Diferenciální rovnice – aplikace

Robert Mařík

Ústav matematiky
Mendelova univerzita v Brně

K čemu jsou nám diferenciální rovnice?
K popisu jakých jevů se dají použít?
Jak zviditelníme neviditelné a osaháme nedostupné?

Poslední změna 16. listopadu 2009

Lesnická
a dřevařská
fakulta

Obsah

Proč se malé dítě houpe na pružinovém houpadle rychleji než dospělý člověk?

Pohyb je popsán rovnicí $\boxed{my'' + ky = 0}$, kde m je hmotnost člověka a k charakteristika pružiny.

- Jedná se o lineární diferenciální rovnici druhého řádu s konstantními koeficienty. Charakteristická rovnice $mz^2 + k = 0$ má kořeny $z_{1,2} = \pm i\sqrt{\frac{k}{m}}$.
- Řešením je funkce $y = C_1 \cos\left(\sqrt{\frac{k}{m}}t\right) + C_2 \sin\left(\sqrt{\frac{k}{m}}t\right)$.
- Pokud roste m, frekvence kmitů $\sqrt{\frac{k}{m}}$ klesá.

2. ZÁHADA MALÉHO POČTU ŽIVOČIŠNÝCH DRUHŮ NA OSTROVECH

Proč jsou ekosystémy na ostrovech chudší a citlivější na změny, v porovnání s ekosystémy na pevnině?

Uvažujme ostrov, nacházející se relativně nedaleko pevniny – takový, že na něj mohou z pevniny migrovat nové druhy (větrem, přes moře, v trusu ptáků a pod.), které na ostrově dosud nežijí. Tyto druhy se na ostrově buď uchytí nebo neuchytí. V případě, že se druh úspěšně uchytí a kolonizuje ostrov, může tato kolonizace být na úkor druhů jiných, které následkem tohoto vymřou. Protože pevnina má mnohem větší nosnou kapacitu než ostrov, slouží jako jistá zásobárna nových druhů pro uvažovaný ostrov a ostrov je tedy neustále pod vlivem imigrace.

- Předpokládejme, že rychlost kolonizace, tj. počet druhů, které v čase t proniknou na ostrov a úspěšně se zde zabydlí, roste s počtem imigrantů a klesá s počtem druhů, které na ostrově již žijí. Počet imigrantů klesá s rostoucí vzdáleností ostrova od pevniny. Rychlost přibývání druhů lze tedy vyjádřit ve tvaru
$$\frac{b}{d(N+\beta)},$$
kde N je počet druhů na ostrově v čase t, d je vzdálenost ostrova od pevniny, β je nezáporná a b kladná konstanta.

- Předpokládejme, že rychlost vymírání druhů, které v minulosti již úspěšně kolonizovaly ostrov, ale neobstály v konkurenci pozdějších kolonizátorů, roste s klesající rozlohou ostrova a s rostoucím počtem druhů na ostrově. Rychlost vymírání druhů je tedy
$$a\frac{N}{S},$$
kde S je rozloha ostrova a a kladná konstanta.

- Tyto předpoklady byly prověřeny i pokusy!

Počet druhů na ostrově rozlohy S ve vzdálenosti d od pevniny tedy vyhovuje diferenciální rovnici

$$\boxed{N' = \frac{b}{d(N+\beta)} - a\frac{N}{S}}. \tag{1}$$

Stacionárním bodem je řešení rovnice

$$\frac{b}{d(N+\beta)} - a\frac{N}{S} = 0,$$

což po vynásobení faktorem $N + \beta$ a po úpravě vede na kvadratickou rovnici

$$N^2 + N\beta - \frac{Sb}{ad} = 0$$

s kladným kořenem $N_1^* = \frac{1}{2}\left(-\beta + \sqrt{\beta^2 + \frac{4Sb}{ad}}\right)$ a záporným kořenem N_2^*, který nás nezajímá.

- Velikost N_1^* roste s větší rozlohou ostrova S a s menší vzdáleností od pevniny d.
- I když se počet druhů ustálí na konstantní hodnotě, není garantováno, že druhové složení zůstane neměnné. V praxi dojde k tomu, že druhové bohatství (počet druhů) bude konstantní, bude se však měnit složení druhů.

Tyto poznatky byly potvrzeny pokusem s ostrůvky poblíž Floridy. Ostrůvky byly zbaveny chemickou cestou bezobratlých živočichů. Za necelý rok se druhové bohatství díky invazi z pevniny obnovilo. Konkrétní druhové složení však bylo jiné, než před zásahem, a toto druhové složení se neustále měnilo. Ostrůvky poblíž pobřeží hostily více druhů než ty vzdálenější a při dodatečném umělém snížení velikosti některých ostrůvků se jejich druhové bohatství zmenšilo.

V roce 1883 byl opakovanými sopečnými výbuchy téměř zničen život na ostrově u sopky Krakatoa, který leží cca 25 km od Jávy a má rozlohu 20 km^2. Již v roce 1921 byl tento ostrov osídlen 27 druhy ptáků. Tento počet se v pozdějších letech již neměnil, měnila se pouze druhová skladba. Hodnoty koeficientů v tomto případě jsou $\dfrac{b}{d} = 22\text{rok}^{-1}$, $\beta = 1$ a $\dfrac{a}{S} = 0,03\text{rok}^{-1}$.

3. Je evolučně výhodnější být gauner nebo dobrák?

Cílem tohoto modelu je studovat typy chování živočichů a zjistit, zda některý typ chování přináší jeho nositelům evoluční výhodu.

Nechť se v populaci vyskytují dva vzorce chování – jedince používající první z nich budeme nazývat „jestřábi“ a druhý „holubice“. Chování se projeví, pokud se dva jedinci setkají u téhož zdroje (potrava, hnízdiště, . . .).

- Jestřáb o zdroj bojuje a ustoupí pouze po prohraném boji.
- Holubice o zdroje nebojuje a zkonzumuje zdroj pouze pokud protivník ustoupí bez boje.
- Předpokládejme, že každý jedinec v populaci si zkonzumování zdroje si může svou evoluční zdatnost posílit o hodnotu V, pokud je nucen a ochoten o zdroj bojovat, je jeho evoluční zdatnost naopak snížena o hodnotu D.
- Setkají-li se u zdroje dvě holubice, jedna z nich ustoupí bez boje a druhá zkonzumuje zdroj. Předpokládejme, že po častých setkáních tohoto typu každá holubice zkonzumuje průměrně polovinu zdrojů.
- Setká-li se u zdroje holubice s jestřábem, zkonzumuje celý zdroj jestřáb.

- Setkají-li se u zdroje dva jestřábi, ani jeden z nich neustoupí a bojují o zdroj. Předpokládejme, že všichni jestřábi jsou stejně silní a po boji je pravděpodobnost zkonzumování zdroje poloviční pro každého jestřába.

Matematický rozbor ukazuje, že četnost x výskytu jestřábů v populaci řídí diferenciální rovnicí

$$\boxed{x' = x(1-x)\left(\frac{V}{2} - \frac{D}{2}x\right).} \qquad (2)$$

Jediné realistické hodnoty x jsou z intervalu $[0, 1]$.

- Pokud platí $V > D$, všechna řešení konvergují ke stacionárnímu bodu $x = 1$. Ať je počáteční rozložení vzorců chování v populaci jakékoliv, evolučně stabilní je pouze populace složená ze samých jestřábů. Jsou-li náklady na boj o zdroje nižší než užitek ze zdrojů, nevyplatí se ustupovat při soupeření o zdroje (např. stromy v lese).

- Pokud jsou náklady na boj větší než užitek ze zdrojů, platí $V < D$. V tomto případě všechna řešení konvergují ke stacionárnímu bodu $x = \dfrac{V}{D}$. V populaci tedy budou přítomni i jestřábi i holubice.

Lesnická a dřevařská fakulta

- **Ať jsou tedy podmínky jakékoliv, vždy budou v populaci přítomni jestřábi.** Přitom právě jestřábi paradoxně plýtvají zdroji energie na boj, namísto, aby celou energii zaměřili na rozmnožování. Z hlediska efektivity při využívání zdrojů prostředí platí, že populace složená ze samých holubic využívá zdroje prostředí nejefektivnějším možným způsobem. Přesto je taková populace evolučně nestabilní!

- **Pronikne-li do populace samých holubic jeden jestřáb, má značnou evoluční výhodu**, protože každý zdroj, u kterého se nachází, zkonzumuje. Tím poroste jeho evoluční zdatnost a jeho geny se budou v populaci rychle šířit.

Pokusíme se sestrojit jednoduchý model procesů vzniku, šíření a odeznívání epidemií. Budeme se přitom zabývat tzv. modely bez vitální dynamiky, tj. budeme uvažovat, že celkový počet jedinců v populace se nemění v čase.

Skupina S (*angl. susceptible*) obsahuje tu část populace, které je náchylná k onemocnění. Tito jedinci netrpí chorobou, mohou však být infikováni při styku s nemocnými.

Skupina I (*angl. infected*) obsahuje část populace tvořenou infikovanými jedinci. Tito jedinci vykazují známky onemocnění a rozšiřují nemoc mezi členy skupiny S.

Skupina R (*angl. removed*) obsahuje tu část populace, která je tvořena jedinci, kteří byli dříve infikováni, ale nyní již nemohou šířit chorobu. Jsou zde obsaženi jedinci, kteří se uzdravili a zůstali trvale imunní, jedince, kteří byli trvale izolováni a dokonce, v případě smrtelné nemoci, jedinci, kteří zemřeli.

Veličiny S, I, R jsou obecně funkcemi času. V libovolném časovém okamžiku t platí

$$S(t) + I(t) + R(t) = N.$$

Pro vývoj epidemie přijmeme následující předpoklady.

- Rychlost, s jakou nově infikovaní jedinci přecházejí ze skupiny S do skupiny I je úměrná počtu setkání infikovaných jedinců s jedinci, náchylnými k onemocnění. Tato rychlost je tedy úměrná součinu SI.
- Rychlost, s jakou jedinci ze skupiny I přecházejí do skupiny R je úměrná počtu infikovaných jedinců I.
- Jedinci, kteří se ocitli ve skupině R v této skupině trvale zůstávají.

Uvedené požadavky je možno matematicky vyjádřit soustavou diferenciálních rovnic (Kermack–McKendrik(1927))

$$\begin{aligned} S' &= -\alpha SI, \\ I' &= \alpha SI - \beta I, \\ R' &= \beta I \\ S + I + R &= N \end{aligned} \tag{3}$$

s počátečními podmínkami $S(0) = S_0 > 0$, $I(0) = I_0 > 0$, $R(0) = 0$, $S_0 + I_0 = N$. Protože veličina R se nevyskytuje v prvních dvou rovnicích systému (3), je možno uvažovat tyto první dvě rovnice samostatně.

$$\boxed{\begin{aligned} S' &= -\alpha S I, \\ I' &= \alpha S I - \beta I. \end{aligned}} \tag{4}$$

- Epidemie skončí tak, že *vymizí infikovaní jedinci*. Počet jedinců R_∞, kteří se nakazili infekcí, je řešením rovnice

$$N - R_\infty = S_0 e^{-\frac{\alpha R_\infty}{\beta}}.$$

  R_∞ je rostoucí funkcí proměnné α a klesající funkcí proměnné β.

- Aby byl rozsah epidemie co nejmenší, je třeba aby koeficient α byl co nejmenší (dosáhneme například snižováním četnosti kontaktů jedinců ze skupiny I s jedinci ze skupiny S, nebo zvyšováním odolnosti jedinců ze skupiny S) a aby koeficient β byl co největší (tj. aby proces izolace nemocných jedinců ze skupiny I probíhal co nejrychleji).

- $R_\infty < N$, tj. **některým jedincům se epidemie vyhne**, přestože jí byli vystaveni stejně jako ostatní.

- Předpokládejme, že v jisté izolované oblasti jsou přítomny dva živočišné druhy, které si vzájemně konkurují.
- Předpokládejme, že zpomalení rychlosti růstu vlivem konkurence je přímo úměrné četnosti, s níž se jedinci jednoho druhu setkávají s jedinci druhého druhu.
- Nepředpokládáme přitom nic bližšího o typu této konkurence, tj. zda jedinci jednoho druhu fyzicky brání jedincům druhého druhu v přístupu k potravě, či zda je konkurence založena jenom na tom, že „ujídají ze společného krajíce“.
- Náš model bude zahrnovat oba typy konkurence, změna se projeví pouze ve velikosti konstanty úměrnosti, která vyjadřuje zpomalení vývoje populací vlivem konkurence.

Je-li velikost první populace vyjádřena veličinou x a velikost druhé populace veličinou y, je možno systém popsat soustavou diferenciálních rovnic

$$\boxed{\begin{aligned} x' &= (a - bx)x - cxy, \\ y' &= (\alpha - \beta y)y - \gamma xy. \end{aligned}} \tag{5}$$

Jsou možné čtyři případy.

- Pokud jsou parametry c, γ, které charakterizují mezidruhovou konkurenci, dostatečně malé, přežívají obě populace (*slabá konkurence*).
- V systému tedy dojde vlivem mezidruhové konkurence k vyloučení druhu y a populace druhu x se ustálí na hodnotě, odpovídající jeho nosné kapacitě prostředí (*dominance druhu x*).
- Dochází podobně jako v předchozím bodě ke konkurenčnímu vyloučení druhu x a jedná se tedy o *dominanci druhu y*.
- V systému tedy vždy dojde ke konkurenčnímu vyloučení jednoho z druhů. Který z druhů bude vyloučen, záleží na počátečních podmínkách. Pokud jsou počáteční podmínky nastaveny tak, že trajektorie začíná v oblasti atraktivity stacionárního bodu odpovídajícího přežití druhu x, dojde k eliminaci druhu y, pokud je tomu naopak, dojde k eliminaci druhu x (*silná konkurence*).

Všechny typy konkurence (konkurenční vyloučení, slabá konkurence, silná konkurence) jsou v přírodě pozorovány.

V ekologii zpravidla největší pozornost upoutává slabá konkurence, kdy dochází ke stabilní koexistenci. Tento jev nastává, pokud, řečeno v biologických termínech, jedinec daného druhu svou existencí konkuruje jedincům svého druhu více, než jedincům druhu jiného. V praxi to znamená, že druhy musí mít poněkud odlišné ekologické nároky[1].

Například společně hnízdící druhy ptáků si konkurují v boji o hnízdiště. Tyto druhy mohou koexistovat, pokud mají například rozdílné složení potravy. V tomto případě jedinec konkuruje svému druhu i v boji o prostor k hnízdění i v boji o potravu, jedincům druhého druhu však konkuruje méně – pouze v boji o hnízdiště. Všimněme si ještě, že pokud vedle sebe koexistují dvě populace, součet velikostí je větší než velikost rovnovážných stavů kterékoliv osamocené populace. Dvě konkurující-si populace tedy využívají zdroje efektivněji než populace jediná.

Ke konkurenčnímu vyloučení slabšího druhu nemusí dojít, pokud druhy žijí v komplikovanějších podmínkách, než jaké jsme dosud uvažovali: například v přítomnosti třetího konkurenta, v přítomnosti predátora, v periodicky se měnícím životním prostředí, či pokud na sebe druhy reagují se zpožděním, ve fragmentovaném prostředí.

---

[1] Gauseho princip

Nechť veličina x udává hmotnost populace částic, které znečišťují vodu v jezeře o objemu V.

- Předpokládejme, že do jezera přitéká čistá voda a stejnou rychlostí odtéká voda s nečistotami (hladina se nemění, je v ustáleném stavu).
- Nechť veličina r udává, jaký objem vody se v jezeře takto vymění za jeden den. Předpokládejme dále (poněkud nerealisticky), že rozdělení znečišťujících částic v jezeře je rovnoměrné.
- Úbytek hmotnosti nečistot za časovou jednotku je dán derivací x'.
- Tento úbytek hmotnosti je možno vyjádřit též ve tvaru $\frac{r}{V}x$, kde $\frac{r}{V}$ je pro dané jezero kladná konstanta udávající, jak velká část z celkového množství vody se v jezeře vymění za časovou jednotku. Označíme-li tuto konstantu symbolem k, je proces úbytku nečistot v jezeře popsán diferenciální rovnicí
$$x' = -kx. \tag{6}$$

Řešením rovnice (6) je klesající exponenciální funkce
$$x = x_0 e^{-kt}. \tag{7}$$

Předpokládejme nyní, že do jezera neustále přitékají další nečistoty rychlostí $c(t)$. Rovnici (6) je potom nutno modifikovat na rovnici

$$x' = -kx + c(t). \tag{8}$$

Pokud je c konstantní, jedná se o autonomní rovnici se stabilním stacionárním řešením $x = \dfrac{c}{k}$. Je-li $c(t)$ nekonstantní, je rovnice (8) lineární a je možno ji vyřešit explicitně.

Model soustavy dvou jezer

Uvažujme nyní soustavu dvou znečištěných jezer.

- Do prvního jezera o objemu V_1 vtéká čistá voda rychlostí r a vytéká stejnou rychlostí voda znečištěná.
- Tato znečištěná voda vtéká (opět rychlostí r) do druhého jezera o objemu V_2 a stejnou rychlostí vytéká z celé soustavy jezer voda obsahující nečistoty z obou jezer.
- Označme konstanty v rovnici samočištění jednotlivých jezer $k_1 = \dfrac{r}{V_1}$ a $k_2 = \dfrac{r}{V_2}$, dále označme $x(t)$ množství nečistot v čase t v prvním jezeře a $y(t)$ množství nečistot v čase t v druhém jezeře a x_0, y_0 počáteční hodnoty znečištění jezer v čase $t_0 = 0$.

Soustavu je možno popsat matematickým modelem

$$\begin{aligned} x' &= -k_1 x, \\ y' &= k_1 x - k_2 y. \end{aligned} \tag{9}$$

Pět kanadských jezer

index i	jezero	objem V_i [míle^3]	přítok f_i [míle^3/rok]
1	Hořejší	2900	15
2	Michiganské	1180	38
3	Hurónké	850	15
4	Erijské	116	17
5	Onatrio	393	14

Označme p_i koncentraci nečistot v přítoku i-tého jezera. Dále označme f_{ij} roční tok mezi jezerem i a jezerem j v kubických mílích za rok. Platí $f_{13} = 15$, $f_{23} = 38$, $f_{34} = 68$, $f_{45} = 85$ a $f_{56} = 99$, kde f_{56} je roční odtok ze soustavy jezer.

$$
\begin{aligned}
x_1' &= p_1 f_1 - \frac{f_{13}}{V_1} x_1 \\
x_2' &= p_2 f_2 - \frac{f_{23}}{V_2} x_2 \\
x_3' &= p_3 f_3 + \frac{f_{13}}{V_1} x_1 + \frac{f_{23}}{V_2} x_2 - \frac{f_{34}}{V_3} x_3 \\
x_4' &= p_4 f_4 + \frac{f_{34}}{V_3} x_3 - \frac{f_{45}}{V_4} x_4 \\
x_5' &= p_5 f_5 + \frac{f_{45}}{V_4} x_4 - \frac{f_{56}}{V_5} x_5
\end{aligned}
$$

7. Literatura

- Modely jsou podrobněji okomentovány v učebním textu k volitelnému předmětu Dynamické modely v biologii.
- Zde také naleznete odkazy na další literaturu, zejména velmi kvalitní skripta *J. Kalas – Z. Pospíšil: Spojité modely v biologii* a bible matematické biologie *J. Murray: Mathematical biology*.