

ZÁPADOČESKÁ UNIVERZITA V PLZNI
FAKULTA APLIKOVANÝCH VĚD
KATEDRA MATEMATIKY

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

POPULAČNÍ MODELY NA DISKRÉTNÍCH OBLASTECH

PLZEŇ, 2020

JAKUB HESOUN

nahradiť listem zadání

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně a výhradně s použitím odborné literatury a pramenů, jejichž úplný seznam je její součástí.

V Plzni, dne 16. července 2020

.....
vlastnoruční podpis

Poděkování

Rád bych poděkoval Petru Stehlíkovi za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vypracování bakalářské práce.

Abstrakt

Tato práce studuje populační modely na dvou diskrétně oddělených oblastech. Na každé oblasti dochází k lokální populační dynamice podle jednoho ze základních modelů (exponenciální růst, logistický růst či bistabilní dynamika). Navíc mezi oblastmi dochází k difuzi. Na základně typu nelinearity, jejích parametrů a síly difúze zkoumáme existenci, počet a stabilitu stacionárních řešení.

Klíčová slova: populační modely, exponenciální růst, logistický růst, bistabilní nelinearita, dynamické systémy.

Abstract

This thesis investigates population models on two discretely separated patches. The local population dynamics follows one of the basic models (exponential growth, logistical growth, bistable dynamics) on each of these patches. In addition, diffusion occurs between these areas. We examine the existence, the number and stability of stationary solutions based on the type of nonlinearity, its parameters and diffusion strength.

Keywords: population models, exponential growth, logistical growth, bistable nonlinearity, dynamical systems.

Obsah

Abstrakt	v
Obsah	ix
1 Úvod	1
1.1 Exponenciální růst	1
1.2 Logistický růst	2
1.3 Logistický růst s Alleeho efektem	3
2 Populační modely na dvou oblastech	5
2.1 Čistě difuzní model	6
3 Modely s exponenciálním růstem	9
4 Modely s logistickým růstem	15
4.1 Logistický růst na první oblasti a exponenciální růst na druhé	15
4.2 Logistický růst na obou oblastech	23
5 Modely s Alleeho efektem na první oblasti	33
5.1 Alleeho efekt na jedné oblasti a exponenciální růst na druhé	33
5.2 Alleeho efekt na jedné oblasti a logistický růst na druhé	40
Závěr	49
Literatura	51

Úvod 1

Tato práce se zabývá analýzou populačních modelů popsaných diferenciálními rovnicemi. V úvodu se zaměřuje na základní typy těchto modelů, které hrají v matematické biologii, stejně jako v mnoha jiných oblastech, zásadní roli. Hlavními rysy základních populačních modelů je zanedbání všech vnějších vlivů jakými je například soutěž o zdroje (konkurence, potravinový řetězec a podobně). Velký důraz se klade na jednoduchost systémů a tedy omezením počtu parametrů vyskytujících se v jednotlivých rovnicích tak, aby bylo možné tyto modely analyticky řešit. Z druhého úhlu pohledu by ale měl model popisovat dynamiku populace co možná nejpřesněji. Vyjma prvního z uvedených modelů (Malthusiánský) se tedy nevyhneme členům vyššího řádu a tedy nelineárním modelům.

V následujících kapitolách uvažujeme vždy dvojici těchto populačních modelů (název kapitoly je v souladu s nejvyšším použitým modelem), reprezentující dvě populace stejného druhu na dvou různých oddělených oblastech, doplněnou o difuzní člen popisující migraci mezi oblastmi. V této práci uvažujeme pouze lineární difuzi mezi dvěma oblastmi. Motivací k takovému modelu může být například dva oddělené ostrovy, nebo lesní celky. Difuzní člen je možný zavést i na více oblastech, přesněji na libovolném neorientovaném i orientovaném grafu. Neorientovaný graf bychom využili v případě, kdy mezi vrcholy, reprezentující jednotlivé oblasti, je shodná difuze oběma směry a orientovaný graf pro případ, kdy je migrace různými směry odlišná, popř. je umožněna pouze jedním směrem.

Již bylo zmíněno, že mezi jednotlivými oblastmi uvažujeme pouze lineární difuzi. Tento člen je určen k vyrovnávání velikostí populací na jednotlivých oblastech. Populace v reálném světě se ne vždy řídí tímto pravidlem. Jednoduchým protipříkladem je shlukování obyvatelstva ve větších městech. Další možností je zachování významu lineární difuze, ale omezení maximálního průchodu přes hranu grafu v daném čase. Toto omezení ale vyžaduje použití jiného difuzního členu než ve tvaru polynomu. Rovnice, které bychom řešili při hledání stacionárních bodů by nadále nebyly algebraické, ale transcendentní.

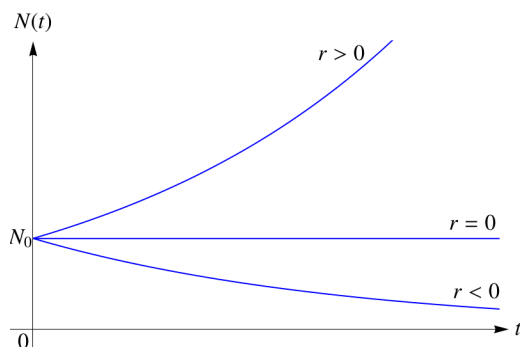
Popis jednotlivých základních modelů čerpáme z různých publikací věnujících se tomuto tématu. Největším zdrojem informací, byl v tomto ohledu článek [9] od A. M. de Roose a [10] od M. Liermanna a R. Hilborna. Z knihy [5] a skript [7] jsou přebrány věty o řešitelnosti a postupy řešení obyčejných diferenciálních rovnic.

1.1 Exponenciální růst

Jedná se o základní matematický model popisující vývoj populace, která má v daném prostředí neomezený prostor k šíření a neomezený přístup k potravě. V některé literatuře se můžeme setkat s označením Malthusiánský model růstu. Toto označení nese po T. R. Malthusovi, anglickém ekonomovi, který tento model poprvé popsal v roce 1798 [12].

Uvažujme populaci, jejíž hodnota v čase je popsána funkcí $N(t)$. Změnu této populace za časový interval Δt popíšeme následovně

$$N(t + \Delta t) - N(t) = (b - d)N(t)\Delta t,$$



Obrázek 1.1: Řešení diferenciální rovnice (1.1) s počáteční podmínkou $N(0) = N_0 > 0$ pro hodnoty r větší, rovno a menší než nula.

kde b je koeficient reprodukce a d je koeficient úmrtnosti.

Rozdíl koeficientů reprodukce a úmrtnosti označme $r := b - d$ a vydělme celou rovnici Δt .

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = rN(t).$$

Chceme-li vyčíslit okamžitou změnu populace, přejdeme k limitě $\Delta t \rightarrow 0$. Výsledný model obdržíme z definice derivace

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t). \quad (1.1)$$

Řešení této diferenciální rovnice je funkce

$$N(t) = Ce^{rt},$$

kde $C \in \mathbb{R}$. Popřípadě řešením (1.1) s počáteční podmínkou $N(t_0) = N_0$, $N_0 \geq 0$ je funkce

$$N(t) = N_0 e^{r(t-t_0)}.$$

Snadno nahlédneme, že funkce $N(t)$ s kladnou počáteční podmínkou $N_0 > 0$, pro $t \rightarrow +\infty$, roste nade všechny meze pro $r > 0$, je konstantní funkcí $N(t) = N_0$ pro $r = 0$ a limitně se blíží nule pro $r < 0$. Na Obrázku 1.1 můžeme pozorovat toto chování v závislosti na zvoleném r pro počáteční úlohu s podmínkou $N(0) = N_0 > 0$.

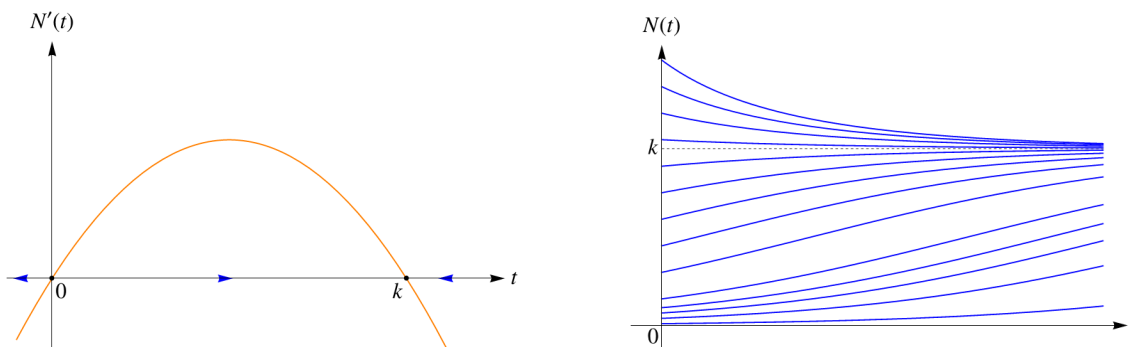
Tento model má pouze jeden stacionární bod $N^* = 0$, který je pro libovolnou kladnou počáteční podmínku:

1. asymptoticky stabilní, pokud $r > 0$,
2. stabilní, pokud $r = 0$,
3. nestabilní, pokud $r < 0$.

Vzhledem k chování Malthusiánského modelu pro r větší než nula, se tento model většinou používá k popisu prvotního vývoje populace, nebo vývoje populace organismů, které jsou vzhledem k velikosti prostředí a zdrojů dané oblasti nenáročná např. bakterie.

1.2 Logistický růst

Malthusiánský model nebyl dobře přijat, protože předpovídal, že lidská populace velice rychle přeroste teoretickou kapacitu prostředí a vyčerpá přírodní zdroje. V roce 1838 zveřejnil P. F. Verhulst ve článku [11] model, který dnes známe pod názvem logistický model, podle logistické křivky, která je řešením této diferenciální rovnice.



Obrázek 1.2: Na obrázku vlevo je zobrazen průběh funkce $N'(t)$ v rovnici (1.2) pro $r = 1$ a $k = 1$ (tzv. fázový portrét (1.2)). Na obrázku vpravo je vyobrazen průběh funkce $N(t)$ ze stejné úlohy pro různé počáteční podmínky (tzv. trajektorie (1.2)).

Verhulst tvrdil, že Malthusiánský model je až moc zjednodušen, protože obsahuje pouze lineární člen. Do svého modelu doplnil kvadratický člen $-sN^2(t)$, kde s je tzv. koeficient skupinové soutěže závislý na hustotě. Výsledný model je ve tvaru

$$\frac{dN(t)}{dt} = aN(t) - sN^2(t).$$

Tento model byl později přeškálován a přepsán R. Pearl a L. Reed v [13] do následujícího tvaru, ve kterém jej známe dnes

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{k} \right), \quad (1.2)$$

kde $r > 0$ je koeficient růstu a $k > 0$ značí nosnou kapacitu prostředí. Stacionární body této soustavy jsou body $N_0^* = 0$ a $N_1^* = k$.

Základní analýzu modelu lze snadno provést z vektorového pole rovnice (1.2). Na Obrázku 1.2 vlevo je vyobrazení funkce $N'(t)$. Z průběhu této funkce můžeme určit chování funkce $N(t)$ pro různé počáteční podmínky z jednotlivých intervalů vzniklých rozdělením osy t hodnotami stacionárních bodů. Průběh těchto funkcí $N(t)$ s různými počátečními podmínkami je znázorněn na Obrázku 1.2 vpravo.

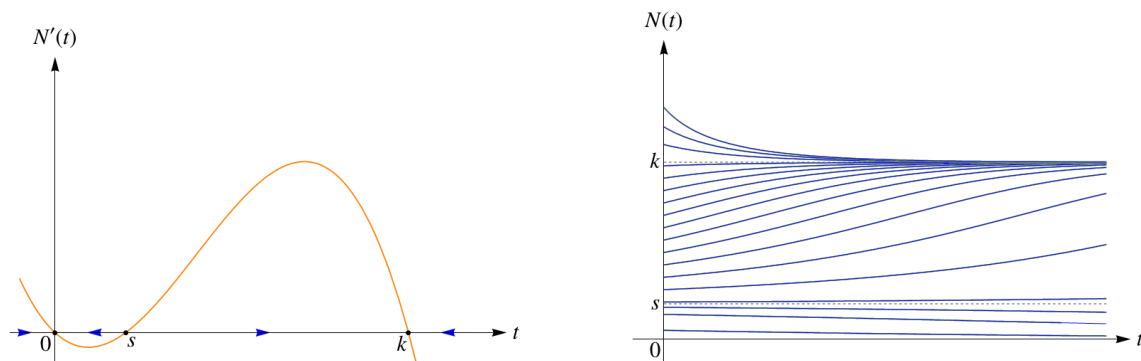
1.3 Logistický růst s Alleeho efektem

Obdobně jako jsme v logistickém modelu přidali kvadratický člen určený k omezení celkové kapacity oblasti, můžeme přidat kubický člen, resp. pro přehlednost vynásobit rovnici (1.2) výrazem obsahující nějaké další omezení. Model s omezením, které způsobuje extinkci populace pod kritickou hodnotou $s > 0$, se nazývá bistabilní model, nebo logistický model s Alleeho efektem (zkráceně jej v této práci budeme nazývat model s Alleeho efektem). Diferenciální rovnice popisující tento model je ve tvaru

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{k} \right) \left(\frac{N(t)}{s} - 1 \right), \quad (1.3)$$

kde $r > 0$ je koeficient růstu, $k > 0$ je nosná kapacita prostředí a $s > 0$, pro které platí $s < k$, je kritická hodnota.

Průběh funkce $N(t)$ vyšetříme stejně jako u logistického modelu (1.2). Na Obrázku 1.3 vlevo můžeme pozorovat chování funkce $N'(t)$ na jednotlivých intervalech, které vzniknou rozdělením osy t stacionárními body $N_1^* = 0$, $N_2^* = s$ a $N_3^* = k$. Dle průběhu funkce $N'(t)$ můžeme odhadnout průběh funkce $N(t)$, která je pro různé počáteční podmínky z jednotlivých intervalů, vykreslena na Obrázku 1.3 vpravo.



Obrázek 1.3: Na obrázku vlevo je zobrazen průběh funkce $N'(t)$ v rovnici (1.3) pro $r = 1$, $k = 1$ a $s = \frac{1}{5}$. Na obrázku vpravo je vyobrazen průběh funkce $N(t)$ ze stejné úlohy pro různé počáteční podmínky.

Z vektorového pole na přímce t na Obrázku 1.3 můžeme vyzorovat stabilitu jednotlivých stacionárních bodů. Stacionární body N_1^* a N_3^* jsou asymptoticky stabilní a N_2^* je nestabilní.

Tento model může reprezentovat vývoj populace, která má na dané oblasti nějakého predátora a při malém počtu jedinců se není tato populace schopna bránit, popř. velikost populace vzhledem k prostředí je výrazně menší a nedochází k častému střetnutí jednotlivců, z čehož plyne omezení reprodukce.

Populační modely na dvou oblastech 2

V této kapitole se budeme zabývat modely popisujícími vývoj populace žijící na dvou oddělených oblastech. Naše modely se budou skládat ze dvou součástí, lokální reakční funkce a prostorové difuze. Dynamika každé z populací se bude řídit standardním populační dynamikou (např. exponenciální růst, logistický růst, Alleeho bistabilní dynamika...), navíc ale umožníme migraci jedinců mezi jednotlivými oblastmi. Sílu přesunu budeme popisovat difuzním koeficientem.

Naše modely budou následně mít tvar soustavy dvou obyčejných diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= R_x(x(t)) + D(x(t), y(t)), \quad t > 0, \\ \frac{dy(t)}{dt} &= R_y(y(t)) + D(y(t), x(t)),\end{aligned}\tag{2.1}$$

kde $x(t), y(t)$ budou funkce udávající velikost populace v první (respektive druhé) oblasti, funkce $R_x, R_y : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ jsou funkce popisující lokální reakční funkce první (respektive druhé) populace a $D : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ je funkce popisující difuzi mezi oběma oblastmi.

Poznámka 2.1. Jak již bylo zmíněno, v této práci za $x(t)$ a $y(t)$ uvažujeme funkce udávající velikost populace v jednotlivých oblastech. Z aplikačního pohledu nás tedy zajímá jen situace, kdy tyto funkce budou nezáporné. V případě stacionárních bodů a trajektorií se tedy primárně soustředíme na konfigurace, které mají nezáporné hodnoty.

Zabývejme se počáteční úlohou pro diferenciální rovnici (2.1)

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= R_x(x(t)) + D(x(t), y(t)), \quad t > 0, \\ \frac{dy(t)}{dt} &= R_y(y(t)) + D(y(t), x(t)), \\ x(0) &= x_0, \\ y(0) &= y_0.\end{aligned}\tag{2.2}$$

Z pohledu Pozn. 2.1 je důležité následující tvrzení.

VĚTA 2.2. (*Invariance prvního kvadrantu*) *Nechť R_x, R_y a D jsou lokálně lipschitzovské funkce splňující $R_x(0) \geq 0, R_y(0) \geq 0, D(0, \chi) \geq 0$ pro všechna $\chi \geq 0$. Jestliže počáteční podmínka splňuje $x_0, y_0 \geq 0$, pak jediné řešení počáteční úlohy (2.2) splňuje $x(t), y(t) \geq 0$, pro všechna $t \geq 0$.*

Důkaz. Jednoznačnost řešení počáteční úlohy (2.2) plyne z Picard-Lindelöfovy věty [7, Věta 2.2.7]. Dále platí pro $x = 0$ a libovolné $y \geq 0$:

$$R_x(0) + D(0, y) \geq 0,$$

a podobně pro $y = 0$ a libovolné $x \geq 0$:

$$R_y(0) + D(0, x) \geq 0.$$

Následně z Bonyho věty [7, Věta 2.5.5] plyne tvrzení věty. □

V případě logistického a bistabilního růstu jsme schopni dokázat dokonce silnější tvrzení

VĚTA 2.3. (Invariance čtverce $[0, k] \times [0, k]$) *Nechť R_x, R_y a D splňují předpoklady Věty 2.2 a navíc platí $R_x(k) \leq 0, R_y(k) \leq 0$ a $D(k, \chi) \leq 0$ pro všechna $\chi \in [0, k]$. Jestliže počáteční podmínka splňuje $x_0, y_0 \in [0, k]$, pak jediné řešení počáteční úlohy (2.2) splňuje $x(t), y(t) \in [0, k]$, pro všechna $t \geq 0$.*

Důkaz. Tvrzení plyne opět z Bonyho věty a faktu, že pro $x = k$ a libovolné $y \in [0, k]$ platí

$$R_x(k) + D(k, y) \leq 0,$$

a pro $y = k$ a libovolné $x \in [0, k]$ platí

$$R_y(k) + D(k, x) \leq 0.$$

□

Poznámka 2.4. V úvodních modelech v kapitole 1 a v obecném modelu (2.1) značíme derivaci funkce $N(t)$, (popř. $x(t), y(t)$) výrazem $\frac{dN(t)}{dt}$. Dále pro usnadnění tento výraz budeme značit $N'(t)$. Přesněji, protože všechny dále uvedené funkce, pokud není uvedeno jinak, jsou funkcemi proměnné t , budeme tuto závislost vynechávat a zkráceně psát N' (popř. $x(t), y(t)$).

2.1 Čistě difuzní model

Pro jednoduchost se nejprve zabývejme modelem, kde jedinci dané populace neumírají ani nepřibývají, popř. jsou tyto jevy v rovnováze, a model tedy nemá reakční složku, tj. v modelu (2.1) uvažujeme $R_x = R_y \equiv 0$. Soustava diferenciálních rovnic má následně tvar:

$$\begin{aligned} x' &= d(y - x), \\ y' &= d(x - y), \end{aligned} \tag{2.3}$$

kde $d > 0$ je difuzní koeficient.

Poznámka 2.5. Jestliže označíme celkovou populaci $N = x + y$, pak změna této celkové populace je rovna $N' = x' + y' = 0$. Difuzní člen tedy nemá žádný vliv na velikost celkové populace, ale pouze umožňuje migraci mezi oblastmi.

Vzhledem k tomu, že matice soustavy

$$A = \begin{bmatrix} -d & d \\ d & -d \end{bmatrix} \tag{2.4}$$

je singulární, má soustava nekonečně stacionárních řešení, které můžeme vyjádřit parametricky

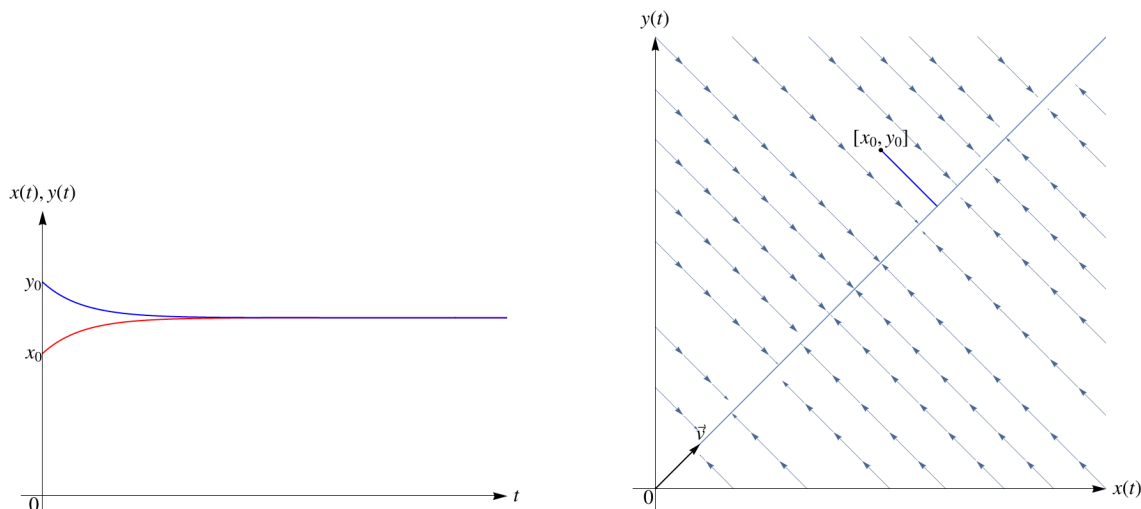
$$\mathbf{x}_t^* = [t, t], \quad t \in \mathbb{R}_0^+. \tag{2.5}$$

O stabilitě těchto stacionárních bodů rozhodneme podle znaménka vlastních čísel matice A , které obdržíme ve tvaru

$$\lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = -2d.$$

Protože $d > 0$, jsou všechny stacionární body (2.5) (neasymptoticky) stabilní.

Na Obrázku 2.1 vlevo můžeme vidět trajektorie soustavy (2.3) pro počáteční podmínky $x_0 = 50, y_0 = 75$ a $d = 0.4$. Vpravo na tomto obrázku je znázorněn fázový portrét s vlastním vektorem $\vec{v} = (10, 10)$, který je přidružený vlastnímu číslu $\lambda_1 = 0$.



Obrázek 2.1: Trajektorie (vlevo) a fázový diagram (vpravo) s touto trajektorií pro soustavu (2.3) s $d = 0.4$, $x_0 = 50$ a $y_0 = 75$. Na pravém obrázku je nadále naznačena nadrovina stacionárních bodů modře a vlastní vektor $\vec{v} = (10, 10)$ matice (2.4).

Poznámka 2.6. V soustavě (2.3), stejně jako ve všech následujících modelech, předpokládáme $d > 0$. Samozřejmě je možné připustit i nezáporný difuzní člen, ale $d = 0$ odpovídá případu, kdy vývoj populací na jednotlivých oblastech probíhá nezávisle na populaci na druhé oblasti. Analýza takového modelu by odpovídala analýze jednotlivých populací způsobem uvedeným v kapitole 1.

	Exponenciální růst	Logistický růst	Bistabilní dynamika
Exponenciální růst	§3	§4.1	§5.1
Logistický růst		§4.2	§5.2
Bistabilní dynamika			[8]

Tabulka 2.1: Čísla kapitol, ve kterých je analyzován model obsahující příslušné základní populační modely s lineární difuzí.

V celé práci se postupně zabýváme modely ve tvaru (2.1), kde za R_x a R_y volíme jeden ze základních modelů z Kapitoly 1. V Tabulce 2.1 jsou čísla příslušných kapitol, popř. sekcí, odpovídající dané dvojici základních populačních modelů s lineární difuzí.

Modely s exponenciálním růstem 3

Zabýváme se modelem (2.1) s exponenciálním růstem $R_x(u) = \alpha \cdot u$, $R_y(v) = \beta \cdot v$ pro nějaké konstanty $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ a lineární difuzí $D(u, v) = d(v - u)$, pro $d > 0$. Exponenciální růst se využívá k popisu populací, které disponují neomezenými zdroji této oblasti. Uvažujme tedy soustavu rovnic ve tvaru:

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x + d(y - x), \\y' &= \beta y + d(x - y),\end{aligned}\tag{3.1}$$

kde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ jsou koeficienty růstu populací v první a druhé oblasti a $d > 0$ je difuzní koeficient.

Stacionární body lineární soustavy (3.1) najdeme jako řešení soustavy

$$\begin{aligned}0 &= \alpha x + d(y - x) = (\alpha - d)x + dy, \\0 &= \beta y + d(x - y) = dx + (\beta - d)y.\end{aligned}$$

Soustava má vždy triviální řešení a tedy první stacionární bod je $\mathbf{x}_0^* = [x^*, y^*] = [0, 0]$. Navíc, v případě, že matice soustavy

$$A = \begin{pmatrix} \alpha - d & d \\ d & \beta - d \end{pmatrix},$$

je singulární, existuje nekonečně stacionárních řešení. Protože $\det(A) = \alpha\beta - d\alpha - d\beta$, matice je singulární právě tehdy, když $d = \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$ a stacionární řešení můžeme v tomto případě vyjádřit parametricky

$$\mathbf{x}_t^* = \left[t, -\frac{\alpha}{\beta}t \right], \quad t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Vyšetřeme stabilitu těchto stacionárních bodů.

VĚTA 3.1. *Stacionární bod $\mathbf{x}_0^* = [0, 0]$ soustavy (3.1) je:*

1. *asymptoticky stabilní, jestliže platí*

- $\alpha, \beta \leq 0$ a současně $\alpha + \beta < 0$, nebo
- $\alpha > 0 > \beta$ a současně $\alpha < -\beta$ a $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$, nebo
- $\beta > 0 > \alpha$ a současně $\beta < -\alpha$ a $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$,

2. *nestabilní, jestliže*

- $\alpha, \beta \geq 0$ a současně $\alpha + \beta > 0$, nebo
- $\alpha > 0 > \beta$ a současně $\alpha \geq -\beta$, nebo
- $\beta > 0 > \alpha$ a současně $\beta \geq -\alpha$, nebo

d) $\alpha > 0 > \beta$ a současně $\alpha < -\beta$ a $d < \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$, nebo

e) $\beta > 0 > \alpha$ a současně $\beta < -\alpha$ a $d < \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$.

Důkaz. Tvrzení plyne z analýzy znamének reálné části vlastních čísel matice A

$$|\lambda I - A| = \begin{vmatrix} \lambda - \alpha + d & -d \\ -d & \lambda - \beta + d \end{vmatrix} = 0.$$

Vlastní čísla obdržíme ve tvaru:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha + \beta - 2d \pm \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + (2d)^2}}{2}. \quad (3.2)$$

Protože výraz pod odmocninou je vždy nezáporný a vlastní čísla budou vždy reálná.

Počátek bude asymptoticky stabilní, pokud obě vlastní čísla budou mít zápornou reálnou část.

$$\begin{aligned} \alpha + \beta - 2d + \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &< 0, \\ \alpha + \beta - 2d - \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &< 0. \end{aligned}$$

1a) Protože $\alpha, \beta < 0$ a $d > 0$ získáváme $\alpha + \beta - 2d < 0$. Zápornost vlastních čísel dostáváme následně z faktu $-(\alpha + \beta - 2d) > \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2}$, který ověříme následujícími úpravami

$$\begin{aligned} -(\alpha + \beta - 2d) &> \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2}, \\ (\alpha + \beta - 2d)^2 &> (\alpha - \beta)^2 + 4d^2, \\ 4(\alpha\beta - \alpha d - \beta d) &> 0, \end{aligned} \quad (3.3)$$

neboť všechny výrazy v závorce v poslední nerovnici jsou kladné.

1b) Můžeme postupovat obdobně, s tím rozdílem, že zápornost výrazu $\alpha + \beta - 2d < 0$ je nyní zaručena podmínkou $\alpha < -\beta$ a platnost nerovnosti (3.3) je ekvivalentní s podmínkou

$$d > \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}.$$

1c) Důkaz je ekvivalentní s 1b), pouze vyměníme znaménka α, β .

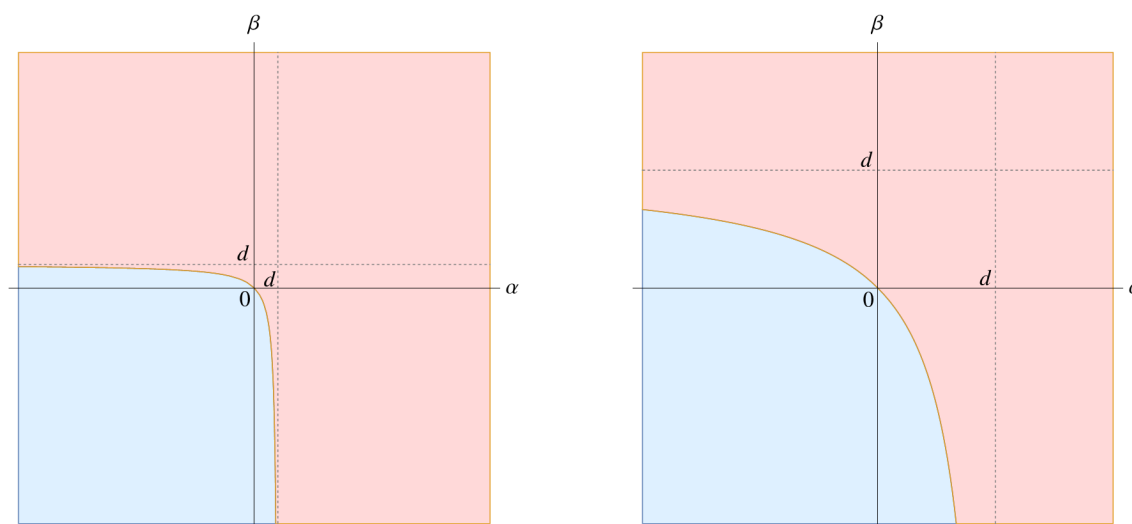
Naopak počátek bude nestabilní, pokud alespoň jedno z vlastních čísel bude mít kladnou reálnou část. Tedy platí

$$\begin{aligned} \alpha + \beta - 2d + \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &> 0, \quad \text{nebo} \\ \alpha + \beta - 2d - \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &> 0. \end{aligned}$$

2a) Kladnost jednoho z vlastních čísel ověříme z první nerovnosti. Protože $\alpha, \beta > 0$ a $d > 0$ platí $\alpha + \beta - 2d > -2d$. A tedy nerovnost můžeme upravit následovně

$$\begin{aligned} \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &> 2d, \\ (\alpha - \beta)^2 + 4d^2 &> 4d^2, \\ (\alpha - \beta)^2 &> 0. \end{aligned}$$

Tato nerovnost platí vždy vyjma případu, kdy $\alpha = \beta$, který dokážeme dosazením do původní nerovnice.



Obrázek 3.1: Vizualizace oblasti stability počátku soustavy (3.1) dle Věty 3.1. Pro parametry α a β náležící modré oblasti je počátek této soustavy asymptoticky stabilní a náležící červené oblasti je počátek nestabilní. Plocha vlevo zobrazuje toto rozdělení pro $d = 1$ a plocha vpravo pro $d = 5$.

- 2b) Protože $\alpha, d > 0 > \beta$ první nerovnost platí, pokud $d < \frac{\alpha+\beta}{2}$ a současně $\alpha > -\beta$. V případě, že $d \geq \frac{\alpha+\beta}{2}$ získáme kladnost vlastního čísla pro $\alpha > -\beta$ následujícími úpravami

$$\begin{aligned} \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2} &> 2d - \alpha - \beta, \\ (\alpha - \beta)^2 + 4d^2 &> (2d - \alpha - \beta)^2, \\ \alpha\beta - \alpha d - \beta d &< 0, \quad \text{tedy} \\ d > 0 &> \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}. \end{aligned}$$

Pokud $\alpha = -\beta$ pak předposlední nerovnost má tvar $\alpha\beta < 0$.

2c) Důkaz je ekvivalentní s 2b), pouze vyměníme znaménka α, β .

2d) Postupujeme shodně s 2b). Pro $\alpha < \beta$ obdržíme po poslední úpravě nerovnost $d < \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$.

2e) Důkaz je ekvivalentní s 2d), pouze vyměníme znaménka α, β .

□

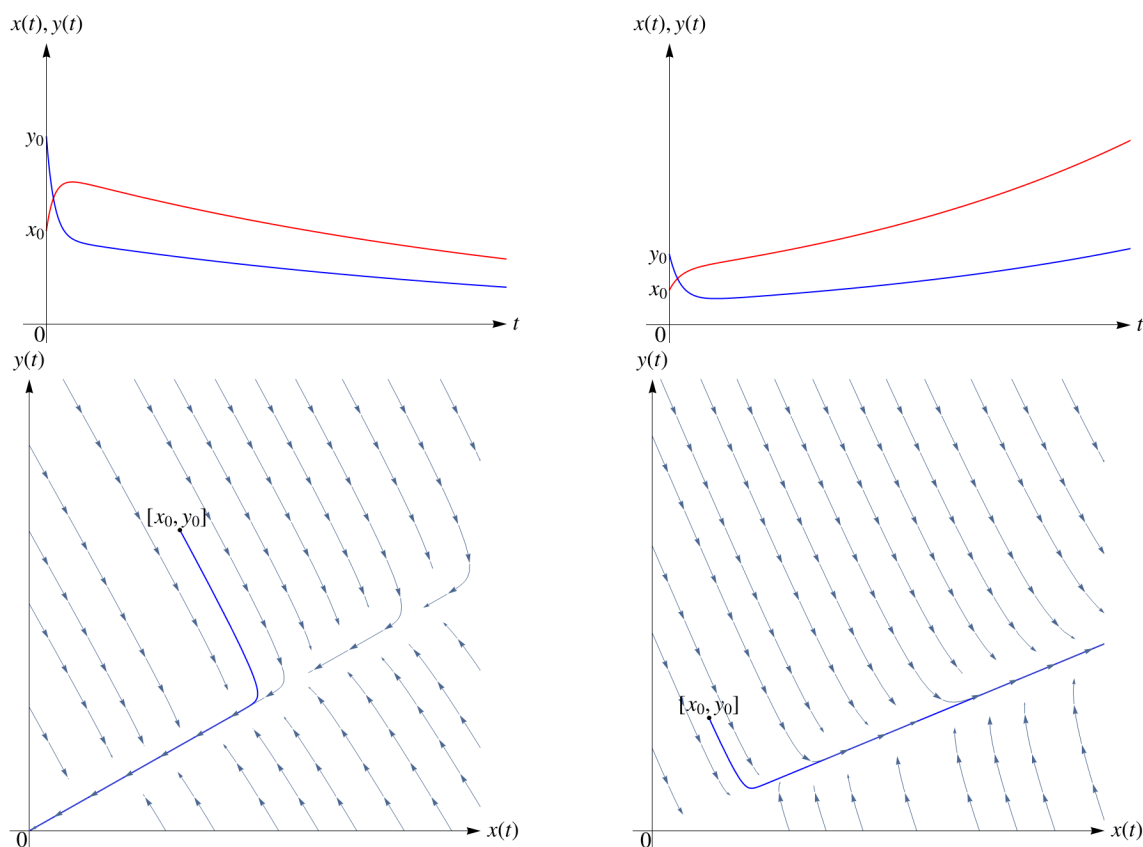
Tato věta pro dané d rozděluje rovinu $\alpha\beta$ na dvě oblasti oddělené křivkou $d = \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$. Na Obrázku 3.1 je toto rozdělení zobrazeno pro $d = 1$ vlevo a pro $d = 5$ vpravo. Modře je zobrazena oblast asymptotické stability počátku soustavy (3.1), zatímco pro parametry α a β náležící červené oblasti je počátek nestabilní.

DŮSLEDEK 3.2. Je-li $\max\{\alpha, \beta\} > d$, pak je počátek nestabilní stacionární bod soustavy (3.1).

Příklad 3.3. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{cases} x' = 0.1x + 0.25(y - x), \\ y' = -0.2y + 0.25(x - y). \end{cases}$$

Tato soustava odpovídá případu 1b) z Věty 3.1. Stacionární bod x_0^* je asymptoticky stabilní. Toto tvrzení můžeme podložit výpočtem vlastních čísel matice A soustavy, která obdržíme ve



Obrázek 3.2: Trajektorie a fázové portréty soustav z Příkladu 3.3 (vlevo) a 3.4 (vpravo), které mají shodné parametry α, β udávající růst jednotlivých populací a rozdílný difuzní koeficient d .

tvaru $\lambda_1 \approx -0.0169, \lambda_2 \approx -1.1831$. Na Obrázku 3.2 vlevo nahoře můžeme vidět trajektorie jednotlivých populací pro počáteční podmínky $x_0 = 100$ a $y_0 = 200$ a vlevo dole je fázový portrét této soustavy.

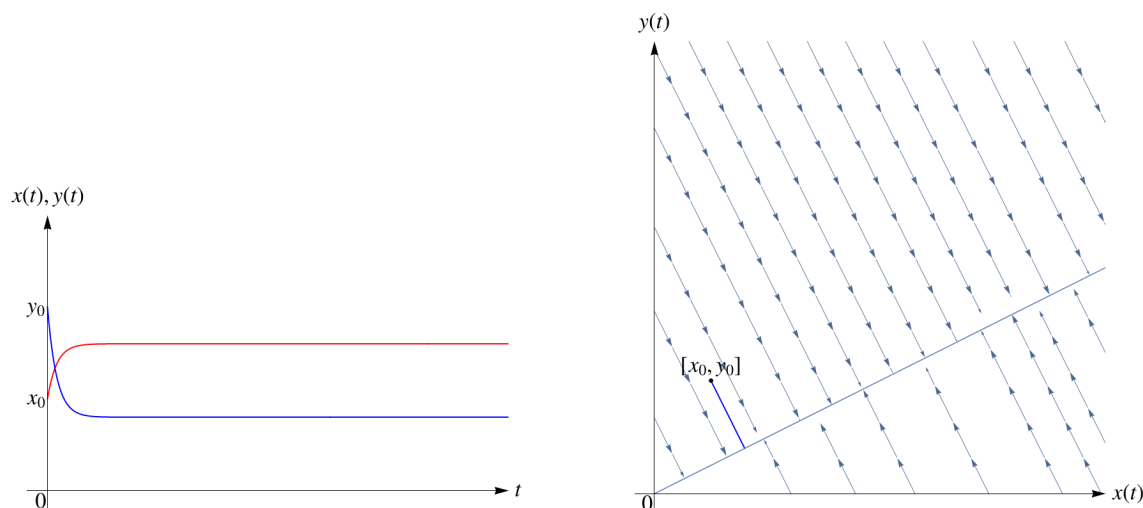
Příklad 3.4. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{cases} x' = 0.1x + 0.15(y - x), \\ y' = -0.2y + 0.15(x - y). \end{cases}$$

Koeficienty růstu jednotlivých populací jsou stejné jako v předchozím příkladě, ale pro difuzní člen platí $d < \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$. Tato soustava tedy odpovídá případu 2d) Věty 3.1. Vlastní čísla matice A této soustavy obdržíme ve tvaru $\lambda_1 \approx 0.0243, \lambda_2 \approx -0.8243$. Protože $\lambda_1 > 0$ je stacionární bod \mathbf{x}_0^* nestabilní. Na Obrázku 3.2 vpravo nahoře můžeme vidět trajektorie jednotlivých populací pro počáteční podmínky $x_0 = 100$ a $y_0 = 200$ a vpravo dole je fázový portrét této soustavy.

VĚTA 3.5. Pokud pro soustavu (3.1) platí $0 < d = \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$, pak má tato soustava stacionární body $\mathbf{x}_t^* = \left[t, -\frac{\alpha}{\beta}t \right], t \in \mathbb{R}_0^+$, které jsou (neasymptoticky) stabilní.

Důkaz. Uvažujme pouze takové stacionární body \mathbf{x}_t^* , které mají obě souřadnice nezáporné a tedy musí platit $\text{sgn}(\alpha) \cdot \text{sgn}(\beta) = -1$. Z předpokladu, že difuzní koeficient $d > 0$ pak tedy obdržíme podmínku $\alpha + \beta < 0$.



Obrázek 3.3: Trajektorie a fázový portrét soustavy (3.6). Ve fázovém portréту je umístěna trajektorie řešení této soustavy pro počáteční podmínky $x_0 = 100$ a $y_0 = 200$.

Po dosazení vztahu $d = \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$ do (3.2) dostáváme

$$\begin{aligned}\alpha + \beta - 2d &= \frac{\alpha^2 + \beta^2}{\alpha + \beta} \\ (\alpha - \beta)^2 + 4d^2 &= \frac{(\alpha^2 + \beta^2)^2}{(\alpha + \beta)^2}\end{aligned}$$

a následně

$$\lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = 2\frac{\alpha^2 + \beta^2}{\alpha + \beta}. \quad (3.4)$$

Tvrzení následně plyne z faktu, že jmenovatel λ_2 určuje jeho znaménko. \square

Příklad 3.6. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{cases} x' = 0.1x + 0.2(y - x), \\ y' = -0.2y + 0.2(x - y). \end{cases}$$

Tato soustava odpovídá případu z Věty 3.5. Koefficienty růstu α , β jsou stejné jako v příkladech 3.3 a 3.4. Matice A je v tomto případě singulární a tedy $\lambda_1 = 0$. Podle rovnice (3.4) obdržíme druhé vlastní číslo $\lambda_2 = -1$. Tato soustava má nekonečný počet stacionárních bodů $\mathbf{x}_t^* = \left[t, \frac{1}{2}t\right]$, $t \in \mathbb{R}_0^+$ a dle vlastních čísel jsou (neasymptoticky) stabilní.

Na Obrázku 3.3 vlevo můžeme vidět trajektorie této soustavy pro počáteční podmínky $x_0 = 100$ a $y_0 = 200$ a vpravo její fázový portrét s vyobrazenými stacionárními body.

Modely s logistickým růstem 4

V této kapitole se budeme zabývat modely, ve kterých se lokální vývoj populace na první oblasti řídí logistickým růstem a populace na druhé oblasti se řídí nejprve exponenciálním a později logistickým růstem.

4.1 Logistický růst na první oblasti a exponenciální růst na druhé

Nejprve se zabývejme modelem (2.1) s logistickým růstem na jedné oblasti $R_x(u) = \alpha u \left(1 - \frac{u}{k}\right)$, s koeficientem růstu $\alpha > 0$, kapacitou prostředí $k > 0$ a exponenciálním růstem na druhé oblasti $R_y(v) = \beta v$, pro koeficient růstu $\beta \in \mathbb{R}$ a lineární difuzi $D(u, v) = d(v - u)$.

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{k}\right) + d(y - x), \\y' &= \beta y + d(x - y),\end{aligned}$$

kde $\alpha > 0$ a $\beta \in \mathbb{R}$ jsou koeficienty růstu jednotlivých populací, $k > 0$ je nosná kapacita prostředí a $d > 0$ je difuzní koeficient.

Pro usnadnění zavedeme substituci $u = x/k$ a $v = y/k$, přeznačíme zpět u na x a v na y . Obdržíme soustavu

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x(1 - x) + d(y - x), \\y' &= \beta y + d(x - y),\end{aligned} \tag{4.1}$$

kde $\alpha, d > 0$ a $\beta \in \mathbb{R}$. Funkce $x(t), y(t)$ po substituci již neudávají velikost populace, ale procentuální naplnění původní kapacity k .

Stacionární body soustavy (4.1) nalezneme jako řešení soustavy

$$\begin{aligned}\alpha x(1 - x) + d(y - x) &= 0, \\ \beta y + d(x - y) &= 0.\end{aligned} \tag{4.2}$$

Soustava má vždy triviální řešení $x = 0, y = 0$ a tedy první stacionární bod je $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$. Druhé řešení (4.2), a tedy souřadnice druhého stacionárního bodu obdržíme ve tvaru

$$\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)}, \frac{-d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} \right].$$

Dále rozdělme analýzu tohoto modelu na dva různé případy podle znaménka β .

4.1.1 Exponenciální růst s $\beta > 0$

Začněme případem, kdy v modelu (4.1) uvažujeme parametry $\alpha, \beta, d > 0$. V tomto případě stacionární bod \mathbf{x}_2^* náleží prvnímu kvadrantu, jestliže platí $\beta < d$.

VĚTA 4.1. Je-li $\alpha, \beta, d > 0$, pak je $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ nestabilním stacionárním bodem soustavy (4.1). Platí-li navíc $\beta < d$, pak je $\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)}, \frac{-d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} \right]$ asymptoticky stabilním stacionárním bodem soustavy (4.1) ležícím v prvním kvadrantu.

Důkaz. Tvrzení plyne, dle Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.2.2], ze znamének reálné části vlastních čísel Jacobiho matice soustavy (4.1)

$$|\lambda I - J| = \begin{vmatrix} \lambda - \alpha + 2\alpha x + d & -d \\ -d & \lambda - \beta + d \end{vmatrix} = 0.$$

Vlastní čísla následně obdržíme ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha - 2\alpha x + \beta - 2d \pm \sqrt{((\alpha - 2\alpha x) - \beta)^2 + 4d^2}}{2}. \quad (4.3)$$

Dále rozdělme důkaz na dvě části. První část pro stacionární bod \mathbf{x}_1^* a druhou pro \mathbf{x}_2^* .

- Po dosazení souřadnic $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ získáváme vlastní čísla Jacobiho matice ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha + \beta - 2d \pm \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Jedná se o stejné vlastní čísla jako u modelu s exponenciálním růstem (3.1). V tomto případě uvažuje $\alpha, \beta > 0$ a tedy nastává případ 1a) z Věty 3.1 a důkaz této části je stejný.

- Nyní dosadíme souřadnice druhého stacionárního bodu do rovnice (4.3)

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha - 2\alpha \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} + \beta - 2d \pm \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\alpha \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2}}{2}. \quad (4.4)$$

Stacionární bod \mathbf{x}_2^* je asymptoticky stabilní, jestliže obě vlastní čísla jsou v tomto bodě záporná. Řešíme nerovnosti

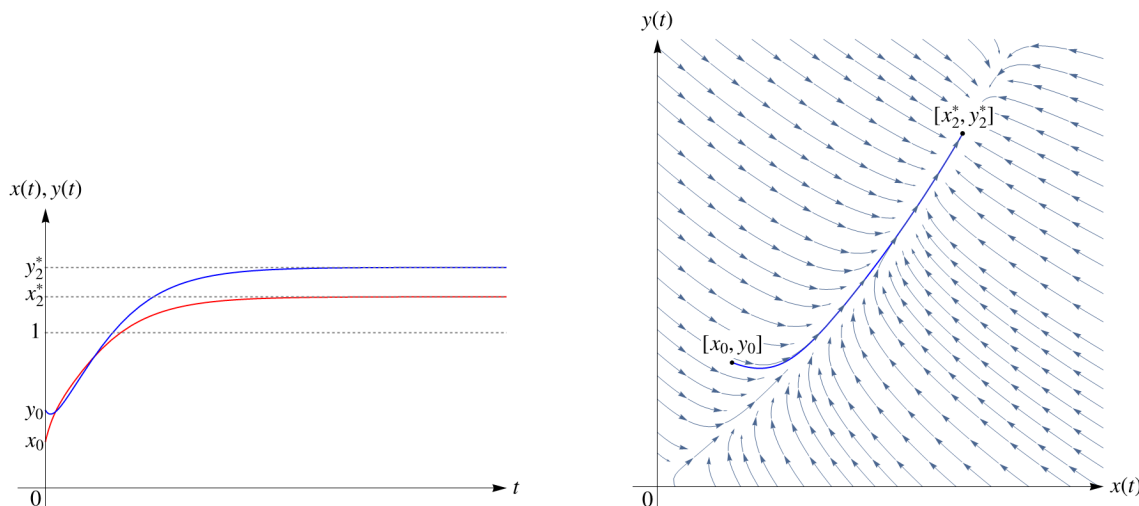
$$\begin{aligned} \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d + \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2} &< 0, \\ \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d - \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2} &< 0. \end{aligned} \quad (4.5)$$

Protože výraz bez odmocniny je vždy záporný, nelze po odečtení výsledku odmocniny obdržet výraz větší než nula, a tedy je tato nerovnost vždy splněna. Toto tvrzení dokážeme vynásobením nerovnice výrazem $\beta - d$, který je, z podmínky existence toho stacionárního bodu, vždy záporný.

$$\begin{aligned} \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d &< 0, \\ \alpha(d - \beta) + \beta d + d^2 + (\beta - d)^2 &> 0. \end{aligned} \quad (4.6)$$

Nejprve si pro zjednodušení výpočtu označme $\gamma := \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d}$, a protože platí $\gamma + \beta - 2d < 0$, můžeme dokázat první nerovnost v (4.5) následujícími úpravami

$$\begin{aligned} \sqrt{(\gamma - \beta)^2 - 4d^2} &< -\gamma - \beta + 2d, \\ 0 &< 4\gamma\beta - 4\gamma d - 4\beta d, \\ 0 &< \alpha\beta - \alpha d - 2(\beta - d) \left(\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} \right) - \beta d, \\ 0 &< \alpha(d - \beta) + 3\beta d. \end{aligned}$$



Obrázek 4.1: Trajektorie (vlevo) a fázový diagram (vpravo) pro soustavu z Příkladu 4.4 s počátečními podmínkami $x_0 = 0.3$ a $y_0 = 0.5$.

□

Poznámka 4.2. V důkazu této věty, i ve všech následujících případech, jsou označeny vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ v obou stacionárních bodech. Protože je ale vždy upozorněno pro jaký bod tato vlastní čísla obdržíme, nemělo by dojít ke komplikaci.

Poznámka 4.3. Je-li $\beta = d$, pak druhá diferenciální rovnice v (4.1) je tvaru $y' = dx$ a populace tedy roste nade všechny meze. Stejným způsobem se tato soustava vyvíjí i pro $\beta > d$ (stejný argument).

Příklad 4.4. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{cases} x' = 0.5x(1-x) + (y-x), \\ y' = 0.1y + (x-y). \end{cases}$$

Stacionárními body této soustavy jsou body $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ a $\mathbf{x}_2^* = [1.2308, 1.7201]$. Protože $0 < \beta < d$, stacionární bod \mathbf{x}_1^* je dle Věty 4.1 nestabilní a stacionární bod \mathbf{x}_2^* asymptoticky stabilní.

Tvrzení Věty 4.1 je založeno na vlastních číslech Jacobiho matice v jednotlivých stacionárních bodech, která obdržíme ve tvaru $\lambda_1 \approx 1.7198$, $\lambda_2 \approx 0.3198$ pro stacionární bod \mathbf{x}_1^* a $\lambda_1 \approx -2.3923$ a $\lambda_2 \approx -0.2299$ pro \mathbf{x}_2^* .

Na Obrázku 4.1 vlevo jsou trajektorie této soustavy diferenciálních rovnic pro počáteční podmínky $x_0 = 0.3$ a $y_0 = 0.5$ a na obrázku vpravo je fázový diagram, na kterém můžeme vidět chování této soustavy pro libovolné počáteční podmínky z této oblasti a tedy stabilitu jednotlivých stacionárních bodů.

4.1.2 Exponenciální růst pro $\beta \leq 0$

Dále analyzujeme model popsán soustavou diferenciálních rovnic (4.1), ale v tomto případě uvažujeme $\beta \leq 0$. Souřadnice stacionárních bodů jsou zachovány, ale druhý stacionární bod

$$\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)}, \frac{-d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} \right]$$

náleží prvnímu kvadrantu za jiných podmínek.

Pokud by platilo $\alpha < -\beta$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$ (popř. $d = \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$), pak by druhý stacionární bod nenáležel prvnímu kvadrantu \mathbb{R}^2 (popř. splýval s \mathbf{x}_1^*). V takovém případě tedy tento stacionární bod nebudeme brát v potaz.

VĚTA 4.5. Je-li $\beta < 0 < \alpha$, d a současně platí

1. $\alpha \geq -\beta$, nebo

2. $\alpha < -\beta$ a současně $d < \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$,

pak je $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ nestabilním stacionárním bodem (4.1) a $\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)}, \frac{-d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} \right]$ asymptoticky stabilním stacionárním bodem (4.1) náležící prvnímu kvadrantu.

Poznámka 4.6. Jestliže $\beta < 0 < \alpha$, d a současně $\alpha < -\beta$ a $d \geq \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$, pak má soustava (4.1) pouze jeden stacionární bod $\mathbf{x}^* = [0, 0]$, který je asymptoticky stabilní.

Důkaz. Důkaz je, až na finální úpravy a z nich odvozené závěry, ekvivalentní s důkazem Věty 4.1.

1. Po dosažení souřadnic $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ do (4.3) obdržíme

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha + \beta - 2d \pm \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Znovu připomeňme, že se jedná o stejná vlastní čísla jako u modelu s exponenciálním růstem (3.1). V tomto případě, ale uvažujeme $\alpha > 0 \geq \beta$ a tedy mohou nastat případy 1b), 2b) a 2d) z Věty 3.1. Důkaz by byl veden stejně jako v této větě.

2. Pokud do (4.3) dosadíme souřadnice stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* obdržíme vlastní čísla ve

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha - 2\alpha \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} + \beta - 2d \pm \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\alpha \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Tentokrát hledáme pro které hodnoty parametrů $\alpha > 0 \geq \beta$ a $d > 0$ je alespoň jedno vlastní číslo větší než nula. Řešíme tedy nerovnice

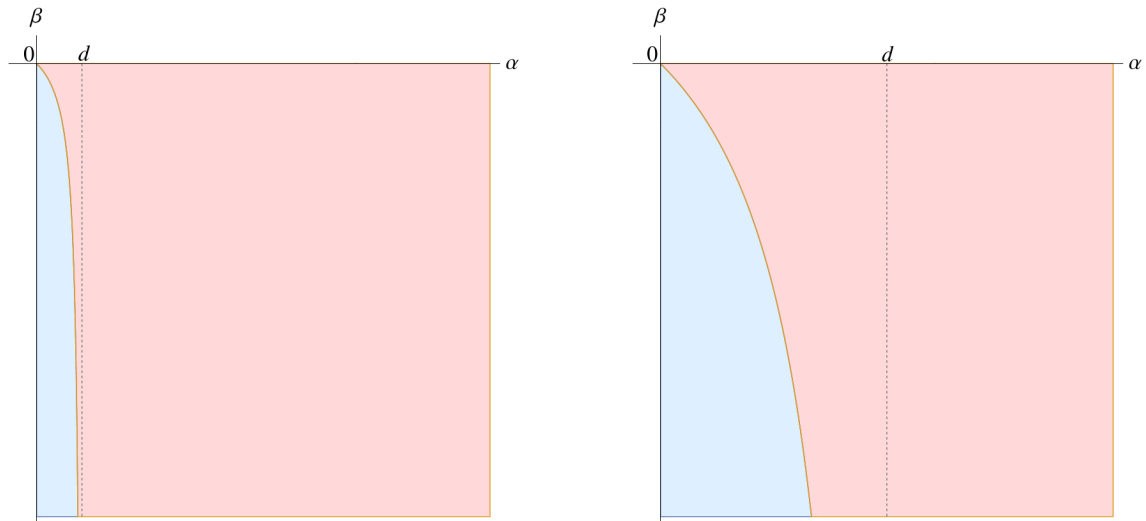
$$\begin{aligned} \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d + \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2} &> 0, \\ \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d - \sqrt{\left(\left(\alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} \right) - \beta \right)^2 + 4d^2} &> 0. \end{aligned}$$

Stále platí, že výraz bez odmocniny je vždy záporný, a tedy druhou nerovnost nelze nikdy splnit. Toto tvrzení dokážeme vynásobením nerovnice výrazem $\beta - d$, který je pro naši volbu $\beta \leq 0 < d$ vždy záporný

$$\begin{aligned} \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d} + \beta - 2d &< 0, \\ -\alpha\beta + \alpha d - \beta d + \beta^2 + 2d^2 &> 0. \end{aligned}$$

První nerovnost platí, pokud $\alpha < -\beta$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$. Nejprve si pro zjednodušení výpočtu znovu označme $\gamma := \alpha - 2\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\beta - d}$ a dále provedeme následující úpravy

$$\begin{aligned} \sqrt{(\gamma - \beta)^2 - 4d^2} &> -\gamma - \beta + 2d, \\ 0 &> +4\gamma\beta - 4\gamma d - 4\beta d, \\ 0 &> -\alpha\beta + \alpha d + 2(-\alpha\beta + \alpha d + \beta d) - \beta d, \\ 0 &> -\alpha\beta + \alpha d + \beta d, \\ d &> \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}, \quad \alpha < -\beta. \end{aligned}$$



Obrázek 4.2: Vizualizace rozdělení roviny $\alpha\beta$ dle stability stacionárních bodů dle Věty 4.5. Vlevo je zobrazeno toto rozdělení pro $d = 1$ a vpravo pro $d = 5$. Pokud parametry α, β náleží modré oblasti existuje pouze jeden stacionární bod \mathbf{x}_1^* a tento bod je asymptoticky stabilní. V případě, že α, β náleží červené oblasti, je \mathbf{x}_1^* nestabilní a navíc existuje i druhý stacionární bod \mathbf{x}_2^* , který je asymptoticky stabilní.

Těmito úpravami jsme obdrželi jediné podmínky, pro které je stacionární bod \mathbf{x}_2^* nestabilní, ale za těchto předpokladů tento bod nenáleží prvnímu kvadrantu.

□

Věta 4.5 rozděluje množinu

$$M = \left\{ (\alpha, \beta) \in \mathbb{R}^2 : \alpha > 0 \text{ a současně } \beta \leq 0 \right\}$$

pro dané d , křivkou $d = \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$, na dvě oblasti. Pro parametry α a β z jednotlivé oblasti má soustava daný počet stacionárních bodů a stabilitu těchto bodů. Na Obrázku 4.2 je toto rozdělení zobrazeno pro $d = 1$ (vlevo) a pro $d = 5$ (vpravo). Pokud jsou v soustavě (4.1) koeficienty růstu α a β z modré oblasti, pak má tato soustava pouze jeden stacionární bod (počátek) a tento bod je asymptoticky stabilní, ale jestliže α a β náleží červené oblasti, pak má soustava (4.1) dva stacionární body, z nichž je počátek nestabilním stacionárním bodem a druhý stacionární bod je asymptoticky stabilní.

DŮSLEDEK 4.7. *Je-li $\alpha > d$, pak pro libovolné $\beta \leq 0$ má tato soustava dva stacionární body, z nichž počátek je nestabilní a druhý stacionární bod je asymptoticky stabilní.*

Příklad 4.8. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

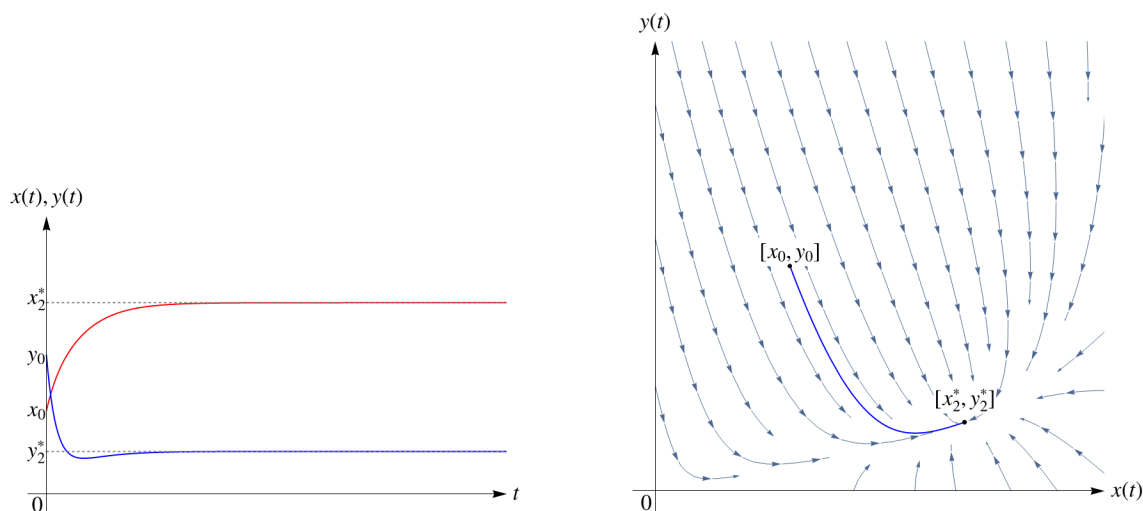
$$\begin{cases} x' = 0.5x(1-x) + 0.2(y-x), \\ y' = -0.7y + 0.2(x-y). \end{cases} \tag{4.7}$$

Stacionární body $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ a $\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{61}{90}, \frac{61}{405} \right] \approx [0.6778, 0.1506]$ nalezneme jako řešení soustavy rovnic

$$\begin{aligned} 0.3x - 0.5x^2 + 0.2y &= 0, \\ 0.2x - 0.9y &= 0. \end{aligned}$$

Vlastní čísla Jacobiho matice soustavy (4.7) obdržíme ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{-0.6 - x \pm \sqrt{(1.2 - x)^2 + 0.16}}{2}. \tag{4.8}$$



Obrázek 4.3: Trajektorie (vlevo) a fázový diagram s vyobrazenou trajektorií a druhým (asymptoticky stabilním) stacionárním bodem (vpravo) pro Příklad 4.8.

Po dosažení souřadnic prvního stacionárního bodu obdržíme vlastní čísla $\lambda_1 \approx 0.6649$ a $\lambda_2 \approx -1.8649$. Stacionární bod \mathbf{x}_1^* je tedy dle Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.2.2] nestabilní.

V případě, že dosadíme souřadnice druhého stacionárního bodu do (4.8), obdržíme vlastní čísla $\lambda_1 \approx -0.6200$ a $\lambda_2 \approx -1.9356$ a tedy je stacionární bod \mathbf{x}_2^* asymptoticky stabilní.

Na Obrázku 4.3 vlevo můžeme vidět trajektorie této soustavy pro počáteční podmínky $x_0 = 0.3$ a $y_0 = 0.5$ a vlevo je fázový diagram s vyobrazenou touto trajektorií.

4.1.3 Závislost netriviálního stacionárního bodu na parametrech

Na rozdíl od prvního stacionárního bodu $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ existence, popřípadě souřadnice stacionárního bodu $\mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)}, \frac{-d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} \right]$ závisí na změně parametrů α , β , a d . Pro přehlednost prozkoumejme vliv každého parametru zvlášť s pevně zvolenými ostatními parametry.

Nejprve se podívejme na tuto závislost pro změnu parametru α . Z předpokladu existence stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* musí platit $\alpha > \bar{\alpha} := \frac{\beta d}{\beta - d}$, pokud $\beta > d$. Jestliže $\beta < d$, pak stacionární bod \mathbf{x}_2^* náleží prvnímu kvadrantu pro libovolné $\alpha > 0$. Prozkoumejme souřadnice tohoto bodu v případě, že $\alpha \rightarrow +\infty$. Pro přehlednost řešme limitu každé souřadnice zvlášť

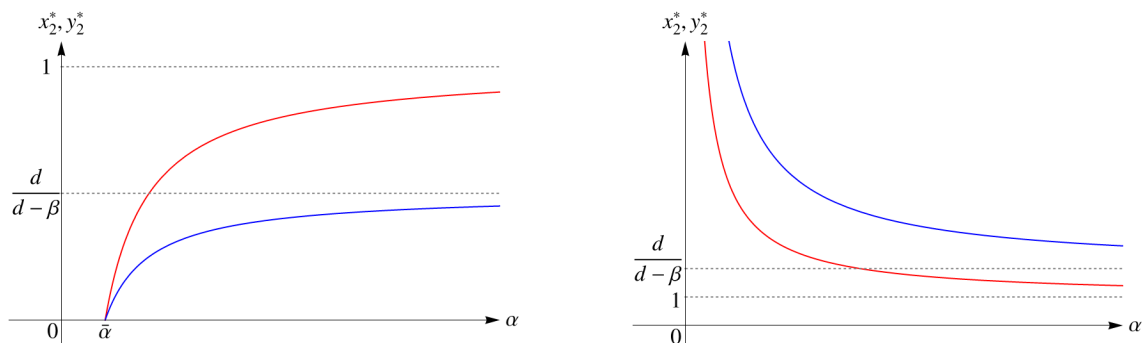
$$\lim_{\alpha \rightarrow +\infty} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = \lim_{\alpha \rightarrow +\infty} \frac{\alpha(\beta - d) - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = 1,$$

$$\lim_{\alpha \rightarrow +\infty} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} = \lim_{\alpha \rightarrow +\infty} \frac{\alpha - \beta d + d^2 + \frac{\beta d}{\alpha}}{\alpha(\beta - d)^2} = \frac{-d(\beta - d)}{(\beta - d)^2} = \frac{-d}{\beta - d}$$

tj.

$$\lim_{\alpha \rightarrow +\infty} \mathbf{x}_2^* = \left[1, \frac{-d}{\beta - d} \right].$$

Pro druhou z výše zmíněných možností musíme ještě vyřešit druhý limitní případ $\alpha \rightarrow 0 +$.



Obrázek 4.4: Graf závislosti souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* soustavy (4.1) na parametru α pro pevně zvolené d, β . Na obrázku vlevo je zobrazen případ, kdy $\beta > d$ a tedy stacionární bod náleží prvnímu kvadrantu pro $\alpha > \bar{\alpha} := \frac{\beta d}{\beta - d}$. Na obrázku vpravo je tato závislost pro $\beta < d$. Červená křivka znázorňuje závislost první souřadnice tohoto stacionárního bodu a modrá druhou souřadnici

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0^+} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = \lim_{\alpha \rightarrow 0^+} \frac{\beta - d - \frac{\beta d}{\alpha}}{\beta - d} = +\infty,$$

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0^+} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} = \lim_{\alpha \rightarrow 0^+} \frac{\alpha - \beta d + d^2 + \frac{\beta d}{\alpha}}{\alpha(\beta - d)^2} = +\infty,$$

tj.

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0^+} \mathbf{x}_2^* = [+ \infty, + \infty].$$

Na Obrázku 4.4 můžeme vidět graf těchto závislostí. Na obrázku vlevo je zobrazen případ, kdy $\beta > d$. $\bar{\alpha}$ značí hodnotu pro kterou stacionární bod \mathbf{x}_2^* splývá se stacionárním bodem \mathbf{x}_1^* a pro hodnoty $\alpha > \bar{\alpha}$ má tento stacionární bod obě souřadnice kladné. Závislost stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* , jestliže platí $\beta < d$, je zobrazen na obrázku vpravo.

Nyní se podíváme na závislost souřadnic \mathbf{x}_2^* na změně parametru β . Z předpokladu existence stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* mohou nastat dva podpřípady. Pokud platí $\alpha < d$, pak stacionární bod existuje pro volbu parametru $\beta < d$ a současně $\beta > \bar{\beta} := \frac{\alpha d}{\alpha - d}$, tj. $\beta \in (\bar{\beta}, d)$. Prozkoumejme chování souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* v případě, že $\beta \rightarrow d^-$. Pro přehlednost řešme znovu každou souřadnici zvlášť

$$\lim_{\beta \rightarrow d^-} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = \lim_{\beta \rightarrow d^-} \frac{\alpha - \frac{\alpha d}{\beta} - d}{\alpha - \frac{\alpha d}{\beta}} = +\infty,$$

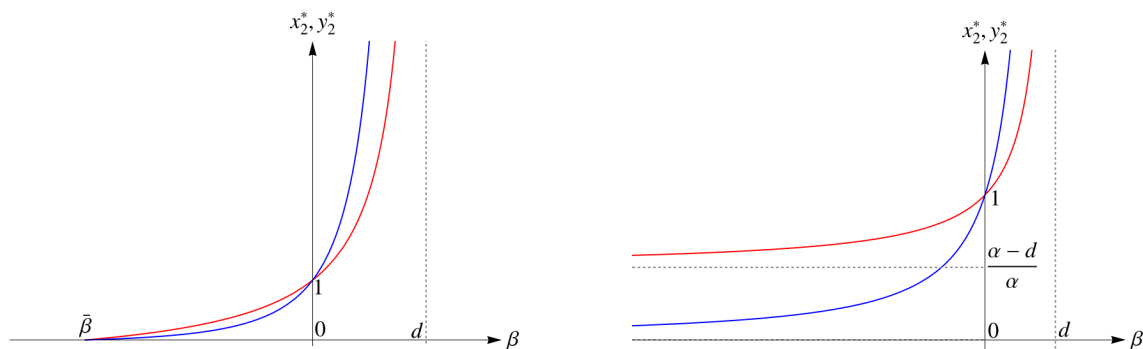
$$\lim_{\beta \rightarrow d^-} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)^2} = \lim_{\beta \rightarrow d^-} \frac{\alpha d - \frac{\alpha d}{\beta} - d^2}{\alpha\beta - 2\alpha d + \frac{\alpha d^2}{\beta}} = +\infty,$$

tj.

$$\lim_{\beta \rightarrow d^-} \mathbf{x}_2^* = [+ \infty, + \infty].$$

Na Obrázku 4.5 (vlevo) můžeme vidět graf této závislosti.

Jestliže ale platí $\alpha > d$, pak stacionární bod \mathbf{x}_2^* existuje a pro libovolný parametr $\beta < d$ Prozkoumejme souřadnice tohoto stacionárního bodu v limitním případě, kdy $\beta \rightarrow -\infty$. Pro přehlednost znovu řešme limitu každé souřadnice zvlášť.



Obrázek 4.5: Graf závislosti souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* soustavy (4.1) na parametru β . Vpravo je zobrazen případ, kdy platí $\alpha < d$. Stacionární bod \mathbf{x}_2^* existuje, jestliže platí $\beta > \bar{\beta} := \frac{\alpha d}{\alpha - d}$. Obrázek vlevo zobrazuje souřadnice tohoto stacionárního bodu, jestliže platí $\alpha > d$. Červené křivky znázorňují závislost první souřadnice tohoto stacionárního bodu a modré druhou souřadnici.

$$\lim_{\beta \rightarrow -\infty} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = 1 + \lim_{\beta \rightarrow -\infty} \frac{\beta}{\alpha} \frac{-d}{\alpha - \frac{\alpha}{\beta}} = \frac{\alpha - d}{\alpha},$$

$$\lim_{\beta \rightarrow -\infty} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)} = \lim_{\beta \rightarrow -\infty} \frac{\beta}{\alpha} \frac{-\alpha d + \frac{\alpha d^2}{\beta} + d^2}{\alpha\beta - 2\alpha d + \frac{d^2}{\beta}} = 0,$$

tj.

$$\lim_{\beta \rightarrow -\infty} \mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha - d}{\alpha}, 0 \right].$$

Na Obrázku 4.5 můžeme vidět křivky popisující tuto závislost. Hodnota x_{lim} udává limitní případ první souřadnice tohoto stacionárního bodu. Druhá souřadnice \mathbf{x}_2^* v limitním případě $\beta \rightarrow -\infty$ je rovna nule.

Na závěr této sekce se podívejme ještě na poslední neprozkoumanou závislost souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* a to na parametru d . Znovu zde, dle předpokladů existence stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* , mohou nastat dva případy.

Uvažujme $\alpha < -\beta$. Aby tento stacionární bod náležel prvnímu kvadrantu, musí platit $d < \bar{d} := \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}$. Pro $d = \bar{d}$ splývá \mathbf{x}_2^* s \mathbf{x}_1^* .

Dále prozkoumejme chování souřadnic v limitním případě, kdy $d \rightarrow 0 +$. Vyšetřeme znovu každou souřadnici zvlášť

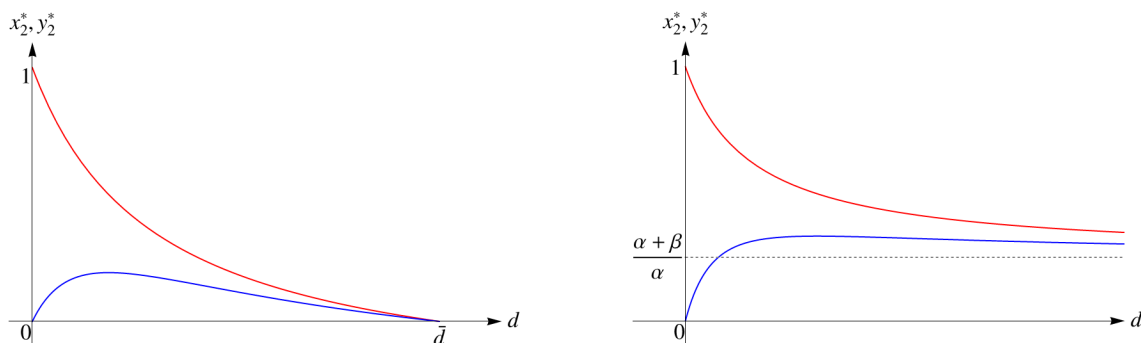
$$\lim_{d \rightarrow 0+} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} = \frac{\alpha\beta}{\alpha\beta} = 1,$$

$$\lim_{d \rightarrow 0+} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)} = 0,$$

tj.

$$\lim_{d \rightarrow 0+} \mathbf{x}_2^* = [1, 0].$$

Na Obrázku 4.6 můžeme vidět graf popisující tuto závislost pro námi zvolené parametry. Hodnota \bar{d} udává hodnotu parametru d pro kterou s námi zvolenými parametry α a β splýne stacionární bod \mathbf{x}_2^* se stacionárním bodem \mathbf{x}_1^* .



Obrázek 4.6: Grafy závislosti souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* soustavy (4.1) na parametru d . Na obrázku vlevo je vyobrazen případ, kdy platí $\alpha < -\beta$ a tedy je existence tohoto stacionárního bodu podmíněná $d < \bar{d} := \frac{\alpha\beta}{\alpha+\beta}$. Na obrázku vpravo je tato závislost popsána pro případ, kdy $\alpha \geq -\beta$. Červené křivky znázorňují závislost první souřadnice tohoto stacionárního bodu a modré druhou souřadnici.

Jestliže platí $\alpha > -\beta$, pak je splněn předpoklad kladnosti souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* pro libovolné $d > 0$. V případě, že $d \rightarrow 0$ má tento stacionární bod stejné souřadnice jako v předchozím případě. Prozkoumejme druhý limitní případ, tedy kdy $d \rightarrow \infty$.

$$\begin{aligned} \lim_{d \rightarrow +\infty} \frac{\alpha\beta - \alpha d - \beta d}{\alpha(\beta - d)} &= 1 + \lim_{d \rightarrow +\infty} \frac{-\beta d + \beta^2 - \beta^2}{\alpha(\beta - d)} = 1 + \lim_{d \rightarrow +\infty} \left(\frac{\beta}{\alpha} - \frac{-\beta^2}{\alpha(\beta - d)} \right) \\ &= \frac{\alpha + \beta}{\alpha}, \\ \lim_{d \rightarrow +\infty} -\frac{d(\alpha\beta - \alpha d - \beta d)}{\alpha(\beta - d)} &= \lim_{d \rightarrow +\infty} \frac{d^2 \frac{-\alpha\beta}{d} + \alpha + \beta}{d^2 \frac{\alpha\beta^2}{d^2} - 2\frac{\alpha\beta}{d} + \alpha} = \frac{\alpha + \beta}{\alpha}, \end{aligned}$$

tj.

$$\lim_{d \rightarrow +\infty} \mathbf{x}_2^* = \left[\frac{\alpha + \beta}{\alpha}, \frac{\alpha + \beta}{\alpha} \right].$$

Na Obrázku 4.6 můžeme vidět graf závislosti souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* na parametru d v případě, že platí $\alpha \geq -\beta$.

4.2 Logistický růst na obou oblastech

V této části se budeme zabývat modelem (2.1) s logistickým růstem na obou oblastech $R_x(u) = \alpha \cdot u \cdot (1 - \frac{x}{k_1})$, $R_y(v) = \beta \cdot v \cdot (1 - \frac{v}{k_2})$ pro nějaké konstanty $\alpha, \beta, k_1, k_2 > 0$ a lineární difuzí $D(u, v) = d(v - u)$ pro $d > 0$. Uvažujme tedy soustavu rovnic ve tvaru:

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) + d(y - x), \\ y' &= \beta y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) + d(x - y), \end{aligned} \tag{4.9}$$

kde $\alpha, \beta > 0$ jsou koeficienty růstu, $k_1, k_2 > 0$ udávají kapacitu dané oblasti a $d > 0$ je difuzní koeficient.

4.2.1 Logistický růst na dvou oblastech se stejnými kapacitami

Nejprve se podívejme na speciální případ, kdy obě dané oblasti mají stejnou kapacitu, tedy platí $k_1 = k_2 = k$ a pro přehlednost tedy vynechme spodní index. Soustava rovnic popisující tento

model je pak ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{k}\right) + d(y - x), \\y' &= \beta y \left(1 - \frac{y}{k}\right) + d(x - y),\end{aligned}\tag{4.10}$$

kde $\alpha, \beta, k, d > 0$.

Stejně jako v předchozím případě zaved' me substituci $u = k \cdot x$ a $v = k \cdot y$ a zpět přeznačme u na x a v na y . Obdržíme soustavu diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x(1 - x) + d(y - x), \\y' &= \beta y(1 - y) + d(x - y),\end{aligned}\tag{4.11}$$

kde $\alpha, \beta, d > 0$ a funkce $x(t)$ a $y(t)$ popisují procentuální naplnění kapacity dané oblasti (před substitucí tyto funkce udávali absolutní hodnoty daných populací).

Stacionární body soustavy (4.11) nalezneme jako řešení soustavy rovnic

$$\begin{aligned}\alpha x(1 - x) + d(y - x) &= 0, \\ \beta y(1 - y) + d(x - y) &= 0.\end{aligned}$$

Stejně jako ve všech předchozích případech má tato soustava triviální řešení $x = 0$ a současně $y = 0$ a tedy prvním stacionárním bodem je bod $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$. Druhé řešení obdržíme $x = 1, y = 1$ a tedy $\mathbf{x}_2^* = [1, 1]$.

Poznámka 4.9. Jak uvidíme ve Větě 4.12, soustava (4.11) má pro některé hodnoty parametrů další dva stacionární body, ale pro naši volbu parametrů $\alpha, \beta, d > 0$ nemají nikdy tyto stacionární body obě souřadnice nezáporné.

Vyšetřeme stabilitu těchto stacionárních bodů.

VĚTA 4.10. *Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic (4.11), kde $\alpha, \beta, d > 0$. Pak $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ je nestabilní a $\mathbf{x}_2^* = [1, 1]$ je asymptoticky stabilní stacionární bod.*

Důkaz. Tvrzení plyne, dle Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.2.2], ze znamének reálné části Jacobiho matice soustavy soustavy (4.11)

$$J = \begin{bmatrix} \alpha - 2\alpha x - d & d \\ d & \beta - 2\beta y - d \end{bmatrix}.\tag{4.12}$$

Vlastní čísla této matice obdržíme ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha - 2\alpha x + \beta - 2\beta y - 2d \pm \sqrt{((\alpha - 2\alpha x) - (\beta - 2\beta y))^2 + 4d^2}}{2}.\tag{4.13}$$

Dále rozdělme důkaz na dvě části pro jednotlivé stacionární body.

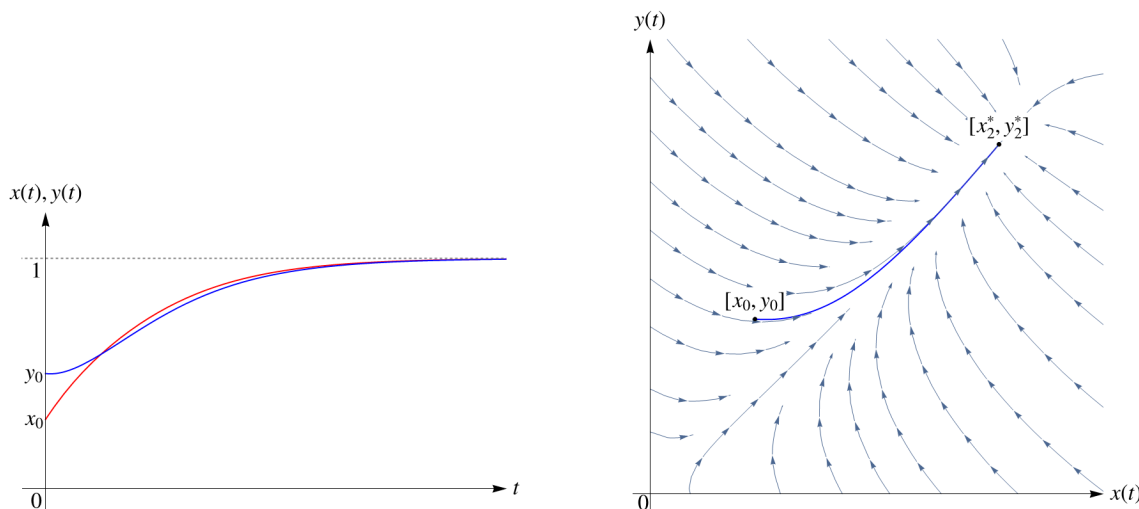
- Po dosazení souřadnic stacionárního bodu \mathbf{x}_1^* obdržíme stejná vlastní čísla jako v důkazu Věty 3.1

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha + \beta - 2d \pm \sqrt{(\alpha - \beta)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Vzhledem k tomu, že v logistickém růstu uvažujeme pouze kladné koeficienty růstu α, β , nastává případ 2a) z této věty.

- Nyní dosaďme do rovnice (4.13) souřadnice stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* . Vlastní čísla v tomto bodě obdržíme ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\alpha - \beta - 2d \pm \sqrt{(\beta - \alpha)^2 + 4d^2}}{2}.$$



Obrázek 4.7: Trajektorie a fázový diagram pro Příklad 4.11.

Stacionární bod \mathbf{x}_2^* je asymptoticky stabilní, jestliže jsou obě vlastní čísla (4.12) v tomto bodě menší než nula. Řešíme tedy nerovnice

$$-\alpha - \beta - 2d + \sqrt{(\beta - \alpha)^2 + 4d^2} < 0,$$

$$-\alpha - \beta - 2d - \sqrt{(\beta - \alpha)^2 + 4d^2} < 0.$$

Je zřejmé, že pro volbu parametrů $\alpha, \beta, d > 0$ je výraz bez odmocniny vždy záporný a tedy druhá nerovnost je vždy platná. Platnost první nerovnice ověříme následujícími úpravami

$$\sqrt{(\beta - \alpha)^2 + 4d^2} < \alpha + \beta + 2d,$$

$$(\beta - \alpha)^2 + 4d^2 < \alpha^2 + \beta^2 + 4d^2 + 2\alpha\beta + 4\alpha d + 4\beta d,$$

$$0 < \alpha\beta + \alpha d + \beta d.$$

□

Příklad 4.11. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru

$$x' = 0.75x(1 - x) + 0.5(y - x),$$

$$y' = 0.5y(1 - y) + 0.5(x - y).$$

Nejprve nalezneme stacionární body této soustavy. Hledáme tedy řešení následující soustavy rovnic

$$0.75x(1 - x) + 0.5(y - x) = 0,$$

$$0.5y(1 - y) + 0.5(x - y) = 0.$$

Po vyjádření $x = y^2$ z druhé rovnice a dosazením do první obdržíme rovnost

$$75y^4 - 25y^2 - 50y = 0,$$

resp.

$$3y^4 - y^2 - 2y = 0.$$

Reálné kořeny této rovnice jsou $y_1 = 0, y_2 = 1$. Dopočítáním druhých souřadnic obdržíme stacionární body ve tvaru $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ a $\mathbf{x}_2^* = [1, 1]$.

Následně můžeme rozhodnout o stabilitě těchto bodů pomocí vlastních čísel, která pro stacionární bod x_1^* , dle rovnice (4.13), obdržíme $\lambda_1 \approx 0.6404$, $\lambda_2 \approx -0.3904$ a pro druhý stacionární bod x_2^* jsou vlastní čísla $\lambda_1 \approx -0.6096$ a $\lambda_2 \approx -1.6404$. V případě prvního stacionárního bodu je jedno z vlastních čísel kladné a tedy je tento stacionární bod nestabilní. Pro druhý stacionární bod jsme obdrželi obě vlastní čísla záporná a tedy je tento bod asymptoticky stabilní.

Na Obrázku 4.7 můžeme vidět trajektorie a fázový portrét této soustavy pro počáteční podmínky $x_0 = 0.5$ a $y_0 = 0.3$.

4.2.2 Logistický růst na dvou oblastech s odlišnými kapacitami

Ve Větě 4.10 a v Příkladu 4.11 jsme se zabývali pouze speciálním případem, kdy obě oblasti mají shodnou kapacitu. Díky tomuto předpokladu jsme mohli zavést substituci, která zredukovala počet parametrů vyskytujících se v soustavě a výrazně usnadnila celkovou analýzu modelu.

Dále se zabývejme modelem (4.9). Jestliže zavedeme substituci $u = x/k_1$, $v = k_2$ a přeznačíme u , v zpět na x a y , obdržíme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x(1-x) + d(\gamma y - x), \\y' &= \beta y(1-y) + d\left(\frac{1}{\gamma}x - y\right),\end{aligned}\tag{4.14}$$

kde $\alpha, \beta, d > 0$. Parametr $\gamma = \frac{k_2}{k_1} > 0$ udává poměr kapacit jednotlivých oblastí.

Stacionární body nalezneme jako řešení soustavy rovnic

$$\begin{aligned}\alpha x(1-x) + d(\gamma y - x) &= 0, \\ \beta y(1-y) + d\left(\frac{1}{\gamma}x - y\right) &= 0.\end{aligned}$$

Tato soustava má vždy triviální řešení $x = 0$ a $y = 0$, tedy první stacionární bod má souřadnice $x_1^* = [0, 0]$. Po vyjádření x z druhé rovnice, dosazení tohoto výrazu do první rovnice a zkrácení y , reprezentující již nalezenou souřadnici prvního stacionárního bodu, obdržíme rovnici, jejíž řešení jsou druhé souřadnice zbývajících stacionárních bodů

$$\alpha\beta^2\gamma y^3 - 2(\alpha\beta^2\gamma + \alpha\beta\gamma d)y^2 + (\alpha\beta d + \beta d^2 + \alpha\beta^2\gamma + 2\alpha\beta\gamma d - \alpha\gamma d^2)y - d(\alpha\beta d + \beta d) = 0, \quad y \neq 0.$$

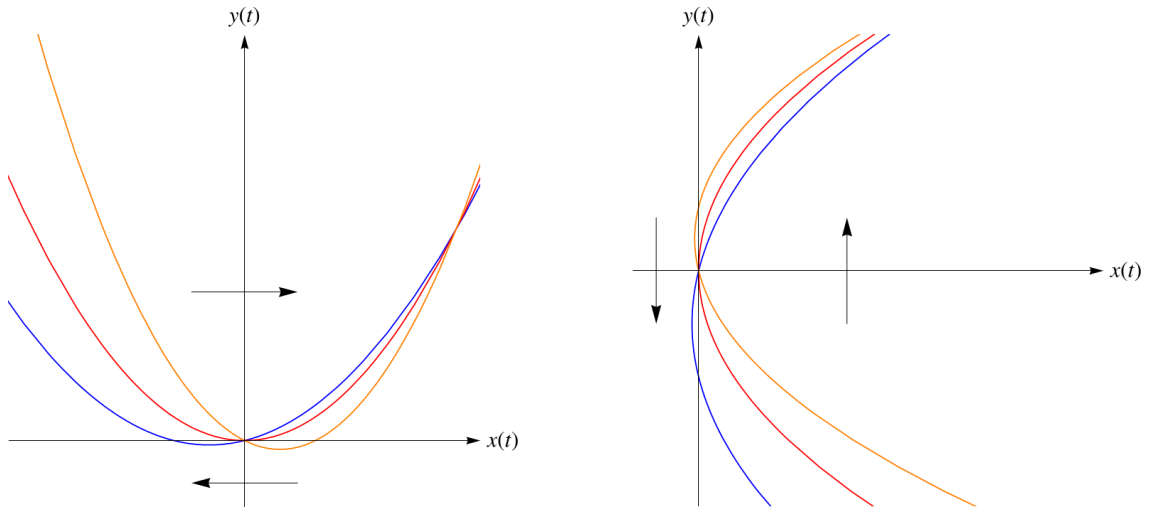
Analytické vyjádření řešení takovéto rovnice nelze vzhledem k tvaru koeficientů u jednotlivých mocnin y vyjádřit v přehledném tvaru. Víme, že dvě paraboly, z nichž osa jedné je rovnoběžná s osou x a osa druhé je rovnoběžná s osou y , mohou mít až 4 průsečíky. Toto tvrzení je v souladu s faktem, že při hledání stacionárních bodů jsme dospěli k řešení rovnice čtvrtého řádu (resp. kubické rovnice po zkrácení $y = 0$).

VĚTA 4.12. Pro $\alpha, \beta, \gamma, d > 0$ existují dvě nezáporné stacionární řešení soustavy (4.14): nestabilní $x_1^* = [0, 0]$ a x_2^* , který je asymptoticky stabilní a splňuje $x_2^* > 0$, $y_2^* > 0$.

Důkaz. Tvrzení dokážeme pomocí nuloklin systému (4.14), které obdržíme ve tvaru

$$\begin{aligned}N_x &= \left\{ (x, y) : y = \frac{x}{d\gamma} (d + \alpha(x-1)) \right\}, \\ N_y &= \left\{ (x, y) : x = \frac{\gamma y}{d} (d + \beta(y-1)) \right\}.\end{aligned}\tag{4.15}$$

Přesněji, protože hledáme stacionární body pouze v prvním kvadrantu, nemusíme nadále pracovat s celými parabolami N_x a N_y , ale stačí nám pouze pravá větev paraboly N_x a horní větev N_y



Obrázek 4.8: Nulokliny N_x vlevo a N_y vpravo dané vztahy (4.15). Modré křivky na obou obrázcích znázorňují případ kdy $\alpha < d$ (resp. $\beta < d$), červené $\alpha = d$ (resp. $\beta = d$) a oranžové křivky $\alpha > d$ (resp. $\beta > d$)

$$\bar{N}_x = \left\{ (x, y), x \geq \frac{\alpha - d}{2\alpha} : y = \frac{x}{d\gamma} (d + \alpha(x - 1)) \right\},$$

$$\bar{N}_y = \left\{ (x, y), x \geq \frac{-\gamma(d - b)^2}{4\beta d} : y = \frac{\gamma(\beta - d) + d\sqrt{\frac{4\beta\gamma x}{d} + \left(\gamma - \frac{\beta\gamma}{d}\right)^2}}{2\beta\gamma} \right\}.$$

Nejprve určíme první derivace jednotlivých funkcí

$$\bar{N}'_x = \frac{d + \alpha(2x - 1)}{d\gamma},$$

$$\bar{N}'_y = \frac{1}{\sqrt{\frac{4\beta\gamma x}{d} + \left(\gamma - \frac{\beta\gamma}{d}\right)^2}},$$

jejich limity pro $x \rightarrow +\infty$

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \bar{N}'_x = +\infty,$$

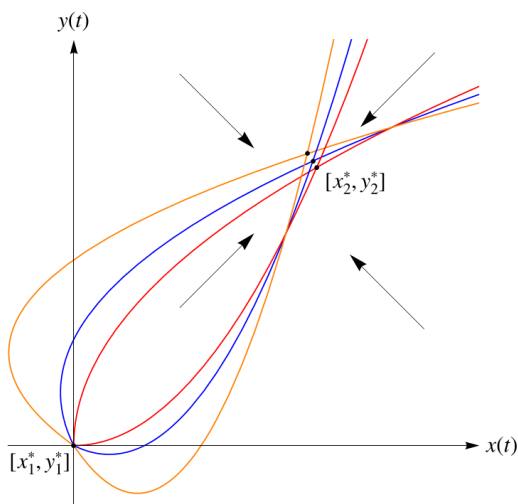
$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \bar{N}'_y = 0$$

a následně druhé derivace

$$\bar{N}''_x = \frac{2\alpha}{d\gamma},$$

$$\bar{N}''_y = \frac{-2\beta\gamma}{d \left(\frac{4\beta\gamma x}{d} + \left(\gamma - \frac{\beta\gamma}{d} \right)^2 \right)^{\frac{3}{2}}}.$$

Průsečíky nulokliny N_x s osou x , (resp. N_y s osou y) jsou $x_1 = 0$ a $x_2 = \frac{\alpha - d}{\alpha}$ (resp. $y_1 = 0$ a $y_2 = \frac{\beta - d}{\beta}$). Pokud $\alpha > d$ pak průsečík x_2 existuje i pro \bar{N}_x (resp. pro $\beta > d$ existuje průsečík y_2 i pro \bar{N}_y). V opačném případě má \bar{N}_x pouze průsečík x_1 (resp. \bar{N}_y pouze průsečík y_1).



Obrázek 4.9: Nulokliny v prvním kvadrantu s vyznačenými stacionárními body pro soustavu . Opět, Modré části parabol znázorňují případ kdy $\alpha, \beta < d$, červené $\alpha, \beta = d$ a oranžové křivky $\alpha, \beta > d$.

Pro všechna $\alpha, \beta, \gamma, d > 0$ a $x > 0$ (resp. $x > x_2$) platí $\bar{N}'_x, \bar{N}'_y > 0$ a současně $\bar{N}''_x > 0 > \bar{N}''_y$. Vyšetřeme 4 různé speciální případy:

1. Je-li $\alpha, \beta > 0$, pak existují průsečíky $x_2, y_2 > 0$.
2. Je-li $\alpha > d \geq \beta$, pak existují průsečíky $x_2 > 0$ a $y_1 = 0$.
3. Je-li $\beta > d \geq \alpha$, pak existují průsečíky $y_2 > 0$ a $y_1 = 0$.
4. Je-li $\alpha, \beta \leq d$, pak existují průsečíky $x_1 = y_1 = 0$.

Pro možnosti 1) - 3) vyplývá existence stacionárního bodu v prvním kvadrantu z uvedených průsečíků, kladnosti funkce i její první derivace pro $x > 0$, popř. $x > x_2$ a z $\bar{N}''_x > 0 > \bar{N}''_y$.

V případě 4) je potřeba porovnat derivace v bodě $x = 0$. Požadujeme $\bar{N}'_y > \bar{N}'_x$.

1. Je-li $\alpha = d$, pak $\bar{N}'_x = 0$.
2. Je-li $\beta = d$, pak $\bar{N}'_y = +\infty$.
3. Je-li $\alpha, \beta < d$, pak křivky \bar{N}_x a \bar{N}_y mají konečné kladné derivace v bodě $x = 0$.

Již zbývá pouze ověřit, že pro $\alpha, \beta < d$, platí náš požadavek, což ověříme následujícími úpravami

$$\frac{1}{\sqrt{\left(\frac{\gamma(d-\beta)}{d}\right)^2}} > \frac{(d-\alpha)}{\gamma d},$$

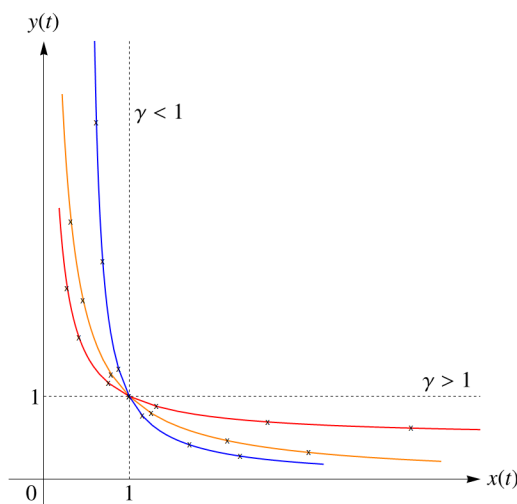
$$\frac{d}{\gamma(d-\beta)} > \frac{\gamma(d-\alpha)}{d},$$

$$d^2 > (d-\alpha)(d-\beta).$$

Protože toto platí, vyplývá existence stacionárního bodu v prvním kvadrantu z kladnosti funkcí i jejich prvních derivací pro $x > 0$, vzájemné velikosti těchto derivací a z $\bar{N}''_x > 0 > \bar{N}''_y$.

Pro každou z těchto možností vyplývá existence stacionárního bodu v prvním kvadrantu z uvedených vlastností, kladnosti první derivace a z $\bar{N}''_x > 0 > \bar{N}''_y$.

Tímto jsme ověřili tři speciální případy kdy $\alpha, \beta < d$, $\alpha, \beta = 0$ a $\alpha, \beta > d$. Podobně by jsme ověřili existenci jednoho průsečíku v prvním kvadrantu i pro kombinace těchto případů.



Obrázek 4.10: Souřadnice stacionárního bodu x_2^* soustavy (4.14) v závislosti na změně γ . Oranžová křivka značí možné polohy stacionárního bodu pro $\alpha = 1, \beta = 1$, Červená křivka je pro stejnou soustavu s koeficient růstu $\beta = 2$ a modrá křivka popisuje případ, kdy je změněný koeficient $\alpha = 2$. Všechny křivky procházejí bodem $x = 1, y = 1$ a to pro parametr $\gamma = 1$. Dále jsou zde zleva doprava vyznačeny body, které odpovídají hodnotám γ z množiny $\{30, 10, 2, 1/2, 1/10, 1/30\}$.

Dále ověříme stabilitu těchto stacionárních bodů. Každá nuloklina rozděluje první kvadrant roviny xy na dvě oblasti. Body náležící dané oblasti mají shodné znaménko x' , popř. y' . Na Obrázku 4.8 můžeme vidět křivky popisující množiny N_x (vlevo) a N_y (vpravo) pro různé velikosti parametrů α, β a konstantní d . Dále je zde zobrazen vektor reprezentující chování příslušné diferenciální rovnice v dané oblasti.

Jestliže zobrazíme nulokliny N_x a N_y do jednoho obrázku, pak tyto křivky rozdělí první kvadrant roviny xy na 4 oblasti. Jestliže v těchto oblastech sečteme vektory reprezentující chování soustavy v této oblasti, pak můžeme vidět, že stacionární bod x_1^* je nestabilní a stacionární bod x_2^* je asymptoticky stabilní, viz Obrázek 4.9. \square

Poznámka 4.13. Počet stacionárních bodů soustavy (4.14) v prvním kvadrantu můžeme určit pomocí explicitních funkcí závislých na d , které definujeme na okolí stacionárních bodů této soustavy pro $d = 0$. Pro tento účel označme

$$F(v) = \begin{bmatrix} f_L(x) \\ f_L(y) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha x(1-x) \\ \beta y(1-y) \end{bmatrix}, \text{ a } dAv = d \begin{bmatrix} -1 & \gamma \\ \frac{1}{\gamma} & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix},$$

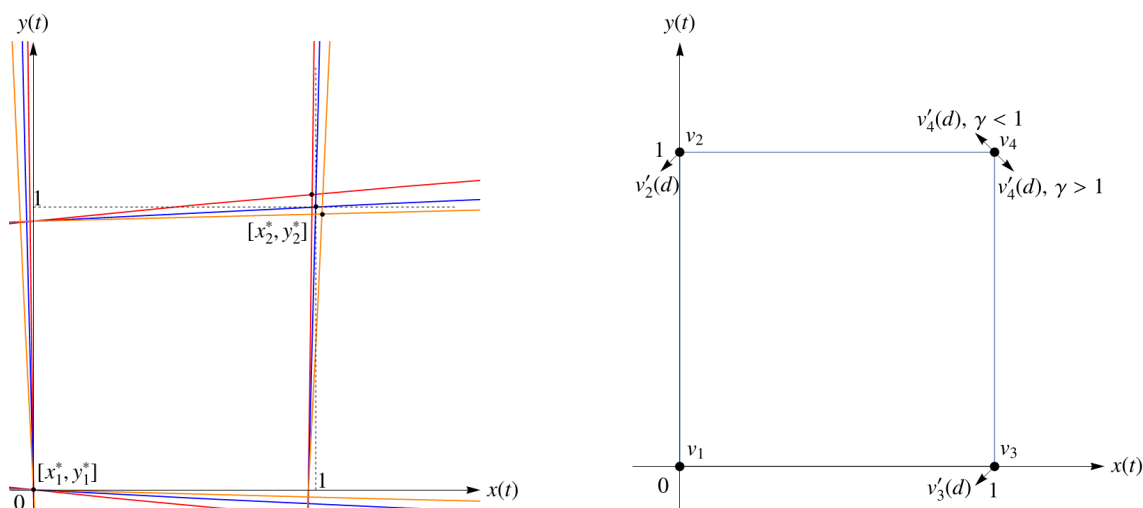
kde $v_i = [x, y]^T$ a definujeme funkci

$$G(d, v) := F(v) + dAv. \quad (4.16)$$

Pro stacionární řešení v_i platí $G(d, v_i) = 0$. Jestliže připustíme $d = 0$, pak $v_1 = [0, 0]^T$, $v_2 = [0, 1]^T$, $v_3 = [1, 0]^T$ a $v_4 = [1, 1]^T$. Nyní bychom rádi zjistili, jakým způsobem se stacionární body chovají, když přejdeme k případu $d > 0$.

Protože

- $G(0, v_i) = 0, \quad i = 1, \dots, 4,$
- $G \in C^\infty(\mathbb{R}^3, \mathbb{R}^2)$ (funkce f_L jsou polynomy),
- $\frac{\partial G}{\partial v} = dA + F'(v) = d \begin{bmatrix} -1 & \gamma \\ \frac{1}{\gamma} & -1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} f'_L(x) & 0 \\ 0 & f'_L(y) \end{bmatrix},$



Obrázek 4.11: Na obrázku vlevo jsou tři možnosti nuloklin modelu (4.14), pro různé γ . Červené nulokliny odpovídají případu $\gamma < 1$, oranžové $\gamma > 1$ a modré nulokliny jsou pro soustavu (4.11), tj. pro $\gamma = 1$. Na obrázku vpravo je zobrazena změna stacionárních řešení soustavy dle Poznámky 4.13.

existuje, dle Věty o implicitní funkci [15, Věta 12.12] funkce $v(d)$, na okolí $U(v_i)$, kde $i = 1, \dots, 4$ funkce $v(d)$, pro kterou platí $G(d, v(d)) = 0$. Neboť matice $F'(v(d))$ je regulární matice, současně platí

$$v'(d) = - \begin{bmatrix} \frac{1}{f'_L(x_i)} & 0 \\ 0 & \frac{1}{f'_L(y_i)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} -1 & \gamma \\ \frac{1}{\gamma} & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_i \\ y_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{f'_L(x)} (x_i - \gamma y_i) \\ \frac{1}{f'_L(y)} (y_i - \frac{1}{\gamma} x_i) \end{bmatrix}.$$

Nyní nám stačí určit znaménka v jednotlivých stacionárních řešeních. Protože

$$f'_L(x) \begin{cases} > 0, & x = 0, \\ < 0, & x = 1, \end{cases} \quad \text{a} \quad f'_L(y) \begin{cases} > 0, & y = 0, \\ < 0, & y = 1, \end{cases}$$

obdržíme znaménka $v'(d)$ v jednotlivých stacionárních řešeních následovně

$$\text{sgn } v'_1(d) = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_2(d) = \begin{bmatrix} -1 \\ -1 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_3(d) = \begin{bmatrix} -1 \\ -1 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_4(d) = \begin{bmatrix} \text{sgn}(\gamma - 1) \\ \text{sgn}(1 - \gamma) \end{bmatrix}.$$

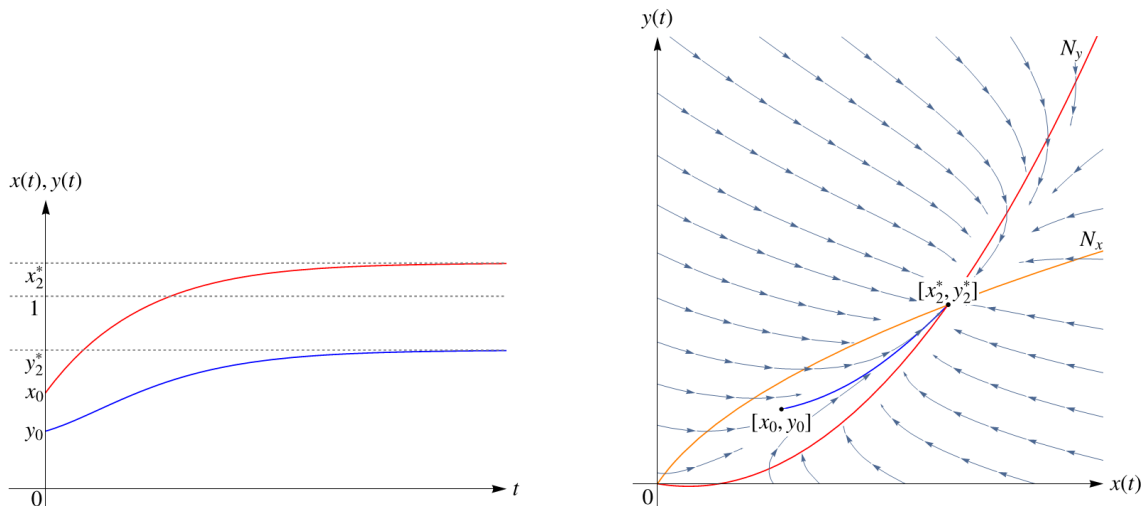
Pomocí těchto znamének určujeme změnu stacionárních bodů pro malé $d > 0$. Stacionární bod v_1 je neměnný, body v_2 a v_3 se posouvají mimo první kvadrant (v_2 do druhého kvadrantu a v_3 do čtvrtého). Změna polohy stacionárního bodu v_4 je určena velikostí koeficientu γ .

Na Obrázku 4.11 můžeme pozorovat změnu stacionárních bodů v závislosti na změně d . Přesněji, stacionární bod x_1^* je neměnný, stacionární řešení funkce $G(d, v)$, v_2 a v_3 se přesouvají mimo první kvadrant a stacionární bod x_2^* se pohne pro $\gamma < 1$ doleva nahoru a pro $\gamma > 1$ doprava dolů, ale zůstává v prvním kvadrantu. Příklad $\gamma = 1$ je speciálním případem, kdy se rovnají kapacity jednotlivých oblastí, tj. případ, který jsme řešili v předchozí sekci a $x_2^* = [0, 0]$.

Příklad 4.14. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic

$$\begin{cases} x' = x(1 - x) + 0.75(2y - x), \\ y' = 0.5y(1 - y) + 0.75(0.5x - y). \end{cases} \quad (4.17)$$

Tato soustava odpovídá soustavě (4.14) s parametry $\alpha = 1$, $\beta = 0.5$, $d = 0.75$, $\gamma = 2$. Nejdříve určíme stacionární body této soustavy. Jak bylo zmíněno, tato soustava má vždy dva stacionární



Obrázek 4.12: Trajektorie (vlevo) a fázový portrét s nuloklinami (vpravo) pro soustavu (4.17) s počátečními podmínkami $x_0 = 0.5$ a $y_0 = 0.3$.

body náležící prvnímu kvadrantu (resp. poloosám určující tento kvadrant). Prvním stacionárním bodem je $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$. Pro tuto soustavu nemáme analyticky určené souřadnice druhého stacionárního bodu, ale obdržíme je řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} 0 &= x - 4x^2 + 6y, \\ 0 &= -2y - 4y^2 + 3x. \end{aligned}$$

Tato soustava rovnic má kromě triviálního řešení $x = 0, y = 0$, tři řešení z nichž pouze jedno náleží prvnímu kvadrantu (zbylá řešení jsou z oboru komplexních čísel). Souřadnice druhého stacionárního bodu pak jsou $\mathbf{x}_2^* \approx [1.1719, 0.7203]$.

O stabilitě těchto stacionárních bodů jsme již rozhodli ve Větě 4.12, protože stabilita jednotlivých stacionárních bodů takovéto soustavy není závislá na volbě parametrů. Na rozdíl od obecného modelu, určeny souřadnice druhého stacionárního bodu, můžeme ověřit naše závěry pomocí vlastních čísel Jacobiho matice v jednotlivých bodech.

Vlastní čísla Jacobiho matice v bodě \mathbf{x}_1^* obdržíme $\lambda_1 = -5$ a $\lambda_2 = 4$. Protože platí, že alespoň jedno z vlastních čísel je v tomto bodě kladné, je stacionární bod \mathbf{x}_1^* nestabilní. Protože vlastní čísla Jacobiho matice v bodě \mathbf{x}_2^* obdržíme ve $\lambda_1 \approx -12.3225$ a $\lambda_2 \approx -3.8151$, je tento bod asymptoticky stabilním stacionárním bodem.

Na Obrázku 4.12 vlevo můžeme vidět trajektorie této soustavy pro počáteční podmínky $x_0 = 0.5$ a $y_0 = 0.3$. Vpravo na tomto obrázku můžeme vidět, tuto trajektorii ve fázovém portrétu s vykreslenými nuloklinami.

Poznámka 4.15. Na závěr, by bylo ještě vhodné upozornit, že i když to není z Obrázku 4.12 zřejmé, v Příkladu 4.14, populace, jejíž vývoj v čase popisuje funkce $y(t)$, je pro $t \rightarrow +\infty$ větší než druhá populace, kterou popisuje funkce $x(t)$ v tomto čase. Tento jev je způsoben tím, že funkce $x(t)$ a $y(t)$ neudávají velikost populace, ale jejich procentuální naplnění kapacity oblasti, na které se daná populace vyskytuje. Protože $\gamma = 2$, druhá oblast má dvakrát větší kapacitu a tedy v případě, že by kapacita první oblasti byla například $k_1 = 1000$ a kapacita druhé oblasti $k_2 = 2000$, stacionární bod soustavy (4.14) před substitucí by měl souřadnice $\mathbf{x}_2^* \approx [1171.9206, 1440.5572]$.

Modely s Alleeho efektem na první oblasti 5

V této sekci se budeme zabývat dvěma rozdílnými modely, které budeme popisovat soustavou diferenciálních rovnic z nichž první bude odpovídat bistabilnímu růstu a druhá diferenciální rovnice bude obsahovat exponenciální a později logistický růst. Zbývající možnost, tj. model, ve kterém je vývoj populací na obou oblastech popsán pomocí logistického růstu s Alleeho efektem, je popsán podrobněji a dokonce zobecněn pro více oblastí v článku [8].

Nejdříve se v sekci 5.1 zaměříme na model, kde se na druhé oblasti populaci nedaří a postupně vymírá, nebo kdy populace na druhé oblasti má dostatek zdrojů a může růst nade všechny meze. Tento model tedy budeme popisovat soustavou diferenciálních rovnic z nichž druhá rovnice bude diferenciální rovnice obsahující exponenciální růst.

Ve druhé části analyzujeme model, kde populace na druhé oblasti roste do určité kapacity, ale na rozdíl od první oblasti se zde nevyskytují žádní predátoři, popř. daná oblast není tak velká, aby hrozilo, že se jedinci nestřetávají. Tento model tedy bude složen z bistabilní dynamiky na první oblasti, logistického růstu na druhé oblasti a lineární difuze mezi těmito oblastmi.

5.1 Alleeho efekt na jedné oblasti a exponenciální růst na druhé

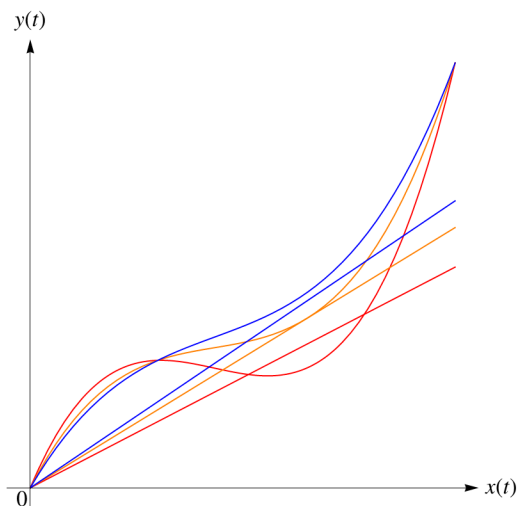
Zabývejme se modelem (2.1) s Alleeho efektem na první oblasti $R_x(u) = \alpha \cdot u \cdot \left(\frac{u}{s} - 1\right) \cdot \left(1 - \frac{u}{k}\right)$, pro nějaké konstanty $\alpha, s, k > 0$, exponenciálním růstem na druhé $R_y(v) = \beta \cdot v$, kde $\beta \in \mathbb{R}$ a lineární difuzí $D(u, v) = d(v - u)$, pro $d > 0$. Uvažujme tedy soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= \alpha x \left(\frac{x}{s} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{k}\right) + d(y - x), \\y' &= \beta y + d(x - y),\end{aligned}\tag{5.1}$$

kde $\alpha > 0$ a $\beta \in \mathbb{R}$ jsou koeficienty růstu populací v první a druhé oblasti, $s > 0$ je kritický bod, $k > 0$ kapacita oblasti a $d > 0$ je difuzní koeficient. Dále platí $k > s$.

Nejdříve se podívejme na počet a souřadnice stacionárních bodů. Tyto body můžeme nalézt jako řešení soustavy

$$\begin{aligned}0 &= \alpha x \left(\frac{x}{s} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{k}\right) + d(y - x), \\0 &= \beta y + d(x - y).\end{aligned}\tag{5.2}$$



Obrázek 5.1: Změna nulokliny při změně parametru d vzhledem k hodnotě \bar{d} určené pevně zvolenými parametry α , β , k a s .

Stacionární body obdržíme ve tvaru:

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_1^* &= [0, 0], \\ \mathbf{x}_2^* &= \left[\frac{1}{2} \left(k + s + \frac{\sqrt{M}}{\alpha(\beta - d)} \right), \frac{d \left(\alpha(k + s)(d - \beta) - \sqrt{M} \right)}{2\alpha(d - \beta)^2} \right], \\ \mathbf{x}_3^* &= \left[\frac{1}{2} \left(k + s - \frac{\sqrt{M}}{\alpha(\beta - d)} \right), \frac{d \left(\alpha(k + s)(d - \beta) + \sqrt{M} \right)}{2\alpha(d - \beta)^2} \right], \end{aligned} \quad (5.3)$$

kde $M = \alpha(d - \beta) (\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4dks\beta)$ a požadujeme $M > 0$.

Z jednotlivých rovnic (5.2) dále můžeme vyjádřit nulokliny soustavy (5.1), které obdržíme ve tvaru

$$\begin{aligned} N_x &= \left\{ (x, y) : y = x + \frac{\alpha x(k - x)(s - x)}{dks} \right\}, \\ N_y &= \left\{ (x, y) : y = \frac{dx}{d - \beta} \right\}. \end{aligned} \quad (5.4)$$

Rozdělme analýzu na dva případy $\beta \leq 0$ a $\beta > 0$.

5.1.1 Exponenciální model s $\beta \leq 0$

Analyzujeme model (5.1) s koeficientem růstu $\beta \leq 0$. Tento model popisuje vývoj populací na dvou oblastech, kde se populace na první oblasti, za předpokladu, že dosahuje nějakého počtu, aby se například byla schopna bránit predátorům, vyvíjí kladně v čase a populace na druhé oblasti se nemění, nebo postupně vymírá. Nejdříve vyšetříme podmínky, za kterých stacionární body (5.3) náležejí prvnímu kvadrantu. A později vyšetříme stabilitu těchto bodů.

LEMMA 5.1. *Je-li v soustavě soustavě (5.1) $\alpha < \frac{-4\beta ks}{(k - s)^2}$ a současně $d < \frac{\alpha\beta(k - s)^2}{\alpha(k - s)^2 + 4\beta ks}$, pak má tato soustava tři stacionární body s nezápornými souřadnicemi.*

Důkaz. Řešíme, pro jaké parametry stacionární body (5.3) náležejí \mathbb{R}^2 , tj. řešíme nerovnost

$$\begin{aligned}
M &= \alpha(d - \beta) \left(\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4dks\beta \right) \geq 0, \\
d\alpha \left((k - s)^2 + 4\beta ks \right) &\geq \alpha\beta(k - s)^2, \\
d(\alpha(k - s)^2 + 4ks\beta) &\geq \alpha\beta(k - s)^2.
\end{aligned} \tag{5.5}$$

Jestliže platí $\alpha < \frac{-4\beta ks}{(k - s)^2}$, pak z poslední nerovnosti v (5.5) obdržíme

$$d \leq \frac{\alpha\beta(k - s)^2}{\alpha(k - s)^2 + 4\beta ks}. \tag{5.6}$$

Dále ukažme, že za těchto podmínek náleží stacionární body \mathbf{x}_2^* a \mathbf{x}_3^* prvnímu kvadrantu \mathbb{R}^2 . Protože souřadnice stacionárního bodu \mathbf{x}_3^* jsou součtem kladných výrazů, ověříme toto tvrzení pouze pro stacionární bod \mathbf{x}_2^* . Kladnost první souřadnice tohoto bodu dokážeme následujícími úpravami

$$\begin{aligned}
k + s &> -\frac{\sqrt{M}}{\alpha(\beta - d)} \\
\alpha(d - \beta)(k + s) &> \sqrt{M} \\
(d - \beta)(\alpha d - \alpha\beta - \beta d) &> 0.
\end{aligned}$$

Jestliže označíme souřadnice stacionárního bodu $\mathbf{x}_2^* = [x_2, y_2]$, pak platí

$$y_2 = \frac{d}{d - \beta} x_2 \tag{5.7}$$

a protože jsme již ukázali, že platí $x_2 > 0$ a současně $\frac{d}{d - \beta} > 0$, je tedy i $y_2 > 0$. \square

Poznámka 5.2. V Lemma 5.1 můžeme připustit i rovnost $d = \frac{\alpha\beta(k - s)^2}{\alpha(k - s)^2 + 4\beta ks}$, viz nerovnost (5.6) v důkazu. V takovém případě všechny stacionární body (5.3) náleží prvnímu kvadrantu, ale protože $M = 0$, platí $\mathbf{x}_2^* = \mathbf{x}_3^*$.

LEMMA 5.3. *Je-li v soustavě (5.1) $\alpha \geq \frac{-4\beta ks}{(k - s)^2}$, pak má tato soustava tři stacionární body náležící prvnímu kvadrantu.*

Důkaz. Postupujeme shodně s důkazem Věty 5.1. Jestliže platí $\alpha > \frac{-4\beta ks}{(k - s)^2}$, pak poslední úpravu v (5.5) obdržíme

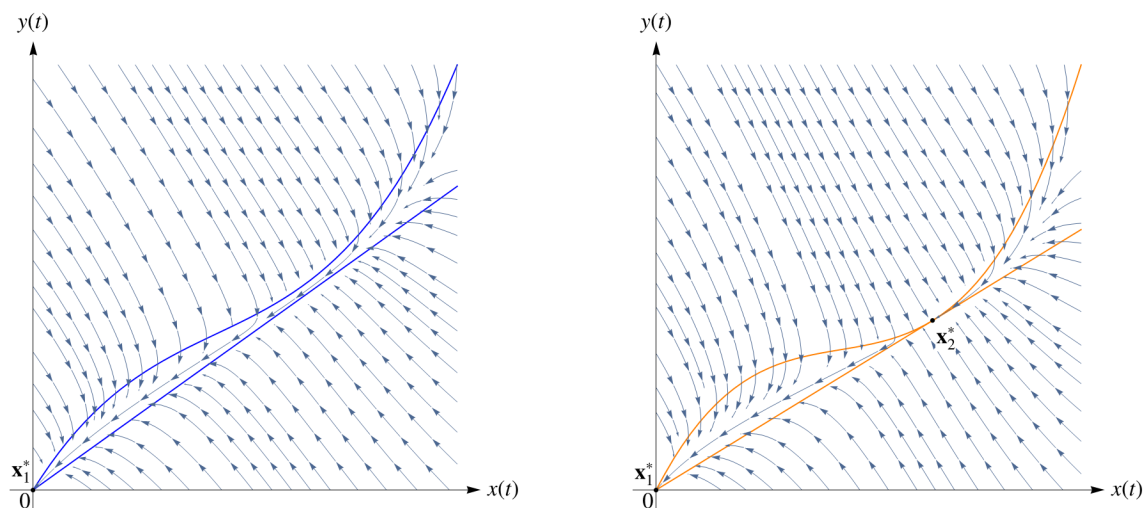
$$d \geq \frac{\alpha\beta(k - s)^2}{\alpha(k - s)^2 + 4\beta ks}.$$

Protože jmenovatel ve zlomku určuje znaménko, je tento výraz záporný a nerovnost je splněna pro všechna $d > 0$.

Jestliže platí $\alpha = \frac{-4\beta ks}{(k - s)^2}$, pak po dosazení obdržíme

$$M = \alpha(d - \beta) \left(\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4dks\beta \right) = \frac{-16\beta^3(d - \beta)k^2s^2}{(k - s)^2} > 0.$$

V důkazu Věty 5.11 jsme dokázali, že pro $M > 0$, náleží stacionární body prvnímu kvadrantu. \square



Obrázek 5.2: Nulokliny pro případy, kdy $\beta < 0 < s < k$, $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d > \bar{d}$ (vlevo) a $d = \bar{d}$ (vpravo).

Poznámka 5.4. Tvar souřadnic (5.3) jednotlivých stacionárních bodů, vyjma počátku, není nejvhodnější při analýze stability těchto bodů pomocí Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.4.2]. Dále tedy nebudeme brát tento způsob řešení stability v potaz a pokusíme se dospět k závěru pomocí analýzy fázového portréту.

Označme $\bar{d} := \frac{\alpha\beta(k-s)^2}{\alpha(k-s)^2 + 4\beta ks}$ a diskutujme stabilitu jednotlivých stacionárních bodů (5.3), pomocí nuloklin (5.4) soustavy (5.1) pro různé volby parametrů. Nuloklina N_x , popisuje křivku, která dělí první kvadrant na dvě části. Nad touto křivkou je $x' > 0$ a pod $x' < 0$. Stejným způsobem dělí tento kvadrant i křivka popsána N_y . V tomto případě je v části nad touto křivkou $y' < 0$ a pod $y' > 0$.

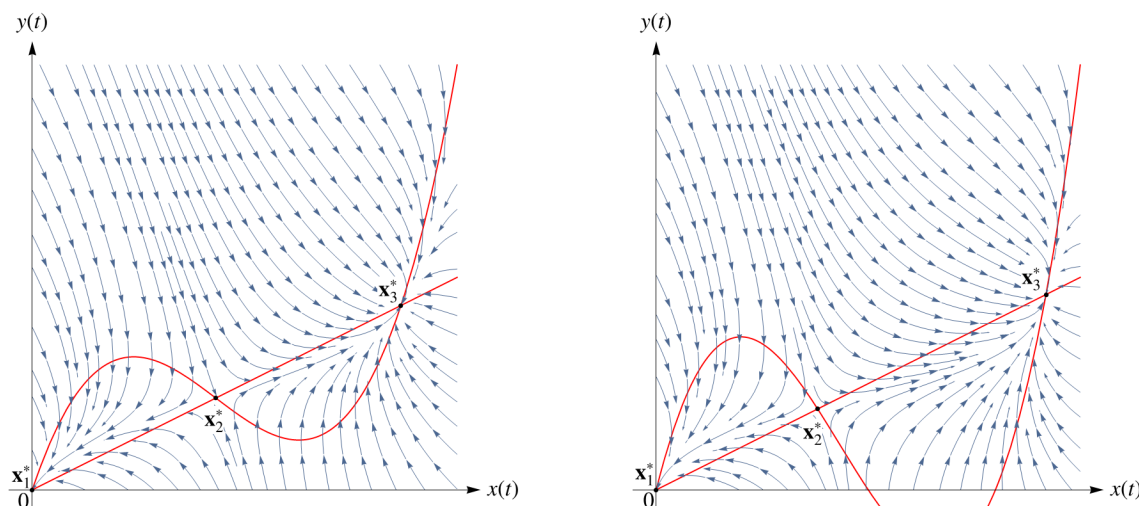
Na Obrázku 5.1 můžeme vidět změnu nuloklin při změně d jestliže α , β , k a s splňují první nerovnost v Lemma 5.1. Modré křivky na tomto obrázku znázorňují nulokliny pro $d > \bar{d}$ a tedy má soustava (5.1) pouze jeden reálný kořen - počátek. Oranžové nulokliny znázorňují případ, kdy $d = \bar{d}$. V takovém případě vzniká, saddle-node bifurkací, nový stacionární bod, který se pro $d < \bar{d}$ rozdělí na dva stacionární body. Tento případ je na obrázku znázorněn červenými nuloklinami.

Nejdříve se podívejme na případ, kdy $\beta < 0 < s < k$, $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d > \bar{d}$. Ukázali jsme, že existuje pouze jeden stacionární bod x_1^* . Nulokliny v tomto případě, jak můžeme vidět na Obrázku 5.2 (vlevo), rozdělí rovinu xy na tři části. Směr popisující chování soustavy diferenciálních rovnic (5.1) ve všech těchto oblastech směřuje k tomuto stacionárnímu bodu. Můžeme tedy konstatovat že tento stacionární bod x_1^* je v tomto případě asymptoticky stabilní.

Dále se zaměříme na případ, kdy $\beta < 0 < s < k$, $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d = \bar{d}$. O tomto případě pojednává Poznámka 5.2. Nulokliny rozdělí rovinu xy na čtyři oblasti. Pokud v každé z těchto oblastí určíme směr, reprezentující chování soustavy rovnic (5.1), můžeme vidět, že stacionární bod x_1^* je asymptoticky stabilní a x_2^* nestabilní. Tento případ je zobrazen na Obrázku 5.2 (vpravo).

Na závěr této části se podívejme na stabilitu stacionárních bodů soustavy (5.1) v případě, že existují tři. Platí tedy $\beta < 0 < s < k$, a současně:

1. $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d < \bar{d}$ (dle Lemma 5.1), nebo
2. $\alpha \geq \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ (dle Lemma 5.3).



Obrázek 5.3: Nulokliny pro případ, kdy $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d < \bar{d}$ (vlevo) a pro případ, kdy $\beta < 0 < s < k$, $\alpha \geq \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ (vpravo).

Nulokliny v tomto případě rozdělí rovinu xy na pět oblastí. Pokud v každé z těchto oblastí určíme směr, reprezentující chování soustavy (5.1), zjistíme, že stacionární body x_1^* a x_3^* jsou asymptoticky stabilní a bod x_2^* nestabilní.

Na Obrázku 5.3 můžeme vidět fázový portrét soustavy (5.1) pro oba možné případy. Na obrázku vlevo je zobrazen případ $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$ a současně $d < \bar{d}$, tj. případ 1) a na obrázku vpravo je zobrazen případ 2).

Z Lemmat 5.1, 5.3, Poznámky 5.2 a z výše uvedené analýzy stability, můžeme formulovat větu.

VĚTA 5.5. *Soustava (5.1) má pro $\beta \leq 0$, α , d , k , $s > 0$, kde $s < k$, počátek x_1^* asymptoticky stabilní stacionární bod. Jestliže $\alpha \geq \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$, pak má tato soustava 2 další stacionární body v prvním kvadrantu, přičemž x_3^* je asymptoticky stabilní a x_2^* je nestabilní stacionární bod. Jestliže $0 < \alpha < \frac{-4\beta ks}{(k-s)^2}$, pak nastává jeden z následujících případů:*

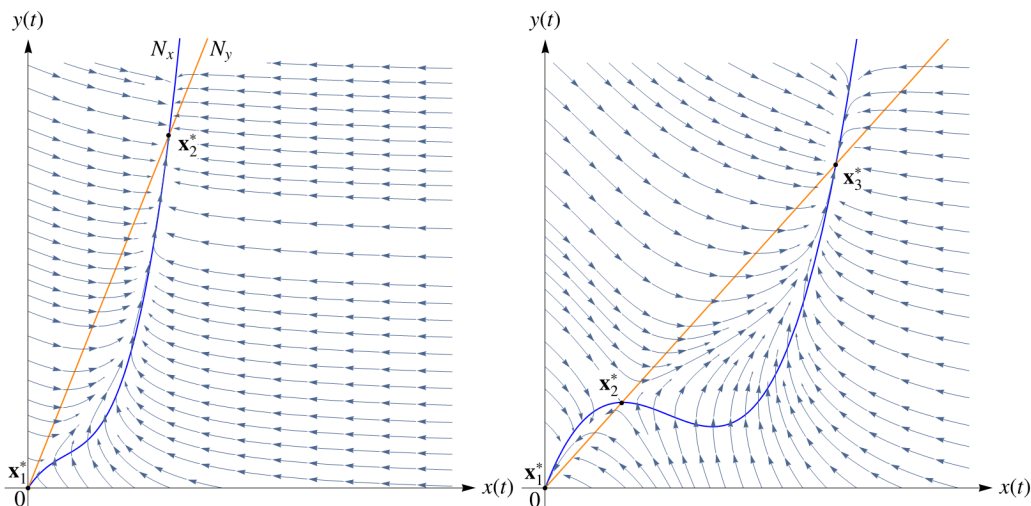
1. pokud $d < \bar{d}$, x_1^* , x_3^* jsou asymptoticky stabilní a x_2^* nestabilní stacionární body,
2. pokud $d = \bar{d}$, pak x_1^* je asymptoticky stabilní a $x_2^* = x_3^*$ je nestabilní stacionární bod,
3. pokud $d > \bar{d}$, pak x_1^* je jediným stacionárním bodem této soustavy, který je asymptoticky stabilní.

5.1.2 exponenciální růst $\beta > 0$

Dále řešíme případ, kdy v soustavě (5.1) platí $\beta > 0$. Tento model popisuje populaci na dvou diskretních oblastech, kde na první je omezená kapacita a pro přežití je potřeba větší populace než je kritická hodnota, zatímco na druhé oblasti může populace růst nade všechny meze a mezi těmito oblastmi uvažujeme lineární difuzi, která vyrovnává velikosti populací jednotlivých oblastí. Znovu začneme tím, že vyšetříme za jakých podmínek, náleží stacionární body (5.3) prvnímu kvadrantu a dále se vyřešíme jejich stabilitu.

LEMMA 5.6. *Platí-li v soustavě (5.1) $d > \beta > 0$, pak má tato soustava alespoň dva stacionární body x_1^* a x_3^* náležící prvnímu kvadrantu.*

Důkaz. Je zřejmé, že výraz M , který je pod odmocninou stacionárních bodů (5.3) je kladný, pokud $d > \beta$. Jestliže platí toto omezení, pak jsou souřadnice stacionárního bodu x_3^* určeny součtem kladných výrazů. \square



Obrázek 5.4: Vektorová pole soustavy (5.1) s parametrem $\beta > 0$. Přesněji pro volbu parametrů, tak aby vyhovovali předpokladům Lemma 5.6 (vlevo) a Lemma 5.7 (vpravo).

LEMMA 5.7. *Stacionární bod x_2^* má kladné souřadnice za dodatečných předpokladů $\alpha > \beta$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$.*

Důkaz. Výraz M pod odmocninou v souřadnicích stacionárního bodu x_2^* je kladný pokud $d > \beta$. Dokazujeme tedy nerovnosti

$$\begin{aligned} k + s + \frac{\sqrt{\alpha(d - \beta)(\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4\beta dks)}}{\alpha(\beta - d)} &> 0, \\ \frac{d \left(\alpha(k + s)(d - \beta) - \sqrt{\alpha(d - \beta)(\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4\beta dks)} \right)}{2\alpha(d - \beta)^2} &> 0. \end{aligned} \quad (5.8)$$

První nerovnost upravíme do požadovaného tvaru pomocí těchto úprav

$$\begin{aligned} (\alpha(d - \beta)(k + s))^2 &> \alpha(d - \beta)(\alpha(d - \beta)(k - s)^2 + 4\beta dks), \\ 4\alpha ks(d - \beta)(d\alpha - \beta(d + \alpha)) &> 0, \\ d\alpha - \beta d - \alpha\beta &> 0, \\ d &> \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}, \quad \alpha > \beta. \end{aligned}$$

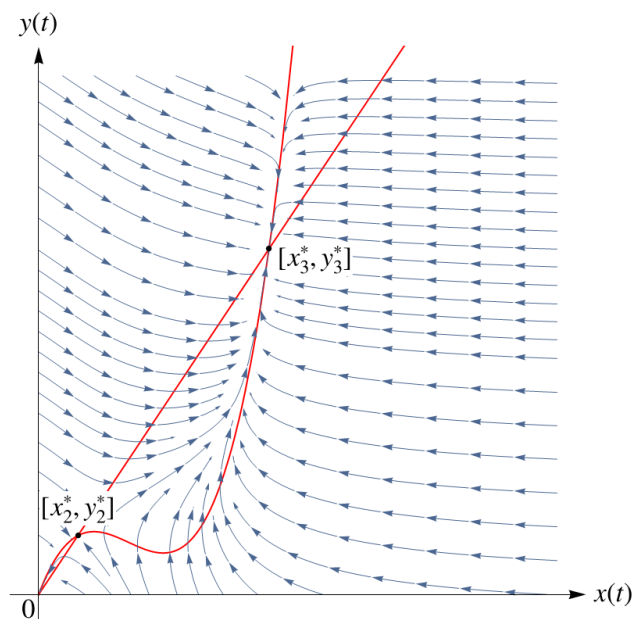
Protože $\frac{d}{d - \beta}$, je dle (5.7) i druhá souřadnice x_2^* kladná.

Jestliže stacionární bod x_2^* náleží prvnímu kvadrantu, pak mu náleží i stacionární bod x_3^* . Ověříme, že podmínka $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$ pro $\alpha > \beta$ implikuje podmínku $d > \beta$. Ověříme následující úpravou

$$\begin{aligned} \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta} &> \beta, \\ 0 &> -\beta^2. \end{aligned}$$

□

Poznámka 5.8. Jestliže v modelu (5.1) platí $\beta = d$, pak můžeme druhou rovnici v tomto modelu upravit do tvaru $y' = dx$. Jediným stacionárním bodem může být x_1^* , který navíc bude vždy nestabilní, protože $d > 0$.



Obrázek 5.5: Fázový portrét soustavy z Příkladu 5.10. Soustava (5.1) má tři stacionární body, kde x_1^* , x_3^* jsou asymptoticky stabilní a x_2^* je nestabilní.

Protože řešíme soustavu diferenciálních rovnic o dvou neznámých, můžeme rozhodnout o stabilitě těchto stacionárních bodů pomocí vektorového pole, tj. v každé oblasti, která vznikne rozdělením prvního kvadrantu pomocí nuloklin, určíme chování jednotlivých populací, které budeme reprezentovat vektory.

Křivka popisující nuloklinu N_x rozděluje rovinu xy tak, že nad touto křivkou je $x' > 0$ a pod $x' < 0$. Křivka N_y , rozděluje tuto oblast také, ale nad touto křivkou je $y' < 0$ a pod $y' > 0$.

Jestliže tyto informace využijeme pro případy, kdy má tato soustava různý počet stacionárních bodů dle Lemmat 5.6 a 5.7, můžeme formulovat následující větu.

VĚTA 5.9. *Bud' $\alpha, \beta, d, k, s > 0$ a $k > s$. Soustava diferenciálních rovnic (5.1) má*

- právě jeden stacionární bod x_1^* , který je nestabilní právě tehdy, když $\beta \geq d$.
- tři stacionární body, přičemž x_1^*, x_3^* jsou asymptoticky stabilní a x_2^* nestabilní právě tehdy, když $\beta < d$, $\alpha > \beta$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$.
- dva stacionární body, přičemž x_1^* nestabilní a x_3^* je asymptoticky stabilní právě tehdy, když $\beta < d$, a současně $\alpha \leq \beta$ nebo $d \leq \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$.

Příklad 5.10. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= 5x \left(\frac{x}{30} - 1 \right) \left(1 - \frac{x}{100} \right) + 3(y - x), \\y' &= y + 3(x - y).\end{aligned}$$

Krom počátku má tato soustava dle Věty 5.7 stacionární body x_3^* , protože $d = 3 > \beta = 1$ a x_2^* , protože $\alpha = 5 > d$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta} = \frac{5}{4}$.

Stacionární body obdržíme řešením soustavy

$$\begin{aligned}0 &= 5x \left(\frac{x}{30} - 1 \right) \left(1 - \frac{x}{100} \right) + 3(y - x), \\0 &= 3x - 2y,\end{aligned}$$

nebo dosazením do (5.3).

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_1^* &= [0, 0], \\ \mathbf{x}_2^* &\approx [18.9023, 28.3534], \\ \mathbf{x}_3^* &\approx [111.098, 166.647]. \end{aligned}$$

Z vektorového pole této soustavy můžeme určit stabilitu těchto stacionárních bodů. Na Obrázku 5.5 je vektorové pole nahrazeno fázovým portrétem. Chování soustavy a stabilita jednotlivých stacionárních bodů je v souladu se závěry z Obrázku 5.4, tj. stacionární body \mathbf{x}_1^* a \mathbf{x}_3^* jsou asymptoticky stabilní a stacionární bod \mathbf{x}_2^* je nestabilní.

5.2 Alleeho efekt na jedné oblasti a logistický růst na druhé

Nyní se zabýváme druhou v úvodu zmíněných možností. Uvažujme model (2.1) s Alleeho efektem $R_x(u) = \alpha \cdot u \cdot \left(\frac{u}{s} - 1\right) \cdot \left(1 - \frac{u}{k_1}\right)$, pro nějaké konstanty $\alpha, s, k_1 \in \mathbb{R}^+$ na první oblasti, s logistickým růstem $R_y(v) = \beta \cdot v \cdot \left(1 - v/k_2\right)$, kde $\beta, k_2 \in \mathbb{R}^+$ na druhé oblasti a lineární difuzí $D(u, v) = d(v - u)$, pro $d > 0$. Uvažujme tedy soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x \left(\frac{x}{s} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) + d(y - x), \\ y' &= \beta y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) + d(x - y), \end{aligned} \quad (5.9)$$

kde $\alpha, \beta > 0$ jsou koeficienty růstu populací v první a druhé oblasti, $s > 0$ je kritický bod, $k_1, k_2 > 0$ jsou kapacity oblastí a $d > 0$ je difuzní koeficient. Dále platí $k_1 > s$.

Přesněji, budeme se zabývat pouze speciálním případem, kdy obě oblasti mají stejnou kapacitu. Platí tedy $k_1 = k_2 = k$ a pro přehlednost tedy vynechme index. Dříve než zavedeme substituci je dobré si uvědomit, že kritický bod s v první diferenciální rovnici je přesně nespecifikovaná část kapacity oblasti a můžeme tedy psát $s = \frac{k}{c}$, kde $c > 1$. Nyní zavedme substituci $u = \frac{x}{k}, v = \frac{y}{k}$ a přeznačme zpět na x a y . Výslednou soustavu diferenciálních rovnic obdržíme ve tvaru

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x (cx - 1) (1 - x) + d(y - x), \\ y' &= \beta y (1 - y) + d(x - y), \end{aligned} \quad (5.10)$$

kde $c > 1, d > 0$ a funkce x, y udávají naplnění daných oblastí.

Hledání stacionárních bodů vede na řešení rovnice šestého stupně. Kořeny této rovnice nelze vyjádřit v explicitním tvaru a navíc v případě, že bychom pomocí Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.2.2] chtěli určit stabilitu těchto bodů, bylo by nutné tyto velké výrazy dosadit do Jacobiho matice a dále určit její vlastní čísla. Rozhodování pro jaké parametry by byla taková vlastní čísla menší, větší, nebo rovna nule budeme tedy považovat za analyticky nereálné (až na dva triviální případy) a pokusíme se k tomuto problému přistoupit jiným způsobem.

Nejdříve se podívejme na již zmíněné dva triviální případy. Stacionární body hledáme řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} 0 &= \alpha x (cx - 1) (1 - x) + d(y - x), \\ 0 &= \beta y (1 - y) + d(x - y). \end{aligned} \quad (5.11)$$

I když jsme rozhodli, že nebudeme hledat přesné tvary souřadnic stacionárních bodů, homogenní řešení této rovnice lze snadno určit a obdržíme dva stacionární body $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ a $\mathbf{x}_2^* = [1, 1]$. Tyto stacionární body jsou nezávislé na parametrech soustavy (5.10) a budou na rozdíl od ostatních stacionárních bodů existovat vždy. Pro tyto stacionární body snadno rozhodneme o stabilitě viz následující věta.

VĚTA 5.11. *Soustava diferenciálních rovnic (5.10) má pro libovolné hodnoty parametrů $\alpha, \beta, d > 0$ a $c > 1$ alespoň dva stacionární body $\mathbf{x}_1^* = [0, 0]$ a $\mathbf{x}_2^* = [1, 1]$.*

Pokud $\alpha > \beta$ a současně $d \geq \frac{\alpha\beta}{\alpha-\beta}$ pak oba stacionární body jsou asymptoticky stabilní, jinak je asymptoticky stabilní pouze \mathbf{x}_2^ .*

Důkaz. Tvrzení ohledně existence těchto stacionárních bodů můžeme dokázat dosazením do soustavy (5.10).

O stabilitě těchto bodů rozhodneme, dle Věty o linearizaci vícerozměrných dynamických systémů [7, Věta 4.2.2], pomocí znamének vlastních čísel Jacobiho matice této soustavy

$$J = \begin{bmatrix} -3\alpha cx^2 + 2\alpha x(1+c) - \alpha - d & d \\ d & \beta(1-2y) - d \end{bmatrix}. \quad (5.12)$$

Vlastní čísla této matice po dosazení souřadnic \mathbf{x}_1^* obdržíme ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\alpha + \beta - 2d \pm \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Stacionární bod \mathbf{x}_1^* je asymptoticky stabilní právě tehdy, když jsou obě tato vlastní čísla menší než nula. Řešíme tedy nerovnice

$$\begin{aligned} -\alpha + \beta - 2d + \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< 0, \\ -\alpha + \beta - 2d - \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< 0. \end{aligned} \quad (5.13)$$

Výraz mimo odmocninu je záporný, pokud $d > \frac{\beta-\alpha}{2}$. V takovém případě můžeme provést následující úpravy

$$\begin{aligned} \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< \alpha - \beta + 2d, \\ 0 &< 4\alpha d - 4\beta d - 4\alpha\beta, \\ d &> \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}, \quad \alpha > \beta. \end{aligned}$$

Protože $-\alpha + \beta - 2d < -\alpha + \beta$ a $\alpha, \beta, d > 0$, platnost druhé nerovnosti v (5.13) můžeme dokázat následovně

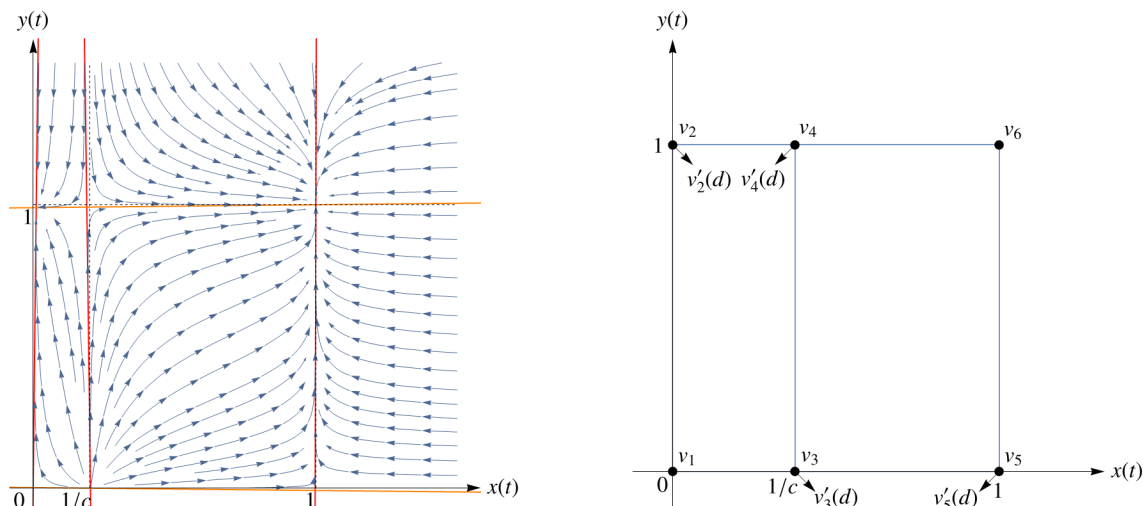
$$\begin{aligned} -\alpha + \beta &< \sqrt{(\alpha + \beta)^2 + 4d^2}, \\ -4\alpha\beta &< 4d^2. \end{aligned}$$

Pokud do Jacobiho matice (5.12) dosadíme souřadnice stacionárního bodu \mathbf{x}_2^* obdržíme vlastní čísla ve tvaru

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha - \beta - c\alpha - 2d \pm \sqrt{(\alpha - c\alpha + \beta)^2 + 4d^2}}{2}.$$

Pro zaručení asymptotické stability \mathbf{x}_2^* hledáme, pro které parametry α, β, c a d jsou obě vlastní čísla záporná. Řešíme tedy nerovnice

$$\begin{aligned} \alpha - \beta - c\alpha - 2d + \sqrt{(\alpha - c\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< 0, \\ \alpha - \beta - c\alpha - 2d - \sqrt{(\alpha - c\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< 0. \end{aligned}$$



Obrázek 5.6: Na obrázku vlevo jsou nulokliny a fázový portrét pro soustavu (5.10) pro malý difuzní koeficient. Vpravo je zobrazena změna souřadnic stacionárních řešení tohoto modelu při přechodu z $d = 0$ na $d > 0$, viz důkaz Věty 5.11.

Nejdříve v první nerovnosti provedeme následující úpravy

$$\begin{aligned} \sqrt{(\alpha - c\alpha + \beta)^2 + 4d^2} &< \alpha + \beta + c\alpha + 2d, \\ (\alpha - c\alpha + \beta)^2 + 4d^2 &< (\alpha + \beta + c\alpha + 2d)^2, \\ 0 &< 4c\alpha^2 + 4\alpha d + 2c\alpha\beta + 4\beta d + 2cad \end{aligned}$$

a protože všechny parametry jsou kladné, je tato nerovnost v platnosti vždy. Ze stejného důvodu je v platnosti i druhá nerovnost, protože výraz bez odmocniny je vždy záporný. \square

Nyní se zaměříme na zbývající stacionární body soustavy (5.10). Nejprve se pokusíme určit jejich počet a nalézt kritérium pro rozhodnutí o jejich stabilitě. Pro tento účel určíme nulokliny této soustavy, tedy křivky pro které platí, že změna první, resp. druhé složky, je nulová.

$$\begin{aligned} N_x &= \left\{ (x, y) : y = \left(1 + \frac{\alpha}{d}\right)x - \frac{\alpha(c+1)}{d}x^2 + \frac{\alpha c}{d}x^3 \right\}, \\ N_y &= \left\{ (x, y) : x = \left(1 - \frac{\beta}{d}\right)y + \frac{\beta}{d}y^2 \right\}. \end{aligned} \quad (5.14)$$

Víme, že kubická funkce s parabolou, jejíž osa je rovnoběžná s osou x může mít až 6 průsečíků. Přepíšme soustavu (5.10) do maticového tvaru. Pro tento účel označme

$$F(v) = \begin{bmatrix} \alpha x(cx-1)(1-x) \\ \beta y(1-y) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_A(x) \\ f_L(y) \end{bmatrix}, \quad dAv = d \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix},$$

kde $v = (x, y)^T$.

Pak můžeme definovat funkci

$$G(d, v) := F(v) + dAv.$$

Pro stacionární řešení v_i platí $G(d, v_i) = 0$. Pro $d = 0$ tato řešení obdržíme jako kombinaci stacionárních řešení rovnic popisující růst na jednotlivých oblastech, tedy $v_1 = [0, 0]$, $v_2 = [0, 1]$, $v_3 = [1/c, 0]$, $v_4 = [1/c, 1]$, $v_5 = [1, 0]$, $v_6 = [1, 1]$. Zajímá nás chování stacionárních bodů v případě, že připustíme $d > 0$. Body v_1 a v_6 odpovídají stacionárním bodům x_1^* a x_2^* z Věty 5.11, které jsou neměnné při změně parametrů. Zabývejme se tedy zbylými čtyřmi řešeními.

Protože

- $G(0, v_i) = 0, \quad i = 2, \dots, 5,$
- $G \in C^\infty(\mathbb{R}^3, \mathbb{R}^2),$ (funkce f_A a f_L jsou polynomy)
- $\frac{\partial G}{\partial v} = dA + F'(v) = d \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} f'_A(x) & 0 \\ 0 & f'_L(y) \end{bmatrix}$

existuje na okolí $U(v_i)$, kde $i = 2, \dots, 5$, dle Věty o implicitní funkci [15, Věta 12.12], funkce $v(d)$, pro kterou platí $G(d, v(d)) = 0$. Neboť

$$0 = \frac{\partial G}{\partial d}(d, v(d)) = Av_i + F'(v(d))v'(d)$$

a současně matice $F'(v(d))$ je regulární matice, můžeme vyjádřit

$$v'(d) = - \begin{bmatrix} \frac{1}{f'_A(x_i)} & 0 \\ 0 & \frac{1}{f'_L(y_i)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} -1 & 1 \\ 1 & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_i \\ y_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{f'_A(x_i)}(x_i - y_i) \\ \frac{1}{f'_L(y_i)}(y_i - x_i) \end{bmatrix}.$$

Když známe derivaci funkce $v(d)$ dle d , můžeme určit znaménka složek této funkce v jednotlivých stacionárních bodech, abychom zjistili, jakým způsobem se mění umístění stacionárních bodů v rovině xy . Protože

$$f'_A(x_i) \begin{cases} < 0, & x = 0, \text{ nebo } x = 1, \\ > 0, & x = \frac{1}{c}, \end{cases} \quad f'_L(y_i) \begin{cases} < 0, & y = 1, \\ > 0, & y = 0, \end{cases}$$

obdržíme znaménka $v'(d)$ v jednotlivých stacionárních bodech $v_i, i = 2, \dots, 5$.

$$\text{sgn } v'_2(d) = \begin{bmatrix} +1 \\ -1 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_3(d) = \begin{bmatrix} +1 \\ -1 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_4(d) = \begin{bmatrix} -1 \\ -1 \end{bmatrix}, \quad \text{sgn } v'_5(d) = \begin{bmatrix} -1 \\ -1 \end{bmatrix}.$$

Na Obrázku 5.6 můžeme tuto změnu vidět. Čárkované přímky ve fázovém portrétu (společně s osami x a y) značí nulokliny soustavy pro $d = 0$ a jejich průsečíky odpovídají stacionárním řešením $v_i, i = 1, \dots, 6$. Na obrázku jsou dále znázorněny nulokliny N_x (červeně) a N_y (oranžově) z jejichž průsečíků můžeme vidět výše zmíněné chování stacionárních bodů, tj. posun stacionárních bodů v_3 a v_5 mimo první kvadrant a vzájemné přiblížení stacionárních bodů v_2 a v_4 společně se snížením jejich y složky. Protože d je v tomto případě blízké nule, není tato změna dobře viditelná. Pro tento účel je toto chování znázorněno na obrázku vpravo pomocí směrových vektorů $v'_i(d), i = 2, \dots, 5$.

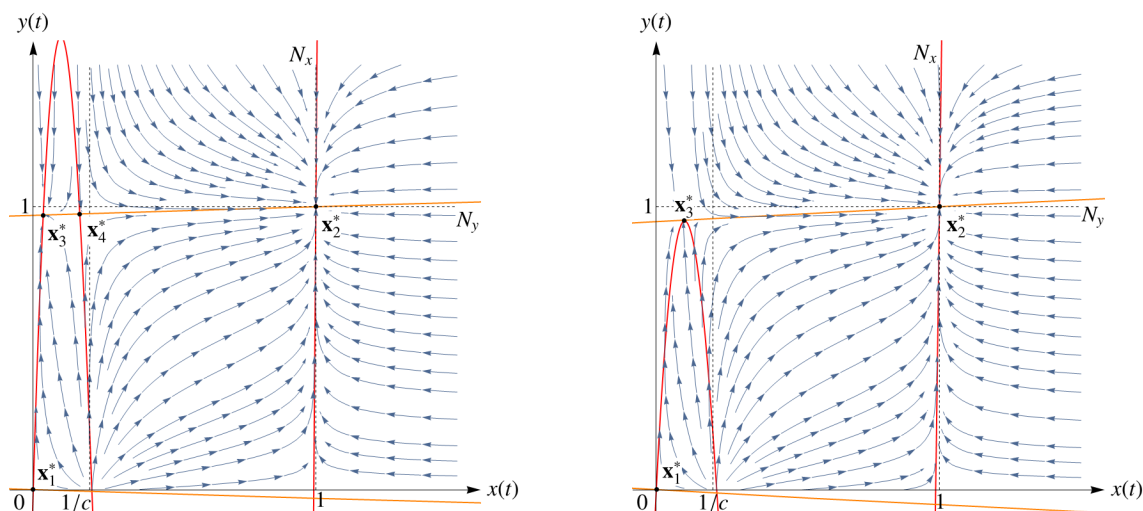
Kromě stacionárních bodů \mathbf{x}_1^* a \mathbf{x}_2^* budeme dále uvažovat body \mathbf{x}_3^* a \mathbf{x}_4^* které vznikly po přidání difuzního členu z v_2 a v_4 .

O stabilitě těchto stacionárních bodů můžeme rozhodnout pomocí zmíněných nuloklin. Nad kubickou funkcí N_x je $x' > 0$ a pod $x' < 0$. U N_y je $y' > 0$ uvnitř této paraboly a $y' < 0$ vně. Pokud tyto změny x, y budeme reprezentovat vektory se stejnou velikostí, např. jednotkovou, které sečteme v jednotlivých oblastech, které vzniknou rozdělením nuloklin, můžeme rozhodnout o stabilitě jednotlivých stacionárních bodů. Na Obrázku 5.6 je vektorové pole nahrazeno fázovým diagramem.

V případě, že $d \rightarrow +\infty$ chování soustavy (5.10) přestává záviset na růstu jednotlivých populací a soustava přechází do tvaru (2.3). Stacionární body této soustavy jsou $\mathbf{x}_t^* = [t, t], t \in \mathbb{R}_0^+$. Toto tvrzení můžeme dokázat určením limitních nuloklin (5.14) pro $d \rightarrow +\infty$. Je zřejmé, že koeficient u lineárního členu jde k jedné zatímco zbylé jdou k 0.

Mezi těmito případy, tedy $d = 0$ a $d \rightarrow +\infty$, se při změně d , nulokliny spojitě mění a tedy i poloha stacionárních bodů a jejich počet. Pro malý difuzní koeficient d jsou stacionární body $\mathbf{x}_3^* \approx [0, 1]$ a $\mathbf{x}_4^* \approx [1/c, 1]$. Soustava (5.10) má kromě stacionárních bodů \mathbf{x}_1^* a \mathbf{x}_2^* , které existují vždy (viz. Věta 5.11), tyto dva další stacionární body pro $d \in (0, \bar{d})$. Pro hodnotu $d = \bar{d}$ platí $\mathbf{x}_3^* = \mathbf{x}_4^*$ a pro $d > \bar{d}$ již tyto stacionární body neexistují.

Později se ještě podíváme na jednu konkrétní konfiguraci parametrů při které má soustava (5.10) tři stacionární body i pro hodnotu $d > \bar{d}$. Nejprve se ale podívejme na příklady předchozích případů.



Obrázek 5.7: Nulokliny a fázový portrét pro případ 1 (vlevo) a 2 (vpravo) z Příkladu 5.12 s vyznačenými stacionárními body.

Příklad 5.12. Uvažujme soustavu diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{cases} x' = 3x(5x - 1)(1 - x) + d(y - x), \\ y' = 3y(1 - y) + d(x - y). \end{cases} \quad (5.15)$$

Tato soustava má vždy stacionární body $x_1^* = [0, 0]$ a $x_2^* = [1, 1]$. Podívejme se, kolik stacionárních bodů má tato soustava pro různá d :

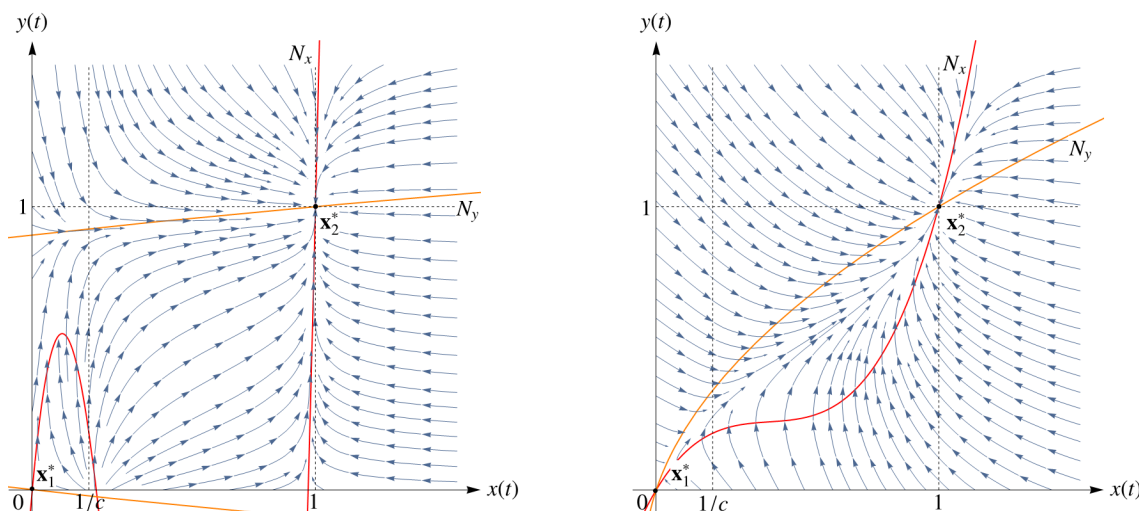
1. Pro $d < \bar{d}$ existují dva další stacionární body x_3^* , x_4^* , které náležejí prvnímu kvadrantu.
2. Pro $d = \bar{d}$ v prvním kvadrantu existuje jeden stacionární bod $x_3^* = x_4^*$.
3. $d > \bar{d}$ existují pouze homogenní stacionární body.

O stabilitě těchto bodů rozhodneme dle znaménka jednotlivých derivací x' a y' v podmnožinách roviny xy , které vzniknou rozdělením nuloklinami. Jestliže, existují dva heterogenní stacionární body, pak x_3^* je asymptoticky stabilní a x_4^* nestabilní. Jestliže tyto stacionární body splynou v jeden je pak tento bod polostabilní. O tomto chování se můžeme přesvědčit na Obrázku 5.7 a na Obrázku 5.8. Na první dvojici obrázků můžeme pozorovat změnu počtu stacionárních bodů v závislosti na změně d . Druhá dvojice obrázků znázorňuje případ kdy $d > \bar{d}$. Obrázek vlevo je přímo případem z tohoto příkladu zatímco obrázek vpravo zobrazuje nulokliny pro $d > \alpha, \beta$.

Na Obrázku 5.8 můžeme pozorovat vzájemnou polohu nuloklin. Můžeme si položit otázku, zda nemůže nastat případ, kdy by červená křivka, popisující nuloklinu N_x , u počátku rostla rychleji než oranžová křivka, popisující nuloklinu N_y a zda by v takovém případě nevznikl ještě jeden stacionární bod. Takový případ opravdu může nastat, viz Věta 5.13.

VĚTA 5.13. *Soustava diferenciálních rovnic (5.10) má tři stacionární body, jestliže platí $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha-\beta}$ a současně $\beta < \alpha, d$.*

Důkaz. Uvažujme případ kdy $\beta < d$. Parabola popisující nuloklinu N_y má s osou y průsečíky v počátku a v záporné části této osy. Spodní větev nezasahuje do prvního kvadrantu, kde hledáme stacionární body, proto ji nebereme v potaz. Označme si horní větev této nulokliny \bar{N}_y . Křivku popisující můžeme vyjádřit jako explicitní funkci proměnné x .



Obrázek 5.8: Nulokliny a fázový portrét pro poslední část Příkladu 5.12, tj. kdy $d > \bar{d}$. Na obrázcích můžeme vidět, že soustava (5.15) nemá jiné stacionární body než x_1^* a x_2^* .

$$\bar{N}_y = \left\{ (x, y) : y = \frac{\beta - d + \sqrt{(d - \beta)^2 + 4\beta dx}}{2\beta} \right\}.$$

Nyní, když odečteme funkce popisující nulokliny N_x a \bar{N}_y , obdržíme funkci $f(x)$ jejíž kořeny jsou prvními souřadnicemi námi hledaných stacionárních bodů původní soustavy (5.10). Po úpravě obdržíme funkci ve tvaru

$$f(x) = \frac{d^2 + 2\alpha\beta x(cx - 1)(x - 1) - d(\beta - 2\beta x + \sqrt{(d - \beta)^2 + 4\beta dx})}{2\beta d}.$$

Víme, že kořeny této rovnice jsou $x_1 = 0$ a $x_2 = 1$. Hledáme takovou konfiguraci parametrů, aby mezi těmito body existoval bod x_3 , pro který platí $f(x_3) = 0$. Pro tento účel určíme derivaci v bodech x_0 a x_1 . Derivaci funkce $f(x)$ po úpravě obdržíme ve tvaru

$$f'(x) = 1 + \frac{\alpha(1 - 2x(1 + c) + 3cx^2)}{d} - \frac{d}{\sqrt{(d - \beta)^2 + 4\beta dx}}.$$

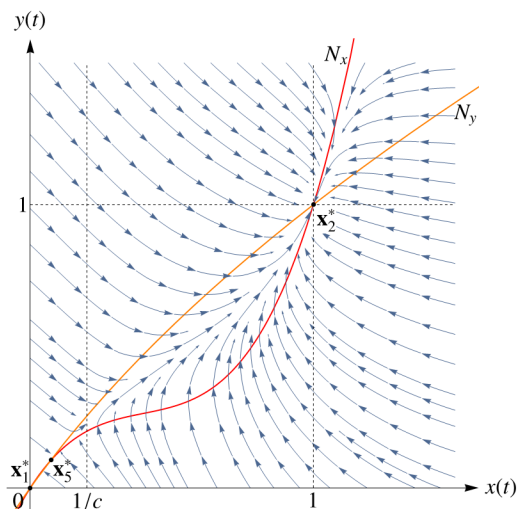
Po dosazení jednotlivých hodnot obdržíme

$$\begin{aligned} f'(0) &= 1 + \frac{\alpha}{d} - \frac{d}{|d - \beta|}, \\ f'(1) &= 1 + \frac{\alpha(c - 1)}{d} - \frac{d}{d + \beta}. \end{aligned} \tag{5.16}$$

Protože uvažujeme případ $d > \beta$, v první rovnici můžeme vynechat absolutní hodnotu.

$$\begin{aligned} 0 &< 1 + \frac{\alpha}{d} - \frac{d}{d - \beta}, \\ 0 &< 1 + \frac{\alpha(c - 1)}{d} - \frac{d}{d + \beta}. \end{aligned}$$

Protože $\alpha, \beta, d > 0, c > 1$, po vynásobení druhé nerovnosti (5.16) jmenovateli těchto zlomků a po následující úpravě obdržíme výraz, který je vždy kladný a tato nerovnost platí vždy.



Obrázek 5.9: Nulokliny a fázový portrét pro případ z Věty 5.13. Soustava (5.10) má 3 stacionární body. x_1 a x_3 jsou asymptoticky stabilní stacionární body a x_2^* je nestabilní stacionární bod.

$$0 < d(d + \beta) + \alpha(d + \beta)(c - 1) - d^2 = \beta d + \alpha(d + \beta)(c - 1).$$

První nerovnost platí, pokud $\alpha > \beta$ a současně $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$. Toto tvrzení dokážeme následujícími úpravami

$$\begin{aligned} \frac{d + \alpha}{d} &> \frac{d}{d - \beta}, \\ \alpha d - \beta d - \alpha\beta &> 0, \\ d &> \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}, \quad \alpha > \beta. \end{aligned}$$

Když víme, že v obou těchto bodech je kladná derivace funkce f , pak pro nějaká $\varepsilon_1, \varepsilon_2 > 0$ platí $f(\varepsilon_1) > 0$ a $f(1 - \varepsilon_2) < 0$. Z Věty o existenci řešení [14, Věta 6.6] vyplývá existence $\zeta \in (\varepsilon_1, 1 - \varepsilon_2)$, pro které platí $f(\zeta) = 0$.

Hodnota ζ je první souřadnicí stacionárního bodu x_5^* . Protože obě nulokliny N_x a N_y náležejí prvnímu kvadrantu pro $x \in (0, 1)$, je druhá souřadnice tohoto stacionárního bodu kladná. \square

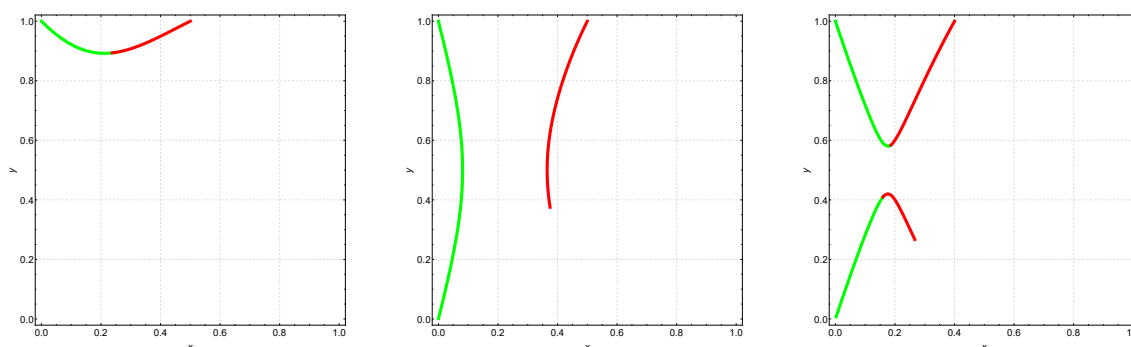
Formulujme na závěr shrnující výsledek pro model (5.10).

VĚTA 5.14. *Pro libovolná $\alpha, \beta, d > 0$ a $c > 1$ má soustava (5.10) dva stacionární body $x_1^* = [0, 0]$ a $x_2^* = [1, 1]$. Pro dostatečně malé $d > 0$ má tato soustava další dva stacionární body x_3^* a x_4^* v prvním kvadrantu.*

Jestliže $\alpha > \beta$ a současně platí $d > \frac{\alpha\beta}{\alpha - \beta}$, pak existuje třetí stacionární bod $x_5^(d)$ v prvním kvadrantu, který navíc splňuje*

$$\lim_{d \rightarrow \infty} x_5^*(d) = \left[\frac{\alpha - \beta}{\alpha c}, \frac{\alpha - \beta}{\alpha c} \right]. \quad (5.17)$$

Důkaz. Z Vět 5.11, 5.13 a diskuse v Příkladu 5.12 plyne existence stacionárních bodů x_3^* - x_5^* . Zbývá dokázat vztah (5.17).



Obrázek 5.10: Ilustrace Věty 5.14. Bifurkační diagramy stacionárních bodů soustavy (5.10) v závislosti na d pro $\alpha = 1, \beta = 1, c = 2$ (vlevo), $\alpha = 1, \beta = \frac{1}{4}, c = 2$ (uprostřed) a $\alpha = 1, \beta = \frac{1}{3}, c = \frac{5}{2}$ (vpravo). Jsou zobrazeny pouze stacionární stavy s hodnotami (x, y) ve čtverci $(0, 1) \times (0, 1)$.

Ukažme nejprve, že rozdíl $x - y$ musí být pro velká d velmi malý. Tento fakt plyne z úpravy soustavy (5.11).

$$|x - y| = \frac{\alpha}{d} |x(cx - 1)(1 - x)| \leq \frac{\alpha}{d} M_A,$$

$$|x - y| = \frac{\beta}{d} y(1 - y) \leq \frac{\beta}{d} M_L,$$

kde $M_A = \max_{x \in (0,1)} |f_A(x)|$ a $M_L = \max_{x \in (0,1)} f_L(x)$. Následně $\lim_{d \rightarrow \infty} x_5^*(d) - y_5^*(d) = 0$. Zároveň ze soustavy (5.11) plyne

$$d(x - y) = \alpha x(cx - 1)(1 - x) = -\beta y(1 - y).$$

Protože pro $d \gg 0$ platí $x^* \approx y^*$ získáváme :

$$\begin{aligned} \alpha x^*(cx^* - 1)(1 - x^*) &\approx -\beta x^*(1 - x^*) \\ \alpha(cx^* - 1) &\approx -\beta \\ x^* &\approx \frac{\alpha - \beta}{c\alpha}. \end{aligned}$$

□

Ilustrujme si bifurkační chování Věty 5.14 na třech numerických příkladech.

Příklad 5.15. Je-li $\alpha = 1, \beta = 1, c = 2$, pak existují stacionární řešení x_3^* a x_4^* pro hodnoty $d \in (0, d_1]$. V bodě $d = d_1$ dochází k saddle-node bifurkaci a pro $d > d_1$ již existují pouze homogenní stacionární body x_1^* a x_2^* (viz Obr. 5.10 vlevo).

Je-li $\alpha = 1, \beta = \frac{1}{4}, c = 2$, pak existují stacionární řešení x_3^* a x_4^* pro hodnoty $d \in (0, \bar{d}]$. V bodě $d = \bar{d} = \frac{1}{3}$ dochází k transkritické bifurkaci, kdy se střetává větev stabilních řešení x_3^* s nestabilním počátkem x_1^* . Počátek je pro $d > \bar{d}$ stabilní, nestabilní větev x_3^* pokračuje do třetího kvadrantu. Větev x_4^* splývá s větví x_5^* a platí dle (5.17):

$$\lim_{d \rightarrow \infty} x_5^*(d) = \left[\frac{3}{8}, \frac{3}{8} \right],$$

viz Obr. 5.10 uprostřed.

Nicméně větve x_4^* a x_5^* nemusí být vždy spojené. Navíc mohou existovat i další bifurkační větve a rozličné bifurkační mechanismy. Je-li např. $\alpha = 1, \beta = \frac{1}{3}, c = \frac{5}{2}$, pak existují stacionární řešení x_3^* a x_4^* pro hodnoty $d \in (0, d_1]$. V bodě $d = d_1$ dochází k saddle-node bifurkaci (horní saddle-node na Obr. 5.10 vpravo). V bodě $d = d_2 > d_1$ se ale setkáváme s další saddle-node

bifurkaci, při které tentokrát vznikají dvě nové větve (dolní saddle-node na Obr. 5.10 vpravo). Zatímco stabilní větev zaniká transkritickou bifurkací v $d = \bar{d} > d_2$, nestabilní větev existuje pro všechna $d > d_2$ a platí dle (5.17):

$$\lim_{d \rightarrow \infty} \mathbf{x}_5^*(d) = \left[\frac{4}{15}, \frac{4}{15} \right].$$

Tento příklad ukazuje důležitou vlastnost modelu (5.10), s rostoucím difúzním koeficientem mohou vznikat nová stacionární řešení.

Závěr

V této práci jsme analyzovali modely populací na dvou diskrétně oddělených oblastech. Lokální vývoj populací na každé z nich se řídil dle jedné ze základních populačních dynamik popsaných v úvodu (exponenciální růst, logistický růst, bistabilní nelinearita Alleeho typu). Součástí tohoto modelu byl lineární difuzní člen, který umožňuje migraci mezi dvěma oblastmi a to tím způsobem, že vyrovnává velikost populací. Ukázali jsme, že pro obecný model (2.1) je první kvadrant invariantní a ve speciálních případech jsou invariantní dokonce menší oblasti (obdélníky) určené kapacitou jednotlivých oblastí.

Pro lineární dynamické systémy, které popisují buď speciální případ modelu bez reakčního členu či modelu s exponenciálním růstem na obou oblastech, jsme našli podmínky stability počátku a diskutovali speciální volby parametru umožňující existenci nekonečného počtu stacionárních bodů.

V dalších kapitolách jsme analyzovali nelineární dynamické systémy, kdy na jedné z oblastí byla lokální dynamika popsána buď logistickým růstem nebo bistabilní nelinearitou. V těchto případech jsme dokázali přesný počet a stabilitu stacionárních bodů ležících v prvním kvadrantu. Ukázali jsme, jak tyto dynamické vlastnosti záleží na interakci mezi silou difuze, tvaru jednotlivých reakčních funkcí, jejich silou a případně kapacitách prostředí. Základními nástroji byla linearizace, analýza fázového portréту, přesný popis nuloklin a věta o implicitní funkci.

Naše práce otevírá prostor pro mnohá rozšíření. Závěrečná kapitola s Alleeho nelinearitou naznačila mnohé zajímavé bifurkační jevy, které jsme ale nebyli schopni kompletně prozkoumat a které by si jistě zasloužily další pozornost. Dále existují přirozená rozšíření modelů, které jsme v této práci zkoumali. V první řadě námi ukázaná závislost na rozdílných kapacitách by byla možná studovat hlouběji a případně ji rozšířit na další kombinace (Allee-Allee). Dále bychom mohli studovat roli obecného nelineárního difuzního členu $D(x, y)$. A samozřejmě otázkou je rozšíření libovolného počtu diskrétních oblastí v obecné konfiguraci popsané neorientovaným grafem.

Literatura

- [1] Allen L., *An Introduction to Mathematical Biology*, Pearson Prentice Hall, 2007.
- [2] de Vries G., Hillen T., Lewis M., Müller J., Schönfisch B., *A course in mathematical biology*, SIAM, 2006.
- [3] Fulford G., Forrester P., *Modelling with differential and difference equations*, Cambridge University Press, 2001.
- [4] Murray J. D., *Mathematical Biology*, Springer, 2002.
- [5] Strogatz S., *Nonlinear Dynamics And Chaos: With Applications To Physics, Biology, Chemistry and Engineering*, CRC Press, 2000.
- [6] Drábek P., Milota J., *Methods of Nonlinear Analysis*, Springer, 2013.
- [7] Stehlík P., Volek J., *Obyčejné diferenciální rovnice*, Plzeň, Západočeská univerzita, 2019.
- [8] Stehlík P., *Exponential number of stationary solutions for Nagumo equations on graphs*, Journal of Mathematical Analysis and Applications 455/2 (1749–1764), 2017.
- [9] André M. de Roos, *Modeling Population Dynamics*, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics University of Amsterdam, 2019.
- [10] Liermann M., Hillborn R., *Depensation: evidence, models and implications*, Quantitative Ecology and Resource Management, University of Washington, 2001.
- [11] Verhulst P. F., *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*, Journal of Biological Physics volume 3 (183–192), 1838.
- [12] Malthus T. R., *An Essay on the Principle of Population*, Penguin Books, Harmondsworth, England, 1798, nové vydání 1970.
- [13] Pearl R., Reed L., *On the Rate of Growth of the Population of the United States*, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 6 (275–288), 1920.
- [14] Tomiczek, P., *Matematická analýza I*, Plzeň, Západočeská univerzita, 2006.
- [15] Tomiczek, P., *Matematická analýza II*, Plzeň, Západočeská univerzita, 2006.