

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

## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Smithův model strategie sklizně



Vedoucí bakalářské práce:  
**prof. RNDr. Irena Rachůnková, DrSc.**  
Rok odevzdání: 2013

Vypracovala:  
**Klára Halouzková**  
ME-B, III. ročník

### **Prohlášení**

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

V Olomouci, dne 24. dubna 2013

## Poděkování

Ráda bych na tomto místě poděkovala vedoucí bakalářské práce prof. RNDr. Ireně Rachůnkové, DrSc. za obětavou spolupráci a za čas, který mi věnovala při konzultacích. Dále si zaslouží poděkování má rodina, která mi byla oporou, můj počítač, že vydržel moje pracovní tempo, a nakonec typografický systém  $\text{T}_{\text{E}}\text{X}$ , kterým je práce vysázena.

# Obsah

Úvod	4
<b>1 Principy modelování</b>	<b>5</b>
1.1 Matematické modelování . . . . .	5
1.1.1 Matematické modelování se využívá v: . . . . .	5
1.1.2 Pomocí matematického modelu chceme: . . . . .	5
1.1.3 Některé typy matematických modelů . . . . .	5
1.1.4 Fáze modelování - konstrukce modelu: . . . . .	6
<b>2 Diferenciální rovnice 1. řádu</b>	<b>7</b>
2.1 Základní pojmy . . . . .	7
2.2 Separace proměnných . . . . .	7
<b>3 Spojité populační modely</b>	<b>8</b>
3.1 Exponenciální růst . . . . .	8
3.2 Logistický model obyvatelstva . . . . .	10
3.3 Smithův model (1963) . . . . .	16
<b>4 Kvalitativní analýza</b>	<b>21</b>
4.1 Kvalitativní analýza Smithova modelu . . . . .	27
<b>5 Sklizeň v populačních modelech</b>	<b>31</b>
5.1 Sklizeň s konstantním výnosem . . . . .	31
5.2 Sklizeň s konstantním úsilím . . . . .	34
<b>6 Smithův model strategie sklizně</b>	<b>37</b>
6.1 Smithův model strategie sklizně s konstantním výnosem . . . . .	37
6.2 Smithův model strategie sklizně s konstantním úsilím . . . . .	42
<b>Závěr</b>	<b>46</b>
<b>Literatura</b>	<b>47</b>

# Úvod

Cílem této práce je odvození a vyšetření Smithova modelu, který patří do populačních modelů. Hned na začátku jsou vysvětleny principy modelování a krátký úvod k diferenciálním rovnicím 1. řádu, jež jsou v této práci důležité. Základním populačním modelem je model exponenciálního růstu, je však vhodný pouze pro mikroorganismy. Pro složitější organismy je vhodnější logistický model, jímž se zabýval P. F. Verhulst. Protože Verhulstův model ignoruje vnitrodruhovou soutěž o potravu a další významné faktory, studoval F. E. Smith mnohobuněčné Daphnie (perloočky) a zjistil model nový, o kterém pojednává tato práce. Tento model je dále doplněn o kvalitativní analýzu, dvě strategie sklizně a příklady s konkrétními čísly.

# 1. Principy modelování

## 1.1. Matematické modelování

Matematické modelování má za cíl převést různé systémy z reálného světa (například z vývoje populací živočichů, ekonomiky státu) do jazyka matematiky. Matematickým modelováním je i vytváření a analýza postupů, které využívají matematické prostředky sloužící k lepšímu pochopení skutečných jevů, procesů, stavů a principů. Matematický model mění se v čase podle určitých pravidel je dynamickým systémem. Modelování je tvůrčí činností spočívající ve zjednodušení dějů reálného světa. Model chápeme jako jistou formu zobrazení skutečnosti.

### 1.1.1. Matematické modelování se využívá v:

- biologii
- chemii
- ekonomii
- strojírenství
- fyzice
- stavební technice a dalších odvětvích

### 1.1.2. Pomocí matematického modelu chceme:

1. Objasnit, formulovat, objevit a testovat hypotézy.
2. Předpovědět jaké změny v chování systému nastanou a kdy.

### 1.1.3. Některé typy matematických modelů

Je velké množství matematických modelů. Významnou skupinu tvoří matematické modely ve tvaru diferenciálních rovnic. Lze je též třídit dle různých hledisek. Modely můžeme rozlišit na:

- **Deterministické**

Postavení všech veličin v modelu je nesporné a dané hodnoty představují řadu pevně daných čísel.

- **Stochastické**

Liší se od deterministického modelu tím, že do něj vstoupil prvek nejistoty (náhody). Vyhovuje konkrétním situacím jen přibližně a s určitou pravděpodobností. *Stochastický model definujeme jako rovnici nebo soustavu rovnic obsahující náhodné veličiny, nenáhodné veličiny a parametry.*[6]

#### 1.1.4. Fáze modelování - konstrukce modelu:

1. **Formulace**

Formulujeme problém reálného světa a vyslovíme hypotézy.

2. **Určení proměnných**

Stanovíme studované proměnné. U obyčejných diferenciálních rovnic bývá jedinou nezávisle proměnnou čas  $t$  a ostatní proměnné jsou funkcemi času, jejichž změna je vyjádřena jejich derivací.

3. **Převedení hypotéz na matematické vzorce**

Matematické vzorce vyjadřují vztahy mezi proměnnými. Dále odvodíme matematický model - diferenciální rovnici. Model studujeme matematickými metodami. Určujeme kritické body (ekvilibria), periodické a jiné významné orbity a sestavujeme fázový portrét.

4. **Interpretace fázového portréту**

Pomocí fázového portréту popíšeme chování reálného systému.

5. **Ověření v praxi**

Vyhodnotíme, zda mají získané informace reálný smysl, odpovídají-li empirickým výsledkům (například jsou-li přesné). Není-li tomu tak, je nutné model změnit nebo upřesnit.

## 2. Diferenciální rovnice 1. řádu

Ještě předtím, než si ukážeme populační modely, uvedeme základní pojmy, které se při rozvádění populačních modelů používají. V této kapitole, jež vychází z knihy [3], si nadefinujeme pouze nejdůležitější pojmy.

### 2.1. Základní pojmy

Buď  $G$  je podmnožina euklidovského prostoru  $\mathbb{R}^2$  a  $f$  je reálná funkce definovaná na  $G$ . Rovnice

$$y' = f(x, y), \quad ' = \frac{d}{dx}$$

se nazývá diferenciální rovnice 1. řádu. Řešením této rovnice se rozumí funkce  $y$ , která je diferencovatelná na nějakém intervalu  $J$  a splňuje podmínky

$$[x, y(x)] \in G \quad a \quad y' = f(x, y(x)) \quad \text{pro každé } x \in J. \quad (1)$$

Nechť je  $[x_0, y_0]$  libovolným bodem na množině  $G$ . Rovnice (1), jež splňuje počáteční podmínku

$$y(x_0) = y_0, \quad (2)$$

je *počáteční úlohou*.

Funkce, která závisí na jednom parametru  $C$ , jehož volbou můžeme získat řešení každé počáteční úlohy z rovnice (1) a (2), se nazývá *obecným řešením* rovnice (1).

### 2.2. Separace proměnných

**Věta 1.** *Nechť  $f \in C^0(a, b)$ ,  $g \in C^0(c, d)$  a  $g(y) \neq 0$  pro každé  $y \in (c, d)$ . Pak je funkce  $y$  řešením počáteční úlohy*

$$y' = f(x)g(y), \quad y(x_0) = y_0, \quad x_0 \in (a, b) \quad y_0 \in (c, d) \quad (3)$$

*na intervalu  $I$  právě tehdy, když*

$$\int_{y_0}^{y(x)} \frac{dt}{g(t)} = \int_{x_0}^x f(s)ds \quad \text{pro každé } x \in (a, b). \quad (4)$$



## 3. Spojité populační modely

### 3.1. Exponenciální růst

V této kapitole se zaměříme na populaci, v níž se všichni jedinci rozvíjí nezávisle na ostatních. Ale aby nastala tato situace, musí tito jedinci žít v neomezeném prostředí, kde není možná forma soutěže. Je-li populace malá, pak je stochastický model vhodnější, protože musí být brána v úvahu pravděpodobnost zániku populace následkem náhody. Nicméně, deterministický model může poskytnout užitečný způsob, jak získat dostatečný přehled o dynamice populací pokaždé, když je populace dostatečně velká. Dále odchylky v rovnovážné populaci často vytváří v kratších časových měřítkách reakce, které jsou vhodně modelovány deterministickými modely. Například šíření nemoci ve velké populaci zavedené jedním infikovaným jedincem vede ke vzniku sekundárních případů.

Velikost populace jednotlivých druhů v čase  $t$  budeme značit  $x(t)$ . Předpokládáme, že  $x$  je všude diferencovatelné, a tedy je hladkou funkcí  $t$ . Přestože je tento předpoklad nereálný, protože  $x(t)$  je funkcí celých čísel, a tedy není spojitá, pro populace s velkým počtem členů předpoklad diferencovatelnosti poskytuje rozumnou aproximaci. Často je v biologických experimentech biomasa populace brána jako definice  $x(t)$ . Biomasa se v ekologii definuje jako celková hmota jedinců určitého druhu, skupiny druhů nebo všech druhů společenstva na určité ploše.

Jsou-li míry porodnosti a úmrtí a migrační sazby známy, pak můžeme vypočítat míru změny velikosti populace. *Uzavřená* populace nemá žádné migrace, to znamená, že změny velikosti populace jsou pouze důsledkem porodnosti a úmrtí. Tudíž míra změny velikosti populace je míra porodnosti snižená o úmrtnost.

U mikroorganismů, množících se dělením, budeme předpokládat, že míra vzniku nových organismů je úměrná počtu přítomných organismů. Matematicky lze tento předpoklad vyjádřit tak, že je-li v čase  $t$  velikost populace  $x$ , pak je bě-

hem krátkého časového intervalu, trvání  $h$  od času  $t$  k času  $(t + h)$ , počet porodů přibližně  $bhx$  pro nějakou konstantu  $b$ , což je míra porodnosti na jednoho obyvatele. Stejně tak můžeme předpokládat, že počet úmrtí za stejný časový interval je přibližně  $\mu hx$  pro nějakou konstantu  $\mu$ , míru umrtnosti na jednoho obyvatele. Proto může být čistá změna počtu obyvatel od času  $t$  k času  $(t + h)$ , což je  $x(t + h) - x(t)$ , aproximována funkcí  $(bh - \mu h)x(t)$ . Trvání časového intervalu  $h$  musí být krátké, aby se velikost populace tolik neměnila a počty narozených a zemřelých byly přibližně úměrné  $x(t)$ . Získáme tedy rovnost (5), kde symbol  $\approx$  vyjadřuje aproximaci (přiblížení), tedy *aproximace je znázornění něčeho, co není přesné, ale je to stále dost blízko na to, aby to bylo použitelné*,

$$x(t + h) - x(t) \approx (b - \mu)x(t)h. \quad (5)$$

Vydělením  $h$  dostaneme

$$\frac{x(t + h) - x(t)}{h} \approx (b - \mu)x(t) \quad (6)$$

a přechod k limitě  $h \rightarrow 0$  nám dá

$$\frac{dx}{dt} = (b - \mu)x, \quad (7)$$

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

Je-li čistá míra růstu definována jako

$$r \equiv b - \mu,$$

pak jinou možností pohledu na tento model je, že pokud velikost populace v čase  $t$  je  $x(t)$ , tak v dalším malém časovém intervalu trvání  $h$  bude čistý růst velikosti populace vzhledem k jednomu organismu  $rh$ . A protože se zabýváme neomezeným prostředím, tedy všichni jedinci jsou nezávislí a není zde žádná konkurence, tak je čistý přírůstek populace vzhledem ke všem  $x(t)$  organismům  $rhx(t)$ , a tím dostaneme opět diferenciální rovnici ve tvaru

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (8)$$

Tato rovnice má nekonečně mnoho řešení daných množinou jednoparametrických funkcí  $x(t) = ke^{rt}$ . Podmínku, která nám nejlépe popíše populační dynamiky specifické populace, nejlépe stanovíme určením počáteční velikosti populace v čase  $t = 0$

$$x(0) = x_0. \quad (9)$$

Počáteční úloha (8), (9) má jediné řešení

$$x(t) = x_0e^{rt},$$

kde pro  $r > 0$  (nebo ekvivalentně  $b > \mu$ ) poroste velikost populace neomezeně pro  $t \rightarrow \infty$ , zatímco pro  $r < 0$  (nebo ekvivalentně  $b < \mu$ ) se velikost populace blíží k nule pro  $t \rightarrow \infty$ . Při absenci porodnosti (tedy  $b = 0$ ) je populace vyčerpána umrtími v míře  $\mu$ , a tedy je průměrná životnost člena této skupiny  $1/\mu$ . Jestliže  $b > 0$ , pak průměrný počet potomků v průběhu života průměrného jedince bude podle Malthusova modelu  $b/\mu$ .

Předpověď, že velikost populace za těchto podmínek poroste exponenciálně, uvedl poprvé Malthus (1798), který předpovídal katastrofu. Domníval se, že potravinové zásoby nemohou vzrůstat tak, aby držely krok s růstem populace při kladné konstantě míry růstu jedince.

Dynamika populace může být obvykle aproximována tímto jednoduchým modelem pouze po krátkou dobu, protože předpoklad, že míra růstu populace je úměrná její velikosti (to je lineární předpoklad), je většinou pro delší časové intervaly nereálný.

### 3.2. Logistický model obyvatelstva

Stejně jako v předchozí kapitole je  $x(t)$  velikostí populace v čase  $t$  a  $dx/dt$  je míra změny populace. Budeme i nadále předpokládat, že míra růstu populace

závisí pouze na její velikosti, tento předpoklad je vhodný pro mikroorganismy. Pro složitější organismy, jako jsou například zvířata a lidé, je to určité zjednodušení, protože ignoruje vnitrodruhovou soutěž o potravu a další významné faktory. Musí být bráno v úvahu, že porodnost a úmrtnost mohou být ovlivněny velikostí populace. Míra růstu na jedince  $g(x)$  je dána podílem  $x'(t)/x(t)$ . V předchozí kapitole jsme předpokládali, že celková míra růstu byla přímo úměrná velikosti populace. Zde uvažujeme celkový růst měř, které se snižují, právě když se velikost populace zvyšuje. Nejjednodušším populačním modelem je model, kde míra růstu na jednotlivce je klesající funkcí velikosti populace a má tvar

$$g(x) = \lambda - ax.$$

Tento předpoklad vede k logistické diferenciální rovnici

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

Tato rovnice byla poprvé představena P. F. Verhulstem (1838) a později byla studována R. Pearlem a L. J. Reedem (1920). Běžně se píše ve tvaru

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

což přepíšeme jako

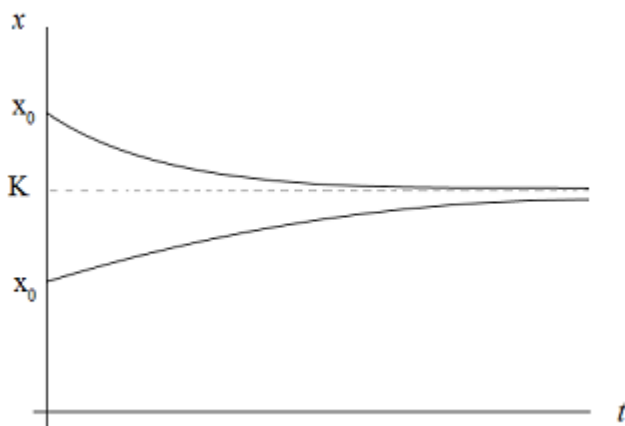
$$x' = \frac{xr(K-x)}{K}. \tag{10}$$

Pro míru růstu  $g(x)$  bude platit, že

$$g(x) = \frac{r(K-x)}{K},$$

kde

$$x' = xg(x),$$



Obrázek 1: Křivky řešení logistické rovnice

s parametry  $r = \lambda$ ,  $K = \lambda/a$ , kde  $r, K \in (0, \infty)$ . Jsou-li parametry  $r$  a  $K$  kladné, pak mohou mít biologický význam. Platí, že  $x' = rx$ , jestliže  $x$  je malé, a že  $x' = 0$ , je-li  $x$  blízko  $K$ . Jinými slovy, je-li  $x$  malou populací, pak exponenciálně roste, zatímco když je  $x$  blízko  $K$ , pak se populace téměř nemění. Pro každé  $x_0 \in \mathbb{R}$  existuje jediné řešení  $x$  rovnice (10) splňující počáteční podmínku  $x(0) = x_0$ . Biologický význam mají počáteční podmínky s  $x_0 \geq 0$ . Pro  $x_0 = 0$  má (10) řešení  $x(t) \equiv 0$  a pro  $x_0 = K$  má (10) řešení  $x(t) \equiv K$ . Předpokládejme, že  $x_0 \in (0, K)$ . Pak z jednoznačnosti řešení počáteční úlohy plyne, že  $x(t) \in (0, K)$  pro  $t \in (0, \infty)$ . Separací proměnných můžeme rovnici (10) přepsat jako

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

Použitím parciálních zlomků, dostaneme

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

což nám umožňuje integrovat od 0 do  $t > 0$

$$\frac{r}{K} \int_0^t ds = \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \left( \frac{1}{\xi} + \frac{1}{K-\xi} \right) d\xi.$$

Dostáváme

$$\frac{1}{K} (\ln x - \ln(K - x)) = \frac{r}{K} t + \frac{1}{K} (\ln x_0 - \ln(K - x_0)).$$

Další úpravou a vynásobením rovnice číslem  $K$  dostaneme

$$\ln \left( \frac{x}{K - x} \right) = rt + \ln \left( \frac{x_0}{K - x_0} \right).$$

Upravíme logaritmy

$$\ln \frac{x(K - x_0)}{x_0(K - x)} = rt,$$

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

Další algebraická úprava nám dá

$$x(K - x_0) = e^{rt} x_0(K - x), \quad (11)$$

kde pravou stranu rovnice (11) rozepíšeme jako

$$x_0(K - x)e^{rt} = Kx_0e^{rt} - xx_0e^{rt},$$

čímž dostaneme

$$x(K - x_0 + x_0e^{rt}) = Kx_0e^{rt}.$$

A nakonec

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}} = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}, \quad t \in \langle 0, \infty \rangle. \quad (12)$$

Nechť  $x_0 > K$ . Pak opět z jednoznačnosti řešení počáteční úlohy plyne, že  $x(t) > K$  pro  $t \in \langle 0, \infty \rangle$ . Rovnici (10) upravíme obdobně, jako u prvního případu kdy  $x(t) \in (0, K)$  pro  $t \in \langle 0, \infty \rangle$ . Nejdříve přepíšeme rovnici (10) separací proměnných, a potom použijeme parciální zlomky

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

které můžeme integrovat

$$\frac{r}{K} \int_0^t ds = \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \left( \frac{1}{\xi} - \frac{1}{\xi-K} \right) d\xi.$$

Rovnici upravíme

$$rt = \ln x - \ln x_0 - \ln(x-K) + \ln(x_0-K),$$

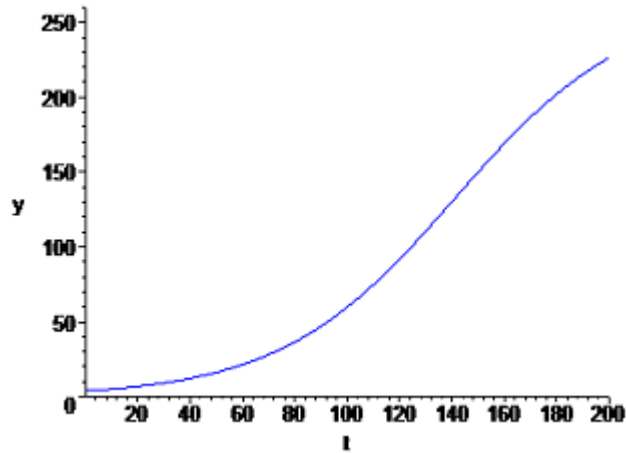
$$rt = \ln \frac{x(x_0-K)}{x_0(x-K)}.$$

Další úpravou vyjádříme velikost populace  $x(t)$ , která bude mít opět tvar (12).

Rovnice (12) ukazuje, že pro řešení logistické počáteční úlohy dosahuje velikost populace  $x(t)$  limity  $K$  pro  $t \rightarrow \infty$ , když  $x_0 > 0$ . Hodnota  $K$  se nazývá *nosnost obyvatelstva*. Představuje ji populace, kterou mohou stávající zdroje uživit. Hodnota  $r$  se nazývá *vnitřní míra růstu*. Jedná se o tempo růstu populace na jedince, jehož bylo dosaženo, byla-li velikost populace dostatečně malá na to, aby způsobila nepatrné omezení zdrojů. U logistického modelu se předpokládá rychlý počáteční růst, následný pokles tempa růstu tak, že se velikost populace blíží k limitě  $K$ . Logistická křivka má sigmoidní tvar znázorněný v Obrázku 2.

Můžeme odvodit logistický model, který je založený na určitém předpokladu o zdrojích, na nichž závisí populace. Nechť  $C$  značí koncentraci živin a tempo růstu  $r$  je přímo úměrné  $C$ , to je  $r(t) = aC(t)$  pro  $t \geq 0$  a pro nějakou konstantu  $a$ . Dále budeme předpokládat, že začínáme s pevnou koncentrací živin  $C(0)$ . Spotřeba jednotky živin nám vyprodukuje  $b$  jednotek velikosti populace. Pak pro velikost populace bude platit

$$x' = aCx, \tag{13}$$



Obrázek 2: Logistická křivka vývoje populace v USA

přičemž mezi klesáním koncentrace živin  $C'$  a růstem populace  $x'$  platí vztah

$$\frac{1}{b}x' = -C'. \quad (14)$$

Integrací podle  $t$  dostaneme

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

Zavedeme substituci  $x = x_0$ , dále uvažujeme  $C = C(0)$  pro  $t = 0$ . Počáteční podmínka  $x(0) = x_0$  nám umožňuje vypočítat integrační konstantu  $K$  jako

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

Dosazením do (13) dostaneme

$$x' = ax \left( K - \frac{1}{b}x \right) = aKx \left( 1 - \frac{x}{bK} \right)$$

logistickou diferenciální rovnicí s vlastní mírou růstu  $aK$  a mírou únosnosti  $bK$ . Uvedené odvození je převzaté od Edelstein-Kesheta (1988).



## Pierre F. Verhulst

\*28.10.1804

†15.2.1849

P. F. Verhulst byl matematikem a doktorem teorie čísel Univerzity v Gentu. V roce 1838 publikoval rovnici (10). Článek publikovaný v roce 1845 nazval řešením této rovnice, která se dnes nazývá logistická rovnice. Tento model byl znovu objeven v roce 1920 Raymondem Pearlem a Lowellem Reedem.

Již výše bylo uvedeno, že specifická míra růstu klesá, když se velikost populace zvyšuje, a proto je tvar křivky populace sigmoidní (viz Obrázek 2). Bylo navrženo mnoho modelů, ale široce používaný je právě výše popsáný Verhulstův logistický model (1838) a Pearlův a Reedův model (1920). Tento model je prezentován ve většině současných ekologických textů. Používá se velmi často v populačních teoriích o vlivu rybolovu a myslivosti. Díky své jednoduchosti je rozšířen a často prezentován. Ale i zde jsou určité překážky obzvláště zřejmé u složitějších organismů. Je to proto, že v působení velikosti populace na porodnost a úmrtnost má časové zpoždění a tím zkresluje tvar křivky růstu populace.

Podle článku [5] se Verhulstův-Pearlův logistický model

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

vztahuje na ekologické principy, jenž se využívají ke konstrukci modelů pro chemické reakce. Z rovnice vyplývá, že model je založen na třech faktorech. Čili na  $r$  - míře růstu,  $x$  - velikosti populace a  $K$  - nosnosti populace. Ale tento model je vhodný pro jednoduché populace s jedním omezujícím faktorem v konstantním prostředí. Logistický model nebere v úvahu časové zpoždění ovlivněné třemi výše zmíněnými faktory.

### 3.3. Smithův model (1963)

F. E. Smith působil na Oddělení zoologie Michiganské univerzity a zabýval se studiem poměrně složité populace - mnohobuněčné Daphnie (perloočky). Experi-

menty byly součástí větších skupin populační dynamiky několika druhů Daphnie. A byly navrženy tak, aby poskytly empirické rozdělení velikostí pro srovnání s pevným rozdělením velikostí.

Pro vhodné srovnání je rovněž důležité, aby měření systému přesně odráželo aktuální stav velikosti populace a také podíl limitujícího faktoru, který nebyl dosud využit. Problém měření velikosti populace, je zjednodušený tímto zápisem rovnice

$$\frac{dx}{dt} = xrP,$$

kde  $P$  je dosud nevyužitý limitující faktor  $(1 - \frac{x}{K})$ ,  $r$  je míra růstu populace a  $x'/x$  je specifická míra růstu. U limitovaných potravinových systémů, jako jsou hmotnost, počet narozených za nějaký časový okamžik apod., představuje  $P$  část míry dodávek potravin, které nejsou využité. Je-li  $F$  míra s jakou populace velikosti  $x$  využívá potravy a  $T$  je odpovídající míra využití potravin při nasycení, dostáváme pro funkci  $F$  rovnici

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{T}\right). \quad (15)$$

Podle Smithe je hmotnost nejjednodušším měřítkem, proto ve svém článku značí  $x$  jako hmotnost populace a  $K$  jako hmotnost populace při nasycení. Pokud  $x$  je velikost populace (ve Smithově článku označuje hmotnost Daphnií) a  $K$  jsou velikosti populace při nasycení (podle F. E. Smithe opět hmotnosti Daphnie při nasycení), pak poměr  $x/K$  nebude přesně popisovat poměr  $F/T$ . Podle mnoha experimentů je zjištěno, že rostoucí organismy využívají více potravin než polohladovější organismy, a také že si více potravin vypěstují. Proto podle Smithe, bude poměr  $x/K$  menší než poměr  $F/T$ , protože závisí na míře růstu populace. Tyto dva poměry se budou sobě rovnat pouze při nasycení.

$F$  musí záviset na  $x$  a  $dx/dt$ . Nejjednodušší vztah bude lineární, kde

$$F = ax + b\frac{dx}{dt}, \quad a, b > 0. \quad (16)$$

Při nasycení to tedy bude  $F = T$ ,  $x = K$ ,  $dx/dt = 0$ . Z toho vyplývá, že celková míra využití potravin při nasycení bude ve tvaru

$$T = aK.$$

Pak pomocí poměrů k vyjádření části dodávek potravin, může být počet konstant, potřebných k vyjádření této regrese, snížen ze dvou do jedné

$$\frac{F}{T} = \frac{x(a + \frac{b}{x} \frac{dx}{dt})}{aK} = \frac{cx + \frac{dx}{dt}}{cK}. \quad (17)$$

Dosazením rovnice (17) do rovnice (15) dostaneme

$$\frac{1}{F} \frac{dF}{dt} = r \left( 1 - \frac{cx + \frac{dx}{dt}}{cK} \right).$$

Tato rovnice může být vyřešena pro změnu velikosti populace  $dx/dt$ , tedy řešíme rovnici

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r \left( 1 - \frac{cx + \frac{dx}{dt}}{cK} \right).$$

Další úpravou

$$cK \frac{dx}{rxdt} = cK - cx - \frac{dx}{dt},$$

$$\frac{dx}{dt} \left( \frac{cK}{rx} + 1 \right) = c(K - x),$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{crx(K - x)}{c(K + (r/c)x)},$$

získáme rovnici

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( \frac{K - x}{K + (r/c)x} \right). \quad (18)$$

Výsledek není logistickým modelem hmotnosti, ačkoliv je odvozený z logistického modelu z hlediska míry dodávek potravin a potravinového využití.

Předpokládaný vztah mezi specifickou mírou růstu  $x'/x$  a velikostí  $x$  je konkávní křivka. Stupeň konkávnosti závisí na poměru  $r/c$ .

Smith navrhl definici konstanty  $c$ , jako míru výměny velikosti populace na jedince v existující populaci.

Podle jeho článku, *Dynamika populace perlooček a nový model růstu populace*, z roku 1963, má Smithův model tvar diferenciální rovnice

$$x' = \frac{xr(K-x)}{K+ax}, \quad (19)$$

kde  $a = r/c$  a pro míru růstu  $g(x)$  platí

$$g(x) = \frac{r(K-x)}{K+ax}, \quad (20)$$

kde  $a, r, K \in (0, \infty)$ . Je-li  $a = 0$ , pak se Smithův výraz zredukuje na Verhulstův logistický model.

Pro každé  $x_0 \geq 0$  existuje jediné řešení  $x$  rovnice (19) splňující počáteční podmínku,  $x(0) = x_0$ . Pro  $x_0 = 0$  má řešení  $x(t) \equiv 0$  a pro  $x_0 = K$  má (19) řešení  $x(t) \equiv K$ . Předpokládejme, že  $x_0 \in (0, K)$ . Pak z jednoznačnosti řešení počáteční úlohy plyne, že  $x(t) \in (0, K)$  pro  $t \in \langle 0, K \rangle$ .

Stejně jako jsme upravili logistický model v předchozí kapitole, upravíme i Smithův model. Prostřednictvím separace proměnných dostaneme

$$K \int \frac{dx}{x(K-x)} + a \int \frac{dx}{K-x} = r \int dt. \quad (21)$$

Abychom mohli integrovat, použijeme parciální zlomky

$$\frac{1}{x(K-x)} = \frac{1}{K} \left( \frac{1}{x} + \frac{1}{K-x} \right). \quad (22)$$

Integrujeme rovnici (19) od 0 do  $t > 0$  a uijeme (21) a (22):

$$r \int_0^t ds = K \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{\xi} + K \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{K - \xi} + a \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{K - \xi}.$$

Tedř platí

$$rt + \ln \frac{x_0}{(K - x_0)^{1+a}} = \ln \frac{x}{(K - x)^{1+a}}. \quad (23)$$

Upravíme logaritmy

$$\ln \left( \frac{x(K - x_0)^{1+a}}{x_0(K - x)^{1+a}} \right) = rt,$$

$$\frac{x(K - x_0)^{1+a}}{x_0(K - x)^{1+a}} = e^{rt}.$$

Dále můžeme z rovnice (23) vyjádřit čas  $t$  jako

$$t = \frac{1}{r} \ln \left( \frac{x(K - x_0)^{1+a}}{x_0(K - x)^{1+a}} \right).$$

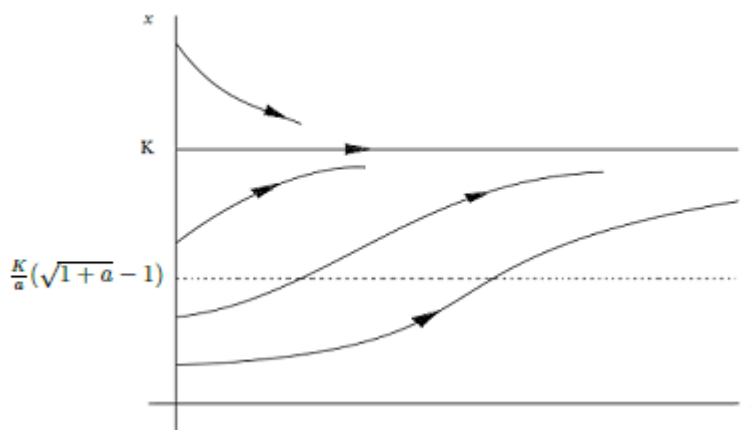
Opět jako jsme postupovali u logistického modelu budeme postupovat i u Smithova modelu. Tedy nechť  $x_0 > K$ . Z jednoznačnosti řešení počáteční úlohy plyne, že  $x(t) > K$  pro  $t \in \langle 0, \infty \rangle$ . Prostřednictvím separace proměnných dostaneme rovnici (21). Použijeme parciální zlomky, jinak bychom nemohli integrovat,

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

Integrujeme rovnici (19) od 0 do  $t > 0$

$$r \int_0^t ds = K \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{\xi} - K \frac{1}{K} \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{\xi - K} - a \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{\xi - K}.$$

Další úpravou dojdeme k rovnici (23).



Obrázek 3: Řešení Smithovy rovnice

## 4. Kvalitativní analýza

*Stabilitou řešení* nazýváme vlastnost, že malá změna v zadání počáteční velikosti populace  $x_0$  má jen malý vliv na chování řešení při  $t \rightarrow \infty$ . Vlastnost, která platí pro velkou skupinu modelů, nazýváme *robustní*, abychom ukázali, že s větší pravděpodobností bude mít biologický význam. V kapitole o logistickém modelu jsme informace o chování dané funkce získali z explicitního tvaru řešení. V případě Smithova modelu takové explicitní řešení nedostaneme. Můžeme však odvodit stabilitu a další robustní vlastnosti pomocí kvalitativní analýzy, což znamená, že je odvodíme přímo z diferenciální rovnice, nezávisle na explicitním tvaru řešení.

Nejprve se budeme zabývat *autonomními* diferenciálními rovnicemi prvního řádu, tvaru

$$x' = f(x). \quad (24)$$

V této rovnici pravá strana neobsahuje nezávislé proměnné  $t$ . Definujeme *ekvilibrium* diferenciální rovnice (24), jako hodnotu  $x_\infty$  takovou, že  $f(x_\infty) = 0$ . Ekvilibrium odpovídá konstantnímu řešení  $x(t) \equiv x_\infty$  diferenciální rovnice. Je-li  $x(t)$  řešením rovnice (24) a má-li limitu pro  $t \rightarrow \infty$ , pak je dokázáno, že hodnota

limity  $x(t)$  je ekvilibrium. Každé řešení diferenciální rovnice prvního řádu musí buď konvergovat k ekvilibriu pro  $t \rightarrow \infty$ , nebo být neomezené. K popsání chování řešení, které je v blízkosti ekvilibría, zavedeme proces *linearizace*. Je-li  $x_\infty$  ekvilibrium diferenciální rovnice  $x' = f(x)$ , uijeme substituci  $u(t) = x(t) - x_\infty$ , kde funkce  $u$  představuje odchylku řešení od hodnoty ekvilibría. Dosazením do rovnice (24) dostaneme

$$u'(t) = f(x_\infty + u(t)).$$

Taylorova věta pak dává

$$u'(t) = f(x_\infty) + f'(x_\infty)u(t) + \frac{f''(c)}{2!}(u(t))^2,$$

pro nějaké  $c$  mezi  $x_\infty$  a  $x_\infty + u(t)$ . Uijeme  $f(x_\infty) = 0$  a označime  $h(u) = (f''(c)/2!)u^2$ . Pak přepíšeme diferenciální rovnici  $x' = f(x)$  do ekvivalentního tvaru

$$u' = f'(x_\infty)u + h(u). \quad (25)$$

Funkce  $h(u)$  je malá pro malé  $|u|$  v tom smyslu, že  $h(u)/u \rightarrow 0$  pro  $u \rightarrow 0$ . Přesněji to definujeme takto:

$$\forall \epsilon > 0 \quad \exists \delta > 0 \quad \forall u \in \mathbb{R} : |u| < \delta \Rightarrow |h(u)| < \epsilon|u|.$$

*Linearizace* diferenciální rovnice v ekvilibriu  $x_\infty$  je definována jako lineární homogenní diferenciální rovnice

$$v' = f'(x_\infty)v, \quad (26)$$

kteou jsme získali vynecháním funkce  $h(u)$  v rovnici (25). Linearizace je vhodná díky tomu, že chování jejích řešení lze snadno analyzovat, a přitom toto chování popisuje chování řešení rovnice (25) v blízkosti ekvilibría.

**Věta 2.** *Pokud všechna řešení linearizace (26) konvergují k nule pro  $t \rightarrow \infty$ , pak všechna řešení  $x(t)$  rovnice (24), s  $x(0)$  v dostatečné blízkosti  $x_\infty$ , konvergují k ekvilíbriu  $x_\infty$  pro  $t \rightarrow \infty$ .*

Ekvilíbrium  $x_\infty$  se nazývá *stabilní*, jestliže pro každé  $\epsilon > 0$  existuje  $\delta > 0$  taková, že  $|x(0) - x_\infty| < \delta$  implikuje  $|x(t) - x_\infty| < \epsilon$  pro všechna  $t > 0$ . V opačném případě nazveme ekvilíbrium *nestabilní*. Ekvilíbriu  $x_\infty$  se říká *asymptoticky stabilní*, jestliže je stabilní a jestliže navíc  $|x(0) - x_\infty| < \delta$  implikuje  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_\infty$ .

**Důsledek 1.** *Ekvilíbrium  $x_\infty$  diferenciální rovnice (24) s  $f'(x_\infty) < 0$  je asymptoticky stabilní, zatímco ekvilíbrium  $x_\infty$  s  $f'(x_\infty) > 0$  je nestabilní.*

Předpokládejme, že  $f(x) = xg(x)$  pro  $x \geq 0$ . Pak má rovnice (24) tvar

$$x' = xg(x). \quad (27)$$

Nechť existuje  $K > 0$  takové, že  $g(K) = 0$ . Je-li funkce  $g(x)$  nezáporná a klesající pro  $0 \leq x \leq K$ , pak rovnici (27) nazýváme *kompensační model*. Je-li míra růstu populace  $g(x)$  rostoucí funkcí pro malá  $x$ , rovnice (27) se nazývá *depenzační model*. Pokud je ve skutečnosti míra růstu populace zápornou funkcí pro malá  $x$ , pak rovnici (27) nazýváme *kritický depenzační model*. Nejčastěji zkoumanými modely jsou modely kompenzační. Depenzační a kritické depenzační modely se využívají ve studiích rybolovu.

### 1. Kompenzační model

Podmínky pro kompenzační model mají tvar

$$g(K) = 0, \quad g(x) > 0 \text{ pro } 0 \leq x < K, \quad g'(x) < 0 \text{ pro } 0 < x \leq K. \quad (28)$$

Derivací funkce

$$f(x) = xg(x), \quad x \geq 0,$$

dostáváme

$$f'(x) = xg'(x) + g(x), \quad f''(x) = xg''(x) + 2g'(x), \quad x \geq 0. \quad (29)$$





Obrázek 4: Fázový portrét kompenzačního modelu má tvar

Platí

$$f(0) = f(K) = 0$$

a z (28) a první rovnice v (29) plyne

$$f'(0) = g(0) > 0, \quad f'(K) = Kg'(K) < 0. \quad (30)$$

Podle Důsledku 4.1 má kompenzační model (27) nestabilní ekvilibrum 0 a asymptoticky stabilní ekvilibrum  $K$ .

Fázový portrét kompenzačního modelu má tvar znázorněný na Obrázku 4.

Růstová křivka kompenzačního modelu o rovnici  $y = f(x)$  má graf na Obrázku 6.

## 2. Depenzační model

U depenzačního modelu předpokládáme, že existuje  $K^* \in (0, K)$  takové, že

$$\begin{aligned} g(K) = 0, \quad g(x) > 0 \text{ pro } 0 \leq x < K, \\ g'(x) > 0 \text{ pro } 0 < x < K^*, \quad g'(x) < 0 \text{ pro } K^* < x \leq K, \end{aligned} \quad (31)$$

a dále předpokládáme, že

$$g''(x) < 0 \text{ pro } 0 < x < K. \quad (32)$$

Z (31) plyne, že

$$f(0) = f(K) = 0$$

a užijeme-li (29), vidíme, že opět platí (30). Navíc (32) dává

$$f''(0) = 2g'(0) \geq 0, \quad f''(K^*) = K^*g''(K^*) + 2g'(K^*) = K^*g''(K^*) < 0.$$

Dále podle (31) funkce  $g(x)$  dosahuje maxima v bodě  $x = K^*$ . Z (30) proto plyne

$$\lim_{x \rightarrow 0} \frac{f(x)}{x} = f'(0) = g(0) < g(K^*).$$

Tedy

$$f(x) < xg(K^*)$$

pro všechna všechna  $x$  z nějakého pravého okolí bodu 0 a graf funkce  $f$  v tomto okolí leží pod přímkou spojující počátek s bodem  $(K^*, f(K^*))$ . Funkce  $f$  má proto v intervalu  $(0, K^*)$  inflexní bod. Její graf je na Obrázku 7. Depenzační model má stejný počet a typ ekvilibríí a stejný fázový portrét jako kompenzační model.

### 3. Kritický depenzační model

Pro kritický depenzační model budeme předpokládat, že existují  $0 < K_1 < K_0 < K_2 < K$  takové, že

$$g(K) = 0, \quad g(x) < 0 \text{ pro } 0 \leq x < K_0, \quad g(x) > 0 \text{ pro } K_0 < x < K, \quad (33)$$

$$g'(x) < 0, \text{ pro } 0 < x < K_1, \text{ a pro } K_2 < x \leq K,$$

$$g'(x) > 0 \text{ pro } K_1 < x < K_2, \quad (34)$$

$g''(x) > 0$  pro  $x \in (0, K_0)$ ,  $g''(x) < 0$  pro  $x \in (K_0, K)$ . Vzhledem k (33) má kritický depenzační model tři ekvilibría 0,  $K_0$  a  $K$ , přičemž podle (29) a (34) je

$$f'(0) = 0 \cdot g'(0) + g(0) = g(0) < 0,$$

$$f'(K_0) = K_0 g'(K_0) + g(K_0) = K_0 g'(K_0) > 0,$$

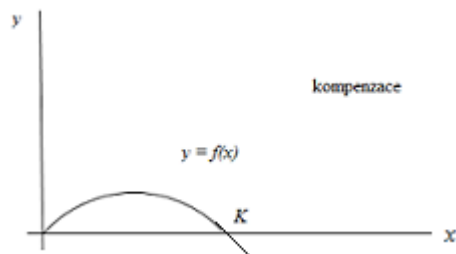
$$f'(K) = K g'(K) + g(K) + K g'(K) < 0.$$

Podle Důsledku 4.1 jsou ekvilibría 0 a  $K$  asymptoticky stabilní a ekvilibríum  $K_0$  je nestabilní. Fázový portrét kritického depenzačního modelu má tvar znázorněný na Obrázku 5.

Růstová křivka  $y = f(x)$  kritického depenzačního modelu je na Obrázku 8.

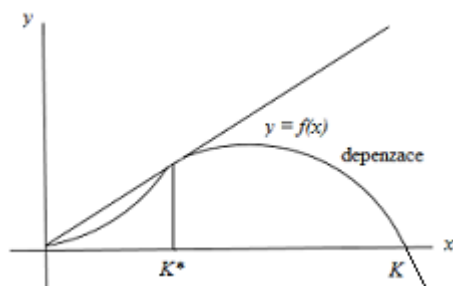


Obrázek 5: Fázový portrét kritického depenzačního modelu

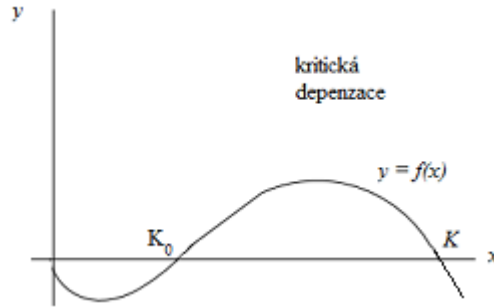


Obrázek 6: Růstová křivka kompenzačního modelu

Je-li počáteční velikost populace  $x_0$  menší než  $K_0$ , pak populace vymře. U kritické depenzace si uvedeme příklad, kdy může lov dovézt populaci k zániku, pokud se populace dostane pod hranici  $K_0$ . Potom tuto tendenci populace nelze zvrátit, i kdyby byl lov ukončen. Mnoho druhů je na hranici vyhubení z důvodu lovu. Pro příklad si uvedeme populaci tuňáka, jehož maso je v dnešní době velmi atraktivní a tudíž se loví ve velkém. Začíná být na hranici vyhubení, a pokud to takto bude pokračovat dál, tak bude vyhuben. Skončí-li však lov dříve, než populace klesne pod  $K_0$ , může se vrátit k původní velikosti populace. Toto je patrné z fázového portréту. Tato vlastnost se nazývá *Alleho efekt* [Allee (1931)].



Obrázek 7: Růstová křivka depenzačního modelu



Obrázek 8: Růstová křivka kritického depenzačního modelu

#### 4.1. Kvalitativní analýza Smithova modelu

Nyní budeme vyšetřovat Smithův model. Derivace řešení  $x(t)$  v bodě  $(t, x(t))$  je rovna pravé straně Smithovy rovnice

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right). \quad (35)$$

Tato derivace je kladná pro  $0 < x < K$ , nulová pro  $x = 0$  nebo  $x = K$  a záporná pro  $x < 0$  nebo  $x > K$ . Řešení  $x(t)$  je proto rostoucí funkcí času  $t$  pro  $0 < x(t) < K$ . Oproti tomu  $x(t)$  je pro  $x(t) > K$  klesající funkcí. Rovnice (35) má konstantní řešení  $x \equiv 0$  a  $x \equiv K$ . Derivací rovnice (35) podle  $t$  dostaneme

$$\begin{aligned} \frac{d^2x}{dt^2} &= \frac{d}{dx} \left[ rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) \right] \frac{dx}{dt} = \frac{d}{dx} \left( \frac{rxK - rx^2}{K + ax} \right) \frac{dx}{dt} = \\ &= \left[ \frac{(rK - 2rx)(K + ax) - a(rxK - rx^2)}{(K + ax)^2} \right] \frac{dx}{dt} = r \left[ \frac{K^2 - 2Kx - ax^2}{(K + ax)^2} \right] \frac{dx}{dt} = \\ &= r^2x \left[ \frac{K^2 - 2Kx - ax^2}{(K + ax)^2} \right] \left( \frac{K - x}{K + ax} \right). \end{aligned}$$

Z toho odvodíme, že  $(d^2x)/(dt^2)$  mění znaménko právě tehdy, když  $x$  protne horizontálu  $\frac{K}{a}(\sqrt{1+a} - 1)$ .

Je-li  $x(t) < K$  pro nějaké  $t$ , pak graf  $x(t)$  nepřekročí přímku  $x = K$  a je rostoucí pro všechna  $t$ . Proto  $x(t)$  konverguje k limitě  $K$  pro  $t \rightarrow \infty$ . Řešení  $x(t)$ , které je větší než  $K$ , je klesající pro všechna  $t$  a konverguje k limitě  $K$  pro  $t \rightarrow \infty$ . Z toho je vidět, že každé nenulové řešení konverguje k nosnosti populace  $K$ , pro  $t \rightarrow \infty$ .

Ověříme, že rovnice (35) je kompenzační model.

Vidíme, že

$$g(x) = \frac{r(K-x)}{K+ax} > 0, \quad \text{pro } 0 \leq x < K, \quad g(K) = 0.$$

Dále je

$$\begin{aligned} g'(x) &= \frac{-r(K+ax) - ar(K-x)}{(K+ax)^2} = \frac{-rK - rax - arK - rax}{(K+ax)^2} = \\ &= \frac{-rK(1+a)}{(K+ax)^2} < 0, \quad \text{pro } 0 \leq x \leq K. \end{aligned}$$

Teď platí (28), což znamená, že (35) je kompenzační model na intervalu  $\langle 0, K \rangle$ .

K přesnějšímu určení růstové křivky  $y = f(x)$  vypočteme druhou derivaci  $g''(x)$  jako

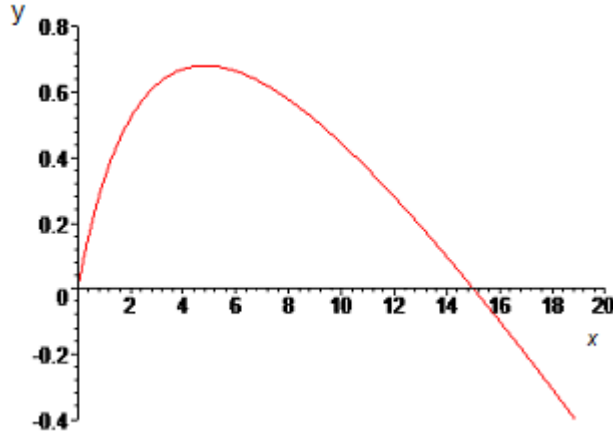
$$g''(x) = \frac{2a(rK + rKa)}{(K+ax)^3} = \frac{2rKa(1+a)}{(K+ax)^3},$$

kde  $x \in \langle 0, K \rangle$ .

Navíc vyjádříme

$$f''(x) = xg''(x) + 2g'(x) = \frac{2xrKa(1+a)}{(K+ax)^3} - \frac{2rK(1+a)}{(K+ax)^2} = \frac{2rK(1+a)}{(K+ax)^2} \left( \frac{ax}{K+ax} - 1 \right) < 0,$$

kde  $x \in \langle 0, K \rangle$ .



Obrázek 9: Graf funkce  $f(x)$

**Příklad 1.** Pro konkrétní volbu parametrů si zvolíme data ze článku [4], kde budeme mít populaci perlooček (Daphnií). Nosnost populace nebude uvedena v kusech nebo počtech jedinců ale v miligramech na kubický centimetr. Podle [4] Smith ve svém článku zjistil hodnoty  $r = 0,44$  za den,  $a = 3,46$  za den, a  $K = 15$  mg/100 cc (kubický centimetr). Matematický model určující růst a klesání populace má tvar

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) = 0.44x \left( \frac{15 - x}{15 + 3.46x} \right).$$

Graf funkce  $f(x) = 0.44x \left( \frac{15-x}{15+3.46x} \right)$  je znázorněný v Obrázku 9.

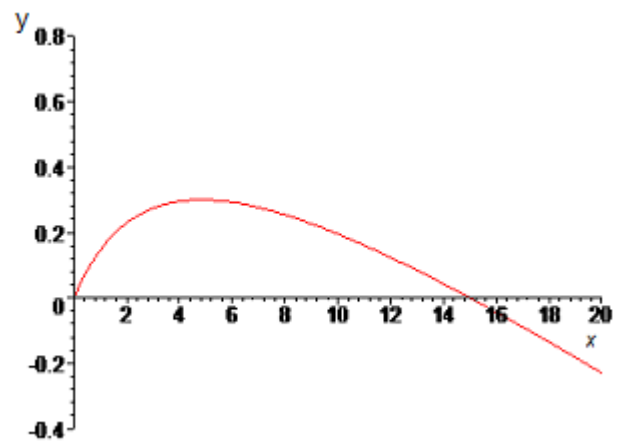
Dále vyjádříme druhou derivaci funkce  $x$

$$\frac{d^2x}{dt^2} = r^2x \left[ \frac{K^2 - 2Kx - ax^2}{(K + ax)^2} \right] \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) = 0.44^2x \left[ \frac{15^2 - 30x - 3.46x^2}{(15 + 3.46x)^2} \right] \left( \frac{15 - x}{15 + 3.46x} \right) := k(x).$$

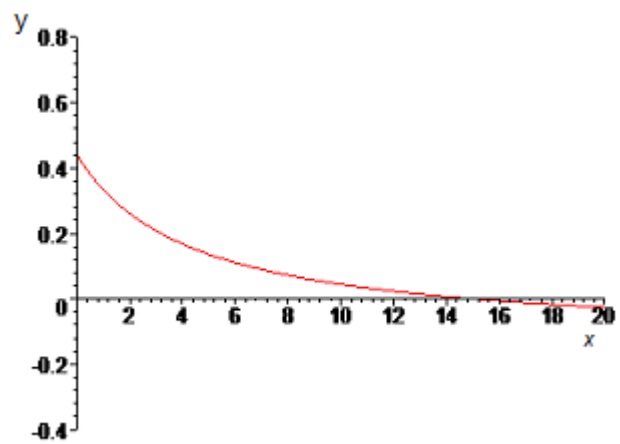
Graf funkce  $k$  je znázorněný na Obrázku 10.

Nakonec vyjádříme míru růstu  $g(x)$ , jejíž graf je v Obrázku 11, jako

$$g(x) = \frac{r(K - x)}{K + ax} = \frac{0.44(15 - x)}{15 + 3.46x}.$$



Obrázek 10: Graf funkce  $k(x)$



Obrázek 11: Graf funkce  $g(x)$

## 5. Sklizeň v populačních modelech

Sklizní v populačních modelech rozumíme lov nebo rybolov. Zde chceme studovat, jaký má vliv odstranění členů populace ve stanoveném poměru na populační model. Je-li populace, která je modelována diferenciální rovnicí,

$$x' = f(x),$$

předmětem sklizně s mírou  $h(t)$  členů populace za jednotku času pro nějakou danou funkci  $h(t)$ , pak je populace sklizně modelována diferenciální rovnicí

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

### 5.1. Sklizeň s konstantním výnosem

Je-li funkce  $h(t)$  konstantou  $H$ , tak že členové populace jsou odstraněni v konstantní míře  $H$  za jednotku času, pak model je

$$x' = f(x) - H. \tag{36}$$

Tomuto typu sklizně říkáme sklizeň s *konstantní mírou* nebo sklizeň s *konstantním výnosem*. Tento případ vzniká tehdy, když je populace ovlivňována kvótami. Pro příklad uvedeme lov velryb a tuleňů. Model sklizně, v případě logistické rovnice, bude ve tvaru

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - H \tag{37}$$

a ekvilibrium rovnice (37) najdeme řešením kvadratické rovnice  $rx(1-x/K) - H = 0$  nebo  $x^2 - Kx + KH/r = 0$ . Existují dvě reálná ekvilibria

$$x_N = \frac{K - \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}$$

a



$$x_S = \frac{K + \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2},$$

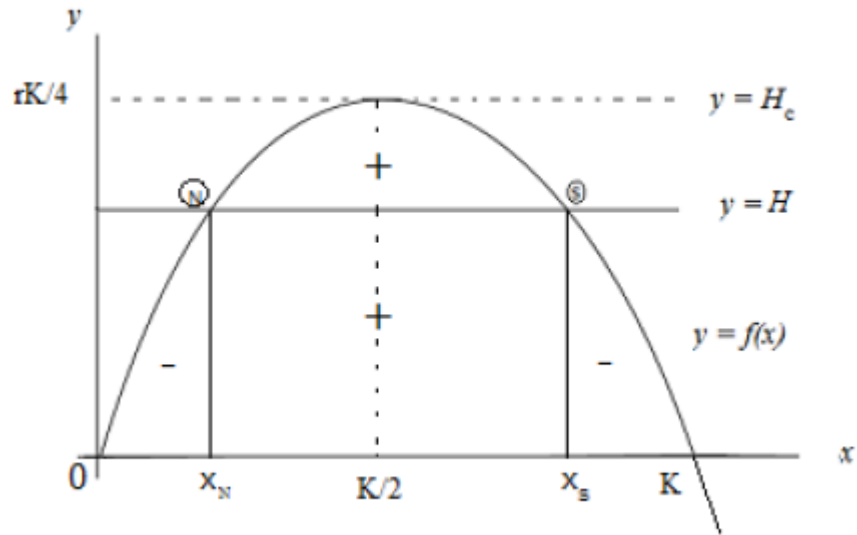
a to za předpokladu, že  $K^2 - 4HK/r > 0$  nebo-li  $H < rK/4$ . Je-li  $H > rK/4$ , pak jsou oba kořeny komplexní,  $x'(t) < 0$  pro všechna  $x$  a každé řešení dosáhne nuly v konečném čase (viz Obrázek 13).

Jestliže  $0 \leq H < rK/4$ , pak máme dvě ekvilibria,  $x_N$ , které roste od 0 do  $K/2$ , pokud  $H$  roste od 0 do  $rK/4$ , a  $x_S$ , které klesá od  $K$  do  $K/2$  jak roste  $H$ . Pro stabilitu ekvilibria  $x_\infty$  z rovnice (37) musí být  $f'(x_\infty) < 0$ , což pro logistický model znamená, že  $x_\infty > K/2$ . Z toho vyplývá, že  $x_N$  je vždy nestabilní a  $x_S$  je vždy asymptoticky stabilní. Stoupá-li konstanta  $H$  ke kritické hodnotě  $H_c = rK/4$ , tak dvě ekvilibria splynou v jedno nestabilní ekvilibrium.

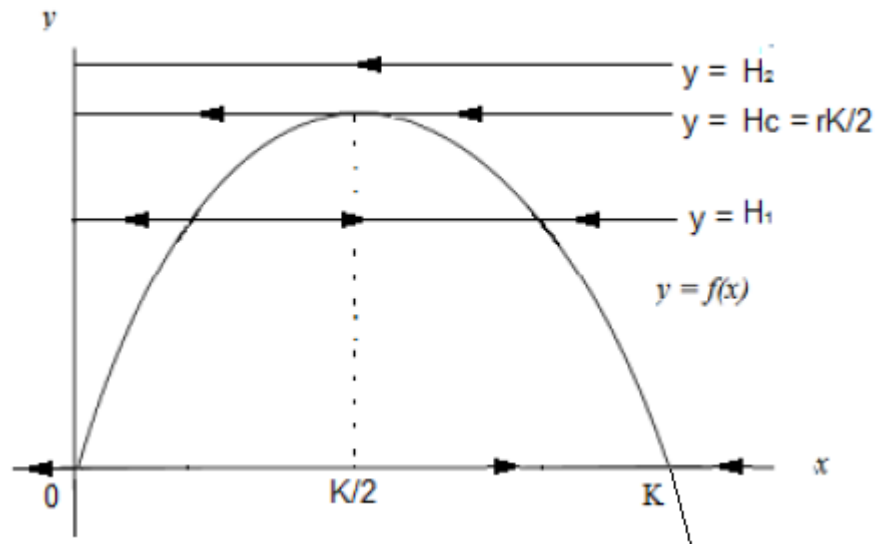
Pro  $H < H_c$  směřuje velikost populace k ekvilibriu populace, které dosáhne  $K/2$  pro  $H \rightarrow H_c$  za předpokladu, že počáteční hodnota je alespoň  $x_N$ . Ale pro  $H > H_c$  dosáhne populace nuly. To se nazývá (matematická) katastrofa.

Ekvilibria z obecného modelu  $x' = f(x) - H$  se zjistí řešením  $f(x) - H = 0$ . To jsou hodnoty, v nichž růstová křivka  $y = f(x)$  protíná křivku sklizně  $y = H$  (viz Obrázek 12).

Z Obrázku 12 vidíme, že v případě, kdy je  $H$  větší než maximum funkce  $f(x)$ , neexistuje ekvilibrium.



Obrázek 12: Průnik růstové křivky s přímkou sklizně s konstantním výnosem pro případ logistické rovnice



Obrázek 13: Fázové portréty logistické rovnice při sklizni s konstantním výnosem

## 5.2. Sklizeň s konstantním úsilím

Je-li funkce  $h(t)$  lineární funkcí velikosti populace, tedy  $h(t) = Ex(t)$ , model je

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

Tomuto typu sklizně říkáme *proporciální sklizeň* nebo *sklizeň s konstantním úsilím*, kde  $E$  je úsilí vynaložené při sklizni.

Je-li velikost populace řízena logistickým modelem, pak je model sklizně

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex, \quad (38)$$

kde jsou dvě ekvilibria, první je  $x = 0$  a druhé označíme  $x_\infty(E)$  a získáme z rovnice  $r(1 - x/K) - E = 0$ . Předpokládejme, že  $0 \leq E \leq r$ . Platí  $x_\infty(E) = K(r - E)/r$ .

Jestliže  $E$  roste od 0 do  $r$ , tak ekvilibrium klesá z  $K$  do nuly. Pro dané úsilí  $E$  je výnos  $Ex_\infty(E) = KE - KE^2/r$ . Tento výnos dosáhne svého maxima  $rK/4$  při  $E = r/2$ , kde  $x_\infty(E) = K/2$ .

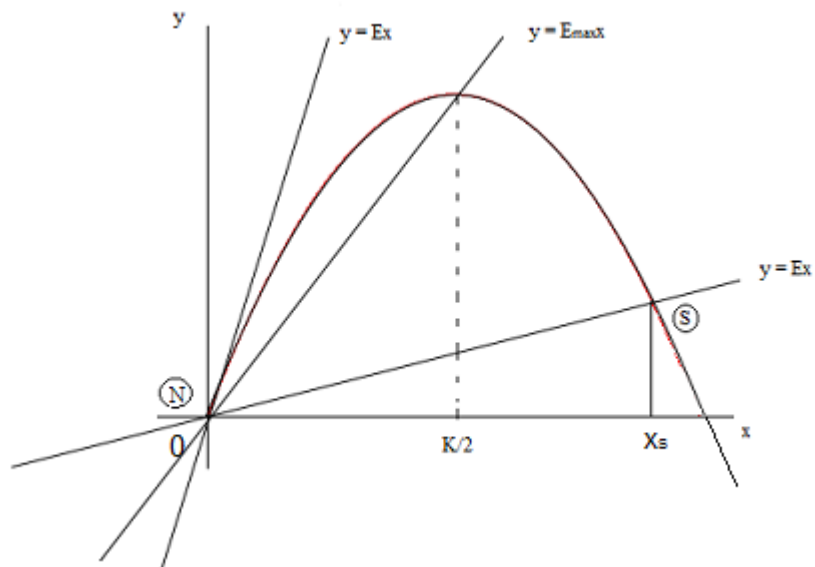
Pro obecný model  $x' = f(x) - Ex$  nalezneme ekvilibria z rovnice  $f(x) - Ex = 0$ . Jsou to průsečíky růstové křivky  $y = f(x)$  a sklizňové přímky  $y = Ex$ .

Ekvilibrium  $x_\infty(E)$  je asymptoticky stabilní, pokud

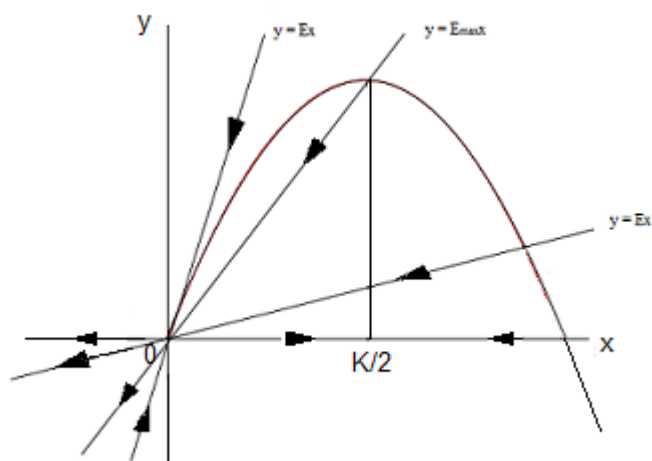
$$(f(x) - Ex)'_{x=x_\infty} = f'(x_\infty) - E < 0.$$

V tomto průniku růstová křivka protne křivku sklizně shora dolů při rostoucím  $x$ . Pokud  $f(0) = 0$ , pak je  $x = 0$  nestabilní ekvilibrium, pokud není  $x = 0$  jediné ekvilibrium.

*Výnosová křivka* je graf výnosu v závislosti na úsilí. V případě kompenzace výnos vzrůstá, pokud úsilí vzrůstá k maximu nazývanému *maximální trvale udržitelná sklizeň* (*maximum sustainable yield - MSY*), pak klesá nepřetržitě k nule a dosáhne nuly, když  $E = f'(0)$ .



Obrázek 14: Průnik růstové křivky a přímky sklizně s konstantním úsilím pro případ logistické rovnice



Obrázek 15: Fázové portréty logistické rovnice při sklizni s konstantním úsilím

Pro dané úsilí  $E$  je výnos vyjádřen jako  $Y = Ex_\infty(E) = F(x_\infty)$  a maximální výnos je  $\max F(x)$ , získaný pro  $E = E_{max}$ , které je voleno tak, aby přímka  $y = Ex$  protla maximum  $F(x)$ .

## 6. Smithův model strategie sklizně

Chceme zjistit, jaký bude mít vliv odstranění stanoveného poměru populace na Smithův populační model. Nechť je dána diferenciální rovnice ve tvaru

$$x' = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right),$$

kteřá je předmětem sklizně v poměru příslušníků  $h(t)$  za jednotku času pro nějakou funkci  $h(t)$ , pak Smithův model strategie sklizně definujeme jako diferenciální rovnici ve tvaru

$$x' = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) - h(t), \quad \text{kde } x > 0 \quad \text{a} \quad x \neq K. \quad (39)$$

Je-li  $x = 0$  nebo  $x = K$  pak  $x' = -h(t)$ .

Dále funkci  $f(x)$  definujeme předpisem

$$f(x) = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right), \quad \text{kde } x > 0 \quad \text{a} \quad x \neq K.$$

Je-li  $x = 0$  nebo  $x = K$  pak  $f(x) = 0$ . Ekvilibria nalezneme, pokud pravou stranu Smithovy rovnice položíme rovnu nule  $f(x) - h(t) = 0$ , tedy

$$rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) - h(t) = 0.$$

### 6.1. Smithův model strategie sklizně s konstantním výnosem

Nechť je funkce  $h(t)$  konstantou  $H$ , pak model (39) je ve tvaru

$$x' = rx \left( \frac{K - x}{K + ax} \right) - H, \quad \text{pro } x > 0, x \neq K, \quad (40)$$

a  $x' = -H$  pro  $x = 0$  nebo  $x = K$ .

Nejprve nalezneme ekvilibria tak, že pravou stranu rovnice (40) položíme rovnu nule, tj.

$$rx \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) - H = 0.$$

Z rovnice zjistíme ekvilibria  $x_\infty$ , což jsou body, v nichž růstová křivka  $y = f(x)$  protne křivku sklizně  $y = H$ .

Nejdříve si ukážeme Smithův populační model pro případ, kdy je sklizeň nulová, tedy  $H = 0$ . Tento model má tvar

$$x' = rx \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) \quad \text{pro } x > 0 \quad \text{a } x \neq K$$

a  $x' = 0$  pro  $x = 0$  nebo  $x = K$ . Ekvilibria jsou v bodech  $x_N = 0$  a  $x_S = K$ .

Spočítáme první a druhou derivaci funkce  $f$

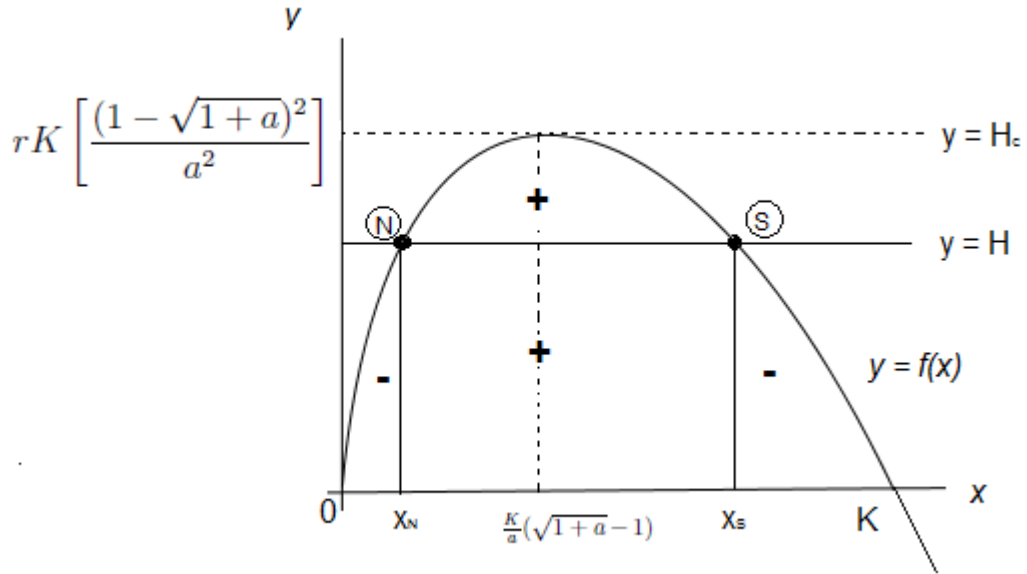
$$f'(x) = \left( \frac{Krx - rx^2}{K+ax} \right)' = -r \left[ \frac{ax^2 + 2Kx - K^2}{(K+ax)^2} \right],$$

$$f''(x) = \left[ -r \left( \frac{ax^2 + 2Kx - K^2}{(K+ax)^2} \right) \right]' = -2rK^2 \left[ \frac{1+a}{(K+ax)^3} \right].$$

Blíží-li se  $x$  k nule, pak funkce  $f'(x)$  roste k  $r$  a oproti tomu funkce  $f''(x)$  klesá k  $-\frac{2r(1+a)}{K}$ . Druhá derivace  $f''(x)$  je pro libovolné  $x$  záporná, a tedy bude  $f(x)$  konkávní funkcí. Funkce  $f(x)$  nabývá svého maxima v bodě  $x_c = \frac{K}{a}(\sqrt{1+a} - 1)$ ,  $x_c$  jsme vyjádřili z  $f'(x) = 0$ . A hodnota funkce  $f(x)$  v bodě  $x_c$  bude

$$\max f(x) = f(x_c) = r \frac{K}{a} (\sqrt{1+a} - 1) \left[ \frac{K - \frac{K}{a}(\sqrt{1+a} - 1)}{K + K(\sqrt{1+a} - 1)} \right] = rK \left[ \frac{1 - 2\sqrt{1+a} + (1+a)}{a^2} \right],$$

tedy



Obrázek 16: Průnik růstové křivky s přímkou sklizně s konstantním výnosem pro případ Smithova modelu

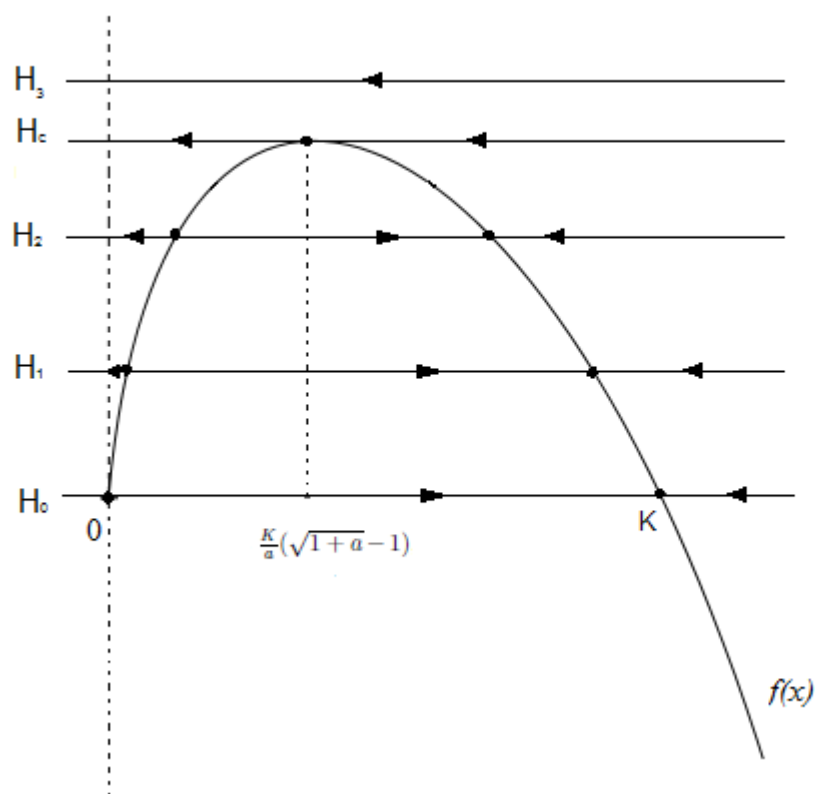
$$f(x_c) = rK \left[ \frac{(1 - \sqrt{1+a})^2}{a^2} \right].$$

Z Obrázku 16 vidíme, že jak  $H$  roste od 0 do  $rK \left[ \frac{(1 - \sqrt{1+a})^2}{a^2} \right]$ , tak se průniky růstové křivky funkce  $y = f(x)$  a křivky sklizně  $y = H$  k sobě přibližují. Jakmile  $H$  dosáhne své kritické hodnoty  $H_c = rK \left[ \frac{(1 - \sqrt{1+a})^2}{a^2} \right]$ , pak obě ekvilibria  $x_N$  a  $x_S$  splynou v jedno ekvilibrium  $x_c = \frac{K}{a}(\sqrt{1+a} - 1)$ .

Je-li  $H > H_c$ , tak graf růstové křivky  $f(x)$  a křivky sklizně nemá žádný průnik, tudíž rovnice nemá ekvilibrium. V grafu fázového portrétu (viz Obrázek 17) jsme za míru sklizně  $H$  zvolili hodnoty  $H_0, H_1, H_2, H_c$  a  $H_3$ , kde  $H_0 < H_1 < H_2 < H_c < H_3$ .

Je-li  $H$  nenulové a menší než  $H_c$ , tak existují ekvilibria  $x_N$  a  $x_S$ , které najdeme řešením kvadratické rovnice  $rx \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) - H = 0$  nebo-li  $x^2 - x \left( K - \frac{Ha}{r} \right) + \frac{KH}{r} = 0$ . Platí





Obrázek 17: Fázové portréty Smithova modelu při sklizni s konstantním výnosem

$$x_N = \frac{\left(K - \frac{Ha}{r}\right) - \sqrt{\left(K - \frac{Ha}{r}\right)^2 - \frac{4KH}{r}}}{2}$$

a

$$x_S = \frac{\left(K - \frac{Ha}{r}\right) + \sqrt{\left(K - \frac{Ha}{r}\right)^2 - \frac{4KH}{r}}}{2}.$$

**Příklad 2.** Ukážeme si na příkladu, kde budeme modelovat Smithův populační model s konstantním výnosem pro populaci Daphnií magna (perlooček) a data vezmeme ze článku [4], kde nosnost populace  $K = 15$  mg/100 cc (kubický centimetr), míra růstu  $r = 0,44$  za den a konstanta  $a = 3,46$  za den, kterou jsme zjistili z poměru  $r/c$ , kde míra výměny hmotnosti za jednotku je  $c = 0,127$  za den. Budeme chtít zjistit maximální míru sklizně  $H_c$ , kterou vypočteme dosazením výše uvedených hodnot do vzorce

$$H_c = rK \left[ \frac{(1 - \sqrt{1 + a})^2}{a^2} \right].$$

Tedy dostaneme

$$H_c = 0,44 \times 15 \left[ \frac{(1 - \sqrt{1 + 3,46})^2}{3,46^2} \right] = 0,68 \text{ mg za den.}$$

Je-li sklizeň nulová, potom budeme mít dvě ekvilibria, a to  $x_N = 0$  a  $x_S = K = 15$ . Funkce  $f(x)$  nabývá hodnoty  $H_c = 0,68$  v bodě  $x_c = \frac{K}{a}(\sqrt{1 + a} - 1)$ . Spočítáme  $x_c$  tak, že dosadíme konstanty  $K$  a  $a$  do rovnice

$$x_c = \frac{K}{a}(\sqrt{1 + a} - 1) = \frac{15}{3,46}(\sqrt{1 + 3,46} - 1) = 4,82 \text{ mg za den.}$$

Bude-li konstantní míra sklizně  $H > H_c$ , potom nebude mít rovnice žádné ekvilibrium.

## 6.2. Smithův model strategie sklizně s konstantním úsilím

Je-li funkce  $h(t)$  lineární funkcí velikosti populace  $h(t) = Ex(t)$ , pak bude Smithův model ve tvaru

$$x' = rx \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) - Ex, \quad \text{pro } x > 0 \text{ a } x \neq K,$$

kde  $x' = -Ex$  pro  $x = 0$  nebo  $x = K$ . Tento typ sklizně se nazývá Smithův model strategie sklizně s konstantním úsilím, kde  $E$  je úsilí vynaložené při sklizni. Ekvilibria jsou průsečíky funkce  $y = Ex$  a růstové křivky  $y = f(x)$  a jeho fázový portrét je znázorněný na Obrázku 18. Za  $E$  jsme zvolili hodnoty  $E_0, E_1, E_{max}$  a  $r$ , kde  $E_0 < E_1 < E_{max} < r$ . Pro  $0 \leq E < f'(0) = r$ , pokud totiž dosadíme do funkce  $f'(x)$ , kde  $f'(x) = -r \left[ \frac{ax^2 + 2Kx - K^2}{(K+ax)^2} \right]$ , za  $x$  nulu, dostaneme konstantu  $r$ . Máme dvě ekvilibria, první je v bodě  $x = 0$  (viz Obrázek 18) a druhé nalezneme prostřednictvím řešení rovnice

$$rx \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) - Ex = 0,$$

kde rovnici vydělíme  $x$  a  $E$  převedeme na pravou stranu,

$$r \left( \frac{K-x}{K+ax} \right) = E,$$

další úpravou dojdeme k

$$rK - rx = EK + Eax,$$

$$Eax + rx = rK - EK,$$

odkud vyjádříme velikost populace  $x$

$$x = K \left( \frac{r-E}{Ea+r} \right).$$

Ekvilibrium úsilí  $E$  je tedy ve tvaru

$$x_{\infty}(E) = K \left( \frac{r - E}{Ea + r} \right),$$

jak  $E$  roste od 0 do  $r$ , tak ekvilibrium klesá z  $K$  do nuly. Je-li  $E = 0$ , pak ekvilibrium  $x_{\infty} = 0$  je nestabilní, protože  $f'(0) = r > 0$ , zatímco ekvilibrium  $x_{\infty} = K$  je asymptoticky stabilní, protože  $f'(K) = -\frac{r}{a+1} < 0$ . Je-li  $0 < E < r$ , vidíme z fázového portréту na Obrázku 18, že  $x_{\infty} = 0$  je nestabilní a ekvilibrium  $x_{\infty} = K \left( \frac{r-E}{Ea+r} \right)$  je asymptoticky stabilní.

Pro dané úsilí  $E$  bude výnos  $Ex_{\infty}(E) = \frac{EKr - KE^2}{Ea+r}$  vyjádřen jako

$$Y(E) = Ex_{\infty}(E) = F(x_{\infty}) = \frac{EKr - KE^2}{Ea + r}.$$

Maximální výnos  $E_{max}$  zjistíme prostřednictvím první derivace funkce  $Y(E)$

$$\frac{d}{dE}Y(E) = K \frac{d}{dE} \frac{EKr - KE^2}{Ea + r} = -K \left( \frac{aE^2 + 2Er - r^2}{(Ea + r)^2} \right).$$

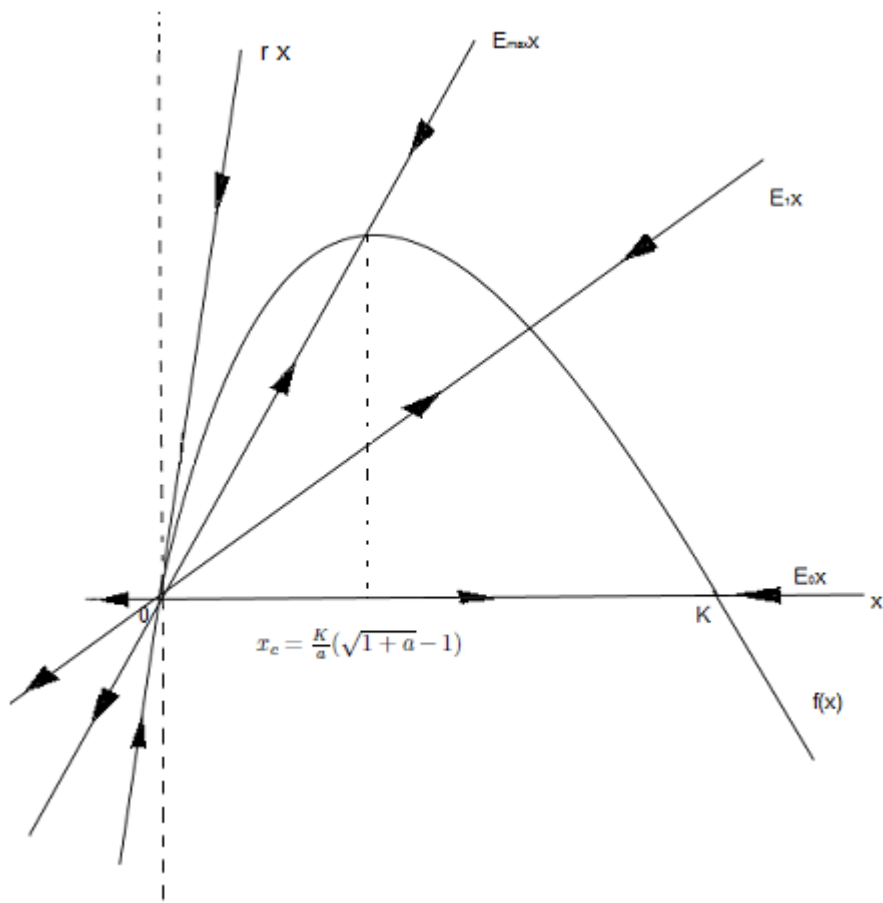
Položíme derivaci rovnu nule a vyjádříme  $E$

$$E_{max} = \frac{r}{a}(\sqrt{1+a} - 1), \quad (41)$$

které je zároveň  $E_{max}$ , protože funkce  $Y(E)$  zde nabývá svého maxima. Z toho odvodíme maximální výnos

$$Y(E_{max}) = rK \left( \frac{(1 - \sqrt{1+a})^2}{a^2} \right). \quad (42)$$

**Příklad 3.** Ukážeme si na příkladu, kde budeme modelovat Smithův populační model sklizně s konstantním úsilím pro populaci *Daphniá magna* (perlooček) a data vezmeme z článku [4], kde nosnost populace  $K = 15$  mg/100 cc (kubický centimetr), míra růstu  $r = 0,44$  za den a konstanta  $a = 3,46$  za den,



Obrázek 18: Fázový portrét Smithova modelu při sklizni s konstantním úsilím

kterou jsme zjistili z poměru  $r/c$ , v němž je míra výměny hmotnosti za jednotku  $c = 0,127$  za den.

Nejprve zjistíme, kde funkce  $Y(E)$  nabývá svého maxima

$$E_{max} = \frac{r}{a}(\sqrt{1+a} - 1) = \frac{0,44}{3,46}(\sqrt{1+3,46} - 1) = 0,1414 \text{ mg za den.}$$

Nyní zjistíme, jaká je maximální trvale udržitelná sklizeň  $Y(E_{max})$

$$Y(E_{max}) = rK \left[ \frac{(1 - \sqrt{1+a})^2}{a^2} \right] = 0,44 \times 15 \left[ \frac{(1 - \sqrt{1+3,46})^2}{3,46^2} \right] = 0,68 \text{ mg za den.}$$

## Závěr

Tato práce se zabývá populačními modely a jejich aplikací ve strategii sklizně. Je doplněna o grafy vytvořené ve vektorovém grafickém editoru Inkscape a programu Maple 7.

Úvodní kapitola, která pojednává o modelování obecně a čerpá z přednášky dostupné na internetové stránce [6], je důležitá pro pochopení základů matematického modelování. Společně s druhou kapitolou týkající se diferenciálních rovnic 1. řádu a čerpající z knihy [3], je určitým úvodem do dané problematiky.

Na začátku třetí kapitoly bylo naznačeno modelování s exponenciálním růstem vycházející z knihy o matematických modelech [1]. Tento model, kterým se zabýval T. R. Malthus, je vhodný pouze pro populace, v nichž se všichni jedinci rozvíjí nezávisle na ostatních. Dále je uveden logistický model, který opět vychází z knihy [1], a něco málo o P. F. Verhulstovi ze článku [5] a webové stránky [7].

Předmětem kapitoly 3.3, která čerpá ze článku [4] a článku [5], je Smithův model, jenž je doplněný o poznatky z předchozí kapitoly o logistickém modelu. Frederick E. Smith se zabýval populační dynamikou několika druhů Daphnie (perlooček) a zjistil model nový. Z tohoto modelu nelze explicitně vyjádřit velikost populace  $x(t)$ , a proto je ve čtvrté kapitole popsán průběh jeho funkce prostřednictvím kvalitativní analýzy. Tato kapitola opět vychází z knihy [1], kde je daná problematika popsána obecně.

Poslední kapitola pojednávající o Smithově modelu strategie sklizně je pak přínosem této práce, čili praktickou částí. Nejprve jsou strategie sklizně popsány obecně, následně jsou aplikovány na Smithův model a dále jsou doplněny o příklady.

Celá práce je vytvořena v typologickém programu  $\text{\TeX}$ .

## Literatura

- [1] F. Brauer, C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer, New York, 2001.
- [2] J. Hale, H. Kocak: *Dynamics and Bifurcations*, Springer, New York, 1991.
- [3] J. Kalas, M. Ráb: *Obyčejné diferenciální rovnice*, Brno, 1995.
- [4] A. Tsoularis, J. Wallace: *Analysis of logistic growth models* [online], *Mathematical Biosciences*, Volume 179, Issue 1, July-August 2002, 21-55. Dostupné z: <http://www.sciencedirect.com/>.
- [5] F. E. Smith: *Population Dynamics in Daphnia Magna and a New Model for Population Growth*, *Ecology*, Volume 44, Issue 4, Autumn 1963, 651-663.
- [6] 1 Modely a modelování [online], dostupné z: [http://homel.vsb.cz/~bri10/Teaching/Statistika II/skriptum/1\\_Modely\\_a\\_modelovani.PDF](http://homel.vsb.cz/~bri10/Teaching/Statistika II/skriptum/1_Modely_a_modelovani.PDF).
- [7] Pierre Francois Verhulst [online], dostupné z: [http://en.wikipedia.org/wiki/Pierre\\_Francois\\_Verhulst](http://en.wikipedia.org/wiki/Pierre_Francois_Verhulst), [citováno 25. 2. 2013].