grafično s ti. *faznimi linijskimi diagrami*:

Namesto celotnega polja smeri v ravnini lahko opazujemo samo polje na realni osi. Na posameznih odsekih med kritičnimi točkami s puščicami označimo smer polja.

Malthus:  $\text{---} < \text{---} 0 \text{---} > \text{---} (a > 0), \text{---} > \text{---} 0 \text{---} < \text{---} (a < 0)$

Gompertz:  $\text{---} < \text{---} 0 \text{---} > \text{---} x(0)e^{k/\alpha} \text{---} < \text{---}$

Koalicijski:  $\text{---} < \text{---} 0 \text{---} > \text{---} (a > 0), \text{---} > \text{---} 0 \text{---} < \text{---} (a < 0)$

Logistika:  $\text{---} < \text{---} 0 \text{---} > \text{---} K \text{---} < \text{---}$

Allee:  $\text{---} > \text{---} 0 \text{---} < \text{---} \alpha \text{---} > \text{---} \beta \text{---} < \text{---}$

**Logistična enačba (še enkrat):** Stabilnost enačbe  $dx/dt = rx(1 - x/K)$ ,  $r, K > 0$ , obravnavajmo še z uporabo druge metode Ljapunova.

Za pozitivno ravnovesje je funkcija Ljapunova npr. enaka  $V(x) = (x - K)^2$ , saj je  $V \in C^1$  in  $V(K) = 0$ . Pogoji drugega izreka Ljapunova o stabilnosti (izreka 2) so izpolnjeni, saj je  $V > 0$  na  $\mathbb{R}_+$  razen pri  $K$ ,  $V' = 2(x - K)dx/dt = 2(x - K)rx(1 - x/K) = -2rx(x - K)^2/K < 0$  za  $x \neq K$ . Torej je za pozitivne začetne pogoje ravnovesje  $K$  po izreku 2 globalno asimptotično stabilno.

Ravnovesje 0 pa ni stabilno. Lahko izberemo npr. funkcijo  $V(x) = x^2$  in dobimo  $V'(x) = 2rx^2(1 - x/K)$ , tako da lahko uporabimo prvi izrek Ljapunova o nestabilnosti (izrek 3).

### Model žetve (model lova)

V zvezi z logistično enačbo si oglejmo še *problem žetve* oziroma *lova*, podobno kot smo imeli pri diskretnih modelih. Cilj je seveda maksimalni donos pri ohranitvi populacije.

#### (a) Konstantna žetev

Model:  $dx/dt = rx(1 - x/K) - e$ ,  $e > 0$ .

Funkcija  $f(x) = rx(1 - x/K)$  je največja pri  $x = K/2$  in sicer enaka  $rK/4$ . Če je  $e < rK/4$ , sta dve pozitivni ravnovesji  $\bar{x}_1$  in  $\bar{x}_2$ ,  $\bar{x}_1 < \bar{x}_2$ , pri  $e = rK/4$  eno samo, pri  $e > rK/4$  pa pozitivnega ravnovesja ni (rešitve bi zaradi  $dx/dt \leq rK/4 - e$  in posledično  $x(t) \leq x(0) + (rK/4 - e)t$  postale negativne, kar biološko ni sprejemljivo).

Naj bo  $e < rK/4$ . Tedaj je  $\bar{x}_1$  nestabilno in  $\bar{x}_2$  stabilno ravnovesje. Izračunajmo drugo (odvisno je od  $e$ ):  $\bar{x}_2(e) = K(1 + \sqrt{1 - 4e/rK})/2$ .

Vpeljimo še eno karakteristiko, namreč *čas okrevanja (regeneracije)* po žetvi oziroma lovu. To je čas  $t_R(e)$ , potreben, da doseže razlika  $\tilde{x} = x - \bar{x}$  z začetno vrednostjo razmerje  $\tilde{x}(t_R(e))/\tilde{x}(0) = e^{-1}$ . Za razliko  $\tilde{x}$  dobimo z linearizacijo funkcije  $f(x) = rx(1 - x/K) - e$  diferencialno enačbo

$$d\tilde{x}/dt \approx -r\tilde{x}\sqrt{1 - 4e/rK}.$$

Ločimo spremenljivke, integriramo od 0 do  $t_R(e)$  in najdemo čas okrevanja

$$t_R(e) \approx 1/(r\sqrt{1 - 4e/rK}).$$

Kadar ni lova (pri  $e_0 = 0$ ), je  $t_R(0) \approx 1/r$ , torej imamo  $t_R(e) \approx t_R(0)/\sqrt{1 - 4e/rK}$ . Vidimo, da velja  $t_R(e) \rightarrow \infty$ , ko  $e \rightarrow rK/4$ .

#### (b) Proporcionalna žetev (konstanten napor)

Model je zdaj:  $dx/dt = rx(1 - x/K) - ex = rx(1 - e/r - x/K)$ .

Pozitivno ravnovesje  $\bar{x} = K(1 - e/r)$  obstaja, če je  $e < r$  (nad pragom  $e > r$  ni pozitivnega ravnovesja, imamo iztrebljenje populacije). Donos je tedaj  $d(e) = e\bar{x} = eK(1 - e/r)$ ; maksimalni donos  $\max d(e)$  dobimo, ko je  $e = r/2$ , torej  $d_{max} = rK/4$  oziroma  $\bar{x} = K/2$ .

Za  $\tilde{x} = x - \bar{x}$  dobimo to pot linearizirano enačbo

$$d\tilde{x}/dt = dx/dt = rx(\bar{x} - x)/K \approx -r\tilde{x}\bar{x}/K = -(r - e)\tilde{x}.$$

Kot prej ločimo spremenljivke in integrirajmo po času od 0 do  $t_R(e)$ . Dobimo  $-1 = \ln(\tilde{x}(t_R)/\tilde{x}(0)) \approx -(r - e)t_R(e)$  oziroma čas okrevanja

$$t_R(e) \approx 1/(r - e).$$

Ko ni lova (ko je  $e = 0$ ), imamo  $t_R(0) \approx 1/r$ . Večji ko je  $e$ , večji je čas okrevanja; pri maksimalnem donosu, ko je  $e = r/2$ , je  $t_R(e) \approx 2t_R(0)$ .

Torej je pri maksimalnem donosu potreben približno dvakrat daljši čas okrevanja kot takt, ko (skoraj) ni lova. Kljub temu je to bolje kot prej, ko se je čas okrevanja podaljšal v neskončno. To je dodaten razlog, da konstantna žetev biološko ni tako sprejemljiva kot proporcionalna.

### Metapopulacijski model

Enaka nelinearna diferencialna enačba kot pri proporcionalnem modelu žetve nastopa tudi pri modelu, kjer je dana populacija osebkov iste vrste razdeljena v več lokalnih populacij, ki so med seboj prostorsko ločene. Za tako populacijo se je uveljavil izraz *metapopulacija*. Prvi ga je uporabil **Richard Levins** leta 1970 in konstruiral preprost model.

Vsako območje je bodisi naseljeno z verjetnostjo  $p(t)$  bodisi nenaseljeno z verjetnostjo  $1 - p(t)$  (drugače rečeno:  $p(t)$  je delež naseljenih in  $1 - p(t)$  delež nenaseljenih območij). Stanje se lahko s časom spreminja, kar uravnavata dva parametra:  $c$  za naselitev (kolonizacijo) in  $e$  za izselitev (emigracijo).

**Levinsov model** se potem glasi

$$dp/dt = cp(1 - p) - ep.$$

Obstajata dve ravnovesji,  $\bar{p} = 0$  (vsa območja so prazna) in  $\bar{p} = 1 - e/c$  (del območij je naseljen). Kadar je  $c \leq e$  (klonizacija je manjša od emigracije), je ničelno ravnovesje asimptotično stabilno, neničelno nestabilno. Kadar pa je  $e < c$ , je asimptotično stabilno neničelno ravnovesje in na koncu ostane nek del območij naseljen.

Z razdelitvijo nenaseljenih območij v več kategorij (npr. naseljive in nenaseljive) lahko izpeljemo tudi metapopulacijske modele višjih redov (glej npr. [1]).

## (B) Sistemi z dvema enačbama

Pri sistemu dveh nelinearnih diferencialnih enačb

$$\begin{aligned} dx/dt &= f(x, y), \\ dy/dt &= g(x, y) \end{aligned}$$

si bomo pomagali z linearnim približkom. Jacobijeva matrika je reda 2 in jo bomo označili kar s črko  $J$ . Karakteristični polinom se potem glasi  $\lambda^2 - \text{tr}(J)\lambda + \det(J)$ .

**Izrek 8.** Naj bodo vsi parcialni odvodi funkcij  $f$  in  $g$  zvezni v okolici ravnovesja  $\bar{X}$ . Le-to je asimptotično stabilno, če je v njem  $\text{tr}(J) < 0$ ,  $\det(J) > 0$ , in nestabilno, če je  $\text{tr}(J) > 0$  ali  $\det(J) < 0$ .

**Dokaz.** Uporabimo Routh-Hurwitzov potreben in zadosten pogoj, da imata lastni vrednosti matrike  $J$  negativna realna dela.

Tip neravnovesja je pri linearizaciji sistema jasen (glej klasifikacijo), pri originalnem nelinearnem sistemu je lahko nekoliko drugačen:

(i) Če je npr.  $\det(J) = 0$ , pri linearnem sistemu ravnovesje 0 ni izolirano, pri nelinearnem je lahko tudi neizolirano; če pa je ravnovesje izolirano, je lahko karkoli: vozal, fokus ali sedlo.

(ii) Če je npr.  $\text{tr}(J) = 0$  in  $\det(J) > 0$ , ima linearen sistem čisto imaginarne lastne vrednosti (center), pri nelinearnem pa je ustrezno ravnovesje lahko center ali fokus ali pa t.i. *center-fokus*. Tedaj imamo zaporedje ciklov  $\Gamma_n \rightarrow \bar{X}$ , z  $\Gamma_{n+1}$  znotraj  $\Gamma_n$ , kjer se vsaka trajektorija, ki leži med  $\Gamma_n$  in  $\Gamma_{n+1}$  spiralno približuje enemu ali drugemu ciklu, ko  $t \rightarrow \pm\infty$  (glej npr. [30]). Pri polinomskih oziroma analitičnih sistemih, ki jih tu izključno obravnavamo, pa ta pojav ni možen.

(iii) Če je  $\text{tr}(J)^2 = 4\det(J)$  je pri linearnem sistemu to meja med realnimi in kompleksnimi lastnimi vrednostmi, pri nelinearnem pa je lahko fokus ali vozal.

Tudi pri nelinearnem sistemu rečemo, da je ravnovesje *hiperbolično*, če imajo vse lastne vrednosti Jacobijeve matrike od 0 različne realne dele.

**Zgled** (ki ga že poznamo):

$$\begin{aligned} dx/dt &= y(x - 1), \\ dy/dt &= x(2 - y). \end{aligned}$$

Ravnovesji sta:  $(0, 0)$ ,  $(1, 2)$  in Jacobijeva matrika:  $J = \begin{bmatrix} y & x - 1 \\ 2 - y & -x \end{bmatrix}$ . Dobimo

$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ 2 & 0 \end{bmatrix}$ , (imaginarne lastne vrednosti, center), tedaj ima tudi nelinearni

sistem center, in  $J(1, 2) = \begin{bmatrix} 2 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}$  (nestabilno sedlo), nelinearni sistem ima tudi sedlo.

V tem primeru lahko tudi hitro vidimo, kaj je primerna funkcija Ljapunova.

Za točko  $(0, 0)$ , kjer si z izrekom o linearnem približku ne moremo pomagati, lahko vzamemo funkcijo

$$V(x, y) = 2 \ln 2 - x - \ln(1 - x) - y - 2 \ln(2 - y),$$

ki je prvi integral sistema, torej  $V' = 0$  vzdolž tira. Po prvem izreku o stabilnosti je  $(0, 0)$  stabilna točka.

Za točko  $(1, 2)$  je  $V(x, y) = (x - 1)^2 - (y - 2)^2$ ; ta funkcija zavzame v poljubni bližini točke  $(1, 2)$  pozitivne vrednosti, njen usmerjeni odvod

$$V'(x, y) = 2y(x - 1)^2 + 2x(y - 2)^2$$

pa je v okolici te točke pozitivno definiten. Rezultat potem sledi iz prvega izreka o nestabilnosti.

**Zgled.** Nelinearen sistem, ki uravnava nihanje matematičnega nihala

$$\begin{aligned} dx/dt &= y, \\ dy/dt &= -\omega_0^2 \sin x - 2\alpha y \end{aligned}$$

smo tudi že večkrat (po delih) obravnavali, zato samo ponovimo.

Funkcija Ljapunova za točko  $(0, 0)$  je  $V(x, y) = y^2/2 + \omega_0^2(1 - \cos x)$  (pozitivno definitna) in  $V' = -2\alpha y^2$  (negativna), zato je ta točka vedno stabilna. Za  $\alpha = 0$  (nedušeno nihanje) je center, za  $\alpha > 0$  (dušeno nihanje) pa stabilen fokus. Podobno obravnavamo tudi npr. točko  $(\pi, 0)$ , kjer pa moramo vzeti drugačno funkcijo Ljapunova in vedno dobimo sedlo.

Jacobijeva matrika je  $J(x, y) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -\omega_0^2 \cos x & -2\alpha \end{bmatrix}$ ,  $tr(J) = -2\alpha$  in  $det(J) = \omega_0^2 \cos x$ .

Zato je v točki  $(0, 0)$  determinanta pozitivna in v točki  $(\pi, 0)$  negativna. Rezultat dobimo tudi po izreku 8.

## 6. Periodične rešitve ravninskih sistemov

V naravi se pogosto pojavijo oscilacije (nihanja): dve veliki populaciji, ki vplivata druga na drugo, naprimer izmenično rasteta ali upadata, čez dolgo časa se vzpostavi ciklično (dinamično) ravnovesje.

**Definicija 1:** Rešitev  $X$  je *periodična*, če obstaja taka pozitivna konstanta  $T > 0$ , da je  $X(t + T) = X(t)$  za vsak  $t \in \mathbb{R}$ .

Za nekonstantno periodično rešitev je  $\min T > 0$  perioda. Ustrezna trajektorija je sklenjena krivulja, rečemo ji *cikel*.

V primeru diferencialne enačbe prvega reda (nekonstantnih) periodičnih rešitev ni, možne so le pri enačbah višjega reda oziroma pri sistemih.

**Trditev 1:** Če je  $f$  zvezna funkcija na  $\mathbb{R}$ , avtonomna diferencialna enačba prvega reda  $dx/dt = f(x)$  nima periodičnih rešitev.

Dokaz: Denimo, da je  $T > 0$  perioda rešitve  $x = x(t)$ ; potem je

$$\int_t^{t+T} (dx/ds)^2 ds = \int_t^{t+T} f(x(s))(dx(s)/ds) ds = \int_{x(t)}^{x(t+T)} f(u) du = 0,$$

od koder dobimo  $dx/ds = 0$  oziroma  $x$  konstanta.)

V fazni ravnini opisujejo dinamiko oscilirajočih populacij teorija Poincaréja in Bendixsona, indeksna teorija in bifurkacijska teorija **Jules Henri Poincaré** (1854-1912) je bil znameniti francoski topolog, **Ivar O. Bendixson** (1861-1935) pa švedski matematik.

Na kratko bomo obravnavali (brez dokazov) samo prvo teorijo.

## Poincaré-Bendixsonova teorija

Orbito (trajektorijo), ki začne v  $X_0$ , označimo z  $\Gamma(X_0)$ , torej

$$\Gamma(X_0) = \{X \in \mathbb{R}^2; X = \phi(t, X_0), t \in \mathbb{R}\},$$

njen pozitivni in negativni del pa z  $\Gamma^+(X_0)$  oziroma  $\Gamma^-(X_0)$ , torej

$$\Gamma^+(X_0) = \{X \in \mathbb{R}^2; X = \phi(t, X_0), t \geq 0\} \text{ in } \Gamma^-(X_0) = \{X \in \mathbb{R}^2; X = \phi(t, X_0), t \leq 0\}.$$

Definiramo različne limitne pojme:

$\alpha$ -limitna točka  $X$  trajektorije  $\Gamma$ : obstaja tako zaporedje  $t_n \rightarrow -\infty$ , da je  $X = \lim_{n \rightarrow \infty} \phi(t_n, X_0)$ ;

$\omega$ -limitna točka  $X$  trajektorije  $\Gamma$ : obstaja tako zaporedje  $t_n \rightarrow \infty$ , da je  $X = \lim_{n \rightarrow \infty} \phi(t_n, X_0)$ ;

in še

$\alpha$ -limitna množica  $\alpha(\Gamma)$  trajektorije  $\Gamma$  je množica vseh njenih  $\alpha$ -limitnih točk ter

$\omega$ -limitna množica  $\omega(\Gamma)$  trajektorije  $\Gamma$  je množica vseh njenih  $\omega$ -limitnih točk.

Limitni množici sta vedno zaprti podmnožici faznega prostora. Če je orbita omejena oziroma vsebovana v kompaktni podmnožici v  $\mathbb{R}^2$ , sta tudi obe limitni množici,  $\alpha(\Gamma)$  in  $\omega(\Gamma)$  neprazni, povezani in kompaktni podmnožici v  $\mathbb{R}^2$  (glej [30]). Prav tako sta obe limitni množici invariantni (trajektorije, ki začnejo v množici, ostanejo v njej).

Vsako ravnovesje (konstantna rešitev) je svoja limitna množica. Če ima trajektorija eno samo  $\omega$ -limitno točko, je to stabilno ravnovesje (*ponor*). Stabilni vozeli ali stabilni fokusi so  $\omega$ -limitna množica vsake trajektorije iz neke okolice te točke. Podobno je (nestabilno) ravnovesje edina  $\alpha$ -limitna točka vsake bližnje trajektorije (njen *izvor*).

Limitna množica lahko poleg ravnovesij vsebuje prave trajektorije, ki jim pravimo *limitne trajektorije*.

Poseben primer je *limitni cikel* (cikel, ki je hkrati limitna množica neke druge trajektorije). Če je limitni cikel  $\Gamma_0$   $\omega$ -limitna množica vsake druge trajektorije, ki začne blizu  $\Gamma$ , mu rečemo *stabilni cikel* ali  $\omega$ -cikel. Če pa je  $\alpha$ -limitna množica za bližnje trajektorije, je to *nestabilni* ali  $\alpha$ -cikel. Lahko je hkrati oboje (*semistabilni cikel*).

**Izrek 1 (Poincaré-Bendixson):** *Naj leži pozitivni del orbite  $\Gamma = \Gamma(X_0)$  v kompaktni množici v ravnini. Če njena  $\omega$ -limitna množica  $\omega(\Gamma)$  ne vsebuje nobenega ravnovesja, je bodisi*

(i)  $\Gamma$  sama periodična orbita (cikel), torej enaka  $\omega(\Gamma)$ , ali pa je

(ii) limitna množica  $\omega(\Gamma)$  periodična orbita (limitni cikel).

**Dokaz.** Je težji in zahteva nekaj več analize vedenja trajektorij in natančnega topološkega premisleka (glej npr. [30]).

Podobno velja za  $\alpha$ -limitno množico  $\alpha(\Gamma)$  v primeru, ko leži v kompaktni množici negativni del orbite  $\Gamma$ .

**Zgled.** 1. Pri pravem dušenem nihanju (ko je koeficient dušenja  $\alpha > 0$ ), vsaka pozitivna orbita ostane v kompaktni množici, ki pa vedno vsebuje ravnovesje  $(k\pi, 0)$ , ki je bodisi sedlo (lihi  $k$ ), bodisi stabilni fokus (sodi  $k$ ), glej sliko 6.

Pri nedušenem nihanju ( $\alpha = 0$ ) so nekatere orbite neomejene (kroženje), limitne množice nekaterih so sedla  $(k\pi, 0)$  (pri lihem  $k$ ), ostale orbite pa obkrožajo centre  $(k\pi, 0)$  (pri sodem  $k$ ). Limitne množice slednjih se ujema z orbitami (glej sliko 7).

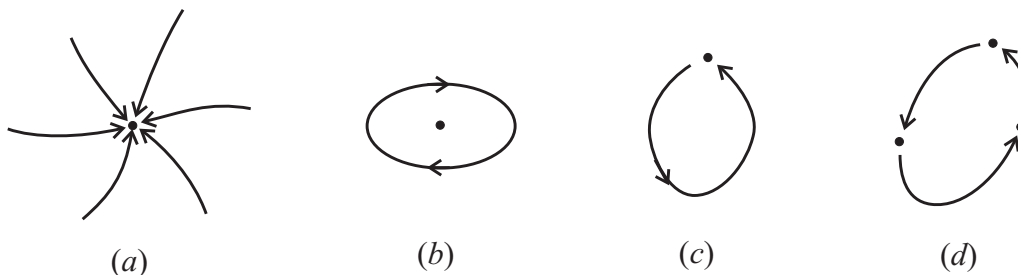
**Izrek 2 (Poincaré-Bendixsonova trihotomija):** *Naj ostane pozitivni del orbite  $\Gamma = \Gamma(X_0)$  v kompaktni množici, ki naj vsebuje le končno mnogo ravnovesij. Potem velja za limitno množico  $\omega(\Gamma)$  ena od naslednjih možnosti:*

(i)  $\omega(\Gamma)$  je ravnovesje (slika 10a),

(ii)  $\omega(\Gamma)$  periodična orbita oziroma limitni cikel (slika 10b), ali

(iii)  $\omega(\Gamma)$  vsebuje končno mnogo ravnovesij in končno množico trajektorij  $\Gamma_i$ , katerih  $\alpha$ - in  $\omega$ -limitni množici sta (lahko identični) ravnovesji v  $\omega(\Gamma)$  (sliki 10c in 10d).

V primeru (iii) rečemo, da je  $\omega(\Gamma)$  *ciklični graf*. Sestavljen je iz enega ravnovesja in *homociklične orbite* (glej sliko 10c), ali iz več ravnovesij, ki jih povezujejo *heterociklične orbite* (slika 10d).



SLIKA 10

Periodična orbita mora zaobjemati (obkrožati) vsaj eno ravnovesje; če zaobjema natanko eno, to ravnovesje ne more biti sedlo (lahko je vozal ali fokus). Podrobneje različne možnosti obravnava t.i. *indeksna teorija sklenjenih krivulj* (glej [30]).

Poincaré-Bendixonovo teorijo bomo uporabili kasneje pri posebnih primerih matematičnih modelov v ekologiji.

**Zgled.**

$$\begin{aligned} dx/dt &= 8x - y^2, \\ dy/dt &= -y + x^2. \end{aligned}$$

Ničelni izoklini sta  $y^2 = 8x$  in  $y = x^2$ , ravnovesji  $(0, 0)$  (nestabilno sedlo),  $(2, 4)$  (nestabilni fokus), nobena rešitev ni omejena. Poincaré-Bendixonovega izreka ne moremo uporabiti, ciklov nimamo zagotovljenih, naslednji izrek pa jih celo prepoveduje.

**Izrek 3 (Bendixsonov kriterij).** Naj bo  $D$  enostavno povezano območje v  $\mathbb{R}^2$ . Če je

$$\operatorname{div}(f, g) = \partial f / \partial x + \partial g / \partial y \neq 0$$

skoraj povsod v  $D$  in ne spremeni predznaka v  $D$ , potem v  $D$  ni periodične rešitve.

**Dokaz.** Denimo, da je  $C$  periodična orbita v  $D$  z notranjostjo  $S$ , potem je (po Greenovi formuli)

$$\int_C f(x, y)dy - g(x, y)dx = \int \int_S (\partial f / \partial x + \partial g / \partial y) dxdy$$

in leva stran enaka 0 (ker je  $g(x, y)dx = f(x, y)dy$ ), desna stran pa različna od 0 (po predpostavki). Protislovje dokazuje, da periodične orbite v  $D$  ne more biti.

**Zgled.** (a) Ta kriterij lahko uporabimo npr. pri prejšnjem zgledu, kjer predpostavke Poincaré-Bendixonovega izreka niso bile izpolnjene. Divergenca vektorskega polja je tedaj  $\operatorname{div}(f, g) = 7$ , torej povsod pozitivna. Ciklov ni.

(b) Prav tako lahko Bendixsonov kriterij uporabimo pri dušenem nihanju matematičnega nihala. Tam je  $\operatorname{div}(f, g) = -2\alpha$ . Če je  $\alpha > 0$ , sistem nima periodičnih rešitev ali ciklov.

**Izrek 4 (Dulacov kriterij).** Naj bo  $D$  enostavno povezano območje v  $\mathbb{R}^2$  in  $B(x, y)$  realna  $C^1$  funkcija v  $D$ . Če je

$$\operatorname{div}(Bf, Bg) = \partial Bf / \partial x + \partial Bg / \partial y \neq 0$$

skoraj povsod v  $D$  in ne spremeni predznaka v  $D$ , ni periodične rešitve v  $D$ .

**Dokaz** je praktično isti kot prej: zdaj je  $\int_C B(x, y)f(x, y)dy - B(x, y)g(x, y)dx = 0$  zaradi  $g(x, y)dx = f(x, y)dy$  in  $\int \int_S (\partial Bf / \partial x + \partial Bg / \partial y) dxdy \neq 0$  po predpostavki.

**Zgled** (linearen sistem).

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax + by, \\ dy/dt &= cx + dy. \end{aligned}$$

Divergenca je  $\operatorname{div}(f, g) = \partial f/\partial x + \partial g/\partial y = a + d$ ; če  $a + d \neq 0$ , po Bendixsonovem kriteriju ni periodične rešitve.

Če je  $a + d = 0$ , kriterija ne moremo uporabiti; periodična rešitev morda je (primer:  $a = 0$ ,  $b = 1$ ,  $c = -1$ ,  $d = 0$ , rešitve so krožnice  $x^2 + y^2 = C$ , izhodišče je center) ali pa ne (primer:  $a = 0$ ,  $b = 1$ ,  $c = 1$ ,  $d = 0$ , rešitve so hiperbole  $x^2 - y^2 = C$ , izhodišče je sedlo).

V tem primeru lahko uporabimo Dulacov kriterij s funkcijo  $B(x, y) = xy$ . Ker je zdaj  $f(x, y) = ax + by$ ,  $g(x, y) = cx - ay$ , je  $Bf(x, y) = ax^2y + bxy^2$ ,  $Bg(x, y) = cx^2y - axy^2$  in  $\operatorname{div}(Bf, Bg) = cx^2 + by^2$ . Odtod vidimo, da pri pogoju  $bc > 0$  divergenca ne spremeni predznaka in sistem po Dulacu nima periodičnih rešitev. Za  $bc < 0$  kriterija ne moremo uporabiti in tudi sklep ne velja (lahko se pojavijo cikli).

Funkcijo  $B$ , ki nastopa v Dulacovem kriteriju imenujemo *Dulacova funkcija*. Bendixsonov in Dulacov kriterij nam bosta kasneje prišla prav.

**Vaja:**

1. Dan je sistem dveh nelinearnih diferencialnih enačb s pozitivnim parametrom  $a > 0$ :

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(1 - x) - xy/(1 + x), \\ dy/dt &= -y + axy/(1 + x). \end{aligned}$$

(a) Poišči vsa ravnovesja (kritične točke) sistema in za vsako od njih ugotovi, ali je asimptotično stabilno ali nestabilno. Prepričaj se, da je pri tem vrednost parametra  $a = 2$  točka bifurkacije (ko dve ravnovesji zamenjata naravo stabilnosti).

(b) Naj bo  $a \leq 2$ . Z Dulacovim kriterijem se prepričaj, da na območju  $x > 0$  sistem nima cikla (navodilo: uporabi npr. funkcijo  $B = 1 + 1/x$ ). Z uporabo izreka 2 potem pokaži, da pri pogoju  $x(0) > 1$  in  $y(0) > 0$  trajektorija ostane v kompaktni množici  $K = \{(x, y); 0 \leq x \leq x(0); 0 \leq y \leq y(0)\}$  in da velja  $x(t) \rightarrow 1$ ,  $y(t) \rightarrow 0$ , ko  $t \rightarrow \infty$ .

**Opomba:** Ker sta pri pogoju  $a \leq 2$  edini ravnovesji v množici  $K$  na njenem robu, tretje ravnovesje pa je sedlo, lahko tudi iz izreka 2 ugotovimo, da sistem nima ciklov za  $x > 0$ .

## 7. Modeli tipa Lotka-Volterra

To so modeli, kjer nastopata dve populaciji, plen in plenilci. Obstajajo razne variante modelov s tem imenom, in njihove izboljšave. Zgodovino modela opisuje M. Braun v svoji knjigi [7] iz leta 1975:

Italijanski biolog **Umberto D'Ancona** je v dvajsetih letih 20. stoletja statistično proučeval populacijo rib v Jadranu. Zbral je podatke z ribjih trgov na Reki, v Trstu in v Benetkah. Presenečen je opazil, da je bil pred 1. svetovno vojno in kmalu po njej povprečni delež morskih psov v celotnem ribjem ulovu 13,9%, v vojnih letih 1915-1919 (ko je bil ribolov tako belih rib kot morskih psov zaradi vojne manjši) pa kar 25,7%. Natančnejši podatki so v tabeli:

Leto	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Delež	11,9	21,4	22,1	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7

Ker si tega ni znal razložiti, je o tem obvestil svojega tasta, znanega matematika **Vita Volterra** (1860-1940), ki je skonstruiral prvi matematični model za opisovanje letnih nihanj števila belih rib in njihovih plenilcev. Neodvisno od njega je podoben populacijski model odkril **Alfred Lotka** (1880-1949), poljsko-ameriški biolog, in leta 1925 o tem izdal knjigo *Elements of Physical Biology*. Lotka-Volterrov model, ki ga bomo opisali v nadaljevanju, so v naslednjih desetletjih pogosto uporabili tudi pri realnih ekonomskih in ekoloških problemih.

## Zgledi

(a) Zgodovinsko najboljše dokumentirana uporaba Lotka-Volterrovega modela plen plenilec je iz Kanade. Podjetje Hudson Bay Company, ki se je bavilo s krznarstvom, je v petinosemdesetih letih 1845-1930 zbralo dovolj podatkov o populaciji kanadskega risa (*Lynx canadensis*) kot plenilca in ameriškega snežnega zajca (*Lepus americanus*) kot plena za testiranje ustreznega modela (glej podatke v [21], str. 67).

(b) Dobro znana je ekološka in ekonomska katastrofa, ki se je zgodila, ko so leta 1960 (s podporo Združenih narodov) v Viktorijino jezero v afriki naselili velikega nilskega ostriza in s tem povzročili izginotje prejšnjih avtohtonih vrst rib, ki so pomenile prehrano okoliškemu prebivalstvu in hkrati skrbela za ekološko ravnovesje (glej [6], str. 118).

(c) Ribolov sardel ob obali Peruja je samo v desetih letih od 1960 do 1970 narastel od 2 milijona na 12,3 milijona ton letno. Vendar se je zaradi prekomernega ulova in istočasnega pojava El Niña že v sedemdesetih letih populacija sardel drastično zmanjšala, kar je povzročilo propad peruanske ribiško-predelovalne industrije (glej [6], str. 80).

## (A) Klasični model

Osnovni model je naslednji:

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax - bxy = x(a - by), \\ dy/dt &= -cy + dxy = y(-c + dx). \end{aligned}$$

Spremenljivka  $x$  predstavlja *plen*, spremenljivka  $y$  pa plenilce. Vsi parametri so pozitivni:  $a, b, c, d > 0$ , pogosto vzamemo  $d = c/\gamma$ . Parameter  $b$  je *per capita* redukcija plena glede na posameznega plenilca,  $d$  *per capita* prirastek plenilca glede na posamezen plen. Členu  $bxy$  rečemo *funkcionalni*, členu  $dxy$  pa *numerični odgovor (odziv)*. Značilnost tega modela je, da narašča populacija plena v odsotnosti plenilcev (ko je  $y = 0$ ) eksponentno, medtem ko populacija plenilcev v odsotnosti plena oziroma glavne hrane (ko je  $x = 0$ ) eksponentno upada.

Ravnovesji sta  $(0, 0)$  in  $(c/d, a/b)$ . Ničelno ravnovesje je nestabilno (sedlo), zanima nas seveda pozitivno ravnovesje. Splošna Jacobijeva matrika je  $J(x, y) = \begin{bmatrix} a - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{bmatrix}$ ,

zato je  $J(0, 0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{bmatrix}$  (z lastnima vrednostima  $a > 0$  in  $-c < 0$ ) in  $A = J(c/d, a/b) = \begin{bmatrix} 0 & -bc/d \\ ad/b & 0 \end{bmatrix}$ . Ker so lastne vrednosti v drugem primeru čisto imaginarne, je za ustrezni linearni sistem točka  $(c/d, a/b)$  center.

Nestabilnost točke  $(0, 0)$  spoznamo iz dejstva, da je  $\det J(0, 0) < 0$ , medtem ko za stabilnost točke  $(c/d, a/b)$  podobno ne moremo sklepati, ker je  $\text{tr } A = 0$  in  $\det A > 0$ . Kasneje bomo videli, da je točka  $(c/d, a/b)$  center tudi za nelinearni sistem.

## Funkcija Ljapunova za sistem Lotka-Volterra

Oglejmo si najprej poseben primer ( $a, c > 0$ )

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - y), \\ dy/dt &= y(-c + x). \end{aligned}$$

Pozitivno ravnovesje je  $(c, a)$ , funkcija Ljapunova

$$V(x, y) = (x - c - c \ln(x/c)) + (y - a - a \ln(y/a)),$$

saj je zvezna in odvedljiva,  $V(c, a) = 0$  in  $V(x, y) > 0$  za  $x, y > 0$ ,  $x \neq c$ ,  $y \neq a$ . Poiščimo lokalne minimume za funkcije dveh spremenljivk:  $V_x = 1 - c/x$ ,  $V_y = 1 - a/y$ ,  $V_{xx} = c/x^2$ ,  $V_{yy} = a/y^2$  in  $V_{xy} = 0$ . Stacionarna točka je  $(c, a)$ ; ker je v njej  $V_{xx}V_{yy} - V_{xy}^2 > 0$  in  $V_{xx} > 0$ , je v njej minimum, celo globalni minimum, ker drugih stacionarnih točk ni. Torej je funkcija Ljapunova pozitivno definitna. Poleg tega  $dV/dt = V_x dx/dt + V_y dy/dt = (1 - c/x)x(a - y) + (1 - a/y)y(-c + x) = (x - c)(a - y) + (y - a)(x - c) = 0$  in po prvem izreku Ljapunova o stabilnosti je ravnovesje  $(c, a)$  (celo globalno) stabilno na  $\mathbb{R}_+^2$ .

Za splošen klasični model, je ustrezna funkcija Ljapunova oblike

$$V(x, y) = dx - c - c \ln(dx/c) + by - a - a \ln(by/a).$$

Kot zgoraj hitro vidimo, da je  $V$  zvezno odvedljiva funkcija dveh spremenljivk in da ima stacionarno točko (minimum) v  $(c/d, a/b)$ . Spet dobimo stabilno ravnovesje, saj je

$$V'(x, y) = (dx - c)(a - by) + (by - a)(-c + dx) = 0.$$

Namesto funkcije  $V$  bi lahko vzeli s katerokoli pozitivno konstanto pomnoženo funkcijo  $e^V - 1$ , npr.  $\tilde{V}(x, y) = G(x)H(y) - G(c/d)H(a/b)$ , kjer je  $G(x) = x^{-c}e^{dx}$  in  $H(y) = y^{-a}e^{by}$ .

### Pretvorba v brezdimenzijsko obliko

Pišimo  $u(\tau) = dx(t)/c$ ,  $v(\tau) = by(t)/a$  in  $\tau = at$ , tako da dobimo  $du/d\tau = u(1 - v)$ ,  $dv/d\tau = \alpha v(u - 1)$ , kjer je  $\alpha = c/a > 0$ . Novi sistem ima dve ravnovesji:  $(0, 0)$ ,  $(1, 1)$  ter

Jacobijevo matriko  $J(u, v) = \begin{bmatrix} 1 - v & -u \\ \alpha u & \alpha(u - 1) \end{bmatrix}$ , zato je  $J(0, 0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{bmatrix}$  (sedlo),

$J(1, 1) = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{bmatrix}$  (center v linearnem primeru in, kot bomo videli, tudi sicer).

**Izrek 1:** Vsaka rešitev Lotka-Volterrovega sistema plen-plenilec s pozitivnim začetnim pogojem je periodična.

**Dokaz.** Če bi bila točka  $(1, 1)$  fokus, bi vsaka trajektorija sekala premico  $u = 1$  neskončnokrat. Za sistem dobimo implicitno rešitev tako, da rešimo diferencialno enačbo, ki povezuje  $u$  in  $v$  (izločimo čas):

$$dv/du = \alpha v(u - 1)/u(1 - v).$$

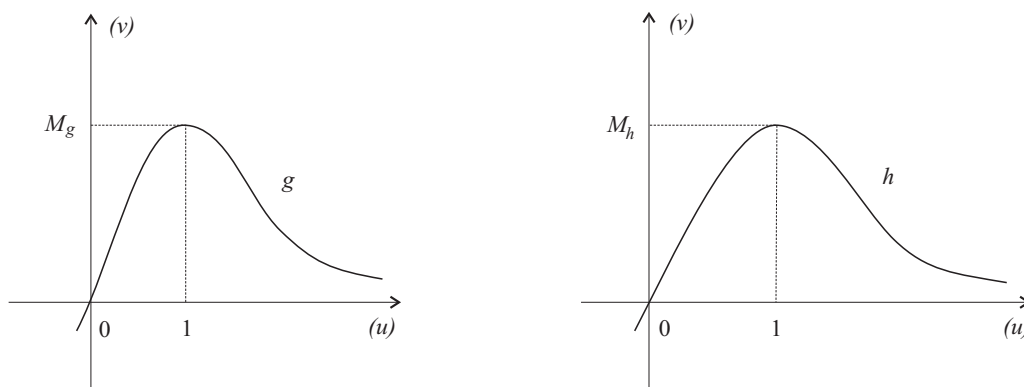
V enačbi lahko ločimo spremenljivki,  $\alpha(u - 1)du/u = (1 - v)dv/v$ , in z integracijo najdemo

$$\ln v - v = \alpha u - \alpha \ln u + \ln K.$$

oziroma (z antilogaritmiranjem)  $g(u)h(v) = K$ , kjer je

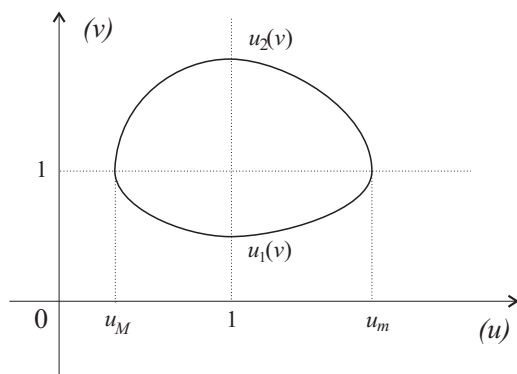
$$g(u) = u^\alpha e^{-\alpha u} \quad \text{in} \quad h(v) = ve^{-v}.$$

Obe funkciji imata na pozitivnem delu osi en sam maksimum pri 1, visok  $M_g = e^{-\alpha}$  in  $M_h = e^{-1}$  (glej sliko 11).



SLIKA 11

Če je  $K > M_g M_h$ , ni rešitve, pri  $K = M_g M_h$ , je natanko ena:  $u = v = 1$ . Za  $0 < K < M_g M_h$ , ima enačba  $g(u) = K/M_h$  natanko dve rešitvi  $u_m < 1$  in  $u_M > 1$ . Če  $u \notin [u_m, u_M]$ , je  $g(u) < K/M_h$  in  $g(u)h(v) < K$ , zato enačba  $h(v) = K/g(u)$  nima rešitve. Pri  $u = u_m$  ali  $u = u_M$  ima natanko eno, za  $u_m < u < u_M$  pa natanko dve rešitvi, odvisni od  $u$ :  $v_1(u)$  in  $v_2(u)$ . Pri tem je  $v_1(u) < 1 < v_2(u)$  ter  $v_1(u_m) = v_2(u_m) = 1$ ,  $v_1(u_M) = v_2(u_M) = 1$ . Rešitev mora biti sklenjena krivulja v ravnini (glej sliko 12).



SLIKA 12

### Populacijsko povprečje

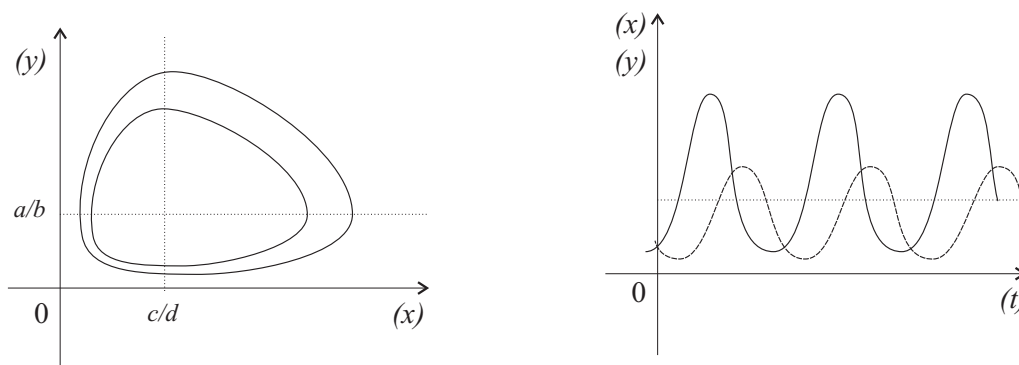
Po definiciji je  $\hat{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$ ,  $\hat{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt$

**Izrek 2:** Če je za Lotka-Volterrov sistem par funkcij  $x(t)$ ,  $y(t)$  periodična rešitev s periodo  $T$ , je populacijsko povprečje enako  $\hat{x} = c/d$  in  $\hat{y} = a/b$ .

**Dokaz.** Zaradi periodičnosti mora biti  $\int_{x(0)}^{x(T)} dx/x = \ln x(T) - \ln x(0) = 0$  in  $\int_{y(0)}^{y(T)} dy/y = \ln y(T) - \ln y(0) = 0$ , zato lahko izračunamo obe povprečji:

$$\frac{1}{T} \int_0^T (a - by(t)) dt = \frac{1}{T} \int_{x(0)}^{x(T)} \frac{dx}{x} = 0, \quad \frac{1}{T} \int_0^T (-c + dx(t)) dt = \frac{1}{T} \int_{y(0)}^{y(T)} \frac{dy}{y} = 0,$$

se pravi da je  $\hat{y} = a/b$  in  $\hat{x} = c/d$ .



SLIKA 13

### Volterrov princip

Denimo, da žanjemo (odlovimo) obe populaciji, plen in plenilca, z isto proporcionalno stopnjo  $e$ :

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax - bxy - ex, \\ dy/dt &= -cy + dxy - ey. \end{aligned}$$

Potem imamo spet Lotka-Volterrov sistem, le  $a - e$  namesto  $a$  in  $c + e$  namest  $c$ , tako, da je novo ravnovesje in povprečje  $\bar{x} = (c + e)/d$ ,  $\bar{y} = (a - e)/b$ . Pri majhnem ulovu ( $e < a$ ) se torej populacija plena v povprečju poveča, populacija plenilca pa zmanjša. To je razlaga D'Anconove ugotovitve glede povečanja deleža morskih psov v celotnem ulovu rib med 1. svetovno vojno. Volterrov princip je npr. uporaben pri zatiranju škodljivcev in njihovih plenilcev na vrtu.

## (B) Posplošitve klasičnega modela.

Osnovni Lotka-Volterrov model se pogosto izkaže za nerealističnega in je potrebno uvesti razne izboljšave (npr. logistično rast plena, drugačne funkcionalne in numerične odgovore itd.).

### Semilogistični model

V odsotnosti plenilcev raste plen logistično, v odsotnosti plena plenilec izumira eksponentno. Model je:

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - ax/K - by) \\ dy/dt &= y(-c + dx). \end{aligned}$$

Tu so parametri  $a, b, c, d, K > 0$ . Rešitev ostaja v prvem kvadrantu, če tam začnemo.

Za  $B(x, y) = 1/xy$  dobimo  $\text{div}(Bf, BG) = -a/Ky < 0$  za  $y > 0$  in po Dulacovem kriteriju v prvem kvadrantu ni več periodičnih rešitev.

Imamo tri ravnovesja:  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  in  $(\bar{x}, \bar{y}) = (c/d, a(dK - c)/bdK)$ . Da bo tudi tretje ravnovesje pozitivno, mora biti  $K > c/d$ ; v nasprotnem primeru, če je  $K \leq c/d$ , preživi le plen.

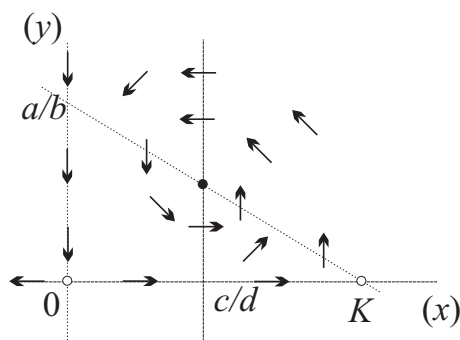
Splošna Jacobijeva matrika je  $J = \begin{bmatrix} a - 2ax/K - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{bmatrix}$ , torej dobimo:

(a)  $J(0, 0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{bmatrix}$ , imamo nestabilno sedlo,

(b)  $J(K, 0) = \begin{bmatrix} -a & -bK \\ 0 & -c + dK \end{bmatrix}$ , imamo stabilen vozle, če je  $K < c/d$ , in imamo sedlo (nestabilno ravnovesje), če je  $K > c/d$ ,

(c)  $J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{bmatrix} -ac/dK & -bc/d \\ a(-c + dK)/bK & 0 \end{bmatrix}$ , se pravi asimptotično stabilno ravnovesje

(ker je  $\text{tr}(J) < 0$  in pri pogoju  $K > c/d$  tudi  $\det(J) > 0$ ), tip pa je odvisen od predznaka diskriminante  $\Delta = \text{tr}(J)^2 - 4\det(J)$  ( $\Delta > 0$  pomeni stabilen vozle,  $\Delta < 0$  stabilen fokus).



SLIKA 14

### Logistični model:

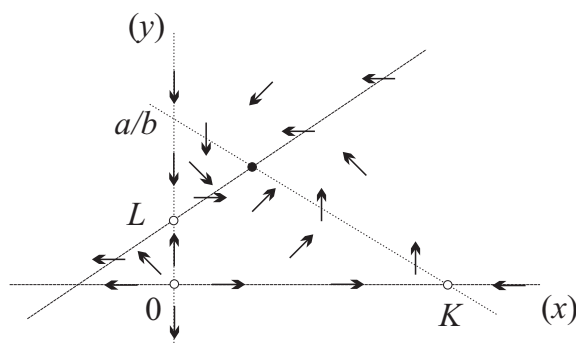
$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - ax/K - by), \\ dy/dt &= y(c + dx - cy/L). \end{aligned}$$

Tako plen kot plenilec imata v odsotnosti nasprotne populacije logistično rast (oz. upad).

Tudi ta sistem v prvem kvadrantu nima periodičnih rešitev (ciklov). Spet izberemo  $B(x, y) = 1/xy$  in uporabimo Dulacov kriterij; divergenca je zdaj

$$\text{div}(Bf, Bg) = -a/Ky - c/Lx < 0 \text{ za } x, y > 0.$$

Sistem ima v primeru logističnega modela štiri ravnovesja:  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$ ,  $(0, L)$  in  $(\bar{x}, \bar{y})$ , kjer je  $\bar{x} = cK(a - bL)/(ac + bdKL)$  in  $\bar{y} = aL(c + dK)/(ac + bdKL)$ . Vidimo, da mora veljati  $a > bL$ , da dobimo pozitivno ravnovesje, kar je edino biološko smiselno.



SLIKA 15

Splošna Jacobijeva matrika je  $J = \begin{bmatrix} a - 2ax/K - by & -bx \\ dy & c - 2cy/L + dx \end{bmatrix}$ , tako da dobimo:

(a)  $J(0, 0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & c \end{bmatrix}$ , nestabilno ravnovesje (vozel),

(b)  $J(K, 0) = \begin{bmatrix} -a & -bK \\ 0 & c \end{bmatrix}$ , nestabilno ravnovesje (sedlo),

(c)  $J(0, L) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ dL & -c \end{bmatrix}$ , nestabilno ravnovesje (sedlo) in

(d)  $A = J(\bar{x}, \bar{y}) = \frac{1}{ac + bdKL} \begin{bmatrix} ac(bL - a) & -bcK(a - bL) \\ adL(c + dK) & -ac(c + dK) \end{bmatrix}$ .

Zdaj je sled negativna:  $tr A = -ac(a - bL + c + dK)/(ac + bdKL) < 0$  (velja namreč  $a - bL > 0$ ) in determinanta pozitivna:  $det A = ac(a - bL)(c + dK)(ac + bdKL) / > 0$ ; po Routh-Hurwitzovem kriteriju in izreku o linearnem približku je pozitivno ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y})$  asimptotično stabilno.

### Lotka-Volterrov model tekmovanja dveh vrst

Model tekmovanja se razlikuje od modela plen-plenilec v predznaku koeficienta  $d$  (ni rasti ene populacije na račun druge). Obravnava jmo npr. naslednji model tekmovanja, podoben zadnjemu logističnemu modelu:

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax(K - x - \alpha y)/K, \\ dy/dt &= by(L - y - \beta x)/L. \end{aligned}$$

Vsi parametri naj bodo pozitivni:  $a, b, K, L, \alpha, \beta > 0$ . Predpostavimo  $x(0) > 0$ ,  $y(0) > 0$ . *Per capita* stopnja rasti je afina:  $(1/x)dx/dt = f(x, y)$ ,  $(1/y)dy/dt = g(x, y)$  in  $\partial f/\partial x < 0$ ,  $\partial f/\partial y < 0$ , kjer je  $f(x, y) = a(K - x - \alpha y)/K$ ,  $g(x, y) = b(L - y - \beta x)/L$ . Vsaka vrsta zase (v odsotnosti druge) raste logistično.

Po Dulacu lahko takoj ugotovimo, da v prvem kvadrantu ne more biti ciklov (za funkcijo  $B$  spet vzamemo  $B(x, y) = 1/xy$ ).

Predpostavimo  $\alpha\beta \neq 1$ . Imamo štiri ravnovesja:  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$ ,  $(0, L)$  in ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y})$ , kjer je  $\bar{x} = (K - \alpha L)/(1 - \alpha\beta)$  in  $\bar{y} = (L - \beta K)/(1 - \alpha\beta)$ . Ničelni izoklini sta premici  $x = 0$  in  $K = x + \alpha y$  za  $x$  in premici  $y = 0$  in  $L = y + \beta x$  za  $y$ . Z običajno analizo stabilnosti ugotovimo, da so za neničelna ravnovesja štirje možni primeri:

(1)  $K > L/\beta$ ,  $K/\alpha > L$  ( $\bar{x} > 0$ ,  $\bar{y} < 0$ , če  $\alpha\beta < 1$ , in  $\bar{x} < 0$ ,  $\bar{y} > 0$ , če  $\alpha\beta > 1$ ). Trajektorije

se približujejo ravnovesju  $(K, 0)$ .

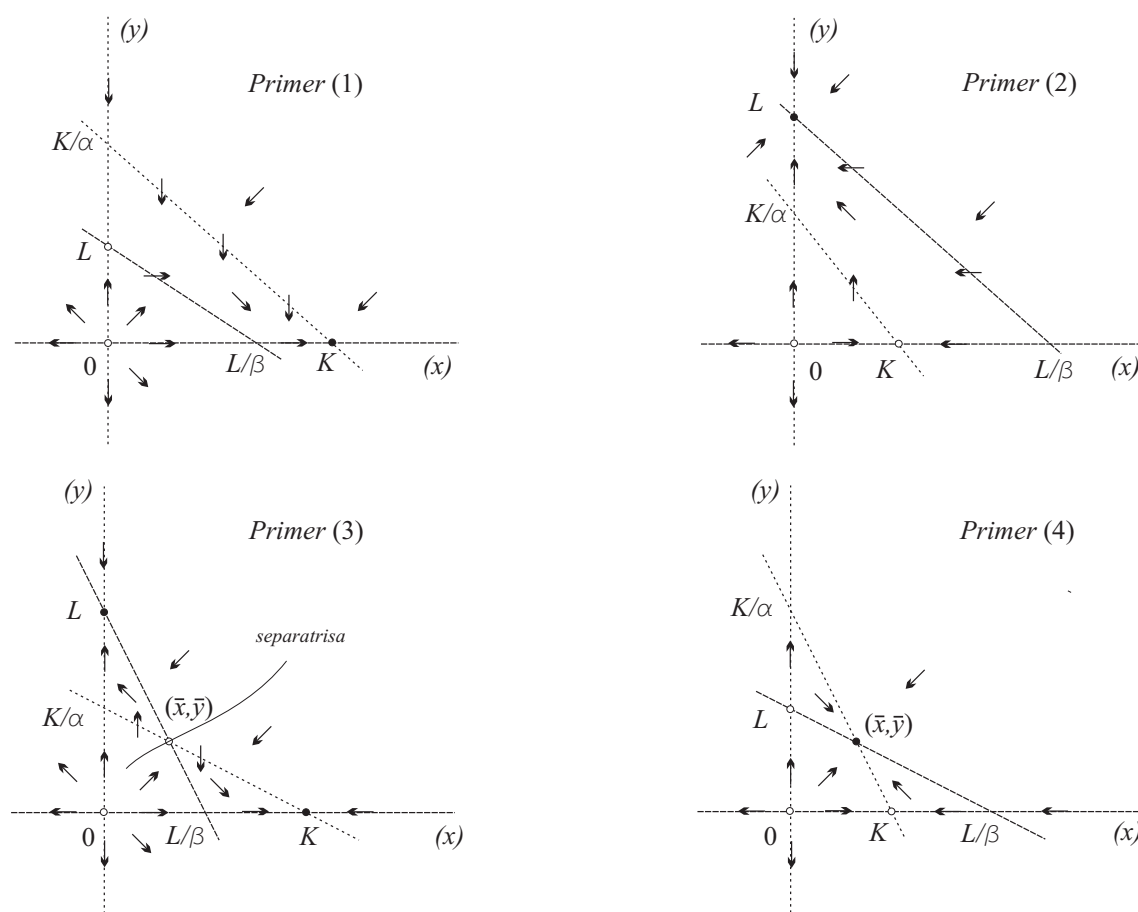
(2)  $K < L/\beta$ ,  $K/\alpha < L$  ( $\bar{x} < 0$ ,  $\bar{y} > 0$ , če  $\alpha\beta < 1$ , in  $\bar{x} > 0$ ,  $\bar{y} < 0$ , če  $\alpha\beta > 1$ ). Trajektorije se približujejo ravnovesju  $(0, L)$ .

Ta dva primera predstavljata *princip tekmovalne izključitve*, ki pravi, da preživi močnejši (sposobnejši) od obeh tekmecev.

(3)  $K > L/\beta$ ,  $K/\alpha < L$  (možno samo, če  $\alpha\beta > 1$ ). Trajektorije se približujejo  $(K, 0)$  ali  $(0, L)$ , odvisno od začetnega pogoja (temu rečemo *učinek ustanovitelja*); obstaja samo ena krivulja, vzdolž katere se trajektorija približuje pozitivnemu ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y})$ : to je t.i. *separatrisa* ali *črta ločnica*.

(4)  $K < L/\beta$ ,  $K/\alpha > L$  (možno samo, če  $\alpha\beta < 1$ ). Trajektorije se v vsakem primeru približujejo pozitivnemu ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y})$ .

Vse štiri možnosti so prikazane na sliki 16. Laboratorijske poskuse v zvezi s tem modelom je v tridesetih letih 20. stoletja na kvasovkah izvedel ruski mikrobiolog **G.F. Gause**.



SLIKA 16

## Modeli mutualizma ali simbioze

Pri teh pojavih nobena populacija ni na slabšem zaradi prisotnosti druge. Nasprotno, obe se okrepi, kar pomeni, da mora biti predznak koeficienta pri členu, ki pomeni interakcijo, vedno pozitiven.

Ločimo pa dva primera: *fakultativno* in *obligatorno* simbiozo.

(1) Pri **fakultativni simbiozi** je model:

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax(K - x + \alpha y)/K, \\ dy/dt &= by(L - y + \beta x)/L. \end{aligned}$$

Imamo tri nestabilna ravnovesja:  $(0, 0)$  (vozel),  $(K, 0)$  (sedlo),  $(0, L)$  (sedlo), kar vidimo iz Jacobijevih matrik:

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

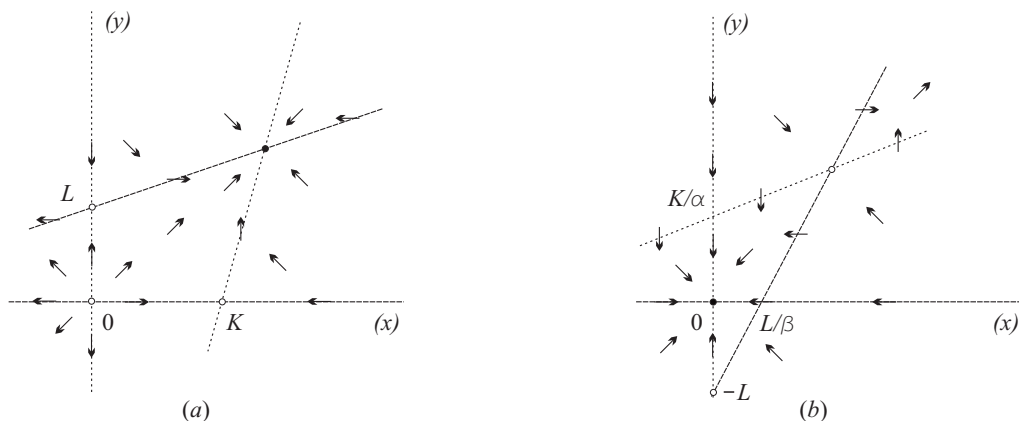
$$(b) J(K, 0) = \begin{bmatrix} -a & \alpha a \\ 0 & b(1 + \beta K/L) \end{bmatrix},$$

$$(c) J(0, L) = \begin{bmatrix} a(1 + \alpha L/K) & 0 \\ \beta b & -b \end{bmatrix}.$$

Positivno ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{K + \alpha L}{1 - \alpha\beta}, \frac{L + \beta K}{1 - \alpha\beta})$  obstaja samo v primeru  $\alpha\beta < 1$ . To ravnovesje je asimptotično stabilen vozel. Jacobijeva matrika v ravnovesju je namreč enaka

$$(d) A = J(\bar{x}, \bar{y}) = \frac{1}{1 - \alpha\beta} \begin{bmatrix} -a(1 + \alpha L/K) & \alpha a(1 + \alpha L/K) \\ \beta b(1 + \beta K/L) & -b(1 + \beta K/L) \end{bmatrix}.$$

Vidimo, da je  $\text{tr} A < 0$  in  $\det A = (1 - \alpha\beta)ab(1 + \alpha L/K)(1 + \beta K/L) > 0$  za  $\alpha\beta < 1$ , tako da je pozitivno ravnovesje asimptotično stabilno. Da je stabilni vozel, se vidi iz analize fazne ravnine (glej sliko 17(a)).



SLIKA 17

(2) Pri **obligatorni simbiozi** je model:

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax(-K - x + \alpha y)/K, \\ dy/dt &= by(-L - y + \beta x)/L. \end{aligned}$$

Ničelno ravnovesje  $(0, 0)$  je zdaj asimptotično stabilen vozel, ravnovesji sta še  $(-K, 0)$  (sedlo) in  $(0, -L)$  (sedlo), ki sta torej nestabilni, poleg tega pa še locirani na negativnih poloseh, kar biološko ni smiselno. Jacobijeve matrike so zdaj enake:

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

$$(b) J(-K, 0) = \begin{bmatrix} a & -\alpha a \\ 0 & -b(1 + \beta K/L) \end{bmatrix},$$

$$(c) J(0, -L) = \begin{bmatrix} -a(1 + \alpha L/K) & 0 \\ -\beta b & b \end{bmatrix}.$$

Positivno ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{K + \alpha L}{\alpha\beta - 1}, \frac{L + \beta K}{\alpha\beta - 1})$  obstaja samo v primeru  $\alpha\beta > 1$ . Zdaj je Jacobijeva matrika v tem ravnovesju enaka

$$(d) A = J(\bar{x}, \bar{y}) = \frac{1}{\alpha\beta - 1} \begin{bmatrix} -a(1 + \alpha L/K) & \alpha a(1 + \alpha L/K) \\ \beta b(1 + \beta K/L) & -b(1 + \beta K/L) \end{bmatrix}.$$

Vidimo, da je  $\text{tr } A < 0$  in  $\det A = ab(1 + \alpha L/K)(1 + \beta K/L)/(1 - \alpha\beta) < 0$  za  $\alpha\beta > 1$ . Torej je pozitivno ravnovesje zdaj nestabilno (glej sliko 17(b)).

### Drugi modeli Lotka-Volterra za dve populaciji

Obstajajo še številni drugi modeli tipa Lotka-Volterra. Funkcionalni in numerični odgovori (členi, ki so v zvezi z interakcijo med vrstami) so lahko tudi drugačni, ne le proporcionalni produktu  $xy$ , npr.:

$bxy$  (**Holling**, tip I), kot v klasičnem modelu,

$\alpha xy/(x + \beta)$ ,  $\alpha, \beta > 0$  (**Holling**, tip II),

$\alpha x^2 y/(x^2 + \beta^2)$ ,  $\alpha, \beta > 0$  (**Holling**, tip III),

$\alpha y(1 - e^{-\beta x})$ ,  $\alpha, \beta > 0$  (**Ivlev**),

$-\alpha y/x$  (**Tanner**), idr.

Splošni tip Lotka-Volterrovega modela je uvedel **Harrison** 1979:

$$\begin{aligned} dx/dt &= a(x) - f(x)b(y), \\ dy/dt &= c(y) + d(x)g(y), \end{aligned}$$

kjer sta funkciji  $d(x)$  in  $b(y)$  naraščajoči in pozitivni. Pri ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y})$  in pri dodatnih predpostavkah na funkcije obstaja funkcija Ljapunova oblike

$$V(x, y) = \int_{\bar{x}}^x (d(s) - d(\bar{x}))/f(s) ds + \int_{\bar{y}}^y (b(s) - b(\bar{y}))/g(s) ds,$$

ki zagotavlja globalno stabilnost pozitivnega ravnovesja.

Poseben primer takega tipa sta npr. klasični in logistični model. Medtem ko pri prvem nastopijo cikli, jih drugi nima. To njegovo pomanjkljivost (cikle so namreč v praksi opazili) pa odpravlja naslednji model, ki sta ga leta 1963 vpeljala **M. Rosenzweig** in **M. MacArthur** in je tudi poseben primer Harrisonovega.

### Rosenzweig-MacArthurjev model:

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax(1 - \frac{x}{K}) - \frac{bxy}{1+b\beta x}, \\ dy/dt &= \frac{dxy}{1+b\beta x} - cy. \end{aligned}$$

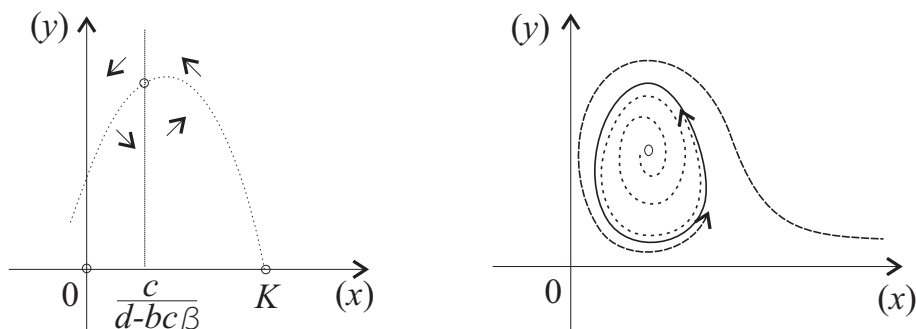
Koeficienti so seveda vsi pozitivni:  $a, b, c, d, K, \beta > 0$ . Vidimo tudi, da je pri tem modelu interakcija Hollingovega tipa II.

Vedno imamo dve ravnovesji,  $(0, 0)$  in  $(K, 0)$ , pozitivno ravnovesje za obe populaciji  $(\bar{x}, \bar{y})$ , kjer je  $\bar{x} = \frac{c}{d - bc\beta}$  in  $\bar{y} = \frac{ad(K - \bar{x})}{bK(d - bc\beta)}$ , pa obstaja natanko takrat, ko je  $d > bc\beta$  oziroma  $R_0 = d/bc\beta > 1$  (osnovno reprodukcijsko razmerje plenilca mora biti dovolj veliko). Tu smo predpostavili, da sama populacija plena narašča logistično oziroma, da je vedno njegova velikost manjša od nosilne kapacitete:  $x < K$ .

Iz Jacobijeve matrike vidimo, da je točka  $(0, 0)$  nestabilno sedlo, točka  $(K, 0)$  pa v primeru  $R_0 < 1$  asimptotično stabilen vozle (populacija plenilca ne preživi, ostane samo plen z vrednostjo enako nosilni kapaciteti).

V primeru  $R_0 > 1$  lahko obravnavamo tudi pozitivno ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y})$ . Njegova stabilnost je odvisna od tega, ali leži na padajočem delu parabole, ki je ničelna izoklina (tedaj je ravnovesje asimptotično stabilni fokus - ponor) ali na naraščajočem delu parabole (tedaj je ravnovesje nestabilni fokus - izvor). V zadnjem primeru trajektorija vseeno ostane omejena, tako da mora nastopiti limitni cikel (glej sliko 18).

Rosenzweig-MacArthurjev model vključuje bolj realistične predpostavke glede populacije plena in glede sposobnosti plenjena plenilcev in obenem bolj zadovoljivo pojasni oscilacije, ki so jih opazili pri naravnih sistemih tipa plen plenilec.



SLIKA 18

### Gausejev model

Ruski matematik **Grigorij F. Gause** je leta 1934 obravnaval model oblike

$$\begin{aligned} dx/dt &= xg(x) - yp(x), \\ dy/dt &= yq(x), \end{aligned}$$

kjer so  $g$ ,  $p$  in  $q$  zvezno odvedljive funkcije,  $g$  pozitivna na  $[0, K]$  in negativna za  $x > K$ ,  $p(x) > 0$  razen  $p(0) = 0$  in  $q$  strogo naraščajoča za  $x > 0$  z negativno limito pri  $x \rightarrow +0$  in pozitivno limito pri  $x \rightarrow +\infty$ . Rosenzweig-MacArthurjev model je poseben primer.

### Model Kolmogorova

Pojav periodičnosti rešitev je za še bolj splošne sisteme skušal pojasniti že **Aleksander N. Kolmogorov** (1903-1987). Obravnaval je splošni model:

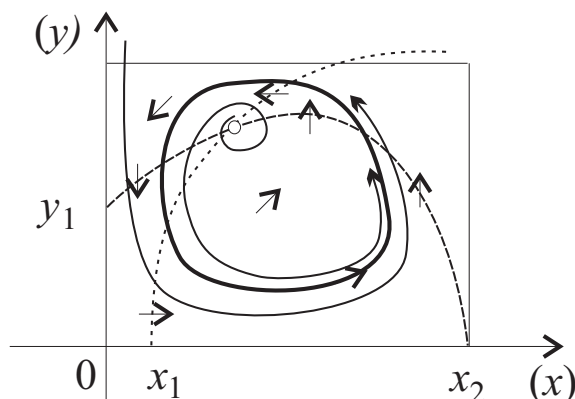
$$\begin{aligned} dx/dt &= xf(x, y), \\ dy/dt &= yg(x, y), \end{aligned}$$

kjer sta  $f, g$  zvezno odvedljivi funkciji. Predpostavimo, da predstavljata enačbi ničelnih izoklin  $f(x, y) = 0$  in  $g(x, y) = 0$  dve krivulji, ki se v prvem kvadrantu sekata natanko enkrat (npr. v točki  $(\bar{x}, \bar{y})$ ).

Kolmogorov je formuliral devet smiselnih predpostavk, ki zagotavljajo, da rešitve zgornjega sistema ostanejo v kompaktni množici v prvem kvadrantu, in da je pozitivno ravnovesje izvor (nestabilni vozle ali nestabilni fokus). Te predpostavke so naslednje:

- (1)  $\partial f / \partial y < 0$  (rast populacije plenilcev povzroči upadanje populacije plena),
- (2)  $\partial g / \partial x > 0$  (rast populacije plena povzroči rast populacije plenilcev),
- (3)  $f(0, y_1) = 0$  za neko vrednost  $y_1 > 0$  (obstaja mejna velikost populacije plenilcev, ko majhna populacija plena ne more niti začeti naraščati),
- (4)  $g(x_1, 0) = 0$  za neko vrednost  $x_1 > 0$  (obstaja mejna velikost populacije plena, ko majhna populacija plenilcev ne more niti začeti padati),
- (5)  $f(x_2, 0) = 0$  za neko vrednost  $x_2 > 0$  (obstaja mejna velikost populacije plena, ko se v odsotnosti plenilcev rast ustavi, odvisna od nosilnosti okolja),
- (6)  $\partial f / \partial x < 0$  za velike vrednosti  $x$  (izoklina  $f(x, y) = 0$  je upognjena navzdol, saj je njena strmina  $s$  negativna, ker je  $s = -(\partial f / \partial x) / (\partial f / \partial y)$  in po točki (1) imenovalec negativen; na ta način zagotovimo obstoj pozitivnega ravnovesja),
- (7)  $\partial g / \partial y < 0$  za vse vrednosti  $y$  (stopnja rasti populacije plenilca z večanjem  $y$  upada, rast se zaustavlja),
- (8)  $x\partial f / \partial x + y\partial g / \partial y > 0$  in  $(\partial f / \partial x)(\partial g / \partial y) - (\partial f / \partial y)(\partial g / \partial x) > 0$ , oboje izračunano v ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y})$  (prvi pogoj pove, da je sled Jacobijeve matrike v pozitivnem ravnovesju pozitivna, drugi, da je njena determinanta pozitivna; biološka razlaga: soobstoj vrst v ravnovesju mora biti nestabilen, majhne fluktuacije vodijo k večjim, le-te pa k oscilaciji z limitnim ciklom),

(9) Ničelna izoklina  $f(x, y) = 0$  ima v ravnovesju pozitivno strmino (iz (7) in (8) dobimo v ravnovesju  $\partial f/\partial x > 0$  in nato  $s > 0$ , ker je po (1)  $\partial f/\partial y < 0$ ).



SLIKA 19

Teh devet predpostavk (zadnja sledi iz prejšnjih) je zadostnih za obstoj limitnega cikla (glej sliko 19). Skoraj vse so izpolnjene npr. pri modelu Rosenzweiga in MacArthurja, ne pa pri klasičnem ali logističnem Lotka-Volterrovem modelu.

**Zgled.** Preverimo predpostavke Kolmogorova za Rosenzweig-MacArthurjev model:

$$(1) \quad \partial f/\partial y = -\frac{b}{1+b\beta x} < 0,$$

$$(2) \quad \partial g/\partial x = \frac{d}{(1+b\beta x)^2} > 0$$

$$(3) \quad f(0, a/b) = 0,$$

$$(4) \quad g(\bar{x}, 0) = 0, \quad \bar{x} = \frac{c}{d-bc\beta},$$

$$(5) \quad f(K, 0) = 0,$$

$$(6) \quad \partial f/\partial x = -\frac{a}{K} + \frac{b^2\beta y}{(1+b\beta x)^2} \rightarrow -\frac{a}{K}, \quad (x \rightarrow \infty),$$

$$(7) \quad \partial g/\partial y = 0,$$

(8) v pozitivnem ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y})$  je

$$\begin{aligned} x\partial f/\partial x + y\partial g/\partial y &= -\frac{a\bar{x}}{K} + \frac{b^2\beta\bar{x}\bar{y}}{(1+b\beta\bar{x})^2} = -\frac{a\bar{x}}{K} + \frac{bc\beta}{d} \cdot a\left(1 - \frac{\bar{x}}{K}\right) = \frac{a}{KR_0}(K - \bar{x} - R_0\bar{x}) \\ &= \frac{a}{KR_0}(K - 2\bar{x} - (R_0 - 1)\bar{x}) = \frac{a}{KR_0}(K - 2\bar{x} - 1/b\beta) = \frac{2a}{KR_0}\left[\left(K - \frac{1}{b\beta}\right)/2 - \bar{x}\right] > 0, \end{aligned}$$

če leži ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y})$  na naraščajočem delu izokline  $f(x, y) = 0$ . Podobno se lahko hitro prepričamo, da je  $(\partial f/\partial x)(\partial g/\partial y) - (\partial f/\partial y)(\partial g/\partial x) = -(\partial f/\partial y)(\partial g/\partial x) > 0$

Vidimo, da edinole točka (7) ni izpolnjena, ker je izoklina  $g(x, y) = 0$  navpična premica. Sklep, da cikel obstaja pa vseeno velja.

Omenimo še **Holling-Tannerjev model**

$$\begin{aligned} dx/dt &= ax(1 - x/K) - yp(x), \\ dy/dt &= by(1 - \alpha y/x), \end{aligned}$$

kjer so  $a, b, \alpha, K > 0$  in  $p$  zvezno odvedljiva funkcija kot pri Gauseju:  $p(x) > 0$  za  $x > 0$  in  $p(0) = 0$ . Rast plena je logistična s konstantno kapaciteto  $K$ , tudi rast plenilcev je logistična, kapaciteta pa je zdaj proporcionalna velikosti plena  $x$ .

Pri primerno izbrani funkciji  $p$  tudi ta model precej dobro opisuje nekatere realne situacije, čeprav podobno kot Rosenzweig-MacArthurjev model ne izpolnjuje točke (7) izmed predpostavk Kolmogorova.

## 8. Sistemi višjega reda

Spomnimo se, da velja za sisteme višjega reda po izreku o linearnem približku:

**Izrek 1:** Naj bo  $\bar{X}$  ravnovesje sistema  $dX/dt = F(X)$ , kjer so  $F$  in vsi njeni parcialni odvodi zvezne funkcije. Če Jacobijeva matrika  $J(\bar{X})$  s karakterističnim polinomom  $\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n$  zadošča Routh-Hurwitzovim pogojem, je ravnovesje  $\bar{X}$  lokalno asimptotično stabilno.

Na kratko si bomo ogledali nekaj modelov Lotka-Volterrovega tipa z več plenilci ali več pleni, kombiniran model tekmovanja in plenjenja, tekmovanje treh vrst in model prehrambene verige. Pri slednjem modelu bomo uvedli tudi druge pojme, kot so npr. persistenca (obstanek vrst) in permanenca.

### Lotka-Volterrov model, en plen, dva plenilca:

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - ax/K - by - ez), \\ dy/dt &= y(-c + dx), \\ dz/dt &= z(-f + gx). \end{aligned}$$

Vsi koeficienti so pozitivni:  $a, b, c, d, e, f, g > 0$ , populacija plena  $x$  raste logistično (v odsotnosti plenilcev), vsaka od populacij plenilcev,  $y$  in  $z$ , pa upada eksponentno (v odsotnosti plena).

Ravnovesja so:

$(0, 0, 0)$  (nestabilno sedlo), Jacobijeva matrika  $J(0, 0, 0)$  je diagonalna, ena lastna vrednost  $a$  pozitivna, preostali dve  $-c$ ,  $-f$  negativni,

$(K, 0, 0)$  asimptotično stabilno za  $K < c/d$  in  $K < f/g$ , v nasprotnem primeru pa nestabilno (sedlo),

$(f/g, 0, a(gK - f)/egK)$  in  $(c/d, a(dK - c)/bdK, 0)$ , pozitivni samo v primeru  $K > c/d$  in  $K > f/g$ , tedaj pa ima ustrezna Jacobijeva matrika dve lastni vrednosti, ki imata negativni realni del, tretja pa je odvisna od predznaka izraza  $cg - df$ . Če je  $c/d > f/g$ , je ravnovesje  $(f/g, 0, a(gK - f)/egK)$  asimptotično stabilno, ravnovesje  $(c/d, a(dK - c)/bdK, 0)$  pa nestabilno; če je  $c/d < f/g$  velja ravno obratno.

### Lotka-Volterrov model, dva plena, en plenilec:

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - bz), \\ dy/dt &= y(c - dy - ez), \\ dz/dt &= z(-f + gx + hy). \end{aligned}$$

Vsi koeficienti so pozitivni:  $a, b, c, d, e, f, g, h > 0$ , populacija prvega plena  $x$  potem raste eksponentno, populacija drugega plena  $y$  logistično (v odsotnosti plenilca), plenilec  $z$  sicer upada eksponentno (v odsotnosti plena).

Hitro vidimo, da je možnih pet ravnovesij in sicer:

ničelno  $(0, 0, 0)$  (nestabilno),  $(0, c/d, 0)$ ,  $(f/g, 0, a/b)$ ,  $(0, f/h, c/e - df/eh)$  in  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ , kjer je  $\bar{x} = f/g - hc/dg + aeh/bdg = f/g - h\bar{y}/g$ ,  $\bar{y} = c/d - ae/bd = c/d - e\bar{z}/d$  in  $\bar{z} = a/b$ .

Jacobijeva matrika je za zadnje ravnovesje enaka  $J(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & -b\bar{x} \\ 0 & -d\bar{y} & -e\bar{y} \\ g\bar{z} & h\bar{z} & 0 \end{bmatrix}$ ,

karakteristična enačba pa  $\lambda^3 + d\bar{y}\lambda^2 + (bg\bar{x}\bar{z} + eh\bar{y}\bar{z})\lambda + bdg\bar{x}\bar{y}\bar{z} = 0$ .

Ker so (pri pogoju  $\bar{x}, \bar{y}, \bar{z} > 0$ ) vsi koeficienti pozitivni, produkt prvih dveh pa je večji od tretjega, je po Routh-Hurwitzovem kriteriju ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$  lokalno asimptotično stabilno.

### Kombinirani model tekmovanja in plenilstva

Dve populaciji plena z logistično rastjo med seboj tekmujeta za naravne vire, tretja populacija pleni obe prejšnji. Kljub taki situaciji lahko obstaja pozitivno ravnovesje vseh treh populacij (t.i. *biološka pestrost*), kot smo videli že v zadnjem posebnem primeru.

**Splošni model:**

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(e_1 - \alpha_{11}x_1 - \alpha_{12}x_2 - \alpha_{13}x_3), \\ dx_2/dt &= x_2(e_2 - \alpha_{21}x_1 - \alpha_{22}x_2 - \alpha_{23}x_3), \\ dx_3/dt &= x_3(-e_3 + \alpha_{31}x_1 + \alpha_{32}x_2). \end{aligned}$$

Kot običajno naj bodo vsi parametri pozitivni. Med populacijama  $x_1$  in  $x_2$  z logistično rastjo vlada tekmovanje (glej Lotka-Volterrov model tekmovanja), populacija plenilcev  $x_3$ , ki bi sicer brez plena eksponentno upadala, pleni obe prejšnji populaciji.

Z uvedbo novih spremenljivk  $x = \alpha_{11}x_1/e_1$ ,  $y = \alpha_{12}x_2/e_1$  in  $z = \alpha_{13}x_3/e_1$  ter novih parametrov  $a = \alpha_{21}e_1/\alpha_{11}e_2$ ,  $b = \alpha_{22}e_1/\alpha_{12}e_2$ ,  $c = \alpha_{23}e_1/\alpha_{13}e_2$ ,  $d = \alpha_{31}e_1/\alpha_{11}e_3$ ,  $e = \alpha_{32}e_1/\alpha_{12}e_3$ ,  $f = e_1$ ,  $g = e_2$  in  $h = e_3$  zgornji sistem poenostavimo oziroma preoblikujemo v sistem:

$$\begin{aligned} dx/dt &= fx(1 - x - y - z), \\ dy/dt &= gy(1 - ax - by - cz), \\ dz/dt &= hz(-1 + dx + ey). \end{aligned}$$

Tu so  $a, b, c, d, e, f, g, h > 0$ . Predpostavimo, da obstaja natanko ena rešitev sistema enačb, ki določajo netrivialne ničelne izokline. To rešitev dobimo, če rešimo matrično enačbo

$$AX = E,$$

kjer je  $E = (1, 1, 1)^T$  in

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 \\ a & b & c \\ d & e & 0 \end{bmatrix}.$$

Ker je po predpostavki  $\det A \neq 0$ , je rešitev  $X = (\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})^T$  lahko dobljena s Cramerjevim pravilom. Točka  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$  je seveda ravnovesje, za katerega je iz bioloških razlogov smiselno zahtevati, da ima vse tri komponente pozitivne.

Jacobijeva matrika v tem ravnovesju je  $J = \begin{bmatrix} -f\bar{x} & -f\bar{x} & -f\bar{x} \\ -ag\bar{y} & -bg\bar{y} & -cg\bar{y} \\ dh\bar{z} & eh\bar{z} & 0 \end{bmatrix}$

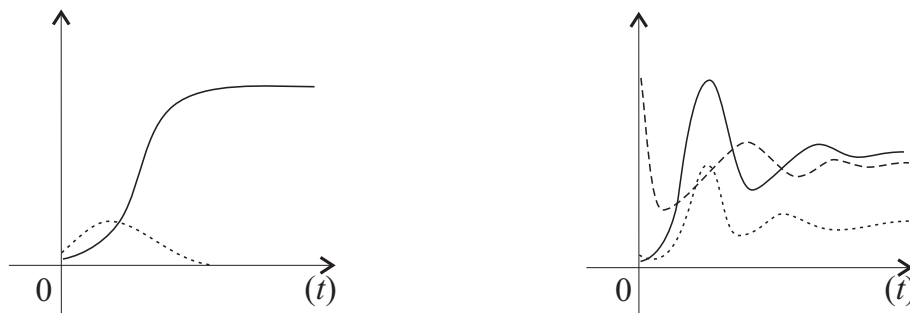
in ima karakteristični polinom  $\lambda^3 + a'\lambda^2 + b'\lambda + c' = 0$ , kjer je  $a' = f\bar{x} + bg\bar{y}$ ,  $b' = (b - a)f g \bar{x} \bar{y} + d f h \bar{x} \bar{z} + c e g h \bar{y} \bar{z}$  in  $c' = -(\det A) f g h \bar{x} \bar{y} \bar{z}$ .

Routh-Hurwitzovi pogoji povedo, da morajo biti za asimptotično stabilnost ravnovesja izpolnjeni pogoji  $a' > 0$ ,  $c' > 0$  in  $a'b' > c'$ . Prvi pogoj je avtomatično izpolnjen, drugi je izpolnjen v primeru  $\det A < 0$ . Najbolj je kompliciran tretji pogoj, ki nam da neenakost:

$$(b - a)(f\bar{x} + bg\bar{y})/h\bar{z} + bce g \bar{y} / f \bar{x} + d f \bar{x} / g \bar{y} > -cd - ae.$$

Konkretni primeri pokažejo, da je mogoče vse te pogoje izpolniti, kar biološko pomeni, da v ekološkem ravnovesju vse tri populacije lahko obstanejo in preživijo, kljub plenilcu (glej npr. [6], str. 224-227).

Še več, z odstranitvijo plenilca ( $z = 0$ ), bi sistem postal tekmovalni in si morda, kar je čisto mogoče, poiskal ravnovesje z izginotjem ene od populacij (primerjaj Lotka-Volterrov model tekmovanja dveh vrst). Tak primer kaže slika 20(a), medtem ko je na sliki 20(b) prikazan primer sobivanja treh vrst.



SLIKA 20

**Model tekmovanja treh vrst:**

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a_0 - a_1x - a_2y - a_3z), \\ dy/dt &= y(b_0 - b_1x - b_2y - b_3z), \\ dz/dt &= z(c_0 - c_1x - c_2y - c_3z). \end{aligned}$$

Tu je  $a_i, b_i, c_i > 0$  za vsak  $i$ . Spet imamo logistično rast vsake vrste z nosilno kapaciteto  $a_0/a_i$ ,  $b_0/b_i$  oziroma  $c_0/c_i$ , prisotnost drugih dveh vrst ovira vsako vrsto pri rasti, vrste med seboj tekmujejo za skupne vire (hrano in prostor).

Rešitve ostajajo v pozitivnem oktantu, če začnemo tam.

Ravnovesja (pri določenih pogojih glede koeficientov): ničelno  $(0, 0, 0)$ , tri ravnovesja, ko se ohrani samo ena vrsta, tri ravnovesja, ko se ohranita dve vrsti in nazadnje še eno ravnovesje za ohranitev vseh treh vrst.

Hitro lahko preverimo stabilnost ničelnega ravnovesja: tedaj je Jacobijeva matrika  $J(0, 0, 0)$  diagonalna z  $a_0, b_0, c_0$  po diagonali; ker so vsa tri števila pozitivna, je ničelno ravnovesje nestabilno.

Ravnovesje  $(\bar{x}, 0, 0) = (a_0/a_1, 0, 0)$  npr. za prvo vrsto pa je asimptotično stabilno, če je  $\bar{x} = a_0/a_1 > \max\{b_0/b_1, c_0/c_1\}$ , sicer nestabilno; to vidimo iz Jacobijeve matrike, ki je v tem primeru zgornje trikotna:

$$J(\bar{x}_1, 0, 0) = \begin{bmatrix} -a_1\bar{x} & -a_2\bar{x} & -a_3\bar{x} \\ 0 & b_0 - b_1\bar{x} & 0 \\ 0 & 0 & c_0 - c_1\bar{x} \end{bmatrix}.$$

Podobno dobimo za ostale vrste.

Modeli tekmovanja so nasploh za proučevanje zelo zanimivi. Že pri sistemu  $3 \times 3$  lahko pride do nepričakovanega in zanimivega vedenja:

Kot smo videli, lahko izumre ena, dve ali vse tri vrste, lahko pa vse tri ostanejo (ko obstaja pozitivno globalno stabilno ravnovesje). Rešitve so lahko periodične ali imajo stabilno heteroklično orbito (model s petimi vrstami je lahko celo kaotičen).

**Robert M. May** in **Warren J. Leonard** sta leta 1975 analizirala poseben primer s stabilno heterociklično orbito (glej [19]). Denimo, da druga vrsta eliminira prvo, prva tretjo in tretja drugo.

**May-Leonardov model tekmovanja** ( $0 < a < 1$ ,  $b > 1$ ,  $x, y, z > 0$ ):

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(1 - x - by - az), \\ dy/dt &= y(1 - ax - y - bz), \\ dz/dt &= z(1 - bx - ay - z). \end{aligned}$$

Obstaja pet nenegativnih ravnovesij:  $(0, 0, 0)$ ,  $(1, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0)$ ,  $(0, 0, 1)$  in  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}) = (1, 1, 1)/(1 + a + b)$ .

Zadnje ravnovesje dobimo z rešitvijo linearnega sistema  $AX = E$ , kjer je  $A = \begin{bmatrix} 1 & b & a \\ a & 1 & b \\ b & a & 1 \end{bmatrix}$

in  $E = (1, 1, 1)^T$ . Determinanta te matrike je

$$\det A = a^3 + b^3 - 3ab + 1 = (a + b + 1)(a^2 + b^2 - ab - a - b + 1) = \\ (a + b + 1)((a - 1)^2 + (b - 1)^2 - (a - 1)(b - 1)) \neq 0$$

za  $a, b \neq 1$  in  $a + b \neq -1$ , tako da je to edina rešitev in celo pozitivna za  $a + b > -1$ . Možna ravnovesja bi bila še:  $(1 - b, 1 - a, 0)/(1 - ab)$ ,  $(1 - a, 0, 1 - b)/(1 - ab)$  in  $(0, 1 - b, 1 - a)/(1 - ab)$ , od katerih pa nobeno ne leži v prvem oktantu, ker smo izbrali  $0 < a < 1$  in  $b > 1$ .

Jacobijeva matrika v poljubni točki  $(x, y, z)$  je enaka

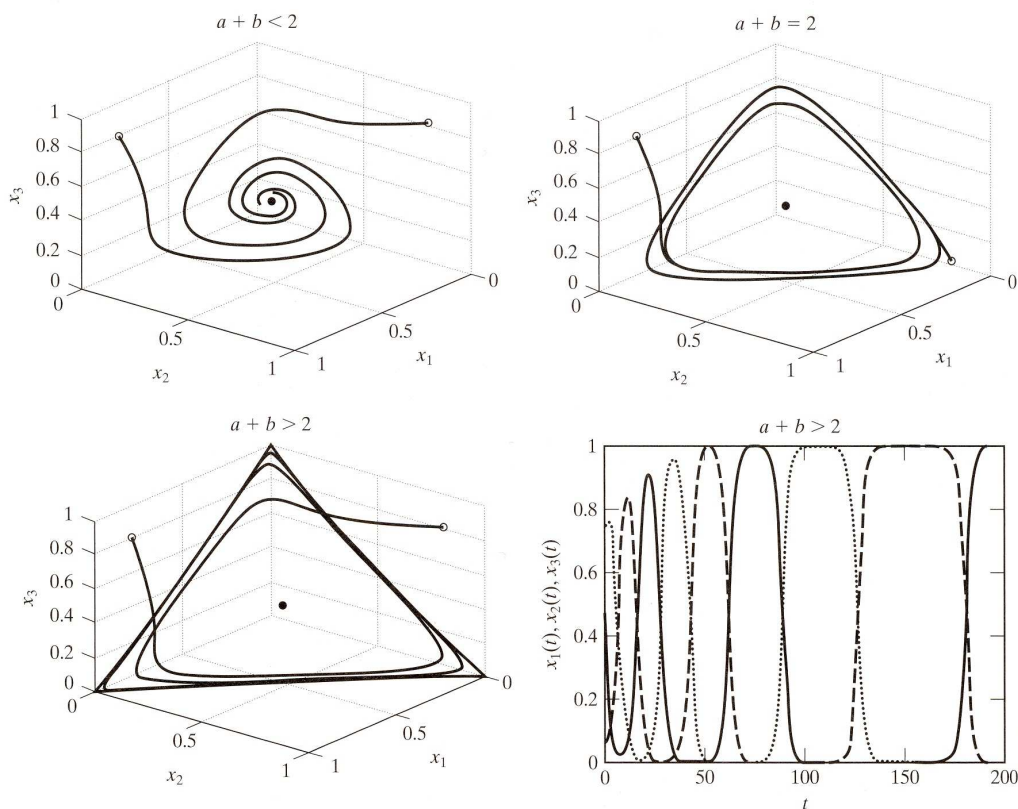
$$J = \begin{bmatrix} 1 - 2x - by - az & -bx & -ax \\ -ay & 1 - ax - 2y - bz & -by \\ -bz & -az & 1 - bx - ay - 2z \end{bmatrix},$$

v ravnovesjih  $(0, 0, 0)$ ,  $(1, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0)$  in  $(0, 0, 1)$  pa dobimo (po vrsti)

$$J = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} -1 & -b & -a \\ 0 & 1 - a & 0 \\ 0 & 0 & 1 - b \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 1 - b & 0 & 0 \\ -a & -1 & -b \\ 0 & 0 & 1 - a \end{bmatrix} \text{ in } \begin{bmatrix} 1 - a & 0 & 0 \\ 0 & 1 - b & 0 \\ -b & -a & -1 \end{bmatrix}$$

Pri danih pogojih so vsa ta ravnovesja nestabilna. Nazadnje je v pozitivnem ravnovesju

$$J(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}) = -\frac{1}{1+a+b} \begin{bmatrix} 1 & b & a \\ a & 1 & b \\ b & a & 1 \end{bmatrix} = -\gamma A, \quad \gamma = \frac{1}{1+a+b}.$$



SLIKA 21. May-Leonardov model (iz knjige [1], str. 252)

V ravnovesju  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$  so lastne vrednosti  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_{2,3} = \gamma(a+b-2 \pm i(a-b)\sqrt{3})/2$ , zato je lokalno asimptotično stabilno, če je  $a+b < 2$ . Konkretni primeri ( $a = 1.25$ ,  $b = 0.5$ ;  $a = 0.5$ ,  $b = 1.5$ ;  $a = 0.5$ ,  $b = 1.25$ ) daje različno kvalitativno vedenje (glej sliko 21):

- (1) fokus ( $a+b < 2$ ),
- (2) več koncentričnih limitnih ciklov ( $a+b = 2$ ), ali
- (3) limitni cikel (trikotnik) ( $a+b > 2$ ).

V primeru  $a+b = 2$  vpeljimo oznaki  $u = x+y+z$  in  $v = xyz$ , pa dobimo  $du/dt = u(1-u)$  (logistična enačba), od koder takoj najdemo  $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = 1$ , ter  $d \ln v / dt = 3 - 3u = 3d \ln u / dt$ , torej  $v(t)/v(0) = (u(t)/u(0))^3$  oziroma  $\lim v(t) = v(0)/u(0)^3 = C$ . Limitna rešitev leži na ravnini  $x+y+z = 1$  in na hiperboloidu  $xyz = C$ , se pravi, da je enaka preseku teh dveh ploskev.

### Prehrabena veriga

Denimo, da spremenljivka  $x_1$  predstavlja populacijo, s katero se prehranjuje populacija  $x_2$ ; s slednjo se prehranjuje populacija  $x_3$  itd. Ustrezni model se glasi ( $a_{ij} > 0$ ,  $a_{11} \geq 0$ ):

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(a_{10} - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\ dx_2/dt &= x_2(-a_{20} + a_{21}x_1 - a_{23}x_3), \\ \dots & \dots \dots \\ dx_n/dt &= x_n(-a_{n,0} + a_{n,n-1}x_{n-1}). \end{aligned}$$

Oglejmo si samo poseben primer  $n = 3$  (populacijo sestavljajo npr. trava, zajec in kojot).

**Zgled.** Sistem diferencialnih enačb je zdaj:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(a_{10} - a_{11}x_1 - a_{12}x_2), \\ dx_2/dt &= x_2(-a_{20} + a_{21}x_1 - a_{23}x_3), \\ dx_3/dt &= x_3(-a_{30} + a_{32}x_2), \end{aligned}$$

Hitro se lahko prepričamo, da obstajajo samo štiri nenegativna ravnovesja:  $(0, 0, 0)$ ,  $(\bar{x}_1, 0, 0)$ ,  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, 0)$  in  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3)$ , od katerih so prva tri nestabilna, zadnje pa asimptotično stabilno.

Definirajmo konstanto

$$\mu = a_{10} - a_{11}a_{20}/a_{21} - a_{12}a_{30}/a_{32}.$$

Pri pogoju  $a_{11} > 0$  in  $\mu > 0$  lahko dokažemo tudi stabilnost in celo globalno asimptotično stabilnost pozitivnega ravnovesja  $\bar{X} = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3)$ . To ravnovesje zadošča enačbam  $a_{10} = a_{11}\bar{x}_1 + a_{12}\bar{x}_2$ ,  $-a_{20} = -a_{21}\bar{x}_1 + a_{23}\bar{x}_3$  in  $-a_{30} = -a_{32}\bar{x}_2$ . Če jih vstavimo v zgornje enačbe dobimo ekvivalenten sistem

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1(-a_{11}[x_1 - \bar{x}_1] - a_{12}[x_2 - \bar{x}_2]), \\ dx_2/dt &= x_2(a_{21}[x_1 - \bar{x}_1] - a_{23}[x_3 - \bar{x}_3]), \\ dx_3/dt &= x_3(a_{32}[x_2 - \bar{x}_2]). \end{aligned}$$

Za pozitivne konstante  $c_1, c_2, c_3 > 0$  definirajmo funkcijo

$$V(x_1, x_2, x_3) = c_1[x_1 - \bar{x}_1 - \bar{x}_1 \ln(x_1/\bar{x}_1)] + c_2[x_2 - \bar{x}_2 - \bar{x}_2 \ln(x_2/\bar{x}_2)] + c_3[x_3 - \bar{x}_3 - \bar{x}_3 \ln(x_3/\bar{x}_3)].$$

Ker je očitno  $V \in C^1$  za  $x_1, x_2, x_3 > 0$  in  $V(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3) = 0$ , je to funkcija Ljapunova za ravnovesje  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3)$ . Poleg tega je očitno  $V \geq 0$  in  $V(x_1, x_2, x_3) = 0$  natanko takrat, ko je  $x_1 = \bar{x}_1$ ,  $x_2 = \bar{x}_2$ ,  $x_3 = \bar{x}_3$ .

Izberimo konstante  $c_i$  tako, da bo veljalo  $c_2a_{21} - c_1a_{12} = 0$  in  $c_3a_{32} - c_2a_{23} = 0$ , pa se lahko hitro prepričamo, da je potem  $dV/dt = -c_1a_{11}[x_1 - \bar{x}_1]^2 \leq 0$  in  $dV/dt = 0$  natanko takrat, ko je  $x_1 = \bar{x}_1$ . Od tod sledi po prvem izreku Ljapunova, da je pozitivno ravnovesje lokalno stabilno.

Če izračunamo Jacobijevo matriko v pozitivnem ravnovesju:

$$J(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3) = \begin{bmatrix} -a_{11}\bar{x}_1 & -a_{12}\bar{x}_1 & 0 \\ a_{21}\bar{x}_2 & 0 & -a_{23}\bar{x}_2 \\ 0 & a_{32}\bar{x}_3 & 0 \end{bmatrix},$$

vidimo, da je enaka matriki  $A$  iz zglada 1 pri kvalitativni stabilnosti ob koncu drugega razdelka. Torej je Jacobijeva matrika sistema v pozitivnem ravnovesju celo kvalitativno stabilna in zato tudi lokalno asimptotično stabilna. Po izreku 6 o linearnem približku iz razdelka 5 je zato pozitivno ravnovesje lokalno asimptotično stabilno.

Z nekaj več dela se da pokazati, da je pozitivno ravnovesje pri danih pogojih tudi edina invariantna množica, zato imamo celo globalno asimptotično stabilnost.

### Obstanek (persistenca) vrst

Kadar ima dinamični sistem pozitivno ravnovesje, ki je (globalno) asimptotično stabilno, vse nastopajoče populacije seveda težijo k temu ekološkemu ravnovesju in zato dolgoročno obstanejo, se pravi sobivajo na določenem prostoru. Za sam obstanek vseh vrst pa obstoj pozitivnega ravnovesja ni potreben. Pomembno je, da se nobena vrsta po številu svojih pripadnikov ne približa pragu izumrtja.

**Definicija 1.** Sistem  $dX/dt = F(X)$  je

(a) *kreepko persistenten*, če za vsako začetno točko  $X(0) = (x_1(0), x_2(0), \dots, x_n(0))^T$ , kjer je  $x_i(0) > 0$  za vsak  $i$ , velja  $\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0$  za vsak  $i = 1, 2, \dots, n$ ,

(b) *šibko persistenten*, če je  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0$  za vsak  $i = 1, 2, \dots, n$  in

(c) *enakomerno persistenten*, če obstaja  $\delta > 0$ , da je  $\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > \delta$  za vsak  $i = 1, 2, \dots, n$ .

V zadnjem primeru je  $\delta$  neodvisen od začetne točke, medtem ko sta limes inferior in limes superior seveda odvisna. Persistenco lahko definiramo tudi samo za delne populacije (tj. samo za nekatere indekse v vektorju stanj).

**Definicija 2.** Sistem  $dX/dt = F(X)$  je *permanenten*, če obstaja  $T > 0$  in kompaktna množica  $K$  v notranjosti  $\mathbb{R}_+^n = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n; x_i > 0 \text{ za vsak } i = 1, 2, \dots, n\}$ , tako da velja  $X(t) \in K$  za vsak  $t > T$ .

To pomeni, da trajektorije nekoč vstopijo v kompaktno množico  $K$  in potem za vedno ostanejo v njej.

Persistenca ni zelo dobra mera preživetja (lahko se zgodi, da pri kakem zaporedju začetnih točk  $X_k(0)$  za rešitve velja  $0 < \liminf x_i^k(t) < \epsilon_k$ , vendar  $\epsilon_k \rightarrow 0$ ). Zato pogosto uporabljamo ti. *praktično persistenco* z vnaprej podanimi mejami ( $i = 1, 2, \dots, n$ ):

$$0 < L_i < \liminf x_i(t) \leq \limsup x_i(t) \leq M_i.$$

Ta praktična persistenca implicira permanenco. Prav tako seveda iz krepke persistence sledi šibka persistenca. Pri enakomerno omejenih rešitvah sta enakomerna persistenca in permanenca enakovredni. Sistem z globalnim stabilnim ravnovesjem je permanenten, obratno pa nasploh ni res.

Persistenco in permanenco lahko npr. opazujemo pri prehrabnih verigah. Tu preverimo le šibko persistenco verige v primeru  $n = 3$  (glej zadnji zgled).

**Izrek.** Naj bo  $a_{11} > 0$ . Pri  $\mu > 0$  je veriga šibko persistentna, pri  $\mu < 0$  ni persistentna.

**Dokaz.** Najprej vidimo, da rešitve ostanejo v prvem oktantu, če v njem začnejo. Potem iz ocene  $dx_1/dt \leq x_1(a_{10} - a_{11}x_1)$  vidimo, da je rešitev  $x_1$  omejena. S primerjavo z logistično enačbo se namreč da pokazati, da je  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_1(t) \leq a_{10}/a_{11}$ .

Ker za funkcijo  $u = a_{21}a_{32}x_1 + a_{12}a_{32}x_2 + a_{12}a_{23}x_3$  velja

$$du/dt = a_{21}a_{32}x_1(a_{10} - a_{11}x_1) + a_{12}a_{32}x_2(-a_{20}) + a_{12}a_{23}x_3(-a_{30}) =$$

$a_{21}a_{32}x_1(-a_{10}x_1) + a_{12}a_{32}x_2(-a_{20}) + a_{12}a_{23}x_3(-a_{30}) + a_{21}a_{32}x_1(2a_{10} - a_{11}x_1) \leq -mu + b$ ,  
kjer je  $m = \min\{a_{10}, a_{20}, a_{30}\}$  in  $b = \max_{x_1}[a_{21}a_{32}x_1(2a_{10} - a_{11}x_1)]$ , spoznamo, da je  $u$  omejena funkcija. Potem pa so tudi vse funkcije  $x_i$  omejene.

Definirajmo ti. *persistenčno funkcijo*

$$\rho(t) = x_1^{r_1} x_2^{r_2} x_3^{r_3},$$

kjer je  $r_1 = 1$ ,  $r_2 = a_{11}/a_{21}$  in  $r_3 = a_{12}/a_{32}$ . Ker so rešitve omejene, konvergira  $\rho(t) \rightarrow 0$ , če  $x_i(t) \rightarrow 0$  za nek  $i$ .

Naj bo  $\mu > 0$ . Pokazali bomo, da je  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0$  za vsak  $i$ . Pa denimo nasprotno, da za nek  $i < 3$  velja  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$ ; tedaj je zaradi pozitivnosti res  $x_i(t) \rightarrow 0$ , torej tudi  $\rho(t) \rightarrow 0$ . S tem pa bomo prišli do protislovja.

Ker lahko za dovolj velik  $t$  dosežemo, da je  $x_i(t) \leq a_{i+1,0}/(2a_{i+1,i})$ , dobimo iz neenačbe

$$dx_{i+1}/dt \leq x_{i+1}(-a_{i+1,0} + a_{i+1,i}x_i)$$

še krajšo neenačbo

$$dx_{i+1}/dt \leq -a_{i+1,0}x_{i+1}/2,$$

ki pove, da  $x_{i+1}$  eksponentno pada proti nič, torej  $x_{i+1}(t) \rightarrow 0$ . Če je  $i = 1$ , vidimo, da tudi  $x_2(t) \rightarrow 0$ , potem pa na enak način tudi  $x_3(t) \rightarrow 0$ . V vsakem primeru torej velja  $x_3(t) \rightarrow 0$ . Potem pa dobimo iz enačbe

$$d\rho/dt = r_1 x_1^{r_1-1} \dot{x}_1 x_2^{r_2} x_3^{r_3} + r_2 x_2^{r_2-1} \dot{x}_2 x_1^{r_1} x_3^{r_3} + r_3 x_3^{r_3-1} \dot{x}_3 x_1^{r_1} x_2^{r_2} = \rho(\mu - r_2 a_{23} x_3)$$

oceno

$$d\rho/dt \geq \rho(\mu/2),$$

odkoder sledi  $\rho(t) \rightarrow \infty$  v nasprotju z  $\rho(t) \rightarrow 0$ . Za  $\mu > 0$  je sistem torej šibko peristenten.

Za  $\mu < 0$  pa dobimo iz diferencialne enačbe za  $\rho$  drugačno oceno:  $d\rho/dt = \rho(\mu - r_2 a_{23} x_3) \leq \mu\rho$ , od koder vidimo, da  $\rho(t) \rightarrow 0$ . To pomeni, da sistem ni peristenten; vsaj za en  $i$  je  $\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$ .

## 9. Različni drugi modeli

Obravnavali bmo še nekatere pomembne matematične modele v epidemiologiji, virologiji, bakteriologiji in nevrologiji.

### (A) Epidemiološki modeli

Vpeljimo oznake, ki smo jih vajeni že od diskretnih modelov. Spremenljivke so:

$S$  - sprejemljivi (susceptibilni) osebki,

$I$  - okuženi (inficirani) osebki,

$R$  - ozdravljeni, imuni (recovered, removed) osebki.

Imamo tudi standardne oznake za vrsto modela:

SI - model brez imunih in brez ozdravljenih ( $S \rightarrow I$ ),

SIS - model brez imunosti ( $S \rightarrow I \rightarrow S$ ),

SIR - model s trajno imunostjo ( $S \rightarrow I \rightarrow R$ ),

SIRS - model z začasno imunostjo ( $S \rightarrow I \rightarrow R \rightarrow S$ ).

Oglejmo si slednjega, ki je najosnovnejši (največji) in kjer upoštevamo tudi umrljivost in rojstva.

## Model SIRS

$$\begin{aligned}dS/dt &= -(\beta/N)SI - bS + bS + bI + bR + \nu R, \\dI/dt &= (\beta/N)SI - \gamma I - bI, \\dR/dt &= \gamma I - bR - \nu R.\end{aligned}$$

Na začetku naj bo  $S(0), I(0) > 0$ ,  $R(0) \geq 0$  in  $S(0) + I(0) + R(0) = N$ , kjer je  $N$  obseg (velikost) populacije. Parametri so tu vsi pozitivni in sicer pomenijo:

$\beta$  - verjetnost okužbe pri stiku okuženega z zdravim osebkom, torej pomeni  $\beta S/N$  povprečno število kontaktov enega okuženega, ki povzroči novo okužbo,

$\gamma$  - stopnja ozdravitve ( $1/\gamma$  povprečen čas okužbe),

$\nu$  - stopnja izgube imunosti ( $1/\nu$  povprečen čas imunosti),

$b$  stopnja rojstev = stopnja smrti.

Štirje preprosti zgledi oziroma posebni primeri brez rojstev in smrti ( $b = 0$ ) so:

(1) **Model SI**, brez imunih ( $R = 0$ ) in brez ozdravljenih ( $\gamma = 0$ ):

$$\begin{aligned}dS/dt &= -(\beta/N)SI, \\dI/dt &= (\beta/N)SI,\end{aligned}$$

$S + I = N$ , redukcija na eno enačbo  $dI/dt = \beta I(1 - I/N)$ . Ta enačba je logistična, zato  $I(t) \rightarrow N$  ( $t \rightarrow \infty$ ), uporaba pri zelo kužnih boleznih (npr. gripa).

(2) **Model SIS**, brez imunosti, vsi ozdravljeni postanejo spet sprejemljivi ( $S$  namesto  $S + R$ ):

$$\begin{aligned}dS/dt &= -(\beta/N)SI + \gamma I, \\dI/dt &= (\beta/N)SI - \gamma I,\end{aligned}$$

$S + I = N$ , redukcija kot prej na logistično enačbo  $dI/dt = \beta' I(1 - I/N')$ , kjer je  $\beta' = \beta - \gamma$  in  $N' = N(1 - \gamma/\beta)$ . Če je  $\beta > \gamma$ , konvergira  $I(t) \rightarrow (\beta - \gamma)N/\beta$  (bolezen ostane epidemična); če  $\beta \leq \gamma$ , konvergira  $I(t) \rightarrow 0$  (bolezen izzveni). Model se uporablja pri spolno prenosljivih boleznih (npr. gonoreja, sifilis).

*Osnovni reprodukcijski faktor*  $R_0 = \beta/\gamma$  pomeni povprečno število sekundarnih okužb, povzročenih z enim okuženim v času njegove okuženosti in odloča o izbruhu epidemije ( $R_0 > 1$ ) ali izginotju bolezni ( $R_0 \leq 1$ ).

(3) **Model SIR**, s trajno imunostjo ( $R \neq 0$ ,  $\nu = 0$ ):

$$\begin{aligned}dS/dt &= -(\beta/N)SI, \\dI/dt &= (\beta/N)SI - \gamma I, \\dR/dt &= \gamma I,\end{aligned}$$

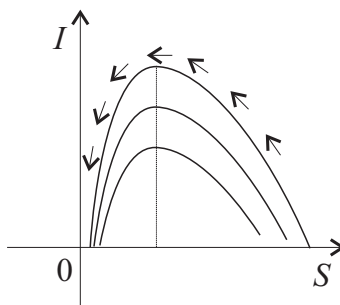
konstantna populacija  $S + I + R = N$ . Zadnjo enačbo rešimo potem, ko poznamo  $I(t)$ , zato sta pomembni le prvi dve, ki povezujeta  $S$  in  $I$ . Torej imamo v resnici sistem dveh enačb:

$$\begin{aligned}dS/dt &= -(\beta/N)SI, \\dI/dt &= (\beta/N)SI - \gamma I.\end{aligned}$$

Sistem spominja na klasični Lotka-Volterrov model, le da tu populacija sprejemljivih  $S$  sama zase ne raste. Iz prve enačbe sistema vidimo, da  $S(t)$  pada in iz zadnje, da  $R(t)$  narašča, obe funkciji imata limiti (omejenost), ko  $t \rightarrow \infty$ . Pišimo:  $dI/dS = -1 + \gamma N/\beta S$ , pa dobimo

$$I(t) = N - R(0) - S(t) + (\gamma N/\beta) \ln S(t)/S(0).$$

Če je  $S(0) > \gamma N/\beta$ , je  $\max I(t)$  (ko nastopi epidemija) dosežen pri  $S(t) = \gamma N/\beta$ , potem pa tudi  $I(t)$  pada; če pa  $S(0) \leq \gamma N/\beta$ , potem  $I(t)$  ves čas pada (ni epidemije). V vsakem primeru  $I(t)$  pada do 0, ker so rešitve omejene, in gredo trajektorije proti robu kompaktnega območja (glej sliko 22).



SLIKA 22

Limitno vrednost  $S(\infty)$  za  $S$  dobimo iz transcendentne enačbe  $S(\infty) = N - R(0) + (\gamma N/\beta) \ln S(\infty)/S(0)$ ; vsaka točka na osi  $S$  je ravnovesje. Definiramo še ti. efektivno stopnjo:  $R = \beta S(0)/\gamma N = R_0 x^*$ , kjer je  $x^* = S(0)/N$ .

(4) **Model SIRS**, z začasno imunostjo ( $R \neq 0$ ):

$$\begin{aligned} dS/dt &= -(\beta/N)SI + \nu R, \\ dI/dt &= (\beta/N)SI - \gamma I, \\ dR/dt &= \gamma I - \nu R, \end{aligned}$$

$S(0), I(0), R(0) > 0$ ,  $S(0) + I(0) + R(0) = N$ . Odtod dobimo  $S(t) + I(t) + R(t) = N$  za vsak  $t \geq 0$ . Ko izločimo  $R$ , ostaneta dve spremenljivki:

$$\begin{aligned} dS/dt &= -(\beta/N)SI + \nu(N - S - I), \\ dI/dt &= I(\beta S/N - \gamma). \end{aligned}$$

**Vaja:**

1. Poišči ravnovesja za reducirani model SIRS in razišči njihovo asimptotično stabilnost. Naj bo  $R_0 = \beta/\gamma$  osnovni reprodukcijski faktor. Prepričaj se, da pri pogoju  $R_0 < 1$  epidemija izzveni, pri pogoju  $R_0 > 1$  pa ne. Kaj se zgodi pri pogoju  $R_0 = 1$ ?

Da bi bili modeli bolj realistični, vključijo pogosto dodatna stanja (spremenljivke), npr. latentno stanje  $E$  (model SEIR), pri otrocih upoštevajo začetno imunost (po materi), stanje  $M$  (model MSEIR). Cepljenje povzroči dodatno imunost (ti. herd immunity), samo  $(1 - p)N$  je susceptibilnih, prag se zniža  $R = R_0(1 - p) < 1$  (da ni epidemije), ocena za delež cepljene populacije torej  $p > (R_0 - 1)/R_0$ .

**Zgled:** V Angliji in Wellsu 1956-1968 je osnovni reprodukcijski faktor za ošpice ocenjen na  $R_0 = 13$  (May 1983), torej je  $p > 12/13 = 92\%$ ; da bi preprečili epidemijo, je treba cepiti vsaj 92% otrok. Masovno cepljenje pa ima tudi negativne posledice: poveča se povprečna starost prvega stika z boleznijo, kar zna biti kasneje (npr. za noseče mamice) nevarno zaradi težjih posledic. Alternativa cepljenju je karantena (uspešna npr. pri SARS 2003).

### Celična dinamika virusa HIV

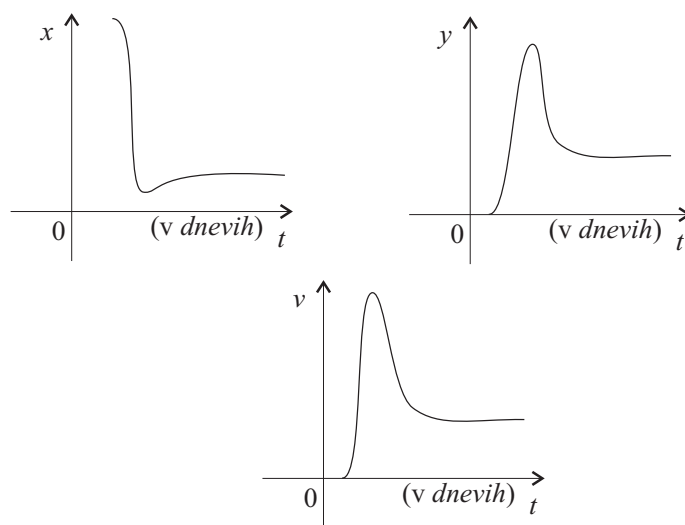
Kratica pomeni *Human Immunodeficiency Virus*, kratica za AIDS pa *Acquired Immune Deficiency Syndrome*. Konec 20. stoletja je bilo okrog 50 milijonov okuženih (15 milijonov od teh je že umrlo).

Dinamika deluje na celičnem nivoju. Virus HIV napade imunski sistem oziroma nekatere bele krvničke, ki jih imenujemo T-celice (natančneje  $CD4^+$ T celice). Le-te so odgovorne za produkcijo protiteles v B celicah, oboje se formirajo v kostnem mozgu, T celice migrirajo v thymus, kjer dozori. Modelirajo delovanja virusnih delcev na populacijo zdravih T celic (celična dinamika), nekatere okuži, druge ne, zato je model sicer malce podoben SI modelu. Spremenljivke so neokužene T celice  $x$ , okužene T celice  $y$ , svobodni virus  $v$ .

**Model HIV** (Nowak, May 2000, Perelson 1993):

$$\begin{aligned} dx/dt &= \gamma - d_x x - \beta x v, \\ dy/dt &= \beta x v - d_y y, \\ dv/dt &= k y - d_v v - \beta x v. \end{aligned}$$

Predpostavimo  $x(0), v(0) > 0$ ,  $y(0) = 0$ . Celice  $x$  se producirajo s konstantno stopnjo  $\gamma$ , okužijo s stopnjo  $\beta x v$ , pri čemer se populacija prostih virusov z isto stopnjo zmanjša. Pri tem so  $d_x, d_y, d_v$  per capita smrtne stopnje za  $x$ ,  $y$  in  $v$ . V okuženi celici virus proizvede povprečno  $N$  novih virusov s stopnjo  $k = N d_y$ . Vse mere so na mililiter krvi (zdrav odrasel človek ima  $10^6$  T celic v mililitru krvi). Čas merimo v dnevih, modeliramo samo primarno fazo okuženosti s HIV, prvih nekaj tednov, medtem ko napredovanje AIDSa traja leta. Populacija  $v$  najprej naraste, nato pa v nekaj tednih pade za red velikosti 2 do 3 (glej sliko 23). Osnovno reprodukcijsko število je  $R_0 = N \beta \gamma / (d_x d_v + \beta \gamma)$  (če je  $R_0 < 1$ , se virus ne bo prijel).



SLIKA 23

Perelson leta 1993 študiral podoben model z logistično rastjo, vpeljal dodatno stanje latentno okuženih in čas opazovanja raztegnil na več let.

Drugi podrobnejši modeli vključujejo tudi vpliv zdravil, odpornost nanje, zamike, bele krvničke CTL (cytotoxic T lymphocyte), glej Banks 2000, Culshaw 2003, Hymann 1999, Nowak, May 2000, Nelson Perelson 2002,1999, Wodarz 2001. Obstajajo tudi populacijski modeli o raširjenosti AIDSa v (po spolu) strukturirani populaciji (Blower 1998,2000, Castillo-Chávez 1989, Thieme, Castillo-Chávez 1993).

### (B) Kemostatični model

*Kemostat* je priprava za gojenje bakterij, encimov in drugih enoceličnih organizmov v laboratoriju. Pomemben je tako za znanstvene namene (npr. za študij tekmovanja pri pomanjkanju hranil oziroma substrata) kot za komercialne namene (npr. pri fermentaciji, potrebni za pridobivanje insulina).

Proces študiramo na celičnem nivoju. Celice rastejo tako, da jemljejo hranilno snov iz okolja. Najbolj pogosto uporabljeni model je naslednji.

#### Michaelis-Mentenova kinetika

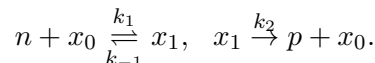
Naj bo  $n = n(t)$  koncentracija (delež) obravnavane substance (substrata) v okolju. Njeno spreminjanje uravnava diferencialna enačba

$$dn/dt = -Kn/(k + n).$$

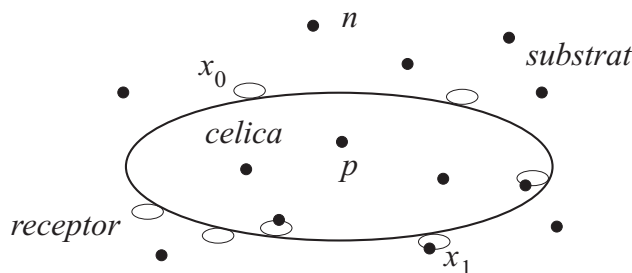
Funkcija  $K(n) = Kn/(k+n)$  pomeni stopnjo zmanjšanja substrata in obenem stopnjo povečanja produkta v celici. Pri tem je  $K$  *maksimalna stopnja rasti* in  $k$  *konstanta polovične nasičenosti*, tj. tak  $n$ , da je desna stran enaka  $-K/2$ .

Ta dinamika (kinetika) nosi ime po nemškem biokemiku **Leonorju Michaelisu** (1875-1949) in kanadski zdravnici **Maud Menten** (1879-1960). Oba sta svoje raziskave, iz katerih se je razvil model, opravila še pred prvo svetovno vojno. Včasih dodajo še ime francoskega biologa nobelovca **Jacquesa L. Monoda** (1910-1976), ki je med drugo svetovno vojno in po njej mnogo prispeval k proučevanju rasti bakterij (proučeval je zlasti *Escherichia coli*).

Michaelis-Mentenovo enačbo izpeljemo iz kemijskih reakcij



Molekule substrata  $n$  se vežejo na *receptor* (encim)  $x$  na membrani celice (slika 24); če prodrejo v celico, nastane *produkt*  $p$ . Označa  $x_0$  pomeni nezaseden receptor,  $x_1$  pa zaseden;  $k_1$ ,  $k_{-1}$  in  $k_2$  so reakcijske konstante, puščici v obe smeri povesta, da je prva reakcija reverzibilna (receptor lahko molekulo substrata spet izgubi), za drugo reakcijo pa to ne velja.



SLIKA 24

Spremembe posameznih sestavin so določene z relacijami:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= -k_1 n x_0 + k_{-1} x_1, \\ \frac{dx_0}{dt} &= -k_1 n x_0 + k_{-1} x_1 + k_2 x_1, \\ \frac{dx_1}{dt} &= k_1 n x_0 - k_{-1} x_1 - k_2 x_1, \\ \frac{dp}{dt} &= k_2 x_1. \end{aligned}$$

Ker je očitno  $dx_0/dt + dx_1/dt = 0$ , lahko pišemo  $x_0 + x_1 = r$  (konstanta) oziroma  $x_0 = r - x_1$ , tako da prve tri enačbe prevedemo na sistem dveh diferencialnih enačb z dvema spremenljivkama  $n$  in  $x_1$ :

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= -k_1 r n + (k_{-1} + k_1 n) x_1, \\ \frac{dx_1}{dt} &= k_1 r n - (k_{-1} + k_2 + k_1 n) x_1. \end{aligned}$$

Ko ga rešimo in najdemo  $x_1$ , lahko produkt  $p$  določimo iz enačbe  $dp/dt = k_2 x_1$ .

Običajno je koncentracija substrata veliko večja od koncentracije receptorjev, ki se med reakcijo (skoraj) ne spreminja (delujejo z maksimalno kapaciteto). Zato lahko pogosto predpostavimo  $dx_1/dt = 0$ , tako da imamo algebraično zvezo

$$k_1 r n - (k_{-1} + k_2 + k_1 n) x_1 = 0,$$

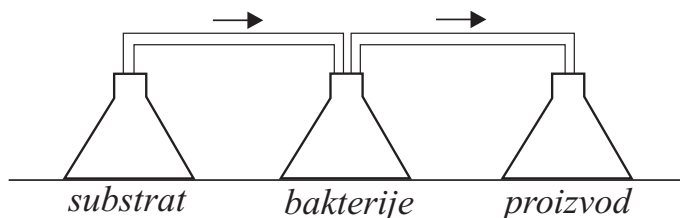
iz katere najdemo

$$x_1 = k_1 r n / (k_{-1} + k_2 + k_1 n).$$

Ker je  $k_2 x_1 = k_1 r n - (k_{-1} + k_1 n) x_1$ , dobimo za koncentracijo substrata diferencialno enačbo  $dn/dt = -k_2 x_1 = -k_1 k_2 r n / (k_{-1} + k_2 + k_1 n) = -k_2 r n ((k_{-1} + k_2) / k_1 + n) = -Kn / (k + n)$ , kjer smo značili  $K = k_2 r$  in  $k = (k_{-1} + k_2) / k_1$ . Za koncentracijo produkta  $p$  pa dobimo seveda enačbo  $dp/dt = Kn / (k + n)$ .

## Rast bakterij

Uporabljamo kemostat, sestavljen iz treh zaporedno vezanih posod (glej sliko 25). V prvi je zaloga substrata, v drugi, ki ji dodajamo substrat iz prve posode, gojimo bakterije, v tretjo spravljamo prirastek bakterij. Opazujemo drugo posodo, kjer naj bo v določenem trenutku  $t$  koncentracija substrata enaka  $n(t)$  in koncentracija bakterij  $b(t)$ .



SLIKA 25

Rast kulture bakterij je odvisna od substrata  $n$  v skladu z Michaelis-Mentonovo funkcijo  $K(n) = Kn/(k+n)$  in od velikosti populacije  $b$ ; proporcionalno se s faktorjem  $\beta$  zaradi rasti bakterij zmanjšuje  $n$ . Poleg tega v posodo dovajamo konstantno koncentracijo substrata  $Dn_0$  in odvajamo iz nje enak proporcionalni delež bakterij  $Db$ . Dimenzijsko pravilen model se glasi:

$$\begin{aligned} db/dt &= K(n)b - Db &= b(Kn/(k+n) - D) \\ dn/dt &= -\beta K(n)b - Dn + Dn_0 &= D(n_0 - n) - \beta Knb/(k+n). \end{aligned}$$

Vseh pet parametrov je pozitivnih:  $K, k, \beta, D, n_0 > 0$ . Pridelek (donos) bakterij je  $1/\beta$ .

S substitucijo  $b = n_0x/\beta$ ,  $n = n_0S$  in  $t = \tau/D$  dobimo samo dva pozitivna parametra ( $m = K/D$  in  $\alpha = k/n_0$ ) ter nov, brezdimenzijski, sistem za  $x$  in  $S$  (namesto  $\tau$  spet pišimo kar  $t$ ):

$$\begin{aligned} dx/dt &= x \left( \frac{KS/D}{k/n_0+S} - 1 \right) = x \left( \frac{mS}{\alpha+S} - 1 \right) \\ dS/dt &= 1 - S - \frac{xKS/D}{k/n_0+S} = 1 - S - \frac{mSx}{\alpha+S}. \end{aligned}$$

Če pišemo  $y(t) = 1 - x(t) - S(t)$ , vidimo, da je  $dy/dt = -y$ , tako da je  $y(t) = y(0)e^{-t} \rightarrow 0$  ( $t \rightarrow \infty$ ). Torej velja  $\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t) + S(t)) = 1$ , skupna koncentracija bakterij in substrata se bliža enki.

### Analiza stabilnosti

Brezdimenzijski sistem ima dve ravnovesji:  $(0, 1)$  in  $(1 - \alpha/(m-1), \alpha/(m-1))$ ; drugo je pozitivno natanko takrat, ko je  $m > \alpha + 1$ .

Splošna Jacobijeva matrika je

$$J(x, S) = \begin{bmatrix} mS/(\alpha+S) - 1 & \alpha mx/(\alpha+S)^2 \\ -mS/(\alpha+S) & -1 - \alpha mx/(\alpha+S)^2 \end{bmatrix}.$$

V prvem ravnovesju dobimo

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

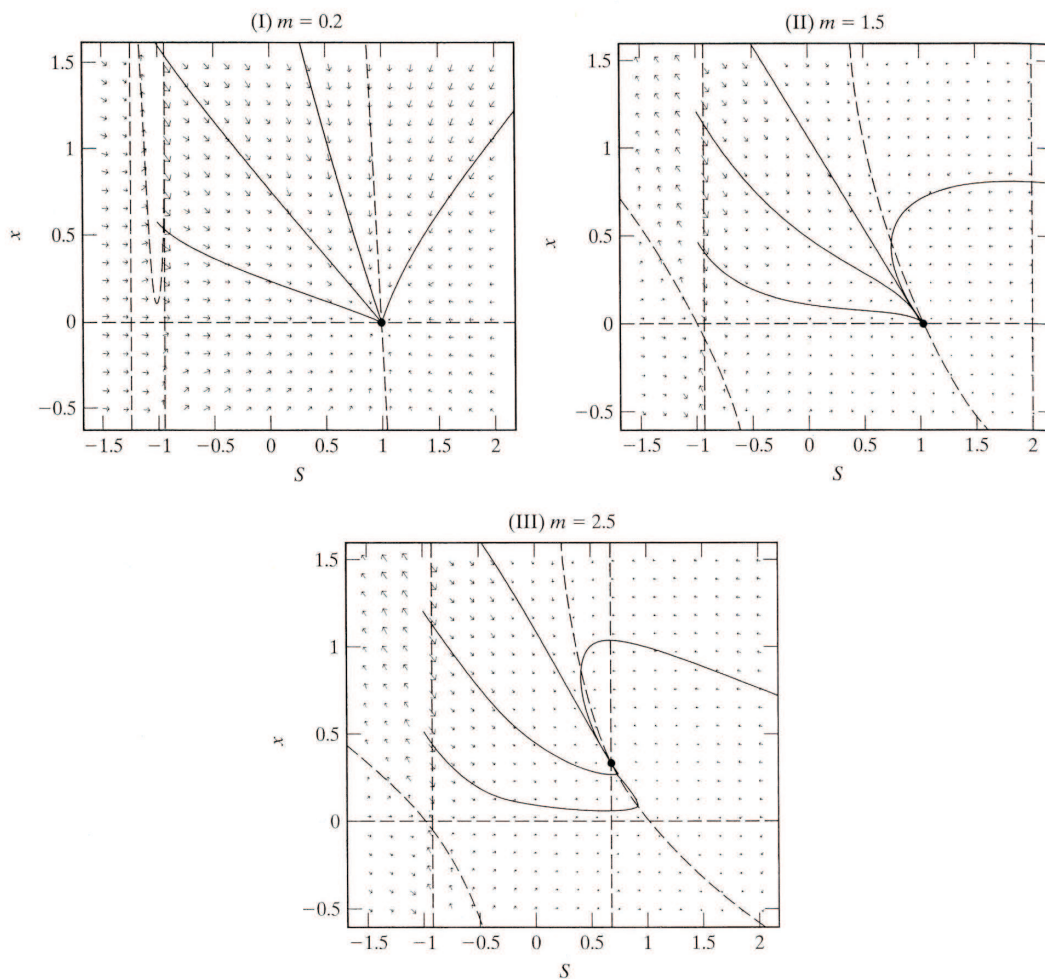
z lastnima vrednostima  $\lambda_1 = m/(\alpha+1) - 1$  in  $\lambda_2 = -1$ . Če je  $\lambda_1 < 0$ , imamo stabilen vozle, pri  $\lambda_1 > 0$  pa (nestabilno) sedlo. Pogoji asimptotske stabilnosti ravnovesja  $(0, 1)$  se torej glasi  $m < \alpha + 1$ .

V drugem (pozitivnem) ravnovesju pa je

$$J(1 - \alpha/(m-1), \alpha/(m-1)) = \begin{bmatrix} 0 & \alpha m \bar{x}/(\alpha + \bar{S})^2 \\ -1 & -1 - \alpha m \bar{x}/(\alpha + \bar{S})^2 \end{bmatrix},$$

kjer je  $\bar{x} = 1 - \alpha/(m-1)$  in  $\bar{S} = \alpha/(m-1)$ . V primeru  $\bar{x} > 0$  in  $\bar{S} > 0$  je sled zdaj negativna, determinanta pa pozitivna, tako da imamo asimptotsko stabilnost. Alternativno, lahko izračunamo tudi lastni vrednosti:  $\lambda_1 = -1$  in  $\lambda_2 = -\alpha m \bar{x}/(\alpha + \bar{S})^2$ , ki sta (pri pozitivnem ravnovesju) obe negativni. Pogoj za asimptotsko stabilnost pozitivnega ravnovesja je torej enak  $m > \alpha + 1$ .

Po Dulacovem kriteriju s funkcijo  $B = 1/x$  hitro spoznamo, da periodičnih rešitev ni. Za  $m < \alpha + 1$  bakterije ne preživijo, ker je dotok substrata premajhen, za  $m > \alpha + 1$  pa se populacija bakterij ustali pri pozitivni vrednosti (slika 26, kjer je  $\alpha = 1$ ).



SLIKA 26. Trije primeri bakterijske rasti (iz knjige [1], str. 270)

### Vaja:

1. Kemostatični model z dvema med seboj tekmujočima populacijama bakterij sestoji iz treh enačb:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1 \left( \frac{m_1}{\alpha_1 + S} - 1 \right), \\ dx_2/dt &= x_2 \left( \frac{m_2}{\alpha_2 + S} - 1 \right), \\ dS/dt &= 1 - S - \frac{m_1 S}{\alpha_1 + S} - \frac{m_2 S}{\alpha_2 + S}. \end{aligned}$$

(a) Pokaži, da spremenljivka  $y = 1 - S - x_1 - x_2$  zadošča diferencialni enačbi  $dy/dt = -y$ , tako da velja  $y(t) \rightarrow 0$  ( $t \rightarrow \infty$ ) oziroma  $S(t) + x_1(t) + x_2(t) \rightarrow 1$  ( $t \rightarrow \infty$ ). Z zamenjavo  $S = 1 - x_1 - x_2$  lahko sistem potem reduciramo na dve enačbi:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= x_1 \left( \frac{m_1(1-x_1-x_2)}{\alpha_1+1-x_1-x_2} - 1 \right), \\ dx_2/dt &= x_2 \left( \frac{m_2(1-x_1-x_2)}{\alpha_2+1-x_1-x_2} - 1 \right). \end{aligned}$$

(b) Pokaži, da ima pri pogojih  $m_1 \geq \alpha_1 + 1$ ,  $m_2 \geq \alpha_2 + 1$ ,  $\alpha_1/(m_1 - 1) \neq \alpha_2/(m_2 - 1)$  sistem tri ravnovesja  $(0, 0)$ ,  $(1 - \alpha_1/(m_1 - 1), 0)$  in  $(1 - \alpha_2/(m_2 - 1), 0)$ , četrto, pozitivno, pa ni možno, kar predstavlja ti. *princip izključitve* (preživi le najmočnejši oziroma tisti, ki potrebuje manjšo količino substrata).

### (C) Vzdražljivi sistemi

V fiziologiji obravnavamo različne procese, ki temeljijo na vzdražljivosti (nenadni aktivnosti) določenih celic, kot so npr. srčne, mišične ali živčne celice (nevroni).

Enega najbolj znanih tovrstnih modelov sta konstruirala angleška nobelovca **Alan Hodgkin** (1914-1998) in **Andrew Huxley** (1917-2012). (Preprostejšo verzijo sta prispevala **Richard FitzHugh** in neodvisno **Jin-ichi Nagumo** s sodelavci.) Najprej pa si oglejmo ti. *van der Polova diferencialno enačbo*, ki se veliko uporablja v inženirstvu pri proučevanju periodičnih nihanj električnega krogotoka.

#### Van der Polova enačba

Enačba je nelinearna, drugega reda, oblike

$$d^2u/dt^2 + k(u^2 - 1)du/dt + u = 0, \quad k > 0,$$

in opisuje nihajni krog, v katerem je upor nelinearno odvisen od toka. Ime nosi po nizozemskem fiziku **Balthasarju van der Polu** (1889-1959). Je poseben primer *Liénardove enačbe*, imenovane po francoskem fiziku **Alfred-Marie Liéardu** (1869-1958):

$$d^2u/dt^2 + g(u)du/dt + f(u) = 0,$$

kjer vzamemo  $g(u) = k(u^2 - 1)$  in  $f(u) = u$ . Za Liénardovo enačbo obstaja izrek, ki pri določenih pogojih glede funkcij  $f$  in  $g$  zagotavlja netrivialno periodično rešitev.

**Izrek.** Denimo, da sta funkciji  $f$  in  $g$  zvezno odvedljivi na vsej realni osi. Naj bo  $G(u) = \int_0^u g(s)ds$ , poleg tega pa naj velja:

- (i)  $uf(u) > 0$  za  $u \neq 0$ ,
- (ii)  $\lim_{|u| \rightarrow \infty} |G(u)| = +\infty$ ,
- (iii) *Obstajata taki konstanti  $a, b > 0$ , da je  $G(u) < 0$  za  $u < -a$  in  $0 < u < b$  ter  $G(u) > 0$  za  $-a < u < 0$  in  $u > b$ .*

Potem ima Liénardova enačba netrivialno periodično rešitev.

V primeru van der Polove enačbe, ko je  $f(u) = u$ ,  $g(u) = k(u^2 - 1)$  in  $G(u) = k(u^3/3 - u)$  so vsi pogoji izreka izpolnjeni, zato tudi zanjo obstaja periodična rešitev. Pri veliki vrednosti  $k$  opazimo ti. *relaksacijske oscilacije*. Ko je namreč  $(du/dt)/k$  blizu nič, se rešitvena funkcija le počasi spreminja, drugače pa je sprememba zelo hitra (kar pomeni vzdražljivost sistema).

V van der Polovo enačbo vpeljimo substitucijo

$$v = \frac{1}{k} \frac{du}{dt} + (u^3/3 - u),$$

tako da dobimo sistem dveh diferencialnih enačb

$$\begin{aligned} du/dt &= k(v - u^3/3 + u), \\ dv/dt &= -u/k. \end{aligned}$$

Ker se da pokazati, da so trajektorije omejene in je izhodišče edino ravnovesje ter v vsakem primeru nestabilno (nestabilni vozle ali sedla), je po Poincaré-Bendixonovi teoriji obstoječa  $\omega$ -limitna množica lahko le periodična trajektorija ali cikel.

## Hodgkin-Huxlejev oziroma FitzHugh-Nagumov model

Hodgkin in Huxley sta izvedla vrsto eksperimentov z velikimi živci morskoga lignja in razvila model prehajanja natrijevih in kalijevih ionov skozi celično membrano nevrona. Običajno (v obdobju mirovanja) vlada na obeh straneh membrane razlika v potencialu električne energije okrog -70 milivoltov, kar vzdržuje posebna biološka črpalka. Ob nenadnem povečanju ali zmanjšanju koncentracije enih in drugih ionov v celici se sproži električni sunek (impulz).

Hodgkin-Huxlejev model posnema delovanje električnega krogotoka, ko membrana s svojimi ionskimi porami deluje kot upornik in selektivno omogoča pretok ionov. Opisali bomo le preprostejši dvorazsežni FitzHugh-Nagumov model.

### FitzHugh-Nagumov model

$$\begin{aligned} dx/dt &= f(x) - y + z(t), \\ dy/dt &= x - a - by, \end{aligned}$$

kjer predstavlja  $x$  ti. *vzdraženo* ali *vzbunjeno* (*hitro*) spremenljivko,  $y$  pa *relaksacijsko* ali *okrevalno* (*počasno*) spremenljivko. Funkcija  $f$  je kubična, podobna kot v van der Polovi enačbi,  $z$  je *vhodna količina* (*dražljaj* oziroma *stimulacija*), navadno odvisna od časa.

Zaradi oblike funkcije  $f$  prihaja do nihanja (oscilacije) sistema. To najlepše vidimo iz originalnega predloga modela iz leta 1961:

$$\begin{aligned} dx/dt &= c(x - x^3/3 + y + z(t)), \\ dy/dt &= -(x - a + by)/c, \end{aligned}$$

To je samo poseben primer zgornjega bolj splošnega modela (za funkcijo  $f(x) = c(x - x^3/3)$ ,  $-cy$  namesto  $y$  in  $cz(t)$  namesto  $z(t)$ ). Hkrati dobimo za  $c = k$  in  $a = b = z(t) = 0$  ravno sistem enačb van der Polovega oscilatorja. Parametri so vsi pozitivni.

Naj bo  $z(t) = 0$  za vsak  $t$ , tako da je sistem avtonomen. Kadar zadoščajo parametri še relacijam

$$1 - 2b/3 < a < 1, \quad 0 < b < 1, \quad b < c^2,$$

dobimo natanko eno pozitivno ravnovesje  $(\bar{x}, \bar{y})$  kot presek ničelnih izoklin z enačbama  $y = x^3/3 - x$  in  $y = (a - x)/b$  (glej zgornji del slike 27). Ker je Jacobijeva matrika v tem ravnovesju enaka

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{bmatrix} (1 - \bar{x}^2)c & c \\ -1/c & -b/c \end{bmatrix},$$

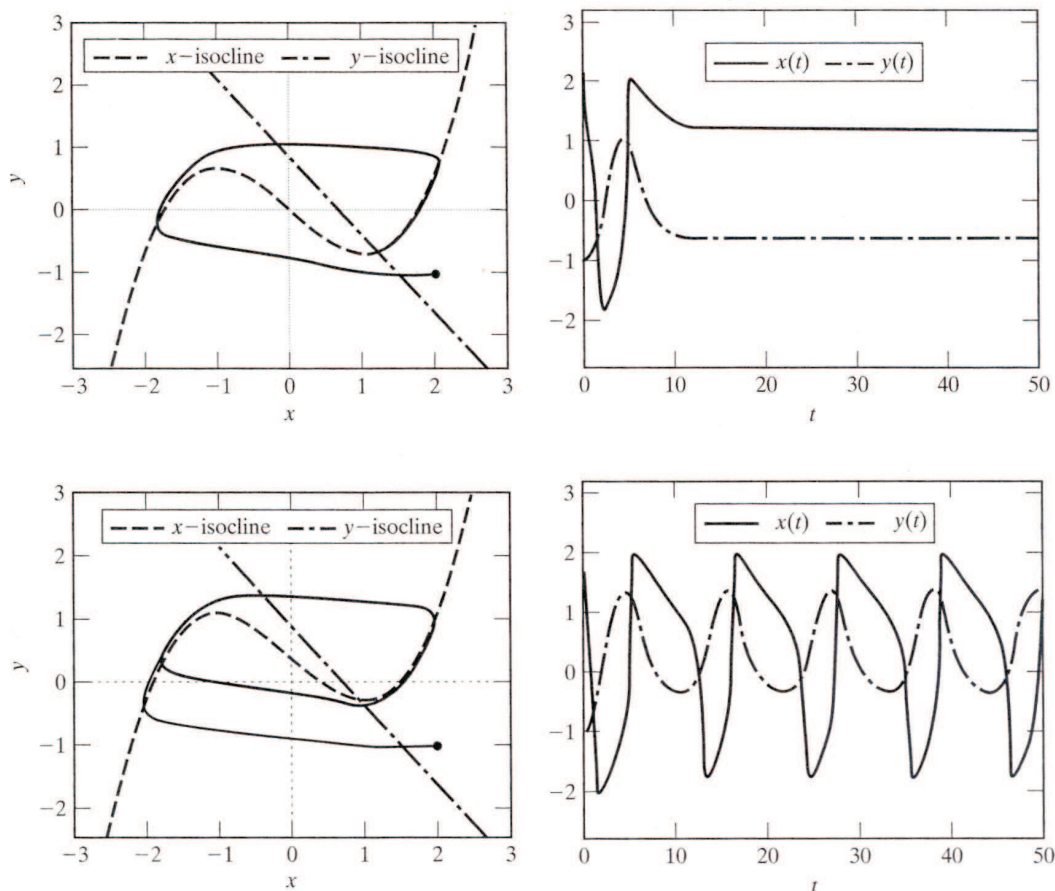
vidimo, da je ravnovesje asimptotično stabilno, ko je sled negativna in determinanta pozitivna, se pravi ko velja  $(1 - \bar{x}^2)c - b/c < 0$  in  $1 - (1 - \bar{x}^2)b > 0$  oziroma ko *ne* velja relacija

$$-\sqrt{1 - b/c^2} \leq \bar{x} \leq \sqrt{1 - b/c^2}.$$

Kaj se zgodi v primeru  $z(t) \neq 0$ ?

Kubična ničelna izoklina se premakne navzgor, ravnovesje pa ostane pri majhnem  $z < 0$  še stabilno, vendar se trajektorija, ki začne blizu ravnovesja, od njega precej oddalji (sistem kaže znake vzdraženosti).

Kadar je impulz  $z < 0$  velik, postane ravnovesje nestabilno. Rešitve so še vedno omejene, zato se pojavi stabilen limitni cikel (sistem začne oscilirati in imamo ponavljajoče se vzbujanje nevrona). Fazni portret in graf časovnega poteka hitre in počasne spremenljivke sta prikazana na spodnjem delu slike 27.



SLIKA 27. FitzHugh-Nagumov model: zgoraj  $z = 0$ , spodaj  $z < 0$  (iz knjige [1], str. 283)

### Cvetenje morja

Podobni pojavi so v biologiji precej pogosti. En tak zanimiv primer je *cvetenje morja* oziroma *rdeča plima*, ko periodično prihaja do eksplozivne rasti fitoplanktona (v interakciji z zooplanktonom).

Če označimo fitoplankton s  $P$  un zooplankton z  $Z$ , se ustrezni model (s pozitivnimi parametri  $\beta, \gamma, \nu, \omega > 0$  glasi:

$$\begin{aligned} dP/dt &= \beta P(1 - P) - ZP^2/(\nu^2 + P^2), \\ dZ/dt &= \gamma Z[P^2/(\nu^2 + P^2) - \omega]. \end{aligned}$$

Ničelna izoklina zdaj sicer ni kubična, ima pa njen graf podobno obliko, zato je tudi proces vzdraženja (cvetenja) in vrnitve v mirovanje (normalno situacijo) podoben (glej [1]).

Vidimo, da gre pri tem modelu za interakcijo Hollinovega tipa III.

### Vaja:

1. Obravnavaj podrobneje zgornji model cvetenja morja.

(a) Pokaži, da so lahko največ tri nenegativna ravnovesja (poišči jih). V vsakem od njih izračunaj ustrezno Jacobijevo matriko.

(b) Analiziraj stabilnost ravnovesij: napiši pogoje, pri katerih je vsako od njih asimptotično stabilno.

## 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. Ritzerfeld, *On Stability Tests for Continuous and Discrete-Time Linear Systems*, spletna stran [www.sps.ele.tue.nl/members/J.H.F.Ritzerfeld/pdfs/proris05.pdf](http://www.sps.ele.tue.nl/members/J.H.F.Ritzerfeld/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 continuous 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.