

Vorlesung 4.

# Einfache Modelle der Populationsdynamik





- ▷ In **kleinen** Populationen schwanken die Bevölkerungszahlen **stochastisch**: Geburt/Tod von Einzelmitgliedern sind im weiten Sinne **Zufallsereignisse**. Bei **großen** Populationen mitteln sich die Zufallseffekte weg: Dynamik wird **deterministisch**.
- ▷ Der Übergang zu großen Populationen bedeutet auch einen Übergang zu anderen Observablen: **ganzzählige** Bevölkerungszahlen werden durch **kontinuierliche** Populationsdichten ersetzt.
- ▷ Wir vernachlässigen die **Migrationseffekte**: Diffusion/Transport von lebenden Organismen, und bleiben im Rahmen gewöhnlicher DGL.
- ▷ Bei allen solchen Modellen bleiben die Dichten **positiv / nicht negativ**: wird die Dichte einmal Null (komplettes Aussterben/Abwesenheit von einer Art), bleibt sie fortan Null.

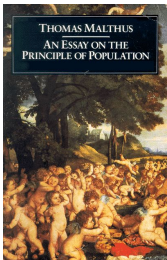
Deswegen haben alle diese Modelle ein Gleichgewicht bei Null  
("leere" Population).

## Dynamik einer Population (Menschen).

- ▷ In großen Populationen ist die Anzahl von Geburten / Todesfällen proportionell zu der Gesamtbevölkerung.  
Proportionalitätskoeffizienten: **Geburtsrate**  $\alpha_G$  und **Sterberate**  $\alpha_S$ .  
Bilanzgleichung für die Dichte:  $dN/dt = \alpha_G N - \alpha_S N$
- ▷ Thomas Robert **Malthus** (1798):

$$dN/dt = \alpha N \quad (\alpha \equiv \alpha_G - \alpha_S)$$

Lösung:  $N(t) = N_0 e^{\alpha t}$  – uneingeschränktes  
exponentielles  
Wachstum.



... verheerende soziale Konsequenzen.

## Dynamik einer Population.

Zu hohe Dichte  $\Rightarrow$  Wachstumshemmung  
durch Epidemien, Futtermangel usw.

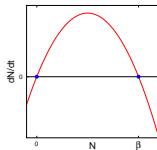
Beschränkung durch Nichtlinearität.

Pierre-François Verhulst: „logistische Gleichung“ (1838)

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N \left(1 - \frac{N}{\beta}\right)$$

Explizite Lösung:

$$N(t) = \frac{\beta}{1 - \left(1 - \frac{\beta}{N(0)}\right) e^{-\alpha t}}$$



$\alpha > 0$ : asymptotisch stabiles Gleichgewicht bei  $N = \beta$ .



Zwei wechselwirkende Populationen  $x_1$  und  $x_2$

(*Schafe und Wölfe, Schafe und Kaninchen, Schafe und Gras, ...*)

## Lotka-Volterra Gleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 ( \\ \dot{x}_2 &= x_2 ($$



Alfred Lotka



Vito Volterra



Zwei wechselwirkende Populationen  $x_1$  und  $x_2$

(*Schafe und Wölfe*, *Schafe und Kaninchen*, *Schafe und Gras*, ...)

## Lotka-Volterra Gleichungen

$$\dot{x}_1 = x_1 (\alpha_1$$

$$\dot{x}_2 = x_2 (\alpha_2$$



Alfred Lotka



Vito Volterra



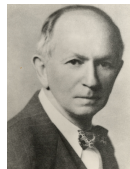
Zwei wechselwirkende Populationen  $x_1$  und  $x_2$

(*Schafe und Wölfe*, *Schafe und Kaninchen*, *Schafe und Gras*, ...)

## Lotka-Volterra Gleichungen

$$\dot{x}_1 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 (\alpha_2 - \beta_2 x_2)$$



Alfred Lotka



Vito Volterra

Und nun zur **Wechselwirkung**:

Um zu wechselwirken, müssen die Vertreter von beiden Arten sich treffen.

Deswegen sind Wechselwirkungsterme proportional

zu Produkten von beiden Populationsdichten:

eigene Dichte und die Dichte des Kontrahenten.

...Im unseren Fall - zu Produkten  $x_1 x_2$

Zwei wechselwirkende Populationen  $x_1$  und  $x_2$

(*Schafe und Wölfe, Schafe und Kaninchen, Schafe und Gras, ...*)

## Lotka-Volterra Gleichungen

$$\dot{x}_1 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 (\alpha_2 - \beta_2 x_2 + \kappa_{21} x_1)$$

(Annahme:  $\alpha_{1,2} > 0$  und  $\beta_{1,2} > 0$ )



Alfred Lotka



Vito Volterra

$x_1$ - und  $x_2$ -Achsen sind **invariant**.

*Wechselwirkungstypen:*

- ▷  $\kappa_{12} > 0$ ,  $\kappa_{21} > 0$ . Beide Arten profitieren voneinander: **Symbiose**
- ▷  $\kappa_{12} < 0$ ,  $\kappa_{21} < 0$ . Beide Arten stören einander: **Wettbewerb**
- ▷  $\kappa_{12} \kappa_{21} < 0$ . Eine Art profitiert auf Kosten der anderen: **Räuber-Beute (predator-prey)**





## $N$ Populationen: *Lotka-Volterra* Gleichungen, Verallgemeinerung

$$\dot{x}_i = x_i \left( \alpha_i + \sum_{j=1}^N \kappa_{ij} x_j \right), \quad i = 1, \dots, N$$

mit (typischerweise) Selbstbeschränkung für alle Arten:  $\kappa_{ii} < 0$ .

Jede (hyper-) Ebene  $x_i=0$  ist invariant.

Deswegen gibt es im  $N$ -dimensionalen Phasenraum:

- $N$  unterschiedliche invariante  $(N-1)$ -dimensionale Unterräume  
(jeder Unterraum beschreibt Dynamik von  $N-1$  Arten,
- $\frac{N(N-1)}{2}$  unterschiedliche invariante  $(N-2)$ -dimensionale Unterräume  
(jeder Unterraum beschreibt Dynamik von  $N-2$  Arten,
- ... usw.

Bestimmung von Gleichgewichten: *Nullklinen*

- ▷ Gleichgewichte von  $\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$  sind Lösungen von  $\begin{cases} f(x, y) = 0 \\ g(x, y) = 0 \end{cases}$ .
  - ▷ Die Gleichung  $f(x, y) = 0$  definiert in der Phasenebene eine/mehrere Kurve/n, an denen  $dx/dt$  verschwindet; das ist/sind **x-Nullkline/n**.
  - ▷ Ähnlich werden **y-Nullkline/n** durch die Gleichung  $g(x, y) = 0$  definiert
  - ▷ Gleichgewichte sind **Schnittpunkte** von **x-Nullklinen mit y-Nullklinen**.
  - ▷ Anzahl und Lage von Gleichgewichten können durch Zeichnen von Nullklinen geschätzt werden.
-

Bestimmung von Gleichgewichten: *Nullklinen*

- ▷ Gleichgewichte von  $\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$  sind Lösungen von  $\begin{cases} f(x, y) = 0 \\ g(x, y) = 0 \end{cases}$ .
- ▷ Die Gleichung  $f(x, y) = 0$  definiert in der Phasenebene eine/mehrere Kurve/n, an denen  $dx/dt$  verschwindet; das ist/sind **x-Nullkline/n**.
- ▷ Ähnlich werden **y-Nullkline/n** durch die Gleichung  $g(x, y) = 0$  definiert
- ▷ Gleichgewichte sind **Schnittpunkte** von x-Nullklinen **mit** y-Nullklinen.
- ▷ Anzahl und Lage von Gleichgewichten können durch Zeichnen von Nullklinen geschätzt werden.

---

Kann man ähnliche geometrische Werkzeuge

zur Findung von Gleichgewichten bei **mehr als 2** Variablen benutzen?

z.B. bei **drei** Variablen:  $f(x, y, z) = 0$ ,  $g(x, y, z) = 0$ ,  $h(x, y, z) = 0$ .

Jede Einzelgleichung definiert im **3-dimensionalen** Raum eine (oder mehrere) **2D-Flächen**: *Null-Flächen*.

Diese Null-Flächen schneiden sich in **3D** entlang der **1D-Linien** (Kurven).

An jeder von diesen Linien werden gleich **zwei** (aus drei) Gleichungen erfüllt.

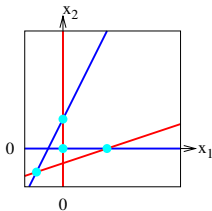
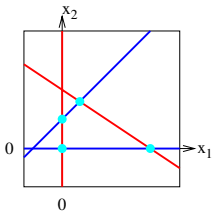
Schließlich, an den echten Gleichgewichten (**Punkten**, also **0D-Objekten!**) treffen sich **alle drei** Arten von Null-Flächen.

Nullklinen und Gleichgewichte bei den *Lotka-Volterra* Gleichungen

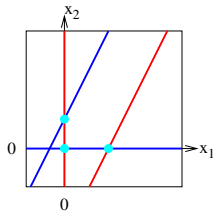
$$0 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2)$$

$$0 = x_2 (\alpha_2 - \beta_2 x_2 + \kappa_{21} x_1)$$

- ▷  $x_1$ -Nullklinen:  $x_1 = 0$  und  $\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2 = 0 \Rightarrow$  zwei Geraden.
- ▷  $x_2$ -Nullklinen:  $x_2 = 0$  und  $\alpha_2 - \beta_2 x_2 + \kappa_{21} x_1 = 0 \Rightarrow$  zwei Geraden.
- ▷ Anzahl der Schnittpunkte: bis zu 4. (oder unendlich viele)
- ▷ Triviales Gleichgewicht  $(0,0)$ ,  
„reine“ Gleichgewichte  $(0, \alpha_2/\beta_2)$  und  $(\alpha_1/\beta_1, 0)$ ,  
„gemischtes“ Gleichgewicht mit  $x_1 x_2 \neq 0$  (Koexistenz von zwei Arten)



*irrelevante  
gemischte Lösung*



*gar keine  
gemischte Lösung*



## Stabilität von Gleichgewichten

$$\dot{x}_1 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 (\alpha_2 - \beta_2 x_2 + \kappa_{21} x_1)$$

Jacobi-Matrix von einem Gleichgewicht bei  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$ :

$$J = \begin{pmatrix} \alpha_1 - 2\beta_1\bar{x}_1 + \kappa_{12}\bar{x}_2 & \kappa_{12}\bar{x}_1 \\ \kappa_{21}\bar{x}_2 & \alpha_2 - 2\beta_2\bar{x}_2 + \kappa_{21}\bar{x}_1 \end{pmatrix}.$$

- ▶ Allgemein: bei der *trivialen* ( $\bar{x}_1 = \bar{x}_2 = 0$ ) und den *reinen* ( $\bar{x}_1 = 0$  oder  $\bar{x}_2 = 0$ ) Lösungen liest man die Eigenwerte von der Diagonale der Matrix  $J$ .
- ▶ Triviale Lösung: Eigenwerte  $\alpha_1$  und  $\alpha_2$
- ▶ Reine  $x_1$ -Lösung ( $\bar{x}_2 = 0$ ): Eigenwerte  $-\alpha_1$  ( $x_1$ -Achse) und  $\alpha_2 + \frac{\alpha_1 \kappa_{21}}{\beta_1}$ .
- ▶ Reine  $x_2$ -Lösung ( $\bar{x}_1 = 0$ ): Eigenwerte  $\alpha_1 + \frac{\alpha_2 \kappa_{12}}{\beta_2}$  und  $-\alpha_2$  ( $x_2$ -Achse).
- ▶ Bei Symbiose ( $\kappa_{21} > 0, \kappa_{12} > 0$ ): beide reine Lösungen sind Sattelpunkte.
- ▶ Gemischte Lösung:  $J = \begin{pmatrix} -\beta_1\bar{x}_1 & \kappa_{12}\bar{x}_1 \\ \kappa_{21}\bar{x}_2 & -\beta_2\bar{x}_2 \end{pmatrix}$ .  $\lambda^2 - \lambda \text{Sp}(J) + \det(J) = 0$ .



## Beispiel I

$$\dot{x}_1 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 (\alpha_2 - \beta_2 x_2 + \kappa_{21} x_1)$$





## Beispiel I

$$\begin{aligned}\dot{k} &= k(\alpha_k - \beta_k k + \kappa_{ks} s) \\ \dot{s} &= s(\alpha_s - \beta_s s + \kappa_{sk} k)\end{aligned}$$



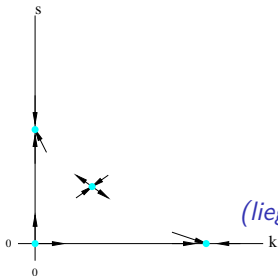


## Beispiel I



$$\begin{aligned}\dot{k} &= k(3 - k - 2s) \\ \dot{s} &= s(2 - s - k)\end{aligned}$$

- ▷ triviale Lösung  $k = s = 0$ : Eigenwerte 3 und 2 (instabiler Knoten)
- ▷ reine Kaninchen-Lösung  $k=3, s=0$ : Eigenwerte -3 und -1 (stabiler Knoten)
- ▷ reine Schafe-Lösung  $k=0, s=2$ : Eigenwerte -1 und -2 (stabiler Knoten)
- ▷ gemischte Lösung  $k = s = 1$ : Charakteristische Gl.:  $\lambda^2 + 2\lambda - 1 = 0$   
Eigenwerte  $-1 \pm \sqrt{2}$  (Sattel)



Reine Fixpunkte sind stabil (Attraktoren).  
Koexistenz-Fixpunkt ist instabil (Sattel)  
*(liegt an der Trennlinie zw. 2 Einzugsbereichen).*





## Beispiel I



$$\begin{aligned}\dot{k} &= k(3 - k - 2s) \\ \dot{s} &= s(2 - s - k)\end{aligned}$$



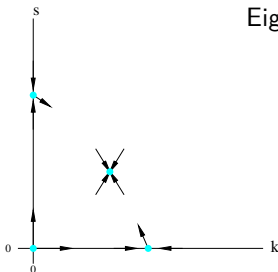
## Beispiel II



$$\dot{k} = k(3 - 2k - s)$$

$$\dot{s} = s(2 - s - k)$$

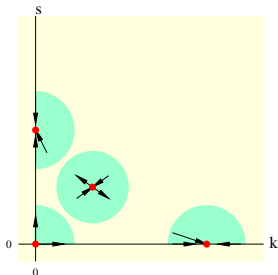
- ▷ triviale Lösung  $k = s = 0$ : Eigenwerte 3 und 2 (instabiler Knoten)
- ▷ reine Kaninchen-Lösung  $k=3/2, s=0$ : Eigenwerte  $-3$  und  $1/2$  (Sattel)
- ▷ reine Schafe-Lösung  $k=0, s=2$ : Eigenwerte 1 und  $-2$  (Sattel)
- ▷ gemischte Lösung  $k = s = 1$ : Charakteristische Gl.:  $\lambda^2 + 3\lambda + 1 = 0$   
Eigenwerte  $(-3 \pm \sqrt{5})/2$  (stabiler Knoten)



Koexistenz-Fixpunkt ist nun stabil.  
Reine Fixpunkte werden zu Satteln  
(*stabil entlang entspr. Achse*).



## Vervollständigung



Linearisierte Gleichungen liefern korrektes Bild in den lokalen Umgebungen aller Gleichgewichte (dank Grobman-Hartman Satz).

Kann man aus diesen Stücken ein **globales** Gesamtbild zusammenflicken?

Dafür fehlt uns das Wissen, ob in diesem Teil der Phasebene **geschlossene Phasenbahnen (periodische Orbits)** ebenso vorhanden sind.

*Explizit (in der Regel) kann man sie nicht finden.*

