



VYSOKÉ UČENÍ TECHNICKÉ V BRNĚ

BRNO UNIVERSITY OF TECHNOLOGY

FAKULTA STROJNÍHO INŽENÝRSTVÍ

FACULTY OF MECHANICAL ENGINEERING

ÚSTAV MATEMATIKY

INSTITUTE OF MATHEMATICS

**SPOJITÝ JEDNODRUHOVÝ POPULAČNÍ MODEL V
BIOLOGII**

CONTINUOUS POPULATION MODEL FOR SINGLE SPECIES IN BIOLOGY

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

BACHELOR'S THESIS

AUTOR PRÁCE

AUTHOR

Lukáš Kozubík

VEDOUCÍ PRÁCE

SUPERVISOR

Mgr. Viera Štoudková Růžičková, Ph.D.

BRNO 2016

Zadání bakalářské práce

Ústav:	Ústav matematiky
Student:	Lukáš Kozubík
Studijní program:	Aplikované vědy v inženýrství
Studijní obor:	Matematické inženýrství
Vedoucí práce:	Mgr. Viera Štoudková Růžičková, Ph.D.
Akademický rok:	2015/16

Ředitel ústavu Vám v souladu se zákonem č.111/1998 o vysokých školách a se Studijním a zkušebním řádem VUT v Brně určuje následující téma bakalářské práce:

Spojitéj jednodruhový populační model v biologii

Stručná charakteristika problematiky úkolu:

Pomocí těchto modelů popisujeme a předpovídáme jevy v populaci jednoho biologického druhu bez interakcí s jinými populacemi. Na jejich analýzu využíváme teorii diferenciálních rovnic.

Cíle bakalářské práce:

1. Přehled různých spojitých jednodruhových modelů a historie jejich zkoumání
2. Analýza vybraného modelu
3. Ilustrace modelu na konkrétním příkladu

Seznam literatury:

Murray, J.D. (2002): Mathematical Biology. Springer, New York.

Eck, V., Razím, M. (1996): Biokybernetika. ČVUT.

Holčík, J., Fojt, O. (2001): Modelování biologických systémů

Termín odevzdání bakalářské práce je stanoven časovým plánem akademického roku 2015/16

V Brně, dne

L. S.

prof. RNDr. Josef Šlapal, CSc.
ředitel ústavu

doc. Ing. Jaroslav Katolický, Ph.D.
děkan fakulty

ABSTRAKT

Cílem této bakalářské práce je shrnutí některých spojitých jednodruhových populačních modelů včetně ilustrace jejich aplikace. První kapitola se zabývá popisy základních populačních modelů včetně krátkého představení jejich autorů. Druhá kapitola se zaměřuje na modely se zpožděním. Nachází se v ní taky ukázka možnosti vyřešení jednoduchého modelu se zpožděním pomocí programu Matlab. V poslední kapitole je uvedena aplikace modelů na reálných datech.

KLÍČOVÁ SLOVA

Spojitě jednodruhové populační modely, populační dynamika, Malthusův model, Verhulstův model, Gompertzův model, populační modely se zpožděním, Hutchinsonova rovnice, Malthusův populační model se zpožděním, aplikace populačních modelů.

ABSTRACT

The goal of this bachelor thesis is to summarize and analyse some of the continuous population models for single species including an illustration of their application. The first chapter is about description of basic population models including briefly introducing their authors. The second chapter focuses on delay models. There is also an example of solving of an easy delay model in the program Matlab. The last chapter deals with the application of models on real data.

KEYWORDS

Continuous population models for single species, population dynamics, Malthus model, Verhulst model, Gompertz model, population delay models, Hutchinson equation, Malthus delay model, application of population models.

KOZUBÍK, Lukáš *Spojitý jednodruhový populační model v biologii*: bakalářská práce. BRNO: Vysoké učení technické v Brně, Fakulta strojního inženýrství, Ústav Matematiky, 2016. 43 s. Vedoucí práce byla Mgr. Viera Štoudková Růžičková, Ph.D.

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci na téma „Spojitý jednodruhový populační model v biologii“ jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucí bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou všechny citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce.

Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že v souvislosti s vytvořením této bakalářské práce jsem neporušil autorská práva třetích osob, zejména jsem nezasáhl nedovoleným způsobem do cizích autorských práv osobnostních a/nebo majetkových a jsem si plně vědom následků porušení ustanovení § 11 a následujících autorského zákona č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon), ve znění pozdějších předpisů, včetně možných trestněprávních důsledků vyplývajících z ustanovení části druhé, hlavy VI. díl 4 Trestního zákoníku č. 40/2009 Sb.

BRNO

.....

podpis autora

PODĚKOVÁNÍ

Rád bych poděkoval vedoucí bakalářské práce paní Mgr. Vieri Štoudkové Růžičkové, Ph.D. za odborné vedení, konzultace, trpělivost a podnětné návrhy k práci

Dále bych rád poděkoval Ing. Jakubu Kůdelovi za cenné rady v oblasti aplikace na reálná data a České společnosti ornitologické za poskytnutí reálných dat.

Poděkovat bych chtěl ovšem především svým rodičům za celoživotní podporu mého studia.

BRNO

.....

podpis autora

OBSAH

Úvod	8
1 Matematický aparát	10
2 Přehled jednodruhových spojitých populačních modelů	12
2.1 Základní předpoklady	12
2.2 Základní rovnice spojité populační dynamiky	12
2.3 Malthusův model	13
2.4 Verhulstův model	15
2.5 Gompertzův model	20
3 Populační model se zpožděním	23
3.1 Motivace	23
3.2 Malthusův model se zpožděním	23
3.3 Hutchinsonův model	26
4 Aplikace na konkrétním příkladu	31
4.1 Popis záměru	31
4.2 Zpracování v programu	33
4.3 Výsledky	37
5 Závěr	40
6 Obsah přiloženého CD	41
Literatura	42

ÚVOD

Odhad počtu jedinců určitého druhu a populace ve střednědobém horizontu je potřebný napříč lidskou činností a vědními obory. Predikce je nutná například v potravinové politice státu, v ekologických analýzách různých ekosystémů a nebo v celé řadě logistických aplikací. Přesnost tohoto odhadu závisí na principu odhadu, na druhu populace a v neposlední řadě na časovém intervalu, ve kterém tenhle odhad potřebujeme provést. Není možné najít dokonalý model, podle kterého by bylo možné zjistit přesný vývoj populace do budoucna. Hlavním důvodem, proč tomu nelze, je to, že vlivů na vývoj populace je celá řada a je zde taky celá řada jevů, které se nedají předpovídat a mohou v relativně krátkém čase významně zasáhnout do populačního vývoje. Tyto nepředvídatelné vlivy mohou populaci napomáhat k růstu a nebo naopak mohou zapříčinit náhlý propad. Mezi populaci negativně ovlivňující vlivy patří pandemie, přírodní katastrofy, změna podnebí a nebo války. Naopak mezi populaci pozitivně ovlivňující vlivy patří například vymření populace dravce nebo technologické pokroky, například v medicíně.

Principů odhadu je více. Predikce může být provedena expertem čistě na základě zkušenosti. Dále může být odhad proveden na základě dlouhodobého statistického sledování počtu jedinců a následného vypořádání trendu, který může být proložen nějakou regresí popisující i budoucnost. Existují ovšem i exaktní způsoby odhadu populace opírající se o matematické modelování. Modelování je proces, ve kterém se z reálného systému snažíme získat matematický model, který co nejvíce odpovídá skutečnosti a popisuje reálný systém i jeho chování. Opačným procesem k modelování je simulace, kde naopak vkládáme reálná data do modelu a ten by nám měl generovat přibližné chování reálného systému. Míra přibližnosti dat je dána kvalitou modelu.

Modely týkající se biologických systémů se zabývá odvětví matematiky nazývaní se matematická biologie. Biologické systémy jsou systémy s neznámou strukturou a jejich modely jsou založeny na analýze experimentálních dat.

Populační modely jsou jedním z hlavních témat tohoto odvětví matematiky. Těchto modelů je celá řada a jednotlivé modely se na problematiku dívají z více či méně jiné perspektivy a snaží se aproximovat skutečnost. Výhodou těchto modelů je často obecnost. Tím je myšlena možnost dané modely aplikovat na různé populace rozličných živočišných druhů. Další výhodou těchto matematických modelů je možnost porozumět pravým důvodům trendu vývoje.

Základní rozdělení populačních modelů je na spojité a diskrétní. Ve spojitých populačních modelech je možné využívat matematických prostředků, které se týkají spojitých funkcí, tedy například diferenciálního počtu a diferenciálních rovnic. Ve spojitých modelech uvažujeme i počet jedinců, který nenáleží množině přirozených

čísel, což se může zdát býti nepřírozené. Naopak v diskretních modelech uvažujeme diskretní počet jedinců, což více odpovídá realitě. Alternativou diferenciálního počtu a diferenciálních rovnic je v diskretních modelech diferenční počet a diferenční rovnice.

První kapitola této práce je zaměřena na stručný přehled historie spojitých populačních modelů a jejich stručný popis. Druhá kapitola se týká analýzy populačního modelu se zpožděním. Poslední kapitola je věnována aplikaci modelů na reálných datech s použitím softwaru Matlab.

Na závěr úvodu bych ještě rád citoval větu z učebního textu Modelování biologických systémů (vybrané kapitoly) od autorů Prof. Ing. Jiřího Holčíka, Csc. a Dr. Ing. Otakara Fojta:

MODELY JSOU VŽDY ŠPATNÉ - ALE VĚTŠINA Z NICH JE UŽITEČNÁ.

1 MATEMATICKÝ APARÁT

Nyní si uvedeme definice a větu, které v dalším budeme potřebovat. Zdroje pro tuto kapitolu jsou [2], [4], [5] a [8].

Definice 1. Řešení $x^*(t)$ ODR1 $x'(t) = f(t, x)$, $t \in \langle t_0, \infty \rangle$ se nazývá stabilní, jestliže $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta(\varepsilon, t_0)$ takové, že každé další řešení dané ODR1 vyhovující podmínce $|x(t_0) - x^*(t_0)| < \delta$ existuje $\forall t \geq t_0$ a platí $|x(t) - x^*(t)| < \varepsilon$, $\forall t \geq t_0$. V opačném případě se řešení x^* nazývá nestabilní (labilní).

Jinými slovy, řešení je stabilní, pokud nové řešení získané mírnou změnou počátečních podmínek nebo jiných charakteristik rovnice nezvětšuje vychýlení.

Definice 2. Stav (bod) systému se nazývá rovnovážný (stacionární), pokud platí $x'(t) = 0 \quad \forall t \geq 0$.

Definice 3. Řešení $x^*(t)$ ODR1 $x'(t) = f(t, x)$, $t \in \langle t_0, \infty \rangle$ se nazývá asymptoticky stabilní, jestliže je stabilní a $\exists \delta : |x(t_0) - x^*(t_0)| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - x^*(t)| = 0$ pro každé další řešení dané ODR1.

Definice 4. Budeme uvažovat systém rovnic:

$$\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x}),$$

kde $\mathbf{f} = (f_1, f_2, \dots, f_n) : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$, $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ je množina s neprázdným vnitřkem a bez izolovaných bodů. Takový systém se nazývá autonomní systém obyčejných diferenciálních rovnic.

Definice 5. Necht \mathbf{x}^* je stacionární bod autonomního systému $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$. Položme

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(\mathbf{x}^*) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & \dots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n}(\mathbf{x}^*) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_n}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(\mathbf{x}^*) \end{pmatrix}$$

Homogenní lineární systém s konstantní maticí

$$\mathbf{x}' = D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)\mathbf{x} \tag{1.1}$$

se nazývá linearizace systému $\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x})$, ve stacionárním bodě \mathbf{x}^* .

Definice 6. Charakteristická rovnice autonomního systému $\mathbf{x}' = \mathbf{A}\mathbf{x}$, je

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}),$$

kde \mathbf{I} je jednotková matice.

Věta 1. *Nechť následující systém rovnic*

$$\mathbf{x}' = D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)\mathbf{x} + \mathbf{R}(t, \mathbf{x}) \quad (1.2)$$

je autonomní po linearizaci a nechť všechny složky funkce $\mathbf{R}(t, \mathbf{x})$ jsou ohraničené vzhledem k t na nějakém okolí začátku souřadnic. Dále nechť

$$\lim_{(x_1, x_2, \dots, x_n) \rightarrow (0, 0, \dots, 0)} \frac{R_i(t, x_1, x_2, \dots, x_n)}{\sqrt{x_1^2 + x_2^2 + \dots + x_n^2}} = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

kde $t \geq 0$ a nechť všechny kořeny charakteristické rovnice systému (1.1) mají záporné reálné složky. Potom nulové řešení \mathbf{x}^ systému (1.2) je asymptoticky stabilní.*

Definice 7. *Zpožděnou diferenciální rovnicí budeme rozumět rovnici*

$$x'(t) = f(t, x(g_1(t)), \dots, x(g_m(t))), \quad (1.3)$$

kde $f : \langle t_0, \beta \rangle \times D^m \rightarrow \mathbb{R}$ pro $t_0, \beta \in \mathbb{R}, t_0 \leq \beta$ a pro otevřenou oblast $D \subseteq \mathbb{R}$ a kde $g_j : \langle t_0, \infty \rangle \rightarrow \mathbb{R}, \gamma \leq g_j(t) \leq t$ pro $t \geq t_0, j = 1, \dots, m$ a $x(t) : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$. Počáteční podmínka má tvar:

$$x(t) = \Theta(t) \text{ pro } t \in \langle \gamma, t_0 \rangle. \quad (1.4)$$

Funkci Θ se říká inicializační funkce.

2 PŘEHLED JEDNODRUHOVÝCH SPOJITÝCH POPULAČNÍCH MODELŮ

2.1 Základní předpoklady

Tvorba jednodruhových populačních modelů má několik předpokladů, které musí být splněny, aby mohl být model korektní aproximací skutečnosti.

Na modelovanou populaci X nesmí mít vliv žádná další populace. Tím ovšem není vyloučena koexistence žádné jiné. Například populace lva je v přímém kontaktu s populací gazely a mají na sebe vliv tím, že jsou ve vztahu dravec-kořist. Dvě populace se mohou ovlivňovat i tím, že se živí ze stejných zdrojů a jsou si navzájem rivalové. Naproti tomu populace srny a vrabce koexistují vedle sebe bez vzájemného vlivu.

Dalším předpokladem je absence náhodných katastrofických jevů.

Ve spojitých populačních modelech předpokládáme, že populace je tak početná, že můžeme zanedbat kvantovanost.

Tím nejzákladnějším předpokladem a idealizací je předpoklad, že se tyto systémy chovají deterministicky.

Množství předpokladů významně zužuje počet potenciálních populací, na které by se modely daly aplikovat. Přesto i tak obecné modely jsou využívány v praxi.

Více se obecně modelům věnují v [7].

2.2 Základní rovnice spojitě populační dynamiky

Sledovanou veličinou je počet jedinců N v čase t uvnitř pozorované lokality:

$$N(t) = \text{počet jedinců v čase } t. \quad (2.1)$$

$N(t + \Delta t)$ značí počet jedinců po uběhnutí doby Δt od času t . Populace se za dobu Δt mohla změnit více způsoby. Předpokládáme dynamicky se měnící populaci smrtelných jedinců a tím pádem je logickým závěrem, že část populace zemřelo a část se narodilo. Populaci sledujeme v určité lokalitě, kterou je možné opustit a nebo do ní migrovat.

$$N(t + \Delta t) - N(t) = \text{Narození} - \text{Zemřelí} + \text{Migranti} - \text{Emigranti}. \quad (2.2)$$

Migranty a emigranty v dalším zanedbáme. Předpokládejme, že se jedinci sledované populace rodí i umírají spojitě. Dále zavedeme novou funkci $B(N, t)$, která charakterizuje míru porodnosti v čase t a při počtu jedinců N . Obdobně zavedeme míru

úmrtnosti $D(N, t)$ v čase t a při počtu jedinců N :

$$\text{Narození} = B(N, t) \cdot \Delta t, \quad (2.3)$$

$$\text{Zemřelí} = D(N, t) \cdot \Delta t. \quad (2.4)$$

Tyto míry můžeme vztáhnout na počet jedinců a získat relativní porodnost a relativní úmrtnost:

$$b(N, t) = \frac{B(N, t)}{N(t)}, \quad (2.5)$$

$$d(N, t) = \frac{D(N, t)}{N(t)}. \quad (2.6)$$

Po dosazení do (2.2) a zanedbání migrace a emigrace dostáváme:

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = (b(N, t) - d(N, t)) \cdot N(t). \quad (2.7)$$

Při $\Delta t \rightarrow 0$ dostáváme na levé straně známou definici derivace funkce $N(t)$ podle proměnné t . Dále můžeme zavést novou funkci $\psi(N, t) = (b(N, t) - d(N, t))$.

$$\frac{dN(t)}{dt} = \psi(N, t) \cdot N(t). \quad (2.8)$$

Dostali jsme základní vyjádření stavu populace, kde $\psi(N, t)$ někdy nazývané **specifická rychlost růstu** vyjadřuje efektivitu množení vztaženou na počet jedinců a závislou na velikosti populace $N(t)$ a čase t .

Zdroje téhle podkapitoly jsou [6], [9] a [7].

2.3 Malthusův model

Thomas Robert Malthus (13. února 1766, Rookery u Dorkingu – 23. prosince 1834, Bath) byl anglický ekonom a pastor, který zformuloval svůj model populačního růstu v anonymně vydané knize *An Essay on the Principle of Population* roku 1798. Kniha měla vliv i na Charlese Darwina při tvorbě jeho teorie přirozeného výběru (viz [3]).

Malthusova teorie populačního růstu je označována jako malthusiánství (malthusianismus). Malthus lidskou bídu vysvětluje rozdílem v růstu možnosti obživy a růstu populace. Možnost obživy roste lineárně, kdežto populace exponenciálně. Malthus viděl skepticky i zemědělství. Orné půdy je omezené množství a on v tom viděl předzvěst budoucích potravinových problémů. Někdy je nazýván ekonomem ponuré budoucnosti (více o Malthusovi na [19]).

Malthusův populační model je nejjednodušší variantou spojitého jednodruhového populačního modelu a z jeho jednoduchosti plyne i malá přesnost vzhledem k realitě.

Malthusův model specifickou rychlost růstu pokládá za konstantu. To znamená, že rozdíl relativní porodnosti a relativní úmrtnosti je konstantní. Efektivita množení nezávisí na velikosti populace a ani na čase. Model taky předpokládá neomezené zdroje, což v realitě není pravda a z toho důvodu se model s rostoucím t od reality odklání natolik, že není použitelný.

$$(b(N, t) - d(N, t)) = r \quad r \in \mathbb{R}, \quad (2.9)$$

$$N'(t) = r \cdot N(t). \quad (2.10)$$

Dostali jsme velice jednoduchou obyčejnou diferenciální rovnici prvního řádu se separovanými proměnnými. Pro její vyřešení potřebujeme počáteční podmínku, kterou bude $N(0)$, což je velikost populace v čase $t = 0$. Řešením je tato funkce popisující počet jedinců v čase:

$$N(t) = N(0) \cdot e^{rt}. \quad (2.11)$$

Tato funkce může vypadat různě a její průběh závisí na $N(0)$ a r . Korektní velikost populace v $t = 0$ je nezáporná a r může nabývat všech hodnot. Předešlé informace o Malthusově modelu byly čerpány z [6], [9] a [7].

Zkoumejme rovnovážné stavy Malthusova modelu. Pokud v *Definici 2* za funkci $x(t)$ budeme brát $N(t)$, tak vidíme, že derivace řešení musí být nula v každém bodě a tedy řešení je konstanta. Takové řešení získáme z rovnosti:

$$r \cdot N(t) = 0. \quad (2.12)$$

Tato rovnost nastává ve dvou případech. Pokud je $r = 0$. To znamená, že přírůstek se rovná úbytku a velikost populace se nemění. Druhý stacionární jev nastává, pokud je $N(t) = 0$. V další analýze si můžeme povšimnout, že stabilita řešení závisí na parametru r . V případě $r \in (-\infty, 0)$ je řešení stabilní.

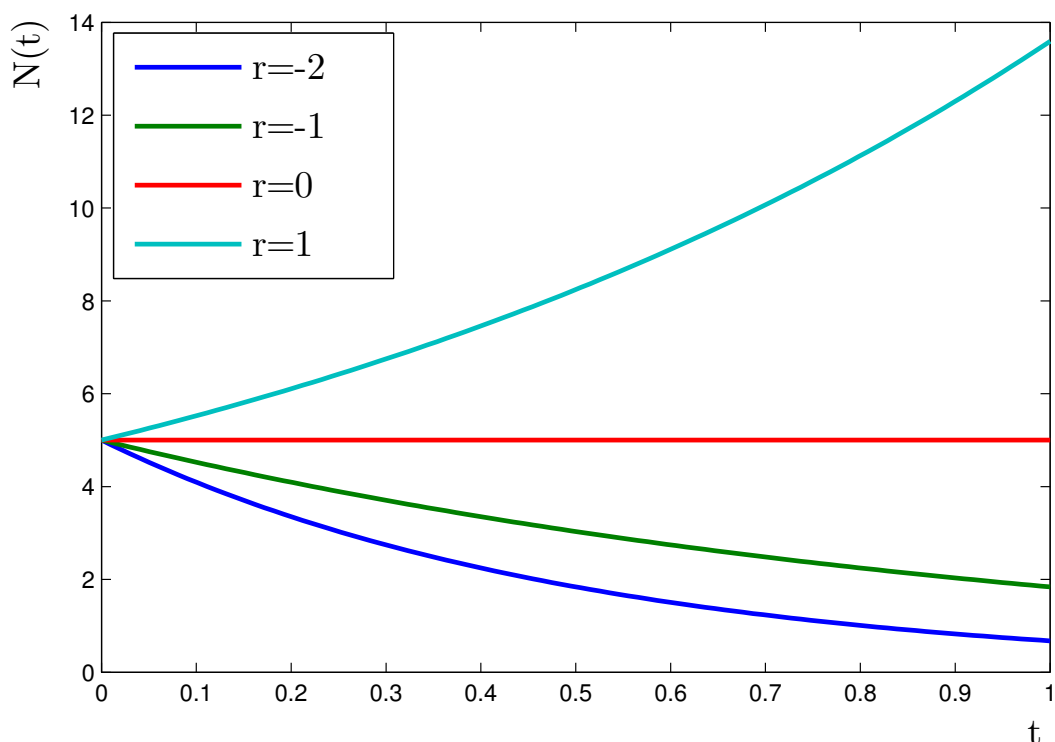
V modelu může nastat 6 stavů, které teď náležitě vyhodnotíme.

$N(0) = 0 \wedge r < 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je asymptoticky stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) = 0 \wedge r = 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) = 0 \wedge r > 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení není stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) > 0 \wedge r < 0 \rightarrow$ Systém není v rovnovážném stavu, řešení je asymptoticky stabilní a populační funkce je klesající. Tento případ je v grafu znázorněném na obr. 2.1.



Obr. 2.1: Malthusův model

$N(0) > 0 \wedge r = 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní. Tento případ je v grafu znázorněném na obr. 2.1.

$N(0) > 0 \wedge r > 0 \rightarrow$ Systém není v rovnovážném stavu, řešení není stabilní populační funkce je rostoucí. Tento případ je v grafu znázorněném na obr. 2.1.

Malthusův model předpokládá neomezenou kapacitu prostředí, což v reálu nemůže být splněno. I přes mnohé nedokonalosti a chybu rostoucí s rostoucí velikostí populace nachází Malthusův model využití v praxi, kde se jeho jednoduchost občas stává výhodou.

2.4 Verhulstův model

Pierre François Verhulst (28. října 1804, Brusel - 15. února 1949, Brusel) byl belgický matematik, který je otcem logistické rovnice. Poprvé ji publikoval roku 1838 v knize *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*. Roku 1845 Verhulst publikoval i řešení dané diferenciální rovnice.

Tento model byl oprášen formou aplikace na populaci bakterií Andersonem G. McKendrickem v roce 1911. Rovnice byla znovuobjevena a podpořena pány Raymondem Pearlem a Lowellem Reedem roku 1920 na Universitě Johna Hopkinse

a proto může být rovnice někdy zmiňována pod názvem Pearlova - Verhulstova rovnice. Další matematik Alfred J. Lotka rovnici znovu odvodil roku 1925 a pojmenoval ji *Zákon populačního růstu* (více o Verhulstovi na [18]).

Logistická rovnice na rozdíl od Malthusova modelu nepředpokládá neomezenou kapacitu prostředí, což z ní dělá více realistický model. Kapacitou prostředí se rozumí taková velikost populace, kterou ještě může prostředí uživit bez toho, aniž by populace vymírala. V reálném systému si pod kapacitou prostředí můžeme představit množství potravy, vody, životní prostor či jiné zdroje.

V rovnici (2.8) byl uveden základní tvar populační rovnice, kde vystupovala funkce $\psi(N, t)$ zvaná specifická rychlost růstu vyjadřující efektivitu množení. Bude-li brát v potaz omezenost prostředí, tak efektivnost množení vztažená na počet jedinců by s rostoucí vyčerpaností kapacity prostředí měla klesat. Tuto skutečnost musíme nějak zohlednit ve funkci $\psi(N, t)$.

$$\psi(N, t) = r(K - N(t)). \quad (2.13)$$

Kapacitu prostředí reprezentuje K a r je nějaký parametr charakterizující, jak moc s rostoucí vyčerpaností prostředí klesá rychlost růstu populace. Konstanta r se většinou volí kladná. My se ale v analýze budeme zabývat i alternativou záporného r . V tom případě bude konstanta reprezentovat, jak moc s klesající vyčerpaností prostředí roste rychlost klesání populace. V některých případech záporné alternativy r ovšem model zcela vybočuje z reálného chování populace. Po dosazení do (2.8) dostáváme:

$$N'(t) = r(K - N(t))N(t). \quad (2.14)$$

Vzhledem k tomu, že r a K jsou konstanty, tak i rK můžeme pokládat za konstantu, která charakterizuje schopnost rychlosti růstu populace a označíme ji g . Potom dostáváme konečný tvar logistické rovnice.

$$N'(t) = g\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)N(t) \quad (2.15)$$

Ještě před řešením této rovnice můžeme prozkoumat stacionární řešení rovnice a to tak, že pravou stranu položíme nule:

$$g\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)N(t) = 0. \quad (2.16)$$

Z toho plynou dva stacionární stavy: $N(t) = K$ a $N(t) = 0$ (za předpokladu $g > 0$). Předěšlé informace o Verhulstově modelu byly čerpány z [6], [9] a [7].

Rovnice (2.16) je diferenciální rovnice se separovanými proměnnými a tak ji budeme taky řešit:

$$N'(t) = g\left(N - \frac{N^2}{K}\right),$$

$$\begin{aligned}\frac{K}{NK - N^2} \cdot dN &= g dt, \\ \int \left(\frac{1}{N} - \frac{1}{K - N} \right) \cdot dN &= \int g dt, \\ \ln(N) - \ln(K - N) &= gt + c, \\ \ln\left(\frac{N}{K - N}\right) &= \ln(e^{gt+c}), \\ N(t) &= \frac{K e^{gt} e^c}{1 + e^{gt} e^c}.\end{aligned}$$

Nyní dosadíme počáteční podmínku $N(0) = N_0$:

$$\begin{aligned}N_0 &= \frac{K e^c}{1 + e^c}, \\ e^c &= \frac{N_0}{K - N_0}.\end{aligned}$$

Po několika relativně elementárních úpravách dostáváme konečné řešení logistické rovnice:

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{gt}}{K + N_0(e^{gt} - 1)}. \quad (2.17)$$

Nyní pomocí linearizace ukážeme stabilitu stacionárních řešení. Začneme prvním stacionárním řešením $N^* = 0$. Po dosazení do *Definice 5* dostáváme:

$$Df(N^*) = \frac{\partial f(N)}{\partial N}(N^*) = rK - 2rN^* = rK.$$

Z toho plyne, že linearizovaná rovnice vypadá následovně:

$$N'(t) = rKN.$$

Podle *Definice 6* je kořen charakteristické rovnice (\mathbf{A} je zde skalárem) následující:

$$\lambda = rK = g \quad (2.18)$$

Pokračujeme stacionárním řešením $N^* = K$. Z důvodu jeho nenulovosti provedeme lineární transformaci $M = N - K$. Nyní zkoumáme stacionární bod $M^* = 0$.

$$N' = M' = rK(M + K) - r(M + K)^2 = -rKM - rM^2 = f(M),$$

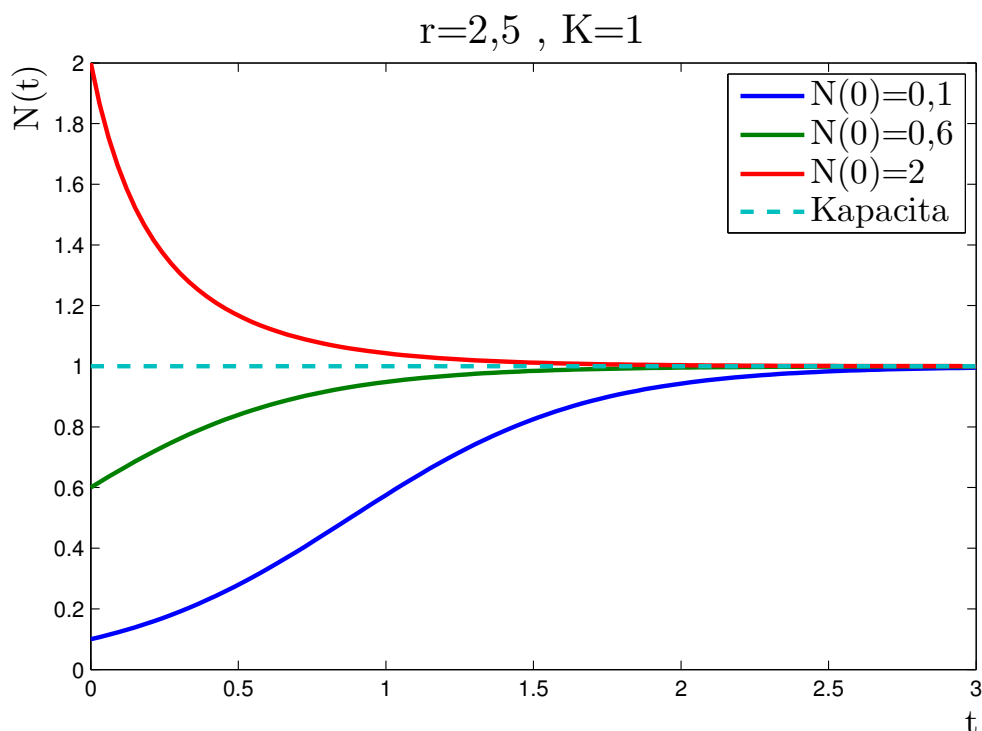
$$Df(M^*) = \frac{\partial f(M)}{\partial M}(M^*) = -rK - 2rM^* = -rK.$$

Linearizace pro stacionární řešení $N^* = K$ po transformaci je:

$$M' = -rKM.$$

Kořeny charakteristické rovnice jsou tedy rovny následujícímu:

$$\lambda = -rK = -g \quad (2.19)$$



Obr. 2.2: Verhulstův model pro kladnou specifickou rychlost růstu

Z *Věty 1* a výpočtu kořenů charakteristické rovnice přímo plyne, že stabilita stacionárních řešení je závislá na znaménku součinu rK . A protože jsme na začátku udali předpoklad kladné kapacity, tak závisí pouze na znaménku r . Pokud je r kladné, potom je $N(t) = 0$ nestabilní a $N(t) = K$ stabilní. Pokud je r záporné, potom je $N(t) = 0$ stabilní a $N(t) = K$ nestabilní.

Model má více parametrů, které rozhodují o průběhu a stabilitě řešení. V analýze jednotlivých charakteristických průběhů neuvažujeme případy $K \leq 0$ a $N(0) < 0$.

$N(0) = 0 \quad \wedge \quad g < 0 \quad \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je asymptoticky stabilní a populační funkce je konstantní.

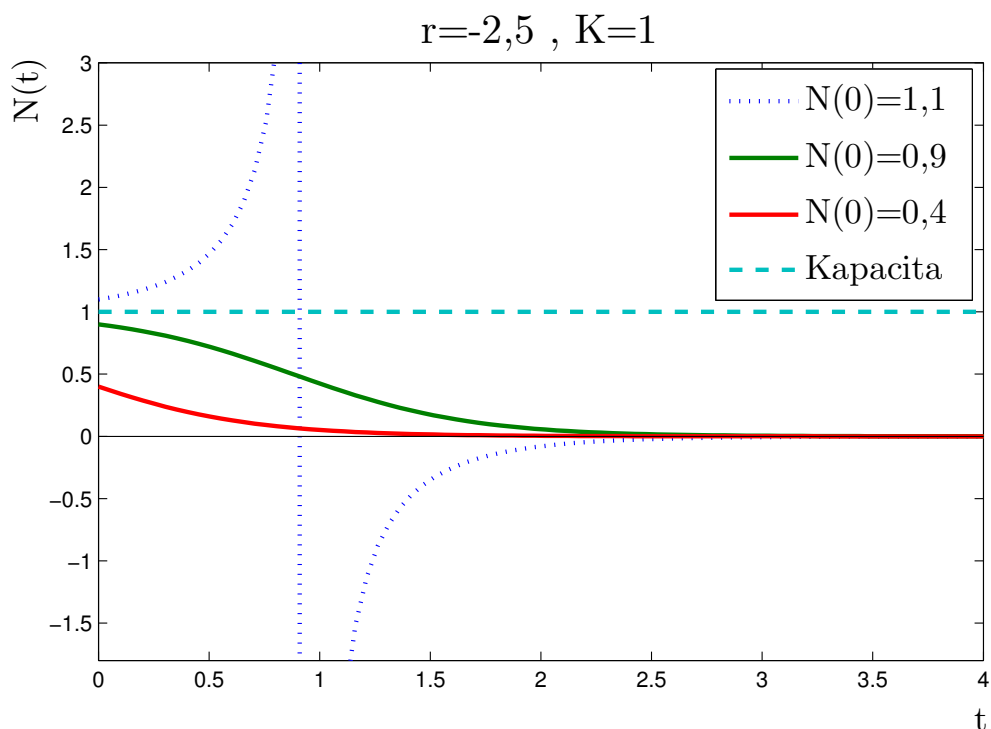
$N(0) = 0 \quad \wedge \quad g = 0 \quad \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) = 0 \quad \wedge \quad g > 0 \quad \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je nestabilní a populační funkce je konstantní.

$0 < N(0) < K \quad \wedge \quad g < 0 \quad \rightarrow$ Systém není v rovnovážném stavu, řešení je asymptoticky stabilní a populační funkce je klesající.

$0 < N(0) < K \quad \wedge \quad g = 0 \quad \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní.

$0 < N(0) < K \quad \wedge \quad g > 0 \quad \rightarrow$ Systém není v rovnovážném stavu, řešení je



Obr. 2.3: Verhulstův model pro zápornou specifickou rychlostí růstu

asymptoticky stabilní a populační funkce je rostoucí.

$N(0) = K \wedge g < 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je nestabilní a populační funkce je konstantní. V tomto případě model neodpovídá realitě.

$N(0) = K \wedge g = 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) = K \wedge g > 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je asymptoticky stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) > K \wedge g < 0 \rightarrow$ Systém není v rovnovážném stavu, řešení je nestabilní, populační funkce je rostoucí.

$N(0) > K \wedge g = 0 \rightarrow$ Systém je v rovnovážném stavu, řešení je stabilní a populační funkce je konstantní.

$N(0) = K \wedge g < 0$: Pokud úmrtnost populace převyšuje porodnost, což nám říká $g < 0$ tak populace musí konvergovat k vymření. Model neodpovídá realitě.

$N(0) > K \wedge g < 0$: Pokud úmrtnost populace převyšuje porodnost a navíc velikost populace přesáhla kapacitu prostředí, tak populace nemůže růst. V tomhle případě se navíc na kladné ose t objeví neodstranitelná nespojitost 2. druhu. Tato nespojitost nastává v bodě $t = \frac{\ln\left(\frac{N_0-K}{N_0}\right)}{g}$. Model neodpovídá realitě.

$N(0) > K \wedge g = 0$: Populace se nemůže dlouhodobě udržet na velikosti větší než je kapacita prostředí. Model neodpovídá realitě.

Případ $0 < N(0) < K \wedge g > 0$ (resp. $g < 0$) se dá ještě rozdělit na dva charakteristické průběhy. Pokud je $N(0) \geq \frac{K}{2}$ (resp. $N(0) \leq \frac{K}{2}$) průběh je konkávní (resp. konvexní) $\forall t \geq 0$. Naproti tomu pokud je $N(0) < \frac{K}{2}$ (resp. $N(0) > \frac{K}{2}$) průběh začíná konvexně (resp. konkávně) a v inflexním bodě se změní na konkávní (resp. konvexní).

Obecně se v čase může měnit specifická rychlost růstu i kapacita prostředí [7]. Například při tání ledovců se pro medvěda ledního zmenšuje životní prostor a tím pádem se zmenšuje i kapacita prostředí. Logistickou rovnici lze ještě o něco víc přiblížit realitě tím, že za kapacitu prostředí a specifickou rychlost růstu budeme brát funkce závislé na čase. U příkladu s ledním medvědem by funkce $K(t)$ mohla být periodická s periodou jeden rok (při zanedbání globální změny podnebí). Takhle vylepšená logistická rovnice vypadá následovně:

$$N'(t) = g(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K(t)} \right) N(t). \quad (2.20)$$

Verhulstova logistická rovnice je dokonalejším populačním modelem než Malthusův model a má četné využití v praxi.

2.5 Gompertzův model

Benjamin Gompertz (5. března 1779, Londýn - 14. června 1865, Londýn) byl britský matematik, který pocházel z německé židovské rodiny. Kvůli jeho původu nebyl přijat na univerzitu a stal se z něho matematik samouk. Nejlépe je známý svým demografickým modelem publikovaným roku 1825 (více na [12]).

Ve Verhulstově rovnici je specifická rychlost růstu lineární klesající funkce vzhledem k počtu jedinců $N(t)$. Specifická rychlost růstu je funkcí času a počtu jedinců. Aby model více odpovídal realitě, je nutné tuto funkci volit jako klesající. Schopnost množit se s rostoucí populací a tím pádem ubývajícím kapacitou prostředí klesá. Gompertz tuto funkci zvolil jako $\psi(N, t) = -a \ln\left(\frac{N}{K}\right)$. Parametry a , K jsou kladné. Konstanta K představuje kapacitu prostředí a konstanta a představuje schopnost rychlosti růstu. Z tvaru specifické rychlosti růstu plyne, že populace s počtem jedinců blížící se nule, roste se specifickou rychlostí růstu blížící se nekonečnu. Informace o Gompertzově modelu byly čerpány z [6], [14].

Tvar diferenciální rovnice Gompertzova modelu je teda takový:

$$N'(t) = -a N(t) \ln\left(\frac{N(t)}{K}\right). \quad (2.21)$$

Tuto diferenciální rovnici vyřešíme. Jedná se o ODR1 se separovanými proměnnými.

$$dt = -\frac{1}{aN} \left(\ln\left(\frac{N}{K}\right) \right)^{-1} dN,$$

$$t = -\frac{1}{a} \int \frac{1}{N} \left(\ln \left(\frac{N}{K} \right) \right)^{-1} dN = -\frac{1}{a} I,$$

$$I = \int \frac{1}{N} \left(\ln \left(\frac{N}{K} \right) \right)^{-1} dN = \left[\begin{array}{l} \ln \left(\frac{N}{K} \right) = y \\ \frac{1}{N} dN = dy \end{array} \right] = \int \frac{1}{N} \frac{1}{y} N dy = \ln(y) + \ln(c) = \ln \left(c \ln \left(\frac{N}{K} \right) \right),$$

$$t = -\frac{1}{a} \ln \left(c \ln \left(\frac{N}{K} \right) \right),$$

$$N(t) = K \exp \left(\frac{1}{c} e^{-at} \right).$$

Nyní dosadíme počáteční podmínku $N(t) = N(0)$ v $t = 0$:

$$N(0) = K \exp \left(\frac{1}{c} \right),$$

$$\frac{1}{c} = \ln \left(\frac{N(0)}{K} \right).$$

Řešení této diferenciální rovnice je za předpokladu $N(0) > 0$ tedy takové:

$$N(t) = K \exp \left(e^{-at} \ln \left(\frac{N(0)}{K} \right) \right). \quad (2.22)$$

Model konverguje ke kapacitě prostředí. Konkávnost (konvexnost) zůstává zachována na celém průběhu funkce. V případě logistického modelu a $N(0) < \frac{K}{2}$ se průběh funkce mění od konvexního na konkávní. U Gompertzova modelu je funkce pouze konkávní (pokud $N(0) < K$) a nebo pouze konvexní (pokud $N(0) > K$).

V dalším obdobně jako u Verhulstova modelu rozebereme stabilitu stacionárního řešení. Gompertzův model má pouze jedno stacionární řešení a to $N = K$. Provedeme lineární transformaci $M = N - K$. V dalším tedy řešíme stacionární řešení $M^* = 0$.

$$N' = M' = -a(M + K) \ln \left(\frac{M + K}{K} \right) = -aM \ln \left(\frac{M + K}{K} \right) - aK \ln \left(\frac{M + K}{K} \right)$$

$$Df(M^*) = \frac{\partial f(M)}{\partial M} (M^*) = -a \ln \left(\frac{M^* + K}{K} \right) - aM^* \frac{K}{(M^* + K)K} - aK \frac{K}{(M^* + K)K} = -a$$

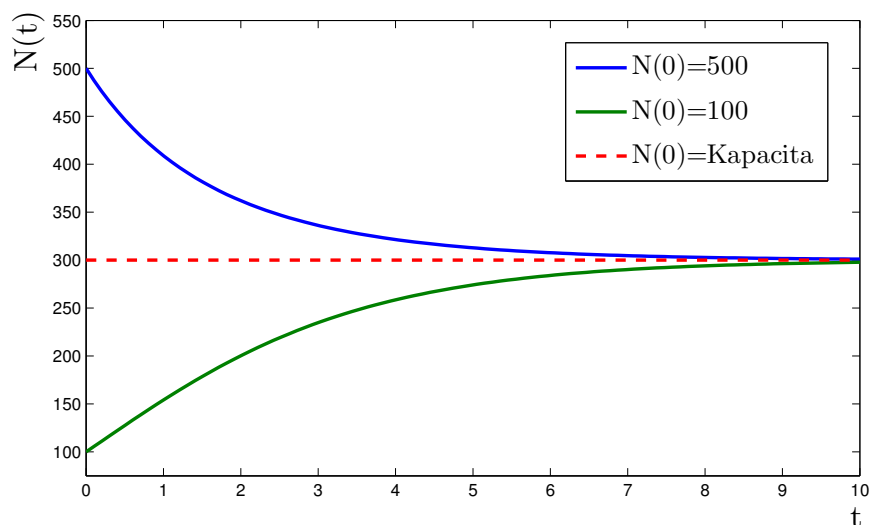
Linearizace transformovaného Gompertzova modelu ve stacionárním řešení $N^* = K$ je tedy taková:

$$M' = -aM$$

Po dosazení do charakteristické rovnice získáváme následující kořen:

$$\lambda = -a. \quad (2.23)$$

Vzhledem k *Věť 1* a předpokladu kladného a můžeme o stacionárním řešení $N(t) = K$ prohlásit, že je vždy stabilní.



Obr. 2.4: Gompertzův model pro $K = 300$, $a = 0,5$ a různé $N(0)$

3 POPULAČNÍ MODEL SE ZPOŽDĚNÍM

3.1 Motivace

V předchozích modelech jsme populaci považovali za homogenní. Jedince jsme navzájem žádným způsobem neodlišovali. Skutečnost je ale jiná. Jedinci se navzájem liší a v určité míře to má vliv na vývoj celé populace. Například populace, kde je 99 procent mužů a 1 procento žen jen stěží poroste stejnou rychlostí jako pohlavně vyrovnaná populace. Vzájemných odlišností, které mají vliv na vývoj populace, je celá řada. Dalšími odlišnostmi mohou být fyzický stav jedince nebo věk.

Modely se zpožděním jsou zaměřeny právě na věkovou různorodost populace. Většina živočichů není schopno se rozmnožovat okamžitě po narození a do stádia, kdy jsou schopni rozmnožovacího procesu musí uběhnout určitá doba. Navíc i sama březost trvá určitý čas. Základní populační rovnice (2.8) říká, že rychlost růstu populace v čase t závisí na nějaké funkci popisující specifickou rychlost růstu a na počtu obyvatel v čase t . To je ovšem předpoklad, který říká, že jedinec je schopen se rozmnožovat hned po svém narození a doba březosti je zanedbána.

Tento kvalitu aproximace zhoršující předpoklad vylepšíme tak, že rychlost růstu populace budeme považovat za závislou na velikosti populace v minulosti. Zvolíme dobu T , kterou nazveme střední doba dosažení reprodukční schopnosti. Dostáváme obecné vyjádření stavové rovnice převzaté z [9]:

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N(t), N(t - T)). \quad (3.1)$$

Populační modely se zpožděním jsou popsány diferenciálními rovnicemi se zpožděním. K nim se vztahuje *Definice 7*.

3.2 Malthusův model se zpožděním

Uvedeme a pomocí programu Matlab vyřešíme Malthusův model se zpožděním. V Malthusově modelu (2.10) závisí růst populace v čase t na konstantě r a velikosti populace v čase t . Pokud chceme odvodit zpožděný Malthusův model, tak do původního modelu musíme vnést myšlenku zpoždění reprodukce. To uděláme následovně:

$$N'(t) = r \cdot N(t - T). \quad (3.2)$$

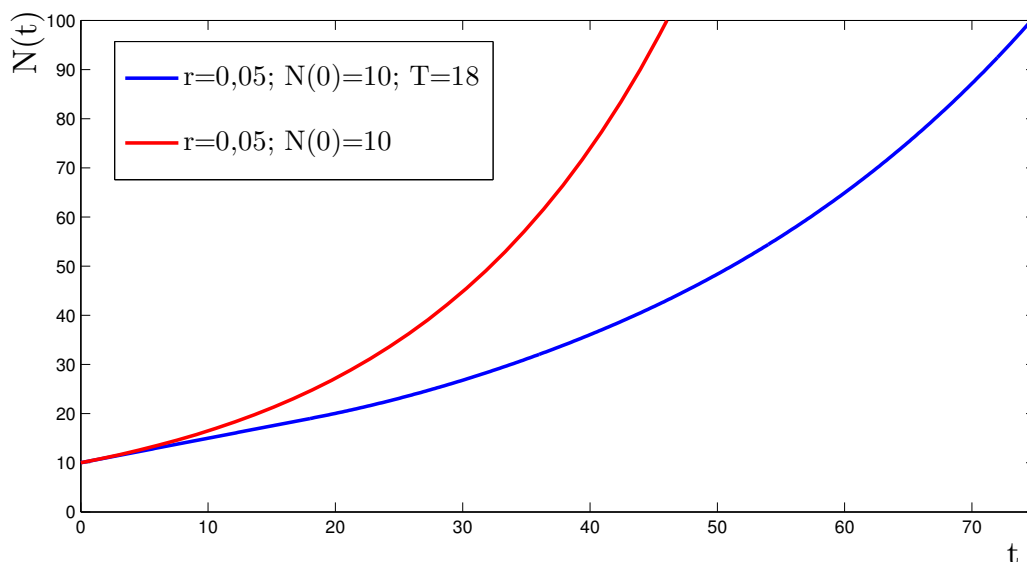
Konstanta T představuje reprodukční zpoždění. V definici diferenciálních rovnic se zpožděním jsme uvedli nutnou počáteční podmínku (1.4), kterou jsme nazvali inicializační funkcí. Tuto funkci definovanou na $\langle -T, 0 \rangle$ budeme značit $\Theta_0(t)$.

Malthusův model se zpožděním má stejně jako Malthusův model bez zpoždění jedno stacionární řešení $N(t) = 0$ při $\Theta_0(t) = 0$ pro $\langle -T, 0 \rangle$. Lze dokázat, že stabilita tohoto řešení závisí pouze na parametrech r, T . V případě záporného r ovšem model neodpovídá realitě kvůli záporným hodnotám, které nabývá (viz obr.3.2). Následující tvrzení je dokázáno a hlouběji rozebráno v [1].

Tvrzení 1. *Pro stabilitu stacionárního řešení $N(t) = 0$ je rozhodující součin $r \cdot T$.*

$$-\frac{\pi}{2} < rT \leq 0 \Rightarrow \text{konstantní řešení } N(t) = 0 \text{ je stabilní,}$$

$$rT < -\frac{\pi}{2} \vee rT > 0 \Rightarrow \text{konstantní řešení } N(t)=0 \text{ je nestabilní.}$$



Obr. 3.1: Srovnání klasického Malthuse (červená) se zpožděným (modrá)

Rovnici (3.2) budeme řešit tzv. Metodou kroků. Tato metoda je založena na principu rozdělení časové osy t na intervaly o délce T a následnému hledání řešení pro každý interval zvlášť. Jako řešení pro interval $\langle iT, (i+1)T \rangle$, kde $i = 0..∞$, označíme $\Theta_{i+1}(t)$. Toto řešení získáme z původní rovnice (3.2), kde za $N(t-T)$ dosadíme $\Theta_i(t-T)$. V případě řešení Θ_1 dosazujeme jako předešlé řešení inicializační funkci:

$$\Theta'_{i+1}(t) = r\Theta_i(t-T), \text{ kde počáteční podmínka je } \Theta_{i+1}(iT) = \Theta_i(iT). \quad (3.3)$$

Tento problém řešíme následovně:

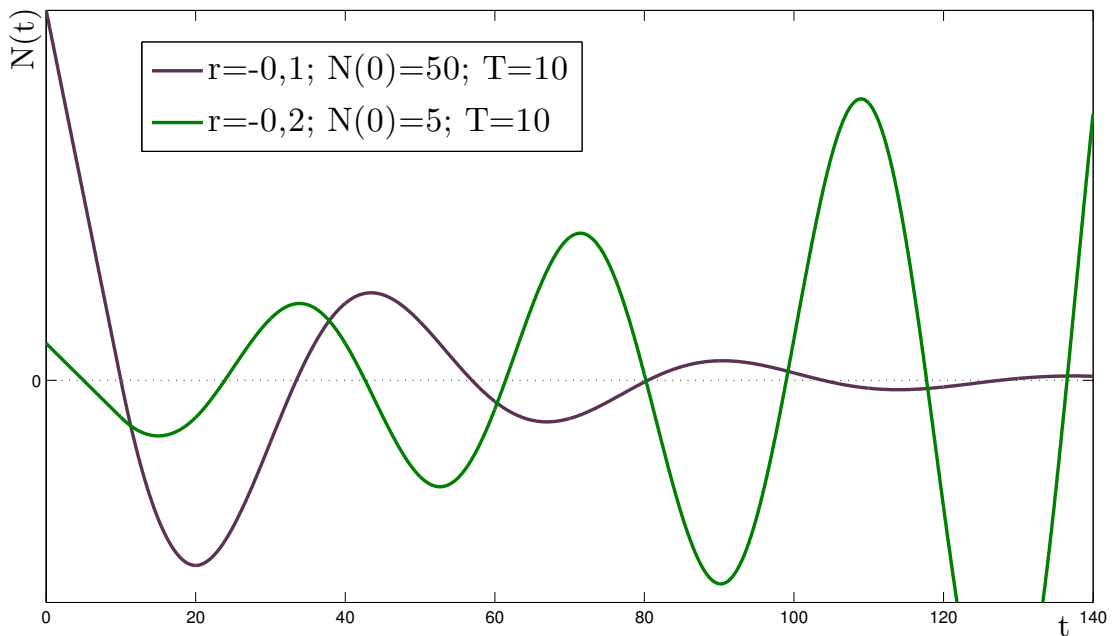
$$\int_0^t \Theta'_{i+1}(t) dt = r \int_0^t \Theta_i(t-T) dt + c, \quad (3.4)$$

$$F_i(t) = \int_0^t \Theta_i(t-T)dt, \quad (3.5)$$

$$c = \Theta_i(iT) - rF_i(it), \quad (3.6)$$

$$\Theta_{i+1}(t) = rF_i(t) + \Theta_i(iT) - rF_i(it). \quad (3.7)$$

Řešení je tedy zadáno rekurzivně a problém lze vyřešit pomocí programu Matlab. Pro jednoduchost volíme konstantní počáteční podmínku $\Theta_0(t) = P$ pro $\langle -T, 0 \rangle$. Je přiložen kód, kterým tento problém lze vyřešit. Parametr P funkce *ZpozdenyMalthus* označuje počáteční podmínku, r označuje specifickou rychlost růstu a T značí střední dobu dosažení reprodukční schopnosti.



Obr. 3.2: Ukázka stabilního (fialová) a nestabilního (zelená) řešení Malthusova modelu se zpožděním se záporným r

```
function ZpozdenyMalthus(P,r,T)
    g=[P];
    hold on
    for i=0:5;
        minuly=g;
        koreny=roots(g);
        koreny=koreny+T;
        g=g(1)*poly(koreny);
```

```

g=r*polyint(g);
s=size(g);
D=polyval(minuly,i*T)-polyval(g,i*T);
g(s(2))=D;
x=linspace(i*T,(i+1)*T);
y=polyval(g,x);
plot(x,y)
end
end

```

Metoda kroků je na modifikovaném Malthusově modelu jednoduše aplikovatelná. Kdybychom ovšem neuvažovali konstantní počáteční podmínku a nebo metodu zkoušeli aplikovat na komplikovanější modely se zpožděním, výpočet by byl složitější. Navíc se z ní velice těžko odvozují i ty nejzákladnější vlastnosti řešení.

3.3 Hutchinsonův model

George Evelyn Hutchinson (30. ledna 1903 - 17. května 1991) byl americký biolog, který je někdy nazýván "otcem moderní ekologie" (více na [13]). Použijeme ideu zpoždění reprodukce o střední dobu dosažení reprodukční schopnosti na logistickou rovnici a dostaneme Hutchinsonovu rovnici, někdy nazývanou taky Hutchinson - Wrightovu (přebráno z [7]):

$$N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-T)}{K} \right), \quad (3.8)$$

Aplikováním *Definice 4* vidíme, že v tomhle případě je $m = 2$, $g_1(t) = t$ a $g_2(t) = t - T$. Je potřeba dodat počáteční podmínku ve tvaru $N(t) = \Theta(t) > 0$ pro $t \in \langle -T, 0 \rangle$. Konstanty r, K jsou kladné a představují stejné charakteristiky jako u logistické rovnice. Konstanta K je kapacita prostředí a r je efektivita rozmnožování. Řešení rovnice konverguje k řešení logistické rovnice při $T \rightarrow 0$.

Při nenulovém T je ovšem charakter řešení odlišný od řešení logistické rovnice. Použitím metody kroků je možné integrováním řešení určit pro jednotlivé intervaly. Integrály ovšem nemusí být řešitelné. Řešení je potřeba tedy hledat numericky. Na funkcionální diferenciální rovnice se zpožděním obsahuje knihovna v Matlabu funkci *dde23* (obr.3.4 a obr.3.5), která je efektivní nástroj na numerické řešení těchto rovnic.

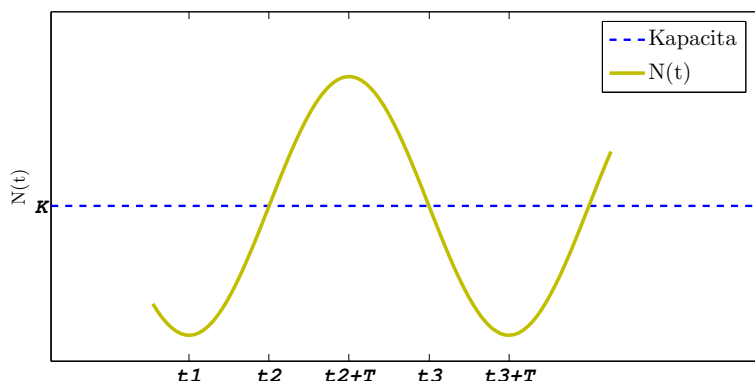
Ukazuje se, že řešení Hutchinsonovy rovnice bývá oscilující. Pojmeme oscilující kolem hodnoty K dále budeme myslet vlastnost řešení $y(x)$ (existující na $\langle 0, \infty \rangle$) diferenciální rovnice takovou, že $y(x) - K$ má nekonečně mnoho nulových bodů. Následující úvahou si oscilující charakter odůvodníme.

Rozebereme si znaménko derivace $N'(t)$, které budeme vyvozovat z (3.8). Na začátku jsme udali předpoklad kladného r . Populace $N(t)$ taktéž nemůže být záporná a proto jediným činitelem, který může rozhodnout o znaménku derivace je závorka $\left(1 - \frac{N(t-T)}{K}\right)$. Z této závorky a následného znaménka derivace plyne:

$N(t - T) > K \Rightarrow$ funkce $N(t)$ je klesající,

$N(t - T) < K \Rightarrow$ funkce $N(t)$ je rostoucí.

Předpokládejme, že $N(t_1) < K \wedge N(t) < K \forall t \in (t_1 - T, t_1)$. Potom z toho plyne,



Obr. 3.3: Schéma úvahy o oscilování

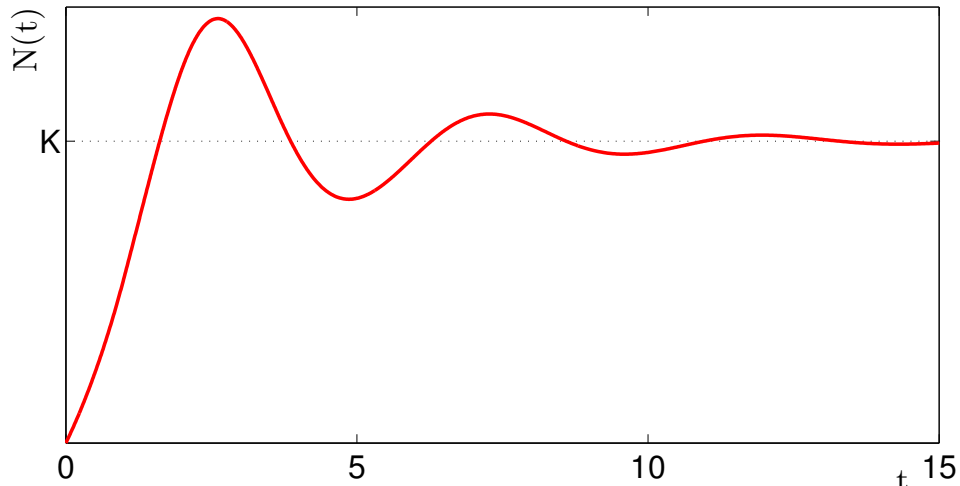
že $N(t)$ bude jistě rostoucí na $(t_1, t_1 + T)$. Pokud $N(t_1 + T) < K$, pak $N(t)$ poroste dále. Funkce poroste, až se v bodě t_2 vyrovná kapacitě a $N(t_2) = K$. Vzhledem k předešlému rostoucímu charakteru je ovšem $N(t_2 - T) < K$ a tak $N(t)$ roste i v bodě t_2 a překračuje kapacitu. Funkce nabyde svého maxima v bodě $t_2 + T$, kde je derivace nulová, $N(t_2 + T) > K$ a funkce začíná klesat až znovu dosáhne kapacity v bodě t_3 . I v bodě t_3 funkce pořád klesá až do bodu $t_3 + T$. Tímto způsobem funkce pokračuje dál a má oscilující charakter kolem kapacity K (viz schéma na obr.3.3).

Oscilace může mít různý charakter. Amplituda kmitů se může s časem tlumit a řešení může konvergovat ke kapacitě. Dále se může amplituda kmitů divergentně zvětšovat a nebo řešením může být periodická funkce.

Zkoumaná diferenciální rovnice má dvě stacionární řešení. Prvním z nich je nulové řešení $N(t) = 0$, které je nestabilní. Druhé stacionární řešení je $N(t) = K$. Stabilita tohoto řešení není vždy jistá a občas může být stabilní a jindy nestabilní. Pomocí linearizace lze převést problém stability řešení $N(t) = K$ u Hutchinsonova modelu na problém stability řešení $N(t) = 0$ u Malthusova modelu se zpožděním. Více je uvedeno v [1].

Tvrzení 2. Pro stabilitu stacionárního řešení $N(t) = K$ je rozhodující součin rT .

$$rT < \frac{\pi}{2} \Rightarrow \text{konstantní řešení } N(t) = K \text{ je stabilní,}$$



Obr. 3.4: Řešení Hutchinsonovy rovnice pro $r = 1$, $K = 15$, $N(0) = 6$ a $T = 1$. Řešeno pomocí příkazu `dde23`

$$rT > \frac{\pi}{2} \Rightarrow \text{konstantní řešení } N(t)=K \text{ je nestabilní.}$$

Chování populace není závislé na počáteční podmínce $\Theta(t)$ a řešení $N(t)$ asymptoticky konverguje k rovnovážnému stavu $N^*(t) = K$ pokud je stabilní stacionární řešení $N(t) = K$. Řešení je nestabilní a amplituda kmitů diverguje, pokud stacionární řešení není stabilní.

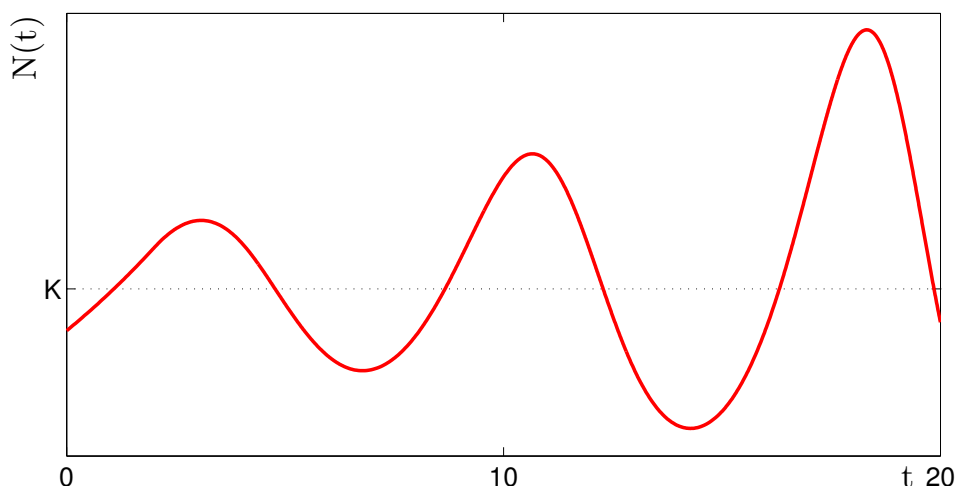
Logistickou rovnici se zpožděním můžeme ještě více zobecnit. V modelu budeme počítat s tím, že v čase t se nemnoží pouze generace $t - T$, ale celá řada generací. Generace $t - T$ představuje pouze střední hodnotu. Ve skutečnosti doba dospívání do pohlavní zralosti není pro všechny jedince konstantní. Dostáváme integro-diferenciální rovnici konvolučního typu:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r N(t) \left[1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t w(t-s)N(s)ds \right]. \quad (3.9)$$

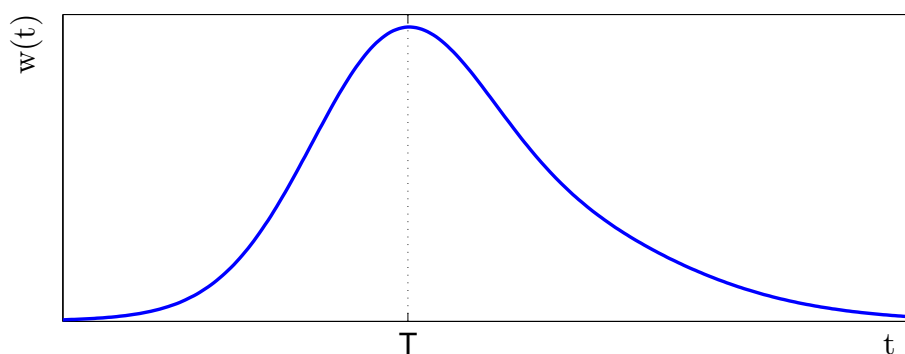
Funkci $w(t)$ nazývejme váhovou funkcí. Váhová funkce musí splnit podmínku $\int_{-\infty}^{\infty} w(t)dt = 1$. Funkce taky musí konvergovat k nule spolu s $t \rightarrow -\infty$, protože generace, která již dávno vymřela, se logicky nemůže množit. Typický průběh váhové funkce je uveden na obr.3.6.

Dále se pokusíme najít takovou váhovou funkci, pro kterou by rovnice vyjadřovala klasickou logistickou rovnici se zpožděním. Funkce Diracovo delta vypadá následovně:

$$\delta(x) = \begin{cases} \infty & \text{pro } x = 0 \\ 0 & \text{pro } x \neq 0 \end{cases}, \quad \int_{-\infty}^{\infty} \delta(t)dt = 1.$$



Obr. 3.5: Řešení Hutchinsonovy rovnice pro $r = 1$, $K = 7$, $N(0) = 6$ a $T = 2$.
Řešeno pomocí příkazu *dde23*



Obr. 3.6: Typický průběh váhové funkce

Tuto funkci si můžeme představit jako limitu normálního rozdělení se střední hodnotou nula a rozptylem se blížíící k nule. Nyní jako $w(t)$ budeme brát $\delta(t - T)$ a odvodíme si $\int_{-\infty}^t \delta(t - T - s)N(s)ds$. Integrál vyřešíme metodou per partes. Při výpočtu budeme pracovat s Heavisideovou funkcí, která je definovaná následovně:

$$H_p(x) = \begin{cases} 0 & \text{pro } x < 0 \\ p & \text{pro } x = 0 \\ 1 & \text{pro } x > 0 \end{cases} .$$

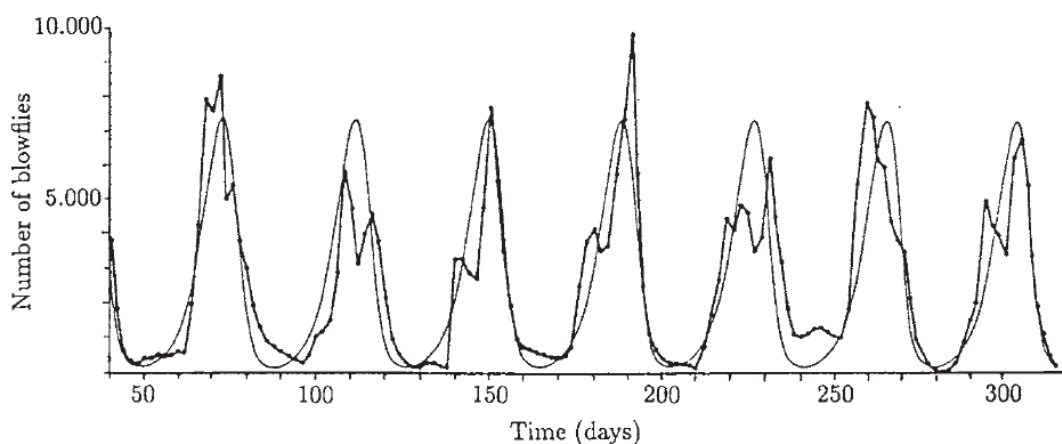
Protože parametr p nebude hrát ve výpočtu roli, tak jej můžeme zvolit libovolně.

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^t \delta(t - T - s)N(s)ds &= \left[\begin{array}{ll} u' = \delta(t - T - s) & u = H_1(s - t + T) \\ v = N(s) & v' = N'(s) \end{array} \right] = \\ & \left[H_1(s - t + T) N(s) \right]_{-\infty}^t - \int_{-\infty}^t N'(s)H_1(s - t + T)ds = N(t) - \int_{t-T}^t N'(s)ds = \end{aligned}$$

$$N(t) - N(t) + N(t - T) = N(t - T).$$

Tím jsme dokázali, že Hutchinsonova rovnice je speciální případ integro-diferenciální rovnice se zpožděním konvolučního typu (3.9) a logistická rovnice je speciální případ Hutchinsonovy rovnice (při $T = 0$). Hlavními zdroji pro předešlé úvahy a analýzu modelu se zpožděním byly [9], [7]

V živočišné říši je celá řada populací, které svým vývojem dokazují správnost ideje reprodukčního zpoždění. Například A.J.Nicholson provedl téměř dvouleté pozorování na masařce ovčí (*Lucila cuprina*). Zjistil, že velikost populace lze úspěšně aproximovat periodickou funkcí o periodě 35 až 40 dnů. Jeho naměřená data jsou srovnána s aplikovanou Hutchinsonovou rovnicí na obr. 3.7, který je přebrán z [9].



Obr. 3.7: Na ose x je znázorněn čas ve dnech a na ose y počet masařek

4 APLIKACE NA KONKRÉTNÍM PŘÍKLADU

4.1 Popis záměru

Jeden z cílů této práce je aplikovat vybrané modely na reálná data. Je těžké najít populaci, která by vyhovovala všem nutným předpokladům. Bylo tedy nutné některé z předpokladů silně zanedbat. Cílem této aplikace není najít tak kvalitní model, jenž by byl například schopen predikovat vývoj počtu kusů daného živočicha do budoucna. Cílem této kapitoly je spíše ukázka možného zpracování statistických dat a ukázka, jakým způsobem je možné si vybrat nejlepší model pro určitou populaci.

Reálné statistiky budeme aplikovat na Malthusův model, Verhulstův model, Gompertzův model, Malthusův model se zpožděním a Hutchinsonův model. Tyto modely mají různý počet parametrů, které lze volit.

Malthusův model: $r, N(0)$,

Verhulstův model: $r, K, N(0)$,

Gompertzův model: $r, K, N(0)$,

Malthusův model se zpožděním: $r, \Theta(t), T$

Hutchinsonův model: $r, K, \Theta(t), T$.

Pouze velice speciální případy je možné proložit křivkou, která by přesně kopírovala všechny body statistiky a představovala některý z modelů. Musíme tedy najít způsob, jakým se přiblížit k oněm bodům statistiky co nejlépe pouze zvolením vhodných parametrů a nevybočit z charakteru křivky. Tuto aproximaci zvolíme ve smyslu nejmenších absolutních odchylek. Tato metoda je matematicko statistická metoda, která slouží k řešení přeurtitých soustav. Vzhledem k většímu počtu bodů, které má křivka aproximovat, než počtu parametrů, které u křivky můžeme volit, lze mluvit o přeurtité soustavě. Aplikací nejmenších absolutních odchylek na náš případ je myšleno to, že se parametry budeme snažit zvolit takové, aby součet absolutních hodnot odchylek křivky reprezentující model od skutečných hodnot statistiky byl nejmenší možný [16].

$$\sum_{i=1}^P |N(t_i) - S(t_i)| \rightarrow \min. \quad (4.1)$$

Počet bodů statistiky představuje P , hodnotu modelu v i -tém bodě statistiky představuje $N(t_i)$ a reálnou hodnotu v i -tém bodě statistiky představuje $S(t_i)$. Budeme se snažit najít takové parametry modelů, aby suma (4.1) byla minimální.

Optimalizaci parametrů tak, aby byl zrealizován princip nejmenších absolutních odchylek, provedeme pomocí programu Matlab.

Metodě nejmenších absolutních odchylek byla dána přednost před v praxi používanější metodou nejmenších čtverců z určitých důvodů. Hlavním důvodem byla lepší schopnost snášet extrémní výkyvy dat. Metoda nejmenších absolutních odchylek klade stejný důraz na všechny sledování. Pro metodu nejmenších čtverců nejsou vhodné data s velkým rozptylem odchylek. V případě aplikování metody nejmenších čtverců na naše data je ovšem rozptyl odchylek relativně velký a navíc rezidua nemají normální rozdělení. Více o výhodách a nevýhodách metody nejmenších absolutních odchylek vzhledem k metodě nejmenších čtverců je uvedeno na [16].

Jako populaci, na kterou budeme aplikovat vybrané modely, jsem vybral populaci volavky popelavé (*Ardea cinerea*) v České republice.

Populace volavky popelavé má jasně narůstající charakter. Vybral jsem si ji hlavně kvůli charakteru jejího vývoje. Vývoj počtu jedinců většiny ptactva je velice vzdálen od typických průběhu populačních modelů. Volavka popelavá patří do

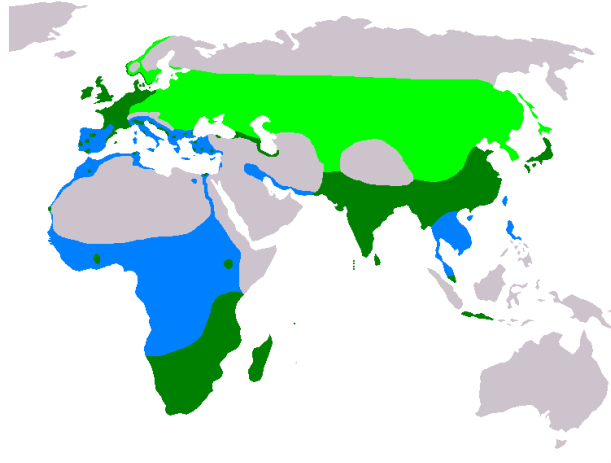


Obr. 4.1: Volavka popelavá, ilustrační foto převzato z [10]

čeledi volavkovití je brodivý pták a původně tažný druh. V současné době u nás ovšem někteří mladí jedinci prezimovávají. Živí se výhradně živočišnou stravou. Mezi její potravu patří ryby do zhruba 16 centimetrů, hmyz, obojživelníci a drobní obratlovci (například hraboš polní). Je rozšířená téměř po celé východní polokouli s výjimkou Austrálie (viz obr.4.2). Více o volavce se lze dočíst na [20], [11].

Faktorů, které kladně přispívají k vývojovému charakteru podobající se typickému

vývoji našich populačních modelů, je více. Jedním z nejdůležitějších je absence predátora. Nezávislost výhradně na jednom zdroji potravy znamená, že v případě poklesu jednoho z mnohých živočichů, kterými se živí, může přejít na lov jiného. Dalším kladným aspektem je fakt, že je v České republice chráněná.



Obr. 4.2: Světle zelená=letní hnízdění, tmavě zelená=celoroční hnízdění, modrá =zimní hnízdění, převzato z [20]

Data zpracované v této bakalářské práci jsou získaná z dlouhodobého monitorovacího projektu JPSP, který je organizován Českou společností ornitologickou (ČSO). Přesný počet kusů volavky není možné zjistit. Odhaduje se, že v současné době v České republice hnízdí 4000 až 9000 párů. Data, která jsem obdržel, jsou v procentech. To znamená, že je to řada čísel popisujících, kolik v dané roky bylo na našem území procent volavek vzhledem k prvnímu roku měření (1982). Jako $t = 0$ v modelech budeme tedy považovat rok 1982. Jde pouze o přibližná data odhadnutá nějakou metodikou z více faktorů včetně odchytů. Modely tedy budeme aplikovat na procenta a nikoli přímo na počty jedinců. Protože jsou procenta celku přímo úměrná celku, tak můžeme bez obav přistoupit k aplikaci.

4.2 Zpracování v programu

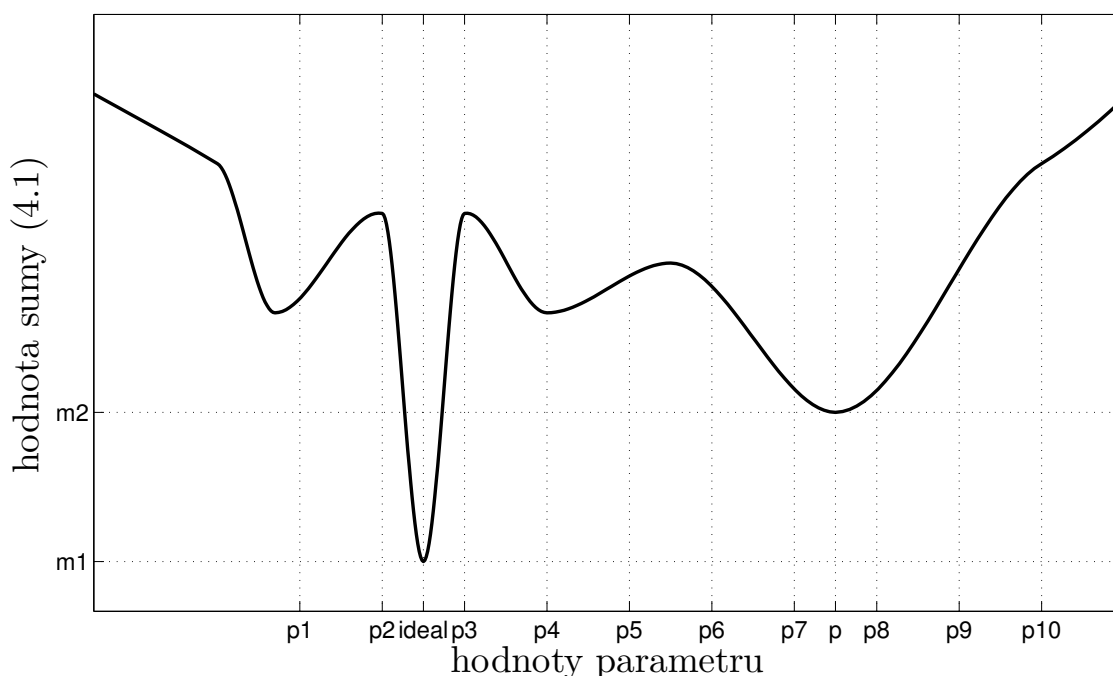
Aplikaci modelů na reálná data jsem provedl v programu Matlab. Základním předpokladem je spojitost sumy (4.1) vzhledem k parametrům modelu (alespoň v určitých intervalech možných parametrů). Princip algoritmu tkví v hledání parametrů v oblastech, o kterých můžeme předpokládat, že se v nich hledané ideální parametry nacházejí. Tyto oblasti jsou pro každý parametr jiné. U parametru r je předpoklad, že leží v intervalu $(0, 3)$. U parametru $N(0)$ se předpokládá, že bude

Rok	Volavky[%]	Rok	Volavky[%]
1982	100	1999	1 903,58
1983	58,25	2000	1 944,58
1984	243,17	2001	2 389,62
1985	240,5	2002	1 815,85
1986	376,54	2003	2 495,31
1987	303,69	2004	1 831,72
1988	420,02	2005	2 838,05
1989	300,73	2006	3 969,44
1990	615,02	2007	4 223,83
1991	412,11	2008	7 982,89
1992	581,83	2009	6 304,39
1993	1 404,77	2010	4 132,32
1994	885,21	2011	5 348,15
1995	901,03	2012	4 229,08
1996	1 062,61	2013	5 396,01
1997	464,73	2014	6 755,03
1998	1 511,66	2015	6 629,69

Tab. 4.1: Vývoj volavky v České republice. Získáno z [15]

menší než maximální hodnota populace za celou dobu měření a že bude kladný. Kapacita prostředí musí být kladná. S horní hranicí kapacity je to složitější. Teoreticky může dosahovat jakýchkoliv mezí. Kdyby ovšem například u Verhulstova modelu byla příliš velká, tak by se samotný model blížil Malthusovu modelu. S maximem oblasti kapacity se proto musí zacházet obezřetně. Na začátku se volí například na hodnotu šestinásobku maximální hodnoty populace za celou dobu měření. V případě, že vypočtená ideální kapacita výjde příliš blízko horní hranici, je to znamení pro zvýšení horní hranice. S parametrem T popisující zpoždění u Malthusova modelu se zpožděním jsou podobné problémy u dolní hranice zkoumané oblasti. V průběhu programu se totiž hodnotou T dělí a tím pádem mezi kandidáty na ideální T nemůže patřit $T = 0$. Tenhle problém je ošetřen dolní hranicí 0,2. V případě blízkosti vypočteného ideálního T hranici 0,2 je nutné hranici ještě snížit. Reálná doba reprodukčního zpoždění volavky je 1 rok a proto omezení oblasti zdola hodnotou 0,2 by nemělo ničemu odporovat. Dané oblasti rozdělíme na určitý počet dílků a krajní body těchto dílků považujeme za možné kandidáty na ideální hodnotu parametru. Počet dílků, na kterou oblast dělíme, je uložen do proměnné '*maxindex*' a významně na ní záleží doba

výpočtu. Možné kandidáty parametru zkusíme v kombinaci se všemi ostatními kandidáty ostatních parametrů. To je hlavní důvod, proč výpočet ideálních parametrů Malthusova modelu je v porovnání s výpočty ostatních modelů nejrychlejší. Malthusův model má totiž o jeden parametr méně. Zkouška jednotlivých kombinací kandidátů na ideální parametry spočívá v sečtení absolutních hodnot rozdílů mezi modelem s právě zkoušenými parametry a reálnými daty v bodech statistiky. Pokud právě zkoušení kandidáti mají tento součet menší než zatím nejideálnější nalezené parametry, pak se tito kandidáti stávají nově zatím nejideálnějšími nalezenými parametry. Po prozkoumání celé původně zadané oblasti se hodnoty parametrů ještě zpřesňují tím, že algoritmus znovu hledá ideální parametry v jiné a menší oblasti. Tato nová oblast je okolí zatím nejideálnějších parametrů a její velikost je rovna velikosti dvou dílků v předešlém dělení. Nalezené řešení není obecně ideální a bohužel



Obr. 4.3: Schéma možného vzniku chyby v algoritmu

se ani ideálnímu řešení nemusí blížit. Čím větší je ovšem počet dílků, tím větší je pravděpodobnost, že nalezené řešení je blízké skutečným ideálním parametrům.

Parametrů je více, ale nám pro demonstraci daného nedostatku algoritmu postačí uvažovat pouze jeden parametr. Osa x zde představuje parametr a osa y představuje sumu (4.1). Hodnoty $p1$ až $p10$ jsou zkoumaní kandidáti na ideální hodnotu parametru. Velikost mezery mezi nimi je velikost dílku. Ze schématu lze vyčíst, že v tomto případě by algoritmus vyhodnotil jako zatím ideální parametr $p7$ (předpokládejme že suma (4.1) vychází u $p7$ menší než u $p8$). Při dalším zpřesňovacím

procesu by se jako nová oblast volilo okolí $p7$. Algoritmus tedy při nekonečném zpřesňovacím procesu konverguje k parametru p . Suma (4.1) je však minimální při hodnotě parametru *ideal*. Této chybě lze zabránit větším počtem původních kandidátů. Kdyby byla původní velikost dílku poloviční, tak by se mezi kandidáty $p2$ a $p3$ objevil nový kandidát. Ten by nad $p7$ 'zvítězil' a algoritmus by konvergoval ke skutečným ideálním parametrům. Princip možného vzniku chyby je znázorněn na schématu obr.4.3.

Dalším nedostatkem algoritmu je již zmiňovaná doba výpočtu. Cyklů je velké množství a pro větší počet dílků algoritmus může běžet i několik hodin. Nyní zde bude uvedena část kódu programu. Celý program je i s komentářem přiložen k práci.

```

for i=0:maxindex;
    for j=0:maxindex
        N0=N0pr+i*hN0;
        r=rpr+j*hr;
        CHYBA=0;
        for m=1:34;
            CHYBA=abs(A(2,m)-N0*exp(r*(A(1,m)-A(1,1))))+CHYBA;
        end
        if CHYBA<ideal
            rideal=r;
            N0ideal=N0;
            ideal=CHYBA;
        end
    end
end

```

Výše je uvedena v podstatě nejdůležitější část kódu. Jde o hledání nejideálnějších parametrů v určité oblasti. Kód je vytržen z algoritmu týkajícího se Malthusova modelu a proto se zde vyskytují pouze dva parametry. Cykly *for* v úvodu kódu jsou důvodem časové náročnosti algoritmu. Například v případě $maxindex = 1000$ (tedy počet dílků je 1000) se nejnvtřnější cyklus *for* musí provést $1000 \cdot 1000 \cdot 34$. U ostatních modelů je tento součin ještě minimálně jednou násoben hodnotou *maxindex*. Programy jednotlivých modelů jsou si velice podobné.

Výše uvedenými principy se řídí hledání ideálních parametrů všech modelů kromě Hutchinsonova modelu. Ten je natolik složitý, že uvedené postupy by byly pro svojí výpočtovou náročnost tařka nepoužitelné. Pro každou zkoušku kandidátů by se musela vyřešit diferenciální rovnice a navíc Hutchinsonův model obsahuje o jeden parametr navíc. Na Hutchinsonův model byl použit algoritmus využívající optimalizaci hejnem částic nebo-li Particle Swarm Optimization. Jedná se o optima-

lizační meta-heuristickou techniku v oboru umělé inteligence. Pojmem Swarm se pro jeho složitost dále nebudeme zabývat. Více o Swarmu se lze dočíst na [17]. Samotný princip Swarmu nebyl naprogramován speciálně pro tuto práci, ale byl pouze přebrán z veřejně dostupného algoritmu a problém této práce na něm byl pouze aplikován. Autory veřejně dostupné verze jsou A. Ismael F. Vaz a L. N. Vicente. K práci je přiložen i algoritmus řešící Hutchinsonův model na původním principu. Hutchinson je natolik složitý model, že úkol najít jeho ideální parametry ve smyslu nejmenších absolutních odchylek je heuristikou. To znamená, že přesné globální optimum je prakticky nemožné najít. Spokojíme se pouze s přibližným řešením.

4.3 Výsledky

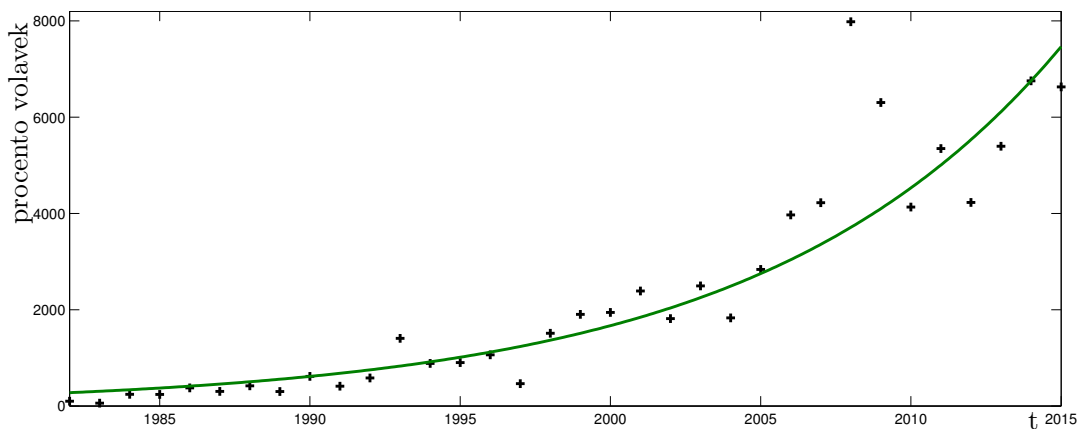
Pro jednotlivé modely jsem volil různé dělení oblastí. Výsledky jsou přehledně shrnuty do tabulky 4.2. Hledání ukázalo, že ideální zpoždění u Hutchinsonova modelu má trend konvergovat k nule, což z něj dělá Verhulstův model. V dalším tedy budeme hledat ideální parametry Hutchinsonova modelu se zpožděním 1 rok, což odpovídá reálnému reprodukčnímu zpoždění (uvedeno v [11]).

Jedním z hlavních motivů této aplikace bylo porovnání modelů. To můžeme provést

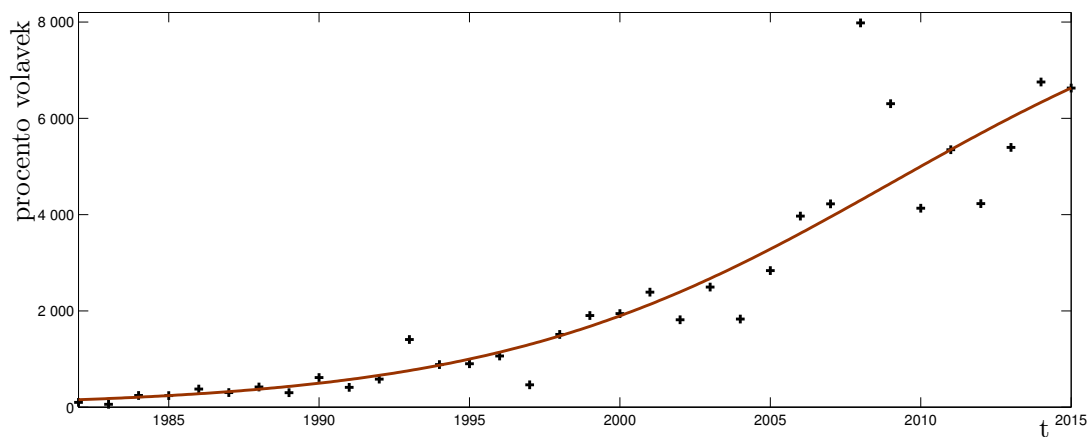
	Malthus	Verhulst	Gompertz	Z. Malthus	Hutchinson
r	0,0999	0,1511	0,0407	0,3519	0,1486
$N(0)$	276,519.	154,282	100,053	174,744	155,3184
K	-	9 319,748	29 259,798	-	8898,442
T	-	-	-	12,422	1
Suma (4.1)	17 600,4	14 775,3	15 084,7	17 421,6	14 792,7

Tab. 4.2: Tabulka výsledků

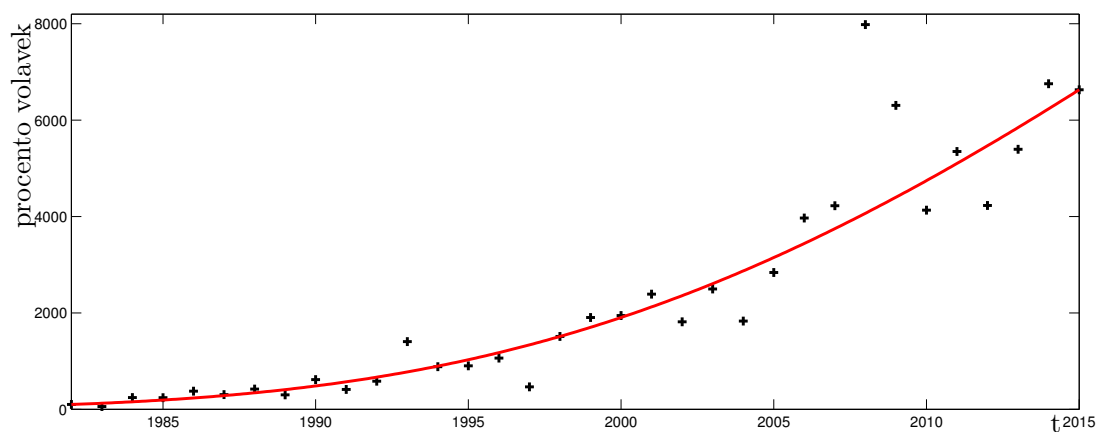
pomocí hodnoty sumy (4.1). Z tabulky (4.2) vyplývá, že nejbližší reálným datům ve smyslu nejmenších absolutních odchylek je Verhulstův model. Dále se postupně umístily Hutchinsonův model, Gompertzův model, Malthusův model se zpožděním a Malthusův model. Zajímavým postřehem je ideální zpoždění u Malthusova modelu se zpožděním. Vychází 12,422, což je hodně vzdálené skutečné době pohlavního dozrání volavky popelavé. V případě hledání ideálních parametrů při $T = 1$ jsou parametry, suma (4.1) i graf velice podobné Malthusovu modelu bez zpoždění. Predikace podle našich modelů by byla pouze stěží reálně použitelná. Nejlepší vyhlídky, co do počtu jedinců, má ovšem do budoucna populace volavky podle Malthusova modelu se zpožděním.



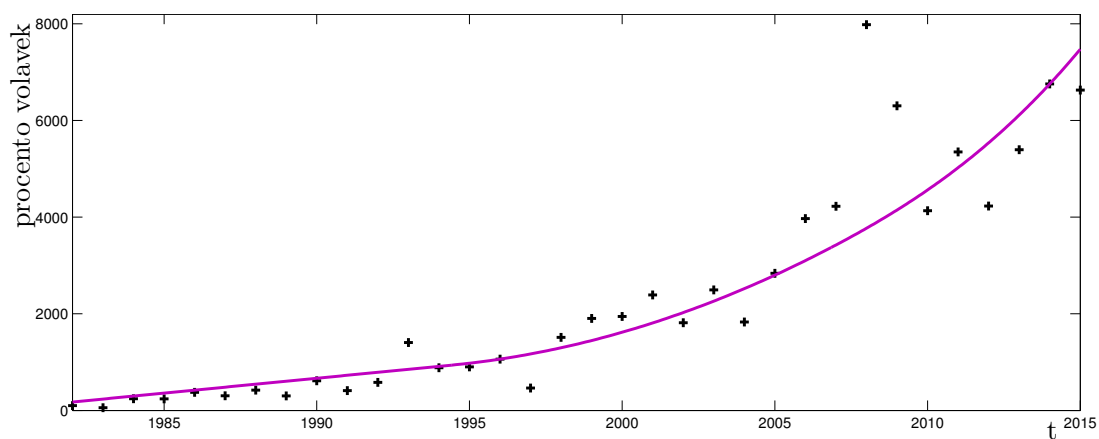
Obr. 4.4: Aplikace Malthusova modelu na reálná data



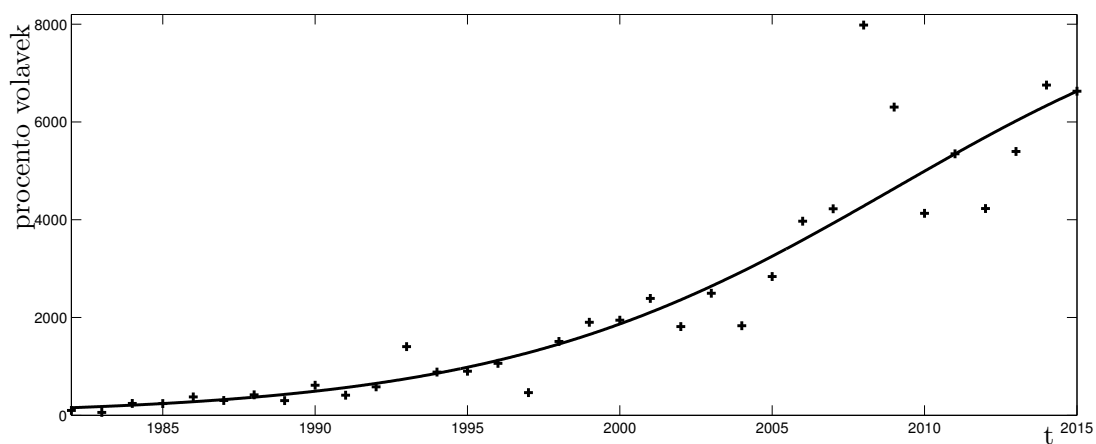
Obr. 4.5: Aplikace Verhulstova modelu na reálná data



Obr. 4.6: Aplikace Gompertzova modelu na reálná data



Obr. 4.7: Aplikace Malthusova modelu se zpožděním na reálná data



Obr. 4.8: Aplikace Hutchinsonova modelu se zpožděním na reálná data

5 ZÁVĚR

Jeden z cílů této práce bylo shrnout základní spojité populační jednodruhové modely. To bylo provedeno v první kapitole. Jsou zde popsány a vyřešeny diferenciální rovnice, z nichž modely vycházejí. Kapitola obsahuje i krátká představení autorů oněch modelů.

Druhým cílem byla analýza určitého modelu. Tím se zabývá druhá kapitola a onen určitý model je populační model se zpožděním. Je zde popsána hlavní myšlenka zpoždění u populačních modelů a analyzován logistický model se zpožděním. Dále je zde řešen Malthusův model se zpožděním včetně uvedení Matlab kódu. Tento model představuje nejjednodušší možnou variantu populačního modelu se zpožděním.

Posledním cílem byla ilustrace modelu na konkrétním příkladu. Tomuto se věnuje třetí kapitola. Konkrétní příklad je zde populace volavky popelavé v České republice. Jednotlivé modely jsou zde aplikovány ve smyslu nejmenších absolutních odchylek pomocí programu Matlab. Na konci kapitoly je porovnána jejich vzdálenost od reálných dat.

V práci se objevuje celá řada grafů, vztahujících se na právě rozebíraný problém. Tyto grafy byly vytvořeny v programu Matlab. Kódy, které byly zmiňovány v průběhu práce, jsou přiloženy. Práce vychází z informací uvedených v citované literatuře.

Vlastním přínosem autora jsou některé z výpočtů v první a druhé kapitole. Mezi tyto výpočty patří vyřešení Verhulstova modelu, Gompertzova modelu, výpočet týkající se bodu nespojitosti u Verhulstova modelu (v případě záporného r), ukázání stability stacionárních řešení a nebo výpočet váhové funkce jako Diracovy delta. Dalším vlastním přínosem je sumarizace modelů a analýza modelů v závislosti na parametrech. Posledním vlastním přínosem je většina Matlab programů vyskytujících se v práci a od podkapitoly 4.2 všechno téměř ostatní včetně úvah o chybě algoritmu.

6 OBSAH PŘILOŽENÉHO CD

V přiloženém CD jsou obrázky uvedené v práci, m-soubory, v nichž se nacházejí algoritmy zmíněné v práci (i s komentářem), a elektronická verze bakalářské práce. Tyto soubory byly zpracovány v programu Matlab verze R2010b.

Název na CD	Popis
Obrázky	Složka všech obrázků (ve formátu JPG) vyskytujících se v práci
ZpozdеныMalthus.m	M-soubor vykreslující zpožděný Malthusův model
Hutchinsondde23.m	M-soubor vykreslující Hutchinsonův model pomocí příkazu dde23
Malthus.m	M-soubor hledající ideální parametry v Malthusově modelu
Verhults.m	M-soubor hledající ideální parametry ve Verhulstově modelu
Gompertz.m	M-soubor hledající ideální parametry v Gompertzově modelu
Zmalthus.m	M-soubor hledající ideální parametry u Malthuse se zpožděním
Hutchinson.m	M-soubor s původním principem hledání pro Hutchinsonův model
Hutchinson Swarm	Složka obsahující řešení Hutchinsonova modelu pomocí metody Swarm
Bakalářská práce	Elektronická verze bakalářské práce

LITERATURA

- [1] ARINO, Ovide, M HBID a E AIT DADS. Delay differential equations and applications. Dordrecht: Springer, c2006. ISBN 1402036477.
- [2] ČERMÁK, Jan a Alexander ŽENÍŠEK. Matematika III. 2. vyd. Brno: CERM, 2006, 205 s. ISBN 80-214-3261-6.
- [3] DARWIN, Francis. Autobiography of Charles Darwin: with two appendices, comprising a chapter of reminiscences and a statement of Charles Darwin's religious views. Cambridge: Icon books, 2003. Thinker's library, No. 7. ISBN 1-84046-503-4.
- [4] DIBLÍK, Josef a Miroslava RŮŽIČKOVÁ. Obyčejné diferenciální rovnice. 1. vyd. Žilina: Žilinská univerzita, 2008. ISBN 978-80-8070-891-7.
- [5] DRIVER, Rodney D. Ordinary and delay differential equations. New York: Springer-Verlag, 1977. Applied mathematical sciences (Springer-Verlag New York Inc.), v. 20. ISBN 0-387-90231-7.
- [6] ECK, Vladimír. Biokybernetika. Vyd. 1. V Praze: České vysoké učení technické, 1996. ISBN 80-01-01445-2.
- [7] HOLČÍK, Jiří a Otakar FOJT. Modelování biologických systémů: (vybrané kapitoly). Vyd. 1. Brno: Vysoké učení technické, 2001. Učební texty vysokých škol. ISBN 80-214-2023-5.
- [8] KALAS, Josef a Miloš RÁB. Obyčejné diferenciální rovnice. Vyd. 3. Brno: Masarykova univerzita, 2012. ISBN 978-80-210-5815-6.
- [9] MURRAY, J. Mathematical Biology. Berlin: Springer-Verlag, 1989. Biomathematics.
- [10] POSOLDA, Kamil. Volavka popelavá, šedý elegán ptačí říše. Livingnature-photo [online]. 2013 [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: <http://www.livingnaturephoto.com/clanky/159-volavka-popelava-sedy-elegant-ptaci-rise.html>
- [11] Ardea cinerea. Animaldiversity [online]. Ann Arbor: University of Michigan, 2012 [cit. 2016-02-21]. Dostupné z : http://animaldiversity.org/accounts/Ardea_cinerea/
- [12] Benjamin Gompertz. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Benjamin_Gompertz

- [13] G. Evelyn Hutchinson. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/G._Evelyn_Hutchinson
- [14] Gompertz function. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Gompertz_function
- [15] Výsledky. Jednotný program sčítání ptáků [online]. Praha: ČSO, 2015 [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: <http://jpsp.birds.cz/vysledky.php?taxon=307>
- [16] Least absolute deviations. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Least_absolute_deviations
- [17] Optimalizace hejnem částic. In: Wikipedie: Otevřená encyklopedie [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://cs.wikipedia.org/wiki/Optimalizace_hejnem_%C4%8D%C3%A1stic
- [18] Pierre François Verhulst. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Pierre_Fran%C3%A7ois_Verhulst
- [19] Thomas Robert Malthus. In: Wikipedia: the free encyclopedia [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://en.wikipedia.org/wiki/Thomas_Robert_Malthus
- [20] Volavka popelavá. In: Wikipedie: Otevřená encyklopedie [online]. San Francisco (CA): Wikimedia Foundation, 2001- [cit. 2016-02-21]. Dostupné z: https://cs.wikipedia.org/wiki/Volavka_popelav%C3%A1