



**MATEMATICKO-FYZIKÁLNÍ
FAKULTA**
Univerzita Karlova

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Kateřina Skybová

Hollingův-Tannerův model

Katedra matematické analýzy

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Tomáš Bárta, PhD.

Studijní program: Matematika

Studijní obor: Obecná matematika

Praha 2021

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval(a) samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů, literatury a dalších odborných zdrojů. Tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V dne

Podpis autora

Chtěla bych poděkovat panu docentu Tomáši Bártovi za vedení mé bakalářské práce, za veškeré rady a podnětné připomínky. Také bych ráda poděkovala kamarádům za pomoc s rozběhnutím šablony. Určitě bych také chtěla poděkovat všem lidem, kteří mě během studia podporovali.

Název práce: Hollingův-Tannerův model

Autor: Kateřina Skybová

Katedra: Katedra matematické analýzy

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Tomáš Bárta, PhD., Katedra matematické analýzy

Abstrakt: Tato práce pojednává o Hollingově-Tannerově modelu, což je jeden z modelů typu dravec-kořist. V první kapitole je formulován Hollingův-Tannerův model, je vysvětlena jeho biologická interpretace a jsou uvedeny způsoby, jakými může být model modifikován. Druhá kapitola uvádí dvě užitečné metody, které se využívají při kvalitativní analýze Hollingova-Tannerova modelu. Třetí kapitola se přímo zaměřuje na kvalitativní analýzu. Kvalitativní analýza je zpracována vzorově na jedné z modifikací systému. Čtvrtá kapitola se výhradně zaměřuje na Hollingův-Tannerův model II. typu a snaží se porovnat jednotlivé jeho modifikace.

Klíčová slova: modely predátor-kořist, Aleeho efekt, stabilita, blow-up

Title: Holling-Tanner model

Author: Kateřina Skybová

Department: Department of Mathematical Analysis

Supervisor: doc. RNDr. Tomáš Bárta, PhD., Department of Mathematical Analysis

Abstract: The thesis deals with Holling-Tanner model which is one of predator-prey models. In the first chapter the Holling-Tanner model is formulated, its biological interpretation is explained and some ways are introduced how to modify the model. The second chapter introduces two useful methods which are used in qualitative analysis of Holling-Tanner model. The third chapter focuses on qualitative analysis directly. The qualitative analysis is processed exemplary on one of the modifications of system. The fourth chapter focuses on the Holling-Tanner model of the second type exclusively and tries to compare its particular modifications.

Keywords: predator-prey models, Allee effect, stability, blow-up

Obsah

1	Úvod	2
2	Vybrané metody pro vyšetření planárního systému ODR	4
2.1	Poincarého zkompaktnění pro systém s polynomiální pravou stranou	4
2.2	Blow-up metoda	5
3	Kvalitativní analýza	8
3.1	Převodní na topologicky ekvivalentní model	8
3.2	Stacionární body	9
3.3	Omezenost řešení	10
3.4	Klasifikace stacionárních bodů	12
3.4.1	Stacionární body na osách	12
3.4.2	Stacionární body mimo osy	13
4	Porovnání výsledků Hollingova-Tannerova modelu II.typu	17
4.1	Obecné vlastnosti řešení	19
4.2	Stacionární body a jejich stabilita	19
4.2.1	Stacionární body na osách	19
4.2.2	Pozitivní stacionární body	20
4.3	Cykly	21
4.4	Stabilita modelu jako celek	22
4.5	Stabilní a nestabilní varieta	22
	Závěr	24
	Seznam použité literatury	25

1. Úvod

Hollingův-Tannerův model je jedním z modelů typu dravec kořist. V této kapitole definujeme Hollingův-Tannerův model [1] a jednotlivé typy modifikací [2], [3], [4].

Definice 1. Necht x, y jsou funkce závislé pouze na čase, náležící do $C^1(\mathbb{R})$ a platí $x > 0$ a $y \geq 0$. Hollingův-Tannerův model definujeme následující dvojicí diferenciálních rovnic:

$$\frac{dx}{dt} = rx\alpha(x) - H(x)y = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - H(x)y \quad (1.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = sy\beta(y) = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right), \quad (1.2)$$

kde $r, s, n, K > 0$.

Jelikož $\alpha(x) = \left(1 - \frac{x}{K}\right)$, říkáme že, x se vyvíjí logisticky (analogicky pro y).

Podle tvaru funkce $H(x)$ rozdělujeme Hollingův-Tannerův model na typ I jestliže $H(x) = qx$, typ II jestliže $H(x) = qx/(x + a)$, typ III jestliže $H(x) = qx^2/(x^2 + a^2)$ [5], kde $a, q > 0$ a $a < K$.

Poznámka. Člen $-H(x)y$ v derivaci x vyjadřuje jak moc predátor kořisti škodí. Rozeberme si podrobněji chování funkce $H(x)$ v jednotlivých typech Hollingova-Tannerova modelu.

1. $H(x) = qx$. $H(x)$ je $q > 0$ rostoucí lineární funkce procházející počátkem. Čím víc je kořisti, tím víc ji predátor škodí. Lze tedy říci, že přímo úměrně.
2. $H(x) = qx/(x + a)$. $H(x)$ je pro $a, q > 0$ rostoucí hyperbolická funkce procházející počátkem. Z rostoucnosti $H(x)$ a $\lim_{x \rightarrow \infty} qx/(x + a) = q$ vyplývá, že $H(x)$ je omezená. Pro malá x $H(x)$ roste rychleji než pro velká x .
3. $H(x) = qx^2/(x^2 + a^2)$. $H(x)$ je pro $a, q > 0$ rostoucí funkce. Poblíž počátku je konvexní, s rostoucím x se stane konkávní. Z rostoucnosti $H(x)$ a $\lim_{x \rightarrow \infty} qx^2/(x^2 + a^2) = q$ vyplývá, že $H(x)$ je omezená.

Biologický význam:

$x(t), y(t)$ je množství kořisti/predátora

r je přirozený potenciál růstu kořisti

s je přirozený potenciál růstu predátora

K je kapacita prostředí pro kořist

n vyjadřuje, jak moc je kořist kvalitní jako strava pro predátora

$H(x)$ vyjadřuje, jakým způsobem predátor ovlivňuje kořist

q je maximální predace predátora

a vyjadřuje, kolik predátor musí sníst kořisti, aby predace dosahovala alespoň poloviční hodnoty q

Poznámka. Predace vyjadřuje, kolik kořisti predátor uloví.

Dále může být model rozšířen o další biologické děje, které se v přírodě vyskytují, např. alternativní potrava pro predátora nebo Alleeho efekt. Alternativní potravou rozumíme, že predátor se nespécializuje jen na jednu kořist, ale loví i jinou kořist buď z důvodu, že je pro něj běžné se stravovat i jinou kořistí nebo jeho typická kořist je na hraně vyhynutí, a tedy si ji predátor tzv. „šetří“. Alleeho efekt je jev, kdy populace kořisti lépe prosperuje, když roste hustota populace, resp. populace se shlukuje. I když menší hustota populace je příznivá díky většímu prostoru nebo omezeným zdrojům potravy, nakonec je výhodnější se shlukovat, protože populace tak může spolupracovat při získání obživy, lépe se chránit před nepříznivými vlivy a má větší variabilitu při rozmnožování [1].

Definice 2. *Hollingův-Tannerův model zahrnující alternativní potravu predátora definujeme*

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - H(x)y \quad (1.3)$$

$$\frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx + c}\right), \quad (1.4)$$

kde $c > 0$

Konstanta c má v modelu opravdu funkci alternativní potravy. Podíváme-li se na definici funkce α a význam konstanty K , tak zjistíme, že součin nx má význam kapacity prostředí pro predátora. Přičtením konstanty c se kapacita prostředí pro predátora zvětší.

Definice 3. *Hollingův-Tannerův model s Alleeho efektem zavedeme následovně*

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) - H(x)y \quad (1.5)$$

$$\frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right), \quad (1.6)$$

kde $|\frac{m}{K}| < 1$.

Nyní se pokusíme vysvětlit význam členu $(x - m)$. Když $x < m$, tak funkce $rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)$ je klesající, a tedy derivace je záporná. Což znamená, že populaci kořisti se nedaří. Naopak když $x > m$, tak $rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)$ je rostoucí funkce x , což dává derivaci vyšší hodnotu. Pro $x = m$ platí, že $rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) = 0$. Tedy to je předěl, kdy kořist nehynie kvůli svému množství, ale nezískává ani žádné výhody.

Poznámka. Pro m nekladné označuje tento jev jako slabý, pro ostatní m jako silný. V případě, že m je nezáporné, tak m má biologický význam ve smyslu, jaký musí být minimální množství kořisti, aby kořist mohla prosperovat, někdy je to označováno jako tzv. práh společnosti [6]. Dále se v této práci budeme zabývat jen m nezáporným.

Podmínka $|\frac{m}{K}| < 1$ plně reflektuje to, že počet požadovaných jedinců k prosperitě dané m nemůže být větší nebo rovné kapacitě prostředí.

2. Vybrané metody pro vyšetření planárního systému ODR

2.1 Poincarého zkompaktnění pro systém s polynomiální pravou stranou

Definice 4. Planární systém obyčejných diferenciálních rovnic o dvou proměnných s polynomiální pravou stranou definujeme jako

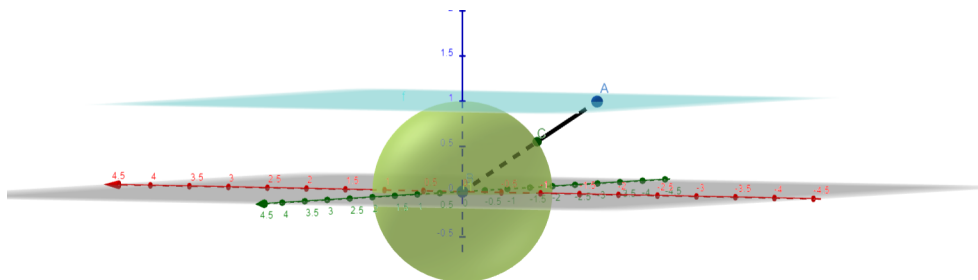
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x,y) \\ \frac{dy}{dt} &= R(x,y),\end{aligned}$$

kde $P(x,y)$ a $R(x,y)$ jsou polynomy.

Motivace: V některých případech je potřeba vyšetřovat chování systému poblíž nekonečna např. když chceme zjistit, zda řešení dojde do nekonečna nebo je omezené.

Princip metody: Jak už název metody napovídá, hlavní myšlenkou je převedení roviny xy na množinu, která je omezená, uzavřená a obsahující body reprezentující nekonečno.

Provedeme to pomocí projekce. Mějme sféru S v \mathbb{R}^3 se středem v počátku souřadnic xyz s poloměrem 1. Body (x, y) zobrazíme na $(x, y, 1)$, a tedy rovinu xy převedeme na rovinu v \mathbb{R}^3 (označme ji κ), která je tečná ke kouli a dotýká se jí v bodě $(0,0,1)$. Necht $A \in \kappa$. Sestrojíme úsečku spojující $(0,0,0)$ a A . Průnik sféry a úsečky označme jako bod C a jedná se o projekci A na sféru. Tento postup aplikujeme na všechny body roviny κ . Podařilo se nám tedy rovinu κ zprojektovat na horní polovinu sféry, což je omezená množina. Přidáme-li body reprezentující nekonečno, které tvoří geograficky tzv. „rovník“, získáme omezenou a uzavřenou množinu [7].



Daná projekce lze zapsat jako zobrazení $Q : \kappa \rightarrow S$, kde

$$Q(x,y,1) = \left(\frac{x}{\sqrt{x^2 + y^2 + 1}}, \frac{y}{\sqrt{x^2 + y^2 + 1}}, \frac{1}{\sqrt{x^2 + y^2 + 1}} \right)$$

Body na horní polosféře jsou popsány souřadnicemi se třemi složkami. Jelikož původní systém měl dvě proměnné, budeme požadovat, aby výsledný transformovaný systém měl také dvě proměnné. Zavedeme tedy zobrazení ψ , které nám

tří složkové souřadnice převedou na dvousložkové (např. lze to převést na sférické souřadnice, kde $r = 1$). Zobrazení ψ nelze volit libovolně. Je nutné, aby platilo, že $\psi \circ Q : (x, y, 1) \rightarrow (u, v)$ je homeomorfismus, a tedy původní a nově vzniklý systém diferenciálních rovnic byly topologicky ekvivalentní (viz definice 6 v kapitole 3) a také zobrazoval okolí „rovníku“.

Poznámka. Příklad s použitím Poincarého kompaktifikace lze vidět ve Větě 5 v podkapitole 3.3.

2.2 Blow-up metoda

Motivace: Při vyšetřování singulárních bodů u nelineárního systému obyčejných diferenciálních rovnic typicky používáme výpočet vlastních čísel Jacobiho matice systému ve stacionárním bodě. Tento způsob nám nedává žádnou informaci, když Jacobiho matice systému ve stacionárním bodě je nulová matice. Blow-up metoda je způsob, který dokáže vyřešit i případy, kdy tento způsob nefunguje.

Princip metody: Transformujeme proměnné pomocí zobrazení, které není difeomorfismus. Při transformaci vzniknou nové stacionární body, jejichž stabilitu vyšetříme a dle toho rozhodneme o stabilitě a chování systému na okolí původního stacionárního bodu.

Poznámka. Důkaz korektnosti metody pro různé případy lze najít v [Seidenberg,1968], [Dumortier,1977] a [VandenEssen,1979] viz [8].

Nyní si definujeme tři typy blow-upu:

Definice 5. *Polární blow-up definujeme jako zobrazení*

$$(r, \phi) \rightarrow (r \cos(\phi), r \sin(\phi)) = (x, y),$$

kde $r \in \mathbb{R}, \phi \in [0, 2\pi)$.

Blow-up ve směru x je zobrazení

$$(x, z) \rightarrow (x, xz) = (x, y),$$

kde z je nová proměnná.

Blow-up ve směru y je zobrazení

$$(z, y) \rightarrow (yz, y) = (x, y),$$

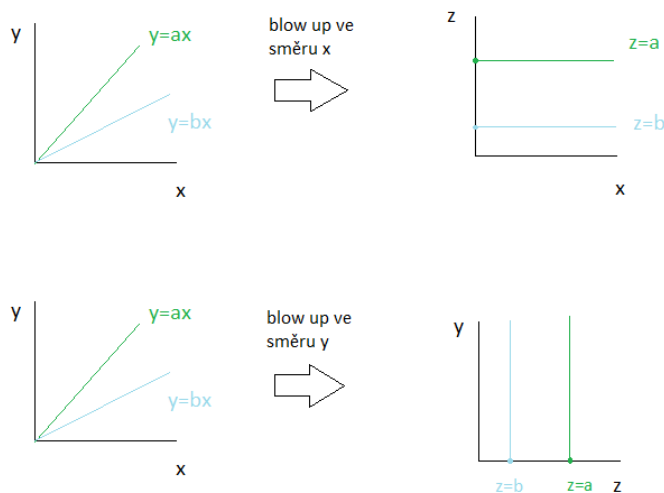
kde z je nová proměnná.

Dále předpokládejme, že bod $(0,0)$ je stacionární bod, pro který chceme použít blow-up metodu. Podívejme se, jakým způsobem funguje blow-up ve směru x a y .

a) blow-up ve směru x

Příklad: Mějme přímky p, q definované $p : y = ax$, $q : y = bx$, kde $a, b \in \mathbb{R}$ a BÚNO $a \neq b$. Obě přímky zjevně prochází bodem $(0,0)$. Použijeme-li zobrazení $(\tilde{x}, z) \rightarrow (\tilde{x}, \tilde{x}z) = (x, y)$, tak přímka p se převede do (\tilde{x}, z) tž. $\tilde{x} = x$ a $\tilde{x}z = y = ax \Rightarrow z = a$. Totéž pro přímku q .

b) blow-up ve směru y
Analogicky jako pro blow-up ve směru x .



V případě blow-upu ve směru x se počátek rozloží do osy z , kde platí $x = 0$.
V případě blow-upu ve směru y se počátek rozloží do osy z , kde platí $y = 0$.

Poznámka. Blow-up ve směru x nedokáže transformovat přímku $x = 0$, blow-up ve směru y nedokáže transformovat přímku $y = 0$.

Poznámka. Volba blow-upu ve směru x nebo y není vždy libovolná. Někdy je potřeba vzít blow-up ve směru x , někdy ve směru y . V některých situacích je potřeba použít postupně oba dva.

Mějme reálný polynomiální diferenciální systém ve tvaru:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= P(x,y) = P_m(x,y) + \dots \\ \dot{y} &= Q(x,y) = Q_m(x,y) + \dots,\end{aligned}$$

kde $P(x,y)$, $Q(x,y)$ jsou nesoudělné polynomy, $P_m(x,y)$, $Q_m(x,y)$ jsou homogenní polynomy stupně $m \in \mathbb{N}$. Tečky znamenají polynomy vyššího stupně než m v proměnných x,y . Předpokládejme, že $(0,0)$ je stacionárním bodem s nulovou Jacobiho maticí, když $m > 0$.

Převedením systému do polárních souřadnic dostaneme

$$\begin{aligned}\dot{r} &= R(\theta)r + \dots \\ \dot{\theta} &= F(\theta) + \dots,\end{aligned}$$

kde $R(\theta)$, $F(\theta)$ jsou polynomy $\cos(\theta)$, $\sin(\theta)$. Tečky znamenají polynomy vyššího stupně v proměnné r . $F(\theta)$ lze v kartézských souřadnicích zapsat jako $F(x,y) = xQ_m - yP_m$.

Po převedení do polárních souřadnic mohou nastat dvě možnosti tj. kdy F je identicky rovné nule a naopak kdy F identicky rovné nule není. První případ je komplikovanější a nebudeme ho potřebovat, a proto se budeme dále zabývat jen druhým případem.

V blízkosti počátku je r malé, a proto $\dot{\theta} \approx F(\theta)$. Jelikož pravá strana systému ODR je polynomiální, tak víme, že řešení bude mít poblíž počátku derivaci a řešení se bude přimykát přímce určené derivací, proto chceme, aby $F(\theta) = F(x,y) = 0$. Takové θ je směr, z něhož budou do stacionárního bodu přicházet řešení.

Příklad. Pro systém určete, kdy $F(\theta) = F(x,y) = 0$. Navrhněte, jaký blow-up ve směru byste použili.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax^2 - 2xy + \dots \\ \dot{y} &= y^2 - axy + \dots,\end{aligned}$$

kde $a \in \mathbb{R}^+$, tečky znamenají polynomy vyššího stupně v proměnných x,y .

Řešení: $F(x,y) = xy(3y - 2ax) = 0 \Leftrightarrow x = 0, y \in \mathbb{R}$ nebo $y = 0, x \in \mathbb{R}$ nebo $x \in \mathbb{R}, y = (-2/3) \cdot ax$. Jelikož blow-up ve směru x nedokáže transformovat přímku, kdy $x = 0$ budeme potřebovat blow-up jak ve směru x , tak ve směru y .

Poznámka. Konkrétní použití blow-up metody lze vidět v Tvzení 7 v podkapitole 3.4.

3. Kvalitativní analýza

Abychom věděli, jak se Hollingův-Tannerův model vyvíjí pro různé počáteční podmínky, je potřeba provést jeho kvalitativní analýzu. V této kapitole popíšeme proces kvalitativní analýzy a ilustrativně to ukážeme na Hollingově-Tannerově modelu II. typu se silným Alleeho efektem bez alternativní potravy pro predátora v $\Omega = \{(x,y); x > 0, y \geq 0\}$ viz [1]. V případě, že se pro jiné modifikace modelu bude postup lišit, explicitně to uvedeme.

3.1 Převedení na topologicky ekvivalentní model

Definice 6. Topologické prostory X a Y nazveme topologicky ekvivalentní, jestliže mezi nimi existuje homeomorfismus.[9]

Věta 1. Systém (3)[2] je topologicky ekvivalentní se systémem

$$\frac{du}{dt} = u^2((u + A)(1 - u)(u - M) - Qv) \quad (3.1)$$

$$\frac{dv}{dt} = S(u + A)(u - v)v, \quad (3.2)$$

v Ω , kde $A := a/K \in (0,1)$, $S := s/(rK)$, $Q := nq/(rK)$ a $M := m/K \in (0,1)$.

Důkaz. Necht $B = \{(u,v); u > 0, v \geq 0\}$. Zavedme zobrazení $\varphi : B \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$, kde $\varphi(u,v,\tau) = (x,y,t)$ je definováno následovně $x = Ku, y = nKv, d\tau = rK \cdot (dt/(u \cdot (u + a/K)))$. Dosazením za x,y,dt a použitím označení A, S, Q, M , získáváme tvar výsledného systému. Nyní chceme dokázat, že φ je homeomorfismus. Dokažme, že φ je difeomorfismus, a tedy musí být homeomorfismus. BÚNO $t = (1/rK) \cdot u(u + a/K)\tau$. Pak φ je zjevně bijekce. Dále x, y, t jsou diferencovatelné. Vypočteme jakobián

$$|J(u,v,\tau)| = \left| \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & nK & 0 \\ \frac{\tau}{rK} \cdot (2u + \frac{a}{K}) & 0 & \frac{1}{rK} \cdot u \cdot (u + \frac{a}{K}) \end{pmatrix} \right| = \frac{n}{r} \cdot u \cdot (a + Ku) > 0.$$

Tedy φ je difeomorfismus. Zároveň, jelikož je jakobián kladný, tak reparametrizace času zachovává jeho orientaci. □

Poznámka. Čas reparametrizujeme za účelem odstranění singularity pro $x = 0$. Označme $\mathcal{U} = \{(u,v); u \geq 0, v \geq 0\}$. Také je důležité ověřit, zda reparametrizace času zachovává nebo nezachovává orientaci času. Mějme stacionární bod, který je atraktor. V případě zachování orientace času se stacionární bod chová stále jako atraktor, v opačném případě by se choval jako repeler.

Poznámka. Dále budeme vyšetřovat systém definovaný rovnicemi (3.1),(3.2) na \mathcal{U} .

3.2 Stacionární body

Položme $du/d\tau$ a $dv/d\tau$ rovno 0. Hned je vidět, že stacionárními body jsou $(0,0)$, $(1,0)$ a $(M,0)$. Zbývá dořešit případ, kdy $u = v$ a $v = [(u + A)(1 - u)(u - m)]/Q$. Řešme tedy kdy

$$Qu = (u + A)(1 - u)(u - m) \quad (3.3)$$

nebo

$$d(u) = u^3 - (M + 1 - A)u^2 - [A(M + 1) - Q - M]u + AM = 0 \quad (3.4)$$

$d(0) = AM$ a $\lim_{u \rightarrow \infty} d(u) = \infty$ a $\lim_{u \rightarrow -\infty} d(u) = -\infty$. Ze spojitosti funkce $d(u)$ zjišťujeme, že $d(u)$ má kořen pro u záporné, dané u označme jako $-H$. Vydělením $d(u)$ polynomem $u + H$ dostáváme

$$u^2 - (H + M + 1 - A)u + \frac{AM}{H} = 0, \quad (3.5)$$

což je kvadratická rovnice.

Dále platí $D = (H + M + 1 - A)^2 - \frac{4AM}{H}$, tedy $u_{1,2} = \frac{1}{2} \cdot ((H + M + 1 - A) \pm \sqrt{D})$. Podle znaménka D v prvním kvadrantu nemusí být žádný pozitivní stacionární bod, může být jeden nebo dva.

Lemma 2. $A > H$.

Důkaz. Dosazením do vztahu (3.3) za $u = -H$ získáváme $Q = [(H + 1)(H + M)(A - H)]/H$. $(H + 1)$, $(H + M)$, H a Q jsou větší než 0, a tedy $A > H$. □

Tvrzení 3. *Nechť $E = (H + M + 1 - A)/2$ a $D \geq 0$. Platí $0 < M < u_1 \leq E \leq u_2 < 1$.*

Důkaz. Nerovnosti $u_1 \leq E \leq u_2$ a $0 < M$ plynou přímo. Jelikož $1 - A > 0$ z definice A , tak $(H + M + 1 - A) > 0$. Platí také $(H + M + 1 - A) > D$, což implikuje $0 < u_1$ a $u_2 < 1$. Zbývá dokázat $M < u_1$. Použitím Lemmatu 2 sestavíme platný výraz $\frac{A}{H} > H + 1 - A$, který dále následovně upravujeme, a tedy $-\frac{A}{H} < M - (H + M + 1 - A)$. Odtud $0 < (H + M + 1 - A)^2 - \frac{4AM}{H} < 4M^2 - 4M(H + M + 1 - A) + (H + M + 1 - A)^2 \Leftrightarrow \sqrt{(H + M + 1 - A)^2 - \frac{4AM}{H}} < |-2M + (H + M + 1 - A)|$. Dokažme, že vnitřek absolutní hodnoty je kladné číslo. Máme $1 + A > 0$ z definice A , $H > -M$ úpravou $H + M > 0$. Tudíž opravdu vnitřek absolutní hodnoty je kladný. Tedy $H + M + 1 - A - \sqrt{(H + M + 1 - A)^2 - \frac{4AM}{H}} > 2M \Leftrightarrow u_1 > M$. □

3.3 Omezenost řešení

Věta 4. *Všechna řešení systému jsou omezená v \mathcal{U} a nakonec skončí v $\Phi = \{(u,v); 0 \leq u \leq 1, 0 \leq v \leq 1\}$*

Důkaz. Množinu \mathcal{U} rozdělíme na části: osa u , osa v , Φ , $\Gamma = \{(u,v); 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$, $\Lambda = \{(u,v); u > 1, u > v\}$ a $\Theta = \{(u,v); u > 1, v \geq u\}$. Osy u a v jsou invariantní, tj. řešení které je na osách zůstane i nadále na osách. Na ose u platí, že $dv/d\tau = 0$ navíc $du/d\tau = u^2 \cdot [(u+A)(1-u)(u-M)] < 0$ pro $u \in (1, \infty)$. Analogicky pro osu v , kde navíc $dv/d\tau < 0$ pro $v \in (0, \infty)$. Množina Γ je invariantní, protože $du/d\tau < 0$ pro $u = 1$ a $v > 0$, a tedy pokud řešení dojde do Γ , tak už v ní musí zůstat. Pro množinu Λ platí $du/d\tau < 0$ a $dv/d\tau > 0$, tudíž všechna řešení z Λ odchází do Φ nebo Θ . V množině Θ je $du/d\tau < 0$ a $dv/d\tau \leq 0$. Nakonec v množině $\Gamma \setminus \Phi$ máme $dv/d\tau < 0$. □

Při vyšetřování omezenosti řešení v ostatních modelech Hollingova-Tannerova modelu II. typu autoři použili Poincarého kompaktifikaci. Uvedme zde důkaz omezenosti řešení pro Hollingův-Tannerův model II. typu se silným Alleeho efektem s alternativní potravou pro predátora.

Věta 5. *Řešení modelu (2) [4] jsou omezená v \mathcal{U} .*

Důkaz. Důkaz rozdělíme do dvou částí. První část kde $v = 0$ a druhou část s $v \neq 0$. Pro $v = 0$ víme, že na ose u leží stabilní varieta stacionárního bodu $(1,0)$, a tedy řešení pro počáteční podmínky $(u,0)$ jsou omezená.

Při $v \neq 0$ použijeme Poincarého kompaktifikaci.

Nechť $B = \{(X,Y), X \geq 0, Y > 0\}$, $D = \{(u,v); u \geq 0, v > 0\}$ a vezměme zobrazení $\phi : B \rightarrow D$ definované jako $\phi(X,Y) = (X/Y, 1/Y) = (u,v)$. K odstranění singularit použijeme reparametrizaci času $T \rightarrow Y^4 T = \tau$. $\phi = \phi_1 \circ Q$, kde ϕ_1 je zobrazení definované jako $(u,v,w) \rightarrow (\frac{u}{v}, \frac{w}{v})$ a w je nově vzniklá složka, když systém převádíme z dvoudimenzionálního prostoru do třídimeznionálního. Zobrazení Q jsme si definovali v druhé kapitole. Ověřme, že zobrazení ϕ je homeomorfismus. ϕ je zjevně bijekce, je diferencovatelné na B . Determinant Jacobiho matice je $-1/v^3$, což je nenulové. Tedy opravdu ϕ je homeomorfismus. Nyní se podíváme, jak se změní systém. Dosadíme-li do rovnice pro derivaci v za v , $d\tau$ a vynásobíme rovnost Y^4 . Dostaneme tak

$$\frac{d\frac{1}{Y}}{dT} = SY(A + XY)(X - 1 + CY)$$

Rozepíšeme si levou stranu $d\frac{1}{Y}/dT = -\frac{dY/dT}{Y^2}$ a upravíme. Máme tedy

$$\frac{dY}{dT} = -SY^3(X^2 + X(-1 + CY + AY) + AY(CY - 1)).$$

Podobně budeme postupovat i pro druhou rovnici. Dosadíme za u , $d\tau$ a vynásobíme rovnost Y^4 . Vyjde

$$\frac{d\frac{X}{Y}}{dT} = X(C + \frac{X}{Y})[(Y - X)(X - MY)(X + AY) - QY^2].$$

Když levou stranu upravíme do tvaru $d\frac{X}{Y}/dT = \frac{(dX/dT) \cdot Y - (dY/dT) \cdot X}{Y^2}$, získáme

$$\frac{dX}{dT} \cdot Y - \frac{dY}{dT} \cdot X = XY(CY + X)[(Y - X)(X - MY)(X + AY) - QY^2].$$

Dosadíme za dY/dT , upravíme a získáme konečný tvar

$$\frac{dX}{dT} = X(-X^4 + X^3a_3 + X^2a_2 + Xa_1 + a_0),$$

kde

$$a_3 = -CY + Y + MY - AY$$

$$a_2 = CY^2 + CMY^2 - ACY^2 - MY^2 + AY^2 + AMY^2 - SY^2$$

$$a_1 = -CMY^2 + ACY^3 + AMCY^3 - AMY^3 - QY^2 + SY^2 - SCY^3 - ASY^3$$

$$a_0 = -ACMY^4 - QCY^3 - SACY^4 + SAY^3.$$

Nekonečno se nám zobrazilo na nezápornou část osy X. Tam budeme hledat stacionární body. Jediný stacionární bod je (0,0). Dosazením do Jacobiho matice získáme nulovou matici. Použijeme tedy blow-up metodu. Zavedme změnu proměnných následovně: $X = r\omega$, $Y = \omega$ a $d\xi = \omega^3 dT$.

Zobrazení není dobře definované pro $Y = 0$, a tak budeme předpokládat pro následující úpravy, že $\omega \neq 0$

Dosadíme-li za Y , dT a upravíme, dostaneme

$$\frac{d\omega}{d\xi} = S\omega(-r^2\omega - Ar\omega - Cr\omega + r - AC\omega + A).$$

Nyní dosadíme za Y , dT a obě strany rovnice vydělíme ω^3 . Vyjde

$$\frac{dr\omega}{d\xi} = -r\omega(r^4\omega + r^3\omega(A - 1 + C - M) + r^2\omega(M - C - A + S + AC - AM - CM) + r(Q - S - AC\omega + AM\omega + CM\omega + AS\omega + CS\omega - ACM\omega) + (CQ - AS + ACM\omega + ACS\omega)$$

Levá strana je derivace součinu, kterou si rozepíšeme. Dosadíme za derivaci ω a upravíme, aby nám zůstalo osamocené $dr/d\xi$. Máme tedy

$$\begin{aligned} \frac{dr}{d\xi} &= -r(r^4\omega + r^3\omega(A - 1 + C - M) + r^2\omega(M - C - A + S + AC - AM - CM) \\ &+ r(Q - S - AC\omega + AM\omega + CM\omega + AS\omega + CS\omega - ACM\omega) \\ &+ (CQ - AS + ACM\omega + ACS\omega - Sr(-r^2\omega - Ar\omega - Cr\omega + r - AC\omega + A) \\ &= -r(r^4\omega + r^3\omega(A - 1 + C - M) + r^2\omega(M - C - A + S + AC - AM - CM) \\ &+ r(Q - AC\omega + AM\omega + CM\omega - ACM\omega) + CQ + ACM\omega) - Sr(-Cr\omega). \end{aligned}$$

Spojitě si dodefinujeme derivace pro bod $\omega = 0$ [10]. Počátek jsme si roztáhli na nezápornou část osy r . Na nezáporné části osy r vyšel jediný stacionární bod, a to (0,0). Jacobiho matice systému v bodě (0,0) nabývá tvaru

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} -CQ & 0 \\ 0 & AS \end{pmatrix},$$

s vlastními čísly $\lambda_1 = -CQ$, $\lambda_2 = AS$ a s vlastními vektory $v_1 = (1,0)$ a $v_2 = (0,1)$. Tedy počátek je sedlo.

□

3.4 Klasifikace stacionárních bodů

Pro klasifikaci stacionárních bodů se nám bude hodit Jacobiho matice systému (3.1)–(3.2). Jacobiho matice vychází

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} u(uh(u) + 2(g(u) - Qv)) & -Qu^2 \\ Sv(A + 2u - v) & S(u - 2v)(A + u) \end{pmatrix},$$

kde $g(u) = (u + A)(1 - u)(u - M)$ a $h(u) = (1 - u)(u - M) + (u + A)(1 - u) - (u + A)(u - M)$, což je derivace funkce $g(u)$.

Definice 7. *Nechť máme stacionární bod a Jacobiho matice v něm není nulová. Stacionární bod nazveme*

- atraktor, jestliže obě vlastní čísla Jacobiho matice mají záporné reálné části,*
- repeler, jestliže obě vlastní čísla Jacobiho matice mají kladné reálné části,*
- sedlo, jestliže jedno vlastní číslo Jacobiho matice má kladnou reálnou část a druhé vlastní číslo Jacobiho matice má zápornou reálnou část,*
- ohnisko, jestliže vlastní čísla Jacobiho matice mají nulové reálné části a nenulové imaginární části, přičemž imaginární části jsou komplexně sdružené.*

Definice 8. *Stacionární bod nazveme hyperbolický, jestliže ani jedno vlastní číslo Jacobiho matice nemá nulovou reálnou část. V opačném případě řekneme, že stacionární bod je nehyperbolický.[11]*

Poznámka. V rámci úmluvy, jestliže Jacobiho matice bude mít ve stacionárním bodě jedno vlastní číslo s nulovou reálnou částí a druhé vlastní číslo s kladnou (zápornou) reálnou částí, pak daný stacionární bod nazvěme nehyperbolickým repelerem (atraktorem).

3.4.1 Stacionární body na osách

Tvrzení 6. *Stacionární bod $(1,0)$ je sedlo a $(M,0)$ je hyperbolický repeler.*

Důkaz.

$$J(1,0) = \begin{pmatrix} -(1 - M)(A + 1) & -Q \\ 0 & S(A + 1) \end{pmatrix}$$

má vlastní čísla $\lambda_1 = -(1 - M)(A + 1)$ a $\lambda_2 = S(A + 1)$. Zjevně $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 > 0$, tedy $(1,0)$ je sedlo.

$$J(M,0) = \begin{pmatrix} M^2(1 - M)(A + M) & -QM^2 \\ 0 & MS(A + M) \end{pmatrix}$$

má vlastní čísla $\lambda_1 = M^2(1 - M)(A + M)$ a $\lambda_2 = MS(A + M)$. $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 > 0$ a reálné části vlastních čísel nejsou 0, tudíž $(M,0)$ je hyperbolický repeler. \square

Tvrzení 7. *Počátek $(0,0)$ je nehyperbolický atraktor.*

Důkaz. Když dosadíme do Jacobiho matice za $(0,0)$ dostaneme nulovou matici, proto použijeme blow-up metodu. Dle [8] máme $F(u,v) = u \cdot Q_m - v \cdot P_m = v \cdot (SAuv - SA v^2) - u \cdot (-AMu^2) = Auv(Mu + Su - Sv) = 0$, pro $u = 0$ nebo $v = 0$ nebo $v = ((M + S)/S) \cdot u$. Tedy je potřeba použít jak blow-up ve směru u , tak ve směru v . Položíme-li $u = 0$, tak $dv/d\tau = -v^2 AS < 0$ pro $v > 0$. Řešení podél osy v se pohybují do počátku. Můžeme tedy vynechat blow-up ve směru u . Provedme blow-up ve směru v .

Zobrazení je definováno jako $(x,y) \rightarrow (xy,y) = (u,v)$. Jelikož není dobře definované pro $v = 0$, předpokládejme, že pro následující algebraické úpravy se $y \neq 0$. Dosazením za v , dostaneme $dy/d\tau = Sy^2(xy + A)(x - 1)$. Dosazením za u dostaneme $dxy/d\tau = dx/d\tau \cdot y + dy/d\tau \cdot x = xy((xy + A)(1 - xy)(xy - M) - Qy)$. Tedy $dx/d\tau = xy(S(1 - x)(xy + A) + x(M - xy)(xy - 1)(A + xy))$. Reparametrizací času definovanou jako $\tau = t/y$, která zachovává orientaci času, dostaneme

$$\frac{dx}{dt} = x(S(1 - x)(xy + A) + x(M - xy)(xy - 1)(A + xy))$$

$$\frac{dy}{dt} = Sy(xy + A)(x - 1)$$

Chceme zjistit, jak se chová nová soustava v okolí počátku, který se roztáhl na nezápornou část osy x . Budeme proto hledat stacionární body nové soustavy na nezáporné části osy x . Před tím než je začneme hledat musíme derivaci spojitě dodefinovat pro $y = 0$ [10]. Stacionární body vychází $(0,0)$ a $(S/(S+M),0)$.

Jacobiho matice v bodě $(0,0)$ nabývá tvaru

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} AS & 0 \\ 0 & -AS \end{pmatrix}$$

s vlastními čísly $\lambda_1 = AS > 0$ a $\lambda_2 = -AS < 0$ s příslušnými vlastními vektory $v_1 = (1,0)$ a $v_2 = (0,1)$. Bod $(0,0)$ je tedy sedlo. V bodě $(S/(S+M),0)$ máme Jacobiho matici

$$J(S/(S + M),0) = \begin{pmatrix} -AS & \frac{S^2(AS(1 + M) - Q(M + S))}{(M + S)^3} \\ 0 & -\frac{AMS}{M + S} \end{pmatrix}$$

s vlastními čísly $\lambda_1 = -AS < 0$ a $\lambda_2 = -(AMS)/(M + S) < 0$ s příslušnými vlastními vektory $v_1 = (1,0)$ a $v_2 = S((AS(1 + M) - Q(M + S))/A(M + S)^3, 1)$. Tedy bod $(S/(S+M),0)$ je atraktor. Inverzním zobrazením se bod $(S/(S+M),0)$ zobrazí do počátku a i vlastní vektory budou mířit do počátku. Tedy $(0,0)$ je nehyperbolický atraktor. □

3.4.2 Stacionární body mimo osy

Vyslovíme nyní dvě lemmata [12], která budou při vyšetřování stacionárních bodů užitečná.

Lemma 8. Pro reálnou 2×2 matici T lze charakteristický polynom zapsat jako $\lambda^2 - \text{tr}(T)\lambda + \det(T)$.

Důkaz. Snadno z $\det(T - I\lambda) = 0$.

□

Lemma 9. Necht T je reálná 2×2 matice. Jestliže $\det(T) > 0$, pak reálné části vlastních čísel mají stejná znaménka jako stopa matice.

Důkaz. S použitím předchozího Lemmatu můžeme psát

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}(T) \pm \sqrt{\text{tr}(T)^2 - 4 \det(T)}}{2}.$$

Pro $\text{tr}(T) = 0$ to platí. Pokud $\text{tr}(T) \neq 0$, tak pro nekladný diskriminant $\text{Re}(\lambda_{1,2}) = \text{tr}(T)/2$. Pro kladný diskriminant, diskriminant odhadneme následovně $(\text{tr}(T))^2 - 4 \det(T) < (\text{tr}(T))^2$. Tudíž to také platí.

□

V podkapitole 2.1. jsme si definovali diskriminant D . Znaménko D určuje počet pozitivních stacionárních bodů. V případě, že $D < 0$, tak nemáme žádný pozitivní stacionární bod. Dále se tímto případem v této části zabývat nebudeme.

$D = 0$

V případě $D = 0$ platí $u = v = E$ a máme jeden pozitivní stacionární bod (E, E) . Jacobiho matice ve stacionárním bodě nabývá tvaru

$$J(E, E) = \begin{pmatrix} E^2 h(E) & -QE^2 \\ SE(A + E) & -SE(A + E) \end{pmatrix},$$

kde při úpravě prvku j_{11} jsme využili vztah (3.3). Dále bude užitečné uvést, že

$$\begin{aligned} \det(J(E, E)) &= SE^3(A + E)(Q - h(E)) \\ &= SE^3(A + E) \left(\frac{(H + 1)(H + M)(A - H)}{H} - \right. \\ &\quad \left. (-2E^2 + 2E(1 + M - A) + A - M + AM - E^2) \right) \\ &= SE^3(A + E) \left(\frac{AH^2 + AHM + AH + AM - H^3 - H^2M - H^2 - MH}{H} \right. \\ &\quad \left. - (-2E^2 + 2E(1 + M - A) + A - M + AM - (H + M + 1 - A)E + \frac{AM}{H}) \right) \\ &= -SE^3(A + E)((-H + M + 1 - A)E - 2E^2 + H(H + M + 1 - A)) \\ &= SE^3(A + E)(H + E)(-H - M - 1 + A + 2E), \end{aligned}$$

kde $h(E)$ jsme roznásobili, za Q jsme dosadili z (3.3) pro $u = H$. Dosadili jsme do osamocené E^2 z (3.5) pro $u = H$.

$$\begin{aligned}\operatorname{tr}(J(E,E)) &= E(E \cdot h(E) - S(A + E)) = E(E + A) \left(\frac{E \cdot h(E)}{A + E} - S \right) \\ &= E(E + A)(f(E) - S),\end{aligned}$$

kde $f(E) = (E \cdot h(E))/(A + E)$.

Znaménko determinantu je stejné jako znaménko $-H - M - 1 + A + 2E$.

Znaménko stopy je stejné jako znaménko $f(E) - S$.

Tvrzení 10. *Nechť $D = 0$, pak stacionární bod (E,E) je*

a) *nehyperbolický atraktor, jestliže $S < f(E)$*

b) *nehyperbolický repeler, jestliže $S > f(E)$*

Důkaz. Vyjdeme z Lemmatu 8. Vezmeme-li determinant $J(E,E)$ a dosadíme za $E = (H + M + 1 - A)/2$, tak $-H - M - 1 + A + 2E = 0$, a tedy $\det(J(E,E)) = 0$. Charakteristický polynom má tvar $\lambda^2 - \operatorname{tr}(J(E,E))\lambda = \lambda \cdot (\lambda - \operatorname{tr}(J(E,E))) = 0$. $\lambda_1 = 0$ a $\operatorname{sgn}(\lambda_2) = \operatorname{sgn}(\operatorname{tr}(J(E,E)))$. $\operatorname{sgn}(\operatorname{tr}(J(E,E))) > 0 \Leftrightarrow S > f(E)$ a $\operatorname{sgn}(\operatorname{tr}(J(E,E))) < 0 \Leftrightarrow S < f(E)$. □

$D > 0$

Budeme postupovat analogicky jako pro $D = 0$.

V případě $D > 0$ platí $u = v$ a vzniknou dva pozitivní stacionární body $P_{1,2} = (u_{1,2}, u_{1,2})$. Jacobiho matice ve stacionárním bodě nabývá tvaru

$$J(P_{1,2}) = \begin{pmatrix} u_{1,2}^2 h(u_{1,2}) & -Qu_{1,2}^2 \\ Su_{1,2}(A + u_{1,2}) & -Su_{1,2}(A + u_{1,2}) \end{pmatrix},$$

Tedy

$$\det(J(P_{1,2})) = Su_{1,2}^3(A + u_{1,2})(H + u_{1,2})(-H - M - 1 + A + 2u_{1,2})$$

$$\begin{aligned}\operatorname{tr}(J(P_{1,2})) &= u_{1,2}(u_{1,2}h(u_{1,2}) - S(A + u_{1,2})) \\ &= u_{1,2}(u_{1,2} + A) \left(\frac{u_{1,2}h(u_{1,2})}{A + u_{1,2}} - S \right) \\ &= u_{1,2}(u_{1,2} + A)(f(u_{1,2}) - S),\end{aligned}$$

kde $f(u_{1,2}) = (u_{1,2}h(u_{1,2}))/ (A + u_{1,2})$.

Znaménko determinantu je stejné jako znaménko $-H - M - 1 + A + 2u_{1,2}$.

Znaménko stopy je stejné jako znaménko $f(u_{1,2}) - S$.

Tvrzení 11. *Nechť $D > 0$. Stacionární bod P_1 je sedlo.*

Důkaz. Víme, že $u_1 = \frac{1}{2}((H + M + 1 - A) - \sqrt{D})$. Odtud $-H - M - 1 + A + 2u_1 = -H - M - 1 + A + (H + M + 1 - A - \sqrt{D}) = -\sqrt{D} < 0$. Tedy znaménko determinantu Jacobiho matice v P_1 je záporné. Použijme Lemma 8. $\lambda_{1,2} = (\text{tr}(J(P_1)) \pm \sqrt{(\text{tr}(J(P_1))^2 - 4 \det(J(P_1))})/2$. Jelikož znaménko determinantu je záporné, tak platí následující odhad $\sqrt{(\text{tr}(J(P_1))^2 - 4 \det(J(P_1)))} > |\text{tr}(J(P_1))|$. Což implikuje, že jedno vlastní číslo Jacobiho matice v P_1 je záporné a druhé kladné □

Tvrzení 12. *Necht $D > 0$, pak stacionární bod P_2 je*

- a) *repeler, jestliže $0 < S < S^* := f(u_2)$*
- b) *atraktor, jestliže $S > S^*$*
- c) *ohnisko, jestliže $S = S^*$*

Důkaz. $u_2 = \frac{1}{2}((H + M + 1 - A) + \sqrt{D})$. Odtud $-H - M - 1 + A + 2u_2 = -H - M - 1 + A + (H + M + 1 - A + \sqrt{D}) = \sqrt{D} > 0$. Tudíž znaménko determinantu Jacobiho matice v P_2 je kladné. Z Lemmatu 9 víme, že znaménka reálných částí vlastních čísel Jacobiho matice v P_2 jsou rovna znaménku stopy Jacobiho matice v P_2 . O znaménku stopy rozhoduje $S^* - S$. Případy a) a b) jsou dokázány. V případě, že stopa matice je rovna 0, tak máme $\lambda_{1,2} = \pm \sqrt{-4 \det(J(P_2))}/2$. Čímž máme platnost c). □

4. Porovnání výsledků Hollingova-Tannerova modelu II. typu

Tato kapitola se věnuje porovnání Hollingova-Tannerova modelu II. typu a jeho jednotlivých modifikací. Celkově se jedná o 6 modelů:
HT model bez Alleeho efektu a bez alternativní potravy

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right)\end{aligned}$$

HT model bez Alleeho efektu s alternativní potravou pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right)\end{aligned}$$

HT model se silným Alleeho efektem bez alternativní potravy pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x-m) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right),\end{aligned}$$

kde $m \in (0,1)$.

HT model se silným Alleeho efektem s alternativní potravou pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x-m) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right),\end{aligned}$$

kde $m \in (0,1)$.

HT model se slabým Alleeho efektem s alternativní potravou pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right)\end{aligned}$$

HT model se slabým Alleeho efektem bez alternativní potravy pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qxy}{x+a} \\ \frac{dy}{dt} &= sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right)\end{aligned}$$

V modelech s alternativní potravou, řešíme model na $\Omega = \{(x,y); x \geq 0, y \geq 0\}$. V ostatních modelech platí $\Omega = \{(x,y); x > 0, y \geq 0\}$.

Poznámka. O Hollingově-Tannerově modelu se slabým Alleeho efektem s alternativní potravou pro predátora se nám nepodařilo najít dost informací a ani nepředpokládáme, že by měl přinést nějaké nové informace, a tak ho z porovnávání vynecháme.

Pomocí transformace proměnných x, y a reparametrizace času převedeme modely na topologicky ekvivalentní modely s méně parametry. Transformace proměnných x, y jsou pro všechny modely stejné tj. $x = Ku, y = Knv$. Dostaneme A) HT model bez Alleeho efektu a bez alternativní potravy

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u^2 \cdot [E(1-u) - (1-E)(A+E)v] \\ \frac{dy}{d\tau} &= Fv(u+A)(u-v),\end{aligned}$$

kde $A > 0, F > 0$ a $0 < E < 1$.

B) HT model bez Alleeho efektu s alternativní potravou pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= [(1-u)(u+A) - Qv] \cdot u \cdot (u+C) \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u+C-v)(u+A)v,\end{aligned}$$

kde $A, S, C, Q \in (0,1)$.

C) HT model se silným Alleeho efektem bez alternativní pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u^2 \cdot [(1-u)(u-M)(u+A) - Qv] \\ \frac{dv}{d\tau} &= Sv(u-v)(u+A),\end{aligned}$$

kde $A, M \in (0,1), S, Q \in \mathbb{R}^+$.

D) HT model se silným Alleeho efektem s alternativní potravou pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= [(1-u)(u-M)(u+A) - Qv] \cdot u \cdot (u+C) \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u+C-v)(u+A)v,\end{aligned}$$

kde $A, M \in (0,1), S, C, Q \in \mathbb{R}^+$.

E) HT model se slabým Alleeho efektem bez alternativní potravy pro predátora

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= [(1-u)(u+A) - Qv] \cdot u^2 \\ \frac{dv}{d\tau} &= B(u-v)(u+A)v,\end{aligned}$$

kde $A \in (0,1), B, Q \in \mathbb{R}^+$.

U všech modelů předpokládáme $\mathcal{U} = \{(u,v); u \geq 0, v \geq 0\}$. V modelech bez alternativní potravy jsme odstranili singularitu pro $x = 0$.

4.1 Obecné vlastnosti řešení

Ve všech modelech jsme dospěli k závěru, že řešení pro různé počáteční podmínky jsou omezená. V modelu C) to bylo možné dokázat přímo, viz. Věta 4 v kapitole 3. V ostatních případech jsme použili Poincarého kompaktifikaci a postupovali jsme analogicky jako v kapitole 3 Věta 5. Dále jelikož osy jsou invariantní množiny a $du/d\tau(1,v) \leq 0$ vyplývá, že množina $\Gamma = \{(u,v); u \in [0,1], v \geq 0\}$ je invariantní množina.

4.2 Stacionární body a jejich stabilita

4.2.1 Stacionární body na osách

Pro modely máme stacionární body na osách u, v následovně:

- A) $(0,0), (1,0)$
- B) $(0,0), (1,0), (0,C)$
- C) $(0,0), (1,0), (M,0)$
- D) $(0,0), (1,0), (M,0), (0,C)$
- E) $(0,0), (1,0)$

V každém modelu jsou $(0,0)$ a $(1,0)$ stacionárními body. Jestliže model neobsahuje Alleeho efekt nebo je slabý, tak stacionární bod $(M,0)$ splyne se stacionárním bodem $(0,0)$. Analogicky za předpokladu, že predátor nemá alternativní kořist, tak bod $(0,C)$ splyne s bodem $(0,0)$.

Stacionární bod $(1,0)$, a pokud existuje bod $(M,0)$, mají stejnou stabilitu ve všech modelech, kde se vyskytují. Bod $(1,0)$ je vždy sedlo, bod $(M,0)$ je vždy repeler. Naopak stacionární body $(0,0)$ a $(0,C)$ mají proměnlivou stabilitu pro různé modely.

Pro stacionární bod $(0,C)$ jsme spočítali Jacobiho matici a bod jsme do ní dosadili. V případě modelu D) je vždy bod atraktorem. V případě modelu B) může být sedlovým bodem, když $CQ - A < 0$, atraktorem, když $CQ - A > 0$ nebo nehyperbolickým atraktorem, když $CQ - A = 0$. Podrobněji výpočet pro model B) vypadá následovně. Jacobiho matice modelu B) v bodě $(0,C)$ nabývá tvaru

$$J(0,C) = \begin{pmatrix} C(A - CQ) & 0 \\ SAC & -SAC \end{pmatrix}$$

přičemž $\det(J(0,C)) = ASC^2(CQ - A)$ a $\text{tr}(J(0,C)) = C(A - AS - CQ)$. Pro $CQ - A > 0$ je determinant kladný. Stopa matice záporná. S použitím Lemmatu 9 dojdeme k závěru, že stacionární bod $(0,C)$ je atraktor. Pro $CQ - A = 0$ je determinant roven nule a pro $CQ - A < 0$ je determinant záporný. Stabilita stacionárního bodu plyne přímo s použitím Lemmatu 8.

Pro stacionární bod $(0,0)$ jsme v modelech spočítali Jacobiho matici a bod jsme do ní dosadili. Vyšla nám nulová matice, a tedy jsme použili blow-up metodu. Postup viz kapitola 3 Tvrzení 7. V modelech A), D) je $(0,0)$ sedlo, v modelu C) atraktor a v modelu B) repeler. V případě modelu E) je to nehyperbolický singulární bod.

Je také důležité zmínit, že pokud model nemá žádný pozitivní stacionární bod, tak atraktor ležící na ose v je globálním atraktorem.

4.2.2 Pozitivní stacionární body

Při hledání pozitivních stacionárních bodů zjistíme, že musíme řešit soustavu dvou rovnic o dvou neznámých pro u a v . Dosadíme za v a řešíme rovnici pro u . Konkrétněji

$$A) -Eu^2 + u(E^2 - A) + AE = 0$$

Diskriminant rovnice je vždy větší než 0, nicméně $u_1 < 0$, a tedy jediné řešení vychází $u_2 = E$. Model má vždy právě jeden stacionární bod (E, E) .

$$B) u^2 - (1 - A - Q)u + (CQ - A) = 0, \text{ zkráceně } u^2 - B_1u + B_0 = 0$$

Jelikož výrazy $1 - A - Q$, $CQ - A$ a diskriminant nemají jednoznačně určené zda jsou kladné, záporné nebo neutrální, tak vzniká mnoho možností pro u . Viz tabulka převzatá z článku [3], kde $\Delta(\eta)$ má význam diskriminantu:

Case	sg(B_1)	sg(B_0)	sg($\Delta(\eta)$)	Number of Positive equilibrium
1.1	+	+	+	2
1.2	+	+	0	1
1.3	+	+	-	0
2.1	+	-	+	1
2.2	-	+	+	1
3	+	0	+	1
4	0	-	+	1
5.1	0	+	-	0
5.2	-	+	-	0

Případy 1 a 5 jsou zřejmé. V případech 2 a 4 je jeden jeden pozitivní stacionární bod z důvodu, že $u_1 < 0$. V případě 2 má ale u_2 jinou hodnotu než v případě 4. V případě 3 je $u_1 = 0$.

V možnostech C), D) nám vznikne polynom třetího stupně P3. Avšak má záporný kořen, který označíme $-H$. Vydělením P3 polynomem $(u + H)$ získáváme polynom druhého stupně.

C) $u^2 - (H + M + 1 - A)u + (AM/H) = 0$ $H + M + 1 - A > 0$ a $AM/H > 0$, tedy podle znaménka diskriminantu máme 0,1 nebo 2 stacionární body.

D) $u^2 - (1 - A + H + M)u + (Q + M - H(H - A + M + 1) - AM + 1) = 0$, zkráceně $u^2 - A_1u + A_0 = 0$. Víme, že $A_1 > 0$. A_0 může být kladné, nulové či záporné. Když $A_0 > 0$, tak podle znaménka diskriminantu máme 0,1 nebo 2 pozitivní stacionární body. Je-li $A_0 = 0$ nebo $A_0 < 0$ dostaneme jeden pozitivní stacionární, protože $u_1 = 0$ nebo $u_1 < 0$.

E) $u^2 - (1 - A)u + (Q - A) = 0$, což je analogické D) poté, co se kubický polynom prou v D) převedl na kvadratický.

Můžeme tedy říci, že jen v případě modelu A) máme jednoznačně určený po-

čet stacionárních bodů. U modelů B)–E) můžeme mít 0–2 pozitivní stacionární body v závislosti na parametrech. Přičemž nutnou podmínkou pro existenci dvou stacionárních bodů je u kvadratické rovnice pro u je koeficient u lineárního členu záporný a koeficient u absolutního členu kladný.

Nyní se zaměříme na jejich stabilitu. Podrobněji se dále budeme zabývat situací v modelu A) a v modelech B)–E), kdy je splněná nutná podmínka pro existenci dvou stacionárních bodů a diskriminant není záporný.

Poznámka. Ačkoliv se v této práci nebudeme zabývat bifurkací, tak případ, kdy je splněná podmínka pro existenci dvou stacionárních bodů, je zajímavý tím, že se tam vyskytují bifurkace (např. sedlo-uzlová, Bodganova-Takensova).

V případě modelu A) Jacobiho matice má v bodě (E,E) tvar

$$J(E,E) = \begin{pmatrix} -2E^4 - AE^3 & -E^2(A + E - AE - E^2) \\ FE(A + E) & -EF(A + E) \end{pmatrix},$$

kde

$$\begin{aligned} \det(J(E,E)) &= (2E^4 + AE^3) \cdot EF(A + E) + E^2(A + E - AE - E^2) \cdot FE(A + E) \\ &= FE^3(A + E)(E^2 + A + E) > 0, \\ \text{tr}(J(E,E)) &= -(2E^4 + AE^3 + EF(A + E)) < 0. \end{aligned}$$

Jelikož determinant je kladný, tak z Lemmatu 9. platí, že znaménko reálných částí vlastních čísel se rovná znaménku stopy. Tedy obě vlastní čísla mají zápornou reálnou část a bod (E,E) je atraktorem.

V tomto modelu pro určité hodnoty parametrů platí

$\text{tr}(J(E,E))^2 - 4 \det(J(E,E)) < 0$, což implikuje existenci stabilního víru. Například kdy $E = 0.0314425$, $A = 0.407034$ a $F = 0.00128$ [1].

V případě modelu B)–E)

1) diskriminant kvadratické rovnice pro u je nula

Máme tedy právě jeden pozitivní stacionární bod, který může být atraktor, repeler nebo tzv. hrot.

2) diskriminant kvadratické rovnice pro u je větší než nula

Máme tedy dva pozitivní stacionární body, které si označíme P_1, P_2 . P_1 je vždy sedlo. Stabilita bodu P_2 závisí na konkrétních parametrech modelu.

V modelu B), pro parametry, kdy existují dva pozitivní stacionární body, je bod (0,C) atraktorem.

4.3 Cykly

Poznámka. Jelikož vyšetření cyklů je komplikované, tak jsme jejich vyšetřování nedělali. Poznatky čerpáme z článků [1], [2], [3], [4].

V modelech C)–E) může existovat maximálně jeden cyklus. V modelech A), B) se můžou vyskytovat až dva cykly, kde jejich střed tvoří tentýž pozitivní stacionární bod. V případě modelu A) je to bod (E, E) , v modelu B) se jedná o stacionární bod P_2 . V modelu B) se vnitřní cyklus chová jako repeler, vnější cyklus se chová jako atraktor a bod P_2 , který obkružují, je atraktor.

4.4 Stabilita modelu jako celek

Definice 9. Řekneme že model je monostabilní, pokud má jen jedno místo (tj. stacionární bod nebo cyklus), které je atraktorem nebo je součástí periodického řešení. Analogicky model je bi/tri-stabilní, pokud má dvě/tři místa, která jsou atraktorem nebo jsou součástí periodického řešení. [13]

Modely C)–E) můžou být monostabilní nebo bistabilní. Model B) může být monostabilní, bistabilní, ale dokonce i tristabilní. Tristabilita nastává právě tehdy, když model má dva pozitivní stacionární body. Bod $(0, C)$ a P_2 jsou atraktory a vnější cyklus se chová jako atraktor.

4.5 Stabilní a nestabilní varieta

V této podkapitole rozebereme detailněji situaci, kdy existují právě dva pozitivní stacionární body. Informace přejímáme z článků [1], [2], [3], [4].

Již jsme zmínili, že bod P_1 je vždy sedlo. Tedy má stabilní a nestabilní varietu. Část stabilní variety tvoří křivku s počátečním bodem $(M, 0)$ nebo $(0, 0)$ (podle toho, jestli je přítomen silný Alleeho efekt) a koncovým bodem P_1 . Část nestabilní variety tvoří křivku s počátečním bodem P_1 a koncovým bodem $(0, 0)$ nebo $(0, C)$ podle toho, jestli je přítomná alternativní potrava pro predátora.

V případě modelu se silným Alleeho efektem [2] situaci v článku znázorňuje tento obrázek, kteří tam autoři publikovali.

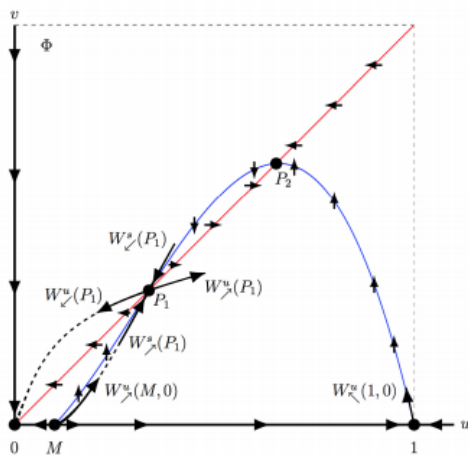


Figure 6: Stable and unstable manifolds of P_1 .

Je-li bod P_2 atraktor, tak stabilní varieta tvoří křivku, která rozděluje první kvadrant na dvě části. V první části jsou řešení přitahována bodem $(0,0)$ nebo $(0,C)$ a v druhé části jsou přitahována bodem P_2 . Je-li navíc daná křivka jednoduchá a není součástí cyklu, můžeme říci, že řešení s počátečními podmínkami nad ní jsou přitahována bodem $(0,0)$ nebo $(0,C)$ a řešení s počátečními podmínkami pod ní jsou přitahována bodem P_2 .

Závěr

V této práci jsme se zabývali Hollingovým-Tannerovým modelem, kde proměnné jsou závislé jen na čase. První a druhá kapitola jsou obecné, třetí a čtvrtá se hlouběji věnovaly Hollingově-Tannerově modelu II. typu.

V první kapitole jsme představili Hollingův-Tannerův model a jednotlivé jeho druhy. Také jsme formulovali, jakým způsobem se změní model, když přidáme alternativní potravu pro predátora či Alleeho efekt. V druhé kapitole jsme uvedli Poincarého kompaktifikaci a blow-up metodu, které jsme pak aplikovali v třetí kapitole. Zdefinovali jsme si tři druhy zobrazení, blow up ve směru x , blow-up ve směru y a polární blow up. V případě blow-upů ve směru jsme objasnili, jakým způsobem se chovají a také jsme poskytli vodítka, jak poznat, který z nich použít nebo jestli je potřeba použít oba dva. Třetí kapitola se věnovala kvalitativní analýze.

Čtvrtá kapitola se věnovala porovnání Hollingova-Tannerova modelu II. typu a jeho modifikací. Zjistili jsme následující.

V případě modelu bez Alleeho efektu a bez alternativní potravy víme, že vždy najdeme právě jeden pozitivní stacionární bod. Jelikož v topologicky ekvivalentním systému na osách souřadnic neleží za všech okolností žádný atraktor, tak nikdy nenastává možnost, že by kořist a predátor vyhynuli. Ostatní modely, v kterých je přidán Alleeho efekt nebo alternativní potravu pro predátora připouštějí možnost, že kořist a dravec nebo jen kořist vyhynou. Zároveň ale tyto modely připouštějí možnosti, že můžou mít 0,1 nebo 2 pozitivní stacionární body. Přidáním alternativní potravy pro predátora vznikne na ose y nový stacionární bod $(0,c)$ a změní se stabilita bodu $(0,0)$. Nemůže nastat situace, že jak predátor, tak kořist zároveň vyhynou. Přidáním silného Alleeho efektu vznikne na ose x nový stacionární bod $(m,0)$. Přidáním slabého Alleeho efektu nevznikne na ose x a y žádný nový stacionární bod. Když budeme mít model s alternativní potravou pro predátora a budeme pohybovat s parametrem c , tak budeme ovlivňovat kapacitu prostředí pro predátora. Tedy čím větší c , tím bude mít predátor větší kapacitu prostředí, což mu umožní se vyskytovat ve větším množství. Máme-li model se silným Alleeho efektem a pohybujeme s proměnnou m , tak ovlivňujeme bez ohledu na predátora prosperitu kořisti. Čím větší je m , tím náročnější je pro kořist sehnat potřebný počet jedinců, aby nezačala trpět kvůli svému malému množství. U modelu obsahujícího Alleeho efekt není možné, aby nastala situace, kdy existují dva cykly zároveň. Model bez Alleeho efektu s alternativní potravou pro predátora může dosáhnout tristability.

Seznam použité literatury

- [1] E. González-Olivares E.Sáez. Dynamics of predator-prey model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 59(5):1867–1878, January 1999.
- [2] Graeme Pettet Peter van Heijster Claudio Arancibia-Ibarra, José D. Flores. A Holling–Tanner Predator–Prey model with strong Allee effect. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 29(11), October 2019.
- [3] Alejandro Rojas-Palma Betsabé Gonzáles-Yanes Eduardo González-Olivares, Claudio Arancibia-Ibarra. Bifurcations and multistability on the May–Holling–Tanner predation model considering alternative food for the predators. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 16(5):4274–4298, May 2019.
- [4] Eduardo González-Olivares Claudio Arancibia-Ibarra. A MODIFIED LESLIE-GOWER PREDATOR-PREY MODEL WITH HYPERBOLIC FUNCTIONAL RESPONSE AND ALLEE EFFECT ON PREY. In *BIOMAT 2010*, pages 146–162, July 2010.
- [5] Alejandro Rojas-Palma and Eduardo González-Olivares. Optimal harvesting in a predator–prey model with Allee effect and sigmoid functional response. *Applied Mathematical Modelling*, 36(5):1864–1874, 2012.
- [6] Minimum viable population. https://en.wikipedia.org/wiki/Minimum_viable_population, 2020.
- [7] Carmen Chicone. *Ordinary differential equations with applications*, volume 34. Springer Science & Business Media, 2006.
- [8] Xavier Jaroque Maria Jesus Álvarez, Antoni Ferragut. A SURVEY ON THE BLOW UP TECHNIQUE. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 21(11):3103–3118, November 2011.
- [9] topological equivalence. http://encyclopediaofmath.org/index.php?title=Topological_equivalence&oldid=30968, 2020.
- [10] Tomáš Bárta. konzultace k bakalářské práci.
- [11] Wikipedia. Hyperbolic equilibrium point. https://en.wikipedia.org/wiki/Hyperbolic_equilibrium_point, Mar 2020.
- [12] Tomáš Bárta. Domácí úkol č.1. předmět Aplikace ODR v biologii.
- [13] Bistability. <https://en.wikipedia.org/wiki/Bistability>, Apr 2021.