



MODELOVÁNÍ BIOLOGICKÝCH SYSTÉMŮ

(Vybrané kapitoly)

Jiří Holčík
Otakar Fojt

Brno

2001

PŘEDMLUVA

Milá studentko, vážený čtenáři,

tyto studijní texty jsou určeny pro všechny, kteří chtějí studovat stejnojmenný tradiční předmět specializace a časem snad i samostatného magisterského studijního oboru Biomedicínské inženýrství, resp. Lékařská informatika vyučovaného na Fakultě elektrotechniky a komunikačních technologií a Fakultě informačních technologií VUT v Brně.

Předpokládáme, že studenti předmětu by, kromě nezbytných základů z teorie systémů a znalosti matematických prostředků pro řešení diferenciálních rovnic a jejich soustav, měli znát i určité množství základních faktů z teorie i praxe modelování a simulace systémů - tedy měli by před studiem tohoto specializačního předmětu absolvovat nějaký obecněji zaměřený kurz základů modelování systémů. Pokud tomu tak ale není, chceme studentům pomoci stručným zopakováním základů, které je obsahem prvních tří kapitol.

Dále by skripta měla zájemcům poskytnout přehled a informace o (v této chvíli a dle našeho soudu) důležitých přístupech, metodách a algoritmech používaných při modelování a simulačních experimentech s modely reprezentujícími různé biologické, tj. medicínské, biochemické, epidemiologické, psychologické, ekologické a jiné systémy. Rozhodně neobsahují vše, co se v tomto oboru používá, ani vše o čem se hovoří a bude hovořit na přednáškách. K tomu nás vedly dvě skutečnosti. Za prvé, rozsah skript, ani přednáškových hodin není neomezený a bylo třeba vybírat. Za druhé, i v tak tradičním oboru jako je modelování biologických systémů se neustále mění metody zkoumání i tak říkajíc společenské priority, které stanoví okamžitou důležitost té které problematiky. Oproti současné náplni přenášek schází ve skriptech problematika identifikace systémů, tj. metody stanovování hodnot parametrů modelů, schází zde i specifická problematika, kterou bychom mohli nazvat matematickou fyziologií, tj. konkrétními metodami matematického popisu funkce vybraných subsystémů lidského organismu. Náplň této části velice úzce souvisí s výzkumnou činností pracovníků, podílejících se na výuce a proto i zde lze očekávat jistou variabilitu zaměření, má-li se studentům dostávat do rukou a hlavy alespoň zhruba obrázek o současném stavu tohoto oboru.

Naším přáním ale je, aby přes očekávanou variabilitu názorů a podmínek výuky a tedy i přes nepochybné změny náplně předmětu, které budoucnost přinese, byla tato skripta vhodnou a dostačující pomůckou pro studium předmětu „*Modelování biologických systémů*“ i v následujících letech, případně i v biomedicínsko-inženýrské praxi.

Brno, listopad 2001

Doc. Ing. Jiří Holčík, CSc.

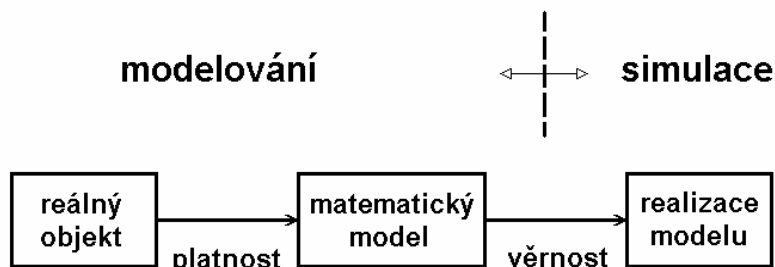
Ing. Otakar Fojt, PhD.

ISBN 80-214-2023-5

1. ZÁKLADNÍ POJMY

1.1. MODELOVÁNÍ A SIMULACE

Oba pojmy označují aktivitu spojenou s vytvářením modelů objektů reálného světa a s jejich experimentováním.



Obr.1.1 Základní schéma aktivit spojených s modelováním systémů

Modelování je soubor aktivit vedoucích k vývoji matematického modelu, který současně reprezentuje strukturu a chování reálného systému.

Simulace je soubor aktivit sloužících k ověření správnosti modelu a získání nových poznatků o činnosti reálných systémů.

Reálný objekt

= zkoumaná část reálného světa; může být

přirozený (květina, včelí roj, kardiovaskulární systém člověka, ...) nebo

umělý (počítač, tok materiálu ve výrobním podniku);

existující nebo *plánovaný*

= zdroj dat o svém chování

Model

= zjednodušený abstraktní popis reálného objektu (soubor vztahů, resp. instrukcí pro generování dat popisujících chování reálného objektu);

= modely systémů s neznámou strukturou (to je zpravidla případ biologických systémů) jsou založeny na analýze experimentálních dat. Tento proces stanovení struktury systému (modelu) se nazývá *inverzní problém*. Protože je struktura systému neznámá, reprezentuje struktura modelu, vytvořená podle experimentálních dat pouze hypotézu o struktuře systému, modely tedy nejsou statické, nýbrž se vyvíjejí v čase podle přístupu k novým informacím o systému, které umožňují rozšiřovat a zpřesňovat model i s ohledem na strukturu;

= při tvorbě modelu se vyskytují mnohá omezení - neúplná data díky nedokonalému vzorkování, resp. nevhodnému počtu nebo nepřesně stanoveným podmínkám provedených experimentů.

Reálný objekt a jeho model jsou navzájem propojeny dvěma relacemi - *abstrakcí* a *interpretací*.

Abstrakce znamená zobecnění (generalizaci) - uvažování nejdůležitějších složek reálného systému a ignorování méně důležitých rysů. Důležitost je v tomto případě posuzována podle relativního vlivu prvků systému na jeho dynamiku.

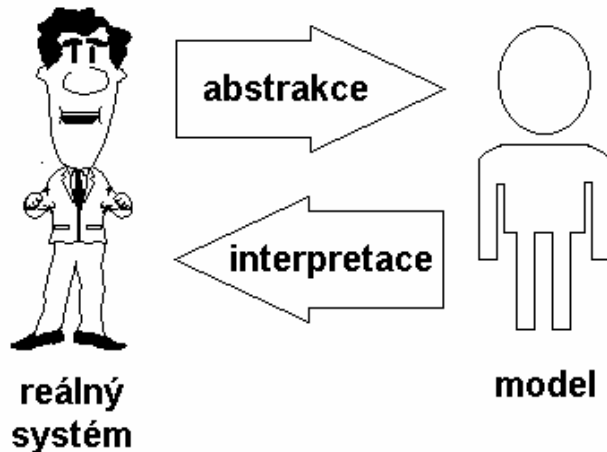
Interpretace znamená výklad vztahu mezi modelem (s jeho prvky, vlastnostmi a chováním) a reálným systémem. Pokud nelze parametry modelu interpretovat, pak nelze na reálném systému měřit jejich vlastnosti.

Biologové zpravidla špatně abstrahují - chtějí do modelu zahrnout co nejvíce detailů. Matematici, resp. technici naopak většinou nedokáží interpretovat své modely.

Realizace modelu (většinou počítačem, ale může být fyzikální, geometrický, ...)

= na zařízení schopném zpracování dat, resp. signálů, má-li k dispozici vhodně zakódované instrukce popisující model

Platnost modelu říká jak dobře model reprezentuje reálný objekt (v prvním přiblížení je to míra souhlasu mezi daty generovanými objektem a jeho modelem)



Stupně platnosti modelu:

replikativní platnost - model generuje to co reálný objekt až dosud;

predikční platnost - model generuje správná data dříve než reálný objekt;

strukturální platnost - model nejen generuje správná data, nýbrž vyjadřuje i skutečný způsob generování dat v reálném objektu;

Věrnost simulace - udává správnost s jakou realizační zařízení (počítač) realizuje model (správnost programu; přesnost zpracování dat; u fyzikálních realizací míra ekvivalence mezi matematickým popisem reálného objektu a jeho modelové fyzikální realizace).

Obr.1.2 Vztah reálného systému a modelu

MODELÝ JSOU VŽDY ŠPATNÉ - ALE VĚTŠINA Z NICH JE UŽITEČNÁ.

1.2. CÍLE A DŮSLEDKY MODELOVÁNÍ A SIMULACE

Cílem veškerých aktivit spojených s modelováním a simulací není zkonstruovat matematický, resp. počítačový ekvivalent reálného systému, ale tento model použít k pochopení chování reálných systémů, abychom mohli lépe predikovat či optimalizovat chování reálných objektů, případně zkonstruovat nové objekty.

Specifičtější cíle modelování a simulace (zejména biologických systémů) jsou:

- *stanovení vazeb mezi jednotlivými součástmi systému (struktury)* - někdy je tato informace známa, jindy je třeba ji vydedukovat z experimentálních dat. Tyto vztahy mohou být např. mezi živočišnými druhy v ekologickém systému nebo mezi jednotlivými složkami potravy v krvi a různých tkáních. Model může být použit k určení funkčních vztahů, právě tak jako ke stanovení časových závislostí a vztahů (např. mezi chemickými sloučeninami vznikajícími během biochemických reakcí probíhající v organismu).
- *výpočet parametrů systému* - takové parametry (různé rychlostní konstanty, množství substancí v systému, apod.) lze použít např. pro diagnostické účely. Aby byly specifikované parametry stanoveny přesně, je nutné aby byl model zcela konzistentní se známou informací o činnosti studovaného systému a tomu musí odpovídat i kvalita získaných experimentálních dat.
- *integrace informací o systému* - uvažme např. model zažívání přežvýkavců, který může ukázat jak různý typ stravy ovlivňuje bakteriální složení a množství složek potravy v jednotlivých částech a orgánech těla zvířete. Takový model integruje informaci o činnosti mnoha subsystémů, reprezentujících metabolismus různých složek potravy, do jednoho celkového modelu. Díky mnoha interakcím, závislostem a zpětným vazbám, lze procesům v takto rozsáhlém komplexním systému porozumět pouze pomocí modelování a simulace. Protože mnoho procesů v rozsáhlých systémech se uplatňuje současně a vytváří se tak složité interakce mezi těmito procesy, je nepravděpodobné, že by bylo možné vysvětlit důsledky tohoto složitého chování pouze intuicí. bez použití modelu.
- *predikce chování systému* - model lze použít při simulaci odezvy na různé vstupy nebo parametry systému. Experimenty s reálným objektem mohou být drahé, časově náročné, neproveditelné.

S modelem je lze opakovat za různých podmínek, s různými parametry, jsou nedestruktivní, lze měnit časové měřítko.

- *identifikace rozdílů chování systému za různých experimentálních podmínek* - v některých případech malá změna podmínek činnosti systému vyvolává významné změny v odezvách systému, příp. i jeho struktuře, na druhé straně podstatná změna některého z parametrů způsobuje jen nepatrné odchylky v chování. Modely v takovýchto případech pomáhají identifikovat citlivost chování systému vůči různým změnám podmínek činnosti.
- *výuka a vzdělávání* - modely jsou neocenitelnou pomůckou při vysvětlování činnosti složitých systémů, jejich pomocí lze demonstrovat vlastnosti systémů, vliv různých principů, jako např. vliv zpětné vazby nebo saturace v závislostech mezi veličinami popisujícími chování systému, apod. Jejich pomocí lze testovat nové teorie, příp. hypotézy a tak podporovat kreativní přístup ve studiu a poznávání složitých systémů.

Z uvedeného vyplývá, že s pomocí modelů reálných systémů lze získat:

- schopnost přesněji formulovat daný problém a jeho cíle;
- schopnost orientovat se ve složitějších vztazích;
- schopnost oddělovat podstatné od nepodstatného a tím zjednodušovat pozorovaná fakta;
- schopnost odhalovat mechanismy jevů.

1.3. OBECNÉ TECHNIKY MODELOVÁNÍ

Principiálně rozeznáváme tři základní přístupy k modelování a modelování biologických systémů především. Tyto přístupy závisí -

- na tom, zda je model založen již na teoretických znalostech o řešeném problému či na zkoumání experimentálních dat;
- na tom, zda struktura modelu odpovídá struktuře reálného systému;
- složitosti modelu.

Apriorní versus aposteriorní návrh modelu

Apriorní (teoretické) modely jsou vyvinuty na základě existujících znalostí o funkci modelovaného systému. Např. model metabolismu glukózy může být založen na experimentech s jednotlivými enzymy in vitro a na nich založených teoretických předpokladech o reakcích enzymů v živém organismu. Naopak, *aposteriorní (empirické) modely* vycházejí z nových experimentálních pozorování. Při návrhu uvedeného modelu metabolismu glukózy lze vyjít z měření koncentrace označené glukózy v tělních tekutinách (krvi) in vivo po jejím vstříknutí do organismu. Model musí být zkonstruován tak, aby co nejlépe aproximoval získaná data. V tomto případě též hovoříme o modelech typu černá skříňka, resp. šedá skříňka, přičemž tmavost šedé barvy záleží na úrovni znalostí vnitřní struktury analyzovaného reálného objektu.

Popisný versus mechanistický návrh modelu

Popisné modely zahrnují matematické funkce a rovnice, které reprezentují experimentální data. Parametry těchto rovnic obecně nejsou ve vztahu k prvkům, proměnným a parametrům reálného objektu. Ačkoliv popisné modely jsou zpravidla jednodušší než níže popsané mechanistické modely, jsou zpravidla založeny na předpokladech (hypotézách), které musí být dále ověřeny. Tyto modely většinou nedokáží kompletně využít informaci obsaženou v experimentálních datech a jejich platnost je omezena na známá data (replikativní platnost) - *popis dat není jejich vysvětlení*.

Mechanistické modely vycházejí z procesů a mechanismů, které se uplatňují a probíhají v analyzovaném reálném systému. Tyto modely obsahují funkce, jejichž parametry mají vztah k veličinám reálného objektu, a mohou být použity ke zkoumání a vysvětlení jeho struktury a funkce. Na druhé straně je nevýhodou těchto modelů, že struktura systému musí být známá. Výhody však zřejmě převažují - zpravidla lze využít veškerou informaci z naměřených experimentálních dat, experimenty s reálným objektem mohou být navrženy a připraveny na základě simulačních experimentů s modelem a modely mohou být použity k analýze dat získaných za různých podmínek a identifikaci diferencí, které se s reálným objektem vyskytnou. To může být užitečné např. při srovnání zdravého a nemocí ovlivněného organismu a zkoumání vlivu léčení.

Rozsáhlé versus redukové modely

Cílem návrhu modelu je nalézt co nejjednodušší model (s nejmenším možným počtem parametrů), který by co nejlépe respektoval experimentální data. Na druhé straně, rozsáhlejší modely, reprezentující další, pro daný systém charakteristické, fenomény, mohou přispívat ke generování nových hypotéz o struktuře a funkci analyzovaného objektu. Obecně je potřeba najít kompromis mezi požadavky na matematickou jednoduchost a biologickou přesnost modelu. Minimální, resp. redukovaný model může poskytnout parametry, s jejichž pomocí lze poměrně přesně popsat experimentální data, ale každý z takových parametrů bude vyjadřovat kombinaci několika procesů. Naopak, parametry velkých, rozsáhlých systémů se obecně váží na jednoduché procesy, nicméně nemusí být reprezentovány zcela přesně.

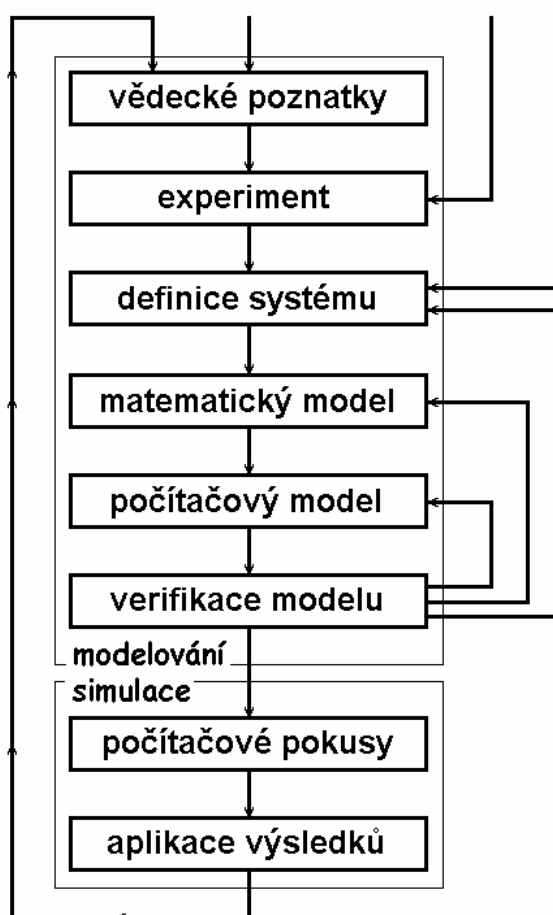
1.4. POSTUP PŘI VYTVÁŘENÍ MODELU A PŘI SIMULAČNÍCH EXPERIMENTECH

Celý proces matematického a počítačového modelování a simulace se skládá ze dvou základních fází - vytvoření modelu včetně ověření jeho správnosti a simulačních experimentů (obr.1.3).

Tvorba modelu začíná definicí problému a účelu, proč má být daný problém řešen. Je-li problém takové podstaty, že lze řešit pomocí počítačového modelování, je potřeba shromáždit veškeré důležité údaje, které lze pro řešení využít - údaje o podstatě problému, dílčí údaje o jeho řešení, či řešení jeho částí, případně zveřejněná experimentální data o chování reálného systému za nějakých podmínek (které nemusí být totožné s podmínkami, platnými pro zadaný problém). Užitečné jsou i informace o dřívějších pokusech vytvořit počítačové modely, buď přímo pro řešení zadaného problému, příp. i pro řešení problémů příbuzných či koncepčně podobných. Na základě všech těchto informací lze vyslovit hypotézu, s jejíž pomocí lze definovat a připravit experimenty poskytující patřičná data o chování studovaného reálného objektu, resp. podklady pro konstrukci prvních variant modelu.

Rovněž znalost účelu řešení problému má koncepční význam pro návrh modelu. Účelem a cílem tvorby modelu může být snaha o stanovení jednoho či více parametrů, které mohou mít význam pro stanovení diagnózy. V tomto případě jsou kladeny zvýšené požadavky na jednoznačnost stanovení hodnot požadovaných parametrů. Jiným cílem může být snaha o integraci informací o funkci a struktuře daného systému - pro tento typ modelů jsou požadavky na biologickou přesnost podstatně důležitější než požadavky na matematickou reprezentaci problému. Jiný typ účelu, který ovlivňuje charakter a typ modelu je snaha o predikci chování reálného systému. Zde je zpravidla podstatná základní obecná idea, definující charakter chování systému za nových podmínek, přesnost v počátečních fázích návrhu modelu není příliš podstatná.

Definice systému je prvním krokem vedoucím ke konkrétním představám o struktuře tvořeného modelu. Spočívá ve stanovení základních prvků systému, základních vazeb mezi prvky a pro komunikaci s okolím systému.



Obr.1.3 Detailní blokové schéma postupu při vytváření modelu a simulačních experimentech (podle [13])

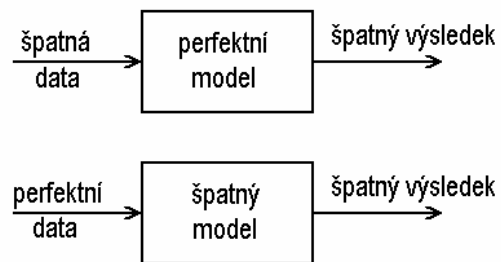
Je-li pro splnění cíle nezbytné vyvinout nový model, je možné použít dvou protichůdných postupů. První varianta je začít s nejjednodušší možnou strukturou, která bude v dalším rozšiřována extenzivně (přidáváním dalších prvků), příp. intenzivně (dělením původní struktury na dílčí podsystémy a vazba mezi nimi). Druhý postup spočívá v návrhu modelu, který využívá co nejvíce znalostí o modelovaném problému a v dalším upřesňování se model spíše zjednodušuje.

Po matematické formulaci modelu postupuje návrh do implementační fáze, ve které se model konvertuje do podoby respektující požadavky a zásady dané použitými programovacími prostředky. Bez ohledu na použité programovací prostředí je třeba specifikovat:

- rovnice popisující dynamiku stavu modelu a výstupních veličin;
- parametry modelu a jejich počáteční hodnoty (odhad hodnot parametrů, tj. identifikace parametrů modelu patří k jednomu z nejdůležitějších součástí návrhu modelu);
- počáteční podmínky řešení soustavy definičních rovnic modelu;
- formáty souborů experimentálních dat.

V tomto okamžiku nastává ověřování správnosti vytvořeného modelu, tj. jeho platnosti a věrnosti. Věrnost se ověřuje porovnáním výsledků počítačových výpočtů s výsledky vzorových, nejčastěji manuálních výpočtů pro nějaké typické jednoduché podmínky. Druhá z možností jak ověřit věrnost výpočtů je srovnávat výsledky s experimentálními daty a tak hodnotit současně jak věrnost, tak platnost modelu. Při nesouladu je třeba opravit chyby v programu, opravit definici matematického modelu, případně dokonce modifikovat až základní definici systému spolu s hypotézami o funkci a struktuře modelovaného objektu či problému.

Je třeba si opět uvědomit a zdůraznit, že žádný model není dostatečně přesný a tedy správný, protože dle definice je každý model pouze aproximací skutečnosti. To znamená, že ověřování správnosti modelu je proces relativní vzhledem k účelu a očekávání, se kterým byl model navrhován, případně relativní vůči jiným modelům, jsou-li k dispozici. (K dispozici rozhodně jsou, protože celý proces modelování vždy spočívá v návrhu různých variant řešení.) Dále je třeba si uvědomit, že srovnávání správnosti funkce modelu nezávisí jen na správnosti modelu, nýbrž také na dokonalosti a správnosti vstupních údajů a experimentálních dat, jsou-li vstupní data špatná, nemůže být správný vytvořený model (obr. 1.4). Tedy správnost modelu je vždy vztažena relativně k uspořádání a provedení experimentů a kritériu hodnocení odchylky.



Obr. 1.4 Paradigma problémů

Pro ověřování prediktivní platnosti modelu, tj. schopnost předvídat budoucí chování reálného systému, neexistují obecná pravidla a postupy. Zpravidla se uplatňují dva základní postupy:

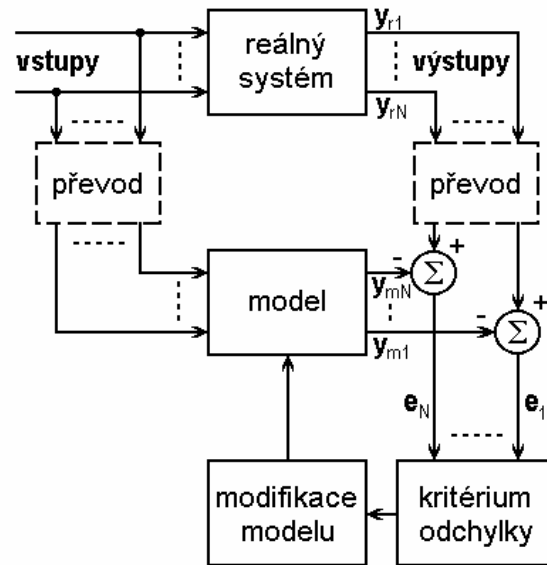
- experimentální data, získaná pozorováním reálného systému v určitém období v minulosti a za stejných podmínek, o kterých se domníváme, že budou platit i v budoucím období. Tato data rozdělíme sekvenčně na dvě posloupnosti. První část použijeme k identifikaci parametrů modelu, druhou posloupnost pak k ověřování chování v budoucnosti (data použitá k validaci nesmí být použita při stavbě a optimalizaci počítačového modelu). Tento přístup tedy předpokládá zachování, neměnnost podmínek činnosti sledovaného a modelovaného systému z minulosti do budoucího období.
- parametry modelu se získávají pomocí identifikačních postupů s použitím všech dat z minulého období a výsledky simulačních výpočtů, na jejichž základě se ověřují schopnosti modelu předpovídat chování reálného systému v budoucnosti, se srovnávají s údaji, které se získávají z následného pozorování reálného systému.

Užitečný může být často i postup, jímž se simulační počítačový model nutí pracovat za podmínek, odpovídajících situacím a stavům, které nemohou (teoreticky, příp. i prakticky) v reálném systému nastat. Tento postup je v podstatě jakousi formou důkazu sporem a je třeba být při jeho použití náležitě opatrný. Na příklad i proto, že existence nereálných situací se často při návrhu modelu používá pro zjednodušení jeho struktury.

1.5. IDENTIFIKACE PARAMETRŮ

Metody identifikace parametrů, tj. stanovení jejich hodnot, závisí na typu modelu. U teoretických strukturálních modelů, lze hodnoty jednotlivých použitých parametrů stanovit na základě teoretického rozboru, obecných znalostí o daném systému, případně z naměřených experimentálních dat popisujících pouze vnější chování analyzovaného objektu, přičemž hodnoty parametrů se vypočítají z předpokládané struktury systému i modelu.

Komplikovanější je situace u tzv. aposteriori (empirických) modelů, kdy vnitřní strukturu reálného objektu neznáme a její určení je teprve jedním z cílů modelování a simulačních experimentů. V tom případě se hodnoty parametrů zpravidla určují pomocí nějakého optimalizačního algoritmu, jehož obecné schéma, v podstatě použitelné i pro ověřování správnosti modelu, je na obr.1.5.



Obr.1.5 Schéma pro identifikaci a optimalizaci parametrů modelu

Data generovaná modelem za podmínek ekvivalentních s podmínkami činnosti reálného systému srovnáváme se změřenými údaji z výstupu reálného systému. Pro ověření shody chování modelu a reálného biologického systému lze použít jednak subjektivních a jednak objektivních postupů.

Subjektivní posouzení shody má výhodu v intuitivním vážení různých segmentů datových posloupností podle zaměření modelu a zkušeností experimentátora. Nevýhodou je naopak praktická nemožnost použití této metody pro rozsáhlé mnohparametrické modely.

Objektivní metody identifikace parametrů potřebují jednak definované kritérium pro stanovení velikosti chyby - nesouladu mezi reálnými a modelovými daty a za druhé, algoritmus, který na základě velikosti odchylky dokáže modifikovat parametry modelu.

Relativně obecná kritériální funkce pro stanovení odchylky obou sad dat má tvar

$$S(e) = S(\mathbf{Y}_r, \mathbf{Y}_m) = \sum_i \sum_j |e_{ij}|^k = \sum_i \sum_j w_i \cdot |y_{rij} - y_{mij}|^k \quad (1.1)$$

kde e_{ij} jsou hodnoty rozdílů mezi ekvivalentními hodnotami experimentálních reálných a modelových výstupních dat, w_i jsou váhy odchylek jednotlivých výstupů a k je stupeň funkční závislosti S na e . Pro jeden výstupní signál a $k = 2$ dostáváme kritérium (střední) kvadratické odchylky

$$S(\mathbf{y}_r, \mathbf{y}_m) = \sum_j (y_{rj} - y_{mj})^2 \quad (1.2)$$

Algoritmus modifikace parametrů pak spočívá v řízeném prohledávání parametrického prostoru tak, aby byly nalezeny takové hodnoty parametrů modelu, pro které je shoda mezi experimentálními a modelovými signály největší.

1.6. ZÁKONY MODELOVÁNÍ



1. zaměřte se na specifické cíle, nesnažte se vytvořit zcela obecný model;
2. zvolte optimální úroveň složitosti;
3. vyvarujte se pokušení začlenit do modelu veškeré znalosti o reálném systému;
4. nikdy neplánujte vývoj modelu na dobu delší než 1 rok;
5. je-li to možné, použijte již existující model.

2. EXPERIMENTY

2.1. NA ÚVOD

Data o činnosti reálného objektu jsou základním předpokladem pro úspěšné vytvoření modelu tohoto objektu. Vhodná data lze pořídit a interpretovat pomocí *empirického zkoumání* reálného objektu, založeného na smyslovém vnímání projevů reálného objektu, jehož výsledky jsou dále zpracovávány prostředky logického poznání.

Nejobecnějšími (nejuniverzálnějšími) formami empirického zkoumání jsou *pozorování* a *experiment*.

Pozorování je založeno na *pasivním* sledování procesů a souvisejících skutečností, pokud možno v jejich přirozeném stavu, co nejméně ovlivněným pozorovatelem. Pozorování poskytuje informace o vnějších dějích, jevech a vztazích (tvar, rozměry, podobnost, fyzikální či chemické vlastnosti, časová následnost, ...). Význam pozorování klesá v situacích, kdy nabývají na důležitosti příčiny pozorovaných jevů, příp. charakter a podstata vztahů uvnitř zkoumaného objektu.

Experiment vychází z *aktivního* přístupu ke zkoumání objektu. Spočívá na záměrně vyvolaných změnách podmínek existence a funkce daného objektu, které mají přimět zkoumaný objekt projevit se za různých, uměle navozených situací.

Výchozím předpokladem pro uspořádání experimentu je formulace hypotézy o analyzovaném objektu. Hypotézy, a pak i následné experimenty, jsou dvojího typu:

- vyhledávací (heuristické) - „Co se stane, uděláme-li toto?“
- ověřovací (verifikační) - „Stane se tohle, uděláme-li toto?“

POZOR !!! Hypotézy mohou vést k omylům, tj. k chybné interpretaci naměřených údajů. Abychom se vyhnuli možným zdrojům chyb, je třeba pro měření vytvořit relativně uzavřený, autonomní systém, čímž dojde k vyloučení nebo alespoň k oslabení řady vlivů a činitelů, které mohou ovlivnit interpretaci dat, a tak vytvořit podmínky pro *kontrolovatelnost* a *reprodukovatelnost* experimentálních pokusů.

2.2. EXPERIMENTY S BIOLOGICKÝMI SYSTÉMY

Experimenty s biologickými systémy mají některá specifika vyplývající z charakteru těchto objektů.

- složitá, hierarchická struktura

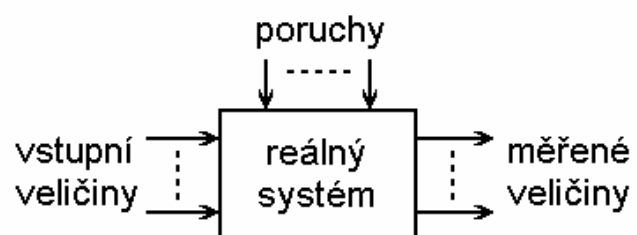
Teoretické principy činnosti biologických systémů jsou zpravidla založeny na zobecnění a tím zjednodušení sledovaného děje či dějů. Zobecňování pozorovaných situací má zpravidla provizorní, hypotetický charakter ⇒ nezbytná potřeba experimentálního ověření.

- biologická variabilita

Je způsobena proměnností vnitřního prostředí, případně složitou interakcí s vnějším prostředím. Závisí na zkoumané úrovni biologického systému. Má charakter *interindividuální* (mezi jedinci) a *intraindividuální* (u jedince v čase). Potlačit lze *homogenizací* experimentálního materiálu a prostředí.

2.3. PLÁNOVÁNÍ EXPERIMENTŮ

Údaje měřené na reálném objektu jsou ovlivňovány různými více či méně nekontrolovatelnými vlivy vycházející z vnějšího okolního prostředí, z vlastního měřeného objektu - biologická variabilita (náhodné chyby), příp. z vlastností měřících přístrojů či principu měřící metody (systematické chyby - je možné je korigovat). Náhodné chyby nelze vyloučit, lze pouze potlačit jejich význam vhodným uspořádáním a provedením experimentů ⇒ *plánová-*



Obr. 1.6 Obecné schéma uspořádání experimentu

ní experimentu.

Plánování experimentů dovoluje:

- zmenšit chybu experimentu a vyloučit vliv náhodných faktorů;
- zmenšit počet pokusů a s požadovanou přesností získat objektivní odpověď na kladené otázky;
- přijímat adekvátní řešení podle přesně formulovaných pravidel.

Metodologie plánování experimentů zahrnuje:

- opakované pokusy
 - nutné pro vypočítání a eliminaci chyb experimentů (zachování experimentální situace);
 - nutné pro rozšíření oblasti použití výsledků (různé experimentální situace).
- použití náhodného výběru pro vyloučení chyb
 - POZOR !!! - úplně náhodná struktura ale může způsobit velký rozptyl výsledků vyvolaný nekontrolovatelnými faktory;
- vytvoření ekvivalentních (stejných) podmínek a vytvoření bloků
 - nutné pro potlačení vlivu přirozené variability (vnějšího i vnitřního prostředí) - k tomu je potřeba využít všechny apriorní informace o daném systému, aby bylo možné řídit experimentální podmínky, které zahrnují všechny podstatné vlivy;
 - pro zvýšení citlivosti rozdělujeme experimenty do bloků, jak z hlediska charakteru experimentálního materiálu, tak z hlediska experimentálních podmínek;

Příklad:

Mějme skupinu nemocných a dva léčebné preparáty L_1 a L_2 a máme vyhodnotit (srovnat) kvalitu působení obou léků na nemocné (obecně jakékoliv). Lze nepochybně odůvodněně předpokládat, že pacienti se budou lišit věkem, pohlavím, váhou, fází průběhu nemoci, případně dalšími faktory, které mohou ovlivnit charakter experimentu a jeho výsledků.

V tom případě můžeme experiment uspořádat tak, že:

- a) pacienty rozdělíme na dvě skupiny N_1 a N_2 a pacientům ve skupině N_1 podáme lék L_1 a pacientům ve skupině N_2 podáme lék L_2 . V každé skupině budeme sledovat vliv jednotlivých preparátů po dobu T_{N_1} , resp. T_{N_2} . Získané výsledky statisticky vyhodnotíme.
- b) všem nemocným podáme nejdříve lék L_1 a vyhodnotíme výsledky vlivu tohoto léku na pacienty. Potom po dostatečně dlouhé době, nutné k vyloučení prvního preparátu, začneme podávat druhý preparát a opět zhodnotíme získané výsledky, buď samostatně nebo pouze rozdíly mezi vlivy jednotlivých léků u jednotlivých pacientů nebo u skupin

V prvním případě máme dvě menší skupiny pacientů, lze tedy obtížněji zajistit náhodné uspořádání obou skupin, tak abychom vyloučili některé nehomogenity ve skupinách, které mohou nepříznivě ovlivnit kvalitu výsledků. Naopak výsledky vlivu obou léčebných preparátů lze vyhodnotit samostatně, bez zkoumání stavu, do kterého se dostanou pacienti po první fázi léčebné kúry prvním z nasazených léků, tak jak je tomu u druhé varianty.

Větší skupina v druhém případě může lépe odpovídat běžné typické struktuře pacientů s danou chorobou. Vzhledem ke skutečnosti, že všem pacientům jsou léky podávány jednotně, můžeme výsledky vyhodnocovat nejenom komplexně, nýbrž i v menších skupinách, specifických určitými charakteristickými rysy, jako např. věk, pohlaví, apod. a tedy hodnotit působení léku na jednotlivé dílčí kategorie pacientů.

Na druhé straně, při tomto uspořádání se musí, vzhledem k následnosti obou léčebných fází, zvážit vhodné pořadí podávání obou léků, což může být ovlivněno i jinými souvislostmi, než např. extrémně skutečností, že podání prvního léku pacienty vyléčí.

□□□

3. DEFINICE SYSTÉMU

3.1. DEFINICE

L. von Bertalanffy: Systém je komplex vzájemně na sebe působících elementů ...

R.L. Ackoff: Systém je soubor prvků a vazeb mezi nimi.

G.J. Klir: Systém je uspořádání určitých komponent, vzájemně propojených v celek.

Systém S je dvojice množin $S = (A, R)$, kde $A = \{a_i\}$ je množina prvků a $R = \{r_{ij}\}$ je množina vztahů (relací) mezi prvky a_i a a_j , která má jako celek určité vlastnosti.

3.2. ZÁKLADNÍ ATRIBUTY SYSTÉMU

Struktura je dána množinou všech vazeb (vztahů, relací) mezi prvky a různými podsystémy daného systému.

Chování je projevem dynamiky systému. (Dynamika je schopnost vyvolat změnu v systému, zejména jeho stavu. Dynamika je vlastností prvků systému, vazby jsou jejími iniciátory (vstupy), resp. nositeli důsledků (výstupy))

Stavem systému rozumíme souhrn přesně definovaných podmínek nebo vlastností daného systému, které lze v daném časovém okamžiku rozpoznat. Stav systému lze v libovolném časovém okamžiku t (z nějakého zvoleného časového intervalu) přiřadit vektor hodnot $x(t) \in X$, který nazýváme *stavovým vektorem*, složky x_i vektoru x nazýváme *stavovými veličinami* (proměnnými) a prostor X všech možných hodnot stavových veličin nazýváme *stavovým prostorem*. Podle vývoje hodnot stavu systému lze systémy dělit na *statické* (nevykazují pohyb) a *dynamické*.

Stabilita je schopnost systému udržovat si při změně vstupů a stavů svých prvků nezměněnou vnější formu (chování) i navzdory procesům probíhajícím uvnitř systému. Stabilitu chápeme jako vlastnost zaručující, že po určité malé změně počátečních podmínek nastane v systému při nezměněných vstupech pohyb jen málo odlišný od původního. Pojem stability se neomezuje pouze na návrat do výchozího stavu po poruše, která způsobí vychýlení. Často je návrat do původního stavu nemožný, protože se změnila podmínky, v nichž systém existuje - pak si systém může najít stav odchylný od výchozího stavu, který je rovněž stabilní - tzv. *ultrastabilní systém*.

Okolí systému je tvořeno množinou prvků, které nejsou součástí daného systému, ale jsou s ním významně svázány. Systém a jeho okolí jsou jednak objektivní skutečností, ale jsou dány i subjektivně, v závislosti na osobě zkoumající systém a na účelu zkoumání.

Veličiny (vazby), které zprostředkovávají vliv okolí na systém jsou vstupy systému a vnější projevy (vazby) systému, které reprezentují jeho vliv na okolí, jsou výstupy systému. Prvek systému, který má vazbu s okolím (vstupní nebo výstupní nebo vstupní i výstupní) nazýváme hraničním prvkem systému a množinu všech hraničních prvků nazýváme hranice systému.

Otevřený systém je takový, u něhož dochází k energetické a informační výměně s jeho okolím. Uzavřený systém je naopak vůči svému okolí zcela izolován, nemá se svým okolím žádné vazby. Prakticky uzavřené biologické objekty neexistují, případně pouze dočasně, může však být často užitečné pro teoretický rozbor vytvořit model, který je od svého okolí částečně nebo zcela oddělen. Proto je při definování systému třeba rozhodnout jak zkoumaný problém vyčlenit z v podstatě neomezených vzájemných souvislostí.

Podmínka separability systému - systém je separabilní, jestliže jeho výstupy zpětně vlivem prostředí neovlivňují podstatně vstupy.

Příklady:

- *termoregulační systém živého organismu* - systém můžeme považovat za separabilní, pokud organismus svou tepelnou energií významně neovlivňuje teplotu prostředí, ve kterém se nachází;
- *lesní komplex v oblasti zasažené exhaláty* - systém lze považovat za separabilní, pokud by změněná schopnost lesního komplexu absorbovat exhaláty neovlivnila celkovou koncentraci exhalátů v ovzduší;

3.3. BIOLOGICKÉ SYSTÉMY A JEJICH VLASTNOSTI

Základními vlastnostmi biologických systémů jsou:

- přirozenost (nejsou zpravidla uměle vytvořeny člověkem);
- velký rozměr (vysoký počet stavových proměnných a ne vždy je přesně znám);
- složitá hierarchická struktura;
- významná interakce na všech úrovních jejich struktury (často časově proměnná);
- velké rozdíly mezi jednotlivými realizacemi (jedinci) - rozptyl uvnitř populace - *interindividuální variabilita*;
- velké rozdíly v chování jednotlivých realizací (jedinců) v čase - *intraindividuální variabilita*;
- neergodicita statistických úloh (a podle výše uvedeného bodu ani jejich stacionarita);
- předpoklady o linearitě představují velice hrubou a omezenou aproximaci;
- významné omezení počtu experimentů opakovatelných za dostatečně srovnatelných podmínek;
- významné omezení experimentů z hlediska prevence škod;
- experimenty na jedincích různého typu (člověk x zvířata) mohou přinášet různé výsledky jak z hlediska kvality, tak kvantity.

Charakter a typ modelu z velké části závisí na dominantních vlastnostech zkoumaného biologického systému.

3.4. MODELY A JEJICH POPIS

- *neformální popis* - vychází z pochopení základních rysů a funkce reálného systému (je v přirozeném jazyku nebo používá blokových schémat);
- *formální popis* - vyjadřuje rysy a funkci modelu pomocí matematických prostředků, tj. *matematický model*

3.4.1. NEFORMÁLNÍ POPIS

Neformální popis modelu se skládá ze specifikací prvků, jejich popisných proměnných a parametrů a základních vztahů a předpokladů, které poskytují bázi pro všechny nezbytné fáze návrhu a ověřování funkce vytvářeného modelu, především formálního abstraktního popisu, počítačové implementace modelu, jeho ověřování, případně vztahu k jiným podobným modelům.

- *prvky* - části, ze kterých se skládají modelované objekty (systémy);
- *proměnné* - slouží k popisu stavu prvků systému a jejich vývoje v čase;
- *parametry* - zpravidla neproměnné (konstantní) charakteristiky prvků a vazeb modelu;
- *vazby* - pravidla, dle kterých se prvky navzájem ovlivňují (případně mění své parametry) a tak určují vývoj chování v čase;
- *základní předpoklady (počáteční podmínky)* - vyplývají ze specifikace

Pro výběr prvků, parametrů i vazeb nejsou žádná, předem známá pravidla, která by určovala optimální postup. Rozlišujeme však dva principiálně různé přístupy jak hledat vhodný popis modelu - přístup *deduktivní* a *induktivní*.

Dedukce se používá, pokud se model sestavuje na základě obecně platných a známých zákonů daného oboru. Používá se tedy tam, kde je podstata modelovaných jevů známá a ověřená. Naopak indukci je třeba použít tam, kde a kdy nejsou objektivní, exaktní zákonitosti známy, což je zejména případ biologie, medicíny, příp. ekologie, ale v mnohých případech i ekonomie, meteorologie.

Struktura modelu by měla být přiměřená struktuře reálného objektu, výběr se může přizpůsobovat úrovni znalostí objektu.

Neformální popis může být:

- *neúplný* - neošetřuje všechny reálně možné situace;
- *nekonzistentní* - postup vede k určitému řešení dané situace i k jeho opaku;
- *víceznačný* - pro daný stav může nastat více alternativ řešení.

3.4.2. PŘÍKLADY

(Zjednodušený) Forresterův model světa

Předobrazem níže uvedené extrémně zjednodušené verze byl model vzájemných interakcí vybraných složek reálného světa publikovaný v knize „World Dynamics“, stěžejní knihy ekologicky zaměřeného Římského klubu, založeného v roce 1960 významnými světovými ekology, ekonomy, vědci a politiky. Model byl navržen, aby umožnil predikce vlivu některých, ve světovém měřítku důležitých jevů (znečištění, stav zásob přírodních zdrojů, kapitálových investic do průmyslu a zemědělství) na stav obyvatelstva na Zemi a kvalitu lidského života.

Prvky: obyvatelstvo, znečištění, průmysl;

Proměnné:

obyvatelstvo

- hustota ... udává, kolik je obyvatel na jednotku obyvatelného povrchu Země;
- ... je vyjádřena v kladných reálných číslech;

znečištění

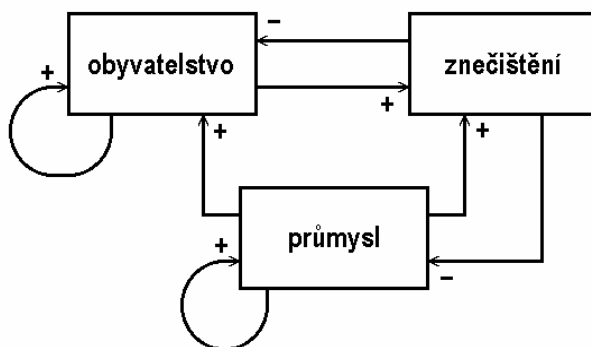
- úroveň ... udává okamžitou míru znečištění prostředí v nějakých, předem specifikovaných jednotkách;
- ... je vyjádřena v kladných reálných číslech;

průmysl

- rozvoj ... celková průmyslová aktiva vyjádřená v peněžních jednotkách;
- ... je vyjádřen v kladných i záporných reálných, příp. celých číslech.

Vazby (základní vývojový diagram je na obr.3.1):

- 1) rychlost růstu hustoty obyvatelstva roste (lineárně) s růstem hustoty obyvatel a rozvoje průmyslu a klesá (lineárně) s růstem úrovně znečištění;
- 2) rychlost růstu úrovně znečištění roste (lineárně) s růstem hustoty obyvatel a rozvoje průmyslu;



Obr.3.1 Blokové schéma zjednodušeného Forresterova modelu světa

- 3) rychlost růstu rozvoje průmyslu roste (lineárně) s růstem rozvoje průmyslu a klesá (lineárně) s růstem úrovně znečištění.

Vztahy mezi vládou a obyvatelstvem

Model popisuje dynamiku státního uspořádání závislého na vztazích mezi obyvatelstvem a státní mocí (vládou). Vláda je řízena politickou stranou, která je buď liberální nebo konzervativní. Charakter politické strany určuje vnitřní politiku vlády - svobodnou nebo represivní. Lidé reagují na vládu vlády svým nesouhlasem - malým nebo velkým.

Prvky: vláda, lid

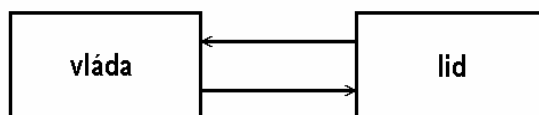
Proměnné: (diskrétní časové měřítko s rozlišením jeden rok, kdy si to můžeme dovolit?)

vláda

- strana ... udává politické tendence vlády;
... nabývá binárních hodnot {konzervativní, liberální};
- politika ... udává typ vládní politiky;
... nabývá binárních hodnot {svobodná, represivní};

lid

- občanský nesouhlas ... udává celkový stav názorů obyvatel země;
... nabývá binárních hodnot {malý, velký};



Obr.3.2 Blokové schéma modelu vztahů mezi vládou a obyvatelstvem

- Vazby:
- 1) represivní politika způsobí příští rok nevyhnutelně vysoký stupeň občanského nesouhlasu;
 - 2) naopak svobodná politika vlády vždy do příštího roku přinese nebo udrží nízký stupeň občanského nesouhlasu;
 - 3) strana zůstává u moci, pokud je občanský nesouhlas malý a je do příštího roku vyměněna, pokud je nesouhlas velký;
 - 4) konzervativní strana nikdy nemění politiku, tj. nemění ani politiku svého předchůdce, když přejímá vládu;
 - 5) liberální vláda reaguje na velký občanský nesouhlas zavedením svobodné politiky, která se ovšem během roku tiše změní na represivní a už takovou zůstane.

3.4.3. SYNTÉZA A DEKOMPOZICE

Syntéza

Propojení systémů nižších řádů do celků prostřednictvím především jejich hraničních prvků, ale případně i vnitřních prvků - systém 1.řádu vzniká spojením elementárních systémů, systém 2.řádu spojením systémů 1. řádu, V praxi ale celostní systémy nejsou obecně vytvořeny spojením systémů téhož řádu.

Využití - při projektování systémů z různých typových prvků; modely buněčné struktury.

Dekompozice

Rozložení složitého systému na jednodušší části podle funkčních, topologických či hierarchických hledisek. Dekomponovaný systém musí zabezpečovat vlastnosti původního systému, proto musí být splněny následující požadavky:

- dekompozicí se nesmí porušit soudržnost celku;
- dekompozicí dosáhnout co největší rovnoměrnosti ve velikosti jednotlivých subsystémů;
- vytvořené subsystémy musí být disjunktní;

- dekompozicí se každému subsystému vyčlení i cíle, které přispívají k vytvoření celkového cíle původního systému.

Rozložením rozsáhlého systému na menší elementy lze zpravidla lépe a snadněji řešit analytické úlohy na zadaném systému.

Zjednodušovací procedury

- vynechání prvků, proměnných nebo vazeb;
- snížení rozlišovací schopnosti měřítka pro vyjádření proměnných;
- shlukování prvků a odpovídajících proměnných do bloků;
- náhrada deterministických proměnných proměnnými náhodnými.

ad a)

Vychází z předpokladu, že ne všechny složky modelu jsou stejně důležité (důležitost posuzujeme relativně vůči vstup/výstupním relacím reálného objektu i modelu) \Rightarrow je možné vytvořit platný zjednodušený model vynecháním některých prvků, proměnných či vazeb.

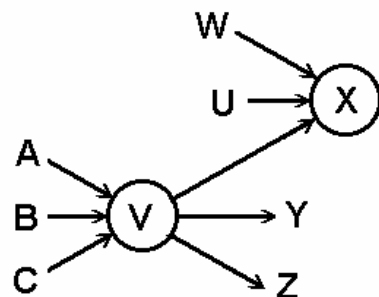
Vynechání jedné složky většinou ovlivní i ostatní.

prvek \rightarrow proměnné, vazby

proměnná \rightarrow vazby

Příklad:

Politická tendence určená stranou má malý vliv na občanskou nespokojenost \Rightarrow lze vynechat proměnnou strana.



Obr. 3.3 Příklad situace při případném vynechání prvku či proměnné

ad b)

Proměnná zajišťuje popis stavu prvku. Zmenšení rozlišovací schopnosti ve vyjádření proměnné zachovává všechny prvky, proměnné i vazba, ale zmenší (lze lineárně i nelineárně) množinu dynamického rozsahu \Rightarrow prvek nabývá menšího počtu stavů

Příklad: zaokrouhlování

POZOR !!!

Při přílišném zjednodušení se může popisná schopnost proměnné snížit natolik, že proměnná zjednodušeného modelu není schopna vyjádřit chování základního modelu dostatečně přesně.

ad c)

Prvky základního modelu jsou seskupeny do bloků, které jsou považovány za prvky zjednodušeného modelu. Proměnné zjednodušeného modelu se vytvoří sdružením proměnných základního modelu (nejlépe bez ztráty informace), příp. omezením výsledného rozsahu.

ad d)

Hypotéza o deterministickém základním modelu, ve kterém vazby deterministicky řídí hodnoty proměnných je nahrazena zjednodušeným pravděpodobnostním modelem, ve kterém jsou některé vazby nahrazeny pravděpodobnostním mechanismem.

Při zvyšování podrobnosti modelu lze samozřejmě použít opačné postupy jaké byly uvedeny pro zjednodušování modelu - tedy vložení prvků, proměnných a vazeb, zvýšení rozlišovací schopnosti, dekompozice kompaktních bloků do strukturované sítě a konečně náhrada pravděpodobnostních zdrojů dat deterministickými algoritmy.

4. MATEMATICKÝ MODEL

4.1. FORMÁLNÍ POPIS SYSTÉMU

Formální popis používá pro vyjádření vztahů mezi prvky systému a hodnotami jejich proměnných matematický zápis (diferenciální či diferenční rovnice, logická pravidla, formalismy teorie automatů, ...). Tento způsob popisu umožňuje snadnou, v podstatě mechanickou kontrolu úplnosti, konzistence a jednoznačnosti modelu.

Matematické prostředky se různí podle:

- typu časové základny (spojité, diskrétní, nezávislé na časovém měřítku);
- podle charakteru proměnných (spojité, diskrétní, logické);
- podle deterministického charakteru proměnných a parametrů (deterministické, nedeterministické - pravděpodobnostní, fuzzy, ...)

Deterministické modely jsou specifikovány zcela explicitně a nepřipouští jakoukoliv náhodnou závislost, zatímco stochastické modely zahrnují alespoň jeden náhodný prvek či závislost a jsou založeny na pravděpodobnosti výskytu určitých jevů. Stochastické modely bývají zpravidla používány pro stanovení dynamických rychlostních parametrů tvorby či trvání existence určitých složek systému. Většina biologických systémů zahrnuje rysy obou přístupů - existence určité formy zpracování (např. absorpce živin ze střev) je deterministická (tento způsob zpracování součástí stravy existuje u všech zkoumaných subjektů), ale rychlost absorpce má náhodný charakter a navíc se liší případ od případu.

- vztahu k okolí (autonomní, neautonomní)

Z matematického hlediska bývá zpravidla jednodušší zabývat se pouze autonomními systémy, prakticky toho lze dosáhnout vhodnou definicí rozhraní mezi systémem a jeho okolím. Z hlediska modelování a simulačních experimentů je však vhodné zachovat možnost ovlivňování stavu modelu nastavením vstupních veličin.

- podle proměnnosti parametrů (lineární, nelineární, časově proměnné)

Systém je lineární, pokud jakákoliv kombinace vstupů vytváří tutéž kombinaci výstupů. To platí např. když množství substance, která se pohybuje z jednoho místa nebo stavu na druhé, je přímo úměrné množství této substance. O těchto systémech říkáme, že se řídí kinetikou prvního řádu. Většina biologických systémů je ale nelineární. To znamená, že pohyb sledované látky není přímo úměrný jejímu množství. Ovšem za působení malých poruch lze chování nelineárních systémů za lineární s jistou považovat. Např. radioaktivní tracers, které umožňují studovat dynamiku pohybu určitých komponent v organismu, jsou užitečné vzhledem k jejich malé hmotnosti a objemu. Proto organismus příliš nezatěžují (nemění se příliš ani hmotnost, ani objem soustavy nosič - tracer a proto můžeme jejich kinetiku považovat za lineární.

- vztahu k minulosti (bez paměti, s pamětí).

Podle vztahu k vyjádření procesů probíhajících ve vnitřní struktuře modelu (systému) rozlišujeme:

- vnější popis (vstupní/výstupní);
- vnitřní popis (stavový).

Vnější popis je zpravidla nezávislý na vnitřní struktuře reálného objektu, popisuje pouze fenomenologické závislosti, parametry modelu nezávisí na dějích uvnitř systému, pouze reprezentují vnější vlastnosti projevů systému (viz kap.1.3.2). Naopak, vnitřní stavový popis reprezentuje vztahy mezi stavovými veličinami systému, popisuje vnitřní závislosti a charakteristiky dějů. Stavový popis většinou respektuje vnitřní strukturu reálného objektu.

Z hlediska principu a cílů je při modelování dominantně používán popis stavový.

Spojité modely

Vnější (vstupní/výstupní) popis - diferenciální rovnice N -tého řádu, která vyjadřuje vztah mezi hodnotami vstupních $u(t)$ a výstupních $y(t)$ proměnných a jejich derivacemi

$$a_N y^{(N)}(t) + a_{N-1} y^{(N-1)}(t) + \dots + a_1 y'(t) + a_0 y(t) = b_M u^{(M)}(t) + b_{M-1} u^{(M-1)}(t) + \dots + b_1 u'(t) + b_0 u(t), \quad M \leq N; \quad (4.1)$$

Stavový popis - N diferenciálních rovnic 1. řádu (rovnice dynamiky) + K algebraických rovnic (výstupní rovnice), které vyjadřují vztah mezi stavovými $x_i(t)$, vstupními $u_j(t)$ a výstupními $y_k(t)$ proměnnými

$$\begin{aligned} \mathbf{X}' &= \mathbf{A} \cdot \mathbf{X} + \mathbf{B} \cdot \mathbf{U} \\ \mathbf{Y} &= \mathbf{C} \cdot \mathbf{X} + \mathbf{D} \cdot \mathbf{U} \end{aligned} \quad (4.2)$$

Diskrétní modely

Vnější (vstupní/výstupní) popis - diferenční rovnice N-tého řádu, která vyjadřuje vztah mezi hodnotami vstupních $u(nT)$ a výstupních $y(nT)$ proměnných a jejich derivacemi

$$\begin{aligned} a_N y(nT-NT) + a_{N-1} y(nT-NT-T) + \dots + a_1 y(nT-T) + a_0 y(nT) = \\ = b_M u(nT-MT) + b_{M-1} u(nT-MT-T) + \dots + b_1 u(nT-T) + b_0 u(nT), \end{aligned} \quad (4.3)$$

příp. obecně můžeme psát

$$y(nT) = f_d \{y(nT-NT), \dots, y(nT-T), u(nT-MT), \dots, u(nT)\} \quad (4.4)$$

Stavový popis - N diferenčních rovnic 1. řádu (rovnice dynamiky) + K algebraických rovnic (výstupní rovnice), které vyjadřují vztah mezi stavovými $x_i(nT)$, vstupními $u_j(nT)$ a výstupními $y_k(nT)$ proměnnými

$$\begin{aligned} \mathbf{X}(nT+T) &= \mathbf{A} \cdot \mathbf{X}(nT) + \mathbf{B} \cdot \mathbf{U}(nT); \\ \mathbf{Y}(nT) &= \mathbf{C} \cdot \mathbf{X}(nT) + \mathbf{D} \cdot \mathbf{U}(nT), \end{aligned} \quad (4.5)$$

příp. opět obecně

$$\begin{aligned} \mathbf{X}(nT+T) &= \mathbf{f} \{\mathbf{X}(nT), \mathbf{U}(nT)\} \\ \mathbf{Y}(nT) &= \mathbf{g} \{\mathbf{X}(nT), \mathbf{U}(nT)\}. \end{aligned} \quad (4.6)$$

4.2. KOMPARTMENTOVÉ MODELY, KOMPARTMENTOVÁ ANALÝZA

Pro sestavování formálního matematického popisu pomocí soustavy běžných diferenciálních rovnic byly vytvořeny různé postupy, které celý proces více méně zmechanizovaly. Kompartimentová analýza je jedním z takových postupů. Kompartimentové modely předpokládají, že látka, jejíž dynamiku uvnitř systému sledujeme, se v daném systému nachází v diskretních oblastech (zónách), tzv. *kompartimentech*.

4.2.1. ZÁKLADNÍ POJMY

Kompartiment je určitá (koncepční) zóna daného systému, jejíž částice téhož typu jsou podrobeny působení týchž vlivů (procesů). *Zóna* je definována fyziologickou oblastí nebo prostorem, jako je např. krev, kostní dřeň, celé lidské tělo nebo jeho subsystémy jako dýchací nebo oběhový systém. *Částicemi (látkou)* rozumíme elementy téhož typu či chemického složení, např. bílkovina, červené krvinky, prostaglandin, které podléhají témuž řízení, procesům, transformacím či pohybu jako je např. absorpce, vylučování, oxidace, atp. Kompartiment je homogenní, z kinetického hlediska odlišitelný prostor. Často s fyzikálním či fyziologickým pozadím a s definovatelným rozměrem - hmota, prostor, koncentrace, tlak, atd.

Vstup kompartimentu je reprezentován přivedením sledované substance z jeho okolí nebo syntézou těchto částic uvnitř kompartimentu. *Výstup* může být spojen s pohybem částic (látky) mimo prostor kompartimentu nebo jejich transformací do jiné formy.

Multikompartimentový systém se skládá z konečného počtu navzájem propojených dílčích kompartimentů.

4.2.2. MATEMATICKÝ POPIS KOMPARTMENTOVÉHO SYSTÉMU

Uvažujme nádobu (kompartment), již protéká tekutina s průtokem F . Protože přítok a odtok kapaliny do a z nádoby je týž, objem kapaliny v nádobě se nemění. Dále předpokládejme, že v okamžiku t_0 je do nádoby vsříknuto a okamžitě po celém objemu kapaliny v nádobě rozptýleno určité množství nějaké látky, např. barviva. Počáteční koncentrace této látky v nádobě je C_0 . Protože kapalina i s barvivem z nádoby odtéká, koncentrace barviva v nádobě se mění - při změně času z t na $t + \Delta t$ se koncentrace změní z $C(t)$ na $C(t + \Delta t)$.

Za dobu Δt proteče nádobou množství kapaliny, které je rovno $F \cdot \Delta t$. Toto průtočné množství kapaliny odplaví z nádoby

$$\Delta Q = -F \cdot \Delta t \cdot C(t) \quad (4.7)$$

sledované látky. Předpokládejme, že změna její koncentrace v kapalině za dobu Δt je velice malá, nicméně ji můžeme určit podle vztahu

$$\Delta C(t) = \frac{\Delta Q(t)}{V} = \frac{-F \cdot \Delta t \cdot C(t)}{V} \quad (4.8)$$

V tom případě platí, že

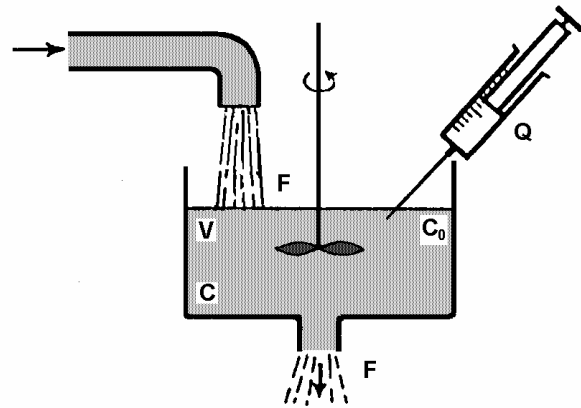
$$\frac{\Delta C(t)}{\Delta t} = -\frac{F}{V} \cdot C(t) \quad (4.9)$$

a pro $\Delta t \rightarrow 0$ je

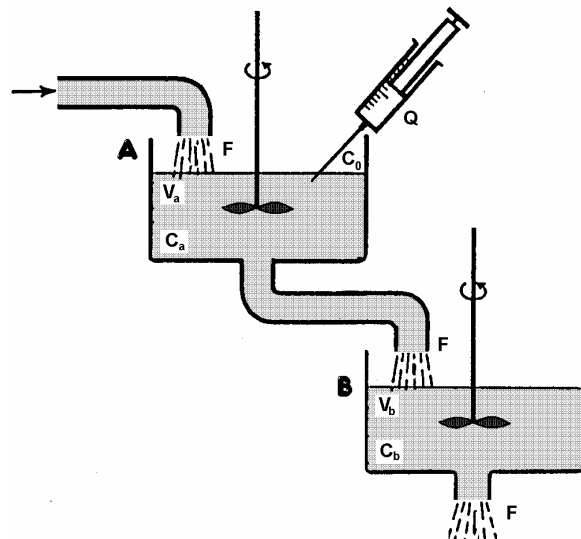
$$C'(t) = \frac{dC(t)}{dt} = -\frac{F}{V} \cdot C(t) = -k \cdot C(t); \quad C(t_0) = C_0, \quad (4.10)$$

kde $k = F/V$ je tzv. rychlostní konstanta. Základní dynamiku koncentrace určité látky ve sledovaném prostoru lze zjednodušeně popsat lineární diferenciální rovnicí 1. řádu.

Chceme-li sledovat dynamiku celkového množství látky, pak můžeme z (4.10) psát



Obr.4.1 Ilustrace pro odvození matematického popisu dynamiky v jednoduchém kompartmentovém systému (podle [13])



Obr.4.2 Ilustrace pro odvození matematického popisu dynamiky v dvoukompartmentovém systému (podle [13])

$$Q'(t) = -k \cdot Q(t), \quad (4.11)$$

protože $C(t) = Q(t)/V$.

Uvažme nyní situaci, kdy kapalina protéká s konstantním průtokem dvěma nádobami (viz obr.4.2), přičemž objem kapaliny v první nádobě se udržuje na hodnotě V_a a v druhé nádobě V_b . Nechť ve výchozím okamžiku je opět do první nádoby vsříknuto a okamžitě rovnoměrně rozptýleno určité množství sledované látky (barviva) a budeme sledovat jak se mění koncentrace barviva C_a a C_b v obou nádobách. Pro první nádobu s použitím vztahu (4.10) platí

$$C_a'(t) = -\frac{F}{V_a} \cdot C_a(t). \quad (4.12)$$

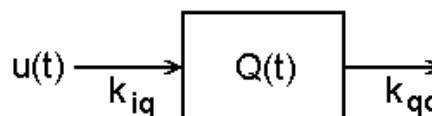
U druhé nádoby musíme zohlednit jak přítok, který je dán velikostí odtoku z první nádoby, tak vlastní odtok. S pomocí vztahů (4.10) a (4.12) tedy můžeme pro dynamiku koncentrace barviva v druhé nádobě psát

$$C_b'(t) = \frac{F}{V_a} \cdot C_a(t) - \frac{F}{V_b} \cdot C_b(t). \quad (4.13)$$

Dynamiku systému se vstupem a výstupem (obr.4.3) tedy můžeme popsat diferenciální rovnicí

$$Q'(t) = k_{iq} \cdot u(t) - k_{qo} \cdot Q(t); \quad Q(t_0) = Q_0, \quad (4.14)$$

kde $Q(t)$ je definiční stavová veličina kompartmentu, jejíž dynamiku sledujeme, $u(t)$ je proměnná popisující průběh vstupní veličiny a k_{iq} a k_{qo} jsou rychlostní parametry (konstanty).



Obecně jednodokompartmentový systém s n vstupy a m výstupy pak popíšeme vztahem

$$Q'(t) = \sum_{i=1}^n k_{iq} u_i(t) - \sum_{j=1}^m k_{qj} Q(t), \quad Q(t_0) = Q_0. \quad (4.15)$$

Obr.4.3 Jednoduchý kompartmentový systém se vstupem a výstupem.

Konečně, v případě K -kompartmentového modelu se stavovými veličinami Q_k je definiční vztah ve tvaru

$$Q_k'(t) = \sum_{i=1}^n k_{iqk} u_i(t) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{jk} Q_j(t) - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{kj} Q_k(t) - \sum_{i=1}^m k_{qki} Q_k(t), \quad k = 1, \dots, K. \quad (4.16)$$

Pokud jsou rychlostní parametry modelu konstantní, je uvedený model lineární. Když ale jsou parametry závislé na čase, resp. dalších veličinách popisujících charakteristiky či dynamiku systému, je model nelineární. Toto rozšíření umožňuje začlenit do modelu změnu struktury reálných systémů, tedy jejich intra- i interindividuální variabilitu.

Rovnovážný stav systému vzhledem k určitému kompartmentu $Q_k'(t)$ (veličině, sledované částici) je takový stav, kdy jsou jeho vstupy a výstupy v rovnováze, tj. když platí

$$Q_k'(t) = 0. \quad (4.17)$$

Z rov.(4.16) tedy pro rovnovážný stav platí

$$\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{kj} Q_k(t) + \sum_{i=1}^m k_{qki} Q_k(t) = \sum_{i=1}^n k_{iqk} u_i(t) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{jk} Q_j(t); \quad k = 1, \dots, K. \quad (4.18)$$

a proto

$$Q_k(t) = \frac{\sum_{i=1}^n k_{iq_k} u_i(t) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{jk} Q_j(t)}{\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{kj} + \sum_{i=1}^m k_{q_k i}} \quad (4.19)$$

V případě autonomního systému bez vstupů a výstupů potom je

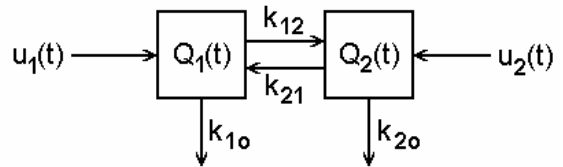
$$Q_k(t) = \frac{\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{jk} Q_j(t)}{\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^K k_{kj}} \quad (4.20)$$

Příklad

Uvažme dvoukompartmentový systém podle obr.4.4. Jemu odpovídající matematický popis zahrnuje soustavu dvou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} Q_1'(t) &= -(k_{10} + k_{12})Q_1(t) + k_{21}Q_2(t) + u_1(t) \\ Q_2'(t) &= k_{12}Q_1(t) - (k_{20} + k_{21})Q_2(t) + u_2(t) \end{aligned} \quad (4.21)$$

Z toho plyne, že pro rovnovážný stav systému, kdy $Q_1'(t) = Q_2'(t) = 0$, platí



Obr.4.4 Příklad dvoukompartmentového systému

$$\begin{bmatrix} -(k_{10} + k_{12}) & k_{21} \\ k_{12} & -(k_{20} + k_{21}) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} Q_1^* \\ Q_2^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -u_1 \\ -u_2 \end{bmatrix} \quad (4.22)$$

a tedy dle Cramerova pravidla

$$Q_1^* = \frac{\begin{vmatrix} -u_1 & k_{21} \\ -u_2 & -(k_{20} + k_{21}) \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} -(k_{10} + k_{12}) & k_{21} \\ k_{12} & -(k_{20} + k_{21}) \end{vmatrix}}; \quad Q_2^* = \frac{\begin{vmatrix} -(k_{10} + k_{12}) & -u_1 \\ k_{12} & -u_2 \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} -(k_{10} + k_{12}) & k_{21} \\ k_{12} & -(k_{20} + k_{21}) \end{vmatrix}} \quad (4.23)$$

□□□

4.2.3. PŘÍKLADY POUŽITÍ KOMPARTMENTOVÉ ANALÝZY A MODELOVÁNÍ

Použití tracerů

V medicínské praxi je někdy obtížné měření vývoje stavu jednotlivých kompartmentů, zejména díky invazivnosti měření. V mnohých těchto případech je ale možné pro usnadnění měření použít tzv. *tracerů*. Tracer je látka, která má tytéž kinetické vlastnosti jako sledované částice, sloučenina či látka, nepoškozuje organismus a podléhá týmž fyziologickým procesům jako vyšetřovaná látka, mnohdy je na ni přímo vázán. Tracery bývají aplikovány (injekcí, perorálně) v malém množství do krve, plasmy, tkáně či střevního traktu a rychle se rozptýlí do sledovaného prostoru. Tracery podléhají svému vývoji, zpravidla na fyzikální bázi, avšak tato transformace musí být významně pomalejší než biologické děje, jimiž je dynamika sledované látky a traceru ovládána.

Příkladem traceru může být radioaktivní izotop - jódu v případě zkoumání dynamiky jódu v organismu. Vývoj ale směřuje k použití spíše neradioaktivních stabilních izotopů.

Vylučování léku z organismu

Předpokládejme, že lék je podán intravenózně a krví rychle rozptýlen po organismu tak, že můžeme použít téže výchozí představy jako v případě základního odvození vztahů pro jednodukompartmentový systém (kap.4.2.2, obr.4.1). Potom si můžeme zhruba představit organismus jako jeden

kompartment, ze kterého je léčivo vylučováno. V tom případě lze situaci ztotožnit se vzorovou situací podle obr.4.1 a vylučování léku reprezentovat diferenciální rovnicí 1. řádu

$$C'(t) = -k_{Co} \cdot C(t), \quad (4.24)$$

kde $C(t)$ je koncentrace sledovaného léku v organismu a k_{Co} je rychlostní parametr vylučování léku.

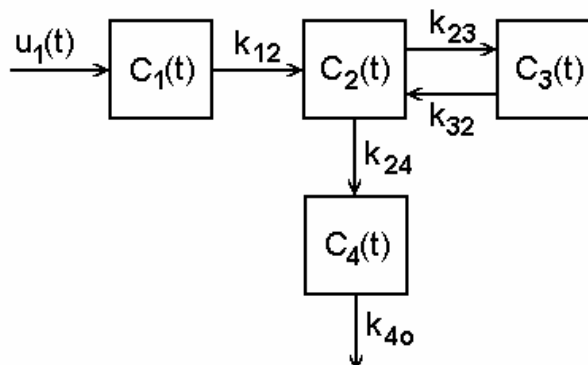
V případě, že je rychlostní parametr modelu konstantní, je diferenciální rovnice lineární a její řešení je ve tvaru

$$C(t) = C_0 \cdot \exp(-k_{Co} \cdot t), \quad (4.25)$$

kde C_0 je počáteční výchozí koncentrace léku bezprostředně po jeho podání. Z experimentálních dat lze určit hodnotu k_{Co} a tu srovnávat s prahovými normálními hodnotami a tak ji použít k diagnostickým účelům.

Systém příjmu potravy

Předpokládejme, že chceme sledovat dynamiku koncentrace nějaké látky, která je součástí potravy (bílkoviny, cukry, tuky, stopové prvky, ...) v určitých místech organismu, konkrétně zažívacím traktu, krvi, tkáních a vylučovacím systémem. Toto zadání může splňovat schéma podle obr.4.5, kde kompartment C_1 představuje koncentraci sledované látky v žaludku a střevním traktu, C_2 vyjadřuje koncentraci v krvi, C_3 v tkáních a konečně C_4 ve vylučovacím systému, resp. v moči. Funkce $u_1(t)$ popisuje časový průběh příjmu stravy z vnějšího prostředí.



Obr.4.5. Kompartmentový model systému příjmu stravy

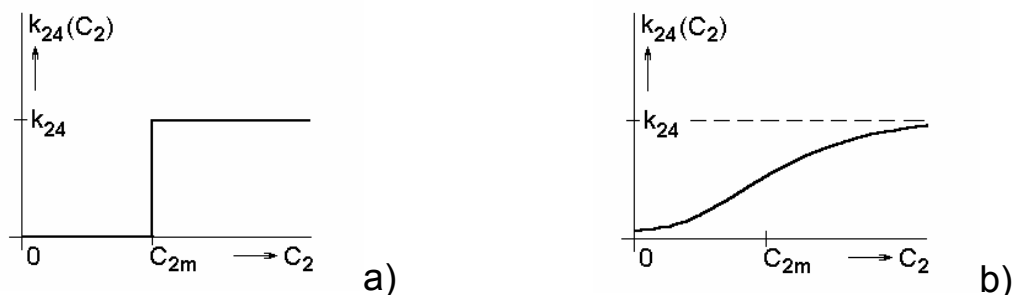
Odpovídající matematický popis obsahuje čtyři diferenciální stavové rovnice (systém 4. řádu)

$$\begin{aligned} C_1'(t) &= u_1(t) - k_{12}C_1(t); & C_1(t_0) &= C_{10}; \\ C_2'(t) &= k_{12}C_1(t) - (k_{23} + k_{24})C_2(t) + k_{32}C_3(t); & C_2(t_0) &= C_{20}; \\ C_3'(t) &= k_{23}C_2(t) - k_{32}C_3(t); & C_3(t_0) &= C_{30}; \\ C_4'(t) &= k_{24}C_2(t) - k_{40}C_4(t); & C_4(t_0) &= C_{40}, \end{aligned} \quad (4.26)$$

kde k_{12} až k_{40} jsou rychlostní konstanty charakterizující rychlost přenosu látky z jednoho kompartmentu do druhého. Jak jsme již ale uvedli dříve, biologické systémy jsou významně nelineární, a proto nelze očekávat, že lineární popis s konstantními parametry přesně vyjádří skutečné procesy probíhající v lidském organismu. Zavedení nelinearity však tomu může napomoci.

Uvedme příklad zavedení takovéto nelinearity. Předpokládejme, že transport látky do moči nastane až v okamžiku, kdy koncentrace C_2 sledované látky v krvi bude větší než nějaká prahová hodnota. Pak lze parametr k_{24} vyjádřit jako funkci koncentrace C_2 pomocí vztahů

$$k_{24}(C_2) = \begin{cases} 0, & \text{pro } C_2 \leq C_{2m} \\ k_{24}, & \text{pro } C_2 > C_{2m} \end{cases} \quad (4.27)$$



Obr.4.6 Vyjádření závislosti rychlosti transportu z kompartmentu krve do moči pomocí (a) skokové funkce; (b) pomocí sigmoidní funkce.

Grafické vyjádření takové funkce je na obr.4.6a. Tato závislost je nespojitá, skoková, v reálném biologickém systému nepochybně nerealizovatelná. Spojitým vyjádřením této závislosti může být např. sigmoidální funkce (obr.4.6b), definovaná vztahem

$$k_{24}(C_2) = \frac{k_{24}}{1 + \exp(C_{2m} - C_2)}. \quad (4.28)$$

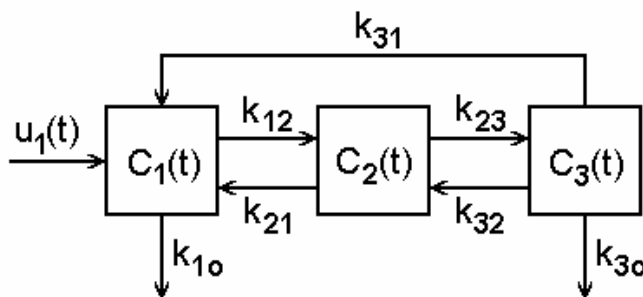
Zahrneme-li libovolnou z obou uvedených funkčních závislostí do modelu, základní soustava rovnic (4.26) se nemění, pouze parametr k_{24} se stává závislým na koncentraci C_2 podle vztahu (4.27) nebo (4.28). Lze tedy snadno měnit strukturu modelu, aniž dochází k závažným zásahům do jeho matematického popisu.

Distribuce jódu v organismu savců

Jód se v organismu savců vyskytuje ve třech základních formách:

- anorganický jód;
- jód ve štítné žláze;
- organický jód v thyroïdních hormonech a prohormonech (tyroxin T_4 a trijódtyronin T_3).

Vazby mezi jednotlivými formami (kompartmenty) jódu jsou zřejmé z obr. 4.7. Anorganické jodidy přijímá organismus z vnějšího prostředí ve stravě a částečně se na tuto formu transformuje i jód ze zbylých dvou kompartmentů. Část anorganického jódu opouští organismus, podobně jako ta část organických hormonů, které se nevrací do štítné žlázy, případně se netransformuje na anorganické jodidy. Matematický popis modelu lze vytvořit podle jeho blokového schématu ve tvaru

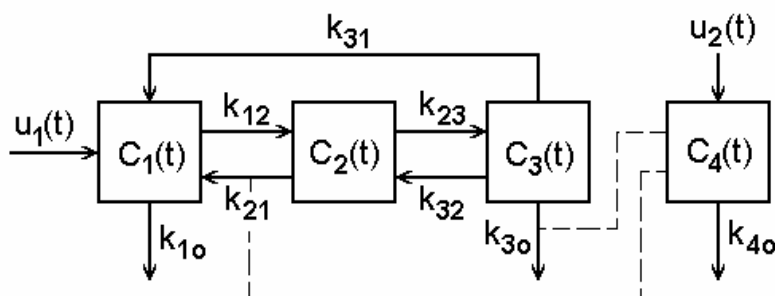


Obr.4.7 Struktura modelu distribuce jódu v organismu savců

Část anorganického jódu opouští organismus, podobně jako ta část organických hormonů, které se nevrací do štítné žlázy, případně se netransformuje na anorganické jodidy. Matematický popis modelu lze vytvořit podle jeho blokového schématu ve tvaru

$$\begin{aligned} C_1'(t) &= u_1(t) - (k_{12} + k_{10})C_1(t) + k_{21}C_2(t) + k_{31}C_3(t); & C_1(t_0) &= C_{10}; \\ C_2'(t) &= k_{12}C_1(t) - (k_{21} + k_{23})C_2(t) + k_{32}C_3(t); & C_2(t_0) &= C_{20}; \\ C_3'(t) &= k_{23}C_2(t) - (k_{31} + k_{32} + k_{30})C_3(t); & C_3(t_0) &= C_{30}; \end{aligned} \quad (4.29)$$

Je-li v krvi látka - inhibitor, který snižuje rychlost transformace některých forem existence jódu v



Obr.4.8 Blokové schéma modelu distribuce jódu v organismu savců s inhibitorem

organismu, např. jódu štítné žlázy na anorganické jodidy, případně výstup thyroïdních hormonů z organismu, pak lze snadno modifikovat základní blokové schéma vložení čtvrtého kompartimentu, reprezentujícího inhibitor (obr.4.8) a tomu odpovídajícím způsobem modifikovat soustavu diferenciálních rovnic kompartmentového systému

$$\begin{aligned} C_1'(t) &= u_1(t) - (k_{12} + k_{10})C_1(t) + k_{21}(C_4) \cdot C_2(t) + k_{31}C_3(t); & C_1(t_0) &= C_{10}; \\ C_2'(t) &= k_{12}C_1(t) - [k_{21}(C_4) + k_{23}] \cdot C_2(t) + k_{32}C_3(t); & C_2(t_0) &= C_{20}; \\ C_3'(t) &= k_{23}C_2(t) - [k_{31} + k_{32} + k_{30}(C_4)] \cdot C_3(t); & C_3(t_0) &= C_{30}; \\ C_4'(t) &= u_2(t) - k_{40}C_4; & C_4(t_0) &= C_{40}. \end{aligned} \quad (4.30)$$

5. MODELY JEDNODRUHOVÝCH POPULACÍ

5.1. ZAČÍNÁME

Populační biologie se zabývá dynamikou stavu různých živých populací, která je závislá na vztazích mezi biologickými druhy a jejich životním prostředím. Typickými příklady modelů tohoto typu jsou modely popisující vztahy v jednodruhových, dvoudruhových či vícedruhových populacích. Takto vytvořené modely mohou být navíc použity i pro řešení problémů v příbuzných oblastech jako je např. sociologie (vztah zaměstnavatele a zaměstnaneckých skupin), fyziologie, atp.

5.2. SPOJITÉ DETERMINISTICKÉ MODELY JEDNODRUHOVÝCH POPULACÍ

Základní přístup k modelování dynamiky jednodruhových populací je založen na deterministickém způsobu chování populace, přičemž stav populace je charakterizován její velikostí. Velikost je možné vyjádřit počtem jedinců daného druhu, žijících v daném prostoru, příp. hustotou osídlení, definovanou počtem jedinců dané populace vztažených k jednotce obývaného prostoru. Otázky, které mohou jednopopulační modely pomoci řešit jsou např.:

- jak dlouho potrvá, než populace dosáhne určité velikosti?
- jak velká bude populace po určitém časovém intervalu, příp. po daném počtu generací?
- jak dlouho může populace přežít v nevhodných životních podmínkách?

Nechť $x(t)$ označuje hodnotu populační hustoty v čase t . Potom stav populace v čase $t+\Delta t$ je závislý na hodnotě $x(t)$ v čase t modifikovaný procesy, které se v dané populaci odehrávají. Tyto procesy vyjadřují autonomní přírůstek, daný počtem (hustotou) jedinců, kteří se v časovém intervalu Δt v populaci narodili, autonomní úbytek, tj. počet (hustota) jedinců, kteří v daném intervalu Δt zemřeli a konečně počtem (hustotou) jedinců, kteří do populace přišli (imigrovali) z jiného prostředí, příp. odešli (emigrovali) jinam. To znamená, že základní vztah charakterizující dynamiku dané populace můžeme psát ve tvaru

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \Delta x_b - \Delta x_d + \Delta x_m, \quad (5.1)$$

kde Δx_b znamená přírůstek za dobu Δt způsobený porodností, Δx_d úbytek způsobený úmrtností a Δx_m představuje změnu vyvolanou migrací. Protože Δx_m představuje jak nárůst, tak úbytek jedinců v populaci, zahrnuje se tento člen v jednodušších variantách modelu ke výrazům vyjadřujícím porodnost a úmrtnost. V takovém případě platí

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \Delta x_b - \Delta x_d. \quad (5.2)$$

Je-li Δx_b počet jedinců, kteří se narodili za dobu Δt , pak platí

$$\Delta x_b = B(x, t) \cdot \Delta t, \quad (5.3)$$

kde $B(x, t)$ je *porodnost*, tj. počet jedinců, kteří se narodí za časovou jednotku. Podobně

$$\Delta x_d = D(x, t) \cdot \Delta t, \quad (5.4)$$

kde $D(x, t)$ je *úmrtnost*, tj. počet jedinců, kteří za časovou jednotku zemřou. Vztáhneme-li oba výše definované parametry ke stavu populace, získáváme relativní parametry, tj. *relativní porodnost*

$$b(x, t) = B(x, t) / x(t) \quad (5.5)$$

a *relativní úmrtnost*

$$d(x, t) = D(x, t) / x(t). \quad (5.6)$$

Za výše uvedených předpokladů můžeme vztah (5.1) přepsat do tvaru

$$x(t+\Delta t) = x(t) + (b(x, t) - d(x, t)) \cdot x(t) \cdot \Delta t, \quad (5.7)$$

případně po dalších drobných úpravách dostáváme

$$\frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = \gamma(x, t) \cdot x(t), \quad (5.8)$$

kde $\gamma(x, t) = b(x, t) - d(x, t)$ je obecná funkce vyjadřující základní dynamické charakteristiky daného populačního modelu.

V limitním případě, kdy $\Delta t \rightarrow 0$, můžeme psát

$$x'(t) = \gamma(x, t) \cdot x(t), \quad (5.9)$$

což je obecné deterministické vyjádření dynamiky stavu populace $x(t)$ za předpokladu, že tento stav můžeme popsat spojitou funkcí. To lze, z biologického hlediska, když:

1. populace $x(t)$ je natolik velká, že není třeba počítat s jednotlivci (*kvantovací podmínka*);
2. generace v populaci $x(t)$ se překrývají, resp. všechny jedinci v populaci jsou identičtí (neexistuje věkové rozlišení), tj. populace je homogenní z hlediska jedinců v produkčním věku (*vzorkovací podmínka*) - zatímco populace bakterií, příp. vyšších živočichů (obratlovců) tuto podmínku zpravidla splňují, u populací hmyzu nebo např. jednoletých rostlin nastávají problémy.

Není-li kterákoliv z těchto podmínek splněna, nelze použít spojitý modely, ale některé z modelů diskrétních.

Chování základního spojitého modelu jednodruhé populace definovaného vztahem (5.9) určuje tvar funkce $\gamma(x, t)$.

5.2.1. MALTHUSŮV¹ MODEL

Malthusův model je nejjednodušší variantou spojitého modelu jednodruhé populace, který vychází z předpokladů, že funkce $\gamma(x, t)$ je konstantní, tedy platí

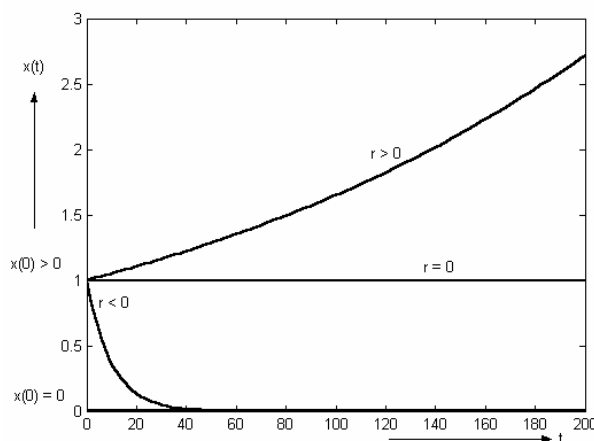
$$\gamma(x, t) = b(x, t) - d(x, t) = r. \quad (5.10)$$

Jinými slovy předpokládáme, že rozdíl úbytku a přírůstku v populaci je v čase stálý. Z hlediska prostředí, v němž populace žije to znamená, že vliv tohoto prostředí se v čase nemění. V tom případě můžeme definiční rovnici psát ve tvaru

$$x'(t) = r \cdot x(t). \quad (5.11)$$

Tato lineární diferenciální rovnice 1. řádu (Malthusova rovnice) znamená, že rychlost rozmnožování je v populaci $x(t)$ přímo úměrná hustotě populace, přičemž r je konstantou úměrnosti, reprezentující relativní rychlost dynamiky (rozmnožování) populace. Rozměr konstanty r je $[s^{-1}]$.

Malthusova rovnice má řešení ve tvaru



Obr. 5.1 Charakteristické průběhy řešení Malthusovy rovnice

¹ Thomas Robert Malthus (1766 - 1834), anglikánský kněz a ekonom, který si poprvé uvědomil (*Essay on the Principle of Population*), že populace jakéhokoliv druhu mohou růst geometrickou řadou. Nebezpečí spočívá v nedostatku zdrojů pro takto se rychle rozvíjející se populace. Korektivem proti přelidnění (přemnožení) by byly války, bída, lidské neřesti.

$$x(t) = x(0) \cdot \exp(rt), \quad (5.12)$$

kde $x(0)$ je hodnota počáteční podmínky. V případě nenulové počáteční podmínky, tj. $x(0) > 0$, populace exponenciálně roste (prosperuje), když $r > 0$, exponenciálně klesá (vymírá) pro $r < 0$, případně zůstává konstantní pro $r = 0$ (viz obr.5.1).

Důležitou informaci o vlastnostech a chování modelu mohou poskytnout údaje o rovnovážných (stacionárních) stavech, případně jejich stabilitě či nestabilitě.

Stav systému označujeme za *rovnovážný*, pokud

$$x'(t) = 0 \text{ pro } t \geq 0. \quad (5.13)$$

Rovnovážený stav x^* systému je považován za *stabilní*, pokud se systém po vychýlení z tohoto stavu pomocí nějaké malé poruchy dostane do jiného stavu (stavů) takového (takových), že se jeho (jejich) vzdálenost od původního stavu nezvětšuje. Když se systém po vychýlení z rovnovážného stavu vrátí zpět do tohoto stavu, hovoříme o *asymptotické stabilitě*. Pokud systém po vychýlení tento stav opouští, je rovnováha *nestabilní (labilní)*.

Stabilitu reálného systému ovlivňují dvě složky:

1. *odolnost (setrvačnost)* - schopnost systému zachovávat při rušivém působení původní stav - čím menší je výchylka způsobená poruchou, tím větší je odolnost systému;
2. *pružnost* - schopnost systému vracet se po ukončení poruchy zpět do původního rovnovážného stavu.

Věta 5.1.

Je-li funkce systému popsána diferenciální rovnicí

$$x'(t) = f(x), \quad (5.14)$$

kde $f(x)$ je obecně nelineární funkcí x , pak jeho rovnovážné stavy x^* jsou určeny řešením rovnice $f(x) = 0$ a říkáme, že jsou lineárně stabilní vůči malým poruchám, když $f'(x^*) < 0$ a nestabilní, pokud $f'(x^*) > 0$.

Důkaz:

Předpokládejme, že systém je vychýlen malou poruchou $n(t)$ z rovnovážného stavu x^* do nového stavu $x_n(t)$, přičemž platí, že $|n(t)| = |x_n(t) - x^*| \ll 1$. V tom případě lze rov. (5.14) přepsat do tvaru

$$n'(t) = f(x^* + n) \approx f(x^*) + n \cdot f'(x^*) + \dots \quad (5.15)$$

Po linearizaci je

$$n'(t) \approx n \cdot f'(x^*) \quad (5.16)$$

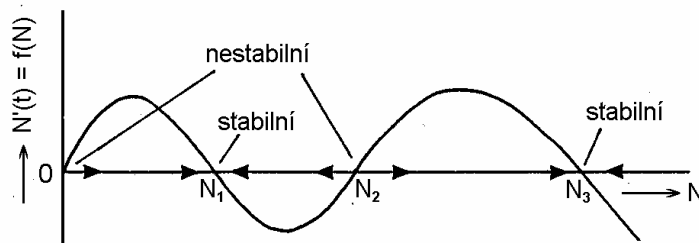
a z toho plyne

$$n(t) \approx \exp[f'(x^*)t]. \quad (5.17)$$

Tedy $n(t)$ roste či klesá (systém je nestabilní či stabilní) podle toho, zda $f'(x^*) > 0$ nebo $f'(x^*) < 0$.

□□□

Obecně může existovat libovolné množství rovnovážných stavů x^* analyzovaného systému, které jsou řešením rovnice $f(x) = 0$ (viz např. obr.5.2). V tom případě stabilitu těchto bodů x^* určuje gradient funkce $f'(x^*)$. Podle obr.5.2 jsou gradienty $f'(x)$ v rovnovážných bodech $x^* = 0$ a $x^* = x_2$ kladné a z toho vyplývá, že rovnovážné body jsou nestabilní vůči malým poruchám, naopak gradienty $f'(x)$ pro $x^* = x_1$ a $x^* = x_3$ jsou menší než nula a tedy tyto stavy jsou stabilní. Šípky na x -ové ose vyznačují symbolicky chování v okolí rovnovážných bodů. Pokud je porucha v bodě x_1 taková, že se systém dostane až do stavu $x > x_2$, potom systém přechází až do stavu x_3 , nikoliv stavu x_1 .



Obr.5.2. Model populační dynamiky s několika rovnovážnými stavy

Z toho plyne, že existují prahové hodnoty poruch, pro které, jsou-li poruchy menší, jsou rovnovážné stavy vždy stabilní. Tyto prahové hodnoty závisí zcela na tvaru funkce $f(x)$.

V případě Malthusovy rovnice pro rovnovážné stavy platí

$$r \cdot x(t) = 0. \quad (5.18)$$

To může nastat pouze když $r = 0$ (přírůstek v populaci je přesně roven úbytku) bez ohledu na hodnotu $x(0)$, resp. když $x(0) = 0$. Když $r > 0$, pak je rovnovážný stav $x^* = 0$ nestabilní, pro $r < 0$, je rovnovážný stav $x^* = 0$ stabilní.

Malthusův model (přesto, že je významným zjednodušením procesů probíhajících v jakékoliv populaci) může být použit např. k hrubému popisu vývoje lidské populace jak vyplývá z údajů v tab.5.1, kde jsou uvedeny hodnoty popisující vývoj velikosti lidské populace v období od poloviny 17. stol. do začátku 21. století.

Rok	polovina 17.stol.	začátek 19.stol.	1923	1960	1974	1987	1999	2010	2022
Počet lidí [miliardy]	0,5	1	2	3	4	5	6	7	8

Tab.5.1 Vývoj velikosti lidské populace v období od pol. 17. stol. do začátku 21. století

Přes svou jednoduchost nachází Malthusův populační model uplatnění při modelování populací v mikrobiologii, konzervační biologii (obnova decimovaných populací), chov hmyzu (např. predikce výtěžnosti včelího chovu), ochrana rostlin a hmyzu (růst zavlečených populací), rybářství (predikce stavu rybí populace).

5.2.2. LOGISTICKÝ MODEL

Vývoj reálných populací není stále ryze exponenciální. Dříve nebo později se uplatní omezující faktory prostředí, ve kterém populace existuje, a růst velikosti populace se zpomaluje až se zcela zastaví či dokonce populace začne vymírat.

Limitující vlastnosti prostředí mohou být vyjádřeny pomocí tzv. *kapacity prostředí*, která udává maximální hustotu populace, která se může v daném prostředí dlouhodobě udržet.

Z hlediska vazby na tvar obecné rovnice (5.9) popisující dynamiku vývoje jednodruhové populace to znamená, že funkce $\gamma(x,t)$ nemůže být konstantní, ale musí být závislá na stavu vývoje populace. Cesta, jak zohlednit jak okamžitý stav populace $x(t)$, tak vliv prostředí vyjádřený kapacitou prostředí K , je definovat funkci dynamiky $\gamma(x,t)$ vztahem

$$\gamma(x,t) = K - x(t). \quad (5.19)$$

V tom případě se definiční diferenciální rovnice transformuje do tvaru

$$x'(t) = (K - x(t)) \cdot x(t) = K \cdot x(t) - x^2(t). \quad (5.20)$$

Systémová diferenciální rovnice je i nadále rovnicí 1. řádu (stále sledujeme jednu stavovou proměnou popisující velikost či hustotu populace), nicméně přestává být lineární - funkce na pravé straně rovnice je vyjádřena polynomem druhého stupně.

Ve tvaru jakém je rovnice (5.20) zapsána však vyvolává pochybnosti o rozměrové správnosti. Rozměr levé strany odpovídá veličině popisující vlastnost populačního systému (počet jedinců, hustota populace) vztažené k časové jednotce, zatímco rozměr pravé strany odpovídá druhé mocnině definiční vlastnosti populace. Tutéž nesrovnalost v interpretaci lze vysledovat i při výpočtu pro malé hodnoty proměnné $x(t)$. V tom případě je $x^2(t) \ll K \cdot x(t)$ a rychlost změn je téměř lineárně úměrná stavu populace ($x'(t) \approx K \cdot x(t)$). V tom případě je ale význam parametru K zcela jiný než je třeba. Tuto disproporci lze řešit zavedením dalšího, normalizačního parametru C a dalšími drobnými úpravami tak, že rovnicí (5.20) přepíšeme do tvaru

$$x'(t) = C \cdot (K - x(t)) \cdot x(t) = C \cdot K \cdot (1 - x(t)/K) \cdot x(t), \quad (5.21)$$

kde součin $C \cdot K$ představuje relativní rychlost dynamiky populace $x(t)$. Konečně, přehlednější zápis uvádí oba parametry modelu samostatně ve tvaru

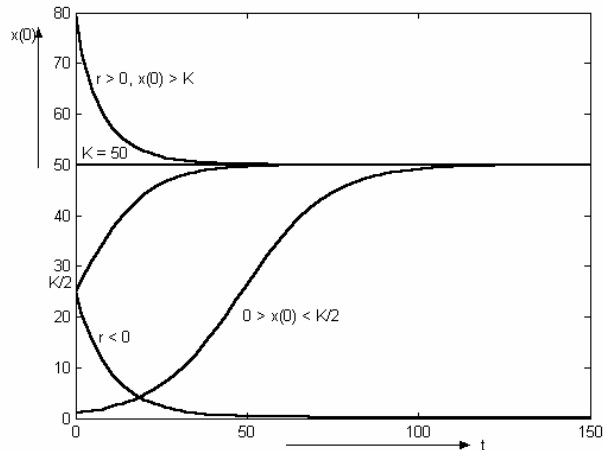
$$x'(t) = \rho \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right) \cdot x(t), \quad (5.22)$$

kde $\rho = C.K$. Tuto rovnici nazýváme *logistická*, příp. *Pearlova - Verhulstova rovnice*. Koeficient ρ je *maximální relativní rychlost dynamiky populace* a $K > 0$ je kapacita životního prostředí sledované populace.

Analytické řešení rovnice (5.22) má tvar

$$x(t) = \frac{K \cdot x(0) \cdot \exp(\rho t)}{K + x(0) \cdot (\exp(\rho t) - 1)}. \quad (5.23)$$

a jeho průběhy jsou patrné na obr.5.3. Pokud je $x(0) > K$, průběh $x(t)$ monotónně klesá k hodnotě K , zatímco pro $x(0) < K$, potom $x(t)$ monotónně konverguje k hodnotě kapacity prostředí K . V tomto případě je ještě rozdíl mezi průběhy pro $x > K/2$ a $x < K/2$. V prvním případě má funkce $x(t)$ čistě exponenciální charakter, v druhém případě má $x(t)$ sigmoidální průběh - čím je hodnota $x(0)$ menší, tím viditelnější je tento průběh.



Rovnovážné stavy logistické rovnice stanovíme z rovnice

$$\rho \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right) \cdot x(t) = 0. \quad (5.24)$$

Pro $\rho = 0$ je řešením logistické rovnice jakákoliv konstantní funkce, proto se zaměříme spíše na situaci, kdy $\rho \neq 0$. V tomto případě jsou rovnovážné stavy

Obr.5.3 Charakteristické průběhy řešení logistické rovnice

$$x^*_1(t) = 0 \quad \text{a} \quad x^*_2(t) = K. \quad (5.25)$$

Jejich stabilitu určíme podle Věty 5.1.

$$f'(x) = \left[\rho x \left(1 - \frac{x}{K} \right) \right]' = \left[\rho x - \frac{\rho x^2}{K} \right]' = \rho - \frac{2\rho x}{K} \quad (5.26)$$

Potom

$$\begin{aligned} f'(0) = \rho \text{ a pro } \rho > 0 \text{ je } f'(0) > 0 &\Rightarrow x^* = 0 \text{ je nestabilní;} \\ \rho < 0 \text{ je } f'(0) < 0 &\Rightarrow x^* = 0 \text{ je stabilní.} \end{aligned}$$

Pro $x^*(t) = K$ je

$$\begin{aligned} f'(K) = -\rho \text{ a pro } \rho > 0 \text{ je } f'(K) < 0 &\Rightarrow x^* = K \text{ je stabilní;} \\ \rho < 0 \text{ je } f'(K) > 0 &\Rightarrow x^* = K \text{ je nestabilní.} \end{aligned}$$

Pro $\rho \neq 0$ můžeme analyzovat dvě různé varianty - $\rho < 0$ a $\rho > 0$.

Když $\rho < 0$, znamená to, že dle výše uvedeného významu parametru ρ je populace vymírající - její stav se snižuje. V případě, že $x(0) \in (0; K)$, pak $x'(t) < 0$ a $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$. Rovnovážný stav $x_1^* = 0$ je i dle této úvahy stabilní. Pro $x(0) > K$ však $x'(t) > 0$, tj. hodnota proměnné $x(t)$ roste a $x_2^* = K$ je nestabilní. To naznačuje, že chování modelu pro $\rho < 0$ a $x(0) > K$ neodpovídá očekávanému a můžeme konstatovat, že za těchto podmínek není model platný.

Když naopak $\rho > 0$, představuje model prosperující (žijící) populaci. Pro každé $x(0) \neq 0$ je $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$. To vyplývá jednak z výše určené stability či nestability obou rovnovážných stavů a z hodnoty derivace funkce $x(t)$ jak pro $x(0) \in (0; K)$, tak pro $x(0) > K$. Paradoxem však je, že průběh $x(t)$ je

pro $x(0) > K$ klesající, navzdory předpokladu, že $\rho > 0$. Obecně chování modelu v tomto případě odpovídá předpokladům, v návaznosti na podmínku $\rho > 0$ však toto chování nedokážeme biologicky interpretovat.

Je-li vhodné zavést do modelového popisu populace i proměnný vliv prostředí, v němž populace žije, lze tuto skutečnost vyjádřit časovou závislostí parametrů modelu. V případě logistické rovnice to jsou parametry ρ a K a rovnice nabývá tvaru

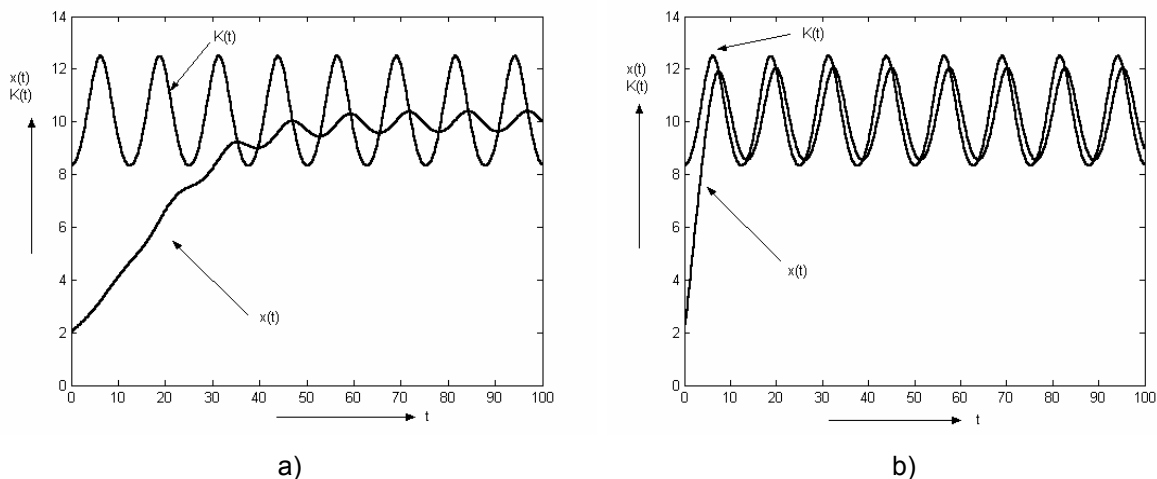
$$x'(t) = \rho(t) \cdot \left(1 - \frac{x(t)}{K(t)}\right) \cdot x(t). \quad (5.27)$$

Pro každou počáteční podmínku $x(0) \geq 0$ má rov. (5.27) jedno řešení ve tvaru

$$x(t) = \frac{x(0) \cdot \exp \int_0^t \rho(s) ds}{1 + x(0) \cdot \int_0^t \frac{\rho(s)}{K(s)} \cdot \exp \int_0^t \rho(u) du ds}. \quad (5.28)$$

U takovýchto modelů je vhodné zjistit, zda řešení modelu asymptoticky konverguje k nějakému ustálenému stavu pro kladnou hodnotu počáteční podmínky $x(0)$. Dá se očekávat, že $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t)$ bude záviset na průběhu funkcí $\rho(t)$ a $K(t)$. Častým případem proměnných parametrů logistického modelu je situace, kdy je průběh parametrických funkcí $\rho(t)$ a $K(t)$ periodický. V tom případě nemusí limita $x(t)$ pro $t \rightarrow \infty$ vůbec existovat, je však možné očekávat, že se průběh $x(t)$ ustálí na nějaké periodické limitní funkci.

Bez bližšího rozboru uveďme příklad, kdy je $\rho(t)$ konstantní a kapacita prostředí se mění periodicky, např. podle funkce $K(t) = 1/(1 + \varepsilon \cdot \cos \omega t)$, pro $\varepsilon \in (0; 1)$. Za těchto podmínek bude ustálené řešení rovněž periodické s toutéž periodou jakou má funkce $K(t)$ - viz obr.5.4. Z obrázku vyplývá, že se modelové chování lépe přizpůsobuje změnám kapacity prostředí pro větší hodnoty parametru ρ , tj. pro rychlejší růst populace.



Obr.5.4 Odezvy modelu s časově proměnnou kapacitou prostředí - a) $\rho = 0,1$; b) $\rho = 0,9$.

Další variantou logistické rovnice může být model, ve kterém vliv prostředí představuje odchyt či (vý)lov. Definiční rovnice takového modelu má tvar

$$x'(t) = \rho \cdot \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) \cdot x(t) - c. \quad (5.29)$$

Rovnovážné stavy tohoto modelu jsou dány řešením kvadratické rovnice

$$\frac{\rho}{K} x^2 - \rho x + c = 0, \quad (5.30)$$

což jest

$$x_{1,2}^* = \frac{\rho \pm \sqrt{\rho^2 - 4\rho c / K}}{2\rho / K} = \frac{\sqrt{K}}{2\rho} \left(\rho \cdot \sqrt{K} \pm \sqrt{K\rho^2 - 4\rho c} \right). \quad (5.31)$$

Podle počtu reálných kořenů nastávají následující varianty:

- dva různé reálné kořeny, což nastává právě tehdy, když $c < K \cdot \rho / 4$ - v tom případě jsou oba kořeny kladné;
- jeden dvojnásobný kladný reálný kořen pro $c = K \cdot \rho / 4$, tj. $x_{1,2}^* = K/2$;
- žádný reálný kořen pro $c > K \cdot \rho / 4$.

Pokusme se stanovit stabilitu rovnovážných stavů pro jednotlivé varianty z Věty 5.1.

Derivace pravé strany rovnice (5.29) podle x je

$$f'(x) = \rho - \frac{2\rho}{K} x. \quad (5.32)$$

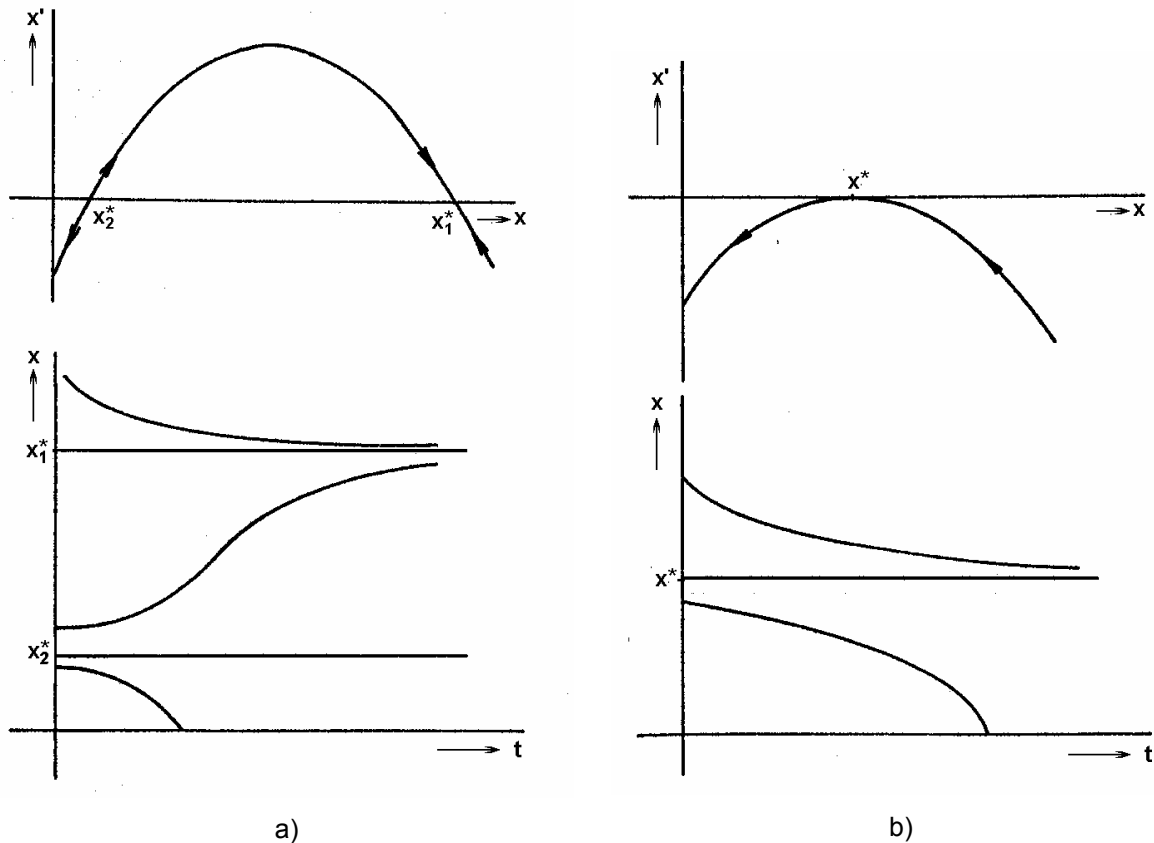
Dosadíme-li za kořen x_1^* pro variantu a) dostáváme

$$f'(x_1^*) = \rho - \frac{2\rho}{K} \cdot \frac{\sqrt{K}}{2\rho} \left(\rho\sqrt{K} + \sqrt{K\rho^2 - 4\rho c} \right) = \dots = -\frac{1}{\sqrt{K}} \cdot \sqrt{K\rho^2 - 4\rho c} < 0 \quad (5.33)$$

a pro kořen x_2^* je

$$f'(x_2^*) = \rho - \frac{2\rho}{K} \cdot \frac{\sqrt{K}}{2\rho} \left(\rho\sqrt{K} - \sqrt{K\rho^2 - 4\rho c} \right) = \dots = \frac{1}{\sqrt{K}} \cdot \sqrt{K\rho^2 - 4\rho c} > 0 \quad (5.34)$$

Kořen x_1^* je tedy asymptoticky stabilní a kořen x_2^* nestabilní. Tedy, aby populace následkem lovu nezačala vymírat, je třeba aby úbytek způsobený lovem byl menší než $K\rho/4$ a aby počáteční úro-



Obr.5.5 Analýza logistického modelu jednodruhové populace s odchytom

veň populace byla větší než x_2^* (viz obr.5.5a).

Pro variantu b), tj. když existuje pouze jeden dvojnásobný rovnovážný stav, platí

$$f'(x_{1,2}^*) = \rho - \frac{2\rho}{K} \cdot \frac{K}{2} = 0, \quad (5.35)$$

což znamená, že modelovaný systém nemá asymptoticky stabilní, ani nestabilní řešení. Funkce na pravé straně rov. (5.29) je menší než nula pro jakoukoliv hodnoty $x(t) \neq x_{1,2}^* = K/2$, tj. funkce klesá pro jakoukoliv hodnotu počáteční podmínky $x(0)$ (viz obr.5.5b). Pokud je $x(0) > K/2$, potom se řešení asymptoticky blíží hodnotě $x_{1,2}^* = K/2$, pokud je $x(0) < K/2$, řešení klesá k nule.

Konečně, pro poslední variantu, tj. pro $c > K \cdot \rho/4$, populace vymře v konečném čase, bez ohledu na hodnotu počáteční podmínky.

Je-li úroveň odchyty lineárně závislá na stavu populace, tj. loví se stále stejné procento p z celkového stavu populace a vycházíme-li z logistické rovnice, pak můžeme definovat model podle následujícího vztahu

$$x' = \rho \cdot (1 - x/K) \cdot x - px = (\rho - p)x - \rho x^2/K. \quad (5.36)$$

Bez složité analýzy lze z rovnice (5.36) vyvodit, že populace nevymře, pokud $\rho > p$.

Výše uvedené modely měly buď nestabilní nulový rovnovážný bod (populace při vhodném nastavení parametrů modelu rostla od sebemenší kladné hodnoty $x(0)$ - rov.(5.11), (5.22) nebo (5.27)) nebo vymírala pro jakoukoliv počáteční hodnotu $x(0) \in (0, K/2)$ (rov.5.29, varianta b)) nebo dokonce pro jakoukoliv počáteční hodnotu (rov.5.29, varianta c)). V reálných populacích však zpravidla existuje prahová hodnota x_p , která udává nejmenší možný stav populace, jenž je schopna sebereprodukce. Je-li stav populace nižší než tato prahová hodnota, populace vymírá. To může být způsobeno neschopností jedinců v populaci nalézt partnera pro rozmnožování nebo ztrátou genetické diverzity a z toho vyplývající větší citlivosti vůči krátko- či dlouhodobým změnám životního prostředí či vůči nemocím.

Z matematického hlediska to znamená, že funkce $f(x)$ na pravé straně definiční diferenciální rovnice musí být třetího řádu, aby měla tři rovnovážné stavy - stabilní nulový stav a stav na úrovni kapacity prostředí a nestabilní rovnovážný stav na prahové hodnotě x_p .

Takové podmínky by mohla splňovat např. následující modifikace logistické rovnice

$$x'(t) = \rho \cdot x(t) \cdot \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) \cdot (x(t) - x_p) = \dots = \frac{\rho}{K} x^3(t) - \rho \left(1 + \frac{x_p}{K}\right) \cdot x^2(t) + \rho x_p x(t). \quad (5.37)$$

Z rovnice vyplývá, že kořeny rovnice $f(x) = 0$, kde $f(x)$ je funkce na pravé straně rov. (5.37), jsou $x_1 = 0$, $x_2 = x_p$ a konečně $x_3 = K$. Nyní se opět pokusme o analýzu charakteru rovnovážných bodů podle Věty 5.1.

Pro derivaci funkce $f(x)$ platí

$$f'(x) = 3 \frac{\rho}{K} x^2 - 2\rho \left(1 + \frac{x_p}{K}\right) \cdot x - \rho \cdot x_p. \quad (5.38)$$

V závislosti na znaménku hodnoty parametru ρ má funkce $f'(x)$ v jednotlivých rovnovážných bodech následující polaritu:

Pro $x_1 = 0$ je $f'(0) = \rho \cdot x_p$. Je-li $\rho > 0$, potom $f'(0)$ je také větší jak nula a nulový rovnovážný stav je nestabilní. Pro $\rho < 0$ je naopak tento stav stabilní.

Pro $x_2 = x_p$ je $f'(x_p) = -\rho \cdot x_p \cdot (1 - x_p/K)$. To znamená, protože $x_p < K$, že $f'(x_p) < 0$ pro $\rho > 0$ a $f'(x_p) > 0$ pro $\rho < 0$.

Konečně pro $x_3 = K$ je $f'(K) = \rho \cdot (K - x_p)$ a opět protože $x_p < K$ je $f'(K) > 0$ pro $\rho > 0$ a $f'(K) < 0$ pro $\rho < 0$.

Výsledky uvedeného rozboru znamenají, že pro $\rho < 0$ je stabilita rovnovážných stavů taková jako jsme předpokládali. Naopak při $\rho > 0$ je stabilita či nestabilita jednotlivých rovnovážných stavů opačná, tj. model nesplňuje očekávané předpoklady.

5.2.3. MODEL Y JEDNODRUHOVÝCH POPULACÍ SE ZPOŽDĚNÍM

Jedním z nedostatků modelů jednodruhových populací podle rovnice $x' = f(x)$ je, že nerespektuje věkové rozdělení populace, na kterém závisí porodnost i úmrtnost v dané modelované populaci. U všech až dosud zmíněných modelů předpokládáme, že členové populace jsou schopni mít potomky hned v okamžiku svého zrození, zatímco v mnoha reálných populacích dosažení schopnosti reprodukce trvá určitý časový interval (*doba dospívání* - fyziologického, sociálního; *doba březosti*, těhotenství). To znamená, že vliv na rychlost rozmnožování není dáno současným stavem populace, nýbrž stavem v minulosti vzdálené o střední dobu potřebnou pro dosažení schopnosti reprodukce.

Nejjednodušší způsob, jak zohlednit toto časové posunutí je začlenit do modelu časové zpoždění, které odpovídá právě (střední) době potřebné k dosažení reprodukční schopnosti, případně prodloužené o časový interval potřebný k vývoji plodu od početí k narození. Obecné vyjádření stavové rovnice takového modelu tedy je

$$x'(t) = f(x(t), x(t-\tau)), \quad (5.39)$$

kde τ je *střední doba dosažení reprodukční schopnosti*.

Použijeme-li tohoto přístupu pro logistickou rovnici, dostáváme rovnici Hutchinsonové definovanou

$$x'(t) = \rho \cdot x(t) \cdot \left[1 - \frac{x(t-\tau)}{K} \right], \quad (5.40)$$

kde ρ , $K > 0$ a $\tau > 0$ jsou parametry modelu. Rovnice Hutchinsonové udává, že regulační vliv na okamžitý stav populace má spíše stav populace v čase $t - \tau$ než v čase t (rovnice je zjednodušením, které postihuje pouze průměrné vlastnosti analyzované populace).

Rovnice Hutchinsonové popisuje následující situaci:

předpokládejme, že populace žije v prostředí s dostatečným zdrojem potravy. Proto se, zejména při nízkém stavu rozmnožuje relativně rychle přibližně podle exponenciálního zákona ($1 \gg x(t-\tau)$). Jak se ale stav populace zvýší, začne se projevovat vnitrodruhová konkurence, zdroje potravy nedostačují a následkem toho se omezí porodnost. Když navíc dospějí jedinci, narození v době s nízkou populační hustotou, přemnožení způsobí rychlý pokles populační hustoty a celý proces se opakuje.

Zobecněním rovnice Hutchinsonové, které postihne reálnější vlastnosti populace, je např. integro-diferenciální rovnice konvolučního typu definovaná

$$x'(t) = \rho \cdot x(t) \cdot \left[1 - \frac{1}{K} \int_{t_1}^{t_2} w(s)x(t-s)ds \right], \quad (5.41)$$

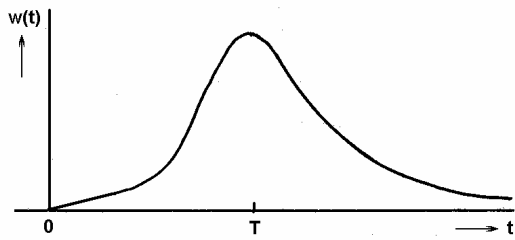
kde všechny koeficienty jsou kladné a $w(t)$ je váhová funkce, která udává jak velký důraz by měl být kladen na velikost populace v dřívějším čase, chceme-li stanovit vliv na současnou populaci. V čase $t = s$ má relativní počet $w(s)$ jedinců věk s . Rozdíl $t_2 - t_1$ udává maximální možný věk jedinců v populaci a proto

$$\int_{t_1}^{t_2} w(s)ds = 1. \quad (5.42)$$

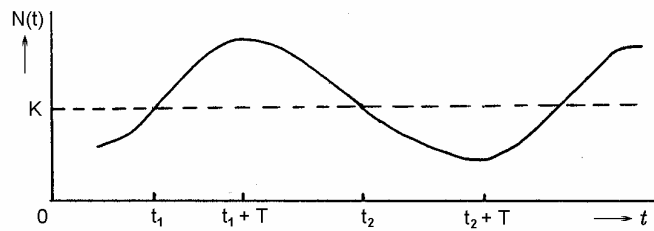
Funkce $w(s)$ je nezáporná a spojitá (pokud popisuje spojitě rozmnožování). Při sezónním rozmnožování je váhová funkce diskrétní a rovnice Hutchinsonové je speciálním případem, kdy má diskrétní váhová funkce v pouze jeden vzorek.

Charakter řešení rovnice Hutchinsonové je zcela odlišný od řešení logistické rovnice - analytické řešení neexistuje, řešení je třeba obecně hledat numericky.

Dá se očekávat, že řešení pro velké hodnoty zpoždění bude nestabilní a proto, přesto, že je rovnice Hutchinsonové rovnicí 1. řádu, očekáváme možnost vzniku oscilujícího řešení.



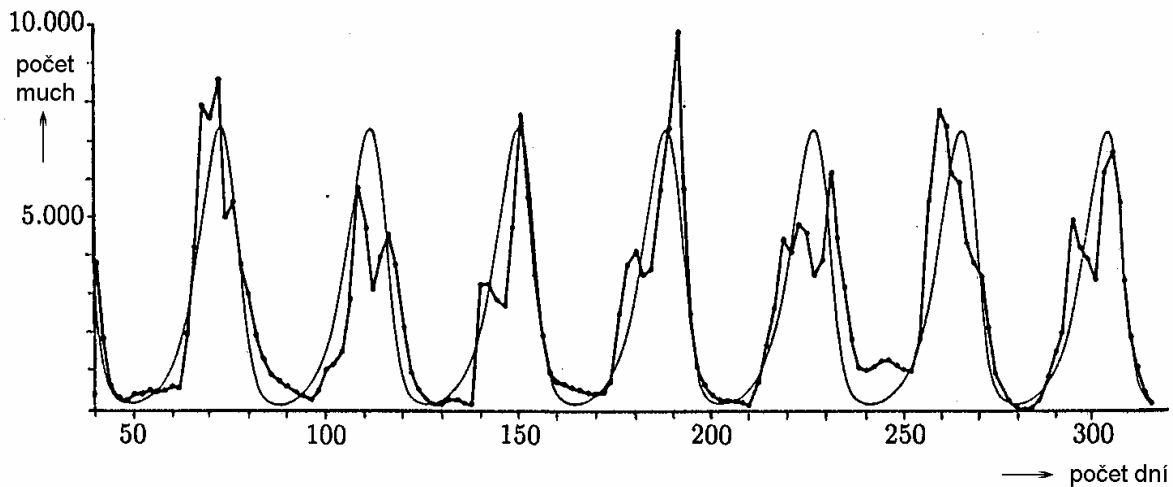
Obr. 5.6. Typický průběh váhové funkce pro vyjádření integrálně zpožděného vlivu na populační dynamiku



Obr. 5.7 Schéma pro zdůvodnění vzniku oscilujícího řešení u rovnice Hutchinsonové

Předpokládejme, že pro $t = t_1$ je stav populace $x(t_1) = K$ a že pro jakýkoliv časový okamžik $t < t_1$ je $x(t - \tau) < K$. Pak z rovnice (5.40) plyne (protože $1 - x(t - \tau)/K > 0$), že $x'(t) > 0$ a tak $x(t)$ v okolí t_1 je rostoucí. Když $t = t_1 + \tau$, pak hodnota $x(t - \tau) = x(t_1) = K$ a z toho plyne, že $x'(t) = 0$ (člen v závorce v rov. (5.40) je nulový). Dále uvažujeme čas $t \in (t_1 + \tau, t_2)$, $x(t_2)$ je opět rovno K . Pro tento čas t je $x(t - \tau) > K$ a proto $x'(t) < 0$ a $x(t)$ klesá dokud t je menší než $t_2 + \tau$. Pro tento čas je opět $x'(t) = 0$, protože $x(t_2 + \tau - \tau) = x(t_2) = K$.

Na základě teoretické analýzy lze vyvodit, že pro vznik oscilací v řešení logistické rovnice se zpožděním (vztah (5.40)) je rozhodující hodnota součinu $\rho \cdot \tau$. Je-li jeho hodnota menší než $\pi/2$, pak řešení rovnice asymptoticky konverguje k rovnovážnému stavu $x^* = K$. Je-li však součin $\rho \cdot \tau > \pi/2$, pak je řešení $x^* = K$ nestabilní a vytváří se podmínky pro vznik oscilačního chování.



Obr. 5.8 Srovnání experimentálních údajů popisujících dynamiku populace australských ovčích much s řešením modelu využívajícího rovnice Hutchinsonové (silnější čára popisuje experimentální data, naopak tenčí hladší čára simulační výsledky)

5.3. DISKRÉTNÍ DETERMINISTICKÉ MODELY JEDNODRUHOVÝCH POPULACÍ

5.3.1. ZÁKLADNÍ DISKRÉTNÍ EKVIVALENTY SPOJITÝCH MODELŮ

Pokud se generace žijící v populaci navzájem nepřekrývají (v populaci se vyskytují jedinci pouze z jedné generace), nelze použít spojité modely. V tom případě je třeba pracovat s diskrétními hodnotami vyjadřujícími stav populace v určitém definovaném stavu vývoje (zárodky, dospělí jedinci, apod), které známe v určitých časových intervalech, odpovídajících době, která uplyne od zrodu zárodku až po dospělost. Tyto intervaly mohou být různě dlouhé - u primitivních organismů může být tato doba relativně krátká, u vyšších organismů to bývá zpravidla jeden rok.

Dynamiku takových populací popisují diferenční rovnice ve tvaru

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad (5.43)$$

podle níž je počet jedinců v následující generaci určen funkcí pouze počtu jedinců v generaci předcházející. To není vždy pravda, proto lze použít i obecnější model

$$x_{n+1} = f(x_n, x_{n-1}, x_{n-2}, \dots, x_{n-k-1}), \text{ pro } n \geq k, \quad (5.44)$$

kdy nový stav populace závisí na stavech v k po sobě jdoucích předcházejících generacích.

Zabýváme se nyní diskretními populačními modely, které jsou ekvivalentní výše uvedeným modelům spojitým, tedy zejména Malthusově rovnici, logistické Pearlově-Verhulstově rovnici a rovnici Hutchinsonové.

Malthusova rovnice

Jako základní diskretní ekvivalent rov.(5.11) se uvádí rovnice

$$x_{n+1} = R \cdot x_n, \quad (5.45)$$

kde klasický výklad parametru R vysvětluje tento parametr podobně jako u spojitých modelů jako rychlost dynamiky (rozmnožování) populace, která může být např. dána počtem potomků na jednoho z rodičů.

Podle rov. (5.45) platí, že

$$x_n = R \cdot x_{n-1} = R \cdot R \cdot x_{n-2} = \dots = R^n \cdot x_0, \quad (5.46)$$

kde x_0 je počáteční podmínka a rov. (5.46) představuje řešení lineární diferencní rovnice 1. řádu. V tom případě ale pro $R = 0$, tj. pro nulový populační přírůstek, by hodnota stavu populace v následující generaci byla nulová a nikoliv zachována původní hodnota, jak by se dalo očekávat z logiky věci. Na druhé straně předpokládáme, že jeden rodičovský pár může mít jednoho potomka. To znamená, že $R = 0,5$. Za tohoto předpokladu je stav populace v následující populaci poloviční, což naopak logiku vývoje respektuje. Pokud by byla nedokonalá funkce modelu podle rov. (5.45) pro $R = 0$ na závadu, můžeme se pokusit model přiměřeně upravit.

První, nejlogičtější z možností jak rovnici (5.45) modifikovat je vyjít přímo z definiční diferencální rovnice (5.11) a vhodně interpretovat derivaci na levé straně, např. ve tvaru

$$x_{n+1} - x_n = R \cdot x_n, \quad (5.47)$$

což vede na diferencní rovnici

$$x_{n+1} = x_n + R \cdot x_n = (1 + R) \cdot x_n. \quad (5.48)$$

V tomto případě stav následující generace je při nulovém přírůstku ($R = 0$) roven stavu předchozí generace, což je v pořádku, naopak při $R = 0,5$ (jeden potomek na dva rodiče) je nový stav roven jeden a půl násobku stavu předchozí generace. To odpovídá situaci, kdy do další generace přežívají všichni jednotlivci z generace předcházející a navíc se v ní objevují nově narození jedinci. Tento způsob výpočtu může být vhodný pro modely populací, kdy délka života jejích členů je delší než doba dospívání, kterou reprezentuje vzorkovací krok. Aby bylo možné zohlednit i úbytek přirozenou úmrtností, lze pro tento účel použít další varianty, definované vztahy

$$x_{n+1} = R \cdot X_n^{1-b}, \text{ resp. } x_{n+1} = (1 + R) \cdot X_n^{1-b}, \text{ } b = \text{konst.} \quad (5.49)$$

Další možnou modifikací je postup odvozený z tvaru řešení diferencální Malthusovy rovnice, který je (viz rov.(5.12)) $x(t) = x(0) \cdot \exp(rt)$. Ekvivalentně tomuto vztahu lze pro diskretní model psát

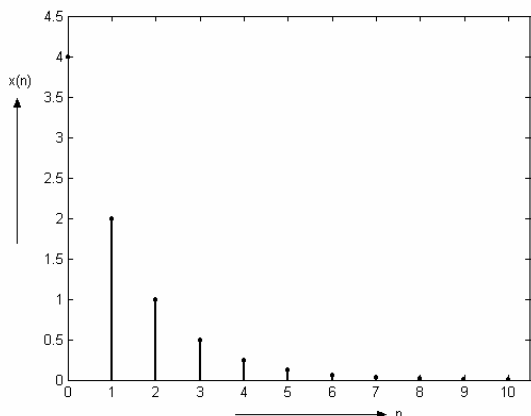
$$x_{n+1} = x_n \cdot \exp(R). \quad (5.50)$$

Rozvedeme-li exponenciální výraz do řady

$$\exp(R) = 1 + \frac{R}{1!} + \frac{R^2}{2!} + \frac{R^3}{3!} + \dots \quad (5.51)$$

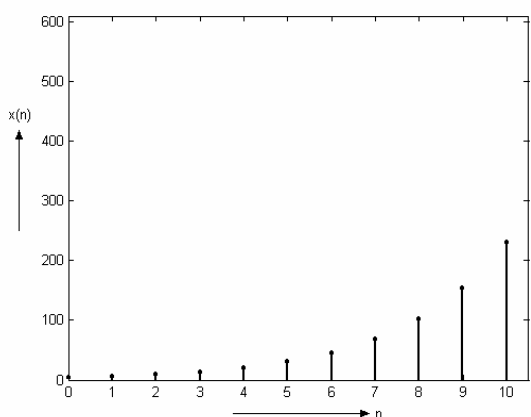
a dosadíme řadu zpět do vztahu (5.50), dostáváme

$$x_{n+1} = x_n \cdot \left(1 + \frac{R}{1!} + \frac{R^2}{2!} + \frac{R^3}{3!} + \dots \right). \quad (5.52)$$

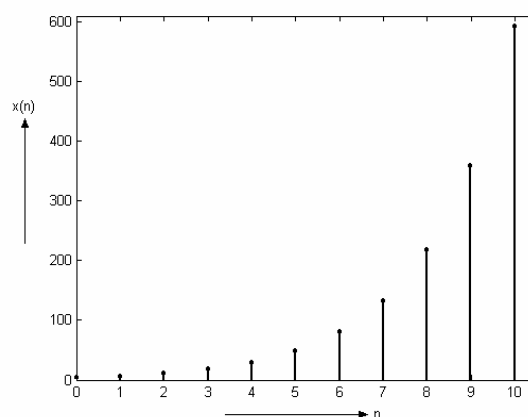


a)

Obr.5.9 Odezvy různých variant diskretních Malthusových modelů pro parametr $R = 0,5$ - a) model podle rov. (5.45); b) model podle rov.(5.48); c) model podle rov.(5.50)



b)



c)

Vezmeme-li v potaz pouze první dva členy rozvoje je výsledek roven vztahu (5.48). Chování modelu podle (5.50) bude za určitých okolností podobné modelu podle (5.48). Model bude pracovat správně pro $R = 0$ a přibližně správně pro malé hodnoty parametru R . Pro velké hodnoty je však činnost modelu zatížena nelinearitou exponenciální funkce. Tento model je na rozdíl od obou předcházejících variant schopen výpočtu i pro $R < 0$, tj. pro modelování stavu vymírajících populací, na druhé straně je takovýto výpočet opět zatížen exponenciální nelinearitou.

Přes drobné problémy a odchylky od řešení spojitěho modelu, lze konstatovat, že charakter dynamiky takto definovaných diskretních Malthusových modelů je podobný chování spojitých modelů. To zdaleka neplatí pro druhý z uvedených modelů, pro diskretní varianty logistické rovnice.

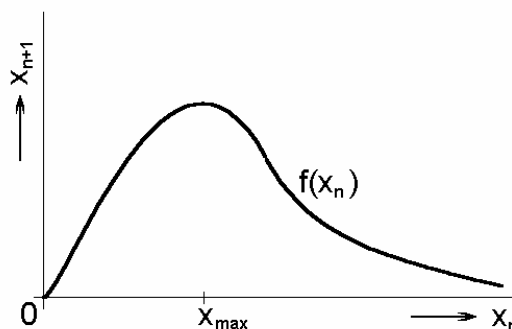
Diskretní logistická rovnice

Obecný tvar diskretních modelů jednodruhových populací je (jak tomu odpovídají i výše uvedené diskretní Malthusovy modely)

$$x_{n+1} = f(x_n) . \quad (5.53)$$

Má-li model postihnout samoregulační procesy související s omezenou kapacitou prostředí (jak to respektuje spojitý logistický model), lze očekávat, že funkce $f(x_n)$ bude mít nějaké maximum, např. pro hodnotu x_m (viz obr.5.10).

Tento základní požadavek samozřejmě splňuje i vztah, který je určen podle stejného vzoru jako rov. (5.45), tj.



Obr.5.10 Typický tvar stavové křivky diskretních populačních modelů s omezenou kapacitou prostředí

$$x_{n+1} = P \cdot x_n \cdot \left(1 - \frac{x_n}{K}\right), \quad P > 0; K > 0, \quad (5.54)$$

Chování takového modelu je ale omezeno výhradně pro parametr $P > 0$ a navíc je činnost modelu omezena jen na $x_n \leq K$, protože pro $x_n > K$ je $x_{n+1} < 0$.

Realističtější variantou je model popsáný rovnicí

$$x_{n+1} = x_n \cdot \exp\left(P \cdot \left(1 - \frac{x_n}{K}\right)\right), \quad P > 0; K > 0. \quad (5.55)$$

Tento vztah je logistickou variantou vztahu (5.50). Pro velké hodnoty x_n je sice omezena dynamika růstu, ale hodnoty x_{n+1} zůstávají nezáporné.

Komplikace ve srovnání činnosti spojitých a diskretních populačních modelů vyvstávají i ze skutečnosti, že diskretní modely předpokládají výpočet v diskretních krocích, což implicitně zavádí do výpočtu zpoždění. Tato skutečnost pak vytváří možnost heuristického srovnání činnosti diskretních modelů se spojitými modely se zpožděním, které připouští možnost oscilačního chování i u systémů 1. řádu. Zatímco struktura diskretních Malthusových modelů je ještě relativně jednoduchá, zavedení složitějších nelinearit v případě diskretních ekvivalentů logistické rovnice způsobuje, že jejich chování se již významně odlišuje od chování jejich spojitých vzorů. Výstupy těchto modelů vykazují nejen pravidelné oscilace, nýbrž i složité nepravidelné kmitání, které lze vyložit a vysvětlovat pouze s nástroji teorie *nelineární dynamiky*, resp. *deterministického chaosu*. Proto bude detailnější analýza funkce diskretních logistických modelů provedena až v následující kapitole, věnované právě základům teorie deterministického chaosu.

5.3.2. DISKRÉTNÍ MODELY JEDNODRUHOVÝCH POPULACÍ SE ZPOŽDĚNÍM

Až dosud probírané diskretní modely předpokládaly, že stav populace v n -té generaci vždy přispívá ke stavu populace v $n+1$ generaci. To platí pro většinu hmyzích populací, ale nikoliv pro mnoho dalších živočišných, ale i některých rostlinných druhů, jejichž dospívání je delší než použitý základní krok časového měřítka. V tom případě i diskretní modely musí dokázat zahrnout efekt časového zpoždění. Pokud budeme uvažovat zpoždění T generací, můžeme obecně psát definiční diferenční rovnici ve tvaru

$$x_{n+1} = f(x_n, x_{n-T}). \quad (5.56)$$

Abychom si ukázali problémy spojené s lineární analýzou stability těchto systémů a současně získali povědomí o chování modelů tohoto typu, uvažme model odvozený z exponenciální varianty diskretní logistické rovnice podle vztahu (5.55).

Předpokládejme, že máme model definovaný diferenční rovnicí se zpožděním podle následujícího vztahu

$$x_{n+1} = x_n \cdot \exp\left(P \cdot \left(1 - \frac{x_{n-1}}{K}\right)\right), \quad (5.57)$$

či pro větší jednoduchost jeho normalizovanou verzi

$$u_{n+1} = u_n \cdot \exp[P \cdot (1 - u_{n-1})], \quad (5.58)$$

kde $u_n = x_n/K$. Rovnovážné stavy, tj. stavy kdy platí $u_{n+1} = u_n = u_{n-1}$, jsou $u_1^* = 0$ a stav, kdy platí $1 = \exp[P \cdot (1 - u_{n-1})]$, tj. $u_2^* = 1$. Dále předpokládejme, že systém je v rovnovážných stavech ovlivněn malou poruchou v_n tak, že platí

$$u_n = u^* + v_n, \quad \text{kde } |v_n| \ll 1. \quad (5.59)$$

Pro $u_1^* = 0$ je $u_n = 0 + v_n$, tedy $u_n = v_n$. a po dosazení do (5.58) dostáváme

$$v_{n+1} = v_n \cdot \exp[P \cdot (1 - v_{n-1})] \cong v_n \cdot \exp(P), \quad (5.60)$$

protože $v_{n-1} \ll 1$. Pro jakoukoliv malou výchylku tedy výstup systému roste pro $P > 0$ exponenciálně, což znamená, že rovnovážný stav je za této podmínky nestabilní.

Jaká je situace pro druhý rovnovážný stav $u_2^* = 1$. Po dosazení podle (5.59) do (5.58) máme

$$\begin{aligned}
 1 + v_{n+1} &= (1 + v_n) \cdot \exp[P \cdot (1 - (1 + v_{n-1}))] \\
 &= (1 + v_n) \cdot \exp[P \cdot (-v_{n-1})]
 \end{aligned}
 \tag{5.61}$$

a po linearizaci (viz obr.5.11) je

$$\begin{aligned}
 1 + v_{n+1} &\approx (1 + v_n) \cdot (1 - P \cdot v_{n-1}) \\
 &\approx (1 + v_n - P \cdot v_{n-1} - P \cdot v_n \cdot v_{n-1}).
 \end{aligned}
 \tag{5.62}$$

To dále znamená, že

$$v_{n+1} - v_n + P \cdot v_{n-1} = 0 \tag{5.63}$$

a také

$$v_{n+2} - v_{n+1} + P \cdot v_n = 0. \tag{5.64}$$

Nyní hledáme kořeny charakteristické rovnice tohoto systému

$$z^2 - z + P = 0, \tag{5.65}$$

kteřou dostaneme z (5.64) po substituci $v_n = z^n$.

Platí, že

$$z_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{1 - 4P}}{2} \tag{5.66}$$

a z toho $z_{1,2}$ představují dva reálné kořeny, když $P < 1/4$ a pro $P > 1/4$ dva komplexně sdružené kořeny, pro které je $z_{1,2} = \alpha \cdot \exp(\pm j\theta)$, kde $\alpha = \sqrt{P}$ a $\theta = \arctg(\sqrt{4P - 1})$. Řešení diferenční rovnice (5.65) je potom ve tvaru

$$v_n = A \cdot z_1^n + B \cdot z_2^n, \tag{5.67}$$

kde A a B jsou reálné konstanty.

Je-li $P \in (0; 0,25)$, pak z_1 a z_2 jsou reálné hodnoty z intervalu (0; 1). Proto pro $n \rightarrow \infty$ je $v_n \rightarrow 0$ a tedy $u_2 = 1$ lineárně stabilní rovnovážný stav a každý návrat do rovnováhy po vychýlení poruchou v_n je exponenciálně monotónní.

Pro $P > 0,25$ jsou z_1 a z_2 komplexně sdružené hodnoty ($z_2 = \bar{z}_1$), pro které platí $z_1 \cdot z_2 = |z_1|^2 = \alpha^2 = P$. Protože $P \in (0,25; 1)$, je i $|z_1| \cdot |z_2| < 1$. Řešení diferenční rovnice má v tomto případě tvar

$$v_n = A \cdot z_1^n + B \cdot \bar{z}_1^n, \tag{5.68}$$

a protože A a B jsou reálné konstanty, musí platit $B = \bar{A}$ a pomocí dalších úprav využívajících znalosti vztahů pro hodnoty α a θ dostáváme

$$v_n = A \cdot e^{j\gamma} \cdot \sqrt{P}^n \cdot e^{j\theta n} + A \cdot e^{-j\gamma} \cdot \sqrt{P}^n \cdot e^{-j\theta n} = \dots = 2|A| \cdot \sqrt{P}^n \cos(\theta n + \gamma). \tag{5.69}$$

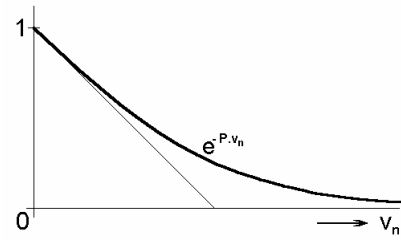
Když $P \rightarrow 1$, potom $\theta \rightarrow \arctg \sqrt{3} = \pi/3$ a periodické kmity mají periodu 6 vzorků.

Pokud $P > 1$, pak $|z_1| > 1$ a v_n roste neohraničeně pro $n \rightarrow \infty$. Rovnovážný stav $u_2 = 1$ je v tom případě nestabilní.

Příklad ze života

Na závěr této kapitoly uvedme model použitý Mezinárodní velrybářskou komisí (International Whale Commission - IWC) pro sledování, predikci stavu a záchranu světové populace kosticovitých velryb. Používaný model vychází z diskrétního popisu populace se zpožděním. Pro populaci dospělých velryb dle použitého modelu platí

$$x_{n+1} = (1 - \mu) \cdot x_n + F(x_{n-T}), \tag{5.70}$$



$$\begin{aligned}
 [\exp(-P \cdot v_n)]' &= -P \cdot \exp(-P \cdot v_n) \\
 &= -P \Big|_{v_n \rightarrow 0}
 \end{aligned}$$

Obr.5.11 Linearizace exponenciály v okolí bodu $v_n = 0$

kde $(1 - \mu) \cdot x_n$, $0 < \mu < 1$, určuje počet velryb, které přežijí jeden rok, a funkce $F(x_{n-T})$ definuje předpis pro stanovení přírůstku populace způsobený velrybami narozenými před T roky (T je doba potřebná pro dosažení pohlavní dospělosti - přibližně $5 \div 10$ let).

Tento model předpokládá poměr pohlaví 1 : 1 a stejnou úmrtnost pro obě pohlaví.

Funkce $F(x_{n-T})$ je definována vztahem

$$F(x) = \frac{1}{2}(1 - \mu)^T \cdot x \cdot \left\{ P + Q \left[1 - \left(\frac{x}{K} \right)^z \right] \right\}, \quad (5.71)$$

kde K je kapacita prostředí bez rybolovu, P je porodní četnost velrybích samic při $x = K$, Q je maximální porodní četnost, pokud populační hustota klesne na malou úroveň, z je míra přesnosti s jakou je určena hustota populace, $(1 - \mu)$ je pravděpodobnost, že novorozenec přežije první rok a $(1 - \mu)^T$ že se dožije dospělosti. Konečně koeficient $1/2$ na začátku výrazu na pravé straně udává poměrné zastoupení samic v celé populaci.

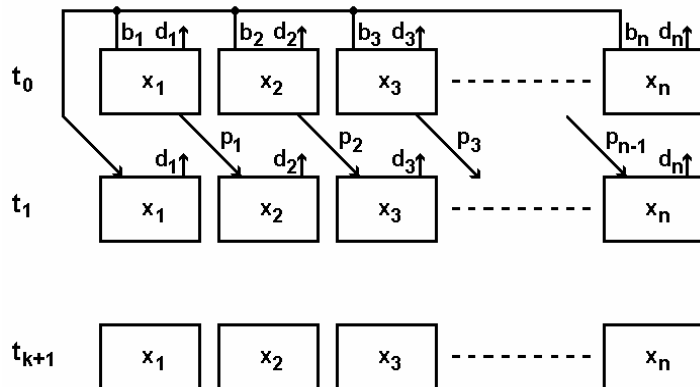
5.4. MODELY S VĚKOVOU STRUKTUROU - LESLIEHO MODEL

Leslieho model je věkově strukturovaný model s diskrétním časem, který popisuje dynamiku vývoje populace v definovaných věkových skupinách pomocí známých hodnot porodnosti a úmrtnosti v jednotlivých věkových kategoriích. Věková struktura je dána vývojovými stadii jedinců v populaci nebo jinými konvencemi.

5.4.1. STRUKTURA A MATEMATICKÝ POPIS MODELU

Prvky modelu představují jednotlivé věkové populační skupiny, popsané počtem jedinců v každé skupině. Parametry modelu, které určují chování modelu, jsou:

- relativní porodnost b_i v každé věkové skupině x_i za časovou jednotku (je dána průměrným počtem potomků jedné samice ve věkové kategorii x_i);
- relativní úmrtnost d_i v každé věkové skupině (dána průměrným počtem úmrtí v dané věkové kategorii x_i vztaheným k počtu jedinců v této kategorii);
- (pravděpodobnost) přežití $p_i = 1 - d_i$.



Obr.5.11 Schéma Leslieho populačního modelu

Model je založen na pravděpodobnosti, s níž jedinec v každé věkové skupině populace buď setrvává ve své věkové skupině (semeno zůstane živé - neodumře, není sežráno, ani nevyklíčí) nebo zahyne nebo přejde do vyšší třídy (semeno vyklíčí a za rok z něj bude rostlina).

Nejdříve předpokládejme konstantní parametry modelu.

Počet jedinců v první věkové skupině x_1 určuje počet potomků všech věkových skupin:

v čase t_1 je $x_1(t_1) = b_1 \cdot x_1(t_0) + b_2 \cdot x_2(t_0) + b_3 \cdot x_3(t_0) + \dots + b_n \cdot x_n(t_0)$

v čase t_2 je $x_1(t_2) = b_1 \cdot x_1(t_1) + b_2 \cdot x_2(t_1) + b_3 \cdot x_3(t_1) + \dots + b_n \cdot x_n(t_1)$

v čase t_{k+1} je $x_1(t_{k+1}) = b_1 \cdot x_1(t_k) + b_2 \cdot x_2(t_k) + b_3 \cdot x_3(t_k) + \dots + b_n \cdot x_n(t_k)$

tedy:

$$x_1(t_{k+1}) = \sum_{i=1}^n b_i x_i(t_k) \quad (5.72)$$

Počet jedinců ve druhé věkové skupině je

$$x_2(t_{k+1}) = p \cdot x_1(t_k),$$

obecně v i-té věkové skupině ($2 \leq i \leq n$)

$$x_i(t_{k+1}) = p_{i-1} \cdot x_{i-1}(t_k). \quad (5.73)$$

Rovnice (5.72) reprezentuje reprodukci populace, zatímco rov.(5.73) popisuje dynamiku v každé věkové třídě na základě úmrtnosti. Tyto dvě definiční rovnice mohou být vyjádřeny v maticové formě

$$\mathbf{X}_{k+1} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{X}_k, \quad (5.74)$$

kde \mathbf{X}_k je vektor věkového rozložení populace v čase k a \mathbf{A} je přechodová matice. Podrobněji můžeme rovnici (5.74) přepsat

$$\begin{matrix} \begin{bmatrix} b_0 & b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ p_0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & & 0 & 0 \\ \vdots & & & & \vdots & \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} x_{0,k} \\ x_{1,k} \\ x_{2,k} \\ x_{3,k} \\ \vdots \\ x_{n,k} \end{bmatrix} & = & \begin{bmatrix} x_{0,k+1} = \sum b_i \cdot x_{i,k} \\ x_{1,k+1} = p_0 \cdot x_{0,k} \\ x_{2,k+1} = p_1 \cdot x_{1,k} \\ x_{3,k+1} = p_2 \cdot x_{2,k} \\ \vdots \\ x_{n,k+1} = p_{n-1} \cdot x_{n-1,k} \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$\mathbf{A} \qquad \mathbf{X}_k \qquad \mathbf{X}_{k+1}$

Každý sloupec matice \mathbf{A} určuje osud organismu v daném specifickém stádiu (skupině). Hodnota elementu v i-tém sloupci a j-tém řádku udává kolik jedinců ve j-té skupině vzniklo díky jednomu jedinci v i-té skupině.

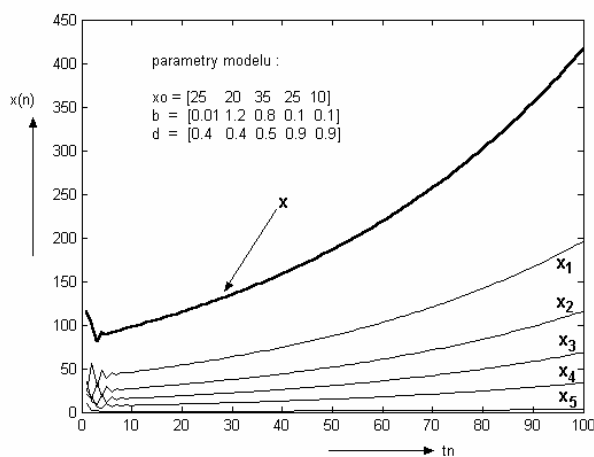
Tak jako u každého diskrétního modelu lze určit stav modelu v čase t pomocí vztahu

$$\mathbf{X}_t = \mathbf{A}^t \cdot \mathbf{X}_0.$$

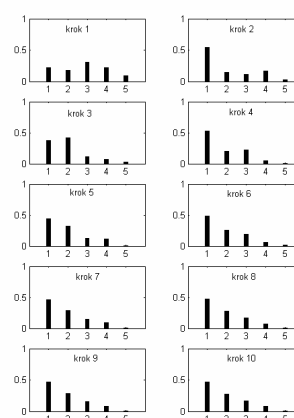
5.4.2. CHOVÁNÍ MODELU

Leslieho model má (uvádíme bez důkazu) dva základní rysy:

- po několika tlumených kmitech na počátku simulace následuje exponenciální růst celkového počtu jedinců v populaci;
- relativní věkové rozložení konverguje ke stabilnímu stavu.



a)



b)

Obr.5.12 Dynamika populace podle Leslieho modelu - a) celková odezva a odezvy dílčích věkových tříd; b) dynamika relativního rozložení četností ve věkových třídách.

6. DETERMINISTICKÝ CHAOS

6.1 CO JE TO “ DETERMINISTICKÝ CHAOS”?

V minulé kapitole bylo při analýze diskretního deterministického modelu jednodruhových populací naznačeno, že na první pohled prostá diskretní logistická rovnice (5.54)

$$x_{n+1} = P \cdot x_n \cdot \left(1 - \frac{x_n}{K}\right), \quad P > 0; K > 0,$$

případně (5.55)

$$x_{n+1} = x_n \cdot \exp\left(P \cdot \left(1 - \frac{x_n}{K}\right)\right), \quad P > 0; K > 0.$$

může při změně nastavení parametru P vykazovat různé typy chování od stacionárního přes pravidelné oscilace a nepravidelné kmitání, až po nelineární nepředvídatelné kmity. Posledně jmenované jsou označovány jako chaos.

Chaos je pojem obecně užívaný pro popis velmi složitého chování, které se jeví jako neuspořádané nebo náhodné a postrádá jakoukoliv strukturu. Slovo chaos často používáme jako synonymum pro naprostý nepořádek či nelad. V matematice byl dříve chaos definován jako náhodný šum nebo složitě chování systému s nekonečně mnoha stupni volnosti.

Chaos nastávající v řešení diskretní logistické rovnice (5.54) je jiný, vzniká ve velmi jednoduchém, analyticky zadaném systému. Takový systém má pouze několik stupňů volnosti, neobsahuje žádný náhodný prvek nebo šum a je popsán deterministickou diferenční rovnicí. Nepravidelné složité chování takových typů systému, které mají pouze několik stupňů volnosti se nazývá *deterministický chaos* a nauka zkoumající složité chování nelineárních dynamických systémů se nazývá *teorie deterministického chaosu*.

Složité signály mohou být rozděleny do tří kategorií:

1. Šum – signál je náhodný nebo systém má nekonečně mnoho stupňů volnosti,
2. Složitý signál produkovaný systémem s mnoha stupni volnosti,
3. Složitý signál vytvářený jednoduchým systémem s pouze několika stupni volnosti.

Teorie deterministického chaosu se zabývá především třetí kategorií signálů.

6.2 HISTORICKÁ VLOŽKA

Od konce 16. století se změnilo naše porozumění přírodním vědám. Johannes Kepler (1571 - 1630) byl jedním z učenců, kteří se zasloužili o vytvoření nového oboru přírodních věd. Základní principy mechaniky byly stanoveny v díle *Philosophiae naturalis principia mathematica* (1687) Isaaca Newtona (1642 - 1727) a také v díle Gottfrieda Leibnitze (1646 - 1716) *Natura non facit saltus*. Oba učenci předpokládali kauzalitu přírodních zákonů. Kyvadlo osciluje harmonicky, orbity planet solárního systému se skládají z kružnic a elips. Pierre Simon de Laplace (1749 - 1827) v roce 1776 stvořil mýtickou představu démona nekonečné výpočetní mohutnosti a tvrdil, že pokud by takový démon znal současný stav vesmíru a všech jeho částic, byl by schopen znát jakýkoliv pohyb a pozici všech těchto částic v minulosti i v budoucnosti. Ačkoliv v dosažení cíle takového snažení je mnoho obtíží, po více než 100 let se zdála tato teorie správná. Doslovný výklad Laplaceovy teorie na lidské chování vedl k filosofickému závěru, že chod vesmíru i lidské chování je zcela predeterminováno a jako důsledek svobodná vůle neexistuje.

Po vytvoření statistické termodynamiky Ludwigem Boltzmanem se stalo zřejmým, že mechanistický popis přírody má svá omezení. Weierstrass předložil vědcům složitý problém: Je sluneční soustava stabilní či nestabilní? Odpověď měla vyjasnit otázku možných důsledků rezonancí ve sluneční soustavě: Bude systém stabilní a budou planety trvale obíhat po stejných orbitálních drahách nebo rezonance v systému způsobí oddálení planet? Tato otázka byla odpovězena v roce 1903 Henrym Julesem Poincarém (1854 - 1912), který dokázal, že takzvaný “problém chování tří planet” nemá obecné analytické řešení. Poincaré ukázal, že existují stabilní i nestabilní typy orbit a že někdy i velmi malé poruchy systému mohou přivodit velké změny v budoucím chování systému. Poincaré také zpo-

chybnil možnost předpověditelnosti. Systémy jsou sice deterministické, ale podobné příčiny nevedou k podobným důsledkům. Základní omezení našeho poznání představuje konečná přesnost, se kterou můžeme měřit jednotlivé parametry systému.

Dalšími objevy se zjistilo, že většina přírodních zákonů je nelineárních. Popisují se obyčejnými diferenciálními rovnicemi, ve kterých jsou proměnné a jejich derivace vázány nelineárně vzhledem k času. Většina těchto rovnic není řešitelná analyticky a numerická řešení umožnil až vynález počítače. V roce 1963 Edward N. Lorenz publikoval významnou práci o modelu konvekce v atmosféře. V tomto modelu se poprvé objevil deterministický chaos. Lorenz předvedl velmi jednoduchou nelineární soustavu rovnic, jejíž chování je principiálně nepředpověditelné s citlivou závislostí na počátečních podmínkách.

Lorenzův model se stal známým a podnítil zájem o studium nelineárních systémů a deterministického chaosu. Od té doby bylo na toto téma sepsáno mnoho monografií a tisíce vědeckých článků. Teorie deterministického chaosu byla aplikována v mnoha vědních oborech: předpovědi počasí, nelineárních elektrických obvodech, mechanických oscilátorech, laserech, optických systémech, chemických reakcích a také v biologii a medicíně. Kapitola 6.8 pojednává o chaosu v biologických systémech.

6.3. DYNAMICKÝ SYSTÉM A JEHO ŘEŠENÍ

Pro správné pochopení teorie deterministického chaosu je třeba napřed formálně definovat, co to je deterministický dynamický systém. Dynamický systém definujeme jako:

$$\mathbf{x}'(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x}, t, \mu), \quad (6.1)$$

kde $\mathbf{x} \in U \subseteq \mathbb{R}^n$, $t \in \mathbb{R}^1$ a $\mu \in V \subseteq \mathbb{R}^p$ (U a V jsou otevřené množiny). $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ reprezentuje stav systému a $\mu = (\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_p)$ reprezentuje množinu parametrů systému. Stav systému může být chápán jako bod v n -rozměrném prostoru S , který se nazývá *stavovým prostorem*. Vektorové pole $\mathbf{F}(\mathbf{x}, t, \mu)$ je obecně nelineární operátor ovlivňující body ve stavovém prostoru S . Pokud je splněna Lipschitzova podmínka, řešení rovnice (6.1) může být psáno jako:

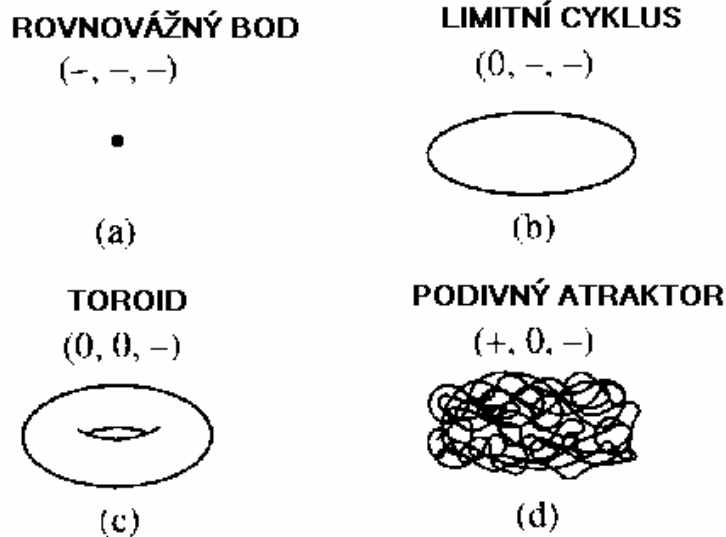
$$\mathbf{x}(t) = \Phi_t \mathbf{x}_0, \quad (6.2)$$

kde Φ_t se nazývá tok systému a představuje jednoparametrickou množinu C^r difeomorfismů stavového prostoru do sebe sama. \mathbf{x}_0 jsou počáteční podmínky v čase t . (Jednoparametrická znamená, že existuje pouze jeden parametr pro řešení - čas t , difeomorfismus – existuje spojitá transformace, tato transformace má transformaci inverzní a existuje transformace alespoň třídy C^1 .) Zjednodušeně řečeno, řešením dynamického systému je fázový tok (tok v čase) z jedné pozice fázového prostoru do další.

6.4 ATRAKTORY A PODIVNÉ ATRAKTORY

Vývoj systému v čase je popsán posloupností bodů ve stavovém prostoru, tzv. *trajektorií*. Trajektorie mohou být přitahovány do určité omezené oblasti stavového prostoru a v této oblasti zůstanou nekonečně dlouho. Taková omezená oblast stavového prostoru se nazývá atraktor. Obecně atraktor definujeme jako množinu bodů, do kterých se dostanou jednotlivé trajektorie systému po nekonečně mnoha iteracích. Systém může mít i několik atraktorů. Pokud se tak stane, různé počáteční podmínky mohou vést k přechodu systému do různých atraktorů. Oblast stavového prostoru, ze které se trajektorie vyvíjejí do určitého atraktoru se nazývá tzv. 'spádnice' atraktoru (basin of attraction). Spádnice atraktoru pro určitý atraktor se skládá z množiny všech počátečních bodů $\{\mathbf{x}_0\}$, které iterováním vytvoří trajektorii, která při zvyšujícím se počtu iterací končí v atraktoru.

Nejjednodušším typem atraktoru je *rovnovážný bod* (obr.6.1a). Rovnovážný bod popisuje systémy jako například tlumené kyvadlo, které po uplynutí přechodného děje přejdou do jednoho klidového stavu. Složitějším typem atraktoru je *limitní cyklus* (obr.6.1b). Reprezentuje takové systémy jako například ideální netlumené kyvadlo, které přechází do periodických oscilací. Trajektorie limitního cyklu sleduje pravidelnou dráhu, např. kruhovou nebo eliptickou. Ještě složitějším typem atraktoru je *toroid* (obr.6.1c). Podobá se povrchu pneumatiky. Tvar toroidu popisuje pohyb generovaný dvěma nezávislými oscilátory a někdy se nazývá kvaziperiodický. Trajektorie ovíví tělo toroidu ve stavovém prostoru, jedna oscilační frekvence popisuje pohyb v kratším kruhu a druhá frekvence popisuje pohyb po delším okruhu pneumatiky. Atraktorem může být také *vícedimenzionální torus*. Takový atraktor popisuje kombinaci více než dvou oscilací. Důležitou vlastností kvaziperiodického pohybu je jeho predikovatelnost navzdory větší složitosti. Ačkoliv se orbity nikdy přesně neopakují, pokud frekvence vytvá-



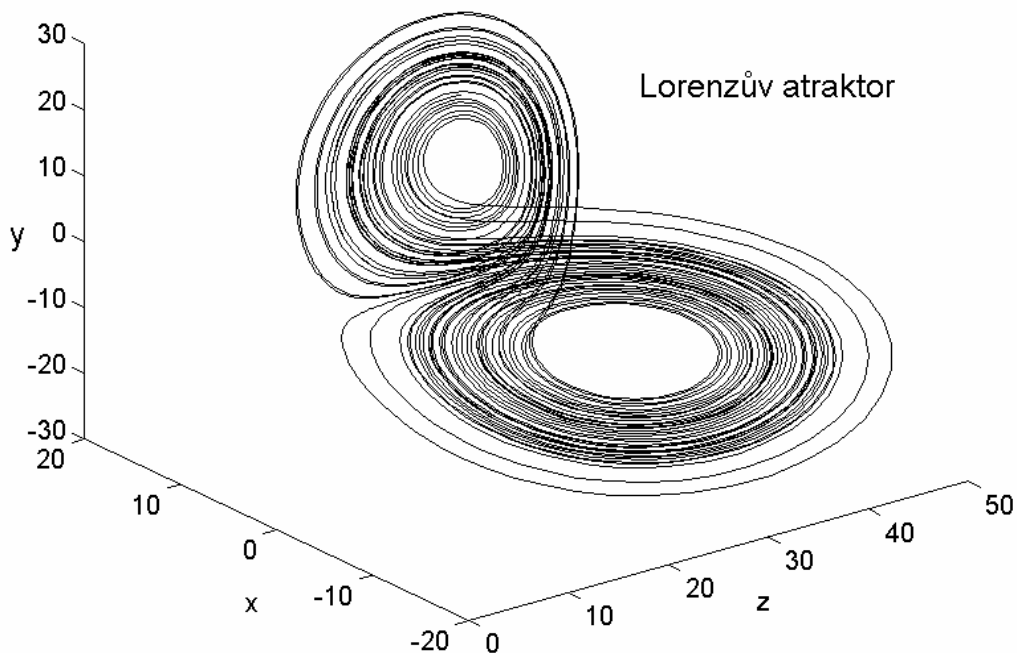
Obr.6.1 Různé typy atraktorů (podle [14])

řející pohyb nemají společného celočíselného dělitele, pohyb zůstává pravidelný. Trajektorie začínající na toroidu blízko sebe na toroidu blízko sebe zůstávají a tím činí systém předpověditelným.

Až donedávna byly rovnovážný bod, limitní cyklus a toroid jedinými známými typy atraktorů. V roce 1963 objevil Lorenz konkrétní příklad jednoduchého systému s pouze několika stupni volnosti, který se chová velmi složitě. Motivován snahou o pochopení předpověditelnosti počasí Lorenz začal zjednodušovat rovnice toku kapalin a zjednodušoval až dosáhl pouze tří stupňů volnosti. Lorenzův model lze zapsat v soustavě diferenciálních rovnic takto:

$$\begin{aligned}
 x' &= p \cdot (y - x) \\
 y' &= -xz + rx - y, \\
 z' &= xy - bz
 \end{aligned}
 \tag{6.3}$$

kde p , r a b jsou nastavitelné parametry. Lorenz pozoroval chaotické chování pro hodnoty parametrů $p = 10$, $b = 8/3$ a $r = 28$. Trajektorie atraktoru je rychle přitažena do podmnožiny stavového prostoru,



Obr.6.2 Lorenzův atraktor (5000 bodů se stejným nastavením parametrů jaké použil Lorenz)

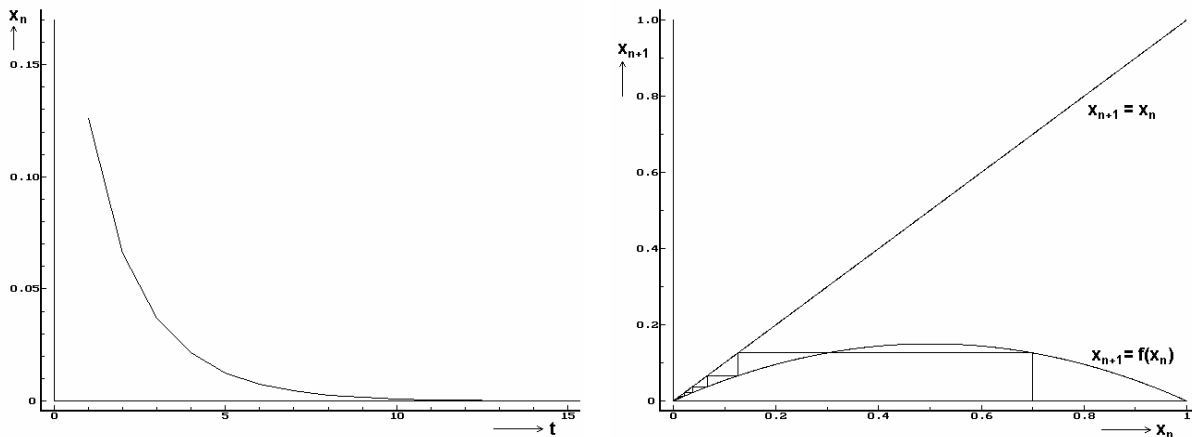
ale uvnitř této uzavřené oblasti je nestabilní. Takové množiny, které kombinují globální stabilitu a lokální nestabilitu se nazývají *podivné atraktory* (strange attractors). Znamená to, že známe oblast stavového prostoru, kde se nachází fázový tok těchto atraktorů, ale uvnitř této oblasti se trajektorie chovají chaoticky a jejich vývoj nedokážeme předvídat.

Jaké jsou typické vlastnosti podivných atraktorů? Atraktory jsou popsány obyčejnými diferenciálními nebo diferenčními rovnicemi, jsou tedy *deterministické*. Nemůže docházet k průniku různých trajektorií. Pokud by došlo k průniku trajektorií, nejednalo by se o deterministický systém. Další důležitou vlastností chaotických systémů je *citlivá závislost na počátečních podmínkách*. To znamená, že po určité době i velmi malá změna počátečních podmínek způsobí významnou změnu ve vzájemné vzdálenosti orbit ve stavovém prostoru. Tato vlastnost se také někdy popisuje jako *divergence blízkých trajektorií*. Dvě vzájemně blízké trajektorie v čase $t = 0$ od sebe budou exponenciálně divergovat s prodlužujícím se časem. Někdy se tato vlastnost nazývá *lokální nestabilitou*. Ale i přes exponenciální divergenci trajektorie zůstávají v omezené oblasti stavového prostoru a této vlastnosti říkáme *globální stabilita* podivného atraktoru.

6.5 ROZMANITOST CHOVÁNÍ DISKRÉTNÍ LOGISTICKÉ ROVNICE

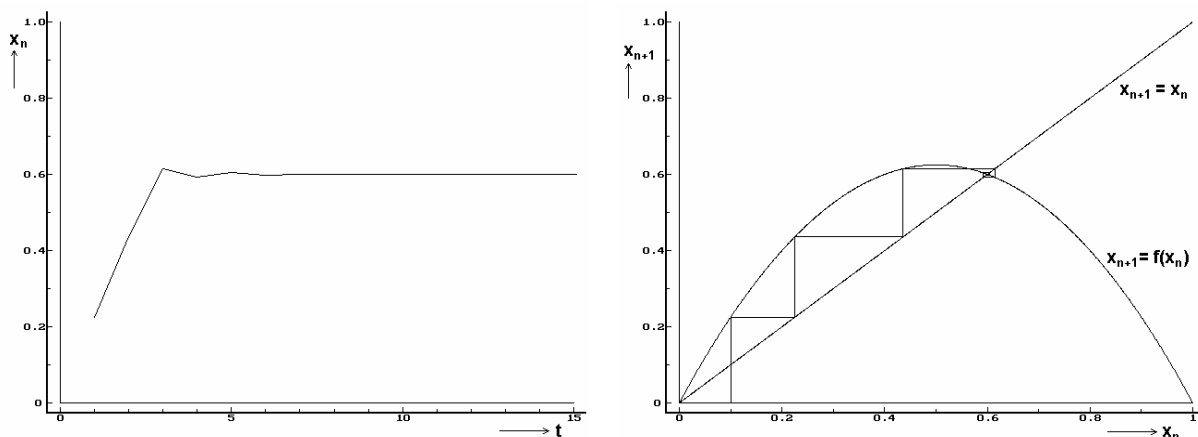
A jak je to tedy se složitostí logistické rovnice? Změna parametru P způsobí, že řešení logistické rovnice se posune ve stavovém prostoru (prostoru všech možných stavů systému). Nastavíme-li hodnotu parametru $K = 1$ a postupně měníme parametr P od 0 do 4, začneme objevovat různá řešení logistické rovnice.

Trajektorie řešení logistické rovnice začíná počáteční hodnotou x_0 a po proběhnutí přechodného děje trajektorie může dosáhnout svého rovnovážného bodu. Rovnovážený bod je takovým řešením rovnice, kdy je splněna podmínka $x_P = f_P(x_P)$, tedy řešení je konstantní v čase. Pro parametr P v

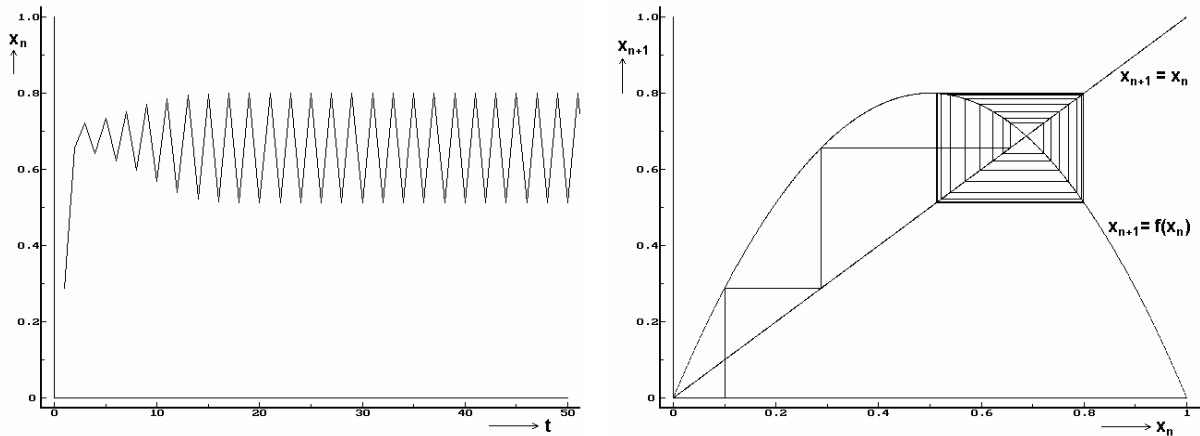


Obr.6.3 a) jeden rovnovážný bod $x_0=0 - P = 0.6; x_0 = 0.7;$

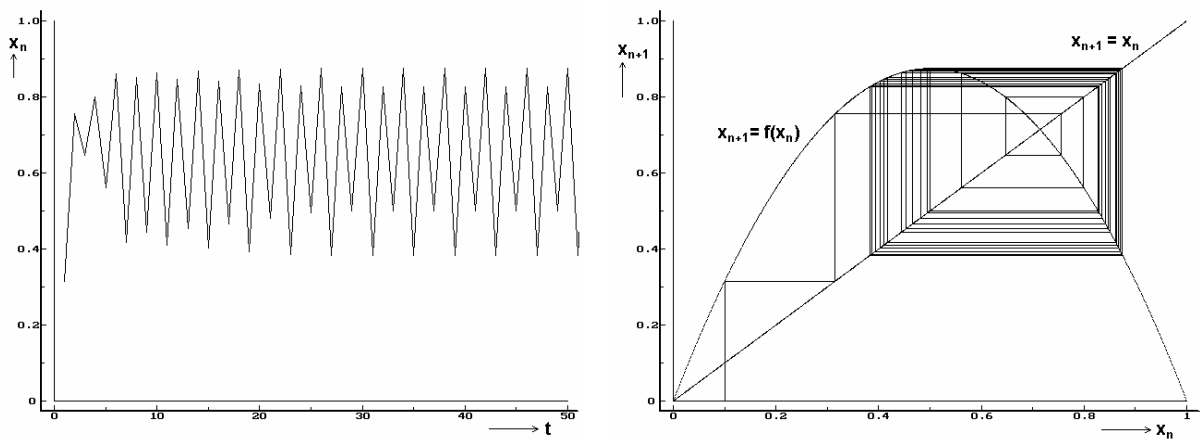
intervalu $(0,1)$ (viz obr.6.3a), existuje pouze jeden rovnovážný bod, a to $x_P = 0$. Představíme-li si, že



Obr.6.3 b) jeden rovnovážný bod $x_0=1 - 1/P - P = 2.5; x_0=0.1;$



Obr.6.3 c) periodické kmity s periodou 2 - $P=3.2$; $x_0=0.1$;

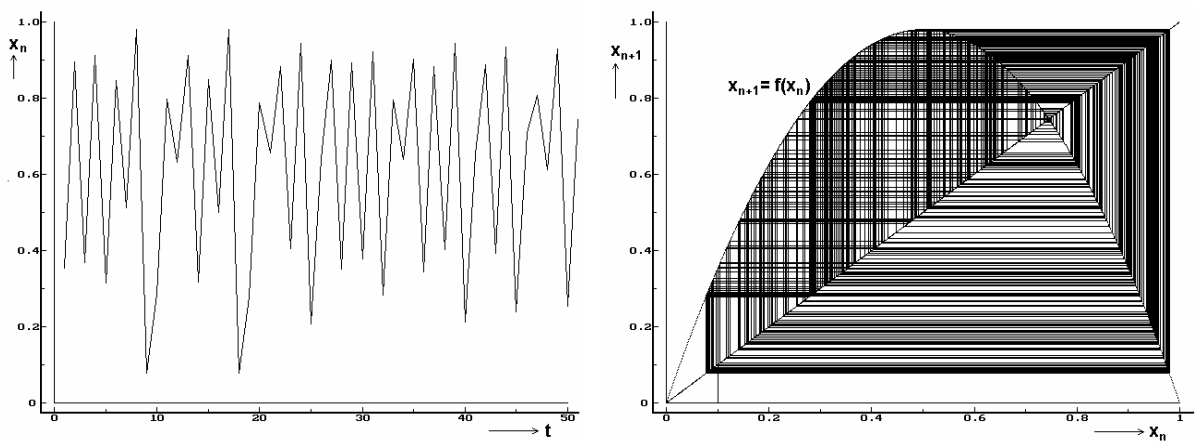


Obr.6.3 d) periodické kmity s periodou 4 - $P = 3.5$; $x_0 = 0.1$;

rovnice popisuje vývoj počtu členů jednodruhové populace, je zřejmé, že populace po určitém čase vyhyne.

Chování rovnice se zásadně mění, pokud se parametr P nachází v intervalu $\langle 1,3 \rangle$. Nyní existují dva rovnovážné body, první nestabilní $x_p = 0$ a druhý stabilní $x_p = 1-1/P$. Konvergence řešení x_n do bodu $1-1/P$ je monotónní pro $1 < P < 2$, zatímco pro P v intervalu $\langle 2,3 \rangle$ už monotónní není (obr.6.3b). Hodnocení situace pro jednodruhovou populaci může být dáno přirovnáním ke stabilizaci počtu jedinců.

K ještě zajímavějšímu řešení dojde při zvýšení parametru P na $P = 3$. Po ukončení přechodného děje z určité počáteční pozice x_0 již nemáme jeden pevný bod a stabilní řešení, ale oscilující křivku

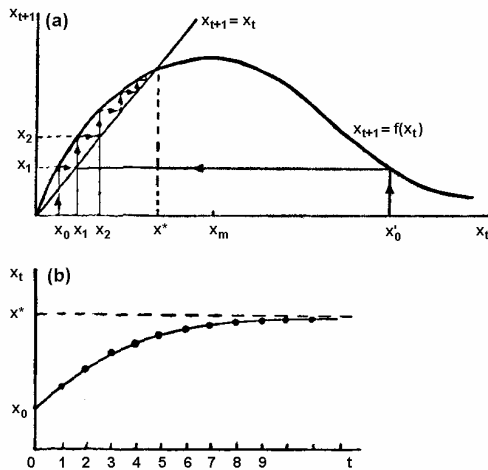


Obr.6.3 e) Chaotické chování - $P = 3.92$; $x_0 = 0.1$;

s periodou 2. Nastala tzv. *bifurkace*. Pojem *bifurkace* označuje rozdělení trajektorie řešení ve stavovém systému při proměně parametru P . Bifurkace také bývá definována jako náhlá změna dynamického chování systému. Studium změny chování systému při proměně jeho parametrů se věnuje *bifurkační teorie*. V případě logistické rovnice postupují bifurkace zdvojnásobováním periody až do velikosti parametru $P = 3,839$. Řešení přechází od rovnovážného bodu do 2-periodického, pak na 4-periodické, 8-periodické, 16-periodické atd. (obr.6.3c a obr.6.3d).

Hodnota parametru $P = 3,839$ je velmi důležitá. Při této hodnotě existuje pouze jediné řešení s periodou 3. Chování logistické rovnice pro $P > 3,839$ popisujeme jako chaotické, pro hodnoty P větší než tato hranice už neexistuje periodické kmitání, model je nadále nepředvídatelný a populace se rozvíjí bez viditelného vzoru. (obr.6.3e).

Řešení diskrétní logistické rovnice může být provedeno také graficky:



Obr.6.4 (a) Grafické znázornění rovnovážného stavu a toho, jak x_t tohoto stavu dosáhne. (b) Časový rozvoj růstu populace z (a).

Rovnovážný stav je takové řešení x^* , pro které platí

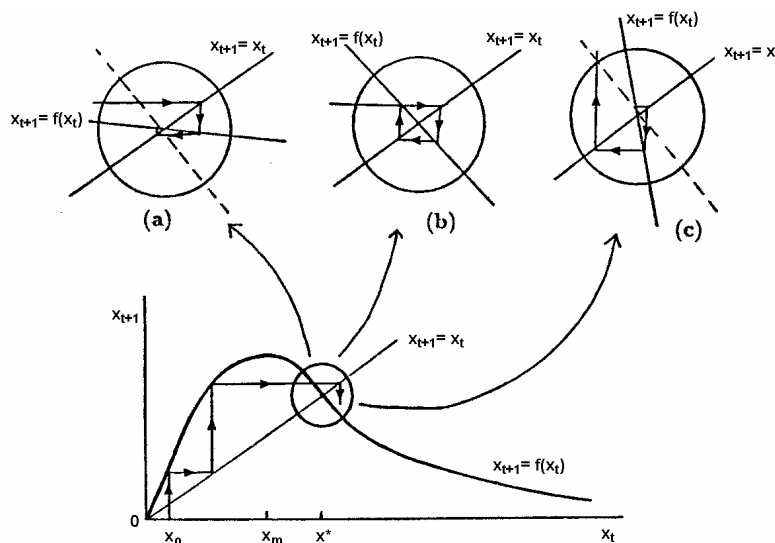
$$x^* = f(x^*) = x^* \cdot F(x^*) \Rightarrow \Rightarrow x^* = 0 \text{ or } F(x^*) = 1. \quad (6.4)$$

V grafu tento bod najdeme jako průsečík křivky $x_{t+1} = f(x_t)$ s přímkou $x_{t+1} = x_t$ (viz obr.6.4 a) a to v případě, že maximum křivky $x_{t+1} = f(x_t)$ označené jako $x_m > x^*$. Dynamický rozvoj řešení x_t dostaneme tak, že se začneme pohybovat vertikálně z bodu x_0 až do okamžiku průniku s křivkou $x_{t+1} = f(x_t)$, a tak dostaneme $x_1 = f(x_0)$. Použijeme přímkou $x_{t+1} = x_t$ s hodnotou x_1 a získáme x_2 . Postupně pokračujeme a obdržíme x_3, x_4 atd. Šipky v obr.6.4a značí dráhu řešení. Z obr.6.4b je vidět, že řešení při $t \rightarrow \infty$ monotónně konverguje do rovnovážného bodu x^* .

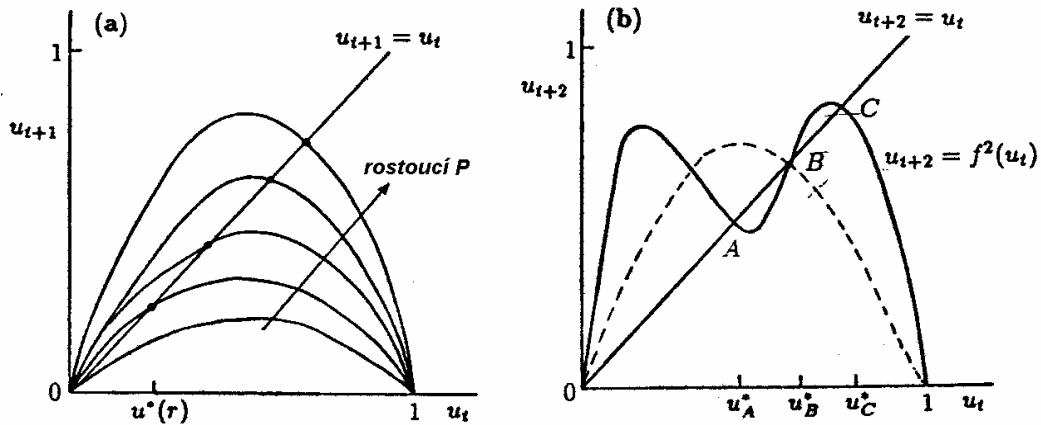
Podmínka monotónní konvergence do rovnovážného bodu je dána pomocí derivací funkce

$f(x_t)$ jako

$$0 < \left[\frac{df(x_t)}{dx_t} \right]_{x_t=x^*} = f'(x^*) < 1. \quad (6.5)$$



Obr.6.5 Lokální chování x_t v blízkosti pevného bodu kde $f'(x^*) < 0$. Zvětšené příklady zobrazují řešení pro (a) $-1 < f'(x^*) < 0$ se stabilním x^* , (b) pro $f'(x^*) = -1$, kde x^* je neutrálně stabilní a (c) pro $f'(x^*) < -1$ a x^* je s rostoucími oscilacemi nestabilní.

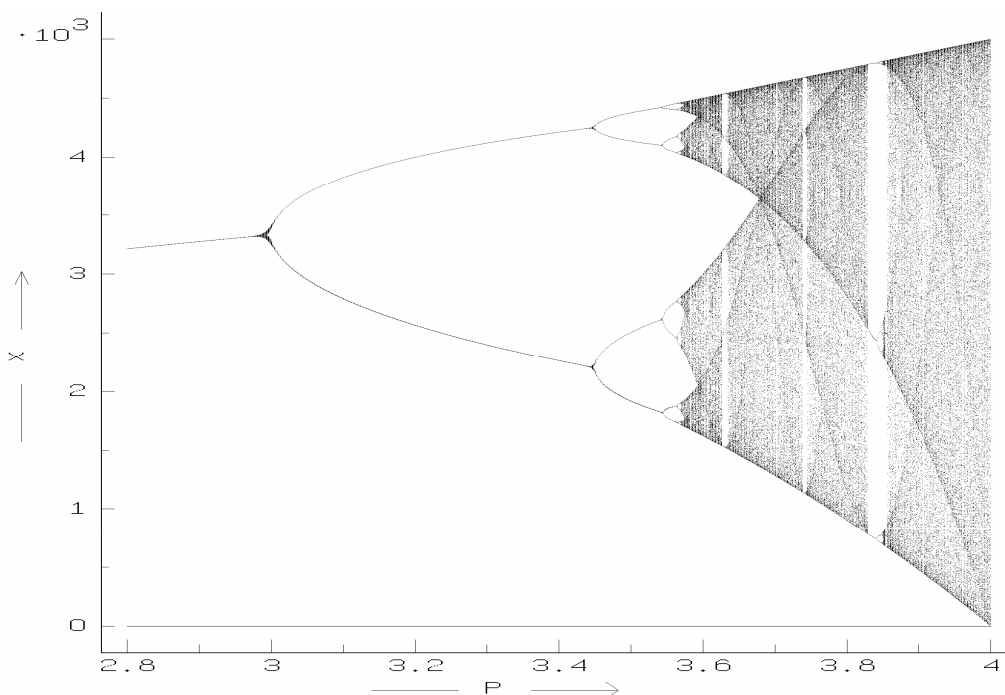


Obr. 6.6 (a) První iterace funkce $u_{t+1} = P \cdot u_t(1 - u_t)$ s rovnovážným řešením $u^* = (P-1)/P$, (b) Druhá iterace $u_{t+2} = f^2(u_t)$ jako funkce u_t pro $P = 3 + \varepsilon$, kde $0 < \varepsilon \ll 1$.

Přiblížení stabilního a nestabilního grafického řešení rovnice je znázorněno v obr.6.5. Řekněme, že funkce $f(x_t)$ má rovnovážný bod $x^* > x_m$. Dynamické chování řešení velmi závisí na geometrii bodu průniku křivek v bodě x^* , jak je vidět ze zvětšených příkladů v obr.6.5. Platí-li $-1 < f'(x^*) < 0$, příklad (a), je řešení stabilní a kmitání systému se časem zmenšuje až do dosažení pevného bodu. V případě (b), kdy $f'(x^*) = -1$ je x^* neutrálně stabilní a řešení vykazuje periodické oscilace. Tento rovnovážný stav je nestabilní a i malá porucha jej může převést buď do stabilního řešení (a) nebo do nestabilního řešení (c), které platí pro $f'(x^*) < -1$.

Stejnou grafickou procedurou je možné zkoumat jednotlivá řešení při proměně kontrolního parametru P . V obr.6.6 je zobrazena proměna křivky funkce $u_{t+1} = P \cdot u_t(1 - u_t)$ i pro druhou iteraci a je z ní zřejmé, že stabilních řešení dosáhneme graficky stejným způsobem jako v případě obr.6.5. V obr.6.6b existují kromě nulového rovnovážného stavu další tři rovnovážné body A, B a C, z nichž A a C jsou stabilní, bod B je nestabilní. Se zvyšováním kontrolního parametru se zvyšuje počet rovnovážných bodů a v systému dochází ke zdvojení periody.

Bifurkační diagram získáme opakováním iterace rovnice (5.54) s proměnným parametrem P (obr.6.7). Výsledné počty členů populace po skončení přechodného děje jsou zobrazeny v závislosti



Obr. 6.7 Bifurkační diagram logistické rovnice. Vertikální osa x ukazuje počet členů populace v závislosti na parametru P zaneseném v horizontální ose ($2,8 < P < 4$).

na parametru P . Pro $P < 3$ existuje pouze jeden pevný bod $x_P = 1-1/P$, při hodnotě $P = 3$ začíná perioda zdvojení. Periody zdvojení nad 16 nejsou kvůli omezenému rozlišení grafu viditelné. Chaos začíná v pásmu, kde se jednotlivé tečky jeví náhodně rozmístěné. Dokonce i v chaotickém režimu se objevuje určitý vzor, pásmo chaotického chování je proloženo vertikálními pruhy. Je překvapivé, že už tak jednoduchý model chaosu dokáže představit mnoho různých druhů chování.

6.6 UNIVERZÁLNOST CHAOSU

Jednou z důležitých vlastností chaosu je jeho *univerzálnost*. Kdyby se každý nelineární dynamický systém choval specifickým způsobem a mezi jednotlivými typy chování systémů by nebyla žádná souvislost, studium nelineárních systémů a chaosu by bylo jen odvětvím aplikované vědy a nedokázalo by stanovit obecné principy. Základ vědy je tvořen právě obecnými principy a zákonitostmi a tyto zákonitosti umožňují rozvoj praktických aplikací. Základní vlastnosti chaosu jsou nezávislé na typu studovaného systému a projevují se v systémech fyzikálních, chemických i biologických. A právě tato obecnost učinila z teorie deterministického chaosu interdisciplinární obor vědy.

V předchozí kapitole byl popsán model růstu jednodruhé populace. Pozornější čtenář si všiml, že oblast pravidelného chování systému je spojena s chaotickou oblastí posloupností bifurkací (Obr.6.4). Popišme posloupnost bifurkačních bodů jako $\{A_1, A_2, A_3 \dots A_n\}$. Mitchell J. Feigenbaum objevil, že vzdálenosti mezi po sobě následujícími bifurkačními body A_n mají obecně poměr

$$\delta_n = \frac{A_n - A_{n-1}}{A_{n+1} - A_n} . \quad (6.6)$$

Feigenbaum zjistil, že tento poměr je neměnný pro všechny hodnoty n a pro velká n dosáhl čísla stejného pro všechna zobrazení s parabolickým tvarem charakteristiky poblíž své maximální hodnoty (příkladem je diskretní logistická rovnice). Toto číslo bylo pojmenováno Feigenbaumovo delta:

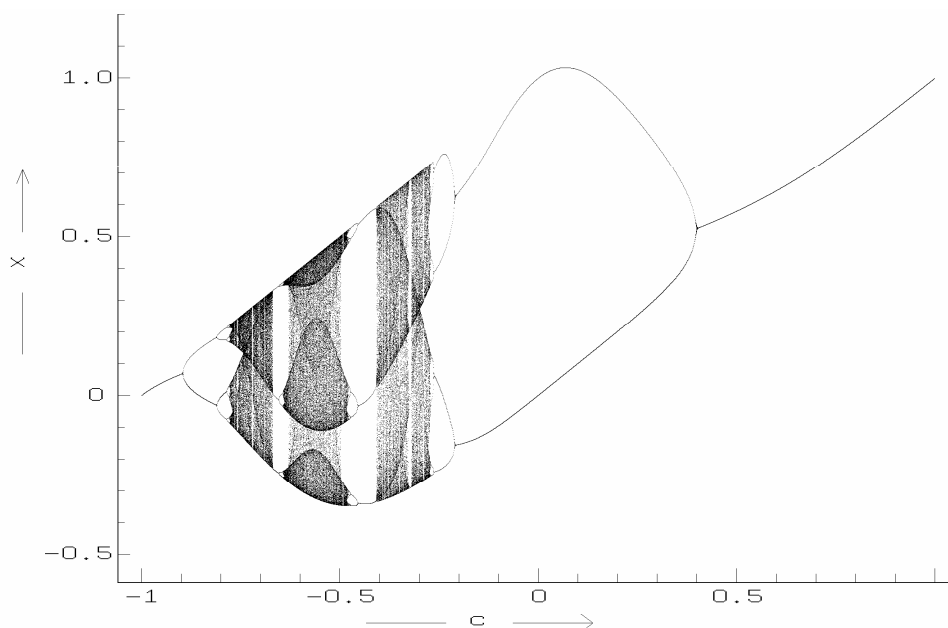
$$\delta = \lim_{n \rightarrow \infty} \delta_n = 4,6692016 . \quad (6.7)$$

Jednotlivé body bifurkace reprezentují konvergentní posloupnost s limitou v A_∞ :

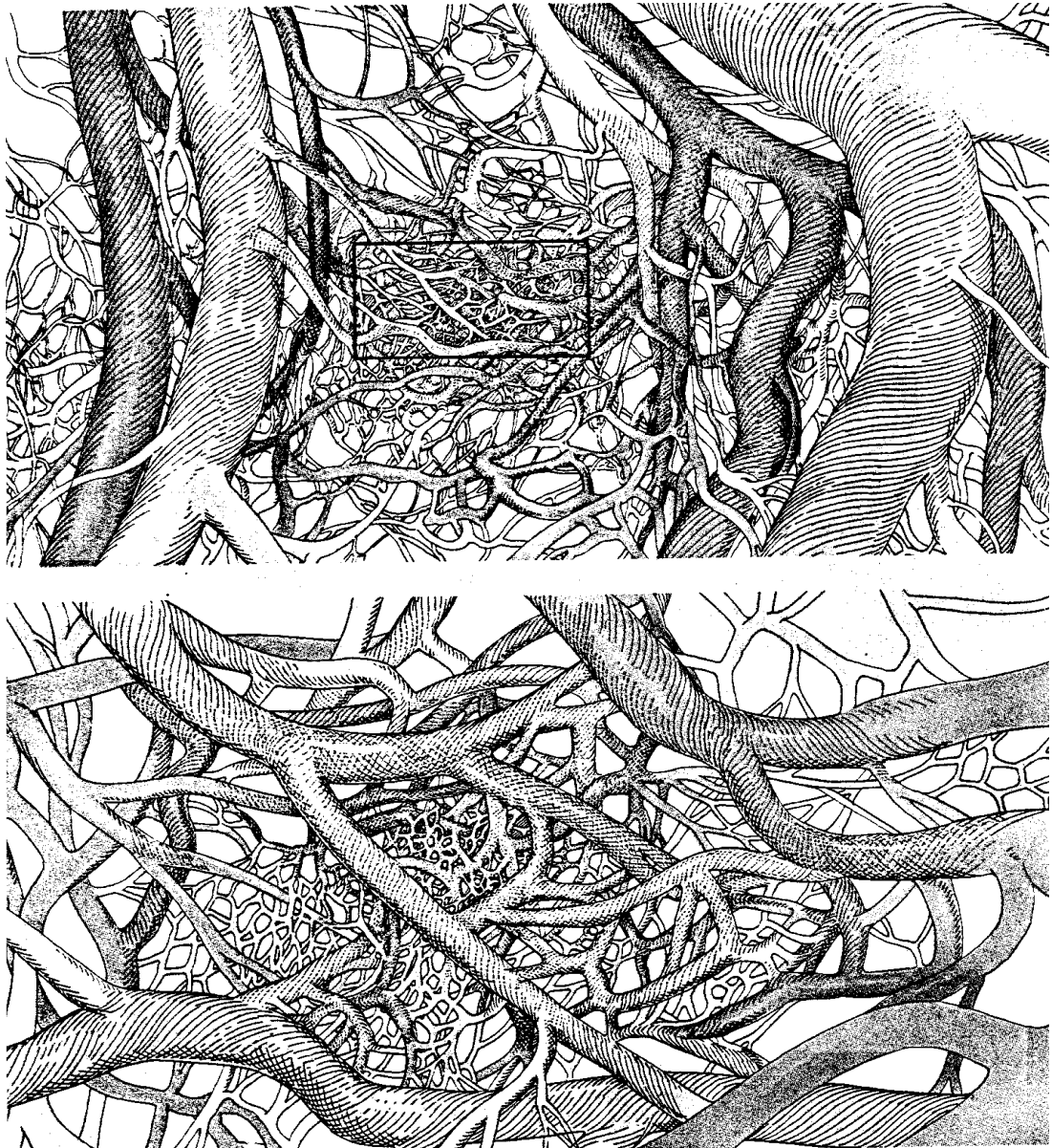
$$A_n = A_\infty - \text{const} \cdot \delta^n, \quad \text{kde } \text{const}_\infty = 2.5029... \quad (6.8)$$

Landorf dokázal univerzálnost této vlastnosti pro mnoho dynamických systémů popsaných funkcí $f: \langle 0,1 \rangle \rightarrow \langle 0,1 \rangle$ s bifurkacemi zdvojením periody.

Další důležitou vlastností chaotických systémů je jejich *soběpodobnost*: Část systému při zvět-



Obr.6.8 Bifurkační diagram Gausova zobrazení $x_{n+1} = e^{-bx_n^2} + c$ s parametrem $b=7.5$ a počáteční podmínkou $x_0=0$ – typický příklad univerzálnosti a bifurkace pomocí zdvojení periody



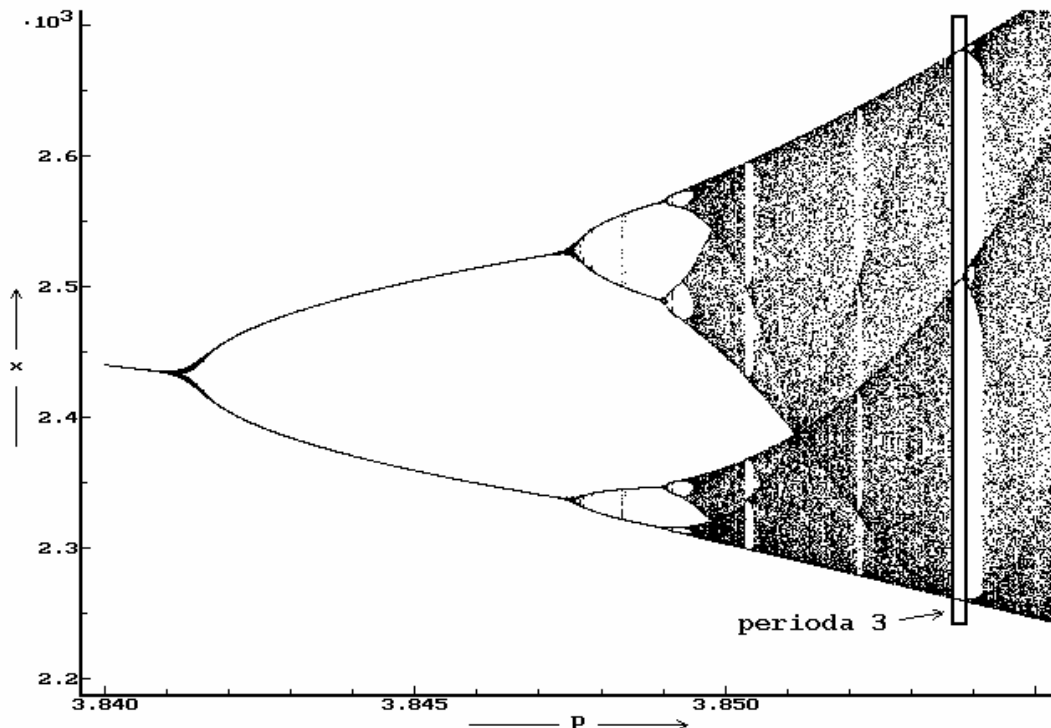
Obr.6.9 Soběpodobná struktura koronárních arterií. Dolní obr. představuje zvětšeninu výřezu horní oblasti. Bez přiloženého měřítka není rozpoznatelné aktuální zvětšení obrazu.

šení vypadá podobně jako původní celek. Typický příklad soběpodobnosti je na obr.6.7 a obr.6.10. Na obr.6.7 je bifurkační diagram pro diskrétní logistickou rovnici (5.54) a na obr.6.10 je zvětšená verze malé oblasti obr.6.7. Diagram znázorňuje posloupnost zdvojování periody vedoucí k chaosu a uvnitř oblasti chaosu se nachází další oblast zdvojování periody.

Proč je soběpodobnost důležitou vlastností chaotických systémů? Pokud geometrická struktura je soběpodobná, nemá vlastní měřítko velikosti. Pozorováním jedné části nepoznáme, jak velké zvětšení používáme. Mnoho vlastností geometrické struktury je nezávislých na detailech modelu, který jim dal vzniknout. Důležitou vlastností je i univerzálnost cest vedoucích k chaotickému chování.

6.7 RŮZNÉ CESTY VEDOUcí K CHAOSU

Studium různých systémů ukázalo, že všechny tyto systémy vykazují *univerzálnost způsobů přechodu z pravidelného na chaotické chování*. Systém mění své chování z pravidelného (stacionárního nebo periodického) na chaotické při pomalé změně kontrolních parametrů. Použitím slova pomalá změna zdůrazňujeme zájem o stálé a ne přechodné chování systému. Po každé změně kontrolního parametru musí dojít k odeznění přechodného děje a ustálení v novém stavu systému.



Obr.6.10 Zvětšený výsek oblasti z obr. 6.7. Soběpodobnost bifurkačního diagramu je naznačena existencí dalšího okna s 3-periodickým chováním uprostřed oblasti chaosu.

Přechody k chaosu mohou být rozděleny do několika obecných skupin. Jakmile zjistíme, jaký typ přechodu k chaosu vykazuje studovaný systém, umožní nám to provést kvalitativní i kvantitativní předpověď o způsobu přechodu do chaotického stavu. Situace není ale tak prostá. Jeden systém může vykazovat více různých typů přechodu k chaosu pro různé hodnoty kontrolních parametrů a není snadné zjistit, jaký typ přechodu se vyskytne pro určité hodnoty parametrů v systému. Přechody k chaosu rozdělujeme do dvou velkých základních skupin, popsaných v tab.6.1.

V prvním typu přechodu prostřednictvím lokálních bifurkací se systém v určitém intervalu hodnot parametrů chová periodicky. Při změně kontrolního parametru se periodické chování ztrácí a nastupuje chování chaotické. V druhém typu přechodu prostřednictvím globálních bifurkací je dlouhodobé chování systému ovlivněno nestabilními pevnými body nebo nestabilními periodami a také jedním či více atraktory. Při změně kontrolního parametru se přechodné trajektorie stávají čím dál tím složitějšími a vytváří přechodné chaotické chování. Toto přechodné chaotické chování trvá velmi dlouho a systém se stává chaotickým.

I. Prostřednictvím lokálních bifurkací

- A. Perioda zdvojení
- B. Kvaziperiodický přechod
- C. Přerušovaný přechod

II. Prostřednictvím globálních bifurkací

- A. Chaotické přechody
- B. Krize

Tab.6.1 Způsoby přechodů k chaosu

Přechod k chaosu prostřednictvím periody zdvojení začíná periodickým chováním systému. Při změně parametru se limitní cyklus stává nestabilní a nastane bifurkace zdvojením periody. Při dalších změnách parametru se stane nestabilním i 2-periodické chování a objeví se chování 4-periodické. Proces zdvojení periody pokračuje až do okamžiku, kdy je perioda nekonečná a trajektorie systému se již nikdy neopakuje.

Kvaziperiodický přechod k chaosu začíná opět limitním cyklem. Při změně kontrolního parametru se v chování systému objeví druhá periodicitu. Pokud poměr první a druhé frekvence oscilací není racionální, pohyb je kvaziperiodický. Za určitých okolností se při následující změně kontrolního parametru systém přesune do chaotického režimu.

Přerušovaný přechod k chaosu je charakterizován dynamikou, ve které je téměř periodické chování přerušováno nepravidelnými stavy chaosu. Při změně kontrolního parametru se chaotické chování posiluje a vyskytuje častěji až chování systému přejde do plně chaotického.

Krise popisuje speciální příklad bifurkačního chování, kdy při změně kontrolního parametru dojde k náhlému objevení chaotického atraktoru a 'spádnice' atraktoru nebo změně jejich rozměrů.

6.8 CHAOS V BIOLOGICKÝCH SYSTÉMECH

S rozvojem studia chaosu začalo být nelineární chaotické chování objevováno v mnoha systémech, a to i v systémech biologických. Zjistilo se, že většina přírodních jevů je svou povahou nelineární a že lineární modely původně používané k jejich popisu byly pouhým zjednodušením skutečnosti. Složitější modely nelineární dokáží lépe vystihnout chování studovaného systému a vysvětlují nepravidelnosti nepostižitelné lineárními metodami. Nelineární chaotické chování bylo zkoumáno u mnoha biologických systémů a zde jsou uvedeny některé příklady.

6.8.1 SPIRÁLNÍ VLNY V SRDEČNÍ TKÁNI.

Pozorování spirálních vln v srdeční tkáni slouží jako důležitý ukazatel zdraví srdeční tkáně. U zdravého srdce je srdeční rytmus udáván sinusovým uzlem. V případě některých srdečních arytmií závisí srdeční frekvence na době, za jakou proběhne vlna akčního potenciálu ve vodivém kanálu. Někdy se stane, že excitované srdeční buňky se nestačí vrátit do klidového stavu a jsou vybuzeny předčasně. Takto narušený chod převodní soustavy srdce může vytvořit spirální vlny a znemožnit správné funkci srdce. Lékaři jsou přesvědčeni, že tento typ chování srdeční tkáně je zodpovědný za některé potencionálně smrtelné srdeční arytmie jako například ventrikulární fibrilaci. Spirální vlny byly také pozorovány v dalších biologických systémech např. v modelu agregace kalových forem nebo v oscilacích množství Ca^{2+} v neoplozených vaječných buňkách obojživelníků.

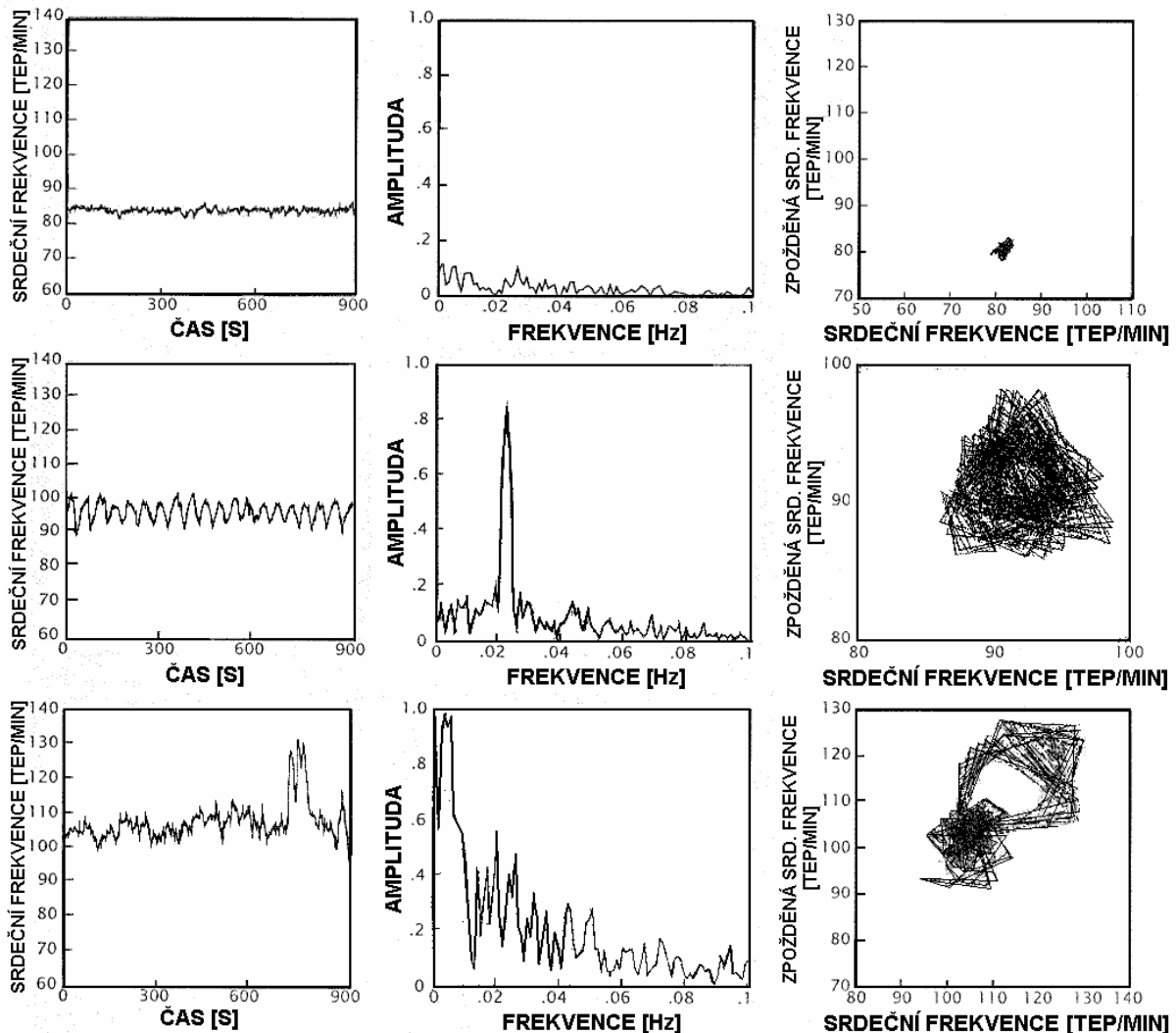
6.8.2 CHAOS V SIGNÁLU SRDEČNÍHO RYTMU.

V počátcích studia chaosu v biologických systémech fyziologové předpokládali, že chaotické chování se bude vyskytovat především při poruchách biologických systémů a že obvyklé chování systému bude ovlivněno principem homeostázy, který může být definován takto: *Fyziologické systémy fungují tak, aby snížily proměnnost svého chování a trvale se snaží vrátit do určitého pevného stavu.* Podle této teorie by se měly všechny fyziologické parametry včetně srdečního rytmu vrátit po jakémkoliv poruše do rovnovážného stavu. Princip homeostázy naznačoval, že proměny fyziologických parametrů jsou pouze přechodným dějem reagujícím na vlivy prostředí.

Výsledky výzkumu srdečního rytmu ukazují, že pravdou je opak. Srdeční rytmus zdravých osob se jeví jako nepravidelný a na první pohled úplně náhodný. Při analýze vlastností takového signálu se zjistilo, že je soběpodobný a že jeho trajektorie ve stavovém prostoru vykazuje vlastnosti chaotických systémů. Toto zjištění znamená, že srdeční rytmus je proměnný i bez jakýchkoliv vnějších stimulů a k určitému rovnovážnému stavu nesměruje.

Mezi základní metody zkoumání srdečního rytmu patří rekonstrukce histogramu okamžitých frekvencí srdečního rytmu, výpočet Fourierova spektra a rekonstrukce atraktoru signálu ve 2-rozměrném stavovém prostoru. Analýza signálu 24-hodinového záznamu srdečního rytmu z Holterova monitoru pro výzkum náhlé srdeční smrti ukázala, že pro srdeční rytmus zdravého jedince je typické nelineární nepředvídatelné chování se složitým portrétem trajektorie ve stavovém prostoru a širokým Fourierovým spektrem. Mechanismus proměnnosti srdečního rytmu je zapříčiněn nervovým systémem a stálým přetahováním sympatické a parasympatické stimulace srdečního řídicího mechanismu. Parasympatická stimulace snižuje srdeční frekvenci, sympatická stimulace ji naopak zvyšuje. Výsledkem této stálé nerovnováhy je chaotické kolísání srdečního rytmu u zdravých osob. U osob náchylných k náhlé srdeční smrti se zjistilo, že jejich srdeční rytmus se v posledních dnech před zástavou často zperiodizoval a někdy dosáhl i určité konstantní frekvence (obr.6.11). Zdá se, že řídicí mechanismus přešel z chaotického chování do limitního cyklu a rovnovážného stavu.

Proč by srdeční rytmus měl vykazovat chaotickou dynamiku? Chaotické chování nabízí mnoho výhod: Chaotické systémy pracují za širokého rozsahu podmínek a jsou proto adaptibilní a flexibilní.



Obr. 6.11 Signál srdečního rytmu a jeho analýza. Levý sloupec obsahuje časovou posloupnost signálu srdečního rytmu, prostřední sloupec obsahuje spektrum signálu, v pravém sloupci je zanesena trajektorie signálu ve stavovém prostoru. **Horní řada** ukazuje téměř konstantní signál s velmi nízkou variabilitou, plochým spektrem bez periodických vrcholů a jedním rovnovážným bodem ve stavovém prostoru. Tento signál byl změřen pacientovi 16 hodin před srdeční zástavou. **Prostřední řada** ukazuje srdeční signál pacienta 8 dní před srdeční zástavou. Srdeční rytmus je periodický, což je vidět jedním vrcholem ve spektru signálu a trajektorií ve stavovém prostoru, která naznačuje chování limitním cyklem. **Dolní řada** ukazuje srdeční rytmus zdravého člověka. Tento signál vypadá jako náhodný se širokou spektrální charakteristikou a trajektorií, která vypadá jako podivný atraktor.

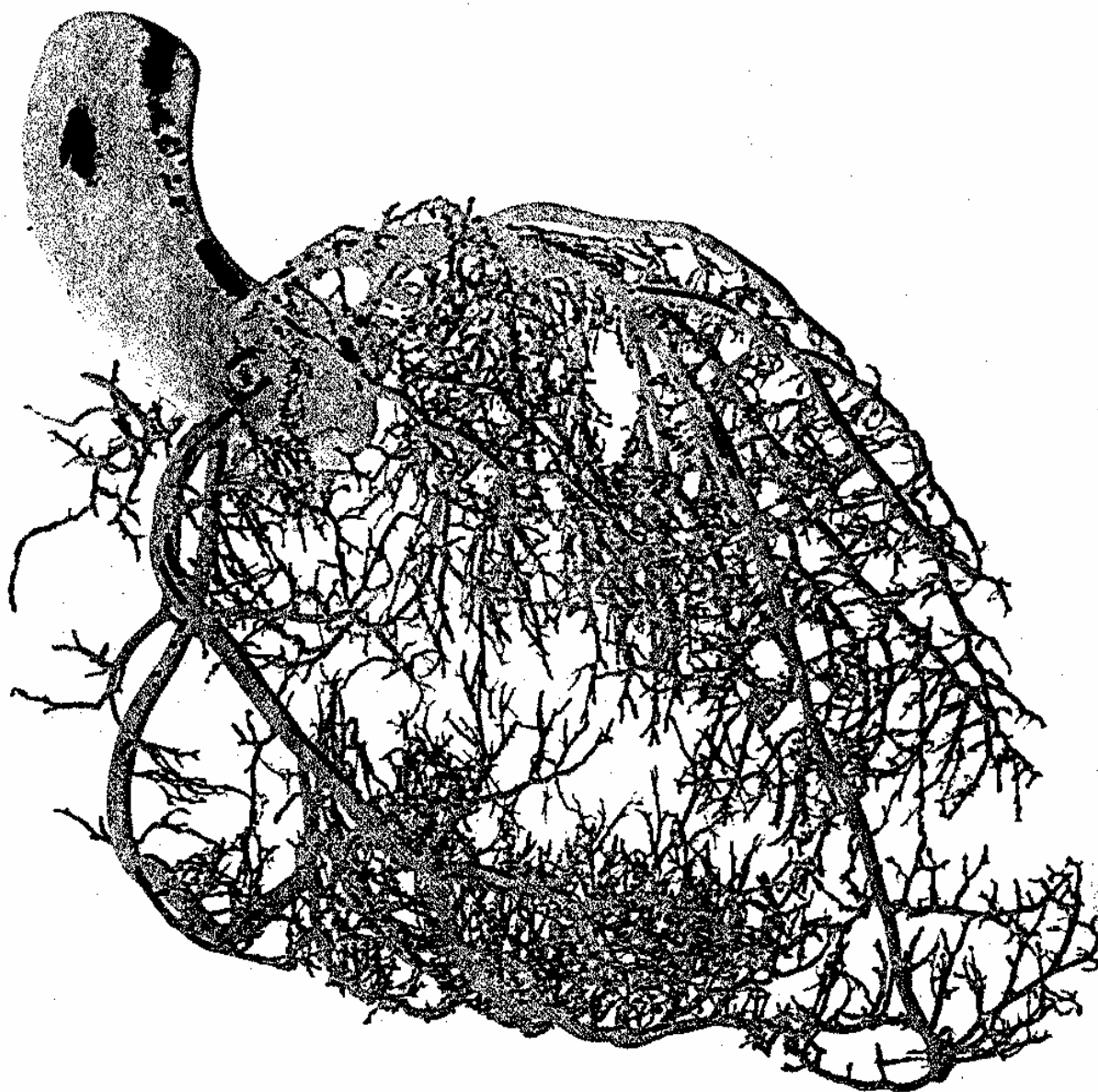
Tato pružnost dovoluje systémům vyrovnat se s nutností nepředpověditelnosti a změn životního prostředí. Srdeční rytmus osob náchylných k náhlé srdeční smrti vykazuje často sníženou celkovou proměnnost anebo výskyt nezvyklých periodických oscilací.

6.8.3 FRAKTÁLY V BIOLOGICKÝCH SYSTÉMECH.

S nelineární dynamikou je nedílně spjata fraktální geometrie. Fraktály byly objeveny Benoitem B. Mandelbrotem z výzkumného centra IBM a v přírodě se nachází téměř všude, od obrysů mořského pobřeží, atmosféry a geologických zlomů až po přírodní útvary jako skalní formace, keře, stromy nebo mraky. Matematická definice fraktálu by nám mnoho neřekla, proto raději popíšeme jejich vlastnosti. Fraktál se skládá z geometrických částí různé velikosti a orientace, ale jednoduchého tvaru. Jeho základní vlastností je *soběpodobnost* (obr. 6.9). Při různých zvětšeních koronárního systému rozeznáváme menší a menší tepny a tepénky až po nejmenší vlásečnice. Zatímco po určité úrovni zvětšení se větvení přírodního fraktálu zastavuje, idealizovaný fraktál má nekonečné detaily. Podobným typem fraktálu je systém neuronů. Při různých zvětšeních se v mikroskopu objeví neurony, dendrity, větší větve, menší větve na větších atd. Bez znalosti zvětšení nemůžeme rozhodnout, co je celek a co je pouze malý výřez z původního obrazu.

Další vlastností fraktálů je jejich *neceločíselná dimenze*. Co to znamená? U běžných geometrických útvarů se měří délka, plocha či objem. V případě fraktálů je však délka nekonečná. Pokud se někdo pokusí měřit délku fraktálu v nějakém měřítku, určité detaily budou vždy jemnější než kdy může být přesnost měření. Při vyšším rozlišení měřicího přístroje délka fraktálu roste. Stačí se podívat na příklad z obr. 6.13. Čím větší zvětšení mikroskopu použijeme pro zjištění vnitřní délky tlustého střeva, tím delší výsledek naměříme. V extrémním případě bychom se dostali až na velikost jednotlivých molekul.

Jak tedy na dimenzi? Fraktály nemají celočíselnou dimenzi, ale frakční, tzv. zlomkovou. Hladká eukleidovská přímka vyplní přesně jednorozměrný prostor, ale fraktální čára se rozlije přes ni do dvou dimenzionálního prostoru. Fraktální čára, např. obrys pobřeží, má proto dimenzi mezi jednou a dvěma. Podobně má fraktální struktura horského pohoří dimenzi mezi dvěma a třemi. Větší dimenze fraktálu odpovídá větší šanci, že daná oblast prostoru obsahuje část fraktálu.



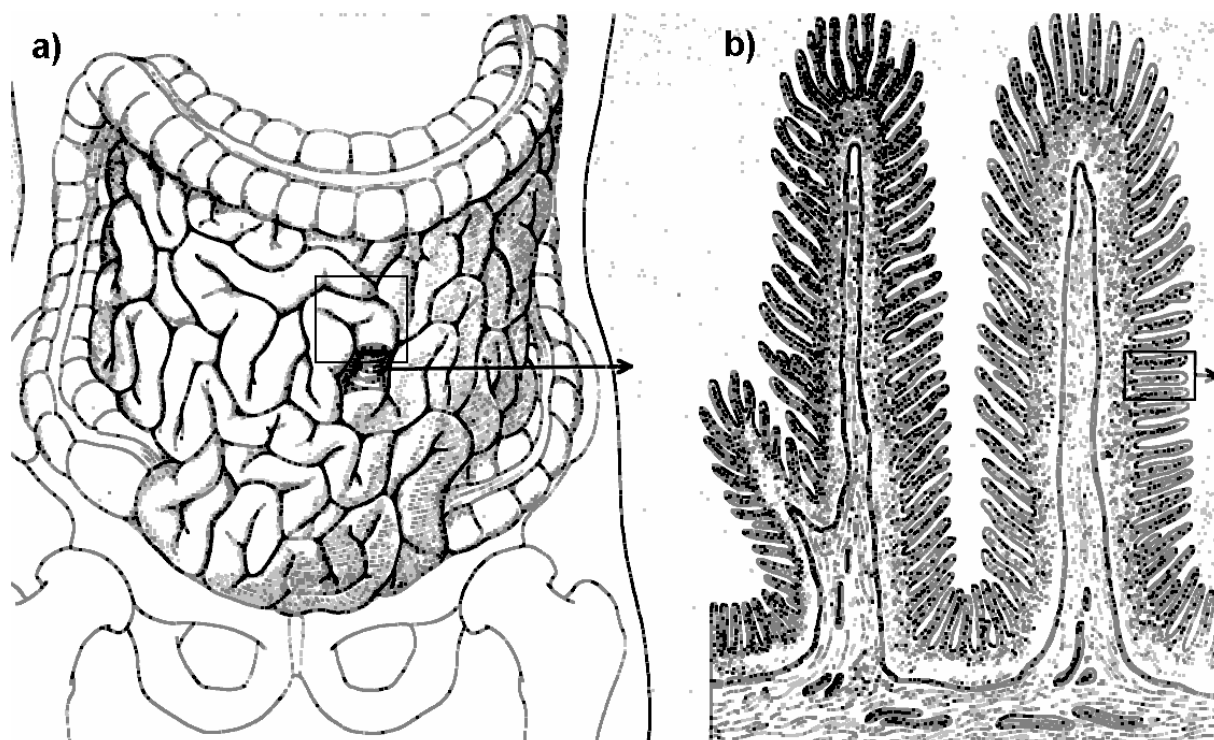
Obr. 6.12 Fraktální struktura koronárních arterií srdce. Větvení není náhodné, ale může být popsáno matematickou funkcí.

V lidském těle se fraktální struktury vyskytují v sítích cév, nervech a kanálcích. Většina podrobně studovaných fraktálů v těle je systém trubic, např. těch, které transportují vzduch do plic a zase zpátky. West a Goldberger provedli detailní měření délek a průměrů trubic v této nepravidelné síti

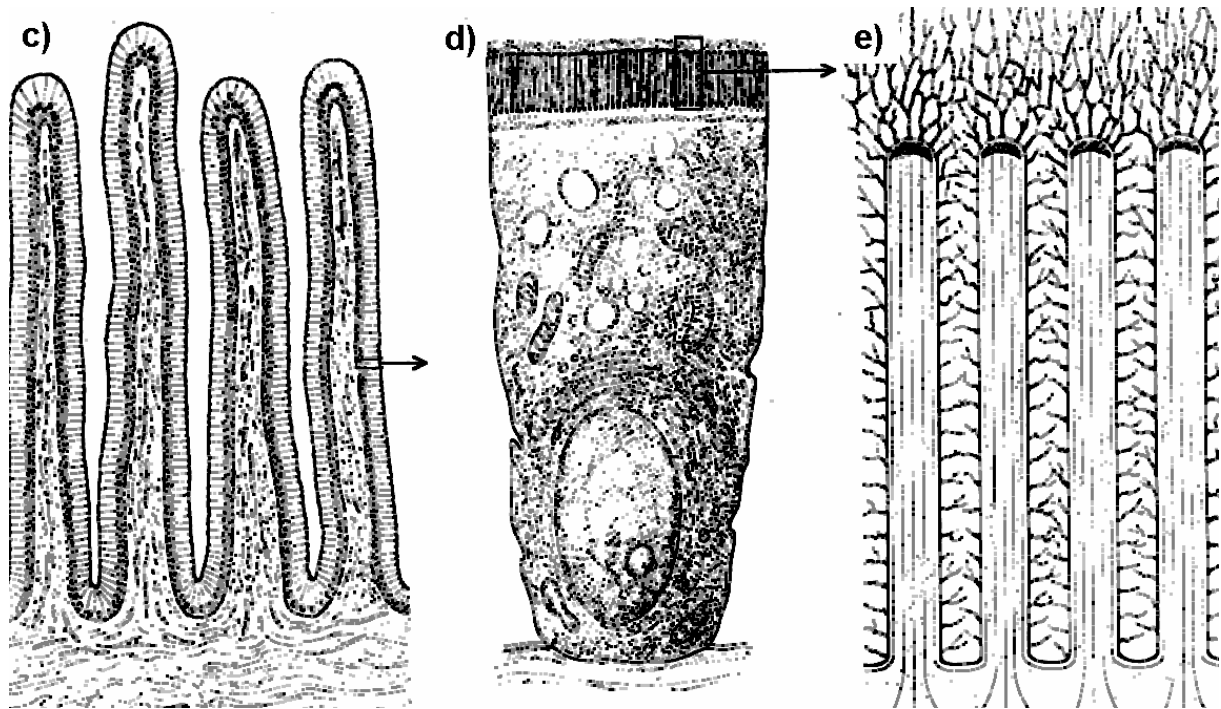
vzdušných kanálů a porovnali tato měření z částí plic lidí a některých jiných savců. Navzdory jemným rozdílům zjistili, že typ měřítka předpovídá dimenzi fraktálu. U mnoha dalších orgánových systémů nebyla fraktální dimenze doposud identifikována. Hans van Beek a James B. Bassingthwaighe použili fraktální geometrii k vysvětlení anomálií krevního toku v modelu zdravého srdce. Přerušeni tohoto krevního toku může vyvolat infarkt myokardu. Fraktální struktura v srdci se nalézá také ve vrstvách tkáňových vláken připojených k srdci např. úponků mitrálních a trikuspidálních chlopní k odpovídajícím svalům. Pokud se struktura těchto tkání poškodí, tak může být krev vyvrhována zpět z komor zpátky do síně a následuje překrvění srdce a srdeční porucha. Fraktální architekturu má také větvení Hisova - Purkyňova systému, který slouží k převodu elektrického signálu ze síně do komor.

Z jakého důvodu vykazuje tak mnoho orgánových systémů fraktální strukturu? Objevuje se několik anatomických a fyziologických vysvětlení. Fraktální větve nebo lomy výrazně zvětšují povrchovou plochu vhodnou pro absorpci (například střevní výstelka), rozkládání a skládání (pomocí krevních cév, plicních trubic a žlučvodů) a zpracování informace (pomocí nervů). Fraktální struktury jsou díky své redundanci a nepravidelnosti robustní a odolné vůči zranění. Srdce může plynule pumpovat s relativně minimální mechanickou dysfunkcí navzdory velkému poškození Hisova – Purkyňova převodního systému.

Fraktální struktury vznikají v lidském těle z pomalé dynamiky embryonálního vývoje a evoluce. K jejich generování je potřeba minimum informací a přitom přinášejí maximální biologickou odolnost organismu. Můžeme se proto domnívat, že fraktální struktura prošla evolučním vývojem jako nejvhodnější kandidát pro stabilní, dynamicky přizpůsobivou a prostředí odolnou metodu stavby určitých orgánů. Fraktální stavbu vykazují i keře a stromy a měření ukázalo, že každý druh má svou identickou fraktální dimenzi, kterou dodržuje při větvení, tloušťkách kmene a rozložení menších větví, stejně tak jako rozložení kořenů, kořínků až po drobné vlásečnice.



Obr. 6.13 Fraktální struktura výstelky tlustého střeva – (a) první úroveň přiblížení, (b) malý výřez v vnitřní stěny



Obr 6.13 Fraktální struktura výstelky tlustého střeva – (c) další zvětšení části vnitřní stěny, (d) další úroveň zvětšení, (e) největší úroveň detailu.

6.8.4 CHAOS V EKG SIGNÁLU

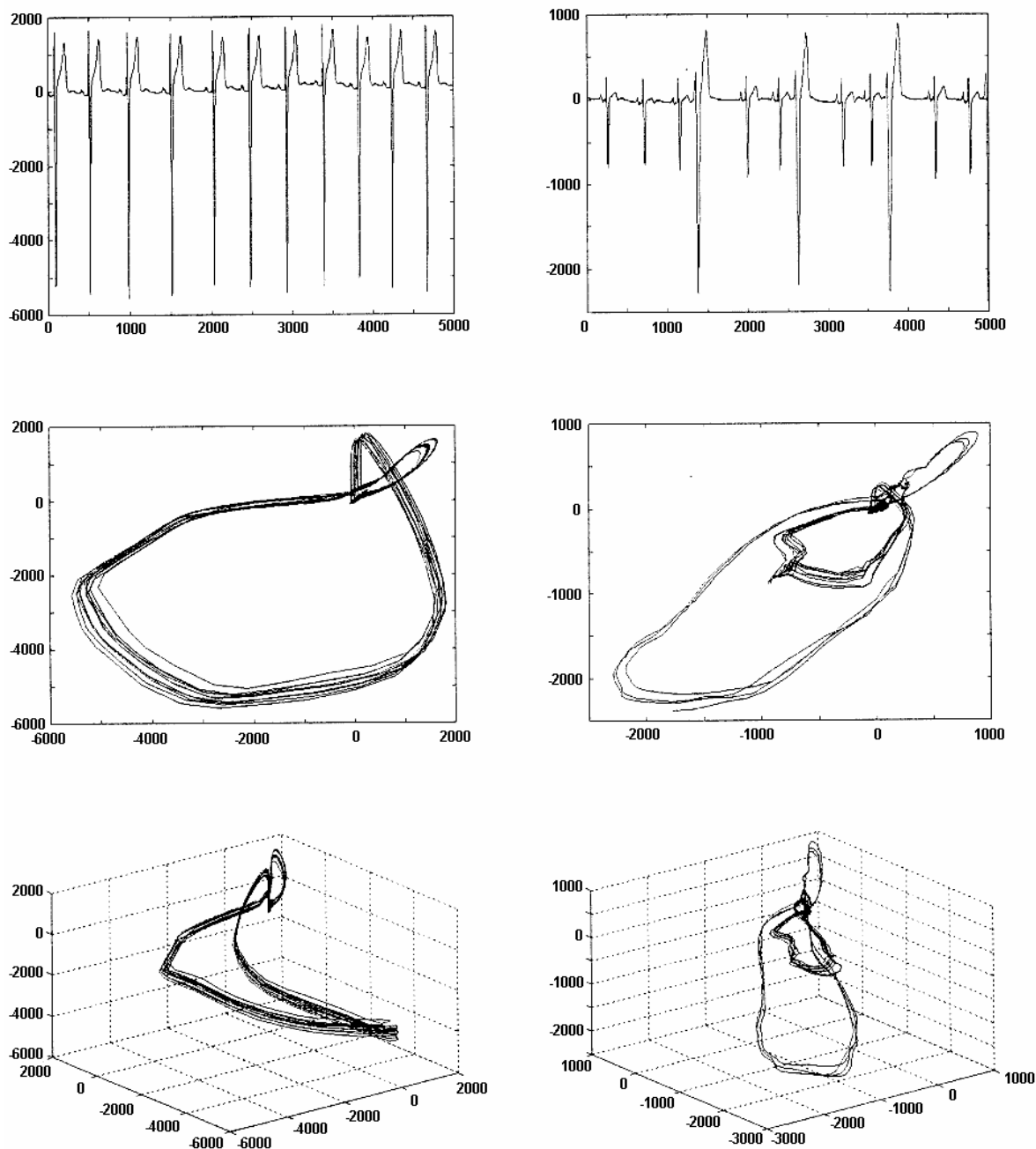
EKG signál je signál vznikající při elektrické činnosti srdce. Popisuje procesy šíření vzruchu srdeční tkání. Protože signál srdečního rytmu vykazuje chaotické chování (viz kap.6.8.2), začaly se zkoumat i další signály související se srdeční činností a EKG je právě jedním z nich.

Prvním krokem při popisu EKG signálu je rekonstrukce dvourozměrného a třírozměrného atraktoru ve stavovém prostoru. Z jednorozměrného změřeného signálu $\{x_i\}$ rekonstruujeme pomocí Takensovy metody zpoždění N -rozměrný signál

$$\{x_i^N\} = \{x_i, x_{i+\tau}, x_{i+2\tau}, \dots, x_{i+(N-1)\tau}\}, \quad (6.10)$$

kde τ je vhodné časové zpoždění, brané jako celočíselný násobek vzorkovací periody signálu. N se nazývá vnořená dimenze a udává nejmenší počet nezávislých proměnných, které jsou třeba k jednoznačnému popisu signálu. Rekonstruovaný signál je reprezentován atraktorem v N -rozměrném prostoru. V příkladu z obr.6.14 byla použita dimenze $N = 2$ a $N = 3$ a časové zpoždění $\tau = 10$ (~20ms). V levém sloupci je signál zdravé osoby, pravý sloupec obsahuje analýzu signálu osoby s bigemií. Z 2D a 3D rekonstrukce atraktoru zdravé osoby je vidět, že EKG je periodický děj, ve kterém se opakuje stejný vzor s drobnými posuny celého běhu ve stavovém prostoru. V případě bigemie jsou vidět dva typy atraktorů, jeden klasický a jeden extrasystolický a signál přechází z jednoho typu chování do dalšího.

Dalším krokem analýzy bylo určení dimenze EKG signálů. Z testovacích experimentů vyplynulo, že normální signál má nejmenší hodnotu korelační dimenze (2,1 - 2,8) a ta se zvyšuje se zvyšováním patologie v srdci (3,2 - 4,6). Hodnota dimenze není celočíselná, což podporuje domněnku o chaotickém chování srdce, ale dosud nebyl vytvořen model, který by komplexně odhalil dynamické souvislosti vzniku chaotického chování v srdci. Dosud také nebylo ověřeno, zda existuje nějaký vztah mezi vypočtenou dimenzí změřeného signálu a určitým typem choroby nebo mezi dimenzí a věkem měřené osoby.



Obr. 6.14 Rekonstrukce atraktoru v 2D a 3D prostoru. **Levý sloupec** zobrazuje signál zdravé osoby, **pravý sloupec** zobrazuje signál osoby s trigeminií (typ pravidelných extrasystol). V horní řadě je časová posloupnost změřeného EKG signálu, prostřední řada obsahuje 2D rekonstruovaný atraktor a v dolní řadě jsou 3D rekonstrukce atraktorů

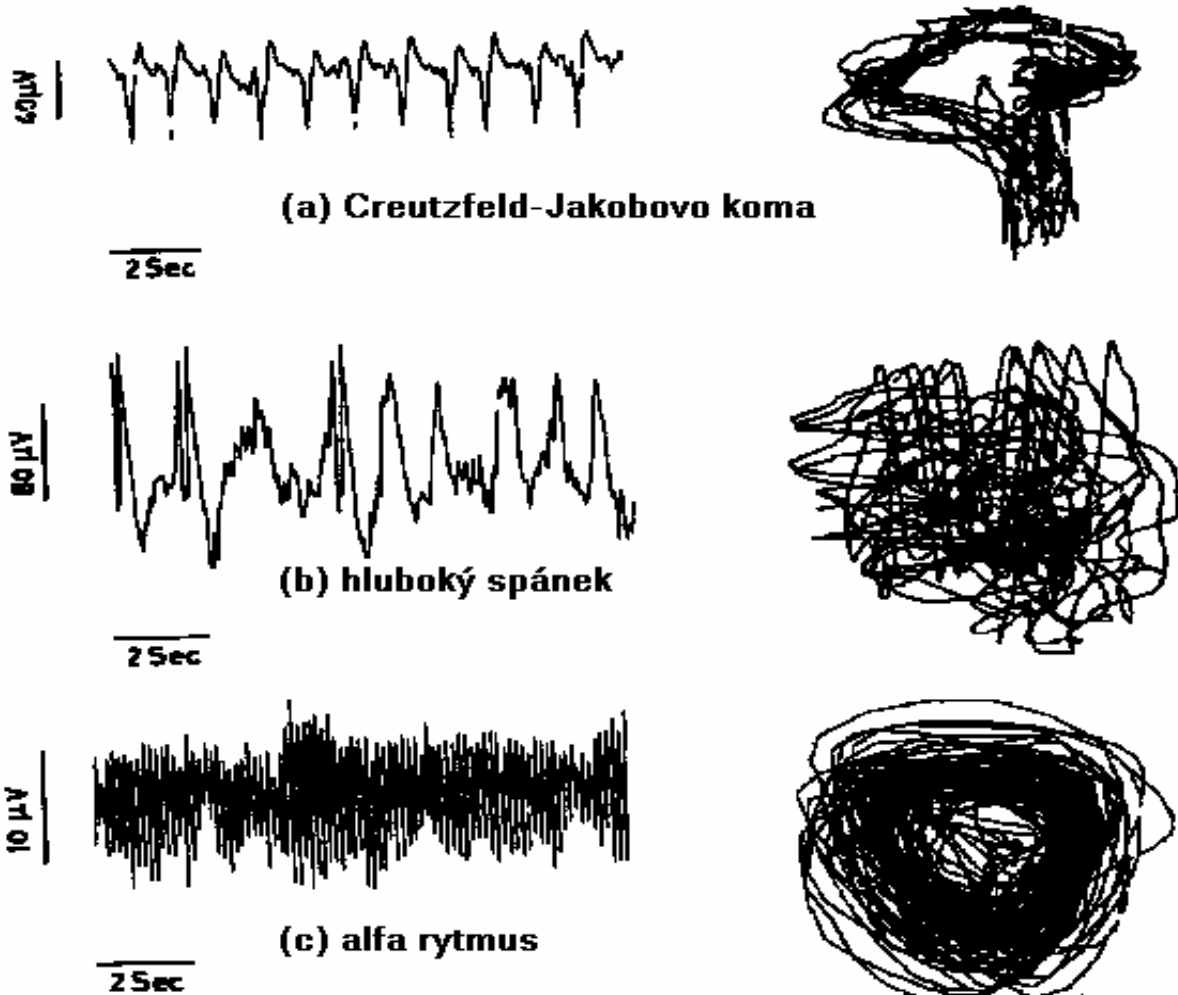
6.8.5 CHAOS V EEG SIGNÁLU

V posledních pěti letech začali fyziologové zkoumat nelineární procesy obsažené v signálu elektrické aktivity mozku. Mozek obsahuje 10^{10} neuronů, které jsou mezi sebou složitě propojeny. Výzkumu takového dynamického chování by mohly napomoci metody nelineární dynamiky. Pro porovnání chování mozku byly vybrány tři rozdílné signály: Creutzfeld – Jakobovo koma, čtvrté (nejhlubší) stádium spánku a alfa aktivita. Dál byly vytvořeny atraktory těchto signálů (viz obr.6.15) a změřeny statické i dynamické vlastnosti těchto atraktorů.

Měřením dimenze pro jednotlivé signály se zjistilo, že nejnižší dimenzi ($3,8 \pm 0,02$) má signál z Creutzfeld-Jakobovo komatu, o něco vyšší ($4,4 \pm 0,1$) signál hlubokého stádia spánku a nejvyšší ($6,1$

$\pm 0,5$) pro alfa aktivitu. Hodnota korelační dimenze je konečná a neceločíselná, což je opět potvrzením pro chaotické chování mozkových neuronů.

Je jisté, že EEG signál je generován chaotickým systémem konečného řádu. Jednotlivé neuro-ny v mozku nepracují samostatně, ale mají určité kolektivní chování – *samoorganizaci*. Při normální činnosti mozku je řád popisující jeho chování dosti vysoký (10 - 12). Tento řád se snižuje při útlumu mozkové činnosti. Měření nelineární dynamiky EEG má své potíže. Problémy při vyšetřování mozkové aktivity jsou způsobeny tím, že EEG nezůstává stacionární po dlouhou dobu a naopak pro měření nelineárních parametrů popisujících tento signál je potřeba velké množství vzorků (~100.000).



Obr.6.15 Ukázky ze tří fází EEG aktivity spolu s odpovídajícími atraktory ve 2D stavovém prostoru. Signály byly vzorkovány 12 bity a $f_{vz} = 250$ Hz. Při rekonstrukci pomocí rovnice 6.8 bylo použito časové zpoždění (a) $\tau = 104$ ms, (b) $\tau = 170$ ms a (c) $\tau = 24$ ms.

6.8.6 DALŠÍ APLIKACE V MEDICÍNĚ

Stejné postupy, které byly použity na signály srdečního rytmu, na EKG a EEG signál se dají aplikovat i na jiné signály snímané z lidského těla. Jedním z příkladů je *stabilografický signál*. Vyšetřované osobě připevníme na hlavu tužku, která zapisuje kývavé pohyby na papír nad hlavou a necháme ji stát na pružné podlaze. Kývavé pohyby jsou pro nás stabilografický signál a představují informaci o aktivitě autonomního nervového systému. Opět byly objeveny důkazy chaotického chování u pokusných osob.

Rekonstrukce atraktoru a výpočet dimenze byl prováděn u elektrického signálu vznikajícího při svalové činnosti (EMG) a také u měření změn krevního tlaku při podání drog do organismu. Stejnými postupy byly analyzovány vlivy léčiv v lidském těle. Nelineární dynamika a teorie chaosu si nacházejí rozsáhlé uplatnění v mnoha biomedicínských aplikacích.

7. MODELY DVOUDRUHOVÝCH POPULACÍ

7.1. OBECNĚ NA ÚVOD

Žije-li v jedné oblasti společně více druhů, pak je spolužitím většinou ovlivněna dynamika každé z vyskytujících se populací. Obecně existuje celá síť různě se ovlivňujících druhů (trofická¹ síť), tvořící strukturálně velice složité společnosti. Nadále se budeme věnovat modelům nejjednoduššího možného soužití - soužití dvou různých populací. I takový relativně jednoduchý způsob soužití má různé formy, přičemž typ vzájemného soužití určuje vliv, který má vzájemná interakce na stav obou populací. Tento vliv může být kladný (stimulační), záporný (inhibiční), příp. neutrální. Kombinace těchto typů vlivu definuje šest základních typů vzájemné interakce dvou druhů:

- mutualismus + + obě populace mají ze společného soužití prospěch (symbióza)
- dravec- kořist + - jedna populace prospívá, druhá chřadne (kromě základního typu interakce, který dal tomuto typu jméno lze tohoto modelu použít i pro následující typy vzájemného působení - parazit x hostitel, býložravec x rostlina, zaměstnavatel x zaměstnanec, aj.)
- konkurence - - obě populace vzájemným kontaktem trpí
- komensalismus + 0 jeden druh se živí zbytky potravy druhého, neškodné přživnictví
- amensalismus - 0
- neutralismus 0 0 oba zúčastněné druhy se nepodílí na vzájemné látkové výměně

7.2. MODEL DRAVEC - KOŘIST

7.2.1. ZÁKLADNÍ MATEMATICKÝ MODEL RELACE DRAVEC - KOŘIST

Předpokládejme, že Δx_n je počet kořistí, které se narodily v časovém intervalu $(t, \Delta t)$. Dále předpokládejme, že tato hodnota je úměrná počtu kořistí $x(t)$ v čase t , délce časového intervalu Δt a relativní porodnosti k_1 kořistí. To znamená, že přírůstek do populace kořisti bude respektovat Malthusův model populační dynamiky

$$\Delta x_n = k_1 \cdot x(t) \cdot \Delta t. \quad (7.1)$$

Dále, nechť počet kořistí Δx_m ulovených $y(t)$ dravci během časového intervalu $(t, \Delta t)$ je úměrný počtu vzájemných setkání jedinců obou druhů a délce časového intervalu Δt

$$\Delta x_m = k_2 \cdot x(t) \cdot y(t) \cdot \Delta t, \quad (7.2)$$

kde konstanta k_2 vyjadřuje pravděpodobnost, že setkání dravce s kořistí skončí zahubením kořisti. Tato konstanta může také vyjádřit spotřebu či potřebu dravců.

Celkovou změnu stavu populace kořistí za dobu Δt lze tedy určit rozdílem

$$\Delta x_n - \Delta x_m = k_1 \cdot x(t) \cdot \Delta t - k_2 \cdot x(t) \cdot y(t) \cdot \Delta t = [k_1 \cdot x(t) - k_2 \cdot x(t) \cdot y(t)] \cdot \Delta t. \quad (7.3)$$

Nyní předpokládejme, že počet narozených dravců Δy_n během doby Δt je úměrný počtu vzájemných setkání dravců a kořistí a délce časového intervalu Δt

$$\Delta y_n = k_2 \cdot k_3 \cdot x(t) \cdot y(t) \cdot \Delta t, \quad (7.4)$$

kde k_3 je konstanta vyjadřující účinnost přeměny biomasy kořisti na biomasu dravce.

Konečně, nechť úbytek v populaci dravců Δy_m je opět dán Malthusovým modelem populační dynamiky, tj. je úměrný stavu populace dravců $y(t)$ v čase t a délce časového intervalu Δt

$$\Delta y_m = k_4 \cdot y(t) \cdot \Delta t, \quad (7.5)$$

kde konstanta úměrnosti k_4 reprezentuje relativní úmrtnost dravců.

Za těchto předpokladů, je celková změna v populaci dravců dána vztahem

¹ trofický - řec. trofe výživa - týkající se výživy organismu a jeho růstu

$$\Delta y_n - \Delta y_m = [k_2 \cdot k_3 \cdot x(t) \cdot y(t) - k_4 \cdot y(t)] \cdot \Delta t., \quad (7.6)$$

a v limitním případě pro $\Delta t \rightarrow 0$ můžeme psát soustavu

$$\begin{aligned} x'(t) &= k_1 \cdot x(t) - k_2 \cdot x(t) \cdot y(t) \\ y'(t) &= k_2 \cdot k_3 \cdot x(t) \cdot y(t) - k_4 \cdot y(t) \end{aligned} \quad \text{rovnice Lotky - Volterra} \quad (7.7)$$

Tedy, nejsou-li přítomni dravci ($y(t) = 0$), pak populace kořisti neohraničeně exponenciálně roste podle Malthusova modelu. Podobně, není-li přítomna kořist ($x(t) = 0$), populace dravců hyne rovněž podle exponenciálního zákona.

Stav systému je popsán dvěma stavovými veličinami a dvěma stavovými rovnicemi. Z toho plyne, že systém je 2. řádu, což znamená, že můžeme očekávat chování oscilačního charakteru.

Kromě analýzy dvoudruhových populací typu dravec - kořist se tento matematický model používá i pro popis změny koncentrace chemických látek při některých chemických reakcích, které vykazují podobné chování.

7.2.2. ANALÝZA MODELU LOTKY - VOLTERRY

Uvažme zjednodušený bezrozměrný případ, který ze základních rovnic získáme po substitucích

$$u(\tau) = \frac{k_2 k_3 x(t)}{k_4}; \quad v(\tau) = \frac{k_2 y(t)}{k_1}; \quad \begin{aligned} \tau &= k_2 \cdot t; \\ \alpha &= k_4 / k_1. \end{aligned} \quad (7.8)$$

V tom případě se rovnice (7.7) transformují do tvaru

$$\frac{du}{d\tau} = u \cdot (1 - v) \quad \frac{dv}{d\tau} = \alpha \cdot v \cdot (u - 1) \quad (7.9)$$

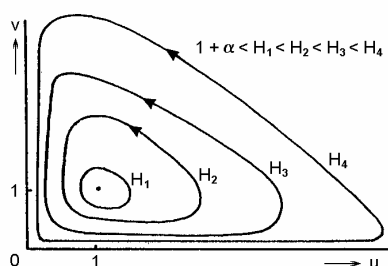
A pokud vyjádříme závislost mezi veličinami u a v ve stavové rovině, dostáváme podělením rovnice pro $dv/d\tau$ rovnicí pro $du/d\tau$

$$\frac{dv}{du} = \alpha \cdot \frac{v \cdot (u - 1)}{u \cdot (1 - v)} \quad (7.10)$$

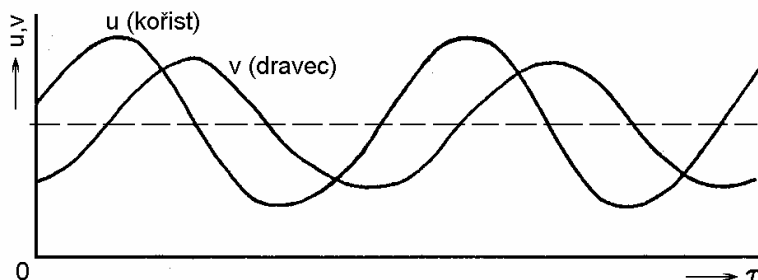
a dále integrací tohoto vztahu

$$\alpha \cdot u + v - \ln(u^\alpha \cdot v) = H, \quad (7.11)$$

kde H je integrační konstanta a v podstatě představuje parametr modelu. Pro hodnotu parametru H musí platit, že $H > H_{\min} = 1 + \alpha$, což je pro $u = v = 1$. Stavové trajektorie normalizovaného modelu pro různé hodnoty $H > H_{\min}$ jsou na obr.7.1. Uzavřené trajektorie v rovině (u, v) ukazují na periodické řešení v čase τ jak pro proměnnou u , tak i v , přičemž konkrétní časové průběhy (obr.7.2) jsou dány počátečními podmínkami, které také určují velikost parametru H ($H = \alpha \cdot u(0) + v(0) - \ln(u(0)^\alpha \cdot v(0))$). Charakteristickou vlastností chování modelu Lotky - Volterra je, že oscilace populace kořisti fázově předchází oscilace dravců, na stavovém portrétu je tento jev vyjádřen orientací pohybu po stavových trajektoriích, tj. proti směru hodinových ručiček. Z tohoto hlediska je možné považovat populaci kořisti za dominantní, určující chování celého systému.



Obr.7.1 Stavové trajektorie normalizovaného modelu Lotky - Volterra



Obr.7.2 Typické časové průběhy normalizovaných veličin modelu Lotky - Volterra

Základní nedostatek modelu Lotky - Volterry je patrný z průběhu stavových trajektorií na obr.7.1. Předpokládejme, že počáteční podmínky řešení jsou nastaveny tak, že řešení odpovídá stavové trajektorii H_4 , která prochází v blízkosti obou souřadnicových os. V těchto místech (v blízkosti os), kde jsou jednotlivé trajektorie velice blízko sebe, jakákoliv malá porucha způsobí přechod na jinou zde blízkou, nicméně v jiných oblastech stavové roviny vzdálenou trajektorii, což má za následek významnou změnu chování modelu. Toto je problém všech modelů, jejichž první integrál má tvar podobný vztahu (7.11) s uzavřenou trajektorií ve stavové rovině - těmto systémům říkáme *konzervativní systémy* (zachovávají energii). Takový nedostatek snižuje možnosti pro praktické využití modelů tohoto typu, přesto mohou být ve specifických praktických případech užitečné a navíc poskytují vhodný nástroj pro základní teoretickou analýzu modelů tohoto typu.

Lotkův - Volterův model má dva singulární, rovnovážné stavy - $u_1^* = v_2^* = 0$ a $u_1^* = v_2^* = 1$, což vyplývá z rov.(7.9) pro $u' = v' = 0$. Pro malé poruchy n_u a n_v v okolí rovnovážných stavů platí

$$u = u^* + n_u \qquad v = v^* + n_v \qquad (7.12)$$

a po dosazení těchto vztahů do (7.9) máme

$$(u^* + n_u)' = (u^* + n_u) \cdot (1 - v^* - n_v) \qquad (v^* + n_v)' = \alpha \cdot (v^* + n_v) \cdot (u^* + n_u - 1) \qquad (7.13)$$

Po substituci za rovnovážný stav $u_1^* = v_2^* = 0$ je

$$n_u' = n_u \cdot (1 - n_v) = n_u - n_u \cdot n_v \qquad n_v' = \alpha \cdot n_v \cdot (n_u - 1) = \alpha \cdot n_v \cdot n_u - \alpha \cdot n_v \qquad (7.14)$$

Protože předpokládáme, že poruchové signály n_u a n_v jsou malé, můžeme zanedbat členy obsahující jejich součiny a dostáváme

$$n_u' = n_u \cdot (1 - n_v) = n_u \qquad n_v' = \alpha \cdot n_v \cdot (n_u - 1) = -\alpha \cdot n_v \qquad (7.15)$$

a maticový zápis pro tyto dvě rovnice je

$$\begin{bmatrix} n_u' \\ n_v' \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} n_u \\ n_v \end{bmatrix} = \mathbf{A} \cdot \begin{bmatrix} n_u \\ n_v \end{bmatrix}. \qquad (7.16)$$

V matematické ekologii nazýváme matici \mathbf{A} *maticí komunity* a její vlastní čísla určují stabilitu rovnovážných stavů a její charakter. Pokud je reálná hodnota alespoň jednoho vlastního čísla kladná, pak je rovnovážný stav nestabilní, jsou-li reálné hodnoty všech vlastních čísel záporné, pak je rovnovážný stav stabilní. V případě, že jsou vlastní čísla ryze imaginární, hovoříme o neutrální stabilitě.

Řešení této rovnice (ekvivalentně řešení lineární diferenciální rovnice 1 řádu - viz Malthusova rovnice) nabývá obecného tvaru

$$\begin{bmatrix} n_u \\ n_v \end{bmatrix} = \mathbf{B} \cdot e^{\lambda \tau}, \qquad (7.17)$$

kde \mathbf{B} sloupcový vektor libovolných konstant reprezentující počáteční podmínky a hodnoty vlastních čísel λ matice \mathbf{A} určíme řešením charakteristického polynomu

$$|\mathbf{A} - \lambda \cdot \mathbf{I}| = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\alpha - \lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = 1, \lambda_2 = -\alpha. \qquad (7.18)$$

Protože jedno z vlastních čísel je větší jak nula, n_u a n_v rostou exponenciálně a tedy rovnovážný stav $u_1^* = v_2^* = 0$ je lineárně nestabilní. Protože $\lambda_1 > 0$ a $\lambda_2 < 0$ je singularita v bodě $u_1^* = v_2^* = 0$ typu sedlový bod.

Pro singularitu v bodě $u_1^* = v_2^* = 1$ máme po dosazení do vztahů (7.9)

$$(1 + n_u)' = (1 + n_u) \cdot (1 - 1 - n_v); \qquad (1 + n_v)' = \alpha \cdot (1 + n_v) \cdot (1 + n_u - 1), \qquad (7.19)$$

a dále

$$n_u' = (1 + n_u) \cdot (-n_v) = -n_u \cdot n_v - n_v; \qquad n_v' = \alpha \cdot (1 + n_v) \cdot n_u = \alpha \cdot n_u + \alpha \cdot n_u n_v. \qquad (7.20)$$

Opět po zanedbání součinných členů dostáváme stavové rovnice v maticovém tvaru

$$\begin{bmatrix} n_u' \\ n_v' \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} n_u \\ n_v \end{bmatrix} \qquad (7.21)$$

a vlastní čísla matice soustavy získáme řešením rovnice

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -1 \\ \alpha & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \pm j\sqrt{\alpha}. \quad (7.22)$$

Protože obě vlastní čísla leží na imaginární ose a jejich reálná složka je tedy nulová, je rovnovážný stav $u_1 = v_2 = 1$ neutrálně stabilní a dotyčná singularita je typu střed.

Řešení soustavy (7.21) má tvar

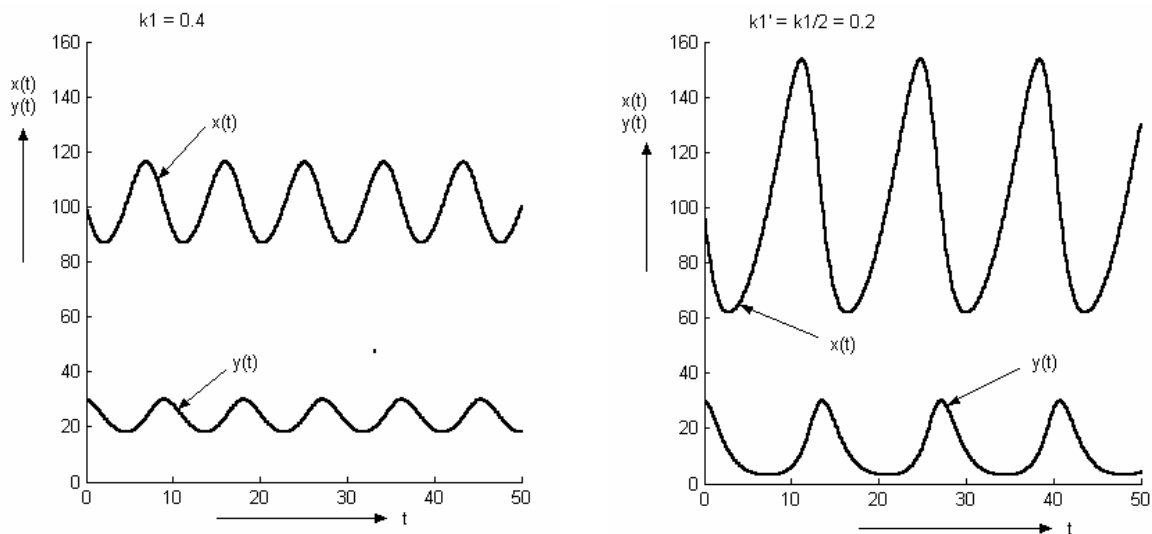
$$\begin{bmatrix} n_u \\ n_v \end{bmatrix} = \mathbf{r} \cdot e^{j\sqrt{\alpha}\tau} + \mathbf{s} \cdot e^{-j\sqrt{\alpha}\tau}, \quad (7.23)$$

kde \mathbf{r} a \mathbf{s} jsou vlastní vektory matice soustavy náležející vlastním číslům $\lambda_{1,2} = \pm j\sqrt{\alpha}$. V blízkém okolí singulárního bodu má řešení Lotkova - Volterrova modelu harmonický průběh s periodou $2\pi/\sqrt{\alpha}$, v nenormalizovaném případě (viz definice konstanty α ve vztahu (7.8)) $2\pi/\sqrt{k_4/k_1}$.

7.2.3. PŘÍKLADY ZE ŽIVOTA

Vliv omezení porodnosti kořisti na celkový stav populace dravec - kořist

Předpokládejme, že chceme omezit stav populace živočišného druhu, který je ve svém prostředí loven jinými, dravým zvířaty. Dále nechť jsou reálná data optimálně reprezentována následujícími hodnotami parametrů - $k_1 = 0,4$, $k_2 = 0,017$, $k_3 = 0,7$ a $k_4 = 1,2$. Výsledky simulačních experimentů jsou uvedeny na obr.7.3a.



Obr.7.3 Vliv omezení porodnosti na populaci kořisti podle modelu Lotky - Volterry - a) výsledky simulace s původními hodnotami parametrů; b) výsledky simulace s poloviční hodnotou parametru k_1 oproti hodnotě původní.

Uvažme, zda stav populace můžeme snížit omezením porodnosti (vakcinací, chemickým prostředkem, ...) tohoto živočišného druhu. Předpokládejme tedy, že snížíme hodnotu parametru k_1 , který definuje v Lotkově - Volterrově modelu dynamiku přírůstku v populaci kořisti, na polovinu, tj $k_1 = 0,2$. Výsledky simulací s tímto nastavením jsou na obr.7.3b.

Z výsledků simulačního experimentu je zřejmé, že po snížení hodnoty parametru k_1 se snížily rozdíly mezi maximálními a minimálními stavy v obou populacích, střední hodnota stavu populace kořisti ale zůstala více méně stejná, naopak se snížil střední stav populace dravců. Tedy, zásah měl ovlivnit především velikost populace kořisti, ale kontroverzně, a zřejmě navzdory očekávání, snížil velikost populace dravců.

Výklad dynamiky vývoje populací rysů a zajíců v Hudson Bay v letech 1845 - 1930

Modely určitého systému není třeba používat jen pro počítačové simulační experimenty. Známé charakteristické vlastnosti modelu mohou být využity pro zkoumání charakteru experimentálních dat a

na základě souladu či nesouladu vlastností toho kterého modelu s reálnými daty lze vyslovovat hypotézy o příčinách sledovaných dějů. Příkladem takového využití modelu Lotky - Voltery je analýza dat zprostředkovaně (počtem ulovených zvířat) popisujících stavy populací rysů a zajíců z let od 1845 do 1930 podle údajů kožešinové společnosti Hudson Bay Comp. (viz. obr.7.4). Nutno říci, že i sám předpoklad, že počty ulovených zvířat vypovídají přesně o stavu sledovaných populací je poněkud zkrslující, ale jak naznačí dále uvedená analýza, uvedená data dokáží dostatečně přesně vést k odhalení příčin vyskytnuvších se jevů.

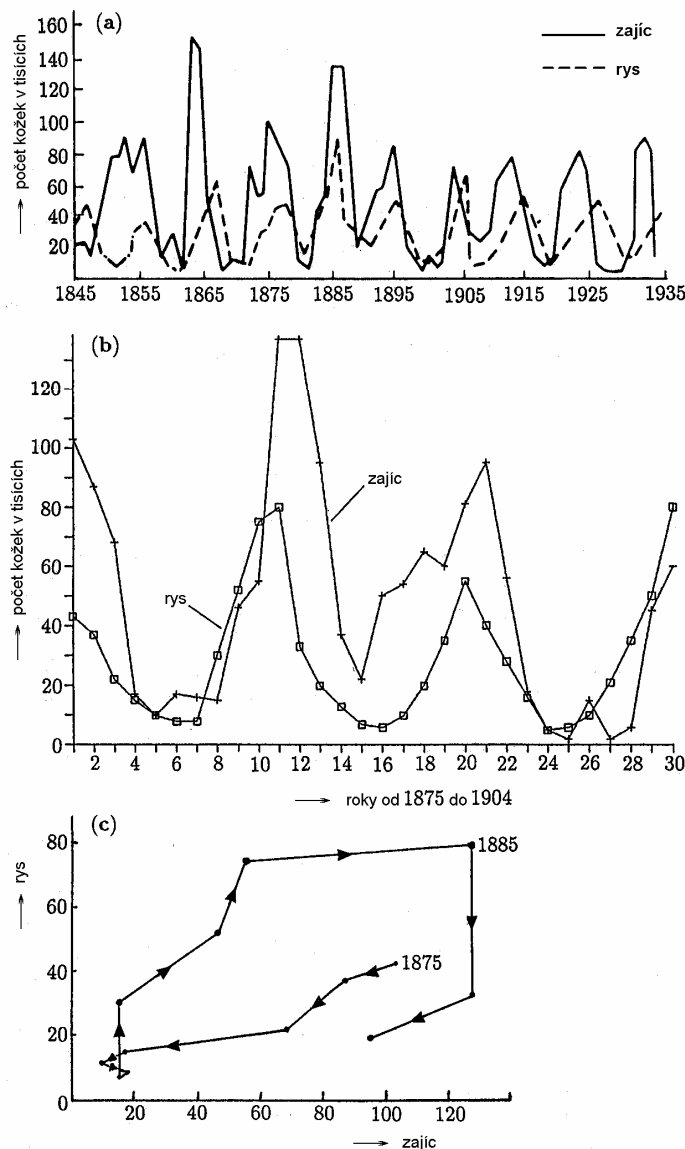
Obě dvě populace, žijící na tomtéž území, lze považovat za populace, které jsou charakteristické pro modelový vztah dravec a kořist. Uvedená data zobrazují zcela zřejmé oscilace v obou populacích a fázová trajektorie na obr.7.4c) představuje více méně uzavřenou smyčku. Všechny tyto skutečnosti mohou vést k představě o možnosti popsat chování systému právě pomocí matematického modelu Lotky - Voltery. Bohužel, v zobrazených datech se vyskytnou některé indicie, které ale tuto volbu zpochybňují. Nejdůležitější z nich je pravděpodobně skutečnost, že zejména v některých obdobích křivka popisující dynamiku stavu rysů zcela zjevně předchází křivku stavu zajíců (viz obr.7.4b) a tomu odpovídá i opačná orientace stavové trajektorie v obr.7.4c (ve směru hodinových ručiček). V konečných důsledcích by to znamenalo, že se vzájemný vztah obou populací změnil a že úlohu kořisti zastává populace rysů, zatímco zajíci vystupují v roli predátora.

Tento jev však má několik možných vysvětlení. Jako první se nabízí alternativa, že data popisují epidemiologickou situaci, kdy nemocní zajíci přenášejí svou nemoc na rysy, avšak bohužel taková nemoc není známa.

Jako druhou, zřejmě správnou alternativu vysvětlení lze použít hypotézu, že tou „nemocí“ byli lovci uvedených zvířat. V letech, kdy byly populace lovných zvířat na nízké úrovni se lovci zabývali jinou činností a teprve tehdy, kdy lov sliboval dobrý zisk se k němu vraceli. V tom případě nejdříve lovili rysy pro jejich výnosnější kožešinu a teprve ve chvíli, kdy se jejich stav snižoval se začali věnovat i dalším méně lukrativním úlovkům.

Při obou možnostech vysvětlení však již nejde o jednoduchý vztah dvou populací, ale i nepoměrně složitější vztah minimálně tří populací, v nichž dvě hrají úlohu kořisti a třetí úlohu dravce, navíc v druhém případě by do modelu musely být začleněny parametry charakterizující ekonomické pozadí takovýchto interakcí.

Závěrečné poučení z tohoto příběhu může být snad konstatování, že není problém vytvořit či použít model, který vykazuje jisté formy očekávaného chování, ale vytvořit či použít takový model, který může sloužit ke správnému biologickému,



Obr.7.4 Vývoj dynamiky počtů kůží rysů a zajíců prodaných Hudson Bay Company v letech 1845 - 1930. - a) průběh stavů obou populací v celém časovém intervalu; b) detail pro roky 1875 - 1905; c) stavová trajektorie pro údaje zobrazené v b).

příp. ekologickému výkladu příčin pozorovaného chování.

7.2.4. ROZŠÍŘENÍ MODELU LOTKY - VOLTERRY (KOLMOGOROVŮV MODEL)

Jeden z méně reálných předpokladů při tvorbě modelu Lotky - Volterry byl předpoklad o neomezeném růstu populace kořisti za nepřítomnosti dravců. Tento předpoklad se může uplatnit jen tehdy, když zahubení dravcem je výrazně dominantní příčinou smrti kořisti. Pokud tato podmínka není splněna, potom musíme připustit pro kořist další omezující faktory růstu.

Dále, i druhý člen rovnice dynamiky kořisti, určující vliv predátorů na stav kořisti, by obecně měl obsahovat nelineární saturační efekt. Tyto potřeby různých modifikací vedou na zobecnění rovnice dynamiky kořisti do tvaru

$$x'(t) = A(x).x(t) - V(x).y(t). \quad (7.24)$$

Funkce $A(x)$ reprezentuje relativní rychlost rozmnožování populace kořisti v závislosti na jejím stavu. Při malých hodnotách se rodí více jedinců než umírá a tedy funkce $A(x)$ by měla nabývat kladných hodnot. S rostoucím počtem se životní podmínky populace zhoršují a podíl nově narozených jedinců klesá až teoreticky limitně pro $x \rightarrow \infty$ je úmrtnost větší než porodnost a funkce $A(x)$ je záporná.

Nejběžnějším způsobem jak toho dosáhnout je zavedení vnitrodruhové konkurence, v dříve uvedených modelech jednodruhové dynamiky realizované pomocí kapacity prostředí, která růst populace kořisti omezuje. Tedy např.

$$A(x) = \rho_1 \cdot \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right). \quad (7.25)$$

Je-li funkce $A(x)$ definovaná vztahem (7.25) znamená to, že se při nepřítomnosti dravce vyvíjí populace kořisti podle logistické rovnice.

Funkce $V(x)$ je tzv. *trofická funkce dravce*, která určuje množství kořisti, které dravec uloví za jednotku času v závislosti na stavu populace kořisti. Při nízkém stavu úlovek nejdříve roste, až po dosažení stavu saturace zůstává na konstantní úrovni. Saturace pro velké hodnoty $x(t)$ je známkou omezených schopností nebo nasycenosti dravců.

Jedna z variant, jak může být trofická funkce realizována je

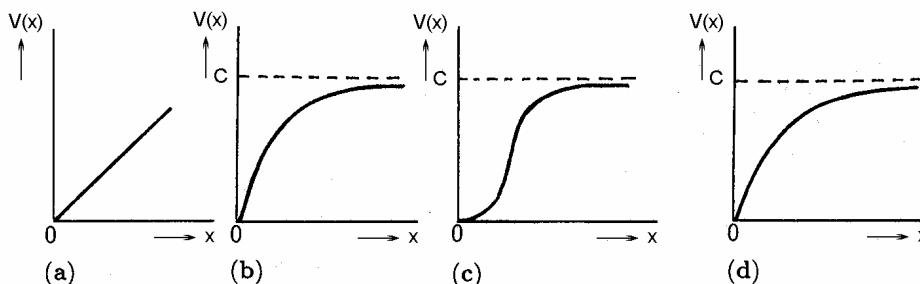
$$V(x) = \frac{p \cdot x(t)}{c \cdot (a + x(t))} = \frac{C \cdot x(t)}{B + x(t)}, \quad p, a, c > 0, \quad (7.26)$$

kde p je maximální přírůstek dravce, a je tzv. konstanta Michaelise - Mentenové, která udává množství kořisti potřebné k tomu, aby se dravec mohl rozmnožovat rychlostí $p/2$ a koeficient přeměny biomasy $c \in (0; 1)$, protože ne všechna biomasa kořisti se přemění na biomasu dravce.

Další možné používané průběhy trofické funkce jsou např.

$$V(x) = \frac{C \cdot x^2(t)}{B^2 + x^2(t)}; \quad (7.27)$$

nebo



Obr.7.5 Příklad průběhů $V(x)$ odezev dravců na stav populace kořisti - a) funkce $V(x)$ pro model Lotky - Volterry; b) $V(x)$ podle vztahu (7.26); c) $V(x)$ podle vztahu (7.27); d) $V(x)$ podle vztahu (7.28)

$$V(x) = \frac{C \cdot x(t) \cdot (1 - e^{-kx(t)})}{x(t)} \quad (7.28)$$

Průběhy jednotlivých realizací funkce $V(x)$ jsou uvedeny na obr.7.5. Jejich použití závisí zejména na typu predátora - např. typický průběh funkce $V(x)$ pro mšice, příp. některé další druhy hmyzu je funkce $V(x)$ podle vztahu (7.27).

Podobně jako rovnice určující dynamiku populace kořisti, i rovnice popisující dynamiku populace dravců může nabývat jiných, reálným situacím bližších forem a vlastností. Obecně rovnici dynamiky dravců zapisujeme zpravidla ve tvaru

$$y'(t) = k(x) \cdot y(t), \quad (7.29)$$

přičemž funkce $k(x)$ udává celkový přírůstek populace dravce, který je záporný pro nízké stavy kořisti, která nestačí dravce uživit. Při zvyšujícím se stavu populace kořisti hodnoty funkce $k(x)$ rovněž rostou, nicméně při dostatečně velkých hodnotách $x(t)$ se opět může uplatnit vliv saturace. Funkce $k(x)$ by proto měla splňovat následující požadavky

$$k(0) < 0, \quad k'(x) > 0, \quad \lim_{x \rightarrow \infty} k(x) > 0. \quad (7.30)$$

Typický očekávaný průběh funkce $k(x)$ je zobrazen na obr.7.6.

Konkrétní realizace funkce $k(x)$ pak mohou být realizovány např. vztahem

$$k(x) = e \cdot V(x) - m, \quad (7.31)$$

kde funkce $V(x)$ je definována podle vztahů (7.26) - (7.28). Oproti základnímu modelu Lotky - Volterry, ve kterém se množství potravy spotřebované dravcem neomezeně zvyšuje s růstem populace kořisti, respektují modely podle rov.(7.29) a (7.31) existenci prahu nasycení dravce.

Jinou možností, jak vyjádřit dynamiku populace dravců je funkce $k(x,y)$ definovaná

$$k(x, y) = t \cdot \left(1 - J \cdot \frac{y(t)}{x(t)} \right), \quad (7.32)$$

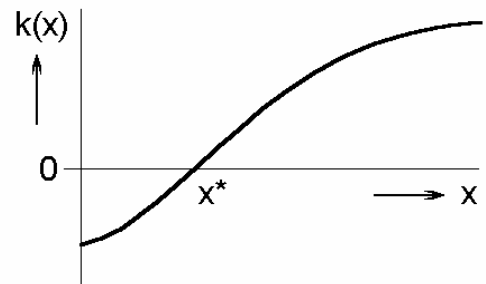
kde J je množství kořisti, potřebné k tomu, aby přežil jeden dravec (populace se stavem $x(t)$ proto nemůže uživit více než $x(t)/J$ dravců).

Soustavu tvořenou rov. (7.24) a (7.29) a patřičně definovanými funkcemi nazýváme Kolmogorovovým modelem. Tento model, jak vyplývá z výše uvedených definic funkcí $A(x)$, $V(x)$ a $k(x)$, nabízí dostatečnou obecnost popisu zpravidla s bezprostřední biologickou interpretací.

Je-li život dravců o hodně delší než život kořisti, potom je diskutabilní, zda je možné či vhodné používat pro obě populace stejné časové měřítko. Problém je možné s jistou dávkou zjednodušení řešit zavedením malého parametru ε do druhé z definičních rovnic Kolmogorovova modelu tak, že je

$$\begin{aligned} x'(t) &= A(x) \cdot x(t) - V(x) \cdot y(t) \\ y'(t) &= \varepsilon \cdot k(x) \cdot y(t) \end{aligned} \quad (7.33)$$

kde ε je poměr středních délek života kořisti a dravců. Ve výše uvedeném případě předpokládáme, že $0 < \varepsilon \ll 1$.

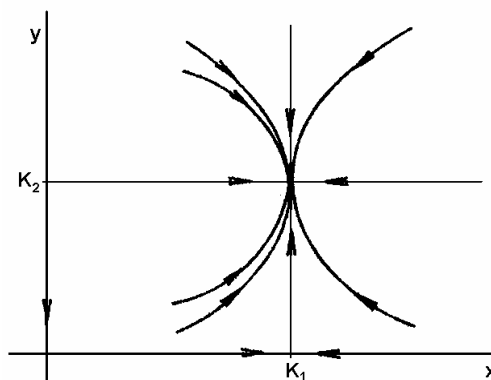


Obr.7.6 Charakteristický průběh funkce $k(x)$ celkového přírůstku populace dravců

Model využívající rovnic (7.24) - (7.26) a (7.32) má řešení ve tvaru limitních cyklů. Stabilní limitní cyklus je takové periodické řešení s uzavřenou trajektorií ve stavovém prostoru, které se po vychýlení vlivem malé poruchy zase vrací k původní trajektorii.

7.2.5. MODELY DRAVEC - KOŘIST SE ZPOŽDĚNÍM

Předpokládejme, že je interakce mezi dravci a kořistí modelována jednoduchou soustavou



Obr.7.7 Trajektorie řešení soustavy podle vztahu (7.34)

$$\begin{aligned} x'(t) &= \rho_1 \cdot \left(1 - \frac{x(t)}{K_1}\right) \cdot x(t); \\ y'(t) &= \rho_2 \cdot \left(\frac{x(t)}{K_1} - \frac{y(t)}{K_2}\right) \cdot y(t). \end{aligned} \quad (7.34)$$

Tato soustava znamená, že populace kořisti se vyvíjí podle logistické rovnice, omezující faktor růstu populace je dán pouze vnitrodruhovou konkurencí, nikoliv působením dravců. To může nastat za předpokladu, že $x(t) \gg y(t)$. Ve druhé rovnici je přírůstek populace dravců definován vztahem $\rho_2 \cdot x(t) \cdot y(t) / K_1$, kde je vliv vzájemné interakce a přeměny biomasy vyjádřen poměrem parametrů ρ_2 / K_1 , když K_1 je současně kapacitou prostředí kořisti a úbytek (úmrtnost) populace, definovaná vztahem $\rho_2 \cdot y(t) / K_2$, kde K_2 je současně kapacitou prostředí dravce.

Soustava má tři rovnovážné stavy - $(0; 0)$, $(K_1; 0)$ a $(K_1; K_2)$, z nichž kladný rovnovážný stav $(K_1; K_2)$ je tzv. ω -limitní množinou, do které směřuje jakékoliv řešení začínající v libovolném bodě části stavového prostoru, pro kterou platí, že $x(t) \geq 0$ a $y(t) \geq 0$. Systém v uvedeném tvaru nemá oscilační chování, ale podobně jako v jednorozměrném případě je lze vyvolat zavedením zpoždění.

Zavedením zpoždění se soustava rovnic (7.34) mění na tvar

$$\begin{aligned} x'(t) &= \rho_1 \cdot \left(1 - \frac{x(t - \tau_1)}{K_1}\right) \cdot x(t); \\ y'(t) &= \rho_2 \cdot \left(\frac{x(t)}{K_1} - \frac{y(t - \tau_2)}{K_2}\right) \cdot y(t). \end{aligned} \quad (7.35)$$

Vliv kořisti na populaci dravců je dle uvedeného modelu okamžitý (je zanedbána doba vývoje plodu), vnitrokonkurenční vliv na komunitu dravců uplatňuje spíše stav její zpožděné populace. Vliv dravců na populaci kořisti je stále zanedbatelný. V kap.5.2.3. byla uvedena kritická podmínka pro logistickou rovnici popisující dynamiku jednodruhové populace umožňující vznik oscilací - $\rho \cdot \tau > \pi/2$. Stejná situace nastává i v případě první rovnice v (7.35) a oscilace stavu populace kořisti vzhledem k vazbě mezi oběma populacemi kmitavý průběh stavu kořisti zprostředkovaně vyvolává oscilace i u predátorské populace.

7.3. MODELY KONKURENCE

O konkurenci v rámci soužití dvou populací hovoříme, když soutěž o zdroje potravy záporně ovlivňuje stav obou populací.

Uvažme jednoduchý model konkurenčního soužití populací dvou druhů $x_1(t)$ a $x_2(t)$ s logistickým omezením růstu. Tedy platí

$$x'_1(t) = \rho_1 \cdot x_1(t) \cdot \left(1 - \frac{x_1(t)}{K_1} - b_{12} \frac{x_2(t)}{K_1}\right); \quad (7.36)$$

$$x'_2(t) = \rho_2 \cdot x_2(t) \cdot \left(1 - \frac{x_{21}(t)}{K_2} - b_{21} \frac{x_1(t)}{K_2} \right), \quad (7.37)$$

kde $\rho_1, K_1, \rho_2, K_2, b_{12}$ i b_{21} jsou kladné konstanty, kde podobně jako v předcházejících modelech, ρ jsou lineární rychlosti rozmnožování populací, K představují kapacity prostředí a konstanty b_{12} a b_{21} reprezentují vzájemný konkurenční vliv obou populací, tj. populace $x_2(t)$ na $x_1(t)$ a naopak $x_1(t)$ na $x_2(t)$, obecně je $b_{12} \neq b_{21}$.

Pro zjednodušení analýzy činnosti a vlastností modelu vytvoříme bezrozměrnou normalizovanou verzi tohoto modelu. V případě, že transformační vztahy jsou

$$u_1 = \frac{x_1}{K_1} \quad u_2 = \frac{x_2}{K_2} \quad \tau = \rho_1 \cdot t \quad R = \frac{\rho_2}{\rho_1} \quad (7.38)$$

$$a_{12} = b_{12} \cdot \frac{K_2}{K_1} \quad a_{21} = b_{21} \cdot \frac{K_1}{K_2}$$

transformuje se soustava rovnic (7.36) a (7.37) do tvaru

$$\frac{du_1}{d\tau} = u_1 \cdot (1 - u_1 - a_{12} \cdot u_2) = f_1(u_1, u_2); \quad (7.39)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = R \cdot u_2 \cdot (1 - u_2 - a_{21} \cdot u_1) = f_2(u_1, u_2).$$

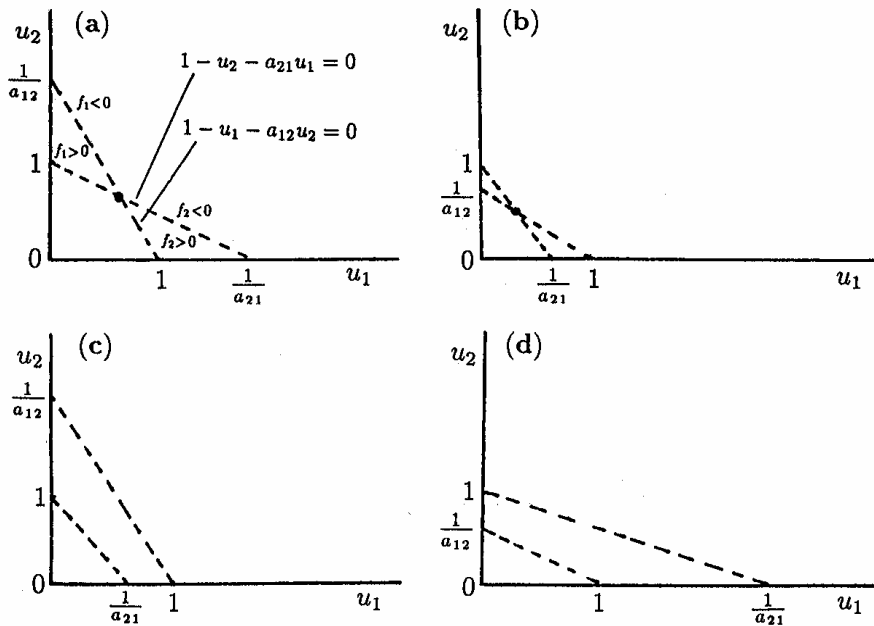
Rovnovážné body u_1^* a u_2^* , a tedy i singularity ve stavové rovině, stanovíme řešením rovnic $f_1(u_1, u_2) = f_2(u_1, u_2) = 0$. Tak určeny jsou

$$u_1^* = 0; u_2^* = 0 \quad u_1^* = 1; u_2^* = 0 \quad u_1^* = 0; u_2^* = 1 \quad (7.40)$$

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}; \quad u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

Poslední varianta má smysl pouze když $a_{12} \cdot a_{21} \neq 1$ a $u_1^* \geq 0; u_2^* \geq 0$. Tyto body lze znázornit geometricky ve stavové rovině u_1, u_2 jako průsečíky přímek o rovnicích

$$1 - u_1 - a_{12} \cdot u_2 = 0 \quad a \quad 1 - u_2 - a_{21} \cdot u_1 = 0. \quad (7.41)$$



Obr. 7.8 Geometrická reprezentace rovnovážných stavů modelu konkurenčních populací

Stabilitu rovnovážných bodů opět určíme z matice komunity \mathbf{A} , definované vztahem

$$\mathbf{A} = \left[\begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1}{\partial u_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2}{\partial u_2} \end{array} \right]_{u_1^*, u_2^*} = \left[\begin{array}{cc} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -R \cdot a_{12}u_2 & R(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{array} \right]_{u_1^*, u_2^*}. \quad (7.42)$$

Rovnovážný stav (0; 0) je nestabilní, protože odpovídající vlastní čísla matice komunity jsou kladná.

$$|\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}| = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & R - \lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = 1; \lambda_2 = R \quad (7.43)$$

Vlastní čísla matice komunity pro druhý rovnovážný stav (1; 0) jsou

$$|\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}| = \begin{vmatrix} -1 - \lambda & -a_{12} \\ 0 & R(1 - a_{12}) - \lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = -1; \lambda_2 = R(1 - a_{12}) \quad (7.44)$$

a proto je tento rovnovážný stav stabilní, když $a_{12} > 1$, příp. nestabilní, když $a_{12} < 1$.

Podobně pro třetí rovnovážný stav (0; 1) jsou vlastní čísla $\lambda_1 = -R$ a $\lambda_2 = (1 - a_{12})$ a je tedy stabilní, pokud $a_{12} > 1$ a nestabilní, když $a_{12} < 1$.

Konečně pro poslední rovnovážný stav, pokud vůbec leží v kladném kvadrantu stavové roviny u_1, u_2 , nabývá matice \mathbf{A} tvaru

$$\mathbf{A} = (1 - a_{12}a_{21})^{-1} \cdot \begin{bmatrix} a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} - 1) \\ R \cdot a_{21}(a_{21} - 1) & R(a_{21} - 1) \end{bmatrix} \quad (7.45)$$

s vlastními čísly

$$\lambda_{1,2} = [2(1 - a_{12}a_{21})]^{-1} \cdot \left[[(a_{21} - 1) + R(a_{21} - 1)] \pm \{ [(a_{12} - 1) + R(a_{21} - 1)]^2 - 4R(1 - a_{12}a_{21})(a_{12} - 1)(a_{21} - 1) \}^{1/2} \right] \quad (7.46)$$

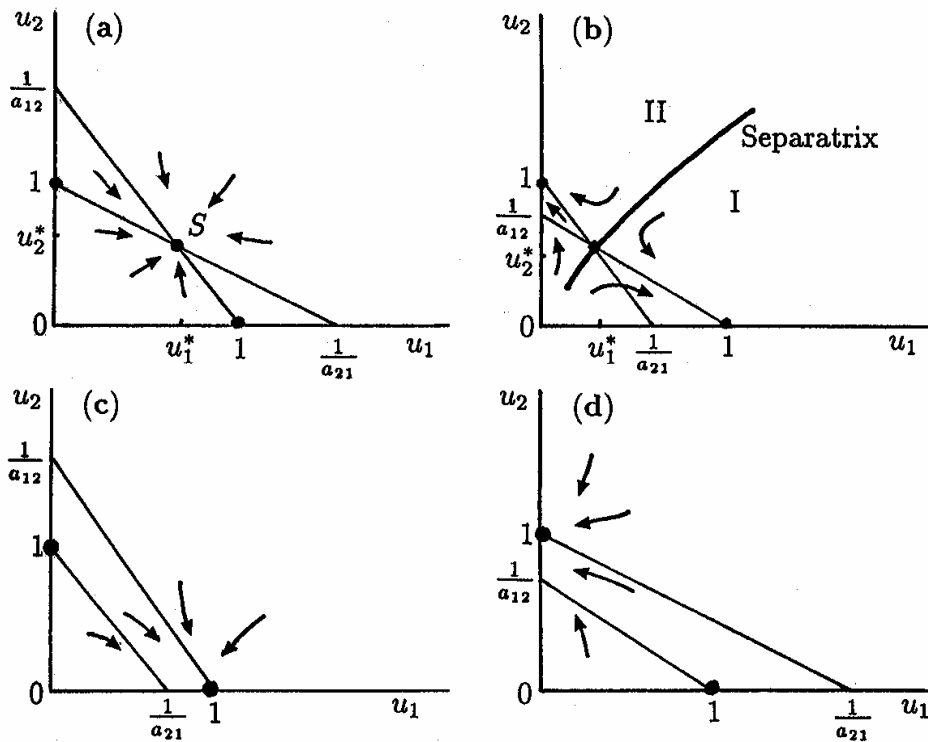
Znaménka reálných částí vlastních čísel a tím pádem i stabilita rovnovážných stavů závisí na velikost parametrů R, a_{12} a a_{21} . Zejména pro hodnoty parametrů a_{12} a a_{21} existuje několik speciálních situací s možnou ekologickou populační interpretací. Ty případy jsou:

- (i) $a_{12} < 1, a_{21} < 1;$ (ii) $a_{12} > 1, a_{21} > 1;$
- (iii) $a_{12} < 1, a_{21} > 1;$ (iv) $a_{12} > 1, a_{21} < 1$

Jako první uvažme případ (ii), kdy $a_{12} > 1$ a $a_{21} > 1$ (obr.7.9b). Jak bylo uvedeno výše, za daných podmínek jsou rovnovážné stavy (1; 0) a (0; 1) stabilní a protože $(1 - a_{12}a_{21}) < 0$ leží poslední, čtvrtý rovnovážný stav podle vztahu (7.40) v kladném kvadrantu (viz obr.7.8b), a protože odpovídající vlastní čísla nabývají hodnot $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ je tento rovnovážný bod sedlovým bodem. V tomto případě fázové trajektorie směřují k jednomu z obou stabilních stavů (podle obr.7.9b). Každý z nich má svou oblast atraktivity, jejichž hranice prochází sedlovým bodem.

Nyní zvažme jaký praktický výklad má tato teoretická situace. V případě (i) pro $a_{12} < 1$ a $a_{21} < 1$ má soustava stabilní rovnovážný bod, který reprezentuje soužití obou konkurenčních populací (obr.7.8a). Z hlediska původních parametrů modelu to znamená, že $b_{12}K_2/K_1 < 1$ a $b_{21}K_1/K_2 < 1$. Např. jsou-li hodnoty obou kapacit prostředí přibližně stejné a mezidruhová konkurence (reprezentovaná hodnotami b_{12} a b_{21}) není příliš silná (agresivní), pak tyto podmínky znamenají, že populace obou druhů se ustálí na poněkud nižším stavu než v případě bez konkurence.

Když $a_{12} > 1$ a $a_{21} > 1$ a obě kapacity K jsou přibližně stejné, pak musí být hodnoty b_{12} a b_{21} velké, tedy musí být vysoká míra vzájemné konkurence. Za těchto podmínek sice opět existují tři rovnovážné stavy, ale pouze dva z nich (1,0) a (0,1) jsou stabilní a je otázkou, který z nich se nakonec uplatní. Z teoretického hlediska to závisí na počátečních podmínkách. Tedy reálně to, která z obou populací přežije a která vymře závisí na tom jak výhodné jsou výchozí situace pro každou populaci. Pokud počáteční bod leží v oblasti I, pak pravděpodobně vyhyne populace $x_2, u_2 \rightarrow 0, u_1 \rightarrow 1$, tj. $x_2 \rightarrow 0$ a $x_1 \rightarrow K_1$. Teoreticky vždy očekáváme vyhynutí jedné z obou populací, tedy i kdyby počáteční



Obr. 7.9 Schématické vyjádření stavových trajektorií v blízkosti rovnovážných stavů modelu konkurenčních populací podle vztahů (7.36) a (7.37)

bod ležel na hranici oddělující obě oblasti atraktivity, protože sebemenší fluktuace nevyhnutelně způsobí, že jedna z obou populací získá převahu.

Podmínky (iii) a (iv) reprezentují případy, kdy míry mezidruhové konkurence nejsou srovnatelné (jedna je významně větší než druhá) nebo kdy jsou nesouměřitelné kapacity prostředí obou populací, tedy $a_{12} = b_{12} \cdot K_2 / K_1 < 1$ a $a_{21} = b_{21} \cdot K_1 / K_2 > 1$, nebo naopak $a_{12} > 1$ a $a_{21} < 1$. Co do výsledků jsou tyto disproporce zcela jednoznačné. V případě (iii) (obr. 7.9c) populace u_1 vlivem své lepší konkurenceschopnosti dominuje a populace u_2 vymírá. Případ (iv) naopak preferuje vlastnosti populace u_2 .

Ačkoliv všechny varianty uspořádání hodnot parametrů modelu nevedou k eliminaci jedné z populací, u podmínek (iii) a (iv) se tak stane vždy a v případě (ii) se tak při nejmenším děje vlivem náhodných fluktuací - *princip konkurenčního vyloučení*. Dále stojí za zmínku, že tato vlastnost je závislostí pouze hodnot parametrů a_{12} a a_{21} , poměr rychlostí dynamiky růstu R kvalitu stability neovlivňuje, pouze rychlost změn v systému. Protože $a_{12} = b_{12} \cdot K_2 / K_1$ a $a_{21} = b_{21} \cdot K_1 / K_2$, závisí podmínky pro konkurenční vyloučení populace na úrovni a vzájemných relacích mezi b_{12} , b_{21} , K_1 a K_2 , případně ještě na hodnotách počátečních podmínek.

7.4. MODELY SPOLUPRACUJÍCÍCH POPULACÍ (SYMBIÓZA)

Existuje spousta reálných situací, kdy vzájemná spolupráce zástupců dvou i více biologických druhů vede k prospěchu všech. Mutualismus (symbióza) může často hrát závažnou roli pro zachování takových druhů - rostliny a ptáci rozšiřující jejich semena.

Základním mutualistickým modelem je ekvivalent klasického modelu Lotky - Volterry, definovaný rovnicemi

$$x'_1(t) = k_{11} \cdot x_1(t) + k_{12} x_1(t) x_2(t); \quad x'_2(t) = k_{21} \cdot x_2(t) + k_{22} x_1(t) x_2(t), \quad (7.47)$$

kde k_{11} , k_{12} , k_{21} , $k_{22} > 0$. Protože z definice (7.47) platí, že $x'_1(t) > 0$ a $x'_2(t) > 0$, znamená to, že obě populace neohraničeně rostou, což příliš neodpovídá reálné situaci. Realistické modely musí sice na jedné straně demonstrovat vzájemný užitek pro všechny zúčastněné populace, ale současně musí mít kladný stabilní rovnovážný stav, ať již odpovídající neproměnnému řešení nebo limitnímu cyklu.

Nejjednodušší variantou modelu vyjadřujícího vzájemně prospěšnou interakci dvou různých populací, která splňuje výše uvedené požadavky, je model zahrnující vnitrodruhovou konkurenci podle logistické rovnice. Tedy platí

$$x'_1(t) = \rho_1 \cdot x_1(t) \cdot \left(1 - \frac{x_1(t)}{K_1} + b_{12} \frac{x_2(t)}{K_1} \right); \quad (7.48)$$

$$x'_2(t) = \rho_2 \cdot x_2(t) \cdot \left(1 - \frac{x_2(t)}{K_2} + b_{21} \frac{x_1(t)}{K_2} \right),$$

což jsou rovnice velice podobné vztahům (7.36) a (7.37) - liší se pouze znaménky před třetím, posledním členem v závorkách. I použité konstanty mají též význam.

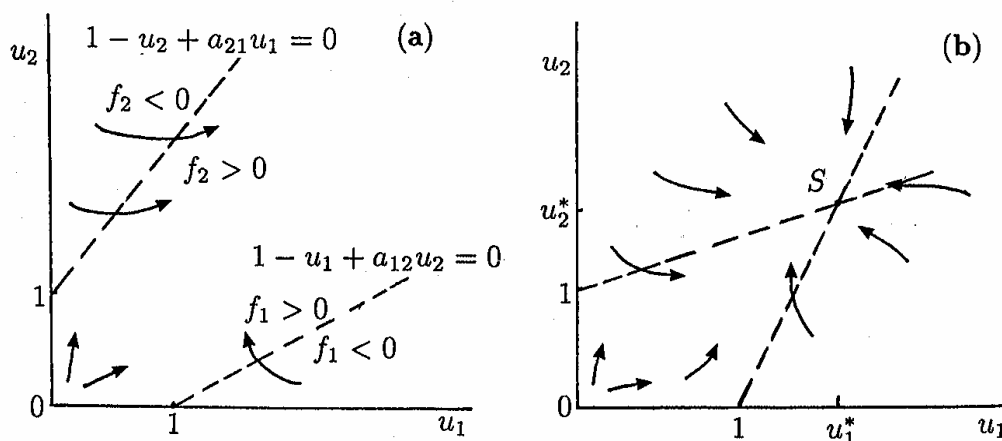
Použijeme-li navíc týchž normalizačních úprav jako v případě konkurenčních populací, tj. vztahů (7.38), dostáváme

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{d\tau} &= u_1 \cdot (1 - u_1 + a_{12} \cdot u_2) = f_1(u_1, u_2); \\ \frac{du_2}{d\tau} &= R \cdot u_2 \cdot (1 - u_2 + a_{21} \cdot u_1) = f_2(u_1, u_2). \end{aligned} \quad (7.49)$$

Standardní analýzu začneme určením rovnovážných stavů - (0; 0), (0; 1), (1; 0) a $(u_1^*; u_2^*)$, kde

$$u_1^* = \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}; \quad u_2^* = \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}, \quad (7.50)$$

kteří jsou kladné za předpokladu, že $1 - a_{12}a_{21} > 0$. Vypočteme-li pro soustavu (7.48) matici komunity a její vlastní čísla pro každý z rovnovážných stavů, zjistíme, že stavy (0; 0), (0; 1) i (1; 0) jsou nestabilní - bod (0; 0) je ryze nestabilní, body (0; 1) a (1; 0) jsou sedlové body.



Obr. 7.10 Stavové trajektorie normalizovaného modelu pro dvě spolupracující populace s logistickým omezením podle (7.48) - a) neohraničený růst $u_1 \rightarrow \infty$, $u_2 \rightarrow \infty$ v oblasti mezi stavovými přímkami pro $1 - a_{12}a_{21} < 0$; b) všechny trajektorie směřují do stabilního stavu S pro $1 - a_{12}a_{21} > 0$

Pro $1 - a_{12}a_{21} < 0$ jsou v kladném kvadrantu a na jeho hranicích pouze tři rovnovážné stavy, všechny nestabilní a soustava se chová neohraničeně (obr. 7.10a), tj. vzájemná spolupráce je tak velká ($a_{12}a_{21} > 1$), že vede k nekontrolovatelnému, neohraničenému růstu obou populací. Naopak, když $1 - a_{12}a_{21} > 0$, je v kladném kvadrantu i poslední stav $(u_1^*; u_2^*)$, který je jak plyne z analýzy vlastních čísel matice komunity stavem stabilním (obr. 7.10b). V tomto případě všechny trajektorie v kladném kvadrantu směřují do $u_1^* > 1$ a $u_2^* > 1$. To znamená, že $x_1 > K_1$ a $x_2 > K_2$, to jest výsledná rovnovážná úroveň u obou populací je stabilní a vyšší než jejich maximální limitní hodnota v případě, že žijí v izolaci.

8. EPIDEMIOLOGICKÉ MODELY

8.1. ZÁKLADNÍ EPIDEMIOLOGICKÉ MODELY A JEJICH VYUŽITÍ

8.1.1. ZÁKLADNÍ KONCEPT

Matematické modely časoprostorového šíření infekčních chorob pomáhají odhalit příčiny vzniku a nejčastěji epidemického¹ šíření těchto chorob. Kromě klasického použití mohou být epidemiologické modely používány i pro modelování principiálně blízkých procesů jako je šíření ohně, invaze rostlin do neobsazeného prostoru, dynamika potravinového řetězce, apod.

Začneme konstrukcí a analýzou jednoduchých deterministických modelů jedné populace. Předpokládejme, že v dané uzavřené populaci o N jedincích se v daném časovém okamžiku t nachází $S(t)$ dosud zdravých, nemocí ohrožených jedinců, $I(t)$ infikovaných, tj. nemocných, resp. aktivně nemoc přenášejících osob a $R(t)$ osob, kteří již chorobu nemají a jsou odolní, rezistentní vůči další nákaze - zvýšenou imunitou, izolací, smrtí². Dále předpokládejme, že:

- se nemoc šíří kontaktem mezi infikovanými a zdravými, ohroženými jedinci;
- choroba nemá latentní období, tj. nemoc se začne vyvíjet bezprostředně po infikujícím kontaktu;
- populace je homogenní, tj. všichni ohrožení jedinci jsou stejně ohrožení a všichni infikovaní jsou stejně infekční a pravděpodobnost setkání jakýchkoliv dvou jedinců v populaci je stejná;
- populace je autonomní, tj. má konstantní velikost - nepředpokládáme ani narození nových jedinců, ani migraci a všichni zemřelí jsou zahrnuti do skupiny osob $R(t)$, které již nemoc absolvovali. Tedy platí, že

$$S(t) + I(t) + R(t) = N = \text{konst.} \quad (8.1)$$

8.1.2. MODEL SIR

Model založený na existenci všech tří výše uvedených kategorií osob v populaci nazýváme modelem SIR. Matematická konstrukce modelu vychází z předpokladu, že:

- je nárůst infikovaných jedinců je úměrný počtu ohrožených a infikovaných jedinců, tj. $\sim r \cdot S(t) \cdot I(t)$, kde $r > 0$ je konstantou úměrnosti. Ohrožených osob stejnou rychlostí ubývá.
- rychlost s jakou ubývá infikovaných jedinců (vyléčením, úmrtím) je úměrná počtu infikovaných osob, tj. $\sim a \cdot I(t)$.
- inkubační doba je zanedbatelná;
- populace je natolik velká, že vyvolané změny lze považovat za spojitě.

Za těchto předpokladů je matematický *Kermackův - McKendrickův model* definovaný třemi diferenciálními rovnicemi popisujícími dynamiku jednotlivých dílčích kategorií.

$$S'(t) = -r \cdot S(t) \cdot I(t), \quad S(0) = S_0 > 0; \quad (8.2)$$

$$I'(t) = r \cdot S(t) - a \cdot I(t), \quad I(0) = I_0 > 0; \quad (8.3)$$

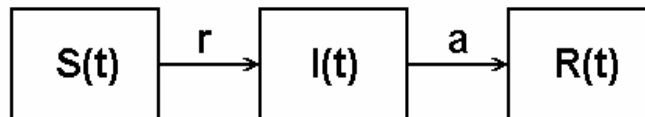
$$R'(t) = a \cdot I(t), \quad R(0) = R_0 = 0, \quad (8.4)$$

kde $r > 0$ je rychlost šíření infekce (pravděpodobnost nákazy) a $a > 0$ je rychlost léčení, tj. pohybu z kategorie $I(t)$ do kategorie R . Zatímco parametr r popisuje míru infekčnosti choroby (zda se přenáší snadno či ne) a kvalitu preventivních opatření ve společnosti (izolace nemocných, preventivní léky a přípravky, úroveň hygieny, zájmu společnosti a vědomostech jejích členů, ...), parametr a charakterizuje míru vážnosti choroby a technologické i organizační prostředky pro léčení choroby.

Kermackův - McKendrickův model je naprosto základním prostředkem analýzy dynamiky šíření infekčních chorob, který nezohledňuje, resp. zjednodušuje některé elementární skutečnosti, spojené s existencí a funkcí jakékoliv společnosti (např. porodnost a úmrtnost zdravých jedinců, je-li doba nemoci srovnatelná s dobou jednotlivých životních etap člověka, věková struktura ve sledované popu-

¹ *Epidemie* - náhlý zrod a rychlé a hromadné šíření infekční choroby v populaci

² Označení jednotlivých kategorií osob vychází z jejich anglických názvů: *Susceptible* - náchylný, vystavený určitému vlivu, ohrožený; *Infective* - infekční; *Removed* - odstraněný.



Obr.8.1 Blokové schéma Kermackova - McKendrickova modelu

laci, inkubační doba nemoci, ...). Přesto jeho analýza dokáže odpovědět některé zásadní otázky spojené s průběhem a šířením infekčních chorob.

Klíčovou, základní otázkou jakékoliv epidemiologické situace je, zda se bude pro dané parametry modelu (společnosti) a počáteční výchozí podmínky nákaza šířit a jak. Další otázky mohou být, jak vážná bude epidemie, tj. jaké maximální hodnoty nabude stav skupiny infikovaných, jak se bude vyvíjet stav kategorie R, zejména, je-li choroba smrtelná, apod.

Na charakter vývoje infekce můžeme usoudit z průběhu řešení rovnice pro $I(t)$. Z rovnice (8.3) plyne, že stav kategorie infikovaných roste nebo klesá

$$I'(t)|_{t=0} = I_0 \cdot (r \cdot S_0 - a) >< 0, \quad (8.5)$$

podle velikosti výrazu v závorce, tj. podle toho, zda

$$S_0 >< a/r = \rho. \quad (8.6)$$

Stav skupiny ohrožených $S(t)$ nemůže podle (8.2) růst, tj. $S'(t) \leq 0$ a tedy $S(t)$ je pro jakýkoliv čas t menší než S_0 . Proto, je-li $S_0 < a/r$, je i

$$I'(t) = I \cdot (rS - a) \leq 0 \text{ pro jakýkoliv čas } t \geq 0. \quad (8.7)$$

Tedy funkce $I(t)$ je v tomto případě klesající, tj. $I_0 > I(t) \rightarrow 0$ pro $t \rightarrow \infty$, což znamená, že infekce odeznívá, epidemie nepropukne. Na druhé straně, pokud $S_0 > a/r$, potom skupina $I(t)$ nejdříve roste, tedy infekce se začíná šířit.

Vyjádříme-li chování modelu SIR ve stavové rovině SI, dostáváme z poměru rovnic (8.3) a (8.2) vztah

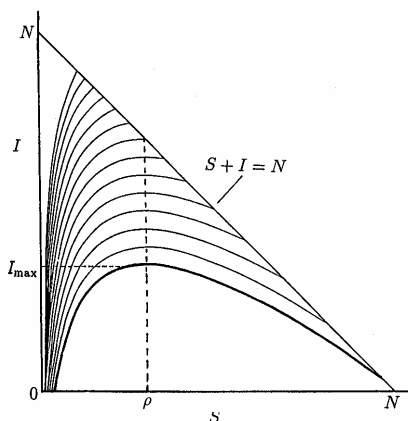
$$\frac{dI}{dS} = -\frac{(rS - a) \cdot I}{rSI} = -1 + \frac{\rho}{S}, \quad \rho = \frac{a}{r}, \quad (I \neq 0). \quad (8.8)$$

Integrací tohoto vztahu dostáváme

$$I + S - \rho \cdot \ln(S) = \text{konst.} = I_0 + S_0 - \rho \cdot \ln(S_0), \quad (8.9)$$

z čehož plyne, že

$$I + S = I_0 + S_0 - \rho \cdot \ln(S_0) + \rho \cdot \ln(S) = I_0 + S_0 - \rho \cdot (\ln(S_0) - \ln(S)). \quad (8.10)$$



Obr.8.2 Stavové trajektorie modelu SIR v rovině SI

Poněvadž $S < S_0$ je $I + S < I_0 + S_0$ a dále protože počáteční hodnota $R_0 = 0$, je z podmínky o uzavřenosti sledované populace $S_0 + I_0 = N$. Tedy $0 \leq I + S < N$. Stavové trajektorie pro tento případ jsou zobrazeny na obr.8.2.

Pokud propukne epidemie je důležité vědět, jak bude silná - jinými slovy, jaký bude maximální počet infikovaných. Z rovnice (8.3) bude $I(t)$ maximální, když $I'(t) = 0$ a to bude pro $S = a/r = \rho$. Dosadíme-li tuto rovnost do (8.9) máme

$$I_{\max} = \rho \cdot \ln(\rho) - \rho + I_0 + S_0 - \rho \cdot \ln(S_0) = -\rho + \rho \cdot \ln(\rho/S_0) = N - \rho + \rho \cdot \ln(\rho/S_0). \quad (8.11)$$

Pro jakékoliv počáteční hodnoty I_0 a $S_0 > \rho$ začíná stavová trajektorie na přímce spojující body $(0, N)$ a $(N, 0)$ a stoupá k vyšším hodnotám $I(t)$, přičemž nárůst nemusí být nijak výrazný, když I_0 je blízké I_{\max} . Naopak, je-li $S_0 < \rho$, hodnoty $I(t)$ pro rostoucí t hned klesají a tím pádem se žádná epidemie neobjeví.

Sledujeme-li chování systému ve stavové rovině RS, dostáváme z poměru rovnic (8.2) a (8.4)

$$\frac{dS}{dR} = -\frac{S}{\rho} \quad (8.12)$$

a z toho plyne, že

$$S = S_0 \cdot \exp[-R/\rho] \geq S_0 \cdot \exp[-N/\rho] > 0 \quad (8.13)$$

a dále

$$0 < S(\infty) \leq N \quad (8.14)$$

Ve skutečnosti, podle obr.8.2 je situace ještě specifičtější, protože zde platí, že $0 < S(\infty) \leq \rho$. Protože $I(\infty) = 0$, plyne z rovnice (8.1), že $R(\infty) = N - S(\infty)$ a dále z (8.13) je

$$S(\infty) = S_0 \cdot \exp\left[-\frac{R(\infty)}{\rho}\right] = S_0 \cdot \exp\left[-\frac{N - S(\infty)}{\rho}\right] \quad (8.15)$$

a odtud je $S(\infty)$ kladným kořenem $0 < z < \rho$ transcendentní rovnice

$$S_0 \cdot \exp\left[-\frac{N - z}{\rho}\right] = z. \quad (8.16)$$

Celkový počet nakažených jedinců potom je

$$I_{\text{celk}} = I_0 + S_0 - S(\infty). \quad (8.17)$$

Důležitým důsledkem této analýzy je závěr blízký skutečné situaci a to, že epidemie ustupuje nikoliv nedostatkem nakažení schopných jedinců, ale slabostí infekce.

V praxi se někdy obtížně zjišťuje jaký je přírůstek množství infikovaných jedinců, zato jsou známy údaje popisující dynamiku kategorie rezistentních $R(t)$. Pokusme se proto určit analytické vztahy popisující tuto dynamiku. Z rovnic (8.1), (8.4) a (8.13) platí

$$R'(t) = aI(t) = a \cdot (N - R(t) - S(t)) = a \cdot (N - R(t) - S_0 \cdot \exp[-R(t)/\rho]), \quad R(0) = 0. \quad (8.18)$$

Tuto rovnici lze řešit i analyticky, ale řešení není příliš pohodlné a příjemné, proto se zpravidla řeší numericky. Pokud není epidemie příliš rozsáhlá, tj. poměr R/ρ je poměrně malý, tj. $R/\rho < 1$, můžeme rovnici (8.18) zjednodušit rozvojem exponenciálního členu do řady a zanedbáním členů vyššího řádu a tím způsobem dostáváme

$$\frac{dR}{dt} = a \cdot \left[N - S_0 + \left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right) \cdot R - \frac{S_0 R^2}{2\rho^2} \right] \quad (8.19)$$

a řešení této diferenciální rovnice získáme ve tvaru

$$R(t) = \frac{\rho^2}{S_0} \cdot \left[\left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right) + \alpha \cdot \operatorname{tgh}\left(\frac{\alpha t}{2} - \Phi\right) \right], \quad (8.20)$$

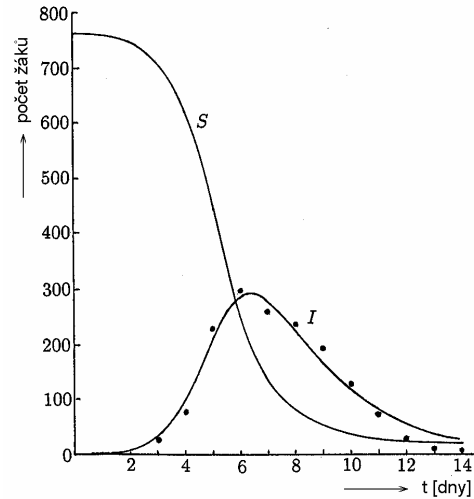
kde

$$\alpha = \left[\left(\frac{S_0}{\rho} - 1 \right)^2 + \frac{2S_0(N - S_0)}{\rho^2} \right]^{1/2}; \quad \Phi = \frac{\operatorname{tgh}^{-1}\left(\left(\frac{S_0}{\rho} - 1\right)\right)}{\alpha}. \quad (8.21)$$

8.1.3. APLIKACE MODELU SIR

Epidemie chřipky na anglické chlapecké internátní škole

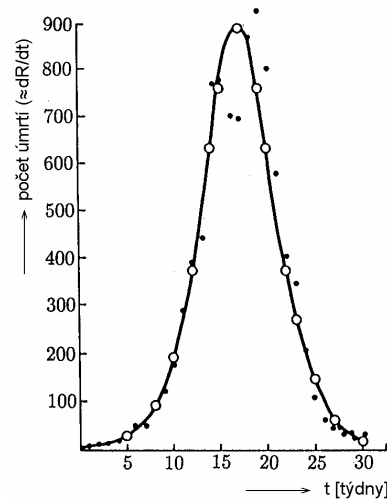
V roce 1978 byl popsán případ chřipkové epidemie na jedné z anglických chlapeckých internátních škol, kterou způsobil jeden nakažený žák z celkového počtu 763 žáků, z nichž 512 během 14 dní onemocnělo. Parametry modelu byly odvozeny z reálných údajů o vývoji onemocnění. Pro simulaci byly použity hodnoty $N = 763$, $S_0 = 762$, $I_0 = 1$, $r = 2,18 \cdot 10^{-3} \text{ den}^{-1}$ a $a = 0,44 \text{ den}^{-1}$ ($\rho = 202$). Vzhledem k hodnotám parametrů, zejména vztahu mezi S_0 a ρ ($S_0 > \rho$), byly splněny podmínky pro rozvoj epidemie a podle hodnoty poměru R/ρ se nejednalo o malou epidemii. Časový vývoj reálných počtu infikovaných žáků a teoretických průběhů pro skupiny $S(t)$ a $I(t)$ podle Kendrickova - McKermackova modelu SIR jsou na obr.8.3.



Obr.8.3 Vývoj chřipkového onemocnění na anglické chlapecké internátní škole

Epidemie moru v Bombaji 1905 - 1906

Protože většina těch, kteří onemocněli také zemřeli, byly v novinách publikované údaje o počtu zemřelých během jednotlivých týdnů epidemie přibližně považovány za přírůstek do kategorie rezistentních, tj. dR/dt . Vzhledem k celkovému počtu obyvatel Bombaje nebyla epidemie považována za vážnou a pro matematický model byla využita zjednodušená verze výpočtu R a dR/dt . Grafické vyjádření experimentálních dat a teoretických průběhů získaných pomocí zjednodušeného SIR modelu je uvedeno na obr. 8.4.



Obr.8.4 Srovnání experimentálních dat popisujících epidemii moru v Bombaji (1905 - 1906) s teoretickými průběhy určenými pomocí zjednodušeného modelu SIR.

8.1.4. MODEL SI

Ověřme, jakým způsobem ovlivní chování modelu odstranění poslední kategorie R vyléčených a rezistentních jedinců (obr.8.5)

Takto zjednodušený model lze popsat soustavou rovnic

$$\begin{aligned} S'(t) &= -r \cdot S(t) \cdot I(t), & S(0) &= S_0 > 0; \\ I'(t) &= r \cdot S(t) \cdot I(t), & I(0) &= I_0 > 0; & r > 0 \end{aligned} \quad (8.22)$$

a díky autonomitě populace je

$$S(t) + I(t) = S_0 + I_0 = N = \text{konst.} \quad (8.23)$$

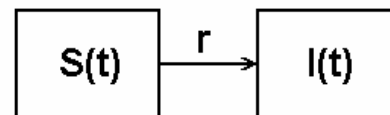
Po dosazení do první rovnice (8.22) za $I(t)$ z rovnice (8.23) dostáváme nelineární diferenciální rovnici 1. řádu

$$S'(t) = -r \cdot S \cdot (N - S) \quad (8.24)$$

tvarem podobná rovnici logistické. Její řešení je opět obdobné řešení logistické rovnice

$$S(t) = \frac{N \cdot S_0}{S_0 + (N - S_0) \cdot \exp(rNt)} \quad (8.25)$$

a pro $I(t)$ je



Obr.8.5 Blokové schéma zjednodušeného modelu SI

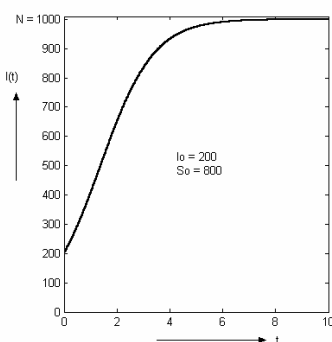
$$I(t) = \frac{N \cdot I_0 \cdot \exp(rNt)}{N + I_0 \cdot [\exp(rNt) - 1]} \quad (8.26)$$

Průběh funkce $I(t)$ je uveden na obr.8.6. Ze vztahů (8.25) a (8.26) i z obr.8.6 vyplývá, že $\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = 0$ a $\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = N$, takže pro $t \rightarrow \infty$ budou všichni jedinci nakaženi, což je významný, ale snad i očekávaný rozdíl a krok zpět od závěrů dosažených v případě úplného modelu SIR.

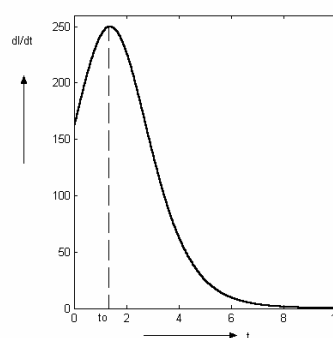
Nárůst počtu infikovaných je zpočátku exponenciální, ovšem se snižováním počtu zdravých jedinců se rychlost přibývání infikovaných snižuje. Růst ale stále pokračuje, dokud neplatí $I = N$. Křivka růstu počtu infikovaných dI/dt , tzv. *epidemická křivka* (obr.8.7), je symetrická unimodální křivka s maximem pro

$$t_{\max} = \frac{1}{r \cdot N} \cdot \ln\left(\frac{N - I_0}{I_0}\right) \quad (8.27)$$

V tomto bodě je $S = I = N/2$.



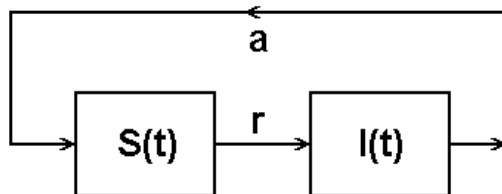
Obr.8.6 Časová závislost řešení modelu SI



Obr.8.7 Epidemická křivka modelu SI

8.1.5. MODEL SIS S KONSTANTNÍMI KOEFICIENTY

Neustálý růst počtu infikovaných, jak jej realizuje zjednodušený model SI lze omezit zavedením zpětné vazby z kategorie nemocných $I(t)$ do kategorie zdravých $S(t)$ - obr.8.8. V tom případě model představuje stav, kdy prodělaná choroba není smrtelná a současně její prodělání nevytváří vůči ní imunitu.



Předpokládejme tedy, že model je určen rovnicemi

Obr.8.8 Blokové schéma modelu SIS s konstantními koeficienty

$$\begin{aligned} S'(t) &= -r \cdot S(t) \cdot I(t) + a \cdot I(t), & S(0) &= S_0 > 0; \\ I'(t) &= r \cdot S(t) \cdot I(t) - a \cdot I(t), & I(0) &= I_0 > 0, \end{aligned} \quad (8.28)$$

kde význam parametrů $r > 0$ a $a > 0$ je týž jako v rov.(8.2) - (8.4), definujících model SIR.

Dále standardně předpokládejme, že sledovaná populace je autonomní, tedy

$$S(t) + I(t) = S(0) + I(0) = N = \text{konst.} \quad (8.29)$$

a po substituci do druhé rovnice v (8.28) za $S(t)$ z (8.29) dostáváme

$$I'(t) = r \cdot (N - I) \cdot I - a \cdot I = (r \cdot N - a) \cdot I - r \cdot I^2, \quad (8.30)$$

případně

$$I'(t) = \kappa \cdot I - r \cdot I^2, \quad (8.31)$$

kde $\kappa = r \cdot N - a$. Rovnice (8.31) má řešení

$$I(t) = \frac{\kappa I_0 e^{\kappa t}}{\kappa + I_0 r (e^{\kappa t} - 1)} = \frac{(rN - a) \cdot I_0 e^{(rN - a)t}}{(rN - a) + I_0 r (e^{(rN - a)t} - 1)}, \text{ pro } \kappa = r \cdot N - a \neq 0 \quad (8.32)$$

Je-li $\kappa = r \cdot N - a = 0$, pak určíme vztah pro $I(t)$ z (8.32) pomocí l'Hospitalova pravidla

$$I(t) = \frac{I_0}{1 + I_0 r t}. \quad (8.33)$$

V limitní případě pro $t \rightarrow \infty$ je

$$I(\infty) = \kappa / r = N - \rho, \text{ kde } \rho = a / r, \text{ pro } \kappa > 0, \text{ tj. } N > \rho \quad (8.34)$$

a

$$I(\infty) = 0, \text{ pro } \kappa \leq 0, \text{ tj. } N \leq \rho \quad (8.35)$$

Zavedená zpětná vazba ve zjednodušeném modelu způsobila, že v závislosti na velikosti parametrů modelu r a a dojde buď k úplnému vyléčení populace nebo, v případě že úspěšnost léčení je menší než rychlost onemocnění, k situaci, kdy bude v populaci nemocných právě $\kappa / r = N - \rho$ jedinců.

8.1.6. MODEL SIS S ČASOVĚ PROMĚNNÝMI KOEFICIEN- TY

S výskytem nemoci se v reálných systémech zpravidla mění parametry systému. Mění se povědomí společnosti o závažnosti choroby, mění se epidemiologická opatření, apod. Tuto proměnlivost systému můžeme vyjádřit závislostí parametru modelu buď na stavu systému, případně na čase.

V případě časové závislosti parametrů modelu SIS je definiční rovnice pro kategorii infekčních jedinců (podle (8.30))

$$I'(t) = [r(t) \cdot N - a(t)] \cdot I(t) - r(t) \cdot I^2(t). \quad (8.36)$$

Řešení se v takto obecném tvaru analyticky obtížně hledá, proto uvažujme pouze případ s proměnným parametrem $r(t)$. Za této podmínky má rovnice (8.36) řešení ve tvaru

$$I(t) = \frac{I_0 \cdot \exp \left[N \cdot \int_0^t r(u) du - at \right]}{I_0 \cdot \int_0^t r(v) \exp \left[N \cdot \int_0^v r(u) du - av \right] dv + 1}. \quad (8.37)$$

Konkrétní průběh funkce $I(t)$ a její limitní hodnoty budou záviset na průběhu funkce $r(t)$.

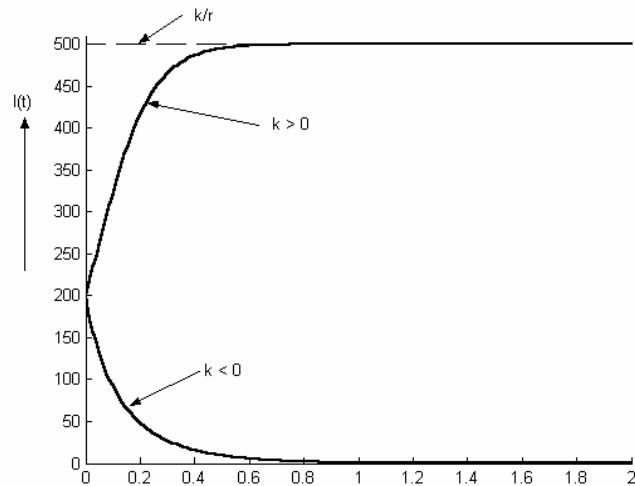
8.1.7. MODEL SIS S KONSTANTNÍM POČTEM PŘENAŠEČŮ

Přenašeči jsou osoby, které ač nevykazují příznaky přenášené nemoci mohou kontaktem se zdravými jedinci tyto jedince nakazit. Tento model může také sloužit v případě, kdy je nemoc vyvolána prostředkově nakaženým prostředím, potravou, apod.

Nemoc se tedy šíří jednak prostřednictvím, infikovaných nemocných jedinců, jednak konstantním počtem přenašečů. Platí tedy

$$\begin{aligned} I'(t) &= r \cdot S(t)[I(t) + C] - a \cdot I(t) = r \cdot [N - I(t)] \cdot [I(t) + C] = \\ &= -r \cdot [I^2(t) - (N - C - \rho) \cdot I(t) - C \cdot N] = -r \cdot [I(t) - I_1^*] \cdot [I(t) - I_2^*]. \end{aligned} \quad (8.38)$$

Řešení této rovnice potom je určeno vztahem



Obr. 8.9 Časová závislost řešení $I(t)$ modelu SIS

$$I(t) = \frac{1}{r} \cdot \frac{I_1^* \cdot c_1 \cdot \exp(I_1^* \cdot t) + I_2^* \cdot c_2 \cdot \exp(-I_2^* \cdot t)}{c_1 \cdot \exp(I_1^* \cdot t) - c_2 \cdot \exp(-I_2^* \cdot t)}, \quad (8.39)$$

kde

$$I_{1,2}^* = \frac{1}{2} \cdot \left\{ (N - C - \rho) \pm \left[(N - C - \rho)^2 + 4CN \right]^{1/2} \right\} \quad (8.40)$$

a

$$c_1 = r \cdot I_0 + I_2^*, \quad c_2 = r \cdot I_0 - I_1^*. \quad (8.41)$$

Rovnovážný limitní stav pro $t \rightarrow \infty$ je

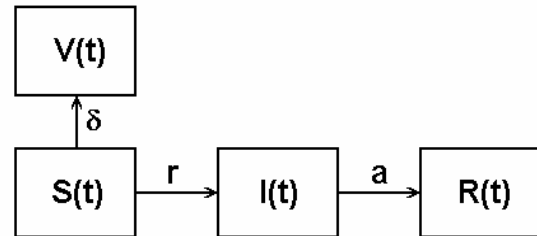
$$I(\infty) = c_1/r \quad (8.42)$$

pro všechny hodnoty N a ρ . To znamená, že v případě konstantního vlivu přenašečů nekonverguje $I(t)$ k nule, tedy šíření epidemie není řízeno.

8.1.8. MODEL SIR S VAKCINACÍ

Uvažme případ, kdy jsou nemocí ohrožené osoby buď posílány očkovaním nebo se převádějí do izolované karantény a necht' je tento úbytek v čase neměnný (obr.8.10). Tehdy je možné modifikovat Kermackův - McKendrickův model tak, že platí

$$\begin{aligned} S'(t) &= -r \cdot S(t) \cdot I(t) - \delta; \\ I'(t) &= r \cdot S(t) \cdot I(t) - a \cdot I(t); \\ R'(t) &= a \cdot I(t); \\ V'(t) &= \delta, \end{aligned} \quad (8.43)$$



kde $V(t)$ je počet očkovaných osob a počáteční podmínky jsou $S(0) > 0$, $I(0) > 0$, $R(0) = V(0) = 0$. Rovnice popisující ohraničenost soustavy v tom případě nabývá podoby

Obr.8.10 Blokové schéma modelu SIR s vakcinací

$$S(t) + I(t) + R(t) + V(t) = S(0) + I(0) = N = \text{konst.} \quad (8.44)$$

Stavová rovnice pro rovinu SI je

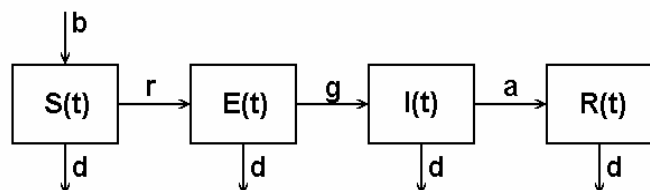
$$\frac{dI}{dS} = -\frac{r \cdot I(S - \rho)}{rSI + \delta}. \quad (8.45)$$

Proto, podobně jako u základního SIR modelu roste počet infikovaných jedinců, když $S > \rho$ a klesá, pokud $S < \rho$. Maxima nabývá infekce pro $S = \rho$. Charakter chování tedy zůstává zachován, s parametrem ρ se mění pouze dynamika změn - s nárůstem hodnoty δ se snižuje rychlost změn jak při nástupu, tak při odeznívání epidemie.

8.1.9. MODEL SEIR

Až dosud uvedené modely nezahrnovaly inkubační dobu, která uplyne od nákazy do okamžiku, kdy se příznaky nemoci projeví. Tento předpoklad lze použít, když latentní inkubační doba je relativně krátká ve srovnání s dobou vlastní nemoci. Když ale inkubační doba nemoci je poměrně dlouhá, na příklad u dětských infekčních nemocí (zarděnky, spála, příušnice, ...), je nezbytné model modifikovat buď zavedením zpoždění nebo nové dílčí kategorie těch, kteří jsou již infikováni, ale zatím nejsou infekční.

Zde uvažme druhou z uvedených možností. Blokované schéma takového modelu je na obr.8.11. Model kromě již standardních bloků a vazeb obsahuje mezi bloky $S(t)$ a $I(t)$ ještě blok nakažených (*exposed*) jedinců $E(t)$ a dále zahrnuje vliv



Obr.8.11 Blokové schéma modelu SEIR

porodnosti (vstup do bloku $S(t)$) a přirozené úmrtnosti (dodatečné výstupy ze všech bloků). Tomu odpovídají stavové rovnice

$$\begin{aligned} S'(t) &= b.N - (r.I(t) - d).S(t) ; \\ E'(t) &= r.S(t).I(t) - (g + d).E(t) ; \\ I'(t) &= g.E(t) - (a + d).I(t) ; \\ R'(t) &= a.I(t) - d.R(t) , \end{aligned} \tag{8.46}$$

kde $b, r, d, g, a > 0$ jsou parametry systému - b - relativní porodnost, r - rychlost šíření nákazy, d - relativní úmrtnost (předpokládá se stejná hodnota pro všechny kategorie modelu), g - převrácená hodnota inkubační doby, a - převrácená doba průměrné doby trvání choroby. Uvedené parametry můžeme považovat za konstantní, časově závislé v případě sezónního výskytu sledované choroby, případně závislé na stavu choroby.

Podmínka autonomie systému je

$$S(t) + E(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) = N = \text{konst.} \tag{8.47}$$

8.2. MODEL VENERICKÝCH ONEMOCNĚNÍ

8.2.1. NA ÚVOD

Sexuálně přenosné nemoci (např. kapavka, příjice, chlamydicky vyvolané záněty močového a pohlavního systému, AIDS, ...) mají oproti běžným infekčním nemocím některé poněkud odlišné charakteristiky:

- jsou omezeny téměř výhradně na sexuálně aktivní část populace (kromě případů přenosu choroby z matky na dítě);
- přenašeči nemoci jsou často asymptomatictí, tj. bez zřejmých vnějších projevů nemoci, až do pozdních stádií nemoci;
- nevyvolávají téměř žádnou imunitu vůči prodělané chorobě;
- vzhledem k sociálnímu tabu se obtížně získávají údaje o dynamice jejich přenosu.

8.2.2. ZÁKLADNÍ KŘÍŽOVÝ MODEL

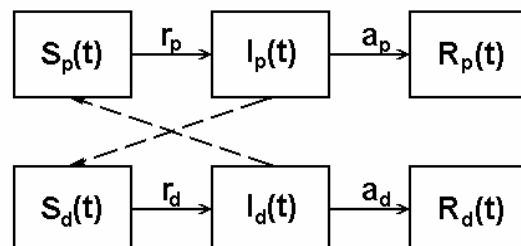
Protože inkubační doba pohlavních nemocí je zpravidla velice krátká (např. u kapavky 3 - 7 dní) ve srovnání s celkovou dobou onemocnění (kdy jsou pacienti infekční), můžeme použít základního modelu SIR, resp. vzhledem k minimální získané imunitě jeho zjednodušenou verzi SIS, přizpůsobenou odlišnému způsobu přenosu mezi osobami v populaci.

Při tvorbě modelu budeme předpokládat:

- přenos nemoci se bude uskutečňovat mezi dvěma vzájemně se ovlivňujícími skupinami (heterosexuální přenos), které budeme považovat za homogenní;
- stejně promiskuitní chování u všech mužů a žen.

Každou z obou částí populace (muži, ženy) lze rozdělit na základní tři kategorie - $S(t)$, $I(t)$ a $R(t)$. Označme kategorie pánské části populace $S_p(t)$, $I_p(t)$ a $R_p(t)$ a $S_d(t)$, $I_d(t)$ a $R_d(t)$ kategorie dámské populace, přičemž přenos choroby se uskutečňuje mezi $S_p(t)$ a $I_d(t)$ a $S_d(t)$ a $I_p(t)$. Základní struktura a vazby mezi jednotlivými skupinami jsou zobrazeny na obr.8.12.

V případě, že je získaná imunita zcela minimální, není třeba uvažovat skupiny rezistentních osob a po vyléčení se v obou větvích osoby vrací zpět do kategorií $S(t)$ zdravých, ale ohrožených jedinců. Dílčí schémata v tom případě odpovídají modelu SIS, jak je uveden např. v kap. 8.1.5. a výsledné blokové schéma je uvedeno na obr.8.13.



Obr.8.12 Úplné blokové schéma křížového modelu šíření pohlavních nemocí

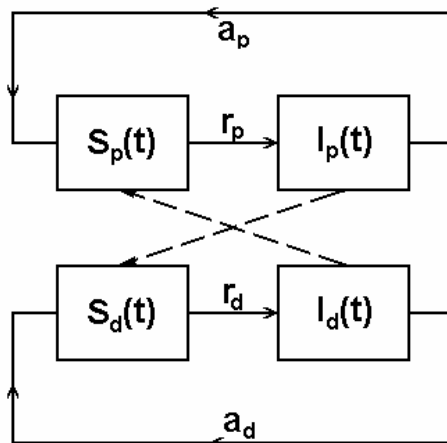
Procesy podle uvedeného schématu charakterizují stavové rovnice

$$\begin{aligned} S_p'(t) &= -r_p \cdot S_p(t)I_d(t) + a_p I_p(t); \\ I_p'(t) &= r_p \cdot S_p(t)I_d(t) - a_p I_p(t); \\ S_d'(t) &= -r_d \cdot S_d(t)I_p(t) + a_d I_d(t); \\ I_d'(t) &= r_d \cdot S_d(t)I_p(t) - a_d I_d(t), \end{aligned} \quad (8.48)$$

kde r_p, a_p, r_d, a_d jsou kladné konstantní parametry a dále platí, že

$$\begin{aligned} S_p(t) + I_p(t) &= N_p; \\ S_d(t) + I_d(t) &= N_d \end{aligned} \quad (8.49)$$

a počáteční podmínky jsou



Obr. 8.13 Blokové schéma zjednodušeného křížového modelu šíření pohlavních nemocí

$$S_p(0) = S_{p0}; I_p(0) = I_{p0}; S_d(0) = S_{d0}; I_d(0) = I_{d0}. \quad (8.50)$$

Ačkoliv je daný systém 4. řádu, na základě rovnic (8.49) je možné zredukovat počet stavových rovnic na polovinu - buď pro veličiny $S(t)$ nebo $I(t)$.

Pokud využijeme druhé alternativy, dostáváme rovnice

$$I_p'(t) = r_p \cdot [N - I_p(t)] \cdot I_d(t) - a_p I_p(t); \quad I_d'(t) = r_d \cdot [N - I_d(t)] \cdot I_p(t) - a_d I_d(t), \quad (8.51)$$

které mohou být analyzovány ve stavové rovině $I_p I_d$.

Soustava těchto dvou rovnic má dva rovnovážné body

$$I_{p1}^* = I_{d1}^* = 0 \quad (8.52)$$

a

$$I_{p2}^* = \frac{N_p N_d - \rho_p \rho_d}{N_d + \rho_p}; \quad I_{d2}^* = \frac{N_p N_d - \rho_p \rho_d}{N_p + \rho_d}, \quad (8.53)$$

kde $\rho_p = a_p/r_p$ a $\rho_d = a_d/r_d$. Kladné rovnovážné stavy tedy existují jen když

$$N_d N_p > \rho_p \rho_d, \quad (8.54)$$

což nazýváme prahovou podmínkou vzniku epidemie. Tu můžeme psát i ve tvaru

$$\frac{N_p \cdot N_d}{\rho_p \cdot \rho_d} = \left(\frac{r_p \cdot N_p}{a_p} \right) \cdot \left(\frac{r_d \cdot N_d}{a_d} \right) > 1. \quad (8.55)$$

Pokud je každý muž ohrožen nemocí, pak první člen v závorce určuje průměrný počet mužů, kteří byli v kontaktu s nakaženou ženou během její infekční doby a ekvivalentní vysvětlení platí i pro druhý člen. Tyto hodnoty tedy znamenají maximální rychlost šíření infekce u mužů, resp. žen.

Jaká je stabilita nalezených rovnovážných stavů tohoto systému?

Linearizací soustavy (8.51) v okolí rovnovážného stavu $I_{p1}^* = I_{d1}^* = 0$ dostáváme matici dynamiky

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} -a_p & r_p N_p \\ r_d N_d & -a_d \end{bmatrix} \quad (8.56)$$

a pro její vlastní čísla, určené z rovnice

$$\begin{vmatrix} -a_p - \lambda & r_p N_p \\ r_d N_d & -a_d - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (8.57)$$

platí

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(a_p + a_d) \pm \left[(a_p + a_d)^2 + 4a_p a_d \left(\frac{N_p N_d}{\rho_p \rho_d} - 1 \right) \right]^{1/2}. \quad (8.58)$$

Je-li splněna prahová podmínka $N_d N_p > \rho_p \rho_d$, pak vlastní čísla $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ a počátek stavové roviny I_p, I_d je sedlovým bodem. Pokud není prahová podmínka splněna, pak rovnovážný bod $(0; 0)$ je stabilní, protože obě vlastní čísla jsou záporná. V tomto případě kladný rovnovážný bod (I_{p2}^*, I_{d2}^*) neexistuje.

Když kladný rovnovážný bod existuje, tj. je splněna prahová podmínka, pak linearizace soustavy (8.51) vede na definiční formuli vlastních čísel matice soustavy

$$\begin{vmatrix} -a_p - r_p I_{d2}^* - \lambda & r_p N_p - r_p I_p \\ r_d N_d - r_d I_d & -a_d - r_d I_{p2}^* - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (8.59)$$

což vede na řešení kvadratické rovnice

$$\lambda^2 + (a_p + a_d + r_p I_{d2}^* + r_d I_{p2}^*) \cdot \lambda + [a_d r_p I_{d2}^* + a_p r_d I_{p2}^* + r_p r_d (I_d N_p + I_p N_d) - a_p a_d - r_p r_d N_p N_d] = 0. \quad (8.60)$$

Je-li jak výše uvedeno splněna prahová podmínka, pak jsou reálné části obou vlastních čísel záporné a rovnovážný stav (I_{p2}^*, I_{d2}^*) je stabilní.

8.2.3. VÍCESKUPINOVÝ MODEL

Ačkoliv je daný model obzvláště jednoduchý, není zcela nerealistický. Např. v případě kapavky zohledňuje mnohé užitečné jevy jako je velká poměrná část nakažených žen, které nemají zřetelné příznaky choroby a tedy mohou snadno chorobu přenášet. Na druhé straně v reálném světě existují velké rozdíly ve vlastnostech členů jednotlivých skupin - např. ve skupině infikovaných se parametry mohou lišit v závislosti na tom, zda jsou jednotlivé osoby symptomatické či asymptomatické, zda se léčí či nikoliv, apod. Jiné dělení obou pohlaví může být dle intenzity jejich pohlavních kontaktů.

Existuje-li potřeba vyjádřit různé vlastnosti dílčích skupin populace, pokusme se je do modelu nějak zahrnout. Předpokládejme tedy nadále následující čtyři skupiny pro obě pohlaví:

- (i) velice aktivní asymptomatictí muži a ženy;
- (ii) aktivní asymptomatictí muži a ženy;
- (iii) velice aktivní symptomatictí muži a ženy;
- (iv) aktivní symptomatictí muži a ženy.

Pokud je celkový počet mužů a žen ve sledované populaci N_p a N_d a obě subpopulace sexuálně aktivních jedinců se skládají z výše uvedených skupin, můžeme zastoupení jednotlivých skupin vyjádřit poměrně tak, že

$$N_1 + N_3 + N_5 + N_7 = 1; \quad N_2 + N_4 + N_6 + N_8 = 1, \quad (8.61)$$

kde liché indexy označují skupiny žen a sudé indexy uvedené skupiny mužů a N_i , $i = 1, 2, \dots, 8$, jsou normalizované populační četnosti v jednotlivých skupinách.

Protože pohlavní nemoci (kapavka) nevytvářejí imunitu, lze vystačit pouze se dvěma základními kategoriemi - infekčními $I_i(t)$ a ohroženými $S_i(t) = 1 - I_i(t)$, $i = 1, 2, \dots, 8$. Dále předpokládejme, že všechny skupiny jsou homogenní, pokud jde o míru pohlavních kontaktů. Pro každou skupinu nechť D_i udává střední dobu onemocnění. Z toho plyne, že je šance $1/D_i$ na vyléčení za časovou jednotku a rychlostní konstanta léčení za časovou jednotku je I_i/D_i .

Nechť L_{ij} je počet efektivních kontaktů za časovou jednotku mezi infikovanými jedinci ze skupiny j a jedinci z i -té skupiny. Protože model reprezentuje pouze heterosexuální vztahy, musí být

$$L_{ij} = 0 \text{ pro } i + j \text{ sudé.} \quad (8.62)$$

Matici $L = [L_{ij}]$ nazýváme kontaktní matice. I když v reálu se vyskytují určité sezónní závislosti, zde předpokládáme, že prvky matice L_{ij} jsou konstantní. Z toho plyne, že průměrný počet zdravých osob ze skupiny i , které jsou za časovou jednotku infikovány jedinci ze skupiny j je roven $L_{ij} \cdot (1 - I_i)$.

Dynamiku počtu infikovaných v i -té skupině pak můžeme vyjádřit diferenciální rovnicí

$$\frac{d(N_i I_i)}{dt} = \sum_{j=1}^8 L_{ij} \cdot (1 - I_i) \cdot N_j I_j - \frac{N_i I_i}{D_i}; I_i(0) = I_{i0}. \quad (8.63)$$

Jedním z hlavních cílů modelování dynamiky šíření pohlavních nemocí je nalézt a ocenit prostředky jak omezit možnost nakažení a zvýšit pravděpodobnost zachycení nemocných jedinců. K vyšetření lze využít dvou rozdílných screeningových metod - jednak vyšetření přímo zaměřené na určitou skupinu osob s cílem najít osoby trpícími pohlavními chorobami, jednak obecná preventivní vyšetření.

Předpokládejme např. že C je parametr úměrný počtu R_i cíleně vyšetřovaných osob a tedy CR_i je rychlost s jakou jsou ve skupině i cíleně vyhledávány infikované ženy a dále necht' EP_i je rychlost obecných preventivních prohlídek, kde E je jejich účinnost a P_i je velikost populace v i-té skupině. Potom rovnice (8.63) je modifikována do tvaru

$$\frac{d(N_i I_i)}{dt} = \sum_{j=1}^8 L_{ij} \cdot (1 - I_i) \cdot N_j I_j - \frac{N_i I_i}{D_i} - CR_i - EP_i, \quad (8.64)$$

přičemž různé metody řízení prohlídek předpokládají různé hodnoty R_i a C_i . Za předpokladu, že jsou organizovány pouze preventivní prohlídky (obecné i cílené) žen, pak můžeme definovat např.

$$P_i = R_i = I_i N_i, \quad \text{pro } i = 1, 3, 5, 7; \quad (8.65a)$$

a

$$P_i = R_i = 0, \quad \text{pro } i = 2, 4, 6, 8. \quad (8.65b)$$

8.3. MODEL PŘENOSU VIRU AIDS

8.3.1. ÚVODEM

Virus HIV (Human Immunodeficiency Virus) vede ke ztrátě imunity, popisované jako syndrom získaného selhání imunity (AIDS - acquired immunodeficiency syndrome). Jsou-li detekovány v organismu protilátky vůči HIV, je pacient považován za infikovaného, označuje se jako seropozitivní nebo HIV pozitivní. HIV pozitivita je zpravidla zjištěna v počátečním přechodném stadiu (významné množení jak virů HIV, tak T buněk imunitního systému), příp. již v latentním období, kdy se v organismu nachází velké množství jak T buněk, tak virů HIV, počet se však již významně nemění. Poslední stadium nemoci končící smrtí, se vyznačuje náhlým prudkým poklesem počtu imunitních T buněk (téměř až k nule) s následným neomezeným růstem počtu virů HIV.

Schopnost viru napadat lidský organismus a dosavadní dynamika šíření choroby hrozí přerůst do pandemického stádia (světové epidemie), ne nepodobného pandemiím černého moru v Evropě v polovině 14. století. Studium choroby a dynamiky jejího šíření v daném prostředí proto může napomoci omezit její zdravotní i sociální důsledky. Při tvorbě modelů dynamiky šíření a při sběru experimentálních dat narážíme na mnohé nejasnosti a neurčitosti s touto chorobou spojené:

- neznámá délka latentního období nemoci (měsíce, roky, ...?);
- výchozí a současná velikost séropozitivní části populace;
- epidemiologické parametry šíření (v homosexuální populaci, v heterosexuální populaci, z matky na dítě, krevní transfúzí, ...);
- sociální problémy při pořizování dat vzhledem k různým tabu spojeným s touto nemocí.

8.3.2. MODEL VÝVOJE AIDS V HOMOSEXUÁLNÍ POPULACI

Při konstrukci tohoto modelu se omezme na dynamiku šíření nemoci v homosexuální populaci s proměnnou velikostí $N(t)$.

Předpokládejme, že do populace přichází z vnějšího prostředí B nových, dosud zdravých jedinců. Dále, necht' $x(t)$, $y(t)$, $a(t)$ a $z(t)$ udávají počet zdravých, infikovaných, nemocných AIDS a séropozitivních, ale neinfekčních osob (obr.8.14). Protože doba nemoci je srovnatelná s dobou života, předpokládáme v každé z vyjmenovaných kategorií úmrtnost způsobenou faktory nespojenými s vlastní nemocí s rychlostní konstantou μ - pokud by se nemoc nevyskytovala, byla by dynamika populace zdravých dána rovnicí

$$x'(t) = B - \mu \cdot x(t), \quad (8.66)$$

což vede k rovnovážnému stavu

$$x^*(t) = N^*(t) = B/\mu. \quad (8.67)$$

Úmrtnost způsobenou nemocí vyjadřuje rychlostní konstanta d (typicky je doba nemoci $1/d$ přibližně 9 až 12 měsíců). Podobně jako ve všech předcházejících modelech předpokládáme homogenní prostředí. V tom případě můžeme s využitím principů kompartmentové analýzy psát definiční stavové rovnice modelu

$$x'(t) = B - \mu \cdot x(t) - c \cdot \lambda \cdot x(t), \quad (8.68)$$

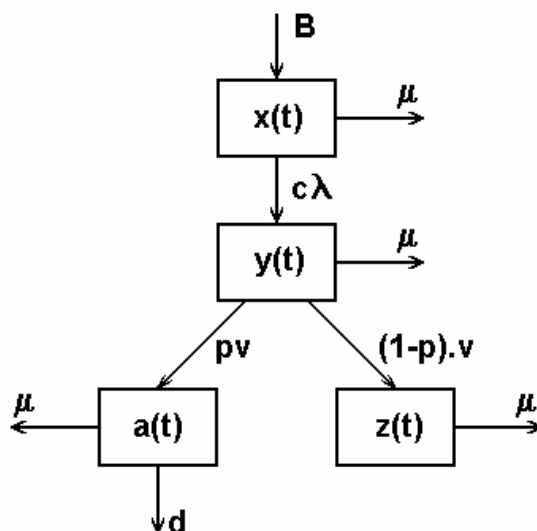
kde $\lambda = \beta \cdot y(t)/N(t)$,

$$y'(t) = c \cdot \lambda \cdot x(t) - (v + \mu) \cdot y(t); \quad (8.69)$$

$$a'(t) = p \cdot v \cdot y(t) - (d + \mu) \cdot a(t); \quad (8.70)$$

$$z'(t) = (1 - p) \cdot v \cdot y(t) - p \cdot z(t) \quad (8.71)$$

a



Obr.8.14 Blokové schéma modelu dynamiky AIDS

$$N(t) = x(t) + y(t) + a(t) + z(t). \quad (8.72)$$

Kromě již definovaných proměnných je λ pravděpodobnost získání infekce od náhodného partnera (příčemž β je pravděpodobnost přenosu viru), c je počet sexuálních partnerů, p je část séropozitivních osob, které jsou také infekční a konečně v je rychlostní konstanta propuknutí závěrečného stadia nemoci (její převrácená hodnota je proto rovna průměrné inkubační době nemoci).

Parametr λ je přesněji definován vztahem

$$\lambda = \beta \cdot y(t) / [x(t) + y(t) + z(t)], \quad (8.73)$$

hodnota $a(t)$ je ale o hodně menší než $N(t)$.

Pokud dosadíme rovnice (8.68), (8.69), (8.70) a (8.71) do (8.72), dostáváme

$$N'(t) = B - \mu \cdot N(t) - d \cdot a(t). \quad (8.74)$$

Epidemie vzniká, pokud je základní reprodukční poměr nemoci, tj. počet sekundárně nakažených jedinců jedním infikovaným, $R_0 > 1$. Ze vztahu (8.69), je-li do zdravé populace na počátku sledování uvedena jedna infikovaná osoba ($x(0) \approx N(0)$), můžeme psát

$$y'(t) \approx \frac{\beta c x(t)}{N(t)} y(t) - (v + \mu) \cdot y(t) = (\beta c - v - \mu) \cdot y(t). \quad (8.75)$$

Protože $v \gg \mu$ (průměrná inkubační doba $1/v$ od začátku infekce do rozvoje nemoci je o hodně menší než průměrná očekávaná délka života $1/\mu$ zdravých osob), lze psát vztah (8.75) ve tvaru

$$y'(t) \approx (\beta c - v) \cdot y(t) \approx v \cdot (R_0 - 1) \cdot y(t), \quad (8.76)$$

kde reprodukční poměr R_0 je dán součinem počtu sexuálních partnerů c , pravděpodobností přenosu nemoci β a průměrné inkubační doby nemoci $1/v$. Přibližná prahová podmínka pro rozvoj epidemie tedy je

$$R_0 \approx \frac{\beta c}{v} > 1, \quad (8.77)$$

Po začátku epidemie se populace vyvíjí do rovnovážného stavu daného rovnicemi

$$x^* = \frac{(v + \mu) \cdot N^*}{c \cdot \beta}; \quad y^* = \frac{(d + \mu) \cdot (B - \mu N^*)}{p v d};$$

$$a^* = \frac{B - \mu N^*}{d}; z^* = \frac{(1-p) \cdot (d + \mu) \cdot (B - \mu N^*)}{pd\mu}; \quad (8.78)$$

$$N^* = \frac{B\beta \cdot [\mu(v + d + \mu) + vd(1-p)]}{[v + \mu] \cdot [\beta(d + \mu) - pv]}.$$

Pokud linearizujeme popis chování systému v okolí kladného rovnovážného stavu, lze ukázat, že stavové proměnné modelu z počátečních hodnot směřují tlumenými oscilacemi k ustálenému stavu (x^*, y^*, a^*, z^*) s periodou oscilací závislou na parametrech modelu, která je pro reálné hodnoty parametrů řádově desítky let dlouhá. Na druhé straně je nepravděpodobné, že by během tak dlouhé doby zůstaly parametry modelu konstantní.

Analýzou chování modelu v časných stádiích epidemie můžeme získat některé informace o vlastnostech systému v této fázi vývoje nemoci. Protože celá populace obsahuje v této době téměř výhradně zdravé osoby $x(t) \approx N(t)$ a v tom případě se vývoj subpopulace séropozitivních osob řídí podle vztahu (8.76). Z toho je

$$y(t) = y(0) \cdot \exp[v \cdot (R_0 - 1) \cdot t] = y(0) \cdot \exp(rt), \quad (8.79)$$

kde R_0 je základní reprodukční poměr, $1/v$ je průměrná inkubační doba a $y(0)$ je počet infekčních osob, které vstoupily do populace na začátku sledovaného období rozvoje nemoci. Počet infikovaných se bude zvyšovat pokud $r = v \cdot (R_0 - 1)$ bude kladné, tj. $R_0 > 1$. Z rovnice (8.79) můžeme stanovit časový interval t_d , za který se populace infikovaných zdvojnásobí, tj. $y(t_d) = 2y(0)$. Platí, že

$$2 = \exp(r \cdot t_d) \Rightarrow t_d = r^{-1} \cdot \ln 2 = \frac{\ln 2}{v \cdot (R_0 - 1)}. \quad (8.80)$$

Z toho logicky plyne, že čím větší bude reprodukční poměr R_0 , tím menší bude doba potřebná pro zdvojnásobení populace.

Dosadíme-li vztah (8.79) pro $y(t)$ do rovnice (8.70) určující dynamiku nemocných AIDS dostáváme

$$a'(t) = pv \cdot y(0) \cdot \exp(rt) - (d + \mu) \cdot a(t). \quad (8.81)$$

Protože v časném stadiu rozvoje epidemie se v celé populaci nenachází žádný nemocný ($a(0) = 0$), má řešení zjednodušený tvar vycházející pouze z velikosti počáteční populace infikovaných osob

$$a(t) = pv \cdot y(0) \cdot \frac{\exp(rt) - \exp[(d + \mu) \cdot t]}{r + d + \mu}. \quad (8.82)$$

Konkrétní realizace tohoto modelu byla provedena pro experimentální data popisující vývoj AIDS v komunitě homosexuálních a bisexuálních mužů, kteří se léčili v letech 1978 - 1985 na klinice s San Francisku. Hodnoty parametrů modelu určené z experimentálních dat byly

$$B = 13\,333 \text{ rok}^{-1}$$

$$\mu = 1/32 = 0,03125 \text{ rok}^{-1}$$

$$\beta = 0,5 \text{ rok}^{-1}$$

$$c = 2$$

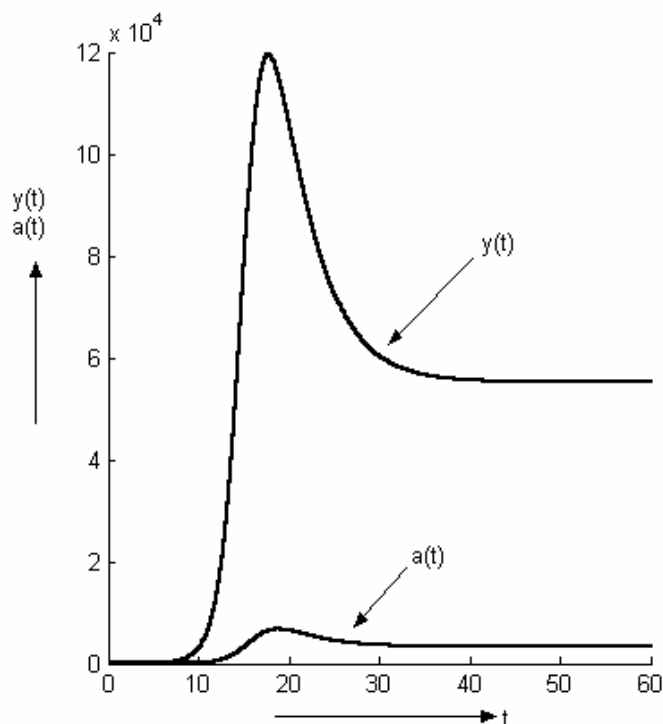
$$v = 0,2 \text{ rok}^{-1}$$

$$p = 0,3$$

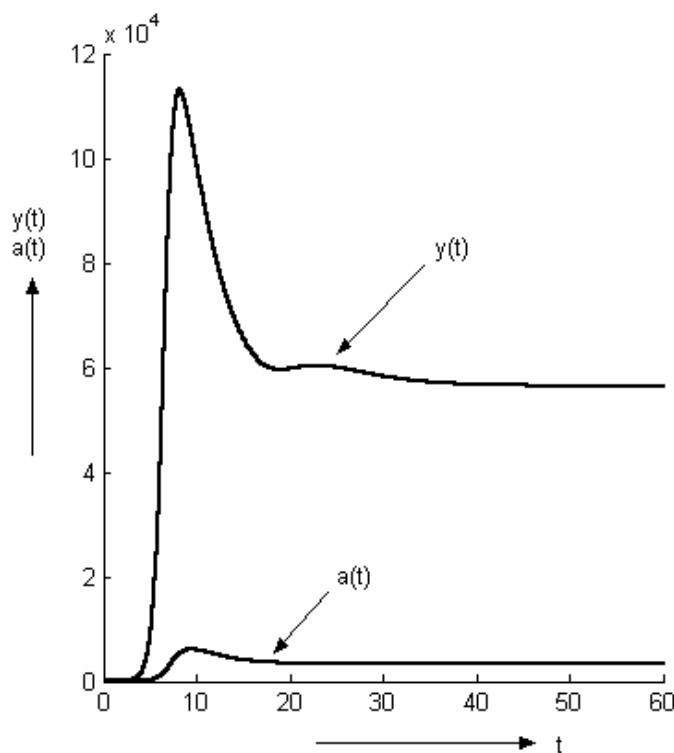
$$d = 1 \text{ rok}^{-1}$$

a předpokládané počáteční podmínky $x(0) = 100\,000$, $y(0) = 1$, $a(0) = 0$, $z(0) = 0$ a $N(0) = 100\,000$. Průběhy simulovaných funkcí $y(t)$ a $a(t)$ popisujících počet infikovaných a nemocných osob jsou uvedeny na obr.8.15. Doba zdvojnásobení počtu osob ve skupině infikovaných (séropozitivních) je

$$t_d = \frac{\ln 2}{v \cdot (R_0 - 1)} = \frac{\ln 2}{v \cdot \left(\frac{\beta c}{v} - 1\right)} = \frac{\ln 2}{0,2 \cdot \left(\frac{0,5 \times 2}{0,2} - 1\right)} = 0,866 \text{ roku} \cong 10,4 \text{ měsíců}. \quad (8.83)$$



Obr.8.15 Průběhy simulovaných funkcí HIV séropozitivních $y(t)$ a AIDS nemocných $a(t)$ jedinců pro populaci homosexuálních a bisexuálních mužů na západním pobřeží USA v letech 1978 - 1985.



Obr.8.16 Průběhy simulovaných funkcí $y(t)$ a $a(t)$ pro tutěž populaci jako na předcházejícím obrázku, pouze parametr určující počet sexuálních partnerů byl zvýšen na dvojnásobek ($c = 4$)

Ze simulačních výsledků na obr. 8.15, které poměrně přesně vyjadřují průběhy experimentálních dat v počátcích epidemie je vidět, že počet séropozitivních jedinců dosahuje maxima přibližně za 18 let po vstupu prvního HIV nakaženého jedince do populace, maximum počtu nemocných je jen poněkud málo opožděno za maximum funkce $y(t)$. Díky relativně dlouhé době vývoje epidemie AIDS, měřené v letech, je velice pravděpodobné, že se během vývoje budou s časem měnit i hodnoty parametrů, což bude způsobeno jednak přirozenou genezí celé společnosti, jednak cílenou snahou ovlivnit charakteristiky šíření nemoci (sociální prevencí a působením na obyvatelstvo, vývojem nových léků, apod).

Vliv změny jednotlivých parametrů mohou ukázat nové experimentální simulace. Např. zvýší-li se počet sexuálních partnerů na dvojnásobek ($c = 4$) (obr.8.16), pak maximum počtu séropozitivních jedinců se vyskytne po podstatně kratší době od počátku sledování, kolem 8 let.

Ustálené stavy obou veličin nezávisí podle vztahů (8.78) na počtu partnerů, z toho plyne, že zkrácená doba výskytu maxima funkcí $y(t)$ a $a(t)$ počtu infikovaných a nemocných jedinců je jedním z nejdůležitějších simulačních výsledků, říkající např. kolik času zbývá pro vývoj nových léčiv.

Přes svou jednoduchost model odpovídá pozorováním v mužské homosexuální komunitě a simulační experimenty s tímto modelem mohou iniciovat nové otázky, řídící další sběr experimentálních dat, definující důležitost informace v datech, která

jsou již k dispozici, případně vést ke konstrukci komplikovanějších modelů, zahrnujících složitější společenské i medicínské vztahy, např. vliv heterosexuálních jedinců na šíření choroby, atd.

9. TEORIE KATASTROF

9.1. ÚVODNÍ POZNÁMKY

Chování velké většiny reálných systémů lze popsat rozumnými spojitými funkcemi a tím pádem jsou jejich kvantitativní modely založeny na popisu tohoto chování pomocí diferenciálních rovnic. Nicméně i ve třídě takto se chovajících systémů se vyskytují takové, v nichž pomalá změna řídicích sil (v širokém, nejen fyzikálním smyslu) způsobuje náhlé, *katastrofické* změny stavu.

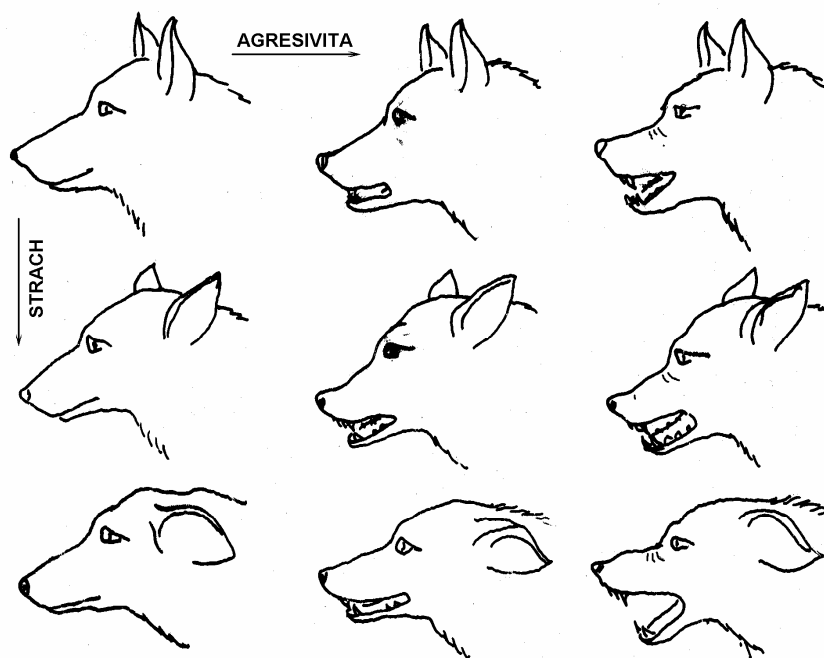
Matematická teorie katastrof se snaží vytvořit nástroje pro popis chování systémů s tímto druhem chování. Je založena na matematické topologii, která se zabývá vlastnostmi obecně multidimensionálních ploch, popisujících rovnovážné stavy studovaných systémů. Přestože je její matematický i heuristický aparát velice složitý (důkaz základní Thomovy věty zabírá kolem sta tiskových stran), je jedním z hlavních rysů této teorie názornost interpretace výsledků aplikací v biologii, medicíně, psychologii, sociologii, ekonomice i fyzice.

9.2. ZÁKLADNÍ PRINCIPY A PŘÍKLADY

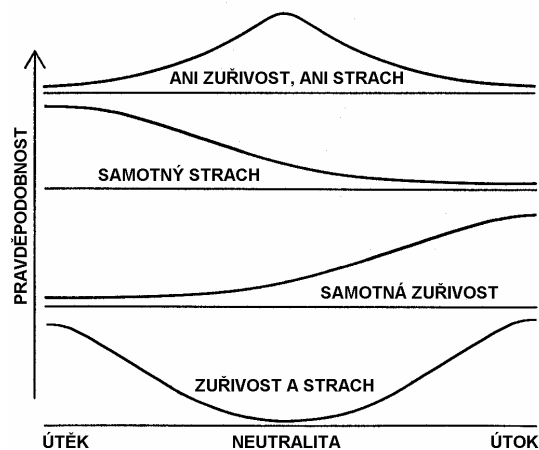
9.2.1. MODEL AGRESIVNÍHO CHOVÁNÍ

Agrese v chování mnohých živočišných druhů je ovlivňována dvěma různými antagonistickými vlivy. Uvedme příklad psa. Řídicími konfliktními faktory, ovlivňujícími chování psů, jsou strach a vztek (stupeň vzrušení) - obr.9.1. Je-li přítomen pouze jediný z uvedených faktorů, lze chování psa předvídat relativně snadno. Při podráždění, kdy není důvod pro strach, lze očekávat agresivní chování, resp. útok. Naopak, bojí-li se pes bez současného provokování, agrese je nepravděpodobná a pes při stupňování strachu nejspíše uteče. Predikce chování je podobně jednoduchá i v případě, kdy schází jakýkoliv z obou stimulů, pes se bude chovat neutrálně bez jakéhokoliv extrému. Když se ale bojí a současně je vydrážděn, jsou oba řídicí faktory v přímém konfliktu a jednoduché modely chování selhávají - nejméně pravděpodobné je, že pes zůstane neutrální, naopak lze očekávat buď náhlý útěk nebo náhlý útok tak, jak je znázorněno pomocí funkce hustoty pravděpodobnosti na obr.9.2.

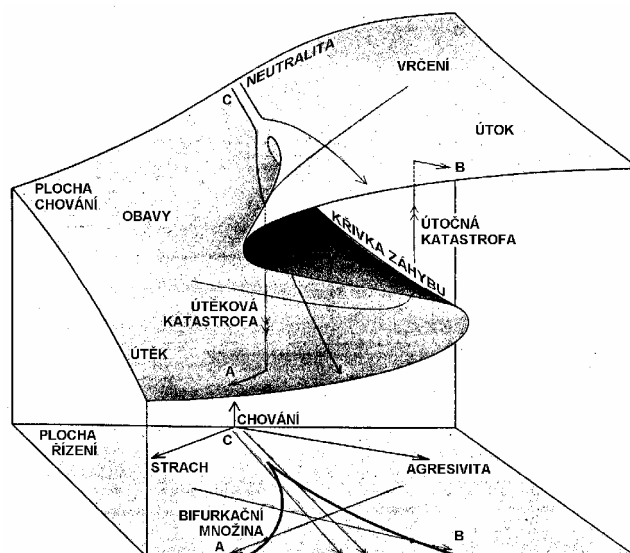
Požadované chování psa ovlivněné dvěma řídicími faktory - strašením a drážděním - lze popsat modelem podle obr.9.3. Plocha chování, zahrnující všechny možné formy od útěku přes obavy, neutralitu až k různým stupňům agrese, je definována nad řídicí rovinou, definovanou kartézským součinem obou řídicích parametrů. Kvalita pravděpodobného chování je tedy charakterizována hodnotou



Obr.9.1 Projevy bojícího se a agresivního psa



Obr.9.2 Hustota pravděpodobnosti chování za přítomnosti různých forem ovlivnění psa



Obr.9.3 Model chování psa

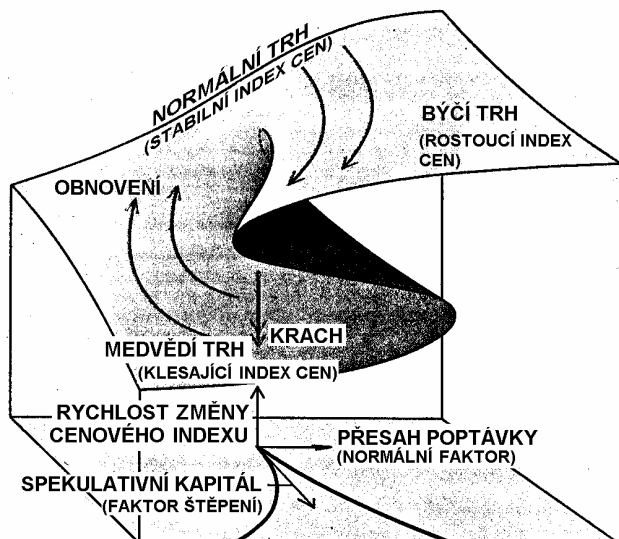
na y-ové vertikální ose modelového prostoru. Velká část plochy chování definuje typ chování jednoznačně, ve střední části se však na ploše chování vyskytuje sklad, jehož horní a dolní list reprezentuje dvě rozdílné, víceméně stejně pravděpodobné formy chování, střední část skladu pak chování nejméně pravděpodobné, v tomto případě chování neutrální. Směrem k počátku řídicí plochy se sklad zužuje až zcela zaniká. Průmět obou hran záhybu plochy chování do řídicí roviny vymezuje v řídicí rovině množinu hodnot řídicích faktorů, pro které existuje víceznačné chování. Protože pro hodnoty na průmětové křivce dochází ke kvalitativní změně charakteru chování systému, nazýváme ji bifurkační křivkou. Protože bifurkační křivka má tvar vrcholu s hrotem směřujícím k počátku řídicí roviny, nazýváme model tohoto typu *katastrofou typu vrchol* (angl. cusp).

Je-li pes rozdrážděn, ale přitom se zvyšuje úroveň strachu, jeho chování sleduje zprava doleva trajektorii A, čemuž odpovídá pozvolné snižování agresivity psa až do okamžiku, kdy se trajektorii dostává na hranu záhybu. V té chvíli se s přechodem na spodní část plochy chování charakter chování náhle mění, pes utíká. V opačném případě, tj. když je pes ustrašen a současně je drážděn, mění se chování podle trajektorie B. Nejdříve se pomalu zmenšuje strach až trajektorie přichází ke hraně záhybu, kde se opět radikálně mění forma chování psa, pes zaútočí. Je-li počáteční stav psa neutrální a úroveň strachu i dráždění je přibližně stejná, pohybuje se charakter chování po jedné z trajektorií C. Zda to bude trajektorie v horní nebo dolní části plochy chování kriticky závisí na počátečních podmínkách a hodnotách obou řídicích faktorů - v tomto případě malé odchylky v počátečních podmínkách i způsobu řízení může způsobit významné odchylky ve výsledném chování - chování je divergentní.

Konstrukce tohoto modelu vychází ze základní deterministické hypotézy - chování psa může být predikováno na základě znalosti jeho emočního stavu - vyjádřeného např. výrazem jeho tváře, postoje, forem chování (štěkání). Popis funkce modelu však ukazuje, že existence bimodality neumožňuje predikci stavu pouze na základě statické informace, nýbrž pouze okamžitého stavu spolu se znalostí nedávné historie vývoje emocí psa.

9.2.2. MODEL FINANČNÍHO TRHU

Model využívající katastrofy typu vrchol lze použít i na vysvětlení procesů spojených s obchodováním na burze. V tomto případě pojmy jako býčí či medvědí trh (angl. bull market, resp. bear market) naznačují dvojí typ charakteru trhu a burzovní krach lze nepochybně vysvětlit pomocí katastrofického přechodu z jednoho stavu trhu na druhý. Při konstrukci modelu je nezbytná malá modifikace. Osy řídicích faktorů se nebudou rozbíhat podél záhybu, jak tomu bylo v případě modelu chování, ale jedna souřadnicová osa bude procházet přímo středem bifurkační oblasti (*faktor štěpení* - nárůst jeho hodnoty způsobuje progresivní divergenci mezi horním a dolním listem plochy chování) a druhá osa bude kolmá k první (*normální faktor* - pro malé hodnoty faktoru štěpení se se změnami hodnot normálního faktoru mění chování modelu spojitě) - obr.9.4.



Obr.9.4 Model burzovního trhu

Jako normální faktor použijeme přesah poptávky na trhu. V případě faktoru štěpení je situace poněkud komplikovanější, použijme poměr velikosti spekulativního a dlouhodobého trhu. Konečně plochu chování definujeme rychlostí změn indexu burzovních cen. Trh s rostoucím indexem je býčí trh a klesající index cen reprezentuje medvědí trh, který se nachází v dolní části plochy chování.

Trh s přesahem poptávky a s vysokým procentem spekulativního kapitálu se nachází v horní části plochy chování. V tom případě burzovní krach může být způsoben vlivy, které sníží poptávku tak, že trajektorie překročí hranu záhybu funkce chování. Finanční pád je tím větší, čím větší je podíl spekulativního kapitálu.

Na druhé straně je otázka, proč je následné obnovení trhu zpravidla pomalé, proč nedochází k inverzní rychlé změně charakteru trhu. Možným vysvětlením je fakt, že

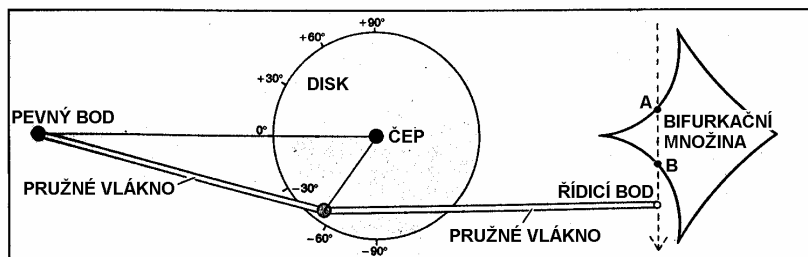
charakter chování působí zpětnovazebně na řídicí faktory. Pád trhu omezuje spekulace a posiluje dlouhodobé investice, tím se snižuje velikost faktoru štěpení a trh se posouvá do oblasti, kde nemá bimodální charakter. S růstem důvěry se zvyšuje poptávka a index cen pomalu a spojitě začíná růst. To přispívá k nárůstu spekulativních a potlačení dlouhodobých investic a tržní cyklus se uzavírá.

9.2.3. ZEEMANŮV STROJ NA KATASTROFY

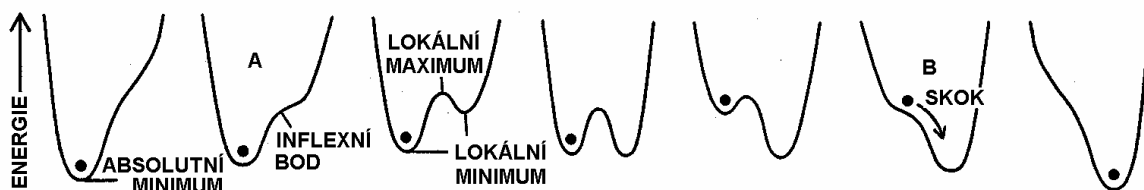
Jak bylo uvedeno výše většina aplikací teorie katastrof je z oblasti biologie či sociálních věd, ale existuje i velké množství příkladů z fyziky či technických věd.

Zařízení (obr.9.5) se skládá z kruhového otočného disku, na jehož okraj jsou připevněna dvě pružná (gumová) vlákna. Konec jednoho z vláken je připevněn v nějakém bodě roviny disku, zatímco konec druhého vlákna je v této rovině volně pohyblivý. Poloha pohyblivého konce je v rovině určena dvěma souřadnicemi, které považujeme za řídicí faktory, a stav stroje je popsán rovnovážnou polohou disku, definovanou úhlem jeho natočení.

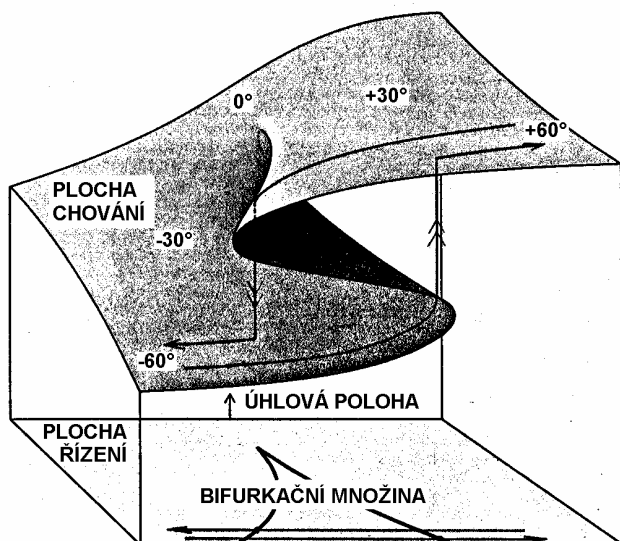
Pohybujeme-li volným koncem v řídicí rovině, mění se většinou i úhel natočení disku spojitě. V některých pozicích ale disk při malé změně polohy řídicího bodu náhle významně změni svou rovno-



Obr.9.5 Princip Zeemanova stroje na katastrofy



Obr.9.6 Vývoj energetické funkce popisující chování Zeemanova stroje na katastrofy



Obr.9.7 Model chování Zeemanova stroje na katastrofy

vážnou pozici. Budeme-li zakreslovat místa řídicích bodů, ve kterých byly vyvolány náhlé změny rovnovážné pozice disku, dostaneme konkávní uzavřenou křivku hvězdicového tvaru se čtyřmi vrcholy. Je-li řídicí bod vně oblasti vymezené křivkou, má disk jedinou rovnovážnou polohu a při změně polohy řídicího bodu se úhel natočení disku mění spojitě. Je-li naopak řídicí bod uvnitř křivky, má disk dvě stabilní rovnovážné polohy a ke skokové změně úhlu natočení dochází právě když řídicí bod přechází z vnitřku bifurkační křivky ven.

Pro vysvětlení tohoto jevu použijeme energetickou funkci, reprezentující elasticitou energii vláken v závislosti na úhlové výchylce (tuto funkci lze analyticky vyjádřit pomocí Hookova zákona) - obr.9.6. Rovnováha disku nastává vždy tam, kde má energetická funkce minimum. Energetická funkce má též význam jako hustota pravděpo-

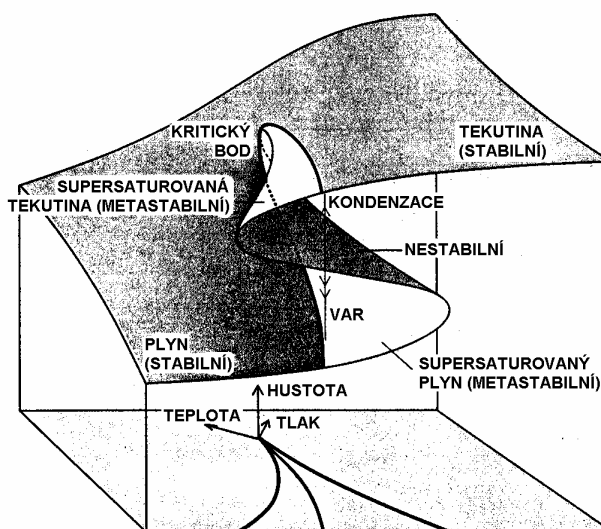
dobnosti charakteru chování či stavu trhu ve dvou výše uvedených modelech.

Předpokládejme, že se řídicí bod pohybuje ve směru kolmém ke spojnici středu disku s místem fixace prvního pružného vlákna. Když leží řídicí bod vně oblasti ohraničené bifurkační křivkou, má energetická funkce jedno minimum. Naopak, když je tento bod uvnitř křivky, má energetická funkce dvě lokální minima oddělených lokálním maximem. V krajních bodech na bifurkační křivce splývá jedno z lokálních minim s maximem a vzniká inflexní bod. Pohybem po přímce AB je disk nejdříve v minimu a teprve průchodem bodem B přejde skokem do druhé rovnovážné polohy. Existenci obou minim uvnitř bifurkační křivky lze ověřit vnějším zásahem, přičemž síla potřebná pro převedení do nové rovnovážné polohy se zmenšuje se zmenšováním vzdálenosti řídicího bodu od bodu B. Lokální maximum energetické funkce představuje třetí rovnovážný, nestabilní stav stroje, který ve stavové reprezentaci (obr.9.7) představuje vnitřní nestabilní část záhybu.

9.2.4. MODEL FÁZOVÉHO PŘECHODU

Dalším příkladem použití teorie katastrof je model fázového přechodu látky z kapalného do plynného skupenství podle van der Waalsových rovnic, vyjadřujících hustotu látky jako funkci teploty a tlaku. Horní část stavové plochy představuje kapalně skupenství, dolní část plochy skupenství plynné a dva katastrofické přechody reprezentují var a kondenzaci. Hrot vrcholu je kritický bod, ve kterém existuje kapalina a plyn současně. Přechem kolem záhybu se může kapalina přeměnit na páru bez varu.

Za výjimečných okolností se může fyzikální systém pohybovat po celé stavové ploše až k oběma okrajům záhybu - kapalina může dosahovat teplot mnohem vyšších než je teplota varu a pára může existovat i za teplot nižších než je rosný bod. Takových poměrů se používá v bublinových a mlžných komorách používaných při detekci elementárních částic hmoty. Ovšem za běžných podmínek nastává var a kondenzace při stejné teplotě a tlaku, což reprezentuje řez definičním záhybem. Existenci zbylých částí záhybu, reprezentujících metastabilní stav supersaturevané kapaliny, resp. plynu pomocí zákona Maxwellova vedení.



Obr.9.8 Model fázového přechodu skupenství hmoty

9.3. ZÁKLADNÍ TYPY KATASTROF

Výše uvedené příklady byly aplikací katastrofy typu vrchol, která je definována pomocí dvou řídicích parametrů a jedné stavové proměnné.

Věta

Nechť R^2 je prostor řídicích parametrů, R^1 je stavový prostor a f je hladká funkce definovaná na otevřené množině prostoru $R^3 = R^2 \times R^1$. Označme S_f množinu bodů pro něž platí $\partial f / \partial x = 0$ (x je stavová proměnná systému). Pak S_f je hladká plocha v R^3 a všechny singulární body projekce S_f do R^2 jsou typu vrchol a záhyb.

Plocha S_f odpovídá stavové ploše chování ve všech výše uvedených příkladech a zmíněné singulární body jsou ty body plochy S_f , ve kterých je tečná rovina vertikální, tj. ty, kde dochází k prudké změně stavové proměnné.

Uveďme nyní analytické vyjádření katastrofy typu vrchol, pomocí jednoduché definice plochy v prostoru R^3 . Uvažme funkci f definovanou vztahem

$$f(a,b,x) = x^4/4 - a \cdot x - b \cdot x^2/2 \quad (9.1)$$

Z podmínky $\partial f / \partial x = 0$ dostaneme rovnici plochy S_f

$$x^3 - a - b \cdot x = 0 \quad (9.2)$$

a množina singulárních bodů na S_f je popsána rovnicí

$$\partial^2 f / \partial x^2 = 3x^2 - b = 0. \quad (9.3)$$

Vyjádřením parametrů a a b z rovnic (9.2) a (9.3) a eliminací proměnné x dostaneme v R^2 křivku s jedním hrotem popsanou parametrickým vztahem

$$(a, b) = (-2\lambda^3, 3\lambda^2), \quad (9.4)$$

což je parametrický popis bifurkační množiny plochy S_f .

Vezmeme-li na ploše S_f singulární bod, který neleží nad hrotem bifurkační množiny, dostaneme nejjednodušší katastrofu typu záhyb, který je tedy považován za příčný řez katastrofou typu vrchol. Z principu je zřejmé, že k popisu katastrofy typu záhyb postačí jeden řídicí parametr. Lze jí popsat funkcí

$$f(a,x) = x^3/3 - a \cdot x. \quad (9.5)$$

Plocha S_f tedy bude parabola o rovnici

$$x^2 - a = 0, \quad (9.6)$$

a bifurkační množina je jednobodová, protože

$$\partial^2 f / \partial x^2 = 2x = 0 \quad (9.7)$$

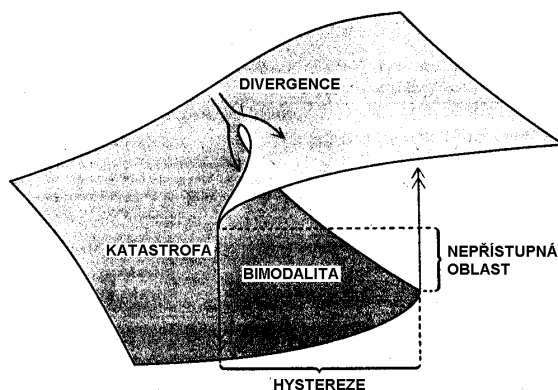
a tedy (obr.9.10a)

$$a = 0. \quad (9.8)$$

V závislosti na počtu řídicích parametrů, resp. stavových proměnných, rozeznáváme další typy katastrof. Sedm elementárních typů katastrof pro maximálně čtyři řídicí parametry a dvě stavové proměnné jsou uvedeny v tab.9.1 a jejich geometrické vyjádření, či alespoň jejich bifurkačních prostorů je uvedeno na obr.9.10 a obr.9.11.

Je-li analyzovaný proces určen minimalizací nebo maximalizací nějaké funkce a je-li řízen ne více než čtyřmi veličinami, pak jakákoliv singularita určující plochu chování musí být podobná některé z uvedených sedmi katastrof. Dále, je-li proces řízen ne více jak dvěma veličinami, pak plocha chování má pouze záhyby a vrcholy. Konečně, kdykoliv má spojitě se měnící veličina za následek náhlou změnu chování systému, pak proces musí být nevyhnutelně popsán nějakým typem matematické katastrofy.

Pomineme-li katastrofu typu záhyb, je katastrofa vrchol nejjednodušším typem matematické katastrofy, která má díky počtu parametrů a proměnných rozumně představitelnou geometrickou interpretaci. Vzhledem k možnosti snadno interpretovat činnost modelu má tento typ i mnohem více apli-



Obr.9.9 Významné charakteristiky katastrofy typu vrchol

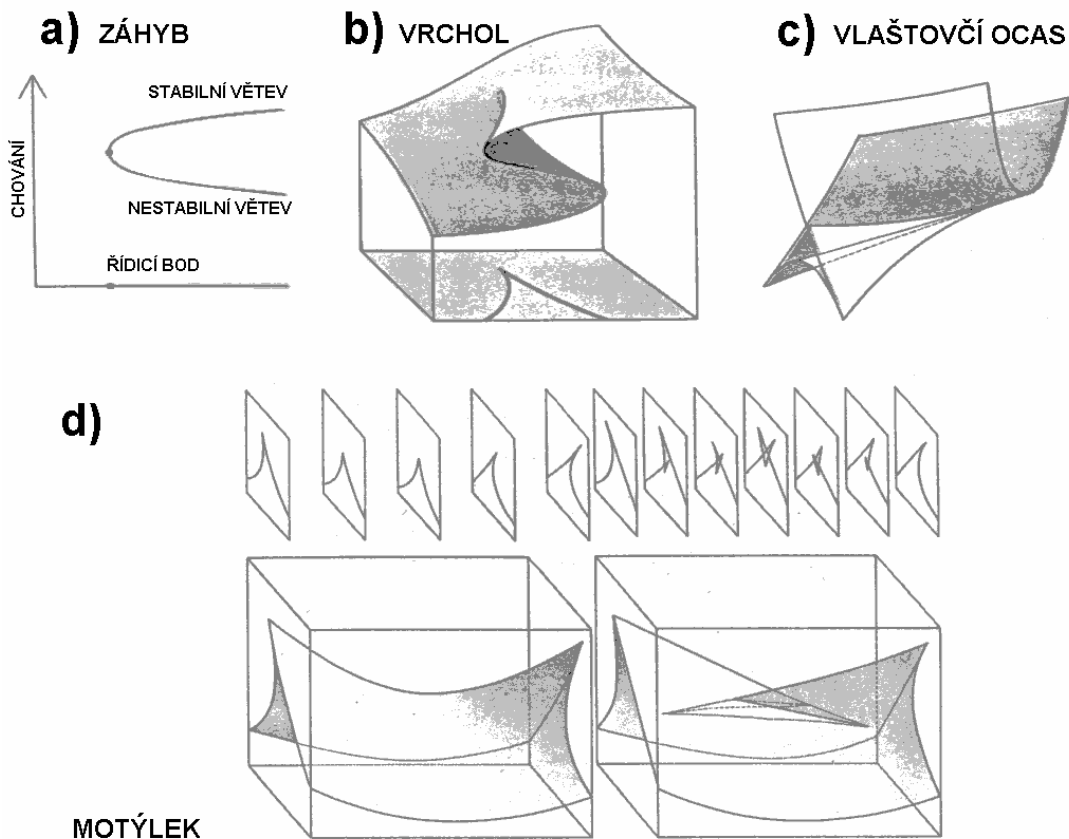
Typ katastrofy	Počet řídicích parametrů	Počet stavových proměnných	Definiční funkce	První derivace
záhyb	1	1	$x^3/3 - ax$	$x^2 - a$
vrchol	2	1	$x^4/4 - ax - bx^2/2$	$x^3 - a - bx$
vlaštovčí ocas	3	1	$x^5/5 - ax - bx^2/2 - cx^3/3$	$x^4 - a - bx - cx^2$
motýlek	4	1	$x^6/6 - ax - bx^2/2 - cx^3/3 - dx^4/4$	$x^5 - a - bx - cx^2 - dx^3$
hyperbolická pupeční	3	2	$x^3 + y^3 + ax + by + cxy$	$3x^2 + a + cy$ $3y^2 + b + cx$
eliptická pupeční	3	2	$x^3 - xy^2 + ax + by + cx^2 + cy^2$	$3x^2 - y^2 + a + 2cx$ $-2xy + b + 2cy$
parabolická pupeční	4	2	$x^2y + y^4 + ax + by + cx^2 + dy^2$	$2xy + a + 2cx$ $x^2 + 4y^3 + b + 2dy$

Tab.9.1 Definiční vztahy sedmi základních typů katastrof

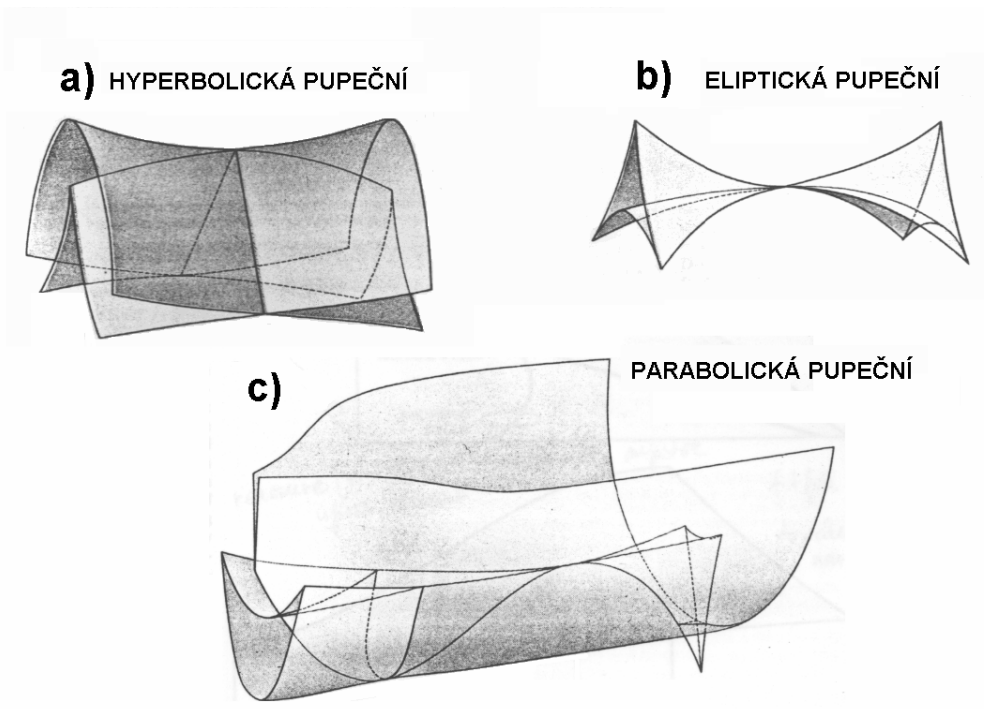
kací než ostatní varianty. Model typ vrchol má několik významných rysů, které mohou napomáhat rozhodnutí použít tento model či nikoliv.

Tyto rysy jsou (obr.9.9):

- chování modelu v části definičního oboru je bimodální (některým hodnotám řídicích parametrů odpovídají dva různé stabilní stavy systému a bez znalosti historie chování systému nelze jednoznačně stanovit, který z nich nastane);
- mezi oběma typy stavu dochází k velice rychlým katastrofickým přechodům;
- při rychlých změnách stavu nastává hystereze;
- přechod mezi stavy nevyužívá střední nestabilní část stavové plochy;
- divergence - malé odchylky v počátečním stavu mohou způsobit velké rozdíly v konečném stavu.



Obr.9.10 Geometrické vyjádření katastrof typu (a) záhyb; (b) vrchol a bifurkačních prostorů katastrofy typu (c) vlaštovčí ocas a (d) motýlek.



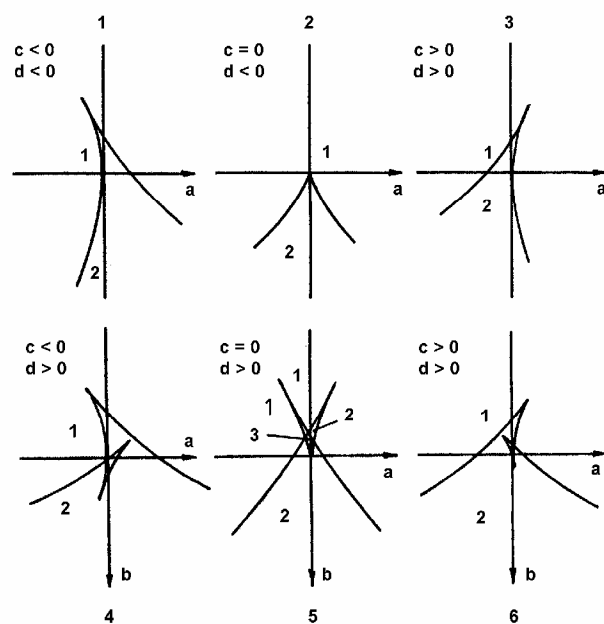
Obr.9.11 Geometrické znázornění bifurkačních prostorů (a) hyperbolické pupeční katastrofy, (b) eliptické pupeční a (c) parabolické pupeční katastrofy.

Všechny uvedené vlastnosti navzájem souvisí. Najde-li se jedna z nich, stojí za to hledat další. Najdou-li se dvě, je systém pravděpodobně katastrofickým systémem typu vrchol.

Nad třírozměrným řídicím prostorem a jednorozměrným stavovým prostorem je definována katastrofa typu *vlaštovčí ocas*. Stavovou plochu chování, která v tomto případě vytváří nadplochu nad třírozměrným prostorem, již nelze jednoduše graficky znázornit, je však možné popsat její třírozměrný bifurkační prostor, který svým tvarem dává tomuto typu katastrofy jméno.

Přidáním dalšího řídicího parametru vzniká *katastrofa typu motýlek*. Vytvořující funkce má tři vrcholy (maxima, resp. minima) oddělené dvěma opačnými extrémy (viz obr.9.15) - krajní vrcholy představují protikladné stavy, ve kterých se stav systému polarizuje, prostřední vrchol představuje kompromis mezi nimi. Katastrofa má celkem čtyři řídicí parametry - *a* - normální faktor, *b* - faktor štěpení; *c* - faktor vychýlení a *d* - motýlkový faktor. Na obr.9.12 jsou uvedeny některé řezy bifurkační množiny motýlkové katastrofy v rovině (*a*, *b*), které mohou napomoci při popisu tvaru bifurkační množiny.

Pro $d < 0$ má průmět do roviny (*a*, *b*) tvar vrcholu, přičemž faktor vychýlení jej naklání do směru kladné, resp. záporné osy normálního faktoru *a*. Pro kladnou hodnotu motýlkového faktoru ($d > 0$) se vytváří prostřední, kompromisní vrchol vytvořující funkce - původně jeden vrchol se rozdělil na tři. V počátku ($c = 0$) má vrchol tvar písmene *V* a v něm je ještě jedno, vnitřní *V* s hrotem nad počátkem.



Obr.9.12 Řezy bifurkační množiny motýlkové katastrofy v rovině (*a*, *b*)

V oblasti vnitřního V má odpovídající funkce pouze jeden kompromisní extrém. Mimo tuto oblast má vytvořující funkce všechny vrcholy. Pro $c \neq 0$ pak vždy existuje kompromisní extrém a jeden další vrchol, odpovídající krajnímu stavu systému podle toho, zda $c > 0$ nebo $c < 0$.

Faktor vychýlení c je svázán s hodnotou funkce chování x následujícími vlastnostmi. Máme-li dvě stavové funkce S_{f1} a S_{f2} s identickými hodnotami faktorů b a d a je-li $c_1 < c_2$, pak ke každé dvojici $(a, x_1) \in S_{f1}$ existuje $(a, x_2) \in S_{f2}$ takové, že $x_1 < x_2$ (nebo případně $x_1 = x_2 = 0$), tj. stavová veličina x roste s velikostí hodnoty faktoru vychýlení c .

Teoreticky byly popsány různé katastrofy až do 25 dimenzí. Pro modelování většiny jevů reálného světa (není třeba více než čtyři řídicí rozměry - tři prostorové + čas) postačuje sedm uvedených základních typů katastrof. Nejčastěji používanou katastrofou po katastrofě typu vrchol je katastrofa typu motýlek.

9.4. PŘÍKLADY MODELŮ VYUŽÍVAJÍCÍCH KATASTROFU TYPU MOTÝLEK

9.4.1. ANOREXIA NERVOSA

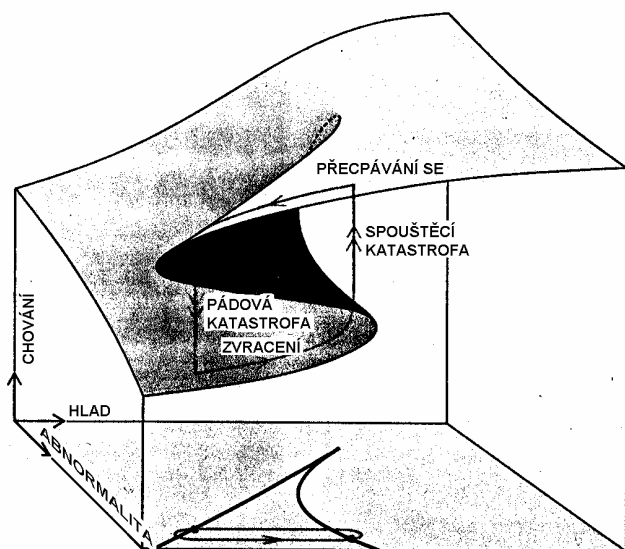
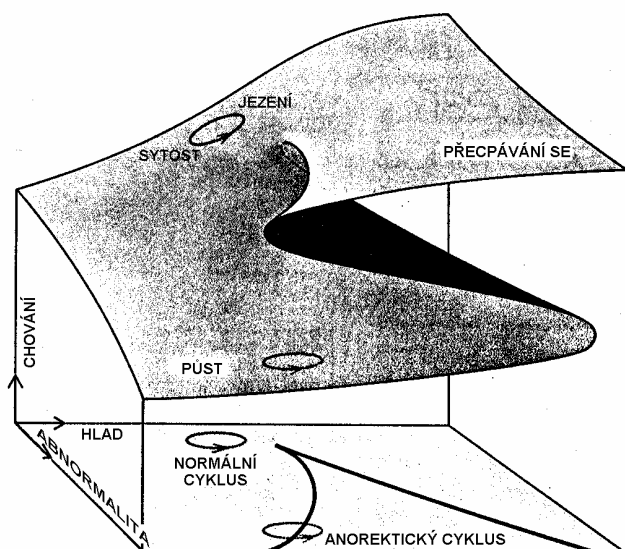
Mentální anorexie je psychické onemocnění, při kterém pacientky (zpravidla jsou postižené mladé dívky a ženy) procházejí dvěma stadii. V počáteční fázi anorexie postižené odmítají stravu, případně po jídle vyvolávají zvracení, čímž se snaží zabránit ztloustnutí, často pouze domnělému

nebo souvisejícímu s vývojem sekundárních pohlavních znaků. Časem se tento abnormální vztah k jídlu stává chronický a vede k vyhladovění, v extrémních případech až ke smrti.

Během dvou let se projeví druhá fáze nemoci - bulimie, kdy pacientka střídavě hladoví a poté se jídlem přecpává. Tento bimodální charakter náhlých změn chování vede k možnosti použití pro modelování dynamiky této nemoci katastrofy typu vrchol. Pacientka se pohybuje v hysterezním cyklu, ve kterém katastroficky přechází mezi dvěma extrémy a není schopna přejít k normálnímu chování. Plocha katastrofy typu vrchol však musí být modifikována dalšími faktory, aby vyjádřila stupeň normalnosti či abnormálnosti chování pacientky.

Základním faktorem řídícím pohyb po stavové ploše je normální faktor, který vyjadřuje hlad pacientky a faktor štěpení reprezentuje abnormalitu vztahu k potravě - abnormalita se významně zvyšuje se zhoršováním zdravotního stavu pacientky. Chování normálních osob osciluje mezi jídlem a sytostí v části plochy mimo bifurkační oblast.

Faktor vychýlení je dán ztrátou sebekontroly, který může být měřen pomocí ztráty hmotnosti. V první fázi onemocnění jsou již postoje pacientky nenormální, ale stále se ještě kontroluje. Důsledkem tohoto stavu je, že se pacientka pohybuje ve spodní části stavové plochy, odpovídající hladovění. Se ztrátou hmotnosti ztrácí nemocná i sebekontrolu a faktor vychýlení postupně narůstá. Tím se záhyb stavové plochy otáčí vlevo až pravá hrana záhybu



Obr.9.13 Reprezentace vývojových stadií nemoci anorexia nervosa pomocí katastrofy typu motýlek

protne anorektický cyklus a stav se náhle mění a nadále dochází k hystereznímu střídání období enormního jídla a hladovění, kterým se zbavují všeho, co považují za kontaminaci těla.

Terapie pro léčení anorexie využívá transu, ve kterém se pacientky uklidní, omezí se jejich nejistota a tím se jim umožní návrat k normálnímu chování. Trans vyjadřuje třetí psychický, jinak nepřístupný stav mezi hladověním a přecpáváním se. (Pokud pacientka drží půst, sleduje okolní svět s úzkostí, ve fázi nadměrného jezení ji svět překonává, ale v transu je izolována a prosta starostí jak o potravu, tak o snahy vyhnout se jídlu. Trans je jediný stav, kdy je možné uklidnění pacientky.)

Právě míru zklidnění je možné použít jako čtvrtý, motýlkový faktor modelu. Změnou hodnoty tohoto parametru lze dosáhnout zpřístupnění prostředního listu stavové plochy, na kterou se pacient dostává trasitickým, rychlým katastrofickým přechodem ve fázi půstu. Ze střední části plochy chování lze posléze přejít do normální, monotónně se měnící oblasti.

Avšak uvedený model anorexie může být dále rozšířen zavedením dalšího řídicího parametru - míry ospalosti, která řídí rozdíl v chování mezi bdělým stavem a spánkem a formy přechodů mezi těmito dvěma stavy. Jiná možnost rozšíření spočívá z začlenění osobnostních charakteristik pacientky, vysvětlujících formy eskalace onemocnění a jeho úpornosti a stability, současně se stabilitou pocitů pacientky a cest pro jejich ovlivnění během léčení.

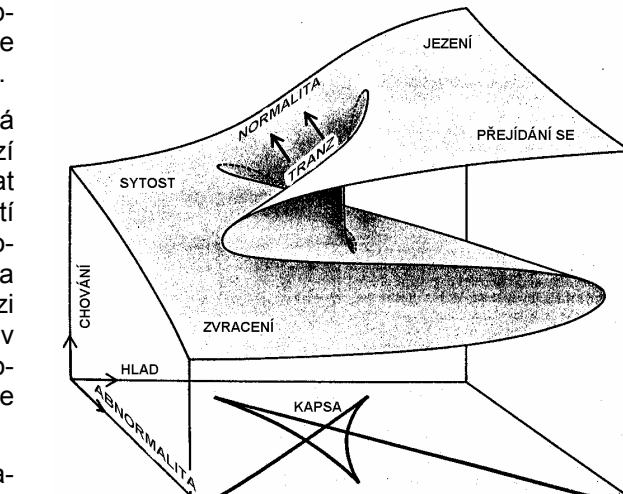
9.4.2. MODEL VÁLEČNÝCH AKTIVIT

Model popisuje charakter veřejného mínění v závislosti na typu politiky vlády a jejich akčních zásadách. Za vytvořující funkci tedy považujeme funkci $P(x)$ danou četností osob ve státě podporujících politiku x . Po znormování můžeme funkci $P(x)$ chápat jako hustotu rozdělení pravděpodobnosti veřejného mínění. Krajiní názory jsou reprezentovány umírněnými „holubicemi“, resp. militantními „jestřábí“. Možná kompromisní forma názorů obyvatelstva leží mezi oběma krajnostmi a představuje platformu pro možná jednání válčících stran.

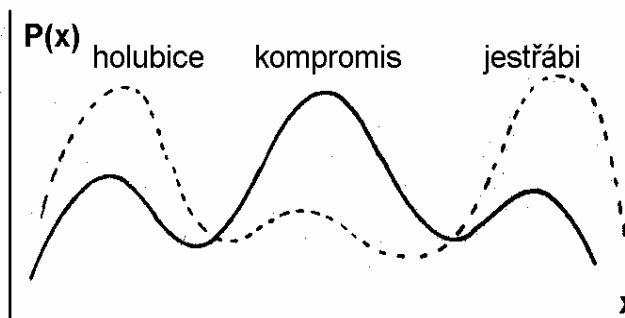
Předpokládejme případ, kdy je veřejnost extrémně rozdělena na „holubice“ a „jestřábí“, tj. funkce $P(x)$ má dvě maxima. Tento případ lze vyjádřit katastrofou typu vrchol, přičemž za faktory ovlivňující charakter válečných akcí lze použít pocit ohrožení (normální faktor) a relativní válečné náklady, vztahené k národnímu důchodu (faktor štěpení).

Pro tvorbu modelu byly použity jako výchozí následující čtyři hypotézy:

- jsou-li válečné náklady nízké, je veřejné mínění poměrně stabilní a jednotné - platí, že čím vyšší je pocit ohrožení, tím intenzivnější jsou vojenské akce;
- jsou-li válečné náklady vysoké a pocit ohrožení je malý, je veřejnost rozdělena na „holubice“ a „jestřábí“;
- jsou-li válečné náklady vysoké a pocit ohrožení velice silný, veřejnost jednotně podporuje rázné vojenské akce;
- jsou-li náklady vysoké a pocit ohrožení malý, je veřejnost jednotná v požadavcích na smířlivou reakci.



Obr.9.14 Transiitický přechod při anorexii do normálního stavu

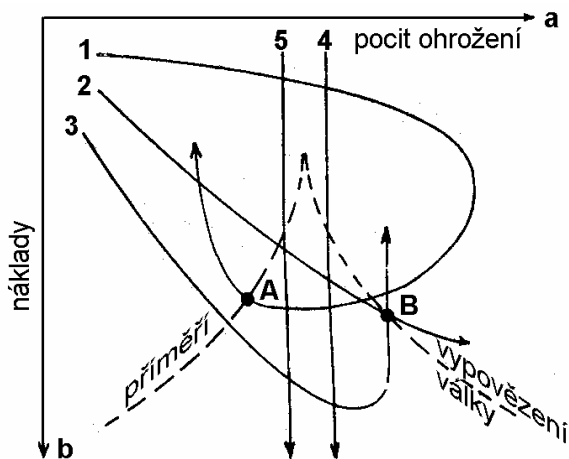


Obr.9.15 Typy rozdělení veřejného mínění

Situace, které mohou nastat lze vyznačit v rovině řídicích parametrů (a, b) podle obr.9.16.

Alternativa 1)

Bohatý stát s dostatkem zdrojů má stále rostoucí pocit ohrožení, přičemž válečné náklady pro něj neznamenají rozhodující finanční zátěž a válečné akce jsou veřejností jednotně podporovány. Náklady se ale s dobou postupně zvyšují a následkem toho se veřejné mínění štěpí, podpora vojenských akcí klesá. Vojenské akce však proti veřejnému mínění pokračují až dojde (bod A) ke katastrofické změně, vojenské aktivity jsou zastaveny, uzavírá se, byť s jistým zpožděním, příměří. Zpoždění je tím větší, čím větší byly vynaloženy prostředky na válečné akce - parametr b působí v dané situaci konzervativně, brání ukončení války (snad pocitem, že vynaložené prostředky byly vynaloženy zbytečně).



Obr.9.16 Typy akcí ve válečném stavu

Alternativa 2)

Méně bohatý stát s menším národním důchem i při vzrůstajícím pocitu ohrožení čeká s zahájením vojenských akcí déle (do bodu B), pak však náhle dochází k vypovězení války.

Alternativa 3)

Válečné náklady jsou v počáteční fázi střetu považovány za neúnosně vysoké, ale posléze vlivem okolností klesají (předpokládaný moment překvapení či vyvinutí tajné zbraně) a k překvapení protivníka jsou zahájeny válečné akce (opět bod B) v období, kdy se pocit ohrožení nemění.

Alternativa 4) a 5)

Znárodnění divergence chování systému s přibližně stejnými počátečními podmínkami. Pocit ohrožení je u obou variant podobný, rovněž válečné náklady jsou pro daný stát přibližně stejným problémem, nicméně v alternativě 4) nakonec převládají jestřábi a v alternativě 5) holubice a typy vojenských akcí tomu odpovídají.

V případě, že se válečné akce prodlužují, dochází k dlouhodobým střetům obou krajních názorů a koncepcí - „holubice“ vs. „jestřábi“, přičemž žádná z obou stran nemá rozhodující vliv (jim odpovídající extrémy ve funkci $P(x)$ jsou přibližně stejně veliké). To vede k potřebě kompromisního řešení - funkce hustoty pravděpodobnosti se třemi, příp. s jedním středním vrcholem a použití katastrofy typu motýlek.

Katastrofa typu motýlek potřebuje další dva řídicí parametry. Úlohou faktoru štěpení je měnit polohu a tvar záhybu stavové plochy a v případě motýlkového faktoru je to možnost zpřístupnění třetího stabilního módu chování. V našem případě byly použity- *nezranitelnost země* jako faktor štěpení a *doba konfliktu* jako motýlkový faktor.

Nezranitelnost zřejmě zvyšuje agresivitu - např. průmyslový stát se i při poměrně velkém bohatství zdržuje vojenských válečných akcí díky relativní zranitelnosti svých měst a výrobních podniků. Naopak agrární země s řídkým osídlením tyto brzdicí mechanismy postrádá.

Trvání stále nerozhodnutého konfliktu vede k potřebě nalézt kompromisní řešení, v modelu reprezentovaného přístupným, stabilním středním listem ve stavové ploše, ve funkci $P(x)$ výskytem prostředního vrcholu. Při tomto vývoji nakonec dojde ke katastrofickému skoku, při němž ve funkci $P(x)$ zůstává pouze jediný prostřední extrém - vojenské akce jsou zastaveny a začíná se vyjednávat o podmínkách nastolení míru.

10. SYSTÉMY DISKRÉTNÍCH UDÁLOSTÍ

10.1. ÚVOD

Všechny až dosud probírané modely popisovaly časové závislosti veličin, reprezentujících stav modelovaného systému a to bez ohledu na charakter časové osy - spojitý nebo diskrétní. Existují však i reálné systémy, jejichž činnost se nevyvíjí v čase rovnoměrně, nýbrž je závislá na výskytu požadavků - událostí, které má systém zpracovat či zpracovávat a které svou existencí ovlivňují činnost systému. Abstraktní popis těchto systémů proto nezahrnuje čas, pouze musí být schopen reagovat na vstupní podněty přicházející z okolí systému. Klasickými představiteli modelů tohoto typu jsou tzv. abstraktní automaty od jejich nejjednodušší varianty - konečných automatů po komplikovanější struktury reprezentované např. celulárními automaty.

10.2. KONEČNÉ AUTOMATY

10.2.1. DEFINICE

Konečný automat je šestice $A = \{X, S, Y, \delta, \lambda, s_0\}$, kde $X = \{x_i\}$ je konečná vstupní abeceda, $S = \{s_i\}$ konečná množina vnitřních stavů, $Y = \{y_i\}$ konečná výstupní abeceda, $\lambda: X \times S \rightarrow Y$ výstupní funkce, $\delta: X \times S \rightarrow S$ přechodová funkce a s_0 je počáteční stav automatu.

Abstraktní automat má jeden vstupní a jeden výstupní kanál, pracuje v diskrétních krocích $t = 1, 2, \dots$, přičemž v každém k -tém kroku zůstává určitou dobu Δt_k v některém ze svých vnitřních stavů. Stav s_t , do něhož přijde automat v taktu t , závisí jednak na stavu s_{t-1} v předešlém kroku, jednak na vstupním symbolu x_t a je dán přechodovou funkcí automatu

$$s_t = \delta(s_{t-1}, x_t). \quad (10.1)$$

Podle tvaru výstupní funkce se rozlišují dva typy konečných automatů. První typ, s výstupní funkcí podle výše uvedené definice $\lambda: X \times S \rightarrow Y$ se nazývá *Mealyho automat*. Platí pro něj, že

$$y_t = \lambda(s_{t-1}, x_t). \quad (10.2)$$

Druhý typ, *Moorův automat*, má výstupní funkci závislou pouze na vnitřním stavu, tj. $\mu: S \rightarrow Y$ a

$$y_t = \mu(s_t). \quad (10.3)$$

Jsou-li přechodová a výstupní funkce automatu definovány pro všechny dvojice $X \times S$, resp. všechny stavy S u výstupní funkce Moorova automatu, pak odpovídající automat nazýváme *úplný*. V opačném případě je automat *částečný*.

Automat, v němž je možno z počátečního stavu dosáhnout libovolného stavu, nazýváme *souvislým automatem*.

Definičním obor konečného automatu tvoří všechna slova nad vstupní abecedou X , která automat převede na odpovídající výstupní slova. Do definičního oboru nepatří vstupní slova, která vedou na nedefinované přechody. Tato slova tvoří tzv. *zakázaný obor*.

Konečné automaty umožňují efektivní zobrazení výstupní posloupnosti ke každému přípustnému vstupnímu slovu (např. oproti tabulce korespondence vstupních a výstupních slov), zobrazení je však méně obecné. Existují dvě omezení, tzv. *automatové podmínky*, které charakterizují automatové (sekvenční) zobrazení:

- *zobrazení konečným automatem zachovává délku*, tj. délka výstupního slova se rovná délce odpovídajícího vstupního slova;
- *konečný automat je kauzální* - tzn. že odezva na počáteční část vstupního slova nemůže záviset na té části vstupního slova, která se teprve objeví na vstupu automatu, jinými slovy jestliže se dvě vstupní posloupnosti znaků neliší ve svých počátečních k symbolech, pak se neliší v prvních k symbolech ani odpovídající posloupnosti výstupní.

Dva automaty nazýváme *ekvivalentní*, když reprezentují totéž zobrazení, tj. když pro stejná vstupní slova generují tatáž výstupní slova.

Přechodová a výstupní funkce automatu mohou být zadány buď tabulkami nebo ohodnocenými grafy. V grafech odpovídají vrcholy stavům a hrany mezi vrcholy přechodům automatu.

10.2.2. PŘÍKLADY

Mealyho automat

Mealyho automat je zadán abecedami $X = \{x, y\}$, $S = \{1, 2, 3\}$, $Y = \{u, v\}$, počátečním stavem $s_0 = 1$ a přechodovou a výstupní funkcí

δ	1	2	3
x	2	3	3
y	3	-	2

λ	1	2	3
x	u	u	v
y	v	-	u

(10.4)

Automat je částečný (neúplný) - není definován přechod a výstupní symbol pro kombinaci vnitřního stavu 2 a vstupního symbolu y. Grafické zadání obou funkcí je na obr.10.1.

Při zpracování vstupního slova **yxxxy** z definičního oboru automatu generuje automat následující posloupnosti vnitřních stavů a výstupních symbolů

vstup	y	x	x	y	x	y	
stav	1	↓ 3	3	3	2	3	2
výstup	v	v	v	u	u	u	

Slovo **xxxxyy** nebo slovo **xy** nepatří do definičního oboru automatu (jsou ze zakázaného oboru) protože vedou na zpracování symbolu y v okamžiku, kdy se automat nachází ve vnitřním stavu 2.

□□□

Moorův automat

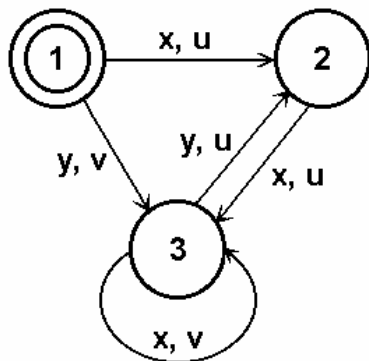
Moorův automat je zadán abecedami $X = \{x, y\}$, $S = \{1, 2, 3\}$, $Y = \{u, v\}$, počátečním stavem $s_0 = 2$ a přechodovou a výstupní funkcí

μ	u	u	v
δ	1	2	3
x	2	3	3
y	3	2	2

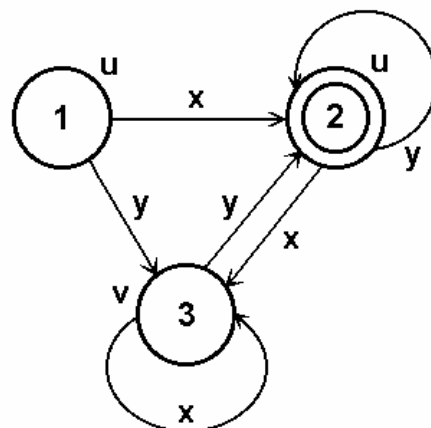
Grafické zadání obou funkcí je na obr.10.2.

Při zpracování vstupního slova **yxxxy** z definičního oboru automatu generuje automat následující posloupnosti vnitřních stavů a výstupních symbolů

vstup	y	x	x	y	x	y	
stav	2	2	3	3	2	3	2
výstup	u	u	v	v	u	v	u



Obr.10.1 Mealyho automat podle zadání



Obr.10.2 Moorův automat dle zadání

Vzájemné fázové vztahy mezi vstupními symboly, vnitřními stavy a výstupními symboly jsou u obou automatů poněkud odlišné. Zatímco u Mealyho automatu je výstupní symbol vázán spolu se vstupem pouze na přechod z jednoho stavu do druhého, je v případě Moorova automatu výstupní symbol vázán na setrvávání automatu ve vnitřním stavu. Aby byly splněny automatové podmínky, je možné považovat za první výstupní symbol až symbol, který se na výstupu automatu objeví až po přechodu automatu z počátečního stavu. □□□

Model neuronu

Neuron je základní buňka nervové soustavy, na kterou se přivádějí stimuly z předcházejících neuronů prostřednictvím dendritů, výběžků na těle neuronu, kde jsou stimuly zpracovány a pokud je velikost stimulu větší než práh citlivosti buňky, je neuron vybuzen a vytvořený vzruch (akční potenciál) se šíří po vláknu neuronu, tzv. axonu k dendritům následujících neuronů. Spojení mezi neurony se uskutečňuje pomocí synaptických vazeb, jejichž kvalita ovlivňuje charakter a schopnosti duševní činnosti, učení, paměti, apod.

Modely neuronů, základních buněk nervové soustavy, byly prvními modely při pokusech matematicky formalizovat činnost nervové soustavy. V následujícím příkladě si vyjádříme funkci neuronu pomocí konečného sekvenčního automatu.

Neuron tedy bude vyjádřen pěticí (z hlediska popisu modelu není podstatná definice počátečního stavu) $M = \{X, S, Y, \delta, \lambda\}$, kde

- prvky vstupní abecedy X popisují intenzitu stimulů, přicházejících prostřednictvím dendritů do těla neuronu. Předpokládáme, že jsou vyjádřeny reálnými čísly. V tom případě ale není splněn požadavek na konečný počet symbolů vstupní abecedy a model se musí s touto skutečností vypořádat, např. tak, že vstupní hodnoty porovnává s hodnotou prahu vyjádřeného prahovou křivkou.
- hodnoty vnitřních stavů S budou vyjadřovat počet časových kroků, které uplynuly od posledního vybuzení neuronu. V okamžiku vybuzení je $s = 0$, v dalších taktech se hodnota s zvyšuje vždy o jedničku. s je tedy z oboru nezáporných kladných čísel, což znamená, že i počet vnitřních stavů je teoreticky neomezený.
- výstupní veličina poskytuje informaci, zda byl neuron právě vybuzen či nikoliv, a nabývá tedy dvou binárních hodnot 0 nebo 1.
- přechodová funkce udává, jak se mění stav na základě informace o původním stavu a okamžité vstupní hodnotě. Platí

$$\delta(s, x) = \begin{cases} 0, & \text{je-li } x \geq \text{práh}(s) \\ s + 1, & \text{je-li } x < \text{práh}(s) \end{cases} \quad (10.5)$$

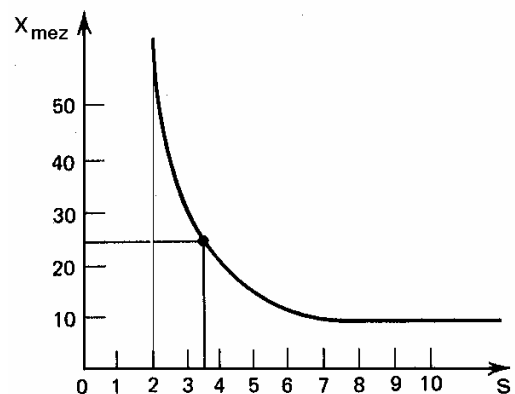
Pro jakýkoliv stav je neuron vybuzen, je-li budící vstup dostatečně velký. Pokud je buzení malé, zůstává neuron v klidu a uplyne další časová jednotka.

Prahová funkce závisí na čase, který uplynul od posledního vybuzení (obr.10.3) - křivka dráždivosti.

- výstupní funkce je definována vztahem

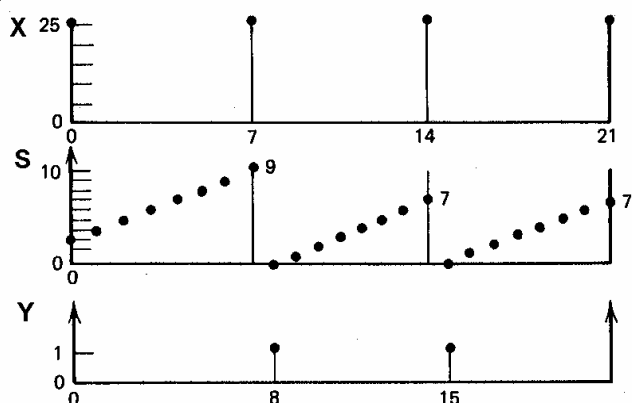
$$\lambda(s) = \begin{cases} 1, & \text{je-li } s = 0 \\ 0, & \text{je-li } s \neq 0 \end{cases} \quad (10.6)$$

Na obr.10.4 je znázorněna činnost modelu v případě, že je neuron buzen třemi impulsy o velikosti 25 jednotek, které se na vstupu modelu objevují s časovými intervaly 7 taktů. Činnost automatu začíná ve stavu $s = 2$ a dále pokračuje způsobem vyjádřeným průběhy vstupního signálu, posloupnosti stavů a výstupní veličiny. Tento případ je ukázkou činnosti modelu při buzení s nízkou frekvencí, která umožňuje získat na výstupu impulsy se stejnou frekvencí jako je frekvence vstupního buzení. Na druhé straně reakce modelu na buzení se stejnou intenzitou v každém taktu výpočtu je ovlivněna tvarem prahové funkce. V našem případě funkce dráž-

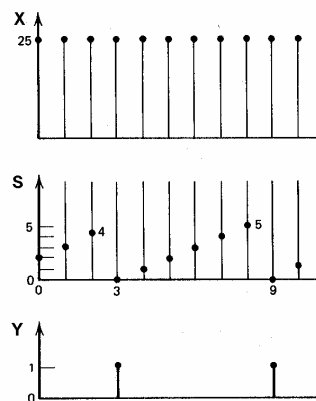


Obr.10.3 Křivka dráždivosti neuronu

divosti způsobuje, že se výstupní impulsy objevují na výstupu modelu s periodou 6 výpočetních taktů.



Obr. 10.4 Reakce modelu neuronu na vstup s nízkou frekvencí



Obr. 10.5 Reakce modelu neuronu na vstup s vysokou frekvencí

10.3. MODELY CELULÁRNÍ A TKÁŇOVÉ STRUKTURY

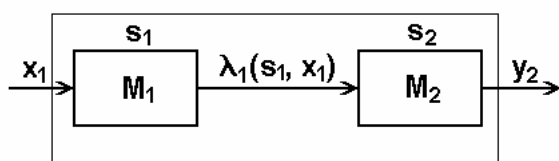
10.3.1. VAZBY SYSTÉMŮ

Systémy zpravidla nejsou ve svém prostředí izolované, nýbrž spojené do složitějších nadřazených struktur. Podobně z hlediska vnitřní struktury lze systémy dělit na vzájemně propojené dílčí subsystémy, ty lze dále dělit, atd. až na elementární prvky (má vymezenou definovanou funkci v systému, má alespoň jeden (vstup a) výstup a má alespoň jednu veličinu popisující jeho vnitřní stav).

Máme-li být schopni vytvářet z dílčích modelů hierarchicky sestavené celky (modely tkáně, které zahrnují vzájemnou interakci mezi jednotlivými buňkami struktury, k nim zcela rozhodně patří), je nezbytné dokázat formalizovat spojení dílčích systémů a popsat činnost takto vzniklého sdruženého systému.

Spojení konečných automatů

Jakoukoliv interakci konečných automatů lze vyjádřit pomocí sekvenčního nebo paralelního spojení dvou automatů a jejich kombinacemi.



Obr. 10.6 Sekvenční spojení dvou konečných automatů

Během *sekvenční interakce* probíhá v jednom časovém taktu jediná akce a jednotlivé procesy na sebe navazují. Mějme dva konečné automaty $M_1 = (X_1, S_1, Y_1, \delta_1, \lambda_1, s_{01})$ a $M_2 = (X_2, S_2, Y_2, \delta_2, \lambda_2, s_{02})$, které jsou zapojeny v sérii za sebou (obr. 10.6)

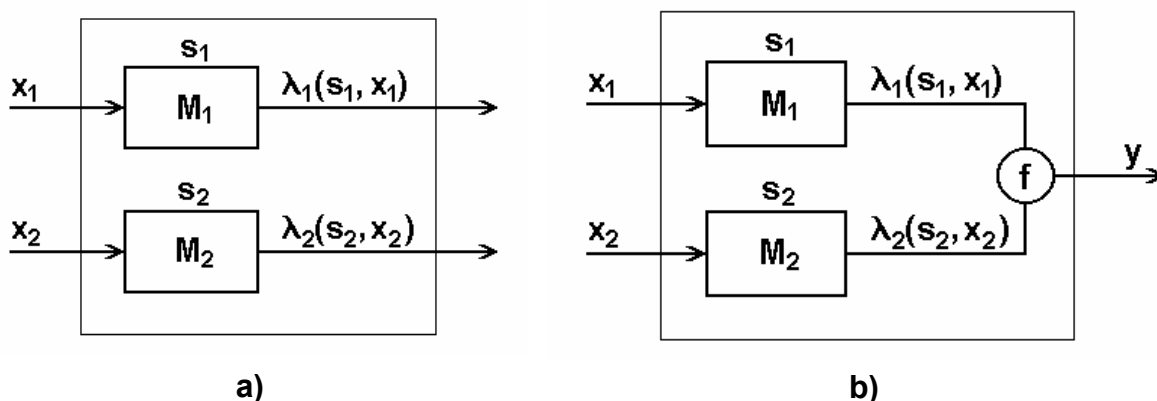
Aby toto spojení fungovalo je třeba, aby abeceda výstupních symbolů prvního automatu byla podmnožinou abecedy vstupních symbolů automatu druhého, tj. $Y_1 \subseteq X_2$. Za tohoto předpokladu lze činnost spojeného automatu popsat pomocí šestice $M_1 \Theta M_2 = (X_1, S_1 \times S_2, Y_2, \delta, \lambda, s_{01} \times s_{02})$, kde přechodová δ výstupní funkce spojeného automatu jsou definovány vztahy

$$\delta((s_1, s_2), x) = (\delta_1(s_1, x), \delta_2(s_2, \lambda_1(s_1, x))), \quad (10.7)$$

$$\lambda((s_1, s_2), x) = \lambda_2(s_2, \lambda_1(s_1, x)), \quad (10.8)$$

pro každé $s_1 \in S_1, s_2 \in S_2$ a $x \in X_1$.

Při paralelní interakci probíhá současně v jednom časovém okamžiku více akcí. Na základě požadavku, zda má mít výsledný systém jeden či více výstupních kanálů, rozlišujeme dvě alternativy (obr.10.7) - zapojení bez spojky a se spojkou f: $Y_1 \times Y_2 \rightarrow Y$.



Obr.10.7 Paralelní spojení dvou konečných automatů - a) bez spojky; b) se spojkou

Při paralelním spojení se spojkou je výsledný automat popsán šesticí $M_1 \mid f \mid M_2 = (X_1 \times X_2, S_1 \times S_2, Y, \delta, \lambda, s_{01} \times s_{02})$, kde přechodová a výstupní funkce jsou definovány vztahy

$$\delta((s_1, s_2), (x_1, x_2)) = (\delta_1(s_1, x_1), \delta_2(s_2, x_2)); \quad (10.9)$$

$$\lambda((s_1, s_2), (x_1, x_2)) = f(\lambda_1(s_1, x_1), \lambda_2(s_2, x_2)). \quad (10.10)$$

Spojení obecných systémů

Problém vazby systémů s obecným počtem vstupních a výstupních kanálů je otázka způsobu propojení výstupů prvního systému se vstupy systému druhého. Řekneme, že systém S_2 je spojen se systémem S_1 , když je alespoň jeden výstup systému S_1 připojen na jeden vstup S_2 , tj. platí

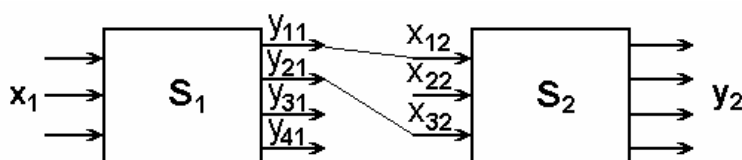
$$y_{i1} \xrightarrow{r_{ij}} x_{j2}; \text{ (vazební podmínka).} \quad (10.11)$$

Vzájemné propojení mezi dvěma systémy vyjadřuje tzv. relační (vazební) matice $\mathbf{R} = [r_{ij}]$, kde r_{ij} jsou váhové koeficienty propojení. Při úplném propojení či rozpojení nabývají koeficienty r_{ij} hodnot 0 nebo 1, v biologických aplikacích ale mohou koeficienty r_{ij} nabývat jakýchkoliv hodnot z intervalu $(0; 1)$. Může-li být každý výstup propojen maximálně s jedním vstupem, pak musí platit, že

$$\sum_i r_{ij} \leq 1. \quad (10.12)$$

V biologických aplikacích ale mohou být jednotlivé výstupy přivedeny i na více vstupů, v podstatě s toutéž vahou (např. propojení neuronů v nervové soustavě). Podobná podmínka i s podobnou výjimkou v případě biologických systémů platí i pro součet váhových koeficientů v jednotlivých sloupcích relační matice.

Obecně je relační matice maticí obdélníkovou $n_{y1} \times n_{x2}$, ale obvykle se používá jako čtvercová



Obr.10.8 Příklad spojení dvou systémů

matice $n \times n$, kde $n = \max(n_{y1}, n_{x2})$, kdy se kratší z vektorů y_1 , resp. x_2 doplníme na potřebnou délku nulami.

Jsou-li dva systémy propojené tak, jak je zobrazeno na obr.10.8, nabývá relační matice tvaru (řádky odpovídají vstupům druhého systému a sloupce výstupům prvního systému)

$$\mathbf{R}_{21} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (10.13)$$

Pokud máme více systémů, které vyžadují vzájemné spojení, tak je můžeme spojovat za sebou (sériově) a vytvářet z nich řetězce, nebo paralelně a tvořit větve vstupních či výstupních kanálů. Rozznáváme tedy dva základní druhy vazeb:

- řetězení vazeb, které může být otevřené, resp. uzavřené;
- větvení vazeb, kdy můžeme větvit vstupy, resp. výstupy.

N systémů S_n , $n = 1, \dots, N$ s vektory vstupů \mathbf{x}_n a výstupů \mathbf{y}_n tvoří otevřený řetězec, pokud platí

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_2 &= \mathbf{R}_{21} \cdot \mathbf{y}_1; \\ \mathbf{x}_3 &= \mathbf{R}_{32} \cdot \mathbf{y}_2; \\ &\vdots \\ \mathbf{x}_N &= \mathbf{R}_{N,N-1} \cdot \mathbf{y}_{N-1}. \end{aligned} \quad (10.14)$$

kde R_{ij} jsou relační matice definující vazbu mezi systémy i a j . Libovolné dva systémy S_r a S_s jsou zapojeny sériově právě když je $s = r + 1$. Otevřený řetězec podle vztahů (10.14) lze uzavřít vložením vazby

$$\mathbf{x}_1 = \mathbf{R}_{1N} \cdot \mathbf{y}_N. \quad (10.15)$$

O větvení vstupů hovoříme tehdy, kdy je systém S_k spojen přinejmenším se dvěma předcházejícími systémy S_i a S_j (obr.10.9).

Protože relační vazební matice musí být čtvercové a téhož stupně, je nejdříve třeba stanovit stupeň vazebních matic. Když má systém S_k n_k vstupních kanálů a systémy S_i a S_j mají n_i a n_j výstupních kanálů, pak stupeň vazební matice bude

$$r = \max(n_i, n_j, n_k). \quad (10.16)$$

Současně rozdělíme vstupní vektor na dva dílčí vektory \mathbf{x}_{ik} a \mathbf{x}_{jk} tak, aby platilo

$$\mathbf{x}_k = \mathbf{x}_{ik} + \mathbf{x}_{jk}. \quad (10.17)$$

To bude tehdy, když $\mathbf{x}_k = \begin{bmatrix} x_{1k} & x_{2k} & \dots & x_{pk} & \dots & x_{rk} \end{bmatrix}$, $\mathbf{x}_{ik} = \begin{bmatrix} x_{1k} & x_{2k} & \dots & x_{pk} & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix}$ a $\mathbf{x}_{jk} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & \dots & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix}$. Výstupní vektory systémů S_i a S_j budou $\mathbf{y}_i = \begin{bmatrix} y_{1i} & y_{2i} & \dots & y_{ri} \end{bmatrix}$ a $\mathbf{y}_j = \begin{bmatrix} y_{1j} & y_{2j} & \dots & y_{rj} \end{bmatrix}$.

Pro rozvětvení vstupů systému S_k pak můžeme psát

$$\mathbf{x}_{ik} = \mathbf{R}_{ki} \cdot \mathbf{y}_i; \quad (10.18)$$

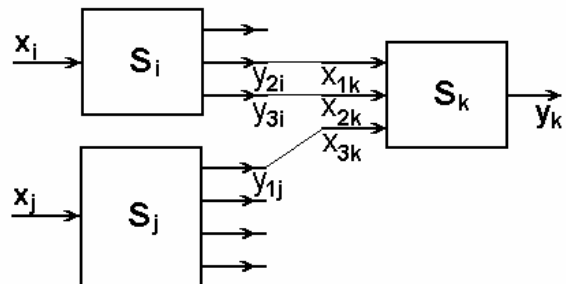
$$\mathbf{x}_{jk} = \mathbf{R}_{kj} \cdot \mathbf{y}_j,$$

a dále

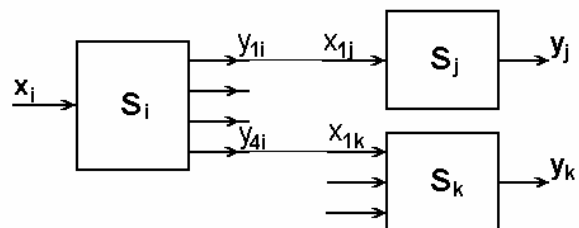
$$\mathbf{x}_k = \mathbf{R}_{ki} \cdot \mathbf{y}_i + \mathbf{R}_{kj} \cdot \mathbf{y}_j. \quad (10.19)$$

Při popisu větvení výstupů budeme postupovat analogicky. Mějme opět tři systémy S_i , S_j a S_k uspořádané tak, že systémy S_j a S_k jsou navázány na systém S_i (obr.10.10), který má n_i výstupních kanálů a systémy S_j a S_k mají n_j a n_k vstupních kanálů. Stupeň r vazebních matic bude opět

$$r = \max(n_i, n_j, n_k), \quad (10.20)$$



Obr.10.9 Větvení vstupů



Obr.10.10 Větvení výstupů

kde n_i je počet výstupních kanálů systému S_i a n_j a n_k je počet vstupních kanálů systémů S_j a S_k .

Rozdělíme-li výstupní vektor $\mathbf{y}_i = {}^T(y_{1i}, y_{2i}, \dots, y_{pi}, \dots, y_{ni})$ na dílčí vektory $\mathbf{y}_{ij} = {}^T(y_{1i}, y_{2i}, \dots, y_{pi}, 0, \dots, 0)$ a $\mathbf{y}_{ik} = {}^T(0, 0, \dots, 0, y_{p+1,i}, \dots, y_{ni})$, pak se vstupními vektory systémů S_j a S_k $\mathbf{x}_j = {}^T(x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{rj})$ a $\mathbf{x}_k = {}^T(x_{1k}, x_{2k}, \dots, x_{rk})$ můžeme psát

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_j &= \mathbf{R}_{ji} \cdot \mathbf{y}_{ij}; \\ \mathbf{x}_k &= \mathbf{R}_{ki} \cdot \mathbf{y}_{ik}, \end{aligned} \quad (10.18)$$

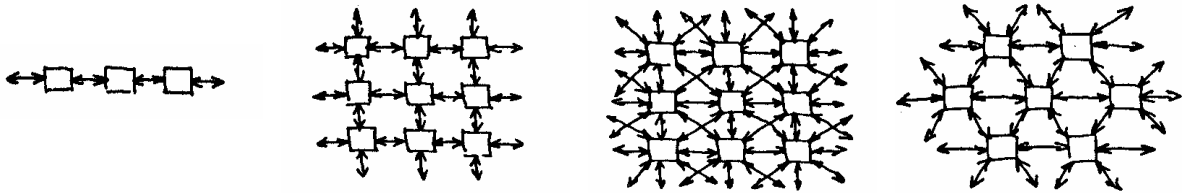
kde \mathbf{R}_{ji} a \mathbf{R}_{ki} jsou relační vazební matice mezi systémy S_j a S_i a S_k a S_i .

10.3.2. CELULÁRNÍ AUTOMATY

Celulární automaty jsou dynamické systémy s diskretním prostorem a časem. Skládají se zpravidla z pravidelné N rozměrné soustavy buněk, z nichž je každá v jednom z k možných stavů, který se synchronně mění v diskretních časech podle lokálních, identických pravidel. Často se jedná pouze o dvoustavové buňky, vyjadřující aktivitu buňky - aktivní x neaktivní, živá x mrtvá. Stav každé buňky v následujícím okamžiku závisí na okamžitém stavu té které buňky a okamžitých stavech buněk v jejím okolí.

V případě jednorozměrných celulárních automatů je okolí definované tzv. poloměrem konektivity - počtem buněk na obou stranách vyšetřované buňky, v případě dvourozměrných automatů je situace rozmanitější. Je-li buněčný prostor pravouhlý, může být okolí buňky tvořeno čtyřmi přilehlými buňkami (tzv. von Neumannovské okolí) nebo se do okolí mohou zahrnout další buňky dotýkající se vyšetřované buňky v rozích (tzv. úplné okolí)

Celulární automat si tedy můžeme představit jako až nekonečně mnoho exemplářů určitého (konečného) automatu, propojených určitým, zpravidla jednotným způsobem.



Obr.10.11 Příklady dvourozměrné struktury celulárních automatů

V některých situacích je vhodné a účelné použít širší koncepci celulárních automatů, které jsou v tom případě charakterizovány dvěma základními vlastnostmi:

- paralelismus (výpočet nových stavových hodnot všech buněk probíhá současně, na běžných sériových počítačích se musí tento postup simulovat);
- lokalita (nový stav buňky závisí jen na jejím aktuálním stavu a aktuálních stavech buněk jejího okolí).

Přitom se nutně nevyžaduje pravidelná prostorová struktura buněčného prostoru. Dalším zobecněním může být zavedení tzv. dynamických celulárních automatů, ve kterých je jedna buňka pomocí produkčních lokálních pravidel nahrazena definovaným konečným počtem nových buněk s definovanými stavy.

Jednorozměrné celulární automaty

Mějme nejjednodušší jednorozměrný dvoustavový (stavy 0 a 1) celulární automat s poloměrem konektivity $r = 1$, tj. každá buňka má dva sousedy, jednoho bezprostředně vlevo, druhého vpravo. V tom případě nový stav každé buňky prostoru závisí na aktuálních stavech tří buněk (buňky samotné a jejích dvou sousedů). Úplná kódovací tabulka jedné sady produkčních přechodových pravidel je např.

výchozí stavy	111	110	101	100	011	010	001	000
výstupní stav	1	1	1	0	1	0	0	0

Podle uspořádání relací mezi výchozími a výstupními stavy lze definovat celkem 256 sad přechodových pravidel, které se označují dekadickou reprezentací binárního čísla charakterizující hodnoty výstupních stavů v pořadí v jakém jsou uvedeny ve výše uvedeném příkladu, tj. binárně 11101000 a dekadicky 232. Výše uvedenou sadu přechodových pravidel označujeme jako sadu 232.

Předpokládáme-li velikost buněčné mřížky $N = 15$, může být počáteční stav celulárního automatu např.

$t = 0$ 0 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 1 1

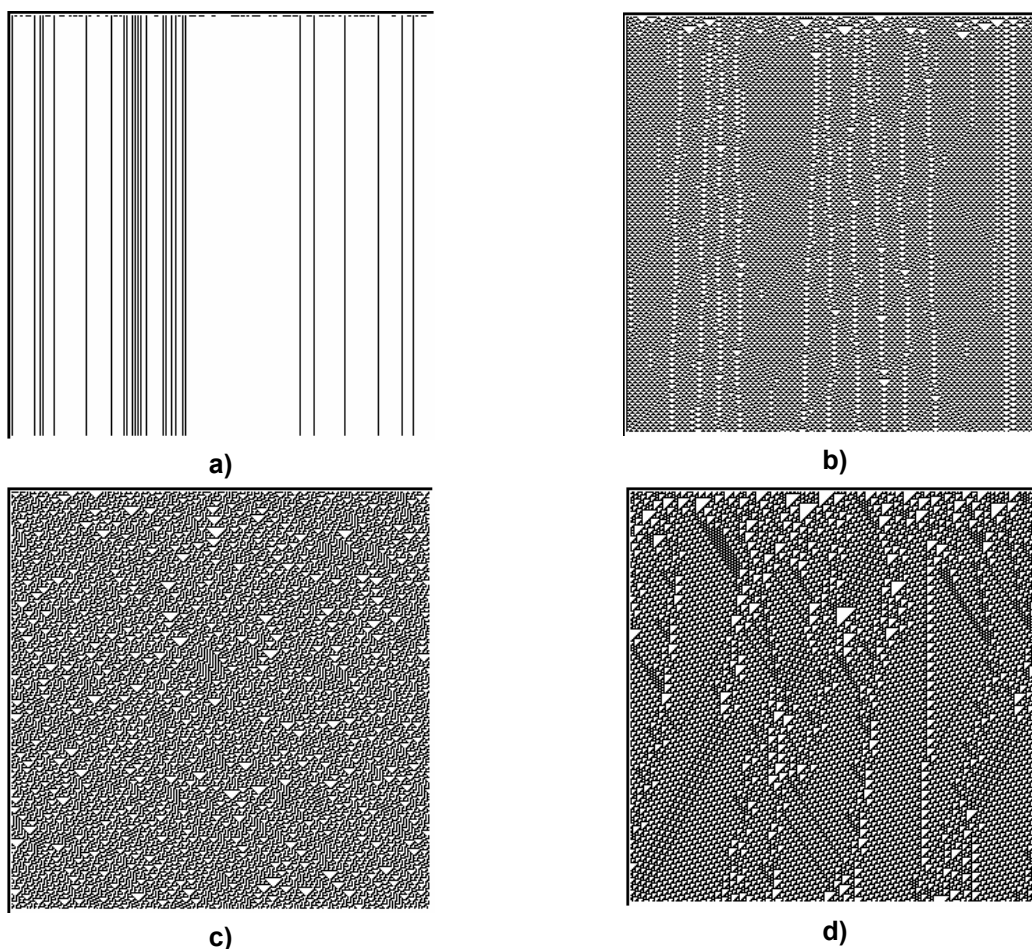
Považujeme-li uvedenou mřížku za cyklickou (buňka nejvíce vpravo má za souseda buňku nejvíce vlevo a naopak) vytvoří se v následujícím taktu podle uvedených přechodových pravidel nový stav automatu

$t = 1$ 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1

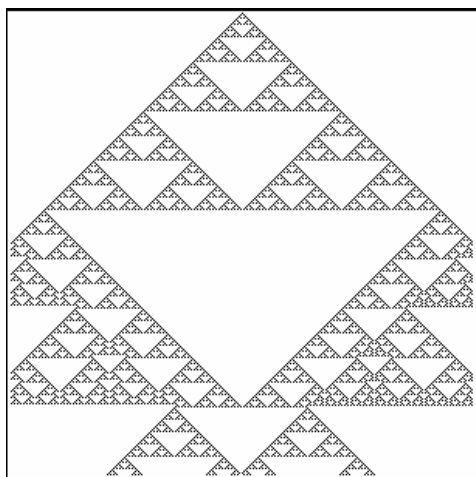
$t = 2$ 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1

a tento stav se už dále nemění.

Experimentálně bylo zjištěno, že jednotlivé sady pravidel mají určitý charakteristický vliv na vývoj stavu celulárního automatu. Aplikací některých pravidel se celý řádek rychle vyprázdní či zcela zaplní (např. sada 1, 4 nebo 40). Aplikací jiných se v časovém rozvoji stavů automatu počáteční aktivi-



Obr. 10.12 Časové rozvoje chování jednorozměrných celulárních automatů s různými produkčními pravidla - a) pravidlo 4; b) pravidlo 54; c) pravidlo 30; pravidlo 110.



Obr. 10.13 Sierpiňského trojúhelníky generované 1D CA s sadou pravidel 90

ta a rozmanitost postupně utlumuje a začínají převládat stabilní (např. sada 228), případně jednoduché, cyklicky se opakující (např. sada 109) struktury. Jiný charakteristický průběh mají pravidla vedoucí ke zdánlivě chaotickým obrazcům, působícím dojem náhodného šumu (např. sada 22 nebo 30) a konečně pravidla vytvářející složité, ale zřejmě pravidelné obrazce, ve kterých vznikají nové, pohybující se a relativně dlouho se vyskytující struktury (např. sada 110).

V některých případech a při specificky definovaných počátečních podmínkách mohou přechodová pravidla generovat zajímavé fraktálové obrazce, např. sada 90 s jedinou buňkou v aktivním stavu uprostřed buněčného řádku generuje Szierpiňského trojúhelníky.

10.4. UMĚLÝ ŽIVOT

10.4.1. ATRIBUTY ŽIVOTA

Praktická zkušenost pouze s jedinou formou života je jednou z podstatných překážek při zkoumání podstaty, vzniku či existence života. Toto omezení vede ke snaze objevit další formy života - jak přirozené, tak uměle vytvořené. Aby bylo možné rozhodnout o tom, zda je daný, nově objevený, resp. vytvořený objekt živý nebo ne, je třeba najít (určit) rysy, které život charakterizují.

Téměř všechny živé objekty se vyznačují určitými základními charakteristikami - (1) reprodukcí; (2) růstem; (3) metabolismem; (4) vlastním pohybem; (5) drážditelností a (6) adaptabilitou. Problém poněkud je, že ne každý živý organismus má všechny tyto vlastnosti a navíc že i některé neživé objekty mohou vykazovat některé z nich.

Aristoteles byl zřejmě prvním myslitelem, který se snažil definovat podstatu života podle základních životních funkcí - neb jak on je nazýval psychických sil či sil duše. Jeho seznam zahrnuje - sebevyživování, růst, zánik, reprodukce, touhu (chuť), (smyslové) vnímání, schopnost vlastního pohybu, myšlení.

Jsou i jiní, kteří se snaží definovat takové základní funkce živého organismu a potom říkají - (1) to, co je schopno všech těchto funkcí, to je živé; (2) to, co není schopno žádné z nich, to není živé; (3) to, co je schopno alespoň jedné funkce, ale ne všech, to je buď živé nebo neživé.

Tři z nejdůležitějších vlastností, které mají živé organismy, jsou:

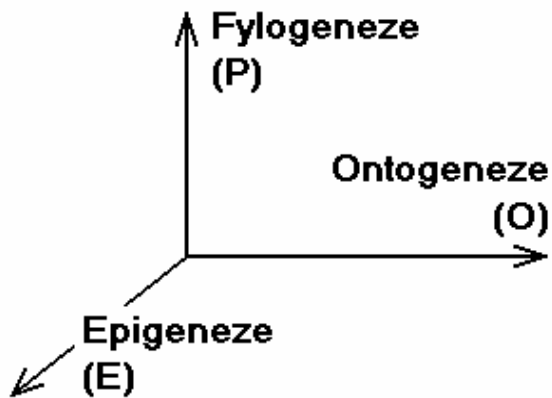
- *metabolismus* - živý organismus je schopen získat energii ze svého prostředí a použít ji pro udržení své existence;
- *reprodukce* - protože doba života jakéhokoliv organismu je konečná, musí být schopen (má-li druh přežít) vytvořit své kopie;
- *evoluce* - aby byl živý organismus schopen žít v měnícím se prostředí, musí mít schopnost sám se přizpůsobovat změnám tohoto prostředí, ať individuálně či druhově.

10.4.2. UMĚLÉ SYSTÉMY INSPIROVANÉ ŽIVÝMI ORGANISMY

Existence a aktivity živých organismů inspirovaly vznik umělých systémů, které jejich funkci napodobovaly. Podobně jako živé organismy lze i umělé systémy rozlišovat pomocí tří vývojových úrovní a charakteristik, které tyto systémy reprezentují.

Fylogenetické¹ systémy - představují **evoluční systémy**, které umožňují postupný vývoj svých vlastností (daných genetickým programem). Fylogenetické mechanismy jsou z podstaty nedeterministické, přičemž základním zdrojem rozdílnosti jsou rekombinace při pohlavním i nepohlavním rozmnožování, příp. vyvolaných mutacích. Vytvářená diverzita je nepostradatelná pro přežití, pro postupnou adaptaci na změnu životních podmínek

¹ Fylogeneze – kmenový, historický vývoj organismů; postupný vznik a vývoj rostlin, živočichů a člověka v průběhu jednotlivých období od jednoduchých forem ke složitým (řec. *fylo-* předpona značící vztah k rostlinám nebo listům rostlin; řec. *genesis* – vznik, *gennao* – rodím)



Obr. 10.14 Dělení prostoru vývoje biologických systémů

Ontogenetické² systémy - představují **multicelulární systémy** s proměnnou, rostoucí a vyvíjející se strukturou, přičemž jednotlivé elementy (buňky) systému se během vývoje mohou, ale nemusí specializovat (diferencovat). Tento proces je deterministický, určený souborem genetických pravidel. Jakákoliv odchylka zpravidla od těchto pravidel vede k významným, se správnou funkcí často neslučitelným malformacím.

Epigenetické³ (učící se) systémy – představují systémy, jejichž základní, geneticky definovaná struktura (tzv. *vrozená část*) se během života individuálně modifikuje interakcemi s vnějším světem (tzv. *získaná část*).

Hypotéza o epigenetických systémech vychází z představy o konečném rozsahu genetického programu, jehož velikost je menší než celková složitost živého organismu. Aby bylo možné zkompletovat úplnou informaci o struktuře a parametrech systému, je nezbytné mít podmínky pro získání doplňkové informace o systému z jeho okolí. (Příkladem může být struktura lidského mozku s přibližně 10^{10} neuronů a 10^{14} spojů mezi nimi, což jsou čísla významně větší než může být vyjádřeno v čtyřsymbolovém genomu⁴ o délce cca $3 \cdot 10^9$.)

Příklady epigenetických systémů jsou nervová soustava, endokrinní systém a imunitní systém.

V případě živých organismů nelze hovořit o vyhraněné příslušnosti k výše uvedeným typům. Je-li problémový prostor vymezen třemi osami (obr. 10.14) -

- *fylogeneze*, reprezentující evoluci živočišného druhu;
- *ontogeneze*, vyjadřující vývoj individua na základě jeho vlastního genetického programu bez interakce s prostředím;
- *epigeneze*, popisující učení organismu prostřednictvím kontaktů s jeho okolím,

pak pozice živých organismů je zcela obecná, zahrnující všechny z výše uvedených procesů.

V případě umělých, živými organismy inspirovaných systémů je však v současné době situace poněkud jednodušší, vytvořené systémy zatím nezahrnují více než jeden z uvedených konceptů. Fylogenetickou úroveň zjednodušeně respektují *evoluční algoritmy*, ontogenetický koncept využívají *multicelulární automaty*, ve kterých se jednotlivé prvky vyvíjejí, ale jejich genetická podstata zůstává neměnná a třetí úroveň, epigenetická, je reprezentována *učícími se systémy*, jejichž formace je ukončena. Učení je představováno určováním hodnot parametrů systémů na základě vlivů z jejich okolí. Příkladem takového učícího se systému může být např. umělá neuronová síť.

Přirozeným rozšířením známých algoritmů a paradigmat by byl vývoj takových umělých systémů, které by dokázaly akceptovat alespoň dva, lépe však všechny tři vývojové principy. Např. rovina PO reprezentuje evoluční systém s ontogenetickými vlastnostmi, jako je růst, replikace nebo regenerace. Rovina OE kombinuje ontogenetické mechanismy (sebereplikaci, sebeopravy) s epigenetickým učením a příkladem systému v rovině PE je třeba evoluční umělá neuronová síť. Konečně, systémem zahrnujícím všechny tři vývojové aspekty by mohla být neuronová síť (osa E), implementovaná pomocí celulárního automatu (osa O), jehož genom se vyvíjí (osa P).

10.4.3. HRA „ŽIVOT“

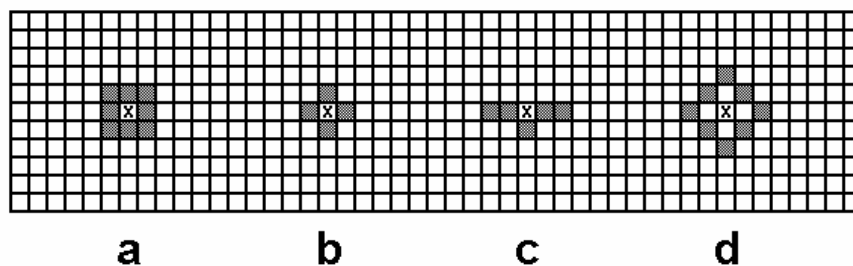
Simulační hra „Život“ je model, napodobující reálné životní procesy (zrození, smrt, pohyb, ...) v kolonii buněk - organismů, žijících v teoreticky neomezeném životním prostoru. Každá z buněk představuje diskretní výpočetní algoritmus (celulární automat), určující její nový stav na základě jejího okamžitého stavu a okamžitých stavů jejich sousedů v nějakém stanoveném okolí (obr. 10.15), které

² Ontogeneze – vývoj jedince od oplození až k zániku (řec. *on, ontos* – jsoucí)

³ Epigeneze – vývojová teorie (K.J.Wolf, 1750) říkájící, že vývoj organismu je sérií transformací, které nejsou předurčeny a vycházejí z interakce s vnějším světem (řec. *epi-* - předpona s významem na, při)

⁴ Genom – soubor všech struktur nesoucích genetickou informaci daného živočišného druhu ve formě DNA (řec. *genos* – rod, původ)

v podstatě představují vstupní informaci automatu. Obecně nemusí být zachována uniformita a homogenita prostředí, tj. jako buňky mohou být použity různé dílčí automaty (s různými přechodovými stavovými funkcemi a s různými vstupními a výstupními vazbami vůči okolí).



Obr.10.15 Tvar okolí ovlivňujícího stav automatu v buněčném prostoru - a) standardní úplné okolí; b) Neumannovské okolí; c) a d) další varianty definice okolí buňky

Popis modelu

Prvky:

buňky = {buňka[i,j] | i,j jsou celá čísla}

Proměnné:

stav_buňky[i,j] = s_{ij} ; $s_{ij} \in \langle \text{živá, mrtvá} \rangle$;

Vazby:

Předpokládejme, že v okamžiku n je stav_buňky[i,j] = s_{ij} a v čase $n+1$ je stav_buňky[i,j] = s'_{ij} , potom

$$s'_{ij} = \lambda(s_{ij}, s_{i,j+1}, s_{i,j-1}, s_{i+1,j}, s_{i-1,j}, s_{i+1,j+1}, s_{i+1,j-1}, s_{i-1,j+1}, s_{i-1,j-1}), \quad (10.7)$$

kde

$$\lambda = \begin{cases} \text{živá, je-li } s_{ij} \text{ živá a dvě nebo tři z buněk okolí jsou rovněž živé;} \\ \text{živá, je-li } s_{ij} \text{ mrtvá a přesně tři z buněk okolí jsou živé;} \\ \text{mrtvá ve všech ostatních případech.} \end{cases} \quad (10.7a)$$

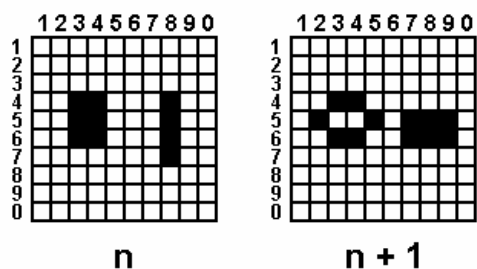
Poznámka:

Pravidla podle (10.7a) zhruba vyjadřují skutečné vztahy ve společnosti - buňka přežívá, není-li osamocena, tj. má-li partnery pro společný život, na druhé straně partnerů nemůže být mnoho, aby neomezovali energetické zdroje.

Chování modelu

Pomocí uvedených pravidel reprezentuje model chování jednoduchých forem živých organismu, reprezentovaného změnou geometrie struktur vyskytujících se v definovaném životním prostoru. Pohyb geometrického upořádání buněk je zprostředkován jejich vznikem, zánikem a přežitím. Příklad aplikace vazebních pravidel v jednom taktu činnosti modelu je na obr.10.16.

Na tomto obrázku buňka (4,3) (4. řádek, 3. sloupec) zůstává živá, protože i tři její sousedi ((4,4), (5,3) a (5,4) jsou živí). Naopak buňka (5,3) umírá vzhledem k velkému počtu jejích živých sousedů a buňka (5,5) ožívá, poněvadž se v n -tém taktu vyskytovaly v jejím sousedství právě tři živé buňky.



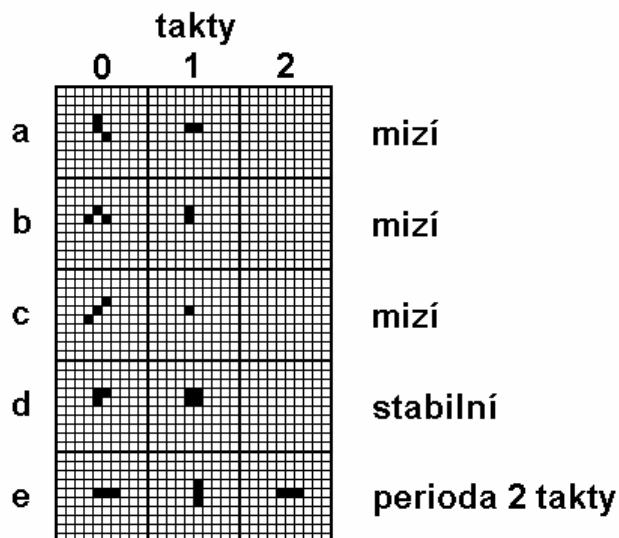
Obr.10.16 Příklad změny geometrie obrazců během jednoho taktu výpočtu

Charakter tvarové dynamiky jednotlivých buněčných seskupení z velké části závisí na nastavení počátečních podmínek. Vývoj jednotlivých obrazců pro seskupení tří, resp. čtyř buněk jsou na obr.10.17 a obr.10.18. Z obrázků je patrné, že tvarové změny vedou k zániku počátečních struktur, k vytvoření stabilních, dále neměnných obrazců, ale i k periodicky proměnným strukturám, které se vyvinou po kratším (vzor e na obr.10.17) či delším (vzor e na obr.10.18) přechodném období.

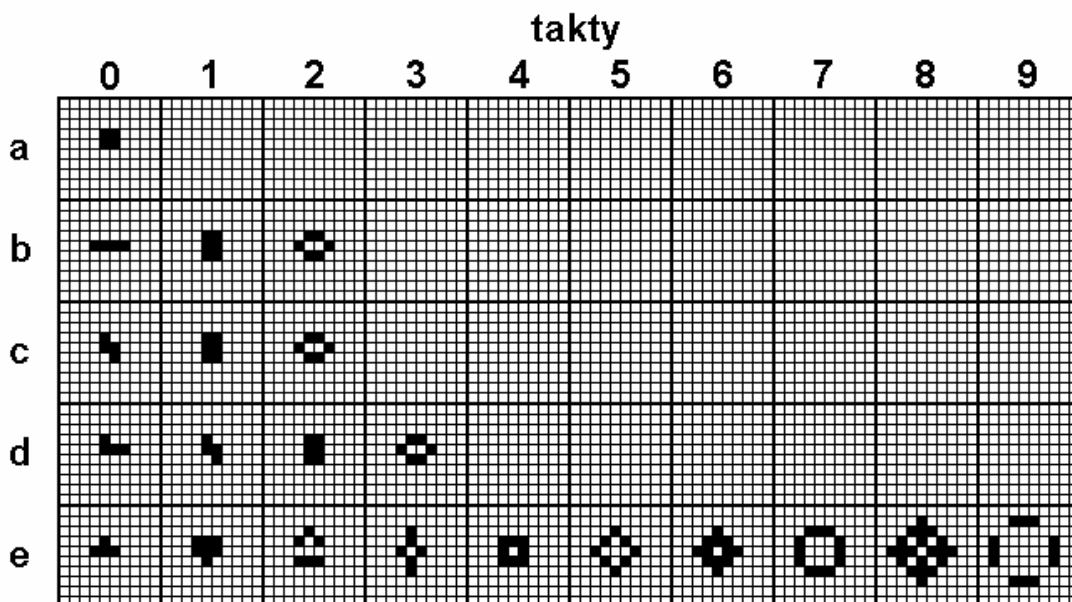
Kromě zmíněných struktur se v buněčném prostoru mohou vyskytovat neustále se měnící a vyvíjející obrazce, nejen samostatně, nýbrž i v interakci s jinými buněčnými skupinami. Zvláštním případem mezi těmito obrazci jsou skupiny, které víceméně zachovávají tvar, ale pohybují se buněčným prostorem. Příkladem takového uspořádání je obrazec, nazývaný *kluzák* (angl. glider) uvedený na obr.10.19.

Má-li být hra „Život“ příkladem forem umělého života, musí splňovat kritéria kladená na živé systémy jak jsou uvedena v kap. 10.4.1 - tedy musí prokazovat formy *metabolismu, reprodukce a evoluce*.

Ve skutečnosti všechny počítačové modely jsou schopny splnit podmínku metabolismu, protože ke své činnosti využívají energii, kterou spotřebovává procesor



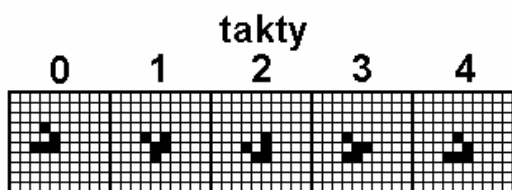
Obr.10.17 Dynamika změn některých třibuněčných skupin



Obr.10.18 Dynamika změn některých čtyřbuněčných uspořádání

počítače (bez této z vnějšku dodávané energie nejsou schopny jakékoliv funkce).

Pokud jde o schopnost reprodukce, pak lze konstatovat, že existují určité obrazce či struktury, které jsou schopny dát život nekonečnému počtu potomků - výše uvedený kluzák je takovou strukturou. Navíc byl objeven útvar, tzv. *kluzákové dělo* (angl. glider gun), který v určitých časových intervalech vytváří nové a nové kluzáky.



Obr.10.19 Fáze pohybu kluzáku

Avšak poslední podmínku hra „Život“ nesplňuje. Protože její produkční pravidla jsou deterministická, je celý vývoj v buněčném prostoru určen nastavením počátečních podmínek a nelze očekávat jakékoliv změny chování dané

jakýmikoliv náhodnými mutacemi podmínek činnosti. Nutno také konstatovat, že charakteristiky prostředí, ve kterém buňky žijí, jsou definovány velice obecně a v podstatě není možné jejich změnou vytvářet odlišné životní podmínky, jimž by bylo třeba se přizpůsobovat.

Realizace modelu

Vzhledem k diskrétní povaze času modelu musí celý proces paralelních změn mezi dvěma následujícími taktly proběhnout současně. To na jedné straně znamená, že není nutné řešit problémy s vhodným časováním výpočtu, na druhé straně je pro výpočet nového stavu každé buňky třeba znát starý stav celého jejího okolí. Za těchto podmínek je nejjednodušší realizací výpočet probíhající s pomocí dvou buněčných polí, jedno pro popis starého stavu v taktu n a druhé pro výpočet nových hodnot v taktu $n+1$ (viz obr.10.16). Tento způsob implementace ale nesplňuje výchozí předpoklad, definující buněčné prostředí bez jakýchkoliv prostorových omezení.

Omezení na konečný buněčný prostor zavádí do výpočtu také nehomogenity v oblastech kolem okrajů pracovního pole, kde jednotlivé buňky nejsou obklopeny standardním okolím, které tvoří osm buněk. Tento problém lze řešit buď tak, že předpokládáme stav buněk okolí zpracovávané buňky, které jsou již mimo pracovní prostor automatu za neaktivní nebo odlišnou definicí okolí buněk na hranicích výpočetní matice a s tím související změnou vazebních pravidel, příp. vytvořením nekonečné plochy tak, že označíme za sousední buňky na protilehlých okrajích buněčné matice (např. buňka (1,1) a (1,0) v poli na obr.10.16).

Výpočet však lze uspořádat i na základě následujících úvah.

V příkladu na obr.10.16 má pracovní pole celkem 100 buněk, přičemž při přechodu z n -tého taktu do $(n+1)$ -ního taktu se změnil stav pouze u 10 z nich. Mnoho buněk tedy svůj stav nezměnilo a slepý výpočet nového stavu zbytečně zvyšuje celkovou výpočetní pracnost. Z toho plyne závěr, že pracnost výpočtu by se snížila, kdyby se algoritmus uspořádal tak, aby se zabýval výpočtem nového stavu jen v těch případech, kdy lze očekávat, že ke změně dojde.

Pro každou buňku jsou určeny vztahy, které ji ovlivňují. Tyto vztahy jsou ovlivněny jednak regulačními pravidly, jednak vstupy, které jsou pravidly využívány. Zřejmě má smysl zkoumat změnu stavu buňky jen za předpokladu změny těchto vztahů. Vzhledem k tomu, že pravidla se během výpočtu nemění, má smysl se zabývat pouze vstupy, tj. stavy dané buňky a jejich sousedů. Buňka nemění mezi taktly n a $n+1$ svůj stav, když se mezi taktly $n-1$ a n nezmění stav jejích sousedů (na obr.10.16 jsou to např. buňky (3,3) nebo (9,9)). V taktu n se tedy má smysl zabývat pouze těmi buňkami, jejichž stav a stav jejich sousedů se v předcházejícím taktu změnil.

Nazvěme změnu stavu buňky (narození, úmrtí) *událostí*. Potom vytvoříme seznam POSLEDNÍ_UDÁLOSTI, které budou obsahovat ty buňky, u kterých došlo ke změně stavu k okamžiku n . Podle výše zmíněných zákonitostí, buňky, ve kterých lze očekávat změnu stavu, jsou buňky v okolí buněk uvedených v seznamu POSLEDNÍ_UDÁLOSTI. Z těchto buněk vytvoříme seznam OČEKÁVANÉ_UDÁLOSTI, který v každém taktu procházíme, vyhodnocujeme a podle toho stav buňky změníme. Počáteční nastavení simulace zajistíme dvěma možnými způsoby:

- v případě konečného buněčného prostoru vytvoříme seznam OČEKÁVANÉ_UDÁLOSTI ze všech buněk buněčného prostoru;
- pokud je buňka a její okolí v klidovém stavu, pak se její stav nebude měnit. Z toho plyne, že do počátečního seznamu OČEKÁVANÉ_UDÁLOSTI umístíme ty buňky, které nejsou (včetně svého okolí) v klidovém stavu.

Pokud je celkový počet v neklidovém stavu konečný a má-li každá buňka konečné okolí, je tímto způsobem možné zpracovávat i nekonečný prostor.

10.4.4. UMĚLÍ MRAVENCÍ

Model sociálního, kolektivního chování jedinců založený na konceptu celulárních automatů. Kolonie mravenců jsou schopné vyvinout prostředky a formy kolektivního řešení úloh, jejichž složitost mnohonásobně převyšuje schopnosti jedince a to bez existence k tomu určených, předem definovaných struktur, centrálního řízení a za přítomnosti výrazného šumu, přicházejícího jak z vnějšího, tak vnitřního prostředí kolonie. Formy chování celé mravenčí společnosti jsou dané její schopností účelově vytvářet dynamicky se měnící struktury, např. pro dopravu potravy z místa jejího výskytu do mravenišť. Toto chování vyplývá ze spolupráce rovnocenných jedinců, bez nutné přítomnosti nějakého hierarchicky nadřazeného jedince, který má k dispozici předem připravený globální řídicí plán.

Pro modelování této problematiky bylo vyvinuto několik principiálně odlišných přístupů. Jedním z jednodušších je Langtonův model virtuálních mravenců - vantů (angl. mravenec - ant). Vant je stvořen ve tvaru písmene V, které se pohybovalo v prostoru definovaném pravoúhloú mřížkou ve směru svého hrotu. Když vant vstoupil na prázdné políčko mřížky, pokračoval v původním směru. Když ale toto políčko bylo modré, zatočil vpravo a barvu políčka změnil na žlutou. Naopak, vstoupil-li vant na žluté políčko, zahrnul vlevo a změnil barvu na modrou - tak za sebou vant nechával „feromonovou“ stopu. Takto jednoduše definovaná pravidla způsobila výsledné chování vantů, velice podobné chování sociálně organizovaného hmyzu. Vanti nejprve v prostoru váhavě mění směr a kličkují, ovšem postupně začínají navzájem komunikovat až nakonec vytvářejí kompaktní spirálovou stopu.

Kromě tohoto jednoduchého konceptu byly vytvořeny i mnohem komplikovanější modely chování sociálně závislých jedinců, jako jsou např. modely MANTA (Modeling of ANT nest Activity) nebo *AntFarm*, příp. *AntSystem*.

Model MANTA vychází z principu modelování mravenčí kolonie pomocí souborů reaktivních autonomních agentů, které mohou vysílat a přijímat signály a jednoduše na přijaté signály reagovat, nejsou ale schopni se učit, resp. myslet. Model obsahuje tři třídy agentů (*asistenti* - královna, dělníci a trubci; *asistovaní* - kukly a larvy v různých stádiích vývoje a *fyzikální agenti* - světlo, vlhkost, odpad, ...). Vlastnosti agentů jsou dány hierarchickou strukturou kolonie - třída na nižším stupni hierarchie dědí vlastnosti vyšších tříd. Všichni agenti mají v modelu danou formu chování, grafickou reprezentaci, prostorovou lokalizaci a schopnost dospívat.

AntFarm je vysoce sofistikovaný simulátor mravenčí kolonie, reprezentované mřížkou 16 x 16, ve které chování každého mravence řídí neuronová síť, na jejíž vstup se přivádí informace o potravě, feromonové stopě v okolí 3x3, o tom, zda dotyčný jedinec právě nese potravu a o jeho okamžité pozici vzhledem k mraveništi. Konečně, *AntSystem* je pravděpodobnostní model chování, jehož řešení jsou optimalizována vůči času.

10.4.5. BOIDI - MODEL SHLUKOVÁNÍ PTÁKŮ

Model chování virtuálních jedinců - boidů, jejichž chování bylo inspirováno chováním ptáků v hejnu. Řízení pohybu hejna vychází ze tří základních pravidel, která napomáhala realizaci následujících dílčích akcí:

- shromažďování - každý jedinec směřuje k těžišti hejna, resp. jeho sousedů;
- sladění rychlosti pohybu - každý jedinec přizpůsobuje svou rychlost rychlosti letu svých sousedů;
- vyhýbání se kolizím - každý jedinec rychle opouští svou pozici v hejnu, pokud se nebezpečně přiblíží některému ze svých sousedů.

10.5. HODNOCENÍ CHOVÁNÍ CELULÁRNÍCH AUTOMATŮ

Podrobnější analýza dvourozměrných celulárních automatů ukázala, že je můžeme podle chování rozdělit na čtyři různé třídy:

- *ustálené chování* - celulární automaty tohoto typu konvergují ke stabilnímu neměnnému obrazci. Sledujeme-li analogie mezi chováním celulárních automatů a spojitých dynamických systémů, které lze popsat soustavou diferenciálních rovnic, lze celulární automaty tohoto typu srovnat se systémy, konvergujícími ke stabilnímu rovnovážnému řešení.
- *chování s periodickými cyklickými vzory* - periody mezi jednotlivými vzory mohou být různě dlouhé, ale obecně netrývají příliš dlouho. V tomto případě lze vytvářet analogie mezi celulárními automaty tohoto typu a systémy, konvergujícími k limitním cyklům.
- *chaotické chování* - v chování nejsou zřejmé žádné pravidelné segmenty v čase i prostoru, dynamiku systému lze považovat za náhodnou. Podobné chování lze zaznamenat u nelineárních chaotických systémů.
- *chování s lokalizovanými, pohybujícími se strukturami* - chování se složitými, neperiodickými vzory, podobně jako v předcházející třídě, nicméně vyskytují se struktury, které se v poměrně kompaktní formě pohybují celulárním prostorem (např. ve hře „Život“ zmíněný kluzák). I když některé diferenciální rovnice vykazují struktury, které se blíží tomuto chování (jako např. solitony, které mají charakter vln šířících se v řešeních některých diferenciálních rovnic), obecně nejsou známy diferenciální rovnice, které by poskytovaly takovou šíři lokalizovaných struktur a dlouhodobého chování, jako celulární automaty této třídy. Podstatné na tomto chování je, že vzniká na základě pravidel ur-

čujících pouze lokální interakce mezi prvky buněčného prostoru. Hlavní rozdíl mezi automaty druhé a čtvrté třídy je v tom, že dynamické struktury druhé třídy se nepohybují, zatímco v případě třídy čtvrté migrují po buněčném poli a mohou přenášet některé vlastnosti a formy chování na jiné struktury.

Pro evaluaci typů chování celulárních automatů byl zaveden parametr γ , jehož pomocí hodnotíme míru aktivity celulárního automatu. Je definován částí možných stavů, které způsobí přechod do aktivního stavu, vztaženou k celkovému počtu stavů automatu.

Máme-li stanovit velikost parametru γ , je třeba stanovit počet stavů jednoho elementu buněčného prostoru, definovat, který z těchto stavů je stavem aktivním a nakonec stanovit celkový počet stavů automatu.

Pokusme se určit tyto hodnoty pro standardní uspořádání hry „Život“.

Každá z buněk v prostoru automatu může existovat ve dvou stavech - živá, mrtvá, z nichž za aktivní stav označíme stav živá (živé buňky označujeme v životním prostoru odlišnou barvou). Stav buňky závisí na stavu buněk v jejím okolí, které zahrnuje 3×3 buněk (včetně jí samotné). Je-li počet stavů buňky $k = 2$ a okolí zahrnuje $n = 9$ buněk, pak v případě, že nezáleží na konkrétní poloze jednotlivých buněk, je celkový počet stavů $m_c = k^n = 2^9 = 512$ různých stavů.

Nyní určíme, jaký je počet stavů, který vede na aktivní stav buňky ve středu pole 3×3 buněk. Z definičních pravidel vyplývá, že buňka zůstává živá, má-li 2 nebo 3 živé sousedy, tzn.

- 2 buňky z 8 představuje $\binom{8}{2} = 28$ možných kombinací;
- 3 buňky z 8 představuje $\binom{8}{3} = 56$ možných kombinací;

Dále, buňka oživne, pokud má přesně tři živé sousedy, což opět odpovídá 56 možným kombinacím. Tedy celkem to představuje $m_a = 28 + 56 + 56 = 140$ kombinací.

Parametr aktivity γ hry „Život“ je potom roven $\gamma = m_a/m_c = 140/512 = 0,273$.

Na základě experimentů bylo zjištěno, že jednotlivé třídy chování odpovídají hodnotám parametru aktivity podle následujících pravidel:

- třída ustáleného chování - $\gamma \in (0; 0,2)$;
- třída cyklického chování a třída s pohyblivými strukturami - $\gamma \in (0,2; 0,4)$;
- třída chaotického chování - $\gamma \in (0,4; 1,0)$.

Zhruba řečeno, tyto údaje znamenají, že při malé hodnotě parametru γ (malé aktivitě automatu) konverguje obrazec k ustálené struktuře. Naopak, je-li hodnota parametru aktivity vysoká, je chování automatu neuspořádané, nestrukturované, chaotické a při střední aktivitě je chování automatu dynamické uspořádané, buď cyklické nebo s kompaktními pohyblivými se strukturami.

11. MODELY FARMAKOKINETIKY

11.1. MATEMATICKÉ MODELOVÁNÍ FARMAKOKINETIKY

Matematické modely jevů spojených s pohybem léků v organismu je součástí obecnější teorie metabolismu (proces, jehož pomocí živé organismy, živočichové i rostliny, konvertují živiny na energii). I když léky nejsou klasické metabolity, spotřebovávají nebo produkované organismem, přímo i nepřímo různé metabolické procesy ovlivňují.

Podobně jako obecná teorie metabolismu, řeší teorie jevů spojených s dynamikou léků v organismu dvě důležité úlohy:

- distribuce léků v organismu;
- problémy biochemické kinetiky interakce léků s různými složkami organismu a otázky mechanismů metabolismu.

11.2. NĚKTERÉ JEDNODUCHÉ PROBLÉMY DISTRIBUCE LÉKŮ

Základní úloha sledování distribuce léku v organismu byla uvedena v kap.4.2.3 (str.19), kde se předpokládá, že vylučování léku lze pomocí kompartmentového přístupu reprezentovat v nejjednodušší podobě lineární diferenciální rovnicí 1. řádu (rov.4.24)

$$C'(t) = -k \cdot C(t) ,$$

kde $C(t)$ je koncentrace sledovaného léku v organismu a k je rychlostní konstanta vylučování léku. Řešení této rovnice je ve tvaru (rov.4.25)

$$C(t) = C_0 \cdot \exp(-kt) ,$$

kde $C_0 = C(0)$ je počáteční výchozí koncentrace léku bezprostředně po jeho podání. Hodnota rychlostní konstanty k vylučování léku závisí na léku a stavu organismu a může být určena experimentálně. V čase $t_k = 1/k$ je koncentrace léku rovna

$$C(t_k) = C_0/e \approx C_0/2,718 \approx 0,37 \cdot C_0 , \quad (11.1)$$

takže v tomto čase je vyloučeno z organismu přibližně 63 % léku, v čase $t_{2k} = 2/k$ je koncentrace $C(t_{2k}) = C_0/e^2$ (vyloučeno téměř 87 % léku) a při $t_{3k} = 3/k$ je vyloučeno více než 95 % léku.

Nyní předpokládejme, že lék je podáván v pravidelných časových intervalech o délce T . V tom případě bezprostředně po podání první dávky je koncentrace C_0 , po podání druhé dávky je

$$C_1 = C_0 + C_0 \cdot \exp(-kT) , \quad (11.2)$$

po podání třetí dávky

$$C_2 = C_0 + (C_0 + C_0 \cdot \exp(-kT)) \cdot \exp(-kT) = C_0 + C_0 \cdot \exp(-kT) + C_0 \cdot \exp(-2kT) , \quad (11.3)$$

a konečně po podání n -té dávky je

$$\begin{aligned} C_{n-1} &= C_0 + C_0 \cdot \exp(-kT) + \dots + C_0 \cdot \exp[-(n-1)kT] = \\ &= C_0 \cdot \{1 + \exp(-kT) + \dots + \exp[-(n-1)kT]\} = \\ &= C_0 \cdot \frac{1 - \exp(-nkT)}{1 - \exp(-kT)} . \end{aligned} \quad (11.4)$$

S růstem počtu dávek $n \rightarrow \infty$ se koncentrace blíží rovnovážné hodnotě

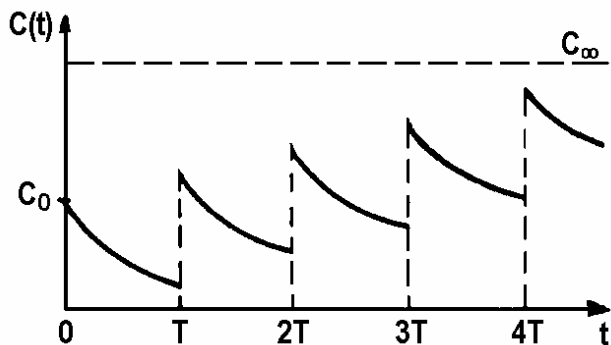
$$C_\infty = \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)} , \quad (11.5)$$

kteřá reprezentuje výslednou maximální hodnotu koncentrace léku v organismu (obr.11.1).

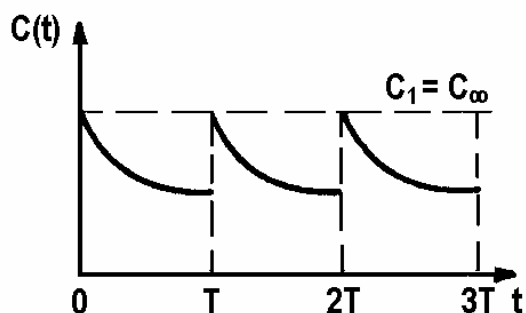
Nyní předpokládejme, že první dávka bude C_1 a všechny ostatní zůstanou na C_0 . Pak bezprostředně po n -té dávce bude koncentrace léku

$$C_{n-1} = C_1 \cdot \exp[-(n-1)kT] + C_0 \cdot \exp[-(n-2)kT] + \dots + C_0 , \quad (11.6)$$

a pro $n \rightarrow \infty$ je



Obr. 11.1 Závislost koncentrace léku v organismu při opakované dávce C_0



Obr. 11.2 Závislost koncentrace léku v organismu při počáteční dávce rovné limitní hodnotě C_∞ a opakované dávce C_0

$$C_\infty \rightarrow \lim_{n \rightarrow \infty} \{C_0 [1 + \exp(-kT) + \dots + \exp(-(n-2)kT)] + C_1 \cdot \exp[-(n-1)kT]\} = \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)}, \quad (11.7)$$

což je táž hodnota jako v prvním případě. To znamená, že výsledná hodnota koncentrace při velkém počtu dávek nezávisí na velikosti první dávky.

A teď předpokládejme, že $C_1 = C_\infty$. V tom případě hned po první dávce je koncentrace rovna

$$C_1 = C_\infty = \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)}, \quad (11.8)$$

po druhé dávce

$$C(T_+) = C_0 + \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)} \cdot \exp(-kT) = \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)} \quad (11.9)$$

a po dávce třetí je

$$C(2T_+) = C_0 + C(T_+) \cdot \exp(-kT) = C_0 + \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)} \cdot \exp(-kT) = \frac{C_0}{1 - \exp(-kT)} \quad (11.10)$$

Tedy, koncentrace v okamžicích 0, T, 2T, ... je stále stejná (obr. 11.2).

Je-li pokles koncentrace léku v organismu úměrný čtverci jeho koncentrace, je definiční rovnice

$$C'(t) = -k \cdot C(t)^2, \quad (11.11)$$

jejíž řešení má tvar

$$C(t) = \frac{C_0}{1 + C_0 k t}, \quad (11.12)$$

za předpokladu, že je počáteční koncentrace rovna C_0 .

Nechť je po časovém intervalu T podána znovu dávka C_0 . Bezprostředně po podání této druhé dávky je koncentrace léku

$$C_1 = C_0 + \frac{C_0}{1 + C_0 k T}, \quad (11.13)$$

po třetí dávce

$$C_2 = C_0 + \frac{C_1}{1 + C_1 k T} \quad (11.14)$$

a konečně obecně

$$C_n = C_0 + \frac{C_{n-1}}{1 + C_{n-1}kT}, \quad (11.15)$$

kde C_{n-1} a C_n jsou koncentrace léku v organismu bezprostředně po n -té a $(n+1)$ -ní dávce. Rovnice (11.15) je nelineární diferenční rovnice, kterou nelze analyticky vyřešit, avšak lze vydedukovat některé zajímavé závěry.

Ekvivalentně vztahu (11.15) můžeme psát, že

$$C_{n+1} = C_0 + \frac{C_n}{1 + C_n kT}, \quad (11.16)$$

a po odečtení rovnice (11.15) od (11.16) dostáváme

$$C_{n+1} - C_n = \frac{C_n - C_{n-1}}{(1 + C_n kT)(1 + C_{n-1} kT)}. \quad (11.17)$$

Z rovnice (11.15) plyne, že $C_n > C_0$ a je-li $\lim_{n \rightarrow \infty} C_n = C$, pak ze vztahu (11.17) máme

$$C = C_0 + \frac{C}{1 + CkT} \quad (11.18)$$

a z toho

$$C^2 - C_0 \cdot C - C_0/kT = 0. \quad (11.19)$$

Protože nás zajímá pouze kladný kořen, je

$$C_\infty = C = \frac{C_0}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{C_0^2 + \frac{4C_0}{kT}}. \quad (11.20)$$

I v tomto případě se hodnoty koncentrace léku v organismu v okamžicích bezprostředně po podání jednotlivých dávek pohybují v intervalu mezi C_0 a C_∞ , přičemž hodnoty narůstají, protože znaménka výrazů na obou stranách vztahu (11.17) musí být stejná.

11.3. DISTRIBUCE METABOLITŮ V ORGANISMU

Živý organismus má samozřejmě velice heterogenní strukturu, která se skládá z různých typů tkání, jež jsou obklopeny a obsahují různé tekutiny. Těmito tkáněmi a tekutinami, které lze považovat kompartmenty organismu, jsou dopravovány mnohé metabolity, ať již normální složky řádných metabolických procesů nebo uměle dodaná léčiva. Celkový počet kompartmentů organismu je velice vysoký a rovněž existuje značný počet volnosti, jak organismus na jednotlivé kompartmenty rozdělit - toto dělení závisí na přesnosti, požadované od matematického modelu. Jako příklad uveďme jednoduchou tříkompartmentovou soustavu, skládající se z krve, mezibuněčné kapaliny a buněk specifikované tkáně, přičemž metabolity se vyměňují mezi všemi zmíněnými třemi kompartmenty. Na druhé straně i tento malý počet kompartmentů může být dále snížen, za kompartment může být považován celý orgán - např. tak, že sloučíme kompartmenty buněk a mezibuněčné tekutiny. Na druhé straně lze rozlišení mezi kompartmenty zvětšit, např. v závislosti na počtu typů buněk v daném orgánu.

Uvažme nyní systém, skládající se z n kompartmentů, jimiž se pohybuje m různých metabolitů - obecně to znamená, že metabolity mohou v jednotlivých kompartmentech vznikat, zanikat nebo i jen procházet. Je-li V_i objem i -tého kompartmentu, C_{ik} koncentrace k -tého metabolitu v i -tém kompartmentu a M_{ik} je množství k -tého metabolitu v i -tém kompartmentu, pak je

$$M_{ik} = C_{ik} \cdot V_i. \quad (11.21)$$

Sousedí-li i -tý kompartment s j -tým, pak může metabolit přímo postupovat z jednoho do druhého, např. difúzí přes buněčnou membránu. V případě, že k -tý metabolit proudí mezi j -tým a i -tým kompartmentem, je tok úměrný rozdílu koncentrací $C_{jk} - C_{ik}$. Když je rozdíl záporný, tj. $C_{jk} < C_{ik}$, pak se metabolit pohybuje z i -tého kompartmentu do j -tého a naopak.

Označíme-li rychlostní konstantu úměrnosti $\alpha_{k,ij}$, pak je tok metabolitu dán vztahem

$$\alpha_{k,ij} \cdot (C_{jk} - C_{ik}). \quad (11.22)$$

Když dva kompartmenty i a j navzájem nesousedí, je konstanta $\alpha_{k,ij} = 0$ a žádný metabolit se mezi těmito dvěma kompartmenty nepohybuje.

Celkový vstup nebo výstup k -tého metabolitu do nebo z i -tého kompartmentu je určen vztahem

$$\sum_{\forall j(\neq i)} \alpha_{k,ij} \cdot (C_{jk} - C_{ik}). \quad (11.23)$$

Je-li výraz (11.23) kladný, pak tok představuje vstup metabolitu do zadané sítě, je-li záporný, metabolit z dané soustavy odtéká.

Nyní zavedme parametr q_{ij} , který určuje rychlost produkce k -tého metabolitu v i -tém kompartmentu. Když $q_{ij} > 0$, potom metabolit v kompartmentu vzniká, je-li $q_{ij} < 0$, potom je metabolit v kompartmentu spotřebováván. Celková rychlost produkce k -tého metabolitu v i -tém kompartmentu je nyní dána vztahem

$$M'_{ik}(t) = \sum_{\forall j(\neq i)} \alpha_{k,ij} \cdot [C_{jk}(t) - C_{ik}(t)] + q_{ik} \cdot V_i. \quad (11.24)$$

Jsou-li oba členy na pravé straně kladné, tj. $M'_{ik} > 0$, jsou-li záporné, je $M'_{ik} < 0$. Jsou-li oba členy opačných znamének, závisí dynamika M_{ik} na znaménku jejich součtu.

Protože V_i je konstantní, je z (11.21)

$$M'_{ik}(t) = V_i \cdot C'_{ik}(t), \quad (11.25)$$

což po dosazení do (11.24) dá

$$C'_{ik}(t) = \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} \cdot [C_{jk}(t) - C_{ik}(t)] + q_{ik}, \quad (11.26)$$

kde

$$\beta_{k,ij} = \frac{\alpha_{k,ij}}{V_i}. \quad (11.27)$$

Rychlostní parametr produkce metabolitu q_{ik} je obecně závislý na koncentraci C_{ik} , přičemž nejjednodušší možné vyjádření této závislosti je lineární úměra

$$q_{ik} = \lambda_{ik} \cdot C_{ik}, \quad (11.28)$$

kde λ_{ik} je konstantou úměrnosti. Rovnice (11.26) pak může být přepsána do tvaru

$$\begin{aligned} C'_{ik}(t) &= \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} \cdot C_{jk}(t) - C_{ik}(t) \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} + q_{ik} = \\ &= \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} \cdot C_{jk}(t) - C_{ik}(t) \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} + \lambda_{ik} C_{ik} = \\ &= \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} \cdot C_{jk}(t) + \left(\lambda_{ik} - \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} \right) \cdot C_{ik}. \end{aligned} \quad (11.29)$$

Můžeme tedy psát, že

$$C'_{ik}(t) = \sum_{j=1}^n \beta_{k,ij} \cdot C_{jk}(t), \quad (11.30)$$

kde

$$\beta_{k,ij} = \frac{\alpha_{k,ij}}{V_i} \text{ pro } j \neq i \quad (11.31)$$

a

$$\beta_{k,ii} = \lambda_{ik} - \sum_{\forall j(\neq i)} \beta_{k,ij} . \quad (11.32)$$

Omezme se nyní na problém dvou kompartmentů a jednoho metabolitu. Soustavu rovnic podle (11.30) v tom případě můžeme psát

$$C'_{11}(t) = \beta_{1,11} \cdot C_{11} + \beta_{1,12} \cdot C_{21} ; \quad (11.33a)$$

$$C'_{21}(t) = \beta_{1,21} \cdot C_{11} + \beta_{1,22} \cdot C_{21} . \quad (11.33b)$$

S poněkud pozměněnou symbolikou, kdy $x_1 = C_{11}$ a $x_2 = C_{21}$, je pro dvoukompartmentový systém (srvn. např. s rovnicemi (8.28))

$$x'_1(t) = -L_{11} \cdot x_1(t) + M_{12} x_2(t) ; \quad (11.34a)$$

$$x'_2(t) = M_{21} \cdot x_1(t) - L_{22} x_2(t) . \quad (11.34b)$$

Předpokládejme řešení této soustavy diferenciálních rovnic ve tvaru (viz též (7.17))

$$x_1(t) = A_1 \cdot \exp(\lambda t) \quad (11.35a)$$

a

$$x_2(t) = A_2 \cdot \exp(\lambda t) \quad (11.35b)$$

Po dosazení vztahů (11.35) do (11.34) máme

$$(L_{11} + \lambda) \cdot A_1 - M_{12} \cdot A_2 = 0 ; \quad (11.36a)$$

$$M_{21} \cdot A_1 - (L_{22} + \lambda) \cdot A_2 = 0 , \quad (11.36b)$$

což vede na kvadratickou rovnici

$$\lambda^2 + (L_{11} + L_{22}) \cdot \lambda + (L_{11} \cdot L_{22} - M_{12} \cdot M_{21}) = 0 , \quad (11.37)$$

kteřá má dva reálné kořeny

$$\lambda_{1,2} = -\frac{L_{11} + L_{22}}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{(L_{11} - L_{22})^2 + 4M_{12}M_{21}} . \quad (11.38)$$

Obecné řešení soustavy (11.34) má tedy tvar

$$x_1(t) = A_{11} \cdot \exp(\lambda_1 t) + A_{12} \cdot \exp(\lambda_2 t) ; \quad (11.39a)$$

$$x_2(t) = A_{21} \cdot \exp(\lambda_1 t) + A_{22} \cdot \exp(\lambda_2 t) . \quad (11.39b)$$

Máme-li jednoznačně určit časový průběh koncentrací $x_1(t)$ a $x_2(t)$, musíme nejprve vypočítat hodnoty šesti neznámých A_{11} , A_{12} , A_{21} , A_{22} , λ_1 a λ_2 . To lze za předpokladu, že známe minimálně šest naměřených hodnot koncentrací $x_1(t_i)$ a $x_2(t_i)$ pro různé časové okamžiky t_i , $i = 1, 2, \dots, N$. Pro $N = 3$ je stanovení neznámých parametrů jednoznačné, pro $N > 3$, je třeba omezit počet rovnic, např. metodou nejmenších čtverců.

Pomocí takto experimentálně určených parametrů dále vypočítáme rychlostní konstanty kompartmentového modelu L_{11} , L_{22} , M_{12} a M_{21} . Dosadíme-li za $x_1(t)$ a $x_2(t)$ podle (11.39) do (11.34) a srovnáním koeficientů u $\exp(\lambda_1 t)$ a $\exp(\lambda_2 t)$, získáme následující čtyři rovnice

$$\begin{aligned} -L_{11}A_{11} + M_{12}A_{21} &= A_{11}\lambda_1 ; \\ -L_{11}A_{12} + M_{12}A_{22} &= A_{12}\lambda_1 ; \\ M_{21}A_{11} - L_{22}A_{21} &= A_{21}\lambda_1 ; \\ M_{21}A_{12} - L_{22}A_{22} &= A_{22}\lambda_2 \end{aligned} \quad (11.40)$$

a jejich řešením

$$\begin{aligned}
L_{11} &= \frac{-A_{11}A_{22}\lambda_1 + A_{12}A_{21}\lambda_2}{\Delta}; \\
L_{22} &= \frac{-A_{11}A_{22}\lambda_2 + A_{12}A_{21}\lambda_1}{\Delta}; \\
M_{12} &= \frac{A_{11}A_{12}(\lambda_2 - \lambda_1)}{\Delta}; \\
M_{21} &= \frac{A_{21}A_{22}(\lambda_1 - \lambda_2)}{\Delta},
\end{aligned}
\tag{11.41}$$

kde

$$\Delta = A_{11}A_{22} - A_{12}A_{21} . \tag{11.42}$$

11.4. OBECNÝ MODEL VLIVU LÉKŮ

Předpokládejme, že lék je podáván intravenózně v pravidelných časových intervalech a že je lék přijímán jedním druhem tkáně, kde vstupuje do určitých biochemických reakcí. Uvažme tedy znovu dvoukompartmentový systém, skládající se z kompartmentu krve a tkáně, přičemž nechť x je množství léku v krvi, jejíž objem je V_1 . Dále si označme w množství léku v tkáni s objemem V_2 a rychlostní konstantu podávání léku V . Za uvedených předpokladů jsou koncentrace léku v krvi c_1 a v tkáni c_2

$$c_1 = x / V_1 \tag{11.43a}$$

a

$$c_2 = w / V_2 . \tag{11.43b}$$

Normalizovaná rychlost (jednotkou plochy za jednotku času) pronikání léku z krve do tkáně je

$$h.(c_1 - k.c_2) , \tag{11.44}$$

kde h je permeabilita membrány oddělující krev a tkáňové buňky a k je koeficient rovnováhy léku v krvi a tkáni. Je-li $c_1 = k.c_2$, jsou oba kompartmenty v rovnováze a žádný lék nebude membránou procházet. Je-li dále S celková plocha membrány, pak celkový tok léku za jednotku času, který představuje úbytek léku z krve, bude dán vztahem

$$S.h.(c_1 - k.c_2) . \tag{11.45}$$

Další úbytek léku z krve je způsoben jeho přirozeným chemickým rozkladem, vlivem chemických reakcí, které probíhají mezi součástmi krve a lékem. Předpokládáme, že se lék rozkládá rychlostí úměrnou jeho koncentraci v krvi, tedy $k_1.c_1$, kde k_1 je konstanta úměrnosti. Tedy rychlost úbytku léku z daného objemu krve, který vyplývá z jeho chemického rozkladu, je

$$k_1.c_1.V_1 \tag{11.46}$$

a pro celkovou rychlost odstraňování léku z krve platí

$$S.h.(c_1 - k.c_2) + k_1.c_1.V_1 . \tag{11.47}$$

Celková změna množství léku v krvi je určena rozdílem mezi vstupem, reprezentovaným rychlostní konstantou podávání léku V a úbytkem podle vztahu (11.47). Je tedy

$$x'(t) = V - S.h.(c_1 - k.c_2) + k_1.c_1.V_1 , \tag{11.48}$$

nebo pomocí vztahů (11.43)

$$x' = V - S.h.\left(\frac{x}{V_1} - k\frac{w}{V_2}\right) + k_1.c_1.V_1 , \tag{11.49}$$

Zavedeme-li dva další parametry λ a μ , kde

$$\lambda = \frac{k.V_1}{V_2} \tag{11.50a}$$

a

$$\mu = \frac{S \cdot h}{V_1}, \quad (11.50b)$$

potom se rovnice (11.49) zjednoduší do podoby

$$x' = V - \mu \cdot (x - \lambda \cdot w) + k_1 \cdot x, \quad (11.51)$$

Množství léku, který vstupuje do tkáně je rovno množství, které opouští krev, protože uvažujeme případ, kdy lék z krve přechází pouze do jediné tkáně. Toto množství je určeno podle vztahu (11.45), který můžeme zjednodušit do tvaru

$$S \cdot h \cdot (c_1 - k \cdot c_2) = \frac{S \cdot h}{V_1} \cdot (c_1 V_1 - k \cdot c_2 \cdot V_1) = \mu \cdot (x - \lambda \cdot w). \quad (11.52)$$

Dále, tkáň lék spotřebovává, což rovněž způsobuje jeho úbytek. Podobně jako v dříve uvedeném rozboru předpokládáme, že úbytek léku je úměrný jeho koncentraci c_2 v tkáni se stejnou konstantou úměrnosti k_1 , je tedy roven $k_1 \cdot c_2$ a pro celou tkáň je úbytek

$$k_1 \cdot c_2 \cdot V_2 = k_1 \cdot w. \quad (11.53)$$

Odtud celková rychlost změny množství léku v tkáni je

$$w' = \mu \cdot (x - \lambda w) - k_1 w. \quad (11.54)$$

Dynamiku celého systému určují vztahy (11.51) a (11.54), které obsahují tři parametry - λ , μ a k_1 a které vyjadřují množství x a w sledovaného léku v krvi a tkáni jako funkci času a uvedených konstant.

Pokusme se dále rozebrat chování tohoto systému v některých specifických podmínkách. Sečteme-li obě rovnice, dostáváme

$$(x + w)' = V - k_1 \cdot (x + w). \quad (11.55)$$

Dále, vynásobením diferenciální rovnice a odečtením výsledku od rovnice (11.51) máme

$$(x - \lambda w)' = V - (k_1 + k_2) \cdot (x - \lambda w), \quad (11.56)$$

kde

$$k_2 = (1 + \lambda) \cdot \mu. \quad (11.57)$$

Zavedení dvou nových proměnných

$$z_1 = x + w \quad (11.58a)$$

a

$$z_2 = x - \lambda w \quad (11.59b)$$

se rovnice (11.55) a (11.56) zjednoduší do tvaru

$$z_1' = V - k_1 \cdot z_1; \quad (11.60a)$$

$$z_2' = V - (k_1 + k_2) z_2. \quad (11.60b)$$

Na začátku vstříkovaní léku, tj. pro $t = 0$, je $x = w = 0$ a tím i $z_1 = z_2 = 0$.

Řešením rovnic (11.60) za předpokladu uvedené nulové počáteční podmínky, dostáváme

$$z_1 = \frac{V}{k_1} \cdot (1 - \exp(-k_1 t)) \quad (11.61a)$$

a

$$z_2 = \frac{V}{k_1 + k_2} \cdot (1 - \exp[-(k_1 + k_2)t]) \quad (11.61b)$$

a po zpětné substituci za z_1 a z_2 nakonec dostáváme

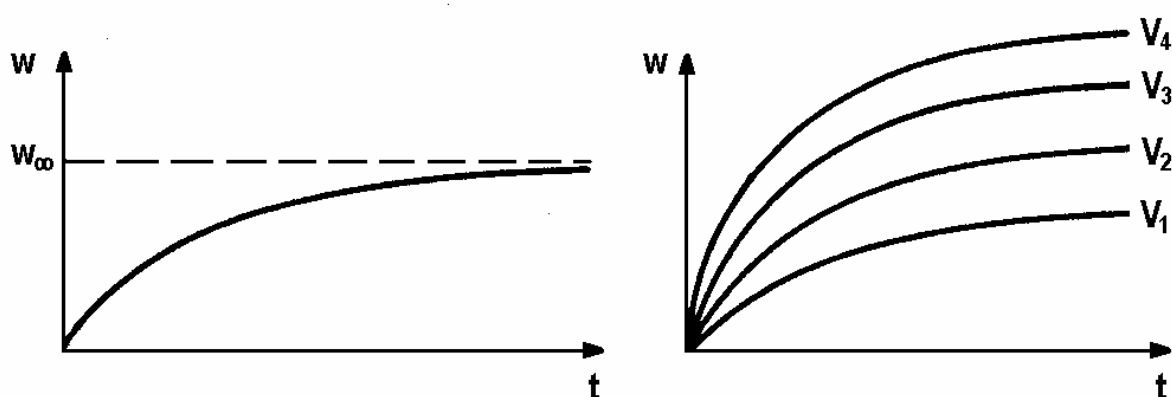
$$w = \frac{V}{1+\lambda} \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} (1 - \exp(-k_1 t)) - \frac{1}{k_1 + k_2} (1 - \exp(-[k_1 + k_2] \cdot t)) \right\}; \quad (11.62a)$$

$$x = \frac{V}{1+\lambda} \cdot \left\{ \frac{\lambda}{k_1} (1 - \exp(-k_1 t)) + \frac{1}{k_1 + k_2} (1 - \exp(-[k_1 + k_2] \cdot t)) \right\}. \quad (11.62b)$$

Podle rovnice (11.62a) je opravdu $w = 0$ pro $t = 0$, což jsme na začátku předpokládali, když v krvi žádný lék před počátkem jeho vstříkávání nebyl. Pokud naopak $t \rightarrow \infty$, w se asymptoticky blíží konstantě, pro kterou platí

$$w_\infty = \frac{V}{1+\lambda} \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} - \frac{1}{k_1 + k_2} \right\}. \quad (11.63)$$

Čím větší bude rychlost vstříkávání V , tím větší bude hodnota w_∞ . Protože jak k_1 , tak k_2 jsou kladné, je kladná i hodnota w_∞ , a protože w je přímo úměrné V , pak jakmile V roste, roste i hodnota w (obr.11.3).



Obr.11.3 Vztah mezi množstvím léku v tkáni a rychlostí jeho vstříkávání

Působení léku závisí na okamžité hodnotě jeho množství nebo koncentrace. Zejména může docházet k významným změnám kvality, jestliže koncentrace či množství léku dosáhne či překročí určitou kritickou mez.

Předpokládejme, že potřebujeme rozhodnout o existenci či neexistenci živého organismu. Nechť kritickou hranici určuje hodnota množství léku v tkáni $w = w^*$, kdy živý organismus umírá. Pokud je hodnota w_∞ podle rovnice (11.63) menší než kritická úroveň w^* , pak bez ohledu na dobu injekce léku nebudou pozorovány žádné letální vlivy. Abychom zajistili, že tomu tak bude, musí být (z rovnice (11.63))

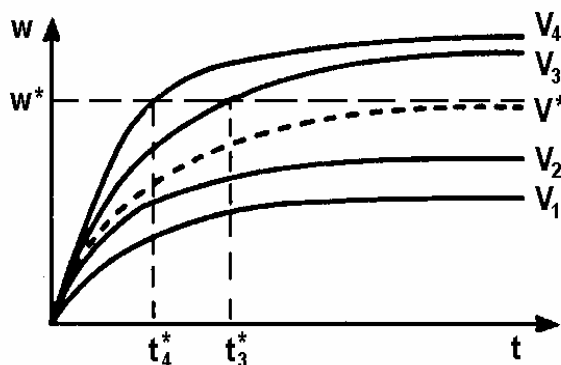
$$\frac{V}{1+\lambda} \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} - \frac{1}{k_1 + k_2} \right\} < w^* \quad (11.64)$$

nebo

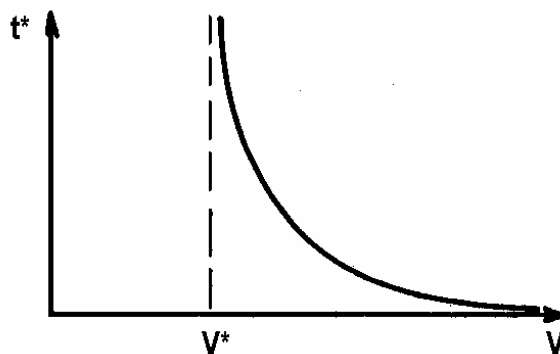
$$V < (1+\lambda) \cdot w^* \cdot \frac{k_1 \cdot (k_1 + k_2)}{k_2} = V^*. \quad (11.65)$$

Je-li tedy rychlost V injekce menší než V^* , pak bez ohledu na délku vstříkávání zůstane množství léku w v tkáni pod kritickou hodnotou w^* a nebezpečí života nenastane. Na druhé straně, pokud je $V > V^*$, pak w během konečného časového intervalu dosáhne kritické hodnoty v čase t_3^* nebo t_4^* (obr.11.4). Tento čas se s růstem V zkracuje. Samozřejmě, pro velice velké V bude t^* velmi malé. Vyneseme-li graf závislosti t^* na V (obr.11.5) vidíme, že pro $V = V^*$ je $t^* \rightarrow \infty$ a když je $V > V^*$, klesá hodnota t^* asymptoticky k nule.

Nyní předpokládejme, že D_T je celková dávka léku podávaná od počátku $t = 0$ až do okamžiku $t = t^*$, v kterém dosáhne lék kritického množství. Tato celková dávka se rovná



Obr.11.4 Závislost kritického množství léku na rychlosti jeho vstřikování



Obr.11.5 Závislost doby dosažení kritického množství léku na rychlosti vstřikování

$$D_T = V \cdot t^* \quad (11.66)$$

Hodnotu času t^* můžeme vypočítat ze vztahu, který vytvoříme z rovnice (11.62a) položením pravé strany rovno w^* . V tom případě je

$$w^* = \frac{V}{1+\lambda} \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} (1 - \exp(-k_1 t^*)) - \frac{1}{k_1 + k_2} (1 - \exp(-[k_1 + k_2] \cdot t^*)) \right\} \quad (11.67)$$

Pro danou prahovou hodnotu w^* , vyjadřuje tato funkce buď hodnotu V jako funkci t^* (lze snadno určit), nebo hodnotu t^* jako funkci V (nelze řešit explicitně, pouze numericky).

Pokusme se nyní prozkoumat vlastnosti celkové dávky $D_T = V \cdot t^*$, aniž bychom museli rovnici (11.67) řešit. Označme si proto člen ve složených závorkách na pravé straně rovnice jako

$$f(t^*) = \frac{1}{k_1} (1 - \exp(-k_1 t^*)) - \frac{1}{k_1 + k_2} (1 - \exp(-[k_1 + k_2] \cdot t^*)) \quad (11.68)$$

Pak se rovnice (11.67) zjednoduší do tvaru

$$w^* = \frac{V}{1+\lambda} \cdot f(t^*) \quad (11.69)$$

a z toho

$$V = \frac{(1+\lambda) \cdot w^*}{f(t^*)} \quad (11.70)$$

a

$$D_T = \frac{(1+\lambda) \cdot w^* \cdot t^*}{f(t^*)} \quad (11.71)$$

Ukažme nyní, že výraz $t^*/f(t^*)$ nabývá minima pro určitou hodnotu t^*_{\min} . Určíme-li derivaci tohoto výrazu podle t^*

$$\frac{d}{dt^*} \left(\frac{t^*}{f(t^*)} \right) = \frac{f(t^*) - t^* f'(t^*)}{[f(t^*)]^2}, \quad (11.72)$$

pro extrémní hodnotu musí být čítec roven nule, tj.

$$f(t^*) - t^* f'(t^*) = 0 \quad (11.73)$$

Po dosazení za $f(t^*)$ z (11.68) a výpočtu $f'(t^*)$ je

$$\frac{\exp[(k_1 + k_2)t^*_{\min}] - 1}{\exp(k_1 t^*_{\min}) - 1} = \frac{k_1 + k_2}{k_1} \exp(k_2 t^*_{\min}) - (k_1 + k_2) t^*_{\min} \frac{\exp(k_2 t^*_{\min}) - 1}{\exp(k_1 t^*_{\min}) - 1} \quad (11.74)$$

Vzhledem k definici hodnoty D_T (viz rov.(11.66)) lze snadno ukázat, že řešení této rovnice odpovídá i minimu D_T .

Z rovnice (11.67) víme, že každé hodnotě t^* odpovídá hodnota V . Proto t^*_{\min} koresponduje určitá hodnota V_{\min} . Vztah, podle kterého tuto hodnotu určíme, odvodíme následujícím způsobem.

Když $V = V^*$, pak w konverguje k letálnímu prahu w^* . Proto z rovnice (11.64) máme

$$w^* = \frac{V^*}{1 + \lambda} \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} - \frac{1}{k_1 + k_2} \right\}. \quad (11.75)$$

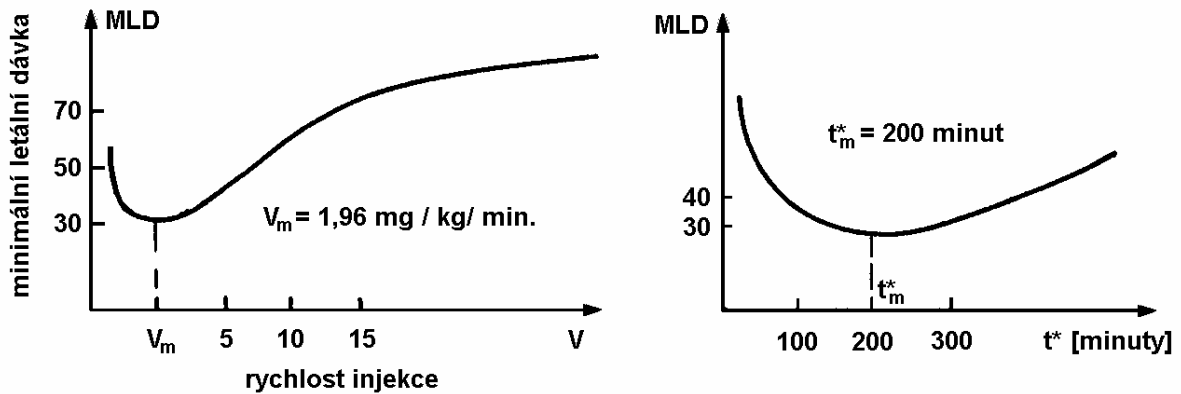
Položíme-li v rovnici (11.69) t^* rovno t^*_{\min} a V rovno V_{\min} dostáváme

$$w^* = \frac{V_{\min}}{1 + \lambda} \cdot f(t^*_{\min}) \quad (11.76)$$

a dále z rovnice (11.75)

$$V^* \cdot \left\{ \frac{1}{k_1} - \frac{1}{k_1 + k_2} \right\} = V_{\min} \cdot f(t^*_{\min}). \quad (11.77)$$

Hodnota V^* může být určena experimentálně sledováním při jaké nejmenší hodnotě V se objeví letální projevy. Obr.11.6 zobrazuje takové experimentální výsledky při podávání digitalisu kočkám.



Obr.11.6 Experimentálně získané závislosti při podávání léku digitalis kočce

LITERATURA

- [1] Albergoni,V., Cobelli,C., Francini,G.L.: Biological systems. An Engineering Approach to Physiology. Bologna, Pitagora Editrice 1974.
- [2] Atkins, G.L.: Multicompartmental Models for Biological Systems, London, Methuen & Co. 1969.
- [3] Balocchi R. aj.: Efficiency of The Grassberger-Procaccia Method in Simulated Data and Real Biological Series Reducing the Number of Spheres. Proc. 15th Ann. Intern. Conf. IEEE EMBS, San Diego 1993
- [4] Biological systems, modelling and control. D.A. Linkens, (ed.), London, IEE & P.Peregrinus 1979.
- [5] Biomedical Modeling and Simulation on PC. (A Workbench for Physiology and Biomedical Engineering.) R.P. van Wijk van Brievingh, D.P.F.Möller (eds.), New York, Springer Verlag 1993.
- [6] Carson,E., Cobelli,C.: Modelling Methodology for Physiology and Medicine. San Diego, Academic Press 2001.
- [7] Czontó,J.aj.: Celulárne systémy. <http://alife.tuke.sk/projekty/cellular/celular.htm>
- [8] Dvořák,I., Šiška,J.: Teorie deterministického chaosu a některé její aplikace. PMFA č.2/91
- [9] Hilborn,R.C.: Chaos and Nonlinear Dynamics. New York, Oxford University Press Inc., 1994
- [10] Hofbauer,J., Sigmund,K.: The Theory of Evolution and Dynamical Systems. Mathematical Aspects of Selection. Cambridge, Cambridge Univ. Press 1988.
- [11] Isham,V., Medley,G.: Models for Infectious Human Diseases. Their Structure and Relation to Data. Cambridge, Cambridge Univ. Press 1996.
- [12] Keener,J., Sneyd,J.: Mathematical Physiology. New York, Springer Verlag 1998.
- [13] Mazumdar,J.: An Introduction to Mathematical Physiology & Biology. Cambridge, Cambridge Univ. Press 1999
- [14] Mullin,T.: The Nature of Chaos. New York, Oxford University Press Inc 1994
- [15] Murray,J.D.: Mathematical Biology. Berlin, Springer Verlag 1993.
- [16] Pázman,A.: Základy optimalizácie experimentu. Bratislava, VEDA 1980.
- [17] Pazourek,J.: Simulace biologických systémů. Praha, Grada 1992.
- [18] Renshaw,E.: Modelling Biological Populations in Space and Time. Cambridge, Cambridge Univ. Press 1995.
- [19] Rideout,V.C.: Mathematical and Computer Modeling of Physiological Systems. Enlewood Cliffs, Prentice Hall 1991.
- [20] Rowe,G.W.: Theoretical Models in Biology. The Origin of Life, the Immune System and the brain. Oxford, Oxford Univ. Press 1994.
- [21] Sharov,A.: Quantitative Population Ecology. [On - Line Lectures], <http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/>
- [22] Smítalová,K., Šujan,Š.: Dynamické modely biologických spoločensk. Bratislava, VEDA 1989.
- [23] Wastney,M.E. et al.: Investigating Biological Systems Using Modeling. Strategies and Software.San Diego, Academic Press 1999.
- [24] Zeeman,E.C.: Catastrophe Theory. Scientific American, 234, 1976, č.4 (April), s.65 - 83.
- [25] Zeigler,B.P.: Theory of Modelling and Simulation. New York, John Wiley & Sons 1976.

OBSAH

1. Základní pojmy	3
1.1. Modelování a simulace	3
1.2. Cíle a důsledky modelování a simulace	4
1.3. Obecné techniky modelování	5
1.4. Postup při vytváření modelu a při simulačních experimentech	6
1.5. Identifikace parametrů	8
1.6. Zákony modelování	8
2. Experimenty	9
2.1. Na úvod	9
2.2. Experimenty s biologickými systémy	9
2.3. Plánování experimentů	9
3. Definice systému	11
3.1. Definice	11
3.2. Základní atributy systému	11
3.3. Biologické systémy a jejich vlastnosti	12
3.4. Modely a jejich popis	12
3.4.1. Neformální popis	12
3.4.2. Příklady	13
3.4.3. Syntéza a dekompozice	14
4. Matematický model	16
4.1. Formální popis systému	16
4.2. Kompartmentové modely, kompartimentová analýza	17
4.2.1. Základní pojmy	17
4.2.2. Matematický popis kompartimentového systému	18
4.2.3. Příklady použití kompartimentové analýzy a modelování	20
5. Modely jednodruhových populací	23
5.1. Začínáme	23
5.2. Spojité deterministické modely jednodruhových populací	23
5.2.1. Malthusův model	24
5.2.2. Logistický model	26
5.2.3. Modely jednodruhových populací se zpožděním	31
5.3. Diskrétní deterministické modely jednodruhových populací.....	32
5.3.1. Základní diskrétní ekvivalenty spojitých modelů	32
5.3.2. Diskrétní modely jednodruhových populací se zpožděním	35
5.4. Modely s věkovou strukturou - Lesliho model	37
5.4.1. Struktura a matematický popis modelu	37
5.4.2. Chování modelu	38
6. Deterministický chaos (O.Fojt)	39
6.1. Co je to deterministický chaos	39
6.2. Historická vložka	39
6.3. Dynamický systém a jeho řešení	40
6.4. Atraktory a podivné atraktory	40
6.5. Rozmanitost chování diskrétní logistické rovnice	42
6.6. Univerzálnost chaosu	46

6.7. Různé cesty vedoucí k chaosu	47
6.8. Chaos v biologických systémech	49
6.8.1. Spirální vlny v srdeční tkáni	49
6.8.2. Chaos v signálu srdečního rytmu	49
6.8.3. Fraktály v biologických systémech	50
6.8.4. Chaos v EKG signálu	53
6.8.5. Chaos v EEG signálu	54
6.8.6. Další aplikace v medicíně	55
7. Modely dvoudruhových populací	56
7.1. Obecně na úvod	56
7.2. Modely dravec - kořist	56
7.2.1. Základní matematický model relace dravec - kořist	56
7.2.2. Analýza modelu Lotky - Volterra	57
7.2.3. Příklady ze života	59
7.2.4. Rozšíření modelu Lotky - Volterra (Kolmogorovův model)	61
7.2.5. Modely dravec - kořist se zpožděním	63
7.3. Modely konkurence	63
7.4. Modely spolupracujících populací (symbióza)	66
8. Epidemiologické modely	68
8.1. Základní epidemiologické modely a jejich využití	68
8.1.1. Základní koncept	68
8.1.2. Model SIR	68
8.1.3. Aplikace modelu SIR	71
8.1.4. Model SI	71
8.1.5. Model SIS s konstantními koeficienty	72
8.1.6. Model SIS s časově proměnnými koeficienty	73
8.1.7. Model SIS s konstantním počtem přenašečů	73
8.1.8. Model SIR s vakcinací	74
8.1.9. Model SEIR	74
8.2. Modely dynamiky venerických onemocnění	75
8.2.1. Na úvod	75
8.2.2. Základní křížový model	75
8.2.3. Víceskupinový model	77
8.3. Model přenosu viru AIDS	78
8.3.1. Úvodem	78
8.3.2. Model vývoje AIDS v homosexuální populaci	78
9. Teorie katastrof	82
9.1. Úvodní poznámky	82
9.2. Základní principy a příklady	82
9.2.1. Model agresivního chování	82
9.2.2. Model finančního trhu	83
9.2.3. Zeemanův stroj na katastrofy	84
9.2.4. Model fázového přechodu	85
9.3. Základní typy katastrof	86
9.4. Příklady modelů využívajících katastrofu typu motýlek	89
9.4.1. Anorexia nervosa	89
9.4.2. Model válečných aktivit	90

10. Systémy diskretních událostí	92
10.1. Úvod	92
10.2. Konečné automaty	92
10.2.1. Definice	92
10.2.2. Příklady	93
10.3. Modely celulární a tkáňové struktury	95
10.3.1. Vazba systémů	95
10.3.2. Celulární automaty	98
10.4. Umělý život	100
10.4.1. Atributy života	100
10.4.2. Umělé systémy inspirované živými organismy	100
10.4.3. Hra „Život“	102
10.4.4. Umělí mravenci	105
10.4.5. Boidi - model shlukování ptáků	105
10.5. Hodnocení chování celulárních automatů	105
11. Modely farmakokinetiky	107
11.1. Matematické modelování farmakokinetiky	107
11.2. Některé jednoduché problémy distribuce léků	107
11.3. Distribuce metabolitů v organismu	109
11.4. Obecný model vlivu léků	112
Literatura	117
Obsah	118

Autoři:	Doc. Ing. Jiří Holčík, CSc., Ing. Otakar Fojt, PhD.
Název:	Modelování biologických systémů (vybrané kapitoly)
Vydání:	první
Rok vydání:	2001
Vydavatel:	Vysoké učení technické v Brně Fakulta elektrotechniky a informatiky Ústav biomedicínského inženýrství
Tisk:	MJ Servis s.r.o., Brno
ISBN	80-214-2023-5

Tato publikace neprošla redakční, ani jazykovou úpravou.