Dynamische Systeme

Mathematik für Biologen, Biotechnologen und Biochemiker

Angela Holtmann

16.7.2008

Dynamische Systeme

- Das Räuber-Beute-Modell
- Das Schafe-Ziegen-Modell (Konkurrenz)

Das Räuber-Beute-Modell

- Es gibt zwei Arten, wobei die eine Art die andere frisst.
- 1925: Volterra (Italiener) und Lotka (Amerikaner)
  $\longrightarrow$ *Lotka-Volterra-Modell*

- $f(t)$ – Anzahl der Füchse (zum Zeitpunkt t)
- $h(t)$ – Anzahl der Hasen (zum Zeitpunkt t)

$f : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$, $h : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$

sollen folgendes Differentialgleichungssystem erfüllen:

$$h'(t) = a \cdot h(t) - b \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$$f'(t) = -c \cdot f(t) + d \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$a, b, c, d \in \mathbb{R}$ fest gewählt und positiv

$$h'(t) = a \cdot h(t) - b \cdot f(t) \cdot h(t),$$
$$f'(t) = -c \cdot f(t) + d \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$a, b, c, d \in \mathbb{R}$ fest gewählt und positiv

Falls $b = d = 0$:

- exponentielles Hasenwachstum (mit momentaner Wachstumsrate a)
- exponentielle Abnahme der Füchse (mit momentaner Zerfallsrate $-c$)

Bedeutung der übrigen Terme:

- Produkt $f(t) \cdot h(t)$: Anzahl der Begegnungen von Füchsen und Hasen
- $-b$: Abnahmerate der Hasen (bezogen auf die Anzahl der Begegnungen)
- d: Zunahmerate der Füchse (bezogen auf die Anzahl der Begegnungen)

$$h'(t) = a \cdot h(t) - b \cdot f(t) \cdot h(t),$$
$$f'(t) = -c \cdot f(t) + d \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$a, b, c, d \in \mathbb{R}$ fest gewählt und positiv

Umschreiben:

$$h'(t) = b \cdot h(t) \cdot (f_0 - f(t)),$$
$$f'(t) = d \cdot f(t) \cdot (h(t) - h_0)$$

Setze hierbei $f_0 := \frac{a}{b}$ und $h_0 := \frac{c}{d}$.

$$h'(t) = b \cdot h(t) \cdot (f_0 - f(t)),$$
$$f'(t) = d \cdot f(t) \cdot (h(t) - h_0),$$

wobei $f_0 = \frac{a}{b}$ und $h_0 = \frac{c}{d}$.

- Wachstum der Hasen ist proportional zur momentanen Anzahl der Hasen
- Ist $f(t) > f_0$, fällt die Anzahl der Hasen.
- Ist $f(t) < f_0$, steigt die Anzahl der Hasen.
- Ist $f(t) = f_0$, so ändert sich die Anzahl der Hasen nicht.

Entsprechend für die Füchse:

- Wachstum der Füchse ist proportional zur momentanen Anzahl der Füchse
- Ist $h(t) > h_0$, steigt die Anzahl der Füchse.
- Ist $h(t) < h_0$, fällt die Anzahl der Füchse.
- Ist $h(t) = h_0$, so ändert sich die Anzahl der Füchse nicht.

$$h'(t) = a \cdot h(t) - b \cdot f(t) \cdot h(t),$$
$$f'(t) = -c \cdot f(t) + d \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$a, b, c, d \in \mathbb{R}$ fest gewählt und positiv

Nochmal umformen (erste Gleichung durch $h(t)$ und die zweite durch $f(t)$ teilen):

$$\frac{h'(t)}{h(t)} = a - b \cdot f(t),$$
$$\frac{f'(t)}{f(t)} = -c + d \cdot h(t).$$

$$\frac{h'(t)}{h(t)} = a - b \cdot f(t),$$
$$\frac{f'(t)}{f(t)} = -c + d \cdot h(t).$$

Multiplikation der beiden Gleichungen:

$$\frac{h'(t)}{h(t)} \cdot (-c + d \cdot h(t)) = \frac{h'(t)}{h(t)} \cdot \frac{f'(t)}{f(t)} = (a - b \cdot f(t)) \cdot \frac{f'(t)}{f(t)},$$

also

$$-c \cdot \frac{h'(t)}{h(t)} + d \cdot h'(t) = a \cdot \frac{f'(t)}{f(t)} - b \cdot f'(t).$$

- links: Ableitung der Funktion $-c \cdot \ln(h(t)) + d \cdot h(t)$
- rechts: Ableitung der Funktion $a \cdot \ln(f(t)) - b \cdot f(t)$

$-c \cdot \ln(h(t)) + d \cdot h(t)$ und $a \cdot \ln(f(t)) - b \cdot f(t)$ sind beides Stammfunktionen derselben Funktion,
also unterscheiden sie sich nur durch eine Konstante:

$$-c \cdot \ln(h(t)) + d \cdot h(t) - a \cdot \ln(f(t)) + b \cdot f(t) = k,$$

wobei $k \in \mathbb{R}$
Wenden auf die Gleichung exp an!
Wir erhalten:

$$\frac{e^{d \cdot h(t)}}{h(t)^c} \cdot \frac{e^{b \cdot f(t)}}{f(t)^a} = e^k =: K,$$

wobei $K \in \mathbb{R}$ (konstant)

$$\frac{e^{d\cdot h(t)}}{h(t)^c} \cdot \frac{e^{b\cdot f(t)}}{f(t)^a} = K,$$

wobei $K \in \mathbb{R}$
Wir erhalten also folgendes Resultat:

Satz:
Ist das Funktionenpaar (h, f) eine Lösung der Lotka-Volterra-Differentialgleichungen, so liegen alle Paare $(h(t), f(t)) \in \mathbb{R}^2$ auf der Höhenlinie der Funktion

$$F(x, y) = \frac{e^{d\cdot x}}{x^c} \cdot \frac{e^{b\cdot y}}{y^a}.$$

Frage: Wie sehen die Höhenlinien der Funktion $F(x, y)$ aus?

- Betrachten nur solche $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ mit $x > 0$ und $y > 0$.
- Kritische Punkte von $F(x, y)$?
- Ableitung von $F(x, y)$ in x-Richtung:

$$\frac{\partial}{\partial x} F(x, y) = \frac{d \cdot e^{d \cdot x} \cdot x^c - c \cdot x^{c-1} \cdot e^{d \cdot x}}{x^{2 \cdot c}} \cdot \frac{e^{b \cdot y}}{y^a}$$

$$= \frac{(d \cdot x - c) \cdot e^{d \cdot x} \cdot x^{c-1}}{x^{2 \cdot c}} \cdot \frac{e^{b \cdot y}}{y^a}.$$

Es gilt also:

$$\frac{\partial}{\partial x} F(x, y) = 0 \Leftrightarrow d \cdot x - c = 0 \Leftrightarrow x = \frac{c}{d}$$

$$\frac{\partial}{\partial x}F(x,y) = 0 \Leftrightarrow d \cdot x - c = 0 \Leftrightarrow x = \frac{c}{d}$$

Entsprechend:

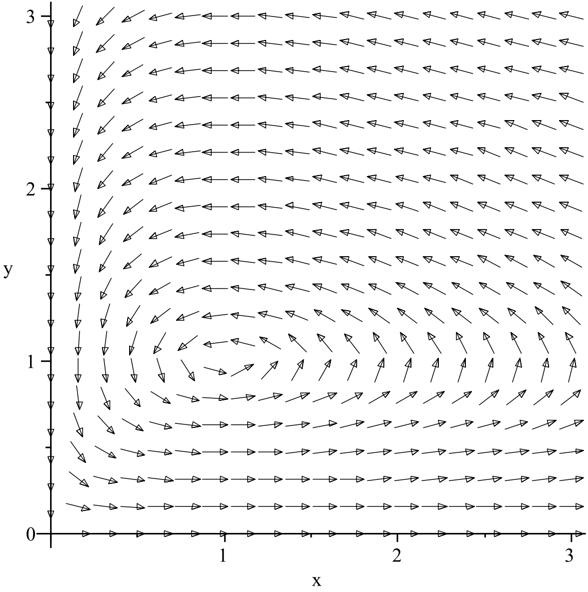
$$\frac{\partial}{\partial y}F(x,y) = 0 \Leftrightarrow b \cdot y - a = 0 \Leftrightarrow y = \frac{a}{b}$$

Es gibt also genau einen kritischen Punkt, nämlich $(h_0, f_0) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$, und dort gibt es sogar ein *lokales Minimum*.

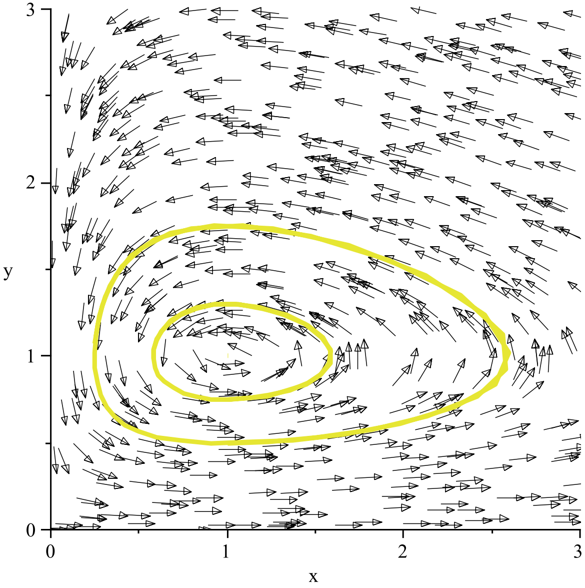
Weiterhin:

- Die Höhenlinien in Punkten der Form $\left(\frac{c}{d}, y\right)$ verlaufen in Richtung der x-Achse.
- Die Höhenlinien in Punkten der Form $\left(x, \frac{a}{b}\right)$ verlaufen in Richtung der y-Achse.

Hier ist ein Richtungsfeld für ein F der obigen Form gezeichnet:



Hier nun ein Phasenbild für dasselbe F mit zwei Lösungskurven:



Nächste Frage: Mittelwerte der beiden Funktionen f und h?

- Die Höhenlinien sind geschlossene Kurven.
- Also sind die Funktionen f und h periodische Funktionen mit einer gemeinsamen Periode $=: T$.

Mittelwert der Anzahl der Füchse:

$$0 = \ln(h(T)) - \ln(h(0)) = \int_0^T (\ln(h(t)))' \, dt$$

$$= \int_0^T (a - b \cdot f(t)) \, dt = a \cdot T - b \int_0^T f(t) \, dt.$$

Also:

$$\mathrm{MW}(f) = \frac{1}{T} \int_0^T f(t) \, dt = \frac{a}{b} = f_0.$$

Analog:

$$\mathrm{MW}(h) = \frac{1}{T} \int_0^T h(t) \, dt = \frac{c}{d} = h_0.$$

$$\mathrm{MW}(f) = \frac{a}{b} = f_0$$

und

$$\mathrm{MW}(h) = \frac{c}{d} = h_0.$$

Wir sehen also:

Die Mittelwerte sind vollkommen *unabhängig von der speziellen Lösung* der Differentialgleichung, bei allen Lösungen sind die Mittelwerte gleich!

Folgerungen:

- *Keine der Populationen stirbt aus.* Die Lösungskurven sind geschlossene Kurven im ersten Quadranten, die die Achsen nie berühren.
- Es gibt *genau einen Gleichgewichtspunkt*, nämlich $(h_0, f_0) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$. Allerdings ist es *kein stabiles Gleichgewicht*, denn eine kleine Störung sorgt dafür, dass die neue Lösung auf einer anderen Lösungskurve verläuft.
- *Die Lösungskurven verlaufen kreisförmig um den Gleichgewichtspunkt*. Insbesondere sind die Lösungen *periodisch*, und *verschiedene Lösungskurven kreuzen sich nicht*.

- *Phasenverschiebung:* Die Kurven für die Beutetiere und die Räuber sind phasenverschoben – nach folgendem Muster:
  - Hat die Räuberkurve ein lokales Minimum, so ist dann gerade der Wendepunkt in der Zunahme der Hasenpopulation.
  - Hat die Räuberkurve einen Wendepunkt bei der Zunahme der Population, so ist dann gerade ein lokales Maximum in der Beutetierkurve.
  - Hat die Räuberkurve ein lokales Maximum, so ist dann gerade der Wendepunkt in der Abnahme der Hasenpopulation.

  Und schließlich:
  - Hat die Räuberkurve einen Wendepunkt bei der Abnahme der Population, so ist dann gerade ein lokales Minimum in der Beutetierkurve.
- Die Mittelwerte sind *unabhängig von der Lösungskurve*. *Achtung!*

  Im Allgemeinen gilt:

$$h_0 \neq \frac{1}{2}\left(h_{\min} + h_{\max}\right) \text{ und } f_0 \neq \frac{1}{2}\left(f_{\min} + f_{\max}\right).$$

- *einmaliger Eingriff* ins System – im Allgemeinen *Sprung von einer Lösungskurve zu einer anderen* (keine Änderung der langfristigen Mittelwerte)
- *regelmäßige Eingriffe* – *Veränderung der Mittelwerte* wie folgt:

  Wir betrachten ein neues Differentialgleichungssystem:

$$h'(t) = (a - \varepsilon_1) \cdot h(t) - b \cdot f(t) \cdot h(t),$$

$$f'(t) = -(c + \varepsilon_2) \cdot f(t) + d \cdot f(t) \cdot h(t),$$

  $a, b, c, d \in \mathbb{R}$ wie oben und

  - $0 < \varepsilon_1 < a$: Stärke der Hasenjagd
  - $0 < \varepsilon_2$: Einfluss der Jagd auf die Abnahmerate der Füchse

  Erhalten einen neuen Gleichgewichtspunkt, nämlich $\left(\frac{c+\varepsilon_2}{d}, \frac{a-\varepsilon_1}{b}\right)$, für den nun $\frac{c+\varepsilon_2}{d} > \frac{c}{d}$ und $\frac{a-\varepsilon_1}{b} < \frac{a}{b}$ gilt.

  Die mittlere Anzahl der Hasen nimmt also zu, während die mittlere Anzahl der Füchse abnimmt.

Das Schafe-Ziegen-Modell
Konkurrenz

- zwei Tierarten, die nebeneinander leben
- keine Feinde
- ernähren sich von den gleichen Nahrungsmitteln, aber eine Art hat einen „Standortvorteil“

Beispiel:

- Schafe und Ziegen auf einer kleinen Insel
- Die Ziegen können gut springen (und damit auch in höheren Bergregionen Gras fressen).
- Die Schafe müssen sich mit dem Gras in den niedrigeren Regionen benügen.

- $x(t)$ – Anzahl der Ziegen (zum Zeitpunkt t)
- $y(t)$ – Anzahl der Schafe (zum Zeitpunkt t)

Es soll *Obergrenzen* für die Anzahl der Ziegen und Schafe geben:

- Höchstens N Ziegen und höchstens M Schafe können auf dem Gebiet leben.
- Gibt es $y(t)$ Schafe, so sind nur noch $N - y(t)$ Ziegen möglich.
- Gibt es $x(t)$ Ziegen, so sind nur noch $M - x(t)$ Schafe möglich.

(Die Gesamtzahl der Schafe und Ziegen überschreitet also niemals den Wert $M + N$.)

Wir betrachten folgendes Differentialgleichungssystem:

$$x'(t) = \lambda \cdot x(t) \cdot (N - x(t) - y(t)),$$

$$y'(t) = \mu \cdot y(t) \cdot (M - x(t) - y(t)),$$

$\lambda, \mu \in \mathbb{R}$ positiv

Wir setzen voraus, dass $N > M$ gilt.
(Das entspricht einem Standortvorteil für Ziegen, da sie ja auch in höheren Regionen Nahrung finden können.)

$$x'(t) = \lambda \cdot x(t) \cdot (N - x(t) - y(t)),$$
$$y'(t) = \mu \cdot y(t) \cdot (M - x(t) - y(t)),$$

wobei $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$ positiv

Auflösen der Gleichungen nach $x(t) + y(t)$:

$$x(t) + y(t) = -\frac{1}{\lambda}\frac{x'(t)}{x(t)} + N,$$
$$x(t) + y(t) = -\frac{1}{\mu}\frac{y'(t)}{y(t)} + M.$$

Daraus:

$$\frac{1}{\lambda}\frac{x'(t)}{x(t)} - \frac{1}{\mu}\frac{y'(t)}{y(t)} = N - M.$$

$$\frac{1}{\lambda}\frac{x'(t)}{x(t)} - \frac{1}{\mu}\frac{y'(t)}{y(t)} = N - M.$$

- links: Ableitung von $\frac{1}{\lambda}\ln(x(t)) - \frac{1}{\mu}\ln(y(t))$
- rechts: Ableitung von $(N - M) \cdot t$

Die beiden Funktionen $\frac{1}{\lambda}\ln(x(t)) - \frac{1}{\mu}\ln(y(t))$ und $(N - M) \cdot t$ unterscheiden sich also nur um eine Konstante:

$$\frac{1}{\lambda}\ln(x(t)) - \frac{1}{\mu}\ln(y(t)) = (N - M) \cdot t + c,$$

$c \in \mathbb{R}$ fest.
Wenden auf die Gleichung exp an!
Wir erhalten:

$$\frac{x(t)^{\frac{1}{\lambda}}}{y(t)^{\frac{1}{\mu}}} = e^{(N-M)\cdot t} \cdot e^{c}.$$

$$\frac{x(t)^{\frac{1}{\lambda}}}{y(t)^{\frac{1}{\mu}}} = e^{(N-M)\cdot t} \cdot e^c.$$

- Die rechte Seite wird für $t \to \infty$ beliebig groß (weil wir $N > M$ vorausgesetzt hatten), geht also gegen ∞.
- Da der Zähler links wegen $x(t) < N$ durch $N^{\frac{1}{\lambda}}$ beschränkt ist, muss also die Anzahl $y(t)$ der Schafe für $t \to \infty$ gegen Null gehen.

Mit anderen Worten:

Die Schafe sterben aus!

Frage: Wie sieht das Richtungsfeld aus?
Wir bestimmen die Punkte mit $x'(t) = 0$.
Wegen der ersten Differentialgleichung ist das genau in folgenden Fällen der Fall:

- falls $x(t) = 0$ ist oder
- falls $N - x(t) - y(t) = 0$ ist, also auf der Geraden $y = N - x$.

Entsprechend treten (wegen der zweiten Differentialgleichung) die Punkte mit $y'(t) = 0$ genau in folgenden Fällen auf:

- falls $y(t) = 0$ ist oder
- falls $M - x(t) - y(t) = 0$ ist, also auf der Geraden $y = M - x$.

Daraus erhalten wir die folgenden kritische Punkte:

$$(0,0), \quad (0,M) \quad \text{und} \quad (N,0).$$

Wir betrachten nun die Punkte (x, y) auf der Geraden $y = N - x$.
Ist $y > 0$, so gilt:

$$y' = \mu \cdot y \cdot (M - x - y) = \mu \cdot y \cdot (M - x + x - N) = \mu \cdot y \cdot (M - N) < 0,$$

da wir $M - N < 0$ vorausgesetzt hatten.
Nun betrachten wir die Punkte (x, y) auf der Geraden $y = M - x$.
Ist $x > 0$, so gilt:

$$x' = \lambda \cdot x \cdot (N - x - y) = \lambda \cdot x \cdot (N - x + x - M) = \lambda \cdot x \cdot (N - M) > 0,$$

da wir $N - M > 0$ vorausgesetzt hatten.

Für $N = 100$ und $M = 40$ ergibt sich folgendes Richtungsfeld: