

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA MATEMATICKÉ ANALÝZY A APLIKACÍ MATEMATIKY

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Gompertzova populační rovnice



Vedoucí bakalářské práce:
Prof. RNDr. Irena Rachůnková, DrSc.
Rok odevzdání: 2010

Vypracovala:
Jan Studnička
MAP, III. ročník

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem vytvořil tuto bakalářskou práci samostatně za vedení Prof. RNDr. Ireny Rachůnkové, DrSc., a že jsem v seznamu použité literatury uvedl všechny zdroje použité při zpracování práce.

V Olomouci dne 20. dubna 2010

Poděkování

Rád bych na tomto místě poděkoval vedoucí bakalářské práce Prof. RNDr. Ireně Rachůnkové, DrSc. za obětavou spolupráci i za čas, který mi věnovala při konzultacích. Dále si zasluží poděkování můj počítač, že vydržel moje pracovní tempo, a typografický systém L^AT_EX, kterým je práce vysázena.

Obsah

Použité symboly	4
Úvod	5
1 Dynamické systémy	6
1.1 Spojité dynamické systémy generované autonomními obyčejnými diferenciálními rovnicemi	6
1.2 Fázový portrét diferenciální rovnice	8
1.3 Dynamické systémy v $\mathbb{R}$	10
1.4 Metoda linearizace	18
1.5 Elementární bifurkace	20
1.5.1 Závislost na parametrech - příklady	20
2 Spojité populační modely	27
2.1 Exponenciální růst	27
2.2 Logistický populační model	29
2.3 Kvalitativní analýza	34
2.4 Sklizeň v populačních modelech	37
2.4.1 Sklizeň s konstantním výnosem	37
2.4.2 Sklizeň s konstantním úsilím	40
2.5 Porovnání jednotlivých rovnic	43
2.6 Gompertzův populační model	44
2.7 Sklizeň v Gompertzově modelu	48
2.7.1 Gompertzův model s konstantním výnosem při sklizni . . .	48
2.7.2 Populace Jeřába kanadského	52
2.7.3 Gompertzův model s konstantním úsilím při sklizni	53
Závěr	58
Literatura	59

Použité symboly

$\mathbb{N}_0$	obor nezáporných celých čísel
$\mathbb{R}$	obor reálných čísel
$\mathbb{R}_0^+$	obor nezáporných reálných čísel
$\mathbb{R}^n$	vektorový prostor dimenze n nad $\mathbb{R}$
$\underline{x}$	vektor; zobrazení do vektorového prostoru
$A \times B$	kartézský součin množin A a B
(a, b)	otevřený interval
$[a, b]$	uzavřený interval
$C_n^m(A)$	množina všech vektorových funkcí, které mají spojitě všechny derivace na množině A až do řádu m , kde $m \in \mathbb{N}_0$ a jejich obor hodnot je podmnožina $\mathbb{R}^n$
$\frac{dx}{dt}; x'(t)$	derivace funkce x podle proměnné t
$(f(x))'_{x=\bar{x}}$	derivace funkce f v bodě $\bar{x}$
$x(t) \equiv 0$	funkce $x(t)$ je identicky rovna nule

Úvod

Cílem této práce je analýza Gompertzova populačního modelu za předpokladu, že modelovaná populace podléhá sklizni a to buď sklizni s konstantním výnosem, nebo sklizni s konstantním úsilím. Za tímto účelem je rozvedena základní teorie dynamických systémů generovaných autonomními obyčejnými diferenciálními rovnicemi, a to speciálně dynamických systémů v $\mathbb{R}$. Gompertzova rovnice patří ke skalárním autonomním diferenciálním rovnicím, jež generují dynamické systémy v $\mathbb{R}$ a jsou biologicky významné. Dále je pro populační modely se sklizní zapotřebí menšího náhledu do teorie bifurkací, neboť sklizeň zavádí do diferenciální rovnice parametr. Zbylá část textu je věnována biologickému významu spojitých populačních modelů a kromě Gompertzova je rozebrán i logistický model.

1 Dynamické systémy

Dynamický systém je matematický model měnící se v čase podle pravidel stanovených v následující definici.

Definice 1.1. Necht' $G \subset \mathbb{R}^n$, $J \subset \mathbb{R}$ a necht' $\underline{\varphi} : J \times G \rightarrow G$ je spojitě zobrazení s těmito vlastnostmi:

1. $\underline{\varphi}(0, \underline{x}) = \underline{x}$ pro $(0, \underline{x}) \in J \times G$.
2. $\underline{\varphi}(t + s, \underline{x}) = \underline{\varphi}(t, \underline{\varphi}(s, \underline{x}))$ pro každé $t, s \in J$ a $\underline{x} \in G$, pro něž jsou obě strany definovány.
3. Pro každé $t \in J$ existuje k zobrazení $\underline{\varphi}(t, \cdot)$ inverzní zobrazení $\underline{\varphi}(-t, \cdot)$.

Pak zobrazení $\underline{\varphi} : J \times G \rightarrow G$ nazveme **tok**. Pro každé pevné $t \in J$, zobrazení $\underline{\varphi}(t, \cdot) : G \rightarrow G$ nazveme **dynamický systém**.

Je-li J interval, hovoříme o **spojitých** dynamických systémech, je-li J diskrétní množina, např. posloupnost, hovoříme o **diskrétních** dynamických systémech.

Diskrétní dynamické systémy lze získat z **diferenčních rovnic**, zatímco spojitě dynamické systémy lze získat z **diferenciálních rovnic**.

1.1 Spojité dynamické systémy generované autonomními obyčejnými diferenciálními rovnicemi

Necht' $G \subset \mathbb{R}^n$, $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ je funkce a $\underline{x}(t) := (x_1(t), \dots, x_n(t))$ je vektorová funkce jedné nezávisle proměnné $t \in J \subset \mathbb{R}$. Uvažujme diferenciální rovnici

$$\underline{x}'(t) = \underline{f}(\underline{x}(t)). \quad (1)$$

Definice 1.2. Řešení rovnice (1) na intervalu $J \subset \mathbb{R}$ rozumíme vektorovou funkci $\underline{x}(t)$ takovou, že $\underline{x} \in C_n^1(J)$, $\underline{x}(t) \in G$ pro každé $t \in J$ a splňuje rovnici (1) pro každé $t \in J$.

Obvykle k rovnici (1) přidáváme dodatečné podmínky pro řešení.

Počáteční (Cauchyova) podmínka má tvar

$$\underline{x}(0) = \underline{x}^0, \quad \underline{x}^0 \in \mathbb{R}^n. \quad (2)$$

Úloha najít řešení diferenciální rovnice (1) splňující podmínku (2) se nazývá **počáteční (Cauchyova) úloha**.

Věta 1.1 (Základní věta o existenci a jednoznačnosti). *Nechť $G \subset \mathbb{R}^n$ je otevřená množina, $\underline{f} \in C_n^1(G)$, $\underline{x}^0 \in G$. Potom úloha (1), (2) má jediné řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ definované na maximálním intervalu $I_{\underline{x}^0} = (a_{\underline{x}^0}, b_{\underline{x}^0})$ obsahujícím 0. Navíc $\underline{\varphi}$ je C_n^2 -funkce v t a C_n^1 -funkce v $\underline{x}^0$.*

[2]

Metody studia úlohy (1), (2) resp. rovnice (1):

1. **Elementární metody řešení.** Lze je užít pouze u lineárních diferenciálních rovnic s konstantními koeficienty a některých nelineárních.
2. **Numerické metody řešení.** Řešení je nacházeno pouze přibližně, není zaručena správnost. Výhoda metody spočívá v tom, že ji lze užít na počítači.
3. **Kvalitativní studium.** Nehledáme řešení ani analyticky ani numericky, ale z vlastností funkce $\underline{f}$ určujeme vlastnosti řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ pro různé volby $\underline{x}^0$. Jednu z možností takového studia dává teorie dynamických systémů.

V praxi užíváme kombinaci metod 2 a 3. Správnost numerického výpočtu zaručujeme pomocí kvalitativní analýzy. Metodu 1 užíváme pouze jako nástroj pro vyšetření složitějších rovnic nebo u testovacích příkladů.

Způsob, jakým vznikne z úlohy (1), (2) dynamický systém popisuje následující věta:

Věta 1.2. *Je-li $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ řešením úlohy (1), (2), pak pokud ho chápeme jako funkci $n + 1$ proměnných $t, x_1^0, \dots, x_n^0$, je $\underline{\varphi}$ tokem. Pro každé pevné t je pak $\underline{\varphi}(t, \cdot)$ dynamickým systémem.*

Důkaz:

1. Řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ splňuje podmínku (2), tj. $\underline{\varphi}(0, \underline{x}^0) = \underline{x}^0$. Tedy je splněna vlastnost 1 z Definice 1.1.
2. Zvolme pevné $s \in J$ a položme $\underline{\psi}(t) = \underline{\varphi}(t + s, \underline{x}^0)$ a $\underline{x}^1 = \underline{\varphi}(s, \underline{x}^0)$. Pak $\underline{\psi}$ je také řešením (2). Platí totiž pro substituci $\tau = t + s$

$$\begin{aligned} \frac{d\underline{\psi}(t)}{dt} &= \frac{d\underline{\varphi}(t + s, \underline{x}^0)}{dt} = \frac{d\underline{\varphi}(\tau, \underline{x}^0)}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} \\ &= \frac{d\underline{\varphi}(\tau, \underline{x}^0)}{d\tau} = \underline{f}(\underline{\varphi}(\tau, \underline{x}^0)) \\ &= \underline{f}(\underline{\varphi}(t + s, \underline{x}^0)) = \underline{f}(\underline{\psi}(t)). \end{aligned}$$

Navíc je $\underline{\psi}(0) = \underline{\varphi}(s, \underline{x}^0) = \underline{x}^1$. Tedy $\underline{\psi}$ lze psát ve tvaru $\underline{\psi}(t) = \underline{\varphi}(t, \underline{x}^1)$, protože $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^1)$ je jediným řešením úlohy (1) s počáteční podmínkou $\underline{x}(0) = \underline{x}^1$. Odtud plyne:

$$\underline{\varphi}(t + s, \underline{x}^0) = \underline{\psi}(t) = \underline{\varphi}(t, \underline{x}^1) = \underline{\varphi}(t, \underline{\varphi}(s, \underline{x}^0)),$$

tj. je splněna vlastnost 2 z Definice 1.1.

3. Zvolme pevně $t \in J$. Z Věty 1.1 plyne, že zobrazení $\underline{\varphi}(t, \cdot) : \underline{x}^0 \mapsto \underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ je prosté a má tedy inverzní zobrazení. Ukažme, že toto inverzní zobrazení má tvar $\underline{\varphi}(-t, \cdot) : \underline{y}^0 \mapsto \underline{\varphi}(-t, \underline{y}^0)$. Položme $\underline{y}^0 = \underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$. Pak podle 2. vlastnosti

$$\underline{\varphi}(-t, \underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)) = \underline{\varphi}(-t + t, \underline{x}^0) = \underline{\varphi}(0, \underline{x}^0) = \underline{x}^0.$$

Tedy je splněna vlastnost 3 z Definice 1.1. ■

1.2 Fázový portrét diferenciální rovnice

Jedním ze základních cílů teorie dynamických systémů je stanovit fázový portrét diferenciální rovnice (1). Tento portrét dává globální informaci o chování množiny řešení rovnice (1).

Uvedeme základní pojmy potřebné k definici fázového portréty.

Definice 1.3. *Graf řešení* $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ *je množina*

$$\{(t, \underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)) : t \in I_{\underline{x}^0}\} \subset \mathbb{R}^{n+1}.$$

Je to hladká křivka v $\mathbb{R}^{n+1}$ s parametrickými rovnicemi $t = t, x_1 = x_1(t), \dots, x_n = x_n(t), t \in I_{\underline{x}^0}$, kde $(x_1(t), \dots, x_n(t)) = \underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$.

Definice 1.4. *Orbita řešení* $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ *je množina*

$$\{\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0) : t \in I_{\underline{x}^0}\} \subset \mathbb{R}^n.$$

Je to hladká křivka v $\mathbb{R}^n$ s parametrickými rovnicemi $x_1 = x_1(t), \dots, x_n = x_n(t), t \in I_{\underline{x}^0}$.

Orbitu řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ dostaneme jako projekci grafu tohoto řešení do prostoru $\mathbb{R}^n$ rovnoběžnou s osou t . Orbitu značíme $\gamma(\underline{x}^0)$.

Definice 1.5. *Kladná část orbity řešení* $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ *je množina*

$$\gamma_+(\underline{x}^0) = \{\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0) : t \in [0, b_{\underline{x}^0})\}.$$

Záporná část orbity řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ *je množina*

$$\gamma_-(\underline{x}^0) = \{\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0) : t \in (a_{\underline{x}^0}, 0]\}.$$

Definice 1.6. *Kritický bod (ekvilibrrium) diferenciální rovnice (1) je bod* $\underline{x} \in \mathbb{R}^n$ *splňující rovnici* $\underline{f}(\underline{x}) = \underline{0}$.

Termín kritický bod je užíván ve více významech:

- bod v $\mathbb{R}^n$ splňující rovnici $\underline{f}(\underline{x}) = \underline{0}$,
- jednobodová orbita konstantního řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}) \equiv \underline{x}$,
- konstantní řešení $\underline{\varphi}(t, \underline{x}) \equiv \underline{x}$.

V aplikacích užíváme místo termínu kritický bod nejčastěji termín **ekvilibrrium** nebo **bod rovnováhy**.

Definice 1.7. *Fázový portrét diferenciální rovnice (1) je množina všech orbit rovnice (1) společně se šipkami na orbitách, které vyznačují pohyb bodu* $\underline{\varphi}(t, \underline{x}^0)$ *na orbitě pro rostoucí* t .

1.3 Dynamické systémy v $\mathbb{R}$

Dynamické systémy v $\mathbb{R}$ nazýváme **skalární dynamické systémy**. Vznikají ze skalárních autonomních diferenciálních rovnic.

Příklad 1.1. *Uvažujme skalární diferenciální rovnici*

$$x'(t) = x^2(t) \quad (3)$$

a počáteční podmínku

$$x(0) = x_0, \quad x_0 \in \mathbb{R}. \quad (4)$$

Zde je $f(x) = x^2$ a tedy $f \in C^1(\mathbb{R})$. Podle Věty 1.1, v níž je $G = \mathbb{R}$, platí, že úloha (3), (4) má jediné řešení $\varphi(t, x_0)$ definované na maximálním intervalu $I_{x_0} = (a_{x_0}, b_{x_0})$. Řešení zde nalezneme v analytickém tvaru metodou separace proměnných:

$$\varphi(t, x_0) = \frac{x_0}{1 - tx_0}.$$

Maximální interval I_{x_0} závisí na volbě x_0 :

pro $x_0 > 0$ je $I_{x_0} = (-\infty, \frac{1}{x_0})$,

pro $x_0 = 0$ je $I_{x_0} = (-\infty, \infty)$,

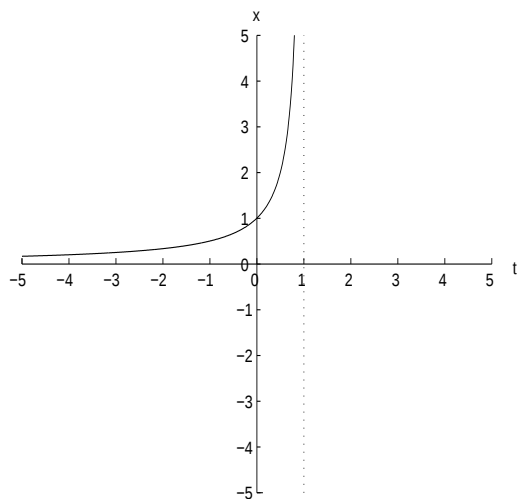
pro $x_0 < 0$ je $I_{x_0} = (\frac{1}{x_0}, \infty)$.

Pro pevné $t \in I_{x_0}$ je zobrazení $\varphi(t, \cdot) : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ skalární dynamický systém.

Ukažme několik grafů řešení $\varphi(t, x_0)$ pro různé volby bodu x_0 :

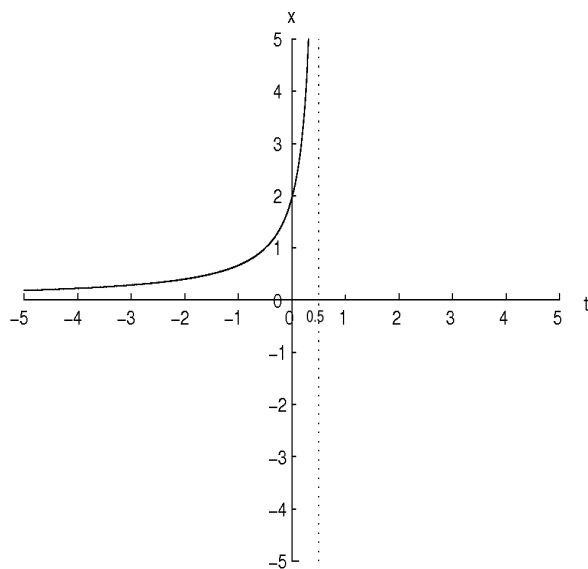
Pro $x_0 = 1$ je $\varphi(t, 1) = \frac{1}{1-t}$, $a_1 = -\infty$, $b_1 = 1$, $I_1 = (-\infty, 1)$.

Obrázek 1: Graf řešení pro $x_0 = 1$.



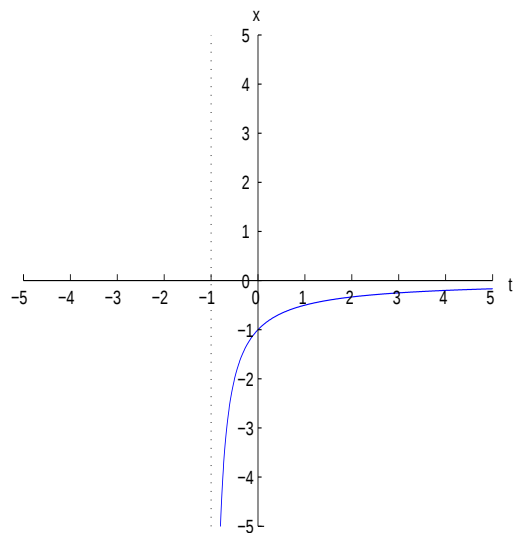
Pro $x_0 = 2$ je $\varphi(t, 2) = \frac{1}{\frac{1}{2}-t}$, $a_2 = -\infty$, $b_2 = \frac{1}{2}$, $I_2 = (-\infty, \frac{1}{2})$.

Obrázek 2: Graf řešení pro $x_0 = 2$.



Pro $x_0 = -1$ je $\varphi(t, -1) = \frac{-1}{1+t}$, $a_{-1} = -1$, $b_{-1} = \infty$, $I_{-1} = (-1, \infty)$.

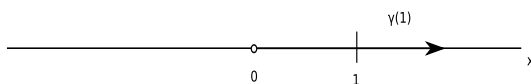
Obrázek 3: Graf řešení pro $x_0 = -1$.



Ukažme odpovídající orbity:

$\gamma(1)$ je orbita řešení $\varphi(t, 1)$ a dostaneme ji projekcí grafu do osy x .

Obrázek 4: $\gamma(1)$



$$\gamma(1) = (0, \infty), \gamma_+(1) = \langle 1, \infty \rangle, \gamma_-(1) = (0, 1)$$

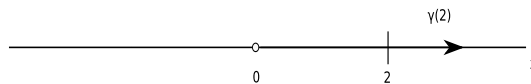
Šipka určuje pohyb po grafu pro rostoucí t a z něho odvozený pohyb po orbitě pro rostoucí t .

$$\gamma(2) = (0, \infty), \gamma_+(2) = \langle 2, \infty \rangle, \gamma_-(2) = (0, 2)$$

$$\gamma(-1) = (-\infty, 0), \gamma_+(-1) = \langle -1, 0 \rangle, \gamma_-(2) = (-\infty, -1)$$

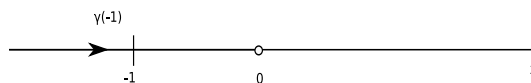
$\gamma(2)$ je orbita řešení $\varphi(t, 2)$.

Obrázek 5: $\gamma(2)$



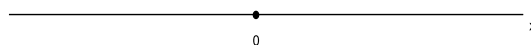
$\gamma(-1)$ je orbita řešení $\varphi(t, -1)$.

Obrázek 6: $\gamma(-1)$

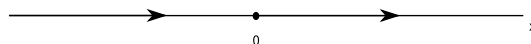


Kritický bod (ekvilibrum) rovnice (3) je nulový bod fce $f(x) = x^2$. Tedy $\bar{x} = 0$. Je to konstantní řešení rovnice (3) a jeho orbita je jednobodová.

Obrázek 7: Ekvilibrum rovnice (3).



Obrázek 8: Fázový portrét rovnice (3).



Portrét se skládá ze 3 orbit: $(-\infty, 0)$, $\{0\}$, $(0, \infty)$. Orbita $(-\infty, 0)$ odpovídá všem řešením se zápornou hodnotou x_0 .

Orbita $\{0\}$ odpovídá řešení s nulovou hodnotou x_0 , což je funkce $\varphi(t, 0) = \frac{0}{1-0t} = 0$, tedy nulová funkce.

Orbita $(0, \infty)$ odpovídá všem řešením s kladnou hodnotou x_0 .

Fázový portrét v tomto příkladu jsme určili ze znalosti řešení rovnice (3). V praxi takto nepostupujeme, ale určujeme fázový portrét přímo z funkce f bez znalosti řešení dané rovnice.

Metoda určení fázového portréту skalární rovnice přímo z funkce f .

Uvažujme skalární autonomní diferenciální rovnici

$$x'(t) = f(x(t)), \quad (5)$$

kde $f : G \rightarrow \mathbb{R}$, $G \subset \mathbb{R}$, $f \in C^1(G)$. Sestrojíme graf funkce f , určíme nulové body funkce f (kritické body), čímž určíme i všechny ostatní orbity – to jsou intervaly mezi kritickými body. Šipky na orbitách určíme podle znaménka funkce f .

Věta 1.3. *Nechť $x(t)$ je libovolné řešení diferenciální rovnice (5) na $\mathbb{R}_0^+$. Pak je $x(t)$ monotónní funkce a pro $t \rightarrow \infty$ se buď blíží k ekvilibriu, nebo k nevlastnímu bodu ($+\infty$, nebo $-\infty$)*

Důkaz: Ekvilibria jsou konstantní řešení rovnice (5). Ze spojitosti funkce f plyne, že na intervalu mezi nulovými body této funkce, což jsou ekvilibria, nemění funkce f znaménko. Ani na intervalu mezi ekvilibriem a nevlastním bodem se znaménko funkce f nemění. Tudíž řešení startující v libovolném z těchto intervalů je na tomto intervalu monotónní. Z věty o existenci a jednoznačnosti plyne, že tento interval neopustí. Z monotónnosti libovolného řešení plyne, že má každé řešení limitu. Nechť platí:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = a,$$

kde $x(t)$ je řešení (5), tj $x'(t) = f(x(t))$.

$$f \in C^1(G) \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} f(x(t)) = f(a)$$

Jestliže platí $f(a) = 0$, pak je a kritický bod. Nechť platí $f(a) > 0$, pak $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$. Analogicky $f(a) < 0$ implikuje $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = -\infty$. ■

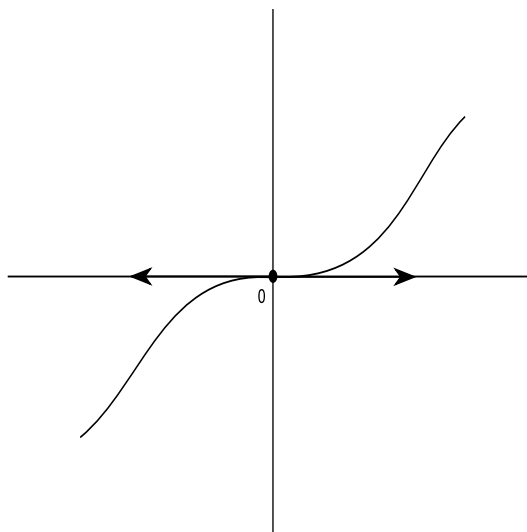
Definice 1.8. *Ekvilibrium $\bar{x}$ se nazývá **stabilní**, jestliže pro každé $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že $|x(0) - \bar{x}| < \delta$ implikuje $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$ pro každé $t > 0$.*

*Ekvilibrium, které není stabilní, se nazývá **nestabilní**.*

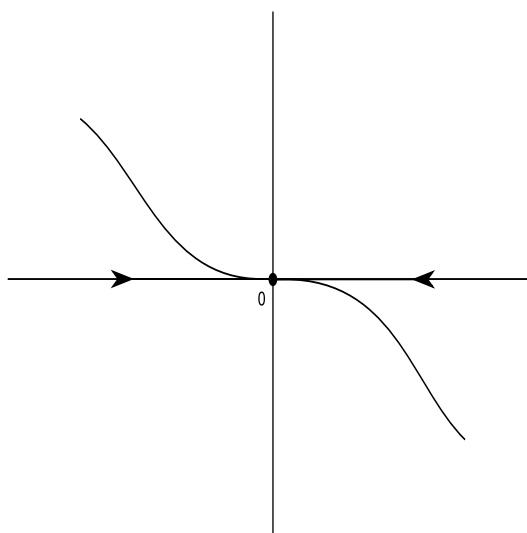
*Ekvilibrium $\bar{x}$ se nazývá **asymptoticky stabilní**, pokud je stabilní a jestliže navíc $|x(0) - \bar{x}| < \delta$ implikuje $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x}$.*

Definice 1.9. *Nechť $\bar{x} \in \mathbb{R}$ je ekvilibrium diferenciální rovnice (5). Je-li $f'(\bar{x}) \neq 0$, nazýváme $\bar{x}$ **hyperbolické ekvilibrium**. Je-li $f'(\bar{x}) = 0$, nazýváme $\bar{x}$ **nehyperbolické ekvilibrium**.*

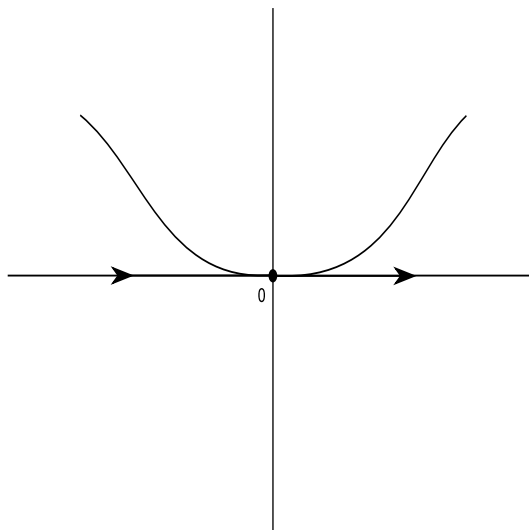
Obrázek 9: Nehyperbolické nestabilní ekvilibrium.



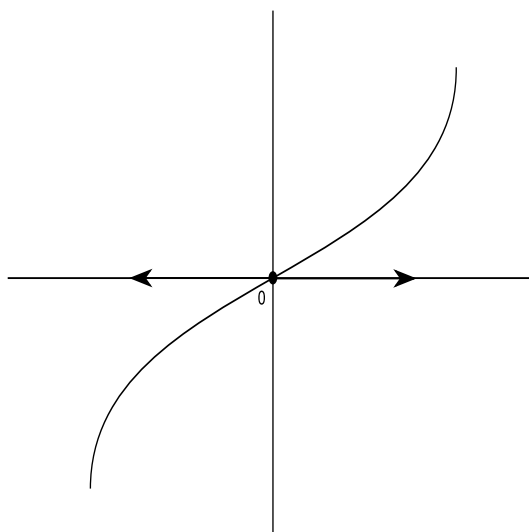
Obrázek 10: Nehyperbolické asymptoticky stabilní ekvilibrium.



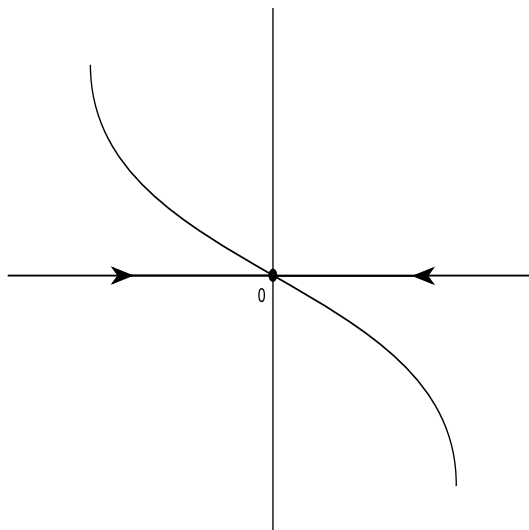
Obrázek 11: Nehyperbolické jednostranně nestabilní ekvilibrium.



Obrázek 12: Hyperbolické nestabilní ekvilibrium.



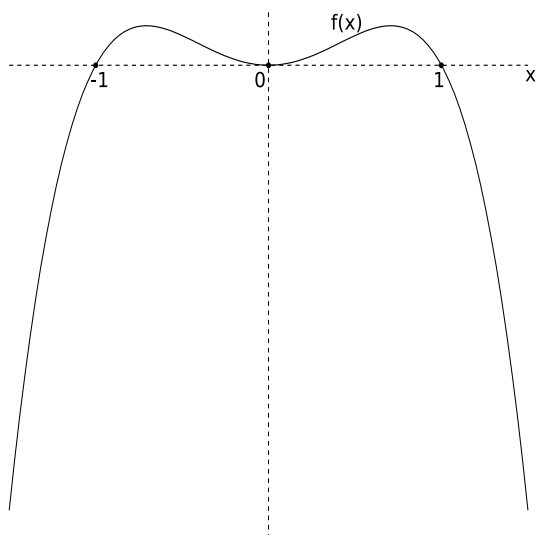
Obrázek 13: Hyperbolické asymptoticky stabilní ekvilíbrio.



Příklad 1.2. *Nechť funkce f v rovnici (5) je tvaru*

$$f(x) = -x^4 + x^2. \quad (6)$$

Obrázek 14: Graf funkce (6).



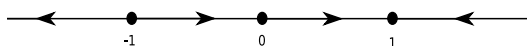
Potom fázový portrét rovnice (5) se skládá z orbit:

$(-\infty, -1), \{-1\}, (-1, 0), \{0\}, (0, 1), \{1\}, (1, \infty)$.

Orbity, které jsou intervaly, odpovídají nekonstantním řešením, které rostou, pokud je f na příslušné orbitě kladná a klesají, pokud je f na příslušné orbitě záporná.

Jednobodové orbity odpovídají kritickým bodům.

Obrázek 15: Fázový portrét rovnice (6)



1.4 Metoda linearizace

Z Věty 1.3 plyne, že se každé řešení $x(t)$ diferenciální rovnice (5) na $\mathbb{R}_0^+$, buď blíží k ekvilibriu pro $t \rightarrow \infty$, nebo k nevlastnímu bodu. Nicméně ne každé ekvilibrium je limita nekonstantních řešení. Například jediné řešení rovnice (6) na $\mathbb{R}_0^+$, které se blíží k ekvilibriu v bodě $\bar{x} = -1$ pro $t \rightarrow \infty$, je řešení identicky rovno -1 , tedy $x \equiv -1$.

Aby bylo popsáno chování řešení blízko ekvilibria pomocí vlastností funkce f , zavedeme proces linearizace. Jestliže $\bar{x}$ je ekvilibrium diferenciální rovnice (5), provedeme záměnu proměnných $u(t) := x(t) - \bar{x}$, představující odchylku řešení od rovnovážné (ekvilibrijní) hodnoty. Substituce dává

$$u'(t) = f(\bar{x} + u(t))$$

a aplikace Taylorovy věty dává

$$u'(t) = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})u(t) + \frac{f''(c)}{2!}(u(t))^2$$

pro nějaké c mezi $\bar{x}$ a $\bar{x}+u(t)$. Využijeme $f(\bar{x}) = 0$ a napíšeme $h(u) := (f''(c)/2!)u^2$. Pak můžeme přepsat diferenciální rovnici $x' = f(x)$ do ekvivalentního tvaru

$$u' = f'(\bar{x})u + h(u).$$

Funkce $h(u)$ je malá pro malé $|u|$ ve smyslu, že $h(u)/u = (f'(c)/2!)u \rightarrow 0$ pro $u \rightarrow 0$; tedy pro každé $\varepsilon > 0$ existuje $\delta > 0$ takové, že $|h(u)| < \varepsilon|u|$ pro každé $|u| < \delta$. Linearizace diferenciální rovnice v ekvilibriu $\bar{x}$ je definována jako lineární homogenní diferenciální rovnice

$$v' = f'(\bar{x})v, \quad (7)$$

získaná zanedbáním řádově vyššího členu $h(u)$ v rovnici $u' = f'(\bar{x})u + h(u)$. Význam linearizace spočívá ve faktu, že chování řešení lineární rovnice (7) je snadné analyzovat a toto chování také charakterizuje chování řešení původní rovnice (5) blízko ekvilibria.

Věta 1.4. *Jestliže se všechna řešení linearizace v ekvilibriu $\bar{x}$ rovnice (7) blíží k nule pro $t \rightarrow \infty$, pak se všechna řešení (5) s $x(0)$ dostatečně blízko $\bar{x}$ blíží k ekvilibriu $\bar{x}$ pro $t \rightarrow \infty$.*

Uvedli jsme větu ve formě, která se snadno zobecní na výsledky pro systémy diferenciálních rovnic. Ve specifické situaci, na kterou se vztahuje Věta 1.4, podmínka, že všechna řešení linearizace se blíží k nule, má tvar $f'(\bar{x}) < 0$. Pro ekvilibrium $\bar{x}$ s $f'(\bar{x}) < 0$ musíme mít $f(x) > 0$ pro $x < \bar{x}$ a $f(x) < 0$ pro $x > \bar{x}$, jestliže je x dostatečně blízko $\bar{x}$. Řešení s $x(0) > \bar{x}$ je monotónně klesající, ale ohraničené zdola ekvilibriem $\bar{x}$ a proto se blíží k limitě pro $t \rightarrow \infty$. Protože jediné možné limity řešení jsou ekvilibria, tak se řešení musí blížit k $\bar{x}$ (pokud nejsou jiná ekvilibria mezi $x(0)$ a $\bar{x}$). Ze stejných důvodů řešení s $x(0) < \bar{x}$ rostou monotónně k $\bar{x}$, pokud nejsou jiná ekvilibria mezi $x(0)$ a $\bar{x}$. Tudíž se všechna řešení s $x(0)$ dostatečně blízko $\bar{x}$ blíží k $\bar{x}$ pro $t \rightarrow \infty$. Samozřejmě pro diferenciální rovnice prvního řádu můžeme být preciznější: Jestliže $\bar{x}$ je ekvilibrium s $f'(\bar{x}) < 0$, pak se každé řešení jehož počáteční hodnota $x(0)$ leží mezi $\bar{x}$ a dalším ekvilibriem, v každém směru, musí blížit k $\bar{x}$ pro $t \rightarrow \infty$.

Pokud jde o asymptotickou stabilitu, můžeme přeformulovat Větu 1.4 a odpovídající důsledek nestability dokázat stejným způsobem jako následující:

Důsledek 1.1. *Nechť $\bar{x}$ je ekvilibrium rovnice (5). Jestliže platí $f'(\bar{x}) < 0$, pak je $\bar{x}$ asymptoticky stabilní. Jestliže platí $f'(\bar{x}) > 0$, pak je $\bar{x}$ nestabilní.*

1.5 Elementární bifurkace

Bifurkační teorie je studium možných změn ve struktuře orbit diferenciálních rovnic závislých na proměnných parametrech. Uvedením konkrétních příkladů bifurkací vysvětlíme klíčové myšlenky.

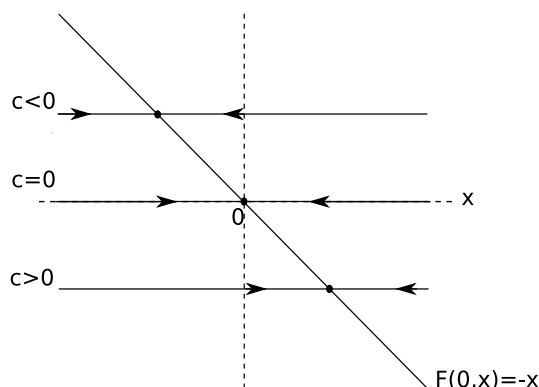
1.5.1 Závislost na parametrech - příklady

Příklad 1.3. *Hyperbolické ekvilibrium není citlivé:* Uvažujme lineární diferenciální rovnici

$$x' = c - x =: F(c, x), \quad (8)$$

kde c je reálný parametr. Pro $c = 0$ máme $F(0, x) = -x$. Smysl zavedení parametru c je takový, že přímka $F(0, x) = -x$ je vertikálně posunutá o vzdálenost c . Pro naše účely je však vhodnější nechat přímku fixovanou a vertikálně posouvat osu x o $-c$. Tímto můžeme snadno stanovit fázové portréty pro všechny hodnoty parametru c z grafu $F(c, x)$ posouváním osy x a pak užíváním metody v kapitole o dynamických systémech. Jak je ukázáno na Obrázku 16, pro všechny hodnoty parametru c je jediné hyperbolické ekvilibrium, které je asymptoticky stabilní.

Obrázek 16: Fázové portréty rovnice (8) pro různé hodnoty parametru c .

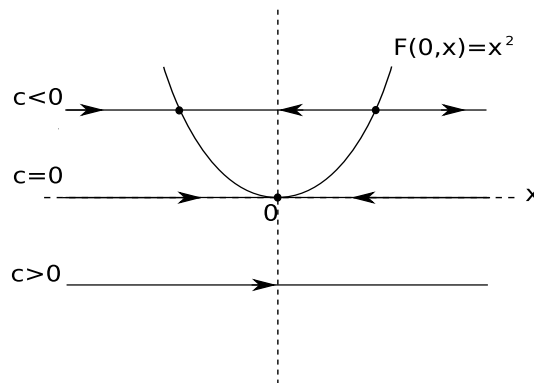


Příklad 1.4. *Bifurkace sedlo-uzel:* Uvažujme kvadratickou diferenciální rovnici

$$x' = c + x^2 =: F(c, x), \quad (9)$$

kde c je reálný parametr. Rovnice (9) je porucha rovnice (3) a počátek je nehyperbolické ekvilibrium pro $c = 0$. Použitím grafické metody popsané v předchozím příkladu můžeme snadno stanovit fázový portrét rovnice (9) pro všechny hodnoty parametru c necháním původní paraboly $F(0, x) = x^2$ fixované a vertikálním posouváním osy x o $-c$. Výsledné fázové portréty jsou zobrazené na Obrázku 17. Pro všechny $c < 0$ jsou orbity dány intervaly $(-\infty, -\sqrt{-c})$, $(-\sqrt{-c}, \sqrt{-c})$, $(\sqrt{-c}, \infty)$ a ekvilibrii $-\sqrt{-c}$, $\sqrt{-c}$. Pro $c > 0$ jsou orbity $(-\infty, 0)$, $(0, \infty)$ a ekvilibrium 0. Pro všechna $c > 0$ je jediná orbita $(-\infty, \infty)$ a není žádné ekvilibrium. Na Obrázku 17 jsou označeny šipky na všech těchto orbitách. Jestliže je parametr c proměnný, tak pokud $c < 0$, počet a směr orbit zůstane stejný; jediná změna je posun polohy ekvilibrií $\pm\sqrt{-c}$. Podobně, pro všechna $c > 0$, je jen jedna orbita a její směr je zleva doprava. Jestli však $c = 0$, mění se počet orbit bez ohledu na velikost změny c : jsou dvě ekvilibria pro libovolné $c < 0$ a žádné pro $c > 0$.

Obrázek 17: Fázové portréty rovnice (9) pro různé hodnoty parametru c .

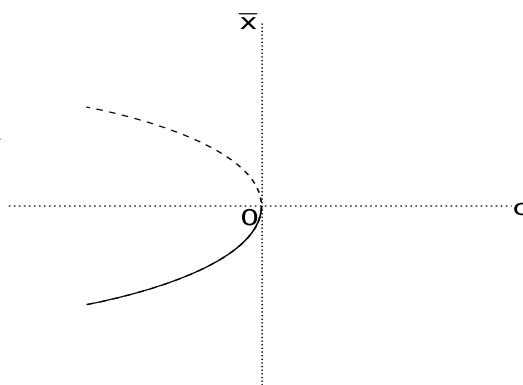


Pro skalární diferenciální rovnici $x' = f(x)$ umíme stanovit fázový portrét. Studium změn ve fázovém portrétu diferenciální rovnice kvůli změnám parametru se nazývá bifurkační teorie. Při dané hodnotě parametru se říká, že diferenciální rovnice má stabilní orbitovou strukturu, pokud se fázový portrét nemění při dostatečně malých změnách parametru. Hodnota parametru, pro kterou fázový portrét nemá stabilní orbitovou strukturu, se nazývá bifurkační hodnota a rovnici

se říká, že je v bifurkačním bodě. Z výše uvedeného rozboru je zřejmé, že rovnice (8) má stabilní orbitovou strukturu pro všechny hodnoty c , a že rovnice (9) má stabilní orbitovou strukturu pro libovolné $c \neq 0$, ale je v bifurkačním bodě pro $c = 0$. Výše popsané partikulární bifurkační chování rovnice (9) se nazývá bifurkace sedlo-uzel. Je ještě jiná velmi užitečná grafická metoda pro vykreslení některých důležitých dynamických vlastností v rovnicích $x' = F(c, x)$ závislých na parametru c . Tato metoda se sestává z kreslení křivek na (c, x) -plochu, kde křivky zobrazí ekvilibria pro každou hodnotu parametru. Specifičtěji, bod (c_0, x_0) leží na jedné z těchto křivek právě tehdy, když $F(c_0, x_0) = 0$. Kromě toho, k znázornění stabilních typů těchto ekvilibrií, se značí stabilní ekvilibria celistvými křivkami a nestabilní čárkovanými. Výsledný obrázek se nazývá bifurkační diagram. Například bifurkační diagram bifurkace sedlo-uzel v Příkladu 9, $x' = c + x^2$, je parabola $c = -x^2$ znázorněná v Obrázku 18.

Na Obrázku 18 jsou stabilní ekvilibria označena celistvou křivkou a nestabilní čárkovanou. (Této úmluvy se budeme držet i v dalších bifurkačních diagramech.)

Obrázek 18: Bifurkační diagram bifurkace sedlo-uzel.

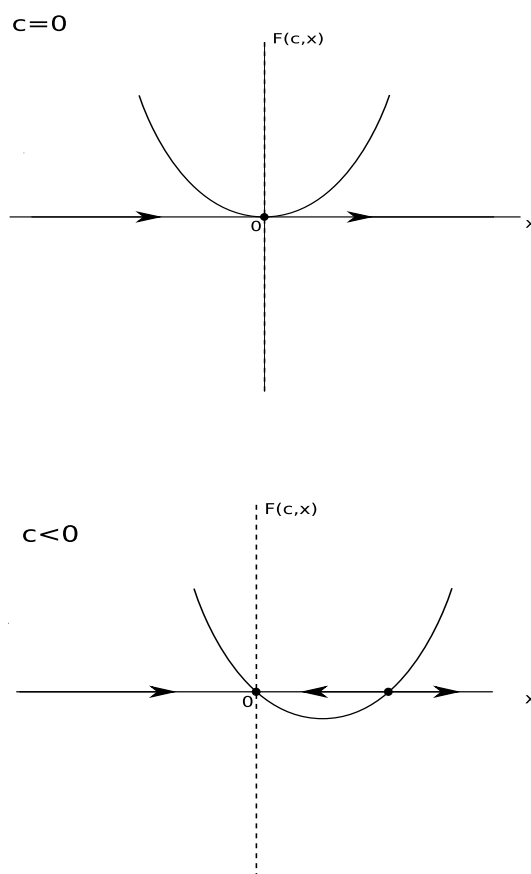


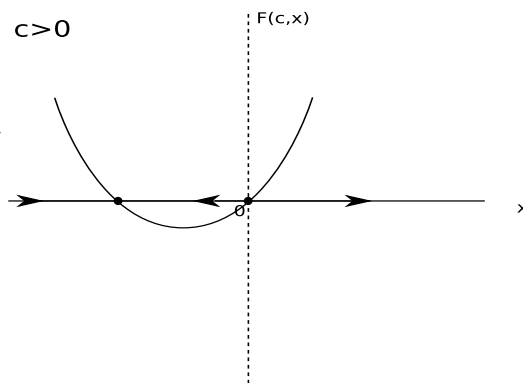
Příklad 1.5. *Transkritická bifurkace:* Uvažujme diferenciální rovnici obsahující reálný parametr c :

$$x' = cx + x^2, \quad (10)$$

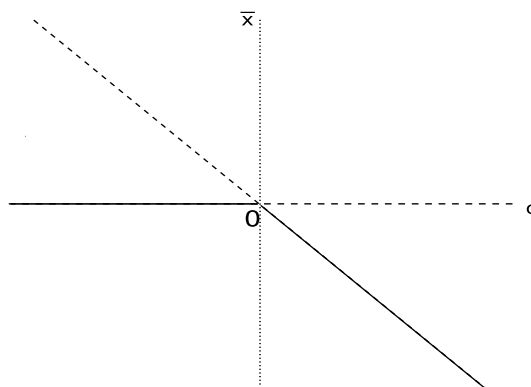
která je další poruchou rovnice (3). Je stále jednoduché určit fázový portrét rovnice (10) z grafu funkce $F(c, x) = cx + x^2$ jak je ukázáno na Obrázku 19. Pro každou hodnotu parametru c je počátek ekvilibriem. Pro $c < 0$ je počátek asymptoticky stabilní a existuje další ekvilibrium $\bar{x} = -c$, které je nestabilní. Hodnota parametru $c = 0$ je bifurkační hodnota, v které obě ekvilibria splynou v jedno v počátku, které je nehyperbolické nestabilní ekvilibrium. Pro $c > 0$ se počátek stává nestabilní, přenesením jeho stability na druhé ekvilibrium, $\bar{x} = -c$; viz obrázek 20.

Obrázek 19: Fázové portréty rovnice (10) pro různé hodnoty parametru c .





Obrázek 20: Bifurkační diagram transkritické bifurkace.

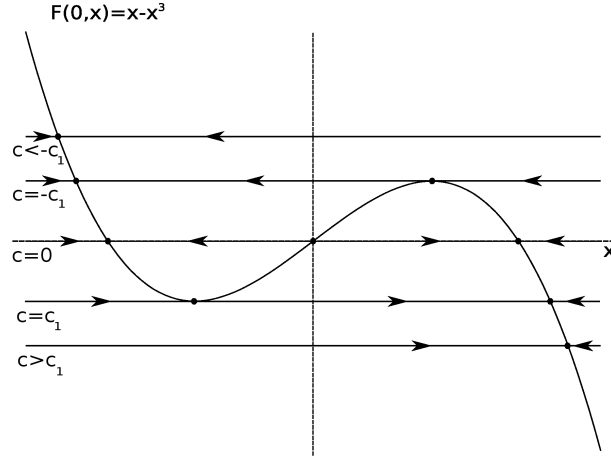


Příklad 1.6. *Hysterezní:* Uvažujme kubickou diferenciální rovnici obsahující reálný parametr c :

$$x' = c + x - x^3. \quad (11)$$

Proměnná c odpovídá vertikálnímu posunu osy x v grafu $F(c, x) = c + x - x^3$; viz. obrázek 21 pro fázové portréty rovnice (11). Pro $c = 0$ je rovnice (11) tvaru $x' = x - x^3$ a má stabilní orbitovou strukturu. Fázový portrét má stále stabilní orbitovou strukturu pro malé hodnoty parametru, to je, pro $-c_1 < c < c_1$, kde $c_1 = 2/3\sqrt{3}$ je hodnota lokálního maxima a $-c_1$ je hodnota lokálního minima funkce $F(0, x)$. Pro $c = -c_1$ nebo $c = c_1$ je rovnice v bifurkačním bodě. Pro hodnoty parametru $c < -c_1$ a $c > c_1$ má rovnice opět stabilní orbitovou strukturu. Bifurkační diagram rovnice (11) je ukázán na Obrázku 22.

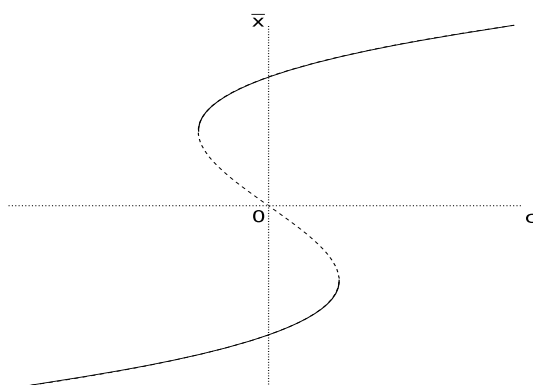
Obrázek 21: Fázové portréty rovnice (11) pro různé hodnoty parametru c .



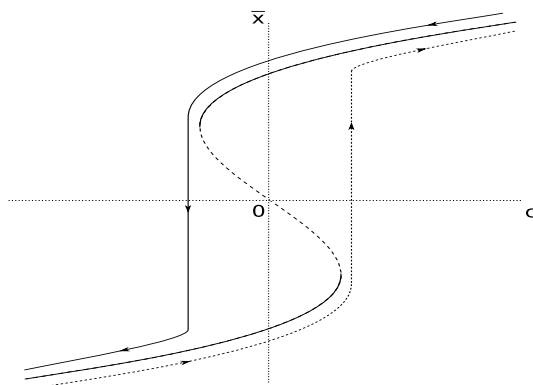
Kvůli jejímu častému výskytu v aplikacích, stojí za to vyšetřit dynamiku rovnice (11) trochu podrobněji. Předpokládejme, že diferenciální rovnice je model nějakého fyzikálního systému a parametr c je proměnlivá charakteristika modelu. Kdybychom spustili systém s dostatečně velkou zápornou hodnotou c , po dlouhé době, bez ohledu na počáteční podmínku x_0 , bude systém velmi blízko stabilního rovnovážného stavu na levém rameni grafu funkce $F(0, x) = x - x^3$. Nyní nechme spojitě růst hodnotu parametru c . Protože byl systém blízko stabilního stavu, když se začalo c měnit, zůstane blízko tohoto stabilního stavu pro malé změny c . Ve skutečnosti, jak roste parametr c , systém následuje stabilní ekvilibria nalevo až do $c = c_1$. V tomto bodě systém přeskočí na jiný stabilní rovnovážný stav na pravém rameni grafu funkce $F(0, x) = x - x^3$. Jak pokračuje růst parametru c , systém následuje stabilní ekvilibria napravo. Čárkovaná čára s šipkami na Obrázku 23 značí ekvilibria, které systém následuje, když c roste od dostatečně velké záporné hodnoty po dostatečně velkou kladnou hodnotu. Nyní, když necháme parametr c klesat z dostatečně velké kladné hodnoty, systém bude následovat ekvilibria na pravém rameni grafu až do $c = -c_1$, kde přeskočí na levé rameno. Celistvá čára s šipkami na Obrázku 23 značí ekvilibria, které systém následuje, když c klesá od dostatečně velké kladné hodnoty po dostatečně velkou zápornou hodnotu. Důležitý postřeh ohledně tohoto experimentu je, že

system prodělá skok ve dvou různých hodnotách parametru; mimoto, hodnota parametru, ve které se skok uskutečňuje je určena směrem, kterým se fyzikální parametry mění. Tento fenomén je označován jako hysterezní a část v Obrázku 23, která se podobá rovnoběžníku se nazývá hysterezní smyčka.

Obrázek 22: Bifurkační diagram hysterezní bifurkace.



Obrázek 23: Hysterezní smyčka.



2 Spojité populační modely

2.1 Exponenciální růst

V této kapitole bereme v úvahu populaci, ve které se každý jedinec vyvíjí nezávisle na ostatních. Při této situaci musí žít jednotlivci v neomezeném prostředí, kde není možná žádná forma konkurence. Pokud je populace malá, pak je stochastický model vhodnější, neboť díky šanci, že populace vymře, musí být tato možnost brána v úvahu. Nicméně deterministický model může poskytnout efektivní způsob získání dostatečného porozumění o dynamice populace, kdykoliv je populace dostatečně velká.

Velikost populace jednoho druhu v čase t budeme značit $x(t)$, kde se předpokládá, že x je všude diferencovatelná, neboli je hladká funkce proměnné t , kde $t \in \mathbb{R}_0^+$. Ačkoliv tento předpoklad je nereálný ve smyslu, že $x(t)$ je funkce jejímž oborem hodnot je podmnožina množiny celých čísel a tudíž, pokud není konstantní, není spojitá na nějakém intervalu, pro obyvatelstvo s velkým množstvím příslušníků předpoklad diferencovatelnosti poskytují rozumné aproximace. V mnoha biologických experimentech je často brána za $x(t)$ celková hmota jedinců populace, u které by se dalo očekávat, že ji lze přesněji popsat pomocí hladké funkce než velikost populace.

Míra růstu populace může být spočtena pokud známe porodnost, úmrtnost a rychlost migrace. Uzavřená populace nemá migraci ani do ani ven z populace, tudíž počet obyvatel se mění pouze kvůli porodům a úmrtím a míra změny populace je jednoduše rozdíl porodnosti a úmrtnosti. Stanovení přesného modelu vyžaduje jednoznačné předpoklady na porodnost a úmrtnost. V ideálním případě by tyto předpoklady byly zavedeny s cílem řešit konkrétní biologické otázky, jako například, za jakých podmínek povede vnitrodruhová konkurence (soutěž o hostitele nebo místa) k soužití?

Pro mikroorganismy reprodukcí se štěpením je rozumné předpokládat, že míra zrození nových organismů je úměrná k počtu přítomných organismů. V matematické terminologii tento předpoklad může být vyjádřen řečením, že jestliže je

v čase t velikost populace x , pak na krátkém časovém intervalu délky h od času t do času $(t + h)$ je počet porodů přibližně bhx pro nějakou konstantu b , značící míru porodnosti. Obdobně můžeme předpokládat, že počet úmrtí za stejný časový interval je přibližně μhx pro nějakou konstantu μ , značící míru úmrtnosti. Proto čistá změna ve velikosti populace od času t do času $(t + h)$, která je $x(t + h) - x(t)$, může být aproximována výrazem $[(bh - \mu h)]x(t)$. Celkem budeme předpokládat, že platí

$$x(t + h) - x(t) - (b - \mu)x(t)h = \rho(h), \quad (12)$$

přičemž $\lim_{h \rightarrow 0}(\rho(h)/h) = 0$. Dělením h dostaneme

$$\frac{[x(t + h) - x(t)]}{h} = (b - \mu)x(t) + \frac{\rho(h)}{h} \quad (13)$$

a přechodem k limitě pro $h \rightarrow 0$ dostaneme

$$\frac{dx(t)}{dt} = (b - \mu)x(t) \quad (14)$$

za předpokladu, že funkce $x(t)$ je diferencovatelná.

Pokud je čistá míra růstu přirozeně definována jako

$$r := b - \mu,$$

potom jiný způsob pohledu na tento model spočívá v pozorování, že pokud je velikost populace v čase t rovna $x(t)$, pak v dalším krátkém časovém intervalu délky h bude čistý přírůstek populace způsobený jedním organismem mít velikost rh . Poněvadž všichni jednotlivci jsou nezávislí (žádná konkurence v neomezeném prostředí), bude čistý přírůstek populace způsobený všemi $x(t)$ organismy $rhx(t)$ a tak se dostaneme znovu k diferenciální rovnici

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (15)$$

Tato diferenciální rovnice má obecné řešení tvaru $x(t) = ke^{rt}$ na $\mathbb{R}_0^+$, kde $k \in \mathbb{R}$ je libovolná konstanta; budeme-li popisovat populační dynamiku konkrétní populace je vhodné specifikovat počáteční velikost populace v čase $t = 0$, tedy

$$x(0) = x_0. \quad (16)$$

Jediné řešení počáteční úlohy (15), (16) na $\mathbb{R}_0^+$ si označíme

$$\varphi(t, x_0) = x_0 e^{rt},$$

kde $r > 0$ (nebo ekvivalentně $b > \mu$) implikuje, že velikost populace poroste neomezeně pro $t \rightarrow \infty$. Podobně předpoklad $r < 0$ (nebo $b < \mu$) implikuje, že velikost populace se bude blížit k nule pro $t \rightarrow \infty$.

Prognóza, že velikost populace za těchto podmínek poroste exponenciálně byla poprvé stanovena Malthusem (1798). Malthus předpovídal pohromu, protože zásoby jídla vůbec nemohly vzrůstat tak aby udržely krok s populačním růstem při kladné konstantě míry růstu na jednotlivce. Populace, které rostou exponenciálně jsou běžně pozorovány v přírodě. Nicméně jejich míra růstu má obvykle tendenci klesat, když velikost populace vzrůstá. Ve skutečnosti exponenciální růst nebo pokles může být považovaný za typicky lokální vlastnost. Jinými slovy, populační dynamika může být obvykle aproximována tímto jednoduchým modelem jen pro krátký časový interval; totiž dynamika populace může být lokálně dobře uchopena lineárními modely. Předpoklad, že rychlost růstu populace je úměrná její velikosti (lineární předpoklad), je obvykle nereálný na delších časových intervalech. Další podkapitola uvažuje nelineární předpoklady na míru růstu populace, což vede k naprosto odlišným kvalitativním prognózám.

2.2 Logistický populační model

Stejně jako předtím, velikost populace v čase $t \in \mathbb{R}_0^+$ označíme $x(t)$ (případně $\varphi(t, x_0)$ při dané počáteční velikosti populace $x(0) = x_0$) a dx/dt nebo $x'(t)$ značí míru změny velikosti populace. Budeme stále předpokládat, že míra populačního růstu závisí pouze na velikosti populace. Takový předpoklad se zdá být přijatelný pro jednoduché organismy jako jsou mikroorganismy. Pro komplikovanější organismy jako zvířata nebo lidi je to zřejmě přílišné zjednodušení, protože ignoruje vnitrodruhovou konkurenci o zdroje stejně jako jiné podstatné faktory včetně věkového složení (míra úmrtnosti může záviset na věku spíše než na hustotě populace, zatímco porodnost může záviset na velikosti dospělé populace spíše než

na velikosti celé populace). Mimoto musí být také uvažována možnost, že porodnost nebo úmrtnost mohou být ovlivněny velikostmi populací, které působí na studovanou populaci (konkurence, predace, symbióza). Efekty některých z těchto faktorů budeme uvažovat v podkapitole o sklizni v populačních modelech.

Zde studujeme modely, ve kterých míra růstu závisí pouze na velikosti populace, protože, navzdory jejich nedostatkům, tyto modely předpovídají kvalitativní chování mnoha reálných populací. Míra růstu na osobu, nebo na člena, je dána funkcí $x'(t)/x(t)$. V předchozí podkapitole se předpokládalo, že celková míra růstu je úměrná velikosti populace (lineární model) nebo, ekvivalentně, jsme brali konstantní míru růstu na osobu. V této podkapitole se uvažuje, že míra růstu na osobu s rostoucí populací klesá.

Nejjednodušší populační model, ve kterém je míra růstu na osobu klesající funkcí velikosti populace, je $\lambda - ax$. Tento předpoklad vede k logistické diferenciální rovnici

$$x' = x(\lambda - ax),$$

poprvé zavedenou Verhulstem (1838) a později dále studovanou R. Pearlem a L. J. Reedem (1920). Tato rovnice je obvykle zapisovaná ve tvaru

$$x' = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (17)$$

s parametry $r = \lambda$, $K = \lambda/a$. Parametry r a K , předpokládáme kladné, protože pak mají biologický význam. Vidíme, že $x' \approx rx$, když je x dostatečně malé, a že $x' \approx 0$, když je x blízko K . Jinými slovy, když je x malé, populace prodělává exponenciální růst, zatímco když je x blízko K , populace se moc nemění.

Předpokládejme $0 < x \neq K$. Separace proměnných nám dovoluje přepsat rovnici (17) na rovnici

$$\frac{dx}{x(K-x)} = \frac{r}{K} dt. \quad (18)$$

Neboť při použití parciálních zlomků platí

$$\frac{1}{x(K-x)} = \frac{1}{K} \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x} \right),$$

můžeme rovnici (18) jednoduše integrovat:

$$\begin{aligned}\int \frac{dx}{x(K-x)} &= \int \frac{r}{K} dt, \\ \frac{1}{K} \left(\int \frac{dx}{x} + \int \frac{dx}{K-x} \right) &= \frac{r}{K} \int dt + c, \\ \frac{1}{K} (\ln x - \ln|K-x|) &= \frac{r}{K} t + c,\end{aligned}$$

kde c je integrační konstanta.

Jestliže je počáteční velikost populace $x(0) = x_0$ taková, že $0 < x_0 < K$, pak z Věty o existenci a jednoznačnosti z kapitoly o dynamických systémech plyne, že $0 < x = \varphi(t, x_0) < K$ pro každé $t \geq 0$. Dostaneme tedy rovnici

$$\frac{1}{K} (\ln x - \ln(K-x)) = \frac{r}{K} t + c,$$

Pak dosazení počáteční podmínky (16) dá

$$c = \frac{1}{K} (\ln x_0 - \ln(K-x_0)).$$

Nyní máme

$$\begin{aligned}\frac{1}{K} (\ln x - \ln(K-x)) &= \frac{r}{K} t + \frac{1}{K} (\ln x_0 - \ln(K-x_0)), \\ \ln(x(K-x_0)) &= rt + \ln(x_0(K-x)),\end{aligned}$$

z čehož plyne rovnost

$$x(K-x_0) = x_0(K-x)e^{rt}. \quad (19)$$

Jestliže je počáteční velikost populace $x(0) = x_0$ taková, že $x_0 > K$, pak opět z Věty 1.1 plyne, že $x = \varphi(t, x_0) > K$ pro každé $t \geq 0$. Dostaneme tedy rovnici

$$\frac{1}{K} (\ln x - \ln(x-K)) = \frac{r}{K} t + c,$$

Pak dosazení počáteční podmínky (16) dá

$$c = \frac{1}{K} (\ln x_0 - \ln(x_0-K)).$$

Nyní máme

$$\begin{aligned}\frac{1}{K}(\ln x - \ln(x - K)) &= \frac{r}{K}t + \frac{1}{K}(\ln x_0 - \ln(x_0 - K)), \\ \ln(x(x_0 - K)) &= rt + \ln(x_0(x - K)),\end{aligned}$$

z čehož plyne rovnost

$$x(x_0 - K) = x_0(x - K)e^{rt}. \quad (20)$$

Neboť jsou rovnice (19) a (20) ekvivalentní, tak za předpokladu $0 < x_0 \neq K$ dále platí

$$\begin{aligned}x(K - x_0) &= Kx_0e^{rt} - xx_0e^{rt}, \\ x(K - x_0 + x_0e^{rt}) &= Kx_0e^{rt}\end{aligned}$$

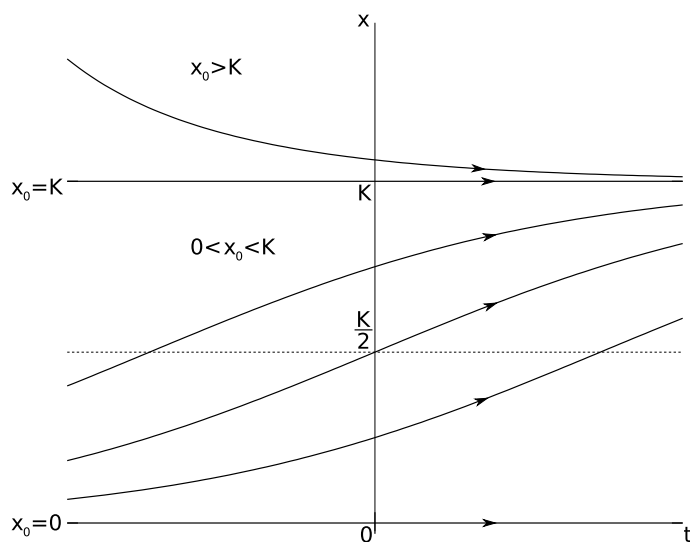
a nakonec

$$\varphi(t, x_0) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}} = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}. \quad (21)$$

Vzorec (21) pro řešení logistické počáteční úlohy ukazuje, že velikost populace $\varphi(t, x_0)$ se blíží k limitě K pro $t \rightarrow \infty$, pokud $x_0 > 0$. Hodnota K se nazývá úživnost populace, protože představuje velikost populace, kterou disponibilní zdroje mohou stále živit. Hodnota r se nazývá vlastní míra růstu, protože představuje míru růstu na jednotlivce, dosaženou, pokud byla velikost populace dostatečně malá k zajištění bezvýznamného omezení zdrojů. Logistický model předpovídá rychlý počáteční růst pro $0 < x_0 < K$ a poté s rostoucím časem klesání míry růstu tak, že se velikost populace bude blížit k limitě. (Obrázek 24). Toto chování je ve shodě s pozorovaným chováním mnoha populací a z toho důvodu je logistický model často užíván jako prostředek k popsání velikosti populace.

Často je vhodné pracovat s modifikací logistického modelu založené na specifických předpokladech o zdrojích, na kterých populace závisí. Nechť C označuje koncentraci živin a předpokládejme, že míra růstu na jedince, r , je úměrná C ,

Obrázek 24: Řešení logistické rovnice.



to je, $r = aC$ pro nějakou konstantu a . Předpokládejme dále, že začneme s pevnou koncentrací $C(0)$ živin, a že spotřeba jednotky živiny produkuje b jednotek velikosti populace. Pak se velikost populace řídí rovnicemi

$$x' = aCx \quad (22)$$

a

$$\frac{1}{b}x' = -C'. \quad (23)$$

Integrace (23) vzhledem k t dává

$$C = -\frac{1}{b}x + k$$

a substituce $x = x_0$, $C = C(0)$ pro $t = 0$ nám umožní vypočítat integrační konstantu k

$$k = C(0) + \frac{x_0}{b}.$$

Nyní z (22) dostáváme

$$x' = ax \left(k - \frac{1}{b}x \right) = akx \left(1 - \frac{x}{bk} \right)$$

a toto je logistická diferenciální rovnice s vlastní mírou růstu ak a úživností bk .

2.3 Kvalitativní analýza

Při užití logistického modelu v praxi se normálně předpokládá, že populace je vskutku popsána logistickým modelem a potom se zkouší zvolit parametry r a K a počáteční velikost populace x_0 tak, aby to co nejlépe odpovídalo experimentálním datům. Je důležité si pamatovat, že jsou proto hodnoty r , K a x_0 zatížené chybou. Nicméně chyby v r a x_0 neovlivní naši předpověď maximální velikosti populace K . Budeme požadovat stabilitu libovolného řešení, kterému připíšeme biologický význam; jestliže malá porucha může způsobit velkou změnu v řešení není rozumné považovat řešení za významné.

Také je důležité pamatovat, že logistický model je předpokládaná forma, ne důsledek základních zákonů. Budeme chtít brát v úvahu širší třídy modelů a vyšetřit vlastnosti, které jsou platné pro tyto širší třídy spíše než ty vlastnosti, které závisí na specifikách logistického modelu. Vlastnosti, která platí pro velkou třídu modelů, se říká robustní, což znamená, že je pravděpodobnější, že má biologický význam.

Informace, kterou jsme odvodili o chování řešení logistického modelu, byla získána z explicitního řešení separací proměnných. Robustní vlastnosti budeme odvozovat kvalitativním studiem diferenciální rovnice pomocí teorie dynamických systémů uvedené v Kapitole 1.

Sestavíme fázový portrét logistické rovnice. Derivace řešení $x(t)$ v bodě $(t, x(t))$ je pravá strana logistické rovnice

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (24)$$

Označme si ji jako funkci f proměnné x .

Funkce f je tvaru

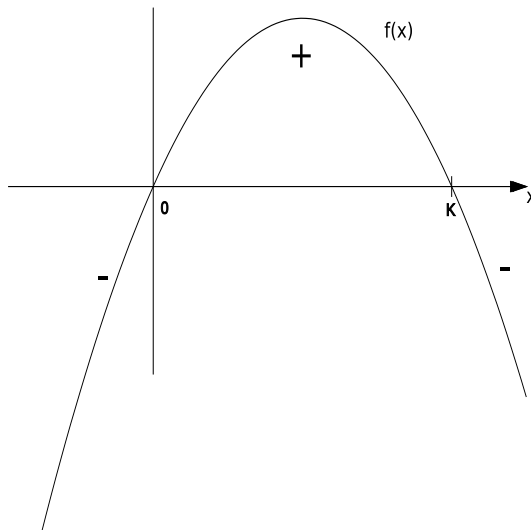
$$f(x) := rx \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

kde r a K jsou pevně zvolené parametry.

Najdeme nulové body (ekvilibria) této funkce:

$$x = 0, x = K.$$

Obrázek 25: Graf funkce $f(x) := rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ s pevně zvolenými parametry r a K .



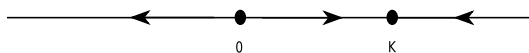
Potom fázový portrét logistické rovnice se skládá z orbit:

$$(-\infty, 0), \{0\}, (0, K), \{K\}, (K, \infty).$$

Orbity, které jsou intervaly, odpovídají nekonstantním řešením, které rostou, pokud je f na příslušné orbitě kladná a klesají, pokud je f na příslušné orbitě záporná. Orbitu $(-\infty, 0)$ ignorujeme, protože nemá biologický význam.

Jednobodové orbity odpovídají kritickým bodům, a tedy konstantním řešením rovnice (24).

Obrázek 26: Fázový portrét logistické rovnice.



Derivování logistické rovnice vzhledem k t dává

$$\frac{d^2x}{dt^2} = \frac{d}{dx}rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{2x}{K}\right) \frac{dx}{dt} = r^2x \left(1 - \frac{2x}{K}\right) \left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Z toho odvodíme, že d^2x/dt^2 mění znaménko, když x protíná horizontálu $x = K/2$ a tak, že řešení, které protíná tuto přímku, má inflexní bod v průsečíku. Křivky řešení musí vypadat jak je ukázané na Obrázku 24.

Platí

$$f'(x) = r \left(1 - \frac{2x}{K} \right),$$

a tedy po dosazení ekvilibrií dostaneme, že

$$f'(0) = r > 0$$

a

$$f'(K) = -r < 0.$$

Z Důsledku 1.1 plyne, že ekvilibrium v bodě $x = 0$ je nestabilní a ekvilibrium v bodě $x = K$ je asymptoticky stabilní.

Z Věty 1.3 plyne, že pokud je $\varphi(t, x_0)$ libovolné řešení rovnice (24) na $\mathbb{R}_0^+$ s počáteční podmínkou x_0 ležící v intervalu $(0, K)$, pak $\varphi(t, x_0)$ monotónně roste k ekvilibriu v bodě $x = K$. Pokud je s počáteční podmínkou x_0 ležící v intervalu $(K, +\infty)$, pak $\varphi(t, x_0)$ monotónně klesá k ekvilibriu v bodě $x = K$.

Tudíž vidíme, že každé nezáporné řešení kromě konstantního řešení $x \equiv 0$ se blíží ke K pro $t \rightarrow \infty$ a získali jsme tyto informace bez explicitního řešení diferenciální rovnice.

Jak jsme uvedli v Kapitole 1, stabilita zhruba znamená, že malá změna počáteční hodnoty přinese jen malý vliv na řešení a tato podmínka je přirozený požadavek pro ekvilibrium, jenž má být biologicky významné. Je možné, aby systémy měly ekvilibria, pro která platí, že se všechna řešení začínající dostatečně blízko ekvilibria blíží směrem k ekvilibriu, ale až poté, co putují pryč od ekvilibria. Takové ekvilibrium by nebylo stabilní, ale naše definice asymptotické stability požaduje stabilitu tak, aby vyloučila tuto možnost. V biologických aplikacích budeme obvykle požadovat asymptotickou stabilitu spíše než stabilitu, jak protože asymptotická stabilita může být stanovena z linearizace, zatímco stabilita nemůže, tak protože asymptoticky stabilní ekvilibrium není silně narušené odchylkami diferenciální rovnice.

2.4 Sklizeň v populačních modelech

Chceme studovat vliv odstraňování členů populace stanovenou mírou na populační model. Jestliže populace modelovaná diferenciální rovnicí

$$x' = f(x)$$

podléhá sklizni o míře $h(t)$ členů za jednotku času pro nějakou danou funkci $h(t)$, pak sklízená populace je modelovaná diferenciální rovnicí

$$x' = f(x) - h(t).$$

2.4.1 Sklizeň s konstantním výnosem

Jestliže je funkce $h(t)$ identicky rovna konstantě H , kde $H \geq 0$ a členové populace jsou odstraňováni konstantní mírou H za jednotku času, nazývanou konstantním výnosem, pak je model tvaru

$$x' = f(x) - H.$$

Tomuto typu sklizně se říká sklizeň o konstantní míře nebo sklizeň s konstantním výnosem. Nastává, když je stanovená kvóta (například skrz povolení jako v sezónách lovu jelenů v mnoha státech, nebo dohodou jak se někdy vyskytuje ve vel-rybaření).

Ekvilibria tohoto modelu se naleznou řešením rovnice $f(x) - H = 0$, to je, nalezením hodnot $\bar{x}$ proměnné x , ve kterých se protínají růstová křivka $y = f(x)$ a sklizňová křivka $y = H$. Z Definice 1.9 vyplývá, že ekvilibrium $\bar{x}$ je hyperbolické, jestliže platí

$$(f(x) - H)'_{x=\bar{x}} = f'(\bar{x}) \neq 0.$$

Z Důsledku 1.1 dále vyplývá že ekvilibrium $\bar{x}$ je asymptoticky stabilní, jestliže platí

$$(f(x) - H)'_{x=\bar{x}} = f'(\bar{x}) < 0,$$

to je, když v takovém průsečíku růstová křivka protíná sklizňovou shora dolů pro rostoucí x . (Obrázek 27)

Jestliže se populace řídí logistickou rovnicí, je

$$f(x) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

a model se sklízením je tvaru

$$x' = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - H. \quad (25)$$

S měnícím se parametrem H v tomto případě nastane bifurkace sedlo-uzel. Ekvilibria rovnice (25) nalezneme řešením rovnice $rx(1 - x/K) - H = 0$, která po úpravě dává kvadratickou rovnici

$$x^2 - Kx + \frac{KH}{r} = 0.$$

Diskriminant této rovnice je $D = K^2 - 4HK/r$.

Pro $D > 0$, neboli

$$H < \frac{rK}{4},$$

jsou dvě ekvilibria,

$$x_L = \frac{K - \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2} \quad \text{a} \quad x_U = \frac{K + \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}.$$

Pokud je $D < 0$, neboli $H > rK/4$, jsou oba kořeny komplexní, $x'(t) < 0$ pro všechna x a každé řešení havaruje, dosažením nuly v konečném čase. Jestliže řešení dosáhne nuly v konečném čase, považujeme systém za zhroucený.

Jestliže platí $0 \leq H < rK/4$, pak, pro $H \rightarrow rK/4$, x_L roste od 0 po $K/2$ a x_U klesá od K po $K/2$.

Neboť derivace funkce $f(x)$ je v tomto případě tvaru

$$f'(x) = \left[rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)\right]' = r\left(1 - \frac{2}{K}x\right), \quad (26)$$

je ekvilibrium logistické rovnice hyperbolické, pokud je různé od $K/2$. Pro $x = K/2$ je funkce $f'(x)$ rovna nule a tudíž je ekvilibrium v tomto bodě nehyperbolické. Dále ze vztahu (26) plyne ekvivalence

$$f'(x) < 0 \quad \Longleftrightarrow \quad x > \frac{K}{2}.$$

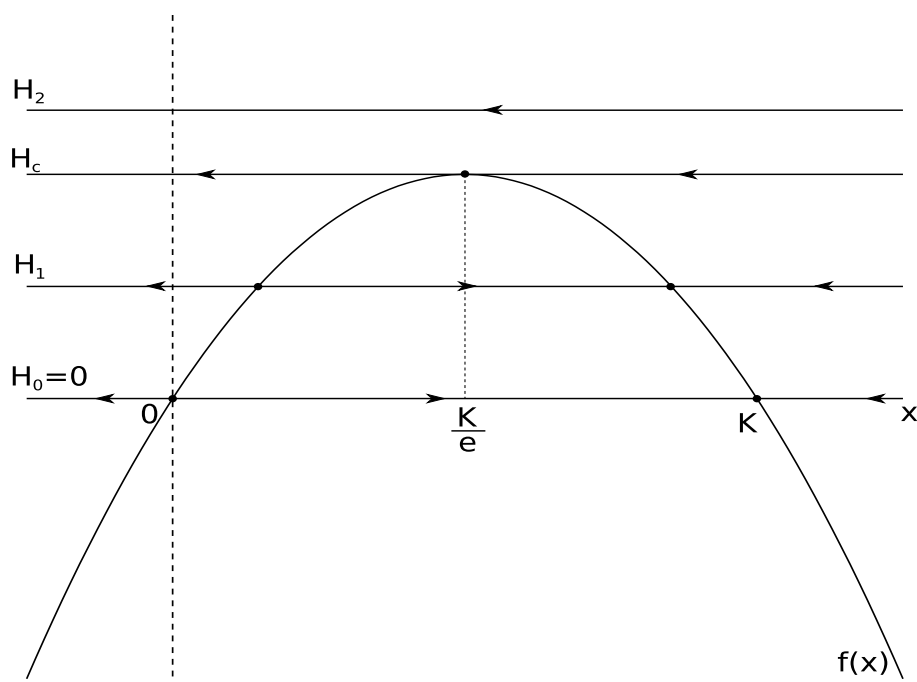
Ekvilibrium rovnice (25) je proto asymptoticky stabilní, jestliže je větší než $K/2$. Tedy pro $H < H_c$ je ekvilibrium x_L vždy hyperbolické a nestabilní a ekvilibrium x_U je vždy hyperbolické a asymptoticky stabilní.

Když H dosáhne bifurkační hodnoty (maximální udržitelná míra sklizně), která je

$$H_c = \frac{rK}{4}$$

dochází k bifurkaci – obě ekvilibria splynou v jedno nehyperbolické jednostranně nestabilní ekvilibrium v bodě $x = K/2$. Pro $H < H_c$ směřuje velikost populace k rovnovážné velikosti, která se blíží ke $K/2$ pro $H \rightarrow H_c$ (za předpokladu, že počáteční velikost populace je nejméně x_L), ale pro $H > H_c$ vyjde $x' = f(x) - H$ záporné pro libovolnou hodnotu x a velikost populace klesá a dosáhne nuly v konečném čase pro libovolnou počáteční velikost populace. Biologické důsledky jsou pro modelovanou populaci katastrofické. [Brauer a Sánchez (1975)].

Obrázek 27: Fázové portréty logistické rovnice při sklizni s konstantním výnosem.



Z Obrázku 27 je zřejmé, že pokud $H > \max f(x)$, pak neexistuje ekvilibrium, a že maximální udržitelná míra sklizně H_c , při které obě ekvilibria splynou a rozplynou se, je $\max f(x)$.

Na Obrázku 27 máme fázové portréty rovnice (25). Křivka $f(x)$ je grafem pravé strany logistické rovnice $x' = rx(1 - x/K)$. Necháme ji fixovanou a osu x vertikálně posouváme o H . Orbity řešení rovnice (25) pro danou hodnotu H leží vždy na grafu funkce $y = H$. Ekvilibria jsou jeho průsečíky s křivkou $f(x)$ a šipky na zbylých orbitách ukazují pohyb řešení na orbitě pro rostoucí t . Zvolili jsme za H hodnoty H_0 , H_1 , H_c a H_2 takové, že $0 = H_0 < H_1 < rK/4 = H_c < H_2$.

2.4.2 Sklizeň s konstantním úsilím

Pokud je funkce $h(t)$ lineární funkcí velikosti populace $h(t) = Ex(t)$, kde $E \geq 0$ pak je model tvaru

$$x' = f(x) - Ex$$

Tento typ sklizně se nazývá proporcionální nebo sklizeň s konstantním úsilím. Nastává v modelování rybaření, kde se často předpokládá, že x , což je počet ryb chycených za jednotku času, je úměrné k E , což je úsilí vložené do rybolovu. Toto rybářské úsilí může být měřeno, například, počtem lodí rybařících v daném čase. Předpoklad, že úlovek je úměrný k úsilí, může být zpochybňován na základě toho, že více úsilí na rybolov může být nutno, pokud je rybí populace velmi malá, ale zdá se být rozumným předpokladem pro mnoho aktuálních rybaření.

Jestliže se populace řídí logistickým modelem, pak sklizňový model je

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex =: G(x). \quad (27)$$

S měnícím se parametrem E v tomto případě nastane transkritická bifurkace. Pro $E \neq r$ existují dvě ekvilibria, jedno je v bodě

$$x = 0$$

a druhé nalezneme řešením rovnice $r(1 - x/K) - E = 0$ a značíme ho

$$\bar{x}(E) = \frac{K(r - E)}{r}.$$

Derivujme pravou stranu rovnice (27) podle proměnné x . Dostaneme

$$G'(x) = \left[rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - Ex \right]' = r \left(1 - \frac{2x}{K} \right) - E.$$

Dosazením ekvibrií dostaneme $G'(0) = r - E$ a $G'(\bar{x}(E)) = E - r$. Z Důsledku 1.1 je vidět, že ekvilibrium v $x = 0$ je nestabilní pro $E < r$ a asymptoticky stabilní pro $E > r$ a ekvilibrium v $\bar{x}(E)$ je asymptoticky stabilní pro $E < r$ a nestabilní pro $E > r$. Neboť je ekvilibrium v bodě $\bar{x}(E)$ pro $E > r$ záporné, nemá biologický smysl a neuvažujeme ho.

Jak úsilí roste od nuly k r , ekvilibrium v bodě $\bar{x}(E)$ klesá od K k nule. Hodnota parametru $E = r$ je bifurkační hodnota, sklizňový model je tvaru

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{rx^2}{K}, \quad (28)$$

a tedy $x = 0$ je jediné ekvilibrium. Neboť v tomto případě platí $G'(0) = E - E = 0$, je toto ekvilibrium nehyperbolické. Protože na orbitě $(0, \infty)$ je funkce $G(x)$ záporná, odpovídá tato orbita řešením diferenciální rovnice (28), která klesají k nule s rostoucím t .

Pro dané úsilí E je výnos

$$Y(E) := E\bar{x}(E) = KE - \frac{KE^2}{r}.$$

Derivujme výnos podle úsilí:

$$\frac{dY(E)}{dE} = K - 2\frac{KE}{r}.$$

Položme derivaci rovnou nule a najdeme úsilí E_{max} , pro které je výnos maximální. Spočítáme, že pro úsilí $E_{max} = r/2$ s $\bar{x}(E) = K/2$ dosáhne výnos maximální

hodnoty $rK/4$; zvýšení úsilí nad $r/2$ je kontraproduktivní, protože to snižuje výnos.

Pro obecný model $x' = f(x) - Ex$ se ekvilibria naleznou řešením rovnice

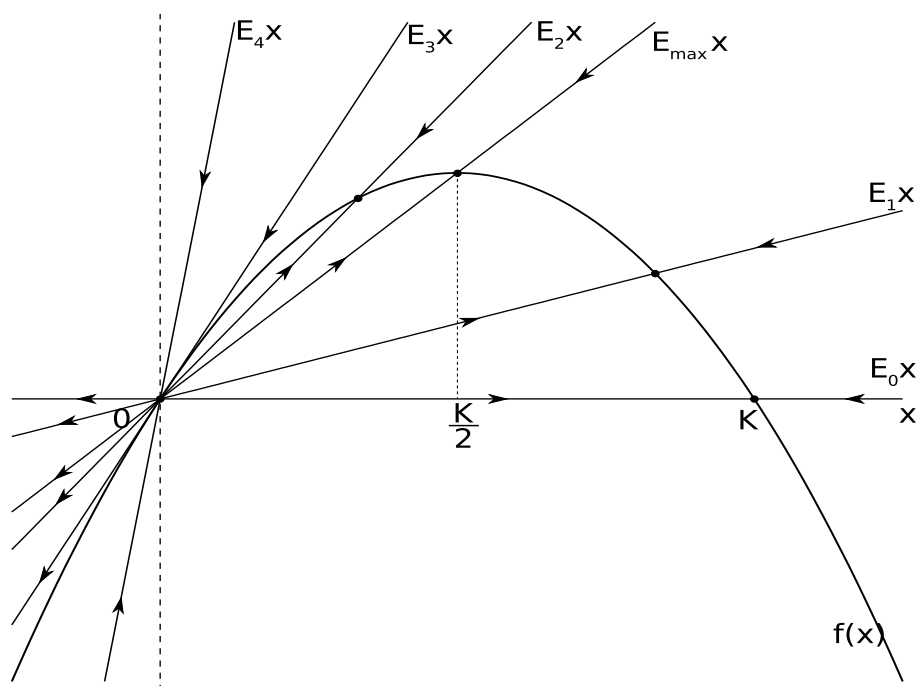
$$f(x) - Ex = 0,$$

to je, nalezením hodnot $\bar{x}(E)$ proměnné x , kde se protínají růstová křivka $y = f(x)$ a sklizňová křivka $y = Ex$. Ekvilibrium je asymptoticky stabilní, jestliže

$$(f(x) - Ex)'_{x=\bar{x}} = f'(\bar{x}) - E < 0,$$

to je, jestliže v takovém průsečíku růstová křivka protíná sklizňovou shora dolů pro rostoucí x . Jestliže $f(0) = 0$, pak $x = 0$ je ekvilibrium, které je nestabilní, kromě případu, kdy $x = 0$ je jediné ekvilibrium.

Obrázek 28: Fázové portréty logistické rovnice při sklizni s konstantním úsilím.



Na Obrázku 28 jsme nechali fixovanou křivku $g(x)$, která je grafem pravé strany logistické rovnice $x' = rx(1 - x/K)$, a místo osy x bereme přímku $y = Ex$.

Orbity řešení rovnice (35) pro danou hodnotu E leží vždy na grafu funkce $y = Ex$. Ekvilibria jsou jeho průsečíky s křivkou $f(x)$ a šipky na zbylých orbitách ukazují pohyb řešení na orbitě pro rostoucí t . Zvolili jsme za E hodnoty $E_0, E_1, E_{max}, E_2, E_3$ a E_4 takové, že $0 = E_0 < E_1 < r/2 = E_{max} < E_2 < r = E_3 < E_4$.

2.5 Porovnání jednotlivých rovnic

Za účelem porovnání různých diferenciálních rovnic v časově nezávislých případech, je píšeme v příslušných tvarech, které zobrazují úživnost, kterou značíme K . Další parametr, tedy r , značí přibližnou míru růstu populace na osobu, když je populace dostatečně malá.

$$\begin{aligned} x' &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right), & (\text{Verhulst, logistická}), \\ x' &= rx \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\theta\right), \text{ kde } \theta > 0 & (\text{Bernoulli}), \\ x' &= rx \frac{K - x}{K + \alpha x}, & \text{ kde } \alpha \geq 0 \text{ (Smith, Beverton-Holt)}, \\ x' &= rx \frac{e^{\gamma(1-x/K)} - 1}{e^\gamma - 1}, & \text{ kde } \gamma \geq 0 \text{ (Ricker)}, \\ x' &= rx \ln \frac{K}{x}, & (\text{Gompertz}). \end{aligned}$$

Verhulstova rovnice je speciální případ Bernoulliho rovnice s $\theta = 1$, a mezní případ Smithovy rovnice s $\alpha = 0$ a Rickerovy rovnice s $\gamma \rightarrow 0$. Řešení těchto rovnic vykazují esovitý růst, často nazývaný sigmoidní růst. Rostou z jednoho rovnovážného stavu, $x = 0$, do dalšího, $x = K$, první konvexním a pak konkávním způsobem. Ve všech jiných příkladech se vytratila symetrie Verhulstovy rovnice; zejména inflexní bod již není v $x = K/2$. Jen Bernoulliho rovnice je dostatečně flexibilní, aby měla inflexní bod jak v $x > K/2$, tak v bodě $x < K/2$. V rovnicích Smithe, Rickera a Gompertze je inflexní bod v $x < K/2$. Toto jsou obecné vlastnosti, které nezávisí na konkrétních výběrech parametrů.

Gompertzova rovnice je limitním případem rovnice

$$x' = \frac{rx}{\theta} \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\theta\right),$$

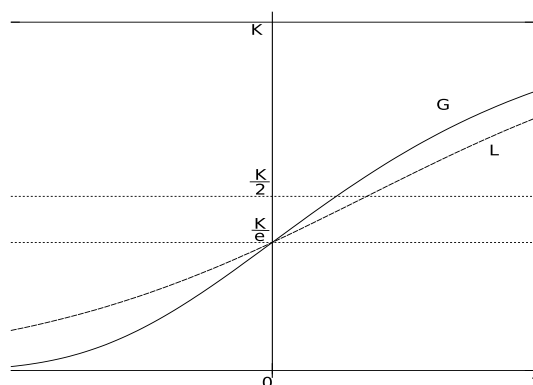
kde parametr $\theta > 0$. Pro $\theta = 1$ tato rovnice dává logistickou populační rovnici. Za použití L'Hospitalova pravidla vypočteme limitu pravé strany této rovnice pro θ blížící se k nule zprava:

$$\lim_{\theta \rightarrow 0^+} \frac{rx}{\theta} \left(1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\theta \right) = rx \lim_{\theta \rightarrow 0^+} \frac{\left[1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\theta \right]'}{[\theta]'} = rx \lim_{\theta \rightarrow 0^+} \frac{-\left(\frac{x}{K} \right)^\theta \ln \frac{x}{K}}{1} = rx \ln \frac{K}{x},$$

což je pravá strana Gompertzovy populační rovnice.

Na Obrázku 29 je srovnání grafu řešení logistické rovnice a grafu řešení Gompertzovy rovnice. Řešení jsme zvolili tak, že pro obě platí $x(0) = K/e$.

Obrázek 29: Graf řešení logistické rovnice (označený "L") a Gompertzovy rovnice (označený "G").



2.6 Gompertzův populační model

Gompertzova rovnice je tvaru

$$x'(t) = rx(t) \ln \frac{K}{x(t)} \quad (29)$$

s konstantami $r, K > 0$, kde K značí úživnost populace a r značí přibližnou míru růstu populace na osobu, když je populace dostatečně malá. Tato rovnice sahá až ke Gompertzovi (1825), nezapadá do základních rovnovážných rovnic populační dynamiky. Je velmi úspěšná pro vhodná data nádorového bujení, s $x(t)$ reprezentujícím počet nádorových buněk v čase t . Uvažujme onkologické pacienty, kteří

jsou na počátku podrobeni nějakému léčebnému zákroku (operaci), který však nemusel odstranit všechny rakovinné buňky. Riziko úmrtí je úměrné rychlosti množení zbylých rakovinných buněk (recidiva nebo metastázy). Dostatečně jednoduchý a přitom adekvátní model růstu rakovinných buněk je Gompertzova křivka, tedy graf řešení počáteční úlohy Gompertzovy rovnice (29) s počáteční podmínkou

$$x(0) = x_0. \quad (30)$$

Gompertzovu rovnici (29) s počáteční podmínkou (30) můžeme dodefinovat pro případ, že bude počáteční velikost populace rovna nule, tedy $x_0 = 0$. Limita pravé strany Gompertzovy rovnice pro $x \rightarrow 0^+$ je

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} rx \ln \frac{K}{x} = \lim_{x \rightarrow 0^+} rx \ln K - \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{\ln x}{\frac{1}{x}} = - \lim_{x \rightarrow 0^+} \frac{\frac{1}{x}}{-\frac{1}{x^2}} = \lim_{x \rightarrow 0^+} x = 0.$$

Míru růstu nulové populace v Gompertzově modelu s počáteční podmínkou (30) spojitě dodefinujeme jako rovnou nule, neboli

$$x'(t) \equiv 0, \text{ pokud } x_0 = 0.$$

Nulová populace tedy nebude růst ani klesat, což biologicky dává smysl.

Gompertzova křivka nalézá uplatnění nejen v biologii, ale i v ekonomii. Využívá se například ke znázornění průběhu zájmu o nový výrobek. Po zahájení výroby stoupá zájem nejdříve pomalu, pak prudce zrychluje a za inflexním bodem se opět zpomalí a asymptoticky se blíží k ekvilibriu.

Podobně můžeme pomocí Gompertzovy křivky analyzovat rozvoj služeb, dopravy, výnosů v zemědělství, vývoz určitého produktu, vhodným způsobem charakterizuje i množství výrobků v užívání.

Úloha (29), (30) může být řešena explicitně. Pro $x_0 = 0$ je $x' \equiv 0$ a řešení této úlohy na $\mathbb{R}_0^+$ je $\varphi(t, 0) \equiv 0$. Dosazením do (29) nám vyjde, že pro $x_0 = K$ také platí $x' \equiv 0$ a řešení této úlohy na $\mathbb{R}_0^+$ je $\varphi(t) \equiv K$. Předpokládejme, že platí $0 < x_0 \neq K$ a označme $x(t) := \varphi(t, x_0)$. Nechť

$$y := \ln \frac{x}{K} = \ln x - \ln K.$$

Pak derivací podle t a dosazením za x' máme

$$y' = \frac{x'}{x} = r \ln \frac{K}{x} = -r \ln \frac{x}{K} = -ry.$$

Separací proměnných dostaneme rovnici

$$\frac{dy}{y} = -r dt.$$

Integrací pak získáme rovnici

$$\ln|y| = -rt + c$$

a

$$\ln \left| \ln \frac{x}{K} \right| = c - rt,$$

kde $c \in \mathbb{R}$ je integrační konstanta. Dosazením počáteční podmínky $x(0) = x_0$ do poslední rovnice dostaneme vztah

$$c = \ln \left| \ln \frac{x_0}{K} \right|.$$

Pro $x_0 > K$ platí $x_0 = Ke^{e^c}$, dále z Věty o existenci a jednoznačnosti z Kapitoly 1 platí $x(t) = \varphi(t, x_0) > K$ pro každé $t \in \mathbb{R}_0^+$, tudíž platí rovnost

$$\frac{x}{K} = e^{e^c e^{-rt}}.$$

Pro $0 < x_0 < K$ platí $x_0 = Ke^{-e^c}$, dále z věty o existenci a jednoznačnosti z Kapitoly 1 platí $0 < x(t) = \varphi(t, x_0) < K$ pro každé $t \in \mathbb{R}_0^+$, tudíž platí rovnost

$$\frac{x}{K} = e^{-e^c e^{-rt}}.$$

Dosazením x_0 získáme řešení počáteční úlohy Gompertzovy rovnice na $\mathbb{R}_0^+$ s počáteční podmínkou $0 < x_0 \neq K$:

$$\varphi(t, x_0) = K \left(\frac{x_0}{K} \right)^{e^{-rt}}. \quad (31)$$

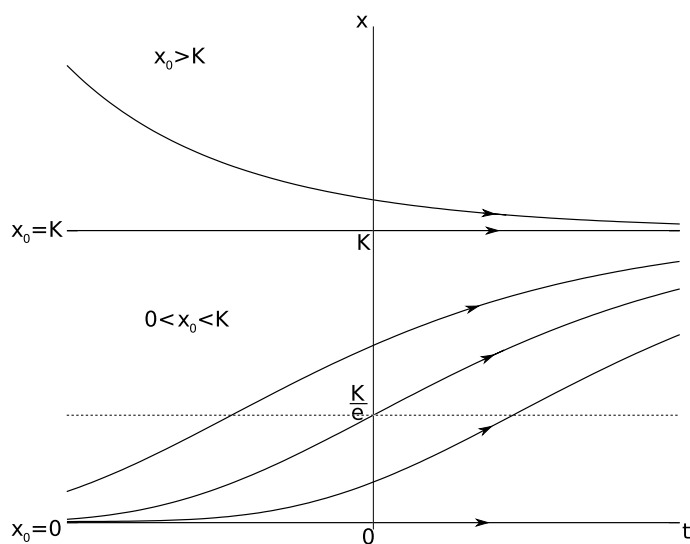
Vidíme, že tato rovnice platí i pro počáteční podmínku $x_0 = 0$ a $x_0 = K$, a tudíž je to řešení počáteční úlohy Gompertzovy rovnice na $\mathbb{R}_0^+$ pro libovolnou počáteční podmínku $x_0 \in [0, \infty)$. Z této rovnice vidíme, že pro libovolné x_0 z intervalu $(0, +\infty)$ platí $\lim_{t \rightarrow \infty} \varphi(t, x_0) = K$.

Derivování Gompertzovy rovnice vzhledem k t dává

$$\frac{d^2x}{dt^2} = \frac{d}{dx}rx \left(\ln \frac{K}{x} \right) \frac{dx}{dt} = r \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right) \frac{dx}{dt} = r^2x \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right) \left(\ln \frac{K}{x} \right).$$

Z toho odvodíme, že d^2x/dt^2 mění znaménko, když $x(t)$ protíná horizontálu $x \equiv K/e$ a tak, že řešení, které protíná tuto přímku, má inflexní bod v průsečíku. Druhá derivace d^2/dt^2 je na intervalech $(0, K/e)$ a $(K, +\infty)$ kladná a na intervalu $(K/e, K)$ je záporná. Řešení $x(t)$ je tedy konvexní funkcí na intervalu $(0, K/e)$ a na intervalu $(K, +\infty)$, zatímco na intervalu $(K/e, K)$ je funkcí konkávní. Křivky řešení musí vypadat jak je ukázané na Obrázku 30.

Obrázek 30: Řešení Gompertzovy rovnice pro počáteční podmínky $x_0 > K$, $x_0 = K$, $0 < x_0 < K$ a $x_0 = 0$.



Můžeme, jako v logistické rovnici, odhadnout K z dlouhodobého chování dat a r a x_0 metodou nejmenších čtverců. To je další důvod popularity Gompertzovy rovnice.

2.7 Sklizeň v Gompertzově modelu

Chceme studovat vliv odstraňování členů populace stanovenou mírou na Gompertzův populační model. Jestliže populace modelovaná Gompertzovou rovnicí

$$x' = rx \ln \frac{K}{x}$$

s mírou růstu $r > 0$ a úživností $K > 0$ podléhá sklizni o míře $h(t)$ členů za jednotku času pro nějakou danou funkci $h(t)$, pak sklízená populace je modelovaná diferenciální rovnicí

$$x' = rx \ln \frac{K}{x} - h(t). \quad (32)$$

V rovnici (32) předpokládáme, že velikost sledované populace je $x > 0$. Podle předchozí podkapitoly spojitě dodefinujeme Gompertzovu rovnici se sklizní pro případ, kdy je velikost populace rovna nule. Celkově budeme mít rovnici

$$x' = \begin{cases} rx \ln \frac{K}{x} - h(t) & \text{pro } x > 0 \\ -h(t) & \text{pro } x = 0. \end{cases} \quad (33)$$

Definujme funkci g proměnné x předpisem

$$g(x) := \begin{cases} rx \ln \frac{K}{x} & \text{pro } x > 0 \\ 0 & \text{pro } x = 0. \end{cases}$$

Pak ekvilibria Gompertzova modelu při sklizni $h(t)$ se naleznou řešením rovnice

$$g(x) - h(t) = 0.$$

2.7.1 Gompertzův model s konstantním výnosem při sklizni

Jestliže je funkce $h(t)$ identicky rovna konstantě $H \geq 0$, pak je model (33) tvaru

$$x' = \begin{cases} rx \ln \frac{K}{x} - H & \text{pro } x > 0 \\ -H & \text{pro } x = 0. \end{cases} \quad (34)$$

Robustní vlastnosti Gompertzova modelu s konstantním výnosem při sklizni odvodíme kvalitativní analýzou diferenciální rovnice (34) pomocí teorie dynamických systémů a bifurkační teorie uvedené v Kapitole 1. Zjistíme, jak vypadají fázové portréty pro různé hodnoty parametru H .

Ekvilibria Gompertzova modelu při sklizni s konstantním výnosem H se naleznou řešením rovnice

$$g(x) - H = 0,$$

to je, nalezením hodnot $\bar{x}$ proměnné x , ve kterých se protínají růstová křivka $g(x)$ a sklizňová křivka $y = H$. Z Definice 1.9 vyplývá, že ekvilibrium $\bar{x}$ je hyperbolické, jestliže platí

$$(g(x) - H)'_{x=\bar{x}} = g'(\bar{x}) \neq 0.$$

Z Důsledku 1.1 dále vyplývá že ekvilibrium $\bar{x}$ je asymptoticky stabilní, jestliže platí

$$(g(x) - H)'_{x=\bar{x}} = g'(\bar{x}) < 0,$$

to je, když v takovém průsečíku růstová křivka protíná sklizňovou shora dolů pro rostoucí x .

Nejdříve vyšetříme Gompertzovu populační rovnici bez sklizně ($H = 0$), která je tvaru

$$x' = \begin{cases} rx \ln \frac{K}{x} & \text{pro } x > 0 \\ 0 & \text{pro } x = 0. \end{cases}$$

Ekvilibria jsou řešení rovnice $g(x) = 0$. Tato rovnice má právě dvě řešení. V bodě $x_L = 0$, což plyne z definice funkce g a v bodě $x_U = K$, což plyne z toho, že $\ln(K/x) = 0 \Leftrightarrow K/x = 1$.

Spočítáme první a druhou derivaci funkce $g(x)$ na intervalu $(0, \infty)$ a pomocí nich zjistíme, jak vypadá její graf. Platí

$$\begin{aligned} g'(x) &= r \ln K - rx \frac{1}{x} - r \ln x = r \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right), \\ g''(x) &= -r \frac{1}{x} \end{aligned}$$

Když se x blíží k nule, roste $g'(x)$ k $+\infty$ a $g''(x)$ klesá k $-\infty$. Druhá derivace je pro libovolné kladné x záporná, a tudíž je $g(x)$ konkávní funkce. V bodě, kde je

první derivace rovna nule, nabývá konkávní funkce svého maxima. Neboť platí

$$g'(x) = 0 \iff r \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right) = 0 \iff x = \frac{K}{e},$$

nabývá $g(x)$ svého maxima v bodě

$$x_c := \frac{K}{e}$$

a hodnota $g(x)$ v tomto bodě je

$$\max g(x) = g(x_c) = g\left(\frac{K}{e}\right) = r \frac{K}{e} \ln \frac{K}{\frac{K}{e}} = r \frac{K}{e}.$$

Funkce $g'(x)$ je na intervalu $(0, K/e)$ kladná a na intervalu $(K/e, +\infty)$ je záporná. Ekvilibrium, které leží v intervalu $(0, K/e)$ je tedy hyperbolické a nestabilní a ekvilibrium, které leží v intervalu $(K/e, +\infty)$ je hyperbolické a asymptoticky stabilní.

Ekvilibrium v bodě $x_L = 0$ je hyperbolické a nestabilní, protože platí

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} g'(x) = \lim_{x \rightarrow 0^+} r \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right) = +\infty$$

a ekvilibrium v bodě $x_U = K$ je hyperbolické a asymptoticky stabilní. Kromě ekviliбриí jsou další orbity intervaly $(0, K)$ a $(K, +\infty)$. Funkce $g(x)$ je na $(0, K)$ kladná a na $(K, +\infty)$ záporná. Řešení Gompertzovy rovnice $\varphi(t, x_0)$, což je v našem případě velikost populace závislá na čase, se s libovolnou počáteční podmínkou $x(0) = x_0 > 0$ přibližuje k hodnotě K .

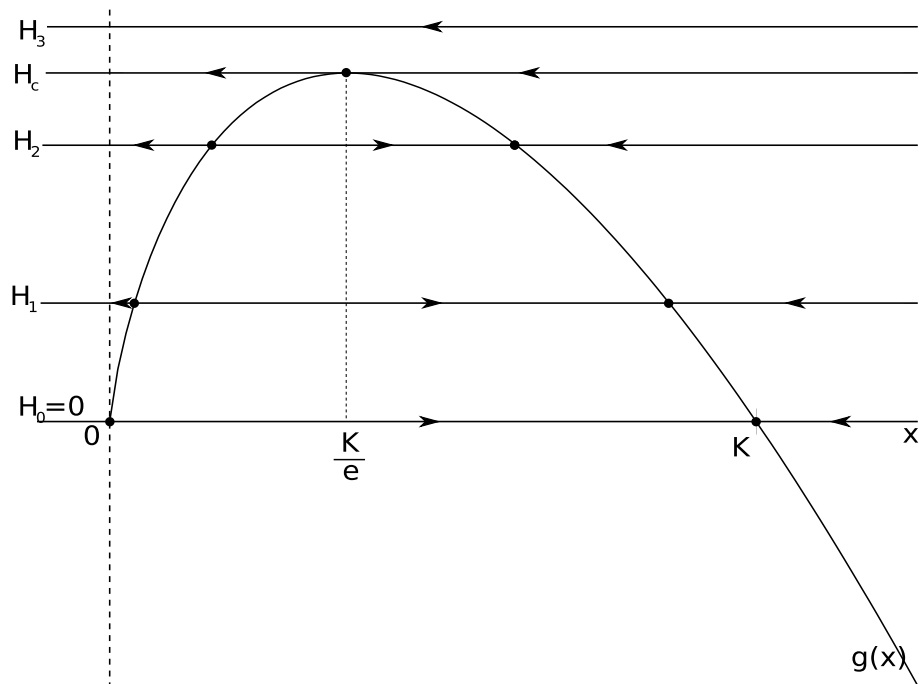
Z Obrázku 31 vidíme, že pro malé hodnoty H má fázový portrét rovnice (34) stabilní orbitovou strukturu, to je, pro $H < H_c$, kde $H_c = \max g(x)$.

Když H roste od 0 po rK/e , průniky grafu růstové křivky $g(x)$ a sklizňové křivky $y = H$ se k sobě přibližují. Ekvilibrium x_L roste od 0 po K/e a ekvilibrium x_U klesá od K po K/e . Pro hodnoty H z intervalu $(0, H_c)$ se tedy fázový portrét rovnice (34) skládá z orbit

$$[0, x_L), \quad x_L, \quad (x_L, x_U), \quad x_U, \quad (x_U, +\infty).$$

Z nestability ekvilbria x_L plyne, že pro libovolnou počáteční velikost populace z intervalu $[0, x_L)$ klesá velikost populace k nule a dosáhne ji v konečném čase. Z asymptotické stability ekvilbria x_U plyne, že pro počáteční velikost z intervalu (x_L, x_U) nebo z intervalu $(x_U, +\infty)$ se velikost populace blíží k hodnotě x_U , ale nedosáhne ji v konečném čase.

Obrázek 31: Fázové portréty Gompertzovy rovnice při sklizni s konstantním výnosem.



Pro $H = \max g(x) = rK/e$ má graf růstové křivky $g(x)$ a sklizňové křivky $y = H$ jediný průnik a rovnice (34) je v bifurkačním bodě. Nastává bifurkace sedlo-uzel. Když H dosáhne bifurkační hodnoty

$$H_c = r \frac{K}{e},$$

obě ekvilbria splynou v jedno nehyperbolické jednostranně nestabilní ekvilibrium v bodě $x_c = K/e$ a další orbity budou intervaly $(0, K/e)$ a $(K/e, \infty)$. Na obou je $x' < 0$, a tudíž řešení s počáteční podmínkou z intervalu $[0, K/e)$ klesá k nule

a dosáhne nuly v konečném čase a řešení s počáteční podmínkou z intervalu $(K/e, +\infty)$ klesá k ekvilibriu v bodě K/e , ale nedosáhne ho v konečném čase.

Pro $H > H_c$ nemají graf růstové křivky a sklizňové křivky žádný společný průnik, rovnice 34 nemá ekvilíbrio a na jediné orbitě $[0, +\infty)$ platí nerovnost $x' < 0$. Každé řešení tedy klesá k nule a dosáhne ji v konečném čase. Populace tedy vymře při libovolné počáteční velikosti.

Proto se míra sklizně H_c nazývá Maximální udržitelná míra sklizně.

Na Obrázku 31 jsme nechali fixovanou křivku $g(x)$, která je grafem pravé strany Gompertzovy rovnice $x' = rx \ln(K/x)$, a osu x posouváme vertikálně o H . Orbity řešení rovnice (34) pro danou hodnotu H leží vždy na grafu funkce $y = H$. Ekvilibria jsou jeho průsečíky s křivkou $g(x)$ a šipky na zbylých orbitách ukazují pohyb řešení na orbitě pro rostoucí t . Zvolili jsme za H hodnoty H_0, H_1, H_2, H_c a H_3 takové, že $0 = H_0 < H_1 < H_2 < rK/e = H_c < H_3$.

2.7.2 Populace Jeřába kanadského

Modelujme Gompertzovou populační rovnicí s konstantním výnosem populaci Jeřába kanadského s úživností $K = 194600$ členů a vlastní mírou růstu $r = 0.0987 \text{ rok}^{-1}$. Chceme znát maximální udržitelnou míru sklizně H_c . Vypočítáme ji dosazením daných hodnot do vzorce

$$H_c = \frac{rK}{e},$$

který jsme odvodili v předchozím příkladu. Tedy

$$H_c = \frac{0.0987 \cdot 194600}{e} \doteq 7066 \text{ členů} \cdot \text{rok}^{-1}$$

Lovíme-li jeřába konstantní mírou $H \geq 0$, pak modelujeme velikost populace jeřába tak, jak je popsáno v části 2.7.1.

Při nulové sklizni máme dvě hyperbolická ekvilibria. Jedno nestabilní je v bodě $x_L = 0$ a druhé asymptoticky stabilní je v bodě $x_U = K = 194600$. S rostoucím parametrem H se obě ekvilibria k sobě přibližují (x_L roste od 0 ke K/e a x_U klesá od K ke K/e). Pokud je počáteční velikost populace menší než x_L , s rostoucím

časem klesá k nule a dosáhne ji v konečném čase. Pokud je mezi x_L a x_U , roste k x_U . Pokud je x_U , nemění se. Pokud je větší než x_U , klesá k x_U . pro míru sklizně $H = H_c = 7066$, kdy je rovnice v bifurkačním bodě, obě ekvilibria splynou v jedno nehyperbolické jednostranně nestabilní ekvilibrium v bodě $x_c = K/e$. Po dosažení za K spočítáme, že je to v bodě

$$x_c = \frac{K}{e} = \frac{194600}{e} \doteq 71590.$$

Pokud je počáteční velikost populace menší než x_c , s rostoucím časem klesá k nule. Pokud je x_c , nemění se. Pokud je větší než x_c , klesá k x_c .

Pro míru sklizně $H > H_c$ nemá rovnice žádné ekvilibrium. Populace vymírá pro libovolnou počáteční velikost a dosáhne nulové velikosti v konečném čase.

Tabulka 1: Hodnoty nestabilního ekvilibria x_L pro různé hodnoty míry sklizně H .

H	0	1807	2929	4491	6246	7066
x_L	0	5000	10000	20000	40000	71590

Tabulka 2: Hodnoty asymptoticky stabilního ekvilibria x_U pro různé hodnoty míry sklizně H .

H	0	1834	3092	4550	6194	7066
x_U	194600	175000	160000	140000	110000	71590

2.7.3 Gompertzův model s konstantním úsilím při sklizni

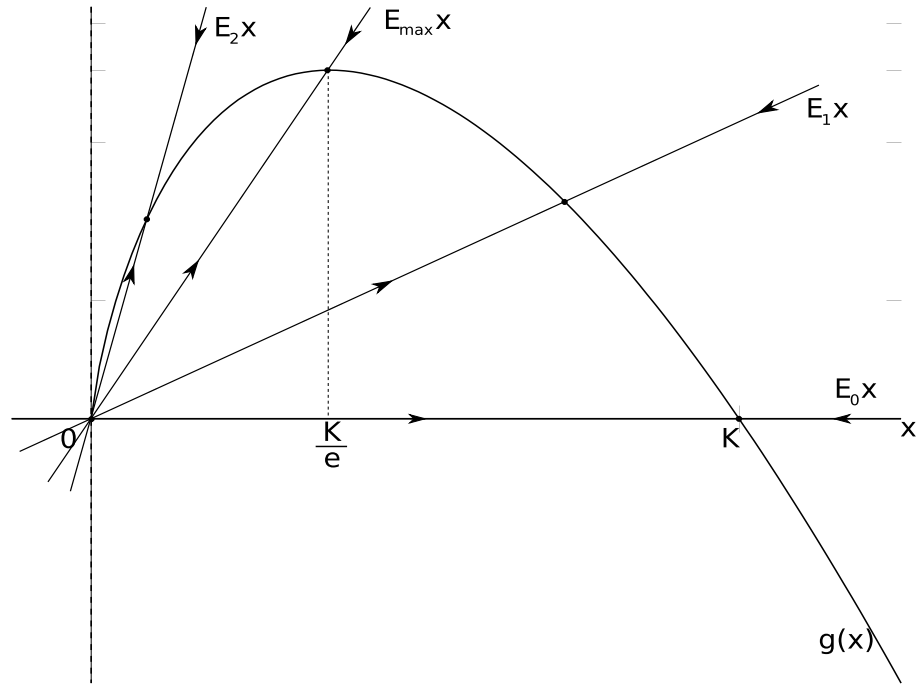
Jestliže dochází ke sklizni s konstantním úsilím, neboli je funkce $h(t)$ lineární funkcí velikosti populace $h(t) = Ex(t)$, kde konstanta $E \geq 0$ je úsilí, pak je model (33) tvaru

$$x' = \begin{cases} rx \ln \frac{K}{x} - Ex & \text{pro } x > 0 \\ -Ex & \text{pro } x = 0. \end{cases} \quad (35)$$

Na Obrázku 32 jsme nechali fixovanou křivku $g(x)$, která je grafem pravé strany Gompertzovy rovnice $x' = rx \ln(K/x)$, a místo osy x bereme přímkou

$y = Ex$. Orbity řešení rovnice (35) pro danou hodnotu E leží vždy na grafu funkce $y = Ex$. Ekvilibria jsou jeho průsečíky s křivkou $g(x)$ a šipky na zbylých orbitách ukazují pohyb řešení na orbitě pro rostoucí t . Zvolili jsme za E hodnoty E_0, E_1, E_{max} , a E_2 takové, že $0 = E_0 < E_1 < r = E_{max} < E_2$.

Obrázek 32: Fázové portréty Gompertzovy rovnice při sklizni s konstantním úsilím.



Ekvilibria nalezneme řešením rovnice

$$g(x) - Ex = 0,$$

to je, nalezením hodnot $\bar{x}$ proměnné x , ve kterých se protínají růstová křivka $g(x)$ a sklizňová křivka $F(x) := Ex$.

Je zřejmé, že jedno ekvilibrium je vždy v bodě $x = 0$. Druhé ekvilibrium nalezneme řešením rovnice

$$rx \ln \frac{K}{x} - Ex = 0.$$

Pro $x \neq 0$ můžeme dále psát:

$$\begin{aligned} r \ln \frac{K}{x} &= E, \\ \ln \frac{K}{x} &= \frac{E}{r}, \\ \frac{K}{x} &= e^{E/r}, \\ x &= K e^{-E/r}. \end{aligned}$$

Pro dané úsilí E máme tedy ekvilibrium v bodě

$$\bar{x}(E) = K e^{-E/r}.$$

Celkově tedy máme pro libovolné úsilí E dvě ekvilibria. Pokud je $E = 0$, pak je ekvilibrium v bodě K a s rostoucím E toto ekvilibrium exponenciálně klesá. Neboť platí

$$\lim_{E \rightarrow +\infty} \bar{x}(E) = \lim_{E \rightarrow +\infty} K e^{-E/r} = 0,$$

blíží se s rostoucím E ekvilibrium v bodě $\bar{x}(E)$ k ekvibriu v bodě $x = 0$. Z Definice 1.9 vyplývá, že ekvilibrium $\bar{x}$ je hyperbolické, jestliže platí

$$(g(x) - Ex)'_{x=\bar{x}} = g'(\bar{x}) - E \neq 0.$$

Z Důsledku 1.1 dále vyplývá že ekvilibrium $\bar{x}$ je asymptoticky stabilní, jestliže platí

$$(g(x) - Ex)'_{x=\bar{x}} = g'(\bar{x}) - E < 0.$$

Víme, že platí

$$g'(x) = r \left(\ln \frac{K}{x} - 1 \right)$$

a

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} g'(x) = +\infty.$$

Neboť pro každé $E \geq 0$ platí

$$\lim_{x \rightarrow 0^+} g'(x) - E = +\infty,$$

je ekvilibrium v bodě $x = 0$ nestabilní pro libovolné úsilí E . Dosazením ekvilibria $\bar{x}(E)$ do funkce $g'(x)$ zjistíme, že platí

$$g'(\bar{x}(E)) - E = r \left(\ln \frac{K}{K e^{-E/r}} - 1 \right) - E = -r < 0$$

Tudíž ekvilibrium $\bar{x}(E)$ je hyperbolické a asymptoticky stabilní pro libovolné úsilí E .

Fázový portrét rovnice (35) má tedy stabilní orbitovou strukturu pro libovolné úsilí $E \geq 0$ a skládá se z orbit

$$0, \quad (0, \bar{x}(E)), \quad \bar{x}(E), \quad (\bar{x}(E), +\infty).$$

Z Obrázku 32 vidíme a z asymptotické stability ekvilibria v bodě $\bar{x}(E)$ vyplývá, že na orbitě $(0, \bar{x}(E))$ platí nerovnost $x' > 0$ a na $(\bar{x}(E), +\infty)$ platí nerovnost $x' < 0$. Velikost populace se tedy pro libovolnou počáteční velikost $x(0) = x_0 > 0$ blíží k ekvilibriu v bodě $\bar{x}(E)$.

Pro dané úsilí E je výnos

$$Y(E) := E\bar{x}(E) = K E e^{-E/r}.$$

Maximální výnos nalezneme tak, že najdeme úsilí E , pro které výnos nabývá svého maxima. Toto úsilí označíme $E_{\max}$. První derivace funkce $Y(E)$ podle proměnné E je

$$\frac{dY(E)}{dE} = K \frac{d}{dE} (E e^{-E/r}) = K \left(1 - \frac{E}{r}\right) e^{-E/r}.$$

Vidíme, že derivace je rovna nule, právě když $E = r$. Pro $0 \leq E < r$ je kladná a pro $r < E$ záporná. Z toho vyplývá, že funkce $Y(E)$ nabývá svého maxima v bodě

$$E_{\max} = r$$

Maximální výnos je tedy

$$Y(E_{\max}) = r\bar{x}(r) = r \frac{K}{e}.$$

Výnos roste od 0 po rK/E , když úsilí E roste od 0 po $E_{max} = r$. S dalším růstem úsilí nad E_{max} výnos klesá a blíží se k nule, protože za použití L'Hospitalova pravidla platí

$$\lim_{E \rightarrow +\infty} Y(E) = \lim_{E \rightarrow +\infty} K \frac{E}{e^{E/r}} = \lim_{E \rightarrow +\infty} \frac{Kr}{e^{E/r}} = 0.$$

Závěr

Tato práce může sloužit pro potřeby biologů, lékařů a ekonomů, kteří se ve své praxi setkají s Gompertzovým modelem. Zároveň může sloužit jako studijní materiál k pochopení spojitých dynamických systémů v $\mathbb{R}$ a některých typů bifurkací.

Práce čerpá z níže uvedené literatury. Kapitola 1 vychází z knihy [2], kromě Věty 1.3, která je zde zavedena a její důkaz odvozen pro potřeby v dalších částech, a kromě části Metody linearizace, která čerpá z knihy [1]. První čtyři podkapitoly z Kapitoly 2 vychází z knihy [1] s využitím teorie dynamických systémů a bifurkací z Kapitoly 1. Další dvě podkapitoly vychází z knihy [5] a v druhé z nich jsou i poznatky z článku [3] a z habilitační práce [4]. Poslední podkapitola, Sklizeň v Gompertzově modelu, je pak přínosem této práce. Tato podkapitola je zároveň stěžejním bodem celé práce.

Celá práce je vytvořena pomocí typografického systému $\text{\LaTeX}$ a obrázky byly udělány v Gnuplotu, což je program pro tvorbu grafů, a upraveny ve vektorovém grafickém editoru Inkscape.

Literatura

- [1] F. Brauer, C. Castillo-Chávez: *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer, New York, 2001.
- [2] J. Hale, H. Koçak: *Dynamics and Bifurcations*, Springer, New York, 1991.
- [3] B. Linda: *Analýza jedné možnosti aproximace empirické S-křivky*, Univerzita Pardubice, 1999. (<http://hdl.handle.net/10195/32337>)
- [4] Z. Pospíšil: *Diferenciální rovnice v biologii a medicíně*, Brno, 2005.
- [5] H. R. Thieme: *Mathematics in Population Biology*, Princeton Univ. Press, 2003.