

UNIVERZITA KARLOVA
MATEMATICKO-FYZIKÁLNÍ FAKULTA

DISERTAČNÍ PRÁCE

2006

Lucie Purmová

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
MATEMATICKO-FYZIKÁLNÍ FAKULTA

Disertační práce

SPOJITÉ MODELY
V POPULAČNÍ DYNAMICE
JEDNOHO DRUHU

Lucie Purmová

Školitel: Doc. RNDr. Jana Stará, CSc.

Školící pracoviště: Katedra matematické analýzy

Obor: Obecné otázky matematiky a informatiky (m8)

Prohlašuji, že jsem předloženou disertační práci vypracovala samostatně jen s použitím uvedené literatury.

Souhlasím se zapůjčením práce.

V Praze, květen 2006

Lucie Purmová

Předmluva

Tato práce je věnována matematickým modelům v populační biologii, konkrétně modelům popisovaným jednou autonomní diferenciální rovnicí. Navazuje na diplomovou práci *Diferenciální rovnice v chemii a biologii*¹, jejímž cílem bylo najít modely chemických a biologických procesů, které lze zapsat diferenciálními rovnicemi řešitelnými elementárními metodami. Vyřešením příslušných rovnic se odvodily vlastnosti modelů.

Podnět k napsání této práce dala námitka oponenta zmíněné diplomové práce doc. RNDr. Jaroslava Miloty, CSc., že diferenciální rovnice poskytují informace o kvalitativním chování řešení, aniž ji řešíme. Může být vhodným textem pro posluchače učitelského studia biologie-matematiky, kteří se chtějí seznámit s aplikací matematiky v biologii a navíc se mohou dozvědět zajímavosti z historie obyčejných diferenciálních rovnic, které k jejich profesi patří.

Práce je rozdělena do tří kapitol. V první kapitole jsou sepsány některé partie teorie diferenciálních rovnic tak, aby mohly být korektně vyšetřeny kvalitativní vlastnosti řešení autonomní diferenciální rovnice, které jsou využívány v následující kapitole. Citované věty jsou v teorii diferenciálních rovnic známé, proto jsou většinou uvedeny bez důkazu, pouze odkazujeme na literaturu, kde lze důkaz najít. K popisu kvalitativních (dynamických) vlastností řešení diferenciální rovnice je použita tzv. kvalitativní teorie diferenciálních rovnic. Porozumět danému problému pomáhají řešené příklady.

Postupy, kterými vyšetřujeme kvalitativní vlastnosti diferenciální rovnice, aplikujeme ve druhé kapitole na modely populační dynamiky. Kapitola začíná podrobným odvozením Malthusova modelu exponenciálního růstu, historicky prvního spojitého modelu růstu populace, který je popsán lineární diferenciální rovnicí. Rovnice slouží jako ukázkový příklad, jak lze s výhodou využít kvalitativní teorii diferenciálních rovnic. Další modely popisují komplikovanější vývoj populační dynamiky. Na závěr je sestaven model růstu reálné populace škůdce jehličnatých porostů. Text je doprovázen obrázky, které ilustrují popisovanou situaci. K matematické analýze modelů jsou přidány informace o jejich využití v praxi.

V třetí kapitole je stručný přehled vývoje obyčejných diferenciálních rovnic (ODR) od konce 17. století do konce 18. století. V této době matematici popsali elementární metody řešení diferenciálních rovnic, se kterými se obvykle setkávají posluchači vysokých škol technických a přírodovědných. Teorie ODR se dál vyvíjela a vyvíjí.

Snaha byla užívat standardní matematickou symboliku, přesto je většina symbolů vysvětlena v kontextu.

Ráda bych poděkovala doc. RNDr. Janě Staré, CSc. za pečlivé vedení mé práce, za cenné rady, kritické připomínky a hlavně za povzbuzení ve chvílích, kdy jsem to nejvíce potřebovala.

¹Purmová L., *Diferenciální rovnice v chemii a biologii* (Diplomová práce uznaná za rigorózní práci), *Univerzita Karlova, Praha, 1999.*

Obsah

1	Autonomní soustavy diferenciálních rovnic	1
1.1	Existence a jednoznačnost řešení	1
1.2	Závislost řešení na počáteční podmínce a na parametru . . .	7
1.3	Rovnovážné stavy soustav a jejich stabilita	8
1.4	Řešení jedné diferenciální rovnice	10
1.5	Závislost fázového portréту na parametru	16
2	Populační dynamika jednoho druhu	23
2.1	Králičí úloha	23
2.2	Malthusův model	25
2.3	Verhulstův model	28
2.4	Gompertzův model	33
2.5	Logistický růst s prahovou hodnotou	37
2.6	Logistický růst zatížený odchylem	41
2.7	Schaeferův model	45
2.8	Predace	49
2.9	Populační dynamika obaleče	54
3	Počátky obyčejných diferenciálních rovnic	64
3.1	Dědictví 17. století ODR	64
3.2	Konec 17. století a ODR	67
3.3	Počátek 18. století a ODR	72
3.4	Polovina 18. století a ODR	75
3.5	Konec 18. století a soustavy ODR	83
	Závěr	86
	Použitá literatura	87

1 Autonomní soustavy diferenciálních rovnic

Ve druhé kapitole vyšetřujeme různé modely populační dynamiky. Matematickým aparátem pro sestavení takových modelů jsou obvykle soustavy autonomních diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}x'_1 &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_n) \\x'_2 &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \\&\vdots \\x'_n &= f_n(x_1, x_2, \dots, x_n),\end{aligned}$$

kde $f_i(x_1, x_2, \dots, x_n)$ jsou reálné funkce n proměnných definované na nějaké oblasti $G \subseteq \mathbb{R}^n$. Tuto soustavu lze stručněji psát ve vektorovém tvaru

$$X' = F(X), \tag{1.1}$$

kde $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$ je vektorová funkce, která zobrazuje interval I na reálné ose do množiny G , a zobrazení $F = (f_1, \dots, f_n)$ zobrazuje G do \mathbb{R}^n . Rovnice (1.1) je vektorovým zápisem tzv. *autonomní soustavy* (diferenciálních rovnic). Dále převážně pracujeme s rovnicí (1.1), kde F je nelineární zobrazení.

Pro úplnost dodejme, že rovnice

$$X' = F(t, X),$$

kde $F: G \rightarrow \mathbb{R}^n$ a $G \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ je oblast, je vektorovým zápisem tzv. *neautonomní soustavy* (diferenciálních rovnic).

1.1 Existence a jednoznačnost řešení

Rovnice (1.1) je daná na G vektorovým polem $F(X)$, které se nazývá *vektorové pole soustavy* (1.1) a oblast G je tzv. *fázový prostor* této soustavy. Často je $G = \mathbb{R}^n$.

Definice 1.1. Řešením soustavy (1.1) je vektorová funkce $X: I \rightarrow G$ definovaná na nějakém intervalu $I \subset \mathbb{R}$, která má derivaci X' na I a splňuje rovnici (1.1), tedy pro $t \in I$ je $X(t) \in G$ a

$$X'(t) = F(X(t)).$$

Řešení X lze interpretovat jako křivku v prostoru G zadanou parametricky rovnicí $X = X(t)$, $t \in I$. Tuto křivku nazýváme *trajektorií soustavy* (resp. *trajektorií řešení X*). O grafu řešení mluvíme jako o *integrální křivce soustavy*. Trajektorie řešení je projekcí integrální křivky z $\mathbb{R} \times G$ do G . Tečný vektor $X'(t)$ v každém jejím bodě $X = X(t)$ má souřadnice $F(X(t))$. Systém všech trajektorií ve fázovém prostoru tvoří *fázový portrét* soustavy.

V aplikačních úlohách je nutno nalézt funkci X , která kromě toho, že splňuje rovnici (1.1), vyhovuje počáteční podmínce

$$X(t_0) = X_0, \quad t_0 \in I, \quad X_0 \in G. \quad (1.2)$$

V následujících kapitolách řešíme rovnici (1.1) spolu s podmínkou (1.2), tj. *počáteční úlohu*, kde proměnná t reprezentuje čas a vztah (1.2) charakterizuje počáteční stav systému.

Je-li zobrazení $F(X)$ nelineární, nelze většinou najít analytický tvar řešení úlohy (1.1), (1.2). Tím nabývá na důležitosti otázka, zda řešení počáteční úlohy existuje a zda je určené jednoznačně. Následující věta je jedna z existenčních vět. Existují i obecnější věty, tato je nicméně dostačující pro potřeby dalších kapitol.

Poznámka. Symbolem $C(G)$ značíme množinu všech spojitých funkcí na G . Množinu všech zobrazení $F: G \rightarrow \mathbb{R}^n$, která jsou spojitě diferencovatelná na G , označujeme $C^1(G)$.

Věta 1.2. *Předpokládejme, že v rovnici (1.1) je $F \in C^1(G)$, $G \subseteq \mathbb{R}^n$ je oblast. Pak pro každé $X_0 \in G$ existuje $\delta > 0$ a právě jedno řešení soustavy (1.1) na intervalu $(t_0 - \delta, t_0 + \delta)$ vyhovující počáteční podmínce (1.2), tj.*

$$X: (t_0 - \delta, t_0 + \delta) \rightarrow G.$$

Věta 1.2 říká, že pokud je $F \in C^1(G)$, pak je na okolí každého bodu $(t_0, X_0) \in \mathbb{R} \times G$ zaručena existence a jednoznačnost řešení počáteční úlohy (1.1), (1.2). Věta platí i pro obecnější neautonomní soustavu $X' = F(t, X)$. Je dokázána v knize [9], str. 385–391.

Všechny věty, které v první kapitole uvádíme, jsou v teorii obyčejných diferenciálních rovnic známé, proto pouze odkazujeme na literaturu, kde lze příslušný důkaz nalézt.

Historická poznámka. Představy o pojmu řešení soustavy (1.1) tak, jak ho používáme dnes, se vytvořily na počátku 19. století. V letech 1820–1830 si **Augustin–Louis Cauchy** (1789–1857) poprvé v historii matematiky položil otázku, zda existuje řešení každé počáteční úlohy a první zformuloval a dokázal větu 1.2 pro neautonomní diferenciální rovnici $x' = f(t, x)$ a počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$, kde $f \in C^1(G)$, $G \subseteq \mathbb{R}^2$ je oblast. Cauchyův výsledek o lokální existenci a jednoznačnosti řešení diferenciální rovnice z roku 1824 byl publikován až v roce 1837. V průběhu 19. století byl mnohokrát vylepšen. V roce 1876 **Rudolf Otto Sigismund Lipschitz** (1832–1903) oslabil předpoklady věty. Ukázal, že stačí, aby funkce $f \in C(G)$ splňovala podmínku, která je dnes nazývána Lipschitzova podmínka vzhledem k x , tj. existuje kladné číslo K takové, že pro každé t a pro každé $x, y; (t, x), (t, y) \in G$, platí

$$|f(t, x) - f(t, y)| \leq K |x - y|.$$

Důkaz této věty v roce 1890 zdokonalil **Charles Émile Picard** (1856–1941) a poté v roce 1894 **Ernst Leonard Lindelöf** (1870–1946). Věta 1.2 bývá nazývána Cauchyova, zatímco věta o lokální existenci a jednoznačnosti řešení s oslabenými předpoklady Picardova–Lindelöfova.

K lokální existenci řešení rovnice $x' = f(t, x)$ postačuje spojitost funkce f na oblasti $G \subseteq \mathbb{R}^2$ ovšem za cenu, že jednoznačnost řešení již není zaručena. Tento výsledek z roku 1886 patří **Guiseppu Peanovi** (1858–1932), proto je věta označována jako Peanova.

Ukažme na dvou jednoduchých příkladech, že v případě, kdy nejsou splněny předpoklady věty 1.2, řešení počáteční úlohy nemusí existovat a existují-li, nemusí být jediné, které zadané počáteční podmínce vyhovuje.

Dokažme, že neexistuje žádné řešení rovnice prvního řádu

$$x' = \begin{cases} -1 & \text{pro } x > 0 \\ 1 & \text{pro } x \leq 0 \end{cases},$$

které splňuje počáteční podmínku $x(t_0) = 0$.

Vektorové pole $f(x)$ směřuje pro $x > 0$ doleva a pro $x \leq 0$ doprava a v nule je nespojité. Předpokládejme, že existuje řešení této počáteční úlohy na intervalu $(t_0 - \delta, t_0 + \delta)$. Řešení x v bodě t_0 nabývá hodnoty $x(t_0) = 0$ a pro dostatečně malé $t > t_0$ je kladné, neboť $x'(t_0) = 1$, ale pro všechna kladná $x(t)$ je $x'(t) = -1$. To je spor s definicí 1.1, neboť funkce $x(t)$ je diferencovatelná na intervalu $(t_0 - \delta, t_0 + \delta)$ a tedy její derivace $x'(t)$ má Darbouxovu vlastnost.

Řešením nelineární diferenciální rovnice prvního řádu

$$x' = 3(x^2)^{\frac{1}{3}}$$

s počáteční podmínkou $x(0) = 0$ je konstantní funkce $x(t) \equiv 0$, $t \in \mathbb{R}$. Tentokrát můžeme rovnici řešit metodou separace proměnných a najít její další řešení $x(t) = t^3$, $t \in \mathbb{R}$. Bodem $(0, 0)$ tak prochází grafy dvou různých řešení. Úloha je *nejednoznačná*.

To nejsou všechna řešení, pro která platí $x(0) = 0$. Např. každá funkce tvaru $(c > 0)$

$$x_c(t) = \begin{cases} 0 & \text{pro } t \leq c \\ (t - c)^3 & \text{pro } t > c \end{cases}$$

je také řešením dané počáteční úlohy a takových řešení je nekonečně mnoho. Vektorové pole $f(x) = 3x^{\frac{2}{3}}$ je sice v nule spojité, ale nemá v nule vlastní derivaci. Bodem $(0, 0)$ v tomto případě může procházet nekonečně mnoho integrálních křivek.

Poznámka. Pokud nebude řečeno jinak, bude vždy vektorové pole diferenciální rovnice (1.1) třídy C^1 , tj. bude zaručena existence právě jednoho řešení pro každou počáteční podmínku.

Ukážeme, že tato podmínka zaručí jednoznačnost řešení. Zkoumejme možnost, že diferenciální rovnice má více řešení vyhovujících dané počáteční podmínce. Necht' Y, Z jsou dvě řešení rovnice (1.1) na intervalu $I = (a, b)$, která nabývají v bodě $t_0 \in I$ stejné hodnoty, tj. $Y(t_0) = Z(t_0)$. Dokážeme sporem, že pak $Y(t) = Z(t)$ pro všechna $t \in I$. Buď I^* maximální interval, na němž $Y(t) = Z(t)$ a $I^* \neq I$. Pak I^* má krajní body $t_1 < t_2$, kde

$$t_1 = \inf\{t \in I, Y(\tau) = Z(\tau) \quad \forall \tau \in \langle t, t_0 \rangle\},$$

$$t_2 = \sup\{t \in I, Y(\tau) = Z(\tau) \quad \forall \tau \in \langle t_0, t \rangle\}.$$

Buď např. $t_2 < b$. Z definice t_2 a spojitosti Y, Z vyplývá, že $Y(t) = Z(t)$ pro všechna $\langle t_0, t_2 \rangle$. Pak ale věta 1.2 říká, že existuje otevřený interval obsahující t_2 , na kterém $Y(t)$ a $Z(t)$ splývají. To je spor s předpokladem, že I^* je maximální interval, na kterém se $Y(t)$ a $Z(t)$ rovnají.

Z tohoto důvodu budeme za řešení počáteční úlohy považovat to řešení, které je definované na maximálním (nejdelším) intervalu, tzv. *maximální řešení*.

Věta 1.2 zajišťuje pouze lokální existenci a jednoznačnost řešení. Maximální řešení lineárních autonomních soustav je vždy definované na \mathbb{R} . U nelineárních soustav tomu tak obecně není, ne každé řešení lze prodloužit na \mathbb{R} .

Věta 1.3. *Necht' $G \subset \mathbb{R}^n$ je oblast, $F \in C^1(G)$ a necht' $X(t)$ je maximální řešení soustavy (1.1) definované na intervalu $I = (\alpha, \beta) \subset \mathbb{R}$, $-\infty < \alpha < \beta < \infty$. Pak pro každou kompaktní množinu $K \subset G$ existují $a, b: \alpha < a < b < \beta$ taková, že pro $t \in (\alpha, \beta) \setminus \langle a, b \rangle$ je $X(t) \notin K$.*

Věta říká, že řešení definované na omezeném maximálním intervalu opustí každou uzavřenou omezenou podmnožinu množiny G . Důkaz věty 1.3 je v knize [9], str. 396. Vlastnost maximálního řešení lze také formulovat takto:

Věta 1.4. *Necht' $G \subset \mathbb{R}^n$ je oblast, $F \in C^1(G)$, $X_0 \in G$ a $X(t)$ je maximální řešení počáteční úlohy (1.1), (1.2) definované na $I = (\alpha, \beta)$. Pak buď $\beta = \infty$ nebo $X(t)$ není omezené na $\langle t_0, \beta \rangle$ nebo $\lim_{t \rightarrow \beta_-} \text{dist}(X(t), \partial G) = 0$.*

Stejně tvrzení platí pro α . Důkaz věty je v knize [1], str. 100–102. Jestliže řešení $X(t)$ nelze prodloužit na interval $\langle t_0, \infty \rangle$, pak pro $t \rightarrow \beta_-$ se buď $X(t)$ přiblíží libovolně blízko k hranici otevřené množiny G nebo pro nějakou posloupnost $\{X_i\}$, $X_i = X(t_i)$, $t_i \in (\alpha, \beta)$ je $\|X_i\| \rightarrow \infty$.

Poznámka 1.5. Je-li $G = \mathbb{R}^n$ a $F \in C^1(\mathbb{R}^n)$, pak buď lze řešení $X(t)$ úlohy (1.1), (1.2) prodloužit na \mathbb{R} nebo $X(t)$ není omezené pro $t > t_0$ (resp. $t < t_0$).

Uvažme pro ilustraci následující příklad. Počáteční úloha

$$x' = x^2 + 1, \quad x(0) = x_0$$

má právě jedno řešení pro každé x_0 , protože vektorové pole $f(x) = x^2 + 1$ je spojitě diferencovatelné na \mathbb{R} . Řešení můžeme nalézt metodou separace proměnných: $x(t) = \operatorname{tg}(t + \operatorname{arctg} x_0)$, $t \in (-\frac{\pi}{2} - \operatorname{arctg} x_0, \frac{\pi}{2} - \operatorname{arctg} x_0) = (\alpha, \beta)$. Definiční obor žádného řešení nelze prodloužit, neboť $x(t) \rightarrow \pm\infty$ pro $t \rightarrow \beta_-$, resp. $t \rightarrow \alpha_+$.

Následující věta říká, kdy je maximální řešení definované na $\langle t_0, \infty \rangle$.

Věta 1.6. *Bud' K kompaktní podmnožina oblasti $G \subset \mathbb{R}^n$, $F \in C^1(G)$ a bod $X_0 \in K$. Předpokládejme, že pro každé $\beta \in \mathbb{R}$, $\beta > t_0$ existuje řešení X počáteční úlohy (1.1), (1.2) na $\langle t_0, \beta \rangle$ a platí $\{X(t); t \in \langle t_0, \beta \rangle\} \subset K$. Pak existuje řešení X úlohy (1.1), (1.2) na $\langle t_0, \infty \rangle$.*

Věta je důsledkem věty 1.3. Stejně tvrzení lze formulovat pro maximální řešení definované na $(-\infty, t_0)$.

Poznámka. Množina bodů $\{X(t), t \in I, t \geq t_0\}$, kde $X(t)$, $t \in I$ je maximální řešení počáteční úlohy (1.1), (1.2), se nazývá *kladnou polotrajektorií* řešení X .

Poznámka. Bez ztráty na obecnosti budeme dále uvažovat $t_0 = 0$. Je-li totiž $X(t)$ řešení rovnice (1.1) vyhovující podmínce

$$X(0) = X_0, \tag{1.3}$$

potom funkce $Y(t) = X(t - t_0)$ je řešením rovnice (1.1), které splňuje počáteční podmínku $Y(t_0) = X_0$.

Uvedme na konci tohoto odstavce analytický tvar řešení lineární soustavy. Nejprve připomeneme:

- (i) Zobrazení $F: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ je *lineární* právě tehdy, když $F(X) = AX$, kde A je konstantní matice typu (n, n) , tj. při pevně zvolené bázi \mathbb{R}^n je lineární zobrazení reprezentováno čtvercovou maticí A řádu n . Symbol $L(\mathbb{R}^n)$ označuje množinu všech lineárních zobrazení \mathbb{R}^n do \mathbb{R}^n , která je izomorfní s množinou všech čtvercových matic řádu n . Lineární zobrazení F je vždy spojitě diferencovatelné na \mathbb{R}^n . Rovnice $X' = F(X) = AX$ je vektorovým zápisem tzv. *homogenní lineární soustavy* (diferenciálních rovnic).
- (ii) *Maticová exponenciála* je definována analogicky jako reálná exponenciální funkce, tedy je-li A čtvercová matice, je

$$\exp(A) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{A^k}{k!}.$$

Řada konverguje pro každou čtvercovou maticí A (tvrzení plyne např. z důsledku Lagrange–Sylvestrovsky věty, viz [20], str. 41–45).

- (iii) Normou matice rozumíme normu lineárního operátoru, který je maticí určen, tj. pro $A \in L(\mathbb{R}^n)$ klademe

$$\|A\| = \sup_{x \neq 0, x \in \mathbb{R}^n} \frac{\|Ax\|}{\|x\|}.$$

Norma matice takto závisí na normě, kterou volíme v \mathbb{R}^n . Uvažujme, že $\|\cdot\|$ je eukleidovská norma v \mathbb{R}^n .

- (iv) Pro pevné A je *maticová funkce* $\exp(tA)$ zobrazení $\mathbb{R} \rightarrow L(\mathbb{R}^n)$. Protože normovaný lineární prostor $(L(\mathbb{R}^n), \|\cdot\|)$ je úplný (viz [2], str. 98), lze snadno dokázat, že zobrazení $\exp(tA)$ je definované pro každé $t \in \mathbb{R}$ a platí

$$\frac{d}{dt} \exp(tA) = A \exp(tA) = \exp(tA) A$$

(viz [2], str. 105).

Věta 1.7. *Nechť A je konstantní čtvercová matice řádu n . Pak má počáteční úloha*

$$X' = AX, \quad X(0) = X_0 \tag{1.4}$$

právě jedno řešení $X(t) = \exp(tA) X_0$, $t \in \mathbb{R}$.

Snadno ověříme, že funkce $X(t)$ je řešením splňujícím danou podmínku. Zřejmě $X(0) = \exp(0 \cdot A) X_0 = EX_0 = X_0$ a $X'(t) = A \exp(tA) X_0 = AX(t)$ pro všechna $t \in \mathbb{R}$.

Řešme homogenní lineární soustavu

$$X' = \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix} X,$$

kde $\lambda \in \mathbb{R}$, spolu s počáteční podmínkou $X(0) = X_0$ nejprve bez pomoci věty 1.7.

Řešením druhé rovnice soustavy ($x_2' = \lambda x_2$) je funkce $x_2(t) = c_2 e^{\lambda t}$. Dosadíme-li do první rovnice soustavy, dostáváme nehomogenní lineární rovnici $x_1' = \lambda x_1 + c_2 e^{\lambda t}$. Spočteme, že $x_1(t) = c_1 e^{\lambda t} + c_2 t e^{\lambda t}$. Řešení soustavy zapišme v maticovém tvaru

$$X(t) = \begin{pmatrix} e^{\lambda t} & t e^{\lambda t} \\ 0 & e^{\lambda t} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix}.$$

Aby byla splněna počáteční podmínka, musí se vektor (c_1, c_2) rovnat X_0 .

Ověřme nyní, že nalezené řešení má tvar

$$X(t) = \exp(tA) X_0, \quad A = \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix}.$$

Použijeme definici (ii) a provedeme jednoduché algebraické úpravy.

$$\begin{aligned} \exp(tA) &= \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(tA)^k}{k!} = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{t^k}{k!} \begin{pmatrix} \lambda^k & k\lambda^{k-1} \\ 0 & \lambda^k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{t^k \lambda^k}{k!} & t \sum_{k=1}^{\infty} \frac{t^{k-1} \lambda^{k-1}}{(k-1)!} \\ 0 & \sum_{k=0}^{\infty} \frac{t^k \lambda^k}{k!} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} e^{\lambda t} & te^{\lambda t} \\ 0 & e^{\lambda t} \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Vztah

$$A^k = \begin{pmatrix} \lambda^k & k\lambda^{k-1} \\ 0 & \lambda^k \end{pmatrix} \quad (1.5)$$

dokážeme indukci. Pro $k = 0$ vztah (1.5) platí ($A^0 = E$). Platí-li pro $k = n$, pak pro $k = n + 1$ je

$$A^{n+1} = A^n A = \begin{pmatrix} \lambda^n & n\lambda^{n-1} \\ 0 & \lambda^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda^{n+1} & (n+1)\lambda^n \\ 0 & \lambda^{n+1} \end{pmatrix}.$$

1.2 Závislost řešení na počáteční podmínce a na parametru

V celém odstavci budeme předpokládat, že $F \in C^1(G)$, $G \subseteq \mathbb{R}^n$ je oblast. Studujme řešení počáteční úlohy

$$X' = F(X), \quad X(0) = X_0. \quad (1.6)$$

Jak je patrné z předchozích příkladů, řešení závisí jak na čase t , tak na počáteční hodnotě $X_0 \in G$. Abychom zdůraznili obě závislosti, použijeme označení $X(t) = \varphi^t(X_0)$. Platí $\varphi^0(X_0) = X_0$. Funkce $\varphi: \mathbb{R} \times G \rightarrow \mathbb{R}^n$ proměnné t a X_0 se nazývá *fázový tok*² diferenciální rovnice (1.6).

Upřesněme, kde je fázový tok definovaný. Je-li $\varphi^t(X_0)$ řešení počáteční úlohy (1.6) definované pro $t \in I(X_0)$, kde $I(X_0)$ je definiční obor (interval) maximálního řešení, který závisí na X_0 , pak funkce φ je definovaná na množině $\Omega = \{(t, X_0), t \in I(X_0), X_0 \in G\}$. Množina Ω je otevřená v $\mathbb{R} \times G$.

Pro potřeby aplikací je nutné větu o existenci a jednoznačnosti řešení soustavy diferenciálních rovnic doplnit o tvrzení týkající se závislosti řešení na počátečních podmínkách a také na případném parametru, který se v soustavě může vyskytovat. Ukazuje se, že je-li zobrazení F spojitě diferencovatelné, jsou obě zmíněné závislosti spojitě diferencovatelné. Obraťme pozornost nejprve na závislost řešení na počáteční podmínce.

Věta 1.8. *Nechť $\varphi^t(X_0)$ je fázový tok rovnice (1.6), kde $F \in C^1(G)$, $G \subset \mathbb{R}^n$ je oblast. Pak φ je spojitá funkce proměnné t a X_0 na Ω .*

²Fázový tok, resp. spojitý dynamický systém, na G má následující vlastnosti: (i) $\varphi^0(X) = X$, (ii) $\varphi^{t+s}(X) = \varphi^t(\varphi^s(X)) = \varphi^s(\varphi^t(X))$ pro všechna $X \in G$ a $t, s \in \mathbb{R}$ taková, že obě strany rovnosti mají smysl.

Důkaz věty nalezneme v knize [1], str. 110–113. Následující věta popisuje situaci podrobněji.

Věta 1.9. *Bud' $X(t)$ řešením počáteční úlohy (1.6) definované na intervalu $\langle 0, t_1 \rangle$. Pak existuje okolí $\mathcal{U} \subset \mathbb{R}^n$ bodu X_0 a konstanta $K > 0$ tak, že je-li $Y_0 \in \mathcal{U}$, pak existuje jediné řešení $Y(t)$ definované také na intervalu $\langle 0, t_1 \rangle$ takové, že $Y(0) = Y_0$. Toto řešení $Y(t)$ splňuje pro všechna $t \in \langle 0, t_1 \rangle$ odhad*

$$\|Y(t) - X(t)\| \leq K\|Y_0 - X_0\| \exp(Kt).$$

Protože pravá strana odhadu závisí na rozdílu $\|Y_0 - X_0\|$, o kterém předpokládáme, že je malý, dvě řešení $X(t)$, $Y(t)$, která jsou v čase $t = 0$ blízko sebe, zůstanou také blízko sebe pro malá kladná t . Důkaz tohoto tvrzení je v knize [9], str. 397–398. Analogické tvrzení platí na intervalu $\langle t_2, 0 \rangle$.

Předpokládejme nyní, že soustava diferenciálních rovnic závisí na parametru λ ,

$$X' = F(X, \lambda), \quad (1.7)$$

kde zobrazení $F \in C^1(G \times \mathbb{R})$. Rozšířme soustavu (1.7) na $n + 1$ diferenciálních rovnic tak, že parametr λ je jednou z $n + 1$ proměnných.

$$\begin{aligned} x_1' &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \\ x_2' &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \\ &\vdots \\ x_n' &= f_n(x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \\ \lambda' &= 0 \end{aligned}$$

Podle věty 1.8 fázový tok $\varphi^t(X_0, \lambda)$ rovnice (1.7) rovněž spojitě závisí na parametru λ .

Na závěr poznamenejme, že pro fázový tok rovnice (1.6) platí silnější tvrzení, než je věta 1.8.

Věta 1.10. *Nechť $\varphi^t(X_0)$ je fázový tok rovnice (1.6), kde $F \in C^1(G)$, $G \subset \mathbb{R}^n$ je oblast. Pak φ je spojitě diferencovatelná funkce proměnné t a X_0 na Ω .*

Důkaz věty lze nalézt například v knize [9], str. 400–404. Je-li vektorové pole F spojitě diferencovatelná funkce nejen proměnné X , ale i parametru λ , pak je fázový tok $\varphi^t(X_0, \lambda)$ rovnice (1.7) také spojitě diferencovatelný vzhledem k λ .

1.3 Rovnovážné stavy soustav a jejich stabilita

Mějme soustavu

$$X' = F(X), \quad F \in C^1(\mathbb{R}^n). \quad (1.8)$$

Pro každou počáteční podmínku $X(0) = X_0 \in \mathbb{R}^n$ má rovnice (1.8) právě jedno maximální řešení a platí poznámka 1.5.

Definice 1.11. Jestliže $F(X^*) = 0$, pak se bod $X^* \in \mathbb{R}^n$ nazývá *rovnovážný stav* rovnice (1.8) a $X(t) \equiv X^*$, $t \in \mathbb{R}$ *stacionární řešení* rovnice (1.8).

Poznámka. Někdy se body X^* nazývají *singulární* nebo *klidové* nebo krátce *ekvilibria*. Jim odpovídající řešení $X(t) \equiv X^*$ se často nazývá *konstantní*.

Několikrát bylo řečeno, že řešení nelineárních soustav lze velmi těžko získat v analytickém tvaru. Často jsou stacionární řešení jedinými řešeními, které v tomto tvaru známe, umíme-li ovšem rozřešit algebraickou soustavu $F(X) = 0$. Proto jejich studium hraje klíčovou roli při vyšetřování vlastností fázových portrétů obyčejných diferenciálních rovnic a v aplikacích diferenciálních rovnic. Povšimněme si, že stacionární řešení je nezávislé na čase, jeho časová změna je nulová. Trajektorií stacionárního řešení $X(t) = X^*$ je bod X^* (rovnovážný stav).

Je-li rovnice (1.8) matematickým modelem konkrétního systému ve fyzice, v chemii, v biologii a v jiných disciplínách, pak řešení rovnice (1.8) popisuje chování tohoto systému. Pro různé počáteční hodnoty dostáváme různá řešení rovnice. U většiny systémů však požadujeme, aby jejich chování bylo v nějakém smyslu blízké jednomu předem danému chování (např. setrvání v klidu, v periodickém pohybu, atd.). Například bílé krvinky se namnoží při zánětu v některé části lidského těla, ale v okamžiku uzdravení člověka se jejich koncentrace ustálí.

V praxi se počáteční hodnoty stavových proměnných, které daný systém popisují, zpravidla získávají měřením. Vzhledem k chybě měření jsou naměřené hodnoty pouze aproximací skutečných. Spojitá závislost řešení na počáteční podmínce (věta 1.9) zaručuje, že chyba, které se dopustíme při měření počátečních hodnot, nezkrusí podstatně informaci o charakteru vyšetřovaného řešení na konečném časovém intervalu. Pro aplikace diferenciálních rovnic je třeba, aby se řešení rovnice (1.8), která začínají „blízko sebe“, lišila jen málo nezávisle na délce časového intervalu. Takovou závislostí se zabývá teorie stability. Dále budeme studovat stabilitu rovnovážných stavů.

Rovnovážný stav je *stabilní*, jestliže řešení blízká rovnovážnému stavu v jistém čase t_0 zůstávají v jeho blízkosti pro všechna $t \geq t_0$. Přesně řečeno:

Definice 1.12. Rovnovážný stav X^* rovnice (1.8) je (ljapunovsky) *stabilní*, jestliže v každém okolí \mathcal{U} bodu X^* existuje okolí $\mathcal{V} \subset \mathcal{U}$ tohoto bodu tak, že každé řešení $X(t)$ rovnice (1.8), které vyhovuje podmínce $X(0) = X_0 \in \mathcal{V}$, je definováno pro všechna $t > 0$ a jeho kladná polotrajektorie leží v okolí \mathcal{U} . Rovnovážný stav, který není stabilní, je *nestabilní*.

V případě nestabilního ekvilibria X^* rovnice (1.8) existuje okolí \mathcal{U} bodu X^* tak, že pro každé okolí $\mathcal{V} \subset \mathcal{U}$ bodu X^* existuje alespoň jedno řešení $X(t)$ vyhovující podmínce $X(0) = X_0$, pro které $X_0 \in \mathcal{V}$, a jeho kladná

polotrajektorie neleží v okolí \mathcal{U} pro všechna $t > 0$ nebo řešení neexistuje na celém intervalu $\langle 0, \infty \rangle$. Jiná forma stability je tzv. *asymptotická stabilita*.

Definice 1.13. Rovnovážný stav X^* rovnice (1.8) je asymptoticky stabilní, když

- (i) X^* je (ljapunovsky) stabilní,
- (ii) existuje okolí \mathcal{V} bodu X^* tak, že pro každé $X_0 \in \mathcal{V}$ existuje řešení $X(t)$ rovnice (1.8) na intervalu $t \in \langle 0, \infty \rangle$, které vyhovuje počáteční podmínce $X(0) = X_0$ a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|X(t) - X^*\| = 0.$$

Definice 1.14. Rovnovážný stav X^* rovnice (1.8) se nazývá *atraktor*, když má vlastnost (ii) popsanou v definici 1.13.

Z vlastnosti (ii) však neplyne vlastnost (i), atraktor nemusí být (ljapunovsky) stabilní. V dalším textu se omezíme na řešení jedné autonomní diferenciální rovnice, pro kterou tato situace nemůže nastat. Proto asymptoticky stabilní ekvilibrium nazýváme krátce *atraktor*.

1.4 Řešení jedné diferenciální rovnice

Ve druhé kapitole jsou uvedeny matematické modely populační dynamiky jednoho druhu organismů. Každý model je popsán autonomní diferenciální rovnicí

$$x' = f(x), \tag{1.9}$$

kde funkce $f \in C^1(\mathbb{R})$ (až na jednu výjimku, poznámka 2.3). Cílem tohoto odstavce je ukázat, jak se vyšetřují vlastnosti této rovnice.

Podle věty 1.2 má rovnice (1.9) pro každou počáteční podmínku

$$x(0) = x_0 \tag{1.10}$$

právě jedno maximální řešení. Označíme-li (α, β) definiční obor tohoto řešení a je-li $\alpha \in \mathbb{R}$ (resp. $\beta \in \mathbb{R}$), je podle věty 1.4 $\lim_{t \rightarrow \alpha_+} x(t) = \pm\infty$ (resp. $\lim_{t \rightarrow \beta_-} x(t) = \pm\infty$).

Řešení nelineární diferenciální rovnice nelze ve většině případů vyjádřit pomocí konečného počtu algebraických operací a elementárních funkcí. Užitím vhodných numerických metod obvykle lze sestavit přibližné řešení. V tomto textu používáme geometrický přístup, tzv. *kvalitativní teorii diferenciálních rovnic*. Ta poskytuje základní informace o chování všech řešení, aniž známe jejich analytický tvar.

Připomeňme, že integrální křivky rovnice (1.9) leží v $t-x$ rovině, fázovým prostorem rovnice (1.9) je množina \mathbb{R} , říká se jí fázová přímka. Trajektorie řešení jsou křivky na přímce, tedy body, úsečky, polopřímky nebo přímky, orientované vždy ve směru rostoucího t . Kladný směr probíhání trajektorie je určen vektorovým polem rovnice. Trajektorie konstantních řešení je jednobodová.

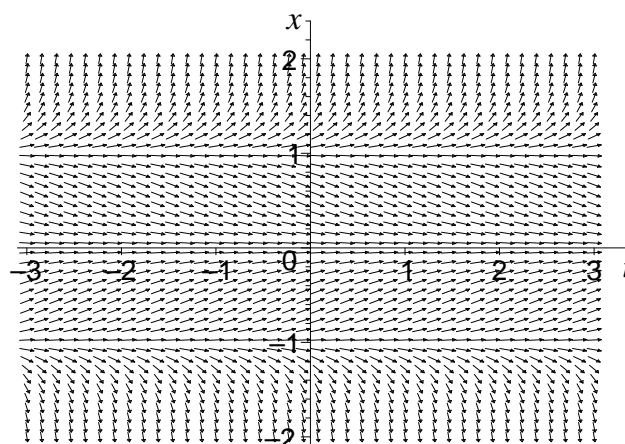
Poznámka 1.15. Vztahem (1.9) je každému bodu (t, x) roviny $\mathbb{R} \times \mathbb{R}$ přiřazena přímka, která prochází bodem (t, x) a má směrnici $f(x)$. Geometricky to lze znázornit tak, že v každém bodě (t, x) nakreslíme „krátkou úsečku“ o směrnici $f(x)$. Vzniklý obrázek je tzv. *směrové pole diferenciální rovnice*. Najít řešení diferenciální rovnice tedy znamená najít funkci definovanou na intervalu, jejíž graf má v každém bodě tečnu určenou směrovým polem dané diferenciální rovnice. Směrnice tečen v bodech (t, x_0) , $t \in \mathbb{R}$ a x_0 je pevné, jsou stejné, protože funkce $f(x)$ nezávisí na proměnné t . V případě rovnice (1.9) je proto snadnější pracovat s vektorovým polem. Směrové pole rovnice může poskytovat první informace o integrálních křivkách.

Poznámka 1.16. Vývoj systému, který diferenciální rovnice (1.9) modeluje, zachycuje fázový portrét. K tomu, abychom ho sestrojili, stačí znát nulové body funkce f a znaménko funkčních hodnot v intervalech, které nulové body vytvoří na reálné ose. Nulové body funkce f jsou rovnovážné stavy rovnice, znaménka funkčních hodnot určují směr vektorového pole.

Oba přístupy rozebereme v následujícím příkladě. Vyšetřeme kvalitativní vlastnosti řešení rovnice

$$x' = x^3 - x. \quad (1.11)$$

Jako první nástroj využijme poznámku 1.15. Nakresleme např. pomocí počítačového systému Maple směrové pole rovnice (1.11), obr. 1.1. Na přím-



Obr. 1.1. Směrové pole rovnice $x' = x^3 - x$.

kách $x = 0$, $x = 1$, $x = -1$ jsou směrové vektory tečen ke grafu řešení rovnoběžné s osou t . Tyto přímky jsou integrální křivky, které odpovídají třem stacionárním řešením $x(t) \equiv 0$, $x(t) \equiv 1$, $x(t) \equiv -1$.

Nyní odhadněme z obrázku směrového pole, jak se chovají ostatní řešení. Je-li v čase $t = 0$ hodnota řešení $x_0 \in (0, 1)$, pak obr. 1.1 napovídá, že řešením je klesající funkce $x(t)$ na \mathbb{R} , pro kterou je $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ a $\lim_{t \rightarrow -\infty} x(t) = 1$. Totiž funkce $f(x) = x^3 - x$ je záporná pro $x \in (0, 1)$. Záporné jsou tedy také směrnice tečny ke grafu řešení v bodech (t, x) , $x \in (0, 1)$. Řešení rovnice (1.11) musí v těchto bodech klesat. Vzhledem k jednoznačnosti řešení (předpoklady věty 1.2 jsou splněny) se integrální křivka nedotkne přímk $x = 0$ a $x = 1$, pouze se k nim blíží pro $t \rightarrow \infty$, resp. $-\infty$.

Není jistě rozumné odvozovat vlastnosti každého řešení zvlášť. Shrňme je proto v následující větě.

Věta 1.17. *Maximální řešení $x(t)$, $t \in (\alpha, \beta)$ počáteční úlohy (1.9), (1.10) má tyto vlastnosti:*

- (i) *Je-li $f(x_0) = 0$, pak $x(t) \equiv x_0$ pro všechna $t \in \mathbb{R}$.*
- (ii) *Je-li $f(x_0) > 0$, pak $x'(t) > 0$ pro všechna $t \in (\alpha, \beta)$.*
- (iii) *Je-li $f(x_0) < 0$, pak $x'(t) < 0$ pro všechna $t \in (\alpha, \beta)$.*
- (iv) *Je-li x^* takové, že $f(x^*) = 0$, $f(x) > 0$ pro $x_0 \leq x < x^*$, potom $x(t) \rightarrow x^*$ pro $t \rightarrow \infty$.*
- (v) *Je-li $\beta = \infty$ a $x(t) \rightarrow x^* \in \mathbb{R}$ pro $t \rightarrow \infty$, potom je $f(x^*) = 0$.*

Poznámka. Tvrzení analogické k (iv) pro $t \rightarrow -\infty$ a $x^* < x_0$ získáme ze (iv) transformací $t \rightarrow -t$, $x \rightarrow -x$. Každá z těchto transformací dá tvrzení (iv) pro $t \rightarrow -\infty$ (resp. $t \rightarrow \infty$) v případě, že $f(x) < 0$ pro $x_0 \leq x < x^*$ (resp. $x^* < x \leq x_0$).

Postupně dokažme vlastnosti maximálního řešení z věty 1.17.

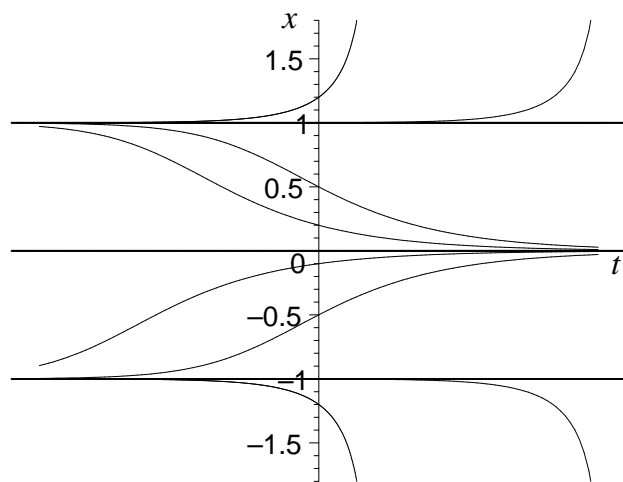
- (i) Tvrzení získáme přímo dosazením do rovnice (1.9).
- (ii) Důkaz provedeme sporem. Nechť není $x'(t) > 0$ pro $\forall t \in (\alpha, \beta)$, tedy existuje $t_1 \in (\alpha, \beta)$ takové, že $x'(t_1) \leq 0$. Předpokládejme nejprve, že $x'(t_1) = 0$. Tedy $f(x(t_1)) = 0$ a $x(t) = x(t_1)$, $t \in \mathbb{R}$ je stacionární řešení procházející bodem $(t_1, x(t_1))$ a tedy $x'(0) = 0$. To je spor s předpokladem, že $f(x_0) = x'(0) > 0$.
Kdyby $x'(t_1) < 0$, ze spojitosti funkce $x'(t)$ a předpokladu $x'(0) > 0$ plyne, že existuje $t_2 \in (0, t_1)$ (resp. $(t_1, 0)$) takové, že $x'(t_2) = 0$ a použijeme předchozí úvahu.

- (iii) Tvrzení získáme z (ii) transformací $t \rightarrow -t$.
- (iv) Z (ii) plyne, že $x(t)$ je rostoucí na (α, β) a z jednoznačnosti řešení, že $x(t) < x^*$ pro všechna $t \in (\alpha, \beta)$. Podle věty 1.6 je $\beta = \infty$. Pro $t \rightarrow \infty$ má $x(t)$ limitu $a \leq x^*$. Nechť $a < x^*$. Pak $f(x) > 0$ pro $x \in \langle x_0, a \rangle$ a tedy $f(x) \geq \delta > 0$ na $\langle x_0, a \rangle$. Máme tak, že $x'(t) = f(x(t)) \geq \delta$, $t \in \langle 0, \infty \rangle$, tedy $x(t) \geq x(t_0) + \delta \cdot (t - t_0) \rightarrow \infty$ pro $t \rightarrow \infty$ a to je spor s omezeností řešení.
- (v) Důkaz provedeme sporem. Nechť $f(x^*) \neq 0$, např. $f(x^*) > 0$. Tedy existuje konstanta $K > 0$ a okolí $\mathcal{U}(x^*, \delta)$ bodu x^* o poloměru δ takové, že pro každé $x \in \mathcal{U}(x^*, \delta)$ je $f(x) \geq K$. Z předpokladu, že $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^*$ plyne, že pro dané $\delta > 0$ existuje t_0 takové, že pro všechna $t > t_0$ je $x(t) \in \mathcal{U}(x^*, \delta)$. Má-li $x(t)$ v bodě t_0 hodnotu x_0 , pak

$$x(t) = x_0 + \int_{t_0}^t f(x(\tau)) \, d\tau \geq x_0 + (t - t_0)K \rightarrow \infty \text{ pro } t \rightarrow \infty.$$

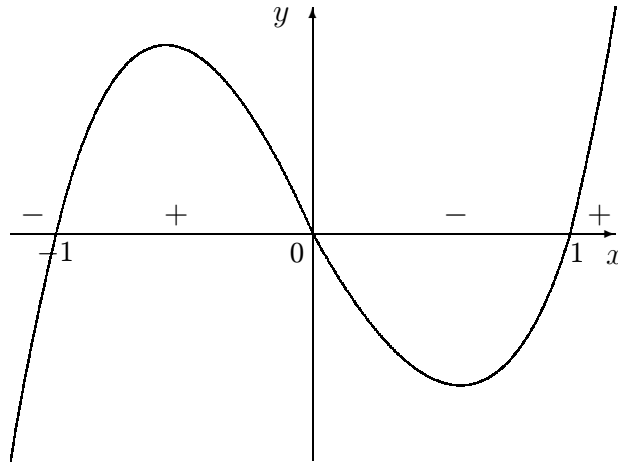
To je spor s předpokladem, že $x^* \in \mathbb{R}$. Obdobně se ke sporu přivede nerovnost $f(x^*) < 0$.

Vraťme se k řešení rovnice (1.11). Na obr. 1.2 jsou pro některé počáteční stavy nakresleny integrální křivky, opět pomocí systému Maple.

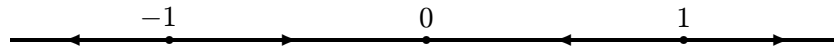


Obr. 1.2. Integrální křivky rovnice $x' = x^3 - x$.

Kvalitativní vlastnosti řešení můžeme vyšetřit bez počítače. Využijme poznámku 1.16 a nakresleme fázový portrét rovnice (1.11). Vlastnosti funkce $f(x) = x^3 - x$ vyčteme z grafu, obr. 1.3. Graf funkce f protíná osu



Obr. 1.3. Graf funkce $f(x) = x^3 - x$.



Obr. 1.4. Fázový portrét rovnice $x' = x^3 - x$.

x v bodech $x = 0$ a $x = \pm 1$, tj. v rovnovážných stavech rovnice (1.11), ztotožníme-li osu x s fázovou přímkou. Body $x = 0$ a $x = \pm 1$ jsou jednobodové trajektorie, které zobrazujeme ve fázovém portrétu plným kroužkem, viz obr. 1.4. V intervalech $(-1, 0)$ a $(1, \infty)$ je $f(x) > 0$, vektorové pole rovnice (1.9) směřuje doprava. V intervalech $(-\infty, -1)$ a $(0, 1)$ je $f(x) < 0$, vektorové pole f směřuje doleva. Trajektoriami jsou úsečky, resp. polopřímky ohraničené rovnovážnými stavy. Fázové body úseček se s rostoucím t pohybují směrem k rovnovážnému stavu 0 , kterého nikdy nedosáhnou z důvodu jednoznačnosti řešení. S klesajícím t se fázový bod pohybuje směrem k rovnovážnému stavu 1 , resp. -1 . (Šipky v obr. 1.4 naznačují směr pohybu fázového bodu ve směru rostoucího času.) Fázové body polopřímek se s rostoucím t vzdalují od rovnovážného stavu $x = -1$, resp. $x = 1$ a s klesajícím t se k nim přibližují.

Připomeňme, že trajektorie (obr. 1.4) jsou kolmé průměty integrálních křivek (obr. 1.2) na osu x .

Výhodou fázového portréту je jeho jednoduchost. Jediná trajektorie popisuje chování všech integrálních křivek, které mají stejný kvalitativní průběh. Takových integrálních křivek je obvykle nekonečně mnoho. Např. všechny integrální křivky rovnice (1.11) z poloroviny $x > 1$ se promítají na polopřímku s krajním bodem jedna. Tato trajektorie charakterizuje grafy všech řešení, které se bez ohledu na volbu počátečního stavu s rostoucím časem vzdalují od stacionárního řešení $x(t) \equiv 1$ a naopak pro $t \rightarrow -\infty$ se k tomuto řešení neomezeně přibližují.

Jistým nedostatkem fázového portréту je skutečnost, že nemůžeme říct,

zda $|x(t)| \rightarrow \infty$ v konečném čase nebo pro $t \rightarrow \infty$. Jak naznačuje obr. 1.2 a také obr. 1.1, pro řešení diferenciální rovnice (1.11) s počáteční podmínkou $|x(0)| > 1$ platí, že $|x(t)| \rightarrow \infty$ pro $t \rightarrow \beta_-$, $\beta < \infty$. Metoda separace proměnných poskytuje možnost nalézt analytický tvar řešení.

$$|x(t)| = \sqrt{\frac{1}{1 - e^{2t+C}}}, \quad t < -\frac{C}{2} = \beta, \quad C = \ln \left(1 - \frac{1}{(x(0))^2} \right)$$

Snadno spočteme, že limita $|x(t)|$ v bodě β zleva je ∞ .

Obraťme nyní pozornost na stabilitu rovnovážných stavů. Je dána kvalitativním chováním trajektorií. Stabilitu ekvibrí na přímce lze tedy určit z fázového portréту nebo analyticky z chování funkce $f(x)$. Důsledkem věty 1.17 je následující tvrzení.

Věta 1.18. *Nechť $x^* \in \mathbb{R}$ je rovnovážný stav diferenciální rovnice (1.9). Je-li $f'(x^*) < 0$, pak x^* je asymptoticky stabilní. Je-li $f'(x^*) > 0$, pak x^* je nestabilní.*

Ukažme použití věty 1.18 na rovnici (1.11). Má tři ekvilibria, rovnovážný stav $x = 0$ je asymptoticky stabilní a rovnovážné stavy $x = \pm 1$ jsou nestabilní, jak plyne z fázového portrétu, obr. 1.4. To je v souladu s větou 1.18, protože derivace vektorové pole $f(x) = x^3 - x$ rovnice (1.11) je $f'(x) = 3x^2 - 1$ a $f'(0) = -1$ a $f'(\pm 1) = 2$.

Má-li rovnice (1.9) jeden rovnovážný stav, pak z geometrického pohledu existují čtyři kvalitativně různé fázové portréty na přímce, které jsou znázorněny na obr. 1.5. Podle předchozích definic je rovnovážný stav x_1 atrak-



Obr. 1.5. Čtyři kvalitativně různé fázové portréty.

tor (funkce f v bodě x_1 klesá) a ostatní rovnovážné stavy jsou nestabilní. Rovnovážný stav x_4 se nazývá *repelor* (funkce f v bodě x_4 roste). Derivace funkce f v bodě x_2 , resp. x_3 je nulová, funkce f má v bodě x_2 lokální minimum a v bodě x_3 lokální maximum.

Určeme charakter rovnovážných stavů diferenciální rovnice

$$x' = x^4 - x^2. \quad (1.12)$$

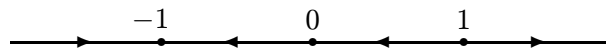
Vektorové pole rovnice $f(x) = x^4 - x^2$ je spojitě diferencovatelné na \mathbb{R} , tedy diferenciální rovnice (1.12) má pro každou počáteční podmínku (1.10) právě jedno řešení. Rovnovážné stavy jsou kořeny rovnice $x^4 - x^2 = 0$, tj. $x = 0$ a

$x = \pm 1$. Derivace funkce $f(x)$ je $f'(x) = 4x^3 - 2x$, v rovnovážných stavech nabývá hodnot $f'(1) = 2$, rovnovážný stav $x = 1$ je repelor, $f'(-1) = -2$, rovnovážný stav $x = -1$ je atraktor a $f'(0) = 0$. Věta 1.18 se takovým případem nezabývá.

Zkoumejme proto vlastnosti integrálních křivek v okolí stacionárního řešení $x(t) \equiv 0$. Funkce f je záporná v prstencovém okolí bodu 0. To znamená, že i směrnice tečen ke grafu řešení v bodech (t, x) , $x \in \mathcal{P}(0)$ jsou záporné. Je-li počáteční stav $x_0 \in \mathcal{P}^+(0)$, integrální křivka se s rostoucím t neomezeně přibližuje k ose t (graf stacionárního řešení $x(t) \equiv 0$) a je-li $x_0 \in \mathcal{P}^-(0)$, integrální křivka se od přímky $x = 0$ vzdaluje. Nula je nestabilní ekvilibrium.

Nakresleme fázový portrét rovnice (1.12). Všechny potřebné informace k jeho nakreslení (viz poznámka 1.16) obsahuje následující tabulka:

x	$(-\infty, -1)$	$(-1, 0)$	$(0, 1)$	$(1, +\infty)$
$x^2(x^2 - 1)$	> 0	< 0	< 0	> 0



Obr. 1.6. Fázový portrét rovnice $x' = x^4 - x^2$.

Z fázového portréту, obr. 1.6, snadno vyčteme, že $x = 0$ je nestabilní rovnovážný stav.

1.5 Závislost fázového portrétu na parametru

Populační dynamika jednoho druhu organismů bude, jak již bylo řečeno, modelována jednou autonomní diferenciální rovnicí. Vývoj populace závisí na tzv. biotických a abiotických faktorech³, proto také tato diferenciální rovnice musí záviset na jednom nebo více parametrech.

Studujme pro začátek fázové portréty autonomní diferenciální rovnice závislé na *jednom* parametru $a \in \mathbb{R}$, tj. rovnici tvaru

$$x' = f(x, a), \tag{1.13}$$

kde $f \in C^2(\mathbb{R}^2)$. Symbolem $C^2(\mathbb{R}^2)$ značíme množinu všech funkcí, které mají na \mathbb{R}^2 spojitě parciální derivace prvního a druhého řádu. Pro každou hodnotu parametru a a počáteční podmínku $x(0) = x_0$ existuje právě

³Biotické faktory jsou složky živé přírody působící na jiné organismy v jejich prostředí. Neživá část přírody je označována za abiotické faktory. Rozlišují se abiotické faktory fyzikální (světlo, teplo, vlhkost, tlak atd.) a chemické (minerální a organické mimobuněčné látky).

jedno řešení rovnice (1.13). Z odstavce 1.2 víme, že řešení $\varphi^t(x_0, a)$ je spojitě diferencovatelná funkce nejen proměnných t a x_0 , ale také parametru a . Nyní se zabýváme závislostí fázového portréту na parametru a . Základem fázového portrétu jsou rovnovážné stavy a jejich charakter, ten je odrazem kvalitativního chování trajektorií.

Zkoumejme zmíněnou závislost na konkrétním příkladě. Kolik ekvilibrií v závislosti na reálném parametru a má rovnice

$$x' = x^2 + a \tag{1.14}$$

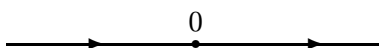
a jaký je jejich charakter?

Počet ekvilibrií odpovídá počtu reálných kořenů rovnice $x^2 + a = 0$. Pro $a > 0$ rovnice nemá žádné řešení. Je-li $a = 0$, pak má jedno řešení $x = 0$ a v případě, že $a < 0$, pak má dva kořeny $x = \pm\sqrt{-a}$. Rovnice má tedy dva nebo jeden nebo žádný rovnovážný stav.

Charakter těchto rovnovážných stavů poznáme jako již několikrát z chování derivace funkce $f(x, a)$, viz věta 1.18. Derivace funkce f podle x , $f'(x, a) = 2x$, má v rovnovážných stavech hodnoty:

- $f'(0, 0) = 0$,
- $f'(\sqrt{-a}, a) = 2\sqrt{-a}$, $a < 0$, tj. $x = \sqrt{-a}$ je repelér,
- $f'(-\sqrt{-a}, a) = -2\sqrt{-a}$, $a < 0$ tj. $x = -\sqrt{-a}$ je atraktor.

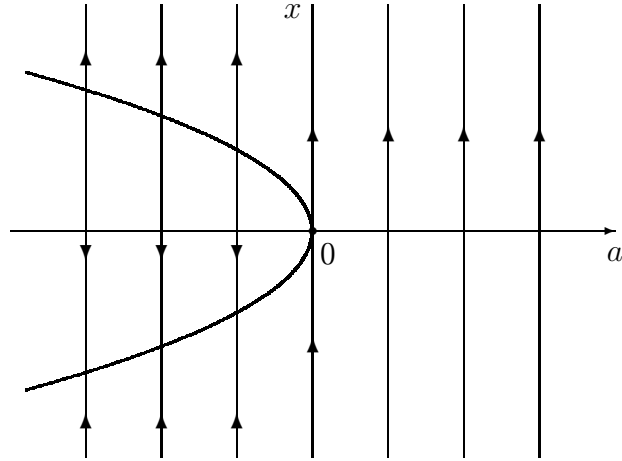
Charakter ekvilibria $x = 0$ určíme z chování funkce $f(x, 0) = x^2$. Funkce má v bodě $x = 0$ lokální minimum $f(0, 0) = 0$. V následujícím obrázku je zakreslen příslušný fázový portrét. Nulový rovnovážný stav je tedy nestabilní.



Poznámka. Derivaci funkce $f(x, a)$ podle proměnné x značíme $f'(x, a)$.

Počet a charakter rovnovážných stavů lze v závislosti na parametru a graficky interpretovat *bifurkačním diagramem*. Nakresleme bifurkační diagram rovnice (1.14). Na horizontální osu vyneseme hodnoty parametru a a nad ně odpovídající fázový portrét, obr. 1.7. Křivka, která v diagramu vznikne, je dána rovnicí $x^2 + a = 0$ (obecně $f(x, a) = 0$), její body jsou ekvilibria pro daný parametr a . Ekvilibria ležící v horní polorovině jsou nestabilní, ekvilibria v dolní polorovině jsou stabilní.

Hodnota parametru $a = 0$ má v tomto případě zvláštní význam. Nazývá se *bifurkační hodnota* parametru a . Totiž v okamžiku, kdy $a = 0$, dochází ke změně dynamického (kvalitativního) chování trajektorií rovnice (1.14), k tzv. *bifurkaci*. Pro $a < 0$ má rovnice (1.14) dvě ekvilibria a pro



Obr. 1.7. Bifurkační diagram rovnice $x' = x^2 + a$.

$a > 0$ žádné. Tento typ bifurkace se nazývá *bifurkace sedlo-uzel* (*fold or saddle-node bifurcation*).

Jaké nutné podmínky musí splňovat rovnice (1.13), aby nastala bifurkace?

Označme x^* rovnovážný stav rovnice (1.13) pro hodnotu parametru a_0 , tedy platí $f(x^*, a_0) = 0$. Je-li $f'(x^*, a_0) \neq 0$, pak rovnice $f(x, a) = 0$ definuje na okolí bodu (x^*, a_0) implicitně spojitě diferencovatelnou funkci proměnné a , tj. existuje $\varepsilon > 0$ a $\delta > 0$ tak, že pro každé $a \in (a_0 - \delta, a_0 + \delta)$ existuje právě jedno $x \in (x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$ tak, že $f(x, a) = 0$. Označíme-li toto $x = \varphi(a)$, je funkce φ spojitě diferencovatelná na $(x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$. Počet i charakter ekvilibríí na intervalu $(a_0 - \delta, a_0 + \delta)$ se nemění. Body bifurkace jsou pak některé z hodnot parametru a , pro něž v odpovídajícím ekvilibriu x^* předpoklady věty o implicitní funkci nejsou splněny, tj.

$$f'(x^*, a_0) = 0.$$

V dalším textu se budeme zabývat dvěma typickými příklady bifurkace.

Definice 1.19. Říkáme, že v bifurkační hodnotě a_0 nastala *bifurkace sedlo-uzel* rovnovážných stavů rovnice (1.13), jestliže rovnice $f(x, a) = 0$ zadává na okolí bodu (x^*, a_0) funkci $a(x)$, která má v bodě x^* lokální extrém a platí $a(x^*) = a_0$.

Poznámka. Na obrázku 1.7 je vidět, že pro $a < 0$ má rovnice (1.14) nestabilní ekvilibrum a asymptoticky stabilní ekvilibrum, která pro $a = 0$ splynou. Název „bifurkace sedlo-uzel“ plyne z analogické situace ve dvou-rozměrném případě, kdy je nestabilním ekvilibríem sedlo a asymptoticky stabilním ekvilibríem uzel.

Předpokládejme, že jsou v bodě (x^*, a_0) splněny nutné podmínky pro bifurkaci, tj. $f(x^*, a_0) = 0$ a $f'(x^*, a_0) = 0$. Jaké další vlastnosti musí

mít funkce $f(x, a)$, aby nastala bifurkace sedlo-uzel? Z věty o implicitní funkci víme, že na okolí bodu (x^*, a_0) existuje dvakrát spojitě diferencovatelná funkce $a(x)$ na intervalu $(x^* - \delta, x^* + \delta)$, $\delta > 0$ a $a(x^*) = a_0$, je-li $\frac{\partial f}{\partial a}(x^*, a_0) \neq 0$. Protože je $f(x, a(x)) = 0$, jsou $x \in (x^* - \delta, x^* + \delta)$ ekvilibria rovnice (1.13) pro hodnotu parametru $a(x)$.

Postačující podmínky proto, aby funkce $a(x)$ měla v bodě x^* lokální extrém, jsou $a'(x^*) = 0$ a $a''(x^*) \neq 0$. Podle věty o derivování složené funkce je

$$a'(x^*) = -\frac{f'(x^*, a_0)}{\frac{\partial f}{\partial a}(x^*, a_0)}. \quad (1.15)$$

Protože předpokládáme, že $f'(x^*, a_0) = 0$, je také $a'(x^*) = 0$. Vypočteme-li za této podmínky druhou derivaci funkce $a(x)$, dostaneme

$$a''(x^*) = -\frac{f''(x^*, a_0)}{\frac{\partial f}{\partial a}(x^*, a_0)}. \quad (1.16)$$

Tedy $a''(x^*) \neq 0$ právě tehdy, když je $f''(x^*, a_0) \neq 0$. Formulujeme závěry v následující větě.

Věta 1.20. *Nechť pro vektorové pole $f(x, a)$ diferenciální rovnice (1.13) platí, že*

$$\begin{aligned} (i) \quad & f(x^*, a_0) = 0, & (iii) \quad & f''(x^*, a_0) \neq 0, \\ (ii) \quad & f'(x^*, a_0) = 0, & (iv) \quad & \frac{\partial f}{\partial a}(x^*, a_0) \neq 0. \end{aligned}$$

Potom pro hodnotu parametru $a = a_0$ nastane bifurkace rovnovážných stavů typu sedlo-uzel.

Vraťme se k rovnici (1.14) a ověřme předpoklady věty 1.20 pro funkci $f(x, a) = x^2 + a$. V bodě $(0, 0)$ je $f(0, 0) = 0$. Již jsme spočetli, že $f'(x, a) = 2x$ a $f'(0, 0) = 0$. Dále je $f''(0, 0) = 2 \neq 0$ a $\frac{\partial f}{\partial a}(0, 0) = 1 \neq 0$. Ze vztahů (1.15) a (1.16) plyne, že $a'(0) = 0$ a $a''(0) = -2$. Rovnice $x^2 + a = 0$ v okolí bodu $(0, 0)$ implicitně definuje funkci $a(x)$, která má v bodě $x = 0$ lokální maximum. Zřejmě $a(x) = -x^2$.

Vyšetřeme nyní v závislosti na reálném parametru a kolik rovnovážných stavů má rovnice

$$x' = ax - x^2 \quad (1.17)$$

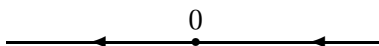
a jaký je jejich charakter.

Rovnovážený stav je nulový bod polynomu $f(x, a) = ax - x^2 = x(a - x)$. Pro $a \neq 0$ má rovnice (1.17) dvě ekvilibria $x = 0$ a $x = a$ a pro $a = 0$ jedno $x = 0$. Stabilitu rovnovážných stavů určíme z vlastností derivace $f'(x, a) = a - 2x$, viz věta 1.18. Je-li

- $a > 0$, je $f'(0, a) = a$ a $f'(a, a) = -a$, tj. $x = 0$ je repelér a $x = a$ je atraktor,

- $a < 0$, je $f'(0, a) = a$ a $f'(a, a) = -a$, tj. $x = 0$ je atraktor a $x = a$ je repelér,
- $a = 0$, je $f'(0, 0) = 0$.

Pro $a = 0$ je $f(x, 0) = -x^2$. Této funkci odpovídá fázový portrét, který je zakreslen v následujícím obrázku. Rovnovážný stav $x = 0$ je nestabilní.

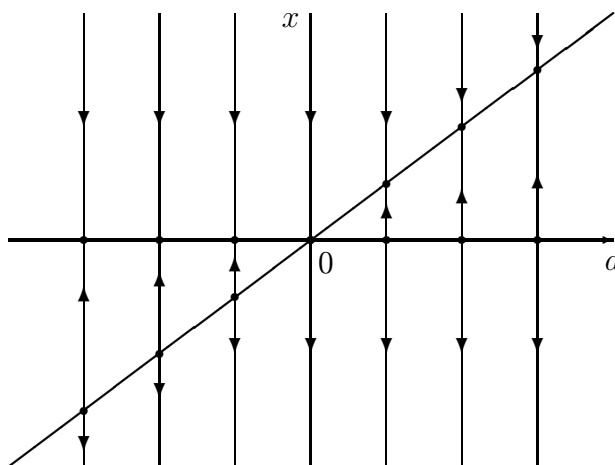


Splňuje funkce $f(x, a) = ax - x^2$ předpoklady věty 1.20? V bodě $(0, 0)$ je $f(0, 0) = 0$ a $f'(0, 0) = 0$. Spočtěme $f''(x, a) = -2$ a $\frac{\partial f}{\partial a}(x, a) = x$, tedy $f''(0, 0) = -2 \neq 0$, ale $\frac{\partial f}{\partial a}(0, 0) = 0$. V bodě $(0, 0)$ jsou splněny nutné podmínky pro bifurkaci, ale nejsou splněny postačující podmínky pro bifurkaci ekvilibrií typu sedlo-uzel.

K bifurkaci sedlo-uzel nedochází, protože funkce $a(x)$ určená rovnicí $ax - x^2 = 0$ je definovaná pro $x \neq 0$ jako $a(x) = x$. Tuto funkci lze spojitě dodefinovat hodnotou $a(0) = 0$, nicméně funkce a nemá v $x = 0$ extrém.

Nakresleme bifurkační diagram rovnice (1.17). Křivky rovnovážných stavů jsou dány rovnicemi $x = 0$ a $x = a$. Pro $a = 0$ se přímky rovnovážných stavů protnou a charakter ekvilibrií se na jednotlivých přímkách zamění, viz obr. 1.8. Ekvilibria $x = 0$ ležící v levé polorovině jsou stabilní, v pravé polorovině jsou ekvilibria $x = 0$ nestabilní. Ekvilibria $x = a$, $a < 0$ jsou nestabilní a pro $a > 0$ jsou ekvilibria $x = a$ stabilní.

Hodnota parametru $a = 0$ se opět nazývá *bifurkační hodnota*, protože se pro tuto hodnotu mění charakter ekvilibria $x = 0$ (počet rovnovážných stavů je pro $a \neq 0$ stejný). Tento typ bifurkace se nazývá *transkritická*.



Obr. 1.8. Bifurkační diagram rovnice $x' = ax - x^2$.

Definice 1.21. Říkáme, že v bifurkační hodnotě a_0 nastala *transkritická bifurkace* rovnovážných stavů rovnice (1.13), jestliže rovnici $f(x, a) = 0$ lze převést na součinnový tvar $(x - x^*)g(x, a) = 0$ a rovnice $g(x, a) = 0$ zadává na okolí bodu (x^*, a_0) spojitě diferencovatelnou funkci $x(a)$, která má nenulovou derivaci v bodě a_0 a platí $x(a_0) = x^*$.

Nechť jsou v bodě (x^*, a_0) splněny nutné podmínky pro bifurkaci, tj. platí $f(x^*, a_0) = 0$ a $f'(x^*, a_0) = 0$. Odvodíme stejně jako pro bifurkaci sedlo-uzel postačující podmínky pro její existenci. Předpokládejme, že $f(x^*, a) = 0$ na nějakém okolí $\mathcal{U}(a_0)$ bodu a_0 .

Za předchozích požadavků nelze na rovnici $f(x, a) = 0$ aplikovat větu o implicitní funkci. Můžeme však funkci $f(x, a)$ na okolí bodu (x^*, a_0) zapsat ve tvaru

$$f(x, a) = (x - x^*)g(x, a),$$

kde

$$g(x, a) = \begin{cases} \frac{f(x, a)}{x - x^*} & \text{pro } x \neq x^* \\ f'(x^*, a) & \text{pro } x = x^* \end{cases}.$$

Funkci g jsme v bodě $x = x^*$ ($a \in \mathcal{U}(a_0)$) dodefinovali spojitě limitou

$$\lim_{x \rightarrow x^*} \frac{f(x, a)}{x - x^*} = \lim_{x \rightarrow x^*} \frac{f(x, a) - f(x^*, a)}{x - x^*} = f'(x^*, a).$$

Zřejmě platí $g(x^*, a_0) = f'(x^*, a_0) = 0$ a

$$g'(x^*, a_0) = \lim_{x \rightarrow x^*} \frac{g(x, a_0) - g(x^*, a_0)}{x - x^*} = \lim_{x \rightarrow x^*} \frac{f(x, a_0)}{(x - x^*)^2} = \frac{1}{2}f''(x^*, a_0).$$

Poslední rovnost získáme například opakovaným použitím l'Hospitalova pravidla. Na funkci $g(x, a)$ v okolí bodu (x^*, a_0) aplikujeme větu o implicitní funkci. Je-li $g(x^*, a_0) = 0$ a $g'(x^*, a_0) \neq 0$ (a to je právě tehdy, když $f''(x^*, a_0) \neq 0$), pak existuje $\delta > 0$ tak, že rovnice $g(x, a) = 0$ definuje v okolí bodu (x^*, a_0) spojitě diferencovatelnou funkci $x(a)$ na $\mathcal{U}(a_0, \delta)$. Pro derivaci funkce $x(a)$ v bodě a_0 platí vzorec

$$x'(a_0) = -\frac{\frac{\partial g}{\partial a}(x^*, a_0)}{g'(x^*, a_0)},$$

kde

$$\begin{aligned} \frac{\partial g}{\partial a}(x^*, a_0) &= \lim_{a \rightarrow a_0} \frac{g(x^*, a) - g(x^*, a_0)}{a - a_0} = \lim_{a \rightarrow a_0} \frac{f'(x^*, a) - f'(x^*, a_0)}{a - a_0} \\ &= \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial a}(x^*, a_0). \end{aligned}$$

Tedy $x'(a_0) \neq 0$ právě, když $\frac{\partial g}{\partial a}(x^*, a_0) \neq 0$, tj. $\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial a}(x^*, a_0) \neq 0$.

Pro transkritickou bifurkaci jsme tak našli tyto podmínky:

Věta 1.22. *Nechť pro vektorové pole $f(x, a)$ diferenciální rovnice (1.13) platí, že*

$$(i) \quad f(x^*, a) = 0 \quad \text{pro } a \in \mathcal{U}(a_0), \quad (iii) \quad f''(x^*, a_0) \neq 0,$$

$$(ii) \quad f'(x^*, a_0) = 0, \quad (iv) \quad \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial a}(x^*, a_0) \neq 0.$$

Potom pro hodnotu parametru $a = a_0$ nastane transkritická bifurkace rovnovážných stavů.

Ověřme předpoklady věty 1.22 pro rovnici (1.17) v bodě $(0, 0)$. Funkce $f(x, a) = ax - x^2$ nabývá nulové hodnoty pro každou dvojici $(0, a)$. Její derivace podle x jsou $f'(x, a) = a - 2x$ a $f''(x, a) = -2$, tedy $f'(0, 0) = 0$ a $f''(0, 0) = -2 \neq 0$. Nakonec spočtěme: $\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial a}(x, a) = 1 \neq 0$.

2 Populační dynamika jednoho druhu

V populační ekologii se stále více uplatňují matematické modely, které napomáhají porozumět dynamickým procesům studovaného systému (populace, společenstvo) a kromě toho napovídají, jak se systém bude vyvíjet v závislosti na změně faktorů řídících jeho dynamiku. Populaci můžeme charakterizovat jako skupinu jedinců (živočichů, rostlin, buněk atd.) daného druhu, mezi kterými je pravděpodobnost vzájemného křížení větší než pravděpodobnost křížení s členy jiných skupin (populací), viz [4]. Tato definice je užívána v genetice. V populační ekologii charakterizujeme populaci jako skupinu jedinců (živočichů či rostlin) daného druhu, které žijí na určitém území. Pojem populace je abstraktnější než pojem jedinec, populace však v přírodě reálně existují. Proto populaci necharakterizujeme vlastnostmi jedinců, ale výhradně vlastnostmi skupin tzv. *populačními parametry*, mezi které patří hustota, natalita, mortalita, imigrace, emigrace, věková skladba, genetická skladba, disperze⁴, biotický potenciál a forma růstu.

Modely uvedené v odstavcích 2.2, 2.3, 2.4 a 2.6 jsou popsány diferenciálními rovnicemi, jejichž řešení lze vyjádřit pomocí konečného počtu algebraických operací a elementárních funkcí, použijí-li se elementární metody, které matematici znali již v 18. století. Naším cílem je modernější technika 20. století. Modely studujeme pomocí geometrických a dynamických nástrojů, které poskytují relevantní informace o chování řešení a to často rychleji než zkoumání analytického tvaru řešení.

2.1 Králičí úloha

S nadsázkou můžeme říci, že modelování populační dynamiky začíná rokem 1202, kdy **Leonardo Pisánský**, zvaný Fibonacci (asi 1170–1250) napsal knihu *Liber Abaci*. Shrnul v ní aritmetické a algebraické znalosti, které nashromáždil na svých cestách. Spíše než abstraktní teorií se zabýval praktickými aplikacemi. Ve třetí části této knihy uvádí známou úlohu o králících. Růst králičí populace vystihl následujícím příkladem.

Jistý muž má pár králíků ve výběhu uzavřeném ze všech stran plotem. Kolik párů králíků tento pár vyprodukuje za rok, pokud předpokládáme, že ve věku jeden měsíc přivede na svět nový pár a za další měsíc další pár? Narozené páry se rozmnožují stejným způsobem. Každý pár se rozmnoží právě dvakrát a žádný králík po celou dobu nezahyne.

Označme N_k počet párů králíků, které přibudou na konci k -tého měsíce. Čas k měříme v měsících, $k \in \mathbb{N}_0$. První pár se narodí na konci období $k = 0$ a dospěje do reprodukčního období na konci prvního měsíce, kdy zplodí jeden pár. Tedy $N_0 = 1$, $N_1 = 1$. Fibonacciho úloha říká, že králičí pár se rozmnoží na konci 1. a 2. měsíce jeho věku a že poté skončí jejich reprodukční období. Počet narozených párů na konci k -tého měsíce tak závisí na počtu narozených párů před měsícem a před dvěma měsíci, tj.

⁴Disperze: rozmístění jedinců jedné populace na ploše nebo v prostoru.

na párech starých 1 a 2 měsíce. Přírůstek párů v dalších měsících popisuje lineární diferenční rovnice

$$N_k = N_{k-1} + N_{k-2}, \quad k = 2, 3, \dots \quad (2.1)$$

Z rekurentní formule (2.1) dostaneme další členy posloupnosti $\{N_k\}$, tj. $N_2 = N_1 + N_0 = 2$, $N_3 = N_2 + N_1 = 3$, $N_4 = N_3 + N_2 = 5$, \dots . Tato posloupnost se nazývá *Fibonacciho posloupnost* a její členy *Fibonacciho čísla*⁵. Zdůrazněme, že rovnice (2.1) popisuje růst populace, který závisí na věkové struktuře.

Řešení rovnice (2.1) hledáme ve tvaru $N_k = \lambda^k$. Po dosazení do (2.1) a zřejmé úpravě dostaneme

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \pm \frac{\sqrt{5}}{2}.$$

Pro k -tý člen Fibonacciho posloupnosti máme formuli

$$N_k = C_1 \lambda_1^k + C_2 \lambda_2^k, \quad (2.2)$$

kde konstanty $C_1, C_2 \in \mathbb{R}$ jsou řešením soustavy

$$\begin{aligned} 1 &= C_1 + C_2 \\ 1 &= C_1 \lambda_1 + C_2 \lambda_2. \end{aligned} \quad (2.3)$$

Soustava (2.3) plyne ze vzorce (2.2) a z hodnot prvních dvou členů posloupnosti, $N_0 = 1$ a $N_1 = 1$. Snadno ukážeme, že

$$C_1 = \frac{1 - \lambda_2}{\lambda_1 - \lambda_2} = \frac{1 + \sqrt{5}}{2\sqrt{5}} \quad \text{a} \quad C_2 = \frac{\lambda_1 - 1}{\lambda_1 - \lambda_2} = \frac{\sqrt{5} - 1}{2\sqrt{5}}.$$

Pro přírůstek párů v jednotlivých měsících jsme našli formuli

$$N_k = \frac{1 + \sqrt{5}}{2\sqrt{5}} \left(\frac{1}{2} + \frac{\sqrt{5}}{2} \right)^k + \frac{\sqrt{5} - 1}{2\sqrt{5}} \left(\frac{1}{2} - \frac{\sqrt{5}}{2} \right)^k. \quad (2.4)$$

Na závěr spočtíme, kolik párů králíků vyprodukuje k 31. prosinci jeden pár králíků, který se narodí 1. ledna. Výsledný počet je součtem přírůstků v jednotlivých měsících jednoho roku, tedy

$$\sum_{k=1}^{12} N_k = 1 + 2 + 3 + 5 + 8 + 13 + 21 + 34 + 55 + 89 + 144 + 233 = 608.$$

Rodičovský pár dá vzniknout za 1 rok 608 králičím párům. Reálná situace je samozřejmě mnohem složitější. Fibonacciho model je pouze hypotetický. Zajímavé je, že již ve 13. století můžeme pozorovat snahu o modelování populační dynamiky.

⁵Francouzskému matematikovi **Édouardu Lucasovi** (1842–1891) vděčíme za název *Fibonacciho posloupnosti*. Lucas našel předpis pro n -tý člen této posloupnosti.

Limita podílu dvou po sobě jdoucích členů Fibonacciho posloupnosti je

$$\begin{aligned} \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{N_k}{N_{k-1}} &= \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{C_1 \lambda_1^k + C_2 \lambda_2^k}{C_1 \lambda_1^{k-1} + C_2 \lambda_2^{k-1}} = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{\lambda_1 + \frac{C_2}{C_1} \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^{k-1}}{1 + \frac{C_2}{C_1} \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^{k-1}} = \\ &= \lambda_1 = \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{5}}{2}, \end{aligned}$$

protože $|\frac{\lambda_2}{\lambda_1}| < 1$. Fibonacciho posloupnost pro velká k roste téměř geometricky s kvocientem λ_1 (s poměrem zlatého řezu).

Poznámka. Úlohu o králících jsme zařadili na začátek této kapitoly jako historickou zajímavost. Jak dále vyplyne, naším cílem jsou spojitě populační modely. To je důvod, proč v práci nejsou uvedeny bližší informace o diferenčních rovnicích.

2.2 Malthusův model

Britský ekonom **Thomas Robert Malthus** (1766–1834) ve slavné eseji *An Essay on the Principal of Population* (1798) poprvé matematicky modeloval růst reálné populace. Povšiml si, že rychlost růstu populace je často přímo úměrná počtu jedinců dané populace. Označme $N(t)$ velikost populace jistého druhu v čase t . Jednotka této veličiny může být například počet miliónů jedinců, kilogramy sušiny (suchá hmota organismů), tuny biomasy (živá hmota), desítky jedinců na cm^2 .

Poznámka. Proč milióny jedinců? Budeme se zabývat *spojitým* modelem růstu populace, což znamená, že funkce $N(t)$ označující velikost populace v čase t bude nabývat nezáporných reálných hodnot, tedy ne nutně jen celočíselných. To však odporuje skutečnosti, že jedinec je základní jednotka populace a nelze ho dělit. Vzhledem k tomu by funkce $N(t)$ měla nabývat pouze přirozených hodnot. V přírodě je počet jedinců populace po určité době konstantní a pak skokem vzroste, resp. klesne. Funkce popisující tento průběh by měla derivaci nulovou na otevřených intervalech a v izolovaných bodech pak derivaci rovnou nekonečnu⁶. Spojitý model je pouze přiblížením skutečného stavu. Při velkém počtu jedinců populace (milióny) jej však velmi přesně vystihuje. V tomto případě je totiž rozdíl mezi hodnotou $N(t)$ a nejbližším celým číslem zanedbatelně malý vzhledem k $N(t)$.

Označme symbolem ΔN změnu velikosti populace za dobu τ , (tj. $\Delta N = N(t + \tau) - N(t)$). Průměrnou rychlost růstu získáme dělením populačního přírůstku uplynulým časem: $\frac{\Delta N}{\tau}$. Pokud bychom chtěli srovnávat populace různé velikosti, musíme průměrnou rychlost růstu přepočítat na jednoho jedince. Dostáváme podíl $\frac{\Delta N}{N(t)\tau}$, který se v populační ekologii

⁶Přesněji řečeno, jedna jednostranná derivace bude nekonečno, resp. minus nekonečno, druhá pak nulová.

nazývá *specifická rychlost růstu* (*intrinsic rate of growth*) a označuje se písmenem r . Pokud populace roste, je $\Delta N > 0$ a také $r > 0$. V případě příznivých podmínek prostředí (tj. prostředí nelimituje růst populace potravou, prostorem, jinými organismy působícími omezujícím způsobem na danou populaci) je r konstanta a je jediným ukazatelem růstové schopnosti této populace. Tedy průměrnou rychlost růstu můžeme zapsat jako součin specifické rychlosti růstu a velikosti populace, tj.

$$\frac{\Delta N}{\tau} = r \cdot N(t). \quad (2.5)$$

Pro velmi malá τ se levá strana rovnosti (2.5) blíží okamžité rychlosti růstu, kterou matematicky vyjadřujeme pomocí derivace funkce N v bodě t . Limitním přechodem pro $\tau \rightarrow 0$ v rovnosti (2.5) dostáváme, že pro každé $t \in (0, +\infty)$ je

$$\dot{N}(t) = rN(t). \quad (2.6)$$

Rychlost růstu populace je přímo úměrná okamžitému počtu jedinců dané populace. Diferenciální rovnice (2.6) se nazývá *Malthusův model*. Jednotka konstanty r je $[r] = [t]^{-1}$. Zopakujme, že je to průměrná rychlost množení přepočtená na jednoho jedince.

Rovnice (2.6) patří do třídy lineárních diferenciálních rovnic s konstantními koeficienty. Pro každou počáteční podmínku

$$N(0) = N_0 \geq 0 \quad (2.7)$$

existuje právě jedno řešení (věta 1.7)

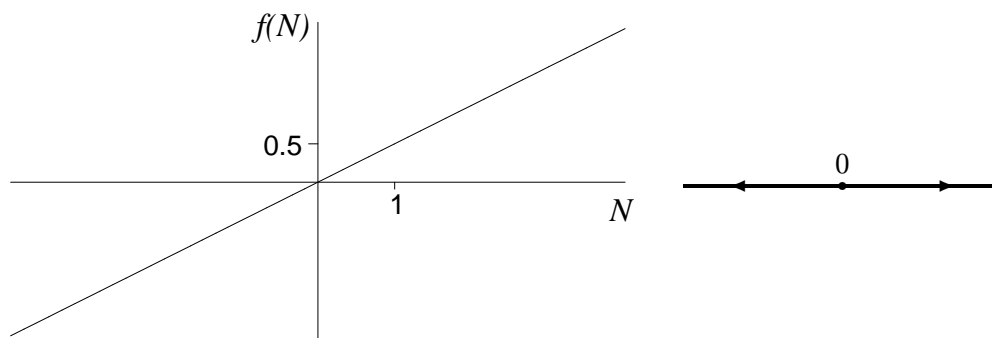
$$N(t) = N_0 e^{rt}, \quad t \in \mathbb{R}.$$

Poznámka 2.1. Z aplikačního hlediska je přirozené definiční obor řešení omezit na interval $(0, \infty)$. Pak čas nula je počátkem sledování vývoje populace. Protože N je množství, jsou za řešení považovány pouze nezáporné funkce a také počáteční stav populace je určen nezápornou hodnotou, podmínka (2.7).

Ač známe analytický tvar řešení, budeme na tomto jednoduchém příkladě ilustrovat metody odstavce 1.4 a určíme kvalitativní vlastnosti řešení přímo z diferenciální rovnice. Označme vektorové pole rovnice (2.6) písmenem f , tj. $f(N) = rN$. Každý rovnovážný stav je kořenem rovnice

$$rN = 0.$$

Zřejmě existuje jeden rovnovážný stav $N = 0$, tj. rovnice (2.6) má jedno stacionární řešení $N(t) \equiv 0$. Z grafu funkce f vyčteme kvalitativní chování integrálních křivek. Průsečík s osou N odpovídá rovnovážnému stavu, viz obr. 2.1. Funkce f je pro $N > 0$ kladná, tj. $\dot{N}(t) > 0$. Všechna řešení kromě stacionárního jsou rostoucí. Protože funkce f v bodě nula roste, je rovnovážný stav $N = 0$ nestabilní.



Obr. 2.1. Graf funkce $f(N) = rN$, $r = 0.5$ a příslušný fázový portrét.

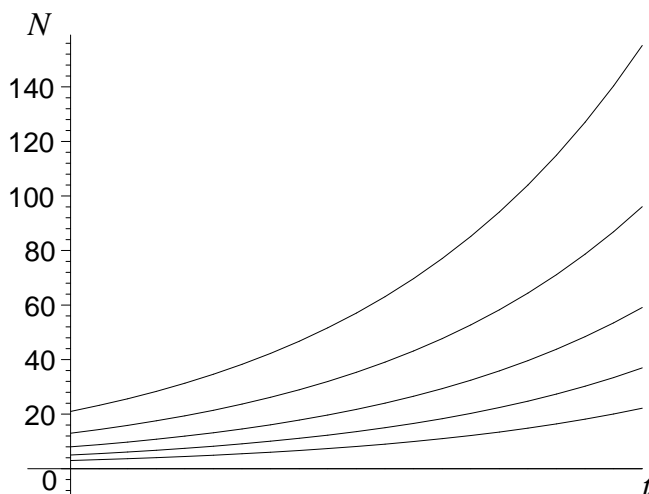
Trajektorie všech řešení kromě stacionárního jsou polopřímky, viz fázový portrét obr. 2.1. Je-li $N_0 > 0$, potom se fázový bod N pohybuje s rostoucím t od rovnovážného stavu do nekonečna.

Poznámka. Při kreslení fázového portréту není poznámka 2.1 brána na zřetel, aby bylo možné s diferenciální rovnicí pracovat podle odstavce 1.4. Jak bylo řečeno, biologický smysl má pouze nezáporná část fázové přímky.

Funkce f a tedy i řešení N jsou hladké funkce a o konvexitě (konkávnosti) řešení lze rozhodnout podle znaménka druhé derivace. Derivujme vztah (2.6) podle t

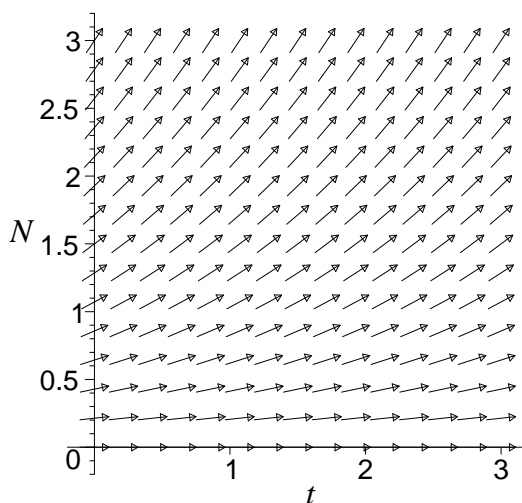
$$\ddot{N} = r\dot{N} = r \cdot rN = f'(N) \cdot f(N).$$

(Tečka značí derivaci podle proměnné t a čárka derivaci podle N .) Víme, že funkce f je kladná a rostoucí pro $N > 0$, tedy funkce $\ddot{N}(t)$ je kladná pro libovolné t . Každé řešení je konvexní. Pro některé počáteční podmínky jsou grafy řešení zakresleny v obr. 2.2, $r = 0.5$.



Obr. 2.2. Integrované křivky pro $N_0 = 3, 5, 8, 13, 21$.

První představu o modelu můžeme získat ze směrového pole rovnice (2.6), viz obr. 2.3. Každý jeho segment určuje tečnu k integrální křivce v daném bodě.



Obr. 2.3. Směrové pole rovnice (2.6) pro $r = 0.5$.

Poznámka 2.2. Výstižně se této formě růstu v populační ekologii říká *exponenciální*. Zvolíme-li konstantu r zápornou, pak Malthusův model nebude modelem růstu, ale exponenciálního vymírání. Konstanta se pak nazývá *specifická rychlost hynutí*. Rovnovážný stav $N = 0$ bude asymptoticky stabilní. Při průchodu parametru r hodnotou nula se mění stabilita ekvilibria $N = 0$.

Poznámka. V přírodě často populace rostou exponenciálně v krátkých časových úsecích, je-li dostatek potravy, nejsou-li stěsnané, chybí-li nepřátelé apod. Za těchto podmínek vykazuje populace jako celek obrovskou rychlost růstu, třebaže každý jedinec se rozmnožuje stejně rychle (rychlostí r). Příkladem může být „vykvétání“ planktonu, vypuknutí nákazy nebo růst bakterií v čerstvých kultivačních médiích. Exponenciální růst neprobíhá dlouho, protože ho brzy zpomalí interakce uvnitř populace nebo odpor vnějšího prostředí. Vyčerpání potravních zdrojů a životního prostoru ukončí neomezený exponenciální růst.

2.3 Verhulstův model

Z dlouhodobějšího hlediska je exponenciální (neomezený) růst v přírodě neudržitelný. V modelech pro reálné populace nemůže být rychlost růstu přepočtená na jedince ($\frac{\dot{N}(t)}{N(t)}$) konstantní. Vývoj populace určitě ovlivňují biotické faktory (např. nemoci, vnitrodruhové soupeření o potravní zdroje), které závisí na hustotě populace, ale také abiotické faktory, jako jsou změny

v počasí, životní prostor, které jsou na hustotě populace nezávislé. Pro jednoduchost předpokládejme, že rychlost růstu populace přepočtená na jednoho jedince, kterou budeme značit $h(N)$, je spojitou diferencovatelnou funkcí proměnné N . Takový model vystihuje rovnice

$$\dot{N} = h(N)N. \quad (2.8)$$

Vzhledem k tomu, že Malthusův model dává dobrou shodu s naměřenými daty pro malá N , požadujeme, aby $h(N) \approx r$, když N je malé. Dále očekáváme, že funkce h je záporná, když N překročí jistou maximální hodnotu. Je-li populace příliš velká, pak chceme, aby rychlost růstu byla záporná a populace se začala zmenšovat. Lineární funkce $h(N) = r - sN$, kde $s \in \mathbb{R}^+$, je nejjednodušší variantou s popsány vlastnostmi. Nelineární diferenciální rovnice

$$\dot{N} = (r - sN)N \quad (2.9)$$

se obvykle nazývá *Verhulstův model*, po belgickém matematikovi **Pierru Francoisovi Verhulstovi** (1804–1849).⁷

Zopakujme z Malthusova modelu: kladná konstanta r vyjadřuje vnitřní schopnost živočicha početně růst za neomezuujících podmínek a nazývá se *specifická rychlost růstu* v idealizovaném prostředí s neomezenými zdroji. Kladnou konstantu s je výhodné pro dobré porozumění modelu psát ve tvaru $s = \frac{r}{K}$, kde K se nazývá *nosná kapacita (únosnost) prostředí (environmental carrying capacity)*. Další zkoumání rovnice ukáže její význam. Udává maximální velikost populace, kterou může dané prostředí pojmout. Proto $[K] = [N]$. Dosadíme v (2.9) za konstantu s podíl $\frac{r}{K}$:

$$\dot{N} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N. \quad (2.10)$$

Člen $\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ je interpretován jako odpor prostředí, který si vytváří populace sama svým růstem, což s sebou přináší zvětšující se pokles potenciální rychlosti množení (členu rN), když se velikost populace blíží k hranici únosnosti prostředí.

Kvalitativní vlastnosti řešení diferenciální rovnice (2.10), přestože umíme najít analytický tvar, vyšetříme geometrickými prostředky přímo z rovnice. I zde má poznámka 2.1 své opodstatnění a také ve všech následujících modelech. Ve fázových portrétech tento fakt nezohledňujeme, jak již bylo řečeno. Rovnici zadává vektorové pole $f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N$. Jeho derivace

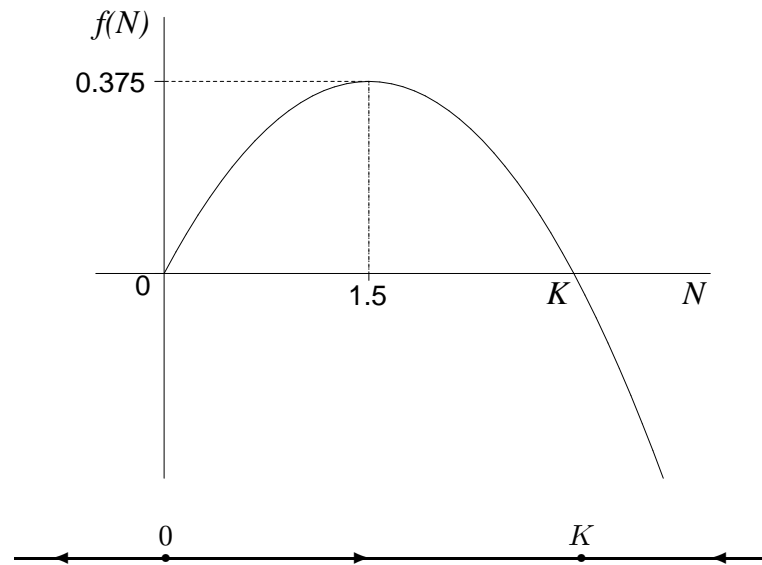
$$f'(N) = r - \frac{2r}{K} N$$

⁷V práci *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*, Correspondence Mathématique et Physique, 10, 113–121, 1838 P. F. Verhulst použil rovnici (2.9) pro lidskou populaci žijící v roce 1838. Jeho model nepřinesl očekávanou shodu s experimentálními daty. Příčinou mohlo být nepřesné sčítání lidu. V další práci *Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population*, Nouveaux Memoires de l'Académie Royale des Sciences at Belles Lettres de Bruxelles, 18,3–38, 1845 prezentuje zcela moderní odvození logistické rovnice. Jeho práce nebyla za jeho života doceněna. Model upoutal více pozornosti až mnohem později.

je spojitá na \mathbb{R} . Podle věty 1.2 existuje pro každou počáteční podmínku (2.7) právě jedno řešení rovnice (2.10). Nejprve najděme její ekvilibria, tj. reálné kořeny kvadratické rovnice

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N = 0.$$

Rovnovážným stavům $N_1 = 0$ a $N_2 = K$ odpovídají stacionární řešení $N(t) = 0$ a $N(t) = K$, $t \in \mathbb{R}$. Pomocí funkce f sestavíme fázový portrét. Jejím grafem je parabola otočená směrem dolů s vrcholem v bodě $\left(\frac{K}{2}, \frac{rK}{4}\right)$, viz obr. 2.4. Parabola protíná osu N v bodech $N_1 = 0$, $N_2 = K$ (ekvi-



Obr. 2.4. Graf funkce $f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N$, $r = 0.5$, $K = 3$.

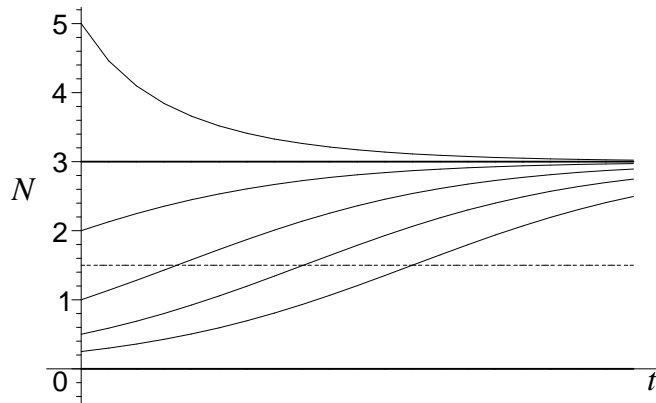
libria rovnice). Funkce f je kladná v intervalu $(0, K)$. Je-li počáteční stav v tomto intervalu, bod fázové přímky se s rostoucím t pohybuje doprava, obr. 2.4. Tedy populace zvětšuje svoji početnost, je-li její počáteční stav N_0 menší než nosná kapacita prostředí. Analogicky, funkce f je záporná pro $N > K$, bod fázové přímky se pohybuje doleva, velikost populace klesá směrem k nosné kapacitě prostředí. Funkce f je rostoucí v bodě nula ($f'(0) = r$) a klesající v bodě K ($f'(K) = -r$). Ekvilibrium $N_1 = 0$ je nestabilní a $N_2 = K$ asymptoticky stabilní, viz věta 1.18.

Řešení, které začíná v počátečním stavu $N_0 \in (0, K)$, je rostoucí. Pro $N_0 > K$ jsou řešení klesající, viz. věta 1.17. Řešení zůstane rostoucí, resp. klesající na definičním oboru, protože z důvodu jednoznačnosti nemůže protnout přímku $N = K$. Tvar integrálních křivek stejně jako v předchozím příkladě určíme z rovnosti

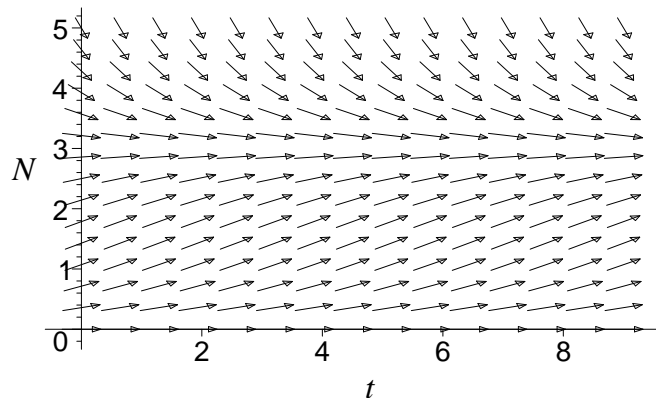
$$\ddot{N} = f'(N) f(N). \quad (2.11)$$

Řešení je konvexní tam, kde je funkce \ddot{N} kladná. To je právě, když znaménka funkcí f' a f jsou stejná. V intervalu $(0, \frac{K}{2})$ funkce $f(N)$ roste a je kladná, klesá a je záporná pro $N > K$. Integrální křivka je v těchto bodech grafem konvexní funkce. Funkce f' a f mají opačná znaménka pro $N \in (\frac{K}{2}, K)$. Řešení je v těchto bodech konkávní.

Pro N kladná blízka nule nabývá funkce f malých kladných hodnot, tj. směrnice tečny ke grafu řešení je blízka nule. Integrální křivka je v těchto bodech plochá. Vzdaluje-li se N od nuly do kladných hodnot, křivka se stává strmější. V bodě $\frac{K}{2}$ směrnice dosáhne svého maxima. Pak začne rychlost růstu (směrnice) klesat. Když se N přiblíží k únosnosti prostředí, křivka se zploští. Integrální křivka má tvar ležatého písmene S. Inflexní bod řešení je průsečík integrální křivky s přímkou $N = \frac{K}{2}$. Je-li $N > K$, pak směrnice je záporná, integrální křivka musí klesat. Charakteristické integrální křivky rovnice (2.10) jsou zobrazeny v obrázku 2.5. Směrové pole, obr. 2.6, je k nim tečné.



Obr. 2.5. Integrální křivky rovnice (2.10), $r = 0.5$, $K = 3$.



Obr. 2.6. Směrové pole rovnice (2.10), $r = 0.5$, $K = 3$.

Protože jsou všechna nezáporná řešení, která splňují počáteční podmínku (2.7), omezená, lze jejich definiční obory prodloužit na interval $\langle 0, \infty \rangle$, viz věta 1.6.

Co znamená, že rovnovážný stav $N_2 = K$ je asymptoticky stabilní? Velikost každé nenulové populace se blíží k hodnotě K pro $t \rightarrow \infty$. Z praktického hlediska se po určité době každá neprázdňá populace ustálí na této hodnotě. (V tomto smyslu používáme slovo ustálí ve zbylé části této kapitoly.) Někdy se konstanta K nazývá *saturační konstanta* pro danou populaci.

Analytický tvar nezáporných řešení diferenciální rovnice (2.10), která splňuje počáteční podmínku (2.7), je

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}, \quad t \in \langle 0, \infty \rangle. \quad (2.12)$$

Vzorec (2.12) lze pro $N_0 \neq 0$, $N_0 \neq K$ získat metodou separace proměnných. Tedy

$$\int \frac{K}{(K - N)N} dN = \int r dt \quad \Rightarrow \quad \int \left(\frac{1}{K - N} + \frac{1}{N} \right) dN = rt + C \quad \Rightarrow$$

$$\ln \left| \frac{N(t)}{K - N(t)} \right| = rt + \ln \left| \frac{N_0}{K - N_0} \right|.$$

Označme levou stranu poslední rovnosti $\hat{N}(t)$ a logaritmus na pravé straně \hat{N}_0 . Závislá proměnná \hat{N} je nyní bezrozměrná veličina, pro kterou

$$\hat{N}(t) = rt + \hat{N}_0. \quad (2.13)$$

Integrální křivky přeškálované proměnné \hat{N} jsou přímky.

Poznámka. Verhulst se zmiňuje o rovnici (2.9) jako o modelu *logistického růstu*. Proto je rovnice (2.9), resp. (2.10) nazývána *logistická* a esovitě prohnutý graf jejího řešení *logistická křivka*. V roce 1920 **Raymond Pearl** a **Lowell Reed**⁸ znovu objevili Verhulstův model a prosazovali ho jako „zákon přírody“, [15]. V letech 1920 – 1927 publikovali mnoho dalších prací. Pearl (1930) demonstroval na populaci *Drosophila melanogaster* (ocetmilka) velmi dobrou shodu naměřených dat s tímto modelem. Uspokojivý výsledek ukázal i G. F. Gause (1935) na populacích *Paramecium* (trepka) a *Tribolium* (potemník), [5].

Zatímco lineární diferenciální rovnice (2.6) dává pouze neomezený exponenciální růst, nelineární rovnice (2.10) modeluje růst populace, který je omezený konstantou K . Logistická křivka si zachovává svůj tvar pro libovolné kladné K . Nezáleží tedy na tom, jak velký je nelineární člen v rovnici (2.10), ale podstatná je jeho přítomnost. V biologické literatuře se tato forma růstu označuje jako *sigmoidní* nebo *esovitá*.

⁸On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 6, 275–288, 1920.

Zvolíme-li konstantu r zápornou, pak rovnice (2.10) s počáteční podmínkou $N_0 < K$ je „sigmoidní forma vyhynutí“. Stabilita ekvilibríí se při průchodu parametru r nulou mění. Pro $r < 0$ je ekvilibrum $N_1 = 0$ asymptoticky stabilní a $N_2 = K$ je nestabilní. Populace větší než úmostnost prostředí K neomezeně exponenciálně roste, což je ve sporu s biologickým významem konstanty K . Takový model popisuje vývoj populace, která se v případě vyčerpání zdrojů přizpůsobí jiným, které jsou neomezené, např. kůrovec na Šumavě.

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), zvaný kůrovec, se živí lýkem smrků. Napadá čerstvé polomy, staré nebo jinak oslabené smrky. Tím se uplatňuje jako nepostradatelný faktor při střídání generací. Urychluje totiž odumírání poškozených stromů, které uvolňují v přírodním koloběhu místo mladým jedincům. V případě kalamity v lese se může kůrovec přemnožit a pak dochází také k napadení zdravých stromů.

2.4 Gompertzův model

V roce 1825 **Benjamin Gompertz**⁹ použil v rovnici růstu (2.8) klesající funkci

$$h(N) = r \ln \frac{K}{N},$$

kde r, K jsou kladné konstanty, K je nosná kapacita prostředí. Čím se liší tato funkce od specifické rychlosti růstu Verhulstova modelu? V bodě $N = K$ funkce h sice protíná horizontální osu, ovšem pro malá N není $h(N) \approx r$, ale

$$\lim_{N \rightarrow 0^+} \left(r \ln \frac{K}{N} \right) = \infty.$$

Tuto skutečnost lze interpretovat tak, že malá populace se brání vyhynutí stupňovanou reprodukční aktivitou ($\frac{\dot{N}(t)}{N(t)} \rightarrow \infty$) nebo že několik jedinců z uvažované populace se v novém prostředí začne velmi rychle množit. Proto je tato funkce používána při modelování rakovinného bujení.¹⁰

Diferenciální rovnice, tzv. *Gompertzova rovnice*

$$\dot{N} = rN \ln \frac{K}{N} \tag{2.14}$$

je modelem omezeného růstu. Je zadána vektorovým polem

$$f(N) = rN \ln \frac{K}{N},$$

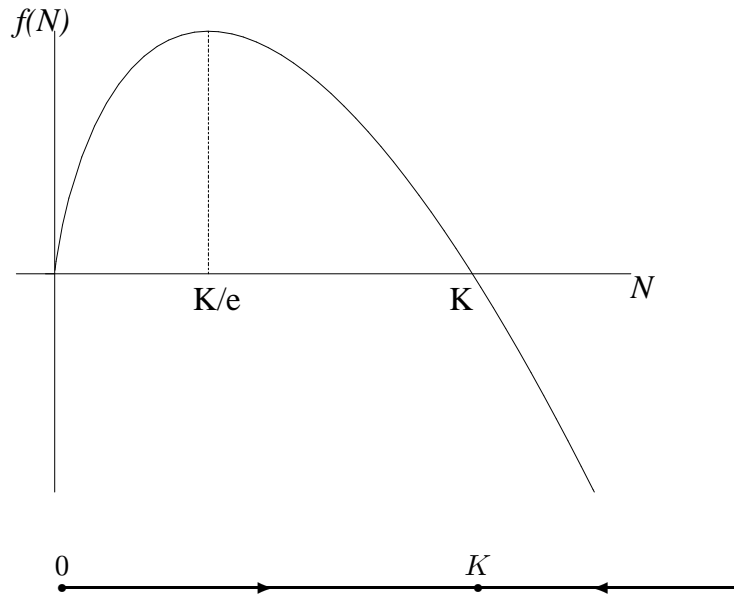
jehož derivace je

$$f'(N) = r \left(\ln \frac{K}{N} - 1 \right).$$

⁹*On the nature of the function expressive of the law of mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies*, Philosophical Transactions of the Royal Society, 27, 513–585, 1825.

¹⁰T. E. Wheldon, *Mathematical Models in Cancer Research*, Adam Hilger, Bristol, 1988.

Pro každou počáteční podmínku $N(0) = N_0 > 0$ má rovnice (2.14) právě jedno řešení (věta 1.2). Kvalitativní vlastnosti těchto řešení vyvodíme z grafu funkce f . Narozdíl od předchozího modelu není funkce f v nule definovaná. Lze ji spojitě dodefinovat, protože $\lim_{N \rightarrow 0^+} f(N) = 0$. Nadále budeme předpokládat, že funkce f je v počátku dodefinovaná nulou.



Obr. 2.7. Graf funkce $f(N) = rN \ln \frac{K}{N}$ a příslušný fázový portrét.

Průsečíky grafu funkce f s osu N jsou $(0, 0)$ a $(K, 0)$. Funkce f roste v intervalu $(0, \frac{K}{e})$ a klesá v $(\frac{K}{e}, \infty)$, obr. 2.7. Je kladná v intervalu $(0, K)$. Body fázové přímky se v tomto intervalu s $t \rightarrow \infty$ pohybují doprava. Populace, jejíž počáteční velikost je menší než K tedy roste. Pro $N > K$ je $f(N) < 0$, body fázové přímky se s $t \rightarrow \infty$ pohybují doleva. Populace větší než nosná kapacita prostředí se zmenšuje. Rovnice (2.14) má jedno asymptoticky stabilní ekvilibrium $N = K$, kterému odpovídá stacionární řešení $N(t) = K, t \in \mathbb{R}$. V tomto modelu se velikost jakékoliv neprázdné populace blíží k nosné kapacitě prostředí.

Každé řešení počáteční úlohy (2.14), (2.7) je omezené. Jeho definiční obor lze prodloužit na interval $\langle 0, \infty \rangle$, viz věta 1.6. Dosud zmíněné vlastnosti řešení Gompertzovy rovnice jsou stejné jako ve Verhulstově modelu.

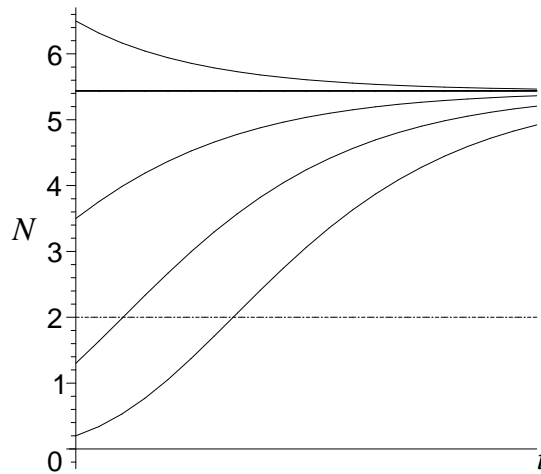
Poznámka 2.3. Vektorové pole $f(N) = rN \ln \frac{K}{N}$ rovnice (2.14) je spojitě diferencovatelné na intervalu $(0, \infty)$. V nule lze funkci f spojitě dodefinovat nulou. Pak $N = 0$ je rovnovážný stav rovnice (2.14). O jeho charakteru nelze z definice 1.12 rozhodnout, protože neexistují řešení rovnice (2.14) vyhovující podmínce $N(0) = N_0 < 0$ (funkce f není pro $N < 0$

definovaná). Pro tyto případy můžeme formulovat novou definici 1.12, kde okolí ekvilibria nahradíme pravým okolím ekvilibria. Protože je $f(N) > 0$ pro $0 < N < K$, tj. fázový bod se rostoucím t pohybuje doprava, je nula nestabilním ekvilibriem.

	$(0, \frac{K}{e})$	$(\frac{K}{e}, K)$	(K, ∞)
f	+	+	-
f'	+	-	-

Tab. 2.1. Znaménka funkčních hodnot $f(N)$ a $f'(N)$.

Z tabulky 2.1 určíme tvar integrálních křivek. Řešení procházející body (\cdot, N) , pro které platí $f'(N)f(N) > 0$, je konvexní, viz vztah (2.11). V pásu $\langle 0, \infty \rangle \times (0, \frac{K}{e})$ a $\langle 0, \infty \rangle \times (K, \infty)$ je nerovnost splněna. Funkce f' a f mají opačná znaménka pro $N \in (\frac{K}{e}, K)$. Řešení je v těchto bodech konkávní, obr. 2.8.



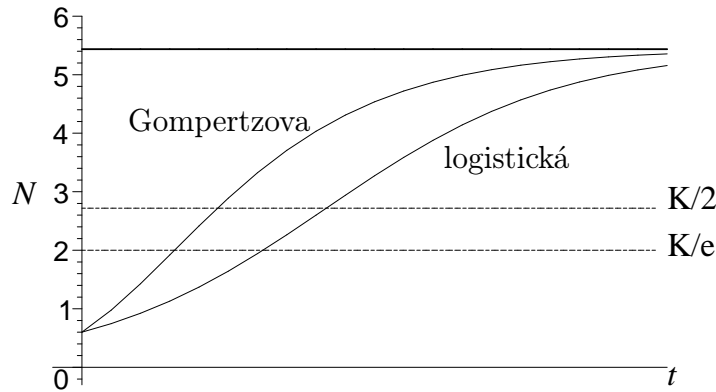
Obr. 2.8. Integrální křivky rovnice (2.14), $r = 0.5$, $K = 2e$.

Řešení splňující počáteční podmínku (2.7), kde $0 < N_0 < \frac{K}{e}$, má inflexní bod $(\cdot, \frac{K}{e})$. Jeho graf se nazývá *Gompertzova křivka*. Je esovitě prohnutá stejně jako logistická křivka. V čem se liší? Ve Verhulstově modelu funkce f nabývá maximum v bodě $\frac{K}{2}$, tedy logistická křivka má inflexní bod $(\cdot, \frac{K}{2})$, obr. 2.5. Gompertzova křivka se blíží k asymptotě $y = K$ rychleji, protože dříve nabude inflexe.

Buď $N \in (0, K)$. Odhadněme derivaci řešení rovnice (2.14).

$$\dot{N} = rN \ln \frac{K}{N} = -rN \ln \frac{N}{K} \geq -rN \left(\frac{N}{K} - 1 \right) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

Tedy pro řešení Verhulstovy a Gompertzovy rovnice, která procházejí bodem $[0, N_0]$ s $N_0 \in (0, K)$, je v bodě $[t, N]$ směrnice tečny Gompertzovy křivky větší než směrnice logistické křivky. Srovnání ukazuje obr. 2.9.



Obr. 2.9. Gompertzova a logistická křivka, $r = 0.5$, $K = 2e$.

Analytický tvar řešení rovnice (2.14), které v čase $t = 0$ nabývá hodnoty $N_0 > 0$, je

$$N(t) = Ke^{-e^{-rt} \ln(\frac{K}{N_0})}.$$

Nosnou kapacitu prostředí K přepíšeme pomocí konstanty $\alpha > 0$ takto: $K = N_0 e^{\frac{\alpha}{r}}$. Pak

$$N(t) = N_0 e^{\frac{\alpha}{r}} e^{-\frac{\alpha}{r} e^{-rt}}.$$

Pro tuto funkci získáme novou diferenciální rovnici

$$\dot{N} = \alpha e^{-rt} N. \quad (2.15)$$

Její vektorové pole závisí na nezávisle proměnné t . Je to *neautonomní rovnice*. V tomto případě specifická rychlost růstu s rostoucím časem exponenciálně klesá.

Poznámka. Gompertz rovnici (2.15) v roce 1825 formuloval jako „zákon snižujícího se přežití“, protože vnitřní schopnost jedince početně růst s časem klesá¹¹. V roce 1932 byla rovnice (2.14) popularizována jako růstový model. V 80. až 90. letech minulého století byla aplikována na růst populace rostlin, na rakovinné bujení a také byla využita v ekologii ryb, [15].

¹¹D. M. Easton, *Gompertz survival kinetics: fall in number alive or growth in number dead*, Theoretical Population Biology, 48, 1–6, 1995.

2.5 Logistický růst s prahovou hodnotou

V předchozích třech modelech jakkoliv malá populace roste a to buď neomezeně (Malthusův model) nebo omezeně (Verhulstův a Gompertzův model). U některých druhů živočichů, ale i rostlin se však populace nezvětší, pokud její velikost nedosáhne určité hladiny. Nazývá se *prahová (kritická) hodnota (threshold)*. Označme ji T a zvolme funkci h v rovnici (2.8) tak, aby nový model zahrnul tento fakt.

Pro malá N požadujeme, aby $h(N) \approx -r$. Populace exponenciálně vymírá (poznámka 2.2). Dále chceme, aby rychlost růstu přepočtená na jedince zůstala záporná až do bodu $N = T$ a v něm změnila znaménko. Předpokládejme navíc, že růst populace je omezený nosnou kapacitou prostředí K . Funkce h by měla v bodě K opět změnit znaménko. Všechny vlastnosti má např. polynom

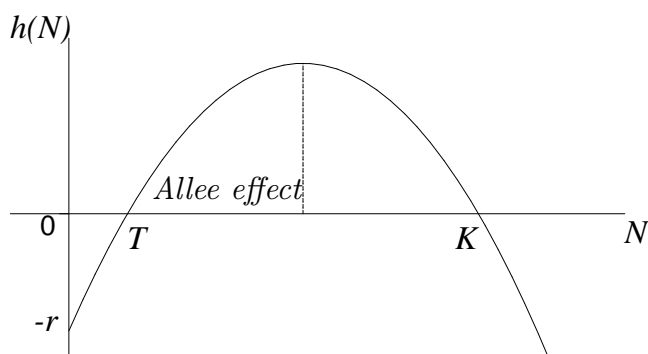
$$h(N) = -r \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

kde $T < K$. Konstanty r, T, K jsou kladné a $[T] = [N]$.

Po dosažení této specifické rychlosti růstu h do (2.8) získáme nelineární diferenciální rovnici tvaru

$$\dot{N} = -r \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right) N. \quad (2.16)$$

Člen $\left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right)$ reguluje exponenciální vymírání. Jaký je jeho vliv na celkovou rychlost změny velikosti populace? Pro $N \in (T, K)$ je záporný, tedy pro tuto N mění znaménko funkce \dot{N} na kladné. Populace s počáteční podmínkou $T < N_0 < K$ nehyne, ale roste. Rychlost $h(N)$ růstu populace přepočtená na jedince není jako ve Verhulstově, resp. Gompertzově modelu klesající funkce proměnné N , v intervalu $(T, \frac{T+K}{2})$ roste. Její graf je na obr. 2.10. Závislost specifické rychlosti růstu h na velikosti populace pro $N \in (T, \frac{T+K}{2})$ je pozitivní. Jedinec profituje z přítomnosti jiných jedinců populace. Tento jev se nazývá *Allee effect*.



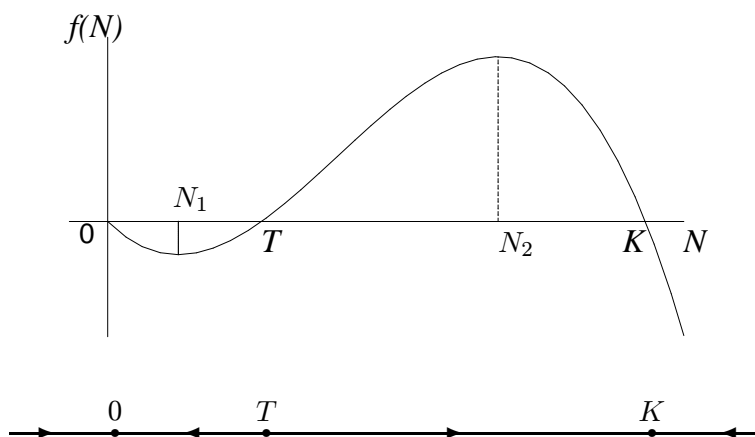
Obr. 2.10. Graf specifické rychlosti růstu $h(N) = -r \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right)$.

Kvalitativní chování modelu s prahovou hodnotou je výsledkem vlastností vektorového pole

$$f(N) = -r \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right) N.$$

Funkce f je polynom třetího stupně. Jeho derivace je na \mathbb{R} spojitá. Pro každou počáteční podmínku (2.7) existuje právě jedno řešení diferenciální rovnice (2.16). Sestavme pro ni fázový portrét, který zachytí chování všech řešení.

Polynom f má tři nulové body: $N_1^* = 0$, $N_2^* = T$ a $N_3^* = K$. Jsou to průsečíky grafu funkce f s osou N , tedy rovnovážné stavy rovnice (2.16). V definici f je koeficient u nejvyšší mocniny N , kterou je N^3 , záporný, tj. $\lim_{N \rightarrow \infty} f(N) = -\infty$. Načrtněme graf funkce f a pomocí něj i příslušný fázový portrét, obr. 2.11.



Obr. 2.11. Graf funkce $f(N) = -r \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right) N$ a fázový portrét.

Polynom je záporný pro $N \in (0, T)$, resp. $N > K$, body fázové přímky se s rostoucím t pohybují doleva, populace vymírá, resp. se přibližuje (zmenšuje svoji velikost) k hodnotě K . V intervalu (T, K) je vektorové pole kladné. Body v této části fázové přímky se s rostoucím t pohybují doprava, populace roste, ale nepřekročí hodnotu K . Rovnovážný stav $N_2^* = T$ je nestabilní, protože funkce f je v tomto bodě rostoucí, viz věta 1.18. Ekvilibria $N_1^* = 0$, $N_3^* = K$ jsou asymptoticky stabilní, v těchto bodech f klesá.

Tvar integrálních křivek určíme podle znaménka funkce f' a f , platí vztah (2.11). Derivace funkce f podle N je

$$f'(N) = -\frac{3rN^2}{TK} + \frac{2r(T+K)N}{TK} - r.$$

Spočtěme kořeny rovnice $f'(N) = 0$:

$$N_{1,2} = \frac{T + K}{3} \mp \frac{\sqrt{(T + K)^2 - 3TK}}{3}.$$

Kořeny $N_{1,2}$ jsou reálné, protože $(T + K)^2 - 3TK = (T - K)^2 + TK$, tj. diskriminat je vždy kladný. Platí $0 < N_1 < N_2$. Vzhledem k tomu, že koeficient u členu N^2 v derivaci $f'(N)$ je záporný, je $f'(N) > 0$ pro $N \in (N_1, N_2)$, tj. funkce $f(N)$ je v tomto intervalu rostoucí, viz obr. 2.11. Pro $0 < N < N_1$ a $N > N_2$ je $f'(N) < 0$. Tabulka 2.2 přehledně shrnuje znaménka funkcí f' a f . Obě mají stejná znaménka v intervalech $(0, N_1)$, (T, N_2) , (K, ∞) . V těchto bodech je řešení diferenciální rovnice (2.16) konvexní. V intervalech (N_1, T) , (N_2, K) mají funkce f a f' opačná znaménka, řešení je konkávní.

	$(0, N_1)$	(N_1, T)	(T, N_2)	(N_2, K)	(K, ∞)
f	–	–	+	+	–
f'	–	+	+	–	–

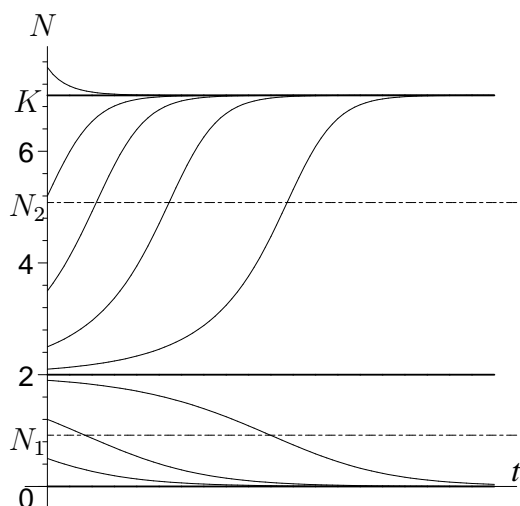
Tab. 2.2. Znaménka funkčních hodnot $f(N)$ a $f'(N)$.

Všechna nezáporná řešení počáteční úlohy (2.16), (2.7) jsou omezená, jejich definiční obor lze prodloužit na interval $\langle 0, \infty \rangle$, viz věta 1.6. Spojíme-li informace, které poskytuje fázový portrét s tabulkou 2.2, pak můžeme popsat jejich chování na intervalu $\langle 0, \infty \rangle$.

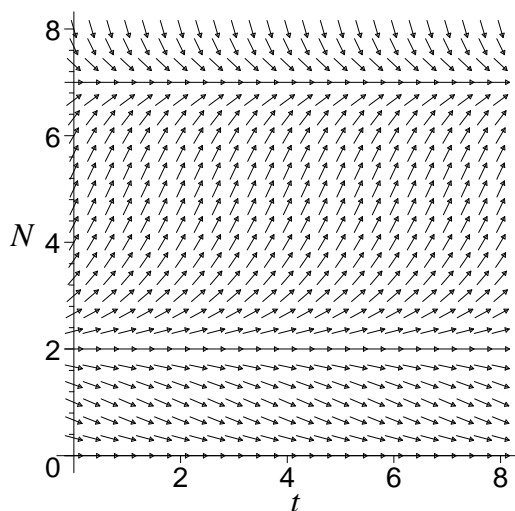
Ekvilibriím odpovídají tři stacionární řešení $N(t) = 0$, $N(t) = T$ a $N(t) = K$, $t \in \mathbb{R}$. Řešení splňující počáteční podmínku $N_0 < T$ jsou klesající a exponenciálně se přibližují k ose t . Je-li $N_0 < N_1$, je řešení konvexní, nemá inflexní bod. Inflexní body jsou průsečíky přímky $N = N_1$, resp. $N = N_2$ a integrálních křivek. Řešení, jejichž grafy leží v pásu $\langle 0, \infty \rangle \times (T, K)$, jsou rostoucí s horizontální asymptotou $N = K$. Je-li $T < N_0 < N_2$, řešení mají inflexní bod. Asymptotu $N = K$ mají také integrální křivky ležící v pásu $\langle 0, \infty \rangle \times (K, \infty)$. Tato řešení jsou klesající a konvexní. Charakteristické integrální křivky rovnice (2.16) jsou nakresleny v obr. 2.12. Směrové pole, které je k nim tečné, je zobrazeno v obrázku 2.13.

Velikost populace konverguje k nosné kapacitě prostředí K vyjma případu, že klesne pod minimální počet T , pak nevyhnutelně dochází k extinkci. Model (2.16) popisuje tedy populační dynamiku s prahovou hodnotou T .

Při průchodu parametru r nulou se stabilita ekvilibrií mění. Rovnovážný stav $N_2^* = T$ je pro $r < 0$ asymptoticky stabilní, zbylá dvě ekvilibria jsou nestabilní. Rovnice (2.16) pak modeluje omezený i neomezený růst.



Obr. 2.12. Integrální křivky rovnice (2.16) pro $r = 1$, $T = 2$, $K = 7$.



Obr. 2.13. Směrové pole rovnice (2.16) pro $r = 1$, $T = 2$, $K = 7$.

Konstanta K by byla prahovou hodnotou pro neomezený růst. Takový model by mohl popisovat populaci již zmíněného lýkožrouta smrkového.

V případě rovnice (2.16) můžeme spočítat pouze implicitní tvar řešení, který je pro vyšetřování kvalitativních vlastností řešení nepohodlný. Chování řešení jsme určili z vlastností vektorového pole. K matematickému modelování reálných situací jsou kvalitativní vlastnosti řešení postačující. Kvantitativní výsledky můžeme získat užitím numerických metod.

Poznámka. Rovnice (2.16) modeluje například populační dynamiku holubů stěhovavých, kteří žili v hojné míře v Americe ještě na konci 19. století.¹² Byli loveni pro sport a pro maso. Jejich počet rapidně poklesl v 80.

¹²Austin, O. L., *Birds of the World*, Golden Press, New York, 1983.

letech 19. století. Ač jich v té době bylo poměrně hodně, jejich hustota však nebyla dostatečná, aby se dokázali úspěšně pářit. Do roku 1914 vymřeli. Z hlediska modelu nastala situace, že v 80. letech lidé přispěli k poklesu počtu holubů stěhovavých pod jejich prahovou hladinu.

2.6 Logistický růst zatížený odchylem

Do přirozeného vývoje populace často zasahují vnější vlivy, např. rybáři, kteří pravidelně loví mořské ryby. Předpokládejme, že rybí populace bez zásahu člověka sleduje logistický růst (rovnice 2.10) a že lidé odebírají daný druh ryb z oceánu konstantní rychlostí ξ nezávisle na velikosti populace. Situaci popisuje diferenciální rovnice

$$\dot{N} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - \xi, \quad (2.17)$$

kde r, K, ξ jsou kladné konstanty.

Význam konstant r a K známe již z předchozích modelů. Jsou dány biologickými faktory a pro daný druh jsou neměnné. Konstanta ξ udává množství ulovených ryb za jednotku času. Její rozměr je $[\xi] = [N][t]^{-1}$. V rovnici vystupuje jako parametr, který můžeme pro danou populaci měnit. Vyšetřeme chování modelu v závislosti na parametru ξ (rychlosti odlovu ryb). Co se stane s populací ryb, bude-li ξ příliš velké?

Kvalitativní vlastnosti řešení vyšetříme přímo z rovnice (2.17). Zadává ji vektorové pole

$$f(N; \xi) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - \xi,$$

jehož derivace podle N je

$$f'(N; \xi) = r - \frac{2r}{K} N.$$

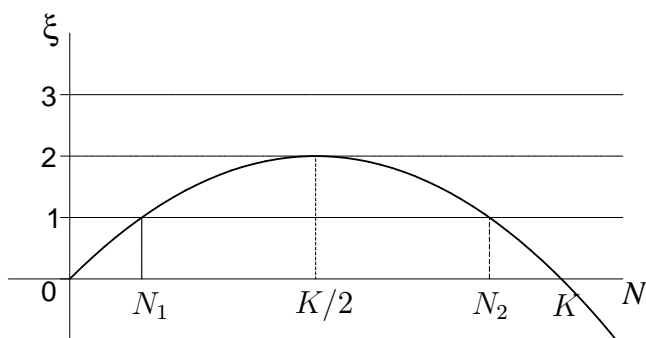
Věta 1.2 říká, že pro každou počáteční podmínku (2.7) existuje právě jedno řešení. Pro ekvilibria je rychlost růstu populace v rovnováze s rychlostí jejího odlovu, tj.

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N = \xi. \quad (2.18)$$

Rovnici (2.18) řešíme graficky. Hledejme průsečíky paraboly s konstantní funkcí $y = \xi$, obr. 2.14. Z obrázku je vidět, že počet průsečíků, tj. počet ekvilibrií závisí na velikosti ξ . Parabola $r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N$ protne osu N v bodech $(0, 0)$ a $(K, 0)$. Její vrchol leží v bodě $\left(\frac{K}{2}, \frac{rK}{4}\right)$. Je-li $\xi < \frac{rK}{4}$, pak má diferenciální rovnice dva rovnovážné stavy $N = N_1, N = N_2$. Pro $\xi = \frac{rK}{4}$ ekvilibria splynou v jedno $N = \frac{K}{2}$ a pro $\xi > \frac{rK}{4}$ rovnice nemá žádný rovnovážný stav. Zkoumejme charakter ekvilibrií a vlastnosti řešení.

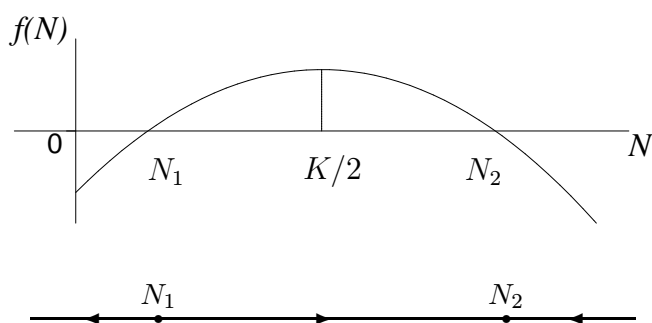
(i) Je-li $\xi < \frac{rK}{4}$, pak kvadratická rovnice $f(N; \xi) = 0$ má dvě řešení

$$N_{1,2} = \frac{K}{2} \mp \frac{K}{2} \sqrt{1 - \frac{4\xi}{rK}},$$



Obr. 2.14. Řešení rovnice (2.18) pro $\xi = 1, 2, 3$ a $r = 1, K = 8$.

kde $0 < N_1 < N_2$. Body $(N_1, 0)$, $(N_2, 0)$ jsou průsečíky grafu funkce f s osou N . Grafem funkce f je parabola $r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$ posunutá ve směru osy y dolů o ξ jednotek, viz obr. 2.15. Průsečíky odpovídají rovnovážným stavům $N = N_1$ a $N = N_2$. V intervalu (N_1, N_2) je funkce f kladná, body fázové přímky se pohybují s $t \rightarrow \infty$ doprava, populace roste. V ostatních bodech je funkce f záporná, body fázové přímky se pohybují s $t \rightarrow \infty$ doleva. Populace s počáteční stavem $N_0 < N_1$, resp. $N_0 > N_2$ se zmenšuje. Ekvilibrium $N = N_1$ je nestabilní (funkce f v bodě N_1 roste) a ekvilibrium $N = N_2$ je asymptoticky stabilní (funkce f v bodě N_2 klesá).



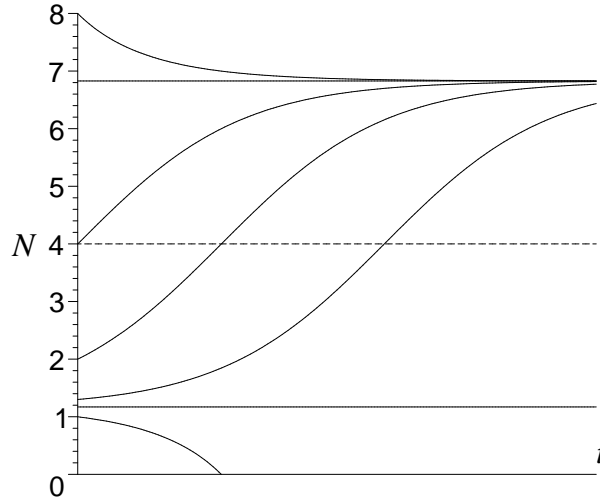
Obr. 2.15. Graf funkce $f(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N - \xi$, $r = 1, K = 8, \xi = 1$.

	$(0, N_1)$	$(N_1, \frac{K}{2})$	$(\frac{K}{2}, N_2)$	(N_2, ∞)
f	-	+	+	-
f'	+	+	-	-

Tab. 2.3. Znaménka funkčních hodnot $f(N)$ a $f'(N)$.

Tvar integrálních křivek vyčteme z tabulky 2.3, platí (2.11). Řešení je konvexní, je-li $N \in (N_1, \frac{K}{2})$ nebo $N \in (N_2, \infty)$. V intervalech $(0, N_1)$,

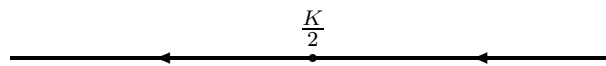
$(\frac{K}{2}, N_2)$ jsou řešení konkávní. V bodě $\frac{K}{2}$ má funkce f lokální extrém. Řešení, které splňuje počáteční podmínku (2.7), kde $N_0 \in (N_1, \frac{K}{2})$, má inflexi v bodě, jehož druhá souřadnice je $\frac{K}{2}$. Charakteristické integrální křivky jsou v obr. 2.16.



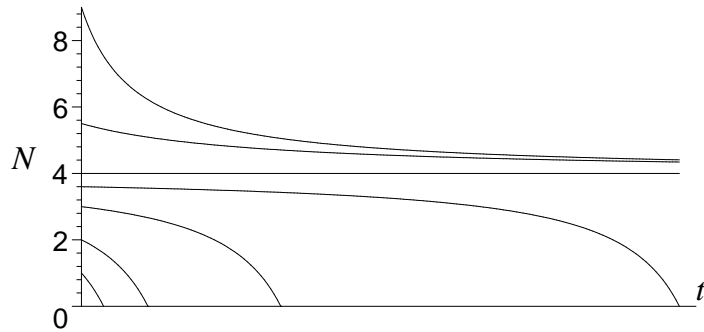
Obr. 2.16. Integrální křivky rovnice (2.17) pro $r = 1, K = 8, \xi = 1$.

Není-li odchyt ryb příliš velký vzhledem k r a K ($\xi < \frac{rK}{4}$) a je-li $N_0 \in (N_1, N_2)$, tj. v oceánu žije dostatečné množství ryb, pak se velikost populace N blíží ke stabilnímu ekvilibriu N_2 . Žije-li v oceánu málo ryb, tj. $N_0 < N_1$, pak jakkoliv malý konstantní odchyt znamená pro populaci zánik v konečném čase. Protože velikost populace s časem klesá a pro $\xi > 0$ nemá rovnice (2.17) ekvilibrium $N = 0$.

(ii) Předpokládejme, že $\xi = \frac{rK}{4}$. Parabola (obr. 2.14) se posune směrem dolů a v bodě $\frac{K}{2}$ se dotýká osy N . Ekvilibria $N = N_1, N = N_2$ splynou v jeden rovnovážný stav $N = \frac{K}{2}$. Graf funkce $f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - \frac{rK}{4} = \frac{-rK}{4} \left(1 - \frac{2N}{K}\right)^2$ dává následující fázový portrét.

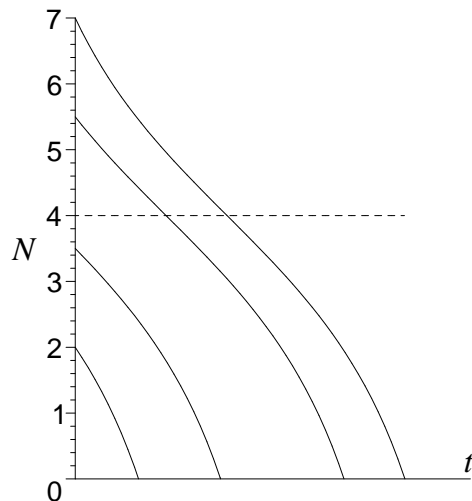


Ekvilibrium je nestabilní. Velikost populace se pro každou počáteční podmínku kromě $N_0 = \frac{K}{2}$ s rostoucím časem zmenšuje. Je-li $N_0 < \frac{K}{2}$, pak populace v konečném čase vymře. Tato řešení jsou konkávní ($f'(N)f(N) < 0$ pro $N < \frac{K}{2}$). Pro $N_0 > \frac{K}{2}$ jsou řešení konvexní. Velikost populace s tímto počátečním stavem se blíží k hodnotě $\frac{K}{2}$. Charakteristické integrální křivky jsou vykresleny v obr. 2.17. Porovnáme-li ho s obr. 2.16, pak rovnovážné stavy $N = N_1$ a $N = N_2$ splynouly a esovité integrální křivky zmizely.



Obr. 2.17. Integrální křivky rovnice (2.17) pro $r = 1, K = 8, \xi = 2$.

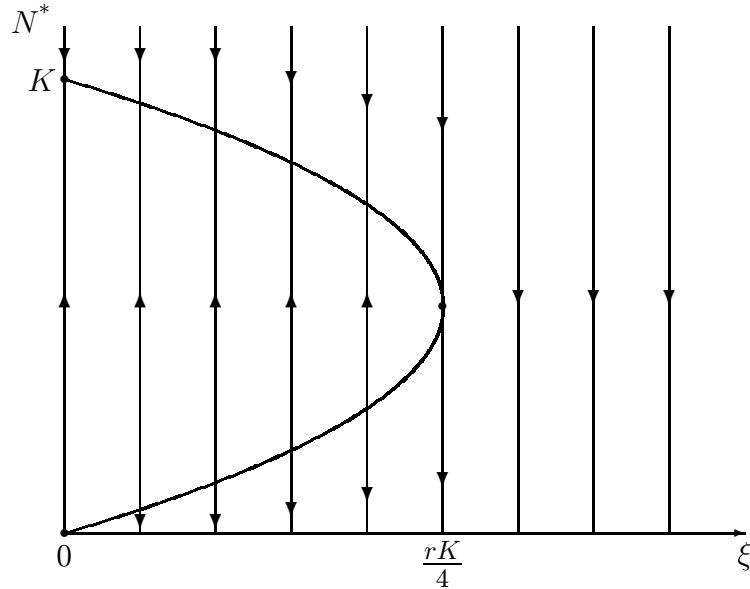
(iii) Odebíráme-li ryby příliš rychle $\xi > \frac{rK}{4}$, pak populace nemá šanci přežít. Parabola (obr. 2.14) klesne pod osu N , do záporných hodnot. Diferenciální rovnice (2.17) nemá žádné ekvilibrium. Všechna řešení jsou klesající s případným inflexním bodem, který je průsečíkem přímky $N = \frac{K}{2}$ a integrální křivky. Několik integrálních křivek je nakresleno v obr. 2.18. Rybáři vyloví v konečném čase každou populaci ryb.



Obr. 2.18. Integrální křivky rovnice (2.17) pro $r = 1, K = 8, \xi = 3$.

Pro všechny tři případy platí, že řešení, která splňují počáteční podmínku (2.7) a konvergují k N_2 , jsou omezená. Jejich definiční obor lze prodloužit na interval $\langle 0, \infty \rangle$, věta 1.6. Definiční obor ostatních řešení je z našeho pohledu omezený a uzavřený. Pravý krajní bod, v něm řešení nabývá hodnoty 0, nelze určit jinak, než že najdeme analytický tvar řešení nebo numericky. Rovnici (2.17) lze analyticky vyřešit. Podaří-li se určit hodnoty konstant, které se vyskytují v diferenciální rovnici, pro konkrétní populaci, pak se výpočty zjednoduší.

Pro $\xi = \frac{rK}{4}$ nastane bifurkace sedlo–uzel (definice 1.19, věta 1.20). Přehledně lze velikost a charakter rovnovážných stavů v závislosti na ξ zakreslit do bifurkačního diagramu. Křivka rovnovážných stavů, tj. hodnota rovnovážných stavů N^* v závislosti na ξ je dána rovnicí (2.18) – rovnice paraboly s průsečíky $(0, 0)$, $(0, K)$ a vrcholem v bodě $(\frac{rK}{4}, \frac{K}{2})$, obr. 2.19.



Obr. 2.19. Bifurkační diagram rovnice (2.17).

Trvale udržitelný výtěžek (sustainable yield) Y je rychlost dlouhodobého odlovu rybí populace, při které není narušena její schopnost růst, tj. $Y = \xi$, $\xi \in \langle 0, \frac{rK}{4} \rangle$. Největší taková rychlost se nazývá *maximální trvale udržitelný výtěžek* a je označována Y_m . Je-li počáteční stav populace větší než $\frac{K}{2}$, pak je maximální trvale udržitelný výtěžek roven $\frac{rK}{4}$, jak naznačuje bifurkační diagram. Výtěžek v blízkosti bifurkační hodnoty můžeme mít nedozírné následky na vývoj populace ryb, protože malý nárůst ξ vede k vyhubení celé populace. Výtěžek větší než $\frac{rK}{4}$ nelze trvale udržet, populace v konečném čase vymírá.

2.7 Schaeferův model

Za vysoké hustoty ryb v daném vodním prostředí je snadné dosáhnout konstantní rychlosti rybolovu. Častěji se setkáme se situací, že rychlost lovu závisí na velikosti populace N . Čím méně ryb, tím je obtížnější je ulovit. Předpokládejme, že populace ryb sleduje logistický růst (odstavec 2.3) a že je lovena rychlostí EN (rychlost úbytku ryb). Její populační dynamiku modeluje rovnice

$$\dot{N} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - EN, \quad (2.19)$$

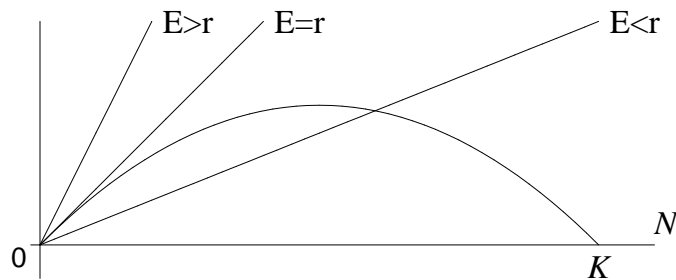
kde r , K , E jsou kladné konstanty a $[E] = [t]^{-1}$. Konstanta E je rychlost úbytku ryb přepočtená na jednu rybu, měří celkové úsilí rybářů, které musí vynaložit na ulovení ryb dané populace. Rovnice se nazývá *Schaeferův model*, po americkém biologovi **Milneru Bailym Schaeferovi** (1912–1970), který ji v roce 1954 použil právě na rybí populaci.¹³

V závislosti na hodnotě parametru E vyšetříme kvalitativní chování modelu (2.19). Nejdůležitější, jak jsme mohli vidět v předchozích modelech, je najít ekvilibria rovnice a určit jejich charakter. Pro rovnovážné hodnoty N je rychlost růstu rovna rychlosti úbytku, tj.

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N = EN. \quad (2.20)$$

Nezávisle na parametru E má rovnice ekvilibrium $N_1 = 0$. Druhé ekvilibrium $N_2 = K(1 - \frac{E}{r})$ je na E závislé.

Řešení rovnice (2.20) graficky interpretujeme takto: hledáme průsečíky paraboly s přímkou. Levá strana rovnice je parabola, která protíná osu N v bodech $(0, 0)$, $(K, 0)$. Směrnice tečny k parabole v počátku je rovna r . Pravá strana je přímka, která prochází počátkem a její směrnice je E . Průsečíky přímkou s parabolou odpovídají rovnovážným stavům, obr. 2.20.



Obr. 2.20. Grafické řešení rovnice (2.20).

Pro $E < r$ má rovnice dvě ekvilibria $N_1 = 0$, $N_2 > 0$. Zvětšíme-li hodnotu parametru na r , ekvilibria splynou v jediné, $N_1 = N_2 = 0$. Je-li $E > r$, jedno ekvilibrium je $N_1 = 0$ a druhé $N_2 < 0$. Záporná rovnovážná hodnota sice nemá biologický význam, ale z matematického hlediska je důležité ji zmínit.

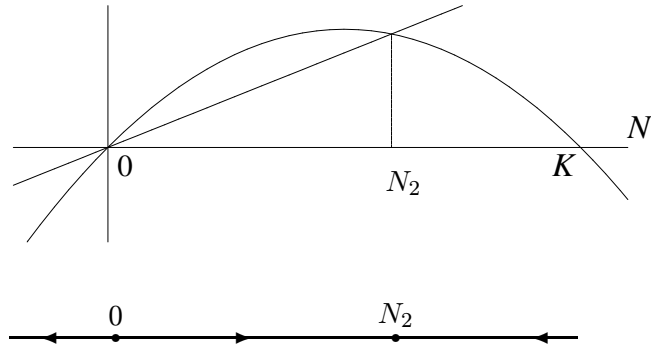
Rovnice (2.19) je daná vektorovým polem

$$f(N; E) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - EN.$$

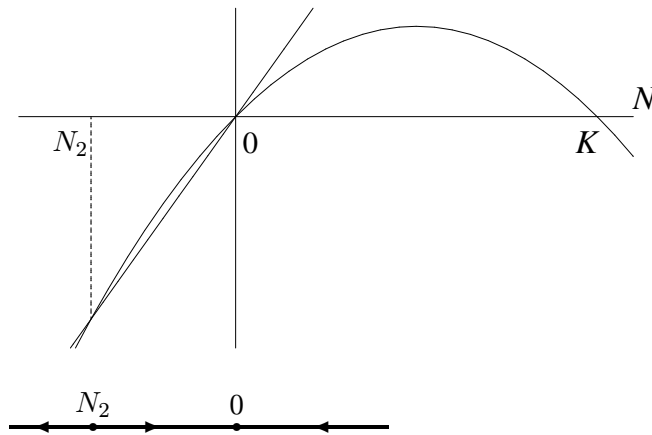
Funkce f je kladná v těch bodech, ve kterých je parabola nad přímkou, obr. 2.20, tj. rychlost růstu je větší než rychlost úbytku ryb. V opačném

¹³Some aspects to the dynamics of populations import to the management of commercial marine fisheries, Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1, 25–26, 1954.

případě je záporná. Je-li $E < r$, pak funkce f je záporná v $\mathcal{P}^-(0)$ a kladná v $\mathcal{P}^+(0)$, obr. 2.21, tj. v bodě $N_1 = 0$ roste. Nula je nestabilní rovnovážný stav. V bodě $N_2 = K(1 - \frac{E}{r})$ funkce f klesá, protože v $\mathcal{P}^-(N_2)$ je kladná a v $\mathcal{P}^+(N_2)$ je záporná. Ekvilibrium N_2 je asymptoticky stabilní.



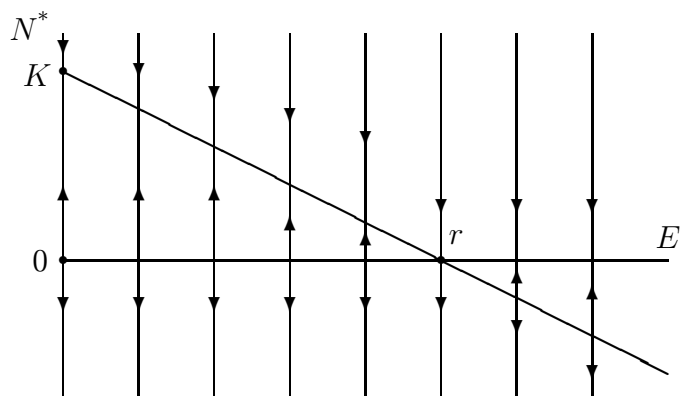
Obr. 2.21. Fázový portrét rovnice (2.20), je-li $E < r$.



Obr. 2.22. Fázový portrét rovnice (2.20), je-li $E > r$.

Pro $E > r$ je $N_1 = 0$ asymptoticky stabilní ekvilibrium, obr. 2.22. Záporné ekvilibrium N_2 je nestabilní. Při průchodu parametru E hodnotou r se mění stabilita ekvilibrií, počet zůstává stejný. Tato bifurkace se nazývá *transkritická* (definice 1.21, věta 1.22).

Pro $E = r$ (bifurkační hodnota) je funkce f nekladná. Jejím grafem je parabola, která se v počátku dotýká horizontální osy. Jediné ekvilibrium $N = 0$ je nestabilní. Závislost rovnovážných hodnot na parametru E je spolu s jejich stabilitou znázorněna v bifurkační diagramu, obr. 2.23. Dvě větve rovnovážných stavů ($N^* = 0$, $N^* = K(1 - \frac{E}{r})$) se pro $E = r$ protnou a jejich charakter (stabilita) se zamění.



Obr. 2.23. Bifurkační diagram rovnice (2.19).

Nebudeme se jako v předchozích modelech zabývat detailním popisem integrálních křivek v jednotlivých případech. Kvalitativní chování naznačují fázové portréty v bifurkačním diagramu. Je-li $E = 0$, pak populace sleduje logistický růst s nosnou kapacitou prostředí K , viz odstavec 2.3. S rostoucím E , tj. zvětšujícím se výkon rybářů, klesá hodnota asymptoticky stabilního ekvilibria ($N_2 = K(1 - \frac{E}{r})$), ke kterému se velikost populace ryb N blíží. Pokud je $E < r$, populace si zachovává schopnost růst. Ač je její rychlost růstu snižována lovem, populace přežije. Pro $E > r$ je nula asymptoticky stabilní ekvilibrium. Jakkoliv velká populace je vyhubena. Velikost populace pro $t \rightarrow \infty$ konverguje k nule.

Jistě nás zajímá, při jakém výkonu je zisk rybářů z rybolovu největší. Připomeneme z předchozího modelu: trvale udržitelný výtěžek Y je rychlost rybolovu, se kterou mohou být ryby loveny neomezeně dlouho. Získáme ho jako součin celkového výkonu rybářů a asymptoticky stabilního ekvilibria, tj.

$$Y = EK \left(1 - \frac{E}{r}\right), \quad 0 < E < r.$$

Grafem funkce Y je parabola s průsečíky $(0, 0)$, $(r, 0)$ a vrcholem $(\frac{r}{2}, \frac{rK}{4})$. Je-li $E < \frac{r}{2}$, pak platí, čím je výkon vyšší, tím je větší výtěžek. Při výkonu $E = \frac{r}{2}$ je výtěžek největší, $Y_m = \frac{rK}{4}$ je tzv. maximální trvale udržitelný výtěžek. Vyšší výkon vede z dlouhodobého hlediska k zmenšování populace až ke konečnému vyhubení. Pro daný druh ryb (konstanta r je daná) je optimální výkon rybolovu roven $\frac{r}{2}$.

Hodnota maximálního výtěžku Y_m je stejná jako v předchozím modelu. Má Schaeferův model ve srovnání s modelem (2.17) nějaké pozitivum? Odebíráme-li ryby konstantní rychlostí ξ (rovnice 2.17) tak, abychom měli největší výtěžek ($Y_m = \xi = \frac{rK}{4}$), vystavujeme se riziku, že populace vymře v konečném čase ($\xi > \frac{rK}{4}$). Pro $\xi = \frac{rK}{4}$ (bifurkační hodnota rovnici (2.17)) je systém citlivý na malé změny, obr. 2.19. Tato situace v Schaeferově modelu pro $E = \frac{r}{2}$ nenastane. Teoreticky je maximální výtěžek ryb podle tohoto modelu bez rizik.

2.8 Predace

Mezi dvěma druhy živých organismů může existovat vzájemný záporný vztah, kterému říkáme *predace*. Je to antagonistický vztah, kdy jeden druh (predátor = dravec) má výhodu z druhého druhu (kořisti). Kořist slouží predátorovi jako potrava. V roce 1959 Holling¹⁴ studoval predaci na drobných savcích živících se hmyzím škůdcem hřebenulou borovou (*Diprion pini* L.). V kalamitě lesního porostu se může hřebenule přemnožit a pak zapříčinit úplnou defoliaci borovic obecných. Holling zjistil, že rychlost predace se zvětšuje s rostoucí hustotou populace kořisti a to díky dvěma hlavním faktorům:

- (i) V prostředí s vyšší hustotou kořisti predátor zvětší svoji spotřebu.
- (ii) Velikost populace predátora se zvětšuje s rostoucí hustotou kořisti.

Solomon¹⁵ nazývá reakci predátora na změnu velikosti populace kořisti ve shodě s uvedenými faktory (i) funkční odpověď (*functional response*) a (ii) početní odpověď (*numerical response*).

Funkční odpověď

Funkční odpověď je rychlost spotřeby jednoho predátora (kolik jedinců usmrtí a zkonsumuje) v závislosti na hustotě kořisti. V článku *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*¹⁶ Holling navrhl model funkční odpovědi, který je nazýván *disková rovnice* (*disc equation*). K odvození této rovnice použil experiment se slepými lidmi. Slepci (predátoři) se snaží konečky prstů nalézt disky zdrsňeného papíru (kořist).

Holling předpokládal, že predátoři dělí čas pouze mezi dvě činnosti:

- vyhledání kořisti
- konzumace kořisti – pronásledování, zabití, konzumace, trávení.

Je-li kořisti nadbytek, pak na její vyhledání predátor nespotřebuje žádný čas. Přesto je v tomto modelu rychlost spotřeby predátora limitována. Nějakou dobu trvá její konzumace. Řekneme, že se predátor nasytil, jestliže nemusí kořist vyhledávat, pouze ji konzumuje. Maximální rychlost spotřeby se nazývá *hladina nasycení* predátora.

Označme celkový čas písmenem t . Je roven součtu času t_v , který připadne na vyhledání kořisti a času t_k , během kterého je kořist konzumována,

$$t = t_v + t_k . \quad (2.21)$$

¹⁴Holling, C. S., *The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly*, Canadian Entomologist, 91, 293-320, 1959.

¹⁵Solomon, M. E., *The natural control of animal population*, Journal of Animal Ecology, 18, 1-35, 1949.

¹⁶Článek vyšel v časopise Canadian Entomologist, 91, 385-398, 1959.

Předpokládejme, že jeden predátor za čas t uloví množství kořisti N_t . Ke konzumaci jednoho jedince potřebuje čas t_{k_1} . Z celkového času t na konzumaci případně čas

$$t_k = t_{k_1} N_t.$$

Dále předpokládejme, že predátor prohledává území konstantní rychlostí a a uloví každou kořist, se kterou se setká. Za čas t_v tak prohledá území o rozloze at_v a uloví $at_v N$ jedinců (N je hustota kořisti). Tedy

$$N_t = at_v N \quad \Rightarrow \quad t_v = \frac{N_t}{aN}.$$

Dosadíme do (2.21) za t_v a t_k :

$$t = \frac{N_t}{aN} + t_{k_1} N_t$$

a vyjádříme N_t ,

$$N_t = \frac{taN}{1 + t_{k_1} aN}.$$

Tuto rovnici Holling nazývá *disc equation*. Rovnicí je dána funkční závislost množství ulovené kořisti za čas t na hustotě kořisti. Pro $t = 1$ ji označme $V(N)$. Pak¹⁷

$$V(N) = \frac{aN}{1 + t_{k_1} aN}. \quad (2.22)$$

Funkce $V(N)$ popisuje spotřebu jednoho predátora za časovou jednotku v závislosti na hustotě kořisti. Budeme ji nazývat *trofická funkce*.

Holling rozlišil tři typy trofické funkce. Podle (i) jsou všechny trofické funkce rostoucí a přirozeně $V(0) = 0$. Zaměříme se na jejich rozdíly. Zkoumáme také křivky úmrtnosti kořisti, která je zapříčiněná predací, tj.

$$d(N) = \frac{V(N)}{N}. \quad (2.23)$$

Typ I je (po částech) lineární trofická funkce, která může být omezená nebo růst do nekonečna, tj.

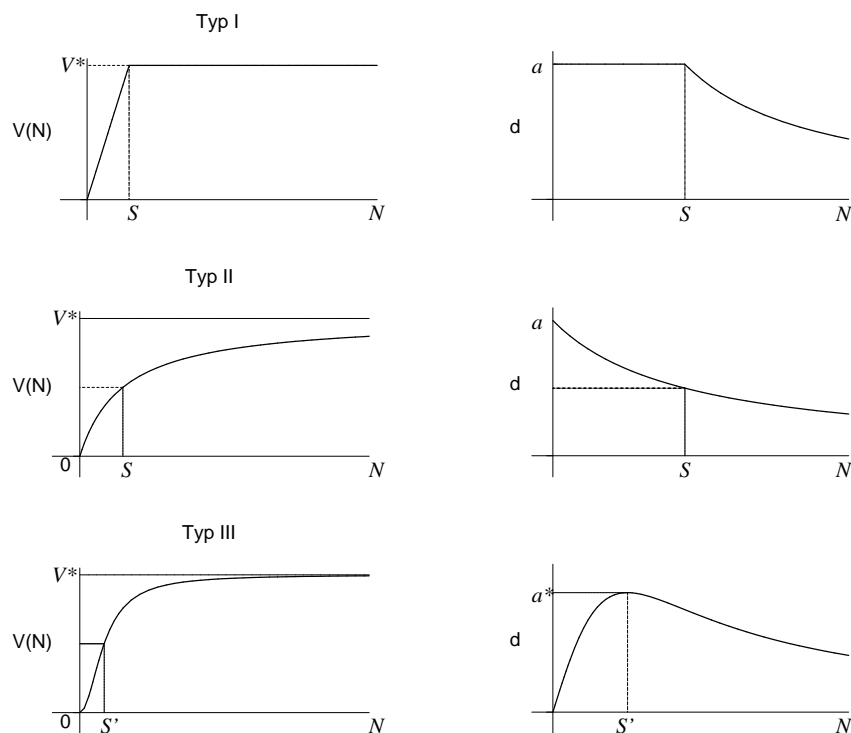
$$V(N) = \begin{cases} aN, & N \leq V_{\max}/a \\ V_{\max}, & N > V_{\max}/a \end{cases} \quad \text{nebo} \quad V(N) = aN, \quad N \geq 0,$$

kde a je kladná konstanta, V_{\max} je hladina nasycení predátora. Používá se pro „pasivní“ predátory; pro predátory, kteří svoji kořist nevyhledávají, pouze čekají až se kořist sama objeví, např. pavouci, býložravci nebo vodní živočichové, kteří filtrují vodu. Tento typ odpovídá vztahu (2.22), kde je

¹⁷Funkce (2.22) je používána pro rychlost enzymatické katalýzy v závislosti na koncentraci substrátu. Kinetický model navrhli v roce 1913 Leonor Michaelis a Maude Mentenová.

$t_{k_1} = 0$. Konstantu úměrnosti a lze interpretovat jako rychlost prozkoumávání prostoru mouchami nebo jako rychlost spásání trávy býložravci či rychlost filtrace vody korýši.

V případě omezené trofické funkce je úmrtnost kořisti $d(N) = a$ pro $N \in (0, \frac{V_{\max}}{a})$. Je-li hustota populace $N > \frac{V_{\max}}{a}$, pak $d(N) = \frac{V_{\max}}{N}$, úmrtnost se snižuje, obr. 2.24.



Obr. 2.24. Trofická funkce typu I, II, III a křivky vymírání kořisti, $V^* = V_{\max}$, $S = \frac{V_{\max}}{a}$, $S' = \sqrt{\frac{V_{\max}}{k}}$, $a^* = \frac{\sqrt{kV_{\max}}}{2}$.

Typ II je trofická funkce tvaru (2.22). Je omezená. V případě, že kořisti je hojnost, tudíž predátor nespotřebuje žádný čas na její vyhledání, případně nějaký čas na konzumaci kořisti. Tento typ je charakteristický pro mnohé bezobratlé. Hladina nasycení predátora je rovna $\sup_{N \geq 0} V(N) = \frac{1}{t_{k_1}}$. Označme ji opět V_{\max} . Po dosazení do (2.22) je

$$V(N) = \frac{V_{\max} N}{\frac{V_{\max}}{a} + N}.$$

Predátor hodnoty V_{\max} dosáhne pro nekonečně velkou hustotu kořisti, tj. nikdy se nenasytí. V praxi tomu tak není, proto se v tomto případě říká, že predátor dosáhl hladiny nasycení, je-li spotřeba $V(N) = \frac{V_{\max}}{2}$. Predátor se

tedy nasytí při hustotě $N = \frac{V_{\max}}{a}$. Tato konstanta vystihuje afinitu predátora ke kořisti. Čím je rychlost, se kterou predátor prohledává území větší, tím je $\frac{V_{\max}}{a}$ menší, predátor se nasytí při nižší hustotě kořisti. Povšimněme si, že typ II je hladkou aproximací typu I, viz obr. 2.24.

S rostoucí hustotou kořisti její úmrtnost (2.23) klesá,

$$d(N) = \frac{V_{\max}}{\frac{V_{\max}}{a} + N}.$$

Predátor způsobí největší úmrtnost v prostředí s malou hustotou kořisti, viz obr. 2.24. Model funkční odpovědi typu II je ve shodě s experimentálními daty získanými na populaci drobných savců živících se kuklami bekyně velkohlavé (*Lymatria dispar* L.).¹⁸ V rozptýlené populaci bekyně je rychlost změny konzumace v závislosti na N velká, predátor usmrtí většinu kukel bekyně. Z přemnožené populace bekyně drobní savci zkonzumují jen zanedbatelné procento kukel. Taková populace bekyně může způsobit úplnou defoliaci stromů.

Poznámka. Konstanta $\frac{V_{\max}}{a}$ se pro typ I nazývá *saturační konstanta* a pro typ II *poloviční saturační konstanta*.

Typ III popisuje dravce, kteří aktivněji prohledávají území s větší hustotou kořisti oproti předchozímu typu, kdy je rychlost konstantní. Předpokládejme, že $a = kN$, kde $k > 0$ je konstanta úměrnosti. Dosadíme do (2.22) za a a položíme opět $\frac{1}{t_{k1}} = V_{\max}$, pak

$$V(N) = \frac{V_{\max} N^2}{\frac{V_{\max}}{k} + N^2}.$$

Trofická funkce je shora omezená, hladina nasycení je $\lim_{N \rightarrow \infty} V(N) = V_{\max}$. Ve srovnání s typem II je graf funkce esovitě prohnutý, obr. 2.24. Používá se opět terminologie: je-li spotřeba $V(N) = \frac{V_{\max}}{2}$, predátor se nasytí. Poloviční saturační konstanta je $\sqrt{\frac{V_{\max}}{k}}$.

Esovitě prohnutí grafu má za následek složitější charakter úmrtnosti (2.23). Je dána formulí

$$d(N) = \frac{V_{\max} N}{\frac{V_{\max}}{k} + N^2}.$$

Sledujme obr. 2.24. Roste-li hustota kořisti z nuly, zvyšuje se její úmrtnost. Takové odezvě se říká *negativní zpětná vazba*. Kořist je tzv. pod kontrolou predátora. Situace se změní, je-li hustota $N > \sqrt{\frac{V_{\max}}{k}}$. Pro tato N je úmrtnost klesající funkcí, tj. *pozitivní zpětná vazba*. Populace kořisti „unikne přirozenému nepříteli“.

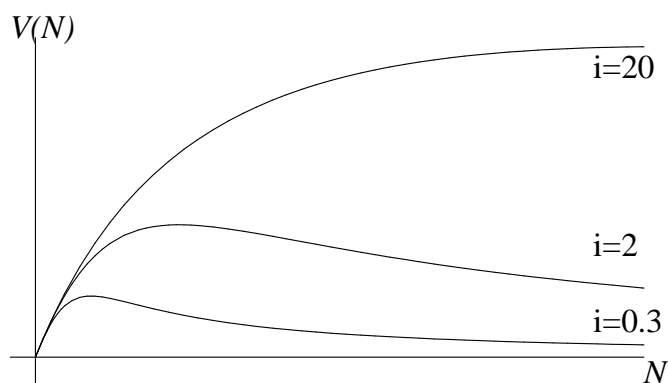
¹⁸Výzkum těchto živočichů udělal R. W. Campbell a R. J. Sloan, viz článek *Numerical bimodality among North American gypsy moth populations*, Environmental Entomology, 7, 641-646, 1978.

Funkční odpověď typu III najdeme u dravců, kteří si vybírají kořist s větší momentální hojností (např. ptáci, drobní savci). Buď mají alternativní zdroje potravy nebo se shlukují v místech s větší koncentrací kořisti (např. parazitoidi,¹⁹ mšice), jedná se o tzv. *přeskok preferencí*.

Někteří autoři popisují trofickou funkci **typu IV**. Příkladem je funkce²⁰

$$V(N) = \frac{cN}{\frac{1}{i}N^2 + N + a}, \quad (2.24)$$

kde c , i , a jsou kladné konstanty. Pro $i \rightarrow \infty$ je v limitě $V(N)$ funkční odpověď typu II, kde c je hladina nasycení predátora a a je poloviční saturační konstanta. Zvláštností trofické funkce typu IV je, že je klesající pro velká N , obr. 2.25. Funkce (2.24) je klesající pro $N > \sqrt{ai}$. V přírodě spotřeba jednoho predátora klesá s rostoucí hustotou kořisti v případě, že populace kořisti se může lépe bránit nebo se může predátorovi znechutit při vysoké hustotě. Tento jev se nazývá *skupinová obrana*. Parametr i měří odolnost predátora vůči kořisti. Čím je i větší, tím je obtížnější predátora odradit. Jak i klesá, tak se snižuje maximální hodnota trofické funkce, tj. účinek predace je nižší.



Obr. 2.25. Trofická funkce typu IV (2.24) pro různé hodnoty i .

Početní odpověď

Větší množství predátora v místě s hojnější populací kořisti může být způsobeno jednak větší reprodukční rychlostí a jednak přitažlivostí predátora k místu s velkou koncentrací kořisti. Uvažujme pouze případ, kdy všechna energie, kterou predátor získá konzumací kořisti, je investována do tvorby potomstva. Specifická rychlost růstu predátora h_p tedy závisí na velikosti populace kořisti. Například v učebnicovém modelu dravec–kořist je $h_p(N) = bN$, kde $b > 0$ je konstanta úměrnosti.

¹⁹Parazitoid je parazit, který pomalu během svého larválního stádia usmrcuje svého hostitele. Například mnohé druhy z rodu *Diptera* (doukřídli = mouchy) a *Hymenoptera* (blanokřídli). Některé se v dospělosti živí nektarem.

²⁰Již v roce 1930 ji J. S. Haldane použil v enzymové kinetice.

2.9 Populační dynamika obaleče

Modelování populační dynamiky má uplatnění mimo jiné v lesnické entomologii. Obaleč (*Choristoneura fumiferana*) je nejznámější hmyzí škůdce v Kanadě. V provincii New Brunswick zničí 2,5–2,8 mil. hektarů většinou původních jehličnatých porostů za rok. Živí se jehlicemi jedle balzamové (*Abies balsamea*). Dlouhodobé sledování lesních porostů severní Kanady ukazuje, že přibližně jednou za 40 let se přemnoží a způsobí rozsáhlé škody, a tím i velké ekonomické ztráty především v dřevařském průmyslu. A to je důvod, proč se tento obaleč stal jedním z nejstudovanějších hmyzích škůdců na světě.

Z hlediska ochrany lesa je velmi důležité porozumět vzájemnému vztahu mezi životními cykly obaleče a přirozeným vývojem lesa. V 50. letech byly provedeny rozsáhlé terénní studie, které zkoumaly procesy vzájemného ovlivňování obaleče (zejména larvální stádia) a jedlí, jejichž jehlicemi se larvy obaleče živí. Shromážděná data byla publikována v roce 1963.²¹

Sestavení modelu lesní porost–obaleč

V roce 1976 Jones²² vytvořil simulační model změn velikosti populace obaleče v závislosti na její interakci s okolím. Model se skládá z tisíce diferenciálních rovnic. Porozumění základním mechanismům přispělo ke vzniku mnohem jednoduššího modelu, soustavy tří diferenciálních rovnic pro tři závisle proměnné (hustota larev obaleče, hustota jehličí a energetická rezerva určující kondici jedlí), viz [16]. Ludwig se svými kolegy provedl kvalitativní analýzu této autonomní soustavy pro různé hodnoty parametrů. Numerické řešení Ludwigova modelu má charakter jednoho oscilačního cyklu délky 43 let.

Zde prezentujeme zjednodušenou verzi Ludwigova modelu, kterou sestavil R. May, viz [18]. Pracujeme se dvěma závisle proměnnými N a S . První proměnná je velikost populace obaleče v dané lokalitě v čase t , kterou například můžeme popsat pomocí hustoty – množství larev obaleče na plošnou jednotku. Druhá proměnná měří celkovou plochu jehličí v dané lokalitě v čase t , kterou lze vyčíslit pomocí počtu průměrných větví na plošnou jednotku. Proměnné N a S mají stejný fyzikální rozměr.

Vývoj populace obaleče je ovlivněn především limitovaným potravním zdrojem (jehličí jedle balzamové) a predátory (některé druhy ptáků). Předpokládáme, že není-li populace obaleče ohrožena žádným predátorem, roste omezeně podle Verhulstova modelu rovnice (2.10), tj.

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N. \quad (2.25)$$

²¹ *The development of predictive equations for the spruce budworm based on key-factor analysis*, in: R. F. Morris (ed.), *The dynamics of epidemic spruce budworm populations*, *Memoirs of Entomological Society of Canada*, 31, 116–129, 1963.

²² D. D. Jones, *The budworm site model*, in *Pest Management: Proceedings of an International Conference, October 25–29, 1976*, eds.: C. A. Norton, C. S. Holling, Pergamon Press, Oxford, 91–155, 1979.

Kladná konstanta r je specifická rychlost růstu obaleče a $K > 0$ je nosná kapacita prostředí, tj. maximální velikost populace obaleče, která je schopna se v dané lokalitě uživit, a je měřena v množství larev obaleče na plošnou jednotku. Protože se obaleč výhradně živí jehličím, jehož plocha je úměrná S , jeví se rozumné, aby $K = kS$. Konstanta k je nosná kapacita prostředí měřena v množství larev na větev.

Predace snižuje rychlost růstu populace obaleče. Velikost populace predátora označme P . Protože nejčastějším predátorem jsou ptáci, modelujeme funkční odpověď trofickou funkcí typu III (odstavec 2.8). Spotřeba obaleče přepočtená na jednoho predátora je dána vztahem

$$V(N) = \frac{\beta N^2}{N_*^2 + N^2},$$

kde β je hladina nasycení a N_* je poloviční saturační konstanta. Čím je konstanta β větší, tím je lov obaleče intenzivnější. Konstanta N_* vystihuje efektivnost lovení. Čím je menší, tím je graf funkce V (obr. 2.24) strmější, tj. s rostoucí velikostí populace kořisti rychleji stoupá úspěšnost lovení. Je-li velikost populace obaleče nad touto hodnotou, rychlost útoku je blízká hladině nasycení β . Pro $N < N_*$ je predace nízká a s $N \rightarrow 0$ klesá rychleji než lineárně. Predátor nutně musí mít i jiné potravní zdroje. Konstanta N_* se v této souvislosti nazývá *prahová hodnota* (*critical switch value*).

Úspěšnost lovu je spíše než na absolutní velikosti populace obaleče závislá na jeho hustotě, tj. úspěšnost lovu se odvíjí od toho, zda populace obaleče jisté velikosti má k dispozici velkou či malou plochu jehličí, proto $N_* = \eta S$. Konstanta η je poloviční saturační konstanta měřena v množství larev obaleče na větev.

Rychlost časové změny četnosti populace obaleče je rovna rozdílu přirozeného růstu (2.25) a úbytku populace způsobeného predací, tj.

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{kS}\right) N - \frac{\beta N^2}{(\eta S)^2 + N^2} P. \quad (2.26)$$

Součin βP je maximální rychlost predace měřena v počtu larev na plošnou jednotku za jednotku času.

Druhou diferenciální rovnici sestavíme pro plochu jehličí. Není-li požíráno obalečem, přibývá podle Verhulstova modelu se specifickou rychlostí růstu ρ a nosnou kapacitou prostředí S_{\max} , tj.

$$\frac{dS}{dt} = \rho \left(1 - \frac{S}{S_{\max}}\right) S. \quad (2.27)$$

Růst jehličí je ovšem zpomalován žírem obaleče, který matematicky popíšeme jednoduše jako součin ξN , kde ξ je konstanta charakterizující „žravost“ larev, tj. kolik větví ožere jedna larva za jednotku času.

Celkově je rychlost časové změny S rovna rozdílu přirozeného růstu jehličí (2.27) a úbytku způsobeného žírem larev obaleče, tedy

$$\frac{dS}{dt} = \rho \left(1 - \frac{S}{S_{\max}}\right) S - \xi N. \quad (2.28)$$

Soustava diferenciálních rovnic (2.26), (2.28) je matematickým modelem dynamického systému lesní porost – obaleč. Všechny parametry, které se v soustavě vyskytují, jsou kladné konstanty. Parametry r , k , ρ , S_{\max} a ξ jsou dány biologickými faktory a pro danou lokalitu jsou fixní. Zato parametry β , η a P se mohou měnit, popřípadě mohou být záměrně měněny. Změna může být dvojího druhu. Buď můžeme zvětšit nebo zmenšit P (velikost populace dravce), tím však neměníme parametry β , η . Nebo vybereme predátora s odlišným způsobem hubení obaleče a tak změním β , η .

Vývojový cyklus obaleče se může v jednom roce i několikrát opakovat. Proto pro spojitě modelování populace obaleče N je vhodné časové měřítko v měsících. Z pohledu životního cyklu obaleče přibývá ve vzrostlém lesním porostu plocha jehličí velmi pomalu, úplná výměna jehličí trvá 7–10 let. Les napadený obalečem uhynie do čtyř let, ale jeho následná obnova trvá 50–100 let. Je proto rozumné, čas pro neznámou S uvažovat v desítkách let.

Modelujeme-li vývoj systému lesní porost – obaleč v několika letech, můžeme tedy plochu jehličí S považovat za konstantu, rovnici (2.28) vynechat a sledovat pouze chování populace obaleče. V následujícím odstavci studujeme rovnici (2.26), tj. populační dynamiku obaleče při konstantní ploše jehličí S .

Model obaleče

Poznámka 2.1 je i zde aktuální. Podle věty 1.2 existuje pro každou počáteční podmínku (2.7) právě jedno řešení rovnice (2.26). Kvalitativní vlastnosti řešení v závislosti na velikosti parametrů snáze určíme, je-li parametrů co možná nejméně. Jejich počet snížíme substitucí

$$X = \frac{N}{\eta S}, \quad \tau = \frac{\beta P}{\eta S} t.$$

Proměnné τ a X jsou bezrozměrné veličiny. Spočtíme derivaci:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{d\tau} &= \frac{1}{\eta S} \frac{dN}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{\beta P} \left(rN \left(1 - \frac{N}{kS} \right) - \frac{\beta P N^2}{(\eta S)^2 + N^2} \right) = \\ &= \frac{1}{\beta P} \left(r\eta S X \left(1 - \frac{\eta}{k} X \right) - \frac{\beta P X^2}{1 + X^2} \right). \end{aligned}$$

Zavedeme nové parametry

$$\alpha = \frac{k}{\eta}, \quad \gamma = \frac{r\eta S}{\beta P}.$$

Místo rovnice (2.26) studujeme rovnici

$$\frac{dX}{d\tau} = \gamma X \left(1 - \frac{X}{\alpha} \right) - \frac{X^2}{1 + X^2}, \quad (2.29)$$

kteřá má pouze dva bezrozměrné parametry α, γ . Parametr γ je přímo úměrný specifické rychlosti růstu obaleče r a parametr α je přímo úměrný nosné kapacitě prostředí k . Jaký má význam parametr α ? Je to poměr mezi nosnou kapacitou prostředí a velikostí populace obaleče, která saturuje útok predátora. Je-li např. $\alpha < 1$, tvoří obaleč pouze malou část zkonsumované potravy ptáků, neboť obaleč se v dané lokalitě nenamnoží na velikost, která by saturovala predátora. Růst obaleče je za těchto okolností zcela limitován jehličím. Stejně je tomu, je-li $X \ll 1$. Pak $N \ll \eta S$, což znamená, že predace je pro tuto velikost populace zanedbatelná.

Kvalitativní vlastnosti řešení nelineární diferenciální rovnice (2.29) plynou z počtu a charakteru rovnovážných stavů. Jsou to kořeny rovnice

$$\gamma X \left(1 - \frac{X}{\alpha}\right) - \frac{X^2}{1 + X^2} = 0. \quad (2.30)$$

Pro všechny hodnoty parametrů α, γ má rovnice jedno ekvilibrium $X = 0$. Jeho stabilitu určíme pomocí věty 1.18. Diferenciální rovnici (2.29) zadává vektorové pole

$$f(X; \alpha, \gamma) = \gamma X \left(1 - \frac{X}{\alpha}\right) - \frac{X^2}{1 + X^2}$$

a jeho derivace podle X je

$$f'(X; \alpha, \gamma) = \gamma \left(1 - \frac{2X}{\alpha}\right) - \frac{2X}{(1 + X^2)^2}.$$

Funkce f je rostoucí v bodě 0 ($f'(0; \alpha, \gamma) = \gamma > 0$), tedy rovnovážný stav $X = 0$ je nestabilní. Libovolně malá populace obaleče má možnost růst.

Počet kladných ekvilibrií určíme graficky. Rovnici (2.30) dělíme $X \neq 0$ a upravíme na tvar

$$\gamma \left(1 - \frac{X}{\alpha}\right) = \frac{X}{1 + X^2}. \quad (2.31)$$

Hledáme průsečíky grafů funkcí

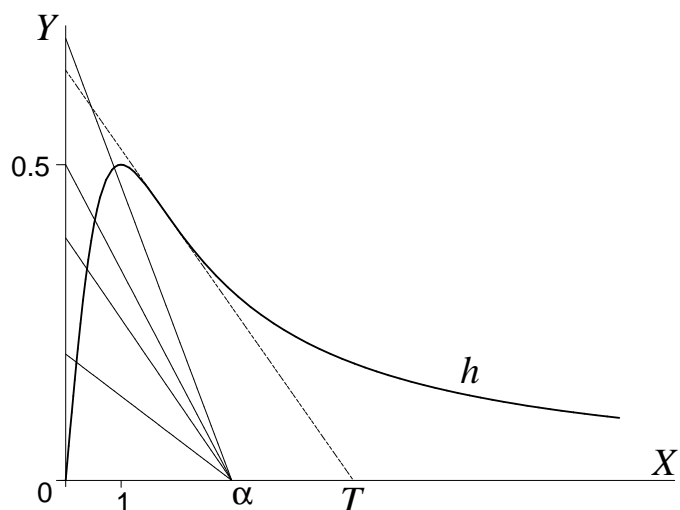
$$h(X) = \frac{X}{1 + X^2} \quad \text{a} \quad g(X; \alpha, \gamma) = \gamma \left(1 - \frac{X}{\alpha}\right).$$

Funkce h je na $(0, \infty)$ kladná a omezená, v bodě 1 má maximum $\frac{1}{2}$ a v bodě $\sqrt{3}$ inflexi. Inflexním bodem $(\sqrt{3}, \frac{\sqrt{3}}{4})$ prochází tečna ke grafu funkce h , jejíž rovnice je

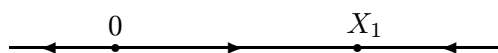
$$Y = -\frac{X}{8} + \frac{3\sqrt{3}}{8}.$$

Tečna protíná osu X v bodě $T = (3\sqrt{3}, 0)$, obr. 2.26. Grafem funkce g je přímka. Její poloha závisí na parametrech α, γ . Průsečíky přímky s osami jsou $(\alpha, 0)$ a $(0, \gamma)$.

Předpokládejme, že hodnota parametru α je pevně daná (víme, jaký predátor se v dané lokalitě vyskytuje). Počet rovnovážných stavů určujeme



Obr. 2.26. Grafické řešení rovnice (2.31).



Obr. 2.27. Fázový portrét rovnice (2.29).

v závislosti na parametru γ (v závislosti na P nebo S). Z obrázku 2.26 je patrné, že pro libovolné, ale pevně dané $\alpha \leq 3\sqrt{3}$ mají grafy funkcí h a g nezávisle na parametru γ právě jeden průsečík, tj. rovnice (2.31) má jedno řešení.

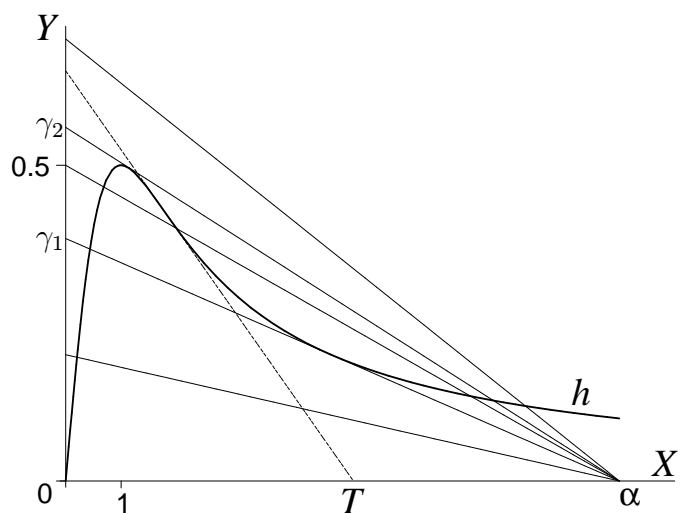
Nyní si pevně zvolíme $\alpha > 3\sqrt{3}$. V závislosti na γ se počet průsečíků grafů funkcí g a h mění. Hodnoty parametru γ , pro které se počet průsečíků změní, odpovídají dvěma tečnám ke grafu funkce h , které prochází pevně daným bodem $(\alpha, 0)$. Označme tyto hodnoty $\gamma_1(\alpha)$, $\gamma_2(\alpha)$ a necht' platí $\gamma_1(\alpha) < \gamma_2(\alpha)$, obr. 2.28. Závislost těchto hodnot na pevně daném α nebudeme dále zdůrazňovat. Pro $\gamma_1 < \gamma < \gamma_2$ má algebraická rovnice (2.31) tři řešení, pro $\gamma = \gamma_1$ nebo $\gamma = \gamma_2$ dvě řešení a pro ostatní hodnoty parametru γ jedno řešení.

V rovině α - γ vyznačme oblast dvojic (α, γ) , pro které má rovnice (2.31) tři kořeny, tj. diferenciální rovnice (2.29) má tři nenulová ekvilibria. Oblast je oddělena křivkou Γ , pro jejíž body (α, γ) má rovnice (2.31) právě dva kořeny. Pro takové body platí $X > 1$ a

$$g(X) = h(X) \quad \wedge \quad g'(X) = h'(X).$$

Tedy

$$\frac{\gamma}{\alpha}(\alpha - X) = \frac{X}{1 + X^2} \quad \wedge \quad \frac{\gamma}{\alpha} = \frac{X^2 - 1}{(1 + X^2)^2}.$$

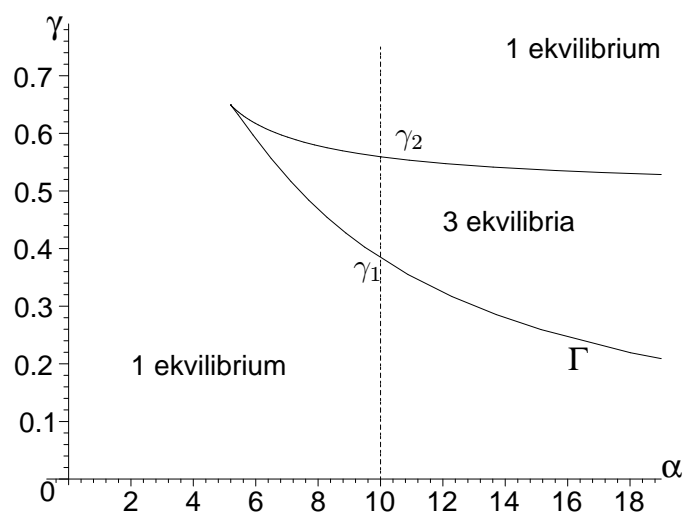


Obr. 2.28. Grafické řešení rovnice (2.31), $\alpha > T$.

Touto soustavou je dána parametrizace křivky Γ s parametrem X , tj.

$$\alpha(X) = \frac{2X^3}{X^2 - 1}, \quad \gamma(X) = \frac{2X^3}{(1 + X^2)^2}, \quad X > 1.$$

Křivka je zakreslena v obr. 2.29. Hrot křivky odpovídá inflexi funkce h v bodě $X = \sqrt{3}$, tj. $\alpha(\sqrt{3}) = 3\sqrt{3} \doteq 5,20$ a $\gamma(\sqrt{3}) = 3\sqrt{3}/8 \doteq 0,65$. Pro $X \rightarrow 1_+$ se $(\alpha, \gamma) \rightarrow (\infty, 1/2)$ a pro $X \rightarrow \infty$ se $(\alpha, \gamma) \rightarrow (\infty, 0)$.



Obr. 2.29. α - γ rovina a počet kladných ekvilibríí rovnice (2.29).

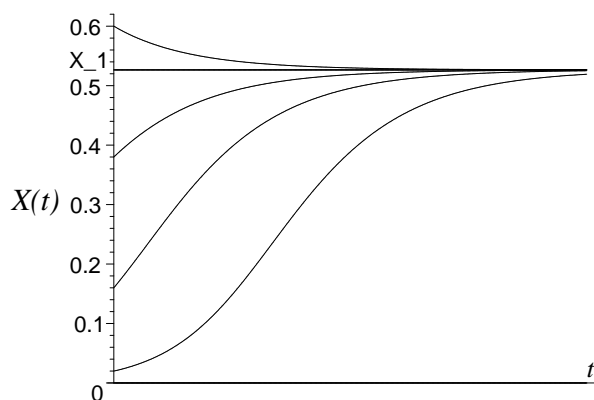
Určeme stabilitu nenulových ekvibríí. Funkci f můžeme psát ve tvaru

$$f(X; \alpha, \gamma) = X(g(X; \alpha, \gamma) - h(X)).$$

Funkce f je tedy kladná v bodech X , pro které je přímka $Y = g(X)$ nad grafem funkce h . V opačném případě je záporná.

Nechť $\alpha \leq 3\sqrt{3}$. Sledujme obr. 2.26. Nezávisle na parametru γ má rovnice (2.29) jedno kladné ekvilibrium $X_1 < \alpha$. Funkce f je kladná pro $X \in (0, X_1)$ a pro $X > X_1$ je záporná, tj. v bodě X_1 klesá. Rovnovážný stav X_1 je tudíž asymptoticky stabilní.

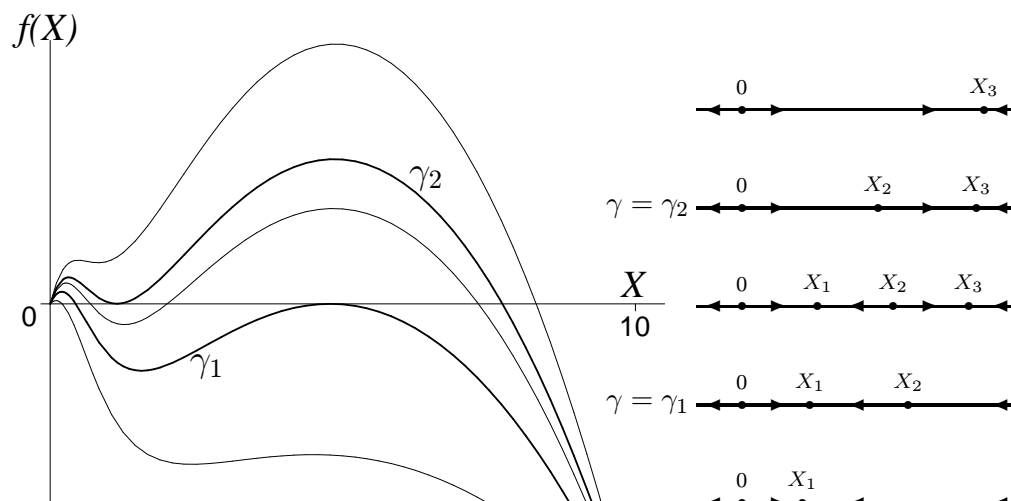
Bod $X > X_1$ fázové přímky se pohybuje doleva, obr. 2.27. Řešení splňující počáteční podmínku $X(0) = X_0 > X_1$ jsou klesající. Bod fázové přímky mezi ekvibríi směřuje doprava, řešení s tímto počátečním stavem je rostoucí. Charakteristické integrální křivky získáme například pomocí počítačového systému Maple, obr. 2.30. Obaleč sleduje sigmoidní formu růstu s asymptotou $X = X_1$.



Obr. 2.30. Integrální křivky rovnice (2.29), $\alpha = 3$ a $\gamma = 0.5$.

Jak se chová řešení ve vztahu k původním parametrům? Je-li $\alpha \leq 3\sqrt{3}$, je nosná kapacita prostředí maximálně $3\sqrt{3}$ krát větší než poloviční saturační konstanta η . Pro libovolnou hodnotu $\gamma = \frac{r\eta S}{\beta P}$ se populace obaleče ustálí na rovnovážném stavu $N_1 = \eta S X_1$, který je menší, než ekvilibrium rovnice bez predačního členu (než nosná kapacita prostředí kS). Hodnota N_1 bude tím blíže únosnosti prostředí, čím větší bude hodnota parametru γ , tj. čím je velikost populace predátora P menší nebo plocha jehličí větší.

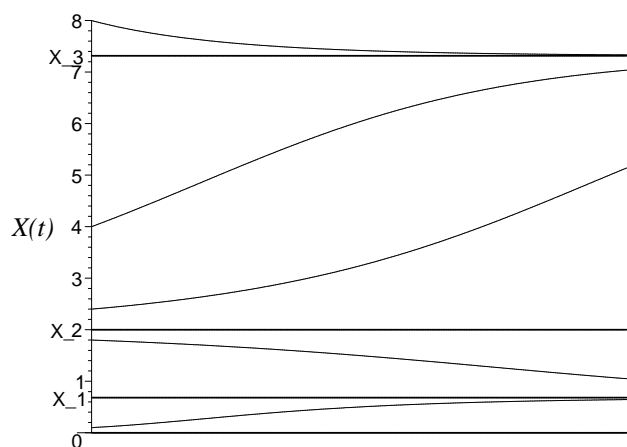
Nechť nyní $\alpha > 3\sqrt{3}$. Počet nenulových ekvibríí závisí na velikosti parametru γ . Sledujme obr. 2.28 a obr. 2.31, kde jsou nakresleny grafy funkce f pro $\alpha = 10$ a různé hodnoty parametru γ a také odpovídající fázové portréty. Je-li $\gamma < \gamma_1$ (resp. $\gamma > \gamma_2$), pak diferenciální rovnice (2.29) má jedno asymptoticky stabilní ekvilibrium X_1 (resp. X_3). Situace odpovídá



Obr. 2.31. Grafy funkcí $f(X; 10, \cdot) = \gamma X \left(1 - \frac{X}{10}\right) - \frac{X^2}{1+X^2}$ pro různé γ a příslušné fázové portréty.

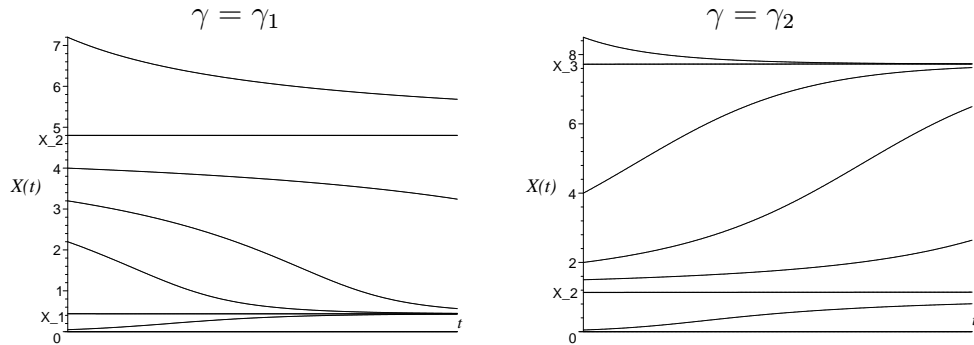
té z předchozího odstavce s tím rozdílem, že vždy $X_1 < 1$. Hodnota $X_3 < \alpha$ je relativně velká, tlak predátora je v takové populaci zanedbatelný, obaleč se v dané lokalitě přemnoží.

Je-li $\gamma_1 < \gamma < \gamma_2$, má diferenciální rovnice (2.29) tři kladné rovnovážné stavy $X_1 < X_2 < X_3$. Funkce f je v bodech X_1 a X_3 klesající a v bodě X_2 je rostoucí, obr. 2.31. Asymptoticky stabilní ekvilibria X_1, X_3 jsou oddělena nestabilním ekvilibriem X_2 . Je-li počáteční stav $X_0 > X_2$, pak se velikost populace obaleče blíží k hodnotě $X_3 < \alpha$. V případě, že $X_0 < X_2$, řešení se blíží k stacionárnímu řešení $X(\tau) = X_1 \ll \alpha$, tj. obaleč je pod kontrolou predátora. Integrální křivky pro některé počáteční stavy jsou nakresleny v obr. 2.32. Hodnotě X_2 se říká kritická hodnota, odstavec 2.5. Je-li totiž počáteční stav populace obaleče větší než X_2 dochází k jeho přemnožení, v opačném případě se ustálí na hodnotě X_1 .

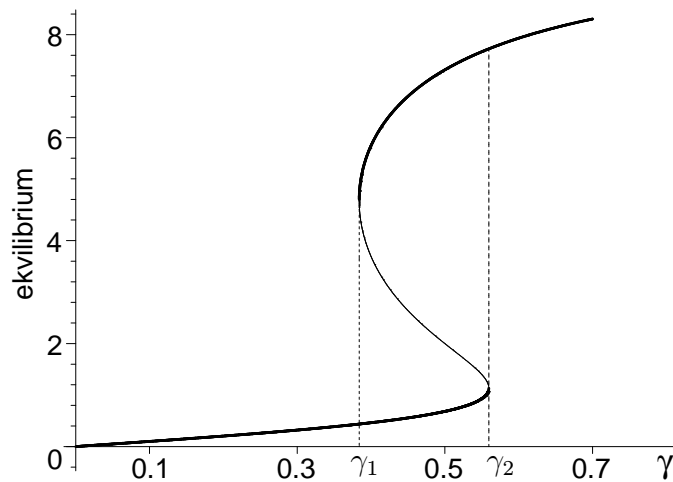


Obr. 2.32. Integrální křivky rovnice (2.29), $\alpha = 10$ a $\gamma_1 < \gamma < \gamma_2$.

Při průchodu parametru γ hodnotou γ_1 (resp. γ_2) dochází k bifurkaci sedlo–uzel. Pro bifurkační hodnotu $\gamma = \gamma_1$ (resp. $\gamma = \gamma_2$) má diferenciální rovnice (2.29) dvě kladná ekvilibria X_1 (resp. X_3) a X_2 , obr. 2.31. Rovnovážný stav X_1 (resp. X_3) je asymptoticky stabilní. Funkce f je v prstencovém okolí bodu X_2 záporná (resp. kladná), body fázové přímky se v okolí bodu X_2 pohybují doleva (resp. doprava), ekvilibrium X_2 je nestabilní. Charakteristické integrální křivky jsou v obr. 2.33.



Obr. 2.33. Integrální křivky rovnice (2.29), $\alpha = 10$.



Obr. 2.34. Bifurkační diagram rovnice (2.29), $\alpha = 10$.

Pro pevně zvolené α lze závislost počtu kladných rovnovážných stavů na parametru γ přehledně zakreslit do bifurkačního diagramu, obr. 2.34. Křivka rovnovážných stavů je daná rovnicí (2.31). Silnou konturou jsou vyznačena stabilní ekvilibria. Diferenciální rovnice (2.29) je dvouparametrická. Nevolíme-li α pevně, pak nad rovinou $\alpha - \gamma$ (obr. 2.29) leží plocha kladných rovnovážných stavů, která je dvakrát „přehnutá“ nad oblastí tří

ekvilibríí. Je to typická *cusp*-plocha známá z teorie singularit hladkých zobrazení. Řez touto plochou a rovinou $\alpha = 10$ je na obr. 2.34. Pod oblastí ohraničenou křivkou Γ (obr. 2.29) má rovnice ekvilibríum X_1 a nad touto oblastí má rovnice ekvilibríum X_3 .

Shrňme dynamiku populace obaleče ve vztahu k původním parametrům. Za předpokladu, že $\alpha > 3\sqrt{3}$, je nosná kapacita prostředí tak velká, že se predátor může rychle saturovat a nemusí vyhledávat jiné potravní zdroje. Sledujme rovnovážné stavy v závislosti na velikosti P , resp. S , obr. 2.34. Je-li $\gamma = \frac{r\eta S}{\beta P} < \gamma_1$ a pozvolna roste, velká populace predátora se zmenšuje nebo malá plocha jehličí se zvětšuje. Populace obaleče se za těchto okolností stabilizuje na rovnovážném stavu $N_1 = \eta S X_1$, který se s příznivou změnou (γ roste, tedy P klesá, resp. S roste) zvětšuje, ale jeho hodnota zůstává mnohem menší než nosná kapacita prostředí kS (tj. populace je pod kontrolou predátora). Jestliže $\gamma_1 < \gamma < \gamma_2$, má model dva stabilní rovnovážné stavy N_1, N_3 a $N_1 < N_3$. Pro bifurkační hodnotu γ_2 ekvilibríum N_1 a N_2 splynou. Dále zůstane pouze stabilní ekvilibríum N_3 , obaleč je přemnožený.

Nyní předpokládejme, že $\gamma > \gamma_2$ a pozvolna klesá. Plocha jehličí se zmenšuje nebo malá populace predátora má dostatek potravy a zvětšuje se. Obaleč se v dané lokalitě ustálí na rovnovážném stavu N_3 , jehož hodnota je blízká nosné kapacitě prostředí pro obaleče. Populace kořisti není pod biologickou kontrolou predátora. Jak hodnota parametru γ klesá, objeví se druhý stabilní rovnovážný stav N_1 . Pro bifurkační hodnotu γ_1 ekvilibríum N_2, N_3 splynou a následně zaniknou. Na nízkých hodnotách N_1 je ustálená populace obaleče držena tlakem predátora.

Asi nás nepřekvapí, že populace obaleče se pod predačním tlakem ustálí v rovnovážném stavu, který je menší než únosnost prostředí. Co je překvapivé, že za jisté volby parametrů α, γ se v modelu objeví dva stabilní rovnovážné stavy. Tento jev popisuje následující situaci. Může se stát, že přirozený predátor obaleče se z dané lokality vytratí. Tudíž i malá populace obaleče dostane šanci se přemnožit. Vysadíme-li znovu stejnou populaci predátora do této lokality, nemusí dojít k redukci obaleče na původní stav. Populace nebude pod kontrolou predátora jako tomu bylo dřív, ale setrvá v ustáleném stavu N_3 . Jinak řečeno, populace obaleče v přirozeném prostředí predátora je tlačena na nízkou hodnotu N_1 , zatímco stejná populace obaleče v místě, kde se predátor nově vyskytuje, se stabilizuje na hodnotě vyšší – na N_3 .

Podívejme se na celou situaci z pohledu ochrany lesa. Použijeme-li v dané lokalitě postřík, sníží se její nosná kapacita. Hodnota parametru α klesne. Je-li tento pokles dostatečně velký, pak matematický model (2.29) dá pouze jeden kladný rovnovážný stav X_1 . Škůdce je tak držen na nízké hladině. Stejného výsledku dosáhneme, jestliže hodnota parametru γ bude dostatečně malá. To znamená, že v dané lokalitě zvýšíme počet přirozených predátorů, obr. 2.29.

3 Počátky obyčejných diferenciálních rovnic

Vznik teorie obyčejných diferenciálních rovnic (ODR) se datuje na konec 17. století, kdy nezávisle na sobě Newton s Leibnizem položili základ infinitezimálního počtu. Považuje-li se hledání primitivních funkcí za řešení nejjednoduššího typu ODR, pak již v polovině 16. století bylo integrování známou úlohou.

Rychlý rozvoj v teorii ODR (hlavně početní techniky) nastal v 18. století. Matematici formulovali všechny dnes používané základní metody řešení ODR a učinili krok vpřed v obecné teorii ODR, konkrétně v teorii lineárních diferenciálních rovnic (LDR) a singulárních řešení. Začali studovat počáteční a okrajové úlohy.

V polovině 19. století zaznamenala matematická analýza zásadní změny, které vedly k vytvoření nových základů teorie ODR. Také hledání obecného řešení ODR ustupuje a do popředí se dostává řešení počáteční úlohy (Cauchyho úlohy).

S postupem času se častěji objevovaly diferenciální rovnice, jejichž řešení nešlo spočítat, tj. nebylo možné řešení vyjádřit pomocí konečného počtu známých elementárních funkcí. Proto si matematici začali klást otázku, zda pro danou počáteční podmínku má studovaná diferenciální rovnice řešení. Cauchy byl první, který takto na diferenciální rovnice pohlížel. V 19. století se hledání analytického tvaru řešení ODR stalo méně důležitým ve srovnání s vyšetřováním existence řešení.

Další důvod, proč se v průběhu 19. století v teorii ODR pozornost soustředila na zkoumání teoretické otázky existence a jednoznačnosti řešení, je rozvoj numerické integrace.²³ Metody, pomocí kterých je možné najít alespoň přibližné řešení, byly známy již na konci 19. století. Jejich rozkvět nastal až v druhé polovině 20. století s příchodem a posléze neuvěřitelně rychlým rozvojem počítačové techniky.

3.1 Dědictví 17. století ODR

Historie ODR je těsně spjata s vývojem matematiky jako takové, a proto ji nelze úplně vyčlenit. Shrňme alespoň podstatné výsledky matematiky, které předcházely vzniku teorii ODR.

Rok 1600 může být v matematice považován za přelomový rok, kdy se začaly uplatňovat algebraické prostředky. Geometrický přístup k řešení přírodovědných a technických problémů se ukázal nedostatečný. V 17. století totiž měla matematika uplatnění nejen v geodézii, astronomii a při sestavování kalendářů, ale také v balistice, při navigaci a dokonce při výrobě čoček. Právě tyto obory vyžadovaly kvantitativní přístup.

²³Nejstarší numerická metoda je tzv. *metoda tečen* neboli *Eulerova metoda*. Byla popsána Leonhardem Eulerem kolem roku 1768.

Právník **Pierre de Fermat** (1601–1665) a filosof **René Descartes** (1596–1650), vzhledem k tomu, že se oba věnovali také vědě, si tuto skutečnost dobře uvědomovali, a proto se snažili využít algebraické metody ve studiu geometrie. Vytvořili obor, který se nazývá *analytická geometrie*. Cílem analytické geometrie byl popis geometrických pojmů (bod, přímka, atd.) algebraickými prostředky.

Symbolika a metody užívané v algebře byly praktičtější než přístupy užívané v geometrii a navíc umožňovaly řešení odlišných geometrických a fyzikálních problémů stejným nebo podobným postupem.

Žádané a proto velmi rozšířené studium pohybu těles přivedlo matematiky k myšlence tzv. *základního konceptu* neboli konceptu o vztahu mezi proměnnými. Definice funkce, kterou dnes známe, se totiž po dlouhou dobu vyvíjela. Byla ústředním tématem matematické analýzy po dvě staletí.

Zřejmě nejpřesnější definici funkce v 17. století dal skotský matematik **James Gregory** (1638–1675) v práci *Vera Circuli et Hyperbolae Quadratura* (1667).²⁴ Definoval funkci jako kvantitu získanou z jiné kvantity pomocí algebraických operací. Jeho pojetí bylo zapomenuto. V následujícím století se znovu objevily obdobné definice.

V rukopisu z roku 1673 Leibniz považuje za *funkci* kvantitu, která se mění bod po bodě nějaké křivky (např. velikost tečného vektoru, normálového vektoru nebo y -ové souřadnice) a tato křivka je popsána rovnicí. Leibniz je autorem pojmů *konstanta*, *proměnná* a *parametr*. Termín *funkce* zavedl v roce 1692. V knize *Historia et Origo Calculi Differentialis* (1714) Leibniz míní funkcí kvantitu, která závisí na proměnné.

Švýcarský matematik, fyzik a astronom **Leonhard Euler** (1707–1783) v roce 1734 poprvé označil funkci f proměnné x symbolem $f(x)$.

Za objevitele infinitezimálního počtu jsou shledáváni německý matematik a filozof **Gottfried Wilhelm Leibniz** (1646–1716) a anglický matematik, fyzik a astronom **Isaac Newton** (1642–1727). Již před nimi však byly formulovány „větíčky“ z diferenciálního a integrálního počtu, např. metoda tečen, věta o derivování součinu a podílu dvou funkcí, derivace x^n , substituční metoda pro určitý integrál, výpočet délky křivky, dokonce derivace implicitně zadané funkce.

Nejen že oba infinitezimální počet nezávisle na sobě založili, ale také ho podstatně obohatili. Oba hleděli na infinitezimální počet jako na novou disciplínu schopnou řešit velké množství různorodých problémů. Jejich přístup se v mnoha směrech lišil, avšak myšlenka o tom, že derivování a integrování jsou vzájemně opačné procesy, byla společná.

Pro Newtona stejně jako Gregoryho byl plošný obsah útvaru ohraničeného osou x , grafem funkce f a přímkami $x = a$, $x = b$ funkce proměnné b , která vyznačuje pravý okraj plochy, zatímco levý okraj je pevně dán.

²⁴James Gregory v této práci ukázal, že plochu kruhu a hyperboly lze získat ve tvaru nekonečné konvergentní řady.

Dnes tento problém řešíme např. nalezením *primitivní funkce*²⁵. Tenkrát úloha nesla název *problém kvadratur*.²⁶ Leibniz v roce 1686 poprvé použil pro tuto plochu označení $\int y \, dx$. Protáhlé S je počáteční písmeno latinského slova *summa* a písmeno d v symbolu dx pochází z latinského *differentia*.

Integrovaní se zrodilo v 17. století jako proces opačný k derivování. Nyní někdy termínem integrování rozumíme hledání primitivní funkce. Z tohoto pohledu je za největší cennost 17. století považována formule

$$\int_a^b f(x) \, dx = F(b) - F(a), \quad (3.32)$$

kde F je spojitá funkce na $\langle a, b \rangle$, která je primitivní funkcí k funkci $f(x)$ na (a, b) . Připomeňme, že v 17. století neexistovala definice pojmu „spojitá funkce“, byl vnímán intuitivně. Formule (3.32) je nazývána Newtonův fundamentální vztah nebo Newtonův–Leibnizův vztah.

V roce 1693 Leibniz do časopisu *Acta Eruditorum* napsal: Obecný problém kvadratur můžeme redukovat na úlohu nalézt křivky, jestliže známe směrnicе jejich tečen. Obdobnou větu použil Newton v knize *Principia*.

Infinitezimální počet je postaven na konci 17. století na intuitivních základech. S nekonečně malými a nekonečně velkými veličinami se vypořádala až následující staletí. Exaktní základy infinitezimálního počtu zůstaly nejasné do 2. poloviny 19. století.

Historie integrálu, která přímo souvisí s ODR, je velmi zajímavá a je obsáhle zpracovaná v knížce [21]. V následující poznámce je jen její nástin.

Poznámka. Znak integrace \int na levé straně Newtonova–Leibnizova vztahu (3.32) má různé významy. Záleží na tom, jakou teorii integrálu máme na mysli.

V průběhu celého 18. století bylo integrování považováno za inverzní operaci k derivování. Funkce se integrovaly pomocí vztahu (3.32). O funkci $F : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ se předpokládalo, že má derivaci f všude v intervalu $\langle a, b \rangle$. Nyní víme, že je-li funkce $f : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ spojitá, pak integrál dle Newtonovy definice existuje.

V 19. století zaznamenalo pojetí integrálu velké změny. Cauchy a Riemann zavedli součtové definice integrálu, které se vrací k řecké exhaustivní metodě. Pro spojitou funkci $f : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ formuloval **Augustin–Louis Cauchy** (1789–1857) novou definici integrálu. Snažil se určit obsah plochy vymezené osou x , přímkami $x = a$, $x = b$ a grafem funkce f .

Bernhard Riemann (1826–1866) v roce 1854 zobecnil Cauchyho pojetí integrálu a především popsal třídu riemannovsky integrovatelných funkcí. Integrál funkce f v intervalu $\langle a, b \rangle$ dle Riemannovy definice existuje, jestliže funkce $f : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ je omezená a spojitá všude až na spočetnou množinu.

Na vztah mezi Newtonovým a Riemannovým integrálem v roce 1881 upozornil **Vito Volterra** (1860–1940). Sestrojil příklad funkce, kterou je vhodné integrovat dle Newtonovy definice, zatímco Riemannova definice pro její integrování není vhodná.

²⁵Funkce $F : (a, b) \rightarrow \mathbb{R}$ je funkce primitivní k funkci f na intervalu (a, b) , jestliže $F'(x) = f(x)$ pro každé $x \in (a, b)$.

²⁶Vyřešit *problém kvadratur* znamená najít plošný obsah útvaru, který je ohraničen jednou nebo více křivkami.

Počátek 20. století měl pro teorii integrálního počtu velký přínos. **Henri Léon Lebesgue** (1875–1941) vytvořil integrál silnější než Riemannův a to pro funkce omezené na omezeném intervalu, které nemusí být spojité v žádném bodě intervalu. V případě Lebesgueova integrálu Newtonův–Leibnizův vztah obecně neplatí. Za předpokladu, že $F : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ je spojitá, má v intervalu $\langle a, b \rangle$ derivaci f skoro všude a f je integrovatelná v Lebesgueově smyslu, pak Newtonův–Leibnizův vztah platí. Poslední předpoklad je zaručen, je-li $F : \langle a, b \rangle \rightarrow \mathbb{R}$ absolutně spojitá. Neboť pak má F derivaci f skoro všude v intervalu $\langle a, b \rangle$ a tato derivace je automaticky integrovatelná v Lebesgueově smyslu.

Následovaly pokusy o vytvoření nových integrálů, pro které by se poslední předpoklad mohl vynechat. Tímto problémem se zejména zabýval A. Denjoy a O. Perron. Ve 20. století významně do teorie integrálu přispěl český matematik **Jaroslav Kurzweil** (1926). S ním dlouhou dobu spolupracoval a dosáhl několika zajímavých výsledků bývalý člen našeho ústavu matematik doc. RNDr. Karel Karták, CSc.

3.2 Konec 17. století a ODR

První důležitý krok v teorii ODR udělal Isaac Newton, když klasifikoval ODR 1. řádu do tří tříd. Ve spisu *Methodus Fluxionum et Serierum Infinitarum* z roku 1671, který byl ovšem vydán až v roce 1736, se Newton ve skutečnosti zabývá „rovnícemi s fluxemi“.

Úvahy v infinitezimálním počtu opírá o tzv. *teorii fluxí a fluent*. Pro-měnnou chápe jako spojitý pohyb bodů, přímek nebo rovin. Kvantitu, která se mění, nazývá *fluenta* a rychlost změny této kvantity *fluxe*.

Máme-li bod pohybující se po spojitě rovinné křivce, pak souřadnice tohoto bodu x, y jsou fluenty. Z našeho pohledu to jsou funkce času t a jejich derivace podle t jsou fluxe \dot{x}, \dot{y} . Je-li $\dot{x} \neq 0$, je jejich poměr derivace y podle x

$$\frac{\dot{y}}{\dot{x}} = \frac{dy}{dx}.$$

Newton formuloval dvě základní úlohy matematické analýzy. První úloha zní: Ze znalosti dráhy pohybu hmotného bodu v každém okamžiku nalézt rychlost tohoto pohybu v určitém čase. Druhou základní úlohu zformuloval takto: Ze znalosti rychlosti hmotného bodu v každém okamžiku určit dráhu, kterou tento bod urazí za určitý čas. Jinými slovy, nalézt vztah mezi fluentami x, y , tj. nalézt funkci f vyhovující rovnici $f(x, y) = 0$, je-li dán vztah mezi fluxemi, které jim odpovídají.

Do první třídy Newton zařadil rovnice se dvěma fluxemi \dot{x}, \dot{y} a jednou fluentou x nebo y . Z dnešního hlediska jde o nejjednodušší typ ODR

$$\frac{dy}{dx} = f(x) \quad \text{nebo} \quad \frac{dy}{dx} = g(y).$$

Řešením první rovnice je primitivní funkce k funkci f . Druhá třída obsahuje

rovnice se dvěma fluxemi \dot{x}, \dot{y} a se dvěma fluentami x, y , tj.

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y). \quad (3.33)$$

Konečně v rovnicích třetí třídy se vyskytují tři fluxe a také jejich fluenty.

Newton uměl najít řešení jistých rovnic z druhé třídy. Byla-li pravá strana rovnice (3.33) polynom v x a y , pak Newtonova obecná metoda spočívala v postupných aproximacích. Ukažme například, jak Newton řešil rovnici

$$\frac{dy}{dx} = 1 - 3x + y + x^2 + xy. \quad (3.35)$$

Nejprve derivaci funkce y „aproximoval“ polynomem v x z původního vztahu (3.35)

$$\frac{dy}{dx} = 1 - 3x + x^2. \quad (3.36)$$

Rovnice (3.36) náleží do první třídy ODR. Nalezením primitivní funkce se získá její řešení.

$$y = C + x - \frac{3}{2}x^2 + \frac{1}{3}x^3$$

Newton nalezenou primitivní funkci y proměnné x dosadil do pravé strany rovnice (3.35) a obdržel druhou aproximaci

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dx} &= 1 - 3x + C + x - \frac{3}{2}x^2 + \frac{1}{3}x^3 + x^2 + x \left(C + x - \frac{3}{2}x^2 + \frac{1}{3}x^3 \right) = \\ &= 1 + C + (-2 + C)x + \frac{1}{2}x^2 - \frac{7}{6}x^3 + \frac{1}{3}x^4. \end{aligned}$$

Opět stačilo najít primitivní funkci

$$y = K + (1 + C)x + \frac{-2 + C}{2}x^2 + \frac{1}{6}x^3 - \frac{7}{24}x^4 + \frac{1}{15}x^5.$$

První přibližné řešení má v bodě $x = 0$ hodnotu $y(0) = C$. Aby druhé přibližné řešení v nule nabývalo stejné hodnoty, Newton položil $K = C$. Celý postup znovu opakovat.

Řešením rovnice (3.35) je mocninná řada. Její koeficienty u příslušných mocnin x musí být postupně určeny. Newton popsal, jak rovnici řešit, ale svůj postup nikterak nezdůvodnil. Nekonečná řada, kterou získáme postupnými aproximacemi, obsahuje integrační konstantu, kterou můžeme libovolně volit. Bylo zřejmé, že rovnice (3.35) má nekonečně mnoho řešení.

Švýcarský matematik, fyzik a astronom **Jacob Bernoulli** (1654– 1705) byl mezi prvními, kteří využili infinitezimální počet k analytickému řešení ODR. V roce 1690 publikoval v časopise *Acta Eruditorum* řešení tzv. *izochrony*. Je to úloha na nalezení takové křivky, která bude popisovat pohyb kyvadla, když perioda jeho oscilace nezávisí na velikosti výchylky.²⁷ Nazývá se *izochrona*, resp. *tautochróna*.

²⁷V roce 1657 Christian Huygens oznámil, že našel novou přesnější konstrukci kyvadlových hodin. V následujících letech teoreticky i prakticky zajistil izochronnost kyvadla. V roce 1689 Leibniz publikoval analytické řešení izochrony.

Hezkou interpretaci rovnosti času kyvu nezávisle na výchylce najdeme ve skriptech [22]. V Bernoulliho symbolice tento problém vedl na diferenciální rovnici

$$dy \sqrt{b^2 y - a^3} = dx \sqrt{a^3}. \quad (3.37)$$

Bernoulli z rovnosti diferenciálů (3.37) usoudil na rovnost integrálů²⁸ a získal formuli

$$\frac{2b^2 y - 2a^3}{3b^2} \sqrt{b^2 y - a^3} = x \sqrt{a^3}.$$

Z dnešního hlediska je rovnice (3.37) jednoduché cvičení na metodu separace proměnných. V Bernoulliho době mělo jeho poznání velký přínos pro teorii ODR. Řešením je *cykloida*. Podrobněji se problému izochrony věnuje článek Š. Schwabika O konstrukci kyvadlových hodin, [3].

Bernoulli užitím dynamického popisu fyzikálního problému získal rovnici křivky určitých vlastností. Tato myšlenka byla aplikována na různé fyzikální úlohy. Dynamický popis často vede na ODR, která je následně vyřešena vzhledem k jistým počátečním podmínkám. Příkladem je rovnice logaritmické spirály, elastiky nebo lemniskáty. Další pěkné příklady (řetězovku, traktrix) jsou uvedeny v knize [13], str. 473–474.

Jak se v této době šířily nové poznatky? Výsledky své práce si matematici posílali v dopisech. Korespondence v nich však často vyvolávala rivalitu až nevraživost. Je pochopitelné, že bylo obtížné určit prvenství nových myšlenek. Publikační příležitost téměř nebyla. Příkladem takových nesrovnalostí je i spor mezi Newtonem a Leibnizem o prioritu hlavních myšlenek infinitezimálního počtu, který vyvrcholil v rozdělení matematiků na kontinentální a ostrovní. O vztazích jak osobních, tak profesních se více dozvíme v knize [5], str. 23–27.

Autoři knih ([5], [10], [13]), ze kterých čerpáme informace, se shodují, že *metodu separace proměnných* objevil Leibniz, když se snažil ukázat, že diferenciální rovnice

$$y \frac{dx}{dy} = f(x) g(y) \quad (3.38)$$

je řešitelná pomocí *kvadratur*.²⁹ Leibniz rovnici (3.38) přepsal na tvar

$$\frac{dx}{f(x)} = g(y) \frac{dy}{y}$$

a nyní mohl obě strany rovnice integrovat.

V korespondenci z konce roku 1691 tento postup konzultuje s holandským vědcem **Christiaanem Huyensem** (1629–1695).³⁰ Leibniz nikdy obecnou metodu separace proměnných neformuloval.

²⁸Slovo integrál zde snad bylo použito poprvé.

²⁹Diferenciální rovnice je řešitelná pomocí *kvadratur*, jestliže její řešení lze zapsat pomocí integrálu. Jsou prováděny různé úpravy na danou ODR tak, aby se rovnice převedla na integrovatelný tvar (např. proměnné se separují). Tento termín se již v dnešní době nepoužívá.

³⁰V časopise *Acta Eruditorum* z roku 1693 Christiaan Huygens výslovně mluví o ODR.

Ve stejném roce (1691) Leibniz převedl *homogenní diferenciální rovnici* prvního řádu, tj. rovnici

$$\frac{dy}{dx} = f\left(\frac{y}{x}\right), \quad (3.39)$$

substitucí $y = vx$, kde v je funkce proměnné x , na problém kvadratur. Dnes bychom řekli „na rovnici se separovanými proměnnými“.

V časopise *Acta Eruditorum* (1694) **Johann Bernoulli** (1667–1748), mladší bratr Jacoba, podrobněji popsal řešení rovnic (3.39). Je autorem termínu separace proměnných. Tuto metodu také přesně formuloval.

Poznámka. Název rovnice (3.39) souvisí s vlastností funkce f . Funkce dvou proměnných $h(x, y)$ definovaná na množině $M \subset \mathbb{R}^2$ se nazývá *homogenní funkce stupně α* právě tehdy, když

$$(1) \quad t \neq 0, [x, y] \in M \Rightarrow [tx, ty] \in M,$$

$$(2) \quad t \neq 0, [x, y] \in M \Rightarrow h(tx, ty) = t^\alpha h(x, y).$$

Je snadné ukázat, že pro homogenní funkci $h(x, y)$ stupně 0 existuje funkce jedné proměnné $f(u)$ tak, že $h(x, y) = f\left(\frac{y}{x}\right)$ pro $\forall x \neq 0, \forall y$, a naopak každá funkce tvaru $f\left(\frac{y}{x}\right)$ je homogenní funkce stupně 0. Homogenní rovnice je tedy rovnice tvaru $y' = h(x, y)$, kde $h(x, y)$ je homogenní funkce stupně 0. Termín „homogenní“ se vyskytuje v jiném významu také v teorii lineárních diferenciálních rovnic.

V roce 1694 Leibniz ukázal, jak rozřešit *lineární diferenciální rovnici* prvního řádu

$$\frac{dy}{dx} + P(x)y = Q(x)$$

pomocí kvadratur. Jeho metoda spočívala v substituci závisle proměnné.

Nedlouho poté Jacob Bernoulli v časopise *Acta Eruditorum* (1695) uvedl problém řešitelnosti ODR

$$\frac{dy}{dx} = P(x)y + Q(x)y^n, \quad (3.40)$$

kde n je konstanta různá od nuly a jedničky. Rovnice (3.40) se nazývá *Bernoulliho rovnice*. V roce 1696 Leibniz položil $z = y^{1-n}$. Tak převedl rovnici (3.40) na LDR.

Johann Bernoulli přišel na jiný způsob, kde konstanta n může být nula i jednička. V časopise *Acta Eruditorum* (1696) využívá substituci $y = mz$, tedy

$$\frac{dy}{dx} = m \frac{dz}{dx} + \frac{dm}{dx} z,$$

která převádí rovnici (3.40) na rovnici

$$m \frac{dz}{dx} + \frac{dm}{dx} z = P(x)mz + Q(x)m^n z^n. \quad (3.41)$$

Závisle proměnná y byla nahrazena součinem dvou proměnných m a z , tedy máme možnost volby jedné neznámé. Johann Bernoulli předpokládal, že

$$\frac{dz}{dx} = P(x)z. \quad (3.42)$$

Pomocnou rovnicí (3.42) lze snadno integrovat.³¹ Získá se tak funkce z proměnné x . Redukovaná rovnice (3.41)

$$\frac{dm}{dx} z = Q(x)m^n z^n$$

je rovnice se separovanými proměnnými. Vypočteme-li funkci m proměnné x , máme z i m , tedy řešení rovnice (3.40), neboť $y(x) = m(x)z(x)$.

Povšimněme si, že Bernoulliova rovnice (3.40) je lineární, je-li $n = 0$ nebo $n = 1$. V ostatních případech je nelineární.

Je zajímavé, že proměnné v rovnici

$$ax \, dy - y \, dx = 0 \quad (3.43)$$

jsou separované, a přesto rovnice (3.43) nemohla být řešena metodou separace proměnných. Důvod je prostý. Do roku 1694 nebylo známo, že $\int \frac{1}{x} dx = \ln|x|$. Johann Bernoulli překonal neznalost vztahu $1/x = (\ln x)'$ tím, že obě strany rovnice (3.43) vynásobil výrazem y^{a-1}/x^2 , který nazval *integrační faktor*. V časopise *Acta Eruditorum* (1694) rovnici (3.43) převedl na rovnici

$$\frac{ay^{a-1}}{x} dy - \frac{y^a}{x^2} dx = 0,$$

kteřou lze snadno integrovat. Její řešení je

$$\frac{y^a}{x} = b, \quad b \in \mathbb{R}.$$

Integrační faktor byl čas od času používán pro konkrétní ODR 1. řádu. Obecná metoda integračních faktorů byla formulována až v dalším století.

Připomeňme, které rovnice se nazývají exaktní. Mějme obyčejnou diferenciální rovnici

$$M(x, y) + N(x, y)y' = 0. \quad (3.44)$$

Jestliže existuje funkce ϕ taková, že

$$\phi_x(x, y) = M(x, y), \quad \phi_y(x, y) = N(x, y),$$

(indexem x , resp. y označujeme parciální derivaci funkce ϕ podle x , resp. y) a taková, že rovnice $\phi(x, y) = c$ implicitně zadává diferencovatelnou funkci $y = \psi(x)$, pak levá strana rovnice (3.44) je rovna

$$M(x, y) + N(x, y)y' = \phi_x(x, y) + \phi_y(x, y)y' = \frac{d}{dx} \phi(x, \psi(x)).$$

³¹Zde znamená „integrovat“ v podstatě totéž, jako nalézt řešení rovnice. S touto historicky motivovanou terminologií se můžeme setkat v mnoha učebnicích, zejména aplikačního charakteru.

Tedy

$$\frac{d}{dx} \phi(x, \psi(x)) = 0. \quad (3.45)$$

V tomto případě se rovnice (3.44) nazývá *exaktní diferenciální rovnice* prvního řádu. Její řešení nebo řešení ekvivalentní rovnice (3.45) je dáno implicitně rovnicí $\phi(x, y) = c$, $c \in \mathbb{R}$. V praxi je často rovnice (3.44) uvedena v symetrické diferenciální formě

$$M(x, y) dx + N(x, y) dy = 0. \quad (3.46)$$

Rovnicí (3.46) se zabýval Euler. Ve své práci z let 1734–35 uvedl tvrzení: Diferenciální rovnice (3.46) je exaktní právě, když

$$M_y(x, y) = N_x(x, y). \quad (3.47)$$

Ke stejné podmínce dospěl **Alexis Claude Clairaut** (1713–1765) v letech 1739 a 1740.

Uvedená ekvivalence platí za předpokladu, že funkce $M(x, y)$ a $N(x, y)$ jsou spojitě diferencovatelné na jednoduše souvislé oblasti $G \subseteq \mathbb{R}^2$ a podmínka (3.47) je splněna na G . Implikace, je-li diferenciální rovnice (3.46) exaktní, pak platí na G rovnost (3.47) je nyní zřejmá. Je-li totiž $G \subseteq \mathbb{R}^2$ otevřená, pak druhá derivace funkce třídy $C^2(G)$ nezávisí na pořadí proměnných, vzhledem ke kterým se derivuje.

Není-li rovnice (3.46) exaktní, pak ji často můžeme vynásobit nenulovou funkcí μ proměnných x a y tak, že rovnice

$$\mu(M dx + N dy) = 0$$

je již exaktní. Funkce μ , jak bylo řečeno, se nazývá *integrační faktor*.

Eulerovi vděčíme za obecné myšlenky v teorii ODR a integračních faktorů. Mimo jiné vytvořil třídy ODR, které lze řešit užitím jistého typu integračních faktorů.

3.3 Počátek 18. století a ODR

V roce 1694 G. W. Leibniz a Johann Bernoulli uveřejnili problém, který sami řešili: najít třídu křivek, které protínají známou třídu křivek pod daným úhlem. Johann Bernoulli nazval hledané křivky *trajektorie*. Tato úloha je například užitečná, pokud chceme najít cestu paprsku světla pohybujícího se v opticky nehomogenním prostředí.

Leibniz se zabýval tzv. *ortogonálními trajektoriemi*, které protínají kolmo danou třídu křivek. Uvažoval rovnici křivek

$$y^2 = 2bx, \quad (3.48)$$

kde $b \in \mathbb{R}$ je parametr. Vztah (3.48) derivoval podle x a obdržel

$$y \frac{dy}{dx} = b.$$

Věděl, že pro ortogonální trajektorie musí platit, $b = -y dx/dy$. Dosazením tohoto vztahu do (3.48) získal ODR pro ortogonální trajektorie

$$y^2 = -2xy \frac{dx}{dy},$$

jejíž obecné řešení implicitním tvaru je $y^2/2 = a^2 - x^2$, tj. rovnice elipsy.

V roce 1715 vyzval Leibniz Angličany, aby našli obecnou metodu řešení problému ortogonálních trajektorií. Newtonovi se podařilo ji nalézt. Jeho metoda je ve *Philosophical Transactions* z roku 1716.

Švýcarský matematik **Jacob Hermann** (1678–1733) v časopise *Acta Eruditorum* (1717) uvedl tvrzení: Je-li

$$F(x, y, c) = 0 \tag{3.49}$$

daná třída křivek, pak $y' = -F_x/F_y$, kde F_x a F_y jsou parciální derivace funkce F podle x a y , a směrnice tečny ortogonálních trajektorií je F_y/F_x .

Hermann odvodil, že ortogonální trajektorie řeší diferenciální rovnici

$$F_y dx = F_x dy. \tag{3.50}$$

K nalezení trajektorií zbývá vyřešit soustavu (3.49), (3.50). Hermann použil dosazovací metodu. Z rovnice (3.50) vyjádřil parametr c a dosadil do rovnice (3.49). Její řešení jsou hledané ortogonální křivky. Tento postup se v podstatě od Leibnizova příkladu nijak neliší, je pouze obecnější.

První roky 18. století jsou pozoruhodné množstvím problémů (hlavně geometrických a fyzikálních problémů z mechaniky), které vedly na ODR 2. a 3. řádu. Mnoho křivek bylo definováno vztahem, který popisoval změnu křivosti bod po bodu.

Johann Bernoulli píše v roce 1716 Leibnizovi, že diferenciální rovnici, psáno dnešní symbolikou,

$$\frac{d^2y}{dx^2} = \frac{2y}{x^2} \tag{3.51}$$

vyhovuje obecné řešení, které pokrývá tři třídy křivek. Její obecné řešení je

$$y = ax^2 + \frac{b}{x}, \quad a, b \in \mathbb{R}.$$

Je-li $b = 0$, jde o paraboly. Je-li $a = 0$, jedná se o hyperboly. Ve zbývajícím případě máme křivky třetího řádu. Rovnice (3.51) se nazývá *Eulerova rovnice*.

Křivky, jejichž poloměr křivosti³² závisel pouze na závisle proměnné, přivedly italského matematika **Jacopa Francesca Riccatiho** (1676–1754) v roce 1712 k diferenciální rovnici

$$f(y, y', y'') = 0. \tag{3.52}$$

³²V roce 1691 bratři Jacob a Johann Bernoulliové našli vzorec pro poloměr křivosti. Jacob jej nazval *zlatá věta*.

V té době se Riccati zabýval problémy z oboru akustiky. Levá strana rovnice (3.52) explicitně nezávisí na x . Riccati použitím substituce $y'(x) = p(y(x))$ převedl (3.52), rovnici 2. řádu pro y , na rovnici 1. řádu pro p

$$f\left(y, p, p \frac{dp}{dy}\right) = 0.$$

Tento postup nazýváme *metoda snižování řádu*. Byla již dříve užita Jacobem Bernoullim.

V roce 1723 Riccati studoval diferenciální rovnici 2. řádu

$$x^m \frac{d^2x}{dp^2} = \frac{d^2y}{dp^2} + \left(\frac{dy}{dp}\right)^2. \quad (3.53)$$

Získal ji z vlastnosti křivosti jisté křivky. Pomocí substituce $dx/dp = q(x)$ $dy/dp = u(x)$ rovnici (3.53) převedl na rovnici 1. řádu

$$x^m \frac{dq}{dx} = \frac{du}{dx} + \frac{u^2}{q}.$$

Předpokládal, že funkce q je tvaru x^n . Tedy

$$\frac{du}{dx} + \frac{u^2}{x^n} = nx^{m+n-1}. \quad (3.54)$$

Riccati ukázal, že pro některé hodnoty n lze rovnici (3.54) řešit metodou separace proměnných. Tento výsledek publikoval v časopise *Acta Eruditorum* (1723). Později se příslušníkům rodiny Bernoulliů podařilo najít jiné hodnoty parametru n , pro které lze proměnné v rovnici (3.54) separovat.

Švýcarský matematik, fyzik a lékař **Daniel Bernoulli** (1700 - 1782), syn Johanna Bernoulliho, v časopise *Acta Eruditorum* (1725) ukázal, že rovnici

$$\frac{dy}{dx} + ay^2 = bx^m, \quad a, b \in \mathbb{R}, \quad (3.55)$$

lze převést na rovnici se separovanými proměnnými, jestliže

$$m = \frac{-4k}{2k \pm 1}, \quad k \in \mathbb{N}.$$

Rovnice (3.55) se nazývá *Riccatiová rovnice*. Nazval ji tak francouzský matematik, fyzik a filosof **Jean Le Rond d'Alembert** (1717–1783). Byl první, kdo uvažoval obecný tvar Riccatiové rovnice

$$\frac{dy}{dx} = a_0(x) + a_1(x)y + a_2(x)y^2.$$

Nejdůležitější poznatky o Riccatiově rovnici pochází od Eulera. Více informací je v encyklopedii [8], str. 441–442.

Riccatiova práce v teorii ODR je důležitá nejen proto, že se Riccati zabýval řešením rovnic 2. řádu ale také proto, že užíval metodu snižování řádu.

Euler v časopise *Acta Eruditorum* (1727) popsal třídu ODR 2. řádu, které uměl záměnou proměnné převést na rovnice 1. řádu. Ukažme na rovnici typu

$$\left(\frac{dy}{dx}\right)^{p-2} \frac{d^2y}{dx^2} = a \frac{x^m}{y^n}, \quad (3.56)$$

jak Euler snížil její řád. Užil nových proměnných t a v , které splňovaly následující vztahy

$$y = e^v t(v), \quad x = e^{\alpha v}, \quad (3.57)$$

kde α byla konstanta, kterou dodatečně stanovil. Rovnice (3.57) považoval za parametrické rovnice rovinné křivky s parametrem v . Spočetl

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dx} &= \frac{1}{\alpha} e^{v(1-\alpha)} \left(t + \frac{dt}{dv} \right), \\ \frac{d^2y}{dx^2} &= \frac{1}{\alpha^2} e^{v(1-2\alpha)} \left((1-\alpha)t + (2-\alpha) \frac{dt}{dv} + \frac{d^2t}{dv^2} \right) \end{aligned}$$

a dosadil do (3.56). Obdržel ODR 2. řádu pro funkci t proměnné v . Stanovil α tak, aby eliminoval exponenciální člen (proměnná v se pak v rovnici explicitně nevyskytuje). Řád rovnice snížil substitucí $z = dv/dt$, získal tak rovnici 1. řádu pro funkci t proměnné z .

3.4 Polovina 18. století a ODR

Rok 1739 je s nadsázkou považován za počátek vývoje teorie LDR, protože dne 15. 9. 1739 Euler poslal dopis Johannu Bernoullimu, který zahájil etapu řešení *homogenních lineárních diferenciálních rovnic (HLDR) s konstantními koeficienty*.³³ Někdy se místo homogenní LDR používá názvu LDR s nulovou pravou stranou.

Euler se tedy zabýval lineární rovnicí

$$Ay + B \frac{dy}{dx} + C \frac{d^2y}{dx^2} + D \frac{d^3y}{dx^3} + \dots + N \frac{d^ny}{dx^n} = 0, \quad (3.58)$$

kde A, B, C, \dots, N jsou konstanty. V roce 1743 již věděl, že obecné řešení rovnice (3.58) je lineární kombinací n lineárně nezávislých řešení, tj. musí obsahovat n libovolných konstant. Jak Euler řešení hledal? Použil substituci $y = e^{rx}$, $r \in \mathbb{R}$. Po dosazení substituce má rovnice (3.58) tvar

$$e^{rx}(A + Br + Cr^2 + \dots + Nr^n) = 0.$$

Je-li tedy funkce $y(x) = e^{rx}$ řešením lineární diferenciální rovnice (3.58), pak musí být

$$A + Br + Cr^2 + \dots + Nr^n = 0. \quad (3.59)$$

³³Bernoulli odepsal, že již takové rovnice řešil v roce 1700, dokonce s nekonstantními koeficienty. Pravda je, že se zabýval pouze speciálním typem LDR 3. řádu, které převáděl na rovnice 2. řádu.

Rovnice (3.59) pro neznámou r se nazývá *charakteristická rovnice* LDR (3.58). Euler ukázal, že je-li q kořen charakteristické rovnice (3.59), potom $y(x) = ae^{qx}$, $a \in \mathbb{R}$ je řešení rovnice (3.58).

Má-li rovnice (3.59) kořen q s násobností k , pak Euler použil pro rovnici (3.58) substituci $y = e^{qx}u(x)$. Shledal, že je-li $u(x)$ polynom stupně $k-1$, tj. $u(x) = \alpha + \beta x + \gamma x^2 + \dots + \kappa x^{k-1}$, pak funkce

$$y(x) = e^{qx}u(x) = e^{qx}(\alpha + \beta x + \gamma x^2 + \dots + \kappa x^{k-1})$$

je řešením rovnice (3.58). Toto řešení obsahuje k libovolných konstant $\alpha, \beta, \gamma, \dots, \kappa$. Zkoumal také případ, kdy kořeny charakteristické rovnice jsou komplexně združené.

V roce 1753 obrátil Euler svoji pozornost na řešení *nehomogenních lineárních diferenciálních rovnic* (NLDR) *n-tého řádu*. Řešení hledal tak, že obě strany rovnice vynásobil integračním faktorem $e^{\alpha x}$. Pak rovnici integroval a nakonec vhodnou volbou konstanty α snížil řád rovnice. Řešme Eulerovou metodu například rovnicí

$$C \frac{d^2y}{dx^2} + B \frac{dy}{dx} + Ay = G(x), \quad (3.60)$$

kde C, B, A jsou konstanty a $C \neq 0$. Obě strany rovnice vynásobíme faktorem $e^{\alpha x}$. Jejich primitivní funkce se až na konstantu musí rovnat.

$$\int \left(e^{\alpha x} C \frac{d^2y}{dx^2} + e^{\alpha x} B \frac{dy}{dx} + e^{\alpha x} Ay \right) dx = \int e^{\alpha x} G(x) dx \quad (3.61)$$

Pro vhodná \bar{A} , \bar{B} a α můžeme psát

$$\int \left(e^{\alpha x} C \frac{d^2y}{dx^2} + e^{\alpha x} B \frac{dy}{dx} + e^{\alpha x} Ay \right) dx = \int \left[e^{\alpha x} \left(\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} \right) \right]' dx.$$

Po dosazení do rovnice (3.61) máme

$$\int \left[e^{\alpha x} \left(\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} \right) \right]' dx = \int e^{\alpha x} G(x) dx,$$

$$e^{\alpha x} \left(\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} \right) = \int e^{\alpha x} G(x) dx. \quad (3.62)$$

Hodnoty konstant \bar{A} a \bar{B} určíme tak, že obě strany rovnice derivujeme podle x , vydělíme $e^{\alpha x}$ a porovnáme s původní rovnicí (3.60). Konečný výsledek je

$$\bar{B} = C, \quad \bar{A} = \frac{A}{\alpha} = B - \alpha C, \quad (3.63)$$

je-li $\alpha \neq 0$. Úpravou poslední rovnosti v (3.63) dostaneme kvadratickou rovnici pro neznámou α a s koeficienty $C, -B, A$, tj.

$$C\alpha^2 - B\alpha + A = 0. \quad (3.64)$$

Rovnice (3.64) má nulový kořen právě, když $A = 0$. V případě, že $B \neq 0$, pak v původní rovnici (3.60) nejprve snížíme řád a poté použijeme Eulerovu metodu. Je-li také $B = 0$, tedy nulový kořen rovnice (3.64) je dvojnásobný, pak řešení diferenciální rovnice (3.60) najdeme přímo integrací.

Označme $F(x)$ pravou stranu rovnosti (3.62), tj.

$$F(x) = \int e^{\alpha x} G(x) dx.$$

Rovnici (3.62) vynásobme $e^{-\alpha x}$, tedy

$$\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} = e^{-\alpha x} F(x)$$

a postup opakujeme, tj. vynásobme znovu obě strany rovnice integračním faktorem $e^{\beta x}$ a pak zkoumejme jejich primitivní funkce, tj.

$$\int e^{\beta x} \left(\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} \right) dx = \int \left(e^{\beta x} e^{-\alpha x} F(x) \right) dx.$$

Pro vhodné \bar{C} a β je

$$\int e^{\beta x} \left(\bar{A}y + \bar{B} \frac{dy}{dx} \right) dx = \int \left[e^{\beta x} \bar{C}y \right]' dx,$$

tedy

$$e^{\beta x} \bar{C}y = \int \left(e^{(\beta-\alpha)x} F(x) \right) dx.$$

Stejným postupem jako v prvním kroku zjistíme, že

$$\bar{C} = \bar{B} = C, \quad \beta = \frac{\bar{A}}{\bar{B}} = \frac{A}{\alpha C} = \frac{B}{C} - \alpha. \quad (3.65)$$

Ze vztahů (3.65) plyne: $\alpha\beta = A/C$, $\alpha + \beta = B/C$, tedy α a β jsou kořeny kvadratické rovnice (3.64). Obecné řešení rovnice (3.60) má tvar

$$y(x) = \frac{e^{-\beta x}}{C} \int \left(e^{(\beta-\alpha)x} \int e^{\alpha x} G(x) dx \right) dx.$$

Eulerovu metodu lze použít i v případě, že α a β jsou komplexně združené kořeny. Dnes používáme jiný postup. Víme, že řešení rovnice (3.60) je tvaru $y_p(x) + y_h(x)$, kde $y_p(x)$ je jedno libovolné řešení rovnice (3.60) a $y_h(x)$ jsou všechna řešení přiřazené homogenní rovnice $Cy'' + By' + Ay = 0$. Obecné řešení y_h nalezneme stejně jako Euler pomocí charakteristické rovnice a partikulární řešení y_p metodou variace konstant. O ní se zmíníme později.

Je-li rovnice (3.60) řádu n , pak musíme použít n integračních faktorů typu $e^{\alpha x}$, abychom krok po kroku snížili řád rovnice a tak našli obecné řešení.

Dodejme, že v roce 1760 se Euler zabýval Riccatiovou rovnicí (3.55), kde $a = 1$. Tedy

$$\frac{dy}{dx} + y^2 = bx^n. \quad (3.66)$$

Ukázal, že substituce $y(x) = v(x) + z^{-1}(x)$, kde $v(x)$ je partikulární řešení (3.66), vede na NLDR 1. řádu

$$\frac{dz}{dx} - 2vz = 1.$$

Teorie LDR se postupně rozvíjela. Problém určit integrační faktory pro LDR s nekonstantními koeficienty,

$$Ly + M \frac{dy}{dx} + N \frac{d^2y}{dx^2} + \dots = T,$$

kde L, M, \dots, T jsou spojité funkce jedné proměnné x , přivedl italského matematika **Josepha Louise Lagrange** (1736–1813) k myšlence tzv. *adjungované rovnice*.

Pro jednoduchost předpokládejme LDR 2. řádu

$$Ly + M \frac{dy}{dx} + N \frac{d^2y}{dx^2} = T, \quad (3.67)$$

kde L, M, N, T jsou spojité funkce v I a $N(x) \neq 0$ pro všechna $x \in I$. V 18. století pojem „spojitá funkce“ ještě nebyl definován, matematici ho vnímali intuitivně.

Lagrange vynásobil obě strany rovnice (3.67) funkcí $z(x)$, kterou zatím neznal a obě strany integroval podle x . Pro sčítance na levé straně užil metodu per partes. Tedy

$$\begin{aligned} \int Mzy' dx &= Mzy - \int (Mz)'y dx, \\ \int Nzy'' dx &= Nzy' - (Nz)'y + \int (Nz)''y dx. \end{aligned}$$

Rovnice (3.67) má po dosazení předchozích vztahů tvar

$$[Mz - (Nz)']y + (Nz)y' + \int [Lz - (Mz)' + (Nz)']y dx = \int Tz dx. \quad (3.68)$$

Lagrange položil hranatou závorku uvnitř integrálu rovnu nule,

$$Lz - (Mz)' + (Nz)'' = 0. \quad (3.69)$$

Získal tak HLDR 2. řádu pro funkci z :

$$(L - M' + N'')z + (2N' - M)z' + Nz'' = 0.$$

Německý matematik **Immanuel Lazarus Fuchs** (1833–1902) rovnicí (3.69) v roce 1873 nazval *adjungovanou rovnicí* k rovnici (3.67). Dnes víme,

že řešení rovnice (3.67) existuje, tedy pro z řešení adjungované rovnice platí $\int Tz dx = 0$, druhá Fredholmova věta (viz [17]).

Uvážíme-li předchozí předpoklady, z rovnice (3.68) zbyde následující

$$[Mz - (Nz)']y + (Nz)y' = 0,$$

kde z je řešení adjungované rovnice. Lagrange tak dokázal snížit řád původní rovnice (3.67).

V letech 1762–65 ukázal, že obecné řešení HLDR n -tého řádu je lineární kombinace n lineárně nezávislých řešení. V roce 1775 zpracoval *metodu variace konstant*, kterou použil k nalezení partikulárního řešení NLDR.

D'Alembert velmi přispěl k rozvoji teorie LDR. Lagrangeovy poznatky ho přivedly k úvahám, za jakých podmínek lze řád LDR snížit. Dále odvodil speciální metodu pro LDR s konstantními koeficienty. Těžiště jeho práce však bylo v teorii parciálních diferenciálních rovnic.

K počátku teorie ODR neodmyslitelně patří nekonečné řady. Od roku 1700 byly využívány při řešení diferenciálních rovnic. Newton je používal při řešení ODR 1. řádu tzv. *metodou neurčitých koeficientů*.

Ukažme Newtonův postup na rovnici

$$\frac{dy}{dx} = 2 + 3x - 2y + x^2 + x^2y. \quad (3.70)$$

Newton předpokládal, že řešení rovnice (3.70) je ve tvaru mocninné řady

$$y(x) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n x^n \quad (3.71)$$

a že řadu může derivovat člen po členu, tj.

$$\frac{dy}{dx}(x) = \sum_{n=1}^{\infty} n a_n x^{n-1}. \quad (3.72)$$

Vztahy (3.71), (3.72) dosadíme do rovnice (3.70)

$$\sum_{n=1}^{\infty} n a_n x^{n-1} = 2 + 3x - 2 \sum_{n=0}^{\infty} a_n x^n + x^2 + x^2 \sum_{n=0}^{\infty} a_n x^n.$$

Provedeme jednoduché úpravy a nakonec dostaneme

$$a_1 + 2a_0 + (2a_2 + 2a_1)x + \sum_{n=2}^{\infty} [(n+1)a_{n+1} + 2a_n - a_{n-2}] x^n = 2 + 3x + x^2.$$

Rovnost je identicky splněna, pokud koeficienty u příslušných mocnin x na obou stranách rovnice se rovnají, tedy

$$a_1 = 2 - 2a_0, \quad 2a_2 = 3 - 2a_1, \quad 3a_3 = 1 + a_0 - 2a_2, \quad \dots$$

Umíme vyjádřit všechna a_i , $i \in \mathbb{N}$ v závislosti na a_0 . To svědčí o tom, že rovnice (3.70) má tolik řešení, kolik je možných voleb a_0 . Zůstává však otázka konvergence získané mocninné řady.

Povšimněme si, že rovnice (3.70) patří do druhé třídy dle Newtona a její řešení, jak jsme si ukázali, Newton uměl najít také pomocí postupných aproximací.

Předpokládáme-li, že řešení ODR je ve tvaru mocninné řady, pak se uvedený postup nazývá *metoda mocninných řad*. Lze ji například použít pro HLDR 2. řádu

$$P(x)\frac{d^2y}{dx^2} + Q(x)\frac{dy}{dx} + R(x)y = 0,$$

kde $P(x)$, $Q(x)$, $R(x)$ jsou polynomy proměnné x a $P(x) \neq 0$ pro každé $x \in (\alpha, \beta)$. V knihách [5] a [6] je podrobný popis použití metody mocninných řad.

Při řešení přírodovědných problémů nejrůznější povahy bylo stále častěji shledáváno, že potřebnou ODR nelze vyřešit v uzavřeném tvaru.³⁴ Ve druhé polovině 18. století už měli matematici dostatek zkušeností s vyjadřováním funkcí pomocí řad a Euler v roce 1768 přichází s tímto postupem pro diferenciální rovnice, které nelze integrovat v uzavřeném tvaru.

Ukázal, že změna závisle proměnné

$$y(x) = \frac{u'(x)}{u(x)}$$

v Riccatiově nelineární diferenciální rovnici (3.66) dá LDR 2. řádu

$$\frac{d^2u}{dx^2} - bx^n u = 0,$$

kterou řešil právě metodou mocninných řad. Pro jisté hodnoty parametru n obdržel řešení v uzavřeném tvaru. Jsou to ty hodnoty, pro které proměnné v rovnici (3.66), resp. (3.55) lze separovat, jež dříve zmínil Daniel Bernoulli.

Přestože Euler pracoval pouze se speciálními typy ODR, je jeho postup přesně takový, jaký užíváme dnes. Nazývá se *Frobeniova metoda*.³⁵ Euler předpokládal, že

$$y(x) = x^\lambda(A + Bx + Cx^2 + \dots),$$

je řešení diferenciální rovnice. Řadu y a její derivace dosadil do dané rovnice a upravil její levou stranu. Mocnitel λ a koeficienty A, B, C, \dots určil tak, aby koeficienty u každé mocniny x byly nulové a $A \neq 0$.

³⁴Rovnice je integrovatelná v uzavřeném tvaru, jestliže její řešení lze vyjádřit pomocí konečného počtu operací, elementárních funkcí a neurčitých integrálů elementárních funkcí.

³⁵V roce 1874 **Ferdinand Georg Frobenius** (1849–1917) formuloval postup řešení LDR ve tvaru nekonečné řady v okolí některých singulárních bodů.

Demonstrujeme postup na lineární diferenciální rovnici 2. řádu

$$\frac{d^2u}{dr^2} + \frac{1}{r} \frac{du}{dr} + \left(\alpha^2 - \frac{\beta^2}{r^2} \right) u = 0, \quad (3.73)$$

kde $r > 0$, neboť má význam vzdálenosti. Euler tuto rovnici v roce 1766 sestavil pro oscilující membránu.

Ukažme nejprve, že rovnice (3.73) má speciální tvar. Obě strany rovnice vynásobme výrazem r^2 a použijme substituci $\alpha r = x$, tedy

$$\frac{du}{dx} = \frac{du}{dr} \frac{1}{\alpha}, \quad \frac{d^2u}{dx^2} = \frac{d^2u}{dr^2} \frac{1}{\alpha^2}.$$

Po dosazení obdržíme rovnici

$$x^2 \frac{d^2u}{dx^2} + x \frac{du}{dx} + (x^2 - \beta^2) u = 0, \quad (3.74)$$

která se pro $x > 0$ a $\beta \in \mathbb{R}$ nazývá *Besselova rovnice řádu β* .³⁶

Hledejme nyní řešení původní rovnice (3.73). Podle Eulera má tvar

$$u(r) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n r^{n+\lambda}, \quad a_0 \neq 0. \quad (3.75)$$

Euler předpokládal, že pro $r > 0$ lze řadu derivovat člen po členu, tj.

$$\begin{aligned} \frac{du}{dr} &= \sum_{n=0}^{\infty} (n+\lambda) a_n r^{n+\lambda-1}, \\ \frac{d^2u}{dr^2} &= \sum_{n=0}^{\infty} (n+\lambda)(n+\lambda-1) a_n r^{n+\lambda-2}. \end{aligned} \quad (3.76)$$

Vztahy (3.75), (3.76) dosadíme do rovnice (3.73). Zřejmé úpravy vedou na rovnici

$$\sum_{n=0}^{\infty} \left[(n+\lambda)(n+\lambda-1) + (n+\lambda) - \beta^2 \right] a_n r^{n+\lambda-2} + \sum_{n=2}^{\infty} \alpha^2 a_{n-2} r^{n+\lambda-2} = 0.$$

Tedy

$$\begin{aligned} & \left[\lambda(\lambda-1) + \lambda - \beta^2 \right] a_0 r^{\lambda-2} + \left[(1+\lambda)\lambda + (1+\lambda) - \beta^2 \right] a_1 r^{\lambda-1} + \\ & + \sum_{n=2}^{\infty} \left(\left[(n+\lambda)(n+\lambda-1) + (n+\lambda) - \beta^2 \right] a_n + \alpha^2 a_{n-2} \right) r^{n+\lambda-2} = 0. \end{aligned}$$

Rovnost je identicky splněna, jsou-li koeficienty u jednotlivých mocnin r rovny nule, tj.

$$(i) \quad (\lambda(\lambda-1) + \lambda - \beta^2) a_0 = (\lambda^2 - \beta^2) a_0 = 0,$$

³⁶Friedrich Wilhelm Bessel (1784–1846) byl významný německý astronom.

- (ii) $((1 + \lambda)\lambda + (1 + \lambda) - \beta^2)a_1 = ((1 + \lambda)^2 - \beta^2)a_1 = 0,$
 (iii) $((n + \lambda)^2 - \beta^2)a_n + \alpha^2 a_{n-2} = 0, \quad n \geq 2.$

Z rovnice (i) plyne $\lambda_{1,2} = \pm\beta$. Položme $\lambda = \beta \geq 0, a_0 = 1$. S ohledem na (ii) nutně $a_1 = 0$. Z rekurentní formule (iii) dostaneme

$$a_n = \frac{-\alpha^2 a_{n-2}}{(n + \beta)^2 - \beta^2} = \frac{-\alpha^2 a_{n-2}}{n(n + 2\beta)}, \quad n \geq 2.$$

Postupně zjistíme, že všechny liché koeficienty a_1, a_3, a_5, \dots jsou nulové a že pro sudé koeficienty platí

$$a_{2n} = \frac{-\alpha^2 a_{2n-2}}{2^2 n(n + \beta)} = \frac{(-1)^n \alpha^{2n} a_0}{2^{2n} n!(n + \beta) \cdot \dots \cdot (2 + \beta) \cdot (1 + \beta)}, \quad n \in \mathbb{N}.$$

Euler našel řešení rovnice (3.73) ve tvaru

$$u(r) = r^\beta \left(1 + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-1)^n}{n!(n + \beta) \dots (2 + \beta)(1 + \beta)} \left(\frac{\alpha r}{2} \right)^{2n} \right).$$

Poznámka. Připomeňme definici Gama funkce Γ . Pro kladné x je

$$\Gamma(x) = \int_0^{\infty} t^{x-1} e^{-t} dt.$$

Pro záporné $x, x \notin \mathbb{Z}$, je definovaná vztahem

$$\Gamma(x) = \frac{\Gamma(x + n)}{x \cdot (x + 1) \cdot \dots \cdot (x + n - 1)},$$

kde $n \in \mathbb{N}$ a $x + n > 0$, viz [7]. Definičním oborem Gama funkce je tedy množina $\mathbb{R} \setminus \{\dots, -2, -1, 0\}$. Pro kladná x lze pomocí integrace per partes odvodit identitu $\Gamma(x + 1) = x \Gamma(x)$, tj. $\Gamma(n) = (n - 1)!$ pro $n \in \mathbb{N}$. Gama funkce je tedy zobecněním faktoriálu.

Není těžké ukázat, že řešením rovnice (3.74) je řada

$$u(x) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-1)^k}{k! \Gamma(k + \beta + 1)} \left(\frac{x}{2} \right)^{2k + \beta}, \quad x > 0, \quad \beta \notin \mathbb{Z}^-. \quad (3.77)$$

Standardně se označuje $J_\beta(x)$ a nazývá se stejnojmenně podle rovnice (3.74) *Besselova funkce prvního druhu řádu β* . Je-li β kladné celé číslo, položme $J_{-\beta}(x) = (-1)^\beta J_\beta(x)$.

Užitím této symboliky lze Eulerovo řešení psát ve tvaru

$$u(r) = \left(\frac{2}{\alpha} \right)^\beta \Gamma(\beta + 1) J_\beta(\alpha r).$$

Druhé řešení rovnice (3.73) je tvaru (3.75), kde $\lambda = -\beta$, pokud je $\beta \notin \mathbb{Z}_0^+$. Koeficienty a_n získáme již zmíněným postupem. Povšimněme si, že stačí β nahradit $-\beta$.

Besselovy funkce J_β a $J_{-\beta}$, kde $\beta \notin \mathbb{Z}$, jsou lineárně nezávislé. Proto jsou všechna řešení lineární diferenciální rovnice (3.73) tvaru

$$u(r) = c_1 J_\beta(r) + c_2 J_{-\beta}(r), \quad c_1, c_2 \in \mathbb{R}.$$

Euler uměl pro $\beta = 0$ a $\beta = 1$ najít druhé lineárně nezávislé řešení rovnice (3.73). Postup je složitější, viz [5], str. 281–283 a str. 287–289.

Také ukázal, že Besselovu funkci J_β , kde $\beta = n + \frac{1}{2}$, $n \in \mathbb{Z}$, lze psát pomocí elementárních funkcí. Např.

$$J_{\frac{1}{2}}(x) = \sqrt{\frac{2}{\pi x}} \sin x \quad \text{a} \quad J_{-\frac{1}{2}}(x) = \sqrt{\frac{2}{\pi x}} \cos x.$$

Ostatní vztahy můžeme odvodit z rekurentní formule

$$\frac{2\beta}{x} J_\beta(x) = J_{\beta-1}(x) + J_{\beta+1}(x), \quad x > 0, \quad \beta \in \mathbb{R}.$$

Na závěr poznamenejme, že speciální příklady Besselovy rovnice zmínil již v roce 1703 Jacob Bernoulli. Později se s nimi podrobněji zabýval kromě Leonharda Euler také Daniel Bernoulli.

3.5 Konec 18. století a soustavy ODR

Ve třetí kapitole byla sestavena soustava ODR popisující vývoj velikosti populací obaleče a jehličnatého porostu. Proto se o soustavách stručně zmíníme i zde. V 18. století měly největší uplatnění v astronomii. Často bylo možné soustavu převést na jednu ODR. Z praktických důvodů velký zájem vzbuzovala úloha pohybujících se tří těles (Slunce, Země, Měsíc), která na sebe navzájem působí přitažlivými silami (úloha tří těles). Připomeňme, že pohyb Měsíce hrál velkou roli pro správnou navigaci.

Daniel Bernoulli v roce 1734 získal cenu Francouzské akademie věd za řešení problému dvou těles. Matematický popis změn tří souřadnicových údajů těchto těles vede na soustavu šesti LDR 2. řádu. Euler v roce 1744 tuto úlohu zdokonalil. Soustavu ODR pro Slunce, Zemi a Měsíc se poprvé pokusil v roce 1747 řešit Clairaut metodou řad.

Jeden směr zabývající se úlohami dvou a více těles odhadoval řešení z dat, která byla k dispozici. Zde se zrodila tzv. *metoda variace konstant*. Náznak této metody můžeme pozorovat u Johanna Bernoulliho, který ji použil na ojedinělé případy LDR již v roce 1697.

V letech 1739–1740 jistou podobu metody variace konstant Euler aplikoval na diferenciální rovnici

$$\frac{d^2 y}{dx^2} + ky = b(x).$$

V letech 1772–1780 **Pierre Simon de Laplace** (1749–1827)³⁷ o metodě variace konstant napsal několik článků.

Metodu variace konstant pro NLDR n -tého řádu, tak jak ji dnes známe, popsal Lagrange ve dvou článcích z let 1774 a 1775. Pro jednoduchost uvažujme NLDR 2. řádu na intervalu I

$$Ly + M \frac{dy}{dx} + N \frac{d^2y}{dx^2} = T, \quad x \in I, \quad (3.78)$$

kde L, M, N, T jsou spojité funkce v I a $N(x) \neq 0$ pro všechna $x \in I$. Lagrange věděl, že *přirazená* HLDR k rovnici (3.78),

$$Ly + M \frac{dy}{dx} + N \frac{d^2y}{dx^2} = 0, \quad (3.79)$$

má obecné řešení tvaru

$$y(x) = ap(x) + bq(x), \quad a, b \in \mathbb{R}, \quad (3.80)$$

kde p, q jsou dvě lineárně nezávislá řešení (3.79), jejichž definiční obor je interval I . Partikulární řešení rovnice (3.78) hledal ve tvaru

$$y_p(x) = a(x)p(x) + b(x)q(x), \quad (3.81)$$

kde funkce a a b jsou spojitě diferencovatelné na intervalu I . Nyní je třeba stanovit podmínky pro zatím neznámé funkce a a b . Protože funkce $y_p(x)$ má být řešením rovnice (3.78), dosadíme ji do (3.78). Spočtěme:

$$\frac{dy_p}{dx} = a \frac{dp}{dx} + b \frac{dq}{dx} + \frac{da}{dx}p + \frac{db}{dx}q. \quad (3.82)$$

Lagrange položil

$$\frac{da}{dx}p + \frac{db}{dx}q = 0. \quad (3.83)$$

Derivace funkce (3.82) za podmínky (3.83) je

$$\frac{d^2y_p}{dx^2} = a \frac{d^2p}{dx^2} + b \frac{d^2q}{dx^2} + \frac{da}{dx} \frac{dp}{dx} + \frac{db}{dx} \frac{dq}{dx}. \quad (3.84)$$

Vztahy (3.81), (3.82), a (3.84) dosadíme do rovnice (3.78). Protože platí podmínka (3.83) a p a q jsou řešení přirazené HLDR (3.79), dostaneme

$$\frac{da}{dx} \frac{dp}{dx} + \frac{db}{dx} \frac{dq}{dx} = \frac{T}{N}. \quad (3.85)$$

Pro funkce $\frac{da}{dx}$ a $\frac{db}{dx}$ tak získáme nehomogenní soustavu dvou lineárních algebraických rovnic (3.83), (3.85). Matice této soustavy se nazývá *Wronského matice funkcí* p, q a determinant této matice $W_{p,q}(x)$ se nazývá

³⁷Vzpomeňme, že v roce 1825 bylo vydáno jeho životní dílo pětisvazková *Mécanique céleste*, kde analyticky vyřešil některé problémy mechaniky Sluneční soustavy. Navázal zde na výsledky Newtona, Clairauta, d'Alemberta, Eulera a Lagrangea.

Wronského determinat funkcí p, q . Vzhledem k tomu, že p a q jsou dvě lineárně nezávislá řešení (3.79), je $W_{p,q}(x) \neq 0$ pro všechna $x \in I$. Tedy soustava je jednoznačně řešitelná pro každé $x \in I$. Její řešení najdeme pomocí Cramerova pravidla, tj.

$$\frac{da}{dx}(x) = -\frac{q(x)T(x)}{W_{p,q}(x)N(x)} \quad \text{a} \quad \frac{db}{dx}(x) = \frac{p(x)T(x)}{W_{p,q}(x)N(x)}$$

pro všechna $x \in I$. Umíme-li k funkcím $\frac{da}{dx}$ a $\frac{db}{dx}$ najít primitivní funkce, pak známe předpis partikulárního řešení rovnice (3.78). Stačí dosadit do formule (3.81).

Obecný tvar řešení rovnice (3.78) obdržíme jako součet jednoho partikulárního řešení NLDR a obecného řešení přiřazené HLDR. Tuto metodu Lagrange aplikoval na mnoho problémů ve fyzice a v roce 1808 ji dokonce zobecnil, aby mohl řešit soustavu tří LDR 2. řádu.

Metoda variace konstant byla na dlouhou dobu posledním významným příspěvkem k rozvoji početní techniky v teorii ODR. Možná to bylo tím, že v té době všechny diferenciální rovnice, které vznikaly z podnětu fyziky, uměli matematici vyřešit. Jisté je, že diferenciální rovnice v 18. století byly důležitým nástrojem, který byl zdokonalován podle potřeb vývoje fyzikálních problémů. Na konci 18. století je patrný náznak matematické abstrakce, která měla čistě účelový charakter. Po dobu jednoho století se v teorii ODR neobjevily žádné nové postupy. Až na konci 19. století byla například popsána *Laplaceova transformace*.

V biologických oborech se diferenciální rovnice začaly uplatňovat až od třicátých let 20. století a jejich aplikace na řešení problémů se výrazně rozvíjí teprve od 2. poloviny 20. století.

Závěr

V práci je ukázáno využití diferenciálních rovnic v biologii. Z rozsáhlého vědního oboru byla vybrána disciplína populační ekologie, kde se obvyčejné diferenciální rovnice využívají k modelování populační dynamiky. Zaměřili jsme se na jednu populaci s různými růstovými schopnostmi a za rozdílných životních podmínek. K popisu časové změny vývoje velikosti populace jednoho druhu je třeba jedna autonomní diferenciální rovnice.

Vlastnosti řešení diferenciální rovnice byly vyšetřovány pomocí kvalitativních metod, které jsou založeny na geometrickém přístupu. Snahou bylo ukázat jejich výhody oproti hledání analytického tvaru řešení a následném zkoumání jeho vlastností.

Pro aplikace jsou důležité rovnovážné stavy diferenciální rovnice. Jejich charakter (stabilita) je odrazem chování všech řešení diferenciální rovnice. Formulovali jsme postup, jak zakreslit systém všech trajektorií diferenciální rovnice, tj. fázový portrét, z něhož je možné zjistit stabilitu rovnovážných stavů.

Tento text může být ukázkou propojení matematiky a biologie. Mohl by zajímat studenty učitelské kombinace biologie-matematika. Z didaktických důvodů jsme postupovali od jednoduchých modelů ke složitějším. Každý model je detailně rozpracován. Nejprve je odvozena autonomní diferenciální rovnice, která je matematickým popisem populační dynamiky za předem stanovených podmínek. Dále se zkoumá, jak se chovají její řešení, která popisují časový vývoj studované populace. Zjištěné kvalitativní vlastnosti diskutujeme v souvislostech s možnými důsledky vývoje populace za různých počátečních podmínek. Text doprovází mnoho ilustrativních obrázků.

V závěru druhé kapitoly jsou vyšetřovány také vzájemné vztahy dvou populací, konkrétně vztah predátor-kořist. Odvodili jsme matematický popis predace. Vliv predátora na populaci kořisti je ukázán na reálné populaci obaleče, škůdce jehličnatých porostů severní Kanady. Z výsledku analýzy modelu byly učiněny závěry týkající se ochrany lesa před obalečem.

Historické pojednání o diferenciálních rovnicích může motivovat matematiky vyučující na technických a přírodovědných školách k zamyšlení, jak teorii diferenciálních rovnic vyučovat. Diferenciální rovnice vznikly z potřeby popisu fyzikálních problémů. O existenci řešení tedy nebylo pochyb. Cílem bylo získat řešení. Matematici proto nejprve formulovali elementární metody řešení obyčejných diferenciálních rovnic. Teorie diferenciálních rovnic se utváří později až s myšlenkou, zda řešení rovnice existuje.

V budoucnu by práce, týkající se této tematiky, mohla pokračovat studiem modelů dvou a více populací, jejichž matematický aparát tvoří autonomní soustavy diferenciálních rovnic.

POUŽITÁ LITERATURA

- [1] Amann, H., Ordinary Differential Equations: An Introduction to Non-linear Analysis, *Walter de Gruyter*, New York, 1990.
- [2] Arnold, V. I., Ordinary Differential Equations, *The Massachusetts Institute of Technology*, Cambridge, 1998.
- [3] Bečvář J., Fuchs E. (editoři), Matematika v 16. a 17. století, Dějiny matematiky, svazek 12, *Prometheus*, Praha, 1999.
- [4] Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., Ekologie: jedinci, populace a společenstva, *Vydavatelství Univerzity Palackého*, Olomouc, 1997.
- [5] Boyce W. E., DiPrima, R. C., Elementary Differential Equations, *John Wiley & Sons, Inc.*, New York, 2001.
- [6] Braun, M., Differential Equations and Their Applications, *Springer-Verlag*, New York, 1983.
- [7] Broman, A., Introduction to Partial Differential Equations: from Fourier Series to Boundary-value Problems, *Dover Publications, Inc.*, New York, 1989.
- [8] Grattan-Guinness, I.(editor), Companion Encyclopedia of the History and Philosophy of the Mathematical Sciences, *Johns Hopkins University Press*, Baltimore, 2003.
- [9] Hirsch, M. W., Smale, S., Devaney, R. L., Differential Equations, Dynamical Systems & An Introduction to Chaos, *Elsevier*, New York, 2004.
- [10] Ince, E.L., Ordinary Differential Equations, *Dover*, New York, 1956.
- [11] Kalas, J., Pospíšil, Z., Spojité modely v biologii, *Universitas Masarykiana Brunensis*, Brno, 2001.
- [12] Klíč, A., Kubíček, M., Matematika III diferenciální rovnice (Kvalitativní teorie a aplikace. Numerické metody), *Ediční středisko VŠCHT*, Praha, 1992.
- [13] Kline, M., Mathematical Thought from Ancient to Modern Time (volume 1,2,3), *Oxford University Press*, New York, 1972.
- [14] Kolmogorov, A.N., Yushkevich, A.P., Mathematics of the 19th Century (Constructive Function Theory, Ordinary Differential Equations, Calculus of Variations, Theory of Finite Differences), *Birkhäuser Verlag*, Basel, 1998.

- [15] Kot, M., Elements of Mathematical Ecology, *Cambridge University Press*, Cambridge, 2003.
- [16] Ludwig, D., Jones, D., Holling, C. S., Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest, *Journal of Animal Ecology*, 47, 315–332, 1978.
- [17] Lukeš, J., Zápisky z funkcionální analýzy, *Nakladatelství Karolinum*, Praha, 2002.
- [18] May, R. M., Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states, *Nature*, 269, 471–477, 1977.
- [19] Nagy, J., Stabilita řešení obyčejných diferenciálních rovnic, *SNTL*, Praha, 1980.
- [20] Pullman, N. J., Matrix Theory and its Applications, *Marcel Dekker, Inc.*, New York, 1976.
- [21] Schwabik, Š., Šarmanová, P., Malý průvodce historií integrálu, *Prometheus*, Praha, 1996.
- [22] Veselý, J., Matematická analýza pro učitele, *Matfyzpress*, Praha, 1997.