UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Diskrétní modely v biologii

Katedra matematické analýzy a aplikací matematiky
Vedoucí bakalářské práce: **doc. RNDr. Jan Tomeček Ph.D.**
Vypracoval(a): **Jana Štěpánková**
Studijní program: B1103 Aplikovaná matematika
Studijní obor Matematika-ekonomie se zaměřením na bankovnictví/pojišťovnictví
Forma studia: prezenční
Rok odevzdání: 2021

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Autor: Jana Štěpánková

Název práce: Diskrétní modely v biologii

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra matematické analýzy a aplikací matematiky

Vedoucí práce: doc. RNDr. Jan Tomeček Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2021

Abstrakt: Tato práce se zabývá využitím diskrétních modelů v biologii, přesněji řečeno použitím diferenčních rovnic při zkoumání populačních modelů. Pomocí diferenčních rovnic sledujeme vývoj populací v čase, tzn. sledujeme celkový počet členů a počet členů jednotlivých skupin dané populace a jejich vývoj v jednotlivých po sobě následujících generacích (případně v jednotlivých časových okamžicích). Zkoumáme, jaké podmínky jsou potřeba pro udržení stabilní populace, eventuálně pro její růst.

Klíčová slova: diferenční rovnice, lineární diferenční rovnice, lineární diferenční rovnice prvního řádu, lineární diferenční rovnice druhého řádu, homogenní diferenční rovnice, nehomogenní diferenční rovnice, diferenční rovnice v biologii, diferenční rovnice v populačních modelech, populační modely, Fibonacciho posloupnost, zlatý řez, diferenční rovnice v demografii, Leslieho matice

Počet stran: 35

Počet příloh: 0

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author: Jana Štěpánková

Title: Discrete models in biology

Type of thesis: Bachelor's

Department: Department of Mathematical Analysis and Application of Mathematics

Supervisor: doc. RNDr. Jan Tomeček Ph.D.

The year of presentation: 2021

Abstract: This thesis focuses on the use of descrete models in biology, to be more precise the use of difference equations while exploring population models. With the help of difference equations, we track the evolution of population in time, i.e. we track the total number of individuals and the number of individuals in each category and their evolution in successive generations (prospectively in each successive moment). We explore under which conditions the population either remains stable or which conditions are necessary for the population to grow.

Key words: difference equations, linear difference equations, first order linear difference equation, second order linear difference equation, homogeneous difference equations, nonhomogeneous difference equations, difference equations in biology, difference equations in population models, population models, Fibonacci sequence, golden mean, difference equations in demography, Leslie matrix

Number of pages: 35

Number of appendices: 0

Language: Czech

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně pod vedením pana doc. RNDr. Jana Tomečka Ph.D. a všechny použité zdroje jsem uvedla v seznamu literatury.

V Olomouci dne ....

podpis

Obsah

Úvod **7**

1 Diferenční rovnice **8**

1.1 Lineární diferenční rovnice prvního řádu 9
1.2 Lineární diferenční rovnice druhého řádu 10
1.3 Lineární homogenní rovnice druhého řádu s konstantními koeficienty 12
1.3.1 Fibonacciho posloupnost a zlatý řez 14
1.4 Lineární nehomogenní rovnice druhého řádu 16

2 Příklady užití diferenčních rovnic v populačních modelech **17**

2.1 Produkce červených krvinek 17
2.2 Rozmnožování jednoletých rostlin 21
2.2.1 Řešení počáteční úlohy 24
2.3 Objem nádechů a množství CO_2 v krvi 27
2.4 Lineární diferenční rovnice v demografii 30

Závěr **34**

Literatura **35**

Poděkování

Ráda bych poděkovala především panu doc. RNDr. Janu Tomečkovi Ph.D. za trpělivost a ochotu, se kterou se mi věnoval. Dále bych chtěla poděkovat Univerzitě Palackého, její přírodovědecké fakultě a všem lidem, kteří mě naučili potřebné znalosti, bez kterých by tato bakalářská práce nemohla vzniknout.

Úvod

Tématem bakalářské práce jsou lineární diferenční rovnice a jejich využití v biologii, konkrétněji v populačních modelech. Především se budeme zaobírat aplikací lineárních diferenčních rovnic na různé populace a odvětví biologie, od přenosu oxidu uhličitého v krvi po demografii. Populační modely jsou biologické systémy, ve kterých se zpravidla snažíme o udržení stabilního prostředí a o neustálý nárůst populace. Snažíme se takto zajistit přežití systému a zjišťujeme, za jakých podmínek tyto systémy porostou. V těchto populacích zpravidla za dané časové období (případně v jednotlivých generacích), se kterým počítáme, část populace uhyne a část se rozmnoží, tzn. v každém tomto časovém úseku (generaci) určitý počet jedinců z modelu odejde a určitý počet jedinců naopak do modelu přibude. Tyto počty se v populačních modelech řídí přesně danými zákonitostmi, které můžeme pomocí lineárních diferenčních rovnic matematicky vyjádřit. Na těchto rovnicích potom sledujeme vývoj dané populace a zjišťujeme, v jakých intervalech se proměnné a kořeny charakteristických rovnic příslušných diferenčních rovnic musí pohybovat, aby byla zajištěna stabilita a růst dané populace. S diskrétním přístupem tedy sledujeme vývoj počtu jedinců v jednotlivých okamžicích (generacích) a jejich vývoj v budoucnu.

Kapitola 1

Diferenční rovnice

Diferenční rovnice nám pomáhají popsat průběh hodnot vybrané veličiny v čase, a to diskrétní formou jejím vývojem v jednotlivých časových okamžicích. Tyto jednotlivé časové okamžiky budeme značit nezápornými celými čísly n a hodnoty, kterých veličiny v čase n nabývají, budeme značit x_n. Představíme-li si nekonečný vývoj této veličiny x, jedná se vlastně o nekonečnou posloupnost $(x_n)_{n=n_0}^{\infty}$.

Pojmem diferenční rovnice budeme rozumět rekurentní zadání takových posloupností. Řešením diferenční rovnice budeme nazývat její příslušnou posloupnost, vyřešení diferenční rovnice bude vypočtení vztahu pro n-tý člen této posloupnosti.

Příklad rekurentního zadání homogenní diferenční rovnice prvního řádu:

$$x_{n+1} = x_n + 2, \quad n \geq 0.$$

Taková rovnice má nekonečně mnoho řešení, pomůže, když v zadání přidáme jednu nebo více podmínek, které nám počet řešení sníží.

Příklad rekurentního zadání homogenní diferenční rovnice prvního řádu s jednou podmínkou:

$$x_{n+1} = x_n + 2, \quad n \geq 0, \quad x_0 = 1.$$

Řádem diferenční rovnice je rozdíl nejvyššího a nejnižšího indexu v této rovnici. Pomůže nám se jím řídit při určování počtu podmínek při rekurentním zadání rovnice, při vysokém množství těchto podmínek se totiž úloha může stát neřešitelnou, tzn. dosazení těchto podmínek do diferenční rovnice poruší rovnost.

Lineární diferenční funkce je taková diferenční funkce, ve které se nevyskytují součiny hledané funkce a její derivace nebo součiny dvou derivací. Například diferenční rovnice

$$x_{n+2} + nx_{n+1} + n^2 x_n = 5n$$

je lineární, oproti tomu diferenční rovnice

$$x_{n+1} x_n = 0$$

lineární není, používáme pro ni pojem nelineární.

Homogenní diferenční funkcí nazveme takovou diferenční funkci, kde pro tvar

$$x_{n+1} + a(n)x_n = g(n)$$

platí $g(n) \equiv 0$.

1.1. Lineární diferenční rovnice prvního řádu

Mějme rovnici

$$x_{n+1} = a(n)x_n + g(n), \quad x_{n_0} = x_0, \quad n \geq n_0 \geq 0.$$

To je lineární nehomogenní diferenční rovnice prvního řádu s počáteční podmínkou a k ní příslušná homogenní diferenční rovnice prvního řádu se stejnou počáteční podmínkou je dána přepisem

$$x_{n+1} = a(n)x_n, \quad x_{n_0} = x_0, \quad n \geq n_0 \geq 0,$$

kde $a(n)$ a $g(n)$ jsou reálné funkce definované pro $n \geq n_0 \geq 0$ a $a(n) = 0$.

Nyní můžeme pomocí iterování nalézt řešení této homogenní úlohy:

$$x_{n_0+1} = a(n_0)x_{n_0} = a(n_0)x_0,$$

$$x_{n_0+2} = a(n_0+1)x_{n_0+1} = a(n_0+1)a(n_0)x_0,$$

$$x_{n_0+3} = a(n_0+2)x_{n_0+2} = a(n_0+2)a(n_0+1)a(n_0)x_0.$$

Z toho můžeme odvodit a pomocí matematické indukce dokázat obecný výsledek pro všechna $n \geq n_0 \geq 0$:

$$x_n = x_{n_0+n-n_0}$$

$$x_n = a(n-1)a(n-2)\cdots a(n_0)x_0$$

$$x_n = \left[\prod_{i=n_0}^{n-1} a(i)\right] x_0.$$

Když se nyní vrátíme k původní nehomogenní rovnici, můžeme pomocí řešení homogenní úlohy obdobným způsobem nalézt její řešení pro všechna $n \geq n_0 \geq 0$, které jde také ověřit matematickou indukcí:

$$x_{n_0+1} = a(n_0)x_0 + g(n_0),$$

$$x_{n_0+2} = a(n_0+1)x_{n_0+1} + g(n_0+1),$$

$$x_{n_0+2} = a(n_0+1)a(n_0)x_0 + a(n_0+1)g(n_0) + g(n_0+1),$$

a tedy

$$x_n = \left[\prod_{i=n_0}^{n-1} a(i)\right] x_0 + \sum_{r=n_0}^{n-1}\left[\prod_{i=r+1}^{n-1} a(i)\right] g(r), \quad n \geq n_0 \geq 0.$$

1.2. Lineární diferenční rovnice druhého řádu

Nehomogenní lineární diferenční rovnice druhého řádu píšeme ve tvaru

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = g(n),$$

kde $p_1(n)$, $p_2(n)$ a $g(n)$ jsou reálné funkce definované pro $n \geq n_0, p_1(n), p_2(n) \neq 0$.

K ní příslušná homogenní rovnice má tvar

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = 0, \quad n \geq n_0.$$

Když si nyní vyjádříme x_{n+2} a dosadíme $n = 0$, dostaneme

$$x_2 = -p_1(0)x_1 - p_2(0)x_0 + g(0).$$

Pokud známe všechny potřebné hodnoty $p_1(n), p_2(n), g(n), x_0$ a x_1, můžeme nyní vypočítat také všechny následující hodnoty x_n pro $n \geq 2$, např.

$$x_{2+1} = -p_1(0+1)x_{1+1} - p_2(0+1)x_{0+1} + g(0+1)$$

pro $n = 1$. Opakováním tohoto postupu pro všechna n získáme výslednou posloupnost.

Počáteční úloha

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = g(n),$$

$$x_{n_0} = a_0, x_{n_0+1} = a_1, \quad a_1, a_2 \in \mathbb{R},$$

má tedy právě jedno řešení x_n.

Definice 1.2.1 *Řekneme, že funkce $f_1(n), f_2(n), ..., f_r(n)$ jsou lineárně závislé pro $n \geq n_0$, jestliže existují konstanty $a_1, a_2, ..., a_r$ ne všechny nulové a takové, že*

$$a_1 f_1(n) + a_2 f_2(n) + ... + a_r f_r(n) = 0, \quad n \geq n0.$$

Tuto definici budeme potřebovat pro pochopení pojmu fundamentální množina řešení.

Definice 1.2.2 *Množinu dvou lineárně nezávislých řešení rovnice*

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = 0$$

nazýváme fundamentální množina řešení.

K ověření nezávislosti můžeme použít casoratián popsaný v následující definici.

Věta 1.2.3 *Casoratián W(n) řešení $x_1(n), x_2(n), ..., x_r(n)$ je dán předpisem*

$$W(n) = det \begin{pmatrix} x_1(n) & x_2(n) & \cdots & x_r(n) \\ x_1(n+1) & x_2(n+1) & \cdots & x_r(n+1) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_1(n+r-1) & x_2(n+r-1) & \cdots & x_r(n+r-1) \end{pmatrix}.$$

Vypočítat casoratián pro každé $n_0 \geq 0$ může být složité, s tím nám pomůže informace, že množina řešení $\{x_1(n), x_2(n)\}$ je fundamentální množinou řešení právě tehdy, když pro nějaké $n_0 \geq 0$ platí $W(n_0) \neq 0$.

Navíc jestliže pro všechna $n \geq n_0$ platí $p_k(n) \neq 0$, potom má úloha

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = 0$$

fundamentální množinu řešení pro $n \geq n_0$.

Věta 1.2.4 *Nechť*

$$x_1(n), x_2(n)$$

je fundamentální množina řešení rovnice

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = 0.$$

Potom obecné řešení této rovnice je dáno vztahem

$$x(n) = C_1x_1(n) + C_2x_2(n), \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R}.$$

1.3. Lineární homogenní rovnice druhého řádu s konstantními koeficienty

Mějme

$$x_{n+2} + p_1x_{n+1} + p_2x_n = 0,$$

p_1 a p_2 jsou konstanty a $p_2 \neq 0$. Za předpokladu, že řešení budou mít tvar λ^n, dosadíme je do této rovnice a získáme charakteristickou rovnici

$$\lambda^2 + p_1\lambda + p_2 = 0,$$

jejíž kořeny λ_1 a λ_2 budeme nazývat charakteristické kořeny, $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$.

Při řešení této rovnice mohou nastat tři různé situace:

1. $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$, $\lambda_1 \neq \lambda_2$

   Jelikož

$$W(0) = det\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ \lambda_1 & \lambda_2 \end{pmatrix} = \lambda_2 - \lambda_1 \neq 0,$$

víme, že funkce λ_1^n a λ_2^n jsou lineárně nezávislé, a z konstrukce samotné charakteristické rovnice plyne, že jde o řešení, proto tvoří dvojice funkcí $\{\lambda_1, \lambda_2\}$ fundamentální množinu řešení a obecné řešení bude tedy ve tvaru

$$x_n = C_1\lambda_1^n + C_2\lambda_2^n, \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R}.$$

2. $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$, $\lambda_1 = \lambda_2$

   Fundamentální množina řešení bude v tomhle případě $\{\lambda_1^n, n\lambda_1^n\}$. Že je λ_1^n řešením rovnice vyplývá z její konstrukce. Že $n\lambda_1^n$ je také řešením můžeme dokázat dosazením a následnou úpravou:

$$L = (n+2)\lambda_1^2 + p_1(n+1)\lambda_1^{n+1} + p_2\lambda_1^n =$$

$$= \lambda_1^n[n(\lambda_1^2 + p_1\lambda_1 + p_2) + (2\lambda_1^2 + p_1\lambda_1)] = 0 = P,$$

   kde rovnost $(\lambda_1^2 + p_1\lambda_1 + p_2) = 0$ vyplývá z charakeristické rovnice a rovnost $(2\lambda_1^2 + p_1\lambda_1) = 0$ platí díky obecné rovnosti kvadratické rovnice, pro $\lambda_1 = \lambda_2$ můžeme psát $p_1 = -2\lambda_1$.

   Ještě musíme ověřit lineární nezávislost:

$$W(0) = det\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \lambda_1 & \lambda_1 \end{pmatrix} = \lambda_1 \neq 0.$$

   Nyní máme ověřeno, že $\{\lambda_1^n, n\lambda_1^n\}$ skutečně je fundamentální množinou řešení a obecné řešení bude ve tvaru

$$x_n = C_1\lambda_1^n + C_2 n\lambda_1^n =$$

$$= (C_1 + C_2 n)\lambda_1^n, \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R}.$$

3. λ_1, λ_2 jsou komplexní charakteristické kořeny ve tvaru

$$\lambda_1 = \alpha + i\beta, \quad \lambda_2 = \alpha - i\beta.$$

   Při dosazení λ_1, λ_2 do obecného řešení dostaneme

$$x_n = c_1(\alpha + i\beta)^n + c_2(\alpha - i\beta)^n.$$

Pro komplexní bod $\alpha + i\beta$ platí, že jej lze v polárních souřadnicích vyjádřit vztahy

$$\alpha = r\cos\theta, \quad \beta = r\sin\theta,$$

kde

$$r = \sqrt{\alpha^2 + \beta^2} \quad \text{a} \quad \theta = \arctan\left(\frac{\beta}{\alpha}\right).$$

Příslušná dvě lineárně nezávislá řešení budou

$$x_1(n) = r^n\cos(n\theta) \quad a \quad x_(n) = r^n\sin(n\theta),$$

fundamentální množinou řešení bude tedy $\{r^n\cos(n\theta), r^n\sin(n\theta)\}$ a obecné řešení bude ve tvaru

$$x_n = C_1 r^n\cos(n\theta) + C_2 r^n\sin(n\theta) =$$

$$= r^n(C_1\cos(n\theta) + C_2\sin(n\theta)), \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R}.$$

1.3.1. Fibonacciho posloupnost a zlatý řez

V následující části je pro ilustraci uvedený jeden z nejznámějších příkladů lineární homogenní diferenční rovnice druhého řádu, tzv. Fibonacciho posloupnost. Jde o pomyslný příklad množení králíků, kde každý pár na konci měsíce (kromě prvního měsíce svého života, kdy dospívají) vrhne jeden nový pár králíků. Máme tedy dva typy párů:

1. Páry, které jsou čerstvě narozené, potřebují měsíc, aby se staly dospělými, a proto na konci n-tého měsíce mladé nemají. Tyto páry budeme značit $x_0(n)$.

2. Páry, které jsou už dospělé a na konci každého měsíce vrhnou jeden pár mladých. Tyto páry budeme značit $x_1(n)$.

Celkový počet párů na konci n-tého měsíce budeme značit $x(n)$ a bude platit

$$x(n) = x_0(n) + x_1(n).$$

Informace, že na konci n-tého měsíce $x_1(n)$ párů vrhne každý jeden pár a že z čerstvě narozených $x_0(n)$ králičích párů se stanou páry schopné dalšího vrhu můžeme zapsat pomocí násedujících vztahů:

$$x_0(n+1) = x_1(n),$$

$$x_1(n+1) = x_1(n) + x_0(n) = x(n),$$

$$x(n+1) = x_0(n+1) + x_1(n+1) = x_1(n) + x(n).$$

Stejným způsobem můžeme uvažovat i o počtech párů v následujcím měsíci:

$$x_0(n+2) = x_1(n+1) = x(n),$$

$$x_1(n+2) = x_1(n+1) + x_0(n+1) = x(n+1),$$

$$x(n+2) = x_0(n+2) + x_1(n+2) = x(n) + x(n+1).$$

Tímto postupem jsme našli rekurentní zadání Fibonacciho posloupnosti

$$x(n+2) = x(n) + x(n+1),$$

$$x(1) = 1 \quad x(2) = 2.$$

Odpovídajcí charakteristická rovnice je

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0$$

a její kořeny vychází

$$\lambda_1 = \frac{1+\sqrt{5}}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_2 = \frac{1-\sqrt{5}}{2}.$$

Obecné řešení je tedy ve tvaru

$$x(n) = A\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^2 + B\left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^2, \quad n \geq 1, \quad A, B \in \mathbb{R}.$$

1.4. Lineární nehomogenní rovnice druhého řádu

Mějme rovnici

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + p_2(n)x_n = g(n).$$

Jde o nehomogenní lineární rovnici druhého řádu, kde $p_1(n), p_2(n)$ a $g(n)$ jsou reálné funkce definované pro $n \geq n_0$, $p_2(n) \neq 0$.

Jestliže $x_1(n)$ a $x_2(n)$ jsou řešeními této nehomogenní úlohy, potom jejich rozdíl $y(n) = x_1(n) - x_2(n)$ je řešením k ní příslušné homogenní úlohy

$$x_{n+2} + p_1(n)x_{n+1} + ... + p_2(n)x_n = 0.$$

Libovolné řešení x_n této nehomogenní lineární úlohy můžeme psát ve tvaru

$$x_n = Y_n + C_1x_1(n) + C_2x_2(n), \quad C_1, C_2 \in \mathbb{R},$$

kde $\{x_1(n), x_2(n)\}$ je fundamentální množina řešení homogenní úlohy, Y_n je partikulární řešení nehomogenní úlohy a část $C_1x_1(n) + C_2x_2(n)$ je obecné řešení homogenní úlohy, které budeme značit $\bar{y}(n)$.

Kapitola 2

Příklady užití diferenčních rovnic v populačních modelech

2.1. Produkce červených krvinek

V krevním oběhu jsou červené krvinky neustále ničeny a znovu nahrazovány. Jelikož tyto krvinky mají v těle za úkol přenos kyslíku, jejich počet musí být udržován na určité hladině. Slezina denně zničí určitou část těchto krvinek a kostní dřeň je pak následující den, tj. v následující generaci, nahradí.

Při sledování tohoto modelu budeme pracovat s následujícím značením:

f je zlomek krvinek, který slezina v generaci n zničí,

M_{n+1} je množství, které kostní dřeň v následující generaci $n+1$ vytvoří - proporcionálně odpovídá množství zničenému v předchozí generaci,

R_n je celkový počet krvinek v generaci n,

γ je zlomek vyprodukovaných a zničených krvinek - budeme jej nazývat produkční konstanta,

f je zlomek z celkového množství červených krvinek, který slezina v každé generaci zničí.

Budeme předpokládat následující:

Počet červených krvinek v $(n+1)$-ní generaci R_{n+1} je roven počtu krvinek v n-té generaci zmenšený o část f (tj. zmenšený o počet krvinek zničených nebo odstraněných slezinou v n-té generaci) a zvýšený o počet krvinek vyprodukovaných kostní dření v n-té generaci M_n, můžeme jej tedy vyjádřit rovnicí

$$R_{n+1} = (1-f)R_n + M_n.$$

Počet krvinek vyprodukovaných kostní dření v $(n+1)$-ní generaci M_{n+1} je roven násobku produkční konstanty γ a zredukované části krvinek v n-té generaci

$$M_{n+1} = \gamma f R_n.$$

Pokud tuto rovnici přepíšeme na tvar

$$M_n = \gamma f R_{n-1},$$

můžeme M_n v rovnici $R_{n+1} = (1-f)R_n + M_n$ nahradit a tyto dvě rovnice tak zredukovat do jedné rovnice druhého řádu

$$R_{n+1} = (1-f)R_n + \gamma f R_{n-1}.$$

Vidíme tedy, že počet červených krvinek v $(n+1)$-ní generaci bude roven součtu červených krvinek, které slezina v generaci n nezničí, a červených krvinek, které kostní dřeň v generaci $(n-1)$ vytvoří.

Charakteristická rovnice této diferenční rovnice druhého řádu je

$$\lambda^2 - (1-f)\lambda - \gamma f = 0.$$

Jelikož jde o kvadratickou rovnici, kořeny této charakteristické rovnice snadno určíme. Jsou to

$$\lambda_1 = \frac{(1-f) + \sqrt{(1-f)^2 + 4\gamma f}}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_2 = \frac{(1-f) - \sqrt{(1-f)^2 + 4\gamma f}}{2}, \quad \text{tzn.} \lambda_1 < \lambda_2.$$

Jelikož $f \in (0,1)$, pak také $(1-f) \in (0,1)$ a platí $4\gamma f > 0$. Z toho plyne nerovnost

$$1 - f < \sqrt{(1-f)^2 + 4\gamma f}.$$

Pokud tuto nerovnost aplikujeme na vypočítané kořeny charakteristické rovnice, zjistíme, že $\lambda_1 > 0$ a $\lambda_2 < 0$.

Pro udržení stabilního prostředí (tj. pro udržení situace, kterou tělo potřebuje k přežití) je nutné, aby se celkové množství červených krvinek R_n udržovalo na zhruba konstantní hodnotě. Abychom toho dosáhli, musí výsledná rovnice konvergovat. To nastane v případě, kdy $\lambda_1 = 1$ a $\lambda_2 \in (-1, 1)$. Položíme tedy λ_1 rovno jedné a vyjádříme γ:

$$\frac{(1-f) + \sqrt{(1-f)^2 + 4\gamma f}}{2} = 1.$$

Po vynásobení dvěma a odstranění odmocniny máme

$$(1+f)^2 = (1-f)^2 + 4\gamma f.$$

Když nyní umocníme a zkrátíme, co jde, vyjde nám

$$4f = 4\gamma f.$$

Zjistili jsme tak, že jediný způsob, kterým můžeme zajistit konstantní počet červených krvinek, je udržení produkční konstanty na hodnotě $\gamma = 1$.

Následně vypočítáme hodnotu λ_2 pomocí soustavy rovnic, rovnice získáme z vyjádřených $\lambda_{1,2}$ kde $\lambda_1 = 1$:

$$1 - f + \sqrt{(1-f)^2 + 4f} = 2,$$

$$1 - f - \sqrt{(1-f)^2 + 4f} = 2\lambda_2.$$

Tyto rovnice sečteme, tím získáme jednu rovnici

$$2(f-1) = 2\lambda_2 + 2.$$

Po úpravě zjistíme, že

$$\lambda_2 = -f.$$

Máme řešení ve tvaru

$$R_n = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n = A(1)^n + B(-f)^n, \quad A, B \in \mathbb{R},$$

kde

$$\text{pro} \quad n = 0 \quad \text{je} \quad R_0 = A,$$

$$\text{pro} \quad n = 1 \quad \text{je} \quad R_1 = A - Bf.$$

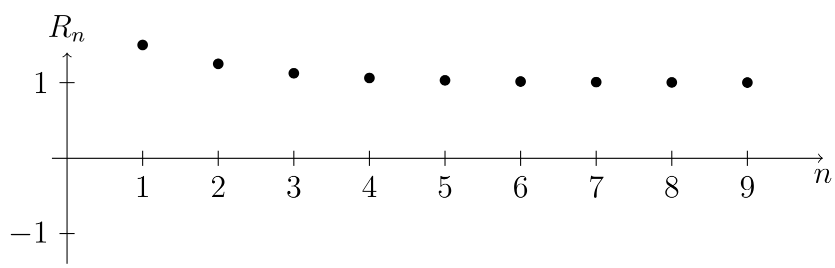
Konstantu B si vyjádříme

$$B = \frac{R_1 - R_0}{f}$$

a obě konstanty dosadíme

$$R_n = R_0 + \frac{R_1 - R_0}{f}(-f)^n.$$

Vidíme, že část $\frac{R_1 - R_0}{f}(-f)^n$ osciluje k nule a část R_0 je konstantní.



Obrázek 2.1: Graf posloupnosti $R_0 + \frac{R_1 - R_0}{f}(-f)^n$ pro $R_0, \frac{R_1 - R_0}{f} = 1$ a $f = 0,5$

2.2. Rozmnožování jednoletých rostlin

Nyní se budeme zabývat přežíváním jednotlivých generací semen jednoletých rostlin. Generací v našem případě rozumíme jeden kalendářní rok. Jednoleté rostliny produkují semena na konci své vegetační doby (řekněme v říjnu). Poté květy odumřou a semena musí přežít zimu, aby mohla na jaře vytvořit následující generaci rostlin. Další rok na začátku vegetační doby (řekněme v květnu) jistý zlomek těchto semen vyklíčí. Některé ze semen, které zimu přežily, nemusí vykvést hned. Mohou zůstat v nečinnosti a vykvést až po přežití další zimy. Další zahynou následkem počasí a chorob nebo jsou zničeny škůdci. Aby druh rostliny nevyhynul, musí dostatečně velká část semen n-té generace přežít zimu, vyklíčit a vyprodukovat semena $(n+1)$-ní generace, eventuálně přežít dvě zimy a vyprodukovat semena $(n+2)$-hé generace.

Nyní vytvoříme rovnici, která popíše tento rozmnožovací proces, přičemž budeme pro zjednodušení předpokládat, že semena starší dvou let nemohou vyklíčit. Nejprve určíme všechny parametry a konstanty, které budeme k vytvoření rovnice potřebovat:

γ je počet semen, které vyprodukuje jedna rostlina na konci své vegetační doby, $\gamma > 0$,

α je zlomek semen vyprodukovaných v n-té generaci, který následující rok vyklíčí a vytvoří semena $(n+1)$-ní generace, $\alpha \in (0,1)$,

β je zlomek semen n-té generace, který přežije dvě zimy, tedy který vyklíčí o dva roky později a vytvoří semena $(n+2)$-hé generace, $\beta \in (0,1)$,

σ je zlomek všech semen, který přežil danou zimu, $\sigma \in (0,1)$.

Nyní definujeme proměnné. Budeme pracovat se šesti:

p_n je počet rostlin v n-té generaci,

S_n^1 je počet jednoletých semen na začátku vegetační doby (před vyklíčením) v n-té generaci,

S_n^2 je počet dvouletých semen na začátku vegetační doby (před vyklíčením) v n-té generaci,

$\bar{S}_n^1$ je počet jednoletých semen na konci vegetační doby (tedy po tom, co některá vyklíčila) v n-té generaci,

$\bar{S}_n^2$ je počet dvouletých semen na konci vegetační doby (tedy po tom, co některá vyklíčila) v n-té generaci,

S_n^0 je počet semen, která byla vyprodukována v říjnu (tj. na konci vegetační doby) v n-té generaci.

Horní indexy se vztahují na stáří daných semen a dolní indexy určují generace. Později bude možné některé z těchto proměnných eliminovat, při prvním tvoření rovnic nám však pomohou lépe se zorientovat.

V květnu vyklíčí zlomek α jednoletých a zlomek β dvouletých semen:

$$p_n = \alpha S_n^1 + \beta S_n^2.$$

Tedy pro počet zbylých nevyklíčených semen $\bar{S}_n^1$ a $\bar{S}_n^2$ platí

$$\bar{S}_n^1 = (1-\alpha)S_n^1,$$

$$\bar{S}_n^2 = (1-\beta)S_n^2.$$

V říjnu jsou nová semena produkována v poměru γ na rostlinu:

$$S_n^0 = \gamma p_n.$$

Během zimy se počet a skladba semen změní, některá zahynou a zbytek o rok zestárne. Zimu přežije část σ semen. Nová semena z n-té generace jsou v generaci $(n+1)$ rok stará. To při použití dříve definovaného značení můžeme vyjádřit ve formě dvou rovnic:

$$S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0,$$

$$S_{n+1}^2 = \sigma \bar{S}_n^1.$$

Nyní použijeme předchozí úvahy k vytvoření jediné rovnice, která bude obsahovat celý tento proces napříč třemi generacemi (pouze třemi, protože počítáme s úvahou, že semena starší dvou let už se nebudou rozmnožovat a tudíž je nemusíme uvažovat). Začneme nahrazením S_n^0 v rovnici $S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0$:

$$S_{n+1}^1 = \sigma(\gamma p_n).$$

Podobným způsobem dosadíme $\bar{S}_n^1$ do rovnice $S_{n+1}^2 = \sigma \bar{S}_n^1$:

$$S_{n+1}^2 = \sigma(1-\alpha)S_n^1.$$

Nyní přepíšeme p_n pro $(n+1)$-ní generaci

$$p_{n+1} = \alpha S_{n+1}^1 + \beta S_{n+1}^2$$

a do této rovnice dosadíme výrazy z předchozích rovnic a přepíšeme ji pro n-tou generaci

$$p_n = \alpha\sigma\gamma p_{n-1} + \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma p_{n-2}.$$

Získali jsme tímto lineární diferenční rovnici druhého řádu. Její interpretace je následující: jde o součet semen starých jeden rok, která přežila zimu a na jaře vyklíčila, a semen starých dva roky, která přežila obě zimy, nevyklíčila první rok, ale druhý už ano.

Alternativně lze tuto rovnici postupem

$$p_n = \frac{S_{n+1}^1}{\sigma\gamma},$$

$$\frac{S_{n+2}^1}{\sigma\gamma} = \alpha\sigma\gamma\frac{S_{n+1}^1}{\sigma\gamma} + \beta\sigma(1-\alpha)S_n^1, \quad \sigma\gamma > 0,$$

přepsat do tvaru

$$S_{n+2}^1 = \alpha\sigma\gamma S_{n+1}^1 + \beta\sigma^2\gamma(1-\alpha)S_n^1.$$

2.2.1. Řešení počáteční úlohy

Nyní vytvoříme specifickou situaci, která nám zaručí, že druh přežije. Dosadíme konkrétní parametry $\alpha = \beta = 0{,}001$ a $\sigma = 1$ a vypočítáme, kolik musí jedna rostlina v říjnu minimálně vyprodukovat semen, aby druh nevyhynul:

$$p_n = 0,001 \cdot 1 \cdot \gamma p_{n-1} + 0,001 \cdot 1^2(1 - 0,001)\gamma p_{n-2},$$

$$p_n = 0,001\gamma p_{n-1} + 0,000999\gamma p_{n-2}.$$

Snažíme se zjistit závislost λ na γ a jak velké musí γ být, aby se populace postupně zvětšovala, vytvoříme proto charakteristickou rovnici

$$0 = \lambda^2 - \alpha\gamma\lambda - \beta(1 - \alpha)\gamma$$

a řešíme ji. Zjistíme, že

$$\lambda_1 = \frac{\alpha\gamma + \sqrt{\alpha^2\gamma^2 + 4\beta(1-\alpha)\gamma}}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_2 = \frac{\alpha\gamma - \sqrt{\alpha^2\gamma^2 + 4\beta(1-\alpha)\gamma}}{2}.$$

Jelikož $4\beta(1 - \alpha)\gamma$ je kladné, víme, že

$$\alpha\gamma < \sqrt{\alpha^2\gamma^2 + 4\beta(1-\alpha)\gamma},$$

a proto λ_2 vyjde záporná. My hledáme $\lambda > 1$, budeme tedy nejdříve počítat s λ_1:

$$\frac{\alpha\gamma + \sqrt{\alpha^2\gamma^2 + 4\beta(1-\alpha)\gamma}}{2} > 1.$$

Po vynásobení dvěma, roznásobení a dalších úpravách vytkneme γ a vyjde nám rovnice

$$(\beta - \alpha\beta + \alpha)\gamma > 1.$$

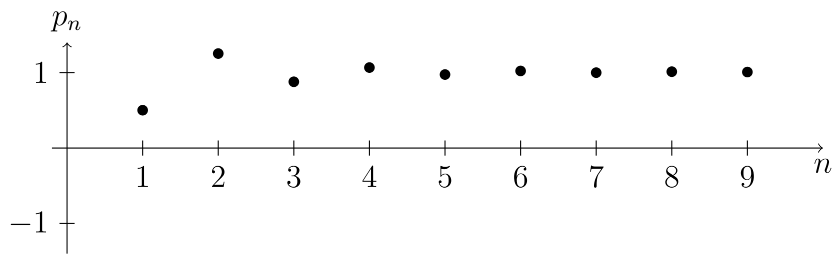
Když nyní podle předpokladu dosadíme $\alpha = 0,001$; $\beta = 0,001$ a $\sigma = 1$ a nerovnici vydělíme, máme výsledek

$$\gamma > 500,25.$$

Zjistili jsme tedy, že abychom zajistili přežití druhu, musí γ (tj. počet semen, které jedna rostlina v říjnu vyprodukuje) být minimálně 501. Když máme nyní zajištěno přežití, ještě se ujistíme, že λ_2 náleží intervalu (-1, 0):

$$\lambda_2 = \frac{0,001 * 501 - \sqrt{0,001^2 * 501^2 + 4 * 0,001(1 - 0,001)501}}{2},$$

$$\lambda_2 \doteq -0,49999933377718.$$



Obrázek 2.2: Graf posloupnosti $p_n = \alpha\sigma\gamma p_{n-1} + \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma p_{n-2}$ pro $\alpha = 0,001$; $\beta = 0,001$; $\sigma = 1$ a $\gamma = 501$

Pokusme se nyní najít obecnější podmínky pro úspěšné přežití druhu. Připomeňme si, že máme počáteční rovnici

$$p_n = \alpha\sigma\gamma p_{n-1} + \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma p_{n-2}.$$

Pro zjednodušení značení bude $a = \alpha\sigma\gamma$ a $b = \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma$. Z předchozí rovnice se tak stane

$$p_n = ap_{n-1} + bp_{n-2}$$

s charakteristickou rovnicí

$$\lambda^2 - a\lambda - b = 0,$$

její kořeny jsou ve tvaru

$$\lambda_1 = \frac{a + \sqrt{a^2 + 4b}}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_1 = \frac{a - \sqrt{a^2 + 4b}}{2},$$

případně

$$\lambda_1 = \frac{\alpha\sigma\gamma(1 + \sqrt{1+\delta})}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_2 = \frac{\alpha\sigma\gamma(1 - \sqrt{1+\delta})}{2},$$

kde

$$\delta = \frac{4\beta(1-\alpha)}{\gamma\alpha^2} = \frac{4\beta}{\gamma\alpha}(\frac{1}{\alpha} - 1)$$

a $\delta > 0$, protože $\alpha < 1$.

Nyní předpokládejme, že v poměru k počtu vyklíčených semen, která přežila jen jednu zimu, vyklíčí těch, která přežila zimy dvě, jen malé množství. Zlomek β/α tedy velmi malé číslo a proto i parametr δ je velmi malý a můžeme si jej dovolit v následujícím výpočtu zanedbat. λ_1 jde díky tomu zapsat přibližným výrazem

$$\lambda_1 \simeq \frac{\sigma\gamma\alpha}{2}(1+\sqrt{1}) = 2\frac{\sigma\gamma\alpha}{2} = \sigma\gamma\alpha.$$

Abychom zajistili přežití druhu, musí

$$\lambda_1 > 1 \quad \Rightarrow \quad \sigma\gamma\alpha > 1 \quad \Rightarrow \quad \gamma > \frac{1}{\sigma\alpha}.$$

Z toho vidíme, že populace poroste, jestliže je počet semen na rostlinu větší než $1/\sigma\alpha$.

2.3. Objem nádechů a množství CO_2 v krvi

V následujícím modelu budeme sledovat koncentraci CO_2 v krvi a zjišťovat, jak ji udržet na přirozené hladině. Důsledkem základních metabolických procesů je neustálá produkce oxidu uhličitého. Tělo se ho zbavuje prostřednictvím plic rychlostí, kterou určují chemoreceptory citlivé na CO_2 umístěné v mozkovém kmeni. Ve skutečnosti jsou rychlost nádechů a výdechů a jejich hloubka určovány fyziologicky, my však pro zjednodušení budeme předpokládat, že nádechy a výdechy se odehrávají v pravidelných časových okamžicích $t + n\tau, n = 0, 1, 2, ...$ a že jejich objem V_n je určen koncentrací CO_2 v krvi v předchozím časovém okamžiku.

Množství oxidu uhličitého v krvi v časovém okamžiku $t + n\tau$ budeme značit C_n a objem nádechu v časovém okamžiku $t + n\tau$ budeme značit V_n.

Tyto dvě proměnné mohou být interpretovány také následujícím způsobem: množství oxidu uhličitého v krvi v časovém okamžiku $n + 1$ je jeho množství v generaci n snížené o množství, které plíce odčerpají, a zvýšené o jeho množství vytvořené přirozeným průběhem metabolismu. Můžeme to zapsat také rovnicí

$$C_{n+1} = C_n - L(V_n, C_n) + m,$$

kde $L(V_n, C_n)$ je funkce dvou proměnných vyjadřující množství CO_2 odčerpané plícemi v časovém okamžiku n a m je jeho konstantní množství vyprodukované metabolismem.

Obsah nádechu a výdechu v $(n + 1)$-ním časovém okamžiku závisí na obsahu oxidu uhličitého v předchozí generaci, tzn. v generaci n, lze jej tedy vyjádřit rovnicí

$$V_{n+1} = S(C_n),$$

kde S je funkce jedné proměnné vyjadřující citlivost na množství CO_2 v krvi.

V prvním modelu budeme předpokládat, že množství odčerpaného CO_2, tj. $L(V_n, C_n)$, je přímo úměrné obsahu nádechu a výdechu V_n s konstantním faktorem β, a že nezáleží na C_n, tedy že lze tohle množství zapsat rovnicí

$$L(V_n, C_n) = \beta V_n.$$

Dále budeme předpokládat, že nádech a výdech v čase $n+1$ je přímo úměrný C_n s faktorem $\alpha > 0$, můžeme jej popsat rovnicí

$$S(C_n) = \alpha C_n.$$

Tento přístup může být fyziologicky poněkud nerealistický, ale pomůže nám vytvořit lineární model. Když se nyní vrátíme k předchozím dvěma rovnicím vyjadřujícím V_{n+1} a C_{n+1}, vidíme, že po úpravě V_{n+1} na

$$V_n = \alpha C_{n-1}$$

a po dosazení do rovnice $L(V_n, C_n) = \beta V_n$ je lze spojit do jedné diferenční rovnice druhého řádu

$$C_{n+1} = C_n - \beta\alpha C_{n-1} + m.$$

Po úpravě na přirozenější tvar dostaneme

$$C_{n+1} - C_n + \beta\alpha C_{n-1} = m.$$

Pro $m \neq 0$ je tato rovnice nehomogenní. Při jejím řešení začneme klasicky charakteristickou rovnicí příslušné homogenní rovnice

$$\lambda^2 - \lambda + \alpha\beta = 0,$$

jejíž kořeny jsou

$$\lambda_1 = \frac{1 + \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2} \quad \text{a} \quad \lambda_1 = \frac{1 - \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2},$$

kde $4\alpha\beta \in (0, 1)$. Tyto kořeny jsou tedy reálné.

Řešení příslušné homogenní úlohy, tzn. pro $m = 0$, je

$$C_n = A_1 \left(\frac{1 + \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2} \right)^n + A_2 \left(\frac{1 - \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2} \right)^n, \quad A_{1,2} \in \mathbb{R}.$$

Při řešení nehomogenní rovnice si nejprve napíšeme partikulární řešení. U této rovnice nám vyjde konstanta

$$Y(n) = K, \quad K \in \mathbb{R}.$$

Tuto můžeme následně dosadit do původní nehomogenní rovnice a zjistíme, že

$$K = \frac{m}{\alpha\beta}.$$

Konečné řešení nehomogenní rovnice, tj. rovnice

$$C_{n+1} - C_n + \beta\alpha C_{n-1} = m,$$

je

$$C_n = A_1 \left(\frac{1 + \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2}\right)^n + A_2 \left(\frac{1 - \sqrt{1 - 4\alpha\beta}}{2}\right)^n + \frac{m}{\alpha\beta} \quad A_{1,2} \in \mathbb{R}, \quad \alpha\beta > 0.$$

2.4. Lineární diferenční rovnice v demografii

V následujícím problému budeme sledovat věkovou strukturu obyvatelstva v po sobě následujících n generacích. Každá generace je složena z jedinců, které rozřadíme do m věkových kategorií, přičemž pro nás budou důležité celkové počty všech jedinců patřící do jednotlivých věkových kategorií v jednotlivých generacích. Vývoj počtu jedinců ve věkových kategoriích napříč generacemi je přímo ovlivněn plodností a úmrtností v jednotlivých věkových kategoriích.

Při matematickém zápisu tohoto modelu budeme používat následující značení:

$p_n^1, ..., p_n^m$ jsou počty jedinců věkových kategorií 1 až m v generaci n,

$\alpha_1, ..., \alpha_m$ jsou počty novorozených, kteří se narodili jedincům ve věkových kategoriích 1 až m,

$\sigma_1, ..., \sigma_{m-1}$ jsou zlomky udávající část jedinců, která přežije a přesune se do následující věkové kategorie.

S daným značením můžeme nyní přejít k matematické formulaci tohoto problému. Víme, že k-té věkové kategorii se narodí α_k nových jedinců. Tenhle poznatek můžeme zapsat rovnicí

$$p_{n+1}^1 = \alpha_1 p_n^1 + \alpha_2 p_n^2 + \cdots + \alpha_{m-1} p_n^{m-1} + \alpha_m p_n^m.$$

Dále víme, že z k-té věkové kategorie přežije a v další generaci se do $(k+1)$-ní věkové kategorie posune $\sigma_k p_n^k$ jedinců. To můžeme pro věkové kategorie 2 až m zapsat soustavou rovnic

$$\begin{aligned} p_{n+1}^2 &= \sigma_1 p_n^1, \\ p_{n+1}^3 &= \sigma_2 p_n^2, \\ &\vdots \\ p_{n+1}^{m-1} &= \sigma_{m-2} p_n^{m-2}, \\ p_{n+1}^m &= \sigma_{m-1} p_n^{m-1}, \end{aligned}$$

kde předpokládáme, že $\exists i : \alpha_i > 0$ a $\forall i : \sigma_i > 0$.

Tuto soustavu rovnic můžeme snadno zapsat i maticově

$$\mathbf{P_{n+1}} = \mathbf{AP_n},$$

kde

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} p^1 \\ p^2 \\ \vdots \\ p^m \end{pmatrix} \quad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \alpha_{m-1} & \alpha_m \\ \sigma_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_2 & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \sigma_{m-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Matice **A** je tzv. Leslieho matice, v demografii často užívaná právě pro zkoumání věkového složení po sobě jdoucích generací.

Charakteristická rovnice Leslieho matice ja dána polynomem

$$p_m(\lambda) = \det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = \mathbf{0}.$$

Chceme tedy spočítat determinant matice tvaru

$$\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I} = \begin{pmatrix} \alpha_1 - \lambda & \alpha_2 & \alpha_3 & \dots & \alpha_{m-1} & \alpha_m \\ \sigma_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_2 & -\lambda & 0 & \vdots & \vdots \\ \vdots & 0 & \sigma_3 & \ddots & \ddots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & \ddots & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \sigma_{m-1} & -\lambda \end{pmatrix}.$$

Determinant vypočítáme pomocí Laplaceova rozvoje

$$\det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = (\alpha_{\mathbf{1}} - \lambda) \begin{vmatrix} -\lambda & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \sigma_2 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_3 & q\lambda & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \sigma_{m-1} & -\lambda \end{vmatrix} - \alpha_{\mathbf{2}} \begin{vmatrix} \sigma_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_3 & -\lambda & \ddots & \vdots \\ \vdots & 0 & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \sigma_{m-1} & -\lambda \end{vmatrix} +$$

$$+\alpha_3 \begin{vmatrix} \sigma_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -\sigma_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & -\lambda & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \sigma_4 & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \sigma_{m-1} & -\lambda \end{vmatrix} + \dots + (-1)^{m+1}\alpha_m \begin{vmatrix} \sigma_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2 & -\lambda & 0 & \vdots \\ \vdots & 0 & \sigma_3 & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & -\lambda \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \sigma_{m-1} \end{vmatrix}$$

a výpočtem determinantu získáme polynom tvaru

$$(-\lambda)^m+\alpha_1(-\lambda)^{m-1}-\alpha_2\sigma_1(-\lambda)^{m-2}+\alpha_3\sigma_1\sigma_2(-\lambda)^{m-3}-\dots+(-1)^{m+1}\alpha_m\sigma_1\sigma_2\dots\sigma_{m-1}=0.$$

Tento polynom $p_m(\lambda)$ má právě jedno kladné vlastní číslo λ^*, což můžeme dokázat následovně:

Mějme funkci

$$f(\lambda) = 1 - \frac{p_m(\lambda)}{\lambda^m}, \quad \lambda \in (0, \infty).$$

Při zkoumání této funkce zjistíme, že:

$$\text{pro} \quad \lambda \to \infty \quad f(\lambda) \to 0,$$

$$\text{pro} \quad \lambda \to 0 \quad f(\lambda) \to \infty.$$

Funkce f je navíc na intervalu $(0, \infty)$ spojitá. Z toho plyne, že funkce je na intervalu $(0, \infty)$ klesající a skutečně existuje právě jedno kladné vlastní číslo λ^*, které je kořenem polynomu $p_n(\lambda)$.

Dále můžeme z původní soustavy rovnic

$$\mathbf{P_{n+1}} = \mathbf{AP_n}$$

pomocí iterace odvodit pro nás výhodnější tvar:

$$\mathbf{P_2} = \mathbf{AP_1},$$

$$\mathbf{P_3} = \mathbf{AP_2} = \mathbf{A^2P_1},$$

$$\vdots$$

$$\mathbf{P_{n+1}} = \mathbf{A^nP_1}.$$

Nyní budeme uvažovat vlastní vektor $\mathbf{v}^*$ matice $\mathbf{A}$ příslušný k λ^*, který bude počátečním okamžikem. Dosadíme tento vektor za $\mathbf{P_1}$:

$$\mathbf{P_{n+1}} = \mathbf{A^n v}^*.$$

Pokud $\mathbf{v}^*$ je vlastní vektor λ^*, platí rovnost

$$\mathbf{A}\mathbf{v}^* = \lambda^* \mathbf{v}^*.$$

Tuto rovnost dosadíme do předchozí rovnice

$$\mathbf{P_{n+1}} = \mathbf{A^n}\mathbf{v}^* = \mathbf{A^{n-1}}\lambda^*\mathbf{v}^* = \cdots = (\lambda^*)^{\mathbf{n}}\mathbf{v}^*.$$

Zjistili jsme tedy, že:

$$\text{pro} \quad \lambda^* > 1 \quad \text{roste populace exponenciálně rychlostí} \quad \lambda^*,$$

$$\text{pro} \quad \lambda^* \in (0,1) \quad \text{klesá populace exponenciálně rychlostí} \quad \lambda^*,$$

$$\text{pro} \quad \lambda^* = 1 \quad \text{bude velikost populace konstantní.}$$

Závěr

V této bakalářské práci jsme se zabývali použitím diferenčních rovnic při sledování změn ve složení populací. Zkoumali jsme tyto změny na modelech produkce červených krvinek, na výskytu CO_2 v krvi, na rozmnožování jednoletých rostlin a na složení jednotlivých věkových kategorií v po sobě jdoucích generacích. Na jednotlivých příkladech je zde dobře vidět důležitost použití diskrétní matematiky v biologii, bez ní by nebylo možné určit skladbu jednotlivých generací a jejich vývoj v čase. Dokázat znázornit tento vývoj je pro nás životně důležité pro zajištění rovnováhy a růstu v populačních modelech.

Použití diferenčních rovnic je široké, využívají se mimo jiné také například v informatice nebo ekonomii. Zvolila jsem do této práce právě příklady, které tuto rozmanitost dobře ilustrují, každý problém se týká odlišné oblasti biologie.

Literatura

[1] Edelstein-Keshet, L.: *Mathematical Models in Biology* SIAM's Classics in Applied Mathematics, 2005.

[2] Nagy, J.,Navrátil, O.: *Diferenciální a diferenční rovnice.* Konvoj, Brno, 2003.

[3] Fišer, J.: *Úvod do teorie obyčejných diferenciálních a diferenčních rovnic* 1. vyd. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 2013