

Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta aplikovaných věd
Katedra matematiky

Bakalářská práce

**Leslieho maticové modely
s prostorovou strukturou**

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a výhradně s použitím uvedených zdrojů.

V Plzni dne 29. května 2017

.....
Tina Bočková

Poděkování

Mé velké díky patří panu RNDr. Petru Stehlíkovi, Ph.D., za vedení bakalářské práce, za jeho trpělivost a cenné rady.

Abstrakt

Cílem bakalářské práce je seznámení se s populačními modely v diskrétním čase, konkrétně s Leslieho maticovým modelem. Naším hlavním úmyslem je rozšíření Leslieho modelu o prostorovou strukturu. Nejprve studujeme dvougenerační model na dvou oblastech a zkoumáme vliv difúzních parametrů, které popisují migraci dospělých jedinců mezi těmito oblastmi. Poté tento dvougenerační model zobecníme pro n oblastí poskládaných za sebou nebo do kruhu. Migraci tady pro jednoduchost povolíme pouze do sousedních oblastí. V takto upravených dvougeneračních modelech určujeme, pro které hodnoty parametrů dojde k vymření modelovaného druhu, nebo naopak k jeho přežití. Umožnění pohybu dospělých jedinců mezi oblastmi zajistí přežití, respektive vymření populace i tam, kde by tomu bez migrace bylo naopak.

Abstract

The goal of this bachelor thesis is to get acquainted with population models in discrete time, specifically with the Leslie matrix model. Our main intention is to extend the Leslie model on general spatial structures. First, we study a simple two-generation model on two patches and examine the effect of diffusion parameters describing migration of adults between these two areas. Then we generalize this two-generation model for n areas which are situated next to each other or in the circle. Consequently, we only allow migration to neighboring areas. In these two-generation models we determine for which parameter values the extinction or the survival of the modeled species will occur. Enabling adults to move between areas could ensure the survival of the populations on patches where they become extinct without diffusion and vice versa.

Obsah

Prohlášení	i
Poděkování	ii
Abstrakt	iii
Abstract	iii
Obsah	iv
1 Úvod	1
2 Leslieho maticový model růstu	4
3 Leslieho model pro dvě oblasti	6
3.1 Model bez difúze	7
3.2 Model s jednostrannou difúzí	9
3.3 Model s oboustrannou difúzí	12
4 Model s difúzí pro n oblastí	22
4.1 Pohyb jen jedním směrem	24
4.2 Odhad vlastních čísel pomocí Geršgorinovy věty	26
4.3 Model s difúzí pro n oblastí v kruhu	29
5 Závěr	31

1 Úvod

Otázky týkající se důvodů vzniku událostí, nebo dokonce jejich předvídatelnosti, trápí lidstvo již odedávna. Zabývají se jimi všechny obory od filozofie přes biologii až k nanotechnologiím. My se budeme zabývat problematikou, kterou se pokouší řešit matematika společně s biologií. Seznámíme se totiž s populačními modely, přičemž budeme volně vycházet z přehledu Bacaër [2].

Jeden ze základních kamenů studia populačních modelů položil, byť asi nevědomky, již Leonardo z Pisy, známější jako Fibonacci, když ve své knize z roku 1202 nazvané *Knihy počtů*, (která byla v roce 2002 přeložena do moderní angličtiny [15]), uvedl příklad s králíky, kde každý pár starší dvou měsíců zplodí další pár. Uvedl ho jako příklad k dnes dobře známé Fibonacciho posloupnosti, která je dána rekurentním předpisem

$$F_{n+1} = F_n + F_{n-1}.$$

Dalším známým vědcem, který už přímo zkoumal vývoj populace, byl L. Euler, který v polovině 18. století určil roční míru růstu lidské populace na $\frac{1}{16}$ [5], čímž došel k závěru, že může dojít k přelidnění planety. Na jeho myšlenku navázal a více ji proslavil T. R. Malthus [11] o půl století později. Malthus došel k závěru, že počet lidí roste rychleji než množství potřebné potravy. Oba, Euler i Malthus, ukázali, že populace roste geometricky. Malthus byl pro své pesimistické názory ohledně vývoje populace nazýván ekonomem ponuré budoucnosti.

V roce 1838 P. F. Verhulst [17] představil model, do kterého zahrnul i parametr udávající omezenou kapacitu prostředí. Jeho model známý jako logistická rovnice je popsán diferenciální rovnicí

$$y' = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right),$$

kde y je stav populace v čase $t \in \mathbb{R}_0^+$, r koeficient růstu a K kapacita. Populace podle tohoto modelu roste exponenciálně, v určitém okamžiku se její růst zpomalí, a limitně se stav populace blíží k hodnotě parametru K .

S rostoucím počtem znalostí v této problematice se rozvinul zájem o tzv. strukturované modely, které modelují populaci rozdělenou do skupin podle věku, velikosti, stádia vývoje, názorů, strategií atd. Je tedy možné z modelu vyčíst, kolik jedinců je v jednotlivých kategoriích v jakémkoli čase $n \in \mathbb{N}_0$. Mezi prvními, jenž se zabývali věkově strukturovanými modely, byl P. H. Leslie. Ten publikoval svůj nejznámější článek [10] v časopise *Biometrika* v roce 1945. V dnešní době je jeho maticový model hojně využíván biology, viz např. M. Kot [9] nebo L. J. S. Allen [1].

V dalších letech nezůstalo jen u vývoje počtu jedinců populace. Předmětem zájmu se stala předvídatelnost chování jedinců při konfliktu. Tím se začal vyvíjet obor známý jako teorie her. Nejdříve byl vyvíjen pro oblast ekonomie a politiky, hlavně po roce 1944, kdy J. von Neumann a O. Morgenstern vydali Teorii her a ekonomického chování [14]. Na konflikty mezi zvířaty se pak zaměřili J. M. Smith a G. R. Price, kteří v roce 1973 publikovali článek Logika zvířecího konfliktu v časopise Nature [16]. A vznikly tak vzorové příklady her, jako Vězňovo dilema, hry o koordinaci s různou preferencí nebo Jestřábi a holubice. S teorií her a hlavně s řešením těchto problémů je úzce spjato jméno J. F. Nash [13].

Mezi matematiky, kteří se zajímají o problematiku vývoje populací a vydali svá díla až na konci 20. století nebo na začátku 21. století, patří M. Kot [9], H. Caswell [3], Cushing [4], J. D. Murray [12] nebo L. J. S. Allen [1].

Přestože nemůžeme brát výsledky z těchto modelů jako směrodatné, tak jako odhad budoucího vývoje jsou velmi užitečné. Kdyby si třeba v roce 1788 Evropané při cestě do Austrálie vzpomněli na pana Fibonacciho, uvědomili by si, že se králíci, které s sebou vezli, bez přirozeného predátora mohou přemnožit. Naopak zase v dnešní době mohou vědci zkoumat, který faktor je třeba upravit, aby některé ohrožené druhy zvířat nevyhynuly. Protože za znalosti porodnosti a pravděpodobnosti přežití, případně vlivu prostředí, lze sestavit matematický model popisující vývoj dané populace.

Takovým vhodným modelem pro zkoumání vývoje populace ohrožených druhů je Leslieho maticový model, na který se zde zaměříme. Jedná se o jeden z nejznámějších strukturovaných lineárních modelů, ve kterém je populace rozdělena do několika generací. Konkrétně se zaměříme na situaci, kde se nejedná o populaci žijící na jednom místě, ale jde o jeden druh, který žije ve dvougeneračních populacích ve více oblastech. Začneme se dvěma oblastmi a sestavíme modely pro tři různé situace. Nejjednodušší z nich je situace, kdy jedinci jednotlivých populací nemohou opustit svou domovskou oblast, tzn. populace se vyvíjejí nezávisle na sobě. Dalším krokem je umožnění migrace dospělých jedinců jen jedním směrem. Například jedinci z oblasti 1 mohou migrovat do oblasti 2, ale oblast 2 nikdo opustit nemůže. A nakonec povolíme migraci oboustrannou. U modelů s migrací si můžeme představit následující situaci. Jsou dvě populace jednoho druhu. Jedna populace žije na místě s dobrými životními podmínkami a prosperuje. Zatímco ta druhá nemá daleko k vymření nebo přímo vymírá. Tím, že umožníme přesun určitého počtu jedinců z prosperující oblasti do té upadající, zajistíme, že daný druh přežije v obou oblastech. Jako příklad lze uvést chovné stanice, které rozmnožují jedince ohrožených druhů, a vracejí je zpět do přírody, kde by bez jejich pomoci daný druh vyhynul.

Na těchto maticových modelech je hezké, že pokud umíme všechny požadované parametry poskládat do matice, tak díky numerickým metodám dokážeme celkem snadno získat klíčové vlastnosti (např. vlastní čísla a vlastní vektory Leslieho matic) nebo trajektorii vývoje populace pro známý počáteční stav. Takže jsme například schopni tento model rozšířit i pro libovolný počet oblastí, viz poslední část této práce. V těchto konfiguracích dostáváme analytické výsledky jen ve speciálních případech.

2 Leslieho maticový model růstu

Jedná se o systém lineárních diferenčních rovnic prvního řádu, který popisuje chování věkově strukturované populace. V takovém modelu se předpokládá, že populace je uzavřená a modelují se pouze jedinci ženského pohlaví. Zástupci mužského pohlaví jsou samozřejmě přítomni, ale nejsou zahrnuti do modelu. Pokud bychom chtěli zjistit jejich počet stačí, když známe poměr pohlaví a předpokládáme míru přežití stejnou pro obě pohlaví.

Populaci si rozdělíme na m skupin podle věku, vektor $X(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t), \dots, x_m(t))^T$ o velikosti m obsahuje počty jedinců v jednotlivých skupinách v čase t . Obecný Leslieho model je dán diferenční rovnicí

$$X(t+1) = L \cdot X(t), \quad t \in \mathbb{N}_0, X(t) \in \mathbb{R}^m, \quad (1)$$

kterou lze zapsat vektorově

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ \vdots \\ x_m(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ \vdots \\ x_m(t) \end{pmatrix}, \quad (2)$$

kde L je Leslieho matice, jejíž první řádek obsahuje pouze nezáporné prvky $b_i \geq 0$, $i = 1, 2, \dots, m$, představující porodnost v dané věkové skupině, zbylé prvky $p_i \in [0, 1]$, $i = 1, 2, \dots, m-1$ udávají pravděpodobnost přežití jedinců ze skupiny i do skupiny $i+1$.

Známe-li počáteční stav v $t=0$, tzn. $X(0)$, lze zjistit stav v jakémkoli čase t ze vztahu

$$X(t) = L^t X(0). \quad (3)$$

O chování modelu vypovídají vlastní čísla a vlastní vektory dané Leslieho matice. Vlastní čísla získáme pomocí charakteristického polynomu, což je determinant (4) matice $(L - \lambda I)$.

$$\det(L - \lambda I) = \begin{vmatrix} b_1 - \lambda & b_2 & b_3 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ p_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & -\lambda & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & -\lambda \end{vmatrix}, \quad (4)$$

kde vlastní čísla matice L jsou kořeny charakteristické rovnice

$$\det(L - \lambda I) = 0. \quad (5)$$

K vlastnímu číslu λ_i dostaneme příslušný vlastní vektor $V_i, i = 1, 2, \dots, m$, řešením rovnice

$$(L - \lambda_i I)V_i = \begin{pmatrix} b_1 - \lambda_i & b_2 & b_3 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ p_1 & -\lambda_i & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & -\lambda_i & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & -\lambda_i \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_m \end{pmatrix} = \mathbf{0}. \quad (6)$$

Stav populace v čase t lze pak také získat ze vztahu

$$X(t) = \sum_{i=1}^m c_i \lambda_i^t V_i, \quad i = 1, 2, \dots, m. \quad (7)$$

Hodnota koeficientů c_i závisí na počátečním stavu populace, $X(0)$, přesné koeficienty dostaneme vyřešením rovnice (7) pro $t = 0$:

$$\sum_{i=1}^m c_i \lambda_i^0 V_i = X(0). \quad (8)$$

Definice 1. Rozložitelnost matice. [7, str. 50]

Čtvercová matice A se nazývá rozložitelná, pokud existuje permutace řádků i sloupců, kterou se matice A přeskládá do tvaru

$$A' = \begin{pmatrix} B & 0 \\ C & D \end{pmatrix},$$

kde B a D jsou čtvercové matice. Jinak je A nerozložitelná.

Leslieho matice má některé hezké vlastnosti. Víme, že je nezáporná a je-li i nerozložitelná, můžeme se řídit zněním Perron-Frobeniovy věty.

Věta 1. Perron-Frobeniova věta [6, str. 86].

Nechť A je čtvercová nezáporná nerozložitelná matice n -tého řádu, $n > 1$. Pak spektrální poloměr $\rho(A)$ je kladné jednoduché vlastní číslo matice A a tomuto vlastnímu číslu odpovídá kladný vlastní vektor. Žádnému jinému vlastnímu číslu matice A už neodpovídá nezáporný vlastní vektor.

Pokud se nám u Leslieho matice s takovými vlastnostmi podaří určit spektrální poloměr, nebo-li maximální kladné vlastní číslo λ_{max} , pro které platí $\lambda_{max} \geq |\lambda_i|, i = 1, 2, \dots, m$, je pak snadné pomocí tohoto vlastního čísla popsat chování dané populace.

Lemma 1. Mějme model (1), jehož matice splňuje předpoklady Věty 1, a kde počátek, tzn. stav $X(t) = 0$, je klidovým stavem tohoto modelu. Počátek je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $\lambda_{max} < 1$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když $\lambda_{max} \leq 1$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když $\lambda_{max} > 1$.

Pokud by matice nesplňovala předpoklady Věty 1, bude pro počátek platit, že je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když pro všechna $i, i = 1, 2, \dots, m$, platí $|\lambda_i| < 1$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když pro všechna $i, i = 1, 2, \dots, m$, platí $|\lambda_i| \leq 1$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když existuje $i, i \in \{1, 2, \dots, m\}$, tak, že $|\lambda_i| > 1$.

Lemma 1 jsme vyslovili na základě znění Vět 4.4, 4.5 a 4.6 z knihy [8, str. 134-137], kde jsou Věty i dokázány.

Pokud bychom nebyli schopni přesně určit vlastní čísla Leslieho matice pro rozšíření modifikace modelu pro n oblastí, můžeme je odhadnout podle Geršgorinovy věty.

Věta 2. Geršgorinova věta [6, str. 183].

Nechť $A = (a_{ij})$ je čtvercová matice n -tého řádu (komplexní nebo reálná). Potom všechna vlastní čísla matice A leží v komplexní rovině ve sjednocení

$$\bigcup_{i=1}^n K_i \text{ kruhů } K_i \text{ o středu } a_{ii} \text{ a poloměru } \sum_{j \neq i} |a_{ij}| :$$

$$K_i = \{z; |a_{ii} - z| \leq \sum_{j \neq i} |a_{ij}|\}.$$

3 Leslieho model pro dvě oblasti

Standardní Leslieho model (1) jsme modifikovali pro dvě oblasti. Populace v každé z oblastí se skládá z dětí - C a dospělých - A (označení volíme z anglického Children, Adults). Budeme předpokládat, že v oblastech jsou rozdílné podmínky pro přežití, pro představu může jít o oblast v horách a oblast

v údolí. Oblasti si označíme jako oblast 1 a oblast 2. Vektor X popisující počet jedinců v čase t definujeme ve tvaru: $X(t) = (C_1(t), A_1(t), C_2(t), A_2(t))^T$. Takto upravený model je dán diferenční rovnicí

$$X(t+1) = S \cdot X(t), \quad t \in \mathbb{N}_0, X(t) \in \mathbb{R}^4, \quad (9)$$

kde S je příslušná matice, které budeme říkat Leslieho prostorová matice.

Model sestavíme pro 3 případy:

1. Model bez difúze, jedinci nemohou migrovat.
2. Model s jednostrannou difúzí, jedinci z oblasti 1 mohou migrovat do oblasti 2.
3. Model s oboustrannou difúzí, umožněna migrace v obou směrech.

3.1 Model bez difúze

Jako první se podíváme na model, kde není umožněna migrace, tzn. populace v oblastech 1 a 2 se vyvíjejí nezávisle na sobě. Příslušnou matici $S = S_1$ ilustrovanou na Obrázku 3(a) máme ve tvaru:

$$S_1 = \begin{pmatrix} 0 & b_1 & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & b_2 \\ 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}, \quad (10)$$

kde parametry $b_1 > 0$, $b_2 > 0$ určují průměrný počet narozených dětí na jednu matku, $p_1 > 0$, $p_2 > 0$ pak pravděpodobnost přežití potomků do dospělosti.

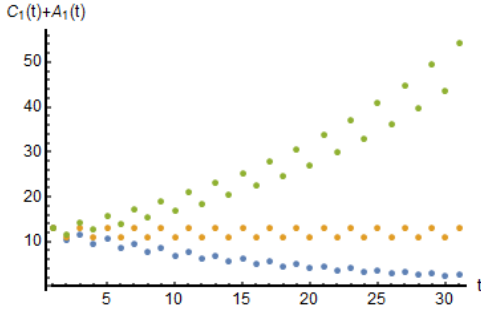
Poznámka 1. Parametry b_1, b_2, p_1, p_2 uvažujeme nenulové, protože v případě nulového parametru by se jednalo o triviální situaci, kdy by populace v jedné nebo v obou z oblastí vymřela.

Jak již bylo zmíněno, abychom zjistili, jak se bude populace vyvíjet, potřebujeme vlastní čísla matice S_1 . Proto si určíme charakteristický polynom:

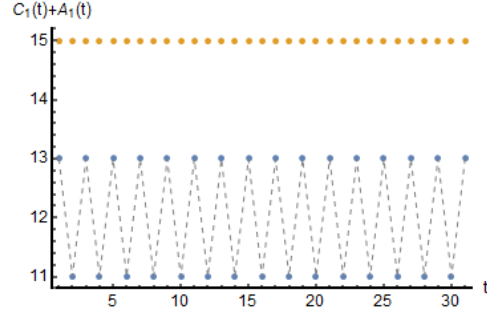
$$\begin{aligned} |S_1 - \lambda I| &= \lambda^4 - \lambda^2 b_1 p_1 - \lambda^2 b_2 p_2 + b_1 p_1 b_2 p_2 \\ &= \lambda^2 (\lambda^2 - b_2 p_2) - b_1 p_1 (\lambda^2 - b_2 p_2) \\ &= (\lambda^2 - b_2 p_2) (\lambda^2 - b_1 p_1), \end{aligned}$$

a vlastní čísla získáme jako kořeny charakteristické rovnice, viz (4),(5),

$$|S_1 - \lambda I| = (\lambda^2 - b_2 p_2) (\lambda^2 - b_1 p_1) = 0.$$



Obrázek 1: Vývoj populace v oblasti 1 v modelu bez difúze při zvolené hodnotě $b_1 = 2$ v závislosti na hodnotě p_1 . Hodnoty p_1 jsou 0,3 (modře), 0,5 (oranžově) a 0,7 (zeleně).



Obrázek 2: Vývoj populace v oblasti 1 v modelu bez difúze pro $|\lambda_{1,2}| = 1$ s vlastními vektory $V_1 = (2, 1)$, $V_2 = (-2, 1)$ pro $X(0) = (10, 3)$ (modře) a $X(0) = (10, 5)$ (oranžově).

Vlastní čísla matice S_1 jsou tedy

$$\lambda_{1,2} = \pm \sqrt{b_1 p_1}, \quad \lambda_{3,4} = \pm \sqrt{b_2 p_2}.$$

V tomto případě $\lambda_{1,2}$ vypovídá o chování v první oblasti a $\lambda_{3,4}$ o druhé. Pro ilustraci vyhodnotíme pouze první oblast.

K vymření populace dojde, pokud bude platit $|\lambda_{1,2}| < 1$. Pro pevně zvolené b_1 pak bude platit $p_1 < \frac{1}{b_1}$ a počátek bude asymptoticky stabilní. Z tohoto pohledu pro $|\lambda_{1,2}| = 1$ bude počátek neasymptoticky stabilní a pro $|\lambda_{1,2}| > 1$ nestabilní, viz Obrázek 1.

Speciálně pro $|\lambda_{1,2}| = 1$ lze určit stacionární stavy, a to jako násobek vlastního vektoru příslušejícího kladnému vlastnímu číslu. Pokud bude počáteční stav k -násobkem tohoto vlastního vektoru, $k \in \mathbb{N}$, populace v tomto počátečním stavu setrvá. V případě jiného počátečního stavu bude systém oscilovat mezi dvěma stavy - $(C_1(0), A_1(0))$ a $(b_1 \cdot A_1(0), p_1 \cdot C_1(0))$, viz Obrázek 2.

Pokud bude $b_1 = 1$ nebo $b_2 = 1$ daná populace vymře vždy, když bude pravděpodobnost přežití menší než 1.

Z výše uvedeného rozboru první oblasti lze vyvodit následující tvrzení pro celý model.

Lemma 2. Počátek je pevný bod modelu $X(t+1) = S_1 \cdot X(t)$, který je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $b_1 p_1 < 1$ a zároveň $b_2 p_2 < 1$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když $b_1 p_1 \leq 1$ a zároveň $b_2 p_2 \leq 1$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když $b_1 p_1 > 1$ nebo $b_2 p_2 > 1$.

Důkaz. O stabilitě počátku rozhodují vlastní čísla, která jsou $\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{b_1p_1}$ a $\lambda_{3,4} = \pm\sqrt{b_2p_2}$.

(i) Počátek bude asymptoticky stabilním řešením tohoto modelu právě tehdy, když budou všechna vlastní čísla v absolutní hodnotě menší než jedna. Vyřešíme si tedy jednoduché nerovnice:

$$\begin{aligned}\sqrt{b_1p_1} &< 1 \\ b_1p_1 &< 1 \\ \sqrt{b_2p_2} &< 1 \\ b_2p_2 &< 1.\end{aligned}$$

(ii), (iii) V těchto případech je důkaz založen na stejném principu. \square

Poznámka 2. Se součiny b_1p_1 , b_2p_2 se budeme setkávat i v následujících modelech. V podstatě je možné chápat je jako průměrný počet potomků ženského pohlaví pro každou narozenou dceru. Pro zjednodušení některých výrazů si je označíme:

$$\begin{aligned}a_1 &:= b_1p_1, \\ a_2 &:= b_2p_2.\end{aligned}\tag{11}$$

3.2 Model s jednostrannou difúzí

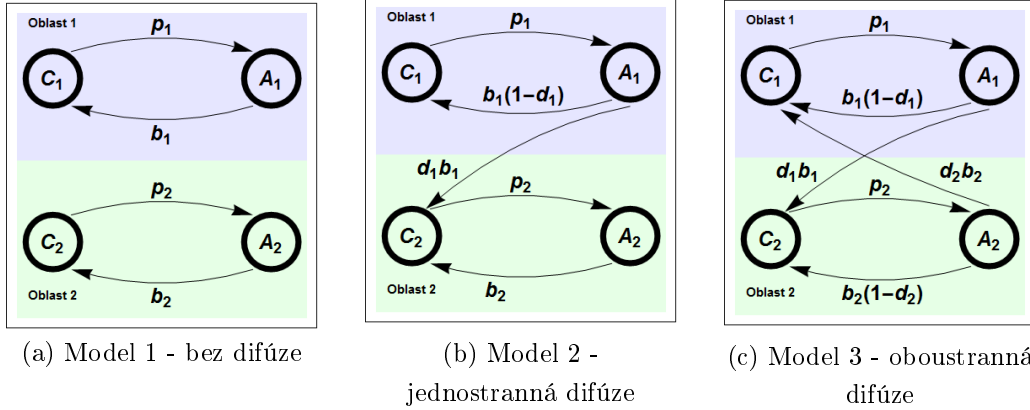
Dále uvažujeme model s jednostrannou difúzí, kterou reprezentuje difúzní parametr $d_1 \in [0, 1]$ udávající, jaká část dospělých emigrovala z oblasti 1 do oblasti 2 ještě před narozením potomků.

Do diferenční rovnice (9) budeme za matici S dosazovat matici S_2 , která je ilustrovaná na Obrázku 3(b),

$$S_2 = \begin{pmatrix} 0 & b_1(1-d_1) & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_1d_1 & 0 & b_2 \\ 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}.\tag{12}$$

Obecný tvar vlastních čísel matice S_2 získáme opět přes charakteristický polynom

$$\begin{aligned}|S_2 - \lambda I| &= \lambda^4 - \lambda^2b_2p_2 + \lambda^2b_1p_1d_1 - \lambda^2b_1p_1 - b_1p_1d_1b_2p_2 + b_1p_1b_2p_2 \\ &= \lambda^4 - \lambda^2a_2 + \lambda^2a_1d_1 - \lambda^2a_1 - a_1a_2d_1 + a_1a_2 \\ &= \lambda^2(\lambda^2 - a_2) - \lambda^2(a_1 - a_1d_1) + a_2(a_1 - a_1d_1) \\ &= \lambda^2(\lambda^2 - a_2) + (a_1 - a_1d_1)(a_2 - \lambda^2) \\ &= (a_2 - \lambda^2)(a_1 - a_1d_1 - \lambda^2),\end{aligned}$$



Obrázek 3: Schématická ilustrace Modelů 1-3.

jako kořeny charakteristické rovnice, viz (4),(5),

$$|S_2 - \lambda I| = (a_2 - \lambda^2)(a_1 - a_1 d_1 - \lambda^2) = 0.$$

Vlastní čísla matice S_2 jsou

$$\lambda_{1,2} = \pm \sqrt{a_1 - a_1 d_1} = \pm \sqrt{b_1 p_1 - b_1 p_1 d_1}, \quad \lambda_{3,4} = \pm \sqrt{a_2} = \pm \sqrt{b_2 p_2}. \quad (13)$$

Z modelu (9) s maticí (10) již víme, jak se systém chová bez difúzního parametru d_1 , a když se podíváme na tvar vlastních čísel, vidíme, že parametr d_1 ovlivňuje pouze vlastní čísla $\lambda_{1,2}$, proto si zde zvolíme pevné a_1 a prozkoumáme závislost vlastních čísel $\lambda_{1,2}$ na tomto parametru.

Lemma 3. Mějme model $X(t+1) = S_2 \cdot X(t)$. Pro každé $a_1 > 0$ existuje $d_1^* \in [0, 1)$ tak, že počátek je pevný bod tohoto modelu, který je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $a_2 < 1$ a zároveň $d_1 > d_1^*$.
- (ii) stabilní právě tehdy, když $a_2 \leq 1$ a zároveň $d_1 \geq d_1^*$.
- (iii) nestabilní právě tehdy, když platí buď
 - $a_2 > 1$, nebo
 - $d_1 < d_1^*$ a zároveň $a_1 > 1$.

Důkaz. (i) Pro zvolené $a_2 < 1$ jsou vlastní čísla $\lambda_{3,4} < 1$, viz (13). Čili počátek bude asymptoticky stabilní, pokud $|\lambda_{1,2}| < 1$. Rozlišme dvě možnosti.

1. Pokud $a_1 < 1$, pak bude také $a_1 - a_1 d_1 < 1$ pro všechna $d_1 \in [0, 1]$. Z toho plyne, že vlastní čísla $\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{a_1 - a_1 d_1}$ vždy náležejí intervalu $(-1, 1)$, a že hraniční hodnotu stačí volit $d_1^* = 0$.
2. V opačném případě, tedy $a_1 \geq 1$, si d_1 vyjádříme z nerovnice

$$\begin{aligned}\sqrt{a_1 - a_1 d_1} &< 1 \\ a_1 d_1 &> a_1 - 1 \\ d_1 &> \frac{a_1 - 1}{a_1},\end{aligned}$$

$$\text{z toho vyplývá } d_1^* = \frac{a_1 - 1}{a_1} = 1 - \frac{1}{a_1}.$$

- (ii) V případě, že nepožadujeme asymptotickou stabilitu, ale pouze stabilitu nahradíme ve výrazech v důkazu (i) ostrou nerovnost neostrou nerovností.
- (iii) Aby nastala nestabilita počátku, požadujeme alespoň jedno vlastní číslo v absolutní hodnotě větší než 1. Vyřešíme si následující nerovnice:

$$\begin{aligned}\sqrt{a_2} &> 1 \\ a_2 &> 1,\end{aligned}$$

pro $a_1 > 1$

$$\begin{aligned}\sqrt{a_1 - a_1 d_1} &> 1 \\ a_1 d_1 &< a_1 - 1 \\ d_1 &< \frac{a_1 - 1}{a_1} = d_1^*.\end{aligned}$$

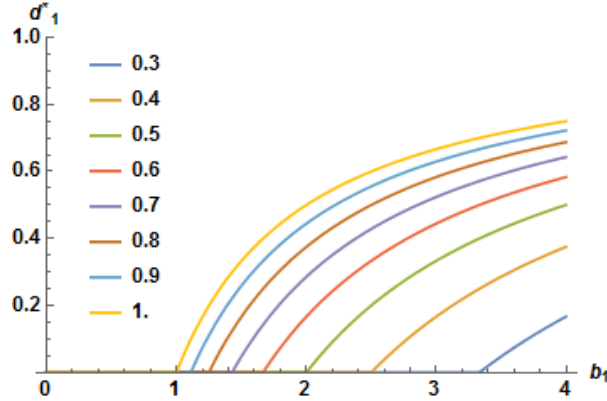
Z toho vyplývá, že počátek bude nestabilní právě tehdy, když $a_2 > 1$, nebo když $a_1 > 1$ a $d_1 < d_1^*$. \square

Poznámka 3. Z důkazu lze odvodit předpis pro d_1^* :

$$d_1^* = \begin{cases} 0 & a_1 = b_1 p_1 < 1, \\ 1 - \frac{1}{a_1} = 1 - \frac{1}{b_1 p_1} & a_1 = b_1 p_1 \geq 1, \end{cases} \quad (14)$$

který je ilustrován na Obrázku 4.

Z Lematu 3 je patrné, že pokud by populace v oblasti 2 směřovala k vymření, $a_2 < 1$, a populace v oblasti 1 prosperovala, $a_1 > 1$, tak při povolení migrace $d_1 < d_1^*$ přežijí populace v obou oblastech. Ale pokud by jich odcházelo více než d_1^* , druh by vymřel.



Obrázek 4: Závislost d_1^* na b_1 , barevně jsou odlišeny křivky pro různé hodnoty p_1 .

3.3 Model s oboustrannou difúzí

Nakonec umožníme migraci i z druhé oblasti do první, tu bude reprezentovat difúzní parametr $d_2 \in [0, 1]$. Dosazovaná matice S_3 bude nyní ve tvaru:

$$S_3 = \begin{pmatrix} 0 & b_1(1-d_1) & 0 & b_2d_2 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_1d_1 & 0 & b_2(1-d_2) \\ 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}. \quad (15)$$

Grafická ilustrace matice S_3 je na Obrázku 3(c).

I zde získáme vlastní čísla pomocí vztahů (4) a (5). Charakteristický polynom dostaneme ve složitějším tvaru

$$\begin{aligned} |S_3 - \lambda I| &= \lambda^4 + \lambda^2 b_2 p_2 d_2 - \lambda^2 b_2 p_2 + \lambda^2 b_1 p_1 d_1 - \lambda^2 b_1 p_1 - b_1 p_1 b_2 p_2 d_2 - b_1 p_1 d_1 b_2 p_2 + b_1 p_1 b_2 p_2 \\ &= \lambda^4 + \lambda^2 a_2 d_2 - \lambda^2 a_2 + \lambda^2 a_1 d_1 - \lambda^2 a_1 - a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2 \\ &= \lambda^4 + \lambda^2 (a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) - a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2 \end{aligned}$$

Zvolíme-li si substituci $\mu = \lambda^2$, dostáváme

$$|S_3 - \lambda I| = \mu^2 + \mu(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) - a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2.$$

Kořeny charakteristické rovnice následně jsou

$$\mu_{1,2} = \frac{-(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) \pm \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2}.$$

Vlastní čísla matice S_3 dostaneme ze substitučního vztahu $\mu = \lambda^2$ jako

$$\lambda = \pm\sqrt{\mu}.$$

$$\begin{aligned}\lambda_{1,2} &= \pm\sqrt{\mu_1} \\ &= \pm\sqrt{\frac{-(a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1) + \sqrt{(a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2)}}{2}}\end{aligned}\tag{16}$$

$$\begin{aligned}\lambda_{3,4} &= \pm\sqrt{\mu_2} \\ &= \pm\sqrt{\frac{-(a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1) - \sqrt{(a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2)}}{2}}.\end{aligned}\tag{17}$$

Vzhledem ke složitému tvaru vlastních čísel si zavedeme substituce:

$$\begin{aligned}\beta &= a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1, \\ D &= (a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2).\end{aligned}\tag{18}$$

Vlastní čísla (16), (17) si přepíšeme do tvaru

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{\frac{-\beta + \sqrt{D}}{2}},\tag{19}$$

$$\lambda_{3,4} = \pm\sqrt{\frac{-\beta - \sqrt{D}}{2}}.\tag{20}$$

Lemma 4. Pro libovolné parametry a_1, a_2, d_1, d_2 platí $\beta \leq 0$ a $D \geq 0$.

Důkaz. Výraz $\beta = a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1$ lze vytknutím upravit do tvaru

$$\beta = a_2(d_2 - 1) + a_1(d_1 - 1).$$

Protože d_1 i d_2 jsou z intervalu $[0, 1]$ a parametry a_1, a_2 jsou kladné, je zřejmé, že $\beta \leq 0$.

Ještě upravíme výraz D :

$$\begin{aligned}D &= (a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2) \\ &= a_1^2 - 2a_1a_2 + a_2^2 - 2a_1^2d_1 + 2a_1a_2d_1 + a_1^2d_1^2 + 2a_1a_2d_2 - 2a_2^2d_2 + 2a_1a_2d_1d_2 + a_2^2d_2^2 \\ &= a_1^2(d_1 - 1)^2 + 2a_1a_2(d_1 - 1 + d_2 + d_1d_2) + a_2^2(d_2 - 1)^2\end{aligned}$$

Vidíme podobnost s kvadrátem, tzn. výraz D můžeme omezit zezdola:

$$\begin{aligned}D &= a_1^2(d_1 - 1)^2 + 2a_1a_2(d_1 - 1 + d_2 + d_1d_2) + a_2^2(d_2 - 1)^2 \\ &> a_1^2(d_1 - 1)^2 + 2a_1a_2(d_1 - 1 + d_2 - d_1d_2) + a_2^2(1 - d_2)^2 \\ &= a_1^2(d_1 - 1)^2 + 2a_1a_2((d_1 - 1) - d_2(-1 + d_1)) + a_2^2(1 - d_2)^2 \\ &= (a_1(d_1 - 1) + a_2(1 - d_2))^2 \geq 0.\end{aligned}$$

Z toho plyne, že $D \geq 0$. □

Lemma 5. Pro vlastní čísla (19), (20) vždy platí $|\lambda_{1,2}| \geq |\lambda_{3,4}|$.

Důkaz. Z předchozího Lemmatu víme, že $\beta \leq 0$ a $D \geq 0$. Když se podíváme na tvar absolutních hodnot vlastních čísel, tak $-\beta \geq 0$ a $\sqrt{D} \geq 0$. Z toho je zřejmé, že

$$\frac{-\beta + \sqrt{D}}{2} \geq \frac{-\beta - \sqrt{D}}{2},$$

a z toho plyne, že $|\lambda_{1,2}| \geq |\lambda_{3,4}|$, viz (19), (20). \square

Lemma 6. Mějme model $X(t+1) = S_3 \cdot X(t)$, kde matice S_3 má vlastní čísla (19), (20). Počátek je pevný bod tohoto modelu, který je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $D < (2 + \beta)^2$,
za podmínky $2 + \beta > 0$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když $D \leq (2 + \beta)^2$,
za podmínky $2 + \beta \geq 0$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když $D > (2 + \beta)^2$ nebo $2 + \beta < 0$.

Důkaz. (i) Počátek bude asymptoticky stabilní právě tehdy, když bude platit $|\lambda_{1,2}| < 1$ (viz Lemma 5), tzn.

$$\begin{aligned} \sqrt{\frac{-\beta + \sqrt{D}}{2}} < 1 \\ \sqrt{D} < 2 + \beta, \end{aligned} \tag{21}$$

Aby nerovnice byla splněna, musíme požadovat podmínku $2 + \beta > 0$. Nyní můžeme nerovnici (21) umocnit:

$$D < (2 + \beta)^2.$$

(ii) Zde postupujeme stejně jako u důkazu (i), jen zaměníme ostrou nerovnost za neostrou.

(iii) Počátek bude nestabilní právě tehdy, když $|\lambda_{1,2}| > 1$:

$$\begin{aligned} \sqrt{\frac{-\beta + \sqrt{D}}{2}} > 1 \\ \sqrt{D} > 2 + \beta. \end{aligned}$$

Tato nerovnice je splněna automaticky za podmínky $2 + \beta < 0$. Pokud $2 + \beta \geq 0$, bude počátek nestabilní při platnosti nerovnice

$$D > (2 + \beta)^2.$$

\square

Na základě předchozích Lemmat můžeme vyslovit větu o stabilitě počátku v jazyce parametrů a_i a d_i , $i = 1, 2$, kde dosadíme ze substituce (18).

Věta 3. Mějme model $X(t+1) = S_3 \cdot X(t)$, kde matice S_3 má vlastní čísla (16), (17). Počátek je pevný bod tohoto modelu, který je

(i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když

$$d_2 a_2 (a_1 - 1) < (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1), \quad (22)$$

za podmínky $2 + a_2 d_1 - a_2 + a_1 d_1 - a_1 > 0$,

(ii) stabilní právě tehdy, když

$$d_2 a_2 (a_1 - 1) \leq (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1), \quad (23)$$

za podmínky $2 + a_2 d_1 - a_2 + a_1 d_1 - a_1 \geq 0$,

(iii) nestabilní právě tehdy, když

$$d_2 a_2 (a_1 - 1) > (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1), \quad (24)$$

nebo $2 + a_2 d_1 - a_2 + a_1 d_1 - a_1 < 0$.

Důkaz. (i) Počátek bude asymptoticky stabilní, pokud $|\lambda_{1,2}| < 1$:

$$\sqrt{\frac{-(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) + \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2}} < 1.$$

Umocněním a převedením na pravou stranu získáme

$$\sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)} < 2 - a_1 + a_1 d_1 - a_2 + a_2 d_2,$$

za podmínky, že pravá strana nerovnice je kladná, nerovnici umocníme

$$(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2) < (2 - a_1 + a_1 d_1 - a_2 + a_2 d_2)^2.$$

Roznásobením a upravením této nerovnice se dostáváme k:

$$\begin{aligned} 2a_1 a_2 d_2 + 2a_1 a_2 d_1 - 2a_1 a_2 &< 4 - 4a_2 + 4a_2 d_2 - 4a_1 + 2a_1 a_2 + 4a_1 d_1 - 2a_1 a_2 d_1 - 2a_1 a_2 d_2 \\ 4a_1 a_2 d_2 + 4a_1 a_2 d_1 &< 4 - 4a_2 + 4a_2 d_2 - 4a_1 + 4a_1 a_2 + 4a_1 d_1 \\ a_1 a_2 d_2 - a_2 d_2 &< 1 - a_2 - a_1 + a_1 a_2 + a_1 d_1 - a_1 a_2 d_1 \\ d_2(a_1 a_2 - a_2) &< (1 - a_2) - a_1(1 - a_2) + a_1 d_1(1 - a_2) \\ d_2 a_2 (a_1 - 1) &< (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1). \end{aligned}$$

(ii) V tomto případě řešíme, kdy $|\lambda_{1,2}| \leq 1$. Je zjevné, že budeme postupovat stejně jako v (i), jenom zaměníme ostrou nerovnost za neostrou.

(iii) Naopak počátek bude nestabilní, pokud $|\lambda_{1,2}| > 1$:

$$\sqrt{\frac{-(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) + \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2}} > 1.$$

Umocněním a převedením na pravou stranu získáme

$$\begin{aligned} \sqrt{(a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2)} &> 2 - a_1 + a_1d_1 - a_2 + a_2d_2 \\ (a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1a_2d_2 - a_1a_2d_1 + a_1a_2) &> (2 - a_1 + a_1d_1 - a_2 + a_2d_2)^2, \end{aligned} \quad (25)$$

roznásobením a upravením této nerovnice se dostáváme k:

$$\begin{aligned} 2a_1a_2d_2 + 2a_1a_2d_1 - 2a_1a_2 &> 4 - 4a_2 + 4a_2d_2 - 4a_1 + 2a_1a_2 + 4a_1d_1 - 2a_1a_2d_1 - 2a_1a_2d_2 \\ 4a_1a_2d_2 + 4a_1a_2d_1 &> 4 - 4a_2 + 4a_2d_2 - 4a_1 + 4a_1a_2 + 4a_1d_1 \\ a_1a_2d_2 - a_2d_2 &> 1 - a_2 - a_1 + a_1a_2 + a_1d_1 - a_1a_2d_1 \\ d_2(a_1a_2 - a_2) &> (1 - a_2) - a_1(1 - a_2) + a_1d_1(1 - a_2) \\ d_2a_2(a_1 - 1) &> (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1d_1). \end{aligned}$$

Pokud by se stalo, že $2 + a_2d_2 - a_2 + a_1d_1 - a_1 < 0$, bude nerovnice (25) splněna automaticky. \square

V následujícím poznámkách budeme ohledně stability počátku rozlišovat kombinace parametrů a_1 a a_2 , viz (11), v závislosti na tom, jestli jejich hodnoty jsou větší či menší než jedna. Uvědomme si, že tato závislost úzce a přirozeně souvisí se stabilitou počátku pro model bez difúze, viz Lemma 2.

Poznámka 4. (Asymptotická stabilita) Jsme schopni omezit jednotlivé parametry tak, aby nerovnice (22) platila. Zavedeme si zde hraniční hodnotu pro d_2 , stejně jako ji máme v předchozím modelu pro d_1 . Co se týče parametru d_1 , tak z modelu s jednostrannou difúzí víme, že počátek bude asymptoticky stabilní, pokud $a_1 > 0$ a $d_1 > d_1^*$ s tím, že pro $0 < a < 1$ je $d_1^* = 0$. Zvolíme-li kombinaci parametrů tak, že $a_1 > 0$ a $a_2 < 1$, kde $d_1 > d_1^*$, tak v nerovnici (22) bude výraz $(1 - a_2) > 0$ a $(1 - a_1 + a_1d_1) > 0$. Pro výraz $a_2(a_1 - 1)$ rozlišíme tři případy:

1. Pro $a_1 < 1$ bude $a_2(a_1 - 1) < 0$ a pro d_2 bude platit

$$d_2 > \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1d_1)}{a_2(a_1 - 1)}.$$

Zlomek je záporný a $d_2 \in [0, 1]$, tudíž nerovnice (22) je splněna pro libovolné d_2 .

2. Obdobně pro $a_1 = 1$ dostáváme

$$\begin{aligned} d_2 \cdot 0 &< (1 - a_2)d_1 \\ 0 &< (1 - a_2)d_1. \end{aligned}$$

Nerovnost (22) je tedy splněna pro libovolné d_1, d_2 .

3. Pokud ale $a_1 > 1$, bude výraz $a_2(a_1 - 1) > 0$ a pro d_2 bude platit

$$d_2 < \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)}.$$

Z toho vyplývá, že $d_2^* = \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)}$.

Souhrně můžeme říct, že pro kombinaci parametrů $a_1 > 0$ a $a_2 < 1$ bude nerovnice (22) splněna pro $a_1 > 0$, $a_2 < 1$, $d_1 > d_1^*$ a $d_2 < d_2^*$. Hraniční hodnotu d_2^* volíme pro první dva případy rovnu jedné.

Asymptotické stability počátku lze také dosáhnout pro kombinaci parametrů $a_1 < 1$ a $a_2 \geq 1$. Pro výrazy z nerovnice (22) dostaneme, že $(1 - a_2) \leq 0$, $a_2(a_1 - 1) < 0$ a $(1 - a_1 + a_1 d_1) > 0$, protože $d_1 > d_1^* = 0$. Pro d_2 bude platit

$$d_2 > \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)}.$$

Zlomek je nyní nezáporný, tzn. hraniční hodnotu volíme

$$d_2^* = \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)}.$$

Nerovnice (22) bude splněna i pro $a_1 < 1$, $a_2 \geq 1$, $d_1 > d_1^*$ a $d_2 > d_2^*$.

Poznámka 5. (Stabilita) Z Věty 3 víme, že počátek bude stabilní právě tehdy, když bude splněna nerovnice (23). Vzhledem k předchozí poznámce se v dané nerovnici změnila ostrá nerovnost na neostrou. Pro kombinace parametrů povolíme některé hodnoty navíc.

Pro variantu $a_1 > 0$ a $a_2 < 1$ bude nerovnice (24) splněna pro $a_1 > 0$, $a_2 < 1$, $d_1 \geq d_1^*$ a $d_2 \leq d_2^*$.

Pro druhou variantu $a_1 < 1$ a $a_2 \geq 1$ bude daná nerovnice splněna pro $a_1 < 1$, $a_2 \geq 1$, $d_1 > d_1^*$ a $d_2 \geq d_2^*$.

Pokud by nastalo, že $a_1 = 1$ a zároveň $a_2 = 1$, bude nerovnice (23) vypadat následovně

$$d_2 \cdot 0 \leq 0 \cdot d_1.$$

Z toho plyne, že tato nerovnice bude splněna pro libovolné d_1, d_2 .

Poznámka 6. (Nestabilita) Naopak počátek bude nestabilní právě tehdy, když bude splněna nerovnice (24). Zde nemá smysl uvažovat oba parametry a zároveň menší než jedna, protože pro tuto kombinaci je počátek vždy stabilní. Vezmeme tedy kombinaci $a_1 > 1$ a $a_2 < 1$, pro kterou bude pro výrazy

z nerovnice (24) platit, že $a_2(a_1 - 1) > 0$ a $(1 - a_2) > 0$. Pro d_2 z toho vyplývá, že

$$d_2 > \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)} = d_2^*.$$

Parametr d_1 volíme tak, aby $\frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)} < 1$. Oblast nestability pro tuto kombinaci vidíme na Obrázku 5, kde je vyznačena modrou a zelenou barvou. Pro správně zvolené d_1 je nerovnice (24) splněna pro $a_1 > 1$, $a_2 < 1$ a $d_2 > d_2^*$.

Pro kombinaci $a_1 < 1$ a $a_2 > 1$, bude $a_2(a_1 - 1) < 0$ a $(1 - a_2) < 0$, d_1 volíme větší než $d_1^* = 0$. Výraz $(1 - a_1 + a_1 d_1)$ je kladný. Pro d_2 bude platit

$$d_2 < \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)} = d_2^*.$$

Nerovnice (24) bude též splněna pro $a_1 < 1$, $a_2 > 1$, $d_1 > d_1^*$ a $d_2 < d_2^*$.

Zbývají kombinace $a_1 \geq 1$, $a_2 > 1$ a $a_1 > 1$, $a_2 \geq 1$, pro které bude počátek nestabilní pro libovolné parametry d_1 , d_2 . Protože pro vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ vždy platí $|\lambda_{1,2}| > 1$, tzn. je splněna nerovnice (24), kde pro $a_1 \geq 1$, $a_2 > 1$ bude $a_2(a_1 - 1) \geq 0$ a $(1 - a_2) < 0$, výraz $(1 - a_1 + a_1 d_1)$ bude kladný pro $d_1 > d_1^*$ a záporný pro $d_1 < d_1^*$. Z toho plyne, že pro $d_1 > d_1^*$ bude zlomek záporný a $|\lambda_{1,2}| > 1$ pro jakékoliv d_2 . Pro $d_1 \leq d_1^*$ bude $|\lambda_{1,2}| > 1$ pro $d_2 > d_2^*$. Pokud $a_1 = 1$ bude nerovnice (24) splněna pro libovolné d_1 , d_2 .

V případě, že $a_1 > 1$ a $a_2 \geq 1$ bude $a_2(a_1 - 1) > 0$, $(1 - a_2) \leq 0$ a $(1 - a_1 + a_1 d_1) > 0$ pro $d_1 > d_1^*$ a $(1 - a_1 + a_1 d_1) < 0$ pro $d_1 < d_1^*$. Z toho plyne, že pro $d_1 > d_1^*$ bude zlomek nekladný a $|\lambda_{1,2}| > 1$ pro jakékoliv d_2 . Pro $d_1 \leq d_1^*$ bude $|\lambda_{1,2}| > 1$ pro $d_2 > d_2^*$.

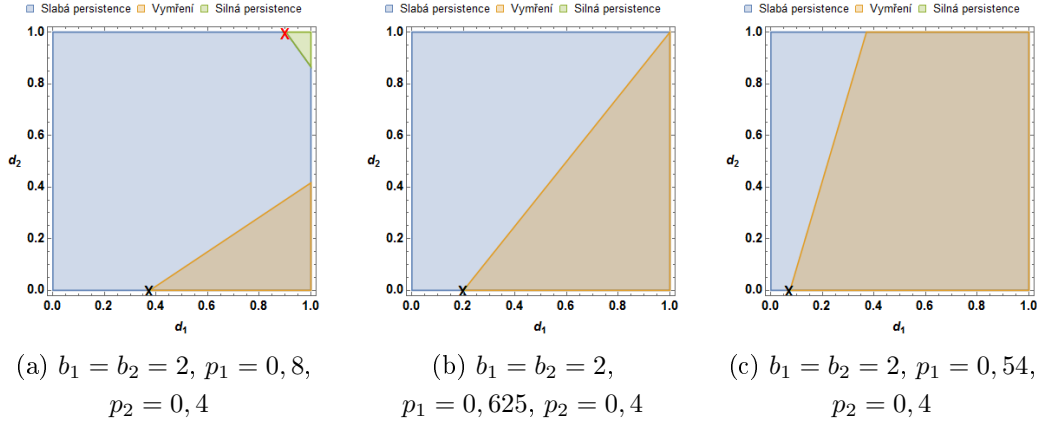
Zbývá ukázat, že $|\lambda_{1,2}| > 1$ i v případě, že $d_1 < d_1^*$ a $d_2 < d_2^*$. Když se podíváme na $|\lambda_{1,2}|$

$$\sqrt{\frac{a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 + \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2}},$$

tak $\sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}$ je kladné číslo, viz Lemma 4, a pro $a_1 > 1$, $a_2 > 1$ a dostatečně malé d_1, d_2 bude $a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 > 2$. Čili čitatel bude větší než dva, a celý zlomek pod odmocninou bude větší než jedna, a stejně tak odmocnina z něj. Z toho plyne, že i pro $d_1 < d_1^*$ a $d_2 < d_2^*$ platí $|\lambda_{1,2}| > 1$.

Poznámka 7. Z předchozích poznámek můžeme odvodit obecný předpis pro d_2^* :

$$d_2^* = \begin{cases} 1 & a_1 \leq 1, \\ \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)} & a_1 > 1, \end{cases} \quad (26)$$



Obrázek 5: Rozdělení parametrické oblasti (d_1, d_2) podle stability počátku pro $a_2 < 1$, $a_1 > 1$. Černý křížek naznačuje hodnotu d_1^* , červený křížek pak hodnotu d_{1k}^* .

$$d_2^* = \begin{cases} 1 & b_1 p_1 \leq 1, \\ \frac{(1 - b_2 p_2)(1 - b_1 p_1 + b_1 p_1 d_1)}{b_2 p_2 (b_1 p_1 - 1)} & b_1 p_1 > 1. \end{cases}$$

Pokud budeme uvažovat závislost d_2^* na d_1 , dostaneme d_2^* jako přímku:

$$d_2^* = \begin{cases} 1 & a_1 \leq 1, \\ d_1 \frac{a_1 - a_1 a_2}{a_2 (a_1 - 1)} + \frac{a_2 - 1}{a_2} & a_1 > 1, \end{cases} \quad (27)$$

$$d_2^* = \begin{cases} 1 & b_1 p_1 \leq 1, \\ d_1 \frac{b_1 p_1 - b_1 p_1 b_2 p_2}{b_2 p_2 (b_1 p_1 - 1)} + \frac{b_2 p_2 - 1}{b_2 p_2} & b_1 p_1 > 1. \end{cases}$$

Ze závěrů Poznámek 4 - 6 vidíme jaké kombinace parametrů a_i , d_i , $i = 1, 2$, vypovídají o přežití, respektive vymření daného druhu. Například pokud by se dařilo populacím v obou oblastech, mohou libovolně migrovat a druh vždy přežije. Zajímavěji, umožnění difúze mezi oblastmi zajistí přežití, respektive vymření populace i v konfiguracích, kde je tomu bez migrace naopak.

V rovině (d_1, d_2) si ohraničíme čtvercovou oblast, danou body $[0, 0]$ a $[1, 1]$, kterou nazveme „parametrická oblast (d_1, d_2) “. Tuto oblast můžeme rozdělit přímkou d_2^* na oblast asymptotické stability počátku, neboli vymření populace, a na oblast nestability. Hraniční přímka d_2^* reprezentuje body neasymptotické stability. Pro kombinaci parametrů $a_1 > 0$, $a_2 < 1$ je oblast vymření znázorněna oranžovou barvou na Obrázku 5, totéž vidíme na Obrázku 6 pro kombinaci $a_1 < 1$, $a_2 > 1$.

Oblast nestability můžeme ještě rozdělit na oblast slabé persistence, kde $|\lambda_{3,4}| < 1$ a $|\lambda_{1,2}| > 1$, a oblast silné persistence, kde platí $|\lambda_i| > 1$,

$i = 1, 2, 3, 4$. Slabá persistence může znamenat, že přežijí jedinci jen z jedné oblasti, ale obývat budou obě. Silná persistence vypovídá o přežití jedinců obou populací. Oblast silné persistence je na Obrázcích 5, 6 znázorněna zelenou barvou. Všimněme si, že v obou případech kombinace parametrů a_1, a_2 , zelená oblast zmizí, když se bod $[1, 1]$ stane prvkem (oranžové) oblasti vyměření. Pokud bod $[1, 1]$ dosadíme do výrazu (26),

$$\begin{aligned}\frac{1 - a_2}{a_2(a_1 - 1)} &= 1 \\ 1 - a_2 &= a_1 a_2 - a_2 \\ a_1 a_2 &= 1 \\ b_1 p_1 b_2 p_2 &= 1,\end{aligned}$$

dostaneme, že se tak stane v případě, kdy $a_1 a_2 = 1$. Z toho plyne, že pokud bude $a_1 a_2 > 1$, budou se v parametrické oblasti (d_1, d_2) nacházet tři oblasti, oblast vyměření, oblast slabé persistence a oblast silné persistence, viz Obrázek 5 a) a Obrázek 6 a). V opačném případě, tedy $a_1 a_2 \leq 1$, budou přítomny pouze dvě oblasti, oblast vyměření a slabé persistence, viz Obrázek 5 b),c) a Obrázek 6 b),c).

Uvažujme ještě kombinaci parametrů a_1, a_2 tak, že $a_1 > 1, a_2 > 1$. Jak již bylo řečeno, stability počátku v tomto případě nelze dosáhnout. Ale můžeme zjistit, jak vypadají oblasti silné a slabé persistence v parametrické oblasti (d_1, d_2) . Z Poznámky 6 víme, že $|\lambda_{1,2}|$ je pro tuto kombinaci parametrů vždy větší než jedna. Abychom mohli ohraničit oblast silné persistence, stačí nám vyřešit nerovnici $|\lambda_{3,4}| > 1$:

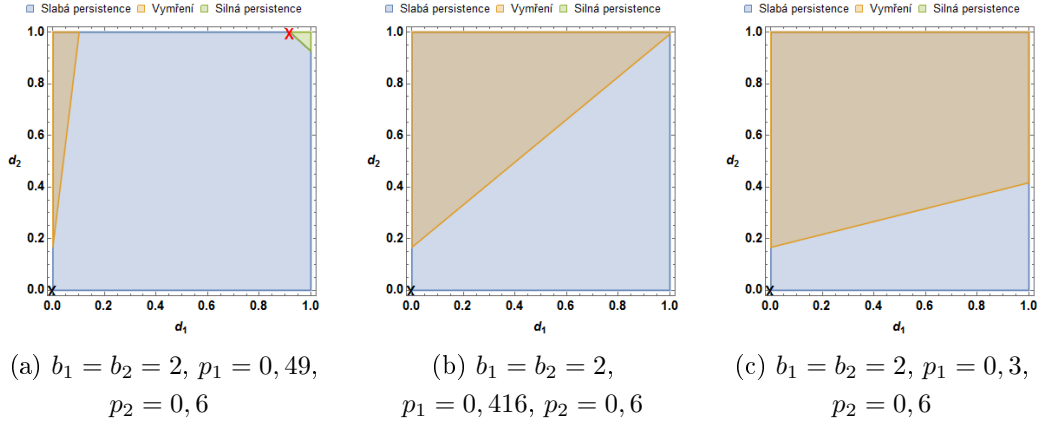
$$\sqrt{\frac{-(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) - \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2}} > 1.$$

Umocněním a převedením na pravou stranu získáme

$$\begin{aligned}-\sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)} &> 2 - a_1 + a_1 d_1 - a_2 + a_2 d_2 \\ \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)} &< a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 - 2 \\ (a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2) &< (a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 - 2)^2,\end{aligned}$$

roznásobením a upravením této nerovnice se dostáváme k:

$$\begin{aligned}2a_1 a_2 d_2 + 2a_1 a_2 d_1 - 2a_1 a_2 &< 4 - 4a_2 + 4a_2 d_2 - 4a_1 + 2a_1 a_2 + 4a_1 d_1 - 2a_1 a_2 d_1 - 2a_1 a_2 d_2 \\ 4a_1 a_2 d_2 + 4a_1 a_2 d_1 &< 4 - 4a_2 + 4a_2 d_2 - 4a_1 + 4a_1 a_2 + 4a_1 d_1 \\ a_1 a_2 d_2 - a_2 d_2 &< 1 - a_2 - a_1 + a_1 a_2 + a_1 d_1 - a_1 a_2 d_1 \\ d_2(a_1 a_2 - a_2) &< (1 - a_2) - a_1(1 - a_2) + a_1 d_1(1 - a_2) \\ d_2 a_2(a_1 - 1) &< (1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1) \\ d_2 &< \frac{(1 - a_2)(1 - a_1 + a_1 d_1)}{a_2(a_1 - 1)} = d_2^*,\end{aligned}$$



Obrázek 6: Rozdělení parametrické oblasti (d_1, d_2) podle stability počátku pro $a_2 > 1$, $a_1 < 1$. Černý křížek naznačuje hodnotu d_{1k}^* , červený křížek pak hodnotu d_{1*}^* .

kde $a_2(a_1 - 1) > 0$, $(1 - a_2) < 0$ a $(1 - a_1 + a_1 d_1) > 0$ pro $d_1 > \frac{a_1 - 1}{a_1} = d_1^*$ a $(1 - a_1 + a_1 d_1) < 0$ pro $d_1 < d_1^*$. Z toho plyne, že uvažovat $d_1 > d_1^*$ nemá smysl, jelikož by d_2 muselo být záporné. Pro $d_1 < d_1^*$ bude zlomek kladný, tzn. $|\lambda_{3,4}| > 1$ pro $d_1 < d_1^*$ a $d_2 < d_2^*$.

Toto ohraničení platí pro reálná vlastní čísla. V parametrické oblasti (d_1, d_2) existuje ještě jedna oblast, kde platí $|\lambda_i| > 1$, která se objeví v případě, kdy $|\lambda_{3,4}| > 1$ vyjdou komplexní.

Tyto oblasti silné persistence vidíme na Obrázku 7, kde jsou znázorněny zelenou barvou. Mezi nimi je pak oblast slabé persistence. Na stejném principu je ohraničena oblast silné persistence na Obrázcích 5 a 6.

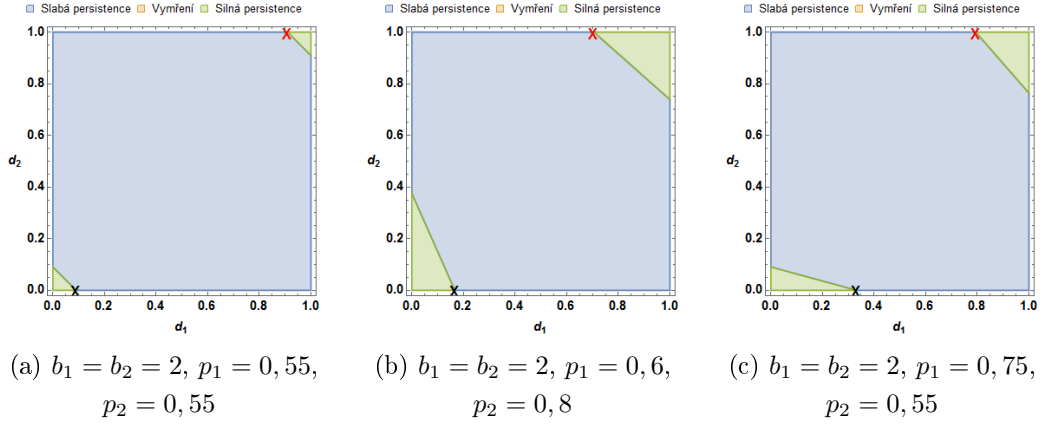
Jistě nás zajímá, čím je ohraničená oblast silné persistence, které dosáhneme pro komplexní vlastní čísla. Vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ budou vždy reálná a platí pro ně, $|\lambda_{1,2}| > 1$ právě tehdy, když $a_1 > 0$, $a_2 < 1$ a $d_2 > d_{2*}^*$, nebo $a_1 < 1$, $a_2 > 1$ a $d_2 < d_{2*}^*$, nebo $a_1 > 1$ a $a_2 > 1$.

Vlastní čísla $\lambda_{3,4}$ mohou být i komplexní. Zde pro každé $a_1 a_2 > 1$, může nastat $|\lambda_{3,4}| > 1$. Najdeme tedy hraniční přímku d_{2k}^* a hraniční hodnotu d_{1k}^* , které nám ohraničí oblast silné persistence.

Lemma 7. Pro každé $a_1 a_2 > 1$ existuje d_{2k}^* a d_{1k}^* tak, že pro každé $d_2 > d_{2k}^*$ a každé $d_1 > d_{1k}^*$ bude platit $|\lambda_i| > 1$, $i = 1, 2, 3, 4$.

Důkaz. Abychom dostali komplexní vlastní čísla $\lambda_{3,4}$ tak, že bude $|\lambda_{3,4}| > 1$, musí platit

$$\frac{-(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1) - \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)}}{2} < -1$$



Obrázek 7: Rozdělení parametrické oblasti (d_1, d_2) podle stability počátku pro $a_2 > 1, a_1 > 1$. Černý křížek naznačuje hodnotu d_{1k}^* , červený křížek pak hodnotu d_{1k}^* .

$$\begin{aligned}
a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 + 2 &< \sqrt{(a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2)} \\
(a_1 - a_1 d_1 + a_2 - a_2 d_2 + 2)^2 &< (a_2 d_2 - a_2 + a_1 d_1 - a_1)^2 - 4(-a_1 a_2 d_2 - a_1 a_2 d_1 + a_1 a_2) \\
4 + 4a_1 + 4a_2 - 4a_1 d_1 - 4a_2 d_2 &< -4a_1 a_2 + 4a_1 a_2 d_1 + 4a_1 a_2 d_2 \\
a_2 d_2 + a_1 a_2 d_2 &> (1 + a_1)(1 + a_2) - d_1(a_1 + a_1 a_2) \\
d_2 &> \frac{1 + a_2}{a_2} - d_1 \frac{a_1(1 + a_2)}{a_2(1 + a_1)}.
\end{aligned}$$

Z toho plyne $d_{2k}^* = \frac{1 + a_2}{a_2} - d_1 \frac{a_1(1 + a_2)}{a_2(1 + a_1)}$.

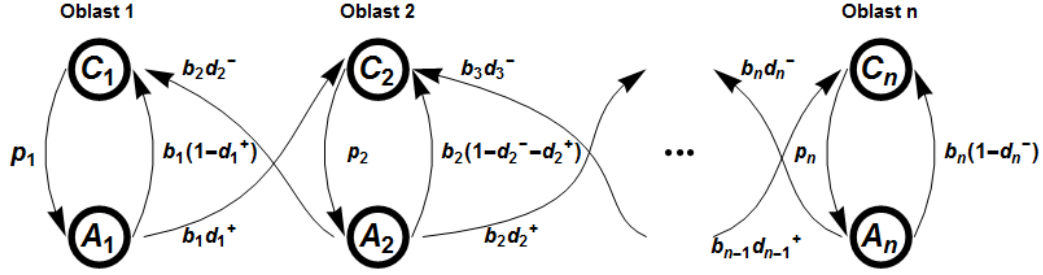
Hodnotu d_{1k}^* získáme tak, že položíme $d_{2k}^* = 1$:

$$\begin{aligned}
\frac{1 + a_2}{a_2} - d_1 \frac{a_1(1 + a_2)}{a_2(1 + a_1)} &= 1 \\
d_1 \frac{a_1(1 + a_2)}{a_2(1 + a_1)} &= \frac{1}{a_2} \\
d_1 &= \frac{1 + a_1}{a_1(1 + a_2)},
\end{aligned}$$

tzn. $d_{1k}^* = \frac{1 + a_1}{a_1(1 + a_2)}$. □

4 Model s difúzí pro n oblastí

Jako další rozšíření budeme uvažovat model pro n oblastí, který je ilustrovaný na Obrázku 8. Dospělí mohou migrovat pouze do sousedních oblastí, opět



Obrázek 8: Schematická ilustrace Modelu se sousedskou difúzí pro n oblastí.

ještě před narozením potomků s tím, že z oblasti n nemohou jít do oblasti 1 a naopak. Zavedeme si nové značení tak, že $C(m, t)$ je počet dětí v m -té oblasti v čase t a $A(m, t)$ je pak počet dospělých v m -té oblasti v čase t , kde $m = 1, 2, \dots, n$ a $t \in \mathbb{N}_0$. Difúzní parametry si označíme d_m^- , který označuje difúzi z oblasti m do oblasti $m-1$, a d_m^+ , difúzi z oblasti m do oblasti $m+1$. Je zřejmé, že $d_1^+ = d_n^- = 0$. Pro zachování nezáporného počtu jedinců v populaci musíme dodat podmínku $d_m^- + d_m^+ \leq 1$.

Sestavíme si diferenční rovnice pro děti a dospělé:

$$\begin{aligned} C(m, t+1) &= (1 - d_m^- - d_m^+) b_m A(m, t) + d_{m-1}^+ b_{m-1} A(m-1, t) + \\ &+ d_{m+1}^- b_{m+1} A(m+1, t), \end{aligned} \quad (28)$$

$$A(m, t+1) = p_m C(m, t). \quad (29)$$

Rovnice (28) - (29) představují jednoduchou soustavu dvou lineárních parciálních diferenčních rovnic. Dosazením (28) do (29) jsme schopni tuto soustavu redukovat na jednu lineární parciální diferenční rovnici:

$$\begin{aligned} A(m, t+1) &= (1 - d_m^- - d_m^+) b_m p_m A(m, t-1) + d_{m-1}^+ b_{m-1} p_{m-1} A(m-1, t-1) + \\ &+ d_{m+1}^- b_{m+1} p_{m+1} A(m+1, t-1). \end{aligned} \quad (30)$$

Součin $b_m p_m$ si pro zjednodušení označíme podobně jako u předchozích modelů, viz (11):

$$a_m := b_m p_m, \quad m = 1, 2, \dots, n. \quad (31)$$

Výraz (30) si přepíšeme do tvaru

$$\begin{aligned} A(m, t+1) &= (1 - d_m^- - d_m^+) a_m A(m, t-1) + d_{m-1}^+ a_{m-1} A(m-1, t-1) + \\ &+ d_{m+1}^- a_{m+1} A(m+1, t-1). \end{aligned} \quad (32)$$

Model budeme řešit z pohledu počtu dospělých v jednotlivých oblastech. Poskládáme si je do vektoru $X(t)$ tak, že $X(t) = (A(1, t), A(2, t), \dots, A(n, t))^T$. Rovnici (30) lze následně napsat vektorově

$$X(t+1) = M \cdot X(t-1), \quad t \in \mathbb{N}_0, X(t) \in \mathbb{R}^n, \quad (33)$$

kde M je tridiagonální prostorová Leslieho matice ve tvaru:

$$M = \begin{pmatrix} (1-d_1^+)a_1 & d_2^- a_2 & 0 & \dots & 0 \\ d_1^+ a_1 & (1-d_2^- - d_2^+)a_2 & d_3^- a_3 & \dots & 0 \\ 0 & d_2^+ a_2 & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & d_n^- a_n \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1}^+ a_{n-1} & (1-d_n^-)a_n \end{pmatrix}. \quad (34)$$

Stejným způsobem lze sestavit matice i pro Leslieho modely se dvěma oblastmi. Místo matice S_1 , viz (10), bychom použili matici

$$M_1 = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix},$$

místo matice S_2 , viz (12) matici

$$M_2 = \begin{pmatrix} (1-d_1)a_1 & 0 \\ d_1 a_1 & a_2 \end{pmatrix}$$

a místo matice S_3 , viz (15) matici

$$M_3 = \begin{pmatrix} (1-d_1)a_1 & d_2 a_2 \\ d_1 a_1 & (1-d_2)a_2 \end{pmatrix}.$$

Všimněme si, že se jedná o výřez z matice M pro n oblastí s příslušnými difúzními parametry. Rozbor těchto modelů pro 2 oblasti se nám pak zjednoduší, protože matice $M_1 - M_3$ mají jen dvě vlastní čísla, navíc u matic M_1 , M_2 leží vlastní čísla přímo na diagonále.

4.1 Pohyb jen jedním směrem

Určit vlastní čísla matice (34) není úplně triviální záležitost. Začneme tedy se speciálními případem, kdy se členové populací mohou přesouvat pouze jedním směrem, buď směrem od první k n -té oblasti, nebo naopak. Pokud se bude jednat o směr od první k n -té oblasti, budeme do rovnice (33) za matici

M dosazovat matici

$$M^+ = \begin{pmatrix} (1 - d_1^+)a_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ d_1^+a_1 & (1 - d_2^+)a_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & d_2^+a_2 & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1}^+a_{n-1} & a_n \end{pmatrix}. \quad (35)$$

Vlastní čísla leží na diagonále, tzn.

$$\lambda_i = \begin{cases} (1 - d_i^+)a_i & i = 1, 2, \dots, n-1, \\ a_n & i = n. \end{cases}$$

Lemma 8. Uvažujme model $X(t+1) = M^+ \cdot X(t-1)$. Pro každé a_i , i různé od n , existuje $d_i^* \in [0, 1)$ tak, že počátek je pevný bod tohoto modelu, který je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $a_n < 1$ a zároveň $d_i^+ > d_i^*$ pro všechna $i = 1, 2, \dots, n-1$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když $a_n \leq 1$ a zároveň $d_i^+ \geq d_i^*$ pro všechna $i = 1, 2, \dots, n-1$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když
 - $a_n > 1$, nebo
 - existuje $i \in \{1, 2, \dots, n-1\}$ tak, že $d_i^+ < d_i^*$ a zároveň $a_i > 1$.

Důkaz. (i) Pro zvolené $a_n < 1$ je i $\lambda_n < 1$. Jelikož jsou ostatní vlastní čísla kladná, vyřešíme nerovnici $\lambda_i < 1$, $i = 1, 2, \dots, n-1$. Rozlišme dvě možnosti

1. Pro $a_i < 1$ je i $\lambda_i = (1 - d_i^+)a_i < 1$. Hraniční hodnotu d_i^* volíme rovnou nule.
2. Pokud ale $a_i \geq 1$, získáme d_i^* vyřešením nerovnice

$$\begin{aligned} \lambda_i &< 1 \\ (1 - d_i^+)a_i &< 1 \\ d_i^+ &> 1 - \frac{1}{a_i}, \end{aligned}$$

z toho vyplývá $d_i^* = 1 - \frac{1}{a_i}$.

- (ii) Důkaz je stejný jako (i), jen zaměníme ostré nerovnosti za neostré.
 (iii) Aby bylo alespoň jedno vlastní číslo větší než jedna, tak buď stačí $a_n > 1$, protože $\lambda_n = a_n$. Nebo pokud $a_n < 1$, pak musí být alespoň jedno $a_i > 1$ a příslušné $d_i^+ < d_i^*$:

$$\begin{aligned}\lambda_i &> 1 \\ (1 - d_i^+)a_i &> 1 \\ d_i^+ &< 1 - \frac{1}{a_i} = d_i^*.\end{aligned}$$

□

Při migraci ve směru z n -té oblasti do první, budeme počítat s maticí M^-

$$M^- = \begin{pmatrix} a_1 & d_2^- a_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & (1 - d_2^-)a_2 & d_3^- a_3 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & d_n^- a_n \\ 0 & 0 & \dots & 0 & (1 - d_n^-)a_n \end{pmatrix}. \quad (36)$$

Ohledně vlastních čísel dojdeme ke stejným závěrům s tím rozdílem, že

$$\lambda_i = \begin{cases} a_1 & i = 1, \\ (1 - d_i^-)a_i & i = 2, 3, \dots, n. \end{cases}$$

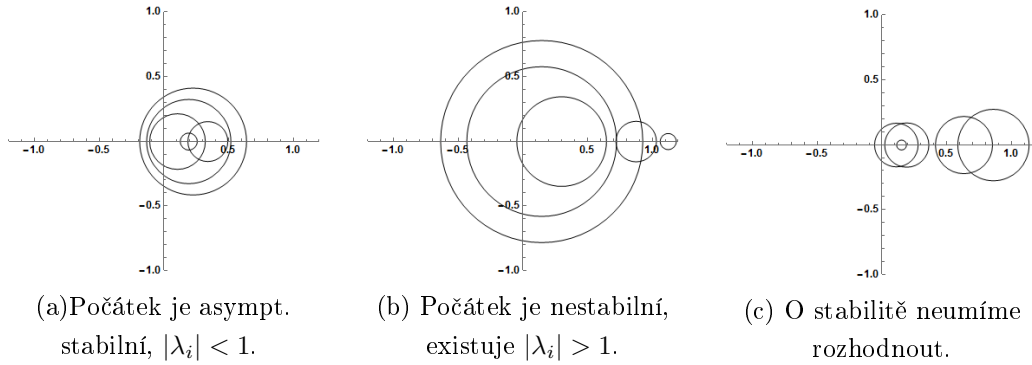
4.2 Odhad vlastních čísel pomocí Geršgorinovy věty

Pro obecnou matici M (34) můžeme pro odhad vlastních čísel použít Geršgorinovu větu, Věta 2. Vlastní čísla tak odhadneme pomocí kružnic K_i v komplexní rovině se středy m_{ii} a poloměry $r_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n |m_{ij}|$, kde m_{ij} jsou prvky

matice M .

Lemma 9. Počátek je pevným bodem modelu (33), kde platí, že pokud

- (i) pro každé i , $i = 1, 2, \dots, n$, je $\sum_j m_{ij} < 1$, pak je počátek asymptoticky stabilní,
 (ii) pro každé i , $i = 1, 2, \dots, n$, je $\sum_j m_{ij} \leq 1$, pak je počátek stabilní,



Obrázek 9: Odhad vlastních čísel modelu (33) pomocí Geschgorinovy věty.

(iii) pro alespoň jedno $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ je $m_{ii} > 1$ a zároveň $r_i < m_{ii} - 1$, pak je počátek nestabilní.

Důkaz. (i) Protože je matice M nezáporná, bude suma $\sum_j m_{ij} < 1$ pro

$m_{ii} < 1$ a $\sum_{j \neq i} m_{ij} < 1 - m_{ii}$, z toho vyplývá, že středy kružnic K_i budou

ležet v intervalu $(0, 1)$ a poloměry r_i jsou menší než $1 - m_{ii}$, tzn. všechny kružnice leží v intervalu $(-1, 1)$, viz Obrázek 9 a). Podle Geršgorinovy věty víme, že $|\lambda_i| < 1$, tudíž počátek je asymptoticky stabilní.

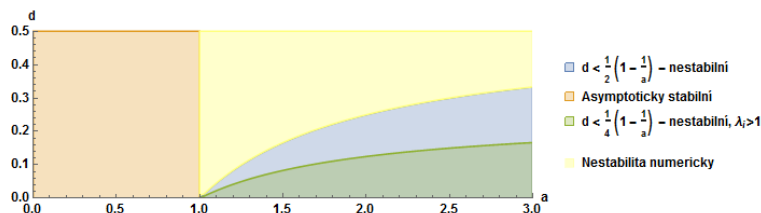
(ii) Nerovnost $\sum_j m_{ij} \leq 1$ bude splněna pro $m_{ii} < 1$ a $\sum_{j \neq i} m_{ij} \leq 1 - m_{ii}$.

Středy kružnic budou pořád ležet v intervalu $(0, 1)$ a jejich poloměry budou $r_i \leq 1 - m_{ii}$. Z toho vyplývá, že všechny kružnice leží v intervalu $(-1, 1]$, což znamená, že $|\lambda_i| \leq 1$ a počátek je stabilní.

(iii) Pokud bude pro alespoň jedno i $m_{ii} > 1$ a $r_i < m_{ii} - 1$, znamená to, že i -tá kružnice bude vně intervalu $[-1, 1]$, viz Obrázek 9 b). Jelikož každá z kružnic odhaduje jedno vlastní číslo, tak z Geršgorinovy věty plyne, že existuje $\lambda_i > 1$, tedy že počátek je nestabilní. \square

Příklad 1. Například pro konstantní parametry a a d , s omezením $d < \frac{1}{2}$, bude matice M ve tvaru

$$M = \begin{pmatrix} (1-d)a & da & 0 & \dots & 0 \\ da & (1-2d)a & da & \dots & 0 \\ 0 & da & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & da \\ 0 & 0 & \dots & da & (1-d)a \end{pmatrix}. \quad (37)$$



Obrázek 10: Oblasti stability počátku pro Příklad 1.

Sečteme-li prvky v řádcích

$$1 \text{ a } n: \quad (1-d)a + da = a - da + da = a,$$

$$2 \text{ až } (n-1): \quad da + (1-2d)a + da = 2da + 1 - 2da = a,$$

součet je vždy a . Z toho plyne, že pokud $a < 1$, bude počátek asymptoticky stabilní, a pokud $a \leq 1$, pak bude stabilní.

Pokud bude alespoň jedna kružnice K_i vně intervalu $[-1, 1]$, pak můžeme s jistotou tvrdit, že počátek je nestabilní. Jelikož v tomto případě máme jen dvě různé kružnice. Stane se tak:

1. pro kružnice $K_1 = K_n$ se středem $(1-d)a$ a poloměrem da , pokud $a > 1$, střed $(1-d)a > 1$ a poloměr $da < (1-d)a - 1$.

$$(1-d)a > 1$$

$$d < 1 - \frac{1}{a}$$

a zároveň

$$da < (1-d)a - 1$$

$$d < \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{a}\right),$$

z toho plyne, že d musí být menší než $\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{a}\right)$.

2. pro kružnice $K_2 = K_3 = \dots = K_{n-1}$ se středem $(1-2d)a$ a poloměrem $2da$, kde zase musí být $a > 1$, $(1-2d)a > 1$ a $2da < (1-2d)a - 1$.

$$(1-2d)a > 1$$

$$d < \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{a}\right)$$

a zároveň

$$2da < (1 - 2d)a - 1$$

$$d < \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{a}\right),$$

zde musí být $d < \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{a}\right)$.

Z toho vidíme, že pro $a > 1$ a $\frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{a}\right) < d < \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{a}\right)$, budou vně intervalu $[-1, 1]$ kružnice K_1 a K_n . Pokud bude $d < \frac{1}{4} \left(1 - \frac{1}{a}\right)$ budou vně všechny kružnice.

Ilustraci oblastí stability v rovině (a, d) vidíme na Obrázku 10. Ve žluté oblasti je počátek též nestabilní, což se nám ale povedlo ukázat pouze numericky.

4.3 Model s difúzí pro n oblastí v kruhu

Dalším speciální případem je model s n oblastmi, kde mohou jedinci migrovat jen do sousedních oblastí a navíc je povolen pohyb mezi první a n -tou oblastí. Matice $M = M_c$ bude nyní cirkulantní matice, což je čtvercová matice, která je dána jedním vektorem, který tvoří v matici první řádek. Každý další řádkový vektor je otočený o prvek doprava. Naše matice je určena vektorem $c = ((1 - d^- - d^+)a, d^-a, 0, 0, \dots, 0, d^+a)$ o velikosti n , kde d^- značí difúzi do předchozí oblasti a d^+ do následující. Matice M_c vpadá následovně:

$$M_c = \begin{pmatrix} (1 - d^- - d^+)a & d^-a & 0 & \dots & d^+a \\ d^+a & (1 - d^- - d^+)a & d^-a & \dots & 0 \\ 0 & d^+a & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & d^-a \\ d^-a & 0 & \dots & d^+a & (1 - d^- - d^+)a \end{pmatrix}. \quad (38)$$

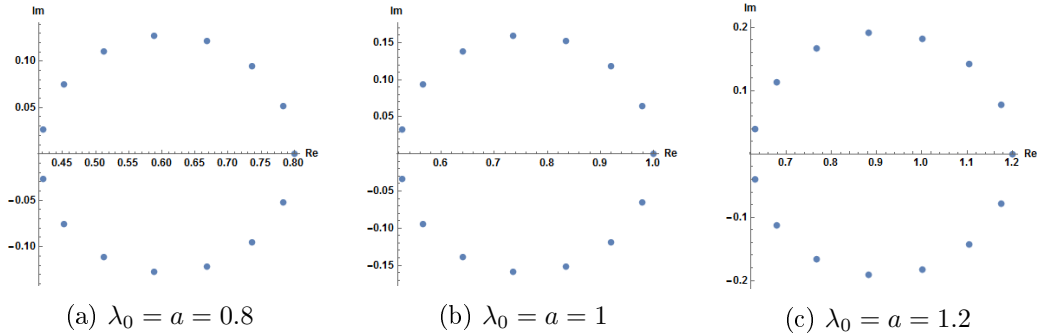
Pro cirkulantní matice je znám obecný tvar vlastních čísel:

$$\lambda_j = c(1) + c(2)\omega_j + c(3)\omega_j^2 + \dots + c(n)\omega_j^{n-1}, \quad j = 0, 1, \dots, n-1, \quad (39)$$

kde $\omega_j = e^{\left(\frac{2\pi ij}{n}\right)}$, i je imaginární jednotka.

Po dosazení našeho vektoru c se dostáváme k

$$\begin{aligned} \lambda_j &= (1 - d^- - d^+)a + d^-a\omega_j + d^+a\omega_j^{n-1} \\ &= (1 - d^- - d^+)a + d^-ae^{\left(\frac{2\pi ij}{n}\right)} + d^+ae^{\left(\frac{2\pi ij}{n}\right)(n-1)} \end{aligned} \quad (40)$$



Obrázek 11: Vlastní čísla cirkulantní matice M_c pro $n = 15$.

V komplexní rovině leží tato vlastní čísla na kružnici s tím, že λ_{max} je vlastní číslo s největší reálnou částí, viz Obrázek 11. A protože je matice M_c nezáporná a nerozložitelná tak podle Perron - Frobeniovy věty, Věta 1, má jedno jednoduché kladné vlastní číslo, které je v absolutní největší ze všech. Z tvaru pro λ_j vidíme, že jediné takové vlastní číslo je λ_0

$$\begin{aligned}
 \lambda_{max} &= \lambda_0 \\
 &= (1 - d^- - d^+)a + d^- a e^{\left(\frac{2\pi i 0}{n}\right)} + d^+ a e^{\left(\frac{2\pi i 0}{n}\right)(n-1)} \\
 &= (1 - d^- - d^+)a + d^- a + d^+ a \\
 &= a
 \end{aligned}$$

Z toho plyne, že není těžké popsat chování tohoto modelu.

Lemma 10. Uvažujme model (33) s maticí $M = M_c$. Počátek je klidovým stavem tohoto modelu, který je

- (i) asymptoticky stabilní právě tehdy, když $a < 1$,
- (ii) stabilní právě tehdy, když $a \leq 1$,
- (iii) nestabilní právě tehdy, když $a > 1$.

Důkaz. (i) Největší vlastní číslo λ_{max} je rovno $\lambda_0 = a$, tzn. λ_0 vypovídá o chování modelu. Je-li $\lambda_0 < 1$ bude počátek asymptoticky stabilním klidovým stavem modelu (33) s maticí M_c .

(ii) Co se týče stability a nestability jedná se o stejnou myšlenku. Počátek je stabilní, pokud $\lambda_0 = a \leq 1$ a nestabilní, když $\lambda_0 = a > 1$. \square

5 Závěr

V bakalářské práci jsme rozšířili standardní Leslieho maticový model o prostorovou strukturu. Sestavili jsme si jednoduchý model pro dvougenerační populaci jednoho druhu na dvou oblastech. První model jsme sestavili za předpokladu, že jedinci obou populací nesmějí opustit svou oblast. Populace se tedy vyvíjejí nezávisle a tento model lze řešit i jako dva obecné Leslieho modely.

Zajímavější už pak byly modely, ve kterých jsme umožnili migraci, buď pouze jednostrannou, nebo oboustrannou. U modelu s jednostrannou migrací jsme zjistili, že povolením pohybu určitého počtu jedinců (ještě před narozením potomků) z prosperující oblasti do oblasti směřující k vyhynutí, lze druh buď zachránit, nebo vyhubit v obou oblastech. V modelu s oboustrannou migrací se nám také podařilo najít hraniční počty migrujících tak, aby jsme věděli, že pro daný počet migrujících druh vymře nebo přežije.

Po analýze modelů na dvou oblastech jsme náš přístup zobecnili pro n oblastí spojených vedle sebe nebo v kruhu. Migraci jsme pro jednoduchost uvažovali pouze do sousedních oblastí. Pro model popisující oblasti spojené vedle sebe jsme dostali tridiagonální matici, která má za jistých okolností hezké vlastnosti. Ale jelikož má naše matice $4n - 2$ různých parametrů, nepovedlo se nám určit obecný tvar vlastních čísel tak, abychom mohli s jistotou tvrdit, jak se bude modelovaný druh vyvíjet. Pro širší odhad vlastních čísel jsme použili Geršgorinovu větu. S její pomocí jsme získali interval, ve kterém leží všechna vlastní čísla dané matice. Pro některé intervaly můžeme s jistotou tvrdit, že populace přežije, respektive vymře, ale existují i intervaly, kde nelze rozhodnout.

Pokud bychom v tomto modelu povolili migraci jen jedním směrem, dostali bychom horní nebo dolní trojúhelníkovou matici, která má vlastní čísla přímo na diagonále. Jejich tvar není nijak složitý, tedy jsme byli schopni popsat chování takto modelované populace.

Pro n oblastí spojených do kruhu jsme mohli určit vlastní čísla cirkulantní matice, ale pouze za cenu toho, že jsme volili konstantní parametry pro všechny oblasti.

Dále by mohlo být řešeno, jak by model vypadal, kdyby jedinci jednotlivých populací mohli migrovat do libovolných oblastí, nebo zda se pro obecné parametry dá ukázat závislost přežití druhu na počtu oblastí.

Všechny modely jsme sestavili za předpokladu, že máme dvougenerační populaci, a že k migraci dospělých jedinců dochází před narozením potomků, čili, že tito jedinci v nové oblasti rodí s porodností z té původní oblasti. Můžeme uvést příklad, jak by vypadala matice pro dvě oblasti s jednostrannou

difúzí, kdyby jedinci, kteří migrovali rodili s porodností z oblasti nové:

$$S'_2 = \begin{pmatrix} 0 & b_1(1-d_1) & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2d_1 & 0 & b_2 \\ 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Také můžeme alternativně uvažovat model vícegenerační, například pro tři generace na dvou oblastech s jednostrannou difúzí by matice S_2 mohla vypadat následovně:

$$\tilde{S}_2 = \begin{pmatrix} 0 & b_1(1-d_1) & b_2 & 0 & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_2(1-d_1) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_1d_1 & 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ 0 & 0 & 0 & p_3 & 0 & 0 \\ 0 & p_2d_1 & 0 & 0 & p_4 & 0 \end{pmatrix},$$

kde mohou migrovat jen jedinci z prostřední generace v první oblasti. Možností, jak tento model modifikovat, je tedy nespočet. Můžeme přidávat generace, měnit počet oblastí nebo povolit migraci všech generací. Reálné využití by pak muselo být úzce spjato se znalostmi o biologickém a ekologickém chování konkrétního druhu a daného prostředí.

Reference

- [1] L. J. S. Allen, *An Introduction to Mathematical Biology*, Pearson/Prentice Hall, Upper Saddle River 2007.
- [2] N. Bacaër, *A Short History of Mathematical Population Dynamics*, Springer Verlag, Londýn 2011.
- [3] H. Caswell, *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*, Second edition, Mass.: Sinauer Associates, Sunderland 2001.
- [4] J. M. Cushing, *An introduction to structured population dynamics*, Society Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia 1998.
- [5] L. Euler, *Introductio in analysin infinitorum*, Tomus primus. Bousquet, Lausanne 1748. Také v: Leonhardi Euleri Opera omnia, Ser. I, Teubner, Leizig 1922. Anglický překlad, Springer, New York 1988.
- [6] M. Fiedler, *Speciální matice a jejich použití v numerické matematice*, SNTL - Nakladatelství technické literatury, Praha 1981.
- [7] F. R. Gantmacher, *The Theory of Matrices*, Chelsea Pub. Co., New York 1964.
- [8] W. G. Kelley, A. C. Peterson, *Difference Equations*, Academic press , San Diego 2001.
- [9] M. Kot, *Elements of mathematical ecology*, Cambridge University Press, Cambridge 2001.
- [10] P. H. Leslie, *On the use of matrices in certain population mathematics*, Biometrika 33(1945), no.3, 183–212.
- [11] T. R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*, 1st edn., J. Johnson, Londýn 1798.
- [12] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, Berlín 1989.
- [13] J. Nash, *Equilibrium points in n-person games*, Proceedings of the National Academy of Sciences 36(1950), no.1, 48–49.
- [14] J. von Neumann, O. Morgenstern, *Theory of Games and Economic Behavior*, Princeton University Press 1944.
- [15] L. E. Sigler *Fibonacci's Liber abaci: a translation into modern English of Leonardo Pisano's Book of calculation*, Springer, New York 2002.
- [16] J. M. Smith, G. R. Price, *The logic of animal conflict*, Nature 246(1973), 15–18.
- [17] P.-F. Verhulst, *Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement* Corresp. Math. Phys. 10(1838), 113–121.