Spojité deterministické modely II — cvičení

1. Parciální diferenciální rovnice prvního řádu — model věkově strukturované populace

Uvažujme populaci, která se vyvíjí podle McKendrickova-vonFoersterova modelu a má stabilizovanou věkovou strukturu, tj.

$$\begin{aligned}
&\frac{\partial u(t,a)}{\partial t} + \frac{\partial u(t,a)}{\partial a} = -\mu(a)u(t,a), && t > 0,\ a > 0,\\
&u(0,a) = \varphi(a), && a > 0,\\
&u(t,0) = \int_0^\infty b(\xi)u(t,\xi)\mathrm{d}\xi, && t > 0
\end{aligned}$$

a současně

$$u(t,a) = \varphi(a)\mathrm{e}^{\lambda t}.$$

Přitom $u(t,a)$ je velikost (hustota) věkově homogenní subpopulace věku a v čase t (což znamená, že celková velikost populace v čase t je $\int_0^\infty u(t,\xi)\mathrm{d}\xi$), μ je věkově specifická úmrtnost, b je věkově specifická porodnost, φ vyjadřuje věkovou strukturu věkově stabilizované populace a λ růstový koeficient. Dále zavádíme funkci přežití $l(a) = \exp\left(-\int_0^a \mu(\xi)\mathrm{d}\xi\right)$.

1. Reprodukční hodnotu jedince věku a definujeme vztahem

$$v(a) = \frac{\int_a^\infty \mathrm{e}^{-\lambda\xi}\, l(\xi)b(\xi)\mathrm{d}\xi}{\mathrm{e}^{-\lambda a}\, l(a)}.$$

   a) Interpretujte tuto veličinu biologicky.

   b) Jaké kvalitativní charakteristiky tato veličina má (vyšetřete nebo odhadněte průběh funkce v jakožto funkce nezávisle proměnné a.)

2. a) Určete očekávanou délku přežití jedinců populace, tj. průměrný věk v okamžiku smrti všech jedinců, kteří se narodili ve stejném okamžiku (tzv. kohorty).

   b) Určete průměrný věk všech jedinců, kteří umírají ve stejném okamžiku.

   c) Porovnejte tyto veličiny a výsledek interpretujte.

3. Uvažujme populaci jedinců, rozmnožujících se dělením. Předpokládejme, že každý jedinec, který se dožije věku a_0 se rozdělí.

   a) Určete podmínky, za jakých může taková populace dlouhodobě přežívat.

   b) Předpokládejme dále, že specifická úmrtnost je lineární funkcí věku, $\mu(a) = \mu_0 + \alpha a$. Určete průběh stabilizované struktury populace φ a určete čas, za jaký se velikost populace zdvojnásobí.

4. Odložená plodnost
   Uvažujme populaci, v níž ženy začínají být plodné ve věku a_m, jejich plodnost končí ve věku a_M a maximální plodnosti $b_{\max}$ dosahují ve věku a_F; přitom samozřejmě platí $a_m < a_F < a_M$. Na intervalech (a_m, a_F) a (a_F, a_M) je věkově specifická porodnost lineární. Specifická úmrtnost je od věku a_m do věku a_M konstantní a rovna hodnotě μ_0. Určete závislost růstového koeficientu na hodnotě a_F.

5. „Břímě polygamie"
   Představme si hypotetickou populaci, v níž se každý muž žení ve čtyřiceti letech a bere si dvě manželky ve věku dvacet let. Předpokládejme dále, že úmrtnost mužů a žen je stejná a nezávisí na věku, porodnost žen je ve věku 20–40 let konstantní, jinak je nulová, poměr novorozených chlapečků a holčiček je 1. Může taková populace dlouhodobě přežívat? Určete věkovou strukturu φ v závislosti na hodnotách porodnosti a úmrtnosti.

6. Hodnoty funkcí l a b pro populaci hrabošů *Microtus agrestis* byly v laboratorních podmínkách určeny takto:

i	a_i [týdny]	$l(a_i)$	$b(a_i)$
1	0	1.0000	0.0000
2	8	0.8335	0.6504
3	16	0.7313	2.3939
4	24	0.5881	2.9727
5	32	0.4334	2.4662
6	40	0.2928	1.7043
7	48	0.1813	1.0815
8	56	0.1029	0.6683
9	64	0.0535	0.4286
10	72	0.0255	0.3000

   Odhadněte růstový koeficient λ a určete stabilizovanou věkovou strukturu φ.

2. Parciální diferenciální rovnice druhého řádu — model populace v prostoru

1. Populace tvořená potomky jediného páru který se nacházel v počátku souřadného systému se v prostoru vyvíjí podle rovnice

$$\frac{\partial u(t,x,y)}{\partial t} = D\Delta u(t,x,y) + \alpha u(t,x,y),$$

$u(t,x,y)$ vyjadřuje populační hustotu v čase t na místě (x,y), D, α jsou kladné konstanty. Vypočítejte $\iint\limits_{\mathbb{R}^2} u(t,x,y)\mathrm{d}x\mathrm{d}y$.

2. Uvažujme stejnou populaci jako v předchozím případě.

   a) Definujme „čelo populační vlny“ jako kružnici o poloměru $R_1(t)$ takovém, že $u(t,x,y) = \varepsilon$ pro $x^2 + y^2 = R_1(t)^2$; přitom ε je předem dané malé číslo. Určete asymptotické vyjádření $R_1(t)$ jako funkce času v případě $\alpha \neq 0$ a $\alpha = 0$.

   b) Určete počet párů které se v čase t nacházejí vně kruhu o poloměru R_1.

   c) Definujme „čelo populační vlny“ jinak: jako kružnici o poloměru $R_2(t)$ takovém, že vně kruhu o tomto poloměru je méně než m párů; přitom m je předem dané malé číslo. Určete asymptotické vyjádření $R_2(t)$ jako funkce času v případě $\alpha \neq 0$ a $\alpha = 0$.

   d) Porovnejte výsledky a), c).

3. J. G. Skellam v roce 1951 studoval šíření dubů od konce poslední doby ledové. Zformuloval předpoklady:

   (i) Duby se množí s růstovým koeficientem $\alpha > 0$ a do okolního prostředí se šíří difúzí s koeficientem $D > 0$.

   (ii) Dub žije a produkuje žaludy nejméně 60 let.

   (iii) I v panenském prostředí má jeden dub nejvýše 9 milionů plodných potomků.

   (iv) Střední kvadratická vzdálenost žaludů od stromu je nejvýše 50 metrů (střední kvadratická vzdálenost je odmocnina z průměru druhých mocnin vzdálenosti všech žaludů od mateřského stromu).

   a) Napište rovnici pro vývoj populační hustoty dubů na základě předpokladu (i).

   b) Za pomoci zbývajících předpokladů najděte horní odhady parametrů D a α. [Můžete předpokládat, že na počátku času byl jediný dub v počátku souřadnic místa.]

   c) Ověřte hypotézu, že duby se v Británii rozšířily difúzí podle uvedených předpokladů. Duby se od poslední doby ledové (za nejvýše 20 000 let) rozšířily na vzdálenost zhruba 1 000 km.

4. Uvažujte rovnici reakce-difúze

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u^2(1-u),$$

definovanou pro $t > 0$, $x \in \mathbb{R}$.

   a) Napište obyčejnou diferenciální rovnici pro řešení ve tvaru putující vlny $U = U(z)$, tj.

$$z = x - ct, \quad U(x-ct) = u(t,x), \quad \lim_{z\to-\infty} U(z) = 1, \quad \lim_{z\to\infty} U(z) = 0.$$

   b) Najděte minimální rychlost c putující vlny.

   c) Pokuste se najít počáteční podmínku takovou, aby počáteční úloha pro uvažovanou rovnici byla explicitně řešitelná.

3. Parciální diferenciální rovnice druhého řádu — modely morfogeneze

1. Uvažujte rovnici reakce-difúze

$$\frac{\partial w}{\partial \tau} = D\frac{\partial^2 w}{\partial \xi^2} + f(w)$$

pro neznámou funkci $w = w(\tau, \xi)$ definovanou pro $\tau > 0$, $0 < \xi < L$, s Dirichletovou okrajovou podmínkou

$$w(\tau, 0) = w(\tau, L) = u^*.$$

Přitom $u^* \in \mathbb{R}$ je takové číslo, že $f(u^*) = 0$.

a) Změňte měřítko časové proměnné τ i prostorové proměnné ξ tak, aby se rovnice transformovala na rovnici

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \gamma^2 f(v)$$

s Dirichletovou okrajovou podmínkou

$$v(t, 0) = v(t, \pi) = u^*.$$

b) Odvoďte linearizovanou rovnici

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \gamma^2 f'(u^*)u \tag{1}$$

s homogenní Dirichletovou okrajovou podmínkou

$$u(t, 0) = u(t, \pi) = 0. \tag{2}$$

c) Řešte úlohu (1), (2) s počáteční podmínkou

$$u(0, x) = u_0(x) = \sin x.$$

d) Nechť $f'(u^*) > 0$. Rozhodněte, zda zvětšení difuzivity D nebo velikosti L systém stabilizuje nebo destabilizuje.

2. Uvažujte vektorovou rovnici reakce-difúze

$$\frac{\partial \boldsymbol{u}}{\partial t} = D\Delta \boldsymbol{u} + \alpha \boldsymbol{f}(\boldsymbol{u})$$

definovanou na oblasti $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : a^2 < x^2 + y^2 < (a + \delta)^2\}$. (Tato rovnice může být považována za model růstu chapadel u nezmara.) Parametr δ považujte za tak malý, že rozdíl koncentrací $\boldsymbol{u}$ při změně souřadnic x, y o vzdálenost nepřevyšující δ je zanedbatelný.

Najděte podmínky, za jakých má řešení rovnice n lokálních extrémů v oblasti Ω. (Takové řešení popisuje nezmara s n chapadly.)

3. Systém rovnic reakce-difúze aktivátoru a inhibitoru je v bezrozměrných veličinách tvaru

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{u^2}{v} - bu, \qquad \frac{\partial v}{\partial t} = d\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + u^2 - v,$$

kde b a d jsou kladné konstanty.

a) Která z funkcí u, v představuje koncentraci aktivátoru a která koncentraci inhibitoru?

b) Ukažte, že v prostorově homogenním případě (bez difúzních členů) má reakce aktivátoru a inhibitoru asymptoticky stabilní řešení.

c) Najděte hodnoty parametrů b a d, pro které difúze systém destabilizuje, a načrtněte je v rovině (b, d).

4. Obyčejné diferenciální rovnice se zpožděním

1. Jeden z modelů růstu populace velryby grónské (používaný International Whaling Commision) je zapsán rovnicí

$$\frac{\mathrm{d}N(t)}{\mathrm{d}t} = -\mu N(t) + \mu N(t-T)\left\{1 + q\left[1 - \left(\frac{N(t-T)}{K}\right)^z\right]\right\},$$

kde μ — úmrtnost,
q — maximální možný nárůst porodnost oproti úmrtnosti,
K — kapacita prostředí,
T — doba k dosažení dospělosti,
z — míra citlivosti populace na její velikost (tj. vnitrodruhovou konkurenci).
Všechny parametry jsou kladné.
Ukažte, že rovnice popisující vývoj malých odchylek od rovnovážné velikosti populace je

$$\frac{\mathrm{d}n(t)}{\mathrm{d}t} \approx -\mu n(t) - \mu(qz-1)n(t-T)$$

a stabilita rovnovážného stavu je tedy určena reálnou částí řešení λ rovnice

$$\lambda = -\mu\left[1 + (qz-1)\,\mathrm{e}^{-\lambda T}\right].$$

Odvoďte, že rovnovážný stav je stabilní, pokud

$$\mu T < \mu T_c = \frac{\pi - \cos^{-1}\frac{1}{b}}{\sqrt{b^2-1}}, \qquad b = qz - 1 > 1$$

a stabilní pro libovolné T, pokud $b < 1$.

2. Růst populace lze modelovat následující rovnicí

$$\frac{\mathrm{d}N(t)}{\mathrm{d}t} = \alpha N(t-\tau)\mathrm{e}^{-\beta N(t-\tau)} - \delta N(t),$$

kde $N = N(t)$ — velikost populace v čase t,
α — maximální porodnost,
δ — úmrtnost,
$\mathrm{e}^{-\beta N}$ — míra zmenšení porodnosti způsobená vnitrodruhovou konkurencí populace velikosti N.

- Najděte netriviální rovnovážnou velikost populace. Linearizujte rovnici v okolí rovnovážného stavu.
- Najděte hranice oblastí v rovině $(\delta\tau, \alpha\tau)$, ve kterých malé odchylky od rovnovážného stavu
  (a) monotonně rostou,
  (b) monotonně klesají,
  (c) oscilují s klesající amplitudou,
  (d) oscilují s rostoucí amplitudou.

(Uvedený model použil R. May v roce 1975 k modelování populace *Lucila cuprina* a ukázal dobrou shodu s daty naměřenými Nicholsonem roku 1957.)

3. Model krvetvorby.
   Nechť $c(t)$ označuje koncentraci krvinek v krvi (rozměr veličiny c je, řekněme, *počet buněk*/mm^3). Předpokládáme, že krvinky z cirkulující krve mizejí rychlostí úměrnou koncentraci s konstantou úměrnosti g (její rozměr je den^{-1}). Kostní dřeň reaguje s asi šestidenním zpožděním T na deficit krvinek a produkuje je v závislosti na jejich koncentraci v krvi. Z těchto předpokladů plyne, že modelem krvetvorby je rovnice tvaru
   $$\frac{\mathrm{d}c(t)}{\mathrm{d}t} = \lambda\big(c(t-T)\big) - gc(t).$$
   Jeden z možných tvarů „produkční funkce" λ je
   $$\lambda(\xi) = \frac{a^m \xi}{a^m + \xi^m},$$
   kde a, m jsou kladné konstanty.
   Najděte bezrozměrný tvar modelu, jeho stacionární stavy, vyšetřete lineární stabilitu a najděte podmínky pro nestabilitu modelu.

4. Koncentrace kysličníku uhličitého v krvi I.
   Předpokládá se, že koncentrace kysličníku uhličitého v krvi závisí na intenzitě dýchání a zpětně řídí intenzitu dýchání s jistým zpožděním $\tau > 0$. Jednoduchý model vývoje koncentrace v bezrozměrných veličinách lze zapsat ve tvaru
   $$\frac{dx(t)}{\mathrm{d}t} = 1 - ax(t)V\big(x(t-\tau)\big), \qquad V(x) = \frac{x^m}{1+x^m},$$
   kde a, m jsou kladné konstanty.
   Ukažte, že existuje kritické zpoždění τ_c takové, že pro $\tau > \tau_c$ je stacionární řešení $x(t) \equiv x^*$ nestabilní. Vypočítejte x^* a odhadněte „periodu" řešení v případě, že $\tau = \tau_c + \varepsilon$, přičemž $0 < \varepsilon \ll 1$. (Přesněji, najděte nejmenší $p > 0$ takové, že z relací $x(t_0) = x^*$, $x'(t_0) > 0$ plynou $x(t+p) \approx x^*$, $x(t_0 + p) > 0$.)

5. Koncentrace kysličníku uhličitého v krvi II.
   Jiný model vývoje koncentrace $c = c(t)$ kysličníku uhličitého v krvi je tvaru
   $$\frac{\mathrm{d}c(t)}{\mathrm{d}t} = p - V\big(c(t-\tau)\big)c(t) = p - \frac{bV_{\max}c(t)c(t-\tau)^m}{a^m + c(t-\tau)^m},$$
   kde p, b, a, τ jsou kladné konstanty. Vyjádřete tento model v bezrozměrných veličinách, najděte stacionární řešení a vyšetřete jeho stabilitu v závislosti na parametrech.