

Vorlesung 4.

Einfache Modelle der Populationsdynamik





- ▷ In **kleinen** Populationen schwanken die Bevölkerungszahlen **stochastisch**: Geburt/Tod von Einzelmitgliedern sind im weiten Sinne **Zufallseignisse**. 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** α_G und **Sterberate** α_S .

Bilanzgleichung für die Dichte: $dN/dt = \alpha_G N - \alpha_S N$

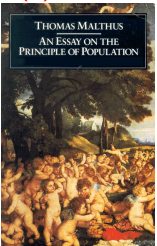
- ▶ Thomas Robert **Malthus** (1798):

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

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.

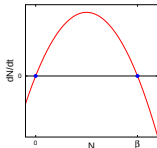
Beschränkung durch Nichtlinearität.

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

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

Explizite Lösung:

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



$\alpha > 0$; $\beta > 0$: 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

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

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



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:
eigener Dichte mit der 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)**.

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

Allerdings: ursprüngliche Arbeiten von Lotka (1925) und Volterra (1926) enthalten keine **Selbstbeschränkungskoeffizienten**: $\beta_1 = \beta_2 = 0$

und erfassen nur den Fall von **Räuber-Beute-Wechselwirkung**: $\kappa_{12} \kappa_{21} < 0$.

Das führt zu sehr merkwürdigen dynamischen Konsequenzen;
mehr dazu in der nächsten Vorlesung.



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 bei allen Arten: $\kappa_{ii} < 0$.

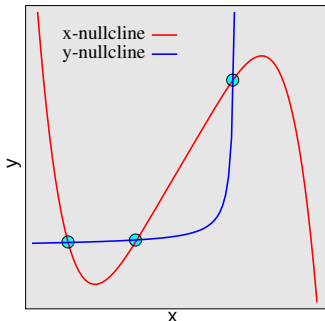
Jede (hyper-) Ebene $x_i=0$ ist invariant.

Deswegen gibt es im N -dimensionalen Phasenraum:

- N *unterschiedliche* invariante $(N-1)$ -dimensionale Unterräume
(jeder Unterraum beschreibt Dynamik von $N-1$ Arten,
in kompletter *Abwesenheit* von *einer* Art),
- $\frac{N(N-1)}{2}$ *unterschiedliche* invariante $(N-2)$ -dimensionale Unterräume
(jeder Unterraum beschreibt Dynamik von $N-2$ Arten,
in kompletter *Abwesenheit* von *zwei* 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.

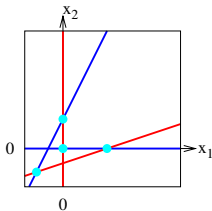
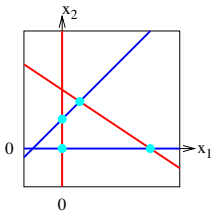
Schließlich, an den echten Gleichgewichten (*Punkten*, also *0D-Objekten*!) treffen sich *alle drei* Arten von Null-Flächen.

Nullklinen und Gleichgewichte bei den *Lotka-Volterra* Gleichungen

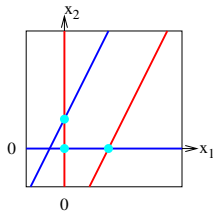
$$0 = x_1 (\alpha_1 - \beta_1 x_1 + \kappa_{12} x_2)$$

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

- ▷ 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 α_1 und α_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: $J = \begin{pmatrix} -\beta_1 \bar{x}_1 & \kappa_{12} \bar{x}_1 \\ \kappa_{21} \bar{x}_2 & -\beta_2 \bar{x}_2 \end{pmatrix}$. $\lambda^2 - \lambda \operatorname{Sp}(J) + \det(J) = 0$.

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

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



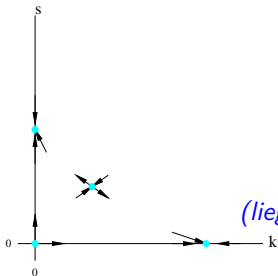


Beispiel I



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

- ▷ 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

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





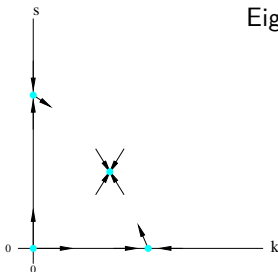
Beispiel II



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

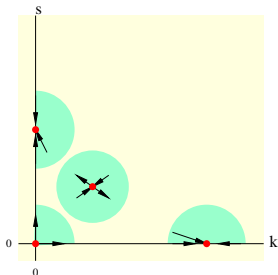
$$\dot{s} = s(2 - s - k)$$

- ▷ 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 Phasenebene **geschlossene Phasenbahnen (periodische Orbits)** ebenso vorhanden sind.

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

