

# MATEMATIČNI MODELI V BIOLOGIJI

Zapiski predavanj

Milan Hladnik

Fakulteta za matematiko in fiziko  
Ljubljana 2013

# KAZALO

I. DISKRETNİ MATEMATIČNI MODELI . . . . .	3
1. Linearne diferenčne enačbe . . . . .	3
2. Lesliejev starostno strukturirani model . . . . .	5
3. Nelinearne diferenčne enačbe . . . . .	14
4. Populacijski modeli za eno vrsto . . . . .	20
5. Stabilnost nelinearnih sistemov . . . . .	25
6. Nekateri realni populacijski modeli . . . . .	29
7. Diskretni epidemiološki modeli . . . . .	36
8. Populacijska genetika . . . . .	40
9. Izumiranje linij . . . . .	49
II. ZVEZNI MATEMATIČNI MODELI . . . . .	55
1. Linearne diferencialne enačbe in sistemi . . . . .	55
2. Stabilnost linearnih sistemov . . . . .	60
3. Nelinearne diferencialne enačbe in sistemi . . . . .	65
4. Primeri uporabe diferencialnih enačb . . . . .	69
5. Stabilnost nelinearnih sistemov in enačb . . . . .	73
6. Periodične rešitve ravninskih sistemov . . . . .	82
7. Modeli tipa Lotka Volterra . . . . .	85
8. Sistemi višjega reda . . . . .	96
9. Različni drugi modeli . . . . .	102
LITERATURA . . . . .	113

# I. DISKRETNİ MATEMATIČNI MODELI

## Uvod: o matematični biologiji in o matematičnem modeliranju

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

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

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

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

**Osnovni principi modeliranja:**

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

**Trije osnovni koraki:** formulacija, analiza, interpretacija

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

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

## 1. Linearne diferenčne enačbe

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

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

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

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

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

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

**Linearna diferenčna enačba prvega reda:**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Linearne diferenčne enačbe drugega reda s konstantnimi koeficienti:**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Vaje.

1. Reši homogeni linearni diferenčni enačbi višjega reda:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## 2. Lesliejev starostno strukturirani model

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

kar lahko elegantno zapišemo v matrični obliki

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

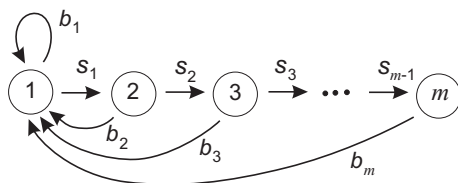
kjer je  $L$  t.i. *Lesliejeva* (ali *reprodukcijska*) *matrika*, dana z

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

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

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

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



SLIKA 1

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

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

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

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

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

## Lastnosti Lesliejeve matrike

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

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

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

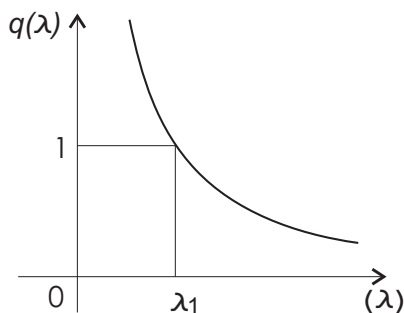
$$p(\lambda) = \lambda^m - b_1\lambda^{m-1} - b_2s_1\lambda^{m-2} - \dots - b_ms_{m-1}\dots s_2s_1.$$

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

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

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

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



SLIKA 2

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Dodatek: Perron-Frobeniusova teorija nenegativnih matrik

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

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

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

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

**Izrek** (Frobenius 1912). *Nerazcepna nenegativna matrika  $A$  ima vedno pozitivno lastno vrednost  $\lambda_1$ , ki je enostavna ničla karakterističnega polinoma in dominantna (njena vrednost je večja ali enaka absolutni vrednosti vsake druge lastne vrednosti). Lastni vrednosti  $\lambda_1$  pripada lastni vektor, ki ima vse koordinate pozitivne.*

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

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

### Dopolnilo k Frobeniusovemu izreku:

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

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

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

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

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

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

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

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

### Limitno vedenje Lesliejevega sistema

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

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

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

oziroma bolj na dolgo

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

Delimo obe strani z  $\lambda_1^t$  pa dobimo

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

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

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

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

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

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

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

**Definicija.** Označimo  $R_0 = q(1) = b_1 + b_2s_1 + \dots + b_ms_1s_2\dots s_{m-1}$ .

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

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

Namesto z dominantno lastno vrednostjo  $\lambda_1$  lahko torej (dolgoročno) naraščanje ali padanje populacije ugotovljamo kar s čistim reprodukcijskim faktorjem  $R_0$ .

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

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

Numerično izračunamo  $\lambda_1 = 1.07622$  in  $R_0 \approx 1.5$ . Stabilno stanje podaja vektor  $\mathbf{s}_1 = (1.00000, 0.92594, 0.85881, 0.79641, 0.73800, 0.68364, 0.63281, 0.58482, 0.53897, 0.49429)^\top$ .

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

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

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

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

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

## Vaje.

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

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

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

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

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

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

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

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

in 2 je 2, perioda razreda 3 je 1)

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

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

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

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

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

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

Zapišite matriko sistema, poiščite njene lastne vrednosti in določite njihov predznak. Ali je model smiseln? Če je npr.  $\lambda_1$  zelo blizu 1, koliko je  $\gamma$  (kakšna je produkcija novih krvničk)? Kako se tedaj približno vede  $R_t$ ? Ali je vedenje sistema stabilno?

### Problem žetve v Lesliejevem modelu

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

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

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

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

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

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

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

Glede žetve so možne različne strategije:

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

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

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

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

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

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

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

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

**Vaje.** Za Lesliejevo matriko iz zгледа 1 poiščite

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

## Posplošitev Lesliejevega modela

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 3. Nelinearne diferenčne enačbe

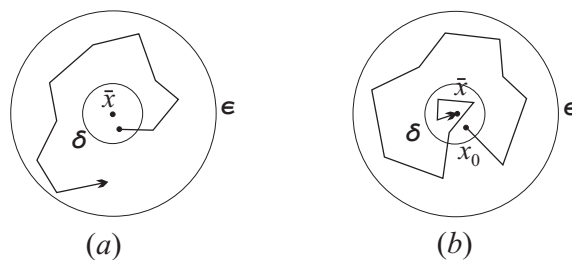
**Definicija 1.** *Ravnovesje* (ali *negibna točka*) avtonomne diferenčne enačbe prvega reda  $x_{t+1} = f(x_t)$ ,  $t \geq 0$ , je vsaka rešitev enačbe  $\bar{x} = f(\bar{x})$ .

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

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

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

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



SLIKA 3

### Lokalna stabilnost diferenčnih enačb

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

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

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

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

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

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

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

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

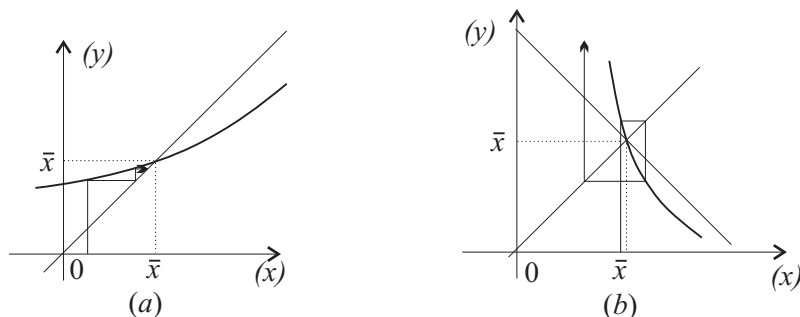
**Lokalna linearizacija enačbe prvega reda.** Če je  $f$  odvedljiva funkcija v ravnovesju  $\bar{x}$  in označimo  $u_t = x_t - \bar{x}$  za vsak  $t$ , lahko zapišemo  $u_{t+1} \approx f'(\bar{x})u_t$ . Potem pravimo, da je linearna diferenčna enačba  $u_{t+1} = f'(\bar{x})u_t$  *linearizacija* prvotne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

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

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

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

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



SLIKA 4

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

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

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

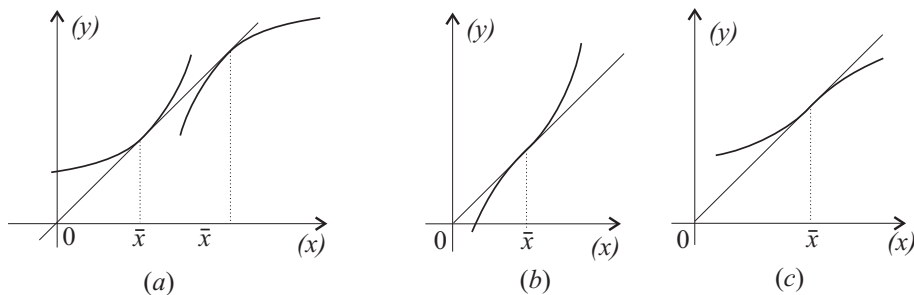
**Posledica.** *m*-cikel  $\{\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_m\}$  je lokalno asimptotično stabilen, če velja  $|f'(\bar{x}_1)f'(\bar{x}_2)\dots f'(\bar{x}_m)| < 1$ .

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

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

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

Dokaz je grafično nazoren.



SLIKA 5

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

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

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

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

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

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

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

### Globalna stabilnost pri enačbi prvega reda.

**Definicija 7.** Ravnovesje  $\bar{x}$  je:

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

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

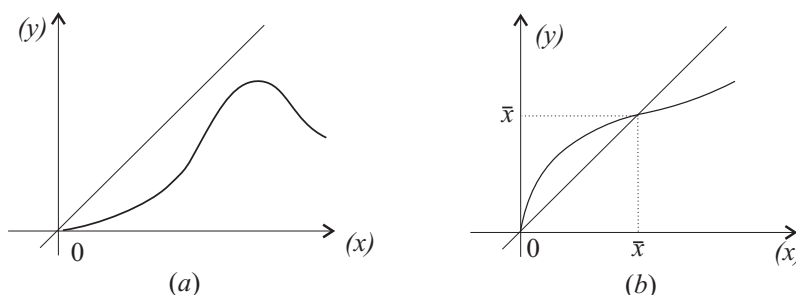
Kdaj je ravnovesje globalno stabilno, je biološko zanimivo. V tem primeru nas zanimajo samo nenegativna ravnovesja (običajno je eno enako 0, lahko pa obstaja tudi eno ali več pozitivnih ravnovesij).

**Predpostavke:**

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

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

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



SLIKA 6

**Dokaz.** (a) Zaradi pogoja  $0 < f(x) < x$  za vsak  $x \in (0, a)$  zaporedje  $f^t(x)$  pada in je navzdol omejeno, zato ima limito  $\bar{x}$ , ki je zaradi zveznosti funkcije  $f$  njena negibna točka; edina možnost je  $\bar{x} = 0$ .

(b) Če je  $x_0 < \bar{x}$ , je zaporedje  $f^t(x_0)$  monotonno naraščajoče in navzgor omejeno z  $\bar{x}$ , za  $x_0 > \bar{x}$  pa monotonno padajoče in navzdol omejeno z  $\bar{x}$ ; v obeh primerih je konvergentno, limita je negibna točka, edina možna pa je  $\bar{x}$ .

**Zgled** (od prej): Naj bo  $x_{t+1} = ax_t/(b + x_t)$ .

(a)  $0 < a \leq b$  : Edino nenegativno ravnovesje je v 0 in velja  $0 < f(x) < x$  za  $x > 0$ . Direktno vidimo, da  $f^t(x_0) \rightarrow 0$  za vse  $x_0 > 0$ .

(b)  $0 < b < a$  : Edino pozitivno ravnovesje je  $\bar{x} = a - b$  ter velja  $x < f(x) < \bar{x}$  za  $0 < x < \bar{x}$  in  $\bar{x} < f(x) < x$  za  $x < \bar{x}$ . Ravnovesje je globalno asimptotično stabilno.

**Izrek 6** (Globalna asimptotična stabilnost za  $\bar{x}$ ). Če funkcija  $f$  izpolnjuje pogoje (i)-(vi), ima diferenčna enačba globalno asimptotično stabilno pozitivno ravnovesje  $\bar{x}$  natanko takrat, ko nima 2-ciklov.

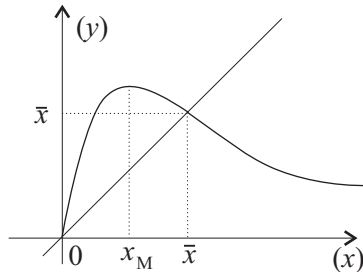
**Dokaz.** Da globalna asimptotična stabilnost preprečuje 2-cikle, je jasno, saj v točki iz cikla, limita ne obstaja. Obratno, denimo, da  $f$  nima 2-ciklov. Dokazujemo po korakih.

(1) Za  $0 < x < \bar{x}$  je  $f(f(x)) - x \neq 0$ , ker ni 2-ciklov; pokažimo, da je  $f(f(x)) - x > 0$ . Tam velja  $f(x) > x$  in če je poleg tega  $f(x) < \bar{x}$ , velja po predpostavki (iv) tudi  $f(f(x)) > f(x) > x$ . V nasprotnem primeru pa je  $f(x_1) = \bar{x}$  v neki točki  $x_1 \in (0, \bar{x})$ , torej je  $f(f(x_1)) = f(\bar{x}) = \bar{x} > x_1$  in zato  $f(f(x_1)) - x_1 > 0$ . Ker pa zaradi odsotnosti 2-ciklov izraz  $f(f(x)) - x$  ne spremeni predznaka na tem intervalu, mora biti povsod  $f(f(x)) - x > 0$ .

(2) Pokažimo, da za  $x_0 \in (0, \bar{x})$  velja  $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(x_0) = \bar{x}$ .

(a) Predpostavimo  $x_0 < f(x_0) \leq \bar{x}$  za vsak  $x_0 \in (0, \bar{x})$ . Potem hitro vidimo, da je  $f^t(x_0)$  naraščajoče in navzgor omejeno z  $\bar{x}$ , torej konvergentno, zaporedje, in da je njegova limita zaradi zveznosti funkcije  $f$  negibna točka, ki mora biti enaka  $\bar{x}$  (ta je edina pozitivna).

(b) Predpostavimo  $f(x_0) > \bar{x}$  za nek  $x_0 \in (0, \bar{x})$ . Zato ima  $f$  svoj maksimum na intervalu  $[0, \bar{x}]$  gotovo v točki  $x_M < \bar{x}$  (slika 7) in po predpostavki (vi) funkcija za  $x > x_M$  pada, tako da je  $f^2(x_0) = f(f(x_0)) < f(\bar{x}) = \bar{x}$ . Torej velja zaradi (1) in pravkar izpeljane relacije  $0 < x_0 < f^2(x_0) < \bar{x}$ . Odtod sledi, da je  $f^3(x_0) = f(f^2(x_0)) > \bar{x}$  in zato spet zaradi (1) tudi  $0 < x_0 < f^2(x_0) < f^4(x_0) = f(f^3(x_0)) < \bar{x}$ . Torej je  $f^5(x_0) > \bar{x}$  in lahko nadaljujemo. Z indukcijo potem vidimo, da je zaporedje  $f^{2t}(x_0)$  naraščajoče in navzgor omejeno z  $\bar{x}$ . Torej konvergira proti  $\bar{x}$ , kar je edina možnost. Zaradi zveznosti funkcije  $f$  velja tudi  $f^{2t+1}(x_0) \rightarrow \bar{x}$ , tako da je res  $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(x_0) = \bar{x}$ .



SLIKA 7

(3) Pokažimo, da za  $x_0 \in (\bar{x}, a)$  velja  $\lim_t f^t(x_0) = \bar{x}$ .

(a) Predpostavimo, da je  $f^t(x_0) > \bar{x}$  za vse  $t > 0$  in  $x_0 \in (\bar{x}, a)$ . Potem je  $\bar{x} < f(x_0) < x_0$  po predpostavki (v). Po isti predpostavki je tudi  $\bar{x} < f^2(x_0) < f(x_0) < x_0$ . Zaporedje  $f^t(x_0)$  torej pada in je navzdol omejeno z  $\bar{x}$ . To pomeni, da je konvergentno z limito, ki je nujno enaka  $\bar{x}$ .

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

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

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

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

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

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

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

(a) Če nima lokalnega maksimuma v  $(0, \bar{x})$ , je  $\bar{x}$  globalno asimptotično stabilno ravnovesje.

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

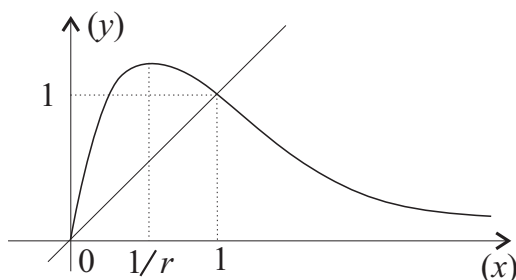
**Dokaz.** (a) Denimo, da je  $\{x_1, x_2\}$  2-cikel. Po predpostavkah (iv) in (v) mora biti  $x_1 < \bar{x} < x_2$ . Toda iz  $x_1 \in (0, \bar{x})$  sledi  $x_1 < x_2 = f(x_1) < \bar{x}$ , ker  $f$  nima maksimuma na  $(0, \bar{x})$ . Protislovje dokazuje, da ni 2-ciklov in po izreku 6 je  $\bar{x}$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

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

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

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

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



SLIKA 8

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

#### 4. Populacijski modeli za eno vrsto

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

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

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

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

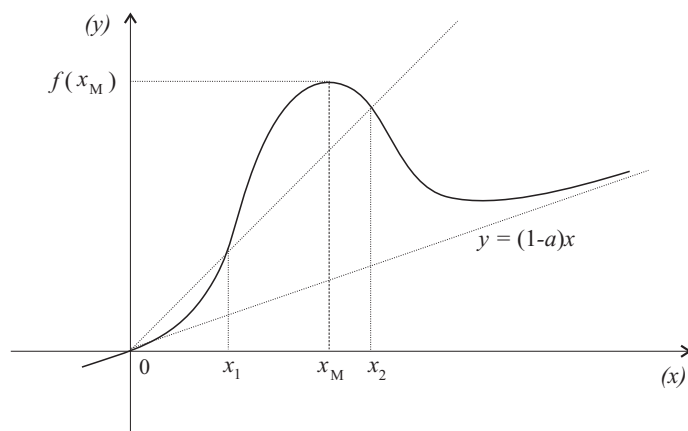
Rdeča krvna telesa nastajajo in odmirajo v krvi. Ker so življenjskega pomena, saj prenašajo kisik v celice, morajo vedno biti prisotne v zadostnem številu. Vsak dan jih določen delež propade, naslednji dan pa v kostnem mozgu nastanejo nove. Ali lahko ocenimo, koliko krvničk bomo imeli po  $t$  dneh,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

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

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

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

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



SLIKA 9

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

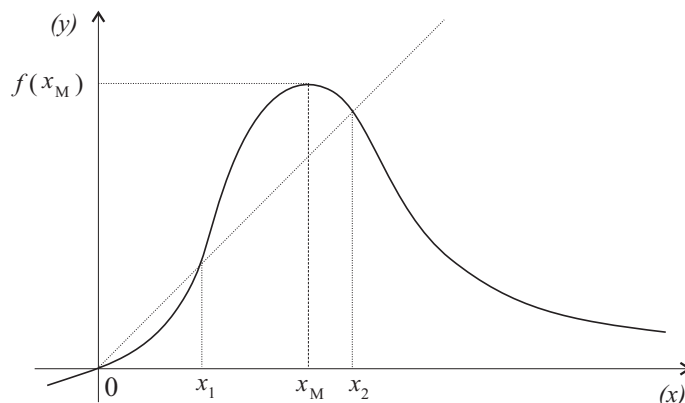
$$x_{t+1} = (1 - a)x_t + bx_t^r e^{-sx_t}.$$

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

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

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

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



SLIKA 10

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

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

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

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

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

Parametra sta  $\lambda = e^r > 1$ , kjer je  $r > 0$  stopnja rasti, in  $K > 0$ , nosilna kapaciteta

Ravnovesji:  $\bar{x} = 0, \bar{x} = K, f(0) = 0, f(K) = K, f'(x) = \lambda K^2 / (K + (\lambda - 1)x)^2 > 0, f'(0) = \lambda > 1$  (nestabilno ravnovesje),  $f'(K) = 1/\lambda < 1$  (lokalno asimptotično stabilno ravnovesje).

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

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

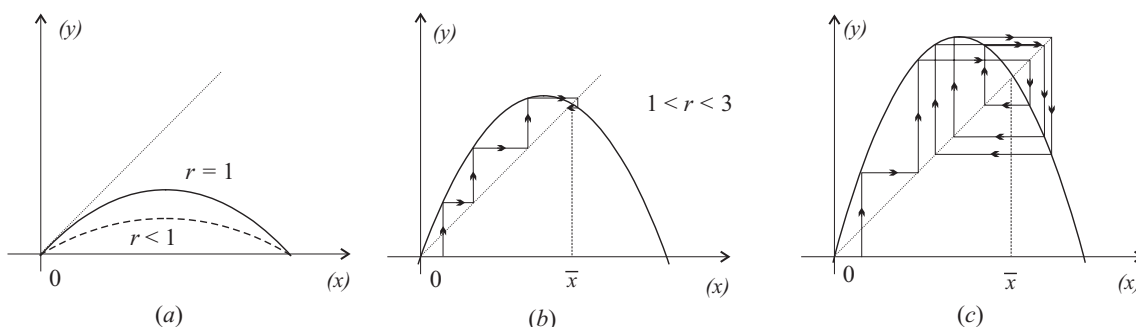
Beverton-Holtovo enačbo imenujejo tudi **eksaktna diskretna logistična enačba**, ker ima njena splošna rešitev enako obliko kot rešitev znane Verhulstove logistične diferencialne enačbe, ki jo bomo obravnavali v drugem delu (glej tudi vajo 3 v tem razdelku).

### Aproksimativna diskretna logistična enačba

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

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

kjer je  $r > 0$  brezdimenzijski parameter.



SLIKA 11

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

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

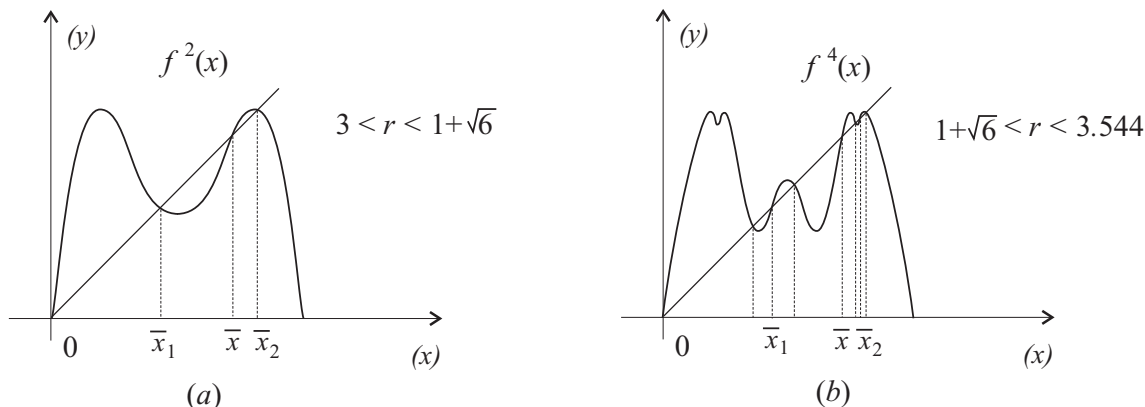
### Bifurkacija

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

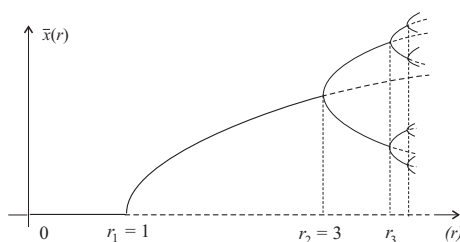
Če izračunamo  $f^2(x) = r^2x(1-x)(1-rx(1-x))$  in rešimo enačbo  $f^2(x) = x$ , se pravi  $r^3x^4 - 2r^3x^3 + (1+r)r^2x^2 + (1-r^2)x = 0$  oziroma  $x(rx+1-r)(r^2x^2 - (1+r)rx + 1+r) = 0$ , dobimo poleg dveh prejšnjih ravnovesij še dve:

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

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



SLIKA 12



SLIKA 13

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

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

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

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

## Kaos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Vaje.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## 5. Stabilnost nelinearnih sistemov

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

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

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

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

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

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

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

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

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

od koder pri  $t = n$  dobimo

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

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

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

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

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

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

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

## Dvorazsežni nelinearni sistem

Poseben primer takega sistema je sistem velikosti  $2 \times 2$ , torej

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

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

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

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

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

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

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

V tem primeru je ravnovesje lokalno asimptotično stabilno.

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

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

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

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

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

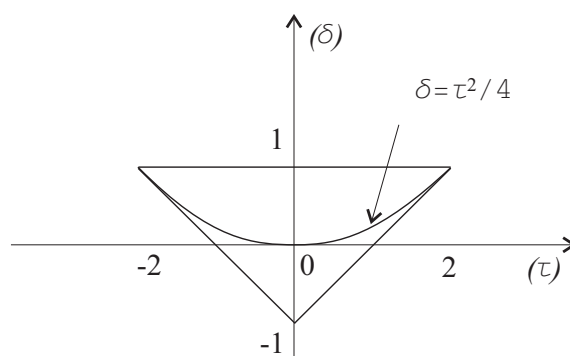
Obratno, naj bo  $|\tau| < 1 + \delta < 2$ . Spet ločeno obravnavajmo oba primera:

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

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

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

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



SLIKA 14

### Zgled (Plen-plenilec):

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

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

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

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

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

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

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

### Juryjevi pogoji stabilnosti (Schur-Cohnovi pogoji)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Vaje.

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

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

### Diferenčne enačbe z zamikom

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

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

### Pieloujeva enačba z zamikom

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

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

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

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

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

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

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

Pa še primer enačbe z zamikom višjega reda.

### Clarkov model populacije kitov

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

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

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

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

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

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

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

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

## 6. Nekateri realni populacijski modeli

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

### Nicholson-Baileyev model

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

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

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

Opišimo model:

Spremenljivki sta  $N_t$  - število gostiteljev in  $P_t$  - število parazitoidov,

$f(N_t, P_t)$  naj pomeni delež neparazitiziranih gostiteljev,

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

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

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

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

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

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

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

Ravnovesji sta:

(1)  $\bar{N} = 0, \bar{P} = 0$  (ničelno ravnovesje, brez gostiteljev in brez zajedalcev) ter

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

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

v ničelnem ravnovesju pa imamo

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

Po trditvi 1 imamo za lokalno asimptotično stabilno ravnovesje pogoj

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

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

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

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

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

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

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

### Drugi (bolj realistični) modeli gostitelj-parazitoid:

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

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

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

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

Lahko je tudi konstantno število  $N_0$  gostiteljev varnih pred parazitoidi:

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

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

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

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

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

### Model Leslie-Gower

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

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

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

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

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

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

Jacobijeva matrika za pozitivno ravnovesje je

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

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

### Diskretni model Lotka-Volterra

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Analizirajmo model:

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

Jacobijeva matrika je

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

iz nje dobimo:

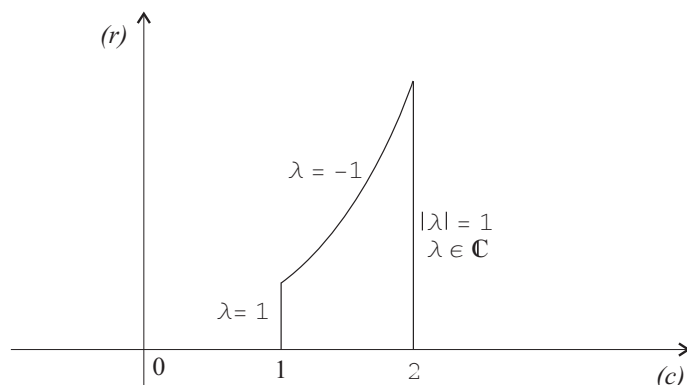
$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} r+1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}, \text{ nestabilno ravnovesje (kot v Nicholson-Baileyevem modelu),}$$

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

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

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

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



SLIKA 15

## Nelinearni Lesliejev model

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

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

Model se glasi:

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

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

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

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

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

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

Dokaz glej v [2].

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Izrek.** V opisanem modelu velja:

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

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

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

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

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

**Zgled** (LMMDDR z dvema razredoma): Oglejmo si model

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

kjer je  $w(t) = \alpha_1x_1(t) + \alpha_2x_2(t)$ . Silva, Hallam (1992) imata varianto:  $\alpha_i = b_i$ ,  $E(t) = b_1x_1(t) + b_2x_2(t) = w(t)$ ,  $R(t+1) = ag(w(t))w(t)$ .

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

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

### Strukturirani model LPA za hrošča mokařja (*Tribolium*)

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

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

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

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

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

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

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

Juryjevi pogoji za asimptotično stabilnost so

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

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

Tedaj imamo celo globalno ravnovesje: Ker je

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

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

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

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

### Strukturirani model za severno pegasto sovo

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Dvospolni model

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

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

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

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

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

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

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

Obstajajo še drugi modeli, ki upoštevajo spol.

## 7. Diskretni epidemiološki modeli

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

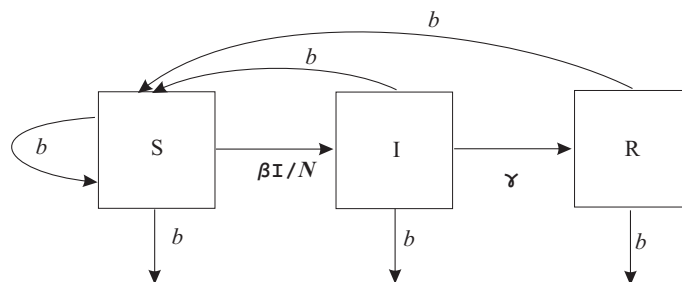
### (a) Model SIR

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

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

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

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



SLIKA 16

Redukcija na sistem dveh enačb (odprava ene spremenljivke):

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

Dve ravnovesji:

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

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

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

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

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

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

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

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

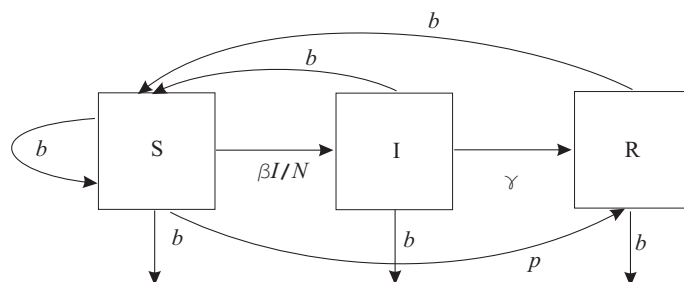
### (b) Model SIR s cepljenjem

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

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

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

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



SLIKA 17

Redukcija na dve enačbi nam da:

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

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

Ravnovesji sta:

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

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

V ravnovesjih pa imamo:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### (c) Model SIR epidemije ošpic s cepljenjem

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

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

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

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

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

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

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

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

### (d) Model SIS (brez imunosti):

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

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

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

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

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

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

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

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

## 8. Populacijska genetika

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

### Osnovni pojmi

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

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

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

### Mendelovi zakoni genetike

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Primer usodne vendar redke bolezni

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

torej (malo) več kot  $1/2$ .

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

## Geni, vezani na spol

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

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

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

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

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

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

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

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

### Populacijski genetski modeli

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

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

*Predpostavke:*

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

**Hardy-Weinbergov zakon (1908):**

Oznake:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

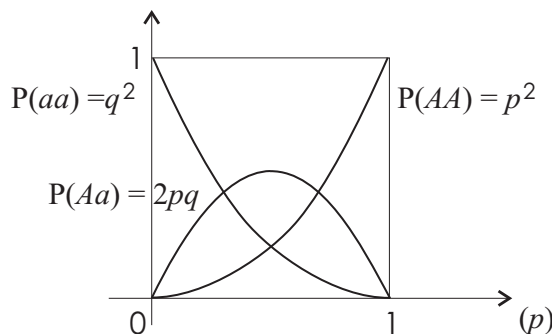
Glede alelov imamo torej iste verjetnosti kot v prejšnji generaciji in na naslednjem koraku se zgodba ponovi. Tudi verjetnosti genotipov ostanejo odslej ves čas iste.

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

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

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

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



SLIKA 18

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

		mati	
		A	a
		p	q
	A	p	pq
oče		p <sup>2</sup>	
	a	q	pq
		q <sup>2</sup>	

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

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

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

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

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

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

### Verjetnost genotipov drugega otroka

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

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

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

Dobimo

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

Podobno bi dobili tudi druge verjetnosti, npr.

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

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

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

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

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

## Selekcija

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Fisher-Haldane-Wrightova formula

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

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

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

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

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

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

ali v drugi obliki

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

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

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

### Poenostavitev modela

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

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

Ravnovesja za to enačbo so:

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

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

Analiza posameznih ravnovesij:

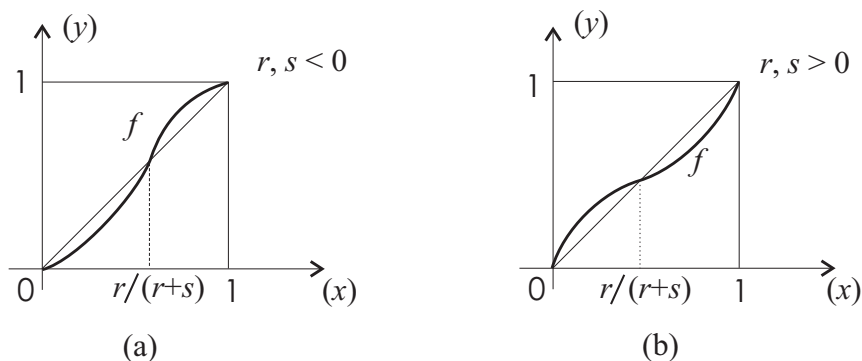
- (1) Pri  $\bar{p} = 0$  je  $f'(0) = 1/(1 - r) < 1$  natanko takrat, ko je  $r < 0$  oziroma  $w_{aa} > 1 = w_{Aa}$  (pogoj za lokalno asimptotično stabilno ravnovesje).
- (2) Pri  $\bar{p} = 1$  je  $f'(1) = 1/(1 - s) < 1$  natanko takrat, ko je  $s < 0$  oziroma  $w_{AA} > 1 = w_{Aa}$  (pogoj za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

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

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

### Biološka razlaga:

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



SLIKA 19

**Več vrst selekcije:**

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

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

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

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

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

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

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

odvod pa

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

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

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

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

**Vaje.**

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

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

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

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

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

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

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

(b) Analiziraj enačbo, poišči ravnovesja.

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

## 9. Rast in izumiranje linij

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

### Številčnost $n$ -te generacije

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

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

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

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

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

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

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

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

### Pričakovano število oseb v $n$ -ti generaciji

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

Po definiciji matematičnega upanja je

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

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

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

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

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

### Kdaj linija izumre

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

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

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

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

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

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

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

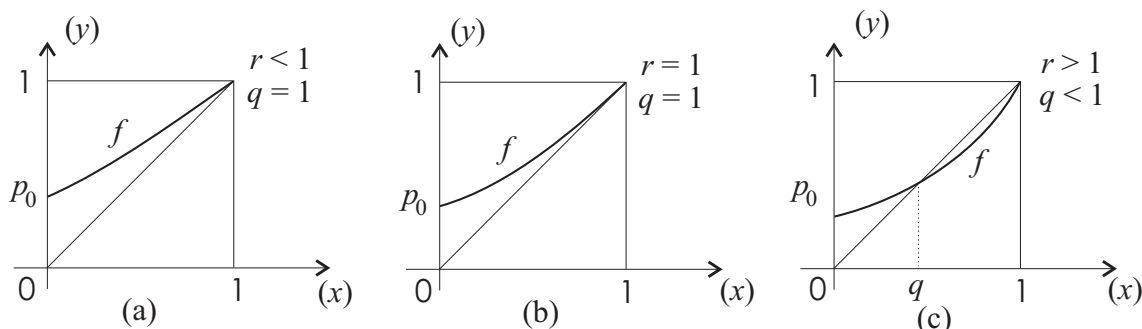
Formula (1) definira zaporedje  $(q_n)$ , določeno z rekurzivno formulo  $q_{n+1} = f(q_n)$  in začetnim členom  $q_0 = 0$ . Ker je  $f$  naraščajoča funkcija, je zaporedje naraščajoče. Navzgor je omejeno z 1. Potem je konvergentno in konvergira k najmanjši negibni točki  $q \leq 1$  funkcije  $f$ ,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

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

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

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

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



SLIKA 20

### Watsonov paradoks

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

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

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

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

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

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

### Zgledi

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

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

Še bolj drastično se to vidi pri **Korejcih**. Vsega skupaj imajo okrog 250 priimkov in samo trije najbolj pogosti (*Kim*, *Lee*, *Park*) pokrivajo kar 45% populacije.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Zgodovinske opombe

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

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

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

.

## 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 drugje, proučujemo stabilnost ravnovesij (različni kriteriji, zgledi).

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

*Avtonomna*, 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:

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

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)

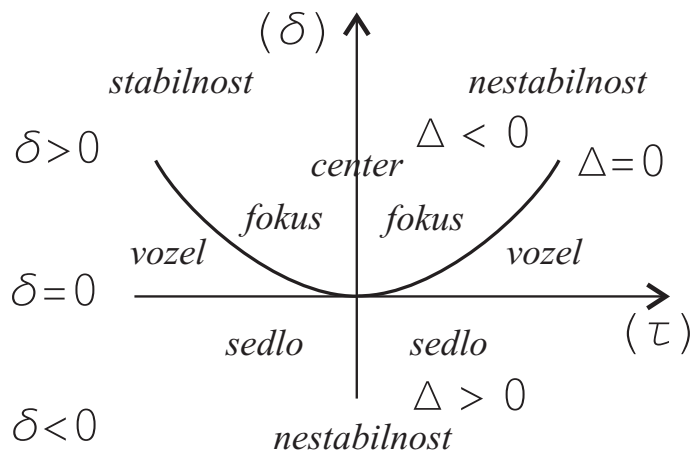
(a)  $A = 0$ , vse točke na ravnini so kritične:  $\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$  (gibanja ni)

(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 21 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 21

## 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].

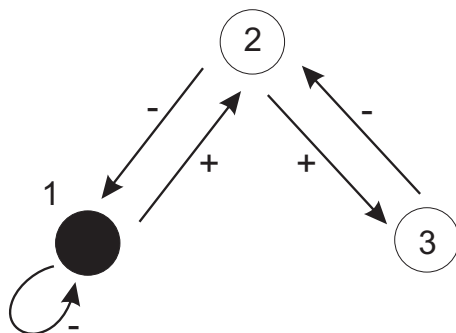
**Zглеda 1.** (Prehrabena veriga reda 3):

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

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 22

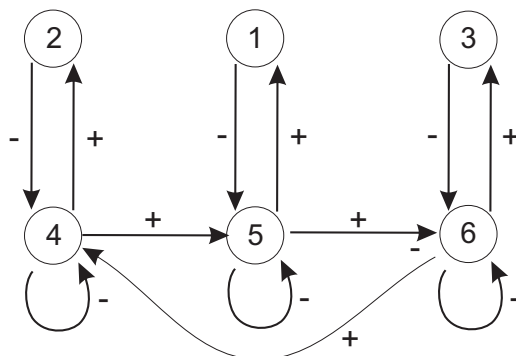
Iz matrike  $Q$  ali njenega digrafa hitro vidimo, da so vsi štirje potrebni pogoji za kvalitativno stabilnost v tem primeru izpolnjeni. Od pogojev iz barvnega testa (izrek 4) pa sta prva dva očitno izpolnjena, tretji pa ne. Torej je matrika  $A$  (in s tem pozitivno ravnovesje nelinearnega sistema) 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 23

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  $v(t) \leq Ce^{|\int_{t_0}^t u(s)ds|}$ .

**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  $v(t) \leq C_k e^{|\int_{t_0}^t u(s)ds|}$  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 pokaže, da ima  $\phi$  skupno 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:

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

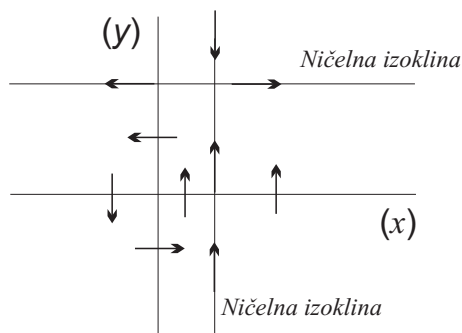
Tedaj zadošča opazovati trajektorije v ravnini (govorimo o *fazni ravnini*). V navadnih točkah je smer določena, v kritičnih ne.

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:

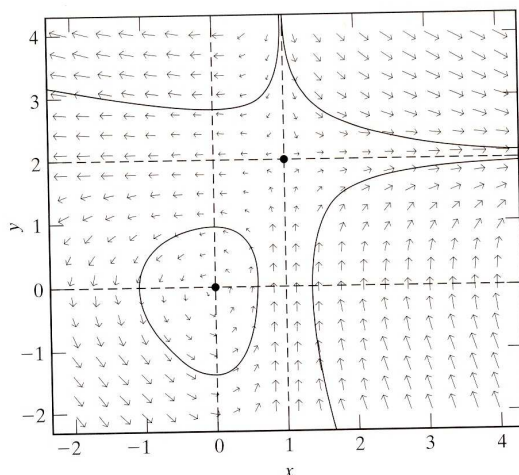
$$\begin{aligned} dx/dt &= y(x-1), \\ dy/dt &= x(2-y). \end{aligned}$$

Ničelne izokline so premice:  $y = 0$ ,  $x = 1$  in  $x = 0$ ,  $y = 2$ , skiciramo polje smeri (slika 24):



SLIKA 24

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 25):

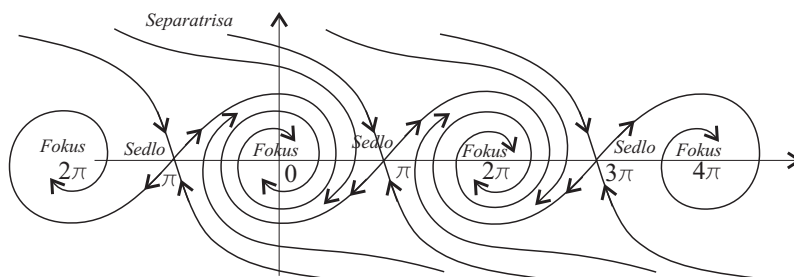


SLIKA 25. Polje smeri in nekaj tirov (iz knjige [1], str. 194)

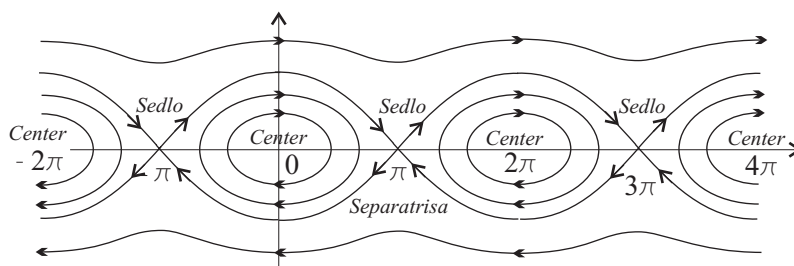
**Zgled 2 (nihanje matematičnega nihala):** Enačba gibanja (drugi Newtonov zakon) je  $m\ddot{\theta} = -mg \sin \theta - k\dot{\theta}$  oziroma  $\ddot{\theta} + 2\alpha \dot{\theta} + \omega_0^2 \sin \theta = 0$ , kjer je  $\alpha = k/2m$  in  $\omega_0^2 = g/l$ . Z vpeljavo spremenljivk  $x = \theta$  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 26), pri  $\alpha = 0$  (nedušeno nihanje) pa centri in sedla (slika 27). Ustrezna fazna portreta sta prikazana na spodnjih dveh slikah.



SLIKA 26



SLIKA 27

## 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  $a(t) = a(0)e^{-kt}$ . Sedanja 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  $a(0) = -1.69 \text{min}^{-1}g^{-1}$  so primerjali z današnjo  $a(t) = -13.5 \text{min}^{-1}g^{-1}$  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  $dy/dt = by^2$ .

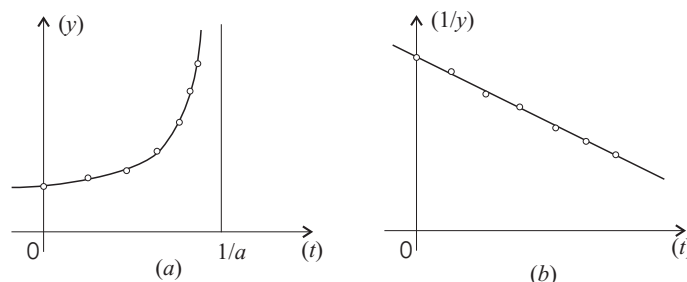
Definirajmo še  $a = by_0$  in zapišimo enačbo za ti. *koalicijsko rast*:

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

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

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

(glej sliko 28a).



SLIKA 28

Recipročna vrednost  $1/y$  pa zadošča premici  $1/y = 1/y_0 - (a/y_0)t$  (slika 28b). 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.  $t = 373.832$ .

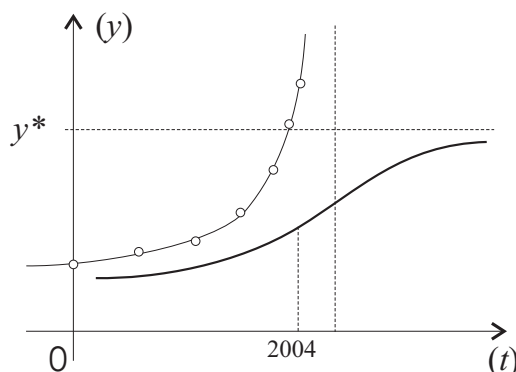
Vidimo, da model ni več ustrezen po letu 1990, zato uvedejo t.i. *zaviralne faktorje*. Model zapišemo v obliki

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

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 29).



SLIKA 29

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 29).

**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 28a 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

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

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 takrat, 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 konsturiral 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 uravnava 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  $\lambda^2 - tr(J)\lambda + det(J)$ .

**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  $tr(J) < 0$ ,  $det(J) > 0$ , in nestabilno, če je  $tr(J) > 0$  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.  $tr(J) = 0$  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  $tr(J)^2 = 4det(J)$  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 26.

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 27).

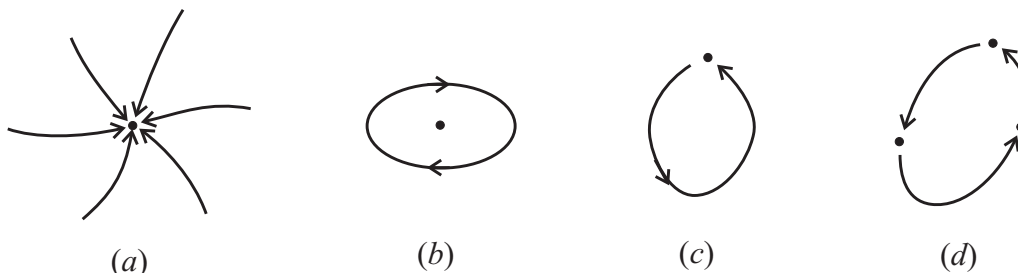
**Izrek 2 (Poincaré-Bendixsonova trihotomija):** *Naj ostane pozitivni del orbite  $\Gamma = \Gamma(X_0)$  v kompaktni množici, ki naj vsebuje le končno mnogo ravnovesij. Potem velja za limitno množico  $\omega(\Gamma)$  ena od naslednjih možnosti:*

(i)  $\omega(\Gamma)$  je ravnovesje (slika 30a),

(ii)  $\omega(\Gamma)$  periodična orbita oziroma limitni cikel (slika 30b), 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 30c in 30d).

V primeru (iii) rečemo, da je  $\omega(\Gamma)$  *ciklični graf*. Sestavljen je iz enega ravnovesja in *homociklične orbite* (glej sliko 30c), ali iz več ravnovesij, ki jih povezujejo *heterociklične orbite* (slika 30d).



SLIKA 30

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):

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

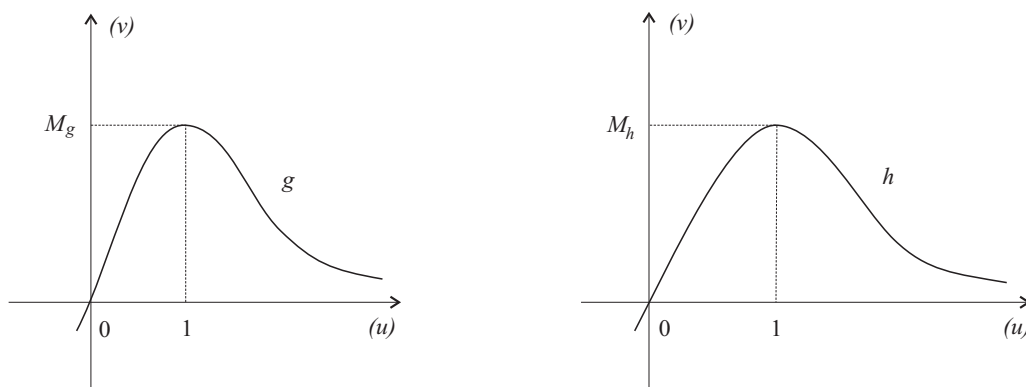
V enačbi lahko ločimo spremenljivki,  $\alpha(u - 1)du/u = (1 - v)dv/v$ , in z integracijo najdemo

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

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

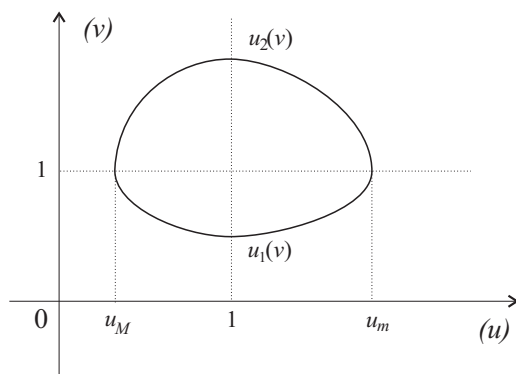
$$g(u) = u^\alpha e^{-\alpha u} \quad \text{in} \quad h(v) = ve^{-v}.$$

Obe funkciji imata na pozitivnem delu osi en sam maksimum pri 1, visok  $M_g = e^{-\alpha}$  in  $M_h = e^{-1}$  (glej sliko 31).



SLIKA 31

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 32).



SLIKA 32

### Populacijsko povprečje

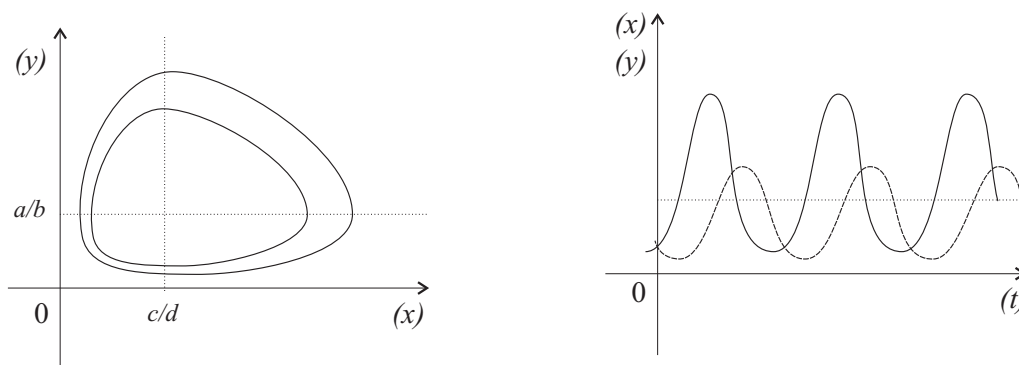
Po definiciji je  $\hat{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$ ,  $\hat{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt$

**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 33

### 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.

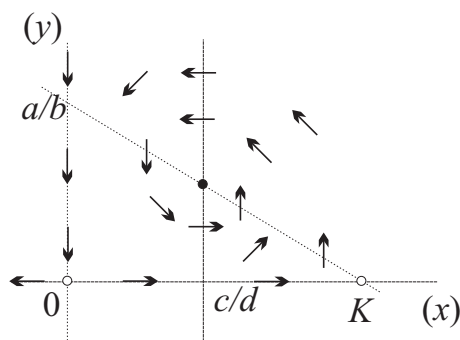
Splošna Jacobijeva matrika je  $J = \begin{bmatrix} a - 2ax/K - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{bmatrix}$ , torej dobimo:

(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 34

### Logistični model:

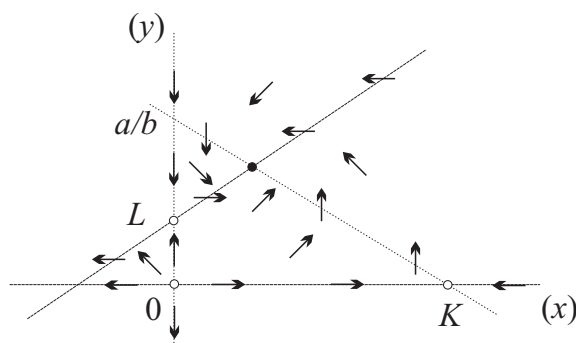
$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - ax/K - by), \\ dy/dt &= y(c + dx - cy/L). \end{aligned}$$

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 35

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  $(K, 0)$ .

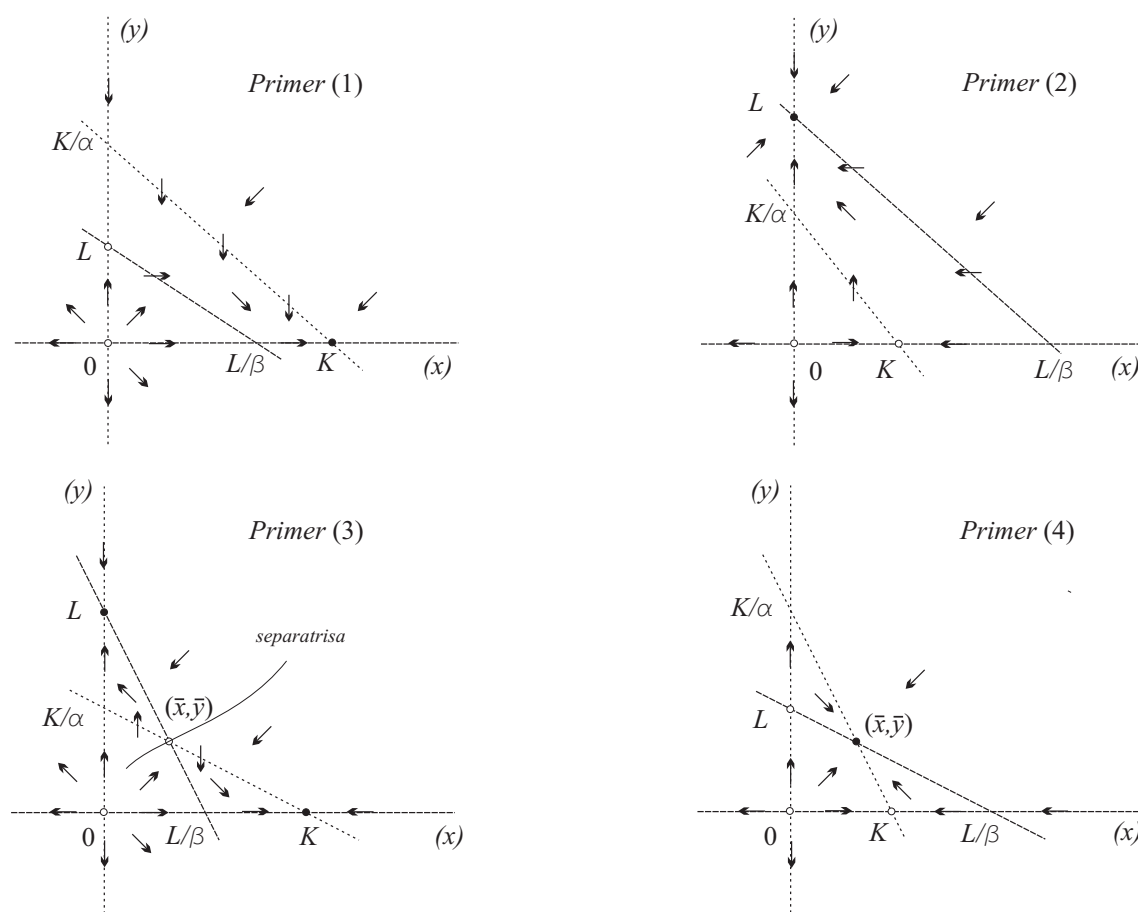
(2)  $K < L/\beta$ ,  $K/\alpha < L$  ( $\bar{x} < 0$ ,  $\bar{y} > 0$ , če  $\alpha\beta < 1$ , in  $\bar{x} > 0$ ,  $\bar{y} < 0$ , če  $\alpha\beta > 1$ ). Trajektorije se približujejo ravnovesju  $(0, L)$ .

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 36. Laboratorijske poskuse v zvezi s tem modelom je v tridesetih letih 20. stoletja na kvasovkah izvedel ruski mikrobiolog **G.F. Gause**.



SLIKA 36

### 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:

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

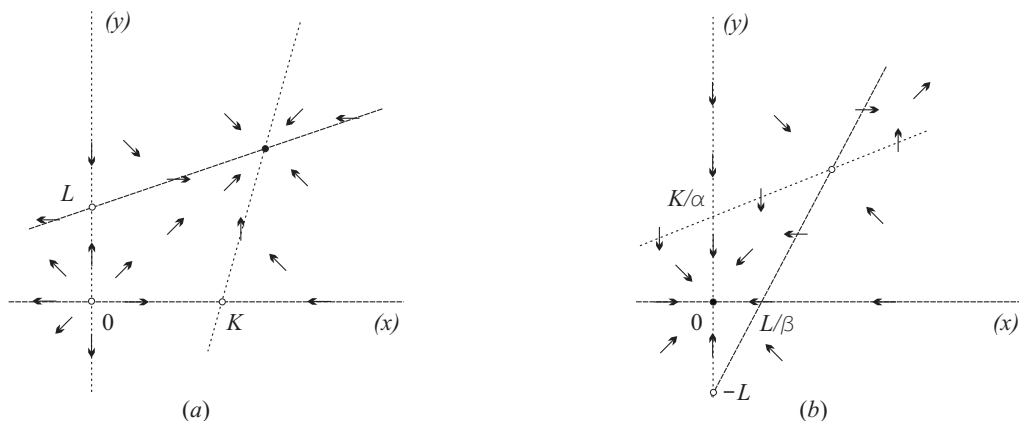
$$(b) J(K, 0) = \begin{bmatrix} -a & \alpha a \\ 0 & b(1 + \beta K/L) \end{bmatrix},$$

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

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 37(a)).



SLIKA 37

(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 37(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.:

$axy$  (**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:

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

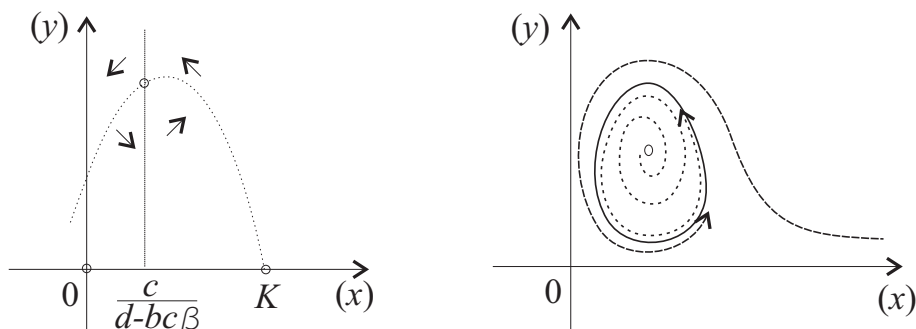
Koeficienti so seveda vsi pozitivni:  $a, b, c, d, K, \beta > 0$ . Vidimo tudi, da je pri tem modelu interakcija Hollingovega tipa II.

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 38).

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 38

### 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:

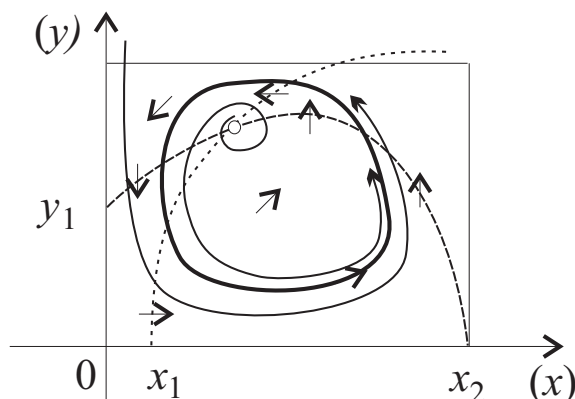
$$\begin{aligned} dx/dt &= xf(x, y), \\ dy/dt &= yg(x, y), \end{aligned}$$

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 39

Teh devet predpostavk (zadnja sledi iz prejšnjih) je zadostnih za obstoj limitnega cikla (glej sliko 39). 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 prehrabene 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  $J = \begin{bmatrix} -f\bar{x} & -f\bar{x} & -f\bar{x} \\ -ag\bar{y} & -bg\bar{y} & -cg\bar{y} \\ dh\bar{z} & eh\bar{z} & 0 \end{bmatrix}$

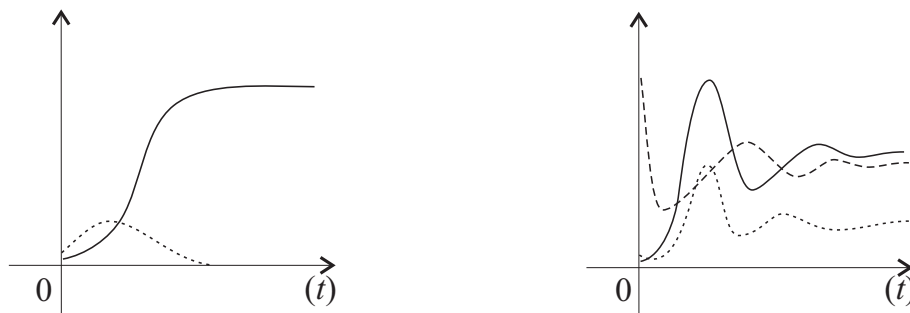
in ima karakteristični polinom  $\lambda^3 + a'\lambda^2 + b'\lambda + c' = 0$ , kjer je  $a' = f\bar{x} + bg\bar{y}$ ,  $b' = (b - a)f g \bar{x} \bar{y} + d f h \bar{x} \bar{z} + c e g h \bar{y} \bar{z}$  in  $c' = -(\det A) f g h \bar{x} \bar{y} \bar{z}$ .

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 40(a), medtem ko je na sliki 40(b) prikazan primer sobivanja treh vrst.



SLIKA 40

**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

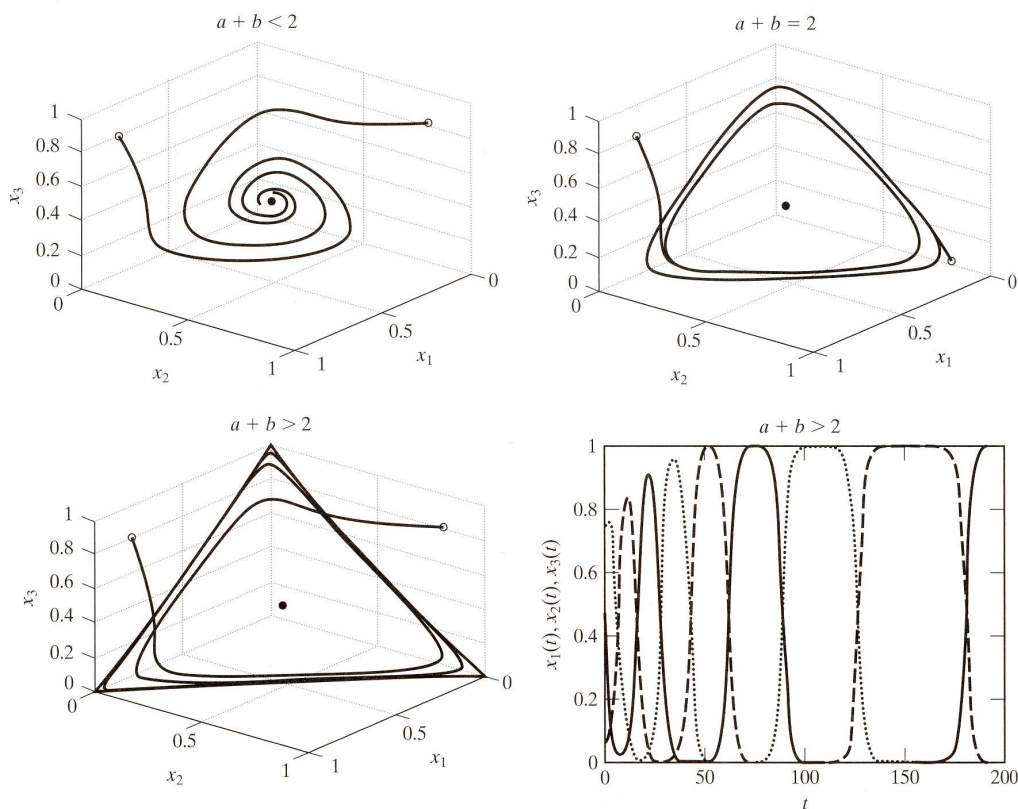
$$J = \begin{bmatrix} 1 - 2x - by - az & -bx & -ax \\ -ay & 1 - ax - 2y - bz & -by \\ -bz & -az & 1 - bx - ay - 2z \end{bmatrix},$$

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 41. 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 41):

- (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 ( $R \neq 0$ ,  $\nu = 0$ ):

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

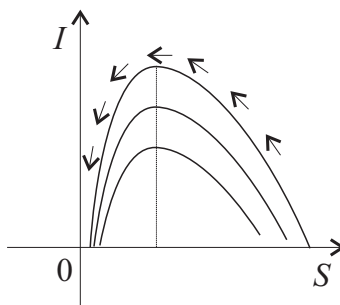
konstantna populacija  $S + I + R = N$ . Zadnjo enačbo rešimo potem, ko poznamo  $I(t)$ , zato sta pomembni le prvi dve, ki povezujeta  $S$  in  $I$ . Torej imamo v resnici sistem dveh enačb:

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

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 42).



SLIKA 42

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

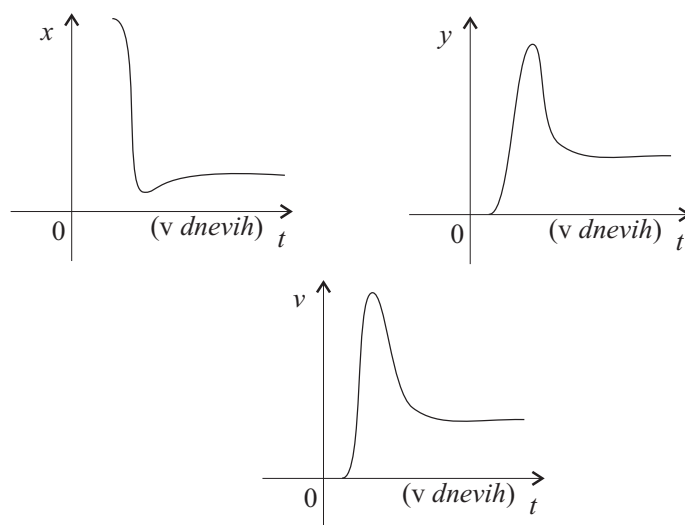
Kratica pomeni *Human Immunodeficiency Virus*, kratica za AIDS pa *Acquired Immune Deficiency Syndrome*. Konec 20. stoletja je bilo okrog 50 milijonov okuženih (15 milijonov od teh je že umrlo).

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 43). 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 43

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

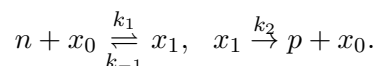
Naj bo  $n = n(t)$  koncentracija (delež) obravnavane substance (substrata) v okolju. Njeno spreminjanje uravnava diferencialna enačba

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

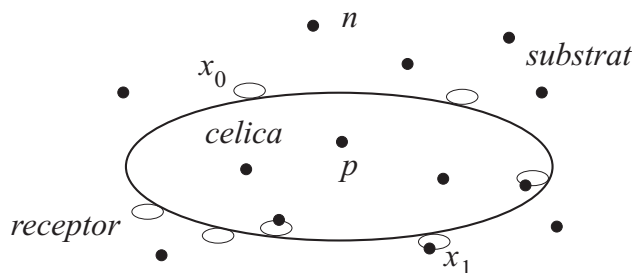
Funkcija  $K(n) = Kn/(k+n)$  pomeni stopnjo zmanjšanja substrata in obenem stopnjo povečanja produkta v celici. Pri tem je  $K$  *maksimalna stopnja rasti* in  $k$  *konstanta polovične nasičenosti*, tj. tak  $n$ , da je desna stran enaka  $-K/2$ .

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 44); če prodrejo v celico, nastane *produkt*  $p$ . Označka  $x_0$  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 44

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

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

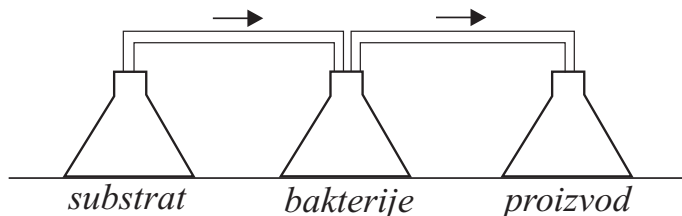
iz katere najdemo

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

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 45). 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 45

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

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

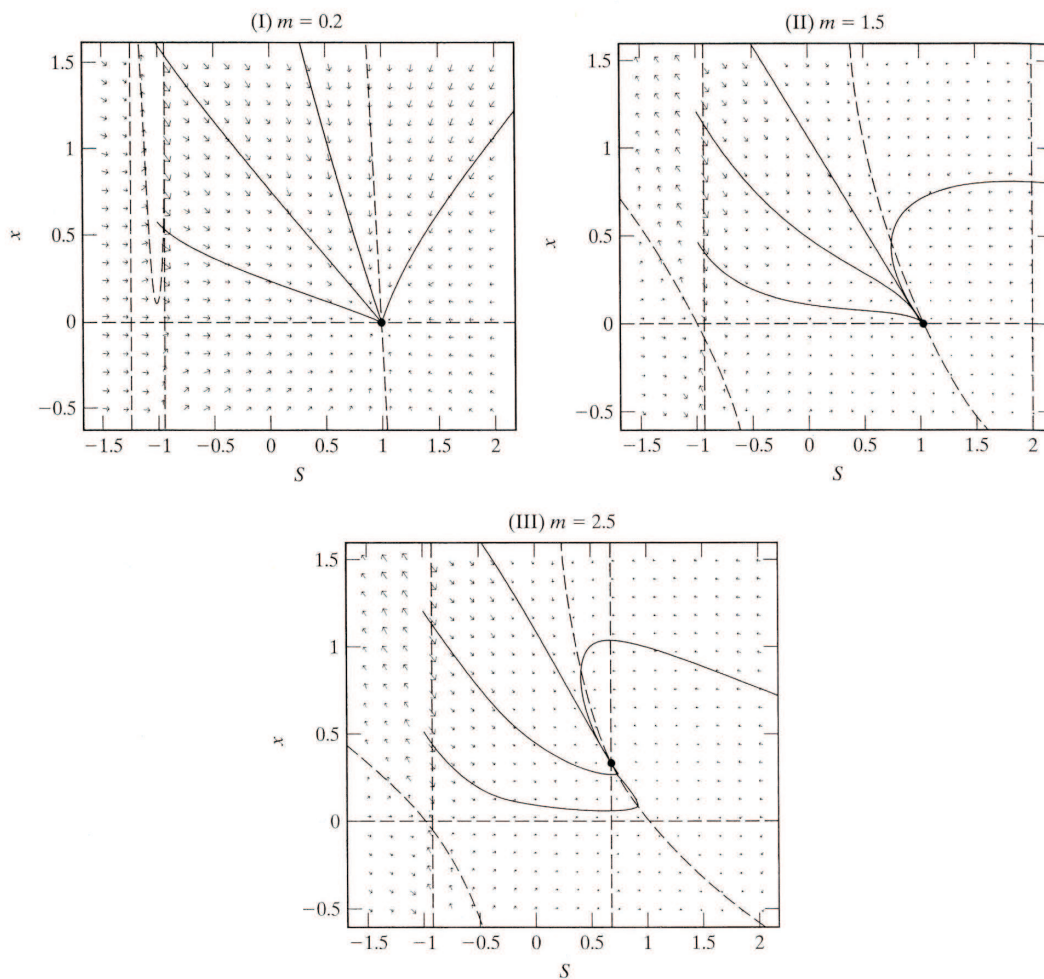
z lastnima vrednostima  $\lambda_1 = m/(\alpha+1) - 1$  in  $\lambda_2 = -1$ . Če je  $\lambda_1 < 0$ , imamo stabilen vozle, pri  $\lambda_1 > 0$  pa (nestabilno) sedlo. Pogoji asimptotske stabilnosti ravnovesja  $(0, 1)$  se torej glasi  $m < \alpha + 1$ .

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 46, kjer je  $\alpha = 1$ ).



SLIKA 46. 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 47). Ker je Jacobijeva matrika v tem ravnovesju enaka

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{bmatrix} (1 - \bar{x}^2)c & c \\ -1/c & -b/c \end{bmatrix},$$

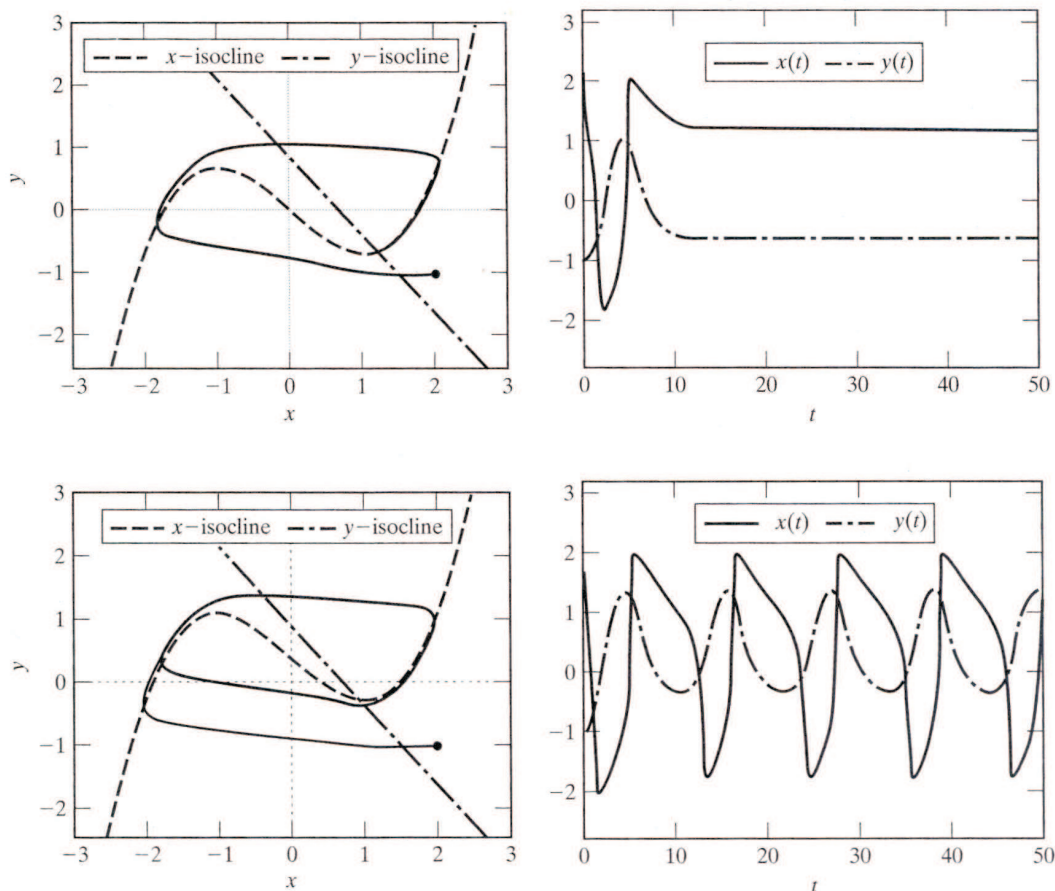
vidimo, da je ravnovesje asimptotično stabilno, ko je sled negativna in determinanta pozitivna, se pravi ko velja  $(1 - \bar{x}^2)c - b/c < 0$  in  $1 - (1 - \bar{x}^2)b > 0$  oziroma ko *ne* velja relacija

$$-\sqrt{1 - b/c^2} \leq \bar{x} \leq \sqrt{1 - b/c^2}.$$

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 vzburjanje nevrona). Fazni portret in graf časovnega poteka hitre in počasne spremenljivke sta prikazana na spodnjem delu slike 47.



SLIKA 47. 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, Ljubljana 2005.