Modellanalyse VII: Jacobi-Matrix und Stabilität

Wir wollen nun die Stabilität von Gleichgewichtspunkten mehrdimensionaler Differentialgleichungssysteme mathematisch noch etwas genauer fassen. Dazu definieren wir:

- Ein Gleichgewicht (x^*, y^*) eines Differentialgleichungssystems heißt *lokal stabil*, wenn in einer Umgebung von (x^*, y^*) jede Lösung gegen dieses Gleichgewicht konvergiert.

In einer Dimension hatten wir gesehen, dass eine negative Ableitung der Geschwindigkeitsfunktion $f'(x)$ im Gleichgewichtspunkt x^* eine hinreichende Bedingung für lokale Stabilität ist. Dieses Resultat lässt sich für höhere Dimensionen mit Hilfe der sogenannten Jacobi-Matrix verallgemeinern. Dazu definieren wir die Geschwindigkeiten als vektorwertige Funktion und entwickeln sie lokal in eine Taylor-Reihe um (x^*, y^*),

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x,y) \\ h(x,y) \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} g(x^*,y^*) \\ h(x^*,y^*) \end{pmatrix} + \mathbf{J} \begin{pmatrix} x - x^* \\ y - y^* \end{pmatrix} = \mathbf{J} \begin{pmatrix} x - x^* \\ y - y^* \end{pmatrix} \tag{1}$$

mit $g(x^*, y^*) = h(x^*, y^*) = 0$ und mit der *Jacobi-Matrix*

$$\mathbf{J} = \left. \begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \\ \frac{\partial h}{\partial x} & \frac{\partial h}{\partial y} \end{pmatrix} \right|_{(x,y)=(x^*,y^*)} \tag{2}$$

Die lokale Stabilität des Gleichgewichts (x^*, y^*) läßt sich jetzt aus den Eigenwerten der Jacobi-Matrix ablesen. Im Einzelnen gelten die folgenden Regeln:

1. Eine hinreichende Bedingung für die lokale Stabilität eines Gleichgewichts ist, dass die Realteile aller Eigenwerte der Jacobi-Matrix negativ sind. Wenn zudem alle Eigenwerte reell sind, ist das Gleichgewicht ein *stabiler Knoten*, anderenfalls (wenn einige Eigenwerte komplex sind) ist es eine *stabile Spirale*.

2. Falls die Realteile aller Eigenwerte positiv sind, ist das Gleichgewicht eine sogenannte *Quelle* und lokal instabil und jede Lösung einer Differentialgleichung wird sich (lokal) vom Gleichgewicht wegbewegen. Wenn zudem alle Eigenwerte reell sind, spricht man von einem *instabilen Knoten*, anderenfalls von einer *instabilen Spirale*.

3. Wenn die Jacobi-Matrix sowohl Eigenwerte mit positivem als auch negativem Realteil hat, ist das entsprechende Gleichgewicht ein *Sattelpunkt*. Ein Sattelpunkt ist ebenfalls lokal instabil, aber es gibt spezielle Richtungen (die sogenannte *stabile Mannigfaltigkeit*), in denen das Gleichgewicht attraktiv ist.

4. Eigenwerte auf der imaginären Achse entsprechen sogenannten degenerierten Lösungen. Die Stabilität der entsprechenden Gleichgewichte hängt im Allgemeinen von höheren Ableitungen ab. Es ist auch möglich, dass es ganze Mannigfaltigkeiten von Gleichgewichtspunkten gibt (Fixgeraden oder -ebenen) oder mit periodischen Orbits um den zentralen Gleichgewichtspunkt herum (ein sogenanntes *Zentrum*).

Stabilität des Räuber-Beute Modells

Als Anwendungsbeispiel untersuchen wir noch einmal die Stabilität des Räuber-Beute Modells (**??**). Die Jacobi-Matrix ist in diesem Fall

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial x} = \lambda_x - 2\gamma_x x - py & \frac{\partial g}{\partial y} = -px \\ \frac{\partial h}{\partial x} = qy & \frac{\partial h}{\partial y} = -\lambda_y - 2\gamma_y y + qx \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Zur Vereinfachung der Rechnungen betrachten wir im Folgenden den Fall $\gamma_y = 0$. Das heißt wir vernachlässigen die direkte innerartliche Konkurrenz auf Seiten des Räubers – indirekt machen sich die Räuber aber immer noch Konkurrenz, da sie sich gegenseitig die Beute wegfressen.

1. Für das triviale Gleichgewicht $(0, 0)$ erhalten wir

$$\mathbf{J}_1 = \begin{pmatrix} \lambda_x & 0 \\ 0 & -\lambda_y \end{pmatrix}. \tag{4}$$

   Es ist also ein Sattelpunkt und damit instabil.

2. Der zweite Gleichgewichtspunkt ist unbiologisch und wird hier nicht weiter untersucht. Für den dritten Gleichgewichtspunkt $(\lambda_x/\gamma_x, 0)$ erhalten wir

$$\mathbf{J}_3 = \begin{pmatrix} -\lambda_x & -\lambda_x p/\gamma_x \\ 0 & -\lambda_y + \lambda_x q/\gamma_x \end{pmatrix}, \tag{5}$$

   mit Eigenwerten $-\lambda_x < 0$ und $-\lambda_y + \lambda_x q/\gamma_x$. Das Gleichgewicht ist stabil wenn

$$K_x = \frac{\lambda_x}{\gamma_x} < \frac{\lambda_y}{q}. \tag{6}$$

   In diesem Fall ist die Beutedichte bei ihrer Kapazität K_x zu gering, um den Nahrungsbedarf der Räuber zu decken – selbst wenn diese nur wenige sind: Die Räuber sterben aus.

3. Das vierte Gleichgewicht

$$(x_4^*, y_4^*) = \left(\frac{\lambda_y}{q}, \frac{q\lambda_x - \gamma_x\lambda_y}{pq}\right) \tag{7}$$

   liegt genau dann im biologischen Bereich mit $x, y \geq 0$ wenn das dritte Gleichgewicht instabil ist. Die Jacobi-Matrix ist

$$\mathbf{J}_4 = \begin{pmatrix} -\gamma_x\lambda_y/q & -p\lambda_y/q \\ (q\lambda_x - \gamma_x\lambda_y)/p & 0 \end{pmatrix}. \tag{8}$$

   mit Eigenwerten

$$\Lambda_\pm = \frac{-\gamma_x\lambda_y \pm \sqrt{\gamma_x^2\lambda_y^2 + 4\lambda_y q(\gamma_x\lambda_y - q\lambda_x)}}{2q}. \tag{9}$$

   Wir sehen, dass beide Eigenwerte einen negativen Realteil haben wenn das Gleichgewicht im biologischen Bereich liegt ($q\lambda_x - \gamma_x\lambda_y > 0$). Das Gleichgewicht ist ein stabiler Knoten solange die Diskriminante in (9) positiv ist

$$\frac{\gamma_x}{q} > 2\left(\sqrt{1 + \lambda_x/\lambda_y} - 1\right), \tag{10}$$

   und anderenfalls eine stabile Spirale. Oszillierende Konvergenz tritt also dann auf, wenn die innerartliche Selbstregulation der Beutepopulation schwach ist (γ_x klein).

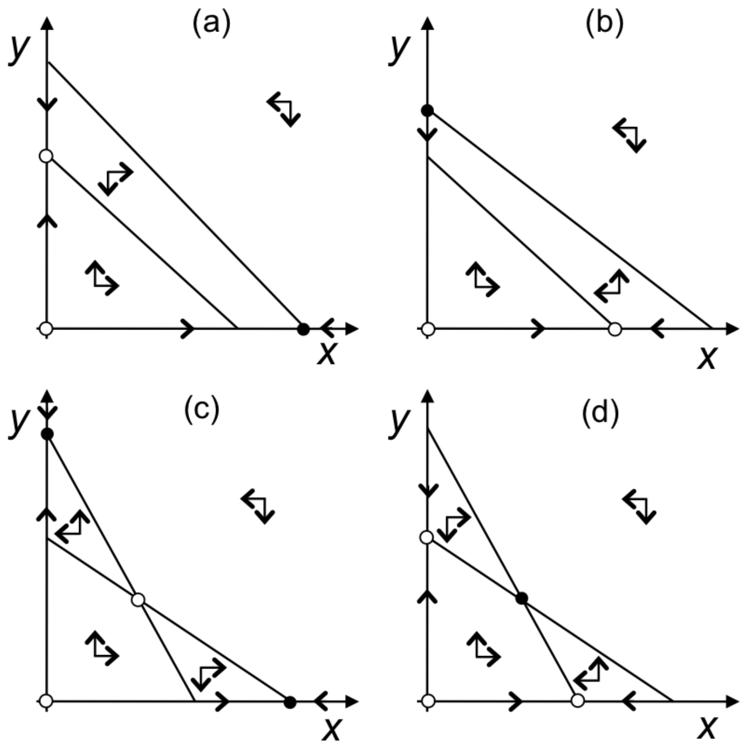

Abbildung 1: Vier mögliche Isoklinenkonfigurationen des Lotka-Volterra Konkurrenzmodells. Helle und dunkle Punkte zeigen instabile und stabile Gleichgewichte an. (a) Art x dominiert Art y. (b) Art y dominiert Art x. (c) Jede Art dominiert, wenn sie häufig ist. Das innere Gleichgewicht ist ein Sattelpunkt. (d) Jede Art dominiert, wenn sie selten ist. Das innere Gleichgewicht ist stabil.

Historische Anmerkungen:

- Das Modell ganz ohne Selbstregulation ($\gamma_x = 0$) ist das Orginalmodell von Vito Volterra. In diesem Grenzfall sind die Eigenwerte $\Lambda_\pm = \pm i\sqrt{\lambda_x \lambda_y}$ rein imaginär. Man kann zeigen, dass das Gleichgewicht (x_4^*, y_4^*) in diesem Fall ein "Zentrum" ist, bei dem alle Lösungen in geschlossenen Bahnen um den Gleichgewichtspunkt herumlaufen. Da bereits beliebig kleine Änderungen in den Modellparametern zu einem qualitativ abweichenden Verhalten führen, ist dieses Modell aber *strukturell instabil*.

- Wir sehen, dass im Gleichgewicht (x_4^*, y_4^*) die Beutedichte nur von den Wachstumsparametern des Räubers abhängt. Insbesondere heißt das, daß von einem stärkeren Wachstum (größeres λ_x) oder einer größeren Kapazität (kleines γ_x) der Beute nur der Räuber profitiert (dies gilt auch für $\gamma_x > 0$, aber strikt nur für $\gamma_y = 0$). Diese Beobachtung diente Volterra als Erklärung steigender Fangmengen an Raubfischen in der Adria nach dem ersten Weltkrieg.

3.3 Dynamik wechselwirkender Populationen

Als Beispiel für wechselwirkende Populationen haben wir uns bisher auf den Fall Räuber und Beute konzentriert. Dies ist aber nur eine der grundlegenden Interaktionen zwischen

Populationen, die in der Biologie auftreten können. Für zwei Arten gibt es grundsätzlich drei verschiedene Typen:

1. **Konkurrenz** (z.B. um Nahrung oder um Nistplätze). In diesem Fall wird das Wachstum durch die Anwesenheit von Individuen der jeweils anderen Population reduziert. Beide Interaktionsterme sind negativ.

2. **Mutualismus**. Auch diese Wechselwirkung ist symmetrisch, aber hier profitieren beide Arten von der Gegenwart der jeweils anderen Art. Ihr Überleben kann sogar davon abhängen. Typische Beispiele sind Interaktionen zwischen Blütenpflanzen und ihren Bestäubern. Ein anderes Beispiel sind Endosymbionten (Bakterien oder Pilze) in fast allen Tieren inklusive des Menschen ("Darmflora").

3. **Wirt-Parasit** oder **Räuber-Beute**. In diesem Fall sind die Konsequenzen der Wechselwirkung asymmetrisch, wie im Fall von Räuber und Beute bereits diskutiert.

Alle diese Typen können in einem erweiterten Lotka-Volterra Modell mit quadratischen Wechselwirkungstermen beschrieben werden. Als weiteres wichtiges Beispiel werden wir hier noch den Fall von Konkurrenz diskutieren.

Das Konkurrenzmodell der Ökologie

Das Konkurrenzmodell der Ökologie beschreibt zwei Populationen, die um dieselbe Ressource konkurrieren. Die wesentliche Frage ist: Unter welchen Bedingungen ist Koexistenz von Arten möglich? Das Differentialgleichungssystem des Konkurenzmodells lautet

$$
\begin{aligned}
\dot{x} &= \lambda_x x - \gamma_x x^2 - \gamma_{xy} xy = x(\lambda_x - \gamma_x x - \gamma_{xy} y) \\
\dot{y} &= \lambda_y y - \gamma_y y^2 - \gamma_{yx} xy = y(\lambda_y - \gamma_y y - \gamma_{yx} x)
\end{aligned}
\tag{11}
$$

Beide Populationen können ohne Konkurrenz wachsen, $\lambda_x, \lambda_y > 0$. Die γ-Parameter messen dann die Stärke der Konkurrenz. Das Konkurrenzmodell ist dadurch charakterisiert, dass alle Wechselwirkungen negative sind, also alle γ-Parameter positiv. Dabei messen die Koeffizienten γ_x und γ_y wie stark das Wachstum der Spezies x und y durch innerartliche Konkurrenz beeinträchtigt wird. γ_{xy} misst den Konkurrenzeffekt der Spezies y auf x, und umgekehrt γ_{yx} die Stärke der Konkurrenz, die y durch x spürt. Wie im Fall des Räuber-Beute Modells können wir die Dynamik graphisch mit Hilfe der Phasenebene analysieren.

- Als erstes stellen wir fest, dass wir für beide Arten in Abwesenheit der jeweils anderen wieder einfaches logistisches Wanchstum haben. Dadurch wird die Dynamik entlang der Koordinatenachsen der Phasenebene festgelegt, mit den Kapazitäten $K_x = \lambda_x/\gamma_x$ und $K_y = \lambda_y/\gamma_y$ als stabile Gleichgewichte (in einer Dimension).

- Als zweites beachten wir, dass die Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies jeweils zu einer Reduktion der Populationsdichte der ersten Art führen muss. Folglich hat sowohl die (nicht-triviale) x- als auch die y-Isokline eine negative Steigung. Für das Lotka-Volterra Modell sind beide Isoklinen linear.

- Die x-Isokline schneidet die x-Ache in K_x. Der Schnittpunkt λ_x/γ_{xy} mit der y-Achse kann entweder größer oder kleiner als K_y sein. Analog verläuft die y-Isokline von K_y zu einem Schnittpunkt λ_y/γ_{yx} mit der x-Achse, der größer oder kleiner als K_x sein kann.

Wir erhalten damit vier verschiedene Konfigurationen (siehe Abb. 1). Wenn wir die Flussrichtungen in der jeweiligen Sektoren ergänzen ergeben sich drei qualitativ unterschiedliche Typen für das Gleichgewichtsverhalten:

1. **Dominanz** Wenn beide (nicht-triviale) Isoklinen sich im biologischen Bereich nicht schneiden, dann dominiert eine Art (die mit der der "höheren" Isokline) die jeweils andere, welche unabhängig vom Startwert ausstirbt.

2. **Gegenseitige Exklusion** Wenn beide Isoklinen die Achsen jeweils unterhalb der Kapazität der anderen Art schneiden, dann dominiert jeweils die Art, die hinreichend häufig ist. Abhängig vom Anfangswert stirbt eine Art immer aus. Das innere Gleichgewicht ist ein Sattelpunkt und damit instabil.

3. **Koexistenz** Wenn beide Isokline die andere Achse oberhalb der Kapazität schneiden, dann dominiert jeweils die seltenere Art. Wir erhalten dann ein (global) stabiles Gleichgewicht, an dem beide Arten koexistiren können.

Biologisch bedeutet Koexistenz, dass die innerartliche Konkurrenz stärker ist als die Konkurrenz mit der anderen Art, $\gamma_{yx}/\lambda_y < \gamma_x/\lambda_x$ und $\gamma_{xy}/\lambda_x < \gamma_y/\lambda_y$. Dies ist möglich, wenn beide Arten ihre eigene "private" Ressource haben, die sie besser nutzen können als die andere Art. Man sagt dann, dass jede Art eine eigene *Nische* besitzt. Dafür dürfen die Arten sich nicht zu ähnlich sein. Dies ist das sogenannte *Prinzip der beschränkten Ähnlichkeit* (*principle of limiting similarity*) und gilt in der Ökologie als Grundbedingung für Koexistenz.

Übungsaufgaben 8

Aufgabe 8.1: Mutualismus Betrachte das Lotka-Volterra Modell

$$\dot{x} = f_x(x,y) = r_x x + c_x x^2 + c_{xy} x\, y\,, \tag{12a}$$

$$\dot{y} = f_y(x,y) = r_y y + c_y y^2 + c_{yx} y\, x\,. \tag{12b}$$

mit Mutualismus ($c_{xy}, c_{yx} > 0$) und innerartlicher Konkurrenz ($c_x, c_y < 0$). Man unterscheidet zwei Typen von Mutualismus:

- Bei *obligatem Mutualismus* kann keine Art ohne die andere überleben. Dies führt zu $r_x, r_y < 0$.

- Bei *fakultativem Mutualismus* ist die andere Art hilfreich, aber nicht essentiell. Dann ist $r_x, r_y > 0$.

(a) Betrachte zunächst den Fall mit obligatem Mutualismus. Zeichne die möglichen Isoklinenkonfigurationen, füge Flusspfeile hinzu und klassifiziere die Gleichgewichte. Es sollten sich zwei qualitativ unterschiedliche Typen ergeben

(b) Wie (a), nur für fakultativen Mutualismus.

(c) Was ist die biologische Interpretation der verschiedenen Gleichgewichtstypen für obligaten und fakultativen Mutualismus? Diskutiere unter welchen Voraussetzungen das Modell biologisch realistische Vorhersagen macht. Wo gibt es Probleme und wie könnte man das Modell erweitern (jenseits von Lotka-Volterra), um diese Probleme zu beheben?

Aufgabe 8.2 Das Konkurrenzmodell der Ökologie
Wir betrachten das Konkurrenzmodell wie in der Vorlesung beschrieben,

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda_x x - \gamma_x x^2 - \gamma_{xy} xy \\ \dot{y} &= \lambda_y y - \gamma_y y^2 - \gamma_{yx} xy\end{aligned}$$

Der Einfachheit halber nehmen wir für die Rechnungen an, dass beide Populationen ohne Konkurrenz gleich schnell wachsen und setzen die Wachstumsraten auf $\lambda_x = \lambda_y = 1$.

(a) Berechne Sie die Nullisoklinen und und bestimme die Gleichgewichtspunkte des Modells.

(b) Machen Sie (grobe) Skizzen der Phasenebene (mit Nullisoklinen und Pfeilen) und des Zeitverlaufs für beide Arten für die Parameterwerte $\gamma_x = 1/10000$, $\gamma_y = 1/7000$, $\gamma_{xy} = 1/8000$ und $\gamma_{yx} = 1/8000$.

(c) Wie (b) mit Parameterwerten $\gamma_x = 1/10000$, $\gamma_y = 1/9000$, $\gamma_{xy} = 1/8000$ und $\gamma_{yx} = 1/7000$

(d) Wie (b) mit Parameterwerten $\gamma_x = 1/9000$, $\gamma_y = 1/7000$, $\gamma_{xy} = 1/9000$ und $\gamma_{yx} = 1/10000$

(e) Berechne die Jacobi-Matrix und ihre Eigenwerte und bestätige darüber die Aussagen zu Stabilität der Gleichgewichte aus der Vorlesung.

(Aufgabe 8.2 zählt als Doppelaufgabe)