Lotka-Volterra-Gleichungen für mehr als zwei Populationen

Dennis Kunz

06.12.2011

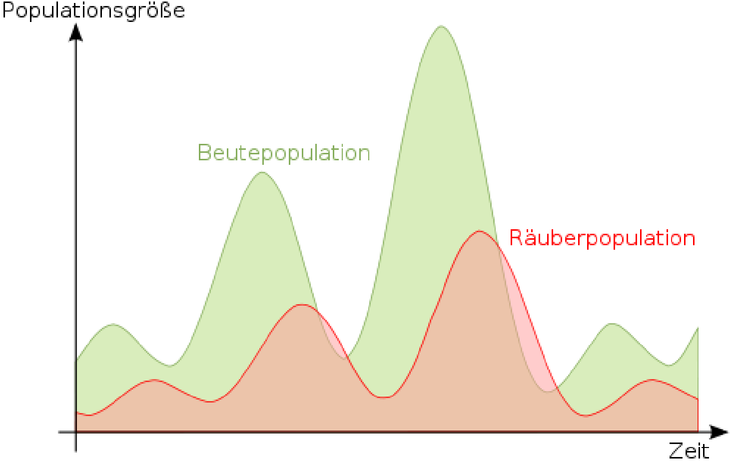
Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics

Ziel des Vortrags

- Einblick in allgemeine Lotka-Volterra-Gleichungen,
- Klärung von Begriffen dynamischer Systeme,
- Erläuterung einiger Spezialfälle.

Die allgemeine Lotka-Volterra Gleichung

Lotka-Volterra Gleichungen beschreiben die Interaktionen zwischen verschiedenen Populationen,
auch **Räuber-Beute-Beziehungen** genannt.



http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/16/LotkaVolterra.svg

Die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung

$$\dot{x}_I = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j \right), \qquad i = 1, ..., n$$

- x_i : Bevölkerungsdichten
- r_i : systeminterne Wachstums- oder Rückgangsraten
- a_{ij} : Wirkung der j-ten auf die i-te Bevölkerung

Die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung

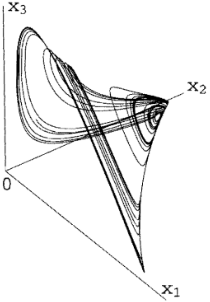
Der Zustandsraum der Lotka-Volterra-Gleichungen ist

$$\mathbb{R}^n_+ = \{x = (x_1, ..., x_n) \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0 \text{ für } \ i = 1, ...n\}$$

- Randpunkte des $\mathbb{R}^n_+$ liegen auf den Koordinatenachsen $x_i = 0$
  $\Rightarrow$ Die jeweilige Art i ist dort nicht vorhanden.
- Flächen sind invariant, da nur $x_i(t) = 0$ die Anfangsbedingung $x_i(0) = 0$ erfüllt
  $\Rightarrow$ abgeschlossenes Modell $\Leftrightarrow$ keine weitere Art integrierbar.

Unterschied zu zweidimensionalen Lotka-Volterra-Gleichungen:

- nicht alle klassifizierbar,
- chaotisches Verhalten bei 3 Bevölkerungen möglich,



Figur 16.1

- sehr abhängig von den Anfangsbedingungen.

⇒ Nicht immer langfristige Ergebnisvorhersage möglich.
⇒ Betrachte Spezialfälle von biologischem Interesse.

Bestimmung von stationären Zuständen im Inneren:
Lösen der linearen Gleichungen:

$$r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j = 0,\ i = 1, ..., n$$

Theorem

Das Innere von $\mathbb{R}^n_+$ enthält α- und ω-Limesmengen genau dann, wenn

$$\dot{x}_I = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j \right), \qquad i = 1, ..., n$$

einen inneren stationären Zustand enthält.

Erklärung von α- und ω-Limesmengen :
Sei $x_0 \in X$ und Φ_t ein Fluss auf X

$$\alpha(x_0) = \left\{ y \in X : \exists \text{ Folge } (t_k)_{k \in \mathbb{N}} \text{ mit } \begin{cases} t_k \searrow -\infty \\ y = \lim\limits_{k \to +\infty} \Phi_{t_k}(x_0) \end{cases} \right\},$$

$$\omega(x_0) = \left\{ y \in X : \exists \text{ Folge } (t_k)_{k \in \mathbb{N}} \text{ mit } \begin{cases} t_k \nearrow +\infty \\ y = \lim\limits_{k \to +\infty} \Phi_{t_k}(x_0) \end{cases} \right\}.$$

Theorem

Existieren positive Konstanten a und A, sodass $a < x_i(t) < A \; \forall i$ *und* $\forall t > 0$ *und p sei der einzige stationäre Punkt im Inneren* $\mathrm{int}\, \mathbb{R}^n_+$ $(\Leftrightarrow x_i(0) > 0 \Rightarrow x_i(t) > 0 \; \forall t)$*, dann gilt:*

$$\lim_{T\to\infty} \left(\frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p \right), \quad i = 1, ..., n$$

Nahrungskette:

Die erste Art ist Beute für die zweite, die zweite für die dritte, usw.

http://www.wald.de/wp-content/uploads/Nahrungskette.png

Untersuchung von Nahrungsketten mit n Elementen

Zu berücksichtigen:

- Konkurrenz innerhalb der einzelnen Arten,
- ständige Wechselwirkung zwischen den Arten.

Daraus erhalten wir :

$$
\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= x_1\left(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2\right), \\
\dot{x}_j &= x_j\left(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}\right), \quad j = 2, ..., n-1, \\
\dot{x}_n &= x_n\left(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n\right).
\end{aligned}
$$

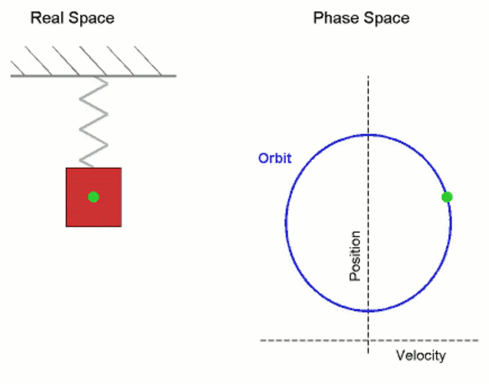
Für $n = 2$ erhält man gerade das bereits bekannte Räuber-Beute-Modell von zwei Populationen.

Untersuchung von Nahrungsketten mit *n* Elementen

Uns
interessiert jedoch mehr die Stabilität des allgemeinen Systems:

Definition

Ein Orbit ist die Menge aller Punkte, die durch die Entwicklungsfunktion des dynamischen Systems bezogen werden, somit eine Teilmenge des Phasenraums.



http://en.wikipedia.org/wiki/Orbit_ (dynamics)

Untersuchung von Nahrungsketten mit n Elementen

Theorem

Wenn

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= x_1\left(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2\right), \\
\dot{x}_j &= x_j\left(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}\right), \quad j = 2, ..., n-1, \\
\dot{x}_n &= x_n\left(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n\right)
\end{aligned}$$

einen inneren stationären Zustand p enthält, dann ist p global stabil, d.h. alle Orbits in int $\mathbb{R}_n^+$ konvergieren zu p.

Das Ausschlussprinzip besagt, dass bei n Populationen und m Ressourcen, wobei $m < n$, mindestens eine der Popolationen verschwinden wird.

$\Rightarrow$ Mehr Bevölkerungen als Ressourcen oder ökologische Nischen können auf lange Sicht nicht bestehen.

Entscheidende Annahme ist die lineare Abhängigkeit zwischen Bevölkerung und Ressourcen: Daraus ergibt sich eine Wachstumsrate der i-ten Bevölkerung von

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = b_{i1} R_1 + ... + b_{im} R_m - \alpha_i \;, \quad i = 1, ..., n,$$

- $\alpha_i > 0$ Rückgangsrate wegen mangelnder Ressourcen,
- R_k Reichhaltigkeit der k-ten Ressource,
- b_{ik} Effizienz der i-ten Art, von der k-ten Ressource gebrauch zu machen.

Die Reichhaltigkeit der Ressourcen ist natürlich von der Bevölkerungsdichte abhängig.
Bei linearer Abhängigkeit folgt:

$$R_k = \overline{R}_k - \sum x_i a_{ki}$$

mit positiven Konstanten $\overline{R}_k$ und a_{ki}
$\Rightarrow$ nur ein Spezialfall der allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichungen.

Annahme der linearer Ressourcenabhängigkeit nicht notwendig, es genügt:
Ausschöpfbarkeit der Ressourcen
$\Leftrightarrow$ keine unendlichen Bevölkerungsdichten

Da $n > m$, folgt

$$\sum_{i=1}^{n} c_i b_{ij} = 0 \ , \ j = 1, ..., m,$$

hat eine nichttriviale Lösung $c = (c_1, ...c_n)$.

Sei nun $\alpha = \sum_{i=1}^{n} c_i \alpha_i$.
Testung des allgemeinen Falls, also $\alpha \neq 0$.

$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = b_{i1} R_1 + ... + b_{im} R_m - \alpha_i \ , \ \ i = 1, ..., n$, impliziert:

$$\sum c_i (\log^{\cdot} x_i) = \sum c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} = -\alpha$$

$$\sum c_i (\log\dot{} \ x_i) = \sum c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} = -\alpha$$

Integration von 0 bis T liefert:

$$\prod_{i=1}^{n} x_i(T)^{c_i} = Ce^{-\alpha T}, \quad C \in \mathbb{R}$$

Für $T \to \infty$ konvergiert die rechte Seite gegen 0.
$x_i(T)$ beschränkt $\Rightarrow \exists \lim_{T \to \infty} \inf \ x_i(T) = 0$

$\Rightarrow$ manche Arten sterben aus.

Zyklischer Konkurrenzkampf

Bei Nahrungskettenmodellen waren die inneren stationären Zustände stabil, bei konkurrenzfähigen Wechselwirkungen ist dies nicht mehr so:

Beispiel: 3 Arten konkurrieren

- anscheinend überlebt nur Art 1,
- plötzlich wird 2 stärker,
- 2 beherrscht das Ökosystem,
- 3 wird stärker und übernimmt die Führung,
- nach einer Weile erkämpft 1 die Position zurück,
- eine neue Runde beginnt.

$\Rightarrow$ zyklischer Wechsel der Machtposition

Gleichungen für dieses Verhalten:

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3),\\
\dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3),\\
\dot{x}_3 &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3).
\end{aligned}$$

mit $0 < \beta < 1 < \alpha$ und $\alpha + \beta > 2$

$\Rightarrow$ zu künstliche Annahmen für die Realität, aber hilfreich als Vorbereitung auf allgemeinere Situationen.

Annahme des Modells: zyklische Interaktion
d.h. durch Setzen von x_1 auf x_2, x_2 auf x_3 und x_3 auf x_1 ändern sich die Gleichungen nicht.

$\Rightarrow$ drastische Vereinfachung bei Berechnung der Eigenwerte der Jacobimatrix

Zyklische Matrix:

$$\begin{pmatrix} c_0 & c_1 & c_2 & \dots & c_{n-1} \\ c_{n-1} & c_0 & c_1 & \dots & c_{n-2} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ c_1 & c_2 & c_3 & \dots & c_0 \end{pmatrix}$$

$\Rightarrow$ Zeilenübergang durch zyklische Permutation.

Einschub Eigenwerte und -vektoren einer zyklischen Matrix

Die Eigenwerte einer zyklischen Matrix sind gegeben durch:

$$\gamma_k = \sum_{j=0}^{n-1} c_j \lambda^{jk}, \quad k = 0, ..., n-1$$

mit zugehörigen Eigenvektoren:

$$y_k = \left(1, \lambda^k, \lambda^{2k}, ..., \lambda^{(n-1)k}\right) \text{ mit } \lambda = exp\left(\frac{2\pi i}{n}\right)$$

Zurück zu den Ausgangsgleichungen:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3),\\ \dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3),\\ \dot{x}_3 &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3).\end{aligned}$$

Diese haben lediglich einen inneren stationären Zustand m, nämlich

$$m_1 = m_2 = m_3 = \frac{1}{1 + \alpha + \beta}$$

Betrachte die Jacobimatrix im Zustand m:

$$\frac{1}{1 + \alpha + \beta}\begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{pmatrix}$$

$\Rightarrow$ eine zyklische Matrix

Somit kann man die Eigenwerte leicht berechnen zu

$$\gamma_0 = -1,$$

$$\gamma_1 = \overline{\gamma_2} = \frac{1}{1+\alpha+\beta}\left(-1-\alpha e^{\frac{2\pi i}{3n}} - \beta e^{\frac{4\pi i}{3n}}\right)$$

und die Realteile wären somit

$$Re\,(\gamma_0) = -1, Re\,(\gamma_1) = Re\,(\gamma_2) = \frac{1}{1+\alpha+\beta}\left(-1-\frac{\alpha+\beta}{2}\right)$$

Da $\alpha+\beta > 2 \Rightarrow \gamma_1,\ \gamma_2 > 0$.
Also muss *m* ein Sattelpunkt sein.

Zyklischer Konkurrenzkampf

Die Gleichungen

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3), \\
\dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3), \\
\dot{x}_3 &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3).
\end{aligned}$$

haben neben dem stationären Zustand im Inneren noch 4 weitere auf dem Rand:

- den Ursprung,
- die 3 Einheitsvektoren.

Beschränkt man nun den Raum, beispielsweise sei $x_3 = 0$,
$\Rightarrow$ Konkurrenzkampf zwischen Art 1 und 2
$\Rightarrow$ Art 2 gewinnt.

Zyklischer Konkurrenzkampf

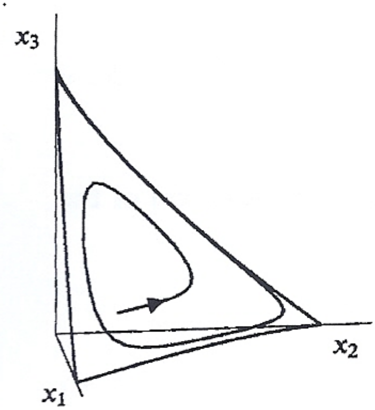


Fig. 5.1.

Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics S.50

Somit stellt die stabile Mannigfaltigkeit von e_2 die zweidimensionale Menge

$$\Big\{(x_1, x_2, x_3) : x_1 \geq 0, x_2 > 0, x_3 = 0\Big\}$$

dar. Die instabile Mannigfaltigkeit von e_1 ist nur der Orbit o_2, dieser konvergiert gegen die Art 2.

Auf den anderen Randflächen ist die Situation ähnlich.

Sei F nun die Menge der Sattelpunkte e_1, e_2, e_3 und der Orbits o_1, o_2, o_3.

Die Lage bleibt lange beim stationären Punkt e_1,
wechselt dann über o_2 zu e_2, verharrt dort noch länger
und gelangt über o_3 zu e_3 und wandert von dort wieder zurück nach e_1.

Zur Untersuchung wähle:

$$S = x_1 + x_2 + x_3.$$

Durch Differentiation erhält man

$$\dot{S} = x_1 + x_2 + x_3 - \left[x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + (\alpha + \beta)(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3)\right].$$

Man kann somit folgern, dass

$$\dot{S} \leq x_1 + x_2 + x_3 - [x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + 2(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_1 x_3)] = S(1 - S).$$

Also kann keine Bevölkerungsgruppe explodieren.
$\Rightarrow$Alle inneren Orbits konvergieren auf einen Randorbit.

In der Natur kann natürlich keine solche Grenze existieren, da nach Auslöschung einer Art die 2. Art die 3. auslöschen würde. Dennoch kann man mit diesen Theorien die plötzlichen Umwälzungen in der Ökologie nachvollziehen.

Bei der Untersuchung der stationären Zustände wurde entdeckt, falls der zeitliche Durchschnitt zum stationären Zustand p konvergiert.
$\Rightarrow$ Orbits konvergieren zum Rand hin

Da die Orbits nun aber die meiste Zeit in der Nähe der Fixpunkte e_1, e_2, e_3 sind , konvergiert der zeitliche Durchschnitt auf die durch diese Punkte aufgespannte Ebene:

$$z_1 + z_2 + z_3 = 1.$$

Durch die Gleichung

$$\frac{\log\ x_i(T) - \log\ x_i(0)}{T} = r_i + \sum_j a_{ij} z_j(T)$$

und die obere Beschränkung von $x_i(T)$ folgt:

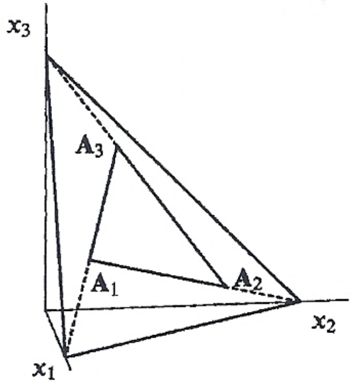
$$r_i + \sum_j a_{ij} z_j(T) \leq 0.$$

Sei $\overline{x}$ nun ein solcher Grenzwert.
$\Rightarrow$ Zwei Möglichkeiten:

1. $\overline{x}$ liegt auf einem Verbindungsorbit
   $\Rightarrow$ eine Koordinate ist null, z.B. $x_1 = 0$
   $\Rightarrow x_1 = 0, x_2 > 0, x_3 > 0$
   $\Rightarrow$ Liniensegment zwischen m und der Kreuzung der x_2- und x_3- Isoklinen
2. $\overline{x}$ ist einer der stationären Randpunkte
   $\Rightarrow$ z.B. $x_1 = 0, x_2 = 0, x_3 > 0$

Alle Bedingungen zusammen ergeben das Dreieck $A_1A_2A_3$.

Zyklischer Konkurrenzkampf



Josef Hofbauer and Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics S.50

Bei allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichungen

- handelt es sich um abgeschlossenen Modelle,
- mit stationären Zuständen im Inneren, enthält das Innere α- und ω-Limesmengen,
- konvergiert der zeitliche Durchschnitt gegen die stationären Zustände,
- ist eine Beschreibung von Nahrungsketten mit *n* Arten möglich, jedoch maximal 6 Arten in der Natur nachgewiesen,
- stationäre Zustände sind stabil,
- existiert eine starke Abhängigkeit von den Anfangsbedingungen
  $\Rightarrow$ meist chaotisches, nicht vorhersehbares Verhalten

$\Rightarrow$ komplexe Phänomene aus der Natur lassen sich beschreiben, die Lösungen sind nur Annäherungen, aber dennoch hilfreich zum Verständnis.

Theorem

Existieren positive Konstanten a und A, sodass $a < x_i(t) < A \; \forall i$ und $\forall t > 0$ und p sei der einzigestationäre Punkt im Inneren int $\mathbb{R}^n_+$ $(\Leftrightarrow x_i(0) > 0 \Rightarrow x_i(t) > 0 \; \forall t)$, dann gilt:

$$\lim_{T\to\infty} \left(\frac{1}{T} \int_0^T x_i(t)dt = p \right), \quad i = 1, ..., n$$

<u>Beweis</u>:

Schreibe die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung als

$$(\dot{log} x_i) = r_i + \sum_j a_{ij} x_j$$

Integration von 0 bis T und anschließende Division durch T:

$$\frac{log\ x_i(T) - log\ x_i(0)}{T} = r_i + \sum_j a_{ij} z_j(T) \;\; mit\ z_j(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t)dt$$

Als zeitlicher Durchschnitt ist $z_j(T)$ begrenzt und es gilt:

$$a < z_j(T) < A \; \forall j \; und \; \forall T > 0$$

Die Folge $z_j(T_k)$ ist beschränkt
$\Rightarrow \exists$ eine konvergente Teilfolge T_k
Den Grenzwert bezeichnen wir mit $\overline{z}_j$

Also ist auch $log\; x_i(T_k) - log\; x_i(0)$ beschränkt
$\Rightarrow 0 = r_i + \sum a_{ij}\overline{z}_j \Rightarrow \overline{z} = (\overline{z}_1, ..., \overline{z}_n)$ ist ein stationärer Punkt.

Wegen $\overline{z}_j \geq a > 0$ folgt $\overline{z} \in \; int\mathbb{R}^n_+$
Dieser stimmt mit p überein und somit folgt die Behauptung.

Theorem

Wenn

$$
\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= x_1\left(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2\right), \\
\dot{x}_j &= x_j\left(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}\right), \quad j = 2, ..., n-1, \\
\dot{x}_n &= x_n\left(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n\right).
\end{aligned}
$$

einen inneren stationären Zustand p enthält, dann ist p global stabil, d.h. alle Orbits in int $\mathbb{R}_n^+$ konvergieren zu p

Beweis:

Schreibe die Gleichungen für die Nahrungskette als $\dot{x}_i = x_i w_i$ und wähle im Inneren die Lyapunov-Funktion

$$V(x) = \sum c_i \left(x_i - p_i log\ x_i\right) \quad mit\ Koeffizienten\ c_i$$

Es gilt:

$$\dot{V} = \sum c_i \left(\dot{x}_i - p_i \frac{\dot{x}_i}{x_i}\right) = \sum c_i \left(x_i w_i - p_i w_i\right) = \sum c_i \left(x_i - p_i\right) w_i \tag{1}$$

p stationärer Zustand
$\Rightarrow r_j = a_{j,j-1} p_{j-1} - a_{jj} p_j - a_{j,j+1} p_{j+1} \;\; j = 2, ..., n-1$

Für $j = 1$ und $j = n$ ähnlich.

Erinnerung: $\dot{x}_j = x_j\left(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}\right)$
und $\dot{x}_j = x_j w_j$
Dies impliziert:

$$w_j = a_{j,j-1}(x_{j-1} - p_{j-1}) - a_{jj}(x_j - p_j) - a_{j,j+1}(x_{j+1}p_{j+1})$$

Definiere: $y_j = x_j - p_j$, dann folgt mit (1)

$$\dot{V} = -\sum_{j=1}^{n} c_j a_{jj} y_j^2 + \sum_{j=1}^{n-1} y_j y_{j+1}(-c_j a_{j,j+1} + c_{j+1}a_{j+1,j})$$

Dabei ist $c_j > 0$ noch frei wählbar:
Sei $\frac{c_j+1}{c_j} = \frac{a_{j,j+1}}{a_{j+1,j}}$

$$\Rightarrow \dot{V} = -\sum_{j=1}^{n} c_j a_{jj}(x_j - p_j)^2 \leq 0$$

Nach einem Theorem Lyapunovs besteht die ω-Limesmenge aus p und ist außederm stabil.