A kihalás függése a környezettől

7. Egy fajos Levins-modell kihalási függvénnyel

A természetben gyakran előforduló jelenség, hogy egy populációban a szomszédok segíthetik vagy éppen gátolják egy adott folt túlélését. Másként mondva, a kihalás környezetfüggő, valószínűsége nem konstans, hanem az elfoglalt foltok arányának valamilyen nemkonstans függvénye. Az ilyen modellek vizsgálata bonyolulttá válik. Ebben a fejezetben a klasszikus Levins-modell módosított változatával foglalkozunk, ahol a kihalási ráta $p(t)$-nek valamilyen függvénye. Megvizsgáljuk néhány kihalásra jellemző függvényre, hogy ekkor hogyan változik a rendszer viselkedése. Ha a kihalási ráta nem konstans, akkor a halálozás függ a szomszédságtól. Monoton növekvő kihalási függvény mellett kis szomszédság esetén kevésbé pusztul ki a faj, mint nagy szomszédszám esetén. Ellenben monoton csökkenő kihalási függvény esetére ez fordítva igaz.

7.1. A modell

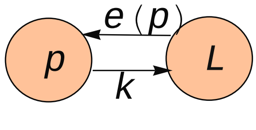
Legyen $p(t)$ $(0 \leq p(t) \leq 1)$ az adott faj által elfoglalt terület aránya. A faj kolonizációs sebessége arányos az elfoglalt és az el nem foglalt foltok arányának szorzatával. Egy foltban a kihalás nem csak a faj belső jellemzője, hanem függ a szomszédok számától. Így a szomszédfüggő halálozás csak az elfoglalt foltok arányával arányos.

$$p'(t) = k\,(1 - p(t))\,p(t) - e(p(t))\,p(t) \qquad (7.1.1)$$

ahol $0 \leq k$ konstans a kolonizációs ráta, $0 \leq e$ a szomszédfüggő halálozási ráta.

A továbbiakban az egyszerűség kedvéért használjuk a következő jelölést : $p := p(t)$.

```
Clear[e, k]
Levins := k p (1 - p) - e[p] p
```

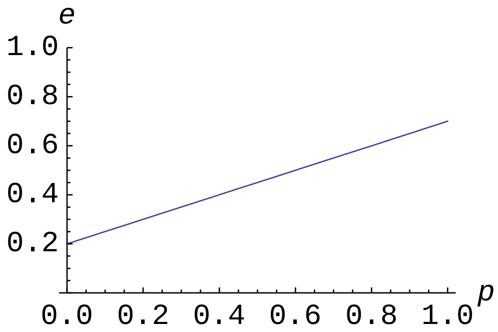


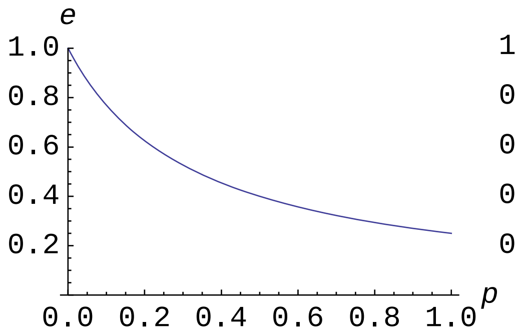
7.1.1. ábra

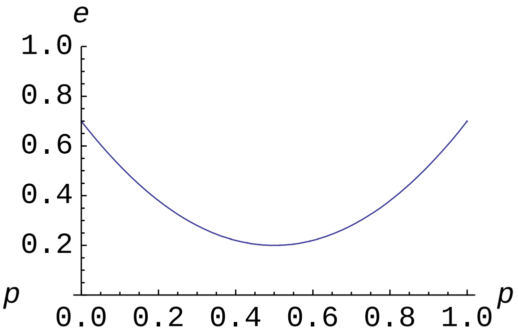
Levins-modell egy fajra; $e(p(t))$ a kihalási ráta, k a kolonizációs ráta,
p az elfoglalt folt, L a lakatlan (üres) folt

7.2. A kihalási függvény alakjai

Alapvetően háromfajta kihalási függvényt vizsgálunk: monoton növőt, monoton csökkenőt és monotonitást váltó függvényt. Például:







Az első esetben a kis p esetén kevésbé hal ki a populáció, a másodikban a nagyobb telítettség pozitívan hat a túlélésre, a harmadikban pedig túlzsúfoltság növeli a kihalás mértékét.

Az alábbi tételekben a különböző alakú $e(p)$ függvények esetén vizsgáljuk a (7.1.1) egyenlet jobb oldalát a $0 \leq p \leq 1$ intervallumon. A jobb oldalt szorzattá alakítva kapjuk, hogy $p' = p\,(k\,(1 - p) - e(p))$. Nyilván $p = 0$ mindig egyensúlyi helyzet, és a további elemzésekhez elegendő a másik tényezőt, a $k\,(1 - p) - e(p)$ kifejezést vizsgálnunk.

7.2.1. Monoton növő kihalási függvény

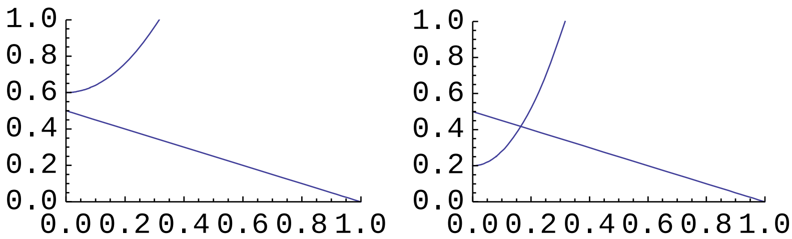
7.2.1. Tétel

Legyen a kihalási függvény pozitív és monoton növő.
(i) Ha $e(0) > k$, akkor nem létezik nemnulla egyensúlyi helyzet. Ekkor a $p = 0$ egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabilis.
($i\,i$) Ha $e(0) < k$, akkor pontosan egy nemnulla aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helyzet létezik. Ekkor a $p = 0$ egyensúlyi helyzet instabilis.

BIZONYÍTÁS

Tekintsük a (7.1.1) egyenletet. A $k\,p\,(1-p)$ függvény zéróhelyei a $p=0$ és a $p=1$, köztes érték esetén a függvény értéke pozitív. Ha p'értéke pozitív, akkor egyszer $p=1$ érték előtt metszenie kell a p tengelyt. Tudjuk, hogy pozitív $e(p)$ esetén $p' < k\,p\,(1-p)$, ha $p \neq 0$, valamint hogy a p'-nek és $k\,p\,(1-p)$-nek $p \neq 0$ esetén nincs metszéspontja. Ez azt jelenti, hogy a p'-nek legfeljebb egy nem nulla egyensúlyi helyzete lehet, és az nem az 1. Ekkor az egyensúlyi helyzet stabilis, mivel az egyensúlyi helyzet előtt p' értéke pozitív, utána negatív és autonóm a rendszer. A $(p,\ p')$ koordinátarendszerben monoton növő $e(p)$ esetén $k\,(1-p)$-nek és $e(p)$-nek $e(0) < k$ esetén van metszéspontja, ellenkező esetben nincs. Tehát a nemnulla stabilis egyensúlyi helyzet létezésének szükséges feltétele: $0 < e(0) < k$.

■



7.2.1. ábra

Monoton növő kihalási függvény: nincs vagy egy stabilis egyensúlyi helyzet;
ábrázolva a $k\,(1-p)$ egyenes és az $e(0)$ függvény

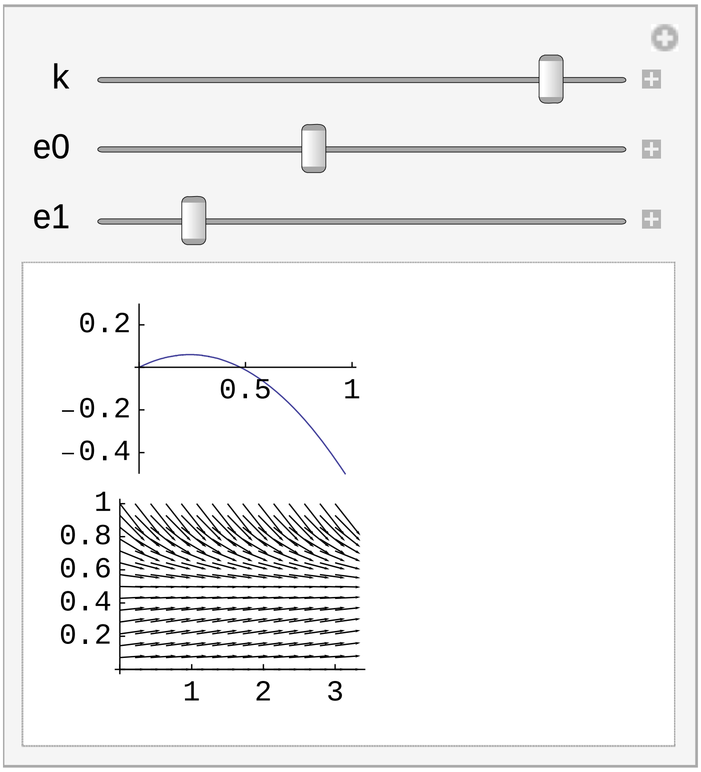
Példaként tekintsük a következő lineáris, monoton növekvő kihalási függvényt: $e(p)=e_0+e_1\,p$, ahol e_0, $e_1$nemnegatív konstansok.

```
e[p_] := e0 + e1 p
```

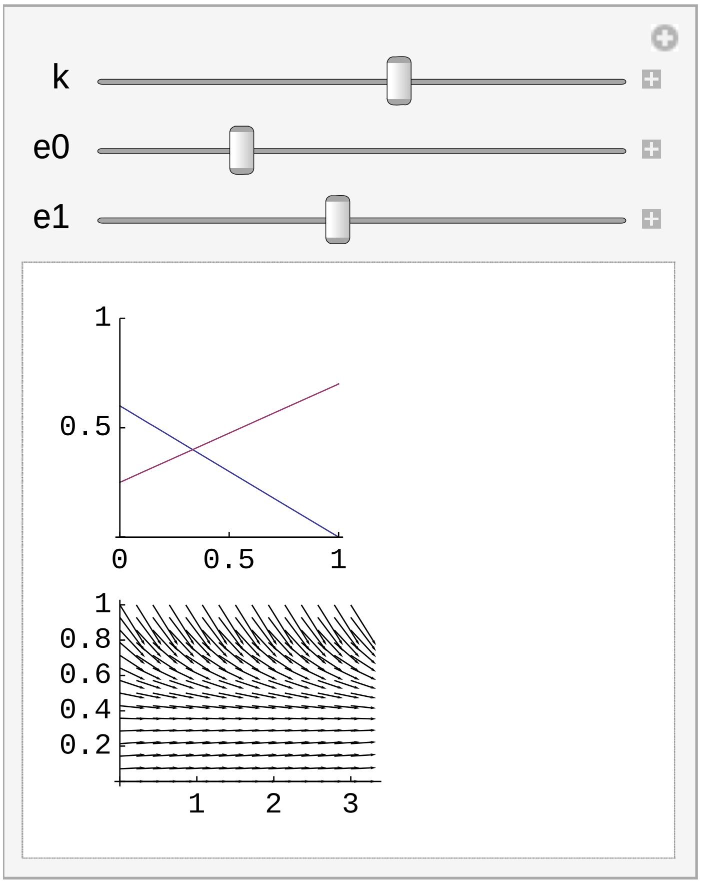
Ekkor a differenciálegyenlet:

$$p' = k\,p\,(1-p) - (e_0 + e_1\,p)\,p \qquad (7.2.2)$$

A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a differenciálegyenlet jobb oldalát és az iránymezőt; tapasztalhatjuk, hogy a (7.2.1) tételbeli állítás igaz. Ökológiailag ez azt jelenti, hogy a szomszédok számának növekedésével nő a kipusztulás valószínűsége, azaz negatív hatással vannak egymásra a szomszédok, gátolják egymást.



A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a $k\,p\,(1-p)$ és az $e(p)=e_0+e_1\,p$ függvényeket és az iránymezőt:



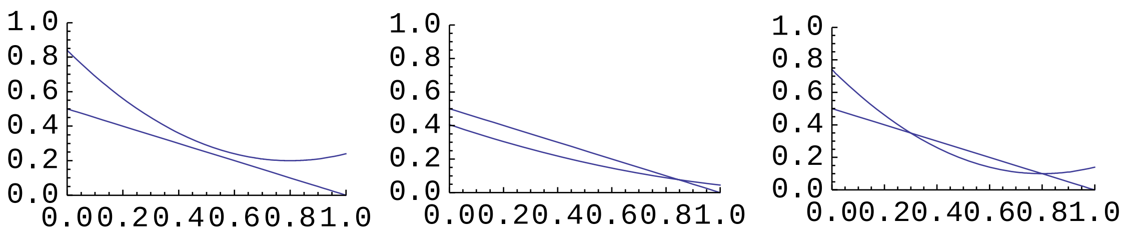
7.2.2. Monoton csökkenő kihalási függvény

7.2.2. TÉTEL

Legyen a kihalási függvény pozitív, konvex és monoton csökkenő.
(i) Ha $e(0) < k$, akkor pontosan egy pozitív aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helyzet létezik. Ekkor a $p = 0$ egyensúlyi helyzet instabilis.
($i\,i$) Ha $e(0) > k$, akkor legfeljebb kettő pozitív egyensúlyi helyzet létezik. Ha kettő létezik, akkor a nagyobbik és a nulla aszimptotikusan stabilis, a kisebbik instabilis. Ha nem létezik pozitív egyensúlyi helyzet, a nulla helyzet aszimptotikusan stabilis.

BIZONYÍTÁS

A $(p,\ p')$ koordinátarendszerben monoton csökkenő, konvex $e(p)$ esetén $k\,(1 - p)$-nek és $e(p)$-nek $e(0) < k$ esetén pontosan egy metszéspontja van, ellenkező esetben vagy nincs metszéspont, vagy csak egy pontban érintik egymást, vagy két pontban metszik egymást. A második esetben bifurkáció jön létre (az egyensúlyi helyzet instabilis), az utolsó eset összesen három egyensúlyi helyzetet eredményez: $p = 0$, $p = x_1$ és $p = x_2$. Tegyük fel, hogy $x_1 < x_2$. Ekkor a 0 és az x_2 aszimptotikusan stabilis, x_1 pedig instabilis egyensúlyi helyzet.



7.2.2. ábra

Monoton csökkenő kihalási függvény: nincs, egy vagy két stabilis egyensúlyi helyzet; ábrázolva a $k\,(1 - p)$ egyenes és az $e(0)$ függvény

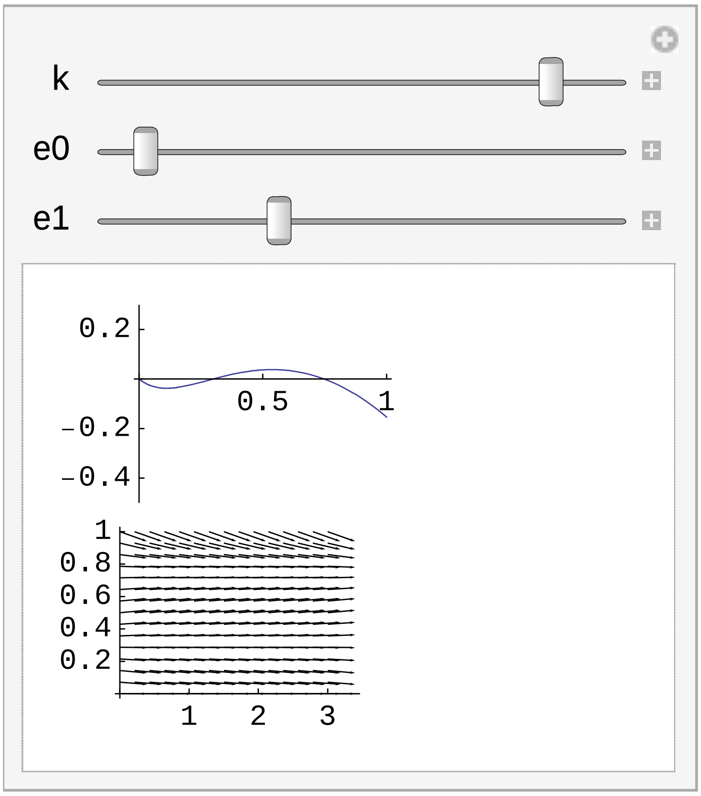
Példaként tekintsük a következő nemlineáris, monoton csökkenő kihalási függvényt: $e(p) = e_0 + \frac{e_1}{(1+p)^4}$, ahol e_0, e_1 nemnegatív konstansok.

$$\mathtt{e[p\_] := e0 + \frac{e1}{(1 + p)^4}}$$

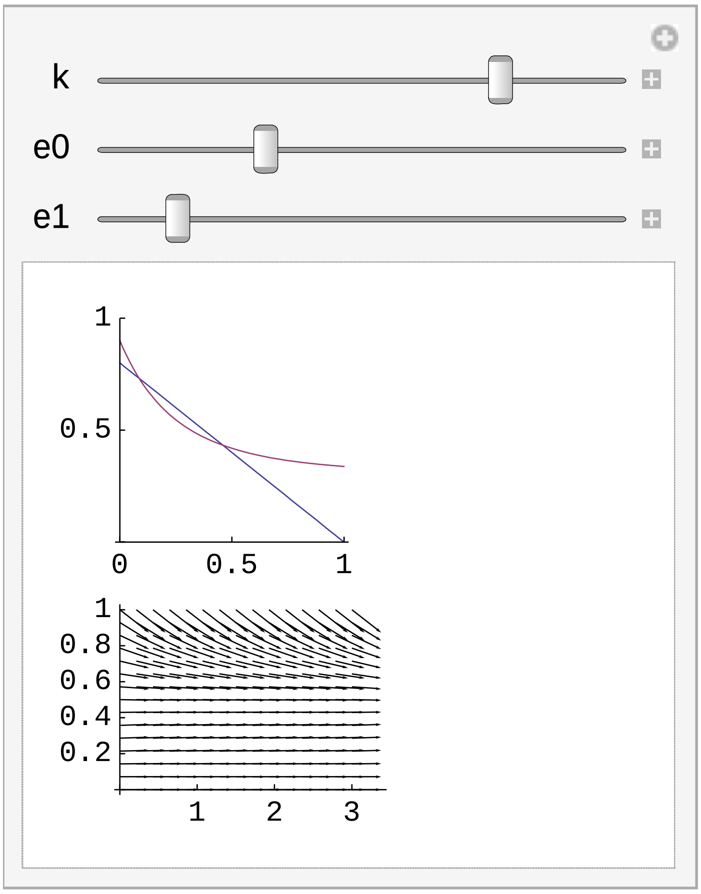
Ekkor a differenciálegyenlet:

$$p' = k\,p\,(1 - p) - \left(e_0 + e_1 \big/ (1 + p)^4\right) p \qquad (7.2.3)$$

A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a differenciálegyenlet jobb oldalát és az iránymezőt; tapasztalhatjuk, hogy a (7.2.2) tételbeli állítás igaz. Ökológiailag ez azt jelenti, hogy a szomszédok számának növekedésével csökken a kipusztulás valószínűsége, azaz pozitív hatással vannak egymásra a szomszédok, segítik egymást.



A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a $k\,p\,(1-p)$ és az $e(p)=e_0+\frac{e_1}{(1+p)^4}$ függvényeket és az iránymezőt:



7.2.3. Monotonitást váltó kihalási függvény

Ugyanaz az állítás igaz, mint a monoton csökkenő $e(p)$ esetén:

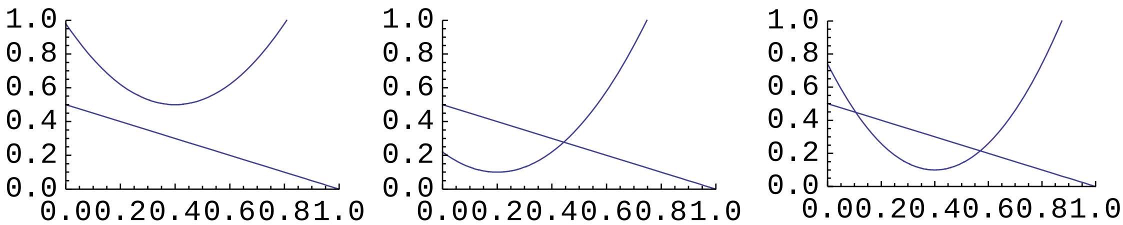
7.2.3. TÉTEL

Legyen a kihalási függvény pozitív, konvex és monoton csökkenő.
(i) Ha $e(0) < k$, akkor pontosan egy pozitív aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helyzet létezik. Ekkor a $p = 0$ egyensúlyi helyzet instabilis.
(ii) Ha $e(0) > k$, akkor legfeljebb kettő pozitív egyensúlyi helyzet létezik. Ha kettő létezik, akkor a nagyobbik és a nulla aszimptotikusan stabilis, a kisebbik instabilis. Ha nem létezik pozitív egyensúlyi helyzet, a nulla helyzet aszimptotikusan stabilis.

BIZONYÍTÁS

Az előző bizonyítás analógiája.

■



7.2.3. ábra

Monotonitást váltó kihalási függvény: nincs, egy vagy két stabilis egyensúlyi helyzet; ábrázolva a $k\,(1 - p)$ egyenes és az $e(0)$ függvény

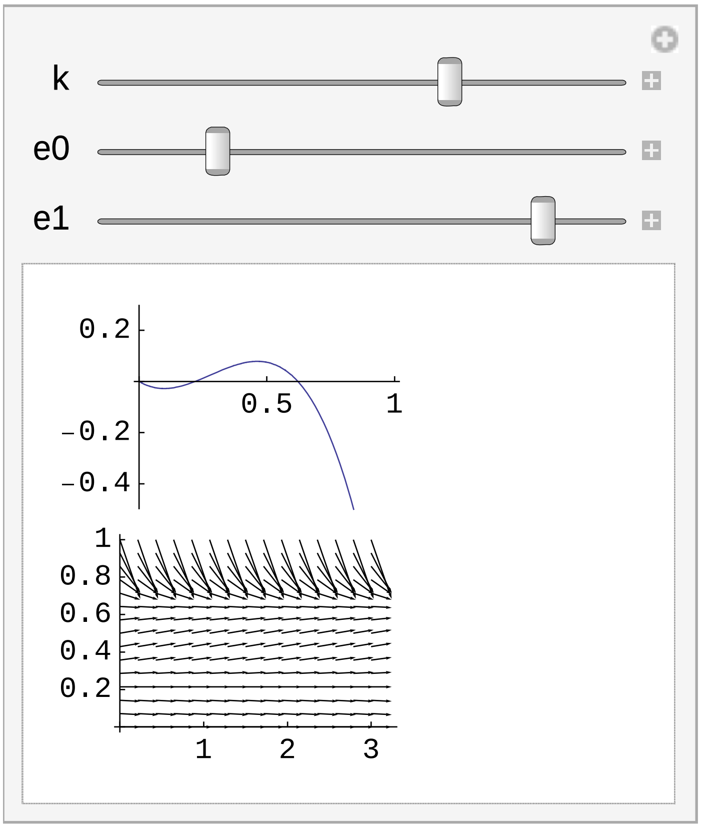
Példaként tekintsük a következő parabola alakú kihalási függvényt: $e(p)=e_0+e_1(p-p_0)^2$, ahol e_0, e_1, p_0 nemnegatív konstansok.

```
e[p_] := e0 + e1 (p - p0)^2
```

Ekkor a differenciálegyenlet:

$$p' = k\,p\,(1-p) - \left(e_0 + e_1 (p-p_0)^2\right) p \tag{7.2.4}$$

Az egyszerűség kedvéért legyen $p_0 = 0,5$. A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a differenciálegyenlet jobb oldalát és az iránymezőt; tapasztalhatjuk, hogy a (7.2.3) tételbeli állítás igaz. Ökológiailag ez azt jelenti, hogy a szomszédok számának növekedésével csökken a kipusztulás valószínűsége, azaz pozitív hatással vannak egymásra a szomszédok, segítik egymást.



A paraméterértékek sajátkezű változtatásával ábrázoljuk a $k\,p\,(1-p)$ és az $e(p)=e_0+e_1(p-p_0)^2$ függvényeket és az iránymezőt: