

# Wykłady

**Mirosław Lachowicz**

Instytut Matematyki Stosowanej i Mechaniki  
Wydział Matematyki, Informatyki i Mechaniki  
Uniwersytet Warszawski  
pokój 4650; e-mail: lachowic at mimuw.edu.pl

## 1 „Biomatematycy”

Nie ma wątpliwości, że istotnym czynnikiem powodującym rozwój fizyki w XX wieku było użycie zaawansowanych metod matematycznych. Prowadziło to do powstania prężnej dziedziny fizyki matematycznej. W tym samym czasie pojawiły się próby (por. [6]) stworzenia w podobny sposób biologii matematycznej. Oto kilka wybranych postaci z historii (por. [10] oraz [6, 2]):

- Democritus, 470–380, był geometrą, badał (robiąc sekcję) zwierzęta. Traktował mózg, jako organ myśli oraz próbował klasyfikować zwierzęta według koloru krwi.
- Leonardo Fibonacci, 1170–1250, matematyk, podał ciąg (zwany obecnie ciągiem Fibonacciego), który może opisywać „prawo rozmnażania królików”. Ciąg Fibonacciego określa również liczbę przodków pszczoły.
- Johannes Kepler, 1571–1630, był matematykiem i astronomem, badał podstawy działania wzroku stosując metody geometryczne, w tym działanie źrenic.
- Renè Descartes, 1596–1650, twórca geometrii analitycznej, prace z algebry i teorii równań. Jego książka „*De homine*” (1664) może być uznana za pierwszy podręcznik fizjologii. Opisywał system nerwowy wychodzący z mózgu i traktował narządy, jako maszyny działające według praw matematycznych.

- Giovanni Alfonso Borelli, 1608–1679, matematyk, stosował prawa fizyki do narządów, szczególnie do działania mięśni. Uważał, że oddychanie powoduje pochłanianie pewnych żywotnych elementów z powietrza do krwi oraz, że nerki są filtrami.
- Daniel Bernoulli, 1700–1782, lekarz w Bazylei, hydrodynamik, probabilista, zajmował się też teorią równań. Wprowadził matematykę do epidemiologii (badał szybkość rozprzestrzeniania się chorób) oraz obliczył reakcję serca na impuls.
- Leonhard Euler, 1707–1783, „król matematyków”, badał przepływy krwi w naczyniach krwionośnych („Principia pro moto sanguinis per arterias determinando”, 1775).
- George-Louis Leclerc Buffon, 1707–1788, twórca prawdopodobieństwa geometrycznego (igła Buffona). Napisał 44 tomową „*Natural History*”. Jego idee leżały u podstaw genetyki i teorii ewolucji.
- Denis Diderot, 1713–1784, matematyk i filozof, zajmował się równaniami różniczkowymi oraz teorią drgań. Studiował psychologię, fizjologię i dobór naturalny. uważał, że nauka opiera się na faktach, a nie czystej logice.
- Pierre Simon de Laplace, 1749–1827, działał w równaniach różniczkowych cząstkowych, teorii potencjału, astronomii, teorii zaburzeń i probabilistyce. Badał przepływ ciepła i interpretował oddychanie jako formę wolnego utleniania.
- Thomas Malthus, 1766–1834, ekonomista angielski, duchowny anglikański, zajmował się demografią oraz problemem płac i pieniądza. W traktacie „*An Essay on the Principle of Population*” (1798) sformułował prawo mówiące, że przyrost ludności odbywa się według wzrostu geometrycznego, natomiast przyrost środków utrzymania według wzrostu arytmetycznego. Uważał, że środkiem zaradczym są czynniki wpływające na ograniczenie liczby ludności: wojny, klęski żywiołowe, zarazy, wstrzemięźliwość seksualna. Idea Malthusa „walki o byt” miała duży wpływ na Charlesa Darwina.
- Pierre Verhulst, 1804–1849, matematyk, wprowadził *logistyczny* wzrost liczebności populacji.

- Hermann Ludwig Ferdinand von Helmholtz, 1821–1894, hydrodynamik, postulował zachowanie energii oraz sformułował podstawowe równania pola elektromagnetycznego. Był także lekarzem, który dał swój wkład do teorii wzroku, słuchu, kurczenia się mięśni oraz przenoszenia impulsów nerwowych.
- Vito Volterra, 1860–1940, włoski matematyk działający w analizie funkcjonalnej i równaniach całkowych. Znany ze swoich prac w matematycznej ekologii, w szczególności z układu równań opisujących oddziaływanie pomiędzy populacją drapieżników (drapieżców) i ofiar (model Lotki–Volterry). Ten sam układ rozważał A.J. Lotka, 1880–1949, urodzony we Lwowie, amerykański matematyk i biochemik. Szczegółową dyskusję porównującą wkłady Lotki i Volterry można znaleźć w książce [4] (por. [5]).
- D’Arcy Wentworth Thompson, 1860–1948, biolog, matematyk, podkreślał związki między formami biologicznymi i zjawiskami mechanicznymi: n.p. podobieństwo meduz i postaci kropli cieczy spadających do lepkiej cieczy („For the harmony of the world is made manifest in Form and Number, and the heart and soul and all poetry of Natural Philosophy are embodied in the concept of mathematical beauty.” [9]).
- Godfrey Harold Hardy, 1877–1947, matematyk działający głównie w teorii liczb i analizie matematycznej. Matematyk bardzo *czysty* (*pure*, po polsku należałoby raczej powiedzieć *teoretyczny*). Byłby, zapewne, zdziwiony, że ktoś zalicza go prekursorów *biomatematyki*. Znany każdemu (?) studentowi biologii z prawa Hardy–Weinberga w genetyce (które jest prostym ćwiczeniem z rachunku prawdopodobieństwa).
- Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962, genetyk i statystyk brytyjski, stworzył m.in. statystyczną metodę maksymalnego podobieństwa (*maximum likelihood*) i analizę wariancji, opracowywał wyniki doświadczeń prowadzonych w instytucie badań rolniczych w Rothamsted. Był jednym z twórców nowoczesnej statystyki matematycznej, zajmował się metodami weryfikacji hipotez oraz zastosowaniami metod statystycznych, m.in. w antropologii, genetyce i ekologii.
- Anderson Gray McKendrick, 1876–1943 oraz William Ogilvy Kermack (1898–1970), zaproponowali metody matematyczne w epidemiologii.

- John Maynard Smith, 1920–2004, genetyk, zastosował teorię gier w zagadnieniach ewolucyjnych. Wprowadził podstawowe pojęcie *strategii ewolucyjnie stabilnej*.
- Andrzej Lasota, 1932–2006, matematyk polski, współtwórca (wraz z lekarką Marią Ważewską–Czyżewską) modelu matematycznego procesu wzrostu krwinek. Matematyczne wyniki Lasoty były wykorzystane przez Marię Ważewską–Czyżewską w terapii pewnych typów anemii polekowej.

Pomimo wielu sukcesów biologowie pozostają sceptyczni wobec matematyki w biologii. Duża złożoność procesów biologicznych wydają się olbrzymią przeszkodą w modelowaniu matematycznym. Aby móc osiągnąć jakieś wyniki, matematycy zmuszeni są do dużej liczby upraszczających założeń. Chociaż takie podejście jest akceptowane w fizyce, spotyka wiele obiekcji ze strony biologów. Jednakże matematyka zaczyna odgrywać coraz większą rolę w biologii i medycynie. Związane jest to z faktem, że pojawia się tendencja rozkładania złożonych układów biologicznych na zespół prostszych powiązanych ze sobą podukładów („*modułów*” — por. [6]), z których każdy jest badany oddzielnie poprzez matematyczne modelowanie. Dodatkowo duże możliwości współczesnych komputerów pozwalają na symulacje nawet bardzo skomplikowanych układów.

## 2 Podstawowe pojęcia matematyczne

Podstawa: [11] oraz [1]

- Zbiory
- Pojęcia należenia do zbioru i zawierania się w zbiorze (inkluzji, lub bycia podzbiorem zbioru)
- Aksjomaty
- Działanie na zbiorach: suma, iloczyn zbiorów, różnica zbiorów

- Produkt kartezjański zbiorów (iloczyn kartezjański zbiorów)
- Przykład: grupy krwi
- Liczby naturalne, całkowite, wymierne
- Zasada indukcji matematycznej; indukcja zupełna, indukcja niezupełna
- Liczby niewymierne, rzeczywiste
- Liczby zespolone
- Podstawowe twierdzenie algebry
- Relacje (w tym relacje zwrotne, symetryczne, antysymetryczne, przechodnie)

### 3 Funkcje

Podstawa: [11] oraz [1]

- Pojęcie funkcji
- Złożenie funkcji
- Funkcja różnowartościowa
- Funkcja „na”
- Funkcja odwrotna
- Podstawowe funkcje i ich własności
  - liniowa
  - potęgowa

- wykładnicza
  - logarytmiczna
  - wielomian
- 
- Monotoniczność funkcji
  - Ciągi nieskończone: zbieżność, rozbieżność
  - Ciągi arytmetyczne, ciągi geometryczne
  - Proces urodzin z czasem dyskretnym
  - Proces śmierci z czasem dyskretnym
  - Szeregi

## 4 Rachunek różniczkowy

Podstawa: [11] oraz [1]

- Pochodna funkcji
- Twierdzenie Rolle'a
- Twierdzenie Lagrange'a
- Ekstrema (lokalne)
- Wzór Taylora
- Obliczanie przybliżonej wartości funkcji
- Wypukłość, wklęsłość

- Punkty przegięcia
- Funkcja Hilla
- Funkcje saturacji dla mioglobiny i hemoglobiny — por. zadanie 14 w [8]
- Pochodne cząstkowe, gradient
- Warunek konieczny ekstremum funkcji wielu zmiennych
- Metoda najmniejszych kwadratów

## 5 Całki i równania różniczkowe

Podstawa: [11] oraz [1]

- Funkcja pierwotna, całka nieoznaczona
- Elementy analizy jakościowej dla jednego równania różniczkowego zwyczajnego

## 6 Chaos

Podstawa: [7]

## 7 Modele deterministyczne w ekologii

### 7.1 Proces urodzin z czasem ciągłym

$y$  — gęstością liczebności osobników populacji — funkcja czasu  $t \in \mathbb{R}_+$  (nie uwzględnia się przestrzennego rozłożenia osobników):  $y = y(t)$ .

Zakładamy, że w populacji

1. nie ma podziału na płcie (jeżeli jest, to rozpatrujemy jedynie osobniki żeńskie i zakładamy, że nie brakuje osobników męskich),
2. osobniki nie umierają (lub co jest bardziej realistyczne: urodziny przeważają nad śmiertelnością),
3. osobnikom nie brakuje pożywienia,
4. osobniki nie oddziałują ze sobą,
5. nie ma migracji.

Przy tych założeniach przyrost gęstości liczebności populacji  $\Delta y$ , odniesiony do odpowiedniego przyrostu czasu  $\Delta t$ , jest proporcjonalny do aktualnej gęstości liczebności  $y$ :

$$\frac{\Delta y}{\Delta t} = \lambda y,$$

$\lambda > 0$  jest (stałym) współczynnikiem proporcjonalności, zwanym współczynnikiem urodzin.

$\Delta t \rightarrow 0$ : równanie różniczkowe

$$\dot{y} = \lambda y.$$

Równanie wyraża fakt, że szybkość wzrostu gęstości  $y$  (mierzona pochodną  $\dot{y}$ ) jest proporcjonalna do  $y$ .

Równanie różniczkowe jest uzupełnione przez zadanie warunku początkowego dla  $t = 0$ :  
 $y(0) = y_0$

Równanie różniczkowe wraz z warunkiem początkowym tworzą zagadnienie Cauchy'ego (zagadnienie początkowe).

Równanie różniczkowe określa ogólne prawo zachowania się populacji przy danych założeniach, warunek początkowy wyznacza początkową gęstość liczebności.

Zagadnienie Cauchy'ego ma jedyne (jednoznaczne) rozwiązanie wyznaczone wzorem

$$y(t) = y_0 e^{\lambda t}, \quad t \geq 0,$$

gdzie  $e = 2,718281828459\dots$ . Krzywa nazywa się wykładniczą.



Model urodzin z czasem ciągłym, z uwagi na swoją prostotę, może adekwatnie opisywać populacje w warunkach idealnych (n.p. laboratoryjnych). Dobrze zgadza się z doświadczeniem dla populacji drożdży (na krótkich odcinkach czasu).

## 7.2 Proces urodzin z czasem dyskretnym

Rozważany populację spełniającą założenia sformułowane w poprzednim punkcie.

Gęstością liczebności  $y = y_t$  osobników populacji jest funkcja czasu traktowanego jako oddzielne chwile:  $t \in \mathbb{N} = \{0, 1, 2, \dots\}$ .

Przyrost gęstości liczebności populacji  $y_{t+1} - y_t$ , odniesiony do odpowiedniego przyrostu czasu  $(t + 1) - t = 1$ , jest proporcjonalny do aktualnej gęstości liczebności  $y_t$ :

$$y_{t+1} - y_t = \tilde{\lambda} y_t,$$

$\tilde{\lambda} > 0$  jest współczynnikiem proporcjonalności.

Równanie rekurencyjne jest odpowiednikiem równania różniczkowego i ma podobną interpretację.

Równanie jest uzupełnione przez zadanie warunku początkowego:  $y_0$  — zadane

Zagadnienie ma jedyne rozwiązanie wyznaczone wzorem

$$y_t = y_0(\tilde{\lambda} + 1)^t, \quad t \in \mathbb{N}.$$

$y_1, y_2, \dots$  to kolejne iteracje danych początkowych  $y_0$ .

Przyjmując

$$\tilde{\lambda} = e^\lambda - 1,$$

otrzymamy pełną zgodność w chwilach czasu  $t \in \mathbb{N}$ .

## 7.3 Proces śmierci z czasem ciągłym

$y = y(t)$ , jest gęstością liczebności osobników populacji traktowaną jako funkcja czasu  $t \in \mathbb{R}_+$ .

Zakładamy, że w populacji

1. osobniki nie rodzą się (lub co jest bardziej realistyczne: śmiertelność przeważa nad urodzinami),
2. nie ma migracji.

Podobnie jak poprzednio otrzymujemy następujące równanie różniczkowe

$$\dot{y} = -\mu y,$$

gdzie  $\mu > 0$  jest (stałym) współczynnikiem śmiertelności.

Równanie wyraża fakt, że szybkość zmniejszania się gęstości  $y$  jest proporcjonalna do  $y$ .

Równanie różniczkowe jest uzupełnione warunkiem początkowym  $y(0) = y_0$ .

Zagadnienie Cauchy'ego ma jedyne rozwiązanie wyznaczone wzorem

$$y(t) = y_0 e^{-\mu t}, \quad t \geq 0.$$

Krzywa jest krzywą zaniku wykładniczego.

Model może adekwatnie opisywać liczebność populacji w warunkach, w których izolowana populacja nie reprodukuje się a śmiertelność nie zależy od wieku organizmów (np. las poddany dużym zanieczyszczeniom atmosferycznym).

## 7.4 Proces śmierci z czasem dyskretnym

Rozważamy populację spełniającą założenia sformułowane w poprzednim punkcie.

Przy tych założeniach spadek gęstości liczebności populacji  $y_t - y_{t+1}$ , odniesiony do odpowiedniego przyrostu czasu  $(t+1) - t = 1$ , jest proporcjonalny do aktualnej gęstości liczebności  $y_t$ :

$$y_t - y_{t+1} = \tilde{\mu} y_t,$$

gdzie  $\tilde{\mu} \in ]0, 1[$  jest współczynnikiem śmiertelności.

Zagadnienie początkowe ma jedyne rozwiązanie wyznaczone wzorem

$$y_t = y_0 (1 - \tilde{\mu})^t, \quad t \in \mathbb{N}.$$

Przyjmując  $\tilde{\mu} = 1 - e^{-\mu}$ , otrzymuje się pełną zgodność w chwilach czasu  $t \in \mathbb{N}$ .

## 7.5 Proces z ograniczonym wzrostem z czasem ciągłym

Nie istnieje populacja wzrastająca nieograniczenie. Wzrost liczebności jest ograniczony przez ograniczony zasób pokarmu, brak schronienia, przestrzeni życiowej, ...

Założmy, że tego typu czynniki powodują istnienie górnego ograniczenia na liczebność (a więc i na gęstość liczebności) populacji.

Załadamy:

1. nie ma podziału na płcie (jeżeli jest, to rozpatrujemy jedynie osobniki żeńskie),
2. osobniki nie umierają (lub co jest bardziej realistyczne: urodziny przeważają nad śmiertelnością),
3. gęstość liczebności danej populacji nie może przekroczyć  $B$ , tzn.  $y(t) \leq B$  dla  $t \geq 0$ ,
4. (iv) nie ma migracji.

Przy tych założeniach rozsądne jest by przyjąć, że przyrost gęstości liczebności populacji  $\Delta y$ , odniesiony do odpowiedniego przyrostu czasu  $\Delta t$ , jest proporcjonalny do iloczynu aktualnej gęstości liczebności  $y$  i odchylenia od poziomu maksymalnego  $B - y$ :

$$\frac{\Delta y}{\Delta t} = ky(B - y),$$

$k > 0$  jest współczynnikiem proporcjonalności.

Równanie prowadzi do równania różniczkowego:

$$\dot{y} = ky(B - y).$$

Równanie wyraża fakt, że, dla małych gęstości liczebności — szybkość wzrostu gęstości jest (prawie) proporcjonalna do  $y$ , czyli (prawie) zachowuje się tak, jak dla procesu urodzin, natomiast dla gęstości dużych (bliskich  $B$ ) zostaje przyhamowana (pochodna staje się bliska 0).

Równanie różniczkowe, w przeciwieństwie do równań wcześniej rozważanych, jest równaniem nieliniowym.

Zagadnienie Cauchy'ego ma jedyne rozwiązanie wyznaczone wzorem

$$y(t) = \frac{B y_0}{y_0 + (B - y_0)e^{-k B t}}, \quad t \geq 0.$$

Funkcję nazywa się logistyczną — nazwę tę wprowadził w 1838 roku P.F. Verhulst.

Funkcja ta, dla  $y_0 \in ]0, B[$ , rośnie monotonicznie do  $B$ . Krzywa (zwana krzywą logistyczną), która jest wykresem funkcji, dla  $0 < y_0 < \frac{B}{2}$ , ma kształt „S-owaty”.

Punkt  $t_1 = \frac{\log\left(\frac{B}{y_0} - 1\right)}{k B}$  (mamy wówczas  $y(t_1) = \frac{B}{2}$ ) jest punktem przegięcia (funkcja jest wypukła dla  $0 < t < t_1$  i wklęsła dla  $t > t_1$ ).

Dla  $t > t_1$  wzrost populacji zostaje przyhamowany (tzn. populacja rośnie z mniejszą szybkością).

Funkcja logistyczna dobrze opisuje rozwój wielu populacji, np. bakterii, pierwotniaków, jest stosowana również w teorii epidemii.

Jest jednym z tych prostych modeli, które zrobiły dużą karierę w ekologii.

Często podkreślaną wadą modelu logistycznego jest konieczność określenia *a priori* wielkości maksymalnej gęstości  $B$ .

## 7.6 Proces z ograniczonym wzrostem z czasem dyskretnym

Rozważamy populację spełniającą założenia sformułowane w poprzednim punkcie.

Przyrost gęstości liczebności populacji  $y_{t+1} - y_t$  jest proporcjonalny do iloczynu aktualnej gęstości liczebności  $y_t$  i odchylenia od poziomu maksymalnego  $B - y_t$ :

$$y_{t+1} - y_t = \tilde{k} y_t (B - y_t),$$

$\tilde{k} > 0$  jest współczynnikiem.

Stąd otrzymujemy następujące równanie rekurencyjne

$$y_{t+1} = (\tilde{k} B + 1) y_t - \tilde{k} y_t^2.$$

Równanie to może określać dynamikę istotnie różną od tej, która jest zadana przez równanie z czasem ciągłym.

## 7.7 Model Lotki–Volterry (układ drapieżnik–ofiara)

Omówimy teraz jeden z najbardziej znanych modeli — zaproponowany jednocześnie (i niezależnie) w 1926 przez matematyka włoskiego Vito Volterrę i Alfreda Lotkę z USA — por. [3]. Pomysły Volterry bazowały na wynikach statystycznych jego zięcia biologa Umberta D’Ancony.

D’Ancona badał zmiany liczebności populacji ryb w Adriatyku i rozpatrywał procentowy skład dużych drapieżnych ryb (tzw. *spodoustych*, np. rekinów, rai) w połowach w północnym Adriatyku. Zauważył w czasie I wojny światowej ten procentowy skład znacznie wzrósł.

D’Ancona zauważył, że populację ryb można podzielić na dwie podpopulacje: drapieżników (*spodoustych*) i ofiar oraz sformułował wniosek, że (nieselektywne) połowy sprzyjają ofiarom. Rzeczywiście w czasie działań wojennych połowy były zmniejszone a procent ryb–drapieżników był duży.

Rozważmy układ dwóch populacji oddziałujących ze sobą w sposób antagonistyczny (drapieżnik–ofiara). Redukcja rozważań do dwóch populacji całego ekosystemu jest uzasadniona, jeżeli liczebność jednej z populacji (populacji ofiar) jest kontrolowana głównie przez tę drugą (populację drapieżników) i jeżeli dominującym składnikiem pożywienia drapieżnika są osobniki populacji ofiar.

Najczęściej opisywanym układem tego typu jest populacja zająca kanadyjskiego (*Lepus arcticus*) i populacja polującego nań rysia (*Lynx lynx*)

Oto główne założenia prowadzące do konstrukcji modelu Lotki–Volterry:

1. uprawniony jest model z czasem ciągłym (populacje rozmnażają się w sposób ciągły i osobniki z różnych pokoleń współzystują ze sobą);
2. populacja drapieżnika natychmiast „odpowiada” na wzrost liczebności ofiar;
3. nie ma migracji osobników obu populacji;
4. w przypadku braku drapieżników populacja ofiar zachowuje się jak dla procesu urodzin, natomiast w przypadku braku ofiar populacja drapieżników ginie według procesu śmierci.

Niech  $v = v(t)$  oznacza gęstość populacji ofiar, a  $w = w(t)$  gęstość populacji drapieżnika, w chwili czasu  $t \in \mathbb{R}_+$ .

Przyrost populacji ofiar  $\Delta v$  i drapieżnika  $\Delta w$ , w przedziale czasu  $\Delta t$ , jest wywołany dwoma czynnikami: „wewnętrzny” tempem wzrostu każdej z tych populacji oraz efektem oddziaływania między nimi. Zatem:

$$\begin{aligned}\frac{\Delta v}{\Delta t} &= av - bvw, \\ \frac{\Delta w}{\Delta t} &= -cw + dvw,\end{aligned}$$

gdzie:

$a, -c$  — współczynniki tempa wzrostu populacji ofiar i drapieżnika, odpowiednio, przy założeniu braku oddziaływania między populacjami;  $b$  — współczynnik określający liczbę osobników populacji ofiar konsumowaną przez drapieżników w jednostce czasu;

$d$  — współczynnik przyrostu populacji drapieżników wywołany przez konsumpcję ofiar;

Zakładamy, że wszystkie współczynniki są dodatnie:  $a, b, c, d > 0$ .

Otrzymujemy następujący układ równań różniczkowych zwyczajnych:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= av - bvw, \\ \dot{w} &= -cw + dvw,\end{aligned}$$

zwany modelem Lotki–Volterry (układ drapieżnik–ofiara). W skrócie będziemy pisać L–V.

Charakter rozwiązań układu przedstawia się w tzw. *przestrzeni fazowej*, której punkty (punkty fazowe) określają stan układu  $(v, w)$  w zadanej chwili czasu.

Punktem równowagi (punktem krytycznym, punktem osobliwym, punktem stacjonarnym) nazywamy taki punkt  $(v^*, w^*)$  przestrzeni fazowej, dla którego prawe strony układu się zerują:

$$\begin{aligned}av^* - bv^*w^* &= 0, \\ -cw^* + dv^*w^* &= 0.\end{aligned}$$

Jeżeli układ znajdzie się w punkcie równowagi, to w nim pozostanie (pochodne się zerują).

Z powyższego układu wynika, że istnieją dwa punkty równowagi  $(0, 0)$  i  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ . Punkt  $(0, 0)$  odpowiada sytuacji braku osobników obu populacji (i w związku z tym nie jest interesujący), natomiast  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  jest punktem równowagi odpowiadającym ustaleniu się pewnej niezerowej równowagi między drapieżnikami i ofiarami.

Krzywa, którą zakreśli punkt, wyznaczony przez rozwiązanie, w przestrzeni fazowej, nazywa się *trajekcją* (lub *orbitą*).

Można pokazać, że trajektorie układu L–V są krzywymi zamkniętymi „wokół” punktu równowagi  $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$  i nie wychodzą z I ćwiartki układu współrzędnych  $(v, w)$  o ile dane początkowe są z I ćwiartki. Ta ostatnia własność oznacza, że rozwiązania mają sens „biologiczny”.

Zachowanie rozwiązań jest więc okresowe. W ten sposób uzasadniona jest **I zasada Volterry** dla układu drapieżnik — ofiara: *współzależność między populacją drapieżników a populacją ofiar ma charakter okresowy* (liczebności obu populacji cały czas oscylują).

Znane są dane obserwacyjne świadczące o okresowym wahanii liczebności populacji ofiar i drapieżnika. Analiza modelu wskazuje, że wahania liczebności populacji dają się wyjaśnić, poprzez oddziaływania między osobnikami obu populacji, bez konieczności uwzględniania dodatkowego trzeciego czynnika „wymuszającego” te wahania.

Ta własność modelu była powodem jego sukcesu w modelowaniu matematycznym zjawisk ekologicznych.

Kolejnymi sukcesami było sformułowanie **II i III zasad Volterry**:

**II zasada Volterry** mówi, że *średnia liczebność populacji ofiar równa jest  $\frac{c}{d}$  a średnia liczebność populacji drapieżników równa jest  $\frac{a}{b}$* . Czy, że średnie liczebności równe są liczebnościom równowagowym.

**III zasady Volterry** związana jest z obserwacją D’Ancony: „*nieselektywny, umiarkowany połów godzi w drapieżnika, a sprzyja ofierze*”. Nieselektywność oznacza, że łowi się taki sam procent drapieżników, co ofiar. Jeżeli  $\varepsilon > 0$  jest współczynnikiem połowu, to układ Lotki–Volterry w przypadku nieselektywnego połowu przyjmie postać

$$\begin{aligned}\dot{v} &= av - bvw - \varepsilon v \\ \dot{w} &= -cv + dvw - \varepsilon w,\end{aligned}$$

czyli

$$\begin{aligned}\dot{v} &= (a - \varepsilon)v - bvw \\ \dot{w} &= -(c + \varepsilon)v + dvw,\end{aligned}$$

Półów nazywamy umiarkowanym, jeżeli  $a > \varepsilon$ .

Punkt równowagi (i trajektorie), w porównaniu z układem bez połowu, przesunął się w kierunku faworyzującym ofiary. Średnia liczebność populacji ofiar równa się  $\frac{c+\varepsilon}{d}$  (jest zatem

większa od  $\frac{c}{d}$ ) oraz średnia liczebność populacji drapieżników równa się  $\frac{a-\varepsilon}{b}$  i jest mniejsza od  $\frac{a}{b}$ .

Z III zasady Voltery wypływają istotne wnioski co do niszczenia szkodników.

Należy podkreślić, że nie byłoby rozsądne oczekiwanie ilościowej zgodności takiego modelu z konkretnym układem dwóch populacji — raczej należy zadowolić się jedynie zgodnością jakościową.

## Literatura

- [1] E. Batschelet, *Introduction to Mathematics for Life Scientists*, Springer
- [2] N. Bacaër, *A Short History of Mathematical Population Dynamics*, Springer, London 2011.
- [3] M. Braun, *Differential Equations and Their Applications*, IV Ed., Springer-Verlag, Berlin 1993.
- [4] G. Israel, *La visione matematica della realtà, Introduzione ai temi e alla storia della modellistica matematica*, Roma-Bari, Laterza, 1996 (*La mathématisation du réel. Essai sur la modélisation mathématique*, Paris, Seuil, 1996).
- [5] G. Israel, A. Millán Gasca, *The Biology of Numbers. The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*, Birkhäuser, Basel-Boston-Berlin 2002.
- [6] M.A. Herrero, *On the role of mathematics in biology*, J. Math. Biol., 54, 2007, 887–889.
- [7] M. Lachowicz, *Matematyka chaosu*, Matematyka, Społeczeństwo, Nauczanie, OKM, 22, 1999, 21–28
- [8] Zadania\_ML:  
[http://www.mimuw.edu.pl/lachowic/wyklady/zadania\\_ML.pdf](http://www.mimuw.edu.pl/lachowic/wyklady/zadania_ML.pdf)
- [9] W. Thompson D'Arcy, *On Growth and Form*, Cambridge UP, Cambridge 1917.



- [10] C.Y. Wang, *Mathematics in Biomedicine*, Amer. Math. Monthly, 1979, 498–502.
- [11] D. Wrzosek, *Matematyka dla biologów*, WUW 2008