# 4. A Levins-modell kiterjesztései két fajra

Míg Levins csupán egy faj esetét vizsgálta, modellje több fajra is általánosítható. Ekkor tudnunk kell, hogy egy-egy egymással versengő faj elfoglalhatja-e a másik által birtokolt foltokat. Ilyen viszony lehet például a békés egymás mellett élés, amikor csak üres foltokat foglalhatnak el, vagy amikor elfoglalhatják egymás területeit. Ezt nevezzük felülkolonizációnak. Látni fogjuk, hogy az általános eset vizsgálata igen bonyolult, ezért gyakran feltételezünk hierarchikus vagy más speciális viszonyt.

Levins modelljének két fajra való kiterjesztését Sean Nee és Robert M. May (1992) [12] tette meg először. További eredmények az 1990-es években és az évezredfordulón S. Nee, R. R. May [13], D. Tilman [21], [22] és P. Amarasekare [1], valamint az 1990-es években D. Tilman és C. L. Lehman [23] nevéhez fűzhetők.

## 4.1. Levins-modell két fajra: az ún. neutrális modell

Ebben a fejezetben az úgynevezett szimmetrikus preemptív versengés neutrális modelljét tárgyaljuk. Ebben a modellben a fajok között nincs interakció, a két faj békésen él egymás mellett, és úgy versengenek, hogy csak az üres területeket képesek elfoglalni, egyik a másikat nem kolonizálja. Azonnal látni fogjuk, hogy egy ilyen modellben két faj tartósan nem élhet együtt, azaz nincs a rendszernek olyan egyensúlyi helyzete, ahol mindkét faj által elfoglalt terület pozitív.

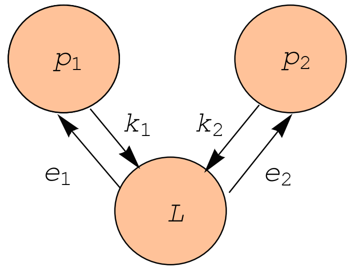
### 4.1.1. A modell

A neutrális modellben mindkét faj kolonizációjának sebessége arányos az általa elfoglalt és az üres foltok arányának szorzatával. A halálozás ebben a modellben is a faj belső jellemzője, ezért csak az adott faj elfoglalt foltok arányával arányos. Legyen $p_1(t)$ az első, $p_2(t)$ a második ( $0 \le p_1(t) + p_2(t) \le 1$) faj által elfoglalt terület aránya a $t$ időpillanatban. A modellt az alábbi egyenletrendszer írja le:

$$
\begin{aligned}
p_1'(t) &= k_1\, p_1(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_1\, p_1(t)\\
p_2'(t) &= k_2\, p_2(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_2\, p_2(t)
\end{aligned}
\qquad (4.1.1)
$$

ahol $k_1, k_2$ $(0 \le k_i,\ i = 1, 2)$ konstansok a globális kolonizációs ráták, $e_1, e_2$ $(0 \le e_i,\ i = 1, 2)$ konstansok a globális halálozási ráták.

A továbbiakban az egyszerűség kedvéért használjuk a következő jelölést: $p_i := p_i(t),\ i = 1, 2$. Az alábbi ábra mutatja az egyes fajok által elfoglalt és üres foltok közti változást.




**4.1.1. ábra**

Neutrális-modell két fajra; $e_1$, $e_2$ a kihalási ráták, $k_1$, $k_2$ a kolonizációs ráták, $p_1$, $p_2$ az elfoglalt foltok, $L$ a lakatlan (üres) folt

## 4.1.2. Az egyensúlyi helyzetek

Változók és paraméterek:

```
Clear[k1, k2, e1, e2]
var = {p1, p2};
parm = {k1, k2, e1, e2};
```

A (4.1.1) egyenletrendszer jobb oldala:

```
Levins2 =
  {p1 * (k1 * (1 - p1 - p2) - e1), p2 * (k2 * (1 - p1 - p2) - e2 )};
```

A (4.1.1) egyenletrendszer egyensúlyi helyzetei:

```
Levins2Egyensuly = Solve[Levins2 == {0, 0}, var];
Levins2Egyensuly // Column
```

$$\{p1 \to 0,\ p2 \to 0\}$$
$$\left\{p1 \to -\frac{e1-k1}{k1},\ p2 \to 0\right\}$$
$$\left\{p2 \to -\frac{e2-k2}{k2},\ p1 \to 0\right\}$$

Az egyensúlyi helyzeteket látva nyilvánvaló az alábbi fontos tétel.

### 4.1.1. Tétel

Nincs a rendszernek olyan egyensúlyi helyzete, ahol mindkét faj által elfoglalt terület pozitív.

### 4.1.1. Megjegyzés

Mivel $0 \le p_1(t) + p_2(t) \le 1$, azonnal látható, hogy a nemtriviális egyensúlyi helyzetek pozitívak, ha $\frac{e_i}{k_i} \le 1$, $i = 1, 2$. (Az egyfajos Levins-modell esetén ugyanez volt a feltétel.)

## 4.1.3. Az egyensúlyi helyzetek stabilitási tulajdonságai

Mivel nincs együttélő egyensúlyi helyzet, a stabilitási eredmények megfelelnek az egyfajos rendszerre vonatkozóakkal. A (4.1.1) jobb oldalának Jacobi mátrixa az egyensúlyi helyzetekben:

```
Levins2Jacobi = FullSimplify[D[Levins2, {var}]]
  {{-e1 - k1 (-1 + 2 p1 + p2), -k1 p1}, {-k2 p2, -e2 - k2 (-1 + p1 + 2 p2)}}
linLevins2 = FullSimplify[Levins2Jacobi /. Levins2Egyensuly];
Map[MatrixForm, linLevins2] // Column
```

$$\begin{pmatrix} -e1 + k1 & 0 \\ 0 & -e2 + k2 \end{pmatrix}$$
$$\begin{pmatrix} e1 - k1 & e1 - k1 \\ 0 & -e2 + \frac{e1\,k2}{k1} \end{pmatrix}$$
$$\begin{pmatrix} -e1 + \frac{e2\,k1}{k2} & 0 \\ e2 - k2 & e2 - k2 \end{pmatrix}$$

A Jacobi mátrixok sajátértékei rendre:

```
ev =
 Map[MatrixForm, Map[FullSimplify[Eigenvalues[#]] &, linLevins2]]
```

$$\left\{\begin{pmatrix} -e1 + k1 \\ -e2 + k2 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} e1 - k1 \\ -e2 + \frac{e1\,k2}{k1} \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} -e1 + \frac{e2\,k1}{k2} \\ e2 - k2 \end{pmatrix}\right\}$$

### 4.1.2. TÉTEL

($i$) Ha $1 < \frac{e_1}{k_1}$ és $1 < \frac{e_2}{k_2}$, akkor a $p = (0, 0)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

($i\,i$) Ha $\frac{e_1}{k_1} < 1$ és $\frac{e_1}{k_1} < \frac{e_2}{k_2}$, akkor a $p = \left(-\frac{e_1 - k_1}{k_1}, 0\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

($i\,i\,i$) Ha $\frac{e_2}{k_2} < 1$ és $\frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1}{k_1}$, akkor a $p = \left(0, -\frac{e_2 - k_2}{k_2}\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

BIZONYÍTÁS

A következő egyenlőtlenségeknek kell teljesülniük:

($i$) $\quad -e_i + k_i < 0 \iff k_i < e_i \iff 1 < \frac{e_i}{k_i},\ i = 1, 2$

($i\,i$) $\quad e_1 - k_1 < 0 \iff e_1 < k_1 \iff \frac{e_1}{k_1} < 1$ és

$$-e_2 + \frac{e_1\,k_2}{k_1} < 0 \iff \frac{e_1\,k_2}{k_1} < e_2 \iff \frac{e_1}{k_1} < \frac{e_2}{k_2}$$

$$(i\,i\,i) \quad e_2 - k_2 < 0 \Longleftrightarrow e_2 < k_2 \;\Leftrightarrow\; \frac{e_2}{k_2} < 1 \text{ és}$$
$$-e_1 + \frac{e_2\,k_1}{k_2} \Longleftrightarrow \frac{e_2\,k_1}{k_2} < e_1 \Leftrightarrow \frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1}{k_1}.$$

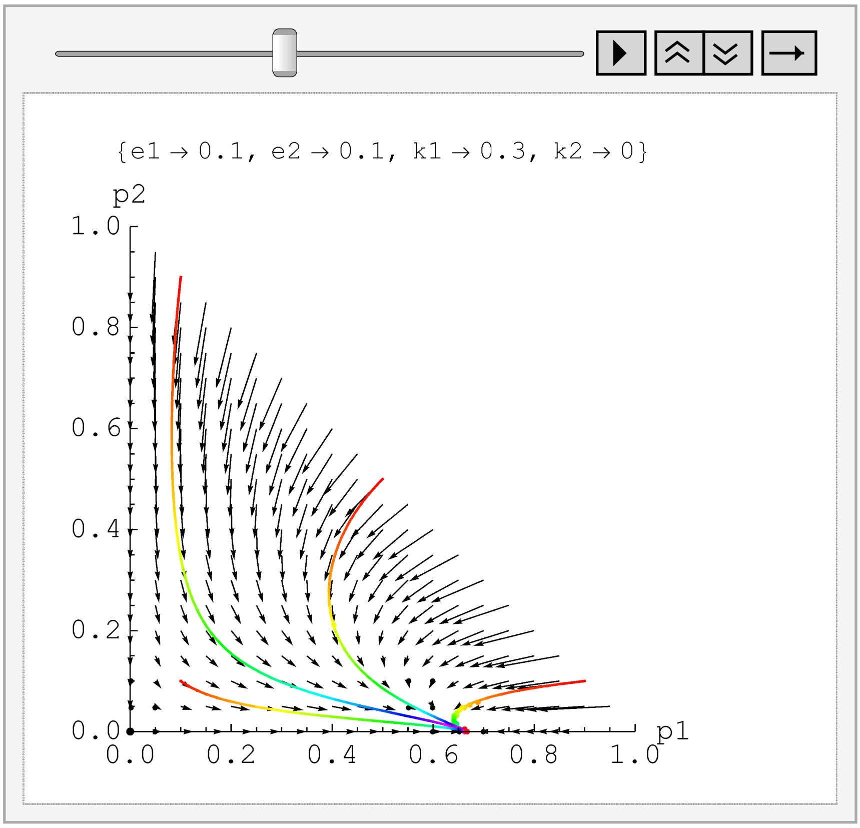
■

Tételünk feltételeit az $\frac{e_1}{k_1}$ és $\frac{e_2}{k_2}$ koordinátájú paraméter térben könnyen ábrázolhatjuk.

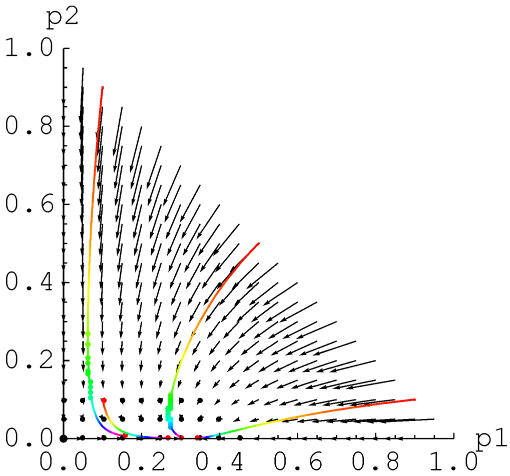
## 4.1.4. Grafikus megjelenítés - interaktív vizsgálatok

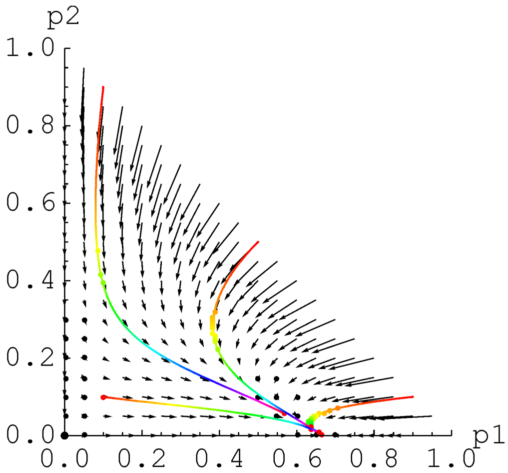
Az alábbiakban a rendszer paramétereit változtatva láthatjuk az egyensúlyi helyzetek és az iránymező változását.
Az alábbi animációban az egyes képkockák az következő paramétersorozatnak felelnek meg:

```
{{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0., k2 → 0},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.05, k2 → 0}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.1, k2 → 0},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.15, k2 → 0}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.2, k2 → 0},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.25, k2 → 0}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.1},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.2}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.3},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.4}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.5},
{e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.6}, {e1 → 0.1, e2 → 0.1, k1 → 0.3, k2 → 0.7}}
```

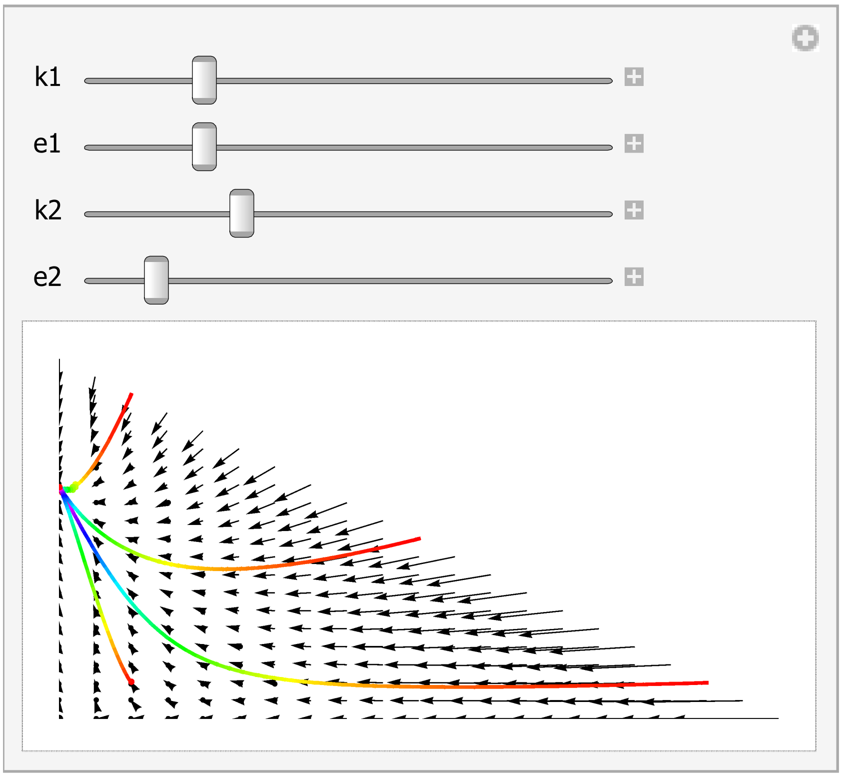


Két jellemző paraméter-konfiguráció:




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



## 4.2. Hierarchikus felülkolonizációs modell

Ebben a fejezetben olyan modellt vizsgálunk, ahol az egyik faj domináns a másikhoz képest, azaz a fajok kolonizációs képessége között hierarchia áll fenn. Az egyik faj képes kolonizálni minden ő általa még el nem foglalt területet (két faj esetén ez azt jelenti, hogy a domináns faj nemcsak az üres, hanem a gyengébb által benépesített területet is tudja kolonizálni), a másik csupán az üres területet képes elfoglalni. Amikor nemcsak az üres területet, hanem egymást is kolonizálják, akkor mondjuk azt, hogy az egyik faj felülkolonizálja a másikat. Ez az úgynevezett aszimmetrikus felülkolonizációs modell, ahol olyan nagymértékű a dominancia a fajok között, hogy a domináns faj bármely területet ugyanakkora valószínűséggel foglalhatja el.

Első ránézésre furcsa következménye a felülkolonizációnak, hogy képes biztosítani a két faj stabil együttélését.

Sean Nee és Robert M. May a Levins-modell két fajra való kiterjesztését úgy készítették el az 1990-es években, hogy a modellezés során három differenciálegyenletet írtak fel: az első és a második fajra valamint az üres (a fajok által el nem foglalt) területre. Most ennek a két egyenletből álló megfelelőjét mutatjuk be.

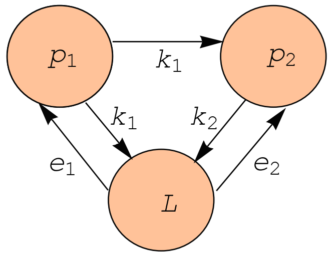
### 4.2.1. A modell

A hierarchikus felülkolonizációs modellben a domináns faj kolonizációjának sebessége arányos az általa elfoglalt és az általa nem elfoglalt foltok arányának szorzatával, míg a gyengébb faj kolonizációja az általa elfoglalt és az üres foltok arányának szorzatával arányos. A halálozás a faj belső jellemzője, ezért csak az adott faj által elfoglalt foltok arányával arányos. Legyen $p_1(t)$ az első, $p_2(t)$ a második ( $0 \leq p_1(t) + p_2(t) \leq 1$) faj által elfoglalt terület aránya a $t$ időpillanatban. A modellt az alábbi egyenletrendszer írja le:

$$\begin{aligned} p_1'(t) &= k_1\, p_1(t)\,(1 - p_1(t)) - e_1\, p_1(t) \\ p_2'(t) &= k_2\, p_2(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - k_1\, p_1(t)\, p_2(t) - e_2\, p_2(t) \end{aligned} \qquad (4.2.2)$$

ahol $k_1, k_2$ ( $0 \leq k_i,\ i = 1, 2$ ) konstansok a globális kolonizációs ráták, $e_1, e_2$ ( $0 \leq e_i,\ i = 1, 2$ ) konstansok a globális halálozási ráták.

A továbbiakban az egyszerűség kedvéért használjuk a következő jelölést: $p_i := p_i(t),\ i = 1, 2$. Az alábbi ábra mutatja az egyes fajok által elfoglalt és üres foltok közti változást.




**4.2.1. ábra**

Hierarchikus felülkolonizációs modell két fajra; $e_1$, $e_2$ a kihalási ráták, $k_1$, $k_2$ a kolonizációs ráták, $p_1$, $p_2$ az elfoglalt foltok, $L$ a lakatlan (üres) folt

## 4.2.2. Az egyensúlyi helyzetek

Változók és paraméterek:

```
Clear[k1, k2, e1, e2];
var = {p1, p2};
parm = {k1, k2, e1, e2};
```

A (4.2.2) egyenletrendszer jobb oldala:

```
AszFel2 = {p1 (k1 (1 - p1) - e1), p2 (k2 (1 - p1 - p2) - e2 - k1 p1)};
```

A (4.2.2) egyenletrendszer egyensúlyi helyzetei:

```
AszFel2Egyensuly = FullSimplify[Solve[AszFel2 == {0, 0}, var]];
AszFel2Egyensuly // Column
```

$$\{p1 \to 0,\ p2 \to 0\}$$
$$\left\{p1 \to 1 - \frac{e1}{k1},\ p2 \to 0\right\}$$
$$\left\{p2 \to 1 - \frac{e2}{k2},\ p1 \to 0\right\}$$
$$\left\{p2 \to \frac{-k1\ (e2+k1)+e1\ (k1+k2)}{k1\ k2},\ p1 \to 1 - \frac{e1}{k1}\right\}$$

Az egyenletrendszernek van együttélő egyensúlyi helyzete, ez a fajok közti dominanciának köszönhető. Fontos megjegyezni, hogy $0 \le p_1(\mathrm{t})+p_2(\mathrm{t}) \le 1$. Így a fentiek pontosan akkor egyensúlyi helyzetek, ha az egyenlőtlenség igaz rájuk a megfelelő behelyettesítéssel. Ha csak az egyik faj képes a túlélésre, akkor teljesülnie kell, hogy $0 \le 1 - \frac{e_i}{k_i} \Leftrightarrow \frac{e_i}{k_i} \le 1$, $i = 1, 2$, ugyanúgy, mint a neutrális modell esetén. Az együttélő egyensúlyi helyzetre: $\frac{e_1 k_1 - e_2 k_1 - k_1^2 + e_1 k_2}{k_1 k_2} + \frac{k_1 - e_1}{k_1} = \frac{e_1 k_1 - e_2 k_1 - k_1^2 + k_1 k_2}{k_1 k_2} = \frac{e_1 - e_2 - k_1 + k_2}{k_2}$. Ez pozitív, ha $e_1 - k_1 \ge e_2 - k_2$, és nem nagyobb 1-nél, ha $e_1 - k_1 \le e_2$.

## 4.2.3. Az egyensúlyi helyzetek stabilitási tulajdonságai

A (4.2.2) egyenlet jobb oldalának Jacobi mátrixai:

```
AszFel2Jacobi = FullSimplify[D[AszFel2, {var}]]
```

$$\{\{-e1+k1-2\,k1\,p1,\ 0\},\ \{-(k1+k2)\,p2,\ -e2+k2-k1\,p1-k2\,p1-2\,k2\,p2\}\}$$

```
linAszFel2 = AszFel2Jacobi /. AszFel2Egyensuly;
Map[MatrixForm, linAszFel2] // Column
```

$$\begin{pmatrix} -e1+k1 & 0 \\ 0 & -e2+k2 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} -e1+k1-2\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k1 & 0 \\ 0 & -e2-\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k1+k2-\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k2 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} -e1+k1 & 0 \\ -\left(1-\frac{e2}{k2}\right)(k1+k2) & -e2+k2-2\left(1-\frac{e2}{k2}\right)k2 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} -e1+k1-2\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k1 & 0 \\ -\frac{(k1+k2)\,(-k1\,(e2+k1)+e1\,(k1+k2))}{k1\,k2} & -e2-\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k1+k2-\left(1-\frac{e1}{k1}\right)k2-\frac{2\,(-k1\,(e2+k1)+e1\,(k1+k2))}{k1} \end{pmatrix}$$

A Jacobi mátrixok sajátértékei rendre:

```
Map[MatrixForm,
 ev = Map[FullSimplify[Eigenvalues[#]] &, linAszFel2]]
```

$$\left\{\begin{pmatrix} -e1+k1 \\ -e2+k2 \end{pmatrix},\ \begin{pmatrix} e1-k1 \\ e1-e2-k1+\frac{e1\,k2}{k1} \end{pmatrix},\ \begin{pmatrix} -e1+k1 \\ e2-k2 \end{pmatrix},\ \begin{pmatrix} e1-k1 \\ e2+k1-\frac{e1\,(k1+k2)}{k1} \end{pmatrix}\right\}$$

## 4.2.1. TÉTEL

($i$) Ha $1<\frac{e_1}{k_1}$ és $1<\frac{e_2}{k_2}$, akkor a $p=(0,0)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

($ii$) Ha $\frac{e_1}{k_1}<1$ és $\frac{e_1}{k_1}<\frac{k_1+e_2}{k_1+k_2}$, akkor a $p=\left(1-\frac{e_1}{k_1},0\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

($iii$) Ha $1<\frac{e_1}{k_1}$ és $\frac{e_2}{k_2}<1$, akkor a $p=\left(0,1-\frac{e_2}{k_2}\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

($iv$) Ha $\frac{e_1}{k_1}<1$ és $\frac{e_2+k_1}{k_1+k_2}<\frac{e_1}{k_1}$, akkor a $p=\left(\frac{-k_1(e_2+k_1)+e_1(k_1+k_2)}{k_1\,k_2},1-\frac{e_1}{k_1}\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

### BIZONYÍTÁS

A következő egyenlőtlenségeknek kell teljesülniük:

($i$) $\quad -e_i+k_i<0 \Leftrightarrow k_i<e_i \Leftrightarrow 1<\frac{e_i}{k_i},\ i=1,2$

($ii$) $\quad e_1-k_1<0 \Leftrightarrow e_1<k_1 \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1}<1$ és

$$e_1-e_2-k_1+\frac{e_1\,k_2}{k_1}<0 \Leftrightarrow e_1\,k_1-e_2\,k_1-k_1^2+e_1\,k_2<0 \Leftrightarrow e_1\,k_1+e_1\,k_2<k_1^2+e_2\,k_1 \Leftrightarrow$$

$$\Leftrightarrow e_1\,(k_1+k_2)<k_1\,(k_1+e_2) \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1}<\frac{k_1+e_2}{k_1+k_2}$$

($iii$) $\quad -e_1+k_1<0 \Leftrightarrow k_1<e_1 \Leftrightarrow 1<\frac{e_1}{k_1}$ és

$$e_2-k_2<0 \Leftrightarrow e_2<k_2 \Leftrightarrow \frac{e_2}{k_2}<1$$

($iv$) $\quad e_1-k_1<0 \Leftrightarrow e_1<k_1 \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1}<1$ és

$$e_2 + k_1 - \frac{e_1(k_1+k_2)}{k_1} < 0 \Leftrightarrow e_2\, k_1 + {k_1}^2 - e_1\, k_1 - e_1\, k_2 < 0 \Leftrightarrow e_2\, k_1 + {k_1}^2 < e_1\, k_1 + e_1\, k_2 \Leftrightarrow$$
$$\Leftrightarrow\ k_1\,(e_2 + k_1) < e_1\,(k_1 + k_2) \Leftrightarrow \frac{e_2+k_1}{k_1+k_2} < \frac{e_1}{k_1}.$$

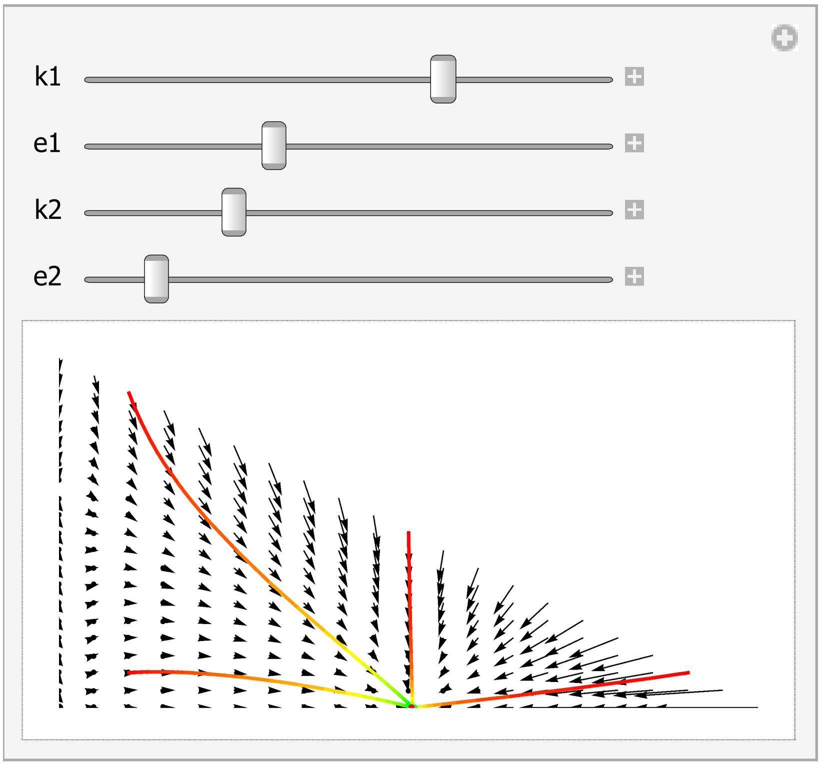
■

A $(i\,i)$ és $(i\,v)$ feltételből jól látható, hogy az aszimptotikus stabilitásban az $\frac{e_i}{k_i}$, $i = 1, 2$ hányadosok mellett a kolonizációs ráták arányának is döntő szerepe van, mivel $\frac{e_2+k_1}{k_1+k_2} = \frac{\frac{e_2}{k_2}+\frac{k_1}{k_2}}{\frac{k_1}{k_2}+1}$.

Tételeink feltételeit az $\frac{e_1}{k_1}$, $\frac{e_2}{k_2}$ és $\frac{k_1}{k_2}$ koordinátájú háromdimenziós paraméter térben könnyen ábrázolhatjuk.

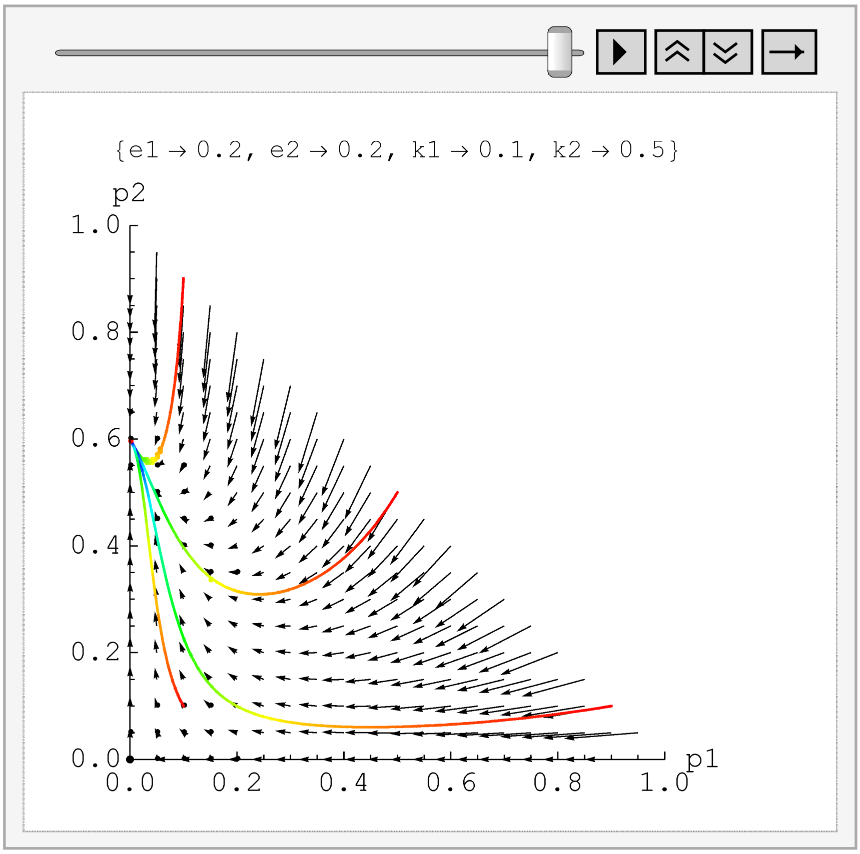
### 4.2.4. Grafikus megjelenítés - interaktív vizsgálatok

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

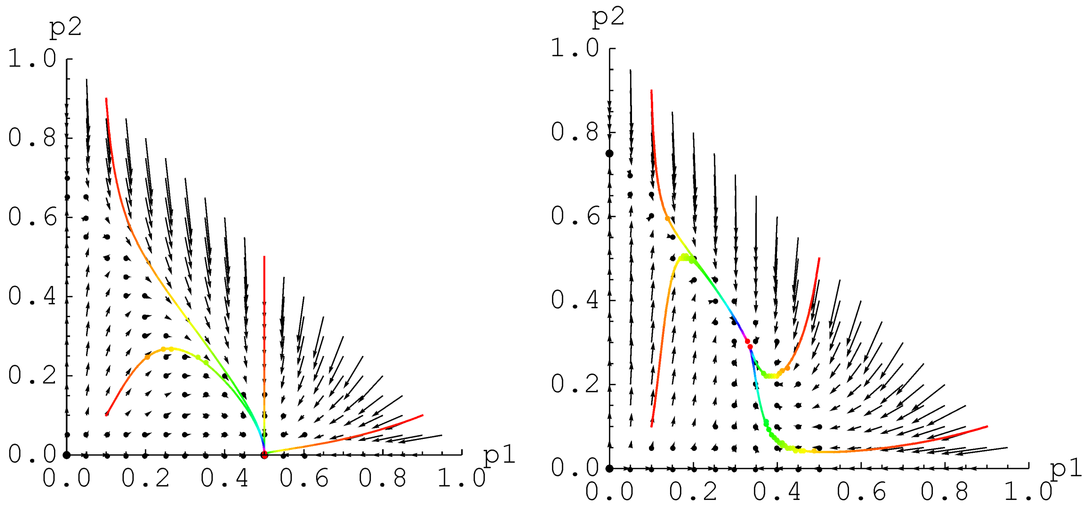



Az alábbiakban a rendszer paramétereit változtatva láthatjuk az egyensúlyi helyzetek és az iránymező változását. Az alábbi animációban az egyes képkockák az következő paramétersorozatnak felelnek meg:

```
{{e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.15, k2 → 0},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.2, k2 → 0}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.25, k2 → 0},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.3, k2 → 0}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.35, k2 → 0},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.5},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.55}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.6},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.65}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.7},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.75}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.8},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.4, k2 → 0.8}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.35, k2 → 0.8},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.3, k2 → 0.8}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.25, k2 → 0.8},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.2, k2 → 0.8}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.15, k2 → 0.8},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.8}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.8},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.75}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.7},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.65}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.6},
 {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.55}, {e1 → 0.2, e2 → 0.2, k1 → 0.1, k2 → 0.5}}
```




Két jellemző paraméter-konfiguráció:




## 4.3. Általános felülkolonizációs modell

Ebben a fejezetben olyan kétfajos modelleket vizsgálunk, amelyekben a fajok között interakciót vélünk felfedezni, de a fajok között nem áll fenn hierarchia, mindkét faj egyaránt képes kolonizálni és felülkolonizálni. Ez az úgynevezett szimmetrikus felülkolonizációs modell, ahol a kolonizációs ráta nem egyezik meg a felülkolonizációs rátával.

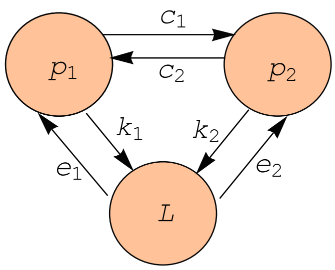
### 4.3.1. A modell

Az általános felülkolonizációs modellben mindkét faj kolonizációjának sebessége arányos az elfoglalt és az el nem foglalt területek arányának szorzatával. A felülkolonizáció sebessége arányos az általa elfoglalt és a másik faj által elfoglalt terület arányának szorzatával. A halálozás a faj belső jellemzője, ezért csak az adott faj által elfoglalt foltok arányával arányos. Legyen $p_1(t)$ az első, $p_2(t)$ a második ( $0 \leq p_1(t) + p_2(t) \leq 1$) faj által elfoglalt terület aránya a $t$ időpillanatban. A modellt az alábbi egyenletrendszer írja le:

$$\begin{aligned} p_1'(t) &= k_1\, p_1(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_1\, p_1(t) + (c_1 - c_2)\, p_1(t)\, p_2(t) \\ p_2'(t) &= k_2\, p_2(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_2\, p_2(t) - (c_1 - c_2)\, p_1(t)\, p_2(t) \end{aligned} \tag{4.3.3}$$

ahol $k_1, k_2$ ( $0 \leq k_i,\ i = 1, 2$ ) konstansok a globális kolonizációs ráták, $e_1, e_2$ ( $0 \leq e_i,\ i = 1, 2$ ) konstansok a globális halálozási ráták, $c_1, c_2$ ( $0 \leq c_i,\ i = 1, 2$ ) konstansok a globális felülkolonizációs ráták.

A továbbiakban az egyszerűség kedvéért használjuk a következő jelölést: $p_i := p_i(t),\ i = 1, 2$. Az alábbi ábra mutatja az egyes fajok által elfoglalt és üres foltok közti változást.




**4.3.1. ábra**

Általános felülkolonizációs modell két fajra; $e_1$, $e_2$ a kihalási ráták, $k_1$, $k_2$ a kolonizációs ráták, $c_1$, $c_2$ a felülkolonizációs ráták, $p_1$, $p_2$ az elfoglalt foltok, $L$ a lakatlan (üres) folt

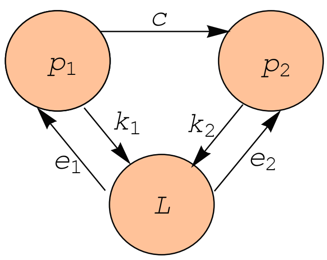
## 4.3.2. Az új modell

A paraméterek számának csökkentése érdekében a $(c_1 - c_2)$ különbséget helyettesítsük egyszerűen $c$-vel. Így adódik egy az előzővel ekvivalens modell, mely eggyel kevesebb paramétert tartalmaz:

$$\begin{aligned} p_1'(t) &= k_1\, p_1(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_1\, p_1(t) + c\, p_1(t)\, p_2(t) \\ p_2'(t) &= k_2\, p_2(t)\,(1 - p_1(t) - p_2(t)) - e_2\, p_2(t) - c\, p_1(t)\, p_2(t), \end{aligned} \qquad (4.3.4)$$

melyek jelölései megegyeznek az ezt megelőző modellével, és

$$c = c_1 - c_2 \qquad (4.3.5)$$




**4.3.2. ábra**

Általános felülkolonizációs modell két fajra; $e_1$, $e_2$ a kihalási ráták, $k_1$, $k_2$ a kolonizációs ráták, $c$ a felülkolonizációs ráták különbsége, $p_1$, $p_2$ az elfoglalt foltok, $L$ a lakatlan (üres) folt

### 4.3.2. Megjegyzés

Az általános felülkolonizációs modell megegyezik a hierarchikus kolonizációs modellel, ha elvégezzük a $c := k_1$ helyettesítést. Ekkor a (4.3.4) modellbeli $p_1'$-re kapjuk:

$$p_1' = k_1\, p_1(1 - p_1 - p_2) - e_1\, p_1 + c\, p_1\, p_2 =$$

$$= k_1\, p_1(1 - p_1 - p_2) - e_1\, p_1 + k_1\, p_1\, p_2 = k_1\, p_1(1 - p_1) - e_1\, p_1,$$

a (4.3.4) modellbeli $p_2$'-re pedig:

$p_2' = k_2\, p_2(1 - p_1 - p_2) - e_2\, p_2 - c\, p_1\, p_2 = k_2\, p_2(1 - p_1 - p_2) - e_2\, p_2 - k_1\, p_1\, p_2.$
Ezek valóban pontosan a (4.2.2) modell egyenletei.

### 4.3.3. Az egyensúlyi helyzetek

Változók és paraméterek:

```
Clear[k1, k2, e1, e2];
var = {p1, p2};
parm = {k1, k2, e1, e2, c};
```

A (4.3.4) egyenletrendszer jobb oldala:

```
SzimFel2 =
  {p1 (k1 (1 - p1 - p2) - e1 + c p2), p2 (k2 (1 - p2 - p1) - e2 - c p1)};
```

A (4.3.4) egyenletrendszer egyensúlyi helyzetei:

```
SzimFel2Egyensuly = FullSimplify[Solve[SzimFel2 == {0, 0}, var]];
SzimFel2Egyensuly // Column
```

$$\{p1 \to 0,\ p2 \to 0\}$$
$$\left\{p1 \to 1 - \frac{e1}{k1},\ p2 \to 0\right\}$$
$$\left\{p1 \to \frac{e2\,k1 - e1\,k2 + c\,(-e2 + k2)}{c\,(c - k1 + k2)},\ p2 \to \frac{c\,(e1 - k1) - e2\,k1 + e1\,k2}{c\,(c - k1 + k2)}\right\}$$
$$\left\{p2 \to 1 - \frac{e2}{k2},\ p1 \to 0\right\}$$

Ennek az egyenletrendszernek is van együttélő egyensúlyi helyzete. Fontos megjegyezni, hogy $0 \le p_1(t) + p_2(t) \le 1$. Így a fentiek pontosan akkor egyensúlyi helyzetek, ha az egyenlőtlenség igaz rájuk a megfelelő behelyettesítéssel. Ha csak az egyik faj képes a túlélésre, akkor teljesülnie kell, hogy $0 \le 1 - \frac{e_i}{k_i} \Leftrightarrow \frac{e_i}{k_i} \le 1$, $i = 1, 2$, ugyanúgy, mint a neutrális modell esetén. Az együttélő egyensúlyi helyzetre: $\frac{e_2\, k_1 - e_1\, k_2 + c\,(-e_2 + k_2)}{c(c - k_1 + k_2)} + \frac{c\,(e_1 - k_1) - e_2\, k_1 + e_1\, k_2}{c(c - k_1 + k_2)} = \frac{c\,(e_1 - k_1) + c\,(-e_2 + k_2)}{c(c - k_1 + k_2)} = = \frac{(e_1 - k_1) - (e_2 - k_2)}{c - (k_1 - k_2)}$, ha $c \neq 0$. Ennek pozitív voltát a későbbiekben tárgyaljuk.

### 4.3.4. Az egyensúlyi helyzetek stabilitási tulajdonságai:

A (4.3.4) egyenletrendszer jobb oldalának Jacobi mátrixai:

```
SzimFel2Jacobi = FullSimplify[D[SzimFel2, {var}]]
```

$$\{\{-e1 + c\,p2 - k1\,(-1 + 2\,p1 + p2),\ (c - k1)\,p1\},$$
$$\{-(c + k2)\,p2,\ -e2 + k2 - c\,p1 - k2\,p1 - 2\,k2\,p2\}\}$$

```
linSzimFel2 = SzimFel2Jacobi /. SzimFel2Egyensuly;
```

A Jacobi mátrixok sajátértékei rendre:

```
ev = Map[FullSimplify[Eigenvalues[#]] &, linSzimFel2];
```

```
ev // Column
```

$\{-e1 + k1,\ -e2 + k2\}$

$\left\{e1 - k1,\ \frac{c\,e1 - c\,k1 - e2\,k1 + e1\,k2}{k1}\right\}$

$$\left\{\frac{1}{2\,c\,(c - k1 + k2)}\left(c\,(e2\,k1 - e1\,k2) - (k1 - k2)\,(e2\,k1 - e1\,k2) + \sqrt{\left((c - k1 + k2)\left((c - k1 + k2)\,(e2\,k1 - e1\,k2)^2 + 4\,c\,(c\,(e1 - k1) - e2\,k1 + e1\,k2)\,(-e2\,k1 + c\,(e2 - k2) + e1\,k2)\right)\right)}\right),\right.$$
$$\left. -\frac{1}{2\,c\,(c - k1 + k2)}\left(e2\,k1^2 + e1\,k2\,(c + k2) - k1\,(c\,e2 + (e1 + e2)\,k2) + \sqrt{\left((c - k1 + k2)\left((c - k1 + k2)\,(e2\,k1 - e1\,k2)^2 + 4\,c\,(c\,(e1 - k1) - e2\,k1 + e1\,k2)\,(-e2\,k1 + c\,(e2 - k2) + e1\,k2)\right)\right)}\right)\right\}$$

$\left\{c - e1 + \frac{e2\,(-c + k1)}{k2},\ e2 - k2\right\}$

## 4.3.1. TÉTEL

(*i*) Ha $1 < \frac{e_1}{k_1}$ és $1 < \frac{e_2}{k_2}$, akkor a $p = (0, 0)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

(*i i*) Ha $\frac{e_1}{k_1} < 1$ és $\frac{e_1}{k_1} < \frac{c+e_2}{c+k_2}$, akkor a $p = \left(1 - \frac{e_1}{k_1}, 0\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

(*i i i*) Ha $\frac{e_2}{k_2} < 1$ és $\frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1 - c}{k_1 - c}$, akkor a $p = \left(0, 1 - \frac{e_2}{k_2}\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.

### BIZONYÍTÁS

A következő egyenlőtlenségeknek kell teljesülniük:

(*i*) $\quad -e_i + k_i < 0 \Leftrightarrow k_i < e_i \Leftrightarrow 1 < \frac{e_i}{k_i},\ i = 1, 2$

(*i i*) $\quad e_1 - k_1 < 0 \Leftrightarrow e_1 < k_1 \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1} < 1$ és

$$\frac{c\,e_1 - c\,k_1 - e_2\,k_1 + e_1\,k_2}{k_1} < 0 \Leftrightarrow c\,e_1 - c\,k_1 - e_2\,k_1 + e_1\,k_2 < 0 \Leftrightarrow$$
$$\Leftrightarrow c\,e_1 + e_1\,k_2 < c\,k_1 + e_2\,k_1 \Leftrightarrow e_1(c + k_2) < k_1(c + e_2) \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1} < \frac{c+e_2}{c+k_2}$$

(*i i i*) $\quad e_2 - k_2 < 0 \Leftrightarrow e_2 < k_2 \Leftrightarrow \frac{e_2}{k_2} < 1$ és

$$c - e_1 + \frac{e_2(-c+k_1)}{k_2} < 0 \Leftrightarrow c\,k_2 - e_1 k_2 - e_2\,c + e_2\,k_1 < 0 \Leftrightarrow$$
$$\Leftrightarrow -e_2\,c + e_2\,k_1 < -c\,k_2 + e_1\,k_2 \Leftrightarrow e_2\,(k_1 - c) < k_2\,(e_1 - c) \Leftrightarrow \frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1 - c}{k_1 - c}.$$

■

A $\left(\frac{e_2\,k_1 - e_1\,k_2 + c\,(-e_2 + k_2)}{c(c - k_1 + k_2)}, \frac{c\,(e_1 - k_1) - e_2\,k_1 + e_1\,k_2}{c(c - k_1 + k_2)}\right)$ egyensúlyi helyzethez tartozó sajátértékek valós részének negativitását nehéz belátni (sőt, a sajátértékek valós részét sem könnyű megállapítani), a számítógép sem tudja megoldani a problémát (ez részben annak köszönhető, hogy sok a paraméter, és azok számát tovább csökkenteni nem lehet). Viszont az egyensúlyi helyzet létezéséhez feltételeket kell kreálni. Ezért nézzük meg, hogy a $0 \leq p_1(t) + p_2(t) \leq 1$ feltétel milyen esetekben teljesül.

Láttuk már, hogy

$$\frac{e_2 k_1 - e_1 k_2 + c(-e_2 + k_2)}{c(c - k_1 + k_2)} + \frac{c(e_1 - k_1) - e_2 k_1 + e_1 k_2}{c(c - k_1 + k_2)} = \\ = \frac{(e_1 - k_1) - (e_2 - k_2)}{c - (k_1 - k_2)}, \text{ ha } c \neq 0. \tag{4.3.6}$$

Így feltételeket gyárthatunk a következőképpen:

### □ 1. eset: ha $c > k_1 - k_2$

Ebben az esetben a (4.3.6) nevezője pozitív és:

$$\frac{(e_1-k_1)-(e_2-k_2)}{c-(k_1-k_2)} \geq 0 \Leftrightarrow (e_1 - k_1) - (e_2 - k_2) \geq 0 \Leftrightarrow e_1 - e_2 \geq k_1 - k_2 \text{ és}$$

$$\frac{(e_1-k_1)-(e_2-k_2)}{c-(k_1-k_2)} \leq 1 \Leftrightarrow (e_1 - k_1) - (e_2 - k_2) \leq c - (k_1 - k_2) \Leftrightarrow e_1 - e_2 \leq c.$$

Összegezve: $k_1 - k_2 \leq e_1 - e_2 \leq c$.

### □ 2. eset: ha $c < k_1 - k_2$

Ebben az esetben a (4.3.6) nevezője negatív és:

$$\frac{(e_1-k_1)-(e_2-k_2)}{c-(k_1-k_2)} \geq 0 \Leftrightarrow (e_1 - k_1) - (e_2 - k_2) \leq 0 \Leftrightarrow e_1 - e_2 \leq k_1 - k_2 \text{ és}$$

$$\frac{(e_1-k_1)-(e_2-k_2)}{c-(k_1-k_2)} \leq 1 \Leftrightarrow (e_1 - k_1) - (e_2 - k_2) \geq c - (k_1 - k_2) \Leftrightarrow e_1 - e_2 \geq c.$$

Összegezve: $c \leq e_1 - e_2 \leq k_1 - k_2$.

Michael Y. Li [11] egy új módszert dolgozott ki pontosan azon esetekre, amikor egy egyensúlyi helyzet stabilitását a sajátérték alakja miatt nehéz megállapítani.

## 4.3.2. TÉTEL

Legyen $A$ valós $n\,x\,n$-es mátrix. Az $A$ Jacobi mátrixú differenciálegyenlet megoldása pontosan akkor aszimptotikusan stabilis, ha teljesülnek a következők:
($i$) az $A^{[2]}$ második kompozíciómátrix (second compound matrix) aszimptotikusan stabilis, és
($i\,i$) $(-1)^n \det(A) > 0$.

A második kompozíciómátrix kiszámítása $n \geq 4$ esetén nehézkes, de megoldható. Érdekességként megemlítjük, hogy az $A^{[2]}$ nem feltétlen $n\,x\,n$-es, mint az $A$ mátrix.

Az $n = 2$ esetet ismertetjük, mivel most csupán erre van szükség:

$$A^{[2]} = \text{Trace}[A] = a_{11} + a_{22}. \tag{4.3.7}$$

Láthatjuk, hogy $n = 2$ esetén $A$ $2\,x\,2$-es mátrix, viszont $A^{[2]}$ $1\,x\,1$-es.

Helyettesítsük be a $\left(\frac{e_2 k_1 - e_1 k_2 + c(-e_2 + k_2)}{c(c-k_1+k_2)}, \frac{c(e_1-k_1) - e_2 k_1 + e_1 k_2}{c(c-k_1+k_2)}\right)$ egyensúlyi helyzetet a megfelelő Jacobi mátrixba:

```
Jacobi02 =
  FullSimplify[(SzimFel2Jacobi /. SzimFel2Egyensuly[[3]])];
```

```
Jacobi02 // MatrixForm
```

$$\begin{pmatrix} \frac{k1\ (-e2\ k1+c\ (e2-k2)+e1\ k2)}{c\ (c-k1+k2)} & \frac{(c-k1)\ (e2\ k1-e1\ k2+c\ (-e2+k2))}{c\ (c-k1+k2)} \\ \frac{(c+k2)\ (e2\ k1+c\ (-e1+k1)-e1\ k2)}{c\ (c-k1+k2)} & \frac{k2\ (e2\ k1+c\ (-e1+k1)-e1\ k2)}{c\ (c-k1+k2)} \end{pmatrix}$$

Ennek determinánsa :

```
FullSimplify[Det[Jacobi02]]
```

$$-\frac{(e2\ k1+c\ (-e1+k1)-e1\ k2)\ (e2\ k1-e1\ k2+c\ (-e2+k2))}{c\ (c-k1+k2)}$$

A nyoma, azaz $A^{[2]}$ kiszámítása (4.3.7) szerint:

```
FullSimplify[Tr[Jacobi02]]
```

$$\frac{e2\ k1-e1\ k2}{c}$$

A (4.3.2) tétel alapján az aszimptotikus stabilitáshoz a következő feltételekre teljesülésére van szükség:

$(i)$ $\frac{e_2 k_1 - e_1 k_2}{c}$ pontosan akkor aszimptotikusan stabilis, ha : $\frac{e_2 k_1 - e_1 k_2}{c} < 0$, és

$(i\,i)$ $(-1)^2\left(-\frac{(e_2 k_1 + c(-e_1+k_1) - e_1 k_2)(e_2 k_1 - e_1 k_2 + c(-e_2+k_2))}{c(c-k_1+k_2)}\right) > 0.$

Végezzük el a következő helyettesítést:

$$K = e_2 k_1 - e_1 k_2. \tag{4.3.8}$$

Így a (4.3.8) helyettesítéssel a következő feltételek teljesülésére van szükség:

$$\frac{K}{c} < 0 \tag{4.3.9}$$

és mivel $(-1)^2\left(-\frac{(e_2 k_1 + c(-e_1+k_1) - e_1 k_2)(e_2 k_1 - e_1 k_2 + c(-e_2+k_2))}{c(c-k_1+k_2)}\right) =$

$= -\left(\frac{e_2 k_1 + c(-e_1+k_1) - e_1 k_2}{c(c-k_1+k_2)}\right)\left(\frac{e_2 k_1 - e_1 k_2 + c(-e_2+k_2)}{c(c-k_1+k_2)}\right) = -\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_1-e_1}{c-(k_1-k_2)}\right)\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_2-e_2}{c-(k_1-k_2)}\right),$

így

$$\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_1-e_1}{c-(k_1-k_2)}\right)\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_2-e_2}{c-(k_1-k_2)}\right) < 0. \tag{4.3.10}$$

Vizsgáljuk a (4.3.10) egyenlőtlenséget:

### □ *1. eset:*

$$\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_1-e_1}{c-(k_1-k_2)}\right) < 0 \Leftrightarrow \frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_1-k_1}{c-(k_1-k_2)} \text{ és}$$

$$\left(\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_2-e_2}{c-(k_1-k_2)}\right) > 0 \Leftrightarrow \frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)}$$

#### □ *1. aleset: ha $c > k_1 - k_2$, akkor:*

$$\frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_1-k_1}{(c-(k_1-k_2))} \Leftrightarrow \frac{K}{c} < e_1 - k_1 \text{ és } \frac{K}{c(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} > e_2 - k_2.$$

□ *2. aleset: ha $c < k_1 - k_2$, akkor:*

$$\frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_1-k_1}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} > e_1 - k_1 \text{ és } \frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} < e_2 - k_2.$$

□ *2. eset:*

$$\left(\frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_1-e_1}{c-(k_1-k_2)}\right) > 0 \Leftrightarrow \frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_1-k_1}{c-(k_1-k_2)} \text{ és}$$

$$\left(\frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} + \frac{k_2-e_2}{c-(k_1-k_2)}\right) < 0 \Leftrightarrow \frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)}$$

□ *1. aleset: ha $c > k_1 - k_2$, akkor:*

$$\frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_1-k_1}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} > e_1 - k_1 \text{ és } \frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} < e_2 - k_2.$$

□ *2. aleset: ha $c < k_1 - k_2$, akkor:*

$$\frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} > \frac{e_1-k_1}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} < e_1 - k_1 \text{ és } \frac{K}{c\,(c-(k_1-k_2))} < \frac{e_2-k_2}{c-(k_1-k_2)} \Leftrightarrow \frac{K}{c} > e_2 - k_2.$$

Összegezzük a kapott eredményeket:

Teljesülnie kell a $\frac{K}{c} < 0$ egyenlőtlenségnek, ahol $K = e_2\,k_1 - e_1\,k_2$.

Ha $c < 0$, akkor $\frac{K}{c} < 0 \Leftrightarrow e_2\,k_1 - e_1\,k_2 > 0 \Leftrightarrow e_2\,k_1 > e_1\,k_2 \Leftrightarrow \frac{e_1}{k_1} < \frac{e_2}{k_2}$.

Ha $c > 0$, akkor $\frac{K}{c} < 0 \Leftrightarrow e_2\,k_1 - e_1\,k_2 < 0 \Leftrightarrow e_2\,k_1 < e_1\,k_2 \Leftrightarrow \frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1}{k_1}$.

Továbbá:

Ha $c > k_1 - k_2$, akkor teljesülniük kell a következőknek:
$(i)$ $k_1 - k_2 \leq e_1 - e_2 \leq c$,
$(i\,i)$ vagy $e_2 - k_2 < \frac{K}{c} < e_1 - k_1$, vagy $e_1 - k_1 < \frac{K}{c} < e_2 - k_2$.

Ha $c < k_1 - k_2$, akkor teljesülniük kell a következőknek:
$(i)$ $c \leq e_1 - e_2 \leq k_1 - k_2$ ,
$(i\,i)$ vagy $e_1 - k_1 < \frac{K}{c} < e_2 - k_2$ , vagy $e_2 - k_2 < \frac{K}{c} < e_1 - k_1$.

A fenti eredményekből, egyenlőtlenségekből megfogalmazhatjuk a következő tételt:

## 4.3.3. TÉTEL

Az $\left(\frac{e_2\,k_1 - e_1\,k_2 + c\,(-e_2+k_2)}{c(c-k_1+k_2)}, \frac{c\,(e_1-k_1) - e_2\,k_1 + e_1\,k_2}{c(c-k_1+k_2)}\right)$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilitásának szükséges feltétele:
$(i)$ $c \neq 0$, $c \neq k_1 - k_2$
$(i\,i)$ Legyen $\frac{e_1}{k_1} < \frac{e_2}{k_2}$, ha $c < 0$ és $\frac{e_2}{k_2} < \frac{e_1}{k_1}$, ha $c > 0$.
$(i\,i\,i)$ A $k_1 - k_2 \leq e_1 - e_2 \leq c$ és a $c \leq e_1 - e_2 \leq k_1 - k_2$ közül pontosan az egyik teljesül.
$(i\,v)$ Az $e_1 - k_1 < \frac{K}{c} < e_2 - k_2$ és az $e_2 - k_2 < \frac{K}{c} < e_1 - k_1$ közül pontosan az egyik teljesül, ahol $K = e_2\,k_1 - e_1\,k_2$.

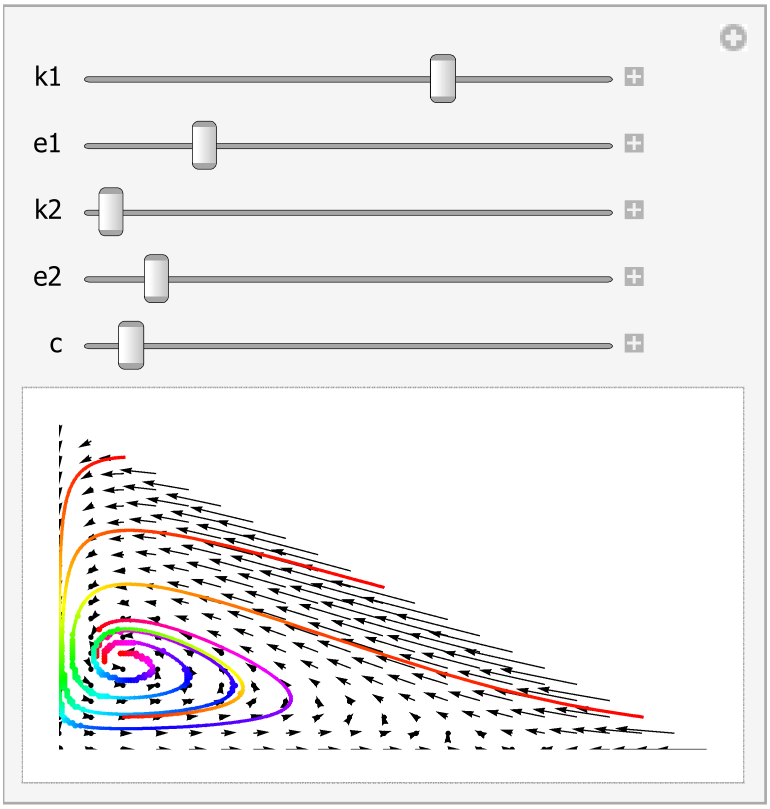
## 4.3.3. MEGJEGYZÉS

$c = 0$ esetén a kétfajos neutrális modellt kapjuk vissza.

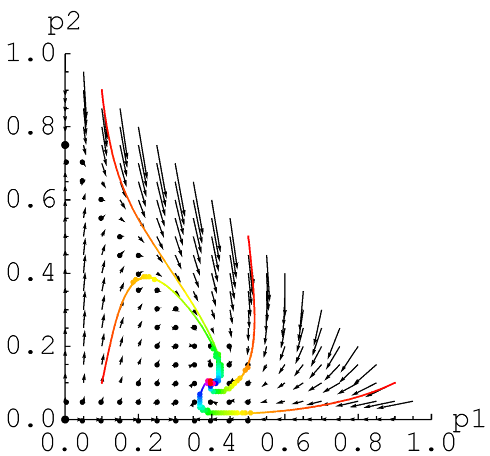
## 4.3.5. Grafikus megjelenítés - interaktív vizsgálatok

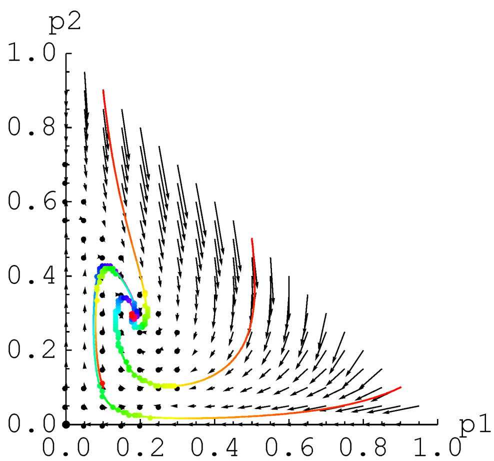
Az alábbiakban a rendszer paramétereit változtatva láthatjuk az egyensúlyi helyzetek és az iránymező változását. Az alábbi animációban az egyes képkockák az következő paramétersorozatnak felelnek meg:

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

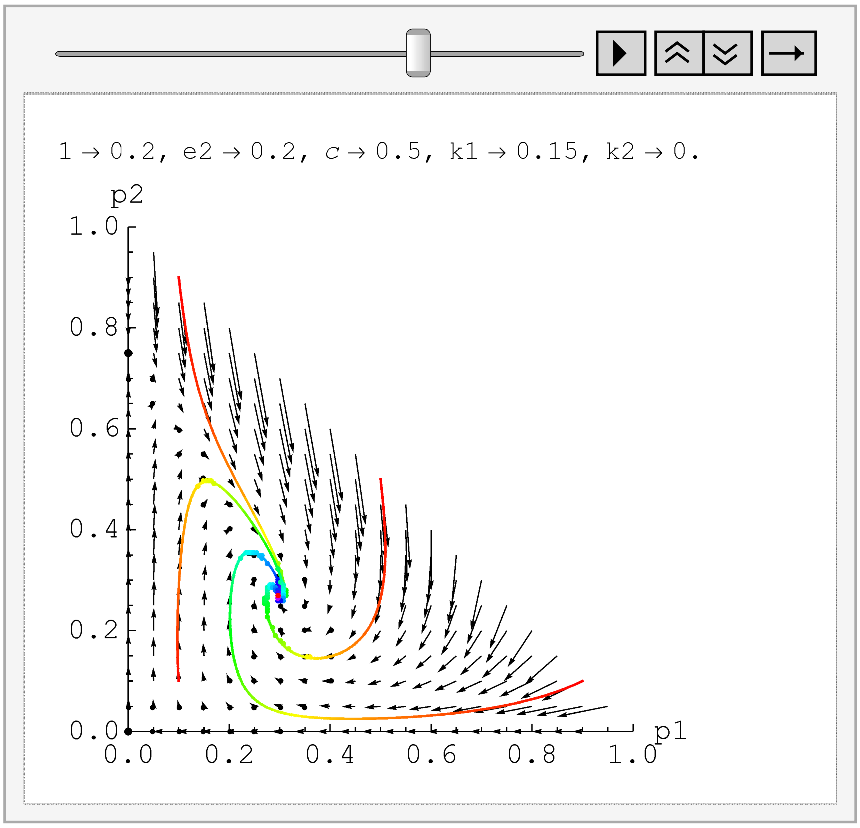



Két  jellemző paraméter-konfiguráció:



{{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.15, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.2, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.25, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.3, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.35, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.5},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.55},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.6},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.65},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.7},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.75},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.4, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.35, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.3, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.25, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.2, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.15, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.8},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.75},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.7},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.65},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.6},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.55},
{e1 → 0.2, e2 → 0.2, c → 0.5, k1 → 0.1, k2 → 0.5}}



## 4.4. Az eredmények összefoglalása

A kétfajos neutrális modellel ellentétben a felülkolonizációs modelleknél létezik aszimptotikusan stabilis együttélő egyensúlyi helyzet. Azaz, ha legalább az egyik faj képes kolonizálni a másikat, megfelelő paraméterek mellett kialakulhat olyan stabil helyzet, amelyben tudnak hosszútávon egymás mellett élni.