

**ČESKÉ VYSOKÉ  
UČENÍ TECHNICKÉ  
V PRAZE**

**FAKULTA  
STROJNÍ**



**BAKALÁŘSKÁ  
PRÁCE**

**MODELOVÁNÍ POPULAČNÍ  
DYNAMIKY POMOCÍ  
OBYČEJNÝCH  
DIFERENCIÁLNÍCH ROVNIC**

**DANIEL  
RODR**

## I. OSOBNÍ A STUDIJNÍ ÚDAJE

Příjmení: **Rodr** Jméno: **Daniel** Osobní číslo: **484118**  
Fakulta/ústav: **Fakulta strojní**  
Zadávající katedra/ústav: **Ústav technické matematiky**  
Studijní program: **Teoretický základ strojního inženýrství**  
Studijní obor: **bez oboru**

## II. ÚDAJE K BAKALÁŘSKÉ PRÁCI

Název bakalářské práce:

**Modelování populační dynamiky pomocí obyčejných diferenciálních rovnic**

Název bakalářské práce anglicky:

**Modelling of population dynamics with the use of ordinary differential equations**

Pokyny pro vypracování:

Cílem práce je seznámit se s matematickými modely užívajícími obyčejné diferenciální rovnice popisujícími populační růst. Studovat chování příslušných modelů a zpracovat konkrétní příklady.

Seznam doporučené literatury:

N. Bacaër, A short history of mathematical population dynamics, Springer, London, 2011  
J. D. Murray, Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer, New York, 2002  
J. H. Jackson a C. R. MacCluer, Mathematics for Biologists, researchgate.net, 2009

Jméno a pracoviště vedoucí(ho) bakalářské práce:

**RNDr. Tomáš Neustupa, Ph.D. ústav technické matematiky FS**

Jméno a pracoviště druhé(ho) vedoucí(ho) nebo konzultanta(ky) bakalářské práce:

Datum zadání bakalářské práce: **20.04.2022**

Termín odevzdání bakalářské práce: **14.08.2022**

Platnost zadání bakalářské práce: \_\_\_\_\_

  
RNDr. Tomáš Neustupa, Ph.D.  
podpis vedoucí(ho) práce

  
prof. Ing. Jiří Fůrst, Ph.D.  
podpis vedoucí(ho) ústavu/katedry

  
doc. Ing. Miroslav Španiel, CSc.  
podpis děkana(ky)

## III. PŘEVZETÍ ZADÁNÍ

Student bere na vědomí, že je povinen vypracovat bakalářskou práci samostatně, bez cizí pomoci, s výjimkou poskytnutých konzultací. Seznam použité literatury, jiných pramenů a jmen konzultantů je třeba uvést v bakalářské práci.

22.5.2022

Datum převzetí zadání



Podpis studenta

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně za odborného vedení mého vedoucího práce RNDr. Tomáše Neustupy, Ph.D. s využitím uvedené literatury.

Datum:.....

Podpis:.....

## **Poděkování**

Tímto velice děkuji panu RNDr. Tomášovi Neustupovi nejen za jeho odborné rady a připomínky ale i za jeho čas, trpělivost a ochotu, kterou poskytoval během celé tvorby této bakalářské práce.

Velký dík patří i mé rodině a nejbližším, kteří po celou dobu mého studia při mně stojí a podporují mě.

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce se zabývá využitím obyčejných diferenciálních rovnic v dynamice populací. Nejprve je představeno několik jmen z historie, které stojí jak za matematickým aparátem, tak i za vznikem modelování populací a studiem populace obecně. Dále je stručně vysvětleno, co to jsou obyčejné diferenciální rovnice a jak se řeší. Hlavní náplní této práce je podrobnější zkoumání logistické funkce a threshold modelu. Na závěr jsou představeny bifurkace a jejich uplatnění na výše zmíněných modelech.

## **Klíčová slova**

Obyčejné diferenciální rovnice, matematické modelování populace, logistická funkce, threshold model, bifurkace

## **Abstract**

This bachelor thesis deals with application of ordinary differential equations in modeling of population dynamics. First, there are introduced historical characters, who stand behind the mathematical theory and behind the evolution of population modeling. Next, there are briefly explained ordinary differential equations and showed, how to solve them. The main content of this thesis is detailed analysis of logistics function and threshold model. In the end, there is introduced bifurcation and its application to mentioned models.

## **Key words**

Ordinary differential equations, mathematical modeling of populations, logistics function, threshold model, bifurcation

# Obsah

Úvod .....	7
1 Historie .....	8
1.1 Fibonacciho posloupnost.....	8
1.2 Eulerův exponenciální růst .....	8
1.3 Daniel Bernoulli a očkování proti spalničkám .....	9
1.4 Thomas Robert Malthus – zakladatel demografie .....	10
1.5 Logistická rovnice Pierre Françoisa Verhulsta .....	10
1.6 Isaac Newton .....	12
2 Obyčejné diferenciální rovnice.....	14
2.1 Stručný úvod .....	14
2.2 Metoda separace proměnných .....	15
2.3 Stacionární body diferenciálních rovnic .....	15
3 Logistická funkce podrobněji .....	17
3.1 Motivace .....	17
3.2 Řešení logistické funkce.....	17
3.3 Rozbor režimů logistické funkce .....	19
3.4 Vzorový příklad .....	22
3.5 Reálný příklad-Kondor kalifornský.....	23
4 Threshold model .....	25
4.1 Biologické pozadí .....	25
4.2 Řešení threshold modelu.....	26
4.3 Rozbor threshold modelu .....	26
5 Bifurkace.....	32
5.1 Motivace .....	32
5.2 Základní bifurkace.....	33
5.3 Zavedení pojmů .....	34
5.4 Logistická funkce.....	36
5.5 Treshold model.....	38
Závěr .....	40
Reference .....	41

# Úvod

Jak odhalíme v první kapitole, stejně jako mnoho jiných vědních oborů, tak i populační dynamika má kořeny v dávné historii. Motivaci můžeme vidět v ekonomickém užitku, ale i v pochopení samotného fungování přírody kolem nás. Populační dynamika nebyla hybatelem vývoje, nýbrž těžila z objevených poznatků, mezi které se řadí obyčejné diferenciální rovnice. V kapitole o diferenciálních rovnicích mimo jiné vysvětlíme, co to jsou rovnovážné body a jak je hledat, což i následně využijeme. Představíme totiž 2 jednoduché populační modely, a ačkoliv jsou popsány pouze jednou diferenciální rovnicí, navíc 1. řádu, poskytují výsledky, které se při vhodném použití shodují s reálným vývojem populace. Budeme zkoumat jejich matematické vlastnosti, především jejich průběhy a závislosti na počátečním stavu populace. Tyto vlastnosti jsou sice očividné, neboť pomocí výpočetní techniky si snadno můžeme vykreslit grafy funkcí, my se je však pokusíme matematicky dokázat. V závěru se jemně dotkneme bifurkací, které ne zcela souvisí se spojitým modelem, pokud se ovšem zamyslíme, tak ani vývoj reálné populace není v čase dokonale spojitý.

# 1 Historie

## 1.1 Fibonacciho posloupnost

Mnoho středověkých matematických objevů v Evropě, jako například aritmetické metody výpočtu druhé a třetí odmocniny, bylo buď přejato z východních kultur anebo na ně tehdejší myslitelé přišli z vlastního úsilí, avšak až o několik stovek let později, než tomu bylo na východě. Stejně tomu bylo s posloupností zvanou jako Fibonacciho, kdy s touto myšlenkou přišel indický matematik Pingala asi 2 století př. Kr. Nicméně Evropě tuto řadu čísel představil Leonardo z Pisy, od 18. století přezdívaný jako Fibonacci, ve své knize *Liber Abaci*.

Fibonacci se narodil v 2. polovině 12. století v italské republice Pisa a jako dítě cestoval se svým otcem obchodníkem Středomořím. Při těchto cestách se seznámil s arabskými číslicemi a desítkovou soustavou a porovnával je s jinými číselnými systémy. Ač se to na první pohled nemusí zdát, Fibonacciho posloupnost řešila jednoduchou otázku růstu populace králíků. *Pokud na začátku roku měl muž jeden pár králíků, kolik jich bude mít za rok, jestliže králíci po měsíci dospějí a každý měsíc porodí nový pár, který po měsíci dospívání začne též rodit?* To znamená, že ve druhém měsíci se narodí 1. pár králíků. Ve třetím se narodí pouze jeden pár tomu původnímu a jeden pár dospěje. Ve čtvrtém měsíci už rodí 2 páry a narozený v předchozím měsíci dospěje. Tedy v pátém měsíci rodí 3 páry a 2 páry dospějí. Tímto způsobem bychom mohli pokračovat dále. Matematicky to můžeme zapsat jako

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}, \quad (1.1)$$

kde  $P_n$  je počet párů mladých i dospělých králíků v měsíci  $n$ . Množství párů  $P_{n+1}$  je součtem párů  $P_n$  v měsíci  $n$  a nově narozených v měsíci  $n+1$ , ale protože mohou rodit pouze dospělí králíci, tak počet nově narozených je roven počtu  $P_{n-1}$  v měsíci  $n-1$ . Když číselně dosadíme, tak získáváme  $1 + 1 = 2 \rightarrow 1 + 2 = 3 \rightarrow 2 + 3 = 5$  atd.

$n$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
$P_n$	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233

Tab. 1: Fibonacciho řada pro prvních 13 členů. [1]

Pokud bychom měli odpovědět na původní otázku, pak řešením je 144 párů na konci roku. Je důležité upozornit na to, že model má s realitou velmi málo společného, neboť nebere zřetel na úmrtí, porodnost anebo na pohlaví, která se narodí. [1], [2], [3]

## 1.2 Eulerův exponenciální růst

Leonhard Euler narozený v roce 1707 v Basileji, byl švýcarský vědec a matematik. Jeho vědecká dráha započala roku 1720, kdy nastoupil na Basilejskou univerzitu, kde ovšem studoval teologii a hebrejštinu, aby se vydal ve šlépějích svého otce, který byl kalvinistickým pastorem. I přesto ho jednou týdně matematice vyučoval Johannes Bernoulli, následně se stal blízkým přítelem Daniela a Nicolause Bernoulliů a díky nim se Euler vydal vědeckým směrem. Publikoval mnoho matematických děl, kde se zaměřoval na problematiku například nekonečných řad, diferenciálních a integrálních počtů, ale mimo to se zabýval i fyzikou a byl průkopníkem dnešní mechaniky tuhých těles a hydrodynamiky.



V jeho díle *Introduction to Analysis of the Infinite (Introductio in analysin infinitorum)* rozebíral čtyři otázky populačního růstu. Jedna z nich byla: *Pokud počet obyvatel na konkrétním území, kde žilo 100 000 lidí, se každoročně zvětší o jednu třicetinu, jaká bude populace za 100 let?* Všechny čtyři otázky řešil příslušnými úpravami rovnice exponenciálního růstu:

$$P_n = (1 + x)^n P_0, \quad (1.2)$$

ve které  $P_n$  je populace v roce  $n$ ,  $P_0$  je původní počet obyvatel a  $x$  je reálné číslo, které je koeficientem růstu. Tato rovnice vychází z výpočtu populace  $P_{n+1}$  pro rok  $n+1$ :

$$P_{n+1} = (1 + x)P_n. \quad (1.3)$$

Vzhledem k v té době neexistujícím výpočtovým technologiím Euler využíval pro řešení exponenciální rovnice logaritmické počty, které představil John Napier. V jeho dalším díle se podrobněji zabýval, jak do rovnice zahrnout porodnost a úmrtnost. Pokud zavedeme, že  $B_n$  je počet narozených v roce  $n$ ,  $m$  je výrazem pro poměr narozených ku celkové velikosti populace, tedy  $m = B_n/P_n$ , a zavedeme koeficient růstu  $r = (1 + x)$  pak úpravami lze získat v demografii nazývanou Eulerovu rovnici:

$$1 = m \left( 1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \dots + \frac{q_n}{r^n} \right), \quad (1.4)$$

přičemž  $q_n$  vyjadřuje poměr narozených dětí, které dosáhly alespoň jednoho roku života. Rovnici lze upravit do mnoha tvarů. V případě, že  $r = 1$ , tj. velikost populace se v čase nemění, pak tento vztah odpovídal pozorování, které provedl Edmund Halley v Breslau na konci 17. století. Na Eulerovu práci navázalo mnoho badatelů jako například Alfred J. Lotka. [1], [4]

### 1.3 Daniel Bernoulli a očkování proti spalničkám

Roku 1700 v nizozemském Groningenu se do rodu myslitelů Bernoulliů narodil Daniel, který se dle plánu svého otce Johannese I, jenž byl výborným matematikem, měl stát obchodníkem. V Basileji, kam se odstěhoval s otcem v pěti letech, získal medicínský titul, ale matematikou se zabýval i nadále, což dokazuje fakt, že v roce 1725 získal profesuru na Petrohradské akademii. Stejně jako Leonhard Euler, se zabýval vícero obory, a tak i on přinesl cenné poznatky například do mechaniky tekutin.

Roku 1760 se na Akademii věd v Paříži začal věnovat neštovicím, respektive úmrtností na ně a ochranou očkováním pro nim, což je pravděpodobně poprvé, kdy se matematický model používá pro posouzení praktických výhod. Tou hlavní otázkou bylo, zda ochrana proti neštovicím je dostatečně výhodná na to, aby stálo za to podstupovat riziko úmrtí na očkování samotné. Pro zjednodušení problému zavedl několik předpokladů. A sice že lidé, kteří onemocní neštovicemi, mají pravděpodobnost úmrtí  $p$  a pravděpodobnost přežití  $(1-p)$ , nezávisle na věku jedince. Dále zavedl koeficient  $q$ , který určuje pravděpodobnost infekce pro každého jedince. Posledním předpokladem je, že prodělání nemoci zajišťuje jedinci imunitu do konce jeho života. Úmrtnost z jiné příčiny než onemocnění neštovicemi je označena  $m$ .

Stáří člověka označíme  $x$ ,  $S(x)$  je skupina lidí stejné věkové kategorie, kteří dosud nebyli neštovicemi nakaženi,  $R(x)$  jsou lidé, kteří získali imunitu. Tedy celková populace  $P(x)$  je rovna

součtu  $S(x)$  a  $R(x)$ . Můžeme napsat rovnice pro časovou změnu počtu neinfikovaných a imunních:

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S; \quad (1.5)$$

$$\frac{dR}{dx} = q(1-p)S - m(x)R. \quad (1.6)$$

Sečtením těchto rovnic získám vztah pro změnu velikosti celé populace:

$$\frac{dP}{dx} = -pqS - m(x)P. \quad (1.7)$$

Bernoulli nakonec očkování vyhodnotil jako výhodné a doporučil, aby se očkování proti neštovicím zavedlo. Svůj výzkum ohledně očkování provedl i Jean le Rond d'Alembert, který Bernoullia kritizoval za jeho práci s daty, nicméně i on se přiklonil k aplikování očkování. [1], [4], [3]

## 1.4 Thomas Robert Malthus – zakladatel demografie

Narodil se roku 1766 ve Wescottu nedaleko Londýna jako sedmý potomek Daniela Malthuse, který byl přítelem Jean-Jacques Rouseaua. Spolu s matematikou studoval angličtinu, latinu a řečtinu na Jesus College na univerzitě v Cambridgi a na vysoké škole v Haileybury se stal profesorem historie a národního hospodářství. Roku 1797 se stal anglikánským knězem.

Jeho díla nebyla matematického ale spíše filozofického rázu. V jeho nejslavnějším díle *An Essay on the Principle of Population* popisuje uvěznění lidstva pomocí 2 zákonů. Tím prvním je, jak rychle se může lidstvo rozrůstat. Za předpokladu, že atraktivnost druhého pohlaví se nemění a je přirozená porodnost (tj. například antikoncepce je vyloučena), tak na jednu ženu v průměru připadá 15 novorozeňat, s tímto číslem souhlasí i moderní demografie. Zákon druhý mluví o tom, že dlouhodobý růst produkce jídla a dalších zdrojů potřebných k životu bude vždy mnohem pomalejší než růst populace. Navíc přidal i myšlenku konečného množství energie, kterou jsou rostliny a zvířata schopné předat člověku ze slunce v podobě potravy. Závěrem je, že populace během několika generací sice může prudce vzrůst ale dříve nebo později bude zasažena válkou, hladomorem, onemocněním nebo jejich kombinací. Tyto jevy nazval jako tři pozitivní faktory pro úmrtnost. Vydal i druhý díl této publikace, ve kterém se danou problematikou zabýval z pohledu tendencí, odhadů a pravděpodobností. V něm jako nejlepší formu zpomalení růstu populace považoval pozdější uzavírání manželských svazků, zatímco antikoncepci, vraždy narozených a nenarozených dětí odsuzoval.

V návaznosti na jeho úvahy podnikl cesty do mnoha evropských zemí jako například do Norska či Švýcarska. Mimo cestování prováděl i empirické výzkumy a například si všiml, že populace USA se zdvojnásobuje každých 25 let během 18. století. Jeho knihy sklízely úspěch již v jeho době a mezi jeho kritiky se později řadil Karl Marx. [1], [5], [6]

## 1.5 Logistická rovnice Pierre Françoisa Verhulsta

Pierre Françoise Verhulst byl původem z Bruselu a narodil se na začátku 19. století, konkrétně 1804. Doktorát z matematiky získal ve svých 21 letech na Gentské univerzitě a

později se stal profesorem matematiky na nově vznikající univerzitě v Bruselu. Verhulst se inspiroval prací T. R. Malthuse a myšlenkami Adolphe Queteleta, jenž i on navazoval na Malthuse a hledal analogii mezi růstem populace a objevenými principy v mechanice. Verhulst si uvědomil, že analogie s mechanikou nedává příliš smysl a že rozrůstající se populace bude narážet na limity zmíněné v kapitole 1.4. a proto by se mohla blížit ustálenému stavu. Zkusil tak navrhnout vlastní rovnici pro populaci  $P(t)$  v závislosti na čase  $t$ :

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right), \quad (1.8)$$

kde  $r$  je reálné číslo a je koeficientem růstu. Pokud bude populace  $P(t)$  malá v porovnání s parametrem  $K$ , který můžeme označit limitní velikostí a její dosažení možné pouze pokud  $t \rightarrow \infty$ , pak můžeme psát:

$$\frac{dP}{dt} \cong rP, \quad (1.9)$$

jejímž řešením je exponenciální růst:

$$P(t) \cong P(0)e^{rt}. \quad (1.10)$$

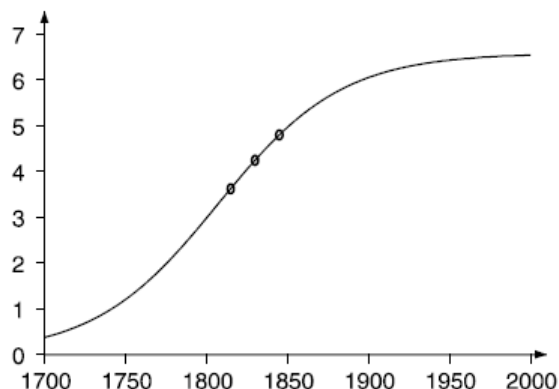
Lze si všimnout, že čím více se bude  $P(t)$  blížit ke  $K$ , tím se bude růst zpomalovat. Také platí, že křivka je konvexní právě když  $P(t) < K/2$  a naopak konkávnost nastává když  $P(t) > K/2$ , což lze snadno ověřit derivací podle času a bude i později ukázáno. Verhulst také určil, jak odhadnout koeficienty  $r$  a  $K$ . Platí pro ně vztahy:

$$K = P_1 \frac{P_0 P_1 + P_1 P_2 - 2P_0 P_2}{P_1^2 - P_0 P_2}; \quad (1.11)$$

$$r = \frac{1}{T} \ln \left[ \frac{\frac{1}{P_0} - \frac{1}{K}}{\frac{1}{P_1} - \frac{1}{K}} \right]; \quad (1.12)$$

$P_0$  označuje počáteční stav populace,  $P_1$  populace v čase  $t = T$  a  $P_2$  populaci v čase  $t = 2T$ .

Následně zkoušel porovnávat data o počtech obyvatel z několika evropských zemí v úseku několika let s hodnotami získaných z jeho rovnice při dosazování různých hodnot koeficientů a výsledná křivka poměrně slušně odpovídala empirickým datům. Pro Belgie určil hodnoty koeficientů  $r = 2,62 \%$  a  $K = 6,584$  milionů a na základě toho předpovídal populaci Belgie v roce 1851 na 4,998 mil. a v roce 1900 na 6,064 mil, přičemž realita byla 6,694 mil.



Obr. 1: Logistická rovnice a data počtu obyvatel v Belgii v letech 1815, 1830 a 1845. [1]

V jednom ze svých děl se vyloženě vyjádřil ke geometrickému růstu, zdvojnásobování, počtu obyvatel ve Spojených státech amerických, o kterém se zmiňoval Robert Malthus. Verhulst tvrdil, že hypotéza o geometrickém růstu může platit pouze za podmínky několika určitých okolností, například když se osídlí prakticky neomezené úrodné území vyspělou civilizací, jako tomu bylo při osidlování amerického kontinentu prvními koloniemi.

Ačkoliv s logistickou funkcí přišel jako první Verhulst, tak nezávisle na něm ve 20. století ji objevili i další vědci, kteří ji zkoušeli využívat pro odhady růstu populace lidí, zvířat, rostlin ale i mikroorganismů a až v roce 1922 si Verhulstova díla všiml Raymond Pearl. [1], [7]

## 1.6 Isaac Newton

Isaac Newton se narodil roku 1642 rodině osamostatněných zemědělců v hrabství Lincoln v Anglii. Jeho otec zemřel dříve, než se narodil, jeho matka se brzy znovu provdala a on byl vychováván nejprve svojí babičkou a pak svým strýcem Williamem Ayscoughem. Díky majetku jeho matky v druhém manželství a majetku, který zdědil po svém otci, nikdy nemusel bojovat s nedostatkem peněz. Newton byl nadaný již jako dítě a jeho talentu si poprvé výrazně všiml jeho strýc, díky němuž následně studoval na univerzitě v Cambridge a roku 1668 získal titul magistra svobodných umění. Okrajově se zabýval alchymii a teologií, byl totiž hluboce věřícím.

Jeho genialita sloužila především ve prospěch fyziky a matematiky. Velké množství svých poznatků zapsal do knihy s názvem *Matematické principy přírodní filozofie* (*Mathematical Principles of Natural Philosophy*). On společně s Leibnizem je zakladatelem matematické disciplíny *calculus*. Newton vymyslel koncept limit, derivací a integrací. Diferenciální počet byl nástroj, kterým mohl řešit pohyb jakékoliv spojitě se pohybující částice, integrálním zase řešil vzdálenost, kterou částice urazí, přičemž její rychlost se mění. Pro studium populačního růstu se hodí právě obyčejné diferenciální rovnice, které díky němu prvně využil Euler. Newton ve svém díle *Method of Fluxions* uvedl 3 typy diferenciálních rovnic:

$$\frac{dy}{dx} = f(x) \text{ nebo také } \frac{dy}{dx} = f(y); \quad (1.13)$$

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y); \quad (1.14)$$

$$x_1 \frac{\partial y}{\partial x_1} + x_2 \frac{\partial y}{\partial x_2} = y. \quad (1.15)$$

Samozřejmě, že on tyto rovnice nezapsal vizuálně stejně, ale část jeho notace se využívá dodnes například v mechanice pevných těles, kdy se pro derivování užívá tečka nad proměnnou  $\dot{x}$ . [4], [8], [9]

Mult.	$x^3$	$-ax^2$	$+axy$	$-y^3$	$-y^3$	$+axy$	$\frac{-ax^2}{x^3}$
by	$\frac{3\dot{x}}{x}$	$\cdot \frac{2\dot{x}}{x}$	$\cdot \frac{\dot{x}}{x}$	$\cdot 0$	$\frac{3\dot{y}}{y}$	$\cdot \frac{\dot{y}}{y}$	$\cdot 0$
makes	$3\dot{x}x^2$	$-2ax\dot{x}$	$+a\dot{x}y$	$*$	$-3\dot{y}y^2$	$+a\dot{y}x$	$*$

Obr. 2: Newtonův způsob práce a zapisování derivací. [10]

## 2 Obyčejné diferenciální rovnice

### 2.1 Stručný úvod

Hrubě řečeno, obyčejná diferenciální rovnice je vazba mezi neznámou funkcí, jejími derivacemi a zpravidla jednou nezávisle proměnnou. Řádem diferenciální rovnice rozumíme nejvyšší řád derivace, která se „efektivním“ způsobem vyskytuje v rovnici. Právě podle řádu se rovnice nejčastěji třídí do skupin. Mezi ty nejdůležitější patří rovnice 1., 2. a 4. řádu. Diferenciální rovnice mohou mít mnoho řešení, dokonce až nekonečně mnoho. Abychom v konkrétních aplikacích získali jednoznačně určené řešení, musíme doplnit dodatečné podmínky. Těmi nejdůležitějšími podmínkami jsou:

- počáteční, které se jinak nazývají *Cauchyovy*, se zadávají v jednom bodě, respektive v časovém okamžiku;
- *okrajové* jsou zadány v krajních bodech intervalu, obsahujícím řešení.

Úlohu, kterou řešíme diferenciální rovnicí s počáteční podmínkou, označujeme jako *počáteční*, popř. *Cauchyova úloha*. Úloha řešená diferenciální rovnicí a okrajovými podmínkami, je zvaná jako *okrajová úloha*. Okrajové podmínky se užívá u diferenciálních rovnic 2. a vyššího řádu. [11]

#### Definice 2.1.1.

Nechť  $F = F(x, p_0, p_1, \dots, p_n)$  je reálná funkce s  $n + 2$  proměnnými, jejíž definiční obor je  $\mathcal{D} \subseteq \mathbb{R}^{n+2}$  a která vzhledem k proměnné  $p_n$  není konstantní, tedy platí například  $\frac{\partial F}{\partial p_n} \neq 0$ . Pak rovnici:

$$F(x, y, y', \dots, y^{(n)}) = 0 \quad (2.1)$$

nazýváme obyčejnou diferenciální rovnicí  $n$  řádu se závislou proměnnou  $y$  na nezávislé  $x$ . [11]

#### Definice 2.1.2.

Lineární diferenciální rovnicí 1. řádu rozumíme rovnici:

$$y' + y \cdot a(x) = g(x), \quad x \in J, \quad (2.2)$$

kde  $J = (\alpha, \beta)$ ,  $-\infty \leq \alpha < \beta \leq +\infty$ . Funkci  $a$  označujeme jako koeficient rovnice a funkci  $g$  jako pravou stranu, přičemž  $a$  i  $g$  je spojitě na intervalu  $J$ . Pokud  $g \equiv 0$ , pak takovou rovnici označujeme jako homogenní, v opačném případě jako nehomogenní. Řešení  $y \equiv 0$  je řešením každé homogenní rovnice, takové řešení nazýváme triviální. [11]

Matematické modely, které popisují dynamické chování fyzikálních ale i jiných systémů, často obsahují lineární diferenciální rovnice. My pro modelování růstu populací budeme využívat homogenní diferenciální rovnice 1. řádu, avšak nelineární. To znamená, že rovnice může obsahovat více členů s  $y$  o různých mocninitelích než jako rovnice (2.2). Definice 2.1.2. se nás tedy plnou mírou netýká, avšak poskytuje dobrou představu o tom, jak mohou diferenciální rovnice vypadat. Navíc je zřejmé, že i nelineární homogenní rovnice budou mít vždy triviální řešení.

## 2.2 Metoda separace proměnných

Budeme-li mít rovnici typu:

$$y' = g(x) \cdot h(y), \quad [x, y] \in G \subset E_2, \quad (2.3)$$

kde ' označuje derivaci podle nezávislé proměnné ( $x$ ), tedy  $y'$  se dá vyjádřit jako podíl dvou diferenciálů  $y' = \frac{dy}{dx}$ , můžeme ji řešit metodou separace proměnných při splnění 2 podmínek:

- Funkce  $g(x)$  musí být spojitá na intervalu  $J_1 \subset \mathbb{R}$
- Funkce  $h(y)$  musí být spojitá a nenulová na intervalu  $J_2 \subset \mathbb{R}$

Z druhé podmínky vyplývá, že na celém intervalu  $h(y)$  nemění znaménko. Nyní lze provést separaci:

$$\frac{dy}{h(y)} = g(x)dx. \quad (2.4)$$

Následně tuto rovnici integrujeme:

$$\int \frac{dy}{h(y)} = \int g(x)dx;$$

$$H(y) = G(x) + C, \quad (C \in \mathbb{R}). \quad (2.5)$$

V tuto chvíli zbývá pouze nalézt inverzní funkci  $H_{-1}$  k funkci  $H$ , abychom vyjádřili závislost závislé proměnné  $y$  na nezávislé  $x$ . To znamená:

$$y = H_{-1}(G(x) + C). \quad (2.6)$$

Rovnice (2.4) je hledané obecné řešení obyčejné diferenciální rovnice 1.řádu metodou separace proměnných. [11]

## 2.3 Stacionární body diferenciálních rovnic

Ze základu infinitezimálního počtu (neboli kalkulu) víme, jaký význam mají derivace funkcí. Pokud se ovšem na diferenciální rovnice jako třeba (1.8) nebudeme dívat jako na derivaci nějaké funkce a připustíme možnost, že je rovnice rovna 0, pak zjistíme, že se v tomto bodě nachází stacionární bod, jinak řečeno rovnovážný stav. K takovému stavu dříve či později dospějí všechna řešení dané rovnice.

### Definice 2.3.1.

*Bod  $y_c$  je stacionárním bodem rovnice  $y' = f(y)$ , právě když  $f(y_c) = 0$ . [12]*

Stacionární řešení může být buď stabilní nebo nestabilní. Stabilní můžeme chápat ve smyslu, že malá výchylka od tohoto řešení konverguje zpět k danému stacionárnímu bodu, v opačném případě se jedná o nestabilní řešení, buď tedy konverguje k jinému stacionárnímu bodu, anebo řešení „utíká“ do  $\pm\infty$ . Tento druh stability se nazývá *asymptotická stabilita*. [12], [13]

**Definice 2.3.2.**

Nechť  $y_0$  je stacionárním řešením  $y' = f(y)$  a  $y$  je řešením s počáteční podmínkou  $y(0) = y_1$ . Řešení  $y_0$  nazýváme stabilním, pokud pro jakékoliv  $\varepsilon > 0$  existuje takové  $\delta > 0$ , aby počáteční řešení  $y_1$  splňovalo podmínku  $|y_1 - y_0| < \delta$  a zároveň libovolné řešení  $y(t)$  splňovalo  $|y(t) - y_0| < \varepsilon$ , pro všechna  $t > 0$ . Navíc, pokud  $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y_0$ , pak je  $y_0$  asymptoticky stabilní. Pokud tedy  $y_0$  není stabilní, říkáme, že je nestabilní. [12]

Zda je bod stabilní či nestabilní, snadno určíme užitím Věty 2.3.3.

**Věta 2.3.3.**

Je-li  $y_0$  stacionárním řešením  $y' = f(y)$ , tedy  $f(y_0) = 0$ , a funkce  $f(y)$  má spojitou 1. derivaci, pak řešení je stabilní když  $f'(y_0) < 0$  a nestabilní když  $f'(y_0) > 0$ . [12], [13]

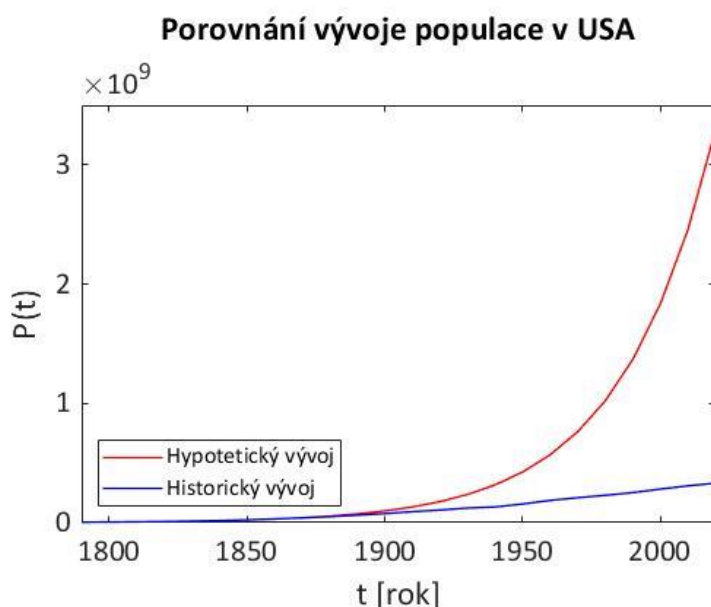


## 3 Logistická funkce podrobněji

### 3.1 Motivace

Rozvedeme poznatek T.R. Malthuse, že populace v USA mezi roky 1790 a 1840 vzrostla z 3,9 mil. obyvatel na více než 17 mil. Z tehdejších dat vyplývá, že populace rostla geometricky, tedy každých 10 let se populace rozrostla v průměru 1,34krát, respektive dvojnásobně každých 25 let. Pokud bychom se pokusili na základě těchto dat predikovat velikost populace do současnosti, zjistili bychom, že by nyní mělo v USA žít více než 3 mld. lidí, zatímco reálně v USA žije zhruba 10krát méně obyvatel, tedy 300 mil. Pro modelaci hypotetického stavu jsme využili exponenciální rovnici (1.2), kde  $r = (1 + x)$  a  $r = 1,34$ . Na obr. 3 je vidět grafické porovnání reality s modelem. Je vidět, že růst populace musí být nějakým způsobem omezený. [1], [14]

Verhulstova logistická rovnice (1.8) dobře aproximuje růst populací, jak už ve zmiňovaném příkladu v Belgii nebo i růst populace ve Švédsku během posledních 4 staletí, právě protože zohledňuje omezení růstu, zároveň je jednoduchá a elegantní. Nicméně rovnice (1.8) je v diferenciálním stavu a bylo by vhodné najít její řešení v jiné formě, ideálně v podobě vyjádření velikosti populace  $P$  v závislosti na čase  $t$ . [15]



Obr. 3: Srovnání historického růstu s exponenciálním modelem.

### 3.2 Řešení logistické funkce

Pravá strana rovnice (1.8) je pouze funkcí závislé proměnné  $P$  obsahující konstanty  $r$  (koeficient růstu) a  $K$  (limitní velikost populace), přičemž obě konstanty jsou nenulové. Je zřejmé, že pravá strana je spojitá a nenulová právě tehdy, když  $P \neq 0$  a zároveň  $P \neq K$ . Tím rovnice splňuje podmínky pro použití metody separace proměnných.

$$\frac{dP}{dt} = rP \left( 1 - \frac{P}{K} \right) \quad (1.8)$$

Po separaci (3.1) je zřejmé, že nejsnazší způsob integrace levé strany vede přes využití parciálních zlomků (3.2).

$$\frac{dP}{P(1 - \frac{P}{K})} = rdt; \quad (3.1)$$

$$\frac{1}{P(1 - \frac{P}{K})} = \frac{1}{P} + \frac{1}{K(1 - \frac{P}{K})}; \quad (3.2)$$

Pak tedy budeme integrovat levou stranu rovnice (3.1) člen po členu:

$$\int \frac{dP}{P(1 - \frac{P}{K})} = \int \frac{1}{P} dP + \int \frac{1}{K - P} dP. \quad (3.3)$$

Každý člen integrujeme zvlášť, druhý integrál se řeší využitím substituce  $t = K - P$ :

$$\int \frac{1}{P} dP = \ln|P| + c_1; \quad (3.4)$$

$$\int \frac{dP}{K - P} = -\ln|K - P| + c_2; \quad (3.5)$$

Dosazením (3.4) a (3.5) do (3.3) konečně získáváme:

$$\int \frac{dP}{P(1 - \frac{P}{K})} = \ln|P| - \ln|K - P| + c_3. \quad (3.6)$$

Využitím pravidel pro logaritmování při dosazení do rovnice (3.1), kde jsme pravou stranu také zintegrovali, získáme tvar:

$$\ln\left(c \left| \frac{P}{K - P} \right| \right) = rt. \quad (3.7)$$

Pro vyjádření velikosti populace  $P$  v závislosti na čase  $t$  je nutné najít inverzní funkci k logaritmické, což je exponenciální funkce (3.8). Vydělením konstantou  $c$  získáme tvar (3.9) a zavedením nové konstanty  $C$  převedeme na jednodušší podobu (3.10):

$$e^{rt} = c \left| \frac{P}{K - P} \right|; \quad (3.8)$$

$$\frac{e^{rt}}{c} = \left| \frac{P}{K - P} \right|; \quad (3.9)$$

$$C e^{rt} = \left| \frac{P}{K - P} \right|. \quad (3.10)$$

Při vyjadřování  $P$  se nejprve musíme vypořádat s absolutní hodnotou:

$$\left| \frac{P}{K-P} \right| > 0 \quad \rightarrow \quad Ce^{rt} = \frac{P}{K-P}; \quad (3.11)$$

$$\left| \frac{P}{K-P} \right| < 0 \quad \rightarrow \quad Ce^{rt} = \frac{P}{P-K}; \quad (3.12)$$

Poté už jednoduše vyjádříme závislost  $P(t)$ . Zjišťujeme, že nás to spolu s podmínkou nenulovosti jmenovatele vede k tomu, že logistická funkce funguje ve dvou režimech:

$$P(t) = \frac{CKe^{rt}}{Ce^{rt} + 1}, \quad \left| \frac{P}{K-P} \right| > 0; \quad (3.13)$$

$$P(t) = \frac{CKe^{rt}}{Ce^{rt} - 1}, \quad \left| \frac{P}{K-P} \right| < 0. \quad (3.14)$$

### 3.3 Rozbor režimů logistické funkce

Každá zdravá populace má snahu zvýšit své počty, proto budeme brát koeficient růstu  $r$  větší než 0. Kdyby  $r$  bylo menší než 0, poté by naopak populace vymírala. Velikost populace  $P$  musí být vždy kladná a toto budeme předpokládat i ve zbytku celé práce. Pokud nastane situace  $P = 0$ , populace se nemá z čeho rozrůst. Koeficient  $K$  je limitní velikostí populace, vyjadřuje podmínky pro růst v daném prostředí, a tedy musí být též kladný. Pokud tedy  $P$  a  $K$  jsou vždy kladné, pak odstranění absolutní hodnoty v rovnici (3.10) závisí na jejich poměru. Nakonec  $C$  je integrační konstanta a její hodnotu určíme z počáteční podmínky.

Protože funkce (3.10) není definovaná při velikosti populace  $P = K$ , pak v tomto bodě není definován ani jeden z režimů. Z očekávání, které uvádíme později, by se dalo uvažovat, že oba režimy se vždy budou blížit k hodnotě  $K$  ale nikdy jí nedosáhnou.

#### Tvrzení 3.3.1.

*Režim (3.13) se k hodnotě  $K$  blíží limitně pro  $t \rightarrow \infty$ . Tzn. funkce má asymptotu v  $K$ .*

*Důkaz.*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{CKe^{rt}}{Ce^{rt} + 1} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{CKe^{rt}}{e^{rt}(C + \frac{1}{e^{rt}})} = \frac{CK}{(C + 0)} = K. \quad (3.15)$$

■

#### Tvrzení 3.3.2.

*Režim (3.14) se k hodnotě  $K$  blíží limitně pro  $t \rightarrow \infty$ . Tzn. funkce má asymptotu v  $K$ .*

*Důkaz.*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{CKe^{rt}}{Ce^{rt} - 1} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{CKe^{rt}}{e^{rt}(C - \frac{1}{e^{rt}})} = \frac{CK}{(C - 0)} = K. \quad (3.16)$$

■

Očekáváme, že populace bude vždy růst, bude-li k tomu mít dostatek prostoru. Její počty by ale měly klesat, pokud svojí velikostí přesáhne únosnost prostředí, navzdory snaze populace růst. Oba předpoklady jsou shrnuty a dokázány ve *Tvrzení 3.3.4.* a *3.3.5.* Aby byla funkce na určitém intervalu rostoucí, musí být i její derivace na daném intervalu kladná, pro klesající funkci zase záporná derivace. Obě tvrzení nelze snadno dokázat derivováním funkcí (3.13) a (3.14). Samotná derivace je sice poměrně snadná ale dokázat, že je vždy kladná, popř. záporná, je složité. Můžeme ovšem využít *Věty 3.3.3.*

### **Věta 3.3.3.**

*Je-li  $f$  funkcí rostoucí, pak i její inverzní funkce  $f^{-1}$  je rostoucí, respektive pro klesající funkci  $f$  je i inverzní funkce  $f^{-1}$  klesající. [16]*

### **Tvrzení 3.3.4.**

*Je-li  $P(t_0) < K$  (viz *Tvrzení 3.3.1.*) a zároveň  $P(t_0) \neq 0$ , pak je funkce (3.13) rostoucí na celém definičním oboru  $t \in (t_0; \infty)$ , kde  $P(t_0)$  je počáteční stav populace.*

*Důkaz.*  $P(t)$  je vyjádřeno z rovnice (3.8). Inverzí k funkci (3.8) je (3.7). Je zřejmé, že derivací (3.7) je (1.8). Protože  $P(t) < K$ , pak derivace (1.8) je kladná, takže (3.7) je rostoucí, a tedy i její inverze (3.8) je rostoucí. Proto funkce (3.13) je rostoucí. ■

### **Tvrzení 3.3.5.**

*Je-li  $P(t_0) > K$ , pak je funkce (3.14) klesající na celém definičním oboru  $t \in (t_0; \infty)$ , kde  $P(t_0)$  je počáteční stav populace.*

*Důkaz.* Obdobně jako pro *Tvrzení 3.3.4.*

Pomocí 2. derivace funkcí můžeme zjistit, na kterém intervalu je křivka konvexní, na kterém konkávní a kde má inflexní bod. Křivka je konvexní, platí-li  $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$ , konkávní když  $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$ . Inflexní bod najdeme v místě, kde 2. derivace mění své znaménko a  $\frac{d^2P}{dt^2} = 0$ . Z kapitoly 1.5 usuzujeme následující tvrzení.

### **Tvrzení 3.3.6.**

*Režim (3.13) má inflexní bod v  $P = \frac{K}{2}$ , průběh funkce je konvexní pokud  $P < \frac{K}{2}$  a konkávní platí-li  $P > \frac{K}{2}$ .*

*Důkaz.*

$$\frac{d^2P}{dt^2} = r \left( P - \frac{P^2}{K} \right)' = r \frac{dP}{dt} \left( 1 - \frac{2}{K} P \right); \quad (3.17)$$

Režim (3.13) je rostoucí, takže  $r \frac{dP}{dt} > 0$  a proto můžeme psát pro:

- Inflexní bod

$$\frac{d^2P}{dt^2} = 0 \Leftrightarrow \left(1 - \frac{2}{K}P\right) = 0 \Leftrightarrow P = \frac{K}{2}; \quad (3.18)$$

- Konvexnost

$$\frac{d^2P}{dt^2} > 0 \Leftrightarrow \left(1 - \frac{2}{K}P\right) > 0 \Leftrightarrow P < \frac{K}{2}; \quad (3.19)$$

- Konkávnost

$$\frac{d^2P}{dt^2} < 0 \Leftrightarrow \left(1 - \frac{2}{K}P\right) < 0 \Leftrightarrow P > \frac{K}{2}; \quad (3.20)$$

■

Jinými slovy jsme zjistili, že rychlost růstu režimu (3.13) se bude zvyšovat na intervalu  $P(t) \in \left(P(t_0); \frac{K}{2}\right)$  a klesat bude na intervalu  $P(t) \in \left(\frac{K}{2}; \infty\right)$ .

#### **Tvrzení 2.4.6.**

*Průběh režimu (3.14) je na celém svém definičním oboru pouze konvexní.*

*Důkaz.* Režim (3.14) nastává pouze pokud  $P > K$  a je klesající, proto je  $r \frac{dP}{dt} < 0$ . Pro konvexnost platí:

$$\frac{d^2P}{dt^2} > 0 \Leftrightarrow r \frac{dP}{dt} \left(1 - \frac{2}{K}P\right) > 0. \quad (3.21)$$

Dělením nerovnice činitelem  $r \frac{dP}{dt}$ , který je záporný, se mění znaménko nerovnosti a proto platí:

$$\left(1 - \frac{2}{K}P\right) < 0 \Leftrightarrow P > \frac{K}{2}. \quad (3.22)$$

■

I když model nepřipouští dosažení limitního stavu  $K$ , reálná populace ho dosáhnout může, nacházela by se pak v rovnovážném stavu. To by znamenalo, že se její počty ani nezvyšují ani nesnižují, co se týče dlouhodobého hlediska. Avšak za určitých okolností při podrobném pozorování bychom mohli zjistit, že díky různým vlivům okolí a dynamice rozmnožování velikost populace nemusí setrvávat na hodnotě  $K$  ale může kolem ní oscilovat.

Jak už jsme naznačili, 1. režimem logistické funkce můžeme modelovat i situaci, kdy dlouhodobý trend vývoje populace je klesající. V takovém případě by jediný rozdíl v koeficientu  $r$ , který by byl záporný a mohli bychom ho jmenovat jako koeficient vymírání.

### 3.4 Vzorový příklad

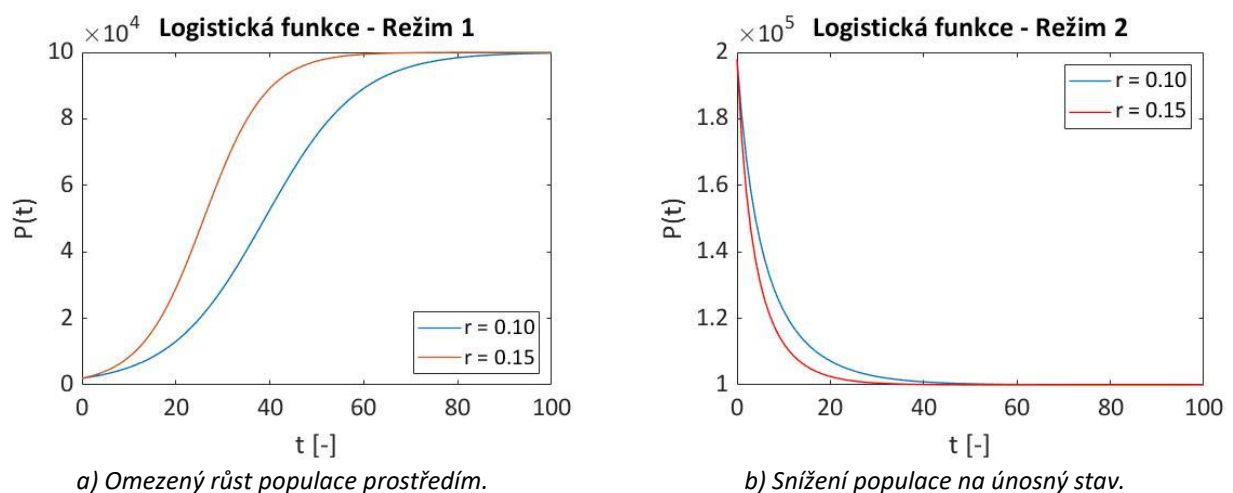
V názorné ukázce logistické funkce zvolíme  $K = 100\,000$ , pro porovnání vykreslíme v každém režimu 2 křivky, lišící se parametrem  $r$ , tedy  $r_1 = 0,10$  a  $r_2 = 0,15$ . Vždy je nutné dopočítat integrační konstantu  $C$ . Její vypočet předvedeme pro 1. režim při počátečním stavu populace  $P_0 = 2000$  v čase  $t = 0$  při  $r_1 = 0,10$ . Nejdříve z rovnice (3.11) vyjádříme  $C$  a poté jednoduše dosadíme číselné hodnoty za koeficienty  $K, r, P_0$ :

$$C = \frac{P_0}{e^{rt}(K - P_0)}; \quad (3.23)$$

$$C = \frac{2000}{e^{0,10 \cdot 0}(100\,000 - 2000)} = 0,0204. \quad (3.24)$$

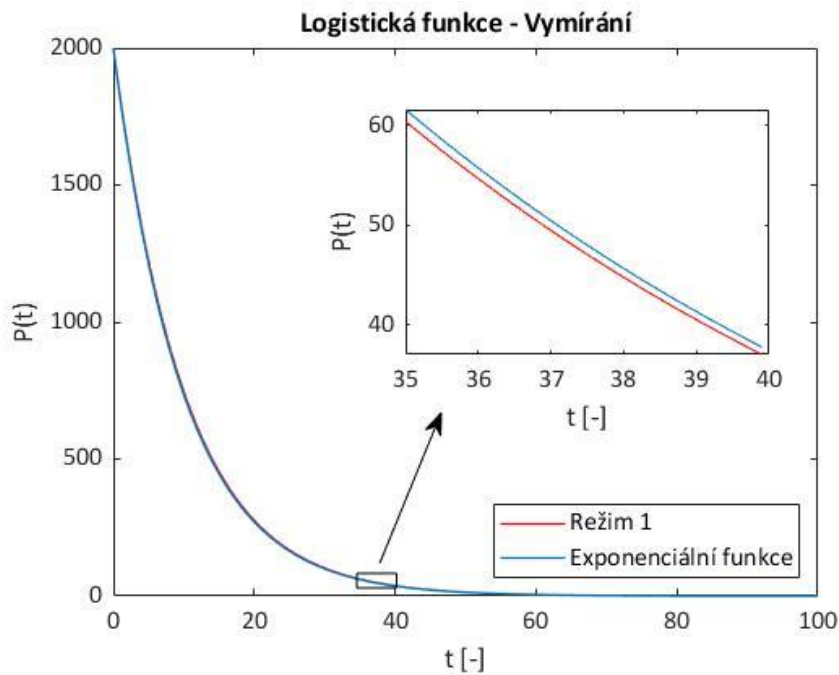
Pro zbylé případy se konstanta  $C$  dopočítá stejným způsobem s příslušnou počáteční podmínkou a koeficientem.

Na obr. 4a je vykreslen graf 1. režimu logistické funkce v časovém intervalu  $t \in \langle 0; 100 \rangle$ , čas je relativní a je uváděn bez jednotek. Je vidět, že funkce se chová tak, jak jsme uváděli v kapitole 2.5 a ustálený stav nastává při přiblížení k limitní hodnotě. Stejně tak obr. 4b ukazuje, že režim 2 je na svém intervalu pouze konvexní a hodnoty neklesnou pod únosný stav. Intuitivně bychom zřejmě na první pohled nehádali, že by rychleji rostoucí populace, tzn. vyšší hodnota  $r$ , měla rychleji klesat na únosnou mez. To by se snad dalo vysvětlit například tím, že rychleji spotřebovává zdroje prostředí. Pro režim 2 jsme volili počáteční stav  $P_0 = 198\,000$ , to znamená, že v obou případech je rozdíl mezi počátečním stavem a maximálním únosným stavem shodný, tedy  $|P_0 - K| = 98\,000$ . Proto je zajímavé si povšimnout, že průběh režimu 2 je mnohem strmější, respektive, dosahuje okolí hodnoty  $K$  mnohem dříve než režim 1. Navíc, rozdíl mezi křivkami lišících se v koeficientech  $r$  v tomto režimu není tak rozdílný jako v režimu 1.



Obr. 4: Režimy logistické funkce.

Pro úplnost na obr. 5 je křivka režimu 1, kdy z  $P_0 = 2000$  počet populace roste rychlostí  $r = -0,1$ , tzn. modelování vymírání druhu, ve srovnání s exponenciálním růstem dle rovnice (1.10). Je vidět, že průběh je téměř shodný.



Obr. 5: Vymírání populace dle Režimu 1 a exp. růstu.

### 3.5 Reálný příklad-Kondor kalifornský

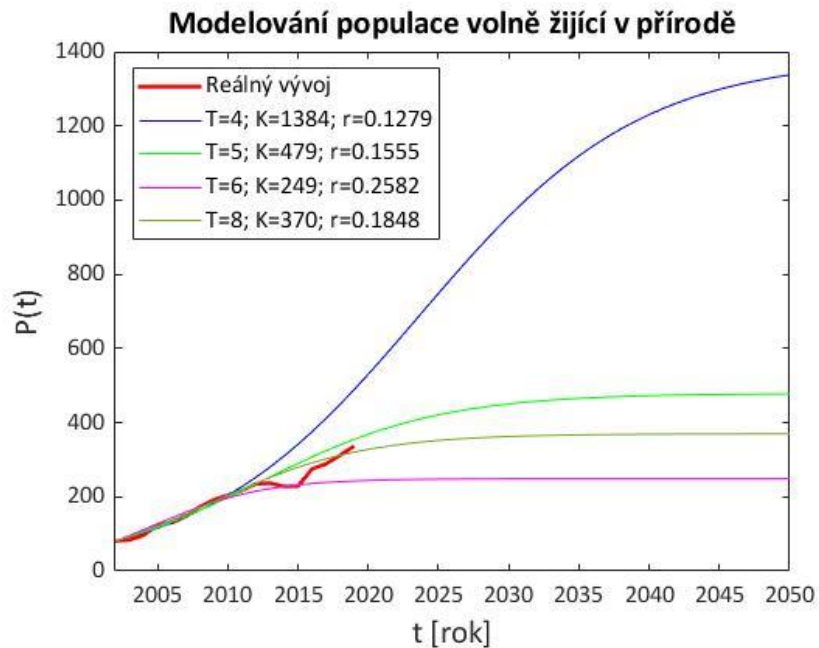
Kondor kalifornský je největší pták Severní Ameriky, který byl v 80. letech minulého století na pokraji vyhynutí, především z důvodu lovu, otravám a ztrátě přirozeného prostředí. Díky úsilí biologů a ekologů se podařilo tohoto živočicha rozmnožit v zajetí a postupně navracet do volné přírody. Ačkoliv je obnova populace na dobré cestě, udržitelného stavu se stále nepodařilo dosáhnout, proto snahy vědců dále pokračují a jsou tak počty tohoto druhu dobře zmapovány. [17], [18]

Rok	V přírodě	V zajetí	Celkem	Rok	V přírodě	V zajetí	Celkem
2002	81	130	211	2011	217	173	390
2003	84	131	215	2012	235	169	404
2004	96	132	228	2013	237	169	406
2005	125	151	276	2014	228	193	421
2006	130	153	283	2015	229	206	435
2007	147	151	298	2016	275	170	445
2008	173	148	321	2017	289	173	462
2009	192	158	350	2018	312	176	488
2010	204	166	370	2019	337	181	518

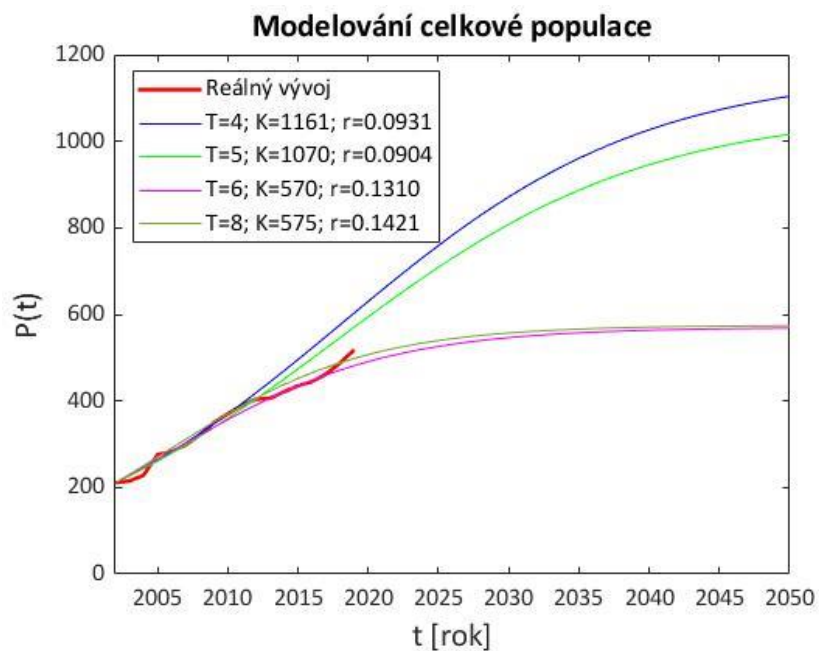
Tab. 2: Populace Kondora kalifornského. [17]

Pro modelování populace je zapotřebí stanovit koeficienty  $K$  a  $r$ , hrubý odhad jsme provedli pomocí vztahů (1.11) a (1.12). Jejich stanovení závisí na výběru dat, který je určen časovým rozestupem  $T$ . Počáteční stav jsme uvažovali v roce 2002, pokud  $T = 4$ , další dva potřebné stavy jsme brali v letech 2006 a 2010. Na obr. 6 a 7 je vyobrazen vývoj populace v závislosti na volbě koeficientů  $K$ ,  $r$ . Je zřejmé, že výběr dat značně ovlivňuje hodnoty koeficientů a tím celkový vývoj. V prvním desetiletí model dobře koresponduje s reálnými daty, později se ale začne lišit vlivem nenadálé krátkodobé změny ve vývoji reálné populace, navíc v malých populacích jsou výchytky vždy zřetelnější. Podrobnějším zkoumáním a

porovnáním by bylo možné, najít takovou kombinaci koeficientů, aby křivka modelu lépe popisovala a následně i lépe predikovala vývoj populace.



Obr. 6: Modelování populace Kondora kalifornského ve volné přírodě.



Obr. 7: Modelování celkové populace Kondora kalifornského.

Vymírání kondorů započalo již koncem 18. století a v té době ještě nebylo běžné, aby se podrobně zkoumaly počty živočichů. Uvedeme aspoň, že stav populace v polovině 20. století byl asi 150 jedinců. [19]

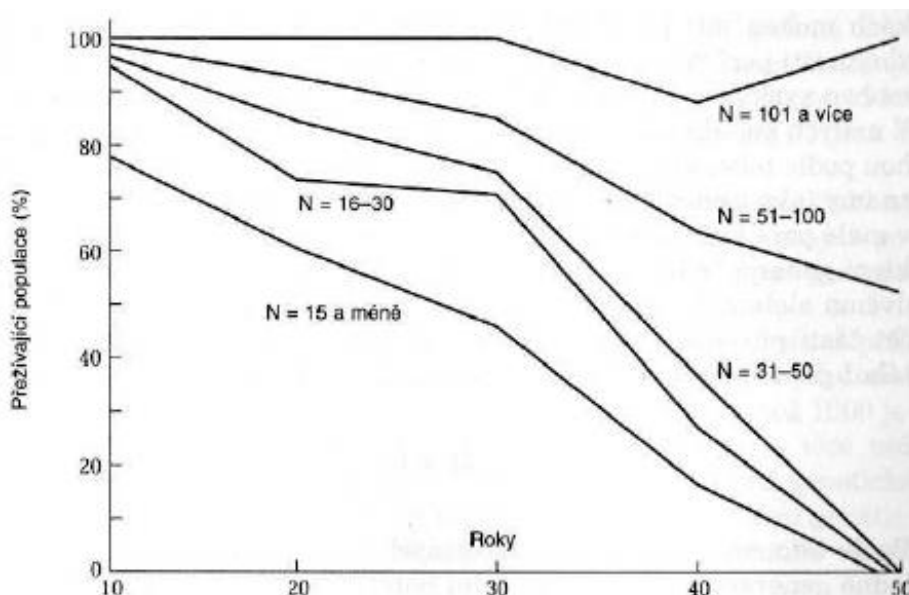


## 4 Threshold model

### 4.1 Biologické pozadí

Pro modelování pomocí Verhulstovy rovnice platí, že k růstu populace je nutný alespoň 1 jedinec schopný rozmnožování, nicméně pro nemalou část organismů je zapotřebí k rozmnožení alespoň 2 jedinců, navíc opačného pohlaví. V takovém případě k udržitelné natož rostoucí populaci mnohdy nestačí ani 50 jedinců. Malé populace mají totiž problém rozšířit své počty z důvodu ztráty genetické variability, z nevyváženosti pohlaví, klesnutí natality nebo že se jedinci na velkém území zkrátka nepotkají. Dobým příkladem je pečlivě zdokumentované přežívání 120 populací ovce tlustorohé na území USA v severozápadních pouštních oblastech. Některé z populací byly studovány až 70 let. Ze studie vyplývá, že během 50 let zanikly všechny člověkem neřízené populace s méně než 50 jedinci. Ale téměř všechny populace, které měly více jak 100 jedinců, takto vymezené období přežily. Dalším příkladem mohou být dlouholetá pozorování ptačích populací v národním parku na kalifornských Channel Islands. Vědci zjistili, že více než 90% šanci na přežití doby 80 let mají pouze ty populace, které byly o velikosti alespoň 100 hnízdících páru. Samozřejmě existují i početné výjimky, kdy pro přežití populace stačilo 10 a méně párů.

Pojmem *minimální velikost životaschopné populace (minimum viable population–MVP)* rozumíme nejmenší možnou izolovanou populaci, která s určitou pravděpodobností přežije vymezenou dobu, navzdory předvídatelným vlivům jako jsou třeba přírodní katastrofy. Často se tato pravděpodobnost pohybuje v rozmezí 95–99 % a časový rámeček bývá 100, 500 či 1000 let. Díky detailní analýze životního prostředí a demografické studie populace lze poměrně přesně odhadnout MVP pro daný druh v dané oblasti, nicméně ne zřídka kdy se jedná o finančně nákladný proces, který trvá měsíce až roky. Obecně se odhaduje, že ochrana 500–5000 jedinců by měla být dostačující pro budoucí růst populace. V případě ovce tlustorohé bychom mohli říct, že minimální velikost životaschopné populace je 100. [20]



Obr. 8: Závislost mezi počáteční velikostí populace (N) a procentem přežívajících populací. [20]

## 4.2 Řešení threshold modelu

Threshold model (4.1) [21] se velice podobá logistické funkci (1.8). Největším rozdílem oproti (1.8) je, že obsahuje další koeficient a to  $T$ , který označuje právě minimální velikost životaschopné populace. Logicky tedy vyplývá, že  $T$  musí mít nižší hodnotu, než je limitní velikost populace v daném prostředí.

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) \left(\frac{P}{T} - 1\right) \quad (4.1)$$

Pro řešení rovnice (4.1) opět využijeme metodu separace proměnných, takže rovnice musí splňovat podmínky uvedené v kapitole 2.1. Opět je vidět, že pravá strana (4.1) je spojitá a nenulová právě tehdy, platí-li  $P \neq 0$ ,  $P \neq K$  a navíc  $P \neq T$ . Samozřejmě se předpokládá, že koeficienty  $r, K, T$  jsou nenulové. Tedy, nejdříve proměnné separujeme (4.2), levou stranu rozložíme na parciální zlomky a následně integrujeme člen po členu a po úpravě získáváme (4.3).

$$\frac{dP}{P \left(1 - \frac{P}{K}\right) \left(\frac{P}{T} - 1\right)} = r dt; \quad (4.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{KT} \int \frac{dP}{P} + \frac{1}{K(K-T)} \int \frac{dP}{P-K} + \frac{1}{T(T-K)} \int \frac{dP}{T-P} = \\ = \ln \left( \frac{(P-K)^{\frac{1}{K(T-K)}}}{\frac{1}{P^{KT}} (T-P)^{\frac{1}{T(T-K)}}} \right) + c_1; \end{aligned} \quad (4.3)$$

Před rozložením na parciální zlomky jsme ve jmenovateli (4.2) po roznásobení závorek vytkli konstantu  $\frac{1}{KT}$ , kterou jsme převedli na pravou stranu. Integrace pravé strany je triviální. Celkově tedy získáváme vztah:

$$\ln \left( \frac{(P-K)^{\frac{1}{K(T-K)}}}{\frac{1}{P^{KT}} (T-P)^{\frac{1}{T(T-K)}}} \right) = \frac{rt}{KT} + C. \quad (4.4)$$

Prakticky na první pohled je vidět, že závislost  $P(t)$  nelze explicitně vyjádřit, a proto nemá smysl převést (4.4) na inverzní funkci.

## 4.3 Rozbor threshold modelu

Stejně jako u logistické funkce i zde volíme koeficient  $r$  kladný, abychom řešili problematiku rostoucí populace, a též  $P$  musí mít kladnou hodnotu. V tuto chvíli tedy znaménková povaha derivace závisí na výsledku součinu závorek, tedy vzájemném poměru velikosti populace s limitem prostředí a s MVP.

I přesto že  $P$  je v (4.4) obsaženo implicitně, můžeme o řešení threshold modelu ledasco zjistit právě díky rovnici (4.1), která je vlastně časovou derivací funkce, kde  $P(t)$  je vyjádřeno explicitně. Dá se říct, že tohoto faktu jsme využili i v kapitole o logistické funkci.

**Tvrzení 4.3.1.**

Diferenciální rovnice (4.1) má stabilní stacionární řešení v bodech  $P = K$  a  $P = 0$ . Nestabilní stacionární řešení v bodě  $P = T$ .

Důkaz. Podle Definice 2.3.1. stacionární body nalezneme, pokud  $\frac{dP}{dt} = 0$ . Tedy:

$$0 = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) \left(\frac{P}{T} - 1\right), \quad (4.5)$$

z čehož vyplývají stacionární body:

$$P = 0; \quad (4.6)$$

$$\left(1 - \frac{P}{K}\right) = 0 \Leftrightarrow P = K; \quad (4.7)$$

$$\left(\frac{P}{T} - 1\right) = 0 \Leftrightarrow P = T. \quad (4.8)$$

Po úpravě derivace pravé strany (4.5) podle proměnné  $P$  je:

$$\left(rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) \left(\frac{P}{T} - 1\right)\right)' = \frac{r}{KT} P \left(2(K + T) - \frac{KT}{P} - 3P\right). \quad (4.9)$$

Stabilitu stacionárních bodů určíme podle Věty 2.3.3., přičemž o znaménku bude rozhodovat závorka na pravé straně (4.9):

- $P = K$

$$(2(K + T) - T - 3K) < 0 \rightarrow \text{stabilní}; \quad (4.10)$$

- $P = T$

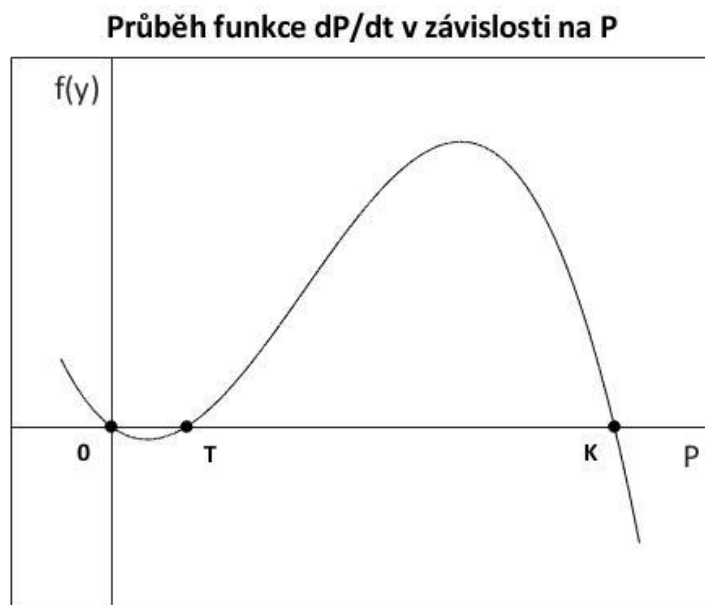
$$(2(K + T) - K - 3T) > 0 \rightarrow \text{nestabilní}; \quad (4.11)$$

- $P = 0$

$$\begin{aligned} \left(\frac{r}{KT} P \left(2(K + T) - \frac{KT}{P} - 3P\right)\right)' &= \left(\frac{2rP(K + T)}{KT} - r - \frac{rP^2}{KT}\right)' = \\ &= \left(\frac{2r \cdot 0 \cdot (K + T)}{KT} - r - \frac{r0^2}{KT}\right)' = -r \rightarrow \text{stabilní}. \end{aligned} \quad (4.12)$$

■

Prakticky vzato platí  $f(P) = \frac{dP}{dt}$  a můžeme tedy vykreslit graf stejně u každé jiné funkce. Na obr. 9 jsou vyznačeny stacionární body, a pokud v daném bodě je funkce  $f(P)$  klesající, pak je bod stabilní, což je jiná interpretace Věty 2.3.3.



Obr. 9: Graf funkce (3.1).

Ze znalosti o stabilitě v jednotlivých bodech můžeme odhadovat, jak se bude populace chovat při nenadálém výkyvu. Pokud by tedy populace byla ve stavu  $P = K$ , který je stabilní, a z nějakého důvodu by skokově klesla či vzrostla, po určité době by se vrátila zpět do původního stavu. Vezmeme-li stav  $P = T$  (připomínáme, že ve stacionárním bodě je funkce konstantní), který je stavem nestabilním, tak nenadálý vzrůst populace by zapříčinil, že velikost populace by po čase dospěla na hodnotu  $K$ , protože je to nejbližší stabilní stacionární bod s vyšší hodnotou ( $K > T$ ). Pokud by stav prudce klesl, tak velikost populace postupně dojde ke stabilnímu stavu  $P = 0$ . Logicky, kladná výchylka od  $P = 0$  znamená navrácení k původní nulové hodnotě. I když reálná populace záporná být nemůže, z matematického hlediska  $P$  může nabývat záporných hodnot, proto doplníme, že záporná výchylka ve stavu  $P = 0$  po čase vede zpět k tomuto stavu. Z tohoto můžeme odhadovat další vlastnosti řešení (3.4), která vyjádříme a dokážeme v následujících tvrzeních.

### **Tvrzení 4.3.2.**

*Je-li počáteční stav  $P_0 > K$ , je průběh funkce (4.4) klesající, stejně tak pokud  $P_0 < T$ . V případě že  $T < P_0 < K$ , pak je funkce rostoucí.*

*Důkaz.* Obdobně jako v kapitole 2.4, derivací funkce (4.4) je vztah (4.1). Funkce je rostoucí, pokud  $\frac{dP}{dt} > 0$ , a klesající, pokud  $\frac{dP}{dt} < 0$ .  $P$  je vždy kladné, a proto o kladnosti či zápornosti derivace bude rozhodovat součin závorek.

Tedy:

- $P_0 > K$

$$\left(1 - \frac{P_0}{K}\right) < 0 \wedge \left(\frac{P_0}{T} - 1\right) > 0 \Rightarrow \frac{dP}{dt} < 0 \rightarrow \text{nerostoucí}; \quad (4.13)$$

- $P_0 < T$

$$\left(1 - \frac{P_0}{K}\right) > 0 \wedge \left(\frac{P_0}{T} - 1\right) < 0 \Rightarrow \frac{dP}{dt} < 0 \rightarrow \text{nerostoucí}; \quad (4.14)$$

- $T < P_0 < K$

$$\left(1 - \frac{P_0}{K}\right) > 0 \wedge \left(\frac{P_0}{T} - 1\right) > 0 \Rightarrow \frac{dP}{dt} > 0 \rightarrow \text{rostoucí}. \quad (4.15)$$

■

### Tvrzení 4.3.3.

Je-li počáteční stav  $P_0 > K$ , je průběh funkce (4.4) pouze konvexní. V případě  $P_0 < T$  nebo  $T < P_0 < K$  je funkce (4.4) na části definičního oboru konvexní a na části konkávní.

Důkaz. Funkce je konvexní, pokud  $\frac{d^2P}{dt^2} > 0$ , a konkávní, pokud  $\frac{d^2P}{dt^2} < 0$ . Druhou derivací funkce (4.4) je derivace rovnice (4.1):

$$\frac{d^2P}{dt^2} = \frac{dP}{dt} \cdot \frac{rP}{KT} \left(2(K+T) - 3P - \frac{KT}{P}\right). \quad (4.16)$$

O konvexnosti či konkávnosti rozhoduje znaménko  $\frac{dP}{dt}$  a výsledek závorky na pravé straně rovnice (4.16). Kdy je  $\frac{dP}{dt}$  kladné a kdy záporné, je uvedeno ve Tvrzení 4.3.2.

- Pro  $P_0 > K$ , tzn.  $\frac{dP}{dt} < 0$

Pokud by  $P_0 = 0$ , pak  $\frac{d^2P}{dt^2} = 0$ , ale protože  $P_0 > K$  a velikost členu  $3P$  roste rychleji, než se člen  $\frac{KT}{P}$  zmenšuje, tak vždy musí platit:

$$\left(2(K+T) - 3P_0 - \frac{KT}{P_0}\right) < 0 \Rightarrow \frac{d^2P}{dt^2} > 0 \rightarrow \text{konvexní}. \quad (4.17)$$

Inflexní body nalezneme, jestliže závorka ve (4.16) je rovna 0. Úpravou získáme kvadratickou rovnici:

$$-3P^2 + 2P(K+T) - KT = 0, \quad (4.18)$$

kteřá vede na řešení:

$$P_1 = \frac{K + T + \sqrt{K^2 - KT + T^2}}{3}, \quad P_2 = \frac{K + T - \sqrt{K^2 - KT + T^2}}{3}. \quad (4.19)$$

A proto platí:

$$-3P^2 + 2(K + T) - KT = (P - P_1)(P_2 - P). \quad (4.20)$$

Zjevně  $P_1 > P_2$ , a proto  $P_1$  je inflexním bodem pro  $T < P_0 < K$  a  $P_2$  inflexním bodem pro  $P_0 < T$ , neboť stav  $P_0 > K$  je pouze konvexní a inflexní bod nemá.

	$P_0 < P_2$	$P_2 < P_0 < T$	$T < P_0 < P_1$	$P_1 < P_0 < K$
$(P - P_1)$	-	-	-	+
$(P_2 - P)$	+	-	-	-
$(P - P_1)(P_2 - P)$	-	+	+	-

Tab. 3: Znaménková orientace závorek po dosazení  $P_0$  za  $P$ .

Na základě posledního řádku tab. 3 a znalosti znaménka derivace  $\frac{dP}{dt}$  pro zbývající stavy platí:

- $P_0 < T$  (tzn.  $\frac{dP}{dt} < 0$ )

$$\text{Když } P_0 < P_2, \left(2(K + T) - 3P_0 - \frac{KT}{P_0}\right) < 0 \Rightarrow \frac{d^2P}{dt^2} > 0 \rightarrow \text{konvexní.} \quad (4.21)$$

$$\text{Když } P_0 > P_2, \left(2(K + T) - 3P_0 - \frac{KT}{P_0}\right) > 0 \Rightarrow \frac{d^2P}{dt^2} < 0 \rightarrow \text{konkávní.} \quad (4.22)$$

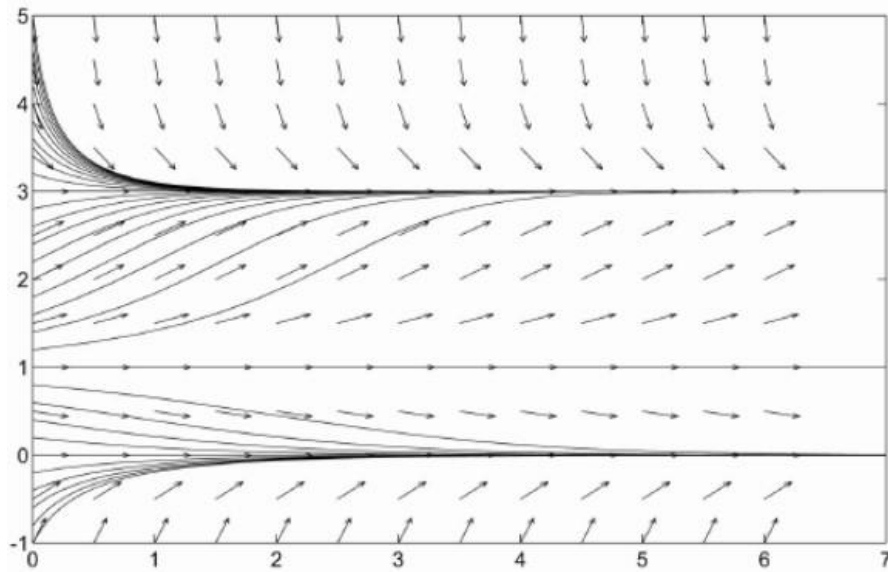
- $T < P_0 < K$  (tzn.  $\frac{dP}{dt} < 0$ )

$$\text{Když } P_0 < P_1, \left(2(K + T) - 3P_0 - \frac{KT}{P_0}\right) > 0 \Rightarrow \frac{d^2P}{dt^2} > 0 \rightarrow \text{konvexní.} \quad (4.23)$$

$$\text{Když } P_0 > P_1, \left(2(K + T) - 3P_0 - \frac{KT}{P_0}\right) < 0 \Rightarrow \frac{d^2P}{dt^2} < 0 \rightarrow \text{konkávní.} \quad (4.24)$$

■

Díky dokázaným vlastnostem máme nyní poměrně slušnou představu o tom, jak vypadá obecné řešení funkce (4.4). Několik (obecně jich je nekonečně mnoho) řešení je vykresleno na obr. 10, z něhož můžeme snadno vyčíst, co se stane, pokud dojde k nenadálému výkyvu. V takovém případě vývoj populace nepokračuje po původní křivce, ale pokračuje po té křivce, na které leží nová velikost populace po vychýlení pro příslušný čas. Takové chování si lze představit, jak pomocí vykreslených čar, tak i vektorového pole, které odpovídá pravé straně rovnice (4.1).



Obr. 10: Řešení threshold modelu pro různé počáteční stavy. [22]

Pokud bychom chtěli řešit konkrétní úlohu, tak tvar (4.4) je dost nepraktický, nicméně i s ním bychom mohli dojít k řešení. Stačilo by vyjádřit  $t = f(P)$ , spočítat a zaznamenat dostatečné množství hodnot, což s moderní výpočetní technikou není problém, a tak naléznout požadované řešení úlohy, popř. vykreslit graf.

# 5 Bifurkace

## 5.1 Motivace

Teorie bifurkací se zabývá možnými změnami řešení diferenciálních rovnic, které závisí na proměnných parametrech. Jinými slovy studuje chování dynamického systému při různých hodnotách parametrů. Dobrý přehled o těchto vlastnostech nám dávají bifurkační diagramy. [23]

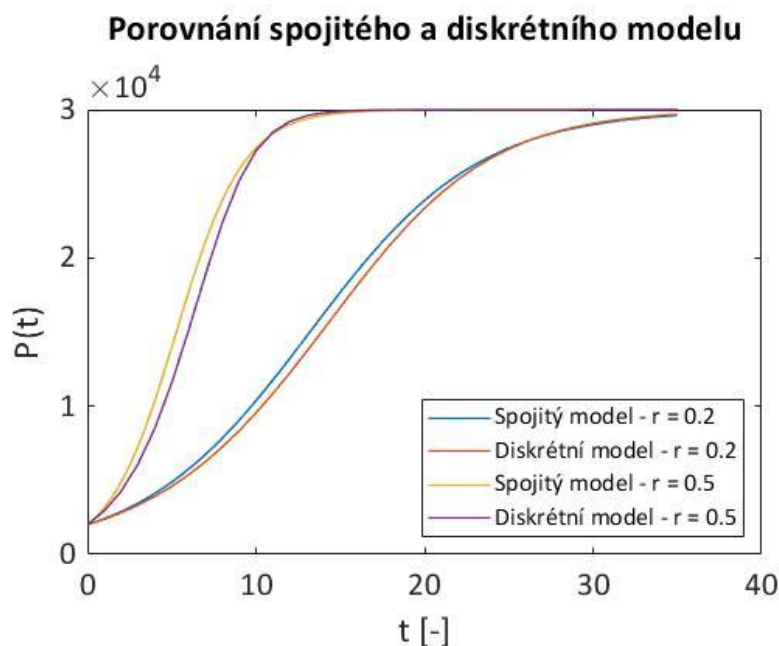
Vezme-li logistickou funkci (1.8), která je spojitá, tak již víme, že vždy konverguje k hodnotě  $K$  pro  $t \rightarrow \infty$ . Pokud ji ovšem diskretizujeme, tzn. řešení budeme znát pouze v pravidelných časových okamžicích, zjistíme, že ne vždy se chová tak, jak bychom očekávali. Rovnici (1.8) můžeme chápat jako změnu populace  $dP$  za čas  $dt$ . Proto pro populaci v čase  $n + 1$  můžeme psát:

$$P_{n+1} = P_n + \frac{dP}{dt}, \quad (5.1)$$

což po dosazení je:

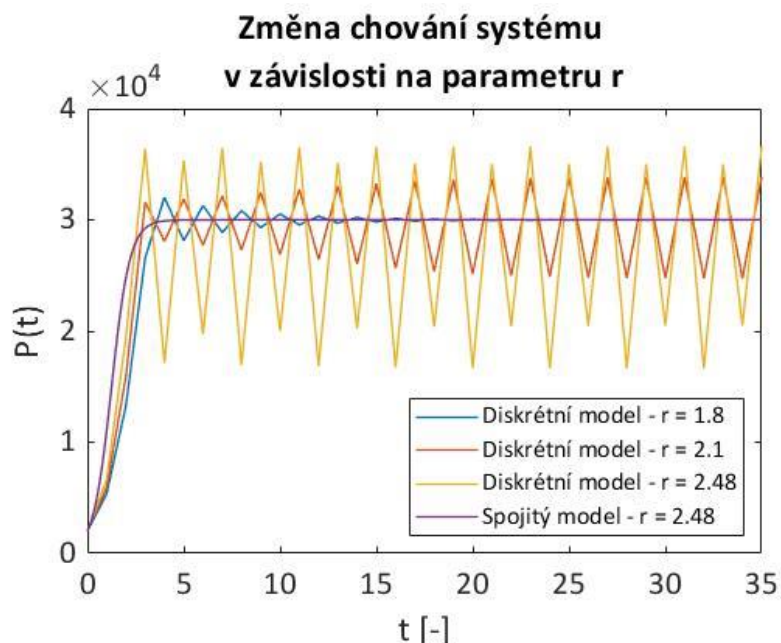
$$P_{n+1} = P_n + P_n r \left(1 - \frac{P_n}{K}\right). \quad (5.2)$$

Na obr. 11 je srovnání mezi spojitým a časově diskrétním modelem a je vidět, že se pro naše potřeby téměř shodují. Jak je znázorněno na obr. 12, dosazením různých hodnot  $r$ , se u spojitého režimu mění pouze strmost, ale v případě diskrétního modelu zjišťujeme, že od určité hodnoty  $r$  řešení nemá rovnovážný stav v bodě  $P(t = \infty) = K$  ale osciluje mezi 2 hodnotami. Navíc, pokud budeme dále  $r$  zvyšovat, řešení bude pravidelně oscilovat mezi více a více hodnotami, až přejde v chování, kdy periodické opakování již nelze pozorovat, pak takový stav označujeme jako *chaos*. [23]



Obr. 11: Srovnání modelů (3.13) a (5.2) pro  $P_0 = 2000$  a  $K = 30\,000$ .





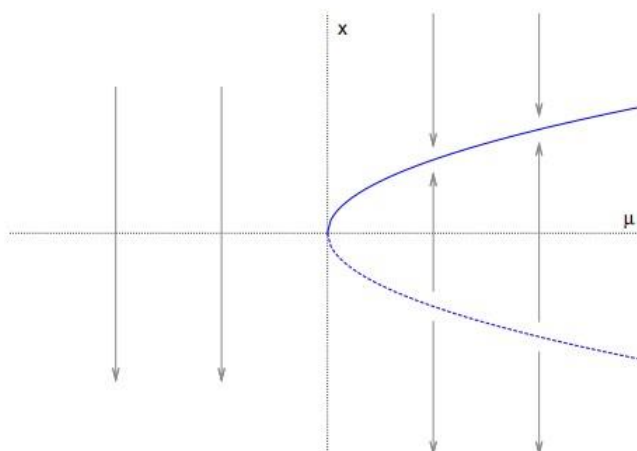
Obr. 12: Pro vysoké hodnoty  $r$  se model (5.2) neustálí v jednom rovnovážném stavu. ( $P_0 = 2000$  a  $K = 30\,000$ .)

## 5.2 Základní bifurkace

Co to vlastně bifurkace je, zavedeme ne zcela formální *Definicí 5.2.1*. Z ní vyplývá, že k nalezení bifurkace je zapotřebí hledat stacionární body a jejich stability či nestability. Pro naše potřeby se stačí zabývat pouze 1-D bifurkacemi.

### Definice 5.2.1.

Je-li dána rovnice  $x' = f(x, \mu)$ , kde  $x \in \mathbb{R}^n$  a parametr  $\mu \in \mathbb{R}$ , zároveň je funkce  $f$  hladká, pak rovnice má bifurkaci v bodě  $(x_0, \mu_0)$ , jestliže v okolí bodu  $x_0$  podstatným způsobem změní chování řešení v okamžiku  $\mu = \mu_0$ . Podstatnou změnou chování rozumíme vznik či zánik stacionárního bodu či změnu stability tohoto bodu. [24]

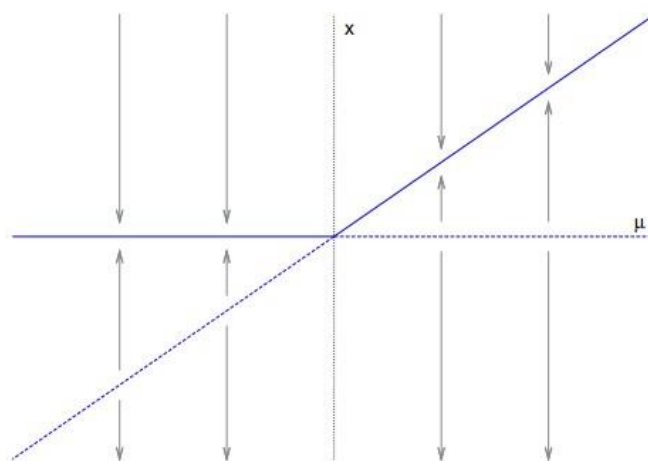


Obr. 13: Bifurkace „sedlo-uzel“. [24]

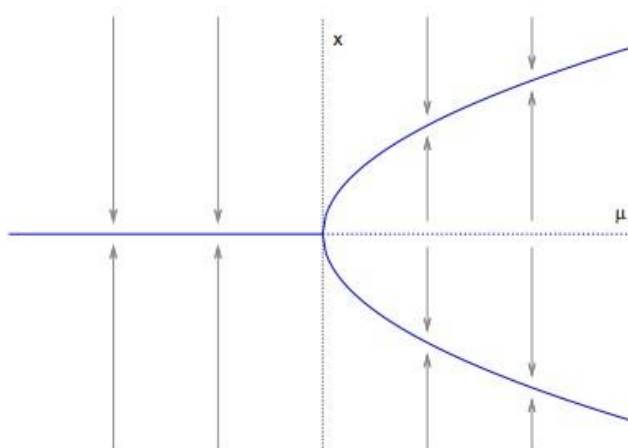
$$x' = \mu - x^2 \quad (5.3)$$

Vzmemme-li si rovnici (5.3) a položíme ji rovnou 0, zjistíme že pro  $\mu < 0$  nemá žádné stacionární body, při  $\mu = 0$  vzniká jeden stacionární bod, tedy  $x = 0$ , a ten se dělí na dva, jeli splněna podmínka  $\mu > 0$ , přičemž jeden je stabilní a druhý nestabilní, což vychází z Věty 2.3.3. Odpovídající bifurkace této rovnice je nazvána „sedlo-uzel“ a je vyobrazena na obr. 13. Na dalších obrázcích jsou znázorněny další typy bifurkací.

Je zvykem stabilní rovnovážné body označovat plnou čarou a nestabilní přerušovanou čarou. Dále je šipkami naznačen průběh řešení při daném  $\mu$ . [24]



Obr. 14: „Transkritická“ bifurkace. Např.  $x' = \mu x - x^2$ . [24]



Obr. 15: „Vidličková“ bifurkace. Např.  $x' = \mu x - x^3$ . [24]

### 5.3 Zavedení pojmů

Za účelem sestrojení bifurkačních diagramů musíme nejprve zmínit některé definice a věty, pomocí kterých následně budeme hledat body, ve kterých nastává bifurkace.

Nejprve upřesníme, že  $f^2(x_0)$  je myšleno  $f(f(x_0))$ , takto můžeme psát  $f^n(x_0)$ , pro  $n \rightarrow \infty$ . Dále v Definicí 5.3.1. zavedeme, co je to pevný bod. Graficky se tento bod můžeme představit jako průsečík přímky  $y = x$  s křivkou funkce.

#### Definice 5.3.1.

Bod  $\bar{x}$  je nazván pevným bodem funkce  $f$ , pokud platí  $f(\bar{x}) = \bar{x}$ . [23]

Co je to asymptotická stabilita bodu je určeno *Definicemi* 5.3.2. a 5.3.3. Pro jednoduché ověření, zda bod je asymptotický stabilní či nestabilní nám poslouží *Věta* 5.3.4.

### Definice 5.3.2.

*Pevný bod  $\bar{x}$  funkce  $f$  je stabilní, pokud pro libovolné  $\epsilon > 0$  existuje takové  $\delta > 0$ , kdy pro všechna  $x_0$  splňující  $|x_0 - \bar{x}| < \delta$  platí, že iterování funkce  $f(x_0)$  splňuje nerovnici  $|f^n(x_0) - \bar{x}| < \epsilon$  pro všechna  $n \geq 0$ . Pevný bod  $\bar{x}$  označíme nestabilním, pokud není stabilní. [23]*

### Definice 5.3.3.

*Pevný bod  $\bar{x}$  funkce  $f$  je asymptoticky stabilní, pokud je stabilní a navíc existuje  $r > 0$  takové, že  $f^n(x_0) \rightarrow \bar{x}$ , když  $n \rightarrow \infty$ , pro všechna  $x_0$  splňující podmínku  $|x_0 - \bar{x}| < r$ . [23]*

### Věta 5.3.4.

*Nechť  $f$  je  $C^1$  zobrazení. Pevný bod je asymptoticky stabilní, pokud  $|f'(\bar{x})| < 1$ , a nestabilní, pokud  $|f'(\bar{x})| > 1$ . [23]*

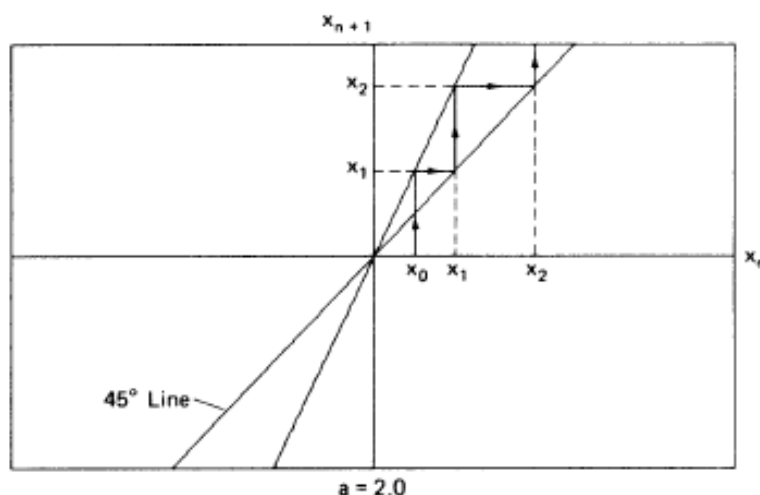
Lze si povšimnout určité podobnosti mezi *Větou* 5.3.4. a *Větou* 2.3.3. Nakonec definujeme, kdy je bod hyperbolický či nehyperbolický, viz *Definice* 5.3.5. Vyplývá tedy, že stabilitu nehyperbolického bodu nelze určit pomocí *Věty* 5.3.4., to ovšem neznamená, že nehyperbolický pevný bod nemůže být stabilní.

### Definice 5.3.5.

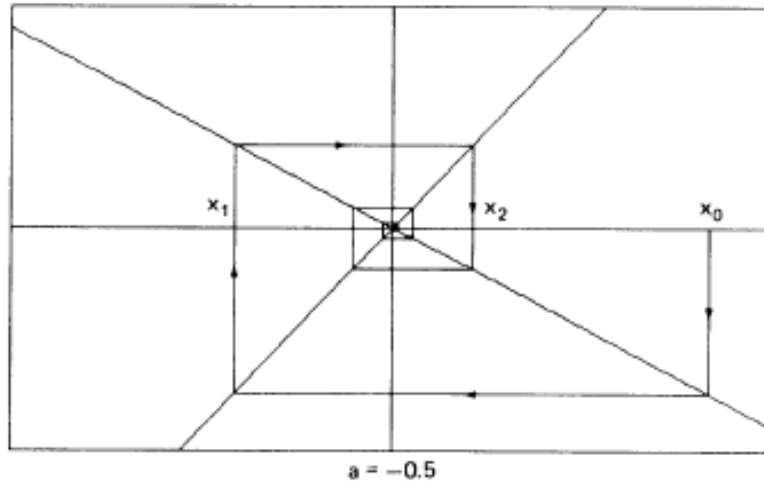
*Pevný bod  $\bar{x}$  funkce  $f$  je označen hyperbolickým, pokud  $|f'(\bar{x})| \neq 1$ . [23]*

Tyto pojmy zkusíme představit na jednoduchém příkladu zobrazení dané rovnicí (5.4). Pokud pravou stranu položíme rovnou  $x_n$ , nalezneme pevný bod  $\bar{x} = 0$ . Při hledání stability zjišťujeme, že derivace je konstantní a je v závislosti pouze na parametru  $a$ .

$$x_{n+1} = ax_n \quad (5.4)$$



Obr. 16: Stair-step diagram rovnice (5.3) pro  $a = 2$ . [23]



Obr. 17: Stair-step diagram rovnice (5.3) pro  $a = -0.5$ . [23]

Na obr. 16 je případ, kdy pevný bod je nestabilní, to znamená, že hodnoty rostou nade všechny meze. Zatímco varianta vyobrazená na obr. 17 má pevný bod stabilní a hodnoty k němu postupně konvergují. Všimněme si, že záporné znaménko derivace způsobí, že hodnoty  $x$  střídavě mění svoje znaménko.

## 5.4 Logistická funkce

V této kapitole zkusíme podrobněji popsat chování logistické funkce (5.2) a získat bifurkační diagram.

Nejprve přeškálujeme [23]  $P$  a  $P_{n+1}$  v rovnici (5.2):

$$P_{n+1} \rightarrow \frac{1+r}{r} P_{n+1}; P_n \rightarrow \frac{1+r}{r} P_n. \quad (5.5)$$

Po dosazení a zavedení  $\lambda = r + 1$ , tzn. ( $\lambda > 1$ ), získáme rovnici:

$$P_{n+1} = \lambda P_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right). \quad (5.6)$$

Nyní podle Definice 5.3.1. nalezneme pevné body:

$$P_n = \lambda P_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right); \quad (5.7)$$

$$0 = P_n \left(\lambda - 1 - \lambda \frac{P_n}{K}\right) \rightarrow P_{p1} = 0; P_{p2} = K - \frac{K}{\lambda}. \quad (5.8)$$

Pomocí Věty 5.3.4. určíme jejich stabilitu, tedy derivujeme podle  $P_n$ :

$$(f(\lambda, P_n))' = \lambda - 2\lambda \frac{P_n}{K}; \quad (5.9)$$

$$(f(\lambda, P_{p1}))' = \lambda - 2\lambda \frac{0}{K} = \lambda \rightarrow \text{nestabilní } (\lambda > 1); \quad (5.10)$$

$$(f(\lambda, P_{p2}))' = \lambda - 2\lambda \frac{K - \frac{K}{\lambda}}{K} = 2 - \lambda \rightarrow \text{stabilní pro } \lambda < 3. \quad (5.11)$$

Pokud  $\lambda = 3$ , pak pevný bod  $P_{p2}$  je nehyperbolický, protože:

$$(f(3, P_{p2}))' = 2 - 3 = -1. \quad (5.12)$$

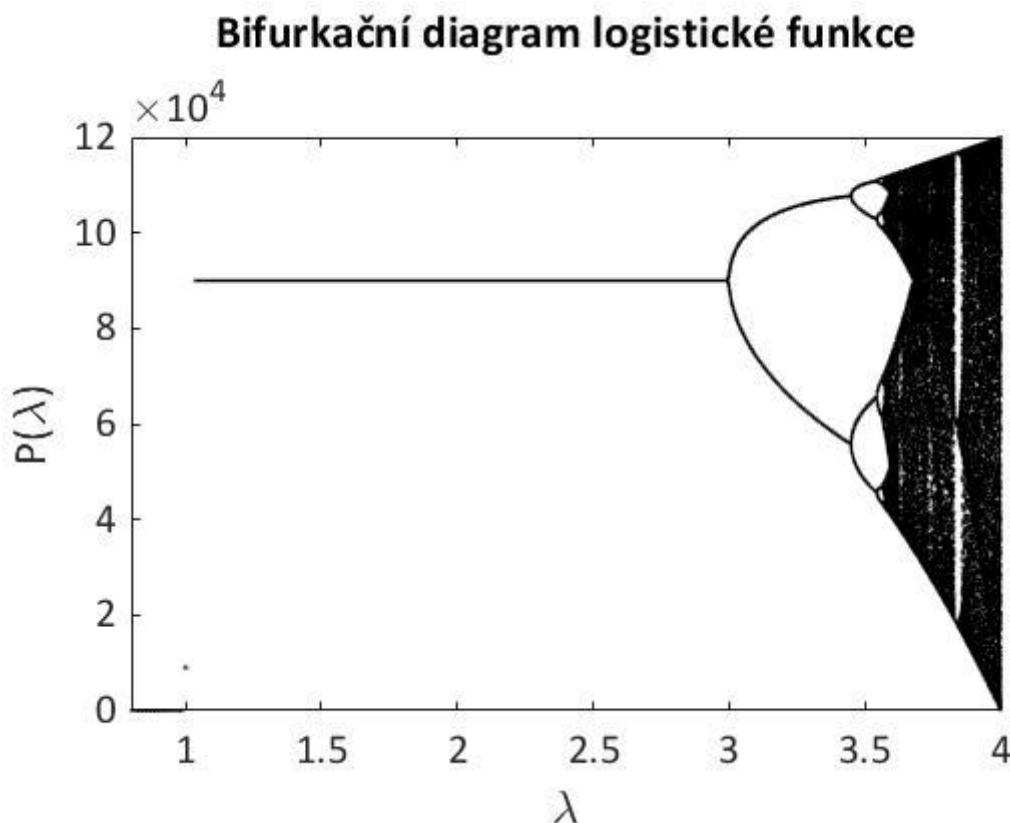
Dá se tedy očekávat, že  $\lambda = 3$  je bifurkační bod.

Další bifurkační body bychom získali stejným způsobem pro funkce  $f^2(\lambda, P_n)$ ,  $f^3(\lambda, P_n)$ , ...  $f^m(\lambda, P_n)$ , pro  $m \rightarrow \infty$ , eventuelně pomocí vztahu (5.14). Zaokrouhlené hodnoty prvních několik bifurkačních bodů jsou:

$$\lambda_1 = 3; \lambda_2 = 3,449; \lambda_3 = 3,554; \lambda_4 = 3,564. \quad (5.13)$$

Postupně tyto hodnoty konvergují při  $\lambda_\infty = 3.5699456$ . Navíc poměr vzdáleností mezi jednotlivými body je vztah (5.14).

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{\lambda_k - \lambda_{k-1}}{\lambda_{k+1} - \lambda_k} = 4,6692 \dots \quad (5.14)$$

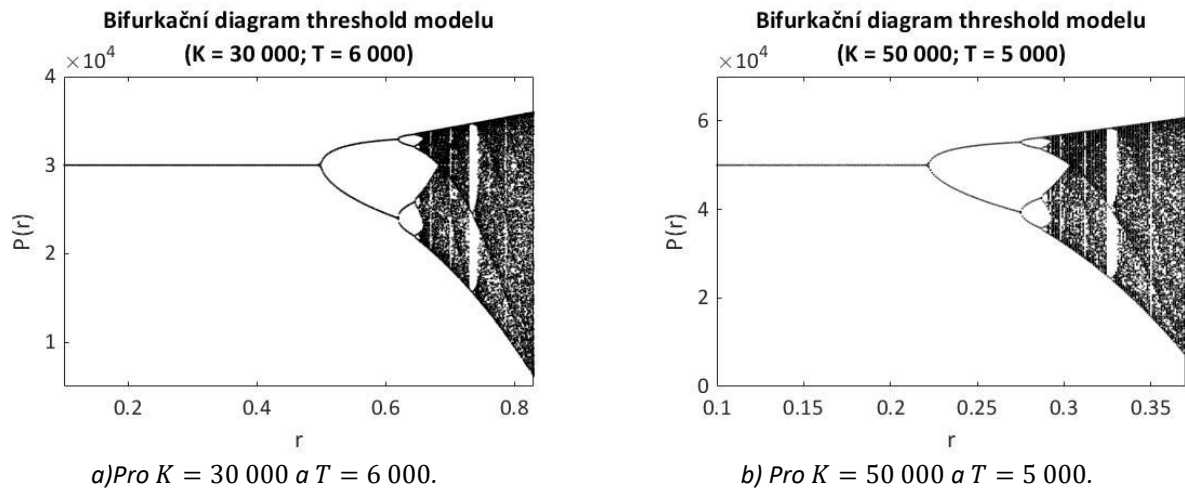


Obr. 18: Bifurkační diagram logistické funkce. ( $\lambda = r + 1$ ;  $K = 90\,000$ )

Bifurkační diagram je vykreslen na obr. 18 a je na něm dobře vidět, že pro  $1 < \lambda < 3$  funkce konverguje k hodnotě  $K$ . Pro vysoké hodnoty  $\lambda$  nastává chaos.

## 5.5 Threshold model

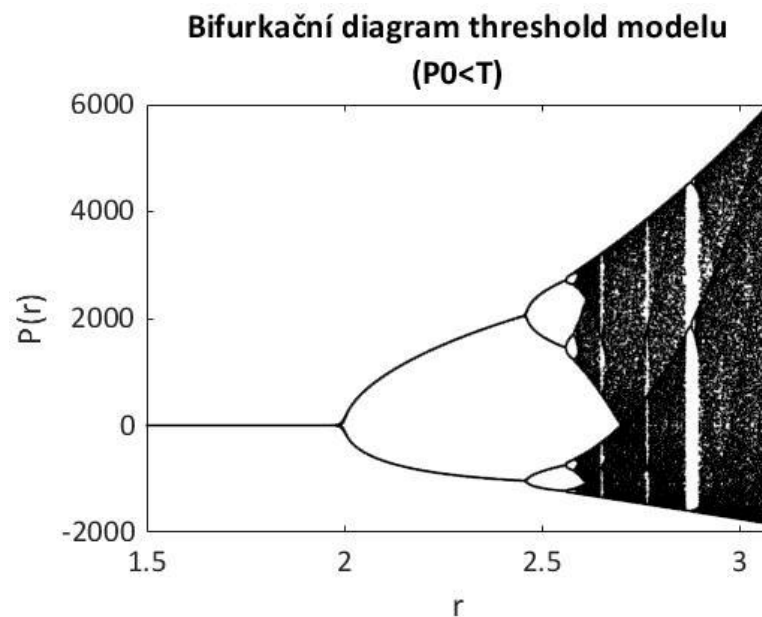
V případě threshold modelu (5.15) nelze bifurkační body najít tak snadno jako v případě logistické funkce. Zjistili bychom, že pevné body závisí na koeficientech  $K, T$  a navíc na parametru  $r$ , který je navíc pod odmocninou, jak ukazuje rovnice (5.16).



Obr. 19: Porovnání bifurkačních diagramů při  $P_0 > T$ , pro odlišné hodnoty  $K$  a  $T$ .

$$f(r, P_n) = \frac{dP}{dT} = P_{n+1} - P_n = rP_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right) \left(\frac{P_n}{T} - 1\right); \quad (5.15)$$

$$P_{p1,2} = \frac{K + T \pm \sqrt{K^2 - 2KT + T^2 - 4\left(1 - \frac{1}{r}\right)}}{2}; \quad (5.16)$$



Obr. 20: Bifurkační diagram threshold modelu při  $P_0 > T$ . ( $K = 30\,000$ ;  $T = 6\,000$ )

Pro určení stability pevných bodů je zapotřebí první derivace funkce (5.17). Pokud se nad ní zamyslíme, dojdeme k tomu, že i stabilita bude závislá na koeficientech  $K$  a  $T$ . Což je vidět při porovnání obr. 19a) a obr. 19b). Nicméně jeden pevný bod a následně bifurkační bod lze nalézt. Je to  $P_{p3} = 0$  a  $\lambda_3 = 2$ , který se uplatní pokud  $P_0 < T$ . V takovém případě se diagram větví jiným způsobem, viz obr. 20.

$$f(r, P_n)' = 2rP_n \frac{K + T}{KT} - 3rP_n^2 \frac{1}{KT} - r; \quad (5.17)$$

## Závěr

Mezi nejdůležitější osobnosti patří jednoznačně Isaac Newton, neboť je mimo jiné otcem limit, derivací a integrací. Díky němu máme matematické nástroje, tj. obyčejné diferenciální rovnice, se kterými můžeme modelovat vývoj populací. Z pohledu dynamiky populace je nejvýznačnější Leonhard Euler, který aplikoval Newtonovu matematiku na problematiku populací a dokázal tak poměrně přesně určovat vývoj populace bez omezení prostředí, což je situace v počátcích populací. Na Eulerovu práci navázal Pierre François Verhulst, který ve svém modelu úspěšně zohlednil limitaci růstu vlivem prostředí.

Rozborem Verhulstovi logistické funkce jsme určili a matematicky dokázali její vlastnosti. Mezi ně patří i to, že vždy konverguje k limitní velikosti populace, která je daná prostředím. Dále, je-li počáteční populace větší než limitní velikost, je průběh funkce pouze konvexní. V opačném případě je průběh nejprve konvexní a po té konkávní, kdy inflexní bod se nachází v polovině limitu populace. Pro threshold model jsme ukázali ty samé vlastnosti jako u logistické funkce s tím rozdílem, že navíc může fungovat ve 3. režimu, který zohledňuje fakt, že pro růst populace je zapotřebí větší množství jedinců, což v případě nesplnění této podmínky znamená vymření populace, čemuž odpovídá i chování modelu.

V poslední části jsme vysvětlili, co to jsou bifurkace, jak se hledají a k čemu jsou dobré. Vykreslili jsme bifurkační diagramy pro logistickou funkci i pro threshold model při konkrétních koeficientech. Je z nich čitelné, mezi jakými hodnotami by po uplynutí dostatečně dlouhé doby velikost populace oscilovala, pokud by koeficient růstu byl příliš vysoký. Zatímco v případě logistické rovnice limitní velikost populace hýbe s bifurkačním diagramem ve směru osy populace, v případě threshold modelu má limitní velikost a minimální velikost populace vliv i na tvar samotného diagramu.



# Reference

- [1] N. Bacaër, A short history of mathematical population dynamics, Springer, London, 2011.
- [2] S. Goonatilake, Toward a Global Science,, Indiana University Press, 1998.
- [3] J. D. Murray, Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer, New York, NY, 2002.
- [4] E. T. Bell, Men of Mathematics, Simon & Schuster, 1937.
- [5] A. Macfarlane, „Thomas Malthus and the making of the modern world,“ [Online]. Available: [https://www.alanmacfarlane.com/TEXTS/Malthus\\_final.pdf](https://www.alanmacfarlane.com/TEXTS/Malthus_final.pdf).
- [6] Z. Pavlík, „Thomas Robert Malthus,“ *Demografie*, pp. 338-339, Duben 2016.
- [7] „Statistics Belgium,“ [Online]. Available: <https://statbel.fgov.be/en>.
- [8] R. S. Westfall, The Life of Isaac Newton, Cambridge University Press, 1993.
- [9] V. N. Krishnachandran, „Differential Equations: A Historical Refresher,“ [Online]. Available: [https://www.researchgate.net/publication/347125428\\_Differential\\_Equations\\_A\\_Historical\\_Refresher](https://www.researchgate.net/publication/347125428_Differential_Equations_A_Historical_Refresher).
- [10] I. Newton, The Method of Fluxions, Londýn, 1736.
- [11] L. Herrmann, Obyčejné diferenciální rovnice-řady, Praha: České vysoké učení technické v Praze, Nakladatelství ČVUT, 2006.
- [12] G. Nagy, „Ordinary differential equations,“ Mathematics Department, Michigan State University, 2021.
- [13] R. Mařík, „Autonomní rovnice a systémy,“ Mendelova univerzita v Brně, 2022. [Online]. Available: <https://user.mendelu.cz/marik/am/slidy/10/>.
- [14] „Statista,“ [Online]. Available: <https://www.statista.com/statistics/1067138/population-united-states-historical/>.
- [15] J. H. Jackson a C. R. MacCluer, Mathematics for Biologists, researchgate.net, 2009.
- [16] J. Neustupa, Matematika I, Praha: České vysoké učení technické v Praze, 2008.
- [17] „National Park Service,“ U.S. Department of the Interior, 21. Prosinec 2021. [Online]. Available: <https://www.nps.gov/subjects/condors/understandingcondors.htm>.
- [18] K. Tomáš, „ČT24,“ Česká Televize, 24. Červenec 2019. [Online]. Available: <https://ct24.ceskatelevize.cz/veda/2877095-nejvetsi-ptak-severni-ameriky-zvratil-hrozbu-vymreni-narodilo-se-uz-tisici-mlade>.
- [19] „Oregon Zoo,“ [Online]. Available: <https://www.oregonzoo.org/discover/animals/california-condor>.
- [20] R. B. Primack, Biologické principy ochrany přírody, Praha: Portál, 2001.
- [21] M. J. Panik, Stochastic Differential Equations, Wiley, 2017.
- [22] K. S. University. [Online]. Available: <https://onlinehw.math.ksu.edu/math340book/chap1/pop.php>.
- [23] H. K. Jack K. Hale, Dynamics and bifurcation, Springer, 1991.
- [24] d. T. Bárta, „mff.cuni.cz,“ [Online]. Available: <https://www2.karlin.mff.cuni.cz/~bartapcODR/Kapitola-Bifurkace/Bifurkace.pdf>.