



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
WIEN

VIENNA
UNIVERSITY OF
TECHNOLOGY

Diplomarbeit

Zweipopulationsmodelle in der mathematischen Ökologie

Ausgeführt am Institut für
Diskrete Mathematik und Geometrie
der Technischen Universität Wien

unter Anleitung von Ao. Univ. Prof. Dr. Helmut Länger

durch

Johanna Pfatschbacher
Offenseestrasse 53
A-4802 Ebensee

30. August 2004

Danksagung

Ich möchte mich ganz besonders bei Herrn Univ. Prof. Dr. Helmut Länger bedanken, dem ich die Idee für diese Diplomarbeit verdanke. Er stand mir jederzeit mit wertvollen Anregungen zur Seite und hatte immer ein offenes Ohr für meine Fragen.

Bedanken möchte ich mich auch bei meinen vielen Studienkollegen, mit denen ich gemeinsam die vielen Höhen und zum Glück wenigen Tiefen des Studiums durchgemacht habe und die mir in Prüfungszeiten mit Rat und Tat zur Seite standen. Das positive Arbeitsklima an der TU Wien hat die vergangenen Jahre zu einem angenehmen Erlebnis werden lassen und hat dazu beigetragen, meine Studienzeit in guter Erinnerung zu behalten.

Außerdem danke ich natürlich meinen Freunden und meiner Familie, die meinen Alltag neben dem Studienleben bereichert haben, mich ab und zu von den Büchern weggelockt und gleichzeitig aber auch immer motiviert und ermutigt haben. Danke auch für das Verständnis in stressigen Prüfungszeiten und die rasche Hilfe in Notsituationen, speziell im Kampf mit dem Computer.

Besonders bedanken möchte ich mich bei meinem Vater, der in mir bereits von Kindesbeinen an das Interesse für die Technik und in weiterer Folge für die Mathematik geweckt hat. Nicht zuletzt danke ich schließlich meiner Mutter, die mir durch tatkräftige finanzielle Unterstützung das Hochschulstudium überhaupt ermöglicht hat und dabei auch noch meine prüfungsbedingten Launen mit bewundernswerter Geduld ertragen hat. Danke dafür, dass Du immer für mich dagewesen bist und in allem was ich getan habe, bedingungslos hinter mir gestanden bist.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	3
1.1	Ökologie und die Wechselwirkungen in ökologischen Systemen	3
1.2	Schätzung von Populationsgrößen	4
2	Autonome Differenzengleichungssysteme	7
2.1	Autonome Differenzengleichungssysteme	7
2.2	Lokale Stabilitätsanalyse bei autonomen Differenzengleichungssystemen . .	8
3	Diskrete Populationsmodelle	9
3.1	Grundlegende diskrete Modelle für isolierte Populationen	9
3.2	Diskrete Zweipopulationsmodelle	10
3.2.1	Symbiose	13
3.2.2	Konkurrenz	13
3.2.3	Räuber - Beute - Beziehungen	14
4	Ebene autonome Differentialgleichungssysteme	16
4.1	Stabilität linearer Systeme	17
4.2	Klassifikation der Gleichgewichtspunkte bei linearen Systemen	19
4.3	Stabilität nichtlinearer Systeme: Linearisierung	22
5	Kontinuierliche Populationsmodelle	25
5.1	Grundlegende kontinuierliche Modelle für isolierte Populationen	25
5.2	Symbiose	26
5.3	Konkurrenz	29
5.3.1	Das Konkurrenzmodell von Volterra	29
5.3.2	Ein Konkurrenzmodell mit mehreren Nahrungsquellen	32
5.3.3	Ein allgemeines Konkurrenzmodell	34
5.4	Räuber - Beute - Modelle	36
5.4.1	Das klassische Räuber - Beute - Modell	36
5.4.2	Räuber - Beute - Systeme bei innerspezifischer Konkurrenz	39
5.4.3	Ein allgemeines Räuber - Beute - Modell	41
6	Ausblick	47
6.1	Schlussbemerkung	47

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Ökologie und die Wechselwirkungen in ökologischen Systemen

Obwohl der Begriff **Ökologie** aufgrund der durch die menschliche Zivilisation verursachten Umweltverschmutzung und der Ausbeutung von Ressourcen zu wirtschaftlichen Zwecken erst in den letzten 30 Jahren populär geworden ist, ist die Ökologie als Biowissenschaft seit über 100 Jahren definiert. Erstmals wurde diese Bezeichnung von HAECKEL ¹ verwendet. Seine Definition lautete: *Ökologie ist die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle Existenzbedingungen rechnen können*. Das Wort Ökologie stammt aus dem Griechischen. *Oikos* bedeutet „Haus“ oder „ein Platz um zu leben“. Man könnte daher Ökologie als das Studium der Organismen zu Hause oder als die Lehre vom Haushalt der Natur übersetzen. Die derzeit aktuellste Definition stammt von Charles KREBS (1972): *Ökologie ist die wissenschaftliche Untersuchung der Wechselwirkungen, die die Verteilung und Häufigkeit von Organismen bestimmen*.

Die **mathematische Ökologie** beschäftigt sich mit der Dynamik von Populationen und der Wechselwirkung zwischen verschiedenen Populationen. Dabei versteht man unter einer **Population** die Gesamtheit der Individuen einer Art, die in einem mehr oder weniger kontinuierlichen Areal zur gleichen Zeit leben. Im Folgenden wird jene Menge von Individuen einer Art in einem bestimmten räumlichen Gebiet als Population bezeichnet, die untereinander stärker wechselwirken als mit Individuen dieser Art außerhalb dieses Gebiets. Mathematisch interessante Größen sind die Populationsdichte, Geburten- und Sterberate, die Verteilung der Altersgruppen, biologisches Potential und die Verteilung von Raum. Populationen sind immer in ein verzweigtes Nahrungsnetz eingebunden und unterliegen daher vielfältigen Wechselwirkungen mit anderen Arten. Dabei unterscheidet man zwischen **Zwei- und Mehr-Spezies-Beziehungen**. Erstere werden in drei Typen unterteilt:

- **symbiotisches Verhältnis**

Jede Population zieht einen Nutzen aus der Beziehung durch wechselseitige Begünstigung des Wachstums. Hierzu zählt z.B. die Fremdbestäubung von Blütenpflanzen durch Bestäuber.

- **Konkurrenzverhältnis**

Jede Population behindert das Wachstum der anderen durch Vergrößerung der Todesrate, Verkleinerung der Geburtenrate oder beides. Dazu gehört zum Beispiel der Streit um gemeinsame Ressourcen. Aber allein schon die Gegenwart von fremden

¹deutscher Naturforscher, *16. 2. 1834 Potsdam, †9. 8. 1919 Jena; Vertreter der Abstammungslehre, erweiterte Darwins Lehre von der Umwandlung der Arten durch die Einbeziehung der Menschen und Aufstellung des biogenetischen Grundgesetzes.

Individuen kann Tätigkeiten wie Nestbau, Nahrungserwerb, Pflege und Fütterung der Jungen behindern.

- **Räuber - Beute - Beziehungen**

Das Wachstum der einen Art (Räuber) wird von der anderen Art (Beute) begünstigt, während die Beutepopulation in ihrem Wachstum von der Räuberpopulation behindert wird. Dazu gehört auch die Einwirkung von Parasiten auf ihren Wirt, wenn dieser dadurch einen Schaden nimmt oder die Ernährung von Pflanzenfressern von lebenden Pflanzen.

Mehr-Spezies-Beziehungen sind mehrstufige Nahrungsketten. Eine Art stellt die Nahrung einer zweiten Art dar, von der sich wieder eine dritte Spezies ernährt usw.. Räuber - Beute - Beziehungen sind also eine zweistufige Nahrungskette.

Abschließend sollte allerdings noch darauf hingewiesen werden, dass der Aufbau einer mathematischen Theorie für ökologische Systeme dadurch erschwert wird, dass es in der Ökologie keine allgemeingültigen Grundgesetze gibt, wie sie etwa in der Populationsgenetik durch die Mendelschen Gesetze gegeben sind.

1.2 Schätzung von Populationsgrößen

Die Schätzung der Größe von Populationen, also der Mitgliederzahl, ist eine Aufgabe, die nicht nur für das Studium der ökologischen Gesetze wichtig ist, sondern der auch beträchtliche praktische Bedeutung zukommt, etwa im Zusammenhang mit der Erhaltung der menschlichen Nahrungsquellen durch Vermeidung von Raubbau. Während die Schätzung der Größe von Pflanzenpopulationen aufgrund der Standortgebundenheit im Allgemeinen kein Problem darstellt, ist dies bei Tierpopulationen keineswegs einfach. Tiere können sich in ihrem Lebensraum frei bewegen und sind für den Betrachter kaum unterscheidbar. Alle bei derartigen Populationen verwendeten Methoden zur Schätzung der Populationsgröße beruhen darauf, dass Mitglieder der betreffenden Population eingefangen, irgendwie gekennzeichnet und wieder freigelassen werden, so dass sie sich gleichmäßig mit der restlichen Population vermischen können. Nach einiger Zeit werden erneut Mitglieder dieser Population eingefangen, und es wird festgestellt, wie viele von ihnen markiert sind. Diese Methoden werden als **Rückfangmethoden** (Capture - Recapture - Methoden) bezeichnet.

Im Folgenden wird die unbekannte Zahl von Mitgliedern einer Population mit x bezeichnet. Es wird angenommen, dass die Population geschlossen sei, d. h. es findet keine Migration statt. Außerdem mögen keine Geburten- und Todesprozesse erfolgen. Die wieder freigelassenen Exemplare mögen sich gleichmäßig mit dem Rest der Population vermischen und die Zeiträume für die Einfang-, Markier- und Wiederfreilassungsvorgänge seien klein im Vergleich zu den dazwischen liegenden Zeiträumen.

Die einfachste Rückfangmethode ist die Methode der **direkten Stichprobe**. Dazu werden a Tiere eingefangen, markiert und wieder freigelassen. Sobald sich diese gleichmäßig mit der übrigen Population vermischt haben, wird eine zweite Stichprobe von n Tieren genommen. R bezeichne dabei die Anzahl der darunter markierten Individuen. Da es $\binom{x}{n}$ verschiedene Möglichkeiten gibt aus x Tieren n auszuwählen, gibt es $\binom{a}{r} \binom{x-a}{n-r}$ Möglichkeiten, dass von diesen n Tieren r markiert sind. Sei $P(R = r)$ die Wahrscheinlichkeit in einer Stichprobe von n Tieren genau r der a markierten Tiere zu erhalten, so gilt:

$$\begin{aligned}
P(R=r) &= \frac{\text{Anzahl der günstigen Fälle}}{\text{Anzahl der möglichen Fälle}} = \frac{\binom{a}{r} \binom{x-a}{n-r}}{\binom{x}{n}} \\
&= \frac{a!}{r!(a-r)!} \cdot \frac{(x-a)!}{(n-r)!(x-a-n+r)!} \cdot \frac{n!(x-n)!}{x!} \\
&= \binom{n}{r} \frac{a(a-1) \cdots (a-r+1)(x-a)(x-a-1) \cdots [x-a-(n-r-1)]}{x(x-1) \cdots (x-r+1)(x-r) \cdots (x-n+1)}
\end{aligned}$$

Nun ist aber n klein im Vergleich zu x , r klein gegenüber a . Auch $n-r$ ist gegenüber $x-a$ vernachlässigbar klein. Daher kann man für $P(R=r)$ näherungsweise schreiben:

$$P(R=r) \approx \binom{n}{r} \left(\frac{a}{x}\right)^r \left(1 - \frac{a}{x}\right)^{n-r}$$

Die Zufallsvariable R ist also ungefähr binomialverteilt mit $p = \frac{a}{x}$. Ausgehend vom Näherungswert für $P(R=r)$ schätzt man nun die Größe des unbekannten Verteilungsparameters x mit Hilfe der *Maximum - Likelihood - Methode*. Dazu wird jener Wert x_L der Variablen x gesucht, für den $L(r; x) = P(R=r)$ bei r (und festem a und n) als Funktion von x ein Maximum annimmt. Um die Rechnung zu vereinfachen, berechnet man anstatt des Maximums von $L(r; x)$ das Maximum von $\ln L(r; x)$.

$$\begin{aligned}
\ln L(r; x) &= \ln \binom{n}{r} + r(\ln a - \ln x) + (n-r)[\ln(x-a) - \ln x] \\
&= C + (n-r) \ln(x-a) - n \ln x
\end{aligned}$$

Dabei ist C eine Konstante mit dem Wert $C = \ln \binom{n}{r} + r \ln a$. Die Ableitungen von $\ln L(r; x)$ nach x lauten: $\frac{d \ln L(r; x)}{dx} = \frac{n-r}{x-a} - \frac{n}{x}$ und $\frac{d^2 \ln L(r; x)}{dx^2} = -\frac{n-r}{(x-a)^2} + \frac{n}{x^2}$. Nullsetzen der ersten Ableitung ergibt für x_L den Wert $\frac{an}{r}$. Dass es sich dabei wirklich um ein Maximum handelt, kann durch Einsetzen in die zweite Ableitung überprüft werden. Dies liefert für $0 < r < n$ tatsächlich einen Wert kleiner null. Aufgrund der Monotonie des Logarithmus ist damit x_L auch ein Maximum der Funktion $L(r; x)$.

Die oben beschriebene Methode wurde erstmals von F. C. LINCOLN (weshalb $x_L = \frac{an}{r}$ auch als **Lincoln - Index** bezeichnet wird) verwendet, um die Größe der Wildentenpopulation in Nordamerika um 1930 zu bestimmen. Dazu markierte er eine große Anzahl von Enten bevor diese ihre Brutplätze verließen. In der folgenden Abschusszeit befanden sich zirka 12 % aller markierten Tiere unter den erlegten Wildenten. Bei einer totalen Abschussziffer von etwa 5 Millionen Enten pro Jahr ergab sich ein Lincoln - Index von $x_L = \frac{na}{r} = \frac{n}{\frac{a}{r}} = 5 \cdot 10^6 \cdot \frac{1}{0,12} \approx 42 \cdot 10^6$.

Probleme bei der Berechnung des Lincoln - Index treten allerdings dann auf, wenn $r = 0$ ist. N. T. BAILEY schlug daher vor, an seiner Stelle als Schätzwert für die Populationsgröße x die Größe $x_B = \frac{a(n+1)}{r+1}$ zu nehmen. Um nun die Genauigkeit dieses Schätzwertes zu überprüfen, kann man den Erwartungswert² von $X_B = \frac{a(n+1)}{R+1}$ näherungsweise berechnen:

$$\begin{aligned}
E(X_B) &= \sum_{r=0}^n \frac{a(n+1)}{r+1} \cdot \binom{n}{r} \left(\frac{a}{x}\right)^r \left(1 - \frac{a}{x}\right)^{n-r} \\
&= x \sum_{r=0}^n \binom{n+1}{r+1} \left(\frac{a}{x}\right)^{r+1} \left(1 - \frac{a}{x}\right)^{n-r} \\
&= x \sum_{r=1}^{n+1} \binom{n+1}{r} \left(\frac{a}{x}\right)^r \left(1 - \frac{a}{x}\right)^{n+1-r} \\
&= x \left[1 - \left(1 - \frac{a}{x}\right)^{n+1}\right]
\end{aligned}$$

²Der Erwartungswert einer diskreten Zufallsvariablen ξ , die die Werte x_k für $k = 0, 1, 2, \dots, n$ annimmt, ergibt sich aus: $E\xi = \sum_{k=0}^n x_k \cdot P(\xi = x_k)$.

wobei im letzten Rechenschritt der binomische Lehrsatz $(a+b)^n = \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} a^{n-k} b^k$ verwendet wurde. Wegen $(1 - \frac{a}{x})^{n+1} \approx (1 - \frac{a}{x} \frac{n}{n+1})^{n+1} \approx e^{-\frac{an}{x}}$ gilt für ein großes n näherungsweise: $E(X_B) \approx x - x e^{-\frac{an}{x}}$. Der **Bailey - Index** x_B wird im Allgemeinen die Populationsgröße x eher unterschätzen und dem genauen Wert von x umso näher kommen, je größer der Quotient $\frac{an}{x}$ ist.

Mit Hilfe der Bailey - Methode kann nun die Größe einer Ameisenkolonie geschätzt werden. Die gefangenen Tiere wurden dazu mit Hilfe eines radioaktiven Markierungsverfahren gekennzeichnet und anschließend wieder freigelassen. Da die Arbeiterinnen ständig in die Kolonie ein- und wieder ausströmen, kommt es zu einer guten Durchmischung der Population. Nach der zweiten Stichprobe ergaben sich für a , n und r folgende Zahlenwerte: $a = 500$, $n = 437$ und $r = 68$. x_B berechnet sich dann durch $x_B = \frac{a(n+1)}{r+1} \approx 3144$.

Eine andere Rückfangmethode ist das Verfahren der **inversen Stichprobe**. Bei dieser Methode wird der zweite Fangvorgang solange fortgesetzt, bis eine schon vorher festgelegte Zahl m von markierten Exemplaren gefangen worden ist (ohne dass die eingefangenen Tiere wieder freigelassen werden). Bezeichne nun N die Gesamtzahl der beim zweiten Fangvorgang eingefangenen Exemplare, so ergibt sich mit Hilfe der Maximum - Likelihood - Methode der Schätzwert $x_I = \frac{aN}{m}$. Der Vorteil dieser Methode ist, dass es zu keinen Vernachlässigungen beim Übergang zur Binomialverteilung kommt. Die praktische Durchführung ist allerdings sehr mühsam!

Kapitel 2

Autonome Differenzengleichungssysteme

Unter einer **Differenzengleichung** der Ordnung n ($n \geq 1$) versteht man eine Beziehung der Form

$$F(x(k+n), x(k+n-1), \dots, x(k+1), x(k), k) = 0 \quad (2.1)$$

zwischen der unabhängigen Variablen k und der Funktion $x(k)$. Man spricht von einer **Differenzengleichung** der Ordnung n in **expliziter Form**, wenn sie von der Gestalt

$$x(k+n) = f(x(k+n-1), x(k+n-2), \dots, x(k+1), x(k), k)$$

ist. k kann reell, aber auch komplex sein. Wir nehmen allerdings an, dass der Definitionsbereich der Funktion x die Menge der nichtnegativen ganzen Zahlen ist, d. h., k ist nichtnegativ und ganz.

Jede Funktion $x = x(k)$, die für alle ganzen $k \geq 0$ definiert ist und für alle diese k die Beziehung (2.1) erfüllt, heißt eine **Lösung** der Differenzengleichung. Durch die **Anfangsbedingungen** $x(0) = x_0, x(1) = x_1, \dots, x(n-1) = x_{n-1}$ ist die Lösung der Differenzengleichung eindeutig bestimmt.

Der wichtigste Typ einer Differenzengleichung der Ordnung n ist die **lineare Differenzengleichung**. Diese ist von der Gestalt

$$x(k+n) + a_1(k)x(k+n-1) + \dots + a_{n-1}(k)x(k+1) + a_n(k)x(k) = b(k)$$

Ist $b(k) = 0$ für alle k , dann heißt die Differenzengleichung **linear homogen**, ansonsten **linear inhomogen**. Sind die Funktionen $a_1(k), \dots, a_n(k)$ konstant, so spricht man von einer **linearen Differenzengleichung mit konstanten Koeffizienten**.

2.1 Autonome Differenzengleichungssysteme

Gegeben sei ein System von n autonomen Differenzengleichungen erster Ordnung in expliziter Form:

$$\begin{aligned} x_1(k+1) &= f_1(x_1(k), \dots, x_n(k)) \\ &\vdots \\ x_n(k+1) &= f_n(x_1(k), \dots, x_n(k)) \end{aligned} \quad (2.2)$$

„**Autonom**“ bedeutet, dass f_1, \dots, f_n im obigen System nicht explizit von k abhängen, sondern nur implizit über $x_1(k), \dots, x_n(k)$. Unter einer **Lösung** von (2.2) versteht man eine Folge $(a_1(k), \dots, a_n(k))$ ($k = 0, 1, 2, \dots$) von n -Tupeln reeller Zahlen, sodass für alle

$k \geq 0$ und für alle $i = 1, \dots, n$ $a_i(k+1) = f_i(a_1(k), \dots, a_n(k))$ eine wahre Aussage ist. Jede Lösung $(b_1(k), \dots, b_n(k))$ ist offensichtlich durch $(b_1(0), \dots, b_n(0))$ eindeutig festgelegt. Um nun den Schreibaufwand zu verkürzen schreiben wir $\vec{x}_{k+1} = \vec{f}(\vec{x}_k)$ anstatt (2.2). Autonome Differenzengleichungssysteme haben einige besondere Eigenschaften:

- Seien (\vec{a}_k) und (\vec{b}_k) zwei Lösungen von (2.2). Falls $\vec{a}_s = \vec{b}_t$ für ein festes Paar (s, t) $s, t \in \mathbb{Z}_0^+$ gilt, so folgt: $\vec{a}_{s+i} = \vec{b}_{t+i} \quad \forall i \geq 0$.
- Falls der Index k die Zeit bedeutet, hängt für eine Lösung (\vec{a}_k) von (2.2) \vec{a}_k nicht direkt von der absoluten Zeit k ab, sondern nur von \vec{a}_{k-1} bzw. \vec{a}_0 .
- Beginnt man zu einem späteren Zeitpunkt, so entwickelt sich das System genauso, wie wenn es früher gestartet worden wäre.

Die **Gleichgewichtspunkte** (singulären Punkte) von (2.2) entsprechen den konstanten Lösungsfolgen von (2.2). $\vec{a} \in \mathbb{R}^n$ ist also ein Gleichgewichtspunkt, falls $\vec{a}, \vec{a}, \vec{a}, \dots$ eine Lösung von (2.2) ist, d. h., falls $\vec{f}(\vec{a}) = \vec{a}$ gilt, also \vec{a} ein Fixpunkt von \vec{f} ist. Ist \vec{f} stetig, so sind im Falle von Differenzengleichungen die Gleichgewichtspunkte genau die Grenzwerte der konvergenten Lösungsfolgen.

2.2 Lokale Stabilitätsanalyse bei autonomen Differenzengleichungssystemen

Sei \vec{a} ein Gleichgewichtspunkt von (2.2): \vec{a} heißt **stabil** (im Sinne von Ljapunov), falls es zu jeder Umgebung U von \vec{a} eine Umgebung V von \vec{a} gibt, sodass jede in V startende Lösungsfolge von (2.2) ganz in U bleibt.

\vec{a} heißt **anziehend** oder **attraktiv**, falls es eine Umgebung U von \vec{a} gibt, sodass jede in U startende Lösungsfolge gegen \vec{a} konvergiert.

\vec{a} heißt (lokal) **asymptotisch stabil**, wenn \vec{a} stabil und attraktiv ist.

\vec{a} nennt man **instabil**, wenn \vec{a} nicht stabil ist. Das heißt, \vec{a} ist instabil, falls es eine Umgebung U von \vec{a} gibt, sodass für jede Umgebung V von \vec{a} gilt: Es gibt eine in V startende Lösungsfolge, die U verlässt.

Der folgende Satz gibt hinreichende Bedingungen dafür an, dass ein Gleichgewichtspunkt asymptotisch stabil bzw. instabil ist.

Satz 1 *Unter gewissen Regularitätsbedingungen über \vec{f} gilt:*

Seien $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ die Eigenwerte der Jacobimatrix $((f_i)_{x_j}(\vec{a}))$ von \vec{f} ($i, j = 1, \dots, n$). Falls $\max|\lambda_i| < 1$ ist, so ist \vec{a} asymptotisch stabil. Falls $\max|\lambda_i| > 1$ ist, so ist \vec{a} instabil.

Die **lokale Stabilitätsanalyse** für autonome Systeme wird wie folgt durchgeführt:

- Zuerst werden die Gleichgewichtspunkte bestimmt.
- Dann wird mit Hilfe des obigen Satzes das Stabilitätsverhalten ermittelt.

BEMERKUNG: In den folgenden Abschnitten werden die Stabilitätsanalysen sowohl für die diskreten als auch für die kontinuierlichen Modelle stets lokal durchgeführt. Das qualitative Verhalten des Systems ist dadurch aber im Wesentlichen bestimmt.

Kapitel 3

Diskrete Populationsmodelle

3.1 Grundlegende diskrete Modelle für isolierte Populationen

In diesem Kapitel werden nur Modelle betrachtet, die sich auf Populationen anwenden lassen, die während eines festgelegten Zeitabschnittes nur einmal Nachkommen hervorbringen können. Man kann sich also bei der Beobachtung der Bevölkerungsdichte auf das Betrachten von Zeitpunkten, die äquidistante Abstände haben, beschränken. Derartige Modelle nennt man **diskrete Populationsmodelle**.

Im Folgenden werden die diskreten Zeitpunkte $k = 0, 1, 2, \dots$ einer gewissen Zeiteinheit betrachtet. x_k bezeichne die Populationsgröße zum Zeitpunkt k . Pro Zeiteinheit bringt jedes Individuum (durchschnittlich) β neue Individuen hervor. Sei μ die Sterberate pro Zeiteinheit und pro Individuum, so ergibt sich für die Anzahl der Individuen zum Zeitpunkt $k + 1$:

$$x_{k+1} = x_k + \beta x_k - \mu x_k = x_k + \underbrace{(\beta - \mu)}_{=:r} x_k$$

$$x_{k+1} = (1 + r)x_k \quad (3.1)$$

Die Differenz aus Geburten- und Sterberate bezeichnet man als **Wachstumsrate** r (pro Zeiteinheit und pro Individuum). Wie man durch Einsetzen leicht erkennt, ist $x_k = (1 + r)^k x_0$ für alle $k \geq 0$ eine Lösung dieser Differenzengleichung erster Ordnung. Die Bevölkerung wächst für $r > 0$ immer weiter an (man spricht von **exponentiellem Wachstum**), für $r < 0$ strebt sie gegen null (**exponentielle Abnahme**) und für $r = 0$ bleibt sie konstant.

Da in der Praxis nie unbegrenzt Platz und Futter vorhanden ist, ist dieses Modell im Fall $r > 0$ sehr unrealistisch. Man wird also versuchen, ein Modell zu konstruieren, bei dem die Wachstumsrate eine Funktion der Bevölkerungsdichte ist.

$$x_{k+1} = (1 + R(x_k))x_k$$

Von der Wachstumsrate $R(x_k)$ wird man verlangen, dass sie für eine sehr kleine Anzahl von Individuen positiv ist, also $R(0) = r_0 > 0$. Mit wachsender Bevölkerungszahl wird das Wachstum abnehmen und schließlich für eine sehr große Zahl K null werden. K wird als **Umweltkapazität** bezeichnet. Sie gibt die größte Anzahl von Individuen an, die die Umwelt gerade noch ernähren kann. Der Einfachheit halber kann man jetzt annehmen, dass $R(x_k)$ linear ist:

$$x_{k+1} = \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x_k}{K}\right)\right) x_k \quad (3.2)$$

Dieses Modell nennt man auch **zeitlich diskretes logistisches Wachstumsmodell**. Um die Gleichgewichtspunkte zu bestimmen, setzt man $x_k = \bar{x}$ für alle $k = 0, 1, 2, \dots$. Damit ergeben sich die singulären Punkte $\bar{x} = 0$ und $\bar{x} = K$.

$$\begin{aligned}x_{k+1} &= \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x_k}{K}\right)\right)x_k = f(x_k) \\f(x) &= x \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right)\right) \\f'(x) &= 1 + r_0 - \frac{2r_0x}{K}\end{aligned}$$

Um die Stabilität von 0 und K zu untersuchen, setzt man sie in die erste Ableitung von f ein. Da $|f'(0)| = |1 + r_0| > 1$ gilt, ist der Gleichgewichtspunkt $\bar{x} = 0$ instabil. Für $\bar{x} = K$ ergeben sich zwei Fälle:

$$|f'(K)| = |1 + r_0 - 2r_0| = |1 - r_0| \begin{cases} < 1 & \text{falls } r_0 < 2 \\ > 1 & \text{falls } r_0 > 2 \end{cases}$$

Damit ist K ein stabiler Gleichgewichtspunkt für $r_0 < 2$. Die Anzahl der Individuen wird also gegen die Umweltkapazität konvergieren. Für $r_0 > 2$ gibt es keine stabilen Gleichgewichtspunkte.

3.2 Diskrete Zweipopulationsmodelle

Da in einem gewissen Lebensraum stets mehrere Arten nebeneinander leben, wird im nächsten Schritt ein Modell konstruiert, bei dem eine Wechselwirkung zwischen zwei Populationen gegeben ist. x_k bezeichne nun die Anzahl der Individuen der ersten Population zum Zeitpunkt k , y_k die der zweiten Population. Die Wachstumsgleichungen lassen sich dann wie folgt schreiben:

$$\begin{aligned}x_{k+1} &= (1 + R_1(x_k, y_k))x_k \\y_{k+1} &= (1 + R_2(x_k, y_k))y_k\end{aligned}$$

$R_1(x_k, y_k)$ und $R_2(x_k, y_k)$ beschreiben die von den Populationsdichten abhängigen Wachstumsraten der ersten bzw. zweiten Population. Wie oben ist das Wachstum beider Arten positiv, wenn nur sehr wenige Individuen vorhanden sind, d. h. $R_1(0, 0) = r_1 > 0$ und $R_2(0, 0) = r_2 > 0$. K_i ($i = 1, 2$) gibt die größte Individuenzahl der i -ten Population an, die die Umwelt bei Abwesenheit der anderen Population gerade noch ernähren kann, also sind $R_1(K_1, 0) = 0$ und $R_2(0, K_2) = 0$. Anders als beim vorigen Modell müssen noch die Einflüsse der Populationen aufeinander in die Gleichungen eingehen. Wenn nun b_{12} den Einfluss der zweiten Population auf die erste und b_{21} den der ersten auf die zweite angibt, so ergeben sich die folgenden Gleichungen.

$$x_{k+1} = \left[1 + r_1 \left(1 - \frac{x_k}{K_1} + \frac{b_{12}y_k}{K_2}\right)\right]x_k \quad (3.3)$$

$$y_{k+1} = \left[1 + r_2 \left(1 - \frac{y_k}{K_2} + \frac{b_{21}x_k}{K_1}\right)\right]y_k \quad (3.4)$$

(3.3) und (3.4) ist ein Differenzengleichungssystem erster Ordnung.

Die Vorzeichen von b_{12} und b_{21} geben nun die Art der Wechselbeziehung an, in der sich die beiden Populationen befinden. Sind b_{12} und b_{21} beide positiv, so zieht jede Art aufgrund wechselseitiger Begünstigung des Wachstums einen Nutzen aus der Beziehung. Man spricht von **Symbiose**. Sind die Einflussparameter allerdings negativ, dann wirkt sich die Existenz der anderen Population ungünstig auf das Wachstum der eigenen Art aus. Es handelt sich also um ein **Konkurrenzverhältnis**. Stehen die beiden Bevölkerungen in

einer **Räuber - Beute - Beziehung**, so haben b_{12} und b_{21} unterschiedliche Vorzeichen. Je mehr Beute vorhanden ist, desto größer ist die Wachstumsrate der Räuber. Umgekehrt ist das Wachstum der Beute umso kleiner, je größer die Räuberpopulation ist. Bezeichne nun x_k die Anzahl der Beutetiere und y_k die Anzahl der Räuber, so muss b_{12} zwar kleiner, b_{21} aber größer als null sein.

Zur Bestimmung der Gleichgewichtspunkte setzt man x_k und y_k für alle $k = 0, 1, 2, \dots$ konstant. Unter der Voraussetzung, dass $b_{12}b_{21} \neq 1$ ist, und nach einigen Berechnung ergeben sich folgende vier Gleichgewichtspunkte: $(0, 0)$, $(K_1, 0)$, $(0, K_2)$ und (\bar{x}, \bar{y}) mit $\bar{x} = \frac{K_1(1+b_{12})}{1-b_{12}b_{21}}$ und $\bar{y} = \frac{K_2(1+b_{21})}{1-b_{12}b_{21}}$. Für Populationen ist der vierte Gleichgewichtspunkt nur dann interessant, wenn die Individuenzahlen \bar{x} und \bar{y} positiv sind. Man kann nun zeigen, dass gilt:

$$\bar{x}, \bar{y} > 0 \Leftrightarrow [(b_{12}, b_{21} > -1 \quad \text{und} \quad b_{12}b_{21} < 1) \quad \text{oder} \quad b_{12}, b_{21} < -1]$$

Beweis Für den Beweis müssen nur die Vorzeichen von Zähler und Nenner von \bar{x} und \bar{y} betrachtet werden. \square

Das heißt, nur wenn $(b_{12}, b_{21} > -1$ und $b_{12}b_{21} < 1)$ oder $b_{12}, b_{21} < -1$ gilt, gibt es vier Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten. In allen anderen Fällen gibt es nur die Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ und $(0, K_2)$.

Im nächsten Schritt soll die Stabilität der Gleichgewichtspunkte bestimmt werden. Dazu müssen die Eigenwerte der Jacobimatrix an diesen Punkten berechnet werden.

$$\begin{aligned} f(x, y) &= \left(1 + r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1} + \frac{b_{12}y}{K_2}\right)\right)x \\ g(x, y) &= \left(1 + r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2} + \frac{b_{21}x}{K_1}\right)\right)y \end{aligned}$$

Die Jacobimatrix lautet dann

$$\begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 + r_1 \left(1 - \frac{x}{K_1} + \frac{b_{12}y}{K_2}\right) - \frac{r_1 x}{K_1} & \frac{r_1 b_{12} x}{K_2} \\ \frac{r_2 b_{21} y}{K_1} & 1 + r_2 \left(1 - \frac{y}{K_2} + \frac{b_{21}x}{K_1}\right) - \frac{r_2 y}{K_2} \end{pmatrix}$$

Nun muss diese Matrix an den Gleichgewichtspunkten ausgewertet werden.

- Für $(0, 0)$ ergeben sich dann die Eigenwerte $\lambda_1 = 1 + r_1$ und $\lambda_2 = 1 + r_2$. Egal welche Werte r_1 , r_2 , b_{12} oder b_{21} annehmen, diese beiden Eigenwerte sind betragsmäßig immer größer eins. $(0, 0)$ ist daher in jedem Fall instabil.
- $(K_1, 0)$: Das Auswerten der Jacobimatrix an dieser Stelle liefert folgende Matrix:

$$\begin{pmatrix} 1 - r_1 & \frac{r_1 b_{12} K_1}{K_2} \\ 0 & 1 + r_2(1 + b_{21}) \end{pmatrix}$$

Wie leicht zu erkennen ist, hat diese Matrix die Eigenwerte $\lambda_1 = 1 - r_1$ und $\lambda_2 = 1 + r_2(1 + b_{21})$. Die Stabilität dieses Gleichgewichtspunktes hängt nun von den Werten r_1 , r_2 und b_{21} ab.

- $r_1 < 2$ und $-1 - \frac{2}{r_2} < b_{21} < -1 \Rightarrow (K_1, 0)$ ist (lokal) asymptotisch stabil
- $r_1 > 2$ oder $b_{21} > -1$ oder $b_{21} < -1 - \frac{2}{r_2} \Rightarrow (K_1, 0)$ ist instabil
- $(0, K_2)$: Man erhält die Eigenwerte $\lambda_1 = 1 + r_1(1 + b_{12})$ und $\lambda_2 = 1 - r_2$.
 - $r_2 < 2$ und $-1 - \frac{2}{r_1} < b_{12} < -1 \Rightarrow (0, K_2)$ ist (lokal) asymptotisch stabil
 - $r_2 > 2$ oder $b_{12} > -1$ oder $b_{12} < -1 - \frac{2}{r_1} \Rightarrow (0, K_2)$ ist instabil

- Die Berechnung der Eigenwerte des vierten Gleichgewichtspunktes (\bar{x}, \bar{y}) ist etwas aufwendiger. Setzt man \bar{x} und \bar{y} in das System (3.3) und (3.4) ein, so ergibt sich

$$\begin{aligned}\bar{x} &= \bar{x} + \bar{x}r_1 \left(1 - \frac{\bar{x}}{K_1} + \frac{b_{12}\bar{y}}{K_2}\right) \\ \bar{y} &= \bar{y} + \bar{y}r_2 \left(1 - \frac{\bar{y}}{K_2} + \frac{b_{21}\bar{x}}{K_1}\right)\end{aligned}$$

Daraus erhält man, dass $1 - \frac{\bar{x}}{K_1} + \frac{b_{12}\bar{y}}{K_2} = 0$ und $1 - \frac{\bar{y}}{K_2} + \frac{b_{21}\bar{x}}{K_1} = 0$ gilt. Nützt man dies beim Auswerten der Jacobimatrix aus, so ergeben sich die Eigenwerte aus folgender Gleichung:

$$\begin{vmatrix} 1 - \frac{r_1\bar{x}}{K_1} - \lambda & \frac{r_1b_{12}\bar{x}}{K_2} \\ \frac{r_2b_{21}\bar{y}}{K_1} & 1 - \frac{r_2\bar{y}}{K_2} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Nach einigen Umformungen erhält man schließlich

$$\lambda_{1,2} = 1 - \frac{1}{2} \left(\frac{r_1\bar{x}}{K_1} + \frac{r_2\bar{y}}{K_2} \right) \pm \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{r_1\bar{x}}{K_1} + \frac{r_2\bar{y}}{K_2} \right)^2 - 4 \frac{r_1r_2\bar{x}\bar{y}}{K_1K_2} (1 - b_{12}b_{21})} \quad (3.5)$$

$$= 1 - \frac{1}{2} \left(\frac{r_1\bar{x}}{K_1} + \frac{r_2\bar{y}}{K_2} \right) \pm \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{r_1\bar{x}}{K_1} - \frac{r_2\bar{y}}{K_2} \right)^2 + \frac{4r_1r_2\bar{x}\bar{y}b_{12}b_{21}}{K_1K_2}} \quad (3.6)$$

Um den Schreibaufwand zu verkürzen, setzen wir $p := \frac{r_1\bar{x}}{K_1} + \frac{r_2\bar{y}}{K_2} = \frac{1}{1-b_{12}b_{21}}(r_1(1+b_{12}) + r_2(1+b_{21})) > 0$. p kann abhängig von r_1 , r_2 , b_{12} und b_{21} beliebig große Werte annehmen. Außerdem verwenden wir die Abkürzung R für den Radikanden. Dann lassen sich die Eigenwerte schreiben als

$$\lambda_{1,2} = 1 - \frac{p}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{p^2 - 4 \frac{r_1r_2\bar{x}\bar{y}}{K_1K_2} (1 - b_{12}b_{21})} = 1 - \frac{p}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{R}$$

Für den Fall, dass $b_{12}, b_{21} < -1$, ist das Produkt $b_{12}b_{21} > 1$, und man kann bereits sagen, dass der Eigenwert

$$\lambda_1 = 1 - \frac{p}{2} + \frac{1}{2} \underbrace{\sqrt{p^2 - 4 \frac{r_1r_2\bar{x}\bar{y}}{K_1K_2} \underbrace{(1 - b_{12}b_{21})}_{<0}}}_{>p}$$

betragsmäßig größer als eins ist und daher (\bar{x}, \bar{y}) instabil ist.

Gelte nun $b_{12}, b_{21} > -1$ und $b_{12}b_{21} < 1$, dann ist (\bar{x}, \bar{y}) (lokal) asymptotisch stabil, wenn einer der folgenden Punkte erfüllt ist:

- $R = 0$ und $p < 4$
- $(R > 0$ und $p \leq 2)$ oder $(R > 0$ und $p > 2$ und $p + \sqrt{R} < 4)$
- $R < 0$ und $(1 - \frac{p}{2})^2 - \frac{R}{4} < 1$

Für

- $R = 0$ und $p > 4$ oder
- $R > 0$ und $p > 2$ und $p + \sqrt{R} > 4$ oder
- $R < 0$ und $(1 - \frac{p}{2})^2 - \frac{R}{4} > 1$

ist (\bar{x}, \bar{y}) instabil.

3.2.1 Symbiose

Bei symbiotischen Beziehungen - wie es sie zum Beispiel bei Blattschneideameisen, die in ihrem Bau Pilzgärten kultivieren, gibt - sind die beiden Einflussparameter b_{12} und b_{21} positiv.

Zunächst wird der Fall betrachtet, in dem vier Gleichgewichtspunkte existieren. Dies ist nur dann möglich, wenn $0 < b_{12}b_{21} < 1$ ($\Rightarrow R > 0$, vgl. (3.6)) ist.

- $(K_1, 0)$: Da der zweite Eigenwert größer eins ist, ist dieser Gleichgewichtspunkt immer instabil.
- $(0, K_2)$: Analog zum vorigen Punkt ergibt sich - egal welche Werte r_1 und r_2 annehmen - die Instabilität dieses Punktes.
- (\bar{x}, \bar{y}) : Im Fall von vier Gleichgewichtspunkten¹ gilt:
 - $p \leq 2$ oder $(p > 2 \text{ und } p + \sqrt{R} < 4) \Rightarrow (\bar{x}, \bar{y})$ (lokal) asymptotisch stabil
 - $p > 2$ und $p + \sqrt{R} > 4 \Rightarrow (\bar{x}, \bar{y})$ instabil

Ist das Produkt der beiden Einflussparameter b_{12} und b_{21} größer als eins, so existieren nur drei Gleichgewichtspunkte. Da aber sowohl $b_{12} > 0$ als auch $b_{21} > 0$ gilt, sind die Gleichgewichtspunkte $(K_1, 0)$ und $(0, K_2)$ instabil.

ZUSAMMENFASSUNG: Liegt der vierte Gleichgewichtspunkt im ersten Quadranten, so ist eine Koexistenz beider Populationen möglich.

3.2.2 Konkurrenz

In den meisten Fällen wird es zwischen zwei Populationen, die sich einen Lebensraum miteinander teilen, allerdings zu einem Konkurrenzverhältnis kommen. Beispiele dafür wären verschiedene Pflanzenarten, die auf einer Wiese wachsen. Studien über Konkurrenz und Konkurrenzausschluss haben gezeigt, dass zwei Pflanzenarten nur dann zusammen überleben können, wenn sie verschiedene Ernährungsbedürfnisse, verschiedene Ursachen für die Sterblichkeit oder wenn sie Empfindlichkeit gegenüber dem gleichen kontrollierenden Faktor (Licht, Wasser usw.) zu verschiedenen Zeitpunkten zeigen. Hat die eine Art zum Beispiel eine größere Blattdichte, die andere dafür längere Stiele, sodass sie ihren Konkurrenten überragt, so können beide zusammen weiterbestehen. Weisen sie jedoch sehr ähnliche Merkmale auf, so wird je nach Anfangsbedingung, eine der beiden Arten aussterben.

Im Falle eines Konkurrenzverhältnisses sind die beiden Einflussparameter negativ. Wird zuerst angenommen, dass alle vier Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten liegen, so müssen nun zwei Fälle untersucht werden. Sind $b_{12}, b_{21} < -1$, dann gilt folgendes:

- $(K_1, 0)$: Dieser Gleichgewichtspunkt ist
 - instabil für $r_1 > 2$ oder $b_{21} < -1 - \frac{2}{r_2}$ und
 - (lokal) asymptotisch stabil, wenn $r_1 < 2$ und $b_{21} > -1 - \frac{2}{r_2}$ sind.
- $(0, K_2)$: Analog dazu, ist $(0, K_2)$
 - instabil für $r_2 > 2$ oder $b_{12} < -1 - \frac{2}{r_1}$ und
 - (lokal) asymptotisch stabil, falls $r_2 < 2$ und $b_{12} > -1 - \frac{2}{r_1}$ gilt.

¹4. Gleichgewichtspunkt existiert $\Leftrightarrow b_{12}b_{21} < 1$ ($\Rightarrow \sqrt{R} < p$)

- (\bar{x}, \bar{y}) : Sind $b_{12}, b_{21} < -1$, dann ist das Produkt dieser beiden Einflussparameter größer eins und (\bar{x}, \bar{y}) daher instabil.

Für $-1 < b_{12}, b_{21} < 0$ ($\Rightarrow 0 < b_{12}b_{21} < 1$ und $R > 0$, vgl. (3.6)) gilt:

- $(K_1, 0), (0, K_2)$: Die Gleichgewichtspunkte sind jedenfalls instabil, da $b_{12}, b_{21} > -1$ gilt.
- (\bar{x}, \bar{y}) : Es ergeben sich folgende Fälle:
 - $p \leq 2$ oder $(p > 2 \text{ und } p + \sqrt{R} < 4) \Rightarrow (\bar{x}, \bar{y})$ (lokal) asymptotisch stabil
 - $p > 2$ und $p + \sqrt{R} > 4 \Rightarrow (\bar{x}, \bar{y})$ instabil

Drei Gleichgewichtspunkte gibt es nur dann, wenn ein Einflussparameter größer -1 , der andere aber kleiner als -1 ist. Zunächst betrachtet wir die Situation, dass $b_{12} < -1$ und $b_{21} > -1$ sind:

- $(K_1, 0)$ ist jedenfalls instabil, da $b_{21} > -1$ ist.
- Der Gleichgewichtspunkt $(0, K_2)$ ist
 - instabil für $r_2 > 2$ oder $b_{12} < -1 - \frac{2}{r_1}$ und
 - (lokal) asymptotisch stabil, wenn $r_2 < 2$ und $b_{12} > -1 - \frac{2}{r_1}$ sind.

Für $b_{21} < -1$ und $b_{12} > -1$ dreht sich diese Situation um:

- Der Gleichgewichtspunkt $(K_1, 0)$ ist
 - instabil für $r_1 > 2$ oder $b_{21} < -1 - \frac{2}{r_2}$ und
 - (lokal) asymptotisch stabil, wenn $r_1 < 2$ und $b_{21} > -1 - \frac{2}{r_2}$ gilt.
- $(0, K_2)$ ist immer instabil.

ZUSAMMENFASSUNG: Sind die Einflussparameter $b_{12}, b_{21} < -1$, so sind unter geeigneten Bedingungen beide Gleichgewichtspunkte $(K_1, 0)$ und $(0, K_2)$ (lokal) asymptotisch stabil. Welche der beiden Arten ausstirbt, hängt also von den Anfangsbedingungen ab.

Für $-1 < b_{12}, b_{21} < 0$ ist nur (\bar{x}, \bar{y}) stabil. Beide Populationen können überleben.

Gibt es allerdings nur drei Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten, so hängt es (unter gewissen Bedingungen) von der Größenordnung der beiden Einflussparameter zueinander ab, welche Population ausstirbt.

3.2.3 Räuber - Beute - Beziehungen

Werden zwei Populationen betrachtet, bei denen die eine Art die Beute der anderen ist, so haben die beiden Einflussparameter b_{12} und b_{21} unterschiedliches Vorzeichen. Im Folgenden wird angenommen, dass die erste Population die Beute ist, d. h. $b_{12} < 0$ und $b_{21} > 0$. Zunächst wird wieder der Fall betrachtet, bei dem alle vier Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten liegen. Dies ist nur dann möglich, wenn $-1 < b_{12} < 0$ ($\Rightarrow b_{12}b_{21} < 1$) ist.

- $(K_1, 0)$ ist immer instabil, da $b_{21} > 0$ ist.
- Weil $b_{12} > -1$ ist, ist auch $(0, K_2)$ stets instabil.
- Der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) ist (lokal) asymptotisch stabil, wenn einer der folgenden Punkte erfüllt ist:
 - $R = 0$ und $p < 4$

- $(R > 0 \text{ und } p \leq 2) \text{ oder } (R > 0 \text{ und } p > 2 \text{ und } p + \sqrt{R} < 4)$
- $R < 0 \text{ und } (1 - \frac{p}{2})^2 - \frac{R}{4} < 1$

und (\bar{x}, \bar{y}) ist instabil, wenn entweder

- $R = 0 \text{ und } p > 4 \text{ sind}$ oder
- $R > 0 \text{ und } p > 2 \text{ und } p + \sqrt{R} > 4 \text{ sind}$ oder
- $R < 0 \text{ und } (1 - \frac{p}{2})^2 - \frac{R}{4} > 1 \text{ sind.}$

Liegen nur drei Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten, so muss $b_{12} < -1$ und $b_{21} > 0$. Es gelten folgende Aussagen:

- $(K_1, 0)$ ist instabil.
- Der Gleichgewichtspunkt $(0, K_2)$ ist
 - instabil für $r_2 > 2$ oder $b_{12} < -1 - \frac{2}{r_1}$ und
 - (lokal) asymptotisch stabil, falls $r_2 < 2$ und $b_{12} > -1 - \frac{2}{r_1}$ sind.

ZUSAMMENFASSUNG: Existieren vier Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten, so kann (\bar{x}, \bar{y}) unter gewissen Bedingungen (lokal) asymptotisch stabil sein. Eine Koexistenz der beiden Populationen ist also möglich.

Gibt es allerdings nur drei Gleichgewichtspunkte, dann ist nur $(0, K_2)$ unter geeigneten Bedingungen stabil. Die Beutepopulation wird also aussterben.

Kapitel 4

Ebene autonome Differentialgleichungssysteme

Gegeben sei das Differentialgleichungssystem erster Ordnung:

$$\dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2) \quad (4.1)$$

$$\dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2) \quad (4.2)$$

bzw. mit $x = (x_1, x_2)^T$ und $f = (f_1, f_2)^T$

$$\dot{x} = f(x) \quad (4.3)$$

Dabei seien f_1 und f_2 Funktionen von zwei Veränderlichen x_1 und x_2 , die auf einer offenen Menge $D \subseteq \mathbb{R}^2$ definiert und dort stetig partiell nach x_1 und x_2 differenzierbar sind.

Unter einer **Lösung** von (4.1) und (4.2) bzw. (4.3) versteht man eine differenzierbare Funktion $x(t) = (x_1(t), x_2(t))^T$, $x : I \rightarrow D$, die für alle $t \in I$ der Bedingung

$$\dot{x}_1(t) = f_1(x_1(t), x_2(t))$$

$$\dot{x}_2(t) = f_2(x_1(t), x_2(t))$$

oder kurz $\dot{x}(t) = f(x(t))$ genügt. Aus dem Existenz- und Eindeigkeitssatz folgt dann unter gewissen Regularitätsvoraussetzungen über f_1 und f_2 , dass es zu jedem Anfangswert t_0 und zu jedem Punkt (ζ, η) aus D eine reelle Lösung $(x_1(t), x_2(t))$ von (4.1) und (4.2) gibt mit $x_1(t_0) = \zeta$ und $x_2(t_0) = \eta$. Diese Lösung existiert in einer entsprechend klein gewählten Umgebung des Punktes t_0 .

Jede Lösung von (4.1) und (4.2) kann geometrisch als **Integalkurve** in einem räumlichen (x_1, x_2, t) - Koordinatensystem dargestellt werden. Projiziert man diese Kurve auf die (x_1, x_2) - Ebene, erhält man die zur Lösung $(x_1(t), x_2(t))$ gehörende **Phasenkurve**. Daher wird die (x_1, x_2) - Ebene in diesem Zusammenhang auch **Phasenebene** genannt.

Systeme, bei denen die unabhängige Variable t nicht explizit im Argument der Funktionen f_1 und f_2 auf der rechten Seite von (4.1) und (4.2) vorkommt, nennt man **autonom**.

Lemma 1 *Mit jeder Lösung $x(t)$ von (4.3), $t \in (\alpha, \beta)$, ist auch $x_\tau = x(t + \tau)$, $t \in (\alpha - \tau, \beta - \tau)$ für jede Wahl von $\tau \in \mathbb{R}$ wieder eine Lösung von (4.3).*

Beweis $x(t)$ sei eine Lösung von (4.3) auf dem Intervall $I = (\alpha, \beta)$. Für $t \in I_\tau = (\alpha - \tau, \beta - \tau)$ ist $t + \tau$ wieder in I . Also gilt $\dot{x}_\tau(t) = \dot{x}(t + \tau) = f(x(t + \tau)) = f(x_\tau(t))$, und damit ist x_τ eine Lösung von (4.3) auf I_τ .

Man erhält also aus jeder Lösung $x(t)$ von (4.3) durch Verschieben in t wieder eine Lösung von (4.3). Dies gilt allerdings nur für autonome Systeme.

Unter den **Gleichgewichtspunkten** oder **singulären Punkten** des Systems $\dot{x} = f(x)$ versteht man alle Punkte $(\bar{x}_1, \bar{x}_2) \in D$, für die $x_1(t) \equiv \bar{x}_1$, $x_2(t) \equiv \bar{x}_2 \forall t$ eine Lösung von $\dot{x} = f(x)$ ist bzw. für die $f_1(\bar{x}_1, \bar{x}_2) = f_2(\bar{x}_1, \bar{x}_2) = 0$ gilt. Wird das System aus einer Ruhelage gestört, so kann es entweder in diese zurückkehren (man spricht dann von einem **stabilen** Gleichgewichtspunkt) oder sich immer weiter davon entfernen (**instabile** Ruhelage).

Für singuläre Punkte von (4.3) kann man durch Transformation $y_1 = x_1 - \bar{x}_1$, $y_2 = x_2 - \bar{x}_2$, d. h. durch Übergang zum System:

$$\dot{y}_1 = g_1(y_1, y_2) = f_1(y_1 + \bar{x}_1, y_2 + \bar{x}_2) \quad (4.4)$$

$$\dot{y}_2 = g_2(y_1, y_2) = f_2(y_1 + \bar{x}_1, y_2 + \bar{x}_2) \quad (4.5)$$

stets erreichen, dass der betrachtete Gleichgewichtspunkt der Nullpunkt $(0, 0)$ ist. Das System (4.4) und (4.5) ist dann mindestens auf einer Umgebung des Ursprungs definiert.

Sei $\bar{x} = (0, 0)$ ein Gleichgewichtspunkt von $\dot{x} = f(x)$. \bar{x} heißt **stabil**, falls es zu jedem $\varepsilon > 0$ ein $\rho > 0$ gibt, sodass für jede Lösung $x(t)$ von (4.3) mit $\|x(t_0)\| < \rho$ für ein $t_0 \in \mathbb{R}$ gilt: $x(t)$ existiert $\forall t \geq t_0$ und $\|x(t)\| < \varepsilon$ für $t_0 \leq t < \infty$.

\bar{x} heißt **instabil**, wenn er nicht stabil ist.

Man nennt \bar{x} (lokal) **asymptotisch stabil**, falls er stabil ist und wenn (zusätzlich) ein $\eta > 0$ existiert mit der Eigenschaft: Jede Lösung $x(t)$ von (4.3) mit $\|x(t_0)\| < \eta$ für ein $t_0 \in \mathbb{R}$ existiert für alle $t \geq t_0$, und es gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

\bar{x} heißt **attraktiv**, falls ein $\eta > 0$ existiert mit der Eigenschaft: Jede Lösung $x(t)$ von (4.3) mit $\|x(t_0)\| < \eta$ für ein $t_0 \in \mathbb{R}$ existiert für alle $t \geq t_0$, und es gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

4.1 Stabilität linearer Systeme

Immer wenn ein funktionaler Zusammenhang $\dot{x} = f(x)$ linear in x_1 und x_2 ist, entspricht dies einem System:

$$\dot{x}_1 = a_{11}x_1 + a_{12}x_2 \quad (4.6)$$

$$\dot{x}_2 = a_{21}x_1 + a_{22}x_2 \quad (4.7)$$

wobei die Koeffizienten a_{ij} für $i, j = 1, 2$ konstant sind. (4.6) und (4.7) lässt sich mit Hilfe der Matrix $A = (a_{ij})_{i,j=1,2}$ schreiben als $\dot{x} = Ax$. $(0, 0)$ ist stets ein Gleichgewichtspunkt dieses Systems. Für $q = \det A = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} \neq 0$ (d. h. falls A nicht singulär ist) ist $(0, 0)$ sogar der einzige singuläre Punkt. Für $q = 0$ sind alle Punkte der Geraden $a_{11}x_1 + a_{12}x_2 = 0$ bzw. $a_{21}x_1 + a_{22}x_2 = 0$ Gleichgewichtspunkte.

Im Folgenden betrachten wir nur isolierte singuläre Punkte, d. h. $q \neq 0$. Für $a_{12} = a_{21} = 0$ ist das System (4.6) und (4.7) entkoppelt. Die durch den Punkt (ζ, η) gehende Lösungskurve ist durch $x_1 = \zeta e^{a_{11}t}$ und $x_2 = \eta e^{a_{22}t}$ gegeben. Wenn nicht $a_{12} = a_{21} = 0$ gilt, können wir o. B. d. A. $a_{12} \neq 0$ voraussetzen. Mit dem Ansatz

$$\begin{aligned} x_1 &= u_1 + u_2 \\ x_2 &= \alpha u_1 + \beta u_2 \end{aligned}$$

erhält man das System

$$\begin{aligned} \dot{u}_1(\alpha - \beta) &= u_1(a_{21} + a_{22}\alpha - a_{11}\beta - a_{12}\alpha\beta) + u_2(a_{21} + a_{22}\beta - a_{11}\beta - a_{12}\beta^2) \\ \dot{u}_2(\alpha - \beta) &= u_1(a_{11}\alpha + a_{12}\alpha^2 - a_{21} - a_{22}\alpha) + u_2(a_{11}\alpha + a_{12}\alpha\beta - a_{21} - a_{22}\beta) \end{aligned}$$

Die ursprünglichen Anfangsbedingungen $x_1(0) = \zeta$ und $x_2(0) = \eta$ gehen bezüglich der neuen Variablen in $u_1(0) = \frac{\zeta\beta - \eta}{\beta - \alpha}$ und $u_2(0) = \frac{\eta - \zeta\alpha}{\beta - \alpha}$ über. Ein entkoppeltes System erhalten

wir genau dann, wenn $a_{21} + a_{22}\beta - a_{11}\beta - a_{12}\beta^2 = a_{11}\alpha + a_{12}\alpha^2 - a_{21} - a_{22}\alpha = 0$ ist. Die weiteren Überlegungen hängen nun davon ab, ob die Diskriminante der quadratischen Gleichung

$$r^2 - \frac{a_{22} - a_{11}}{a_{12}}r - \frac{a_{21}}{a_{12}} = 0 \quad (4.8)$$

von null verschieden oder gleich null ist.

Im ersten Fall besitzt (4.8) zwei voneinander verschiedene Lösungen $r_{1,2} = \frac{1}{2a_{12}}(a_{22} - a_{11} \pm \sqrt{p^2 - 4q})$ mit $p = -(a_{11} + a_{22})$ und $q = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$. Setzt man nun $\alpha = r_1$ und $\beta = r_2$, so erhält man das vollständig entkoppelte System

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \lambda_1 u_1 \\ \dot{u}_2 &= \lambda_2 u_2 \end{aligned}$$

mit $\lambda_1 = \frac{a_{22}r_1 - a_{11}r_2 + 2a_{21}}{r_1 - r_2}$ und $\lambda_2 = \frac{a_{11}r_1 - a_{22}r_2 - 2a_{21}}{r_1 - r_2}$. Die Lösung lautet dann $u_1 = u_1(0)e^{\lambda_1 t}$ und $u_2 = u_2(0)e^{\lambda_2 t}$. Rücktransformation ergibt dann für x_1 und x_2

$$\begin{aligned} x_1 &= \frac{\zeta r_2 - \eta}{r_2 - r_1} e^{\lambda_1 t} + \frac{\eta - \zeta r_1}{r_2 - r_1} e^{\lambda_2 t} \\ x_2 &= \frac{\zeta r_2 - \eta}{r_2 - r_1} r_1 e^{\lambda_1 t} + \frac{\eta - \zeta r_1}{r_2 - r_1} r_2 e^{\lambda_2 t} \end{aligned}$$

Mit Hilfe der Satzgruppe von Vieta ($r_1 + r_2 = \frac{a_{22} - a_{11}}{a_{12}}$ und $r_1 r_2 = -\frac{a_{21}}{a_{12}}$) kann man zeigen, dass

$$\begin{aligned} \lambda_1 \lambda_2 &= \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} [(a_{22}r_1 - a_{11}r_2 + 2a_{21})(a_{11}r_1 - a_{22}r_2 - 2a_{21})] \\ &= a_{11}a_{22} + \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} [2a_{11}a_{22}r_1r_2 - r_1r_2(a_{11}^2 + a_{22}^2) + 2a_{21}(a_{11} - a_{22})(r_1 + r_2) - 4a_{21}^2] \\ &= a_{11}a_{22} + \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} [r_1r_2(a_{11} - a_{22})^2 + 2a_{21}(a_{11} - a_{22})(r_1 + r_2) - 4a_{21}^2] \\ &= a_{11}a_{22} + \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} \left[\frac{a_{21}}{a_{12}}(r_1 + r_2)^2 a_{12}^2 - 2a_{21}(r_1 + r_2)^2 a_{12} - 4a_{12}a_{21} \frac{a_{21}}{a_{12}} \right] \\ &= a_{11}a_{22} + \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} [-a_{12}a_{21}(r_1 + r_2)^2 + 4a_{12}a_{21}r_1r_2] \\ &= a_{11}a_{22} + \frac{1}{(r_1 - r_2)^2} [-a_{12}a_{21}(r_1 - r_2)^2] \\ &= a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = q \end{aligned}$$

ist. Da aber auch $\lambda_1 + \lambda_2 = -p$ ist, können die Exponenten λ_1 und λ_2 auch als Lösung der sogenannten **charakteristischen Gleichung**

$$\det(A - \lambda I) = \lambda^2 + p\lambda + q = 0$$

des linearen Differentialgleichungssystems bestimmt werden.

Besitzt (4.8) eine Doppelwurzel, so gilt $r = r_1 = r_2 = \frac{a_{22} - a_{11}}{2a_{12}}$. Ein vollständiges Entkoppeln ist jetzt nicht mehr möglich. Setzt man $\alpha = r$ und $\beta = r + 1$, so erhält man (wie man mit einiger Mühe nachrechnet¹) das System

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \lambda u_1 + a_{12}u_2 \\ \dot{u}_2 &= \lambda u_2 \end{aligned}$$

¹siehe auch [7]

mit $\lambda = \frac{a_{11}+a_{22}}{2}$. Die Lösungen lauten $u_1 = u_1(0)e^{\lambda t} + a_{12}u_2(0)te^{\lambda t}$ und $u_2 = u_2(0)e^{\lambda t}$ und nach Rücktransformation

$$\begin{aligned}x_1 &= \zeta e^{\lambda t} + a_{12}(\eta - \zeta r)te^{\lambda t} \\x_2 &= \eta e^{\lambda t} + a_{12}r(\eta - \zeta r)te^{\lambda t}\end{aligned}$$

Auch hier genügt λ der charakteristischen Gleichung $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$. Die charakteristische Gleichung besitzt genau dann eine Doppelwurzel, wenn (4.8) eine solche besitzt.

Satz 2 Gegeben sei das lineare Differentialgleichungssystem $\dot{x} = Ax$ mit dem einzigen Gleichgewichtspunkt $(0, 0)$. λ_1 und λ_2 seien die Lösungen der charakteristischen Gleichung. Dann ist der Nullpunkt:

1. asymptotisch stabil, wenn $\operatorname{Re}(\lambda_1) < 0$ und $\operatorname{Re}(\lambda_2) < 0$ ist,
2. stabil, aber nicht asymptotisch stabil, wenn $\operatorname{Re}(\lambda_1) = \operatorname{Re}(\lambda_2) = 0$, d. h. wenn λ_1 und λ_2 rein imaginär sind,
3. instabil, wenn wenigstens ein Realteil positiv ist.

Beweis trivial ($e^{\lambda t} = e^{at}e^{ibt}$ mit $|e^{ibt}| = |\cos bt + i \sin bt| = 1$) \square

4.2 Klassifikation der Gleichgewichtspunkte bei linearen Systemen

Im Folgenden wird wieder das lineare System $\dot{x} = Ax$ betrachtet. Die Eigenwerte der charakteristischen Gleichung lassen sich dann durch

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}(-p \pm \sqrt{p^2 - 4q})$$

mit $p = -(a_{11} + a_{22})$ und $q = \det A$ berechnen. Ist $q \neq 0$, so ist $\lambda = 0$ kein Eigenwert. Für den Fall, dass $p^2 \geq 4q$ gilt, sind beide Eigenwerte reell, ansonsten sind sie konjugiert komplex.

Ist nun die Systemmatrix A nicht singulär, dann ist der Ursprung $(0, 0)$ der einzige Gleichgewichtspunkt des Systems. Seine Charakteristik entspricht (genau) einem der fünf Fälle:

1. $\lambda_1 \neq \lambda_2$, reell und $\operatorname{sgn} \lambda_1 \neq \operatorname{sgn} \lambda_2$

Wir betrachten nun die einfachere Lösung $u_1 = u_1(0)e^{\lambda_1 t}$ und $u_2 = u_2(0)e^{\lambda_2 t}$. Die Rücktransformation ist nichts anderes als eine affine Verzerrung (Drehstreckung). Ist λ_1 positiv und λ_2 negativ, so konvergiert u_1 für $t \rightarrow -\infty$ gegen null, für $t \rightarrow \infty$ gegen ∞ oder $-\infty$ je nach Vorzeichen von $u_1(0)$. u_2 verhält sich genau umgekehrt. Dies bedeutet, dass die durch $u_1 = u_1(0)e^{\lambda_1 t}$ und $u_2 = u_2(0)e^{\lambda_2 t}$ gegebene Phasenkurve, falls $u_1(0) \neq 0$ und $u_2(0) \neq 0$ ist, für $t \rightarrow \infty$ die Gerade $u_1 = 0$ und für $t \rightarrow -\infty$ die Gerade $u_2 = 0$ als Asymptote besitzt. Man spricht von einem **Sattelpunkt**.

2. $\lambda_1 \neq \lambda_2$, reell, $\operatorname{sgn} \lambda_1 = \operatorname{sgn} \lambda_2$

Sind beide Eigenwerte negativ, so streben u_1 und u_2 von irgendeinem Punkt $u_1(0) \neq 0$, $u_2(0) \neq 0$ mit wachsendem t gegen null. Falls $|\lambda_1| > |\lambda_2|$ ist, besitzt die Phasenkurve im Nullpunkt die u_2 - Achse, für $|\lambda_1| < |\lambda_2|$ die u_1 - Achse, als Tangente. Durch den Nullpunkt werden sowohl die u_1 - als auch die u_2 - Achse in zwei Halbgeraden zerlegt. Diese Halbgeraden stellen ebenfalls Phasenkurven dar. Den Gleichgewichtspunkt nennt man dann einen **stabilen Knoten**. Sind die Eigenwerte positiv, so bekommt man dasselbe Phasenbild, allerdings mit anderen Pfeilrichtungen. In diesem Fall ist der Knoten **instabil**.

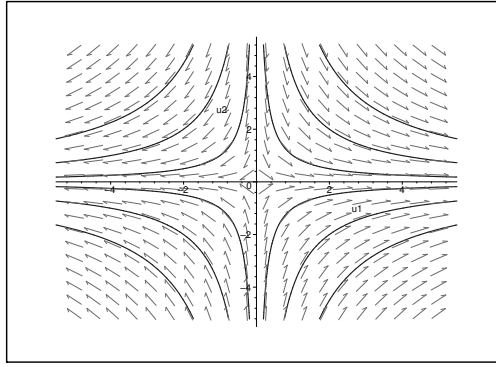


Abb. 4.1: (instabiler) Sattelpunkt

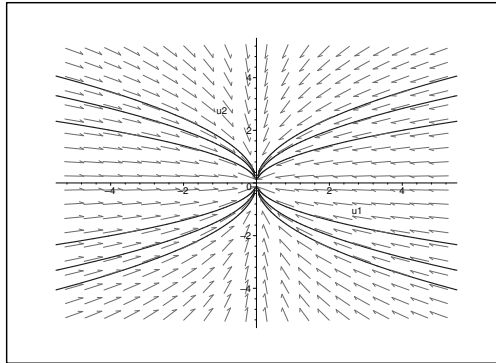


Abb. 4.2: asymptotisch stabiler Knoten

3. $\lambda_1 = \lambda_2$, reell, $\text{sgn}\lambda_1 = \text{sgn}\lambda_2$

Für $a_{12} \neq 0$ erhalten wir die Lösungen $x_1 = \zeta e^{\lambda t} + a_{12}(\eta - \zeta r)te^{\lambda t}$ und $x_2 = \eta e^{\lambda t} + a_{12}r(\eta - \zeta r)te^{\lambda t}$ mit $r = \frac{a_{22} - a_{11}}{2a_{12}}$. Verwenden wir nun die Abkürzungen a , b und c für η , ζ und $a_{12}(\eta - \zeta r)$, so erhalten wir unter der Voraussetzung, dass $\eta - \zeta r \neq 0$ (d. h. $c \neq 0$) ist,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_2(t)}{x_1(t)} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{ae^{\lambda t} + rcte^{\lambda t}}{be^{\lambda t} + cte^{\lambda t}} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{a}{b + ct} + \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{rct}{b + ct} = r$$

Das heißt, die Gerade $x_2 = rx_1$ ist in der Umgebung des Ursprungs die Tangente an die Lösungskurve. Sind $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$, so spricht man von einem **instabilen entarteten Knoten**, für $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$ ist er **stabil**.

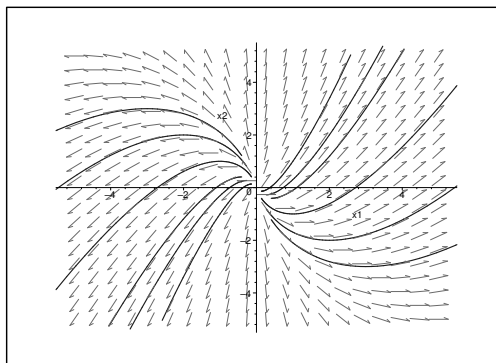


Abb. 4.3: instabiler entarteter Knoten mit $r = 0$

Für $a_{12} = a_{21} = 0$ ist das System (4.6) und (4.7) bereits entkoppelt. Die Lösungen lauten $x_1 = \zeta e^{a_{11}t}$ und $x_2 = \eta e^{a_{22}t}$. Nach Elimination von t erkennt man, dass die Lösungskurven eine Schar von Halbgeraden durch den Ursprung bilden (**singulärer Knoten**). Die Orientierung der Kurven hängt wieder vom Vorzeichen ab.

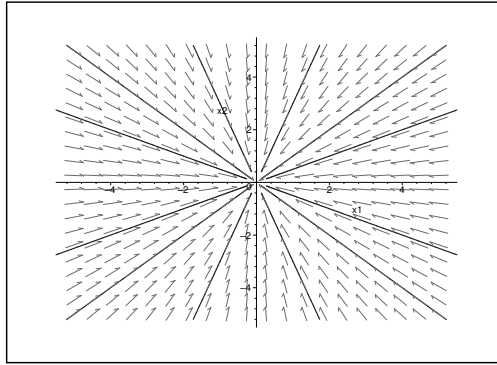


Abb. 4.4: stabiler singulärer Knoten

4. λ_1 und λ_2 konjugiert komplex, aber nicht rein imaginär
Sind λ_1 und λ_2 konjugiert komplex (d. h. $\lambda_2 = \bar{\lambda}_1$), dann sind auch r_1 und r_2 konjugiert komplex (d. h. $r_2 = \bar{r}_1$). Die Lösungskurven lauten

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \left(c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ r_1 \end{pmatrix} e^{\lambda_1 t} + \bar{c}_1 \begin{pmatrix} 1 \\ \bar{r}_1 \end{pmatrix} e^{\bar{\lambda}_1 t} \right) \quad (4.9)$$

mit $c_1 = (\eta - \zeta \bar{r}_1) \frac{1}{i \Im r_1}$. Da für komplexe Zahlen c , λ und z gilt, dass $\overline{ce^{\lambda t}} = \bar{c}e^{\bar{\lambda}t}$ und $\Re(z) = \frac{1}{2}(z + \bar{z})$ ist, lässt sich (4.9) schreiben als

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix} = \Re \left(c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ r_1 \end{pmatrix} e^{\lambda_1 t} \right)$$

Ersetzt man λ_1 durch $a + ib$ (mit reellen a und b) und $c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ r_1 \end{pmatrix}$ durch $\begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} + i \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$ (mit reellen u_1 , u_2 , v_1 und v_2), so erhält man

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_1 & -v_1 \\ u_2 & -v_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{x}_1(t) \\ \tilde{x}_2(t) \end{pmatrix} \quad (4.10)$$

mit $\begin{pmatrix} \tilde{x}_1(t) \\ \tilde{x}_2(t) \end{pmatrix} = e^{at} \begin{pmatrix} \cos bt \\ \sin bt \end{pmatrix}$. Die Phasenkurven haben eine spiralartigen Verlauf. Der Nullpunkt ist ein **Strudelpunkt** oder ein **Fokus**. Falls die Realteile negativ sind, so ist er **stabil**, ansonsten **instabil**.

5. λ_1 , λ_2 nicht reell und rein imaginär
Für die Phasenkurven ergibt sich wie oben (4.10), allerdings ist nun $a = 0$. Sie bilden eine Schar von konzentrischen Ellipsen um den Nullpunkt. Man spricht von einem stabilen **Wirbelpunkt** oder **Zentrum**.

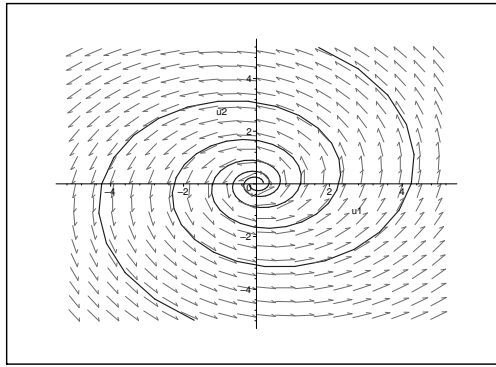


Abb. 4.5: instabiler Fokus

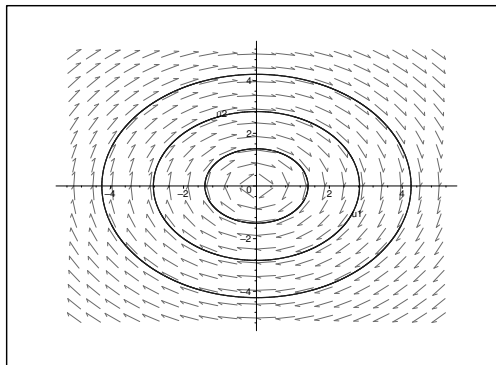


Abb. 4.6: Wirbel

ZUSAMMENFASSUNG: Die folgende Tabelle gibt den Typ des Gleichgewichtspunktes in Abhängigkeit von λ_1 und λ_2 an.

Tabelle I: Typ des Gleichgewichtspunktes (0,0) in Abhängigkeit von λ_1 und λ_2

λ_1, λ_2 in der komplexen Ebene	Typ des Gleichgewichtspunktes
$\lambda_1 \neq \lambda_2$, reell, $\text{sgn}\lambda_1 \neq \text{sgn}\lambda_2$	(instabiler) Sattelpunkt
$\lambda_1 \neq \lambda_2$, reell, $\lambda_1, \lambda_2 < 0$	asymptotisch stabiler Knoten
$\lambda_1 \neq \lambda_2$, reell, $\lambda_1, \lambda_2 > 0$	instabiler Knoten
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda < 0$	asymptotisch stabiler entarteter Knoten
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda > 0$	instabiler entarteter Knoten
nicht reell und rein imaginär	Wirbelpunkt
konjugiert komplex mit negativen Realteilen	asymptotisch stabiler Fokus
konjugiert komplex mit positiven Realteilen	instabiler Fokus

4.3 Stabilität nichtlinearer Systeme: Linearisierung

Gegeben sei das System (4.1) und (4.2), allerdings wird angenommen, dass die Funktionen f_1 und f_2 nun **nichtlinear** seien:

$$\dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2) \quad (4.11)$$

$$\dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2) \quad (4.12)$$

f_1 und f_2 seien wieder aus $C^1(D)$, und $(0, 0) \in D$ sei ein Gleichgewichtspunkt von (4.11) und (4.12).

f_1 und f_2 können nun aufgrund der Differenzierbarkeit gemäß

$$f_1(x_1, x_2) = a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \text{höhere Potenzen}$$

$$f_2(x_1, x_2) = a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \text{höhere Potenzen}$$

mit $a_{ij} = \frac{\partial f_i(0,0)}{\partial x_j}$ für $i, j = 1, 2$ um den Nullpunkt in Taylorreihen entwickelt werden. Man bezeichnet das durch Vernachlässigung der höheren Potenzen von x_1 und x_2 in der Taylorentwicklung entstehende System

$$\dot{x}_1 = a_{11}x_1 + a_{12}x_2$$

$$\dot{x}_2 = a_{21}x_1 + a_{22}x_2$$

als das zu (4.11) und (4.12) gehörende **linearisierte System** oder **System in erster Näherung**.

Ist (\bar{x}_1, \bar{x}_2) ein beliebiger Gleichgewichtspunkt von (4.11) und (4.12), so lautet die Linearisierung um (\bar{x}_1, \bar{x}_2)

$$\dot{u}_1 = a_{11}u_1 + a_{12}u_2 \quad (4.13)$$

$$\dot{u}_2 = a_{21}u_1 + a_{22}u_2 \quad (4.14)$$

mit $a_{ij} = \frac{\partial f_i(\bar{x}_1, \bar{x}_2)}{\partial x_j}$. Diese Linearisierung erhält man, wenn man zuerst mit $u_i = x_i - \bar{x}_i$ in den Ursprung transformiert

$$g_1(u_1, u_2) = f_1(u_1 + \bar{x}_1, u_2 + \bar{x}_2)$$

$$g_2(u_1, u_2) = f_2(u_1 + \bar{x}_1, u_2 + \bar{x}_2)$$

und dann linearisiert ($g_1(0, 0) = f_1(\bar{x}_1, \bar{x}_2) = 0$, $g_2(0, 0) = f_2(\bar{x}_1, \bar{x}_2) = 0$):

$$g_1(u_1, u_2) = a_{11}u_1 + a_{12}u_2$$

$$g_2(u_1, u_2) = a_{21}u_1 + a_{22}u_2$$

denn es gilt $a_{ij} = \frac{\partial g_i(0,0)}{\partial u_j} = \frac{\partial f_i(\bar{x}_1, \bar{x}_2)}{\partial x_j}$. Es ist nun die Annahme naheliegend, dass der Charakter des singulären Punktes (\bar{x}_1, \bar{x}_2) von (4.11) und (4.12) weitgehend mit dem Verhalten des um diesen Punkt linearisierten Systems übereinstimmt. In diesem Zusammenhang gilt der folgende Satz:

Satz 3 (Prinzip der ersten Näherung)

$(\bar{x}_1, \bar{x}_2) \in D$ sei ein Gleichgewichtspunkt von (4.11) bzw. (4.12) und (4.13) bzw. (4.14) die zugehörige Linearisierung um (\bar{x}_1, \bar{x}_2) . Dann gilt:

1. Der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}_1, \bar{x}_2) des nichtlinearen Systems (4.11) und (4.12) ist asymptotisch stabil oder instabil, wenn das gleiche für den Nullpunkt $(0, 0)$ des zugehörigen linearisierten Systems (4.13) und (4.14) zutrifft.
2. Ist der Nullpunkt für das linearisierte System (4.13) und (4.14) ein Knoten, Fokus oder Sattelpunkt, so ist der Punkt (\bar{x}_1, \bar{x}_2) des ursprünglichen nichtlinearen Systems (4.11) und (4.12) ein singulärer Punkt vom selben Typ.

Um nun den Stabilitätstyp eines Gleichgewichtspunktes \bar{x} eines ebenen nichtlinearen Systems $\dot{x} = f(x)$ mit $f \in C^1(D)$ zu bestimmen, geht man wie folgt vor:

1. Berechnung der Jacobischen Funktionalmatrix (Systemmatrix der Linearisierung von $\dot{x} = f(x)$ um \bar{x}):

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(\bar{x})}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1(\bar{x})}{\partial x_2} \\ \frac{\partial f_2(\bar{x})}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2(\bar{x})}{\partial x_2} \end{pmatrix}$$

2. Dann bestimmt man die beiden Eigenwerte von A . Aus ihrer Lage in der komplexen Ebene folgt nach Satz 3 der Stabilitätstyp von \bar{x} . Greift der Satz 3 nicht, ist also zum Beispiel der Realteil eines Eigenwertes von A gleich 0, dann kann keine Aussage gemacht werden.

Kapitel 5

Kontinuierliche Populationsmodelle

5.1 Grundlegende kontinuierliche Modelle für isolierte Populationen

Im dritten Kapitel wurde ein Modell betrachtet, bei dem man annahm, dass die Population pro Zeiteinheit um einen konstanten Faktor r anwächst. r war dabei unabhängig vom Lebensalter und der Anfangszahl der Individuen. Wir erhielten folgendes Modell:

$$x_{k+1} = x_k + rx_k = x_k(1 + r)$$

mit der Lösung

$$x_k = x_0(1 + r)^k \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

dabei hat x_0 die Populationsgröße zu Beginn bezeichnet.

Die Entwicklung einer Population mit überlappenden Generationen kann aber auch als kontinuierlicher Vorgang aufgefasst werden. $x(t)$ bezeichne nun die Populationsgröße zum Zeitpunkt t . Betrachtet man das Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ und sei $\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t)$, so gilt:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = \frac{dx}{dt} = \dot{x} = rx \quad (5.1)$$

r ist die konstante **momentane Zuwachsrate**. Sie ergibt sich aus der Differenz der momentanen Geburtenrate und der momentanen Sterberate. Die Lösung der Gleichung (5.1) lautet $x(t) = x(0)e^{rt}$. Ist $r < 0$ so fällt $x(t)$ monoton ab und nähert sich asymptotisch dem Wert Null (**exponentielle Abnahme**). Für $r > 0$ nimmt $x(t)$ exponentiell zu (**exponentielles Wachstum**).

Natürlich ist exponentielles Wachstum auf die Dauer gesehen nicht möglich. Der Lebensraum und die Nahrungsquellen sind schließlich begrenzt. Die Ressourcen nehmen mit wachsender Bevölkerungsgröße $x(t)$ ab. Ist diese Abnahme linear, so erhält man die sogenannte **logistische Differentialgleichung**

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (5.2)$$

wobei $r, K > 0$ sind. Der Faktor rx , der einer konstanten Wachstumsrate entspricht, wird um $\frac{r}{K}x^2$ vermindert. Dieser Term entspricht der Konkurrenz innerhalb der Population (**innerspezifische Konkurrenz**).

Die Lösung der Differentialgleichung (5.2) findet man mit Trennung der Veränderlichen

und mit Hilfe der Partialbruchzerlegung.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{x(1 - \frac{x}{K})} &= r dt \\ (\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x})dx &= r dt \\ \ln x - \ln(K-x) &= rt + \hat{C} \\ \frac{x}{K-x} &= Ce^{rt}\end{aligned}$$

Nach Einsetzen der Anfangsbedingung $x(0) = x_0 > 0$ und einigen Umformungen erhält man schließlich

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)} = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}} \quad (5.3)$$

Wie man aus (5.3) leicht erkennen kann, konvergiert $x(t)$ für $t \rightarrow \infty$ gegen K . Je nachdem, ob x_0 größer oder kleiner K ist, ist $x(t)$ entweder monoton fallend oder wachsend. Daher muss K ein stabiler Gleichgewichtspunkt sein. Er wird oft als **Kapazität** bezeichnet, d.h. als die Menge an Individuen, die die Umwelt gerade noch ernähren kann.

Für kleine Werte von t wächst $x(t)$ nahezu exponentiell gemäß $x(t) \approx x_0e^{rt}$, durchläuft an der Stelle $x(t) = \frac{K}{2}$ einen Wendepunkt und nähert sich dann der Geraden $x = K$. Dieses Verhalten bezeichnet man als **logistisches Wachstum**.

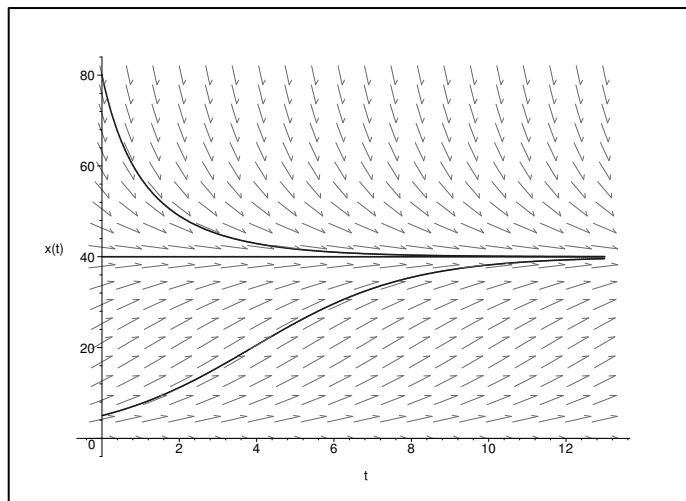


Abbildung 5.1: logistisches Wachstum für $r = \frac{1}{2}$ und $K = 40$

5.2 Symbiose

Betrachtet man zwei Populationen, die gemeinsam einen Lebensraum besiedeln, so wird nicht nur die innerspezifische Konkurrenz einen Einfluss auf die Wachstumsraten haben, sondern auch noch die Art des Verhältnisses der beiden zueinander eine Rolle spielen. Im Folgenden wird angenommen, dass beide Populationen einen Nutzen aus der Beziehung ziehen, da z. B. die erste Art der zweiten lebensnotwendige Nährstoffe liefert und die zweite Bevölkerung aber der anderen Schutz bietet. Bezeichne nun $x(t)$ die Anzahl der Individuen der ersten Population zum Zeitpunkt t und $y(t)$ die der zweiten Art, so erhält man nachstehende Modellgleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xr_1(1 - \frac{x}{K_1} + \frac{b_{12}y}{K_2}) \\ \dot{y} &= yr_2(1 + \frac{b_{21}x}{K_1} - \frac{y}{K_2})\end{aligned}$$

wobei analog zu Kapitel 3 die Größen $r_i > 0$ und $K_i > 0$ ($i = 1, 2$) die Wachstumsraten und Kapazitäten der ersten bzw. zweiten Population angeben. $b_{ij} > 0$ ($i, j = 1, 2$) beschreibt die günstige Wirkung der j -ten Art auf die i -te.

Um für die späteren Rechnungen den Schreibaufwand zu verringern, werden anstatt der obigen Systemgleichungen folgende Modellgleichungen verwendet:

$$\dot{x} = x(\varepsilon_1 - \varphi_1 x + \psi_1 y) \quad (5.4)$$

$$\dot{y} = y(\varepsilon_2 + \varphi_2 x - \psi_2 y) \quad (5.5)$$

mit $\varepsilon_1 = r_1 > 0$, $\varphi_1 = \frac{r_1}{K_1} > 0$, $\psi_1 = \frac{r_1 b_{12}}{K_2} > 0$ und $\varepsilon_2 = r_2 > 0$, $\varphi_2 = \frac{r_2 b_{21}}{K_1} > 0$, $\psi_2 = \frac{r_2}{K_2} > 0$. (5.4) und (5.5) beschreiben ein autonomes System von zwei gekoppelten nichtlinearen Differentialgleichungen. $x(t) \equiv 0$ und $y(t) \equiv 0$ bilden für alle t eine Lösung. Mathematisch interessanter sind allerdings Lösungen mit den Anfangsbedingungen $x(0) > 0$ und $y(0) > 0$. Man kann nun zeigen, dass für Phasenkurven mit derartigen Bedingungen sowohl $x(t) > 0$ als auch $y(t) > 0$ für alle $t > 0$ gilt.

Beweis (indirekt): Angenommen, es gibt einen Zeitpunkt \tilde{t} , bei dem x negativ ist. Da $x(0) > 0$ ist, folgt aus dem Zwischenwertsatz für stetige Funktionen, dass x eine Nullstelle besitzt. Mit t^* bezeichnen wir die kleinste Nullstelle von x (Diese existiert, weil x stetig ist).

Sei $t \in [0, t^*)$:

$$\begin{aligned} \frac{\dot{x}(\tau)}{x(\tau)} &= \varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau) \quad \forall \tau \in [0, t] \\ \int_0^t \frac{\dot{x}(\tau)}{x(\tau)} d\tau &= \int_0^t (\varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau)) d\tau \\ \ln x(\tau)|_0^t &= \int_0^t (\varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau)) d\tau \\ \exp(\ln x(t) - \ln x(0)) &= \exp\left(\int_0^t (\varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau)) d\tau\right) \end{aligned}$$

Für $t < t^*$ gilt:

$$\begin{aligned} x(t) &= x(0) \exp\left(\int_0^t (\varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau)) d\tau\right) \\ x(t^*) &= \lim_{t \rightarrow t^*} x(t) = x(0) \exp\left(\int_0^{t^*} (\varepsilon_1 - \varphi_1 x(\tau) + \psi_1 y(\tau)) d\tau\right) > 0 \end{aligned}$$

Dies ist aber ein Widerspruch dazu, dass x an der Stelle t^* den Wert 0 annimmt.

Für $y(t) > 0 \quad \forall t > 0$ ist der Beweis analog durchzuführen. \square

Im nächsten Schritt werden die Gleichgewichtspunkte des Systems (5.4) und (5.5) bestimmt. Dazu müssen die rechten Seiten von (5.4) und (5.5) null gesetzt werden. Nach einigen Rechenschritten ergeben sich die singulären Punkte $G_1 = (0, 0)$, $G_2 = (\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0) = (K_1, 0)$, $G_3 = (0, \frac{\varepsilon_2}{\psi_2}) = (0, K_2)$ und $G_4 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{\psi_2 \varepsilon_1 + \psi_1 \varepsilon_2}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1}, \frac{\varphi_2 \varepsilon_1 + \varphi_1 \varepsilon_2}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1})$. G_4 liegt nur dann im ersten Quadranten, wenn $\varphi_1 \psi_2 > \varphi_2 \psi_1$ bzw. $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$.

Um sich den prinzipiellen Verlauf der Trajektorien klar zu machen, kann man die **Isoklinen** betrachten. Dies sind die Kurven im (x, y) -Diagramm, bei denen das Wachstum jeweils einer Art verschwindet. Die Isoklinen trennen die (x, y) -Ebene in zwei Bereiche, in welchen die Wachstumsraten unterschiedliches Vorzeichen haben. Die x -Isokline, also jene Kurve, bei der das Wachstum der ersten Population verschwindet ($\dot{x} = 0$), ist gegeben durch die Geradengleichung $\varepsilon_1 = \varphi_1 x - \psi_1 y$. Bei Individuenzahlen x und y unterhalb

dieser Geraden sinkt die Individuenzahl x der ersten Art, da die Klammer der rechten Seite von (5.4) negativ ist, während sie oberhalb positiv ist und x deshalb zunimmt. Analog erhält man, dass die Individuenzahlen y oberhalb der y -Isokline $\varepsilon_2 = -\varphi_2 x + \psi_2 y$ abfallen, unterhalb aber zunehmen. Auf diese Weise erhält man folgende Diagramme für die Fälle, dass die Isoklinen einander schneiden bzw. nicht schneiden. Die fett gezeichneten gekrümmten Kurven in den Abbildungen zeigen Lösungskurven zu verschiedenen Anfangswerten. Die dünneren Geraden sind die x - und y -Isokline. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Kurven durchlaufen werden.

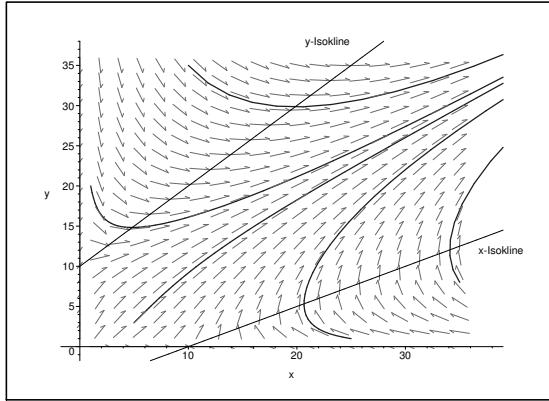


Abb. 5.2: Schnittpunkt nicht im 1. Quadranten

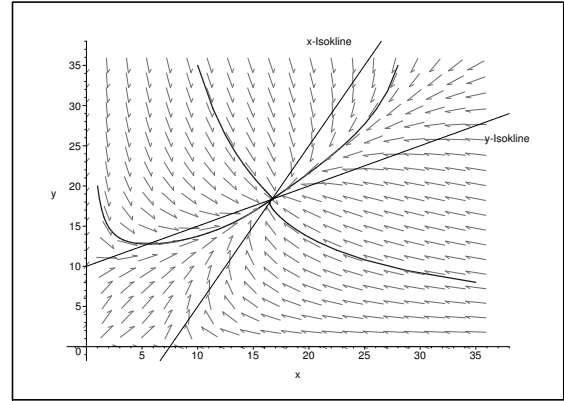


Abb. 5.3: Schnittpunkt im 1. Quadranten

Mit Hilfe des vorigen Kapitels kann das Stabilitätsverhalten der Gleichgewichtspunkte aber auch mit nichtgraphischen Methoden untersucht werden. Dazu wird das System (5.4) und (5.5) um die Gleichgewichte linearisiert, und es werden die Eigenwerte der entstehenden Systemmatrix untersucht. Sie geben Aufschluss über den Typ der Gleichgewichtspunkte.

- G_1 : Linearisieren um den Punkt $(0,0)$ liefert:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \varepsilon_1 x \\ \dot{y} &= \varepsilon_2 y\end{aligned}$$

Beide Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1$ und $\lambda_2 = \varepsilon_2$ sind größer null. Daher ist der Nullpunkt für das linearisierte und (nach dem Satz von der ersten Näherung auch) für das nichtlineare System ein instabiler Knoten.

- G_2 : Setzt man

$$\begin{aligned}\dot{x} = f(x, y) &= x(\varepsilon_1 - \varphi_1 x + \psi_1 y) \\ \dot{y} = g(x, y) &= y(\varepsilon_2 + \varphi_2 x - \psi_2 y)\end{aligned}$$

so lautet die Matrix der ersten Ableitungen

$$\begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 - 2\varphi_1 x + \psi_1 y & \psi_1 x \\ \varphi_2 y & \varepsilon_2 + \psi_2 x - 2\psi_2 y \end{pmatrix}$$

Betrachtet man nun die Jacobi - Matrix an der Stelle $(\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0)$

$$\begin{pmatrix} -\varepsilon_1 & \frac{\varepsilon_1 \psi_1}{\varphi_1} \\ 0 & \varepsilon_2 + \frac{\varepsilon_1 \varphi_2}{\varphi_1} \end{pmatrix}$$

so erkennt man, dass die Eigenwerte dieser Matrix $\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0$ und $\lambda_2 = \varepsilon_2 + \frac{\varepsilon_1 \varphi_2}{\varphi_1} > 0$ sind. Der Gleichgewichtspunkt $(\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0)$ ist für das nichtlineare Modell ein (instabiler) Sattelpunkt.

- G_3 : Analog zum vorigen Punkt ergeben sich für $(0, \frac{\varepsilon_2}{\psi_2})$ die Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1 + \frac{\varepsilon_2 \psi_1}{\psi_2} > 0$ und $\lambda_2 = -\varepsilon_2 < 0$. Dieser singuläre Punkt ist auch ein (instabiler) Sattelpunkt.
- G_4 : Benützt man die Tatsache, dass $\varepsilon_1 - \varphi_1 \bar{x} + \psi_1 \bar{y} = 0$ und $\varepsilon_2 + \varphi_2 \bar{x} - \psi_2 \bar{y} = 0$ gilt, erhält man folgende Jacobi - Matrix an der Stelle (\bar{x}, \bar{y})

$$\begin{pmatrix} -\varphi_1 \bar{x} & \psi_1 \bar{x} \\ \varphi_2 \bar{y} & -\psi_2 \bar{y} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte berechnen sich dann aus der Gleichung

$$\begin{vmatrix} -\varphi_1 \bar{x} - \lambda & \psi_1 \bar{x} \\ \varphi_2 \bar{y} & -\psi_2 \bar{y} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Es ergeben sich schließlich die Eigenwerte

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y}) \pm \frac{1}{2} \sqrt{(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y})^2 - 4(\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1) \bar{x} \bar{y}}$$

wobei $\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1 > 0$ ist, sonst würde G_4 nicht im ersten Quadranten liegen. Wäre nun

$$(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y})^2 \leq 4(\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1) \bar{x} \bar{y}$$

so würde

$$(\varphi_1 \bar{x} - \psi_2 \bar{y})^2 \leq -4\varphi_2 \psi_1 \bar{x} \bar{y} < 0$$

sein. Dies ist aber für das Quadrat einer reellen Zahl unmöglich. Damit sind λ_1 und λ_2 sicher nicht komplexe sondern negative Zahlen. G_4 ist daher ein (lokal) asymptotisch stabiler Knoten.

ZUSAMMENFASSUNG: Liegen alle vier Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten, so können die beiden Populationen koexistieren. Ansonsten kommt es zu unbegrenztem Wachstum.

5.3 Konkurrenz

5.3.1 Das Konkurrenzmodell von Volterra

Neben den gerade betrachteten Symbiose - Gleichungen gibt es natürlich zahlreiche andere Modelle für die Wechselwirkung zwischen zwei Populationen. Im folgenden Abschnitt wollen wir ein einfaches Modell betrachten, bei dem zwei Arten um eine gemeinsame Nahrungsquelle konkurrieren. $x(t)$ und $y(t)$ bezeichnen die Anzahl der Individuen der ersten bzw. zweiten Art zum Zeitpunkt t . $\varepsilon_i > 0$ gibt für $i = 1, 2$ die exponentielle Wachstumsrate der beiden Populationen bei unbegrenztem Nahrungsangebot an. $s_i > 0$ sei die von jedem Individuum der Art i pro Zeiteinheit benötigte durchschnittliche Nahrungsmenge. Es wird angenommen, dass sich die Nahrungsquelle N mit konstanter Rate R regeneriert. Pro Zeiteinheit wird sie dann um $M(x, y) = s_1 x + s_2 y$ von den Individuen der einzelnen Populationen verringert. Also gilt:

$$\frac{dN}{dt} = R - M(x, y)$$

Mit zunehmenden x und y wird $M(x, y)$ schließlich R übertreffen, und somit wird sich eine immer stärker spürbare Nahrungsverknappung einstellen, die sich natürlich hemmend auf das bei unbegrenztem Nahrungsangebot als exponentiell angenommene Wachstum beider Populationen auswirkt.

Die Konkurrenz beider Arten um die gemeinsame Nahrungsquelle wird im mathematischen Modell ausschließlich dadurch berücksichtigt, dass von den exponentiellen Wachstumsraten ε_1 und ε_2 die zu M proportionalen Terme $\delta_1 M$ bzw. $\delta_2 M$ abgezogen werden. Daher ergeben sich folgende Wachstumsgleichungen für die Populationen:

$$\dot{x} = [\varepsilon_1 - \delta_1 M(x, y)]x = [\varepsilon_1 - \delta_1(s_1 x + s_2 y)]x \quad (5.6)$$

$$\dot{y} = [\varepsilon_2 - \delta_2 M(x, y)]y = [\varepsilon_2 - \delta_2(s_1 x + s_2 y)]y \quad (5.7)$$

(5.6) und (5.7) beschreiben ein autonomes System von zwei gekoppelten nichtlinearen Differentialgleichungen. $x(t) = 0$ und $y(t) = 0$ bilden für alle t eine Lösung. Mathematisch interessanter sind allerdings Lösungen mit den Anfangsbedingungen $x(0) > 0$ und $y(0) > 0$. Für derartige Lösungen gilt wie im Symbiosemodell, dass $x(t)$ und $y(t)$ größer null für alle $t > 0$ sind. Der Beweis ist analog zu führen.

Die Lösungen $x(t)$ und $y(t)$ von (5.6) und (5.7) sind aber auch nach oben beschränkt, da $\dot{x} < 0$ ist für alle $x > \frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}$ und $\dot{y} < 0$ ist für alle $y > \frac{\varepsilon_2}{\delta_2 s_2}$.

Um die Stabilitätseigenschaften dieses Systems zu untersuchen, kann man (5.6) mit $\frac{\delta_2}{x}$ und (5.7) mit $\frac{\delta_1}{y}$ multiplizieren, die entstehenden Gleichungen voneinander subtrahieren, und man erhält schließlich:

$$\delta_2 \cdot \frac{d}{dt} \ln x - \delta_1 \cdot \frac{d}{dt} \ln y = \delta_2 \varepsilon_1 - \delta_1 \varepsilon_2$$

$$\frac{d}{dt} \ln \frac{x^{\delta_2}}{y^{\delta_1}} = \delta_2 \varepsilon_1 - \delta_1 \varepsilon_2$$

Integration liefert dann:

$$\frac{x^{\delta_2}}{y^{\delta_1}} = C e^{(\delta_2 \varepsilon_1 - \delta_1 \varepsilon_2)t} \quad \text{mit} \quad C = \frac{x_0^{\delta_2}}{y_0^{\delta_1}} \quad (5.8)$$

wobei $x_0 = x(0)$ und $y_0 = y(0)$ ist. Nun ergeben sich zwei Fälle:

1. Sonderfall: $\frac{\delta_1}{\delta_2} = \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} = \kappa$

Zieht man aus (5.8) die δ_2 -te Wurzel und setzt $C^{\frac{1}{\delta_2}}$ gleich K , so ergibt sich

$$\begin{aligned} \frac{x}{y^\kappa} &= C^{\frac{1}{\delta_2}} e^{\overbrace{(\varepsilon_1 - \kappa \varepsilon_2)}^{=0} t} \\ x &= K y^\kappa \end{aligned}$$

In der (x, y) -Ebene ist dies für $\kappa \neq 1$ eine Schar von parabelartigen Kurven, für $\kappa = 1$ eine Schar von Geraden durch den Koordinatenursprung. Auf der Geraden $s_1 x + s_2 y = \frac{\varepsilon_1}{\delta_1} = \frac{\varepsilon_2}{\delta_2}$ verschwindet das Wachstum von x und y . Sie stellt also die x -Isokline, die in diesem Fall mit der y -Isokline übereinstimmt, dar. Unterhalb dieser Geraden sind \dot{x} und \dot{y} größer null, oberhalb kleiner null.

Die Punkte auf der Geraden $s_1 x + s_2 y = \frac{\varepsilon_1}{\delta_1}$ bilden also die stabilen Gleichgewichtspunkte dieses Systems.

Dieser Sonderfall ist allerdings nur von theoretischem Interesse. $\frac{\delta_1}{\delta_2} = \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$ ist biologisch kaum sinnvoll, da es nur dann eintritt, wenn eine Population geteilt wird.

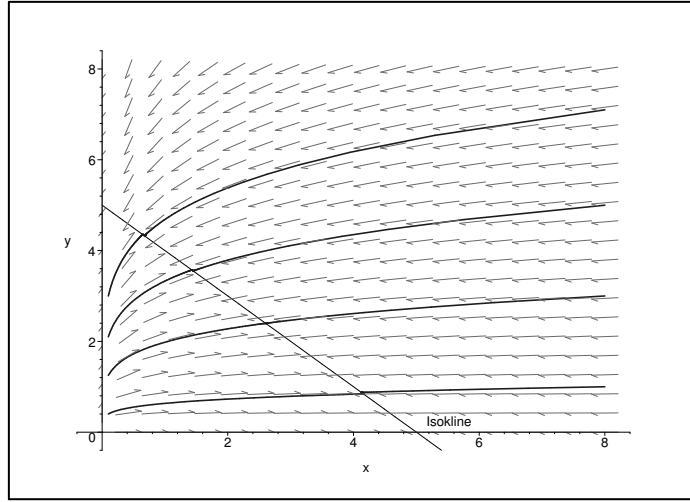


Abb. 5.4: Phasenportrait für $\kappa = 5$

2. Fall: $\frac{\delta_1}{\delta_2} \neq \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$ (ohne Beschränkung der Allgemeinheit: $\frac{\delta_1}{\delta_2} < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$)

Aus (5.8) folgt nun, dass $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x^{\delta_2}}{y^{\delta_1}} = \lim_{t \rightarrow \infty} C e^{\overbrace{(\delta_2 \varepsilon_1 - \delta_1 \varepsilon_2)t}^{>0}} = +\infty$. Da aber x nach oben beschränkt ist, muss $\lim_{t \rightarrow \infty} y = 0$ sein. $x(t)$ konvergiert gegen $\frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}$. Unter den formulierten Modellannahmen stirbt also eine der beiden Populationen aus. Dieses auch experimentell gut bestätigte Resultat bezeichnet man nach Vito VOLTERRA¹ (1931) als das **Volterrasche Exklusionsprinzip**.

BEMERKUNG: Das Exklusionsprinzip wird auch im Sonderfall eintreten, da kleine zufällige Schwankungen bewirken werden, dass der Zustand des Systems längs der Strecke der Gleichgewichtspunkte hin- und herwandert. Es ist zu erwarten, dass sich die Schwankungen mit der Zeit einmal so summieren werden, dass der Rand von \mathbb{R}_+^2 erreicht wird, also eine Population ausstirbt.

Weiters versuchen wir das Modell für den Fall $\frac{\delta_1}{\delta_2} \neq \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$ mit Hilfe der lokalen Stabilitätsanalyse zu untersuchen. Durch Nullsetzen von (5.6) und (5.7) erhält man die Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$, $(0, \frac{\varepsilon_2}{\delta_2 s_2})$ und $(\frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}, 0)$. Die Matrix der ersten Ableitungen lautet:

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_1 - \delta_1(2s_1x + s_2y) & -\delta_1 s_2 x \\ -\delta_2 s_1 y & \varepsilon_2 - \delta_2(s_1x + 2s_2y) \end{pmatrix}$$

Wertet man diese Matrix an der Stelle $(0, 0)$ aus, so ergeben sich die Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1 > 0$ und $\lambda_2 = \varepsilon_2 > 0$. Der Ursprung ist damit in jedem Fall ein instabiler Knoten. Für $(\frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}, 0)$ bekommt man die Eigenwerte $\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0$ und $\lambda_2 = \varepsilon_2 - \varepsilon_1 \frac{\delta_2}{\delta_1}$. Falls $\frac{\delta_1}{\delta_2} < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$ gilt, ist auch der zweite Eigenwert negativ. Der Gleichgewichtspunkt ist also ein stabiler Knoten. Die Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1 - \varepsilon_2 \frac{\delta_1}{\delta_2}$ und $\lambda_2 = -\varepsilon_2$ des dritten singulären Punktes $(0, \frac{\varepsilon_2}{\delta_2 s_2})$ weisen in diesem Fall unterschiedliches Vorzeichen auf. Daher ist er ein (instabiler) Sattelpunkt. Zusammenfassend kann man also sagen, dass die zweite Population ausstirbt. Ist allerdings $\frac{\delta_1}{\delta_2} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$, so dreht sich die Situation um. Der Gleichgewichtspunkt $(\frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}, 0)$ wird ein (instabiler) Sattelpunkt und $(0, \frac{\varepsilon_2}{\delta_2 s_2})$ ein stabiler Knoten.

¹ital. Physiker und Mathematiker, * 3. 5. 1860 in Ancona, †11. 10. 1940 in Rom; Prof. in Rom, arbeitete hauptsächlich über Integralgleichungen und Flüssigkeitsströmungen.

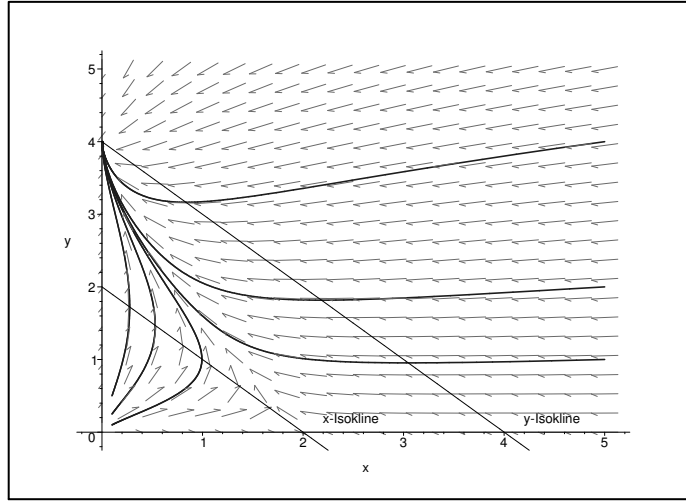


Abb. 5.5: Konkurrenzmodell von VOLTERRA für $\frac{\delta_1}{\delta_2} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$

Beispiel

Im Folgenden werden zwei Fischpopulationen betrachtet, die sich von einer gemeinsamen Nahrungsquelle ernähren. Es gelte $\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\delta_1}{\delta_2}$. Ab einem bestimmten Zeitpunkt wird die dominierende Art (Individuenzahl $x(t)$) mit Fangrate $h = Ex$ ausgebeutet, wobei E konstant ist. Im Modell (5.6) und (5.7) muss daher ε_1 durch $\varepsilon'_1 = \varepsilon_1 - E$ ersetzt werden. Wenn E gerade so groß ist, dass $\varepsilon'_1 > 0$ ist, aber $\frac{\varepsilon'_1}{\varepsilon_2} < \frac{\delta_1}{\delta_2}$ ist, dann geht der für $E = 0$ stabile Gleichgewichtspunkt $(\frac{\varepsilon_1}{\delta_1 s_1}, 0)$ in den instabilen Punkt $(\frac{\varepsilon'_1}{\delta_1 s_1}, 0)$ über, während der vorher instabile Punkt $(0, \frac{\varepsilon_2}{\delta_2 s_2})$ stabil ist. Die ausgebeutete Art wird daher aussterben. Tatsächlich erklärt man sich auf diese Weise den Rückgang der Sardinenfischerei im Pazifik um 1950 und das gleichzeitige Aufkommen einer mit den Sardinen konkurrierenden Sardellenart.

5.3.2 Ein Konkurrenzmodell mit mehreren Nahrungsquellen

Wieder werden zwei Populationen betrachtet, die um eine gemeinsame Nahrungsquelle N konkurrieren, aber zusätzlich noch jeweils eine eigene Ressource N_1 bzw. N_2 besitzen. $x(t)$ und $y(t)$ seien die Populationsgrößen der beiden Populationen zum Zeitpunkt t . Pro Zeiteinheit wird N_1 um $r_1 x$, N_2 um $r_2 y$ und N um $s_1 x + s_2 y$ verringert. Alle drei Ressourcen regenerieren sich mit konstanter Rate. Auch bei diesem Modell wird die Behinderung des Wachstums der beiden Populationen durch Verkleinern der exponentiellen Wachstumsraten ε_1 bzw. ε_2 um die zu den verzehrten Nahrungsmengen proportionalen Terme $\delta_1(r_1 x + s_1 x + s_2 y)$ bzw. $\delta_2(s_1 x + s_2 y + r_2 y)$ ($\delta_1 > 0$, $\delta_2 > 0$) berücksichtigt. Damit ergibt sich folgendes Differentialgleichungssystem:

$$\dot{x} = (\varepsilon_1 - \varphi_1 x - \psi_1 y)x \quad (5.9)$$

$$\dot{y} = (\varepsilon_2 - \varphi_2 x - \psi_2 y)y \quad (5.10)$$

mit $\varphi_1 = \delta_1(r_1 + s_1)$, $\varphi_2 = \delta_2 s_1$, $\psi_1 = \delta_1 s_2$ und $\psi_2 = \delta_2(s_2 + r_2)$. Für den Fall, dass $r_1 = 0$ und $r_2 = 0$ ist, geht (5.9) und (5.10) in (5.6) und (5.7) über.

Ist nun ein (oder sind beide) Parameter r_i ($i = 1, 2$) positiv, so gilt, dass $\frac{\psi_1}{\psi_2} < \frac{\varphi_1}{\varphi_2}$ ist. Analog zu den vorigen Modellen kann gezeigt werden, dass $x(t) > 0$ und $y(t) > 0$ ($\forall t$) ist, falls $x(0)$ und $y(0)$ positiv sind, und dass $x(t)$ und $y(t)$ beschränkt sind. Um nun die Eigenschaften des Modells zu untersuchen, werden die Gleichgewichtspunkte bestimmt. Dazu werden $\dot{x} = 0$ und $\dot{y} = 0$ gesetzt. Auf diese Weise ergeben sich folgende vier singuläre Punkte: $G_1 = (0, 0)$, $G_2 = (\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0)$, $G_3 = (0, \frac{\varepsilon_2}{\psi_2})$ und $G_4 = (\frac{\varepsilon_1 \psi_2 - \varepsilon_2 \psi_1}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1}, \frac{\varepsilon_2 \varphi_1 - \varepsilon_1 \varphi_2}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1})$.

G_4 liegt allerdings nur dann im ersten Quadranten, wenn $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$ ist. Als nächstes wird der Verlauf der Phasenkurven bestimmt:

- G_1 : Linearisieren um den Punkt $(0, 0)$ liefert das System:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \varepsilon_1 x \\ \dot{y} &= \varepsilon_2 y\end{aligned}$$

Wie leicht zu erkennen ist, besitzt die Systemmatrix die beiden Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1 > 0$ und $\lambda_2 = \varepsilon_2 > 0$. Der Ursprung ist damit ein instabiler Knoten.

- G_2 : Die Matrix der ersten Ableitungen lautet:

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_1 - 2\varphi_1 x - \psi_1 y & -\psi_1 x \\ -\varphi_2 y & \varepsilon_2 - \varphi_2 x - 2\psi_2 y \end{pmatrix}$$

Damit ergibt sich folgende Jakobi - Matrix an der Stelle $(\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0)$:

$$\begin{pmatrix} -\varepsilon_1 & -\frac{\varepsilon_1 \psi_1}{\varphi_1} \\ 0 & \varepsilon_2 - \varepsilon_1 \frac{\varphi_2}{\varphi_1} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte dieser Matrix sind $\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0$ und $\lambda_2 = \varepsilon_1(\varepsilon_2 \frac{1}{\varepsilon_1} - \frac{\varphi_2}{\varphi_1})$. λ_2 ist für $\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\varphi_1}{\varphi_2}$ negativ, und es liegt daher ein stabiler Knoten vor. Für den Fall, dass $\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} < \frac{\varphi_1}{\varphi_2}$ ist, ist G_2 ein (instabiler) Sattelpunkt.

- G_3 : Hier gilt in analoger Weise, dass für $\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} < \frac{\psi_1}{\psi_2}$ G_3 ein stabiler Knoten für $\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$ ein (instabiler) Sattelpunkt ist.
- Interessanter ist der Gleichgewichtspunkt G_4 : Setzt man $\bar{x} = \frac{\varepsilon_1 \psi_2 - \varepsilon_2 \psi_1}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1}$ und $\bar{y} = \frac{\varepsilon_2 \varphi_1 - \varepsilon_1 \varphi_2}{\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1}$ und berücksichtigt, dass $\varepsilon_1 - \varphi_1 \bar{x} - \psi_1 \bar{y} = 0$ und $\varepsilon_2 - \varphi_2 \bar{x} - \psi_2 \bar{y} = 0$ gilt, dann bekommt man folgende Jacobi - Matrix an der Stelle (\bar{x}, \bar{y}) :

$$\begin{pmatrix} -\varphi_1 \bar{x} & -\psi_1 \bar{x} \\ -\varphi_2 \bar{y} & -\psi_2 \bar{y} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte lauten

$$\begin{aligned}\lambda_{1,2} &= -\frac{1}{2}(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y}) \pm \frac{1}{2}\sqrt{(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y})^2 - 4(\varphi_1 \psi_2 - \varphi_2 \psi_1) \bar{x} \bar{y}} \\ &= -\frac{1}{2}(\varphi_1 \bar{x} + \psi_2 \bar{y}) \pm \frac{1}{2}\sqrt{(\varphi_1 \bar{x} - \psi_2 \bar{y})^2 + 4\varphi_2 \psi_1 \bar{x} \bar{y}}\end{aligned}$$

Aus der zweiten Gleichung erkennt man, dass der Radikand stets positiv ist. λ_1 und λ_2 sind daher beide reell. Weiters gilt, dass $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ ist (siehe erste Gleichung). Also ist G_4 ein stabiler Knoten.

ZUSAMMENFASSUNG: Bei diesem Konkurrenzmodell gibt es also vier verschiedene Fälle. Entweder liegen die beiden Geraden $\varphi_1 x + \psi_1 y = \varepsilon_1$ und $\varphi_2 x + \psi_2 y = \varepsilon_2$ aufeinander, sind parallel ($r_1 = 0$ und $r_2 = 0$) oder ihr Schnittpunkt liegt nicht in \mathbb{R}_+^2 - dann treten die Möglichkeiten des vorigen Abschnitts ein (d. h. eine der beiden Populationen stirbt aus) - oder die Geraden schneiden einander im ersten Quadranten. Dies tritt genau dann ein, falls $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$ ist. In diesem Fall ist der Schnittpunkt eine stabile Gleichgewichtslage, und die beiden Populationen können koexistieren (siehe Abb. 5.6).

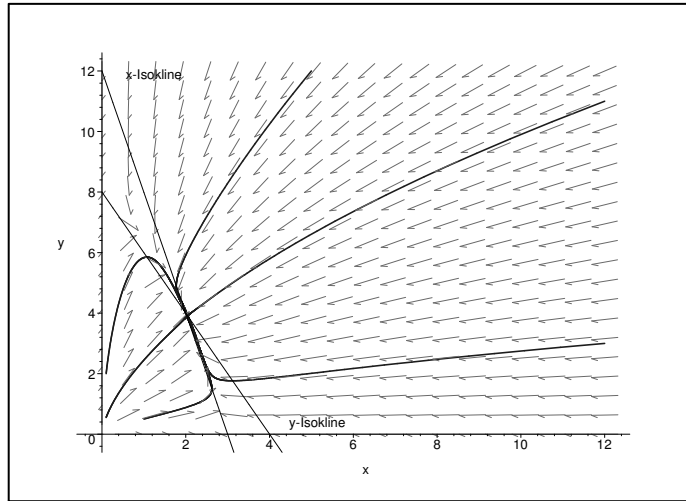


Abb. 5.6: Konkurrenz mit mehreren Nahrungsquellen und $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$

BEMERKUNG: Betrachtet man eine allgemeinere Konkurrenzbeziehung zwischen zwei Populationen, bei der es nicht unbedingt nur um gemeinsame Nahrungsquellen geht (vgl. Abschnitt 3.2.2), so kann dieses Modell auch durch die Gleichungen (5.9) und (5.10) beschrieben werden. Die Voraussetzung $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} > \frac{\psi_1}{\psi_2}$ fällt allerdings weg. Zusätzlich zu den oben diskutierten Fällen kann dann noch eine weitere Situation eintreten. G_4 liegt auch für $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} < \frac{\psi_1}{\psi_2}$ im ersten Quadranten. Ein Eigenwert des um diesen Gleichgewichtspunkt linearisierten Systems ist dann negativ, der andere positiv. G_4 ist also für das nichtlineare Modell ein (instabiler) Sattelpunkt. G_2 und G_3 sind in diesem Fall stabile Knoten. Je nach Anfangsbedingung wird daher eine der beiden Populationen aussterben.

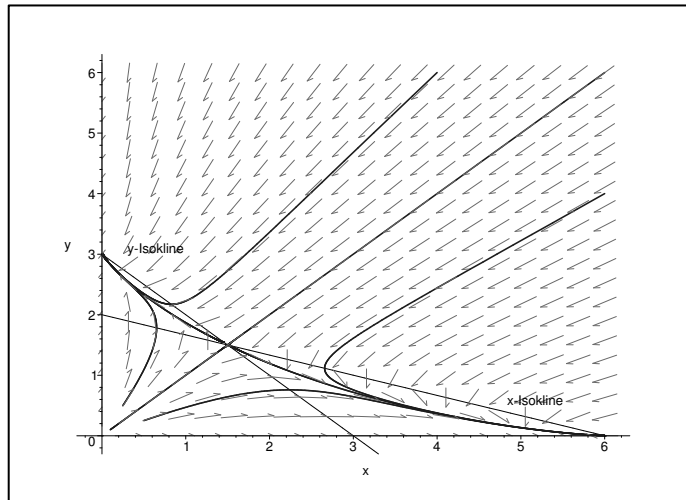


Abb. 5.7: allgemeineres Konkurrenzmodell mit $\frac{\varphi_1}{\varphi_2} < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} < \frac{\psi_1}{\psi_2}$

5.3.3 Ein allgemeines Konkurrenzmodell

Bei den bis jetzt betrachteten Modellen waren die Wachstumsraten sets lineare Funktionen von x und y . In anderen Fällen können sie aber durchaus von komplizierterer Gestalt sein. Daher ist es viel sinnvoller, sich gar nicht erst auf eine Differentialgleichung einzulassen, sondern gleich Schlussfolgerungen aus der allgemeinen Form der Wechselwirkungen zu ziehen. Es werden nun Modelle der Art

$$\dot{x} = x r_1(x, y) \quad (5.11)$$

$$\dot{y} = y r_2(x, y) \quad (5.12)$$

betrachtet, wobei r_i für $i = 1, 2$ die Wachstumsraten der Populationen bezeichnet, und folgende Annahmen gemacht:

1. $r_i(0, 0) > 0$ für $i = 1, 2$, d. h. beide Populationen können anwachsen, solange sehr wenige Individuen beider Arten vorhanden sind.
2. $\frac{dr_1}{dx} < 0$, $\frac{dr_1}{dy} < 0$, $\frac{dr_2}{dx} < 0$ und $\frac{dr_2}{dy} < 0$. Die Wachstumsraten nehmen aufgrund von inner- und interspezifischer Konkurrenz um die Nahrungsquellen ab.
3. Ist eine Art alleine, so strebt sie (wegen der innerspezifischen Konkurrenz) auf das Gleichgewicht K_1 bzw. K_2 zu. K_1 und K_2 geben die maximale Anzahl von Individuen an, die die Natur ernähren kann, sofern nur eine der beiden Arten existiert. Das Wachstum der Populationen ist an diesen oberen Kapazitäten verschwindend (d. h. $r_1(K_1, 0) = r_2(0, K_2) = 0$).
4. Es gibt aber auch Individuenzahlen \hat{x} bzw. \hat{y} , sodass $r_1(0, \hat{y}) = r_2(\hat{x}, 0) = 0$ gilt. Die Wachstumsrate kann also auch ohne innerspezifischer Konkurrenz bei hinreichend großen \hat{x} und \hat{y} wegen interspezifischer Konkurrenz null werden.

Falls die Isoklinen, also die Kurven im (x, y) - Diagramm, bei denen das Wachstum jeweils einer Art verschwindet, nicht mehr als einen Schnittpunkt haben, hängen die Ergebnisse dieser Modelle allein davon ab, wie K_1 zu \hat{x} und K_2 zu \hat{y} stehen. In diesem Fall können die gekrümmten Isoklinen aus den geraden der vorigen Modelle durch „Verbiegen“ erhalten werden. Die Richtungen der Pfeile bleiben erhalten und deshalb auch die Stabilitätsausagen, vorausgesetzt, man erzeugt beim Verbiegen keine neuen Schnittpunkte.

K_i gibt die Individuenzahl der Population i an, bei der durch innerspezifische Konkurrenz das Wachstum der eigenen Art verschwindet. \hat{x} und \hat{y} dagegen sind die Zahlen, bei denen durch interspezifische Konkurrenz die Wachstumsrate der anderen Art null wird. Falls $K_1 < \hat{x}$ ist, sind bei der innerspezifischen Konkurrenz weniger Individuen notwendig, um das Wachstum zu stoppen (analog für K_2 und \hat{y}). Die innerspezifische Konkurrenz ist also größer als die interspezifische. Das Ergebnis des allgemeinen Modells (5.11) und (5.12) mit den oben gemachten Annahmen hängt daher von der relativen Stärke der beiden Konkurrenztypen ab.

Es gilt:

- $K_1 < \hat{x}$ und $K_2 > \hat{y} \Rightarrow$ Art 1 stirbt aus
- $K_1 > \hat{x}$ und $K_2 < \hat{y} \Rightarrow$ Art 2 stirbt aus
- $K_1 > \hat{x}$ und $K_2 > \hat{y} \Rightarrow$ je nach Anfangssituation stirbt eine der beiden Arten aus
- $K_1 < \hat{x}$ und $K_2 < \hat{y} \Rightarrow$ die beiden Arten können koexistieren

Schneiden einander die Isoklinen in zwei Punkten, so kann folgendes passieren:

- $K_1 < \hat{x}$ und $K_2 > \hat{y} \Rightarrow$ Art 1 stirbt aus oder beide Arten können koexistieren
- $K_1 > \hat{x}$ und $K_2 < \hat{y} \Rightarrow$ Art 2 stirbt aus oder beide Arten können koexistieren (vgl. Abb. 5.8)

Drei Schnittpunkte können beim Verbiegen entstehen, wenn

- $K_1 > \hat{x}$ und $K_2 > \hat{y} \Rightarrow$ entweder können beide Arten koexistieren oder eine Art stirbt aus
- $K_1 < \hat{x}$ und $K_2 < \hat{y} \Rightarrow$ Koexistenz

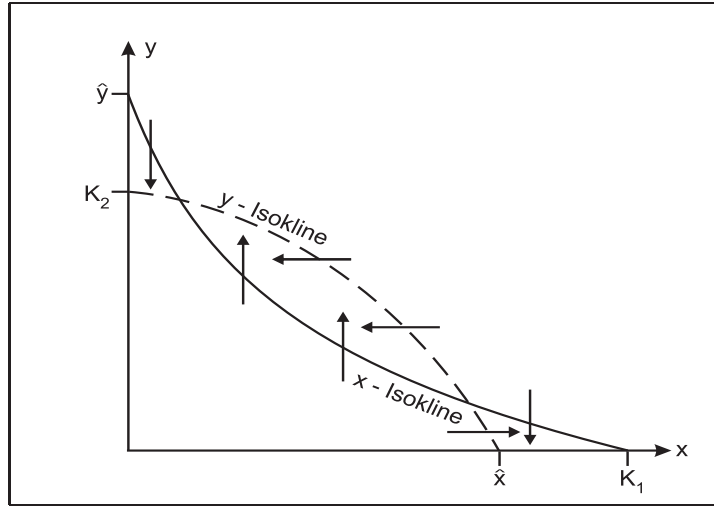


Abb. 5.8: Beispiel für mögliche Isoklinen bei der Konkurrenz zweier Populationen nach dem Modell (5.11) und (5.12).

5.4 Räuber - Beute - Modelle

Es ist schwierig, Raub und Parasitismus gänzlich objektiv zu behandeln. Wir alle haben eine natürliche Aversion gegen parasitische Organismen, ob Bakterien oder Bandwürmer. Und obwohl der Mensch der größte Räuber ist, den die Welt je gesehen hat, neigt er dazu, alle anderen Räuber zu verurteilen. Aber Räuber und Parasiten spielen bei der Regulierung der Populationsdichte pflanzenfressender Insekten eine wichtige Rolle. Auf diese Weise vernichten sie nicht ihren eigenen Nahrungsvorrat und ihr Habitat. Außerdem zielt die natürliche Selektion auf eine Reduktion der schädlichen Effekte ab oder sogar auf die gänzliche Ausschaltung der gegenseitigen Beeinflussung, weil eine fortgesetzte starke Unterdrückung einer Beute- oder Wirtspopulation durch die Räuber- oder Parasitenpopulation nur zur Vernichtung einer oder beider Populationen führen würde. Dort wo Parasiten und Räuber lange Zeit mit ihren entsprechenden Wirten oder Beutetieren zusammenleben, ist der Effekt gemäßigt, neutral oder wirkt sich auf längere Sicht gesehen günstig aus. Wirklich gefährlich wird es nur dort, wo neue Parasiten oder Räuber in ein Ökosystem rasch eindringen.

5.4.1 Das klassische Räuber - Beute - Modell

Zwei Populationen, die in einem Räuber - Beute - Verhältnis stehen, besitzen einen von der Außenwelt isolierten Lebensraum. $x(t)$ bezeichne die Individuenzahl der Beutetiere, $y(t)$ die Anzahl der Räuber zum Zeitpunkt t . Die Räuber ernähren sich ausschließlich von der Beutepopulation, die sich wiederum ausschließlich von der dort vorhandenen Vegetation ernährt. Die Nahrungsquelle der Beute sei unbegrenzt. Es wird angenommen, dass die Beute ohne Räuber exponentiell mit dem Parameter $\varepsilon_1 > 0$ wächst. Die Räuber allerdings können ohne Beute nicht überleben. Ihre Populationsgröße nimmt dann exponentiell mit $-\varepsilon_2$ ($\varepsilon_2 > 0$) ab. Außerdem werden mehr Beutetiere gefressen, wenn mehr Räuber vorhanden sind oder wenn mehr Beute verfügbar ist. D. h., der Vorgang des „Fressens“ und „Gefressenwerdens“ wird jeweils proportional zur Individuenzahl in beiden Populationen modelliert. Dabei ist die Abnahmerate $-\psi_1$ ($\psi_1 > 0$) der Beute durch das Gefressenwerden im Allgemeinen eine andere als die Zuwachsrate $\varphi_2 > 0$ des Räubers durch das Fressen der Beute. Es ergeben sich also die folgende nach LOTKA und VOLTERRA benannten

Modellgleichungen:

$$\dot{x} = (\varepsilon_1 - \psi_1 y)x \quad (5.13)$$

$$\dot{y} = (-\varepsilon_2 + \varphi_2 x)y \quad (5.14)$$

Wie in den vorigen Abschnitten sind $x(t) \equiv 0$ und $y(t) \equiv 0$ triviale Lösungen. Interessanter sind aber Lösungen mit den Anfangsbedingungen $x(0) > 0$ und $y(0) > 0$. Dann gilt, dass die Individuenzahlen der beiden Populationen zu späteren Zeiten stets größer null sind. Daher reicht es, wenn man sich auf den ersten Quadranten beschränkt. Durch Nullsetzen der rechten Seiten von (5.13) und (5.14) erhält man folgende Gleichgewichte: $G_1 = (0, 0)$ und $G_2 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{\varepsilon_2}{\varphi_2}, \frac{\varepsilon_1}{\psi_1})$. Berechnet man nun die Jacobi - Matrix an der Stelle $(0, 0)$

$$\left(\begin{array}{cc} \varepsilon_1 - \psi_1 y & -\psi_1 x \\ \varphi_2 y & -\varepsilon_2 + \varphi_2 x \end{array} \right) \Big|_{x=0, y=0} = \left(\begin{array}{cc} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{array} \right)$$

und die Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1$ und $\lambda_2 = -\varepsilon_2$, so erkennt man, dass G_1 ein (instabiler) Sattelpunkt ist.

Die Jacobi - Matrix an der Stelle G_2 lautet:

$$\left(\begin{array}{cc} 0 & -\psi_1 \frac{\varepsilon_2}{\varphi_2} \\ \varphi_2 \frac{\varepsilon_1}{\psi_1} & 0 \end{array} \right)$$

Diese Matrix hat die charakteristische Gleichung $\lambda^2 + \psi_1 \varphi_2 \bar{x} \bar{y} = \lambda^2 + \varepsilon_1 \varepsilon_2 = 0$. Damit lauten die Eigenwerte $\lambda_{1,2} = \pm i \sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$. Nach dem Prinzip der ersten Näherung liefert dies keine Aussage für das System (5.13) und (5.14).

Daher muss ein anderer Weg beschritten werden. Zuerst führt man die Transformation

$$\begin{aligned} x &= \bar{x} e^u \\ y &= \bar{y} e^v \end{aligned}$$

durch. Da $\dot{x} = \bar{x} e^u \dot{u} = \bar{x} \dot{u}$ und $\dot{y} = \bar{y} e^v \dot{v} = \bar{y} \dot{v}$ ist, ergibt sich

$$\begin{aligned} \dot{u} = \frac{\dot{x}}{x} &= \varepsilon_1 (1 - e^v) \\ \dot{v} = \frac{\dot{y}}{y} &= -\varepsilon_2 (1 - e^u) \end{aligned}$$

Multipliziert man die erste Gleichung mit $\varepsilon_2 (1 - e^u)$ und die zweite mit $\varepsilon_1 (1 - e^v)$ und addiert die sich ergebenden Gleichungen, so erhält man

$$\dot{u} \varepsilon_2 (1 - e^u) + \dot{v} \varepsilon_1 (1 - e^v) = 0$$

Integrieren liefert:

$$\begin{aligned} -K &= \int \dot{u} \varepsilon_2 (1 - e^u) dt + \int \dot{v} \varepsilon_1 (1 - e^v) dt \\ &= \int \varepsilon_2 (1 - e^u) du + \int \varepsilon_1 (1 - e^v) dv \\ &= \varepsilon_2 u - \varepsilon_2 e^u + \varepsilon_1 v - \varepsilon_1 e^v \end{aligned}$$

Dabei ist K eine Konstante. Nach Übergang zu den ursprünglichen Koordinaten ($e^u = \frac{x}{\bar{x}}$, $e^v = \frac{y}{\bar{y}}$, $u = \ln x - \ln \bar{x}$ und $v = \ln y - \ln \bar{y}$) erhält man

$$\varphi_2 x + \psi_1 y - \varepsilon_2 \ln x - \varepsilon_1 \ln y + \varepsilon_2 \ln \bar{x} + \varepsilon_1 \ln \bar{y} = K$$

Dieses Ergebnis bedeutet, dass für alle Punkte (x, y) der durch $x_0 = x(0)$ und $y_0 = y(0)$ gehenden Phasenkurve gelten muss

$$\begin{aligned} V(x, y) &= \varphi_2 x + \psi_1 y - \varepsilon_2 \ln x - \varepsilon_1 \ln y + \varepsilon_2 \ln \bar{x} + \varepsilon_1 \ln \bar{y} = \\ &= \varphi_2 x_0 + \psi_1 y_0 - \varepsilon_2 \ln x_0 - \varepsilon_1 \ln y_0 + \varepsilon_2 \ln \bar{x} + \varepsilon_1 \ln \bar{y} = V(x_0, y_0) \end{aligned}$$

Sei S die Menge aller Punkte, die diese Gleichung erfüllen. Man kann nun zeigen, dass S für alle positiven $(x_0, y_0) \neq (\bar{x}, \bar{y})$ eine den Punkt (\bar{x}, \bar{y}) umlaufende geschlossene Kurve darstellt.

Beweis: Dazu wird die Fläche $z = V(x, y)$ im (x, y, z) - Koordinatensystem betrachtet. Es gilt: $\frac{\partial V}{\partial x} = \frac{\partial V}{\partial y} = 0$ für $x = \bar{x}$ und $y = \bar{y}$. Der Punkt (\bar{x}, \bar{y}) der (x, y) - Ebene ist das einzige Minimum der Fläche $z = V(x, y)$. Denn schneiden wir die Fläche mit der durch den Punkt (\bar{x}, \bar{y}) gehenden und zur z - Achse parallelen Ebene $x = \bar{x} + a\tau, y = \bar{y} + b\tau$ ($(a, b) \neq (0, 0)$), so ist die Gleichung der Schnittkurve in der (τ, z) - Ebene durch $z = (\varphi_2 a + \psi_1 b)\tau - \varepsilon_2 \ln(\bar{x} + a\tau) - \varepsilon_1 \ln(\bar{y} + b\tau) + \varphi_2 \bar{x} + \psi_1 \bar{y} + \varepsilon_2 \ln \bar{x} + \varepsilon_1 \ln \bar{y}$ gegeben. Daraus folgt: $\frac{d^2 z}{d\tau^2} = \frac{\varepsilon_2 a^2}{(\bar{x} + a\tau)^2} + \frac{\varepsilon_1 b^2}{(\bar{y} + b\tau)^2} > 0$. Die Schnittkurve ist also eine strikt konvexe Kurve. (\bar{x}, \bar{y}) ist ein Minimum, und die Fläche $z = V(x, y)$ hat die Gestalt eines verzernten nach oben offenen Paraboloids. Aus dieser geometrischen Überlegung folgt unmittelbar, dass stets $V(x, y) \geq V(\bar{x}, \bar{y})$ gilt und alle Schnittpunkte $V(x, y) = V(x_0, y_0)$ für positive $(x_0, y_0) \neq (\bar{x}, \bar{y})$ den Punkt (\bar{x}, \bar{y}) umlaufende geschlossene Kurven sind. \square

ZUSAMMENFASSUNG: Jeder Punkt der durch (x_0, y_0) hindurchgehenden Phasenkurve muss auf S liegen. Darüber hinaus durchläuft der Punkt $(x(t), y(t))$, dessen Koordinaten die Lösungsfunktionen von (5.13) und (5.14) mit $x(0) = x_0$ und $y(0) = y_0$ sind, mit wachsendem t ganz S und zwar beliebig oft, da auf S kein singulärer Punkt liegt. Der Punkt (\bar{x}, \bar{y}) ist daher (wie der Nullpunkt im linearisierten System) ein Wirbelpunkt.

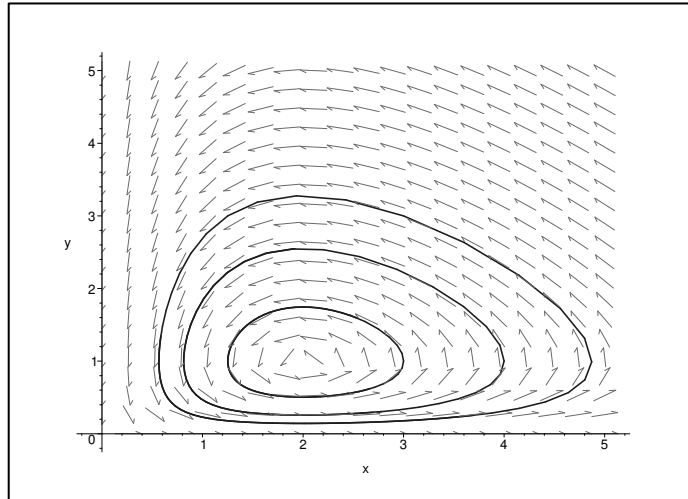


Abb. 5.8: klassisches Räuber - Beute - Modell

Das klassische Räuber - Beute - Modell hat aber auch noch eine interessante biologische Eigenschaft. Dividiert man nämlich die Gleichung (5.13) durch x und integriert sie anschließend von t_1 bis t_2 , so erhält man

$$\int_{t_1}^{t_2} \frac{\dot{x}}{x} dt = \ln x(t_2) - \ln x(t_1) = \varepsilon_1(t_2 - t_1) - \psi_1 \int_{t_1}^{t_2} y(t) dt$$

Wird hier $t_2 - t_1 = T$ gesetzt, wobei T die Periode der durch $x(0)$ und $y(0)$ festgelegten Lösung von (5.13) und (5.14) sei, dann ist $x(t_1) = x(t_2)$ und die linke Seite der obigen

Gleichung wird null. Also gilt:

$$\frac{1}{T} \int_{t_1}^{t_2} y(t) dt = \frac{\varepsilon_1}{\psi_1} = \bar{y}$$

Analog

$$\frac{1}{T} \int_{t_1}^{t_2} x(t) dt = \bar{x}$$

D. h., der Gleichgewichtswert, auch wenn er nicht angenommen wird, ist als Mittelwert von Bedeutung. Die Unabhängigkeit dieser Mittel vom Anfangswert ist für die Schädlingsbekämpfung ungünstig. Ein einmaliger Vernichtungsfeldzug vermindert zwar die Schädlingsgekur kurzfristig sehr stark, führt aber nur zu extremen Schwankungen im Schädlingsbefall. Der Mittelwert bleibt bei diesem Modell gleich.

Beispiel: Das Volterra - Prinzip

Mit Hilfe des klassischen Räuber - Beute - Modells können nun Phänomene der Natur, die auf den ersten Blick unerklärlich erscheinen, gedeutet werden. So war in den Jahren nach dem ersten Weltkrieg der Anteil der Raubfische in der Adria deutlich höher als in den Jahren vorher. Der Krieg zwischen Österreich und Italien hatte den Fischfang weitgehend unterbrochen. Aber weshalb wirkte sich das auf Raubfische günstiger aus als auf Beutefische?

Wird gefischt, so sinkt die Wachstumsrate der Beutetiere auf $\varepsilon_1 - k$ und die Sterberate der Raubfische steigt auf $\varepsilon_2 + m$. ψ_1 und φ_2 bleiben unverändert. Daher ergeben sich die neuen Mittelwerte $\frac{\varepsilon_1 - k}{\psi_1}$ (kleinere Zahl an Raubfischen) und $\frac{\varepsilon_2 + m}{\varphi_2}$ (größere Zahl an Beutetieren). Wird der Fischfang eingestellt, nimmt die Anzahl der Raubfische zu, die Größe der Beutepopulation aber ab.

Dieses nach Volterra bezeichnete Prinzip zeigt Bedenkliches bei stetiger Schädlingsbekämpfung mittels Insektiziden. Die meisten chemischen Mittel wirken sowohl auf Schädlinge als auch auf natürliche Feinde. Das Resultat ist, ähnlich wie vorhin, eine Vermehrung der Schädlinge und eine Verminderung ihrer Fressfeinde.

5.4.2 Räuber - Beute - Systeme bei innerspezifischer Konkurrenz

Das Modell (5.13) und (5.14) zeigt zwar die in der Natur so oft beobachteten Oszillationen zwischen Räuber- und Beutesystemen, ist allerdings unfähig nach Störungen, wie beispielsweise Bejagen, zu den ursprünglichen Schwankungen zurückzukehren. Der vielleicht größte Kritikpunkt des Modells ist aber, dass die Größe der Räuberpopulation auch bei genügendem Beutevorrat nicht jeden beliebig großen Wert annehmen kann. Genauso wenig kann die Beutepopulation ohne Räuber über alle Maße anwachsen. Daher sollte in einem verbesserten Modell die innerspezifische Konkurrenz berücksichtigt werden. Im Folgenden wird angenommen, dass die Wachstumsrate zusätzlich linear mit der Individuenzahl der eigenen Art abnimmt.

$$\dot{x} = (\varepsilon_1 - \varphi_1 x - \psi_1 y)x \quad (5.15)$$

$$\dot{y} = (-\varepsilon_2 + \varphi_2 x - \psi_2 y)y \quad (5.16)$$

Aber auch dieses Modell hat einige Schwachstellen. Zum Beispiel geht keine Sättigung des Räubers ein. So spaziert ein satter Löwe an einer Zebraherde vorbei, ohne sich die Mühe zu machen Beute zu reißen.

Zur Stabilitätsanalyse von (5.15) und (5.16) bestimmt man wieder die Gleichgewichtspunkte: $G_1 = (0, 0)$, $G_2 = (\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}, 0)$ und $G_3 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{\varepsilon_1 \psi_2 + \varepsilon_2 \psi_1}{\varphi_1 \psi_2 + \varphi_2 \psi_1}, \frac{\varepsilon_1 \varphi_2 - \varepsilon_2 \varphi_1}{\varphi_1 \psi_2 + \varphi_2 \psi_1})$. Weiters existiert noch ein vierter Gleichgewichtspunkt, der nicht im ersten Quadranten liegt. Man kann

auch für dieses Modell zeigen, dass für Anfangsbedingungen $x(0) > 0$ und $y(0) > 0$ alle Individuenzahlen für $t > 0$ positiv sind. G_3 liegt nur dann im ersten Quadranten, falls $\varepsilon_1\varphi_2 > \varepsilon_2\varphi_1$ ist.

Zuerst wird der Fall betrachtet, bei dem keine Koexistenz möglich ist, also G_3 nicht im ersten Quadranten liegt ($\varepsilon_1\varphi_2 < \varepsilon_2\varphi_1$).

- G_1 : Die Jacobi - Matrix an der Stelle $(0, 0)$

$$\begin{pmatrix} \varepsilon_1 - 2\varphi_1 x - \psi_1 y & -\psi_1 x \\ \varphi_2 y & -\varepsilon_2 + \varphi_2 x - 2\psi_2 y \end{pmatrix} \Big|_{x=0, y=0} = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{pmatrix}$$

besitzt die Eigenwerte $\lambda_1 = \varepsilon_1 > 0$ und $\lambda_2 = -\varepsilon_2 < 0$. Daher ist G_1 ein Sattelpunkt.

- G_2 : Die Matrix der ersten Ableitungen an der Stelle G_2 ist gegeben durch:

$$\begin{pmatrix} -\varepsilon_1 & -\frac{\varepsilon_1\psi_1}{\varphi_1} \\ 0 & -\varepsilon_2 + \frac{\varepsilon_1\varphi_2}{\varphi_1} \end{pmatrix}$$

Wie leicht zu erkennen ist, lauten die Eigenwerte $\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0$ und $\lambda_2 = -\varepsilon_2 + \frac{\varepsilon_1\varphi_2}{\varphi_1} < 0$. Damit ist G_2 ein asymptotisch stabiler Knoten.

ZUSAMMENFASSUNG: Für $\varepsilon_1\varphi_2 < \varepsilon_2\varphi_1$ sterben die Raubtiere aus, während die Individuenzahl der Beutetiere gegen den Gleichgewichtswert $\frac{\varepsilon_1}{\varphi_1}$ streben.

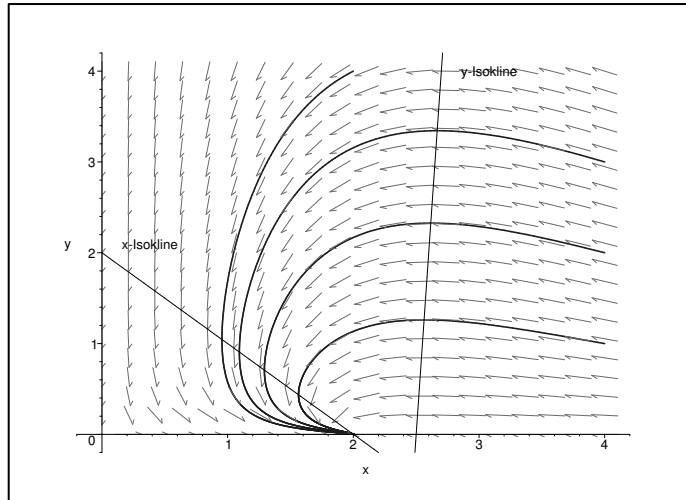


Abb. 5.9: Räuber - Beute - Modell mit innerspezifischer Konkurrenz und $\varepsilon_1\varphi_2 < \varepsilon_2\varphi_1$

Betrachtet man nun den Fall $\varepsilon_1\varphi_2 > \varepsilon_2\varphi_1$, so ist G_1 analog zu vorher ein Sattelpunkt. Auch G_2 ist ein Sattelpunkt, da der zweite Eigenwert des linearisierten Systems im Gegensatz zum vorigen Fall positiv ist. Die Stabilitätsuntersuchung des dritten Gleichgewichtspunktes ergeben unter Berücksichtigung, dass $\varepsilon_1 - \varphi_1\bar{x} - \psi_1\bar{y} = 0$ und $-\varepsilon_2 + \varphi_2\bar{x} - \psi_2\bar{y} = 0$ ist, folgende Jacobimatrix

$$\begin{pmatrix} -\varphi_1\bar{x} & -\psi_1\bar{x} \\ \varphi_2\bar{y} & -\psi_2\bar{y} \end{pmatrix}$$

Diese hat die Eigenwerte

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(\varphi_1\bar{x} + \psi_2\bar{y}) \pm \frac{1}{2}\sqrt{(\varphi_1\bar{x} + \psi_2\bar{y})^2 - 4(\varphi_1\psi_2 + \varphi_2\psi_1)\bar{x}\bar{y}}$$

Ist der Radikand nichtnegativ, so sind die beide Eigenwerte sicher negativ. Falls er aber kleiner null ist, so sind λ_1 und λ_2 komplex. Da aber ihr Realteil ebenfalls negativ ist, handelt es sich im ersten Fall um einen stabilen Knoten und im zweiten Fall um einen stabilen Fokus. Jede hinreichend nahe bei G_3 beginnende Lösungskurve $x = x(t)$ und $y = y(t)$ strebt mit wachsendem t gegen G_3 .

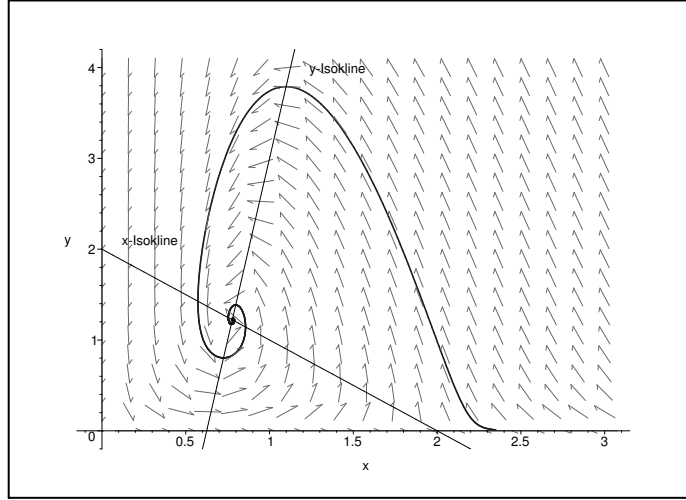


Abb. 5.10: Räuber - Beute - Modell mit innerspezifischer Konkurrenz und $\varepsilon_1\varphi_2 > \varepsilon_2\varphi_1$

BEMERKUNG: Auch für noch so kleine $\varphi_1 > 0$ und $\varphi_2 > 0$ zeigt das System (5.15) und (5.16) ein völlig anderes Verhalten als das klassische Räuber - Beute - Modell. Daher kann das System (5.13) und (5.14) nicht sehr robust sein, da kleine Änderungen zu ganz anderen Ergebnissen führen. Solche strukturell instabile Modelle eignen sich nicht besonders zur Beschreibung von Vorgängen in der Natur!

5.4.3 Ein allgemeines Räuber - Beute - Modell

Im Folgenden werden wieder zwei Populationen, die in einem Räuber - Beute - Verhältnis stehen, betrachtet. $x(t)$ bezeichne die Populationsgröße der Beute, $y(t)$ die Anzahl der Individuen in der Räuberpopulation zum Zeitpunkt t . Wie beim allgemeinen Konkurrenzmodell wird nun davon ausgegangen, dass die Wachstumsraten der beiden Arten durch (nicht notwendigerweise lineare) Funktionen beschreibbar sind. Die Änderung der Beutepopulation pro Zeiteinheit lautet allgemein:

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = x r_B(x) - y V(x, y) \quad (5.17)$$

Dabei bezeichne $r_B(x)$ die individuelle Wachstumsrate der Beutepopulation bei Fehlen des Räubers. $V(x, y)$ sei die mittlere Zahl der getöteten Beuteindividuen pro Räuber und pro Zeiteinheit und wird häufig als **funktionelle Reaktion** bezeichnet. Es wird angenommen, dass $V(x, y)$ mit wachsendem y abnimmt - da sich die Räuber beim Beutefang gegenseitig stören - und mit zunehmendem x steigt. Die Differentialgleichung, die die Änderung in der Räuberpopulation angibt, sei von der Gestalt:

$$\dot{y} = y r_R(x, y) \quad (5.18)$$

r_R kann durch verschiedene Formen der innerspezifischen Konkurrenz um andere Ressourcen von y abhängen. Zusätzlich wird angenommen, dass $r_R(x, y)$ mit steigendem x anwachse.

Der Einfachheit halber wird nun die Situation betrachtet, bei der $r_R(x, y) = r_R(x)$ und $V(x, y) = V(x)$ unabhängig von der Räuberpopulation sind. Um die Eigenschaften des Systems zu analysieren, betrachtet man am besten die Isoklinen:

- Für die y - Isokline gilt: $r_R(x) = r_R(\bar{x}) = 0$ ($x = \bar{x}$, da der Gleichgewichtspunkt \bar{x} mit dieser Gleichung berechnet wird). \bar{x} gibt die Anzahl der Beutetiere an, bei der die Räuberpopulation kein Nettowachstum hat. In der (x, y) - Ebene sind dies senkrechte Geraden.
- Um die x - Isokline zu bestimmen, muss $\dot{x} = 0$ gesetzt werden. Daraus ergibt sich: $y = \frac{x r_B(x)}{V(x)}$. Der Verlauf der x - Isokline hängt daher von den Funktionen $r_B(x)$ und $V(x)$ ab.

Trotzdem kann mit Hilfe biologischer Überlegungen einiges über die Gestalt der x - Isokline gesagt werden. Im Gleichgewicht muss sich die Zahl der Räuber so einstellen, dass gerade soviel abgeschöpft wird ($yV(x)$) wie nachwächst ($xr_B(x)$). r_B wird andererseits aufgrund von innerspezifischer Konkurrenz bei größeren x -Werten an einer Stelle null, nämlich dort wo die Beutepopulation bei Fehlen der Räuber ihre Kapazität K erreicht. $V(x)$ ist aber bei größeren x sicherlich von null verschieden, deshalb muss $\frac{xr_B(x)}{V(x)}$ bei $x = K$ verschwinden. Bei kleinen x gehen für $x \rightarrow 0$ beide Funktionen $xr_B(x)$ und $V(x)$ gegen null, da $r_B(x)$ als Wachstumsrate beschränkt ist und auch $V(x)$ bei kleiner werdendem x nach Voraussetzung abnehmen muss. Es hängt also von den Funktionen ab, ob bei kleiner werdenden Zahlen von Beuteindividuen ihr Quotient, d. h. die x - Isokline, eine monoton fallende Funktion bleibt oder ein Maximum aufweist.

Um die Richtungen der Phasenkurven zu bestimmen, müssen nur die Gleichungen (5.17) und (5.18) betrachtet werden. Oberhalb der x - Isokline nimmt die Populationsgröße x der ersten Art ab, da $\frac{dx}{dt} < 0$ ist, unterhalb steigt sie an. D. h., dass unterhalb dieser Kurve die Trajektorien von links nach rechts, oberhalb von rechts nach links verlaufen. Weiters ist klar, dass oberhalb von \bar{x} die Räuberpopulation zunimmt. Also müssen die Phasenkurven links von der y - Isokline von oben nach unten verlaufen, rechts davon müssen sie auf Grund analoger Überlegungen aber von unten nach oben verlaufen.

Für die lokale Stabilitätsanalyse werden der Einfachheit halber die rechten Seiten der Gleichungen (5.17) und (5.18) ersetzt durch:

$$\frac{dx}{dt} = xr_B(x) - yV(x) = f(x) - yV(x) = f_1(x, y) \quad (5.19)$$

$$\frac{dy}{dt} = yr_R(x) = f_2(x, y) \quad (5.20)$$

Der Gleichgewichtspunkt ergibt sich dann aus

$$0 = f_1(\bar{x}, \bar{y}) = f(\bar{x}) - \bar{y}V(\bar{x}) \quad (5.21)$$

$$0 = f_2(\bar{x}, \bar{y}) = \bar{y}r_R(\bar{x}) \quad (5.22)$$

Nun wird folgende Transformation durchgeführt:

$$\begin{aligned} u(t) &= x(t) - \bar{x} \\ v(t) &= y(t) - \bar{y} \end{aligned}$$

Im nächsten Schritt wird $f_1(x, y)$ und $f_2(x, y)$ in der Nähe von (\bar{x}, \bar{y}) durch eine lineare Funktion (Taylorreihenentwicklung bis zur ersten Ordnung) angenähert.

$$f_1(x, y) = f_1(\bar{x} + u, \bar{y} + v) = \underbrace{f_1(\bar{x}, \bar{y})}_{= 0 \text{ vgl. (5.21)}} + \left. \frac{\partial f_1}{\partial x} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})} \cdot u + \left. \frac{\partial f_1}{\partial y} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})} \cdot v$$

$$f_2(x, y) = f_2(\bar{x} + u, \bar{y} + v) = \underbrace{f_2(\bar{x}, \bar{y})}_{= 0 \text{ vgl. (5.22)}} + \left. \frac{\partial f_2}{\partial x} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})} \cdot u + \left. \frac{\partial f_2}{\partial y} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})} \cdot v$$

Die Ableitungen von u und x bzw. v und y nach der Zeit sind gleich, da \bar{x} bzw. \bar{y} konstant sind:

$$\frac{du}{dt} = a_{11}u + a_{12}v \quad (5.23)$$

$$\frac{dv}{dt} = a_{21}u + a_{22}v \quad (5.24)$$

wobei $a_{11} = \left. \frac{\partial f_1}{\partial x} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})}$, $a_{12} = \left. \frac{\partial f_1}{\partial y} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})}$, $a_{21} = \left. \frac{\partial f_2}{\partial x} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})}$ und $a_{22} = \left. \frac{\partial f_2}{\partial y} \right|_{(\bar{x}, \bar{y})}$ sind. Gewöhnliche Differentialgleichungssysteme dieser Art können nun mit folgendem Ansatz

$$\begin{aligned} u &= \hat{u}e^{\lambda t} \\ v &= \hat{v}e^{\lambda t} \end{aligned}$$

gelöst werden. Wird dies in (5.23) und (5.24) eingesetzt, so erhält man

$$\begin{aligned} \hat{u}\lambda &= a_{11}\hat{u} + a_{12}\hat{v} \\ \hat{v}\lambda &= a_{21}\hat{u} + a_{22}\hat{v} \end{aligned}$$

und nach weiteren Umformungen

$$\begin{aligned} 0 &= (a_{11} - \lambda)\hat{u} + a_{12}\hat{v} \\ 0 &= a_{21}\hat{u} + (a_{22} - \lambda)\hat{v} \end{aligned}$$

Unter der Voraussetzung, dass $a_{21} \neq 0$ ist, ergibt sich aus der zweiten Gleichung für \hat{u} der Wert $-\frac{1}{a_{21}}(a_{22} - \lambda)\hat{v}$ und nach Einsetzen in die erste Gleichung, wobei zu berücksichtigen ist, dass \hat{v} eine Konstante ungleich null ist und daher durch \hat{v} dividiert werden kann, $(a_{11} - \lambda)(a_{22} - \lambda) - a_{12}a_{21} = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0$. λ kann daher folgende Werte annehmen:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}(a_{11} + a_{22}) \pm \sqrt{\frac{1}{4}(a_{11} + a_{22})^2 - a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}$$

(falls λ_1 und λ_2 imaginär sind, seien der Real- und Imaginärteil gegeben durch $\lambda_j = \lambda_{jR} + i\omega_j$ für $j = 1, 2$). Die allgemeine Lösung der Gleichungen (5.23) und (5.24) lautet dann

$$\begin{aligned} u &= \alpha e^{\lambda_1 t} + \beta e^{\lambda_2 t} \\ v &= \gamma e^{\lambda_1 t} + \delta e^{\lambda_2 t} \end{aligned}$$

Dabei sind α , β , γ und δ durch die Anfangsbedingungen bestimmt. Falls nun $\omega_j \neq 0$ und $\lambda_{1R} < 0$, $\lambda_{2R} < 0$ sind, dann ergeben sich Oszillationen, deren Amplituden exponentiell abfallen. Sind λ_1 und λ_2 reell und negativ, so fallen u_1 und u_2 exponentiell ab. Allgemein gilt also, dass ein Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) asymptotisch stabil ist, wenn die Realteile von λ_1 und λ_2 negativ sind. Man hat also zwei Fälle zu untersuchen:

1. negativer Radikand:

$$a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22} < -\frac{1}{4}(a_{11} + a_{22})^2 < 0 \quad (5.25)$$

Stabilität hat man in diesem Fall, wenn die Realteile negativ sind. Daher muss folgende Ungleichung erfüllt sein.

$$a_{11} + a_{22} < 0 \quad (5.26)$$

2. positiver Radikand:

$$a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22} > -\frac{1}{4}(a_{11} + a_{22})^2 \quad (5.27)$$

Damit $\lambda_j < 0$ ist, muss zunächst

$$a_{11} + a_{22} < 0 \quad (5.28)$$

erfüllt sein, und der positive Beitrag durch die Wurzel muss kleiner als $|a_{11} + a_{22}| \cdot \frac{1}{2}$ sein. Also muss

$$a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22} < 0 \quad (5.29)$$

sein.

Für das oben behandelte allgemeine Räuber - Beute - Modell ergeben sich nun folgende Werte:

$$\begin{aligned} a_{11} &= f'(\bar{x}) - \bar{y}V'(\bar{x}) \\ a_{12} &= -V(\bar{x}) \\ a_{21} &= \bar{y}r'_R(\bar{x}) \\ a_{22} &= r_R(\bar{x}) = 0 \end{aligned}$$

Der Verlauf der x - Isokline wird durch die Gleichung $y = \frac{f(x)}{V(x)}$ beschrieben. Daher gilt

$$\begin{aligned} \bar{y} \frac{dy}{dx} \Big|_{(\bar{x}, \bar{y})} &= \frac{\bar{y}f'(\bar{x})V(\bar{x}) - \bar{y}V'(\bar{x})f(\bar{x})}{V^2(\bar{x})} \\ &= \frac{\bar{y}\bar{f}'\bar{V} - \bar{y}\bar{V}'\bar{f}}{\bar{V}^2} \end{aligned}$$

Da aus (5.21) $\bar{y}\bar{V} = \bar{f}$ folgt, vereinfacht sich dies zu

$$\begin{aligned} \bar{y} \frac{dy}{dx} \Big|_{(\bar{x}, \bar{y})} &= \frac{\bar{f}'\bar{f} - \bar{y}\bar{V}'\bar{f}}{\bar{V}^2} \\ &= \frac{\bar{f}}{\bar{V}^2}(\bar{f}' - \bar{y}\bar{V}') \\ &= \frac{\bar{f}}{\bar{V}^2}a_{11} \end{aligned}$$

Daher gilt für die x - Isokline

$$\bar{y} \frac{dy}{dx} \Big|_{(\bar{x}, \bar{y})} = \frac{\bar{f}}{\bar{V}^2}a_{11}$$

Falls nun $\frac{dy}{dx} < 0$ ist, folgt daher notwendigerweise, dass $a_{11} < 0$ ist. Je stärker also die Steigung der Isokline ist, um so größer ist der Betrag von a_{11} . Liegt jetzt das Gleichgewicht (\bar{x}, \bar{y}) weit genug rechts, dann wird $|a_{11}|$ so groß, dass $a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22} < -\frac{1}{4}(a_{11} + a_{22})^2 < 0$ ($a_{22} = 0!!!$) nicht mehr erfüllt ist und λ_1 und λ_2 reell sind. Rechts vom Maximum der x - Isokline ist $a_{11} < 0$ (da $\frac{dy}{dx} < 0$) und $a_{12}a_{21} < 0$. (5.28) und (5.29) sind also erfüllt. Die Phasenkurven kehren exponentiell ins Gleichgewicht zurück, und der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) ist asymptotisch stabil. Nähert sich der Gleichgewichtspunkt allerdings einem Maximum der x - Isokline, so gehen die Steigung der Isokline und daher auch a_{11} gegen null. Dann ist wegen $a_{12}a_{21} < 0$ (5.25) auf jeden Fall erfüllt, sodass gedämpfte Oszillationen vorliegen. Auf der linken Seite ihres Maximums ist die Steigung der x - Isokline und auch $a_{11} > 0$. Damit ist (5.26) bzw. (5.28) auf keinen Fall erfüllt, was auf Instabilität von (\bar{x}, \bar{y}) deutet.

Zusammenfassend zeigt die lokale Stabilitätsanalyse also folgendes Verhalten:

- Die Schwingungen sind gedämpft, sofern die Gerade $x = \bar{x}$ rechts des Maximums der x - Isokline zu liegen kommt oder die Isokline monoton fallend ist.
- Liegt $x = \bar{x}$ links vom Maximum, dann wachsen die Amplituden an. Dann tritt einer der beiden folgenden Fälle ein: Entweder läuft die Spirale in einen Grenzzyklus oder sie nimmt so stark zu, bis eine Population ausgelöscht ist. Welcher der beiden Fälle tatsächlich eintritt, hängt von den Details des Modells ab.
- Befindet sich die Gerade $x = \bar{x}$ rechts vom Maximum, so ist der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) stabil. Falls \bar{x} nahe am Maximum liegt, laufen die Phasenkurven in gedämpften Oszillationen zum Gleichgewicht. Für große \bar{x} nahe bei K nähern sie sich exponentiell dem Gleichgewichtspunkt.

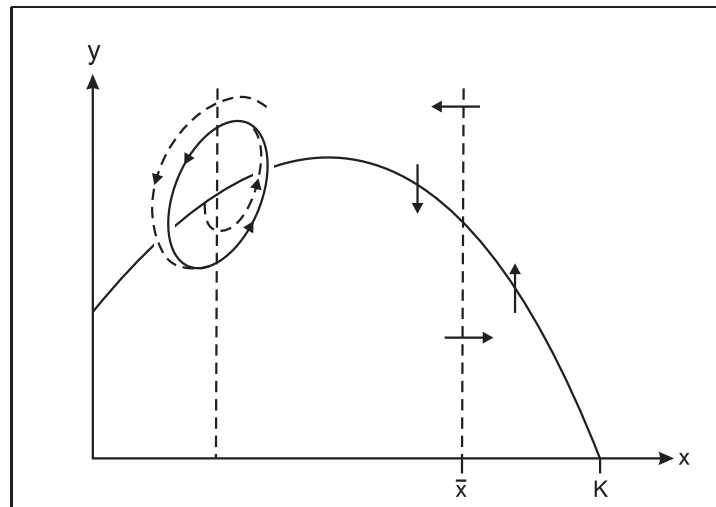


Abb. 5.11: Allgemeines Räuber - Beute - Modell für zwei unterschiedliche Lagen der y - Isokline (*strichliert*). Die durchgezogene Kurve stellt die x - Isokline dar und die Pfeile geben die Richtung an, in der die Lösungskurven durchlaufen werden. Rechts vom Maximum der x - Isokline ist der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) stabil, links davon tritt aber je nach Modell entweder ein Grenzzyklus auf, oder die Spirale nimmt so stark zu, dass eine Population ausstirbt.

BEMERKUNG: Verbessern sich nun die Umweltbedingungen für die Beutetiere von K auf K' , so tritt ein Phänomen auf, das als **Paradoxon der Anreicherung** bezeichnet wird. \bar{x} kann aufgrund der Erhöhung der Kapazität von der rechten auf die linke Seite des Maximums gelangen. Dadurch wird das Gleichgewicht instabil. Diese paradoxe Situation tritt auf, weil die individuelle Wachstumsrate der Räuber unabhängig von der Räuberichte ist.

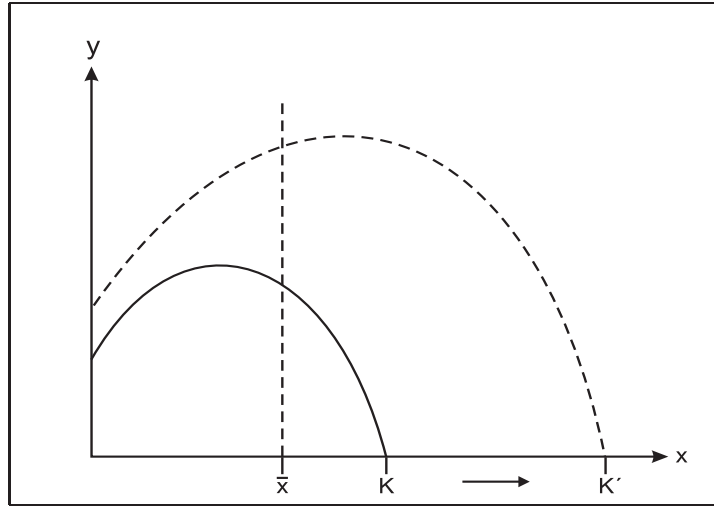


Abb. 5.12: Verbesserung der Umweltbedingungen von K auf K' . Die durchgezogene Kurve stellt die x - Isokline zur Kapazität K dar. Der ursprünglich auf der rechten Seite des Maximums liegende Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) gerät auf die linke Seite, wodurch er instabil wird.

Kapitel 6

Ausblick

Wie bereits zu Beginn des ersten Kapitels erwähnt wurde, wirken in Ökosystemen stets eine Vielzahl von Konkurrenz - und Räuber - Beute - Beziehungen zusammen. Nur in Ausnahmefällen wird eine einzige so dominieren, dass ihre Betrachtung allein Auskunft über das Gesamtsystem geben kann. Daher wird man im nächsten Schritt versuchen ganze Nahrungsnetze zu modellieren.

Zum Beispiel kann man die Wirkung einer Räuberpopulation auf zwei in einem Konkurrenzverhältnis stehende Arten betrachten. Nimmt man an, dass die Räuberpopulation konstant ist und dass sie pro Zeiteinheit stets einen gewissen Bruchteil der Beutepopulationen vernichtet, so muss keine Dynamik der Räuberpopulation berücksichtigt werden. Wenn dann die bei der Konkurrenz überlegene Art einem stärkeren Räuberdruck ausgesetzt ist, kann die Anwesenheit der Räuber unter geeigneten Bedingungen die Koexistenz beider Beutearten bewirken. Ist die interspezifische Konkurrenz beider Arten stärker als die innerspezifische, so haben die Räuber keinen Einfluss auf das Resultat der zwischenartlichen Konkurrenz (Mehr dazu in [12].)

Mit Hilfe eines anderen Modells kann man zeigen, dass das Exklusionsprinzip, das wir im Abschnitt 5.3.1 kennengelernt haben, auch für mehr als zwei Populationen gilt. Die lineare Abhängigkeit von den Ressourcen muss allerdings vorausgesetzt werden. In diesem Fall überleben stets so viele Arten wie verschiedene Nahrungsquellen vorhanden sind.

Auch die Modelle (5.9) und (5.10) bzw. (5.17) und (5.18) lassen sich auf mehrere Populationen übertragen. Im Höherdimensionalen treten allerdings Grenzyklen auf. Darüber hinaus kann es schon für dreidimensionale Modelle zu extrem unübersichtlichem Langzeitverhalten kommen, das auf die geringste Änderung in den Anfangsbedingungen mit drastischem Umkippen reagiert.

Während sich die zweidimensionalen Volterra - Lotka - Gleichungen, wenn auch mit einigem Aufwand, vollständig klassifizieren lassen, ist das bei den höherdimensionalen Gleichungen ganz aussichtslos. Es lassen sich nur wenige allgemeingültige Aussagen treffen (vgl. dazu [4]).

6.1 Schlussbemerkung

Bis heute verhält sich der Mensch seiner Umwelt gegenüber wie ein Parasit. Er nimmt, was er braucht, mit wenig Rücksicht auf das Wohlergehen seines Wirtes. Große Städte werden geplant und wachsen heran, ohne die Tatsache zu berücksichtigen, dass sie Parasiten des Landes sind, das sie auf irgendeiner Weise mit Nahrung, Wasser und Luft versorgen muss und ungeheure Mengen an Abfallstoffen abzubauen hat. Der Mensch muss jetzt endlich seine Beziehungen zur Natur zum Mutualismus¹ weiterentwickeln, zumal er ein abhängiges Lebewesen ist und seine Kultur mit wachsenden Forderungen nach Res-

¹Unterbegriff von Symbiose: beide Populationen sind begünstigt und vollständig voneinander abhängig

sources immer abhängiger wird. Wenn der Mensch es nicht lernt, in Mutualismus mit der Natur zu leben, könnte er wie der törichte oder nicht angepasste Parasit seinen Wirt bis zur Selbstzerstörung ausbeuten.

Literaturliste

- [1] **M. Begon/M. Mortimer:** Population ecology. Oxford: Blackwell.(1987)
- [2] **K. P. Hadeler:** Mathematik für Biologen. Berlin: Springer. (1974)
- [3] **H. Heuser:** Gewöhnliche Differentialgleichungen. Stuttgart: Teubner. (1989)
- [4] **J. Hofbauer/K. Sigmund:** Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. (1984)
- [5] **E. Kamke:** Differentialgleichungen I: Gewöhnliche Differentialgleichungen. Leipzig: Teubner. (1964)
- [6] **W. Metzler:** Dynamische Systeme in der Ökologie. Stuttgart: Teubner. (1987)
- [7] **W. Nöbauer/W. Timischl:** Mathematische Modelle in der Biologie. Braunschweig, Wiesbaden: Vieweg. (1979)
- [8] **E. P. Odum:** Ökologie. Stuttgart, New York: Thieme. (1999)
- [9] **H. Rommelfanger:** Differenzengleichungen. Mannheim, Wien: Bibliogr. Inst.. (1986)
- [10] **W. Timischl:** Biomathematik. Wien: Springer. (1988)
- [11] **W. Weltsch:** Diskrete Populationsmodelle in der Ökologie. TU Wien: Diplomarbeit. (1978)
- [12] **C. Wissel:** Theoretische Ökologie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. (1989)