Mathematische Biologie
FSU Jena - WS 2009/2010
Übungsserie 10 - Lösungen

Stilianos Louca

15. Januar 2010

Aufgabe 10

Annahmen:

(i) Betrachten nur nicht-negative Populationen $x_1, x_2 \geq 0$.

(ii) Machen die Annahme $\dot{\mathbf{x}}\big|_{\mathbf{x}=0} = 0$, so dass auch $f(0) = g(0) = 0$ sein müssen.

(iii) Die f, g seien unimodal mit jeweils Maximalpunkten $x_1^m, x_2^m > 0$.

(iv) Die f, g gehen für $x_i \to \infty$ jeweils gegen $-\infty$. Dabei seien $K_1, K_2 > 0$ jeweils ihre positive Nullstellen.

Existenz von Fixpunkten

Die Hauptisoklinen sind unter obigen Annahmen gegeben durch

$$\{\dot{x}_1 = 0\} = \{x_2 = s(x_1) := x_1 - f(x_1)/D\}$$

$$\{\dot{x}_2 = 0\} = \left\{x_1 = w^{-1}(x_2) := x_2 - g(x_2)/D\right\}$$

Zu erkennen ist:

- Der Ursprung $\mathbf{x}_1^0 := 0$ ist Fixpunkt des Systems.
- Wegen
$$\left.\frac{ds}{dx_1}\right|_{\mathbf{x}=0} = 1 - f'(0)/D < 1$$
und
$$\left.\frac{dw^{-1}}{dx_2}\right|_{\mathbf{x}=0} = 1 - g'(0)/D < 1$$
gilt
$$w(x_1) > s(x_1) \quad \forall\, x_1 \in (0, \varepsilon)$$
für genügend kleines $\varepsilon > 0$. Wegen
$$\frac{ds}{dx_1} = 1 - f'(x_1)/D > 1 \quad \forall\, x_1 \geq x_1^m$$
und
$$\frac{dw^{-1}}{dx_2} = 1 - g'(x_2)/D > 1 \quad \forall\, x_2 \geq x_2^m$$
treffen sich die beiden Isoklinen mindestens an noch einem Punkt $\mathbf{x}_2^0 \in (0, \infty)^2 =: \mathbb{R}_+^2$.

- Im Prinzip ist die mögliche Anzahl der Fixpunkte unbeschränkt. Als Beispiel diene der Fall

$$f(x) := \begin{cases} \frac{x}{2} & : x < n\pi \\ n\pi - \frac{x}{2} & : x \geq n\pi \end{cases} \quad , \quad g(x) := \begin{cases} x - 8x^2 & : x < \frac{1}{4} \\ -x - \frac{1}{2}\sin\left(x - \frac{1}{4}\right) & : x \geq \frac{1}{4} \end{cases} \tag{0.1}$$

mit $D = 1$. Dann treffen sich s und w bei $\mathbf{x} = 0$, $\mathbf{x} = \left(\frac{1}{2}, \frac{1}{4}\right)$ und für $n \to \infty$ an noch beliebig vielen Stellen (vgl. Abb. (0.1)).

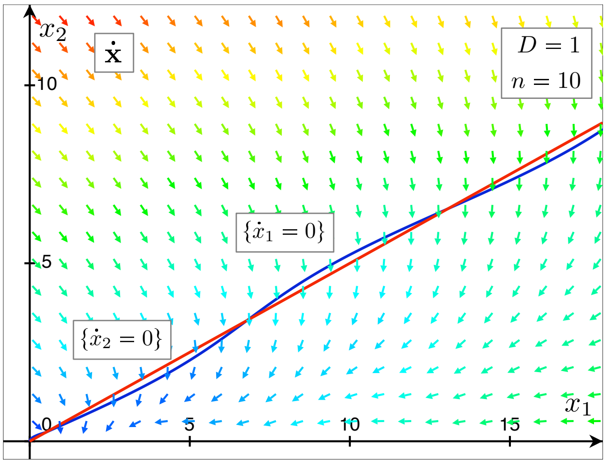

Abbildung 0.1: Hauptisoklinen und Vektorfeld für das Modell (0.1). Für geeignete unimodale Reproduktionsfunktionen f, g, können diese trotz der obigen Annahmen beliebig viele Schnittpunkte aufweisen.

- Im typischen Fall dass $f'' < 0$ und $g'' < 0$ treffen sich die Isoklinen an genau zwei Stellen, nämlich $\mathbf{x}_u^0 = 0$ und irgendeinem inneren Punkt $\mathbf{x}_i^0 \in \mathbb{R}_+^2$.

Position von Fixpunkten

Unter der **Annahme** dass stets $f'' < 0$ und $g'' < 0$, existiert ein einziger innerer Fixpunkt $\mathbf{x}_i^0$. Dabei gilt:

- Die Hauptisoklinen $\{\dot{x}_1 = 0\}$ & $\{\dot{x}_2 = 0\}$ schneiden die Raumdiagonale $x_1 = x_2$ jeweils bei $x_1 = K_1$ und $x_2 = K_2$.
- Für $x_1 < K_1$ befindet sich $\{\dot{x}_1 = 0\}$ unter, für $x_2 < K_2$ $\{\dot{x}_2 = 0\}$ links der Raumdiagonalen.
- Für $x_1 > K_1$ befindet sich $\{\dot{x}_1 = 0\}$ über, für $x_2 > K_2$ $\{\dot{x}_2 = 0\}$ rechts der Raumdiagonalen.

Dies impliziert, dass der innere Schnittpunkt $\mathbf{x}_i^0$:

- im Falle $K_1 < K_2$ über der Raumdiagonalen
- im Falle $K_1 > K_2$ unter der Raumdiagonalen
- im Falle $K_1 = K_2$ auf der Raumdiagonalen
- auf jeden Fall im Quader $[\min\{K_1, K_2\},\ \max\{K_1, K_2\}]^2$

liegen muss. Insbesondere ist $\mathbf{x}_i^0$ im Fall $K_1 = K_2$ durch $\mathbf{x}_i^0 = (K_1, K_1)$ gegeben.

Stabilität der Fixpunkte

Der Jacobian des Vektorfeldes $\dot{\mathbf{x}}$

$$\frac{\partial \dot{\mathbf{x}}}{\partial \mathbf{x}} = \begin{pmatrix} f'(x_1) - D & D \\ D & g'(x_2) - D \end{pmatrix} = D \cdot \begin{pmatrix} -s' & 1 \\ 1 & -\frac{1}{w'} \end{pmatrix}$$

besitzt am Fixpunkt $\mathbf{x}^0$ die Eigenwerte

$$\lambda_{1/2} = -\frac{\beta}{2} \pm \sqrt{\frac{\beta^2}{4} - \gamma}$$

wobei

$$\beta := D \cdot \left[s'(x_1^0) + \frac{1}{w'(x_1^0)} \right] \quad , \quad \gamma := D^2 \cdot \left[\frac{s'(x_1^0)}{w'(x_1^0)} - 1 \right]$$

und ist:

- Auf jeden Fall kein Strudel. Tatsächlich gilt stets

  $$\left[(w's') - 1\right]^2 + 4(w')^2 > 0$$

  bzw.

  $$(w's')^2 + 1 + 2(w's') > 4(w's') - 4(w')^2$$

  was äquivalent ist zu

  $$\frac{\beta^2}{4} = \frac{D^2}{4} \left[s' + \frac{1}{w'} \right]^2 > D^2 \left[\frac{s'}{w'} - 1 \right] = \gamma$$

- Sattelpunkt falls $\frac{s'}{w'}\big|_{\mathbf{x}^0} < 1$.
- Stabiler Knoten, falls $s' + \frac{1}{w'}\big|_{\mathbf{x}^0} > 0$ und $\frac{s'}{w'}\big|_{\mathbf{x}^0} > 1$. Insbesondere ist dies der Fall falls $\mathbf{x}^0$ einziger innere Knoten ist, da dann $s'(x_1^0) > w'(x_1^0) > 0$.
- Instabiler Knoten, falls $s' + \frac{1}{w'}\big|_{\mathbf{x}^0} < 0$ und $\frac{s'}{w'}\big|_{\mathbf{x}^0} > 1$.

Spezialfall: Gekoppelte logistische Populationen

Betrachten nun den Fall

$$f(x) = r_m x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) \quad , \quad g(x) = r_m x \cdot \left(1 - \frac{x}{K_2}\right) \tag{0.2}$$

Dann besitzt $\dot{\mathbf{x}}$ die Hauptisoklinen

$$s(x_1) = \left[1 - \frac{r_m}{D}\right] \cdot x_1 + \frac{r_m}{DK_1} \cdot x_1^2$$

$$w^{-1}(x_2) = \left[1 - \frac{r_m}{D}\right] \cdot x_2 + \frac{r_m}{DK_2} \cdot x_2^2$$

und nach obigen Überlegungen genau zwei Fixpunkte, nämlich den Ursprung $\mathbf{x}_u^0 := 0$ und einen inneren $\mathbf{x}_i^0$. Abbildungen (0.2) und (0.3) illustrieren das entsprechende Vektorfeld und die beiden Isoklinen.

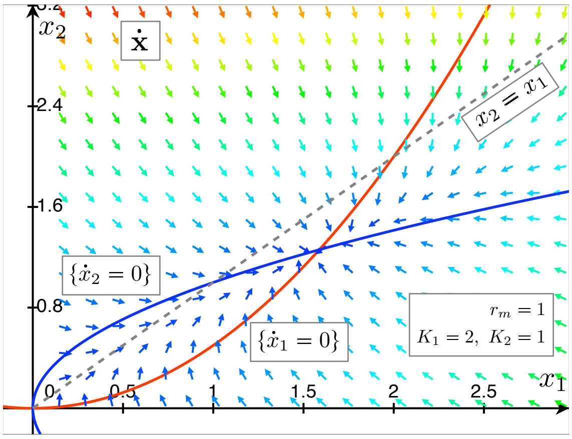

Abbildung 0.2: Hauptisoklinen und Vektorfeld des Modells (0.2) für den nicht symmetrischen Fall $K_1 > K_2$.

Aus

$$s' + \frac{1}{w'}\bigg|_0 = 2\left[1 - \frac{r_m}{D}\right] \quad , \quad \frac{s'}{w'}\bigg|_0 = \left[1 - \frac{r_m}{D}\right]^2$$

wird nach obigen Stabilitäts-Überlegungen ersichtlich, dass $\mathbf{x}_u^0 = 0$ für $2 < \frac{r_m}{D}$ instabiler Knoten, für $0 < \frac{r_m}{D} < 2$ Sattelpunkt wird. Ferner ist der innere Fixpunkt $\mathbf{x}_i^0$ stabiler Knoten und stets enthalten in

$$\Big[\min\{K_1, K_2\}\,,\ \max\{K_1, K_2\}\Big]^2$$

Für $K_1 = K_2$ ist sogar $\mathbf{x}_i^0 = (K_1, K_1)$.

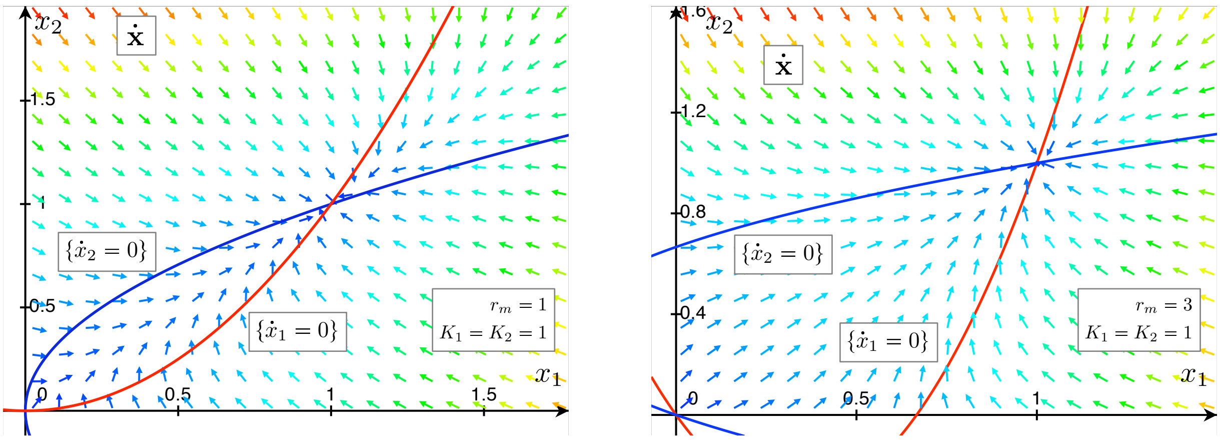

Abbildung 0.3: Hauptisoklinen und Vektorfeld des Modells (0.2) für typische Parameterwerte im symmetrischen Fall.

Abhängigkeit der Fixpunkte von D

Aus den Isoklinengleichungen der logistischen Populationen ist zu erkennen, dass für festes x_1 und wachsendes D der (vertikale) Abstand der s-Isokline zur Raumdiagonalen stets abnimmt. Analog nimmt für festes x_2 und wachsendes D der (wagerechte) Abstand der w-Isoklinen zur Raumdiagonalen ab. Da $[K_1, K_2]$ kompakt ist, konvergieren die $s(x_1) \to x_1$ auf $[K_1, K_2]$ gleichmäßig, fallend, analog auch die $w^{-1}(x_2) \to x_2$. Der Fixpunkt $\mathbf{x}_i^0$

nähert sich also für wachsendes D der Raumdiagonalen. Über die Fixpunktgleichungen

$$x_2 \stackrel{!}{=} x_1 - \frac{r_m}{D} x_1 \cdot \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right)$$

$$x_1 \stackrel{!}{=} x_2 - \frac{r_m}{D} x_2 \cdot \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right)$$

$$= (..) = x_1 - 2\frac{r_m}{D} x_1 + \frac{r_m}{D} x_1^2 \cdot \left(\frac{1}{K_1} + \frac{1}{K_2}\right) - \underbrace{\left(\frac{r_m}{D}\right)^2 x_1 \cdot \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) \cdot \left[\frac{2x_1}{K_2} - \frac{r_m}{DK_2} x_1 \cdot \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - 1\right]}_{=:F_{\frac{r_m}{D}}(x_1)}$$

erhält man schließlich für den Fixpunkt

$$0 = -2x_1^0 + (x_1^0)^2 \cdot \left(\frac{1}{K_1} + \frac{1}{K_2}\right) - F_{\frac{r_m}{D}}(x_1^0)$$

wobei $F_{\frac{r_m}{D}}$ auf dem kompakten Intervall $[K_1, K_2]$ betrachtet seien. Da

$$F_{\frac{r_m}{D}} \xrightarrow[\text{gleichmäßig}]{D \to \infty} 0$$

gehen

$$\boxed{x_1^0 \stackrel{D\to\infty}{\longrightarrow} \frac{2K_1K_2}{K_1 + K_2}}$$

(analog auch für x_2^0).

Anderseits geht für $D \to 0$ das Vektorfeld in das entkoppelte

$$\dot{\mathbf{x}} \stackrel{D\to 0}{\longrightarrow} \begin{pmatrix} f(x_1) \\ g(x_1) \end{pmatrix}$$

und der innere Fixpunkt strebt gegen (K_1, K_2).