Ökologische Gleichungen für zwei Spezies

Florian Kern

06.Dezember 2011

Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics, Cambridge, Kapitel 4

Inhaltsverzeichnis

Satz von der Jordan'schen Kurve

Jede geschlossene Jordankurve in der euklidischen Ebene zerlegt diese in zwei disjunkte Gebiete, deren Rand die Kurve ist. Genau eines dieser Gebiete ist beschränkt, das Innere.

- wichtiger Satz der Topologie - hier im $\mathbb{R}^2$
- Jordankurve = Kurve mit gleichem Anfangs- und Endpunkt
- Vereinigung von Innerem und Äußerem = euklidische Ebene

Folgerung 1: Zwei Punkte im Inneren können so verbunden werden, dass ihre Verbindung nie die Jordankurve schneidet.
Folgerung 2: Jede Verbindung zwischen Innerem und Äußerem schneidet immer die Jordankurve.

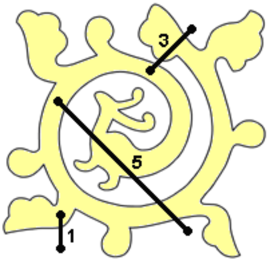


Abbildung: http://britton.disted.camosun.bc.ca/tile3.gif

Zur Erinnerung:

- **Regel 1 - Periodische Populationsschwankung:** Räuber- und Beuteanzahl schwanken periodisch.
  - Phasenverschiebung

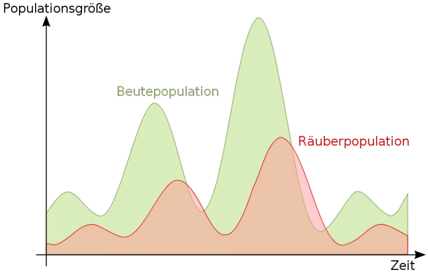


Abbildung:
upload.wikimedia.org/wikipedia/.../800px-LotkaVolterra.svg.png

- **Regel 2 - Konstanz der Mittelwerte:** Mittelwerte sind konstant.
  - Mittelwerte sind konstant.
  - Abhängigkeit nur von Parametern, nicht von Anfangswert.
- **Regel 3 - Störung der Mittelwerte:**
  - Verringerung beider Populationen $\Longrightarrow$ kurzfristige Zunahme der Beute und Abnahme der Räuber.

Lotka-Volterra-Gleichungen in einer Dimension

Zur Wiederholung:
Lotka-Volterra-Gleichungen in einer Dimension

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x\,(a - c \cdot y)\,, \\ \dot{y} &= y\,(-d + e \cdot x)\,. \end{aligned}$$

Lösungen:

- Triviale Lösung: $P\,(0,0)$
- Gleichgewicht: $F\left(\dfrac{e}{d}, \dfrac{c}{a}\right)$
- Trajektorie: $d \cdot y - e \cdot \ln y + c \cdot x + a \cdot \ln x = const.$

Bedeutung:
Lotka-Volterra-Gleichungen in einer Dimension

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x\,(a - c \cdot y)\,, \\ \dot{y} &= y\,(-d + e \cdot x)\,. \end{aligned}$$

Koeffizienten:

- a : Fortpflanzungsrate Beute
- c : Fressrate Räuber pro Beute = Sterberate Beute pro Räuber
- d : Sterberate Räuber
- e : Fortpflanzungsrate Räuber pro Beute

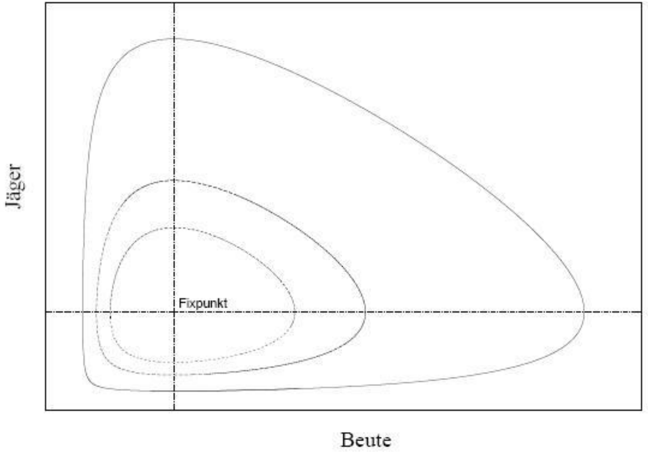


Abbildung:
upload.wikimedia.org/wikipedia/de/a/a4/Jäger-beute_1.JPG

Zum Verständnis weiterer Sätze müssen wir einige Begriffe einführen:

- Die Menge

  $$\mathcal{O}_f(x_0) = \{f^n(x_0) | n \geq 0\}$$

  heißt **positiver Halborbit** für den Punkt x_0. Ist dabei $f(x)$ eine injektive Funktion, kann man auch vom negativen Orbit bzw. allgemein dem Orbit sprechen.

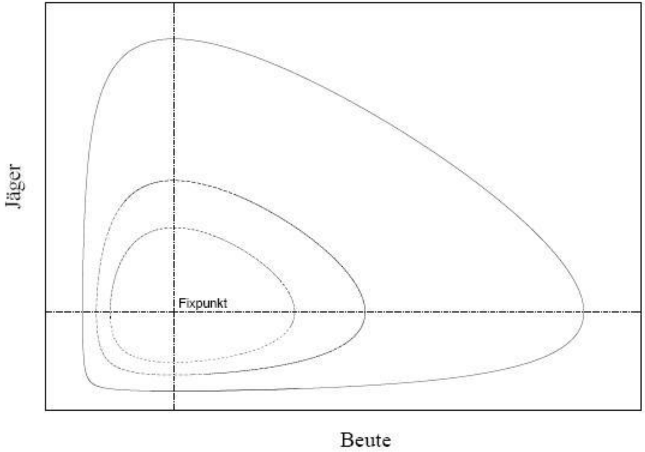


Abbildung:
upload.wikimedia.org/wikipedia/de/a/a4/Jäger-beute_1.JPG

Zum Verständnis weiterer Sätze müssen wir einige Begriffe einführen:

- Die Menge

  $$\mathcal{O}_f(x_0) = \{f^n(x_0) | n \geq 0\}$$

  heißt **positiver Halborbit** für den Punkt x_0. Ist dabei $f(x)$ eine injektive Funktion, kann man auch vom negativen Orbit bzw. allgemein dem Orbit sprechen.
- Ein Punkt x_0 heißt **kritischer Punkt, Ruhelage** oder Gleichgewichtslage des von $f(x)$ induzierten dynamischen Systems, falls $x_0 = f(x_0) = ... = f^n(x_0)$.

Zum Verständnis weiterer Sätze müssen wir einige Begriffe einführen:

- Die Menge

$$\mathcal{O}_f(x_0) = \{f^n(x_0) | n \geq 0\}$$

  heißt **positiver Halborbit** für den Punkt x_0. Ist dabei $f(x)$ eine injektive Funktion, kann man auch vom negativen Orbit bzw. allgemein dem Orbit sprechen.
- Ein Punkt x_0 heißt **kritischer Punkt, Ruhelage** oder Gleichgewichtslage des von $f(x)$ induzierten dynamischen Systems, falls $x_0 = f(x_0) = ... = f^n(x_0)$.
- Für einen periodischen Punkt x_0 existiert ein **periodischer Orbit der Länge** n. Dieser ist gegeben durch:

$$\mathcal{O}_f(x_0) = \{x_0, f(x_0), ..., f^{n-1}(x_0)\}.$$

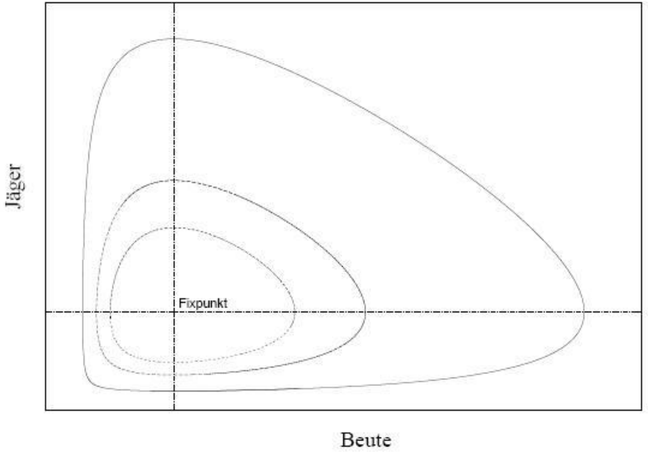


Abbildung:
upload.wikimedia.org/wikipedia/de/a/a4/Jäger-beute_1.JPG

Zum Verständnis weiterer Sätze müssen wir einige Begriffe einführen:

- Die Menge

$$\mathcal{O}_f(x_0) = \{f^n(x_0)|n \geq 0\}$$

  heißt **positiver Halborbit** für den Punkt x_0. Ist dabei $f(x)$ eine injektive Funktion, kann man auch vom negativen Orbit bzw. allgemein dem Orbit sprechen.
- Die Menge der Häufungspunkte des positiven Halborbits bezeichnet man als **ω-Limesmenge**.

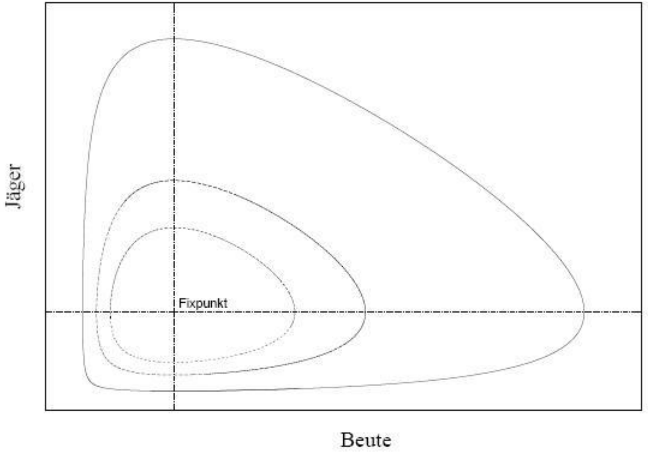


Abbildung:
upload.wikimedia.org/wikipedia/de/a/a4/Jäger-beute_1.JPG

Satz von Poincaré-Bendixson

Sei im Folgenden $\dot{x} = f(x)$ dynamisches System und $\omega(x)$ eine nichtleere, kompakte ω -Limesmenge.
Falls die Limesmenge $\omega(x)$ keinen kritischen Punkt (Gleichgewicht) enthält, so ist sie gerade ein periodischer Orbit.

Satz von Poincaré-Bendixson

Sei im Folgenden $\dot{x} = f(x)$ dynamisches System und $\omega(x)$ eine nichtleere, kompakte ω -Limesmenge.
Falls die Limesmenge $\omega(x)$ keinen kritischen Punkt (Gleichgewicht) enthält, so ist sie gerade ein periodischer Orbit.

Fragen:

- Warum folgt der Satz von Poincaré-Bendixson direkt aus dem Theorem über Jordan'sche Kurven?
- Direkte Folgerung: Wann ist die Limesmenge $\omega(x)$ kein periodischer Orbit?

Lotka-Volterra-Gleichungen in zwei Dimensionen

Berücksichtigung von Konkurrenztermen quadratischer Art:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \cdot (a - b \cdot x - c \cdot y),\\ \dot{y} &= y \cdot (-d + e \cdot x - f \cdot y).\end{aligned}$$

Begründung:

- Annahme: Wachstumsrate abhängig von Kapazitätsgrenze,
- logistisches Bevölkerungsverhalten (Fortpflanzung vs. Verhungern),
- theoretische Biologie: nachwachsende Biozönose (Konkurrenzgleichungen).

$$
\begin{aligned}
\dot{x} &= x \cdot (a - b \cdot x - c \cdot y), \\
\dot{y} &= y \cdot (-d + e \cdot x - f \cdot y).
\end{aligned}
$$

Lösungen:

- **Triviale Lösung:** $P(0,0)$,
- **Gleichgewicht:**

$$
\begin{pmatrix} b & c \\ -e & f \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ -d \end{pmatrix}
$$

$$
\Longrightarrow \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \frac{1}{b \cdot f - c \cdot e} \cdot \begin{pmatrix} f \cdot a + c \cdot d \\ e \cdot a + b \cdot d \end{pmatrix},
$$

- **Trajektorie:** $e \cdot (x - x^* \cdot \ln x) - c \cdot (y - y^* \cdot \ln y) = const.$

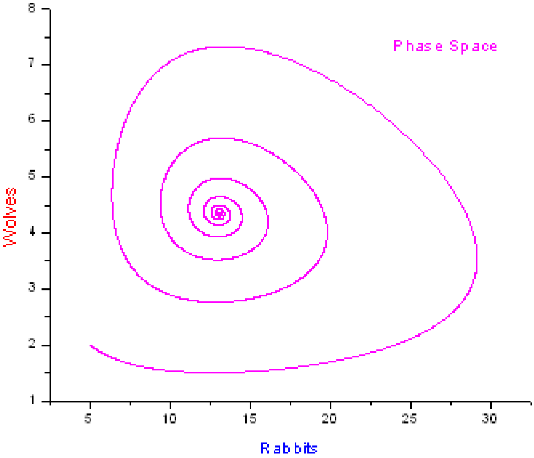


Abbildung:
http://www.personal.psu.edu/auk183/LotkaVolterra/lotka_9.gif

Zwei weitere Definitionen zur Untersuchung der Kurven:

- Ein periodischer Orbit γ ist ein **Attraktor**, wenn die Limesmenge $\omega(x)$ **für alle** x in Nähe von γ gleich dem periodischen Orbit ist. $(\omega(x) = \gamma)$.
- Ein periodischer Orbit γ ist ein **Grenzzyklus**, wenn die Limesmenge $\omega(x)$ **für mindestens ein** x, das nicht im periodischen Orbit γ enthalten ist, trotzdem ein periodischer Orbit ist. $(\omega(x) = \gamma)$

Beispiel

Der Einheitskreis ist ein peridodischer Attraktor für:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x - y - x \cdot (x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= x + y - y \cdot (x^2 + y^2). \end{aligned}$$

$V(x, y) = (1 - x^2 - y^2)^2$ ist die **Lyapunov-Funktion** !

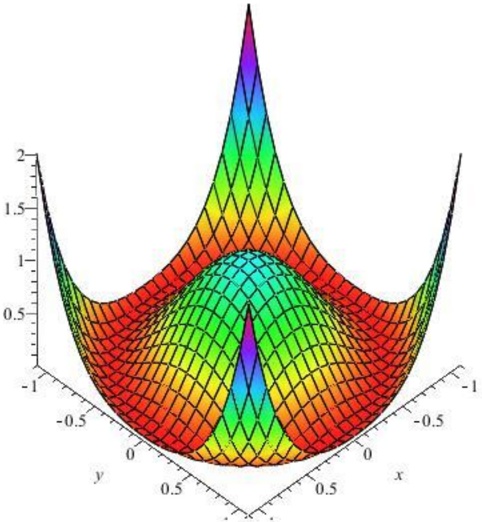
Betrachte zunächst Lyapunov-Funktion:

$$V(x, y) = (1 - x^2 - y^2)^2$$

Diese hat folgende Richtungsableitungen:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial V}{\partial x} &= 2 \cdot 2x \cdot (1 - x^2 - y^2), \\
\frac{\partial V}{\partial y} &= 2 \cdot 2y \cdot (1 - x^2 - y^2).
\end{aligned}$$

- **(Trivialer) instabiler Fixpunkt** $P(0, 0)$ **,**
- **stablie Fixpunktmenge: Einheitskreis** $x^2 + y^2 = 1$ **.**


2
1.5
1
0.5
-1
-0.5
0
y
0.5
-1
-0.5
0
x
0.5

Benutze die Lyapunow-Funktion, um die Lösungen zu untersuchen:

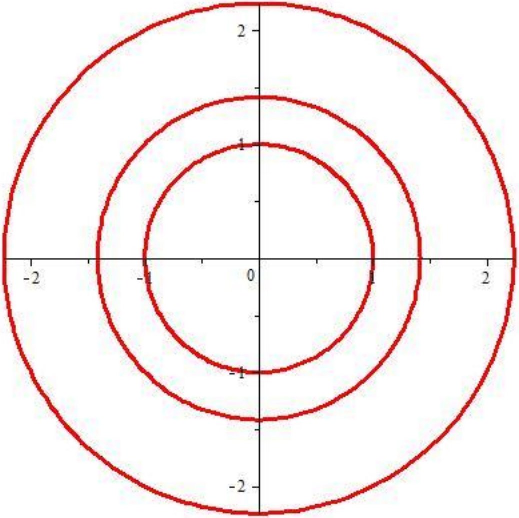
$$\begin{aligned}\dot{x} &= x - y - x \cdot (x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= x + y - y \cdot (x^2 + y^2).\end{aligned}$$

Es ergibt sich:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -y \\ \dot{y} &= x\end{aligned}$$

Lösungen:

$$f(t) = (c_1 \cdot \sin(t) + c_2 \cdot \cos(t), c_1 \cdot \cos(t) - c_2 \cdot \sin(t)).$$



2
1
-1
-2
-2
-1
0
1
2

Stabilitätstheorie in dynamischen Systemen

Betrachte im Folgenden $\dot{x} = f(x)$ mit Fixpunkt x_0.

- x_0 heißt **Lyapunov-stabil**, wenn $\forall \epsilon > 0\ \exists \delta > 0 : \forall t > 0$ $\forall x(t)$ mit $|x(0) - x_0| < \delta$ gilt: $|x(t) - x_0| < \epsilon$.
- x_0 heißt **stabil**, wenn die Kriterien nach Lyapunow erfüllt sind:
  1. x_0 ist Fixpunkt des Systems,
  2. $V(x, y)$ ist Lyapunov-Funktion für $f(x)$,
  3. Die Art der Stabilität hängt von der Ableitung der Lyapunov-Funktion ab.

- x_0 heißt **stabil**, wenn die Kriterien nach Lyapunow erfüllt sind:
  1. x_0 ist Fixpunkt des Systems,
  2. $V(x, y)$ ist Lyapunov-Funktion für $f(x)$,
  3. Die Art der Stabilität hängt von der Ableitung der Lyapunov-Funktion ab.
- Der Fixpunkt ist stabil, wenn gilt: Die Lyapunov-Funktion $V(x, y)$ besitzt in x_0 ein lokales Minimum.
- Falls nicht: kein Fixpunkt $\Rightarrow$ Trajektorie divergiert (chaotisch).
- Die Begründung, warum sich die Kurven an Fixpunkten so verhalten, liefert nun der Satz von Hopf.

Betrachtung der Stabilität von Fixpunkten

Sei $\dot{x} = f_\mu(x)$ Familie von Differentialgleichungen mit Parameter $\mu \in [-\epsilon, \epsilon]$. Betrachte nun die Jacobimatrix J_μ: Für zwei Eigenwerte gelte:

$$\alpha(\mu) \pm i \cdot \beta(\mu)$$

Alle weiteren Eigenwerte haben einen negativen Realteil. Untersuche nun das Verhalten der Kurve in Abhängigkeit von μ:

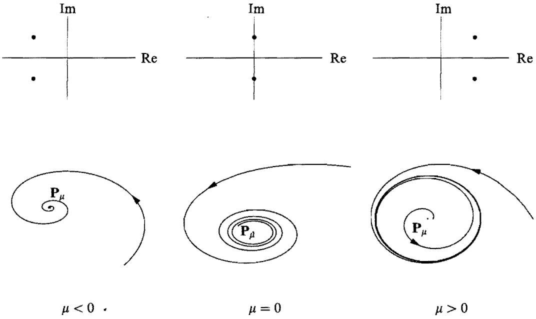


Abbildung: Hofbauer, Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics, Cambridge, S.39

Satz von Hopf

Unter den o.g. Bedingungen ist der Fixpunkt

- stabil für $\mu < 0$,
- instabil für $\mu > 0$, der Fixpunkt ist dabei umgeben von einem periodischen Attraktor. Es entsteht eine stabile Oszillation um den kreisförmigen Attraktor.

Der komplex konjugierte Eigenwert bewirkt auf die Kurve bzgl. ihres Fixpunktes eine

- Anziehung für $\mu < 0$,
- Abstoßung für $\mu > 0$.

Fazit

- Dynamische Systeme $\Leftrightarrow$ theoretische Biophysik,
- Verhalten von Trajektorien für unterschiedliche Systeme,
- Systemgrenzverhalten: Attraktoren und Grenzzyklen,
- Systempotenzial nach Lyapunow als Indikator,
- Verhalten von Bahnkurven: Limesmenge als Anzeige der Konvergenz/Divergenz,
- Verhalten an Fixpunkten: Attraktion oder Abstoßung?