A Levins-féle modell kiterjesztései

3. A klasszikus Levins-féle modell egy fajra

Richard Levins az 1960-as évek végén felállította az első differenciálegyenletes modellt, mellyel jellemezhető egyes növény- illetve állatfaj-populációk folytonos időben való térbeli terjedése. Nem az egyedek számának változását vizsgáljuk, hanem a populáció által elfoglalt terület nagyságának dinamikai változását. Ez egy jól ismert, úgynevezett átlagtér (mean-field) modell, amelyben csupán az elfoglalt terület nagyságának változását vizsgáljuk, nem foglalkozunk az egyes foltok alakjának alakulásával. Emiatt a modell nem minden esetben alkalmazható, feltételezi a faj által elfoglalt foltok egyenletes és sűrű elhelyezkedését.

Bár Levins csupán egy faj esetét vizsgálta, a modell több fajra is általánosítható (lásd a későbbi fejezeteket). Ez az egyszerűen felépített, a természetben valójában csak speciális körülmények közt előforduló, de matematikailag könnyen elemezhető modell. Erről részletesebben a [9], [10] olvashatunk.

Ebben a fejezetben ismertetjük a Levins-féle modellt és egyensúlyi helyzeteinek stabilitási tulajdonságait. Ezáltal szeretnénk bemutatni a modellvizsgálat menetét és főbb lépéseit.

3.1. Módszer: stabilitásvizsgálat első közelítéssel

Tekintsük az $x' = f(x)$ differenciálegyenletet. Legyen az $f(x)$ Jacobi mátrixa az $x = 0$ helyen:

$$A = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(0) \right), \quad i = 1, \dots, n; \; j = 1, \dots, n \tag{3.1.1}$$

Ha az $f(x)$ függvény sima, akkor az $f(0) = 0$ esetben $f(x) = A\,x + R(x)$ alakba írható, ahol $R(x)$ maradéktag kielégíti az $\frac{R(x)}{\|x\|} \to 0$ összefüggést, amint $x \to 0$. Tekintsük az

$$y' = A\,y \tag{3.1.2}$$

homogén lineáris differenciálegyenletet. Ezt az

$$x' = f(x) \tag{3.1.3}$$

differenciálegyenlet linearizáltjának nevezzük. A (3.1.2) egyenlet $y = 0$ megoldásának stabilitási tulajdonságait az A mátrix sajátértékeinek segítségével határozzuk meg. Így várható, hogy a (3.1.3) egyenlet és a (3.1.2) egyenletek megoldásai a 0 egy környezetében hasonlóan viselkednek (lásd [7]).

3.1.1. TÉTEL

Ha a (3.1.2) egyenlet $y = 0$ megoldása aszimptotikusan stabil (azaz A minden sajátértékének valós része negatív), akkor a (3.1.3) egyenlet $x = 0$ megoldása is aszimptotikusan stabil.

3.1.2. TÉTEL

Ha A-nak van pozitív valós részű sajátértéke, akkor a (3.1.3) egyenlet $x = 0$ megoldása instabil.

3.1.3. TÉTEL

Ha A minden sajátértéke nem pozitív valós részű, és van olyan sajátérték, melynek valós része 0, akkor az A ismerete nem elegendő a (3.1.3) egyenlet $x = 0$ egyensúlyi helyzete stabilitási tulajdonságának meghatározásához.

3.1.4. TÉTEL

Egy A $n\,x\,n$-es mátrixnak λ pontosan akkor sajátértéke, ha a $\det[A - \lambda E] = 0$, ahol E jelöli az $n\,x\,n$-es egységmátrixot.

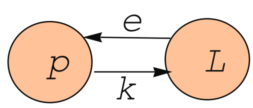
3.2. A modell

Legyen $p(t)$ $(0 \le p(t) \le 1)$ az adott faj által elfoglalt terület aránya. Feltételezzük, hogy a kolonizáció sebessége arányos az elfoglalt és az el nem foglalt foltok érintkezésének mértékével (közös határával), azaz a foltok egyenletes eloszlása esetén az elfoglalt és az el nem foglalt területek arányának szorzatával. Feltesszük, hogy egy foltban a kihalás a faj (a foltok) belső jellemzője, ezért valószínűsége konstans. Így a halálozás csak az elfoglalt foltok arányával arányos. Összefoglalva, az elfoglalt terület változására Levins az alábbi egyenletet kapta:

$$p'(t) = k\,(1 - p(t))\,p(t) - e\,p(t) \qquad (3.2.4)$$

ahol $0 \le k$ konstans a globális kolonizációs ráta, $0 \le e$ a globális halálozási ráta.

A továbbiakban az egyszerűség kedvéért használjuk a következő jelölést: $p := p(t)$. Az alábbi ábra jól mutatja az elfoglalt és üres foltok közti változást. Most és a későbbiekben is, a nyilak a cél-folt elfoglalását jelentik.



3.2.1. ábra

Levins-modell egy fajra; e a kihalási ráta, k a kolonizációs ráta, p az elfoglalt folt, L a lakatlan (üres) folt

3.2.1. MEGJEGYZÉS

Észrevehető, hogy a (3.2.4) modell ekvivalens Verhulst logisztikus egyenletével (1838) a $p = x,\ k = \frac{r}{A}$ és $e = \frac{r(1-A)}{A}$ helyettesítéssel:

$$x' = \frac{r}{A}(1-x)x - \frac{r(1-A)}{A}x = -\frac{r}{A}x^2 + rx = rx\left(1 - \frac{x}{A}\right).$$

3.3. Az egyensúlyi helyzetek

A (3.2.4) egyenlet jobb oldala:

```
Levins1 = k p (1 - p) - e p;
```

A (3.2.4) egyensúlyi helyzetei:

```
Levins1Egyensuly = Solve[0 == Levins1, p];
Levins1Egyensuly // Column
```

$$\{p \to 0\}$$
$$\left\{p \to \frac{-e+k}{k}\right\}$$

Az egyenletnek nyilvánvalóan két lehetséges egyensúlyi helyzete van. Mivel $0 \le p(t) \le 1$, azonnal látható, hogy a nemtriviális egyensúlyi helyzet csak akkor pozitív, ha

$$0 \le \frac{k-e}{k} \Leftrightarrow \frac{e}{k} \le 1 \Leftrightarrow e \le k,$$

Meg fogjuk mutatni, hogy ekkor ez az egyensúlyi helyzet stabilis, a triviális pedig instabilis. Amennyiben $e > k$, akkor nyilvánvalóan a populáció mindig kihal. Azaz az adott faj túlélésének feltétele, hogy nagyobb mértékben kolonizáljon (foglaljon üres területet), mint ahogy kihal.

3.4. Az egyensúlyi helyzetek stabilitási tulajdonságai

Vizsgáljuk a kapott egyensúlyi helyzetek stabilitását, azaz a (3.2.4) egyenlet deriváltjába írjuk be az egyensúlyi helyzetek megfelelő értékeit, így kapjuk meg a megfelelő sajátértékeket, melyek negatív voltja az aszimptotikus stabilitást biztosítja. Bár ebben az esetben a bizonyítás elemi és tankönyvi, az általános eset bevezetéseként alkalmazzuk a linearizáció általános módszerét.

A (3.2.4) jobb oldalának deriváltja:

```
Levins1Jacobi = D[Levins1, p]
```

$$-e + k\,(1 - p) - k\,p$$

```
Levins1Jacobi /. Levins1Egyensuly
```

$$\left\{-e + k,\ -k + k\left(1 - \frac{-e + k}{k}\right)\right\}$$

A (3.2.4) egyenlet jobb oldalának linearizáltja az egyensúlyi helyzetekben rendre:

```
Simplify[Levins1Jacobi /. Levins1Egyensuly]
```

$$\{-e + k,\ e - k\}$$

3.4.1. Tétel

Ha $k < e$, akkor a $p = 0$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis, a $p = \frac{k-e}{k}$ egyensúlyi helyzet instabilis.
Ha $k > e$, akkor a $p = \frac{k-e}{k}$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis, a $p = 0$ egyensúlyi helyzet instabilis.
Lásd a nemtriviális egyensúlyi helyzet létezésére vonatkozó fenti megjegyzést.

Bizonyítás

Vegyük észre, hogy a két egyensúlyi helyzethez tartozó sajátértékek egymás ellentettjei. A $p = 0$ esetben az aszimptotikus stabilitás feltétele:

$$k - e < 0 \Leftrightarrow k < e.$$

Az instabilitás feltétele:

$$k - e > 0 \Leftrightarrow k > e.$$

■

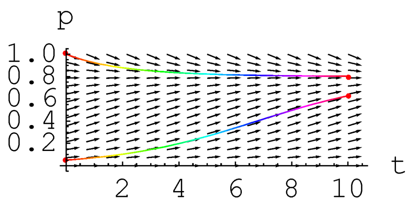
3.4.2. Megjegyzés

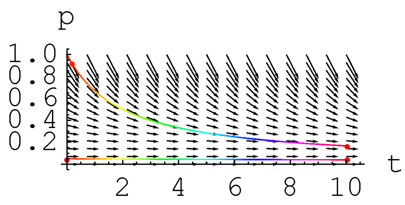
Ha $k = e$, akkor a (3.2.4) egyenlet a következően írható fel: $p' = e\,(1 - p)\,p - e\,p = -e\,p^2$, melynek csupán a $p = 0$ az egyensúlyi helyzete. Könnyen látható, hogy stabilitási tulajdonságáról nem tudunk mit mondani.

3.5. Grafikus megjelenítés - interaktív vizsgálatok

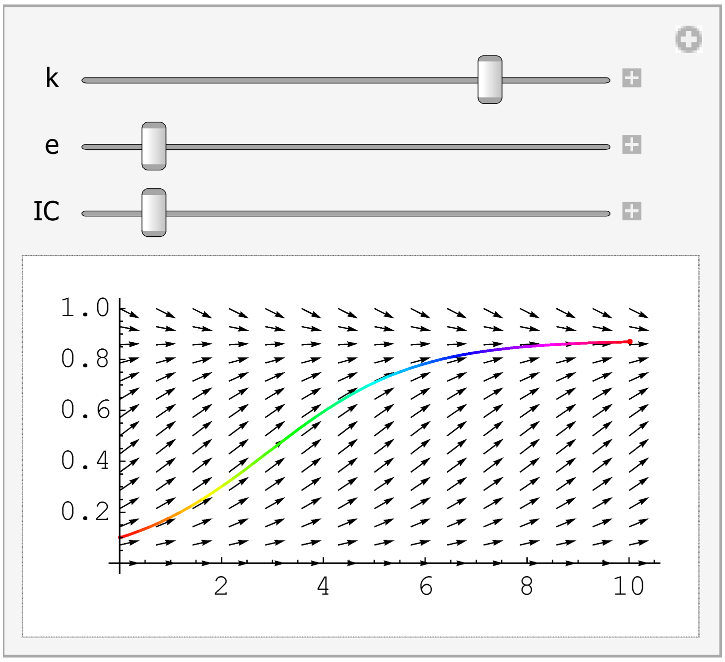
Az alábbiakban a rendszer paramétereit változtatva láthatjuk az egyensúlyi helyzetek és az iránymező változását.

Két jellemző paraméter-konfiguráció:





Lehetőség van a rendszer interaktív vizsgálatára. Kézzel változtathatjuk a paraméterek értékeit, és láthatjuk hogyan változik az iránymező és az adott kezdeti értékhez tartozó megoldás.



Az alábbi animációban az egyes képkockák az következő paramétersorozatnak felelnek meg:

{{k → 0., e → 0}, {k → 0.1, e → 0}, {k → 0.2, e → 0}, {k → 0.3, e → 0}, {k → 0.4, e → 0}, {k → 0.5, e → 0}, {k → 0.5, e → 0.}, {k → 0.5, e → 0.1}, {k → 0.5, e → 0.2}, {k → 0.5, e → 0.3}, {k → 0.5, e → 0.4}, {k → 0.5, e → 0.5}, {k → 0.5, e → 0.5}, {k → 0.4, e → 0.5}, {k → 0.3, e → 0.5}, {k → 0.2, e → 0.5}, {k → 0.1, e → 0.5}, {k → 0., e → 0.5}, {k → 0, e → 0.5}, {k → 0, e → 0.4}, {k → 0, e → 0.3}, {k → 0, e → 0.2}, {k → 0, e → 0.1}, {k → 0, e → 0.}}