3.2 Mehrdimensionale Prozesse: Gekoppelte Differentialgleichungen

Analog zu den diskreten Prozessen wollen wir nun Prozesse in kontinuierlicher Zeit mit mehreren zeitveränderliche Größen untersuchen, zum Beispiel zwei Populationen, die miteinander in Wechselwirkung treten. Wir werden besonders eine offensichtliche Wechselwirkung von einiger biologischer Bedeutung diskutieren, nämlich das Fressen und Gefressenwerden. Im Unterschied zu den Modellen, die wir in diskreter Zeit beschrieben haben, führt dies notwendigerweise auf eine nichtlineare Dynamik.

Modellbildung VII: Räuber-Beute Prozesse

Wir betrachten die gemeinsame Zeitentwicklung einer Räuber- und einer Beutepopulation (z.B. Bakterien und Amöben, oder Hasen und Füchse). Die Populationsgrößen zur Zeit t seien $x(t)$ (Beute) bzw. $y(t)$ (Räuber). Wie modelliert man ein solches System?

Wenn wir das System mit Differentialgleichungen beschreiben wollen, dann müssen wir den (positiven oder negativen) Zuwachs in den Populationsgrößen, also $\dot{x}$ und $\dot{y}$, in Abhängigkeit von den gegenwärtigen Populationsgrößen (x und y) ausdrücken. Wir suchen also ein System der Form

$$\dot{x} = g(x, y) \tag{1}$$
$$\dot{y} = h(x, y)\,. \tag{2}$$

Die Geschwindigkeitsfunktionen $g(x, y)$ und $h(x, y)$ geben an, wie sich die Beute- bzw. Räuberpopulation ändert, wenn gerade x Beutetiere und y Räuber da sind. Im Unterschied zu unseren bisherigen, eindimensionalen Modellen hängt der Zuwachs der Beutepopulation x nicht allein von x selbst ab, sondern auch von der Größe der Räuberpopulation y – und umgekehrt. Ein System von Gleichungen der Form (1) nennt man ein *System gekoppelter Differentialgleichungen.* Sind zusätzlich Anfangswerte ($x(0) = x_0$, $y(0) = y_0$) vorgegeben, so hat man das zugehörige Anfangswertproblem. Wir werden nun versuchen, biologisch sinnvolle Funktionen g und h zu finden.

In einem ersten Schritt betrachten wir jede Population erst einmal in Abwesenheit der anderen, suchen also $g(x, 0)$ und $h(0, y)$. Solange es genügend Raum und Nahrung gibt, wächst die Beutepopulation exponentiell. Mit zunehmender Größe der Population machen die Tiere sich aber gegenseitig Konkurrenz (und Nahrung, Raum für Nester). Ein Konkurrenzsituation entsteht (mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit) immer dann, wenn zwei Tiere aufeinandertreffen. Die Häufigkeit solcher Treffen nimmt mit der Zahl der möglichen Konkurrenten-Paare in der Population zu. Man modelliert deshalb den Einfluss von Konkurrenz innerhalb einer Art als proportional zum Quadrat der Populationsgröße. Die führt zu folgender Differentialgleichung:

$$g(x, 0) = \lambda_x x - \gamma_x x^2, \qquad \text{wobei} \qquad \lambda_x, \gamma_x > 0\,. \tag{3}$$

λ_x ist die (instantane) Wachstumsrate der Beute, und γ_x bestimmt die Stärke der innerartlichen Konkurrenz. Wenn wir (3) mit Gleichung (**??**) vergleichen sehen wir, dass wir gerade wieder das logistische Wachstum haben; beide Gleichungen stimmen überein, wenn wir $\lambda_x := \lambda$ und $\gamma_x := \frac{\lambda}{K}$ setzen. In der Argumentation, die zu Gleichung (**??**) führte war die beschränkte Kapazität K der Ausgangspunkt der Überlegungen, hier die Häufigkeit von Konkurrenzsituationen. Eine beschränkte Kapazität $K = \lambda_x/\gamma_x$ ergibt sich als Konsequenz der steigenden Konkurrenz. Die Tatsache, dass man das logistische Wachstum aus unterschiedlichen Argumentationen ableiten kann ist ein Grund dafür, dass es als Modell sehr häufig verwendet wird.

Mit den Räubern verhält es sich ähnlich, allerdings sterben sie aus, wenn keine Beute da ist. Sie schrumpfen also exponentiell mit einer Sterberate λ_y. Darüber hinaus machen sie sich auch noch gegenseitig Konkurrenz (zum Beispiel weil sie Agressionen gegeneinander entwickeln). Wir erhalten die folgende Differentialgleichung,

$$h(0,y) = -\lambda_y y - \gamma_y y^2, \qquad \text{wobei} \qquad \lambda_y, \gamma_y > 0. \tag{4}$$

Um nun die Interaktion der beiden Populationen zu beschreiben, nehmen wir an, dass die Zahl der gefressenen Beute einerseits proportional zur Zahl der Beutetiere, andererseits proportional zur Zahl der Räuber ist. Die Beutepopulation erleidet also Verluste um $-p\,xy$ ($p > 0$). Für die Räuberpopulation ist die Möglichkeit, Beute zu machen, natürlich von Vorteil – sie kann dadurch überhaupt erst wachsen, und zwar um $q\,xy$ ($q > 0$). Wenn wir die Gleichungen (3) und (4) um die entsprechenden Terme ergänzen, erhalten wir das folgende System gekoppelter Differentialgleichungen:

$$\begin{array}{rclclcl} \dot{x} & = & g(x,y) & = & \lambda_x x - \gamma_x x^2 - pxy & = & x(\lambda_x - \gamma_x x - py) \\ \dot{y} & = & h(x,y) & = & -\lambda_y y - \gamma_y y^2 + qxy & = & y(-\lambda_y - \gamma_y y + qx)\,. \end{array} \tag{5}$$

Wir sehen, dass diese Gleichungen nach einem ganz allgemeinen Prinzip gebildet werden: Terme proportional zu x oder y geben an, wie sich die Populationen entwickeln solange alle Individuen unabhängig von den anderen sind. Terme proportional zu Produkten von Populationsgrößen (x^2, xy und y^2) geben Auskunft darüber was passiert, wenn Tiere der entsprechenden Populationen sich treffen (Konkurrenz, fressen und gefressen werden) und was dies für eine Auswirkung auf den Zuwachs von x oder y hat. Die Parameter λ_x, γ_y, etc. bestimmen wie groß dieser Effekt ist. Für die Parameter in (5) werden wir im folgenden häufig die Werte

$$\lambda_x = 1,\ \lambda_y = 0.05,\ \gamma_x = 10^{-4},\ \gamma_y = 10^{-5}\ p = 10^{-4},\ q = 10^{-5} \tag{6}$$

verwenden.

Beispiel: Für $(x,y) = (6500, 3000)$ ist

$$\dot{x} = g(x,y) = 6500 - 10^{-4} \cdot 6500^2 - 10^{-4} \cdot 6500 \cdot 3000 = 325$$

und

$$\dot{y} = h(x,y) = -0.05 \cdot 3000 - 10^{-5} \cdot 3000^2 + 10^{-5} \cdot 6500 \cdot 3000 = -45.$$

Wenn t in Jahren gemessen wird, bedeutet das: Wenn gerade 6500 Beutetiere und 3000 Räuber da sind, wird die Beutepopulation wachsen (und zwar mit einer momentanen Geschwindigkeit von 325 Individuen pro Jahr), die Räuberpopulation wird schrumpfen (und zwar mit einer momentanen Geschwindigkeit von 45 Individuen pro Jahr). Durch die Änderung der Populationsgrößen ändern sich diese Geschwindigkeiten laufend.

Modellanalyse VI: Phasenebene

Das Differentialgleichungssystem (5) ist mehrdimensional *und* nichtlinear. Es gehört also zum schwierigsten Typ – genau dem Typ, zu dem die allermeisten biologisch relevanten Modelle

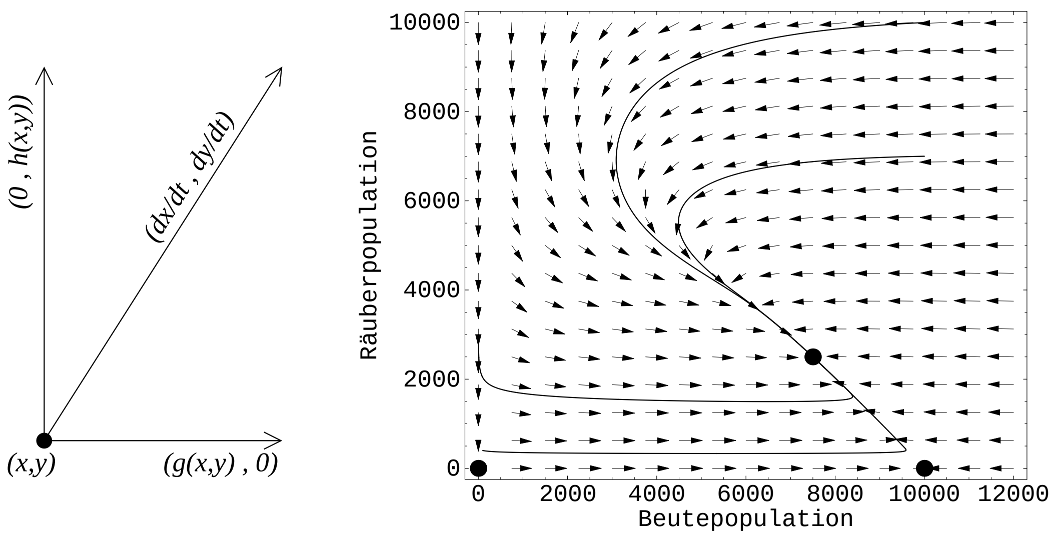


Abbildung 1: Differentialgleichungssystem als Vektorfeld. Links: Ein einzelner Punkt (x, y) mit angeheftetem Geschwindigkeitsvektor $(\dot{x}, \dot{y}) = (g(x, y), h(x, y))$. Mitte: Phasenebene für das Räuber-Beute-Modell mit Vektorfeld für die Parameter (6). Lösungen für verschiedene Anfangswerte ($(10000, 10000)$; $(10000, 7000)$; $(2, 3000)$; $(100, 400)$, durchgezogene Kurven) folgen dem Vektorfeld.

gehören. Eine explizite Lösung solcher Systeme ist fast nie möglich. Man ist deshalb wieder auf die qualitative Analyse angewiesen. Zu diesem Zweck stellen wir unser wichtigstes Werkzeug für Systeme zweier gekoppelter Differentialgleichungen vor, die Darstellung in der sogenannten *Phasenebene*, siehe Abbildung (1). Die Phasenebene ist die zweidimensionale Entsprechung zum Phasenliniendiagramm. Zu ihrer Konstruktion gehen wir folgendermaßen vor:

1. Wir zeichnen eine x, y-Ebene. Analog zum Phasenliniendiagramm fassen wir jeden Zustand des Systems als Punkt (x, y) in der x, y-Ebene (genauer in deren positivem Quadranten) auf; z.B. entspricht der Punkt $(1000, 10)$ einer Situation mit 1000 Beute- und 10 Räubertieren.

2. Wir stellen uns nun den Zeitverlauf $(x(t), y(t))$ als Kurve in der Ebene vor, wobei jeweils die horizontale Position der Größe der Beutepopulation und die vertikale Position der Größe der Räuberpopulation entspricht.

3. Den Zeitverlauf kennen wir zunächst nicht. Analog zum Phasenliniendiagramm können wir aber *an jedem Punkt* (x, y) einen Vektor anheften mit x-Komponente $g(x, y)$ und y-Komponente $h(x, y)$. Man erhält so ein *Vektorfeld*, s. Abb. 1. (Im Unterschied zum Phasenliniendiagramm ist für die Funktionen $g(x, y)$ und $h(x, y)$ selbst im Diagramm kein Platz, sie werden nur über die Pfeile ausgedrückt).

4. Wenn man den Startwert (x_0, y_0) vorgibt, erhält man nun die Lösungskurve (also den Zeitverlauf) indem man den Pfeilen folgt. Die Kurve ist mithin stets tangential zum Vektorfeld. Eine grobe Skizze für die Lösungen $x(t)$ und $y(t)$ als Funktion der Zeit (einzeln) erhält man dann durch Projektion auf die $x-$ bzw. y-Achse.

Abbildung (2) zeigt den tatsächlichen Zeitverlauf für das Räuber-Beute Modell und Anfangswert $(x_0, y_0) = (10000, 7000)$.

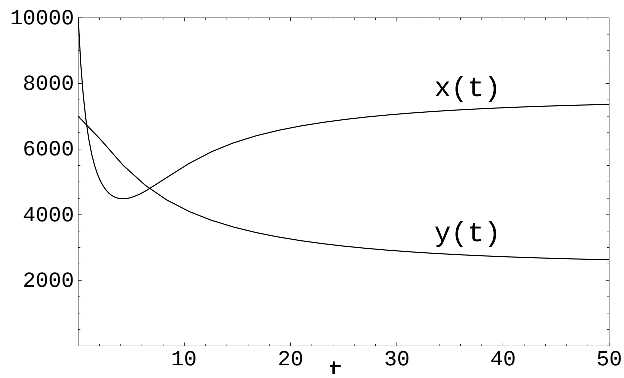


Abbildung 2: $x(t)$ und $y(t)$ für die Anfangswerte $(x_0, y_0) = (10000, 7000)$ als Funktionen der Zeit.

Gleichgewichte des Räuber-Beute-Modells

Wir wollen erst gar nicht versuchen, explizite Lösungen für gekoppelte Differentialgleichungen zu finden. Stattdessen bleiben wir bei der bewährten Strategie, von den Gleichgewichtspunkten des Systems auf das Langzeitverhalten zu schließen. Die Gleichgewichtspunkte (x^*, y^*) sind solche Wertepaare, an denen sich x und y *beide* nicht ändern, also die Lösungen des nichtlinearen Gleichungssystems

$$g(x, y) = 0 \tag{7}$$
$$h(x, y) = 0. \tag{8}$$

Bevor wir dieses System für unser Räuber-Beute-Modell lösen, überlegen wir uns, was es geometrisch bedeutet. Ganz allgemein kann man die Lösungen der Gleichungen (7) und (8) als Kurven in der Phasenebene darstellen; man bezeichnet sie als *Nullisoklinen*, s. Abb. 3. Die Lösungskurve von $g(x, y) = 0$, also die Menge derjenigen (x, y)-Paare, an denen sich x nicht ändert, ist die *x-Nullisokline*; die Lösungskurve von $h(x, y) = 0$, also die Menge derjenigen Punkte, an denen sich y nicht verändert, ist die *y-Nullisokline*. Ein Schnittpunkt der beiden Nullisoklinen ist dann ein Gleichgewichtspunkt (x^*, y^*) des Systems.

Wir wollen nun die Nullisoklinen und Gleichgewichtspunkte für das Räuber-Beute-Modell berechnen. Dazu gehen wir in drei Schritten vor:

1. Schritt: $g(x, y)$ und $h(x, y)$ faktorisiert schreiben – wie in (5):

$$g(x, y) = x(\lambda_x - \gamma_x x - py) \tag{9}$$
$$h(x, y) = y(-\lambda_y - \gamma_y y + qx) \tag{10}$$

2. Schritt: x- und y-Nullisokline berechnen. Die x-Nullisokline ist das Gebilde, das aus den

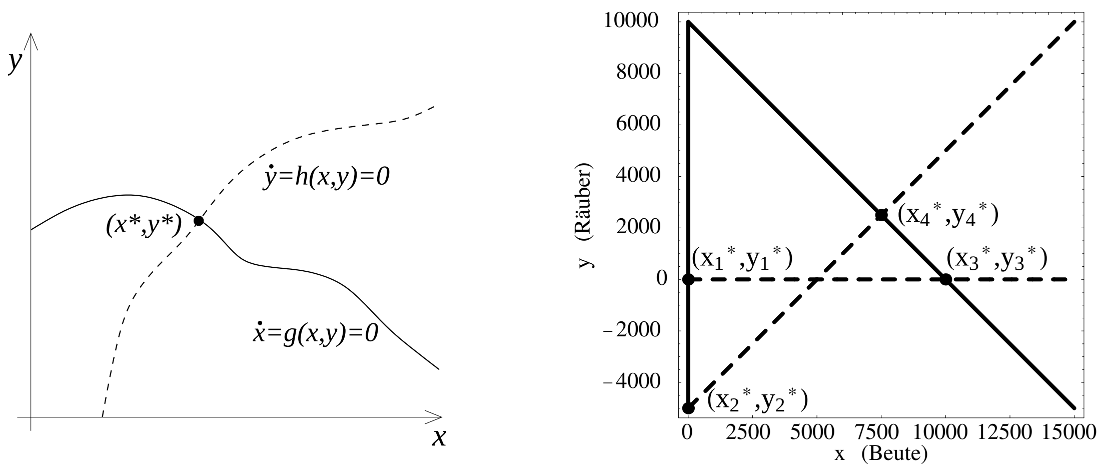


Abbildung 3: Links: Nullisoklinen für zwei gekoppelte Differentialgleichungen (allgemeine Situation). Schnittpunkte der x-und y-Nullisoklinen sind Gleichgewichtspunkte des Systems. Rechts: x-Nullisoklinen (durchgezogene Linien) und y-Nullisoklinen (gestrichelte Linien) für das Räuber-Beute-Modell (5) mit den Parameterwerten (6). Wo sich eine durchgezogene mit einer gestrichelten Linie schneidet, befindet sich ein Gleichgewichtspunkt.

beiden Geraden

$$x = 0 \qquad \text{und} \tag{11}$$

$$\lambda_x - \gamma_x x - py = 0 \quad \Leftrightarrow \quad y = \frac{\lambda_x}{p} - \frac{\gamma_x}{p} x \tag{12}$$

besteht. Die y-Nullisokline besteht aus den beiden Geraden

$$y = 0 \qquad \text{und} \tag{13}$$

$$-\lambda_y - \gamma_y y + qx = 0 \quad \Leftrightarrow \quad y = -\frac{\lambda_y}{\gamma_y} + \frac{q}{\gamma_y} x\,. \tag{14}$$

Für die Parameterwerte (6) sind die beiden Nullisoklinen in Abb. 3 gezeigt.

3. Schritt: Gleichgewichtspunkte als Schnittpunkte der x- und y-Nullisoklinen berechnen. Dazu kombinieren wir die Möglichkeiten in Gl. (11) und (13) miteinander und erhalten vier Schnittpunkte:

a) $x = 0$ und $y = 0$. $(x_1^*, y_1^*) = (0, 0)$ ist offensichtlich Gleichgewicht des Systems. Sowohl Beute als auch Räuber sind ausgestorben.

b) $x = 0$ und $-\lambda_y - \gamma_y y + qx = 0$. Dies wird gelöst von $(x_2^*, y_2^*) = (0, -\frac{\lambda_y}{\gamma_y})$. Da $y_2^* < 0$, ist dieses Gleichgewicht biologisch irrelevant (Räuber können ohne Beute langfristig nicht überleben).

c) $\lambda_x - \gamma_x x - py = 0$ und $y = 0$. Hier erhält man $(x_3^*, y_3^*) = (\frac{\lambda_y}{\gamma_y}, 0)$. Dies ist das Gleichgewicht des logistischen Wachstums von Beute in Abwesenheit von Räubern.

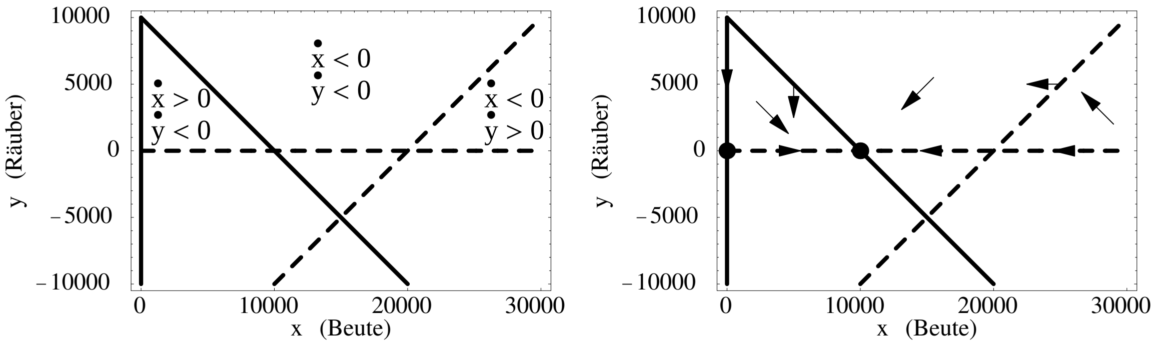


Abbildung 4: Nullisoklinen für das Räuber-Beute-Modell mit $\lambda_y = 0.2$. Links: Die verschiedenen Segmente der Phasenebene mit den entsprechenden Vorzeichen von $\dot{x}$ und $\dot{y}$. Rechts: Die zugehörigen Richtungspfeile.

d) Einen letzten Gleichgewichtspunkt liefert der Schnittpunkt der beiden Geraden (12) und (14). Wenn man diese gleichsetzt erhält man

$$\frac{\lambda_x}{p} - \frac{\gamma_x}{p} x = -\frac{\lambda_y}{\gamma_y} + \frac{q}{\gamma_y} x \,. \tag{15}$$

Nach x aufgelöst erhält man hieraus x_4^* und wenn man x_4^* in (12) oder (14) einsetzt auch y_4^* als

$$x_4^* = \frac{\gamma_y \lambda_x + \lambda_y p}{\gamma_x \gamma_y + pq} \qquad \text{und} \qquad y_4^* = \frac{-\gamma_x \lambda_y + \lambda_x q}{\gamma_x \gamma_y + pq} \,. \tag{16}$$

Wenn x_4^* und y_4^* beide positiv sind, koexistieren die beiden Spezies.

In unserem Beispiel (6) lauten die Gleichgewichtspunkte

$$(x_1^*, y_1^*) = (0, 0)\,, \quad (x_2^*, y_2^*) = (0, -5000), \quad (x_3^*, y_3^*) = (10000, 0)\,, \quad (x_4^*, y_4^*) = (7500, 2500).$$

In diesem Fall ist $(x_4^*, y_4^*) > 0$. Für andere Parameterwerte braucht dies aber nicht der Fall zu sein, wie wir weiter unten noch sehen werden.

Stabilität

In vielen Fällen kann man die Stabilität von Gleichgewichten auch ohne Rechnung direkt aus der Phasenebene ablesen. Als Beispiel wählen wir $\lambda_y = 0.2$, ansonsten dieselben Parameter wie in (6). In diesem Fall sind die Nullisoklinen

$$x\text{-Nullisokline:} \quad x = 0 \qquad \text{und} \qquad y = 10000 - x\,; \tag{17}$$

$$y\text{-Nullisokline:} \quad y = 0 \qquad \text{und} \qquad y = -20000 + x\,. \tag{18}$$

Sie sind in Abb. 4 gezeigt. Diesmal ist $y_4^* < 0$ und es gibt deshalb kein biologisch relevantes Räuber-Beute-Gleichgewicht. Wir überlegen nun für $x, y > 0$ die grobe Richtung des Vektorfeldes. Dazu reicht es, sich über die Vorzeichen von $\dot{x}$ und $\dot{y}$ in den verschiedenen Segmenten der Phasenebene Klarheit zu verschaffen (s. Abb. 4 links). Wir wissen, daß $\dot{x} > 0$ ($\dot{x} < 0$), wenn $g(x, y) > 0$ ($g(x, y) < 0$). Für positive x und y ist das aber gerade dann der Fall, wenn $y < 10000 - x$ (bzw. $y > 10000 - x$) ist, also für Punkte unterhalb (oberhalb) der x-Nullisoklinen; vgl. Gl. (17). Andererseits ist $\dot{y} > 0$ ($\dot{y} < 0$), wenn $h(x, y) > 0$ ($h(x, y) < 0$). Für positive x und y ist das der Fall, wenn $y < -2000 + x$ (bzw. $y > -2000 + x$) ist, also für Punkte unterhalb (oberhalb) der y-Nullisoklinen; vgl. Gl. (18). Weiterhin ist entlang der positiven y-Achse stets $\dot{x} = g(0, y) = 0$ und $\dot{y} = h(0, y) < 0$; entlang der positiven x-Achse ist $\dot{y} = h(x, 0) = 0$ und $\dot{x} = g(x, 0) > 0$ ($\dot{x} = g(x, 0) < 0$) wenn $x < 10000$ ($x > 10000$).

Aus diesen Überlegungen ergeben sich die Richtungsvektoren in Abb. 4 rechts. Mit ihrer Hilfe kann man sich für jedes Segment der Phasenebene überlegen, in welcher Richtung Lösungen der Differentialgleichung das Segment wieder verlassen können. Insbesondere sieht man, dass das Segment links oben nicht wieder verlassen werden kann und dass alle Lösungen auf das Gleichgewicht 'Beute ohne Räuber' (x_3^*, y_3^*) am Rand des Segments zulaufen. Analog gehen alle Lösungen im mittleren oberen Segment entweder direkt nach (x_3^*, y_3^*) oder in das linke obere Segment, usw. Die Räuber sterben in diesem Fall also aus, unabhängig von den Anfangsbedingungen. Es ist zwar Beute vorhanden, aber die Räuber können langfristig nicht genug Beutetiere erlegen, um ihren Nahrungsbedarf zu decken.

Ein solcher "graphischer Beweis" lässt sich aber nicht in allen Fällen führen. Wenn wir die Phasenebene für unsere ursprüngliche Parameterwahl (siehe Abb. 3 rechts) mit Richtungspfeilen ausstatten, sehen wir, dass die Pfeile in den vier Segmenten mit $x, y > 0$ eine Rotation gegen den Uhrzeigersinn um das Gleichgewicht (x_4^*, y_4^*) herum beschreiben. Alleine aus dieser Information ist nicht klar, ob Lösungen von Differentialgleichungen sich in einer Spirale auf das Gleichgewicht zu bewegen oder davon weg – oder ob sie in einem geschlossenen Kreis verlaufen. Hierfür ist eine genauere Analyse notwendig.

Übungsaufgaben 7

Aufgabe 7.1: Versuchen Sie Differentialgleichungen für die Populationsentwicklung in folgenden Situationen zu formulieren. Begründen Sie die einzelnen Terme.

(a) Zwei Spezies (z.B. Schafe und Ziegen), die um die gleiche Nahrung konkurrieren.

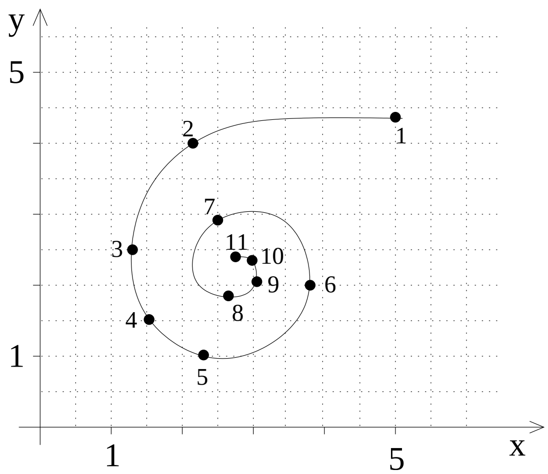
(b) Bienchen und Blümchen.

(c) Zebras, Giraffen, Löwen, Geier.

(d) Denken Sie sich selbst ein biologisches System aus.

[Orientieren Sie sich an der Konstruktion des Räuber-Beute Modells in der Vorlesung.]

Aufgabe 7.2: Gegeben sei folgende Lösungskurve einer Differentialgleichung in der Phasenebene. Skizzieren Sie grob den zugehörigen Zeitverlauf $x(t)$, $y(t)$ als Funktion der Zeit. Die Zeitpunkte auf der Kurve sollen in jeweils gleichen Zeitintervallen liegen.



Aufgabe 7.3: Betrachten Sie das *Lotka-Volterra-Modell* mit

$$\begin{aligned}\dot{x} &= (1000 - y)x/1000 = g(x, y)\\ \dot{y} &= (-1000 + x)y/1000 = h(x, y)\end{aligned}$$

als Spezialfall unseres allgemeinen Räuber-Beute-Modells.

(a) Wie lauten die Parameter?

(b) Skizzieren Sie ein Phasenebenendiagramm mit Geschwindigkeitsvektoren für die Punkte $(x, y) = (1000, 250), (2500, 400), (3000, 1000), (2500, 2000), (1000, 2700), (750, 2750), (200, 1000)$, und $(250, 400)$.

(c) Können Sie die Lösungskurve für den Startwert $(x_0, y_0) = (1000, 250)$ erraten? Skizzieren Sie Ihre Vermutung in der Phasenebene und als Funktion der Zeit.