

Když se matematika potká s biologií: matematická ekologie

Vlastimil Krivan, České Budějovice

Abstrakt. Článek se zabývá některými aplikacemi matematiky v ekologii. V historickém kontextu ukazuje, že jednak teoretické základy populační a evoluční ekologie využívají matematické metodologie založené na diferenciálních či diferenčních rovnicích, jednak ekologické problémy motivují vznik nových matematických disciplín, jako je např. evoluční teorie her.

1. Matematika v populační ekologii

Aplikace matematiky v modelování změn počtů populací jsou staré. Dobře je známa tzv. Fibonacciova¹ posloupnost

$$\{a_n\}_{n=1}^{\infty} = (1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots),$$

kteřá popisuje růst počtu párů králíků v čase [2]. Tento model předpokládá, že na počátku budeme mít jeden pár mladých králíků ($a_1 = 1$). Ti po určitém časovém kroku (vyjádřeném např. v měsících) dospějí. V čase 2 tedy budeme mít stále pouze jeden pár ($a_2 = 1$) a po dalším časovém kroku bude mít samice právě jeden pár potomků: jednu samici a jednoho samce. Celkem tedy budeme mít po dvou časových jednotkách dva páry králíků ($a_3 = 2$). V dalším časovém kroku bude mít náš původní králíčí pár opět jeden pár mláďat, zatímco králíci z prvního vrhu dospějí. Celkový počet králíčích párů tak bude po třech časových krocích $a_4 = 3$. Indukcí dospějeme k rekurentnímu vztahu

$$a_{n+1} = a_n + a_{n-1}, \quad a_1 = 1, \quad a_2 = 1.$$

Vzhledem k tomu, že se jedná o lineární diferenční rovnici, lze řešení zapsat v uzavřeném tvaru²

$$a_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n.$$

¹Tato posloupnost se nazývá podle italského matematika Leonarda z Pisy, též známého jako Fibonacci, který žil na přelomu 12. a 13. století.

²Řešení hledáme ve tvaru $a_n = \lambda^n$. Po dosazení do rovnice vyjde $\lambda_{\pm} = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}$. Obecné řešení diferenční rovnice je lineární kombinace $c_1 \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + c_2 \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$. Konstanty c_1 a c_2 určíme z počátečních podmínek $a_1 = a_2 = 1$.

Matematické modely popisující početnost lidské populace se využívají v demografii. Predikcemi růstu lidské populace se zabýval např. Leonhard Euler [2]. Jedním z impulzů ke studiu tohoto problému byla v té době populární problematika věrohodnosti některých biblických údajů. Bylo např. zpochybňováno, zdali je možné, aby populace lidí dosáhla 200 let po biblické potopě cca jednoho milionu osob. Euler vyšel z biblického předpokladu, že potopu přežil Noe s manželkou a jejich tři synové (Sem, Cham a Jáfet) s manželkami. Dále předpokládal, že populace rostla geometricky, tj.

$$x_{n+1} = x_n + rx_n,$$

kde x_n značí velikost populace v n -tém roce a parametr r je tzv. specifická růstová rychlost populace. Řešení této rovnice s počáteční velikostí populace x_0 v čase $n = 0$ je

$$x_n = (1 + r)^n x_0.$$

Jestliže do vztahu dosadíme $x_0 = 6$ (počáteční velikost populace zahrnující tři syny s manželkami) a předpokládáme, že za 200 let od potopy populace dosáhla velikosti $x_{200} = 1\,000\,000$, obdržíme roční růstovou rychlost populace $r \approx 0.06$. Tato hodnota odpovídala růstu populace ve velkých anglických městech v 18. století a tudíž se zdála být reálná. Problém s tímto modelem je v tom, že po dalších 200 letech model predikuje velikost populace více než 10 miliard obyvatel. Model exponenciálního růstu se stal základem tzv. malthusiánství. Reverend T. R. MALTHUS (1766–1834) předpokládal, že lidská populace poroste v čase exponenciálně, ale zdroje pro obživu porostou pouze lineárně, což povede ke strádání. Tato úvaha předpokládá, že růst lidské populace je do značné míry nezávislý na množství zdrojů obživy.

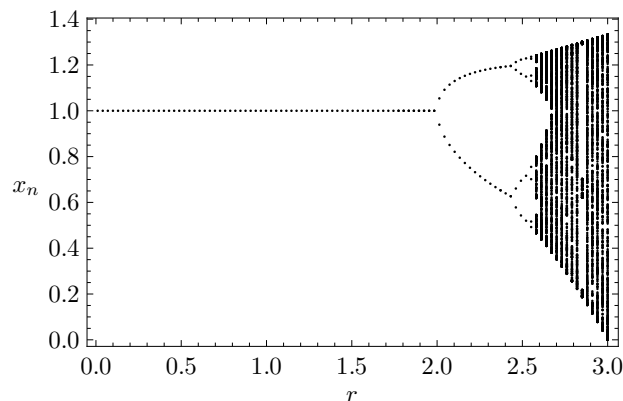
Závislost růstové rychlosti populace na množství zdrojů studoval PIERRE VERHULST (1804–1849), který zavedl tzv. logistický růst populace [2]. Ten kromě parametru r pracuje s dalším parametrem $K > 0$, tzv. nosnou kapacitou prostředí. Specifická růstová rychlost populace je v tomto modelu $r(1 - x/K)$, což je klesající lineární funkce velikosti populace x . Jedním z příkladů takovéto závislosti je vnitrodruhová konkurence³ o zdroje, která se zvyšuje s rostoucí velikostí populace a způsobuje snižování specifické růstové rychlosti populace. Logistická diferenční rovnice

$$x_{n+1} = x_n + rx_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right) \quad (1)$$

má velice zajímavé chování, jak dokládá obr. 1. Pro malé hodnoty parametru $r > 0$ populace konverguje k nosné kapacitě prostředí K . Pro vyšší hodnoty parametru r vznikají periodická řešení, jejichž perioda se postupně zdvojnásobuje. Pro konečnou hodnotu parametru r dojde ke vzniku tzv. chaotických (neperiodických) řešení [26], [11]. Diferenční rovnice se v ekologii používají k popisu věkově synchronních, např. hmyzích populací.

V případě spojitě se rozmnožujících populací (typickým příkladem je lidská populace, která je směsicí jedinců různého stáří) se k popisu změn ve velikosti populace používají diferenciální rovnice. Ty se typicky odvozují z diferenčních rovnic pomocí limitního přechodu pro časový krok konvergující k 0. V případě logistické diferenční rovnice předpokládáme, že délka časového kroku není 1 (např. 1 rok), ale $\Delta > 0$. Ze známé

³Jedná se o vyjádření vztahu organismů, které soutěží o nějaký zdroj (např. rostliny o světlo, živočichové o potravu apod.).



Obr. 1. Obrázek znázorňuje numerické řešení diferenční logistické rovnice (1) pro řadu hodnot parametru r a nosnou kapacitu prostředí $K = 1$. Pro každou hodnotu parametru bylo vypočteno 10 000 hodnot posloupnosti x_n s počáteční podmínkou $x_0 = 0.2$. Na obrázku je zobrazeno vždy posledních 500 hodnot takto získané posloupnosti.

velikosti populace v čase t odvodíme rovnici pro velikost populace v čase $t + \Delta$. V případě logistické diferenční rovnice, pro kterou se populace v časovém intervalu od t do $t + 1$ změní o $r(t)x(t)(1 - x(t)/K)$, bude změna za dobu Δ rovna $r(t)x(t)(1 - x(t)/K)\Delta$. Pro velikost populace v čase $t + \Delta$ tak obdržíme vztah

$$x(t + \Delta) = x(t) + rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)\Delta.$$

Úpravou na tvar

$$\frac{x(t + \Delta) - x(t)}{\Delta} = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

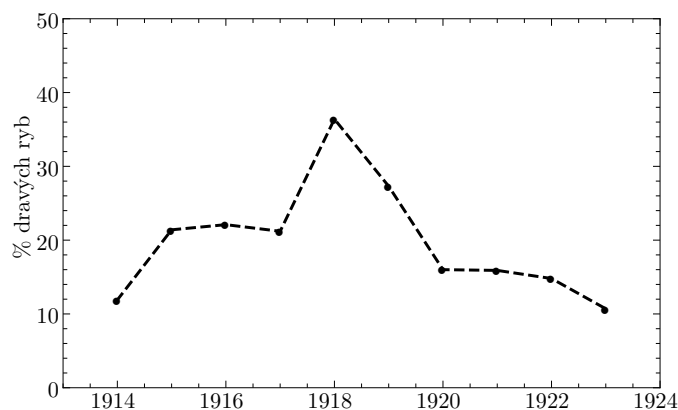
a limitním přechodem pro $\Delta \rightarrow 0$ obdržíme logistickou diferenciální rovnici

$$\frac{dx}{dt}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right).$$

Na rozdíl od diskrétní verze se řešení této rovnice s kladnou počáteční podmínkou chovají „ukázněně“ a konvergují k hodnotě K pro libovolnou hodnotu parametru $r > 0$.⁴

Jednou ze základních otázek ekologie je pochopení zákonitostí mechanismů biodiverzity na Zemi. Vzhledem k velikému množství druhů, které v dané oblasti (např. v tropech) mohou koexistovat, se jedná o obtížně řešitelný problém. Matematické modelování v ekologii se proto ve svých počátcích zaměřilo na nalezení zákonitostí biodiverzity v systémech skládajících se ze dvou druhů, které jsou buď ve vztahu dravce a jeho kořisti, nebo dvou druhů konkurujících si o společný zdroj (např. potravu). V další kapitole se zaměříme na historii modelování koexistence dravce a jeho kořisti.

⁴Na rozdíl od logistické diferenční rovnice má logistická diferenciální rovnice s počáteční podmínkou $x(0) = x_0$ řešení v uzavřeném tvaru: $x(t) = Kx_0e^{rt}/(K + x_0(e^{rt} - 1))$.



Obr. 2. Procentuální zastoupení dravých ryb v celkovém úlovku v přístavu Rijeka v průběhu let 1914–1923 (podle [2])

1.1. Když se biolog potká s matematikem

Po první světové válce zaujala mladého italského biologa UMBERTA D'ANCONU (1896–1964) data týkající se úlovků ryb v přístavech Jaderského moře. Všiml si, že poměrné zastoupení dravých ryb v úlovku se během první světové války zvýšilo (obr. 2). Vzhledem k tomu, že se rybolov během války v Jaderském moři snížil v důsledku operací rakousko-uherského válečného námořnictva, d'Ancona předpokládal, že došlo ke zvýšení početnosti populace ryb. Nebylo mu však jasné, proč by nárůst populace dravých ryb měl být vyšší ve srovnání s býložravými rybami. Zde zasáhla náhoda. D'Ancona měl doktorandku (a pozdější manželku) Luisu, dceru známého italského matematika Vita Volterry. Volterru problém zaujal a v krátké době publikoval jedno z možných vysvětlení uvedené záhady [39]. Volterrovo řešení bylo založeno na matematickém modelu, který popisoval populační dynamiku hypotetického systému skládajícího se z populace dravce a jeho kořisti. Volterra předpokládal, že (a) populace kořisti v nepřítomnosti dravce poroste exponenciálně se specifickou růstovou rychlostí $r > 0$, (b) množství kořisti sežrané jedním dravcem za jednotku času je přímo úměrné velikosti populace kořisti s konstantou úměrnosti $\lambda > 0$, (c) produkce nových dravců je přímo úměrná množství zkonsumované potravy s konstantou úměrnosti $e > 0$ a (d) specifická mortalita dravců je $m > 0$. Za těchto předpokladů jsou změny v početnosti kořisti $R(t)$ a dravce $C(t)$ v čase t popsány soustavou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= R(r - \lambda C), \\ \frac{dC}{dt} &= C(e\lambda R - m).\end{aligned}\tag{2}$$

Volterra ukázal, že všechna kladná řešení (tj. řešení, která mají biologický smysl) soustavy jsou periodické funkce, jejichž perioda závisí na zvolených počátečních pod-

mínkách⁵. Dále dokázal, že průměrná velikost populace kořisti $\overline{R} = \frac{1}{T} \int_0^T R(t) dt$ a dravce $\overline{C} = \frac{1}{T} \int_0^T C(t) dt$, kde T je perioda, splňují

$$(\overline{R}, \overline{C}) = \left(\frac{m}{e\lambda}, \frac{r}{\lambda} \right), \quad (3)$$

přičemž tento bod je stacionárním bodem⁶ soustavy (2).

Uvažujme nyní vliv rybolovu. Označíme-li $\kappa > 0$ intenzitu rybolovu (vyjádřenou např. počtem rybářských lodí v dané oblasti apod.), pak model (2) s rybolovem bude mít tvar

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= R(r - \lambda C) - \kappa R = R((r - \kappa) - \lambda C), \\ \frac{dC}{dt} &= C(e\lambda R - m) - \kappa C = C(e\lambda R - (m + \kappa)) \end{aligned} \quad (4)$$

a stacionární bod je

$$(\overline{R}, \overline{C}) = \left(\frac{m + \kappa}{e\lambda}, \frac{r - \kappa}{\lambda} \right).$$

Vidíme tedy, že při snižující se intenzitě rybolovu (snižující se κ) během války průměrná velikost populace býložravých ryb klesla, zatímco průměrná velikost populace dravých ryb vzrostla. To je v kvalitativní shodě s empirickými pozorováními d'Ancony.

Volterrův model je zajímavý ještě z dalšího hlediska. Popisuje jeden z řady mechanismů zákonitostí zachování biodiverzity, v tomto případě koexistenci populace dravce a jeho kořisti. Jak je možné, že dravec nevyhubí svoji kořist a následně nevyhyne? Model (2) dává jednu z možných odpovědí. Dochází zde k tomu, že populační dynamika dravce se zpožďuje vůči kořisti⁷ přibližně o jednu čtvrtinu této periody (obr. 3), což zabraňuje tomu, aby dravec zkonsumoval veškerou kořist a následně vyhynul.⁸

1.2. Experimentální ověřování modelu

Práce V. Volterry zaujala mladého studenta moskevské univerzity GEORGIJE FRANCEVIČE GAUZEHO⁹ (1910–1986), který se rozhodl Volterrův model experimentálně ověřit. Pracoval s řadou různých organismů, např. s prvoky, roztoči, kvasinkami a dospěl k různým výsledkům. V některých případech došlo k tomu, že dravec sežral kořist a následně vymřel. V jiných případech obě populace koexistovaly, ale jejich populační dynamika kvalitativně neodpovídala predikcím Volterrova modelu. Gauze se zaměřil na předpoklady Volterrova modelu a ukázal, že nejméně dva z nich pro jeho laboratorní pokusy neplatí. Volterra předpokládal, že konzumace kořisti jedním dravcem je přímo úměrná velikosti populace kořisti R , tj. čím více kořisti bude v prostředí, tím více jí

⁵Pro soustavu diferenciálních rovnic (2) je funkce

$$V(R, C) = m \left(\frac{R}{\overline{R}} - \ln\left(\frac{R}{\overline{R}}\right) \right) + r \left(\frac{C}{\overline{C}} - \ln\left(\frac{C}{\overline{C}}\right) \right)$$

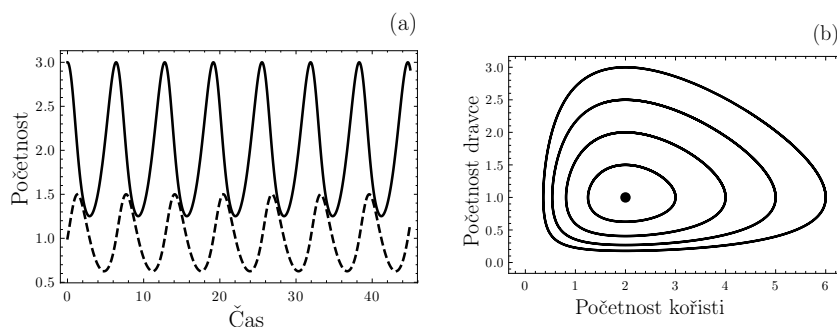
(kde $\overline{R}$ a $\overline{C}$ jsou dány vztahem (3)) prvním integrálem, tj. je konstantní podél každého řešení soustavy.

⁶Stacionární bod pro soustavu diferenciálních rovnic zapsanou ve vektorovém tvaru $dx/dt = f(x)$, kde $x \in \mathbb{R}_n$, $f: \mathbb{R}_n \rightarrow \mathbb{R}_n$, je bod $x^* \in \mathbb{R}_n$ splňující $f(x^*) = 0$.

⁷Linearizací v okolí stacionárního bodu se lze přesvědčit, že perioda fluktuací s malou amplitudou je přibližně $2\pi/\sqrt{rm}$.

⁸Model (2) se nazývá Lotkův–Volterrův model. Alfred J. Lotka, americký chemik, použil stejné rovnice k popisu chemických reakcí [25].

⁹Obvyklý anglický a německý přepis jeho jména je GAUSE.



Obr. 3. Numerické simulace Lotkova–Volterrova modelu (2). Panel (a) zobrazuje řešení s počáteční podmínkou $(R(0), C(0)) = (3, 1)$ jako dvojici funkcí v závislosti na čase (velikost populace kořisti $R(t)$ plnou čarou, velikost populace dravce $C(t)$ čárkovanou čarou). Panel (b) zobrazuje vybrané trajektorie jako parametrizované křivky $t \mapsto (R(t), C(t))$ ve fázovém prostoru (vnitřní trajektorie odpovídá řešení z panelu (a) a stacionární bod je dán v (3)). Parametry: $r = 1$, $\lambda = 1$, $e = 0.5$, $m = 1$.

dravec sežere. Tento předpoklad je zjevně nereálný při vysokých počtech kořisti, kdy dochází k fyziologickým či dalším omezením v rychlosti konzumace potravy. Gauze se spoluautory proto v práci [17] předpokládali, že množství potravy zkonsumované jedním dravcem za jednotku času je popsáno nezápornou, rostoucí a omezenou funkcí¹⁰ f , což vedlo k modelu

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR - f(R)C, \\ \frac{dC}{dt} &= (ef(R) - m)C. \end{aligned} \quad (5)$$

Dále dokázali, že pokud existuje (kladný) stacionární bod (R^*, C^*) , pak je lokálně asymptoticky stabilní, pokud platí¹¹

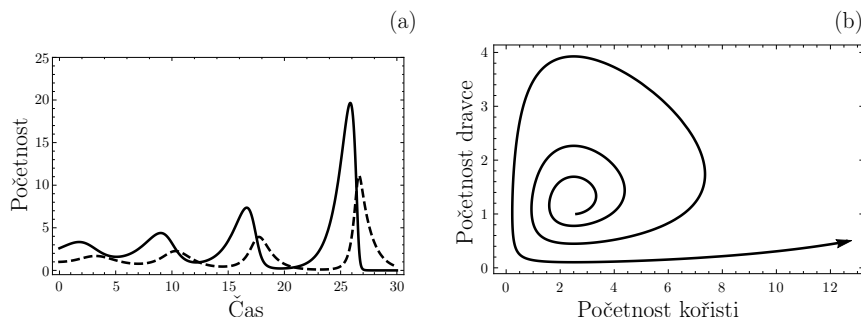
$$\frac{df}{dR}(R^*) > \frac{f(R^*)}{R^*}. \quad (6)$$

¹⁰Otázkou konkrétního tvaru funkce f se zabýval o řadu let později kanadský entomolog C. S. Holling, který experimentálně odvodil několik možných tvarů [20]. Jednou z nejpoužívanějších je funkce $f(R) = \lambda R / (1 + \lambda h R)$, která se nyní nazývá Hollingova funkční odpověď druhého typu; parametr h má význam průměrné doby, po kterou dravec „zpracovává“ kořist.

¹¹Stacionární bod $x^* \in \mathbb{R}_n$ je (globálně) asymptoticky stabilní, pokud je Ljapunovsky stabilní (řešení začínající v okolí x^* zůstávají blízko x^*) a všechna řešení konvergují pro $t \rightarrow \infty$ k bodu x^* . Pokud tyto dvě podmínky platí pouze lokálně, tj. pro řešení s počátečními podmínkami z nějakého okolí stacionárního bodu, pak říkáme, že je stacionární bod lokálně asymptoticky stabilní. Podmínka lokální stability (6) se odvodí na základě linearizace soustavy (5) v okolí stacionárního bodu. Jacobiho matice parciálních derivací pravé strany soustavy (5) ve stacionárním bodě (R^*, C^*) splňujícím $rR^* = f(R^*)C^*$ a $ef(R^*) = m$ je rovna

$$\begin{pmatrix} r - \frac{df}{dR}(R^*)C^* & -f(R^*) \\ e\frac{df}{dR}(R^*)C^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Podmínka lokální stability (6) implikuje, že stopa matice je záporná, a vzhledem k předpokladům, že funkce f je pro $R > 0$ kladná a rostoucí, je determinant matice kladný. Odtud plyne, že reálné části vlastních čísel jsou záporné a stacionární bod je lokálně asymptoticky stabilní.



Obr. 4. Numerické řešení Gauzeho modelu (5) s Hollingovou funkcí $f(R) = \lambda R/(1 + \lambda h R)$. Panel (a) znázorňuje časové změny ve velikosti populace kořisti (plná čára) a dravce (čárkovaná čára). Panel (b) znázorňuje stejnou trajektorii ve fázovém prostoru. Parametry: $h = 0.1$, ostatní stejné jako u obr. 3.

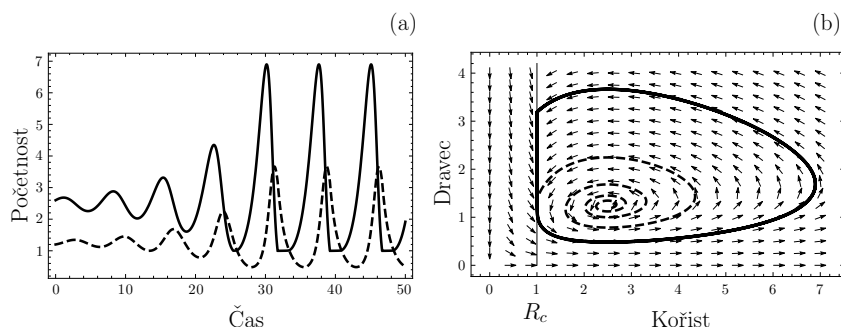
Podmínka stability (6) je ekvivalentní s tím, že poměr konzumované kořisti vůči celkové velikosti populace kořisti je rostoucí funkcí v bodě R^* (tj. $\frac{d}{dR}(f(R^*)/R^*) > 0$). Jinými slovy, aby dravec efektivně kontroloval exponenciální růst populace kořisti, musí se jeho apetit zvyšovat rychleji, než se zvyšuje velikost populace kořisti. Zpomalující se schopnost dravce žrát kořist při zvyšujícím se počtu kořisti vede k destabilizaci populační dynamiky. To je případ Hollingovy funkční odpovědi $f(R) = \lambda R/(1 + \lambda h R)$, pro kterou se trajektorie modelu (5) pro malé hodnoty parametru $h > 0$ odvíjejí od stacionárního bodu se zvyšující se amplitudou (obr. 4). Vzhledem k tomu, že se trajektorie populace kořisti i dravce v určitých časových okamžicích přibližují k nulovým hodnotám, model predikuje, že populace dravce nebo populace kořisti vyhyne (hodnoty řešení jsou menší než by odpovídalo jednomu jedinci v populaci) a dravec tedy nemůže trvale koexistovat s kořistí.

Gauze dále pozoroval, že v některých jeho experimentálních systémech docházelo k tomu, že se kořist mohla před dravcem „ukrýt“. Např. kvasinky, které sedimentovaly na dno zkumavky, nemohly být sežrány trepkou, která se pohybovala ve vodním sloupci. K sedimentaci kvasinek docházelo při jejich nízkých koncentracích. Gauze tedy postuloval, že při nízkých koncentracích je kořist v úkrytu a nemůže být konzumována dravcem, což jej vedlo k modifikované funkční odpovědi

$$\tilde{f}(R) = \begin{cases} 0 & \text{pokud } R < R_c, \\ f(R) & \text{pokud } R \geq R_c, \end{cases} \quad (7)$$

kde R_c značí maximální velikost populace kořisti, která se vejde do úkrytu. Autoři práce [17]¹² na základě grafické analýzy vektorového pole predikovali, že kombinace nelineární funkční odpovědi a úkrytu pro kořist vede ke vzniku lokálně asymptoticky

¹²Jedním ze spoluautorů této práce byl ruský matematik a fyzik Alexandr Adolfovich Vitt, profesor na Moskevské státní universitě, který se stal obětí Stalinova teroru a zemřel v roce 1938 v gulagu na Kolymě. V prvním vydání knihy *Teoria kolebanij*, která vyšla v roce 1937, kdy byl A. A. Vitt zatčen, chybí jeho jméno nejenom jako spoluautora knihy (dalšími autory byli A. A. Andronov a S. E. Chajkin), ale bylo vymazáno dokonce i ze seznamu literatury. Jeho jméno také chybí v anglickém překladu *Theory of oscillations* z roku 1949 a objevilo se až v anglickém vydání z roku 1966.



Obr. 5. Numerické řešení modelu (5) dravce a jeho kořisti v případě, kdy má kořist úkryt. Funkční odpověď je dána vzorcem (9). Panel (a) znázorňuje časové změny ve velikosti populace kořisti (plná čára) a dravce (čárkovaná čára). Panel (b) znázorňuje vektorové pole, které je nespojitě podél vertikální přímky $R = R_c = 1$. Řešení diferenciální rovnice (čárkovaně) ve Filippovově smyslu konverguje k periodickému řešení (plná čára). Parametry jsou stejné jako u obr. 4.

stabilního periodického řešení¹³ v modelu (5). Jedná se pravděpodobně o první příklad systému, ve kterém ke druhové koexistenci nedochází ve stacionárním bodě.

Z matematického hlediska je model (5) s funkcí (7) zajímavý tím, že se jedná o diferenciální rovnici s nespojitou pravou stranou, která nemá řešení v běžném smyslu.¹⁴ Pokud zvolíme za funkci f Hollingovu funkční odpověď druhého typu, pak

$$\tilde{f}(R) = \begin{cases} 0 & \text{pokud } R < R_c, \\ \frac{\lambda R}{1 + h\lambda R} & \text{pokud } R \geq R_c \end{cases} \quad (9)$$

a vektorové pole zadané rovnicí (5) je na obr. 5b. Toto vektorové pole je nespojitě na přímce $R = R_c$. Důsledkem této nespojitosti je to, že pro dostatečně velké hodnoty populace dravce se řešení zprava či zleva k této přímce přibližují s nenulovou rychlostí. Situaci si můžeme představit jako čelní srážku dvou aut, která se střetnou na uvedené přímce.¹⁵ V okamžiku, kdy řešení rovnice (5) dosáhne přímky, nemá možnost podél přímky pokračovat a ani nemůže přímku opustit. Jinými slovy, řešení s počáteční podmínkou ležící na této přímce (a s dostatečně vysokou početností dravce C) neexistují [24]. Vhodnou definici řešení podal o řadu let později ruský matematik A. F. Filippov [13].

Gauze tak teoreticky a experimentálně ukázal, jaké typy predátorů mohou efektivně stabilizovat růst populace kořisti, a dále prokázal, že úkryty jsou jedním z mecha-

¹³Periodické řešení vektorové diferenciální rovnice se nazývá lokálně asymptoticky stabilní, pokud k němu existuje okolí takové, že trajektorie vycházející z libovolného bodu v tomto okolí se k periodickému řešení „navíjejí“ pro $t \rightarrow \infty$. Lokálně asymptoticky stabilní periodické řešení se též nazývá limitní cyklus.

¹⁴Jednoduchým příkladem takové rovnice je

$$\frac{dx}{dt} = \begin{cases} -1 & \text{pokud } x > 0, \\ 1 & \text{pokud } x \leq 0. \end{cases} \quad (8)$$

Tato rovnice nemá řešení s počáteční podmínkou $x(t_0) = 0$.

¹⁵K tomu nedochází, když je vektorové pole spojitě.

mů udržování biodiverzity na Zemi. Fundamentální výsledky týkající se populační dynamiky jsou shrnuty v knize [15].¹⁶

Kromě otázek souvisejících s populační ekologií se Gauze také zabýval teorií evoluce a zejména schopnostmi organismů adaptovat se na měnící se prostředí [16]¹⁷. Jedním z podrobně studovaných a modelovaných adaptačních mechanismů jsou potravní preference [35]. Tyto modely předpokládají, že síla interakcí mezi kořisti a dravcem popisovaná parametrem $\lambda > 0$ v rovnici (2) není konstantní, ale mění se v závislosti na změnách prostředí. Typická je situace, kdy má dravec na výběr ze dvou typů potravy. V nejjednodušším možném případě si představme, že dravec může lovit dva druhy kořisti, přičemž každá z nich žije v jiném prostředí (např. les a louka). Lotkův–Volterrovův model pro tuto situaci má tvar

$$\begin{aligned}\frac{dR_1}{dt} &= R_1(r_1 - \lambda_1 u_1 C), \\ \frac{dR_2}{dt} &= R_2(r_2 - \lambda_2 u_2 C), \\ \frac{dC}{dt} &= (u_1 e_1 R_1 + u_2 e_2 R_2 - m)C.\end{aligned}\tag{10}$$

Parametry $u_1 \geq 0$ a $u_2 \geq 0$ (přičemž $u_1 + u_2 = 1$) modelují preference dravce pro jednotlivé typy kořisti. V uvedeném modelu můžeme interpretovat u_i jako část života, kterou dravec stráví v prostředí typu $i = 1, 2$. Pokud jeden druh kořisti chybí, model (10) se redukuje na model dravce a jeho kořisti (2). Pokud se preference dravce nemění, tak platí, že populace kořisti, která má menší poměr $r_i/(u_i \lambda_i)$, vyhyne [21] a populační dynamika přeživší kořisti a dravce bude popsána Lotkovým–Volterrovým modelem (2) (viz obr. 6a). Model (10) tak popisuje konkurenci mezi populacemi kořisti. Zvýšení populace jedné kořisti vede ke zvýšení populace dravce, což vede ke zvýšení predace na druhé populaci kořisti.

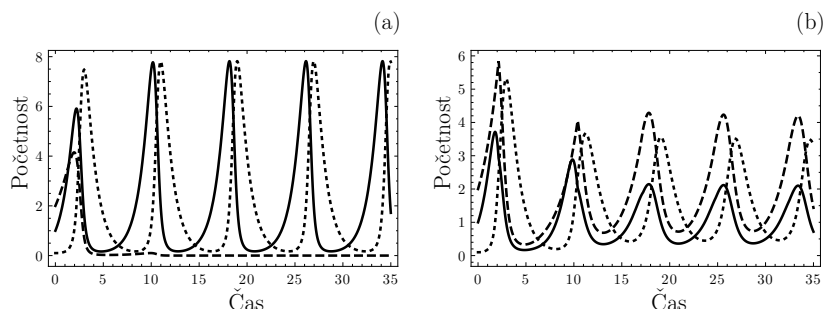
Behaviorální ekologie však ukazuje, že potravní preference nejsou konstantní. V případě nedostatku preferované potravy dochází k tomu, že se preference dravce mění směrem k náhradní potravě. Jedním z příkladů jsou změny v potravních preferencích rysa ostrovida na Newfoundlandu v závislosti na kolísající početnosti zajíce měnivého, které vedly k dramatickému poklesu populace soba karibu [4]. Optimální výběr potravy dravcem odpovídá základnímu postulátu Darwinovy evoluční teorie, tzv. přirozenému výběru, kdy lépe přizpůsobení jedinci přežívají déle a reprodukují se více než méně přizpůsobení jedinci. Herbert Spencer tuto ideu vyjádřil známým rčením o „přežití nejschopnějších“¹⁸. Abychom mohli matematicky popsat adaptaci dravce při měnících se počtech populace kořisti, musíme definovat hodnotovou funkci, která se v biologii nazývá fitness¹⁹. V matematických modelech je fitness obvykle definována

¹⁶Ve 40. letech se Gauze stal ředitelem výzkumného ústavu zabývajícího se vývojem antibiotik. Tento ústav vyprodukoval během 2. světové války gramicin, první sovětské antibiotikum. Jedním z pravděpodobných důvodů, proč se Gauze rozhodl změnit svoje odborné zaměření, byl postupující lisenkismus, který Gauzeho ohrožoval. T. D. Lysenko odsoudil Volterrovy ideje jako neproletářské a škodlivé [1].

¹⁷Tato kniha byla připravena do tisku již v roce 1941, ale nebyla vydána [14].

¹⁸Angl. „survival of the fittest“.

¹⁹Do češtiny se fitness obvykle překládá jako „biologická zdatnost“ ve významu schopnost se reprodukovat a přežít. V teorii her (kap. 2) se hodnotová funkce nazývá též výplatní funkce (angl. payoff function). V tomto článku budeme používat jednotné označení fitness funkce, nebo pouze fitness.



Obr. 6. Numerické řešení modelu dravce (tečkovaná čára) a dvou kořistí (kořist 1 je znázorněna souvislou čarou a kořist 2 čárkovaně). Panel (a) zobrazuje případ, kdy se potravní preference dravce nemění ($\lambda_1 = \lambda_2 = 1$). Panel (b) předpokládá, že dravec si vybírá potravu tak, aby se maximalizovala jeho fitness (11). Parametry: $r_1 = 1$, $r_2 = 0.5$, $e_1 = 1$, $e_2 = 0.5$.

jako specifická růstová rychlost, tj. $\frac{1}{C} \frac{dC}{dt}$ v případě dravce v modelu (10). Tato definice zahrnuje jak schopnost reprodukce, tak i přežití a je vztažena na jednoho jedince, protože v Darwinově teorii je jednotkou selekce jedinec. V případě modelu (10) je tedy fitness dravce se strategií $u = (u_1, u_2)$, kde $u_1 + u_2 = 1$ a $u_1, u_2 \geq 0$, rovna hodnotě

$$F = u_1 e_1 R_1 + u_2 e_2 R_2 - m. \quad (11)$$

Předpokládáme-li, že pro dané velikosti populací kořisti se dravci chovají optimálně, tj. vybírají si potravu tak, aby se jejich fitness (11) maximalizovala, obdržíme následující závislost potravních preferencí na velikosti populací kořisti

$$u_1 \in \begin{cases} \{1\} & \text{pokud } e_1 R_1 > e_2 R_2, \\ [0, 1] & \text{pokud } e_1 R_1 = e_2 R_2, \\ \{0\} & \text{pokud } e_1 R_1 < e_2 R_2, \end{cases}$$

přičemž $u_2 = 1 - u_1$. Závislost u_1 na R_1 a R_2 je mnohoznačná a po substituci do diferenciálních rovnic (10) obdržíme diferenciální inkluzi (viz např. [22]). Tu můžeme analyzovat s pomocí Ljapunovské funkce a lze dokázat, že všechny tři populace koexistují (obr. 6b) [23], [5]. Z ekologického hlediska je důležitá predikce, že adaptivní potravní chování dravce vede ke koexistenci obou druhů potravy a tedy funguje jako jeden z mechanismů zvyšujících biodiverzitu na Zemi.

Hodnota fitness (11) závisí na strategii jedince ($u = (u_1, u_2)$), ale nezávisí přímo na strategii ostatních jedinců v populaci. V další části se budeme zabývat odlišným případem, kdy „optimální“ strategie jedince závisí na chování ostatních jedinců v populaci.

2. Evoluce a teorie her

U zrodu evoluční teorie her byl následující paradox týkající se řešení konfliktních situací mezi zvířaty. Pro ilustraci uvažujme jeleny, kteří v době říje svádějí souboje o samice. Na základě postulátu o přežívání nejschopnějších by se zdálo, že agresivní chování bude mezi jeleny převažovat. Agresivní samec zraní či zabije svého soka a získá tak jeho samice, čímž zvýší svoji fitness měřenou počtem potomků, tj. specifickou růstovou

rychlostí. Nicméně se ukazuje, že tomu tak není a v řadě konfliktů k souboji nedojde, protože zvířata řeší spory víceetapově. V případě jeleních soubojů o samice dochází k postupné eskalaci konfliktu (troubení, paralelní chůze) mezi samci, přičemž jeden ze samců v mnoha případech uteče dříve, než dojde k boji.²⁰ Někteří biologové zabývající se studiem chování zvířat (např. [40]) toto chování vysvětlovali tak, že z hlediska celé populace jelenů není agresivní strategie dobrá, poněvadž vede ke zranění nebo smrti členů populace, a tedy ke snižování velikosti populace. Nicméně takové vysvětlení se nezakládá na Darwinově představě, že selekce probíhá na úrovni jedince, tj. cílem je přežití jedince a nikoliv populace.²¹ Darwinovské vysvětlení evoluce agresivity bylo poprvé zformulováno v práci [29], kde byl popsán model nazývaný jestřábi a hrdličky („Hawks & Doves“), který stál u zrodu evoluční teorie her.

Model jestřábi a hrdličky uvažuje populaci jednoho biologického druhu²², ve které se setkávají vždy právě dva jedinci. Zatímco hrdličky pouze předstírají bojovnost, a v případě napadení utíkají bez boje, jestřábi jsou odhodláni jít do vzájemného souboje. Hra je popsána dvěma parametry, přičemž $V > 0$ označuje zvýšení fitness (tj. zisk) jedince, pokud konflikt vyhraje, a $C > 0$ popisuje snížení fitness (tj. ztrátu) v případě, že dojde k souboji mezi soupeři. V případě jelenů je ziskem počet laní, které vítězný samec ukořistí, zatímco ztrátou může být zranění, případně smrt. V obou případech dochází ke změnám v reprodukční schopnosti samce s danou strategií, tj. ke změně fitness měřené specifickou růstovou rychlostí.²³ Jedná se o tzv. maticovou hru, která je zadána elementárními strategiemi H (hawk, popisuje agresivní chování) a D (dove, popisuje neagresivní chování) a výplatní dvoumaticí

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{c} \text{H} \\ \text{D} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{H} \\ \text{D} \end{array} & \begin{pmatrix} \frac{V-C}{2}, \frac{V-C}{2} & V, 0 \\ 0, V & \frac{V}{2}, \frac{V}{2} \end{pmatrix} \end{array}$$

přičemž první (druhé) z čísel ve dvojici udává výhru pro prvního²⁴ (druhého) hráče. Pokud se tedy sejdou dva agresivní jedinci se strategií H, dojde k souboji a jeden hráč vyhraje (V) a druhý prohraje (C). Celková výhra je tedy $V - C$, přičemž průměrná výhra na jednoho hráče je polovinou z této hodnoty. Obdobně, pokud se sejdou agresivní jedinec se strategií H s neagresivním jedincem se strategií D, k souboji nedojde, protože neagresivní hráč uteče a celkovou výhru V získá hráč se strategií H. V případě, že se sejdou dva neagresivní hráči se strategií D, k souboji nedojde a průměrná výhra na hráče je $V/2$.

Pokud platí, že $C < V$, je nejlepší možnou volbou strategie H, která pro libovolnou strategii oponenta dává vždy vyšší výhru než strategie D.²⁵ Stejně tak je pro druhého

²⁰Např. Maynard Smith v práci [28] udává, že z 50 setkání dvou jelenů pouze ve 14 případech došlo ke skutečnému souboji.

²¹Matematické modely ukazují, že maximalizace fitness na úrovni jedince nevede obecně k maximalizaci velikosti populace. Dokonce může mít za následek vyhynutí populace [33].

²²Název modelu je zavádějící, protože vzbuzuje dojem dvou biologických druhů.

²³Viz následující odst. 2.1.

²⁴První hráč si vybírá řádky, druhý hráč sloupce.

²⁵V tomto případě je strategie D dominována strategií H, poněvadž $(V - C)/2 > 0$ a $V > V/2$. Za tohoto předpokladu je pro prvního hráče (tj. hráče, který si vybírá řádky) lepší strategie H, protože dává vyšší hodnoty výhry než strategie D bez ohledu na to, jakou strategii zvolí druhý (sloupcový) hráč.

(sloupcového) hráče výhodnější používat strategii H a model predikuje, že se všichni jedinci v populaci budou chovat agresivně.

Situace se změní, pokud jsou ztráty způsobené bojem vysoké, tj. $C > V$. V tomto případě ani jedna z elementárních strategií (H, D) není lepší než druhá a není jasné, zdali existuje nějaké racionální „řešení“ hry. Tímto problémem se zabýval John von Neumann [31].²⁶ Aby mohl zavést smysluplnou definici řešení, rozšířil množinu strategií o tzv. smíšené strategie $S = \{p = (p_1, p_2) : p_1 \geq 0, p_2 \geq 0, p_1 + p_2 = 1\}$. Smíšená strategie $p = (p_1, p_2) \in S$ znamená, že hráč se s pravděpodobností p_1 chová agresivně (tj. hraje strategii H) a s pravděpodobností p_2 neagresivně (tj. hraje strategii D). Označíme-li výplatní matici pro prvního²⁷ hráče (tj. pro hráče, který si vybírá řádky)

$$A = \begin{pmatrix} \frac{V-C}{2} & V \\ 0 & \frac{V}{2} \end{pmatrix}, \quad (12)$$

je pak výhra (tj. změna fitness) jedince se strategií $p = (p_1, p_2) \in S$ při setkání s jedincem se strategií $q = (q_1, q_2) \in S$ rovna

$$F(p, q) = pAq^T,$$

kde q^T značí transpozici řádkového vektoru na sloupcový.

Uvažujme smíšenou strategii $p^* = (p_1^*, p_2^*) = (V/C, 1 - V/C)$, přičemž V/C je pravděpodobnost agresivního chování, a libovolnou jinou strategii $p = (p_1, p_2) \in S$. Pak platí

$$F(p, p^*) = F(p^*, p^*) = \frac{V}{2} \left(1 - \frac{V}{C} \right). \quad (13)$$

Jinými slovy, neexistuje žádná jiná strategie $p \in S$, která by umožňovala získat vyšší výhru než strategie p^* . Tato podmínka definuje tzv. Nashovu rovnováhu hry [30].²⁸

V případě her dvou hráčů je Nashova rovnováha považována za řešení hry. V případě tzv. evolučních her tomu tak ovšem není, protože podstatnou roli zde hraje to, že se uvažuje celá populace hráčů. Hráči se setkávají vždy po dvou a hrají spolu hru. Jedinci s vítěznou strategií vyhrávají a jejich fitness se zvyšuje, což se projevuje v tom, že postupně nahrazují méně zdatné jedince. Evoluční teorie her je tedy matematickým vyjádřením Darwinovy teorie [9], kdy v populaci přežívají nejzdatnější jedinci (charakterizovaní svými vítěznými strategiemi). Jak jsme si ukázali, libovolná jiná strategie $p = (p_1, p_2) \in S$ dává stejnou hodnotu fitness, jako má Nashova rovnováha²⁹ $p^* = (V/C, 1 - V/C)$. Je tedy možné, že v populaci, kde všichni jedinci hrají strategii p^* , se může začít šířit jiná (mutantní) strategie? Práce [29] ukazuje, že pro hru

²⁶Von Neumann uvažoval pouze hry s nulovým součtem (tj. takové, kdy výhra jednoho z hráčů je rovna prohře druhého hráče). Společně s rakouským ekonomem Oskarem Morgensternem publikovali základní monografii týkající se teorie her [32]. Zde stojí za zmínku to, že O. Morgenstern upozornil na von Neumannův článek český matematik Petr Čech.

²⁷Výplatní matice pro druhého hráče je rovna transponované matici A^T . Taková hra se nazývá symetrická, protože nezáleží na tom, zdali si hráč vybírá sloupce nebo řádky.

²⁸Nashova rovnováha zobecňuje pojem řešení pro hry s nenulovým součtem, jako je např. hra jestřábi a hrdličky. John Forbes Nash získal Nobelovu cenu za ekonomii v roce 1994. O životě J. F. Nashe pojednává film Čistá duše.

²⁹Tato vlastnost platí obecně, tj. nejen pro hru jestřábi a hrdličky.

jestřábi a hrdličky tomu tak není a strategie p^* je odolná vůči invazím jiných strategií. Strategie splňující tuto podmínku se nazývají evolučně stabilní.³⁰ A jak je to tedy s evolucí agresivity? Evolučně stabilní strategie $p_1^* = V/C$ predikuje, že se zvyšujícími se náklady C dochází ke snížení agresivity v populaci, poněvadž pravděpodobnost agresivního chování se snižuje.³¹

Podívejme se nyní, jaký je rozdíl mezi selekcí na úrovni jedince a na úrovni populace. Průměrná fitness v populaci, kde všichni jedinci hrají strategii $p = (p_1, p_2) \in S$, je

$$F(p, p) = pAp^T = \frac{V}{2} - \frac{C}{2}p_1^2. \quad (14)$$

Pokud by evoluce probíhala na úrovni populace, průměrná fitness by se maximalizovala pro $p_1 = 0$ a celá populace by se tak skládala z neagresivních jedinců se strategií D. Průměrná fitness v takové populaci by byla $V/2$. Strategie D maximalizující průměrnou fitness v populaci však není rezistentní vůči invazi mutantních agresivních jedinců, protože $F(H, D) = V > \frac{V}{2} = F(D, D)$.³² V populaci, kde všichni jedinci hrají evolučně stabilní strategii $p_1^* = V/C$, je průměrná fitness dána výrazem (13). Vidíme tedy, že tato fitness je nižší, než je maximální možná fitness $V/2$. Tento příklad velice pěkně dokumentuje rozdíl mezi selekcí na úrovni jedince a na úrovni populace. Z hlediska populace by byla nejlepší strategie, kdy by se všichni jedinci chovali neagresivně. Nicméně taková strategie není evolučně stabilní, protože umožňuje invazi agresivních jedinců.

Evolučně stabilní strategie uvažují monomorfní populaci, kde všichni jedinci jsou stejného fenotypu, který odpovídá buď elementární nebo smíšené strategii. V následující části si ukážeme situaci, kdy je populace polymorfní, tj. skládá se z několika různých fenotypů.

2.1. Replikátorová dynamika

Uvažujme nyní populaci skládající se z agresivních a neagresivních jedinců. Jinými slovy, každý jedinec v populaci je buď jestřábem nebo hrdličkou. Naším cílem je popsat změny v zastoupení těchto dvou fenotypů v populaci. Jestliže p_1 je poměrná část populace skládající se z agresivních jedinců (se strategií H) a $p_2 = 1 - p_1$ část populace, jejíž jedinci jsou neagresivní (se strategií D), pak vektor $p = (p_1, p_2) \in S$ popisuje stav populace. Jedním z modelů, které popisují časové změny ve složení populace, je tzv. replikátorová dynamika [36]. Průměrná fitness jedince se strategií H v populaci je dána tím, jak často se setkává s jedinci typu H a D, tj.

$$F(H, p) = (1, 0)A(p_1, p_2)^T = \frac{V - C}{2}p_1 + Vp_2,$$

³⁰Evolučně stabilní strategie p^* je definována následovně: Pro každou jinou strategii $p = (p_1, p_2) \in S$ existuje $\varepsilon(p) > 0$ takové, že $F(p^*, \delta p + (1 - \delta)p^*) > F(p, \delta p + (1 - \delta)p^*)$ pro každé $0 < \delta < \varepsilon(p)$ [28]. Jinými slovy, ve smíšené populaci, v níž malá část jedinců δ používá mutantní strategii p , zatímco velká (rezidentní) část populace je v Nashově rovnováze p^* , je fitness mutantních jedinců nižší než fitness jedinců používajících strategii p^* .

³¹Stejná úvaha, že zvyšování zásob zbraní hromadného ničení povede ke snížení pravděpodobnosti jejich použití, vedla v 50. letech k závodům ve zbrojení mezi tehdejšími SSSR a USA [3].

³²V intuitivním značení $F(H, D)$ má symbol H (značící strategii hawk) význam vektoru $(1, 0)$ a symbol D (značící strategii dove) význam vektoru $(0, 1)$.

a podobně pro jedince typu D

$$F(D, p) = (0, 1)A(p_1, p_2)^T = p_2 \frac{V}{2}.$$

Průměrná fitness v populaci $F(p, p)$ je pak dána výrazem (14). Replikátorová dynamika předpokládá, že růst početnosti každého fenotypu je úměrný jeho fitness³³, tj.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 F(H, p), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 F(D, p),\end{aligned}$$

kde N_1 je početnost jedinců se strategií H a N_2 je početnost jedinců se strategií D. Celková velikost populace je $N = N_1 + N_2$ a tedy $p_1 = N_1/N$ a $p_2 = 1 - p_1$. Zderivováním³⁴ obdržíme replikátorovou rovnici

$$\frac{dp_1}{dt} = p_1(F(H, p) - F(p, p)) = \frac{1}{2}p_1(1 - p_1)(V - Cp_1) \quad (15)$$

a

$$\frac{dN}{dt} = F(p, p)N = \frac{N}{2}(V - Cp_1^2). \quad (16)$$

Rozložení populace tak nezávisí na její velikosti, a pokud $C > V$, pak $(p_1, p_2) = (V/C, 1 - V/C) \in S$ je stabilním [19] stacionárním bodem replikátorové rovnice, přičemž celková populace roste exponenciálně. Vidíme tedy, že v našem případě stacionární bod replikátorové rovnice popisující rozložení populace odpovídá evolučně stabilní strategii modelu jestřábi a hrdličky (obr. 7). Teorie evolučních her se mj. zabývá otázkou vztahu mezi stabilitou stacionárních bodů replikátorové dynamiky a evoluční stabilitou odpovídající hry [19].

3. Závěr

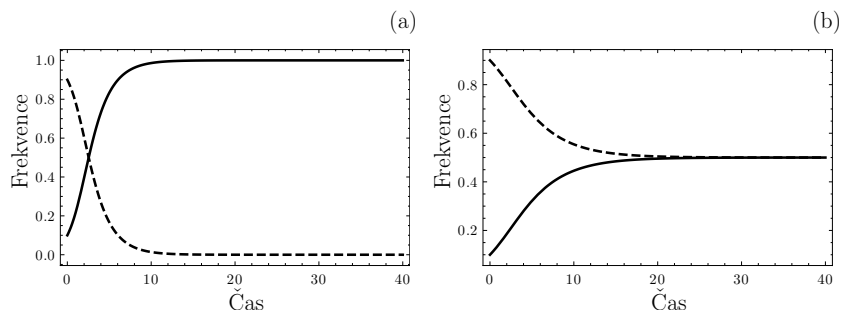
V tomto článku jsme ukázali některé aplikace matematiky v ekologii. Řada zákonitostí biodiverzity je vyjádřena pomocí matematických modelů. Matematické modely se vyskytují prakticky ve všech oblastech ekologie. Zde jsme se zaměřili na populační a evoluční ekologii, kde hlavními matematickými metodologiemi jsou diferenciální rovnice a evoluční teorie her. Ačkoliv uvedené příklady používaly pouze obyčejné diferenciální rovnice, v ekologických aplikacích se hojně vyskytují i parciální diferenciální rovnice, rovnice se zpožděním a integro-diferenciální rovnice. O významu matematiky v biologických vědách svědčí i řada knih, např. [27], [12], [6], [18], [10], [7], [37], [38], [34], [8] atd.

³³Zde tedy vidíme, že fitness opět odpovídá specifické růstové rychlosti.

³⁴Poněvadž $p_1 = N_1/N$ a $N = N_1 + N_2$, tak platí

$$\begin{aligned}\frac{dp_1}{dt} &= \frac{1}{N^2} \left(\frac{dN_1}{dt} N - \frac{dN}{dt} N_1 \right) = \frac{N_1 F(H, p)N - (N_1 F(H, p) + N_2 F(D, p))N_1}{N^2} = \\ &= p_1(F(H, p) - (p_1 F(H, p) + p_2 F(D, p))),\end{aligned}$$

což vede k rovnici (15). Obdobně odvodíme rovnici (16).



Obr. 7. Numerické simulace replikátorové rovnice (15). Panel (a) uvažuje hodnoty parametrů $V = 2$ a $C = 1$ a jedinou evolučně stabilní strategií je strategie hawk ($p_1 = 1$), kdy se všichni jedinci chovají agresivně. Panel (b) uvažuje hodnoty parametrů $V = 1$ a $C = 2$, kdy je jedinou evolučně stabilní strategií smíšená strategie $p_1 = V/C = 0.5$. V obou případech trajektorie replikátorové rovnice konvergují ke stacionárnímu bodu odpovídajícímu evolučně stabilní strategii. Funkce p_1 (podíl agresivních jedinců) je znázorněna plnou čarou a funkce $p_2 = 1 - p_1$ (podíl neagresivních jedinců) čárkovanou čarou.

Poděkování. Autor děkuje recenzentům za připomínky k článku. Podporováno projektem Horizon 2020 research and innovation program under the Marie Skłodowska-Curie grant agreement No. 690817 a ENTU (RVO: 60077344).

L i t e r a t u r a

- [1] BABKOV, V. V.: *Matematičeskije modeli i laboratornye rezultaty: epizod 1930ich godov* (rusky). In: *Issledovanija po istorii fiziki i mechaniki*, G. M. Ildis (Ed.), Rossijskaja akademija nauk, Institut istorii jestestvoznaniija i techniki imeni Vavilova, Nauka, 2003, 140–144.
- [2] BACAËR, N.: *A short history of mathematical population dynamics*. Springer, London, 2011.
- [3] BALIGA, S., SJÖSTRÖM, T.: *Arms races and negotiations*. *Rev. Econ. Stud.* 71 (2004), 351–369.
- [4] BERGERUD, A. T.: *Prey switching in a simple ecosystem*. *Scientific American* 249 (1983), 130–141.
- [5] BOUKAL, D., KRIVAN, V.: *Lyapunov functions for Lotka-Volterra predator-prey models with optimal foraging behavior*. *J. Math. Biol.* 39 (1999), 493–517.
- [6] BRITTON, N. F.: *Reaction-diffusion equations and their applications to biology*. Academic Press, London, 1986.
- [7] BRITTON, N. F.: *Essential mathematical biology*. Springer, London, 2003.
- [8] BROOM, M., RYCHTAR, J.: *Game-theoretical models in biology*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2013.
- [9] BROWN, J. S.: *Why Darwin would have loved evolutionary game theory*. *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 283 (2016) [online], paper No. 20160847.
- [10] CANTRELL, R. S., COSNER, C.: *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. Wiley, Chichester, 2003.

- [11] CUSHING, J. M., COSTANTINO, R. F., DENNIS, B., DESHARNAIS, R., HENSON, S. M.: *Chaos in ecology: experimental nonlinear dynamics*. Elsevier, 2002.
- [12] EDELSTEIN-KESHET, L.: *Mathematical models in biology*. Random House, New York, 1988.
- [13] FILIPPOV, A. F.: *Differential equations with discontinuous right-hand sides*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1988.
- [14] GALL, J. M.: *Georgij Francevič Gauze (rusky)*. Nestor-Istoria, 2012.
- [15] GAUSE, G. F.: *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
- [16] GAUSE, G. F.: *Ekologija i nektorije problemy proischoždenija vidov (rusky)*. In: Ekologija i evoljucionnaja teorija, J. M. Gall (Ed.), Nauka, 1984, 5–105.
- [17] GAUSE, G. F., SMARAGDOVA, N. P., WITT, A. A.: *Further studies of interaction between predators and prey*. J. Animal Ecology 5 (1936), 1–18.
- [18] GURNEY, W. S. C., NISBET, R. M.: *Ecological dynamics*. Oxford University Press, New York, 1998.
- [19] HOFBAUER, J., SIGMUND, K.: *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [20] HOLLING, C. S.: *The functional response of invertebrate predators to prey density*. Mem. Entomol. Soc. Canada 48 (1966), 5–88.
- [21] HOLT, R. D.: *Predation, apparent competition, and the structure of prey communities*. Theoret. Population Biol. 12 (1977), 197–229.
- [22] KRIVAN, V.: *Co to je teorie životaschopnosti*. PMFA 35 (1990), 113–120.
- [23] KRIVAN, V.: *Dynamic ideal free distribution: Effects of optimal patch choice on predator-prey dynamics*. Amer. Naturalist 149 (1997), 164–178.
- [24] KRIVAN, V.: *On the Gause predator-prey model with a refuge: A fresh look at the history*. J. Theoret. Biol. 274 (2011), 67–73.
- [25] LOTKA, A. J.: *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1926.
- [26] MAY, R. M.: *Simple mathematical models with very complicated dynamics*. Nature 261 (1976), 459–467.
- [27] MAYNARD SMITH, J.: *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1974.
- [28] MAYNARD SMITH, J.: *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, 1982.
- [29] MAYNARD SMITH, J., PRICE, G. R.: *The logic of animal conflict*. Nature 246 (1973), 15–18.
- [30] NASH, J.: *Non-cooperative games*. Ann. of Math. 54 (1951), 286–295.
- [31] VON NEUMANN, J.: *Zur Theorie der Gesellschaftsspiele*. Math. Ann. 100 (1928), 295–320.
- [32] VON NEUMANN, J., MORGENSTERN, O.: *Theory of games and economic behavior*. Princeton University Press, 1944.
- [33] PARVINEN, K.: *Evolutionary suicide*. Acta Biotheoretica 53 (2005), 241–264.
- [34] SANDHOLM, W. H.: *Population games and evolutionary dynamics*. MIT Press, Cambridge, MA, 2010.
- [35] STEPHENS, D. W., KREBS, J. R.: *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1986.

- [36] TAYLOR, P. D., JONKER, L. B.: *Evolutionary stable strategies and game dynamics*. Math. Biosci. 40 (1978), 145–156.
- [37] THIEME, H. R.: *Mathematics in population biology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003.
- [38] VINCENT, T. L., BROWN, J. S.: *Evolutionary game theory, natural selection, and Darwinian dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 2005.
- [39] VOLTERRA, V.: *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically*. Nature 118 (1926), 558–560.
- [40] WYNNE-EDWARDS, V. C.: *Intergroup selection in the evolution of social systems*. Nature 200 (1963), 623–626.