# Biološke invazije v strukturiranih populacijah

Barbara Boldin

Fakulteta za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije
Univerza na Primorskem

Matematični raziskovalni seminar
4. oktober 2010

# Motivacija

**Vprašanje:** Denimo, da se v obstoječem ekosistemu pojavi nova populacija. Kdaj bo invazija uspešna?

# Motivacija

**Vprašanje:** Denimo, da se v obstoječem ekosistemu pojavi nova populacija. Kdaj bo invazija uspešna?

Primeri invazij:

- *Ekologija*: nova populacija pleni obstoječe populacije, tekmuje za skupne vire, itd.

# Motivacija

**Vprašanje:** Denimo, da se v obstoječem ekosistemu pojavi nova populacija. Kdaj bo invazija uspešna?

Primeri invazij:

- *Ekologija*: nova populacija pleni obstoječe populacije, tekmuje za skupne vire, itd.
- *Epidemiologija*: v populaciji se pojavi patogen organizem (virus, bakterija, itd).

# Motivacija

**Vprašanje:** Denimo, da se v obstoječem ekosistemu pojavi nova populacija. Kdaj bo invazija uspešna?

Primeri invazij:

- *Ekologija*: nova populacija pleni obstoječe populacije, tekmuje za skupne vire, itd.
- *Epidemiologija*: v populaciji se pojavi patogen organizem (virus, bakterija, itd).
- *Evolucija*: nov fenotip se pojavi v populaciji z danimi fenotipi (recimo: nov sev virusa, ki se od obstoječih razlikuje po svoji virulentnosti)

Za deterministične procese lahko odgovor v obliki *osnovnega reprodukcijskega razmerja* $\mathcal{R}_0$ podamo takole:

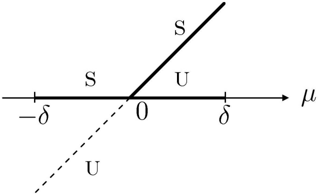
- Če je $\mathcal{R}_0 > 1$ je invazija uspešna ,
- Če je $\mathcal{R}_0 < 1$ invazija ni uspešna,

Za deterministične procese lahko odgovor v obliki *osnovnega reprodukcijskega razmerja* $\mathcal{R}_0$ podamo takole:

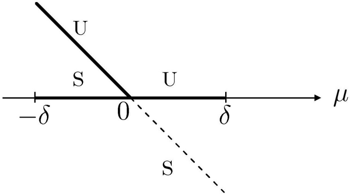
- Če je $\mathcal{R}_0 > 1$ je invazija uspešna ,
- Če je $\mathcal{R}_0 < 1$ invazija ni uspešna,
- Pri $\mathcal{R}_0 = 1$ se zgodi **transkritična bifurkacija**.

Za deterministične procese lahko odgovor v obliki *osnovnega reprodukcijskega razmerja* $\mathcal{R}_0$ podamo takole:

- Če je $\mathcal{R}_0 > 1$ je invazija uspešna ,
- Če je $\mathcal{R}_0 < 1$ invazija ni uspešna,
- Pri $\mathcal{R}_0 = 1$ se zgodi **transkritična bifurkacija**.



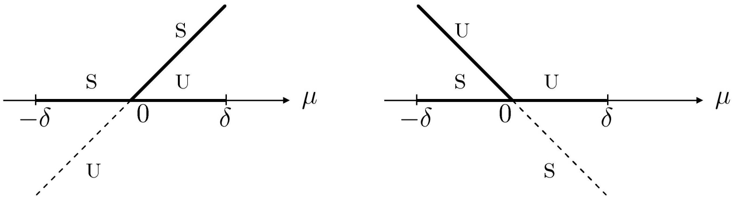

$(i)$ superkritična




$(ii)$ subkritična

Za deterministične procese lahko odgovor v obliki *osnovnega reprodukcijskega razmerja* $\mathcal{R}_0$ podamo takole:

- Če je $\mathcal{R}_0 > 1$ je invazija uspešna ,
- Če je $\mathcal{R}_0 < 1$ invazija ni uspešna,
- Pri $\mathcal{R}_0 = 1$ se zgodi **transkritična bifurkacija**.




$(i)$ superkritična $(ii)$ subkritična

**Cilj:** Predstaviti formulo za določanje smeri bifurkacije.

# Oris predavanja

- Definicija in izračun $\mathcal{R}_0$ za strukturirane populacije. Kakšne strukturirane populacije imamo v mislih in kakšen je matematičen opis biološkega procesa?

- Populacijski modeli v zveznem času

  (Za populacijske modele z diskretno časovno skalo glej:

  **B.Boldin: Introducing a population into a steady community: the critical case, the centre manifold and the direction of bifurcation. SIAM J. Appl. Math., 2006**)

- Primer: Model selektivnega plenjenja v strukturirani populaciji plena (povzet po

  "A. De Roos, L. Persson, H.R. Thieme: **Emergent Allee effects in top predators feeding on structured prey populations**, Proc. R. Soc. Lond. B 270 (2003)"

# Osnovno reprodukcijsko razmerje

$\mathcal{R}_0 =$ *pričakovano število potomcev 'povprečnega' predstavnika populacije.*

# Osnovno reprodukcijsko razmerje

$\mathcal{R}_0 =$ *pričakovano število potomcev 'povprečnega' predstavnika populacije.*

Če je množica *i*-stanj končna, $\{1, 2, ..., k\}$, določimo

$$\mathcal{R}_{ij} = \textit{pričakovano število potomcev z i-stanjem ob rojstvu } i,$$
$$\textit{ki jih 'rodi' posameznik z i-stanjem ob rojstvu } j.$$

# Osnovno reprodukcijsko razmerje

$\mathcal{R}_0 =$ *pričakovano število potomcev 'povprečnega' predstavnika populacije.*

Če je množica $i$-stanj končna, $\{1, 2, ..., k\}$, določimo

$$\mathcal{R}_{ij} = \text{pričakovano število potomcev z } i\text{-stanjem ob rojstvu } i, \\ \text{ki jih 'rodi' posameznik z } i\text{-stanjem ob rojstvu } j.$$

Kako pravilno povprečiti števila $\mathcal{R}_{ij}$?
Diekmann et.al. (1990): $\mathcal{R}_0$ je dominantna lastna vrednost nenegativne matrike $[R_{ij}]$. Če je $\vec{v} = (v_1, ..., v_k)$ dominantni lastni vektor, potem normirani lastni vektor

$$\frac{\vec{v}}{\sum_{i=1}^{k} v_i}$$

določa 'povprečnega' predstavnika populacije.

# Matematični opis dinamike

Predpostavka I: Množica $i$-stanj je končna.

- Osnovna populacija: $n$ i-stanj
  Nova populacija: $m$ i-stanj

# Matematični opis dinamike

Predpostavka I: Množica $i$-stanj je končna.

- Osnovna populacija: $n$ i-stanj
  Nova populacija: $m$ i-stanj

- Prostora populacijskih stanj:

$$\text{Nova populacija: } \mathcal{Y} = \{(y_1, ..., y_m); y_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^m$$
$$\text{Osnovna populacija: } \mathcal{Z} = \{(z_1, ..., z_n); z_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^n$$

# Matematični opis dinamike

Predpostavka I: Množica $i$-stanj je končna.

- Osnovna populacija: $n$ i-stanj
  Nova populacija: $m$ i-stanj

- Prostora populacijskih stanj:

$$\text{Nova populacija: } \mathcal{Y} = \{(y_1, \ldots, y_m); y_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^m$$
$$\text{Osnovna populacija: } \mathcal{Z} = \{(z_1, \ldots, z_n); z_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^n$$

- Parameteri: $p \in \mathbb{R}^p$

# Matematični opis dinamike

Predpostavka I: Množica *i*-stanj je končna.

- Osnovna populacija: $n$ i-stanj
  Nova populacija: $m$ i-stanj
- Prostora populacijskih stanj:

$$\text{Nova populacija: } \mathcal{Y} = \{(y_1, ..., y_m); y_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^m$$
$$\text{Osnovna populacija: } \mathcal{Z} = \{(z_1, ..., z_n); z_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^n$$

- Parameteri: $p \in \mathbb{R}^p \to \mu \in \mathbb{R}$ (bifurkacijski parameter)

# Matematični opis dinamike

Predpostavka I: Množica $i$-stanj je končna.

- Osnovna populacija: $n$ i-stanj
  Nova populacija: $m$ i-stanj
- Prostora populacijskih stanj:

$$\text{Nova populacija: } \mathcal{Y} = \{(y_1, ..., y_m); y_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^m$$
$$\text{Osnovna populacija: } \mathcal{Z} = \{(z_1, ..., z_n); z_i \geq 0\} = \mathbb{R}_+^n$$

- Parameteri: $p \in \mathbb{R}^p \to \mu \in \mathbb{R}$ (bifurkacijski parameter)

Predpostavka II: Osnovna populacija je ob pojavu nove populacije v ravnovesnem stanju.

Dinamika:

- Dinamični sistem v zveznem času opisan z

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= g(y, z, \mu) \\ \frac{dz}{dt} &= h(y, z, \mu) \end{aligned}$$

ali

- Dinamični sistem v diskretnem času opisan z

$$\begin{aligned} y &\mapsto g(y, z, \mu) \\ z &\mapsto h(y, z, \mu) \end{aligned}$$

kjer $g \in C^2(\mathbb{R}^{m+n+1}, \mathbb{R}^m)$ in $h \in C^1(\mathbb{R}^{m+n+1}, \mathbb{R}^n)$.

Dinamika:

- Dinamični sistem v zveznem času opisan z

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= g(y,z,\mu) = G(y,z,\mu)y \\ \frac{dz}{dt} &= h(y,z,\mu) \end{aligned}$$

ali

- Dinamični sistem v diskretnem času opisan z

$$\begin{aligned} y &\mapsto g(y,z,\mu) = G(y,z,\mu)y \\ z &\mapsto h(y,z,\mu) \end{aligned}$$

kjer $g \in C^2(\mathbb{R}^{m+n+1}, \mathbb{R}^m)$ in $h \in C^1(\mathbb{R}^{m+n+1}, \mathbb{R}^n)$.
Če je $y = 0$, potem $\mathcal{Z}$ invarianten $(g(0,z,\mu) = 0$ za vse $z \in \mathcal{Z}, \mu \in \mathbb{R})$

# Modeli populacijskih invazij v zveznem času

Dinamika opisana z

$$
\begin{aligned}
\frac{dy}{dt} &= g(y, z, \mu) = G(y, z, \mu)y \\
\frac{dz}{dt} &= h(y, z, \mu)
\end{aligned}
$$

# Modeli populacijskih invazij v zveznem času

Dinamika opisana z

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= g(y,z,\mu) = G(y,z,\mu)y \\ \frac{dz}{dt} &= h(y,z,\mu) \end{aligned}$$

- Naj bo $x = (y, z)$, $f = (Gy, h)$

# Modeli populacijskih invazij v zveznem času

Dinamika opisana z

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= g(y,z,\mu) = G(y,z,\mu)y \\ \frac{dz}{dt} &= h(y,z,\mu) \end{aligned}$$

- Naj bo $x = (y, z)$, $f = (Gy, h)$
- Ravnovesno stanje 'starih' populacij $e(\mu) = (0, z_0(\mu))$

# Modeli populacijskih invazij v zveznem času

Dinamika opisana z

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= g(y,z,\mu) = G(y,z,\mu)y \\ \frac{dz}{dt} &= h(y,z,\mu) \end{aligned}$$

- Naj bo $x = (y, z)$, $f = (Gy, h)$
- Ravnovesno stanje 'starih' populacij $e(\mu) = (0, z_0(\mu))$
- Linearizacija okoli $e(\mu)$

$$Df\left((e(\mu),\mu)\right) = \begin{bmatrix} G(e(\mu),\mu) & 0 \\ h_y(e(\mu),\mu) & h_z(e(\mu),\mu) \end{bmatrix}$$

- **Predpostavka 1**: Če $\lambda \in \sigma(h_z(e(\mu), \mu))$ potem $Re(\lambda) < 0$.

- **Predpostavka 1**: Če $\lambda \in \sigma(h_z(e(\mu),\mu))$ potem $Re(\lambda) < 0$.
- **Dejstvo**:

$$s\big(G(e(\mu),\mu)\big) < 0 \iff \mathcal{R}_0 < 1,$$
$$s\big(G(e(\mu),\mu)\big) > 0 \iff \mathcal{R}_0 > 1.$$

- **Predpostavka 1**: Če $\lambda \in \sigma(h_z(e(\mu),\mu))$ potem $Re(\lambda) < 0$.
- **Predpostavka 2**:

$$
\begin{aligned}
\mu < 0 &\iff s\big(G(e(\mu),\mu)\big) < 0 \iff \mathcal{R}_0 < 1,\\
\mu > 0 &\iff s\big(G(e(\mu),\mu)\big) > 0 \iff \mathcal{R}_0 > 1.
\end{aligned}
$$

- **Predpostavka 1**: Če $\lambda \in \sigma(h_z(e(\mu), \mu))$ potem $Re(\lambda) < 0$.
- **Predpostavka 2**:

$$\mu < 0 \iff s\big(G(e(\mu), \mu)\big) < 0 \iff \mathcal{R}_0 < 1,$$
$$\mu > 0 \iff s\big(G(e(\mu), \mu)\big) > 0 \iff \mathcal{R}_0 > 1.$$

- **Predpostavka 3**: $\frac{d}{d\mu} s(G(e(\mu), \mu))\Big|_{\mu=0} > 0$.

- **Predpostavka 1**: Če $\lambda \in \sigma(h_z(e(\mu), \mu))$ potem $Re(\lambda) < 0$.
- **Predpostavka 2**:

$$\begin{aligned} \mu < 0 &\iff s\big(G(e(\mu), \mu)\big) < 0 \iff \mathcal{R}_0 < 1, \\ \mu > 0 &\iff s\big(G(e(\mu), \mu)\big) > 0 \iff \mathcal{R}_0 > 1. \end{aligned}$$

- **Predpostavka 3**: $\frac{d}{d\mu} s(G(e(\mu), \mu))\Big|_{\mu=0} > 0$.
- Naj bo

$$e = e(0),\ H_y = h_y(e, 0),\ H_z = h_z(e, 0),\ G_0 = G(e, 0).$$

- **Predpostavka 4**: dim (centralni podprostor $G_0$) $= 1$.

Izrek. Naj bo $\dot{x} = f(x)$, $e(\mu) = (0, z_0(\mu))$ ravnovesno stanje in naj bo $e = e(0)$. Naj veljajo predpostavke $1 - 4$. Naj bosta $w$ in $v$ levi in desni lastni vektor matrike $G_0$, ki pripadata lastni vrednosti 0, in naj bo $v \cdot w = 1$ . Naj bo

$$M = \sum_{i,j,k=1,\dots m} w_i \Big( \frac{\partial G_{ij}(e,0)}{\partial y_k} + \frac{\partial G_{ik}(e,0)}{\partial y_j} \Big) v_j v_k \\ - 2 \sum_{\substack{i,j=1\dots m \\ k=1\dots,n}} w_i \frac{\partial G_{ij}(e,0)}{\partial z_k} v_j (H_z^{-1} H_y v)_k .$$

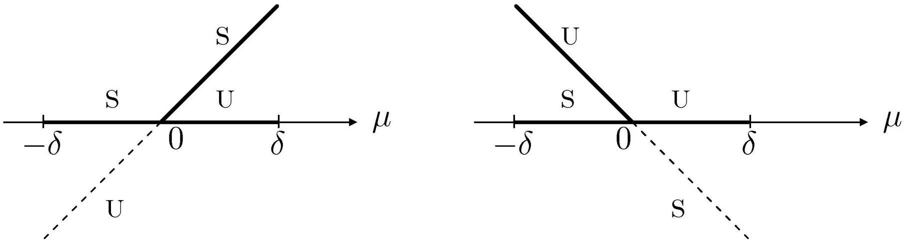
Tedaj obstaja $\delta > 0$, da velja

(i) če je $M < 0$, potem obstaja veja $\mu \mapsto (y(\mu), z(\mu))$ pozitivnih, lokalno asimptotsko stabilnih stacionarnih stanj, definirana za $\mu \in (0, \delta)$,

(ii) če je $M > 0$, potem obstaja veja $\mu \mapsto (y(\mu), z(\mu))$, pozitivnih, nestabilnih stacionarnih stanj definirana za $\mu \in (-\delta, 0)$.

## V sliki:

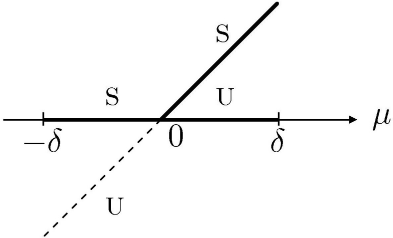
predznak M določa smer bifurkacije iz stacionarnega stanja $e$.



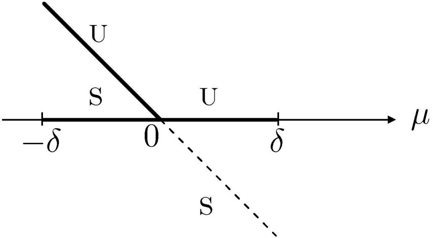

$(i)$ superkritična : $M < 0$ $(ii)$ subkritična : $M > 0$

## V sliki:

predznak M določa smer bifurkacije iz stacionarnega stanja $e$.




$(i)$ superkritična : $M < 0$




$(ii)$ subkritična : $M > 0$

**Vprašanje:** kaj predznak M pomeni za invazijo nove populacije?

Če je $M < 0$, potem je

1. invazija neuspešna v primeru $\mathcal{R}_0 < 1$ in
2. invazija uspešna če $\mathcal{R}_0 > 1$. Velikost nove populacije ostane majhna.

Če je $M < 0$, potem je

1. invazija neuspešna v primeru $\mathcal{R}_0 < 1$ in
2. invazija uspešna če $\mathcal{R}_0 > 1$. Velikost nove populacije ostane majhna.

Če je $M > 0$, potem

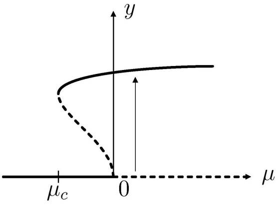
1. je invazija neuspešna če je $\mathcal{R}_0 < 1$ in je nova populacija na začetku majhna. Če je nova populacija na začetku nekoliko večja, lahko uspe tudi kadar je $\mathcal{R}_0 < 1$.
2. Invazija je uspešna kadar $\mathcal{R}_0 > 1$. Kaj se v tem primeru zgodi z novo populacijo?

Če je $M < 0$, potem je

1. invazija neuspešna v primeru $\mathcal{R}_0 < 1$ in
2. invazija uspešna če $\mathcal{R}_0 > 1$. Velikost nove populacije ostane majhna.

Če je $M > 0$, potem

1. je invazija neuspešna če je $\mathcal{R}_0 < 1$ in je nova populacija na začetku majhna. Če je nova populacija na začetku nekoliko večja, lahko uspe tudi kadar je $\mathcal{R}_0 < 1$.
2. Invazija je uspešna kadar $\mathcal{R}_0 > 1$. Kaj se v tem primeru zgodi z novo populacijo? Ena možnost je t.i. *katastrofalen prehod*, ki ima pomembne posledice (epidemiologija, zatiranje škodljivcev itd.)




$M > 0$. Katastrofalen prehod

# Primer: Plenilci selektivno plenijo strukturirano populacijo plena

Povzet po "A. De Roos, L. Persson, H.R. Thieme: **Emergent Allee effects in top predators feeding on structured prey populations**, Proc. R. Soc. Lond. B 270 (2003)"

**Osnovna populacija**: mladoletni (juveniles; J), polodrasli (subadults; S), odrasli (adults; A).

$$\frac{dJ}{dt} = \beta A - \rho J - \mu_J J,$$
$$\frac{dS}{dt} = \rho J - \pi(S)S - \mu_S(S)S,$$
$$\frac{dA}{dt} = \pi(S)S - \mu_A A.$$

Populacija polodraslih posameznikov je regulirana preko *intenzitete dozorevanja* $\pi$ ($\pi' < 0$) ali *smrtnosti* $\mu_S$ ($\mu_S' > 0$).

**Primer I.** Plenilci (P) plenijo eno od nereguliranih populacij (odrasel plen)

- Dinamika plenilcev:

$$\frac{dP}{dt} = (\phi f(A) - \nu)P$$

**Primer I.** Plenilci (P) plenijo eno od nereguliranih populacij (odrasel plen)

- Dinamika plenilcev:

$$\frac{dP}{dt} = (\phi f(A) - \nu)P$$

- Dinamika plena:

$$\begin{aligned}\frac{dJ}{dt} &= \beta A - \rho J - \mu_J J,\\ \frac{dS}{dt} &= \rho J - \pi(S)S - \mu_S(S)S,\\ \frac{dA}{dt} &= \pi(S)S - \mu_A A - f(A)P.\end{aligned}$$

Predpostavka: $f'(A) > 0$.

- Ravnotežno stanje osnovne populacije:

$$J^* = \frac{\beta\pi(S^*)S^*}{\mu_A(\mu_J + \rho)},$$
$$A^* = \frac{\pi(S^*)S^*}{\mu_A}$$
$$\frac{\rho\beta\pi(S^*)}{\mu_A(\mu_J + \rho)} = \pi(S^*) + \mu_S(S^*)$$

- Ravnotežno stanje osnovne populacije:

$$J^* = \frac{\beta\pi(S^*)S^*}{\mu_A(\mu_J + \rho)},$$
$$A^* = \frac{\pi(S^*)S^*}{\mu_A}$$
$$\frac{\rho\beta\pi(S^*)}{\mu_A(\mu_J + \rho)} = \pi(S^*) + \mu_S(S^*)$$

- Poleg tega:

$$\mathcal{R}_0 = \frac{\phi f(A^*)}{\nu} = 1.$$

Imamo $y = P, z = (z_1, z_2, z_3) = (J, S, A)$,

Imamo $y = P, z = (z_1, z_2, z_3) = (J, S, A)$,

$$G = \phi f(A) - \nu,$$

$$H_y = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ -f(A^*) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ -\frac{\nu}{\phi} \end{bmatrix},$$

$$H_z = \begin{bmatrix} -(\rho + \mu_J) & 0 & \beta \\ \rho & -(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*} & 0 \\ 0 & (\pi(S)S)'|_{S=S^*} & -\mu_A \end{bmatrix}.$$

Imamo $y = P, z = (z_1, z_2, z_3) = (J, S, A)$,

$$G = \phi f(A) - \nu,$$

$$H_y = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ -f(A^*) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ -\frac{\nu}{\phi} \end{bmatrix},$$

$$H_z = \begin{bmatrix} -(\rho + \mu_J) & 0 & \beta \\ \rho & -(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*} & 0 \\ 0 & (\pi(S)S)'|_{S=S^*} & -\mu_A \end{bmatrix}.$$

Torej

$$\begin{aligned} M &= 2\frac{\partial G(e,0)}{\partial y} - 2\sum_{k=1\dots,n} \frac{\partial G(e,0)}{\partial z_k}(H_z^{-1}H_y)_k \\ &= -2G'(A^*)(H_z^{-1}H_y)_3. \end{aligned}$$

Dobimo

$$M = 2\nu(\rho + \mu_J) f'(A^*)(\det H_z)^{-1}(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*}$$

Dobimo

$$M = 2\nu(\rho + \mu_J) f'(A^*)(\det H_z)^{-1}(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*}$$

Ker je

$$\det\ H_z = \frac{\beta\rho S^*(\pi'(S^*)\mu_S(S^*) - \pi(S^*)\mu_S'(S^*))}{\pi(S^*) + \mu_S(S^*)} < 0$$

Dobimo

$$M = 2\nu(\rho + \mu_J) f'(A^*)(\det H_z)^{-1}(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*}$$

Ker je

$$\det\ H_z = \frac{\beta\rho S^*(\pi'(S^*)\mu_S(S^*) - \pi(S^*)\mu_S'(S^*))}{\pi(S^*) + \mu_S(S^*)} < 0$$

sledi

$$\mathrm{sign}\ M = -\mathrm{sign}(\pi(S)S + \mu_S(S)S)'|_{S=S^*}$$

Dobimo

$$M = 2\nu(\rho + \mu_J) f'(A^*)(\det H_z)^{-1}(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*}$$

Ker je

$$\det\ H_z = \frac{\beta\rho S^*(\pi'(S^*)\mu_S(S^*) - \pi(S^*)\mu'_S(S^*))}{\pi(S^*) + \mu_S(S^*)} < 0$$

sledi

$$\text{sign}\ M = -\text{sign}(\pi(S)S + \mu_S(S)S)'|_{S=S^*}$$

Sklep. *Pojavljajoč Alleejev efekt (an emergent Allee effect; t.j. $M > 0$) v populaciji plenilcev nastane natanko tedaj, ko pride do prekomerne kompenzacije v intenziteti dozorevanja $\pi(S)S$.*

**Primer II.** Plenilci plenijo na regulirano skupino polodraslih (S)

- Dinamika plenilcev:

$$\frac{dP}{dt} = (\phi f(S) - \nu)P$$

- Dinamika plena:

$$\begin{aligned}
\frac{dJ}{dt} &= \beta A - \rho J - \mu_J J, \\
\frac{dS}{dt} &= \rho J - \pi(S)S - \mu_S(S)S - f(S)P, \\
\frac{dA}{dt} &= \pi(S)S - \mu_A A.
\end{aligned}$$

Predpostavka: $f'(S) > 0$.

Imamo

$$G = \phi f(S) - \nu,$$

$$H_y = \begin{bmatrix} 0 \\ -f(S^*) \\ 0 \end{bmatrix}, \; H_z = \begin{bmatrix} -(\rho + \mu_J) & 0 & \beta \\ \rho & -(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*} & 0 \\ 0 & (\pi(S)S)'|_{S=S^*} & -\mu_A \end{bmatrix}.$$

Imamo

$$G = \phi f(S) - \nu,$$

$$H_y = \begin{bmatrix} 0 \\ -f(S^*) \\ 0 \end{bmatrix}, \; H_z = \begin{bmatrix} -(\rho + \mu_J) & 0 & \beta \\ \rho & -(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*} & 0 \\ 0 & (\pi(S)S)'|_{S=S^*} & -\mu_A \end{bmatrix}.$$

Sledi

$$\begin{aligned} M &= 2\frac{\partial G(e,0)}{\partial y} - 2\sum_{k=1\dots,n} \frac{\partial G(e,0)}{\partial z_k}(H_z^{-1}H_y)_k \\ &= -2G'(S^*)(H_z^{-1}H_y)_2 \\ &= \frac{2\nu\beta\rho f'(S^*)}{\det H_z} \\ &< 0 \end{aligned}$$

Imamo

$$G = \phi f(S) - \nu,$$

$$H_y = \begin{bmatrix} 0 \\ -f(S^*) \\ 0 \end{bmatrix}, \; H_z = \begin{bmatrix} -(\rho + \mu_J) & 0 & \beta \\ \rho & -(\pi(S)S + \mu_S S)'|_{S=S^*} & 0 \\ 0 & (\pi(S)S)'|_{S=S^*} & -\mu_A \end{bmatrix}.$$

Sledi

$$\begin{aligned} M &= 2\frac{\partial G(e,0)}{\partial y} - 2\sum_{k=1\ldots,n} \frac{\partial G(e,0)}{\partial z_k}(H_z^{-1}H_y)_k \\ &= -2G'(S^*)(H_z^{-1}H_y)_2 \\ &= \frac{2\nu\beta\rho f'(S^*)}{\det H_z} \\ &< 0 \end{aligned}$$

Sklep: *Pojavljajoči Alleejev efekt ni mogoč kadar plenilci plenijo na regulirano skupino.*

Več v

B.Boldin: **Introducing a population into a steady community: the critical case, the centre manifold and the direction of bifurcation**, SIAM Journal on Applied Mathematics, Volume 66 (2006), Issue 4, pp. 1424-1453

Hvala za pozornost.