Die approbierte Originalversion dieser Diplom-/Masterarbeit ist an der Hauptbibliothek der Technischen Universität Wien aufgestellt (http://www.ub.tuwien.ac.at).

The approved original version of this diploma or master thesis is available at the main library of the Vienna University of Technology (http://www.ub.tuwien.ac.at/englweb/).



DIPLOMARBEIT

Das Räuber-Beute-System nach Lotka-Volterra in der Ökologie und Analogien in Spieldynamik und Populationsgenetik

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

unter der Anleitung von Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr.techn. Helmut Länger

 durch

Magdalena Helmreich Schulgasse 5 3950 Gmünd

Wien, Oktober 2011

Inhaltsverzeichnis

1	\mathbf{Ein}	eitung	3			
2	Das Lotka-Volterra-Modell - einfaches Räuber-Beute-Modell für zwei Spezies 2.1 Das Lotka-Volterra-Modell als ebenes autonomes					
	2.1	Differentialgleichungssystem	6			
	2.2	Qualitative Verhaltensanalyse	6			
		2.2.1 Gleichgewichtspunkte und Richtungsfeld	6 6			
		2.2.2 Linearisierung des Systems	8			
		2.2.2 Periodizität der Lösungen	12			
	2.3	Durchschnittswerte der	12			
	2.0	Beute- und Bäuberpopulationsgrößen	15			
	24	Schwachstellen des Lotka-Volterra-Modells	16			
	2.4		10			
3	Mo	lifikationen des Lotka-Volterra-Modells	17			
	3.1	Logistisches Wachstum der Beutepopulation	17^{-1}			
	3.2	Logistisches Wachstum beider Populationen	22			
	3.3	Motivation für weitere Modifikationen	25			
	3.4	Einige weitere Modifikationen	25			
	-	3.4.1 Grenzzyklen	27			
		3.4.2 Bedingungen von Kolmogorov	$\frac{-1}{28}$			
	3.5	Adaptivität an reale Populationen	33			
4	Analogien in Spieldynamik und Populationsgenetik 35					
	4.1	Die höherdimensionale allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung	35			
	4.2	Spieldvnamik	36			
		4.2.1 Grundlagen	36			
		4.2.2 Die spieldvnamische Differentialgleichung	39			
		4.2.3 Der Zusammenhang zur				
		allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung	40			
	4.3	Populationsgenetik	42			
	-	4.3.1 Grundlagen	43			
		4.3.2 Das Selektionsmodell	46			
		4.3.3 Die Selektionsgleichung	48			
5	Sch	ussbemerkung	51			
6	Apr	oendix	52			
	6.1	Klassifikation der Gleichgewichtspunkte bei linearen Systemen	52			

Abbildungsverzeichnis

1	Lotka-Volterra-System	7
2	Logistisches Wachstum der Beute, keine Koexistenz	19
3	Logistisches Wachstum der Beute, Koexistenz	20
4	Logistisches Wachstum beider Populationen, keine Koexistenz	23
5	Logistisches Wachstum beider Populationen, Koexistenz	24
6	Bedingungen für einen Grenzzyklus	31
7	Asymptotisch stabiler uneigentlicher Knoten	53
8	Instabiler uneigentlicher Knoten	53
9	(Instabiler) Sattelpunkt	54
10	Asymptotisch stabiler eigentlicher Knoten 1	54
11	Asymptotisch stabiler eigentlicher Knoten 2	55
12	Asymptotisch stabiler Spiralpunkt	56
13	Instabiler Spiralpunkt	56
14	Stabiles Zentrum	57

Tabellenverzeichnis

1	Stabilitäts- und Instabilitätseigenschaften von linearen und nicht-		
	linearen Systemen	10	
2	Bedingungen von Kolmogorov	30	

1 Einleitung

Das Verständnis von Wachstum und Rückgang von Bevölkerungsgruppen in der Natur, sowie Wechselwirkungen zwischen Populationen sind schon lange von Interesse, und einfache mathematische Konzepte zur Beschreibung dieser Phänomene wurden schon vor Jahrzehnten aufgezeichnet.

VOLTERRA¹ und LOTKA² waren unter den ersten, die sich mit der mathematischen Beschreibung von **Interaktionen zwischen mehreren Spezies** auseinandersetzten. Ihre Werke wurden hauptsächlich in den 1920er und 1930er Jahren veröffentlicht und behandeln eine Reihe von Modellen zur Beschreibung von Räuber-Beute-Beziehungen und Zwei-Spezies-Konkurrenzsystemen. Seit ihren bahnbrechenden Arbeiten gab es viele andere namhafte Beiträge auf dem Gebiet der mathematischen Ökologie.

Kritiker dieser historischen Modelle vertreten oft die Auffassung, dass diese Modelle zu unrealistisch seien und bestimmte biologische Merkmale, wie Umwelteinflüsse, nicht berücksichtigen würden. Dem ist entgegenzuhalten, dass man das Wirkungsgefüge eines Ökosystems mit seinen Tausenden von Komponenten zwar bewundern kann, dass es sich aber nur schwer modellieren lässt. Auch schon die Analyse von Wechselwirkungen zwischen zwei Arten kann sehr kompliziert sein, weil sie oft über mehrere zwischengeschaltete Arten wirken.

Aber die Bedeutung und Stärke dieser klassischen Modelle liegen nicht in der Genauigkeit der Vorhersagen oder in ihrem Realismus, sondern sie zeichnen sich wegen ihrer Einfachheit und fundamentalen Erkenntnisse aus.

Obwohl die Gleichungen, auf die in dieser Diplomarbeit eingegangen wird, im Vergleich zu den in der Natur existierenden komplexen Beziehungen extreme Vereinfachungen sind, ist es dennoch möglich, durch die Auseinandersetzung mit diesen Modellproblemen einen gewissen Einblick in die ökologischen Grundprinzipien zu erlangen.

Das **einfachste Räuber-Beute-Modell** zwischen zwei Arten, welches auch unter dem Namen *Lotka-Volterra-Modell* bekannt ist, werde ich in Kapitel 2 vorstellen und analysieren.

Zwei Arten stehen dabei in einem **Räuber-Beute-Verhältnis**, wenn das Wachstum der einen Art, des sogenannten Räubers, von der anderen Art, der sogenannten Beute, begünstigt wird, während die Beutepopulation in ihrem Wachstum von der Räuberpopulation beeinträchtigt wird.

Der italienische Mathematiker Vito VOLTERRA stellte im Jahre 1926 dieses einfache Differentialgleichungsmodell auf, als ihm die Frage gestellt wurde, weshalb in den Jahren nach dem Ersten Weltkrieg der Anteil der Raubfische in der Adria deutlich höher und der der Beutefische deutlich niedriger war als in den Jahren zuvor, obwohl der Fischfang während des Krieges weitgehend unterbrochen wurde. Aufgrund dieses eingeschränkten Fischfangs würde man einen Anstieg des Fischertrags erwarten, doch VOLTERRA konnte mit seinem etwas naiven Räuber-Beute-Modell diesen rätselhaften biologischen Trend beschrei-

 $^{^1 \}rm Vito$ VOLTERRA, italienischer Mathematiker und Physiker, *
3. Mai 1860 Ancona; †11. Oktober 1940 Rom

²Alfred James LOTKA, österreichisch-US-amerikanischer Biophysiker und Chemiker, *2. März 1880 Lemberg, Österreich-Ungarn, †5. Dezember 1949 New York

ben. Diosos Modo

Dieses Modell wurde als *Lotka-Volterra-Modell* bekannt, da ungefähr zur selben Zeit Alfred J. LOTKA dieselben Gleichungen herleitete, um eine hypothetische chemische Reaktion mit periodischem Verhalten der chemischen Konzentrationen zu beschreiben.

Im darauffolgenden Kapitel werden einige **Erweiterungen** bzw. **Modifikationen** dieses sehr einfachen Modells vorgestellt, um etwas realistischere Modelle zur Beschreibung von Räuber-Beute-Beziehungen zu erhalten.

Diese Modifikationen ergeben sich, indem man die Annahmen hinsichtlich der Wachstumsrate der jeweiligen Population verändert, von linearen hin zu nichtlinearen Raten.

In der Literatur gibt es oft unterschiedliche Definitionen der Lotka-Volterra-Gleichungen, nicht immer wird darunter das einfachste Räuber-Beute-Modell verstanden, welches in Kapitel 2 behandelt wird. Josef HOFBAUER und Karl SIGMUND zum Beispiel betrachten in ihrem Buch "Evolutionstheorie und dynamische Systeme"³ ein **allgemeineres Modell**, welches nicht nur **Räuber-Beute-Beziehungen** beschreibt, sondern auch **Konkurrenz** und **symbiotische Wechselwirkungen** zwischen den Populationen zulässt, und bezeichnen dieses als *allgemeine Lotka-Volterra-Gleichungen*. Durch diesen allgemeineren Ansatz kann man Zusammenhänge zu anderen biomathematischen Bereichen, wie Spieldynamik und Populationsgenetik, herstellen, worauf in Kapitel 4 eingegangen wird.

Das Ziel dieser Arbeit ist, einerseits auf Basis des einfachen *Lotka-Volterra-Systems* möglichst realitätsnahe Modelle für eine Räuber-Beute-Beziehung in der Ökologie zu erhalten, und andererseits mithilfe dieser Gleichungen Zusammenhänge zu anderen biomathematischen Gebieten herzustellen und somit das Potential dieses einfachen Systems voll auszuschöpfen.

 $^{3}[5]$

2 Das Lotka-Volterra-Modell einfaches Räuber-Beute-Modell für zwei Spezies

Ich möchte an dieser Stelle nochmals betonen, dass ein Zwei-Spezies-Modell die komplexen Wechselwirkungen zwischen den tatsächlich in der Natur existierenden Arten nicht adäquat beschreiben kann. Trotzdem ist die Untersuchung einfacher Modelle der erste Schritt, um komplexe Phänomene verstehen zu können.

Wenn wir mit x(t) die Größe der Beutepopulation und mit y(t) diejenige des Räubers zur Zeit t bezeichnen, lässt sich das Lotka-Volterra-Modell wie folgt schreiben:

$$\dot{x}(t) = \frac{dx}{dt} = ax - \alpha xy = x(a - \alpha y)$$
(2.1)

$$\dot{y}(t) = \frac{dy}{dt} = -cy + \gamma xy = y(-c + \gamma x), \qquad (2.2)$$

wobei a, c, α, γ positive Konstanten sind.

Dieses Modell kann aufgrund folgender Voraussetzungen erklärt werden:

- Die zwei Populationen besitzen einen von der Außenwelt isolierten Lebensraum. Die Beute ernährt sich ausschließlich von der dort vorhandenen Vegetation, während sich die Räuber lediglich von der Beutepopulation ernähren.
- Die Beutepopulation besitzt praktisch unbegrenzte Nahrungsquellen, sodass bei Abwesenheit des Räubers die Populationsrate der Beute proportional zur gegenwärtigen Population wächst, d.h. ihr Wachstum kann durch die Differentialgleichung $\dot{x}(t) = ax$ (a > 0) beschrieben werden.
- In Abwesenheit der Beute nimmt die Räuberpopulation wegen des dadurch verursachten Nahrungsmangels nach dem Gesetz $\dot{y}(t) = -cy$ (c > 0) exponentiell ab; die Räuberpopulation stirbt aus.
- Die Anzahl der Begegnungen zwischen Raubtier und Beutetier ist proportional zum Produkt der Populationsgrößen. Jedes dieser Zusammentreffen bedingt eine Wachstumsabnahme der Beute. Die Wachstumsrate der Beute nimmt daher mit dem Term der Form $-\alpha xy$ ($\alpha > 0$) ab.
- Jedes dieser Zusammentreffen bedingt andererseits eine Wachstumszunahme der Räuber, die Wachstumsrate der Räuber nimmt mit einem Term proportional zum Produkt der Beute- und Räuberpopulation, also mit γxy ($\gamma > 0$), zu.

2.1 Das Lotka-Volterra-Modell als ebenes autonomes Differentialgleichungssystem

Bevor auf die Analyse des Systems (2.1) und (2.2) eingegangen wird, sollen allgemein die Eigenschaften eines solchen **autonomen Differentialgleichungs**systems erster Ordnung im zweidimensionalen Raum kurz beschrieben werden. Solch ein System hat folgende allgemeine Gestalt:

$$\dot{x} = F(x, y) \tag{2.3}$$

$$\dot{y} = G(x, y) \tag{2.4}$$

Ein solches System, bei dem die unabhängige Variable t nicht explizit auf der rechten Seite auftritt, nennt man **autonom**.

Die Funktionen F(x, y) und G(x, y) seien auf einer offenen Menge $D \subseteq \mathbb{R}^2$ definiert und sollen dort stetige partielle Ableitungen nach x und y besitzen. Aus dem Existenz- und Eindeutigkeitssatz folgt unter gewissen Regularitätsvoraussetzungen an F und G, dass es zu jedem Anfangswert t_0 und zu jedem Punkt (x_0, y_0) aus D eine reelle **Lösung** (x(t), y(t)) gibt mit $x(t_0) = x_0$ und $y(t_0) = y_0$. Jede solche Lösung kann geometrisch als **Phasenkurve** oder **Trajektorie** in der (x, y)-Ebene, auch **Phasenebene** genannt, dargestellt werden. Die Gesamtheit aller Trajektorien in der Phasenebene wird als **Phasenportrait** bezeichnet. Unter den **Gleichgewichtspunkten** (auch **kritische Punkte** oder **singuläre Punkte** genannt) des Systems (2.3) und (2.4) versteht man alle Punkte $(\bar{x}, \bar{y}) \in$ D, für die $F(\bar{x}, \bar{y}) = G(\bar{x}, \bar{y}) = 0$ gilt.

2.2 Qualitative Verhaltensanalyse

Die Untersuchung qualitativer Ergebnisse, die wir aus den Lösungen der Differentialgleichung erhalten können, ohne die Gleichung dabei lösen zu müssen, spielt eine wichtige Rolle, da es für viele, insbesondere nichtlineare Differentialgleichungen, keine geeigneten analytischen Lösungsmethoden gibt.

Durch die Anwendung **geometrischer Methoden** wird nun das Verhalten der Lösungen (Trajektorien) des Systems (2.1) und (2.2) für beliebige positive Anfangswerte von x und y analysiert und die Stabilität der Lösungen besprochen.

2.2.1 Gleichgewichtspunkte und Richtungsfeld

Um sich den prinzipiellen Verlauf der Trajektorien klar zu machen, bestimmt man zuerst die sogenannten **Nullisoklinen** (auch **Nullgeraden**). Dies sind Kurven in der Phasenebene, bei denen das Wachstum jeweils einer Art verschwindet.

Mathematisch sind diese folgendermaßen definiert:

$$\begin{aligned} &\{(x,y) \in \mathbb{R}^2_+ : \dot{x} = 0\} \quad (x\text{-Nullisoklinen}) \\ &\{(x,y) \in \mathbb{R}^2_+ : \dot{y} = 0\} \quad (y\text{-Nullisoklinen}) \end{aligned}$$

Um nun die x- und y-Nullgeraden des Systems (2.1) und (2.2) zu bestimmen, sind die Gleichungen

$$\dot{x} = x(a - \alpha y) = 0$$
 und $\dot{y} = y(-c + \gamma x) = 0$

zu lösen. Wir erhalten daher für die x-Nullisoklinen zwei Geraden x = 0 und $y = \frac{a}{\alpha}$ und entsprechend y = 0 und $x = \frac{c}{\gamma}$ für die y-Nullisoklinen.

Die Schnittpunkte dieser Nullgeraden sind jene Punkte, an denen für die Ableitungen $\dot{x} = 0$ und $\dot{y} = 0$ gilt und sind daher die Gleichgewichtspunkte des Systems.

In unserem Fall lauten diese $G_1 = (0,0)$ und $G_2 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha})$, wobei der erste Gleichgewichtspunkt trivial ist, da in diesem Falle beide Arten aussterben. Die Gleichgewichtspunkte entsprechen den konstanten oder Gleichgewichtslösungen des Systems, andere Lösungen werden als Trajektorien in der Phasenebene dargestellt. (siehe Abbildung 1)



Abbildung 1: Phasenportrait des einfachen Lotka-Volterra-Systems (Skizze)

Um ihr qualitatives Verhalten kennenzulernen, bestimmen wir zuerst das Richtungsfeld des Systems.

Die Nullgeraden teilen den ersten Quadranten der Phasenebene in vier Zonen, für die folgendes gilt:

- $\begin{aligned} \mathbf{I.} \qquad & y < \frac{a}{\alpha} \Rightarrow -\alpha y + a > 0 \Rightarrow \dot{x} > 0 \\ & x < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \gamma x c > 0 \Rightarrow \dot{y} < 0 \end{aligned}$
- III. $y > \frac{a}{\alpha} \Rightarrow \dot{x} < 0$ $x > \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} > 0$
- **IV.** $y > \frac{a}{\alpha} \Rightarrow \dot{x} < 0$ $x < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} < 0$

Daher ergibt sich in der Phasenebene ein Richtungsfeld, wie es in Abbildung 1 dargestellt ist. In dieser Abbildung ist schon erkennbar, dass die Trajektorien tendenziell geschlossene Kurven um den kritischen Punkt $G_2 = \left(\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha}\right)$ bilden. Diese Tatsache wird später noch genauer besprochen.

2.2.2 Linearisierung des Systems

Der nächste Schritt besteht nun darin, das lokale Verhalten der Lösungen in der Umgebung der kritischen Punkte zu untersuchen.

Dafür können wir uns auf die Untersuchung der Lösungen des **korrespondierenden linearen Systems** beschränken, da das System in der Nähe der Gleichgewichtspunkte zum größten Teil mit einem linearen System übereinstimmt, d.h. **fastlinear** ist.

Gegeben sei wieder das allgemeine System (2.3) und (2.4), wobei nun die Funktionen F und G nichtlinear seien:

$$\dot{x} = F(x, y) \tag{2.5}$$

$$\dot{y} = G(x, y) \tag{2.6}$$

Es gilt nämlich, dass dieses in der Umgebung des kritischen Punktes (\bar{x}, \bar{y}) fastlinear ist, wenn die Funktionen F und G stetige partielle Ableitungen bis zur zweiten Ordnung besitzen.

Um dies zu zeigen und das korrespondierende lineare System zu bestimmen, verwendet man Taylorentwicklungen am kritischen Punkt (\bar{x}, \bar{y}) und schreibt

$$F(x,y) = F(\bar{x},\bar{y}) + F_x(\bar{x},\bar{y})(x-\bar{x}) + F_y(\bar{x},\bar{y})(y-\bar{y}) + \eta_1(x,y)$$

$$G(x,y) = G(\bar{x},\bar{y}) + G_x(\bar{x},\bar{y})(x-\bar{x}) + G_y(\bar{x},\bar{y})(y-\bar{y}) + \eta_2(x,y),$$

wobei η_1 und η_2 Funktionen sind, für die gilt

$$\lim_{(x,y)\to(\bar{x},\bar{y})}\frac{\eta_1(x,y)}{\sqrt{(x-\bar{x})^2+(y-\bar{y})^2}} = \lim_{(x,y)\to(\bar{x},\bar{y})}\frac{\eta_2(x,y)}{\sqrt{(x-\bar{x})^2+(y-\bar{y})^2}} = 0.$$

Es ist zu beachten, dass $\frac{dx}{dt} = \frac{du}{dt}$ und $\frac{dy}{dt} = \frac{dv}{dt}$ gilt, wenn man die Variablentransformation $u = x - \bar{x}, v = y - \bar{y}$ einführt.

Die Linearisierung des Systems (2.5) und (2.6) erhält man, indem man

$$F(\bar{x}, \bar{y}) = 0$$
 und $G(\bar{x}, \bar{y}) = 0$

verwendet und die Terme höherer Ordnung $\eta_1(x, y)$ und $\eta_2(x, y)$ vernachlässigt.

Es ergibt sich somit das zu (2.5) und (2.6) korrespondierende lineare System

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_x(\bar{x}, \bar{y}) & F_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ G_x(\bar{x}, \bar{y}) & G_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$
(2.7)

Die Koeffizientenmatrix in (2.7) besteht aus den am kritischen Punkt (\bar{x}, \bar{y}) berechneten partiellen Ableitungen von F und G, ist also die **Jacobi-Matrix** des Systems am Gleichgewichtspunkt. Der **Typ** und die **Art der Stabilität des Gleichgewichtspunktes** wird von den **Eigenwerten** dieser Matrix bestimmt. Im Folgenden wird für diese Jacobi-Matrix $J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} F_x(\bar{x}, \bar{y}) & F_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ G_x(\bar{x}, \bar{y}) & G_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}$ geschrieben, und die Eigenwerte r erhält man durch Berechnung der Nullstellen des **charakteristischen Polynoms** $det(J - rI) = 0.^4$

Die grundlegende Eigenschaft dieser Methode ist, dass das Verhalten der Lösungen nahe dem Gleichgewichtspunkt durch das Verhalten der Lösungen des korrespondierenden linearen Systems bestimmt werden kann. Es ist möglich, nahezu immer von Typus und Art der Stabilität des kritischen Punktes des linearen Systems auf die des nichtlinearen Systems zu schließen.

Stabilität, asymptotische Stabilität und Instabilität

Für ein allgemeines autonomes System der Form

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}),$$

wobei $\mathbf{x} = (x, y)$ und $\mathbf{f} = (F, G)$, gelten folgende Definitionen für Stabilität, asymptotische Stabilität und Instabilität von Gleichgewichtspunkten: Ein kritischer Punkt $\bar{\mathbf{x}}$ heißt **stabil**, wenn für jede Lösung $\mathbf{x}(t)$ gilt:

 $\forall \epsilon > 0 \; \exists \delta > 0 : \| \mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}} \| < \delta \Rightarrow \| \mathbf{x}(t) - \bar{\mathbf{x}} \| < \epsilon \quad \text{für alle } t \ge 0.$

Diese mathematische Definition besagt, dass jede Lösung $\mathbf{x}(t)$, welche zum Zeitpunkt t = 0 genügend nahe beim Gleichgewichtspunkt startet, nahe bei $\bar{\mathbf{x}}$ verbleibt.

Ein Gleichgewichtspunkt heißt **asymptotisch stabil**, wenn er stabil ist und zusätzlich ein δ_0 mit $\delta_0 > 0$ existiert, sodass

$$\|\mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}}\| < \delta_0 \Rightarrow \lim_{t \to \infty} \mathbf{x}(t) = \bar{\mathbf{x}}.$$

Dies bedeutet, dass sich Lösungen, welche genügend nahe beim Gleichgewichtspunkt beginnen, dem kritischen Punkt für $t \to \infty$ nähern. Ein Gleichgewichtspunkt, der nicht stabil ist, heißt **instabil**.

Die Klassifikation der Gleichgewichtspunkte bei linearen Systemen mit konstanten Koeffizienten der Form

$$\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$$

mit $\mathbf{x} = (x, y)$ und $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ ist im Appendix der Arbeit zu finden.

Die folgende Tabelle 1 gibt zusammenfassend einen Überblick über die **Stabi**litätseigenschaften von linearen und nichtlinearen Systemen abhängig von den Eigenwerten r_1, r_2 der Jacobi-Matrix $J(\bar{x}, \bar{y})$ in (2.7).⁵

⁴Vgl. [1], S.572 und [2], S.133

⁵Vgl. Tabelle 9.3.1 in [1], S. 573

Eigenwerte r_1, r_2	lineares System		nichtlineares System	
	Typus	Stabilität	Typus	Stabilität
r_1, r_2 reell				
$r_1 > r_2 > 0$	uneigentlicher	instabil	uneigentlicher	instabil
	Knoten		Knoten	
$r_1 < r_2 < 0$	uneigentlicher	asymptotisch	uneigentlicher	asymptotisch
	Knoten	stabil	Knoten	$_{\mathrm{stabil}}$
$r_2 < 0 < r_1$	Sattelpunkt	instabil	Sattelpunkt	instabil
$r_1 = r_2 > 0$	eigentlicher	instabil	eigentlicher	instabil
	Knoten		Knoten	
			oder Spiralpunkt	
$r_1 = r_2 < 0$	eigentlicher	asymptotisch	eigentlicher	asymptotisch
	Knoten	stabil	Knoten	stabil
			oder Spiralpunkt	
$r_1, r_2 = \lambda \pm i\mu$ komplex				
$\lambda > 0$	Spiralpunkt	instabil	Spiralpunkt	instabil
$\lambda < 0$	Spiralpunkt	asymptotisch	Spiralpunkt	asymptotisch
		stabil		stabil
$r_1 = i\mu, r_2 = -i\mu$	Zentrum	stabil	Zentrum oder	unbestimmt
$(\mu \neq 0)$			Spiralpunkt	

Tabelle 1: Stabilitäts- und Instabilitätseigenschaften von linearen und nichtlinearen Systemen

Wie man in dieser Tabelle 1 erkennen kann, ist es im **Fall eines Zentrums** als kritischer Punkt des linearen Systems nicht möglich, auf den Typus und die Art der Stabilität des Gleichgewichtspunktes des nichtlinearen Systems zu schließen. Den Grund dafür möchte ich nun näher erläutern, da, wie später zu sehen, beim *Lotka-Volterra-System* genau dieser Fall auftritt.

Da die Eigenwerte von der Koeffizientenmatrix des linearen Systems abhängen, können kleine Änderungen der Koeffizienten die Eigenwerte so verändern, dass die Stabilität oder Instabilität des kritischen Punktes beeinflusst und die Gestalt der Trajektorien wesentlich verändert wird.

Dieses Phänomen tritt vor allem dann ein, wenn die Eigenwerte rein imaginär, also $r = \pm i\mu$, sind, d.h. wenn der kritische Punkt ein Zentrum ist und die um das Zentrum verlaufenden Trajektorien geschlossene Kurven sind. Kleine Änderungen der Koeffizienten haben nämlich in diesem Fall zur Folge, dass neue Eigenwerte $r' = \lambda' \pm i\mu'$ entstehen, wobei $|\lambda'|$ klein und $\mu' \cong \mu$ ist. Wenn $\lambda' \neq 0$ ist, was fast immer der Fall sein wird, bilden die Trajektorien Spiralen, wobei der entstehende Spiralpunkt asymptotisch stabil, falls $\lambda' < 0$ und instabil ist, falls $\lambda' > 0$ ist.

Demnach können, wenn der kritische Punkt ein Zentrum ist, kleine Störungen ein stabiles System in ein instabiles verwandeln.

Dies ist der Grund, wieso man in diesem Fall den nichtline
aren Term nicht einfach vernachlässigen kann, da dieser Ähnliches wie eine solche Störung bewirken kann. 6

⁶Vgl. [1], S.569 und S.574

Linearisierung des Lotka-Volterra-Systems

Um nun das lineare System für das Lotka-Volterra-System in der Umgebung des Gleichgewichtspunktes (\bar{x}, \bar{y}) zu bestimmen, kann man entweder die Variablentransformation $x = \bar{x} + u$, $y = \bar{y} + v$ in das System einführen und nur die linearen Terme in u und v beibehalten, oder sofort die Gleichung (2.7) verwenden, wobei für das hier behandelte System

$$F(x, y) = x(a - \alpha y)$$
$$G(x, y) = y(-c + \gamma x)$$

gilt.

Durch Einsetzen dieser Gleichungen ergibt sich

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - \alpha \bar{y} & -\alpha \bar{x} \\ \gamma \bar{y} & -c + \gamma \bar{x} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$
(2.8)

Gleichgewichtspunkt $G_1 = (0, 0)$

Wird der triviale Gleichgewichtspunkt G_1 betrachtet und dieser in (2.8) eingesetzt, dann ist das in der Umgebung des Ursprungs korrespondierende lineare System durch

$$\frac{d}{dt}\begin{pmatrix} u\\v \end{pmatrix} = \frac{d}{dt}\begin{pmatrix} x\\y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0\\0 & -c \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x\\y \end{pmatrix}$$

gegeben.

Die Eigenwerte dieser Jacobi-Matrix $J(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$ sind demnach $r_1 = a$ und $r_2 = -c$, demzufolge ist der Ursprung sowohl für das lineare als auch für das nichtlineare System ein (instabiler) Sattelpunkt (siehe Tabelle 1).

Gleichgewichtspunkt $G_2 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha})$

Um nun diesen Gleichgewichtspunkt zu untersuchen, wird dieser wieder in (2.8) eingesetzt, und man erhält

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\alpha c}{\gamma} \\ \frac{\gamma a}{\alpha} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$
(2.9)

Die Eigenwerte dieser Jacobi-Matrix $J(\frac{c}{\gamma},\frac{a}{\alpha})$ lauten $r=\pm i\sqrt{ac}.$

Da die Eigenwerte rein imaginär sind, ist der Gleichgewichtspunkt $(\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha})$ ein stabiles Zentrum des linearen Systems. Wie schon zuvor erwähnt, ist es in diesem Fall nicht möglich, direkt das Verhalten des linearen auf das des nichtlinearen Systems zu übertragen.

Die Untersuchung der Linearisierung reicht also nicht aus, um zu zeigen, dass der Gleichgewichtspunkt im nichtlinearen Fall ein Zentrum ist und die Lösungen daher periodisch sind.

2.2.3 Periodizität der Lösungen

Dafür wird nun eine Gleichung für die Trajektorien des nichtlinearen Lotka-Volterra-Systems bestimmt, indem der Parameter t eliminiert und die Beziehung zwischen x und y betrachtet wird.

Der Parameter t wird durch Division aus den *Lotka-Volterra-Gleichungen* eliminiert:

$$\frac{dy/dt}{dx/dt} = \frac{dy}{dx} = \frac{y(-c + \gamma x)}{x(a - \alpha y)}$$

Die Lösung dieser Differentialgleichung erfolgt mihilfe der Methode der Variablenseparation

$$\frac{-c + \gamma x}{x} dx = \frac{a - \alpha y}{y} dy$$
$$\int \left(-\frac{c}{x} + \gamma\right) dx = \int \left(\frac{a}{y} - \alpha\right) dy$$
$$-c \ln x + \gamma x = a \ln y - \alpha y + h,$$

wobe
iheine beliebige Integrationskonstante ist. Geschrieben wird diese Lösungsfunktion als

$$V(x, y) = -c \ln x - a \ln y + \gamma x + \alpha y = h = \text{const.}$$

Diese Funktion V ist eine **Bewegungsinvariante** des Systems (2.1) und (2.2), was bedeutet, sie ändert ihren Wert längs der Bahnen von (2.1) und (2.2) nicht. Es lässt sich zeigen, dass der Graph dieser Gleichung für ein festes h eine geschlossene Kurve um den Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) bildet.⁷

Demnach ist der kritische Punkt G_2 auch für das nichtlineare System ein <u>stabiles</u> Zentrum und die Räuber- bzw. Beutepopulation variieren zyklisch.

ANMERKUNG

Man kann zeigen, dass die Funktion V ihr **Minimum** genau an dem nichttrivialen Gleichgewichtspunkt G_2 des Systems annimmt.

Da jeder Orbit dieses Systems implizit durch eine Gleichung V(x, y) = h gegeben ist, ist es daher auch möglich, mithilfe dieser Darstellung diesen Gleichgewichtspunkt zu berechnen.

Sucht man nämlich das Minimum der Funktion $V(x, y) = -c \ln x - a \ln y + \gamma x + \alpha y$, indem man $\frac{\partial V}{\partial x} = 0$ und $\frac{\partial V}{\partial y} = 0$ setzt, erhält man $\gamma - \frac{c}{x} = 0$ und $\alpha - \frac{a}{y} = 0$ bzw. $x = \frac{c}{\gamma} = \bar{x}$ und $y = \frac{a}{\alpha} = \bar{y}$, also genau den Gleichgewichtspunkt des Lotka-Volterra-Systems.

Dieser Gleichgewichtspunkt kann auch als Orbit mit der Gleichung

$$V(x,y) = h_0 = -c\ln\bar{x} - a\ln\bar{y} + \gamma\bar{x} + \alpha\bar{y} =$$
$$= -c\ln\frac{c}{\gamma} - a\ln\frac{a}{\alpha} + c + a$$

mit h_0 konstant, aufgefasst werden. Für die Konstante h jedes anderen Orbits gilt $h \ge h_0$, und sie wird durch Anfangsbedingungen bestimmt.

⁷Der von VOLTERRA geführte Beweis ist in [4], S.530 f. angeführt.

Um dies im dreidimensionalen Raum zu verdeutlichen, betrachtet man die Fläche z = V(x, y) im (x, y, z)-Koordinatensystem. Dann hat diese die Gestalt eines oben offenen Paraboloids mit tiefstem Punkt am Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) .

Ellipsengleichungen der Trajektorien nahe dem Gleichgewichtspunkt Nun möchte ich noch zeigen, dass die Trajektorien, welche in der Nähe des Gleichgewichtspunktes verlaufen, durch Ellipsengleichungen approximiert werden können.⁸

Dafür wird die Variablentransformation $x=\bar{x}+u=\frac{c}{\gamma}+u,\,y=\bar{y}+v=\frac{a}{\alpha}+v$ durchgeführt, und man erhält

$$V(x,y) = -c\ln(\frac{c}{\gamma} + u) - a\ln(\frac{a}{\alpha} + v) + \gamma(\frac{c}{\gamma} + u) + \alpha(\frac{a}{\alpha} + v) = h.$$

Wegen

$$\ln(\frac{c}{\gamma}+u) = \ln(\frac{c}{\gamma}(1+\frac{\gamma u}{c})) = \ln\frac{c}{\gamma} + \ln(1+\frac{\gamma u}{c})$$

und der Approximation $\ln(1+x) \approx x - \frac{x^2}{2}$, wenn $h - h_0$ klein ist (dies bedeutet, dass wir Orbits nahe dem Gleichgewichtspunkt betrachten), erhält man die Approximation

$$\ln(\frac{c}{\gamma}+u) \approx \ln\frac{c}{\gamma} + \frac{\gamma u}{c} - \frac{\gamma^2 u^2}{2c^2}.$$

Analog wird approximiert:

$$\ln(\frac{a}{\alpha} + v) \approx \ln\frac{a}{\alpha} + \frac{\alpha v}{a} - \frac{\alpha^2 v^2}{2a^2}.$$

Daher können die Trajektorien V(x, y) = h approximiert werden durch

$$V(x,y) \approx -c\ln\frac{c}{\gamma} - \gamma u + \frac{\gamma^2}{2c}u^2 - a\ln\frac{a}{\alpha} - \alpha v + \frac{\alpha^2}{2a}v^2 + c + \gamma u + a + \alpha v = h$$

oder

$$\frac{\gamma^2}{2c}u^2 + \frac{\alpha^2}{2a}v^2 = h + \underbrace{c\ln\frac{c}{\gamma} + a\ln\frac{a}{\alpha} - c - a}_{=-h_0} = h - h_0.$$

Dies bedeutet also, dass die Trajektorien nahe dem Gleichgewichtspunkt durch **Ellipsengleichungen** der Form (wenn $h > h_0$)

$$\frac{\gamma^2}{2c}(x-\bar{x})^2 + \frac{\alpha^2}{2a}(y-\bar{y})^2 = h - h_0$$

mit dem Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) als Zentrum approximiert werden können.

⁸Vgl. [2], S.128 f.

ANMERKUNG

Das gleiche Ergebnis erhält man, indem man das korrespondierende lineare System um den nichttrivialen Gleichgewichtspunkt (2.9) betrachtet und die Trajektorien dieses Systems bestimmt:

$$\frac{dv/dt}{du/dt} = \frac{dv}{du} = -\frac{\left(\frac{\gamma a}{\alpha}\right)u}{\left(\frac{\alpha c}{\gamma}\right)v}$$

Mithilfe der Separation der Variablen ergibt sich

$$\frac{\alpha c}{\gamma}vdv = -\frac{\gamma a}{\alpha}udu$$

bzw. nach Integration

$$\frac{\alpha c}{\gamma}v^2 = -\frac{\gamma a}{\alpha}u^2 + h$$
$$\frac{\gamma a}{\alpha}u^2 + \frac{\alpha c}{\gamma}v^2 = h,$$

wobei h eine nichtnegative Integrationskonstante ist. Die Trajektorien des linearen Systems sind demnach **Ellipsen**. Diese Tatsache ist auch in Abbildung 1 angedeutet.

Periodizität

Um die Periodizität der Räuber- bzw. Beutepopulationsgröße genauer zu untersuchen, wird das lineare System in der Nähe des Gleichgewichtspunktes (\bar{x}, \bar{y}) (2.9) verwendet, welches lautet:

$$\dot{u} = -\frac{\alpha c}{\gamma} v$$
$$\dot{v} = \frac{\gamma a}{\alpha} u$$

Um dieses System zu lösen, setzt man

$$\ddot{u} = -\frac{\alpha c}{\gamma}\dot{v} = -acu.$$

u genügt also der Schwingungsgleichung $\ddot{u} + \omega^2 u = 0$ mit $\omega = \sqrt{ac}$ und hat daher die allgemeine Lösung $u(t) = k_1 \cos \omega t + k_2 \sin \omega t$. Diese Lösung kann man auch in der Form $u(t) = c_1 \cos(\omega t - c_2)$ schreiben, wenn man für c_1, c_2 die Polarkoordinaten von (k_1, k_2) nimmt.

Mithilfe der Ableitung dieser Lösung $\dot{u} = -c_1 \omega \sin(\omega t - c_2)$ und der ersten Gleichung des linearen Systems erhalten wir das zugehörige v:

 $v = -\frac{\gamma}{\alpha c}\dot{u} = \frac{\gamma}{\alpha c}c_1\omega\sin(\omega t - c_2).$ Die Konstanten c_1 , c_2 lassen sich aus den Anfangsbedingungen bestimmen: $u(0) = x(0) - \bar{x} = c_1\cos(-c_2), v(0) = y(0) - \bar{y} = \frac{\gamma}{\alpha c}c_1\omega\sin(-c_2).$ c_1, c_2 sind demnach die Polarkoordinaten von $(x(0) - \bar{x}, \frac{\alpha c}{\gamma \omega}(\bar{y} - y(0))).$

Man kann daher erkennen, dass u und v **periodisch** mit Eigenfrequenz $\omega = \sqrt{ac}$ sind und dass die Periode der Oszillation approximativ $\frac{2\pi}{\sqrt{ac}}$ ist (d.h. u(t) = u(t+T) bzw. v(t) = v(t+T) mit Periode $T = \frac{2\pi}{\sqrt{ac}}$). Außerdem ist im Phasenportrait (Abbildung 1) leicht zu sehen, dass das Maximum, wie auch das Minimum der Beutepopulation ein Viertel des Umlaufs vor dem Maximum bzw. Minimum der Räuberpopulation eintritt, die Beutepopulation eilt demnach der der Räuber voraus. Die periodischen Verläufe der Räuberund Beutepopulation sind daher um das Viertel einer Periode phasenverschoben.

2.3 Durchschnittswerte der Beute- und Räuberpopulationsgrößen

Das Lotka-Volterra-Modell hat auch noch eine biologisch interessante Eigenschaft.

Um diese erklären zu können, bestimmt man die durchschnittlichen Größen der Beute- und Räuberpopulation. Diese **Durchschnittswerte** lassen sich folgendermaßen berechnen:

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) dt, \quad \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt$$

wobe
iT die Periode einer vollen Schwingung und
 t_0 eine nichtnegative Konstante ist.

Mit der Gleichung (2.2) $\dot{y}=y(-c+\gamma x)$ bzw. $\frac{\dot{y}}{y}=-c+\gamma x$ erhält man wegen $y(t_0)=y(t_0+T)$ sofort

$$\int_{t_0}^{t_0+T} (-c+\gamma x) \, dt = \int_{t_0}^{t_0+T} \frac{\dot{y}}{y} \, dt = \left[\ln y(t)\right]_{t_0}^{t_0+T} = 0,$$

also

$$-cT + \gamma \int_{t_0}^{t_0+T} x \ dt = 0$$

Daraus folgt

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) \, dt = \frac{c}{\gamma} = \bar{x}.$$

Analog erhält man mit der Gleichung (2.1) $\dot{x} = x(a-\alpha y)$ wegen $x(t_0) = x(t_0+T)$

$$\int_{t_0}^{t_0+T} (a - \alpha y) dt = \int_{t_0}^{t_0+T} \frac{\dot{x}}{x} dt = \left[\ln x(t) \right]_{t_0}^{t_0+T} = 0$$
$$aT - \alpha \int_{t_0}^{t_0+T} y dt = 0$$
$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt = \frac{a}{\alpha} = \bar{y}.$$

Die **durchschnittlichen Größen** der beiden Populationen werden also durch ihren **Gleichgewichtspunkt** $G_2 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha})$ gegeben.

Die Mittelwerte der Populationsgrößen hängen daher nicht von den Anfangswerten x(0), y(0) ab.

Daraus lässt sich eine für die **Schädlingsbekämpfung** negative Schlussfolgerung ziehen, da Schädlinge eine zu Raubtieren ganz analoge Rolle spielen: Die Vernichtung eines Teils einer schädlichen Raubpopulation zu einem bestimmten Zeitpunkt, was lediglich die Änderung des Anfangswertes y(0) bedeutet, ist auf Dauer wirkungslos.

Als weitere Folgerung lässt sich daraus ableiten, dass beim Versuch der Verminderung beider Artgrößen, was eine Verkleinerung von a bzw. eine Vergrößerung von c bedeutet, der Mittelwert der Populationsgröße der Beute vergrößert und jener der Räuber verkleinert wird. Genau dieses Phänomen tritt beim Fischfang auf, die natürliche Wachstumsrate der Beutepopulation a wird verkleinert, die Sterberate der Raubpopulation vergrößert.

Mit der Umkehrung dessen ist es möglich, **Volterras Erklärung** für das Wachstum des Raubfischanteils während des Weltkrieges anzugeben. Wird nämlich der Fischfang eingestellt, nehmen die Anzahl der Raubfische zu, die der Beutefische aber ab.

Außerdem kann diese Tatsache als ein **Erhaltungsprinzip** der "um ihre Arten besorgten" Natur angesehen werden.

2.4 Schwachstellen des Lotka-Volterra-Modells

Das vorgestellte *Lotka-Volterra-Modell* ist aus mehreren Gründen ein nicht sehr zufriedenstellendes realistisches Modell.

Wie herausgefunden, berechnet dieses Modell Oszillationen der Räuber- bzw. Beutepopulation voraus. Solche **periodischen Oszillationen** wurden zwar tatsächlich in realen Populationen beobachtet, jedoch ist die Vorhersage etwas unrealistisch, da das Modell extrem empfindlich auf kleine Störungen reagiert. Das bedeutet, die Lösungen sind **strukturell instabil**, da eine Änderung der Anfangswerte x(0), y(0) ein Verschieben der Lösung auf einen anderen periodischen Orbit zur Folge hat.

Das Lotka-Volterra-System reagiert auf eine Störung durch Übergang von einem ungedämpft-periodischen Zustand in einen anderen, was nicht den realen Verhältnissen entspricht. Eine kleine Störung kann merkliche Folgen haben, zumindest auf die Amplitude der Oszillation.

Das Hinzufügen eines **Störungsterms** zum Differentialgleichungssystems kann sogar das qualitative Verhalten der Trajektorien beeinflussen und verändern. Wir werden sehen, dass der Versuch einer Verfeinerung des Systems, und zwar zum Beispiel durch Annahme eines logistischen Wachstums der Beute, genau zu diesen Verhaltensänderungen der Trajektorien führt.

Allerdings sind **Modifikationen** des Systems ein unvermeidlicher Fortgang, da es die unrealistische Annahme, dass das Wachstum der Beute in Abwesenheit der Räuber unbegrenzt ist, zu beheben gilt.

3 Modifikationen des Lotka-Volterra-Modells

3.1 Logistisches Wachstum der Beutepopulation

Ein realistischeres Modell als das *Lotka-Volterra-System* ergibt sich aus der Annahme, dass die Beutepopulation in Abwesenheit des Räubers einem logistischen Wachstumsmodell unterliegt.

Dies bedeutet, dass das Wachstum der Beutepopulation durch die **logistische** Differentialgleichung

$$\dot{x} = rx(1 - \frac{x}{K}) = rx - \frac{r}{K}x^2$$

mit r, K > 0 beschrieben werden kann.

Dies ist die üblichste Form einer logistischen Wachstumsgleichung, wobei K die Kapazitätsgrenze oder die Umweltkapazität und r die natürliche Wachstumsrate genannt werden.

Hier wird diese Differentialgleichung in folgender Form betrachtet:

$$\dot{x} = ax - \beta x^2$$

Somit wird a = r und $\beta = \frac{r}{K}$ gesetzt.

Der Faktor ax in der ersten Lotka-Volterra-Gleichung (2.1), der einer konstanten Wachstumsrate entspricht, wird also um βx^2 (bzw. $\frac{r}{K}x^2$) vermindert. Dieser Term entspricht der **Konkurrenz innerhalb der Beutepopulation**. Daraus ergibt sich nun insgesamt das neue System

$$\dot{x} = ax - \beta x^2 - \alpha xy = x(a - \alpha y - \beta x) \tag{3.10}$$

$$\dot{y} = y(-c + \gamma x) \tag{3.11}$$

Qualitative Verhaltensanalyse

Bei der Bestimmung der Nullisoklinen erhält man für die x-Nullisoklinen ($\dot{x} = 0$) zwei Geraden, nämlich x = 0 und $a - \alpha y - \beta x = 0$ bzw. anders geschrieben $\alpha y + \beta x = a$.

Ebenso ergeben sich zwei Geraden als y-Nullisoklinen ($\dot{y} = 0$): y = 0 und $x = \frac{c}{\gamma}$.

Nun sind **zwei Fälle** zu unterscheiden, je nachdem ob die beiden Geraden $x = \frac{c}{\gamma}$ und $\alpha y + \beta x = a$ im ersten Quadranten \mathbb{R}^2_+ einander schneiden oder nicht.

Die beiden Geraden schneiden einander, wenn der Schnittpunkt der Geraden $\alpha y + \beta x = a$ mit der x-Achse, also $x = \frac{a}{\beta}$ größer ist als $x = \frac{c}{\gamma}$, also $\frac{a}{\beta} > \frac{c}{\gamma}$. In diesem Fall gibt es drei Gleichgewichtspunkte, wobei einer davon im Inneren von \mathbb{R}^2_+ liegt. Nur in diesem Fall kann es Koexistenz zwischen Raub- und Beuteteiren geben.

1) Kein Schnittpunkt \rightarrow keine Koexistenz

Zunächst wird aber der andere Fall betrachtet, bei dem die beiden Geraden keinen Schnittpunkt im ersten Quadranten besitzen, also wo $\frac{a}{\beta} < \frac{c}{\gamma}$ gilt. Dann existieren zwei Gleichgewichtspunkte: $G_1 = (0,0)$ und $G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$. Die Nullisoklinen teilen den ersten Quadranten der Phasenebene in drei Regionen, für die folgendes gilt:

- I. $x < \frac{a}{\beta} < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} < 0$ $y < \frac{1}{\alpha}(a - \beta x)$ bzw. $0 < a - \alpha y - \beta x \Rightarrow \dot{x} > 0$
- II. $x < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} < 0$ $y > \frac{1}{\alpha}(a - \beta x) \Rightarrow \dot{x} < 0$
- III. $x > \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} > 0$ $y > \frac{1}{\alpha}(a - \beta x) \Rightarrow \dot{x} < 0$

Schon am Richtungsfeld erkennbar ist, dass einer Trajektorie nichts anderes übrig bleibt, als gegen den Gleichgewichtspunkt G_2 zu streben. (Abbildung 2) Dieses Verhalten wird nun noch formal verifiziert, indem gezeigt wird, dass dieser Gleichgewichtspunkt ein asymptotisch stabiler Knoten ist.

Gleichgewichtspunkt $G_1 = (0,0)$

Dass der triviale Gleichgewichtspunkt genauso wie beim *Lotka-Volterra-Modell* ein (instabiler) Sattelpunkt ist, kann wie in Abschnitt 2.2.2 gezeigt werden.

Gleichgewichtspunkt $G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$

Die Jacobi-Matrix des korrespondierenden linearen Systems am allgemeinen Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) hat die Form

$$J(\bar{x},\bar{y}) = \begin{pmatrix} a - \alpha \bar{y} - 2\beta \bar{x} & -\alpha \bar{x} \\ \gamma \bar{y} & -c + \gamma \bar{x} \end{pmatrix}.$$

Einsetzen des kritischen Punktes $\left(\frac{a}{\beta}, 0\right)$ liefert

$$J(\tfrac{a}{\beta},0) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{\alpha a}{\beta} \\ 0 & -c + \frac{\gamma a}{\beta} \end{pmatrix}.$$

Durch Berechnung der Nullstellen des charakteristischen Polynoms

$$\det(J - rI) = \begin{vmatrix} -a - r & -\frac{\alpha a}{\beta} \\ 0 & -c + \frac{\gamma a}{\beta} - r \end{vmatrix} = (-a - r)(-c + \frac{\gamma a}{\beta} - r)$$

erhält man die Eigenwerte $r_1 = -a$ und $r_2 = -c + \frac{\gamma a}{\beta}$. Da nun in diesem Fall $\frac{a}{\beta} < \frac{c}{\gamma}$ gilt, folgt daraus

$$-\frac{c}{\gamma} + \frac{a}{\beta} < 0$$
$$-c + \frac{\gamma a}{\beta} = r_2 < 0,$$

also $r_1, r_2 < 0$.

Dies bedeutet, dass der Gleichgewichtspunkt $(\frac{a}{\beta}, 0)$ in diesem Fall ein asymptotisch stabiler Knoten ist und, wie schon oben vermutet, jede Trajektorie gegen diesen strebt.

Daher sterben die Raubtiere irgendwann aus, da die Beute zum Überleben nicht ausreicht. Die Beutepopulation strebt gegen den Grenzwert $x = \frac{a}{\beta}$, den man als Gleichgewichtspunkt der logistischen Gleichung $\dot{x} = ax - \beta x^2$ ((3.10) mit y = 0) erhält.



Abbildung 2: Modell mit logistischem Wachstum der Beute, Fall 1) (Skizze)

2) Ein Schnittpunkt \rightarrow Koexistenz

Es wird nun der Fall betrachtet, dass es einen Schnittpunkt der Nullisoklinen im Inneren von \mathbb{R}^2_+ gibt, also dass $\frac{a}{\beta} > \frac{c}{\gamma}$ gilt. Dies bedeutet, dass ein Gleichgewicht existiert und die **Koexistenz** zwischen Raub- und Beutetieren möglich ist. Der zusätzliche dritte Gleichgewichtspunkt ergibt sich als Schnittpunkt der beiden Nullisoklinen $x = \frac{c}{\gamma}$ und $\alpha y + \beta x = a$ und lautet daher $G_3 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha} - \frac{\beta c}{\alpha \gamma}).$

In diesem Fall teilen die Nullisoklinen den ersten Quadranten in vier Zonen, in denen folgendes gilt:

- I. $x < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow -c + \gamma x < 0 \Rightarrow \dot{y} < 0$ $y < \frac{1}{\alpha}(a - \beta x) \Rightarrow a - \alpha y - \beta x > 0 \Rightarrow \dot{x} > 0$
- II. $x > \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} > 0$ $y < \frac{1}{\alpha}(a - \beta x) \Rightarrow \dot{x} > 0$

IV. $x < \frac{c}{\gamma} \Rightarrow \dot{y} < 0$ $y > \frac{1}{\alpha}(a - \beta x) \Rightarrow \dot{x} < 0$

Am Richtungsfeld lässt sich schon erkennen, dass jede Trajektorie gegen den inneren Gleichgewichtspunkt strebt, das heißt, dass dieser asymptotisch stabil ist. (Abbildung 3)



Abbildung 3: Modell mit logistischem Wachstum der Beute, Fall 2) (Skizze)

Das Verhalten der drei Gleichgewichtspunkte wird nun noch näher erläutert.

Gleichgewichtspunkt $G_1 = (0, 0)$

Dass der triviale Gleichgewichtspunkt G_1 einen (instabilen) Sattelpunkt darstellt, kann wieder wie in Abschnitt 2.2.2 gezeigt werden.

Gleichgewichtspunkt $G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$

Um diesen kritischen Punkt näher zu untersuchen, werden wie im vorigen Fall die Eigenwerte der Jacobi-Matrix des korrespondierenden linearen Systems be-

trachtet, welche $r_1 = -a$ und $r_2 = -c + \frac{\gamma a}{\beta}$ lauten. Da in diesem Fall allerdings $\frac{a}{\beta} > \frac{c}{\gamma}$ gilt, folgt, dass $r_2 > 0$ ist. Also gilt $r_1 < 0 < r_2$ und der Gleichgewichtspunkt $(\frac{a}{\beta}, 0)$ ist daher ein (instabiler) Sattelpunkt.

Gleichgewichtspunkt $\mathbf{G}_3 = (\bar{\mathbf{x}}, \bar{\mathbf{y}}) = (\frac{\mathbf{c}}{\gamma}, \frac{\mathbf{a}}{\alpha} - \frac{\beta \mathbf{c}}{\alpha \gamma})$ Um nun das Verhalten des inneren Gleichgewichtspunkts (\bar{x}, \bar{y}) zu untersuchen, wird wieder die Jacobi-Matrix an diesem Punkt betrachtet, welche

$$J(\bar{x},\bar{y}) = \begin{pmatrix} -\beta\bar{x} & -\alpha\bar{x}\\ \gamma\bar{y} & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{\beta c}{\gamma} & -\frac{\alpha c}{\gamma}\\ \gamma(\frac{a}{\alpha} - \frac{\beta c}{\alpha\gamma}) & 0 \end{pmatrix}$$

lautet.

Da in diesem Fall die Nullstellen des charakteristischen Polynoms nicht einfach zu berechnen und somit die Eigenwerte nicht zu bestimmen sind, ist folgendes nützliche Theorem zu verwenden:

Theorem 3.1.1 ⁹ Bezeichnet man mit (\bar{x}, \bar{y}) einen Gleichgewichtspunkt des

allgemeinen Systems x' = F(x, y), y' = G(x, y) und mit $J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} F_x(\bar{x}, \bar{y}) & F_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ G_x(\bar{x}, \bar{y}) & G_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}$ die entsprechende Jacobi-Matrix, dann ist die-ser Gleichgewichtspunkt genau dann asymptotisch stabil, wenn

$$spur(J(\bar{x}, \bar{y})) = F_x(\bar{x}, \bar{y}) + G_y(\bar{x}, \bar{y}) < 0$$
$$det(J(\bar{x}, \bar{y})) = F_x(\bar{x}, \bar{y})G_y(\bar{x}, \bar{y}) - F_y(\bar{x}, \bar{y})G_x(\bar{x}, \bar{y}) > 0.$$

BEMERKUNG: Dieses Theorem folgt aus der Tatsache, dass der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) genau dann asymptotisch stabil ist, wenn beide Eigenwerte r_1, r_2 von $J(\bar{x}, \bar{y})$ negativen Realteil besitzen.

Wenn man nun in dem betrachteten Fall die Spur und die Determinante von $J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -\beta \bar{x} & -\alpha \bar{x} \\ \gamma \bar{y} & 0 \end{pmatrix}$ berechnet, erhält man $\operatorname{spur}(J(\bar{x}, \bar{y})) = -\beta \bar{x} < 0$ $\det(J(\bar{x}, \bar{y})) = \alpha \gamma \bar{x} \bar{y} = \alpha c \bar{y} > 0.$

Aufgrund dessen ist der Gleichgewichtspunkt $(\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{\gamma}, \frac{a}{\alpha} - \frac{\beta c}{\alpha \gamma})$ asymptotisch stabil.

Die einzigen zwei Möglichkeiten, einen asymptotisch stabilen Gleichgewichtspunkt darzustellen, bestehen darin, entweder einen Knoten oder einen Spiralpunkt anzunehmen. Im Falle eines Spiralpunktes treten gedämpfte Oszillationen bei beiden Populationen auf.

Die Bedingung dafür wird nun hergeleitet.

Bedingung für einen asymptotisch stabilen Spiralpunkt

Dafür wird von der Tatsache ausgegangen, dass bei einem asymptotisch stabilen Spiralpunkt die Eigenwerte der Jacobi-Matrix komplex mit negativem Realteil sind.

Allgemein besitzt eine 2x2-Matrix $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ das charakteristische Polynom

$$\det(A-rI) = \begin{vmatrix} a-r & b \\ c & d-r \end{vmatrix} = r^2 - (a+d)r + ad - bc = r^2 - \operatorname{spur}(A)r + \det(A).$$

Die Nullstellen dieses Polynoms haben die Form

$$r_{1,2} = \frac{\operatorname{spur}(A)}{2} \pm \sqrt{\frac{(\operatorname{spur}(A))^2}{4} - \det(A)}.$$

⁹Abgeleitet aus Theorem 4.4. in [2], S.146 und Satz 66.1 in [4], S.544

Daher sind die Eigenwerte der Matrix A genau dann komplex, wenn die Diskriminante $\Delta = (\operatorname{spur}(A))^2 - 4\det(A) = (a+d)^2 - 4(ad-bc)$ kleiner 0 ist.

In unserem konkreten Fall ergibt sich:

$$\det(J - rI) = r^2 - \operatorname{spur}(J)r + \det(J) = r^2 + \beta \bar{x}r + \alpha c \bar{y} = 0$$

Die Eigenwerte lauten daher

$$r_{1,2} = \frac{\operatorname{spur}(J)}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{\operatorname{spur}(J)}{2}\right)^2 - \det(A)} = -\frac{\beta c}{2\gamma} \pm \sqrt{\left(\frac{\beta c}{2\gamma}\right)^2 - \alpha c\left(\frac{a}{\alpha} - \frac{\beta c}{\alpha\gamma}\right)} = \\ = \underbrace{-\frac{\beta c}{2\gamma}}_{<0} \pm \sqrt{\left(\frac{\beta c}{2\gamma}\right)^2 - \alpha c + \frac{\beta}{\gamma}c^2}.$$

Die Bedingung für einen asymptotisch stabilen Spiralpunkt ist daher erfüllt, wenn

$$(\frac{\beta c}{2\gamma})^2-ac+\frac{\beta}{\gamma}c^2<0$$

gilt, da dann die Eigenwerte komplex mit negativem Realteil sind.

Wenn man für $\beta = \frac{a}{K}$ setzt, lässt sich diese Bedingung noch etwas vereinfachen:

$$\begin{aligned} &(\frac{ac}{2\gamma K})^2 - ac + \frac{a}{\gamma K}c^2 < 0\\ ∾(\frac{ac}{(2\gamma K)^2} - 1 + \frac{c}{\gamma K}) < 0\\ &\frac{ac}{(2\gamma K)^2} < 1 - \frac{c}{\gamma K}\\ ∾ < (2\gamma K)^2(1 - \frac{c}{\gamma K}) \end{aligned}$$

bzw.

$$ac < (2\gamma \frac{a}{\beta})^2 (1 - \frac{c\beta}{\gamma a})$$

3.2Logistisches Wachstum beider Populationen

Ein im biologischen Sinne noch etwas realistischeres Modell erhält man, wenn man zusätzlich die Konkurrenz unter den Räubern um die gemeinsame Beute erfasst, indem man von deren Wachstumsrate $-c + \gamma x$ einen zu y proportionalen Term, nämlich δy subtrahiert. Man erhält somit folgendes System:

$$\dot{x} = x(a - \alpha y - \beta x) \tag{3.12}$$

$$\dot{y} = y(-c + \gamma x - \delta y) \tag{3.13}$$

Dieses Modell wird oft als das Räuber-Beute-Modell mit innerspezifischer Konkurrenz bezeichnet.

Da die qualitative Verhaltensanalyse dieses Systems sehr ähnlich zum vorigen Modell (3.10) und (3.11) ist und sich keine entscheidend unterschiedlichen Ergebnisse feststellen lassen, wird dieses Modell nur kurz behandelt.

Qualitative Verhaltensanalyse

Bei Bestimmung der Nullisoklinen ergeben sich für die x-Nullisoklinen zwei Geraden, nämlich x = 0 und $\alpha y + \beta x = a$ bzw. $y = -\frac{\beta}{\alpha}x + \frac{a}{\alpha}$. Die y-Nullisoklinen sind ebenfalls zwei Geraden, nämlich y = 0 und $\gamma x - \delta y = c$ bzw. $y = \frac{\gamma}{\delta}x - \frac{c}{\delta}$.

Wie im oberen Modell sind auch hier **zwei Fälle** zu unterscheiden, je nachdem, ob die beiden Geraden $\alpha y + \beta x = a$ und $\gamma x - \delta y = c$ im ersten Quadranten \mathbb{R}^2_+ einander schneiden oder nicht.

1) Kein Schnittpunkt \rightarrow keine Koexistenz

Im Falle $\frac{a}{\beta} < \frac{c}{\gamma}$ gibt es keinen Schnittpunkt der beiden Nullisoklinen im Inneren des ersten Quadranten, also keinen Gleichgewichtspunkt in \mathbb{R}^2_+ .

Die zwei Gleichgewichtspunkte lauten nämlich $G_1 = (0,0)$ und $G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$.

Dies bedeutet, dass zumindest der Räuber immer ausstirbt und es **keine Ko**existenz zwischen den beiden Spezies geben kann.

Es existiert noch ein weiterer Gleichgewichtspunkt $(0, -\frac{c}{\delta})$, der aber nicht im ersten Quadranten liegt und deshalb vernachlässigt wird.

Wie im vorigen Modell lässt sich leicht zeigen, dass der triviale Gleichgewichtspunkt G_1 wieder einen (instabilen) <u>Sattelpunkt</u> und der Gleichgewichtspunkt $G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$ im Fall $\frac{a}{\beta} < \frac{c}{\gamma}$ einen <u>asymptotisch stabilen Knoten</u> darstellen. (Abbildung 4)



Abbildung 4: Modell mit logistischem Wachstum beider Populationen, Fall 1) (Skizze)

2) Ein Schnittpunkt \rightarrow Koexistenz

Wird nun der Fall betrachtet, dass $\frac{a}{\beta} > \frac{c}{\gamma}$, dann existiert ein innerer Gleichgewichtspunkt, und die Koexistenz der beiden Populationen ist möglich.

Es ergeben sich insgesamt drei Gleichgewichtspunkte im ersten Quadranten: die zwei bereits bekannten kritischen Punkte $G_1 = (0,0), G_2 = (\frac{a}{\beta}, 0)$ und der zusätzliche innere Gleichgewichtspunkt $G_3 = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{a\delta + \alpha c}{\beta \delta + \alpha \gamma}, \frac{a\gamma - \beta c}{\beta \delta + \alpha \gamma})$

Dass der triviale $Gleichgewichtspunkt G_1$ wie immer einen (instabilen) Sattelpunkt darstellt und dass der Gleichgewichtspunkt G₂ in diesem Fall auch ein (instabiler) Sattelpunkt ist, lässt sich analog zum vorigen Modell zeigen.

 $\label{eq:Gleichgewichtspunkt} \text{G}_{3} = \left(\bar{\mathrm{x}}, \bar{\mathrm{y}}\right) = \bigl(\frac{\mathrm{a}\delta + \alpha \mathrm{c}}{\beta \delta + \alpha \gamma}, \frac{\mathrm{a}\gamma - \beta \mathrm{c}}{\beta \delta + \alpha \gamma} \bigr)$

Die Jacobi-Matrix des inneren Gleichgewichtspunktes lautet $J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -\beta \bar{x} & -\alpha \bar{x} \\ \gamma \bar{y} & -\delta \bar{y} \end{pmatrix}$. Um die Stabilität dieses Gleichgewichtspunktes festzustellen, werden die Spur und die Determinante dieser Jacobi-Matrix berechnet:

 $\operatorname{spur}(J(\bar{x}, \bar{y})) = -\beta \bar{x} - \delta \bar{y} < 0$ $\det(J(\bar{x}, \bar{y})) = (\beta \delta + \alpha \gamma) \bar{x} \bar{y} > 0$

Wegen Theorem 3.1.1 ist der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) asymptotisch stabil. Wie im vorigen Modell kann dieser einen asymptotisch stabilen Spiralpunkt darstellen, und daher ist es möglich, dass gedämpfte Oszillationen auftreten. (Abbildung 5)



Abbildung 5: Modell mit logistischem Wachstum beider Populationen, Fall 2) (Skizze)

3.3 Motivation für weitere Modifikationen

Die bis jetzt vorgestellten Modelle sind leider immer noch nicht sehr zufriedenstellend, da Oszillationen, wie sie in natürlichen Populationszyklen auftreten, mithilfe dieser Modelle nicht hinlänglich beschrieben werden können. Es ist nämlich von etlichen natürlichen Populationen bekannt, dass diese langzeitige Oszillationen aufweisen.

Beim Lotka-Volterra-System erkennt man zwar die Tendenz von Räuber-Beute-Systemen, periodisch zu oszillieren, wie sie in realen Populationen beobachtet werden kann, allerdings können die gravierenden Schwachstellen dieses Systems (siehe Abschnitt 2.4) nicht ignoriert werden.

Die *Modelle mit logistischem Wachstum* gehen zwar von wesentlich realistischeren biologischen Annahmen aus, allerdings ist hier das gedämpft oszillierende Verhalten mit asymptotischem Streben zu konstanten Gleichgewichtswerten kein sehr befriedigendes Ergebnis.

Da die Oszillationen in realen Populationen im Vergleich dazu stabiler und regulärer, d.h. mit einer regelmäßigeren räumlichen Struktur sind, ist nun unser Ziel, Modelle zu finden, deren dynamisches Verhalten auf **Grenzzyklen** zurückzuführen ist.

Dabei ist ein stabiler Grenzzyklus eine isolierte periodische Lösung, gegen welche alle anderen, ihr naheliegenden Lösungen streben.

Genauer gesagt ist dieser Grenzzyklus eine geschlossene Kurve im Räuber-Beute Phasendiagramm, gegen welche alle Trajektorien, die in unterschiedlichen Startpunkten beginnen, konvergieren oder auf der eine Trajektorie beginnt und dort verbleibt.

Der Inhalt der nächsten Abschnitte wird also sein, erstens einige Modelle vorzustellen, welche genau diese Art von periodischen Lösungen vorhersagen, und zweitens dafür Bedingungen anzugeben.

3.4 Einige weitere Modifikationen

Um eventuell längerfristige periodische Oszillationen ohne extreme Sensitivität zu erhalten, müssen nun **nichtlineare Wachstumsraten** vorausgesetzt werden.

Im Laufe der Zeit wurde unter Zugrundelegung verschiedenster Annahmen versucht, die *Lotka-Volterra-Gleichungen* zu modifizieren.

Einige der dadurch entstandenen Modelle sollen hier angeführt werden, ohne auf den Effekt und das dynamische Verhalten der einzelnen Modelle näher einzugehen.

Für die Beutepopulation ergibt sich also eine neue Differentialgleichung der Form

$$\dot{x} = xf(x) - xy\phi(x). \tag{3.14}$$

Für die Funktionen f und ϕ werden folgende Annahmen getroffen:¹⁰

1. Dichte-Abhängigkeit: Es wird von realistischeren Annahmen für die individuelle Wachstumsrate der Beutepopulation ausgegangen, indem a in der Gleichung (2.1) durch eine dichteabhängige Funktion f ersetzt wird:

$$f(x) = r\left(1 - \frac{x}{\kappa}\right) \quad (\text{PIELOU}),$$

$$f(x) = r\left[\left(\frac{\kappa}{x}\right)^{-g} - 1\right] \quad (0 < g \le 1) \quad (\text{ROSENZWEIG}),$$

$$f(x) = r\left(\frac{\kappa}{x} - 1\right) \quad (\text{SCHOENER}).$$

BEMERKUNG: Das erste Modell von PIELOU entspricht genau dem schon oben vorgestellten logistischen Wachstumsmodell (mit konstanter Funktion $\phi(x) = \alpha$).

2. Angriffsrate: Die Angriffskapazität der Räuber, also die Zahl der getöteten Beuteindividuen pro Räuber, wird begrenzt, indem α in Gleichung (2.1) durch eine Funktion $\phi(x)$ ersetzt wird:

$$\begin{split} \phi(x) &= \frac{k(1-e^{-cx})}{x} \quad \text{(IVLEV)}, \\ \phi(x) &= \frac{k}{x+D} \quad \text{(HOLLING)}, \\ \phi(x) &= kx^{g-1} \quad (0 < g \leq 1) \quad \text{(ROSENZWEIG)}, \\ \phi(x) &= \frac{kx}{x^2+D^2} \quad \text{(TAKAHASHI)}. \end{split}$$

BEMERKUNG: $x\phi(x)$ wird häufig als **funktionelle Reaktion** bezeichnet.

Auch die zweite Gleichung des Lotka-Volterra-Systems (2.2) sollte realistischer sein und modifiziert werden.

Eine mögliche Modifikation für die Differentialgleichung der Räuberpopulation ist folgende:

$$\dot{y} = y(-c + ex\phi(x)), \tag{3.15}$$

wobei $\phi(x)$ die Funktion aus Gleichung (3.14) ist. Modelle dieser allgemeinen Form werden als *Rosenzweig-MacArthur-Modelle* be-

zeichnet.

 $^{^{10}}$ Vgl. [3], S.223

3.4.1 Grenzzyklen

Die allgemeine Diskussion derartiger Systeme ist allerdings erheblich komplizierter als die der bisher betrachteten Modelle.

Um feststellen zu können, ob Grenzzyklen vorhanden sind, bedarf es einiger Kenntnisse über die Geometrie der Nullisoklinen.

Der Frage, welche Bedingungen nötig sind, um solche periodischen Schwingungen von - asymptotisch - konstanter Amplitude und Frequenz, also stabile Oszillationen, zu erhalten, wollen wir nun nachgehen.

Zuerst geben wir einige wichtige Kriterien an, welche das Vorhandensein eines **Grenzzyklus ausschließen** und deshalb auch als **negative Kriterien** bezeichnet werden.

Wir betrachten dafür ein allgemeines Modell der Form

$$\dot{x} = F(x, y)$$
$$\dot{y} = G(x, y).$$

Theorem 3.4.1 (Bendixson) Ist $F_x(x, y) + G_y(x, y)$ entweder positiv oder negativ in einem einfach zusammenhängenden Gebiet D, dann gibt es keine periodische Bahn in D.

Theorem 3.4.2 (Dulac) B(x, y) sei eine stetig differenzierbare Funktion auf einem einfach zusammenhängenden Gebiet D, und

$$rac{\partial}{\partial x}(B(x,y)F(x,y)) + rac{\partial}{\partial y}(B(x,y)G(x,y))$$

sei entweder positiv oder negativ in D. Dann gibt es in diesem Gebiet keine periodische Bahn.

BEMERKUNG: Diese Theoreme sagen nichts darüber aus, was passiert, wenn der Ausdruck $F_x(x,y) + G_y(x,y)$ bzw. $\frac{\partial}{\partial x}(BF) + \frac{\partial}{\partial y}(BG)$ identisch null ist oder das Vorzeichen wechselt. Es können dann keine Folgerungen über die Existenz von Grenzzyklen gezogen werden.

BEMERKUNG: Mithilfe dieser Theoreme kann man völlig ausschließen, dass es für die bisher vorgestellten Modelle, also für das einfache Lotka-Volterra-Modell, sowie für die modifizierten Modelle mit logistischem Wachstum, Grenzzyklen gibt.

Mithilfe des Dulac-Kriteriums (Theorem 3.4.2) lässt sich leicht zeigen, dass ein Grenzzyklus für das *Räuber-Beute-Modell mit innerspezifischer Konkurrenz* ausgeschlossen werden kann.

Beweis: Für das Modell mit logistischem Wachstum beider Populationen

$$\dot{x} = x(a - \alpha y - \beta x) = xf(x, y) = F(x, y)$$
$$\dot{y} = y(-c + \gamma x - \delta y) = yg(x, y) = G(x, y)$$

wählt man als stetig differenzierbare Funktion $B(x,y)=\frac{1}{xy}$ im Gebiet $\mathbb{R}^2_+.$ Daraus folgt

$$\begin{split} \frac{\partial}{\partial x}(BF) &+ \frac{\partial}{\partial y}(BG) = \frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{f}{y}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{g}{x}\right) = \\ &= \frac{f_x}{y} + \frac{g_y}{x} = -\frac{\beta}{y} - \frac{\delta}{x} < 0 \qquad \forall (x,y) \in \mathbb{R}^2_+ \end{split}$$

Somit ist $\frac{\partial}{\partial x}(BF) + \frac{\partial}{\partial y}(BG)$ negativ auf ganz \mathbb{R}^2_+ , und daher existiert nach Theorem 3.4.2 kein Grenzzyklus im Inneren des ersten Quadranten für das *Räuber-Beute-Modell mit innerspezifischer Konkurrenz.*

Wie der Nachweis zu führen ist, dass kein Grenzzyklus für das allgemeine Modell

$$\dot{x} = x(a + bx + cy) \tag{3.16}$$

$$\dot{y} = y(d + ex + fy) \tag{3.17}$$

existiert, wird bei HOFBAUER, SIGMUND demonstriert.¹¹

Dieses Modell wird dort, im Gegensatz zur sonst verwendeten Literatur, als die *allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung* bezeichnet.

Je nach Wahl der Konstanten erhält man hier sehr verschiedene Systeme. Diese Gleichungen lassen nicht nur **Räuber-Beute-Beziehungen** zu, sondern auch **Konkurrenz-** und **symbiotische Wechselwirkungen** zwischen zwei Spezies. Näheres zu dieser Form der *allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung* ist in Kapitel 4 zu finden.

3.4.2 Bedingungen von Kolmogorov

KOLMOGOROV¹² stellte Bedingungen an das allgemeine Räuber-Beute-System

$$\dot{x} = x f(x, y) \tag{3.18}$$

$$\dot{y} = yg(x, y),\tag{3.19}$$

welche zu stabilen Oszillationen, also zu Grenzzyklen, führen.

Diese Art von allgemeinen Modellen, bei denen die Wachstumsrate jeder Spezies eine Funktion der Populationsgrößen beider Spezies ist, werden manchmal auch als *Kolmogorov-Modelle* bezeichnet.

Das Ziel dieses Abschnittes ist nun, durch Betrachtung dieser allgemeineren Gleichungen einige grundlegende Merkmale eines Räuber-Beute-Modells beizubehalten und gleichzeitig einige weitere Annahmen zu treffen, welche stabile Grenzzyklusoszillationen sicherstellen.

Um zu verstehen, wieso die nachfolgenden Bedingungen Grenzzyklen implizieren, ist die Angabe einiger Theoreme nötig.

¹¹[5], S.84-86

¹²Andrey Nikolaevich KOLMOGOROV, russischer Mathematiker, *25. April 1903 Tambow, †20. Oktober 1987 Moskau

Theorem 3.4.3 (Poincaré-Bendixson) ¹³ Eine Trajektorie, die für $t \ge t_0$ beschränkt ist und keinen singulären Punkt erreicht, ist entweder selbst ein geschlossener periodischer Orbit oder geht gegen einen solchen.

Folgerung: Sind alle Gleichgewichtspunkte instabil, dann existiert ein periodischer Orbit, gegen welchen alle Trajektorien für $t \to \infty$ streben.

Ein weiteres wichtiges Hilfsmittel, um die Existenz eines Grenzzyklus zu begründen, ist das **Hopf-Bifurkation-Theorem**. Allerdings soll hier nicht näher darauf eingegangen und auf EDELSTEIN-KESHET und HOFBAUER, SIG-MUND verwiesen werden, wo dies näher ausgeführt ist.¹⁴

Mithilfe dieser Theoreme ist es nun möglich, geometrisch und analytisch **stabile Oszillationen** zu begründen.

In Tabelle 2 sind die **Bedingungen von Kolmogorov** mit deren biologischer und geometrischer Bedeutung zusammengefasst. Mithilfe der dazugehörigen Abbildung 6 können diese Bedingungen für einen Grenzzyklus besser nachvollzogen werden.¹⁵

Einige Bemerkungen dazu sind im Anschluss an die folgende Tabelle zu finden, auf genauere Erklärungen und Ausführungen soll hier allerdings verzichtet werden. 16

¹³Dieses Theorem von Poincaré-Bendixson ist eine tiefe Folgerung aus dem Jordanschen Kurvensatz. Siehe dazu [5], S.89, [3], S.327 und [2], S.155

 $^{^{14}[3],} S.341-346 \text{ und } [5], S.97 \text{ f.}$

¹⁵Vgl. Figure 8.20(d) in [3], S.348

¹⁶Siehe dazu [3], S.347-351

 $^{^{17}}$ Nach dem amerikanischen Ökologen Warder Clyde ALLEE (*1885, †1955) benannt. Für nähere Erläuterungen zum "Allee-Effekt" siehe [3], S.215-217

Bedingungen an f und g	biologische Bedeutung	geometrische Bedeutung
1. $\frac{\partial f}{\partial y} < 0$	1. Die Wachstumsrate der Beutepopulation wird durch den Anstieg der Räuberpopulation vermin- dert.	1.&2. positiv orientiertes Richtungsfeld
2. $\frac{\partial q}{\partial x} > 0$	2. Eine Zunahme der Beutepo- pulation bedingt einen An- stieg der Wachstumsrate der Räuberpopulation.	
3. $f(0, y_1) = 0$	3. Ein Grenzlevel der Räuberpopulation ver- hindert das Wachsen einer kleinen Beutepopulation.	3. Die <i>x</i> -Nullisokline $f = 0$ schneidet die <i>y</i> -Achse an y_1 .
4. $g(x_1, 0) = 0$	4. Eine minimale Beute- dichte ist erforderlich, um das Wachstum der Räuberpopulation aufrecht- zuerhalten.	4. Die <i>y</i> -Nullisokline $g = 0$ schneidet die <i>x</i> -Achse an x_1 .
5. $\exists \ \bar{x}_2 > 0 : f(\bar{x}_2, 0) = 0. \ (\bar{x}_2, 0)$ ist also Gleichge- wichtspunkt	5. In Abwesenheit der Räuber erreicht die Beutepopulati- on eine Kapazitätsgrenze und wächst nicht ins Unendliche.	5. $f = 0$ schneidet die <i>x</i> -Achse an \bar{x}_2 , um das Anwachsen der <i>x</i> -Koordinate ins Un- endliche zu vermeiden. $G_2 =$ $(\bar{x}_2, 0)$ ist demnach instabil.
6. $\frac{\partial f}{\partial x} < 0$ für große <i>x</i> -Werte (äquivalent dazu: $\bar{x}_2 > x_1$), $\frac{\partial f}{\partial x} > 0$ für kleine <i>x</i> -Werte.	6. Die maximale Wachstumsra- te der Beutepopulation tritt bei mittlerer Populations- dichte \bar{x}_2 auf, bei größerer Dichte sinkt das Wachstum, bei kleiner werdender Dichte ebenfalls ("Allee-Effekt" ¹⁷).	6. $f = 0$ hat einen negativen Anstieg für große x und einen positiven für kleine x .
7. $\frac{\partial g}{\partial y} < 0$	7. Ein Anstieg der Räuberdichte bedingt einen Rückgang der Wachstumsrate (durch Kon- kurrenz um Nahrungsquellen oder Ähnliches)	7. $g = 0$ wird entsprechend gebeugt.
8. $(xf_x + yg_y) _{(\bar{x},\bar{y})} > 0,$ $(f_xg_y - f_yg_x) _{(\bar{x},\bar{y})} > 0$	8. Die Koexistenz der Spezies an konstanten Levels (\bar{x}, \bar{y}) ist instabil, kleine Schwan- kungen führen zu größeren.	8. Der innere Gleichgewichts- punkt $G_3 = (\bar{x}, \bar{y})$ ist in- stabil, dadurch entsteht ein Grenzzyklus.
9. An der Stelle (\bar{x}, \bar{y}) hat $f = 0$ einen positiven Anstieg.	-	9. Für die Instabilität von (\bar{x}, \bar{y}) nötig.

Tabelle 2: Bedingungen von Kolmogorov

Theorem 3.4.4 (Kolmogorov-Theorem) Für ein Räuber-Beute-System, gegeben durch die Gleichungen (3.18) und (3.19), erfüllen die Funktionen f und g alle Bedingungen aus Tabelle 2.

Dann gibt es einen (strikt positiven) Grenzzyklus, und die Populationen durchleben fortlaufende periodische Oszillationen.



Abbildung 6: Bedingungen für einen Grenzzyklus

Bemerkungen zu Tabelle 2:

- Die Bedingungen 1 bis 7 gewährleisten ein begrenztes Teilgebiet der (x, y)Phasenebene, aus dem der Fluss nicht entweichen kann. In Abbildung 6
 ist dieses als Rechteck gekennzeichnet.
- Die Bedingungen 8 und 9 versichern, dass der Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) instabil ist und daher ein Grenzzyklus existiert.
- Auf die Rechtfertigung der Bedingungen in Punkt 6 wird hier nicht Stellung genommen.¹⁸.
- Da die beiden Bedingungen in Punkt 8 nicht sofort nachvollziehbar sind, werden diese nun näher erläutert.

Die Jacobi-Matrix des Systems (3.18) und (3.19) lautet

$$J(\bar{x},\bar{y}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial(xf)}{\partial x} & \frac{\partial(xf)}{\partial y} \\ \frac{\partial(yg)}{\partial x} & \frac{\partial(yg)}{\partial y} \end{pmatrix} (\bar{x},\bar{y}) = \begin{pmatrix} xf_x|_{(\bar{x},\bar{y})} & xf_y|_{(\bar{x},\bar{y})} \\ yg_x|_{(\bar{x},\bar{y})} & yg_y|_{(\bar{x},\bar{y})} \end{pmatrix},$$

da $f(\bar{x}, \bar{y}) = 0$ und $g(\bar{x}, \bar{y}) = 0$.

Mit $|_{(\bar{x},\bar{y})}$ wird das Auswerten der jeweiligen Ausdrücke an der Stelle (\bar{x},\bar{y}) bezeichnet.

¹⁸Siehe dazu [3], S.349

Dass nun die Bedingungen für einen instabilen Knoten oder Spiralpunkt durch

$$\begin{split} & \mathrm{spur}(J(\bar{x},\bar{y})) = (xf_x + yg_y)|_{(\bar{x},\bar{y})} > 0 \quad (1. \text{ Bedingung}) \\ & \det(J(\bar{x},\bar{y})) = xy(f_xg_y - f_yg_x)|_{(\bar{x},\bar{y})} > 0 \quad (2. \text{ Bedingung}) \end{split}$$

gegeben sind, lässt sich wie folgt zeigen:

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix sind durch

$$r_{1,2} = \frac{\operatorname{spur}(J)}{2} \pm \frac{\sqrt{(\operatorname{spur}(J))^2 - 4\operatorname{det}(J)}}{2}$$

gegeben.

Diese können nur dann **komplex** sein, wenn die Diskriminante $\Delta = (\operatorname{spur}(J))^2 - 4\det(J) < 0$ ist. Um einen positiven Realteil zu erhalten, was bei einem **instabilen Spiralpunkt** der Fall sein muss, muss zusätzlich $\operatorname{spur}(J) > 0$ (1. Bedingung) gelten.

Bei **reellen** Eigenwerten ist $\Delta = (\text{spur}(J))^2 - 4\det(J) > 0$. Da nun $\det(J) > 0$ (2. Bedingung) gilt, folgt daraus, dass

$$(\operatorname{spur}(J))^2 - 4\det(J) < (\operatorname{spur}(J))^2$$
 bzw. $\sqrt{\Delta} < \operatorname{spur}(J)$.

Da auch spur(J) > 0 (1. Bedingung) gilt, folgt, dass

$$r_1 = \frac{\overbrace{\operatorname{spur}(J)}^{>0}}{2} + \frac{\overbrace{\sqrt{\Delta}}^{>0}}{2} > 0 \quad \text{und}$$
$$r_2 = \underbrace{\overbrace{\operatorname{spur}(J)}^{>0}}{2} - \frac{\overbrace{\sqrt{\Delta}}^{<\operatorname{spur}(J)}}{2} > 0.$$

Beide reellen Eigenwerte sind positiv, was der Bedingung für einen instabilen Knoten entspricht.

• Punkt 9 folgt für ein *Rosenzweig-MacArthur-Modell* der Form (3.14) und (3.15) sofort aus den Bedingungen von Punkt 8, da die Neigung der *x*-Nullisokline am Gleichgewichtspunkt das gleiche Vorzeichen wie die Spur der Jacobi-Matrix hat, und zwar in unserem Fall ein positives Vorzeichen:¹⁹

Die x-Nullisokline ($\dot{x} = 0$) des Rosenzweig-MacArthur-Modells

$$\begin{split} \dot{x} &= xf(x) - xy\phi(x) \\ \dot{y} &= y(-c + ex\phi(x)), \end{split}$$

lautet $y = \frac{f(x)}{\phi(x)}$. Die Jacobi-Matrix des Systems ist

$$J(\bar{x},\bar{y}) = \begin{pmatrix} \bar{x}f'(\bar{x}) - \bar{x}\bar{y}\phi'(\bar{x}) & -\bar{x}\phi(\bar{x}) \\ e\bar{y}[x\phi(x)]'_{(\bar{x},\bar{y})} & 0 \end{pmatrix}.$$

¹⁹Vgl. [5], S.92 f. und [2], S.183 f.

Es gilt

$$\begin{split} \det(J) &= e\bar{x}\bar{y}\phi(\bar{x})[x\phi(x)]'_{(\bar{x},\bar{y})} > 0,\\ \operatorname{spur}(J) &= \bar{x}(f'(\bar{x}) - \bar{y}\phi'(\bar{x})) > 0 \quad \text{wegen Punkt 8.} \end{split}$$

Daraus folgt sofort, dass die Neigung der *x*-Nullisokline am Gleichgewichtspunkt positiv ist, denn diese lautet:

$$(\frac{f(x)}{\phi(x)})'(\bar{x}) = \frac{f'(\bar{x})\phi(\bar{x}) - f(\bar{x})\phi'(\bar{x})}{(\phi(\bar{x}))^2} = \frac{\bar{y}}{(\phi(\bar{x})(f'(\bar{x}) - \overbrace{\frac{f(\bar{x})}{\phi(\bar{x})}}^{=\bar{y}}\phi'(\bar{x}))}{\frac{\phi(\bar{x})(f'(\bar{x}) - \overbrace{\frac{f(\bar{x})}{\phi(\bar{x})}}^{=\bar{y}}\phi'(\bar{x}))} = \frac{f'(\bar{x}) - \bar{y}\phi'(\bar{x})}{\phi(\bar{x})} > 0$$

3.5 Adaptivität an reale Populationen

Zu den wenigen längerfristigen Aufzeichnungen von wechselwirkenden Populationen in der Natur, bei welchen Oszillationen beobachtet wurden, gehören die gesammelten Daten der **Hudson's Bay Company**²⁰ in Kanada während der Periode 1821-1940.

Die Daten basieren auf Aufzeichnungen über Pelze von Schneeschuhhasen (Lepus americanus) und Kanadischen Luchsen (Lynx canadiensis), welche von Pelzjägern zur Company gebracht wurden.

Bei Betrachtung der Daten muss man leider feststellen, dass diese nicht sehr kompatibel mit den bisher vorgestellten Modellsystemen sind.²¹

Das schwerwiegenste Problem ist, dass es anhand dieser Jagddaten nicht möglich ist, auf die wirkliche Größe der Populationen zu schließen. Andererseits stellt der variierende Zeitverlust vom Erlegen der Tiere bis zur Ablieferung der Pelze in die Handelsstationen ein weiteres gravierendes Problem dar.

Beim Versuch, eines der behandelten Räuber (Luchs)-Beute (Hasen)-Modelle auf diese Daten anzuwenden, sind einige beträchtliche **Diskrepanzen** festzustellen.

Während die Grenzzyklen in *Kolmogorov-Modellen* immer linksdrehend sind, erscheint der Graph der Hasen- und Luchspopulationsgrößen im Phasendiagramm als rechtsdrehender Orbit. Dies bedeutet, dass, entlang der Zeitachse betrachtet, die Population der Luchse der der Hasen vorangeht, was bedeuten würde, dass die Luchse die Beute der Hasen wären.²²

Diese schwerwiegende Anomalie führte zu verschiedensten Erklärungsvorschlägen:

 $^{^{20}\}rm{Ein}$ kanadisches Handelsunternehmen, welches einige Jahrhunderte lang den Pelzhandel in großen Teilen Nordamerikas kontrollierte

²¹Folgende Zusammenfassung bezieht sich auf [2], S.187 f. und [6], S.82 f.

²²Abbildungen bezüglich dieser Daten sind in [6], S.84 und [2], S.189 zu finden.

Die Anzahl der gefangenen Tiere der zwei Spezies ist nicht proportional zu den aktuellen Populationsgrößen. Die Pelzjäger müssen eigentlich als Räuber, welche nach eigenen Bedürfnissen die Tierart, welche sie jagen, auswählen, und nicht als Leute, die Populationsgrößen messen, betrachtet werden.

Wenn beide Tierarten, Luchse und Hasen, reichlich vorhanden sind, werden die Jäger eher Luchsfelle bevorzugen, da diese wertvoller sind. Dies würde diese Anomalie erklären.

GILPIN versuchte noch mit einer anderen Theorie dieses Phänomen zu erklären. Möglicherweise könnten die Hasen wirklich die Luchse töten, und zwar durch eine übertragbare Krankheit. Durch Einbau eines epidemischen Effekts in sein Modell war es GILPIN zwar möglich, dieses Phänomen zu erklären, allerdings konnte in der Natur eine derartige Krankheit nicht beobachtet werden.

Die wichtigsten Schlussfolgerungen daraus sind, dass reale Populationswechselwirkungen in der Natur nicht einfach zu verstehen sind und quantitative Daten auch oft zu unzuverlässig sind, vor allem über lange Zeiträume.

Ein grundlegender Fehler der vorgestellten Modelle beim Versuch, sie auf den real beobachteten Luchs-Hasen-Zyklus anzuwenden, besteht darin, dass in diesen Modellen nicht berücksichtigt wird, dass die Hasenpopulation sogar in Abwesenheit der Luchse aufgrund von klimatischen Veränderungen oder Epidemien oszillieren kann.

Weder ein Zwei-Spezies-Räuber-Beute-Modell vom *Lotka-Volterra-Typ* noch eines vom *Rosenzweig-MacArthur-Typ* vermag diesen Fehler zu korrigieren.

4 Analogien in Spieldynamik und Populationsgenetik

4.1 Die höherdimensionale allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung

Mithilfe des *mehrdimensionalen allgemeinen Lotka-Volterra-Systems* ist es möglich, einen Zusammenhang zwischen der mathematischen Ökologie und anderen biomathematischen Gebieten, wie **Spieldynamik** und **Populationsgenetik**, herzustellen.²³

Bis jetzt wurden nur Modelle mit zwei Spezies, also zweidimensionale Systeme, wie etwa die *allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung* (3.16) und (3.17) betrachtet:

$$\dot{x} = x(a + bx + cy)$$
$$\dot{y} = y(d + ex + fy)$$

Wie bereits in Abschnitt 3.4.1 erwähnt, erhält man mithilfe dieses Modells ganz unterschiedliche Systeme, abhängig von der Wahl der Konstanten. Neben Räuber-Beute-Gleichungen können das auch Systeme sein, bei denen die zwei Spezies in einer Konkurrenz- oder symbiotischen Beziehung stehen.

Wenn man nun diese Gleichungen für n Populationen betrachtet, kann man Analogien dazu in Spieldynamik und Populationsgenetik finden.

Die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung in n Dimensionen lautet

$$\dot{y}_i = y_i(a_{i0} + \sum_{j=1}^n a_{ij}y_j) \quad i = 1, ..., n,$$
(4.20)

wobei a_{ij} Konstanten mit folgender Bedeutung sind:

Die Größe a_{i0} entspricht der Wachstumsrate der *i*-ten Population in Abwesenheit aller anderen.

 a_{ij} , für $1 \leq j \leq n$, beschreibt den Einfluss, den die *j*-te auf die *i*-te Population ausübt, wobei diese Konstanten darüber entscheiden, in welcher Art der Wechselwirkung diese beiden Populationsgruppen stehen:

Ist $a_{ij} = a_{ji} = 0$, dann gibt es **keine direkte Interaktion** zwischen den beiden Spezies.

Sind die beiden Größen allerdings ungleich 0 und haben verschiedenes Vorzeichen, dann liegt eine **Räuber-Beute-Beziehung** vor, bei negativem Vorzeichen beider Werte spricht man von einer **Konkurrenz-Beziehung** und bei positiven Vorzeichen von einer **symbiotischen Wechselwirkung**.

Die Annahme, dass diese Wechselwirkungsgrößen konstant sind, ist allerdings wiederum nicht sehr realistisch.

 $^{^{23}\}mathrm{Kapitel}$ 4 stützt sich großteils auf [5], Kapitel 2, 4, 6, 23 und 24.

Eigenschaften der allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung

Wie ich schon in Abschnitt 3.4.1 erwähnt habe, treten im zweidimensionalen Raum für diese *allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung* keine Grenzzyklen auf. Die höher-

dimensionale Gleichung dagegen besitzt Grenzzyklen.

Außerdem kann es zu sehr unübersichtlichem chaotischen Verhalten kommen, was die Vorhersage eines Langzeitverhaltens unmöglich macht. Schon im dreidimensionalen Fall können geringste Änderungen in den Anfangsbedingungen ein vollkommen anderes Verhalten auslösen.

Daher können Verhaltensaussagen nur mithilfe wahrscheinlichkeitstheoretischer Methoden getroffen werden.

Die *höherdimensionale allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung* ist nicht vollständig klassifizierbar, und es lassen sich darüber keine allgemein gültigen Aussagen machen.

Möglichkeiten, diese Gleichung sinnvoll anzuwenden, ergeben sich erst bei Betrachtung bestimmter Sonderfälle und Beispiele, wie etwa **Nahrungsketten**. Dabei ist eine Nahrungskette mit n Gliedern ein spezielles Räuber-Beute-Modell, bei dem die erste Population die Beute der zweiten, diese die Beute der dritten usw. ist. Die n-te Population steht am Ende der Nahrungskette und ist Räuber der (n-1)-ten Population.

Auf diese Art von *n*-dimensionalen Räuber-Beute-Modellen möchte ich hier allerdings nicht eingehen. 24

4.2 Spieldynamik

4.2.1 Grundlagen

Bevor näher auf den Zusammenhang zwischen der *allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung* und einer entsprechenden Gleichung in der Spieldynamik eingegangen wird, müssen vorerst einige für das Verständis nötige **Grundlagen der Spiel-theorie** angeführt werden.

Anwendung der Spieltheorie im Tierreich

Im Tierreich bilden sich oft ritualisierte Kampfformen innerhalb einer Art aus, bei denen die Gegner einander so gut wie nie ernsthaft verletzen. Dabei verheißt der Einsatz, um den gekämpft wird, wie zum Beispiel ein Revier, ein Weibchen oder eine Nahrungsquelle, Erfolg bei der Fortpflanzung.

Nur sehr selten kommt es zu so genannten "**Beschädigungskämpfen**", bei denen dem Verlierer schwere Verletzungen zugefügt werden.

Viel häufiger treten sogenannte "**Kommentkämpfe**" zwischen zwei Individuen derselben Gattung auf, ritualisierte Kämpfe, bei denen praktisch keine Verletzungen entstehen.

²⁴Für nähere Ausführungen siehe [5], Kapitel 14

Mithilfe von Methoden der Spieltheorie kann man eine Erklärung für die Häufigkeit solcher Ritualkämpfe finden.

Zu diesem Zweck werden Konflikte innerhalb einer Tierart als Spiele im mathematischen Sinne aufgefasst. Jeder Spieler legt sich durch sein Verhalten auf eine bestimmte **Strategie** fest.

Es wird angenommen, dass es bei einem Spiel n "reine" Strategien $E_1, ..., E_n$ gibt, die von Spielern herangezogen werden können. Dabei sei a_{ij} die mittlere Auszahlung an einen Spieler mit Strategie E_i , wenn dieser auf einen Gegner, der die Strategie E_j verfolgt, trifft. Die mittlere Auszahlung bedeutet, dass der Mittelwert der unterschiedlichen Spielausgänge genommen wird.

Die Auszahlungsmatrix A ist dann gegeben durch

$$A = (a_{ij})_{i,j=1,2,...,n}$$

Das **Strategiensimplex** S_n ist folgendermaßen definiert:

$$S_n = \{ (x_1, ..., x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \ge 0 \quad \forall i = 1, 2, ..., n \land \sum_{i=1}^n x_i = 1 \}$$

Ein Punkt $\mathbf{x} = (x_1, x_2, ..., x_n) \in S_n$ kann dabei unterschiedlich interpretiert werden.

Einerseits stellt ein Punkt $\mathbf{x} \in S_n$ die Zusammensetzung der Population dar, wenn wir eine Gesamtpopulation von Spielern betrachten und dabei mit x_j jenen Anteil bezeichnen, der die Strategie E_j spielt.

Andererseits kann man einen Punkt $\mathbf{x} \in S_n$ nicht nur als Zustand einer Population, sondern auch als **gemischte Strategie** verstehen. Dies sind Strategien, bei denen die "reine" Strategie E_i mit Wahrscheinlichkeit x_i gespielt wird.

Die mittlere Auszahlung, die ein Spieler erhält, welcher sich an Strategie E_i hält, lautet

$$(A\mathbf{x})_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

da der Gegner mit Wahrscheinlichkeit x_j die Strategie E_j spielt.

Das spieltheoretische Gleichgewicht

Man betrachtet nun eine weitere Population, welche die Strategie \mathbf{y} spielt und gegen die Population, die \mathbf{x} spielt, antritt. y_i sei der Anteil, der die Strategie E_i spielt.

Der mittlere Erwartungswert eines Spielers aus der Population \mathbf{y} lautet

$$\mathbf{y} \cdot A\mathbf{x} = \sum_{i=1}^{n} y_i (A\mathbf{x})_i.$$

Dieser Ausdruck lässt sich so begründen, dass ein zufällig gewählter Spieler aus der **y**-Population mit Wahrscheinlichkeit y_i die Strategie E_i spielt und die Auszahlung $(A\mathbf{x})_i$ erwarten kann.

Bei Konflikten innerhalb der Population \mathbf{x} ist die mittlere Auszahlung

$$\mathbf{x} \cdot A\mathbf{x} = \sum_{i=1}^{n} x_i (A\mathbf{x})_i \, .$$

Unter einem spieltheoretischen Gleichgewicht oder Nash-Gleichgewicht versteht man nun einen Punkt $\mathbf{p} \in S_n$, der eine beste Antwort auf sich selbst ist, für den also

$$\mathbf{p} \cdot A\mathbf{p} \ge \mathbf{y} \cdot A\mathbf{p} \tag{4.21}$$

für alle $\mathbf{y} \in S_n$ gilt.

Die Bevölkerung \mathbf{p} ist demnach im Gleichgewicht, wenn keine andere Bevölkerung \mathbf{y} besser gegen \mathbf{p} abschneiden kann als \mathbf{p} selbst.

BEMERKUNG: Die Gleichgewichtsbedingung (4.21) bedeutet nichts anderes als:

$$\exists c \in \mathbb{R} : (Ap)_i = c \quad \text{wenn } p_i > 0$$
$$(Ap)_i \le c \quad \text{sonst}$$

Eine notwendige und hinreichende Bedingung für die Existenz eines spieltheoretischen Gleichgewichts im Inneren von S_n lässt sich auch folgendermaßen angeben:

Es gibt genau dann ein inneres spieltheoretisches Gleichgewicht, wenn keine Strategien $\mathbf{u}, \mathbf{v} \in S_n$ existieren, sodass für alle \mathbf{x} im Inneren von S_n

$$\mathbf{u} \cdot A\mathbf{x} > \mathbf{v} \cdot A\mathbf{x} \tag{4.22}$$

gilt.

Man sagt, dass die Strategie \mathbf{u} die Strategie \mathbf{v} dominiert, wenn (4.22) gilt.²⁵

Evolutionsstabilität

Die Strategie $\mathbf{p} \in S_n$ heißt **evolutionsstabile Strategie**, wenn eine zusätzliche Bedingung zu (4.21) gilt, also wenn insgesamt die beiden folgenden Bedingungen erfüllt sind:

a) Gleichgewichtsbedingung:

 $\mathbf{p} \cdot A\mathbf{p} \ge \mathbf{y} \cdot A\mathbf{p}$ für alle $\mathbf{y} \in S_n$ (dies entspricht gerade der Gleichung (4.21))

b) Stabilitätsbedingung:

 $\forall \mathbf{y} \neq \mathbf{p} \text{ mit } \mathbf{p} \cdot A\mathbf{p} = \mathbf{y} \cdot A\mathbf{p} \text{ gilt: } \mathbf{p} \cdot A\mathbf{y} > \mathbf{y} \cdot A\mathbf{y}.$

 $^{^{25}}$ Näheres zu spieltheoretischen Gleichgewichten und Herleitungen der angeführten Bedingungen siehe [5], S.161-163.

Ohne der Stabilitätsbedingung wäre das Gleichgewicht \mathbf{p} unstabil und damit praktisch irrelevant, da im Tierreich immer wieder Zufallsschwankungen im Verhalten der Tiere auftreten können.

Die Gleichgewichtsbedingung alleine sagt aus, dass ein Abweichen vom Gleichgewicht \mathbf{p} keinerlei Vorteile bringt. Damit allerdings \mathbf{p} auch wirklich im Vorteil gegen jede Abweichung, also gegen jede Schwankung ist, ist die Stabilitätsbedingung unabdingbar.

Sie bedeutet, dass, wenn die rivalisierende Bevölkerung \mathbf{y} gegen \mathbf{p} genauso gut abschneidet, wie die Bevölkerung \mathbf{p} gegen sich selbst, dann muss \mathbf{p} gegen \mathbf{y} besser abschneiden als \mathbf{y} gegen sich selbst.

BEMERKUNG: Wenn \mathbf{p} evolutionsstabil ist und im Inneren von S_n liegt, dann ist \mathbf{p} die einzige evolutionsstabile Strategie.

4.2.2 Die spieldynamische Differentialgleichung

Die *spieldynamische Differentialgleichung* bringt einen dynamischen Ansatz zum Ausdruck, welcher vor allem für die Anwendung auf Probleme der Evolution erwünscht ist.

Dafür wird nun ein Strategienvektor zur Zeit t betrachtet, der mit $\mathbf{x}(t)$ bezeichnet wird. $x_i(t)$ ist also die relative Häufigkeit, mit der die reine Strategie E_i zum Zeitpunkt t gespielt wird.

Die Durchschnittsauszahlung der Strategie E_i ist durch $(A\mathbf{x})_i$ gegeben, während die mittlere Auszahlung aller Strategien in der Bevölkerung $\mathbf{x} \cdot A\mathbf{x}$ lautet.

Die spieldynamische Gleichung lautet damit

$$\dot{x}_i = x_i((A\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A\mathbf{x}) \qquad i = 1, ..., n.$$
(4.23)

Diese Gleichung kann folgendermaßen begründet werden:

Betrachtet man ein Spiel im Rahmen der Evolution, dann kann als Auszahlung die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen angesehen werden, wobei die Nachkommen die jeweilige Strategie erben sollen.

Je größer nun die Differenz zwischen der Auszahlung an die Strategie E_i und der mittleren Auszahlung in der Bevölkerung ist, desto besser wird diese sich durchsetzen.

Daher ergibt sich für die Wachstumsrate von x_i in der Gesamtbevölkerung

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = (A\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A\mathbf{x},\tag{4.24}$$

also genau Gleichung (4.23).

Im **Zusammenhang mit der Spieltheorie** gibt es einen wichtigen Satz, der erwähnt werden sollte:

Satz 4.2.1 Wenn $\mathbf{p} \in S_n$ evolutionsstabil ist, dann ist \mathbf{p} ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt von (4.23).

Liegt \mathbf{p} noch im Inneren von S_n , dann ist \mathbf{p} sogar global stabil, also alle Bahnen im Inneren von S_n streben gegen \mathbf{p} . Um den nächsten Abschnitt verstehen zu können, ist der Hinweis auf einige Invarianzeigenschaften von Gleichung (4.23) nötig.

Die Bedeutung dieser Eigenschaften liegt darin, dass, wenn man die Matrix A in bestimmter Weise verändert, sich dadurch weder die Menge der spieltheoretischen Gleichgewichte $\mathbf{p} \in S_n$, noch die *spieldynamische Differentialgleichung* verändert.

Addiert man dazu in einer fixen Spalte j von A zu jedem Element eine Konstante c_j , so ändert sich die Gleichung (4.23) auf S_n nicht.

Beweis: Die Gleichung (4.23) lautet für die neue Matrix A' mit den Elementen $a'_{ij} = a_{ij} + c_j$:

$$\dot{x}_i = x_i((A'\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A'\mathbf{x}),$$

wobei

$$(A'\mathbf{x})_{i} = \sum_{j=1}^{n} x_{j}(a_{ij} + c_{j}) = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_{j} + \sum_{j=1}^{n} c_{j}x_{j}$$
$$\mathbf{x} \cdot A'\mathbf{x} = \sum_{i,j} x_{i}(a_{ij} + c_{j})x_{j} = \underbrace{\sum_{i,j}^{\mathbf{x} \cdot A\mathbf{x}}}_{i,j} + \sum_{i,j} x_{i}c_{j}x_{j} = \mathbf{x} \cdot A\mathbf{x} + \sum_{j=1}^{n} c_{j}x_{j} \underbrace{\sum_{i=1}^{n} x_{i}}_{i,j}$$

Also ist

$$\dot{x}_i = x_i((A'\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A'\mathbf{x}) = x_i((A\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A\mathbf{x}).$$

Diese Invarianzeigenschaft bedeutet, dass man durch spaltenweise Addition passender Konstanten c_j lauter Nullen in der ersten Zeile oder in der Diagonale erhalten kann, ohne dabei die Gleichung selbst zu verändern.

Bestimmte Variablentransformationen wirken sich ebenfalls nicht wesentlich auf die Gleichung (4.23) aus.

So führt ein baryzentrischer Koordinatenwechsel der Form

$$y_i = \frac{c_i x_i}{\sum\limits_{j=1}^{n} c_j x_j}, \qquad i = 1, ..., n_i$$

mit Konstanten $c_j > 0$, gefolgt von einer Geschwindigkeitstransformation die Gleichung (4.23) in eine ähnliche Gleichung mit $\frac{a_{ij}}{c_j}$ anstatt a_{ij} über.

4.2.3 Der Zusammenhang zur allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung

In diesem Abschnitt wird nun gezeigt, dass die *spieldynamische Gleichung* (4.23) und die *allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung* (4.20) im Prinzip übereinstimmen und so ein gewisser Zusammenhang zwischen der **mathematischen Ökologie**

und der Spieldynamik besteht.

Obwohl die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung eine quadratische Differentialgleichung auf \mathbb{R}^n_+ und die spieldynamische Gleichung eine kubische Differentialgleichung auf der Menge S_n ist, lässt sich eine gewisse Ähnlichkeit erkennen.

Es gilt nämlich, dass die spieldynamische Differentialgleichung (4.23) in n+1 Variablen $x_0, x_1, ..., x_n$ äquivalent zur allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung (4.20) in n Variablen $y_1, y_2, ..., y_n$ ist.

Beweis²⁶: Die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung hat die Form

$$\dot{y}_i = y_i(a_{i0} + \sum_{j=1}^n a_{ij}y_j), \qquad i = 1, ..., n$$

Wir fügen nun noch die Lösung für i = 0: $y_0 \equiv 1$, also die Lösung von

$$\dot{y_0} = y_0(a_{00} + \sum_{j=1}^n a_{0j}y_j)$$

hinzu, wobe
i $a_{0j} = 0$ für j = 0, ..., n gelten soll. Man erhält also folgend
en + 1 Gleichungen:

$$\dot{y}_i = y_i (\sum_{j=0}^n a_{ij} y_j), \qquad i = 0, ..., n$$
(4.25)

Die spieldynamische Gleichung in n+1 Variablen auf S_{n+1} lautet

$$\dot{x}_i = x_i((A\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot A\mathbf{x}), \qquad i = 0, ..., n.$$
(4.26)

Für diese $(n + 1) \times (n + 1)$ -Matrix A gilt, dass $a_{0j} = 0$ für j = 0, ..., n, also dass die erste Zeile aus lauter Nullen besteht. Aufgrund der Invarianzeigenschaften dieser Gleichung, stellt dies aber keine Einschränkung dar.

Eine bijektive, differenzierbare Funktion zwischen den Mengen { $\mathbf{y} \in \mathbb{R}^{n+1} \mid y_0 = 1$ und $y_i \geq 0, i = 1, ..., n$ } und { $\mathbf{x} \in S_{n+1} \mid x_0 > 0$ } erhält man durch die baryzentrische Variablentransformation

$$x_i = \frac{y_i}{\sum\limits_{j=0}^n y_j}, \qquad i = 0, ..., n$$

Da $x_0 = \frac{1}{\sum_{j=0}^{n} y_j}$ gilt, ist die differenzierbare (im Fall $x_0 > 0$) Umkehrabbildung

gegeben durch

$$y_i = \frac{x_i}{x_0}, \qquad i = 0, ..., n$$

Wird nun der Einfachheit halber für die Gleichung (4.26)

$$\dot{x}_i = x_i(B_i - \Psi), \qquad i = 0, ..., n$$

$$(4.27)$$

 $^{^{26}\}mathrm{Angelehnt}$ an Beweis in [5], S.171 f.

geschrieben, gilt für diese allgemeine Gleichung (4.27) die Quotientenregel

$$\left(\frac{x_i}{x_j}\right) = \frac{\dot{x}_i x_j - x_i \dot{x}_j}{x_j^2} = \frac{x_i (B_i - \Psi) x_j - x_i x_j (B_j - \Psi)}{x_j^2} = \left(\frac{x_i}{x_j}\right) (B_i - B_j) \cdot \left(\frac{x_j}{x_j}\right) = \left(\frac{x_j}{x_j}\right) (B_j - B_j) \cdot \left(\frac{x_j}{x_j}\right) = \left(\frac{x_j}{x_j}\right) (B_j$$

In unserem Fall ist daher

$$\dot{y}_i = (\frac{x_i}{x_0}) = (\frac{x_i}{x_0})(B_i - B_0) = \overbrace{(\frac{x_i}{x_0})}^{-g_i}((A\mathbf{x})_i - (A\mathbf{x})_0).$$

Da $a_{0j} = 0$ für j = 0, ..., n gilt, ist $(A\mathbf{x})_0 = 0$. Es folgt

$$\dot{y}_i = y_i(A\mathbf{x})_i = y_i(\sum_{j=0}^n a_{ij}x_j) = y_i(\sum_{j=0}^n a_{ij}y_j)x_0.$$

Der Term $x_0 > 0$ kann mithilfe einer Geschwindigkeitstransformation eliminiert werden, und man erhält somit die Gleichung (4.25). Für die Umkehrung verfährt man analog.

Es wurde nun also gezeigt, dass die spieldynamische Differentialgleichung mit der allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung übereinstimmt und diese Gleichungen somit in der Weise zusammenhängen, dass alle Eigenschaften und Resultate, die von einer dieser Gleichungen bekannt sind, auf die jeweils andere übertragen werden können.

Beispielsweise wurde in Abschnitt 3.4.1. erwähnt, dass die allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung im zweidimensionalen Fall keine Grenzzyklen besitzt, was nun auch sofort auf die dreidimensionale spieldynamische Gleichung übertragen werden kann.

Andererseits lässt sich anhand der vierdimensionalen spieldynamischen Gleichung zeigen, dass diese einen Grenzzyklus zulässt und dies somit auch für die dreidimensionale allgemeine Lotka-Volterra-Gleichung gilt.²⁷

Welche der beiden Gleichungen man also wählt, hängt davon ab, welche bei gewissen Betrachtungen besser geeignet und naheliegender erscheint.

4.3Populationsgenetik

Auch in einem ganz anderen Gebiet der Biomathematik, nämlich in der **Populationsgenetik**, gibt es eine ganz ähnliche Gleichung zu (4.20) und (4.23). Und zwar ist die Rede von der Selektionsgleichung der Populationsgenetik, welche wie folgt lautet:

$$\dot{x}_i = x_i((W\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot W\mathbf{x}), \qquad i = 1, ..., n$$
(4.28)

mit symmetrischer $n \times n$ -Matrix W.

Schon auf den ersten Blick lässt sich feststellen, dass diese genau der spieldynamischen Gleichung (4.23) entspricht, mit dem kleinen Unterschied, dass in

²⁷Siehe [5], S.173 f.

(4.28) nur symmetrische Matrizen W zugelassen werden.

Um diese Gleichung im populationsgenetischen Sinne herzuleiten und zu verstehen, ist das Anführen einiger Grundlagen der Populationsgenetik unerlässlich.

4.3.1 Grundlagen

Einige grundlegende Begriffe müssen zu Beginn erklärt werden:

Der **Phänotyp** oder das **Erscheinungsbild** ist die Summe aller Merkmale eines Organismus.

Ein erblich bestimmtes Merkmal wird durch zwei **Gene** bestimmt, welche am sogenannten **Locus** (Genort) sitzen. Es gibt mehrere mögliche Ausprägungen eines Gens, welche **Allele** genannt werden.

Als **Genotyp** wird das aus zwei Allelen bestehende Paar bezeichnet. Der Genotyp heißt **homozygot**, wenn zweimal dasselbe Allel vorhanden ist, und **heterozygot**, wenn zwei unterschiedliche Allele vertreten sind. Wenn ein Allel das andere überstimmt, wird es **dominant** genannt, andernfalls wird es als **rezessiv** bezeichnet.

Ein betrachtetes Merkmal sei durch zwei Gene A und a festgelegt, dann gibt es drei Genotypmöglichkeiten, nämlich AA, Aa und aa.

Bei Betrachtung einer Bevölkerung mit N Individuen gibt es also N Genotypen und 2N Gene.

Genotyphäufigkeiten

Die absolute Häufigkeit des Genotyps AA sei mit N_{11} bezeichnet, des Genotyps Aa mit N_{12} und des Genotyps aa mit N_{22} .

Die relativen Genotyphäufigkeiten lauten demnach:

$$x = \frac{N_{11}}{N}$$
 $y = \frac{N_{12}}{N}$ $z = \frac{N_{22}}{N}$

Es gilt $N_{11} + N_{12} + N_{22} = N$ und daher x + y + z = 1.

Genhäufigkeiten

Die absolute Häufigkeit des Gens A sei N_1 und die des Gens a N_2 . Da im Genotyp AA zwei Gene vom Typ A und in Aa nur ein Gen vom Typ A vorkommt, gilt

 $N_1 = 2N_{11} + N_{12} \,.$

Analog gilt für die absolute Häufigkeit des Gens a:

$$N_2 = 2N_{22} + N_{12}$$

Die relativen Häufigkeiten lauten somit:

$$p = \frac{N_1}{2N} = \frac{2N_{11} + N_{12}}{2N} = x + \frac{y}{2} \qquad q = \frac{N_2}{2N} = \frac{2N_{22} + N_{12}}{2N} = z + \frac{y}{2}$$

Es gilt p + q = 1 und $p, q \ge 0$.

Die Genotyphäufigkeiten x, y, und z bestimmen also die Genhäufigkeiten p und q, aber nicht umgekehrt.

Die Umkehrung, dass sich also aus den Genhäufigkeiten p und q die Genotyphäufigkeiten x, y, und z eindeutig berechnen lassen, gilt für den Fall einer durch das "Hardy-Weinberg"-Gesetz beschriebenen idealen Population.

Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Bevor das sogenannte "Hardy-Weinberg"-Gesetz angeführt wird, müssen einige Voraussetzungen für eine **ideale Population** getroffen werden:

- Damit man bei Genen bzw. Genotypen die relative Häufigkeit und Wahrscheinlichkeiten gleichsetzen darf, ist die Annahme einer *sehr großen Population* nötig.
- *Keine Selektion* findet statt, ein Genotyp hat also nicht mehr Nachkommen als ein anderer.
- Alle Individuen verbleiben im Lebensraum, es findet keine Migration statt.
- Mutationen sind nicht vorgesehen.
- Die *Paarung* der Eltern ist *zufällig*, sodass die Wahrscheinlichkeit für einen Paarungstyp gleich dem Produkt der Wahrscheinlichkeiten der Genotypen beider Eltern ist.
- *Getrennte Generationen* werden vorausgesetzt, es gibt also keine Paarung zwischen Individuen verschiedener Generationen.

Das "Hardy-Weinberg"-Gesetz:

- Bei einer idealen Population ändern sich die Genhäufigkeiten von Generation zu Generation nicht.
- Die Genotyphäufigkeiten bleiben ab der ersten Tochtergeneration konstant und lauten

 $x = p^2$ y = 2pq $z = q^2$

Dieses Gesetz kann folgendermaßen abgeleitet werden:

Wir nehmen an, dass beim **Genpaar** eines Individuums an erster Stelle das Gen des Vaters und an zweiter Stelle das der Mutter gesetzt wird, obwohl es für die Nachkommen irrelevant ist, welches Gen von welchem Elternteil stammt. Wir unterscheiden also zwischen den Genpaaren (A, a) und (a, A), aber die Genotypen Aa und aA werden nicht unterschieden.

Da nun mit p die relative Häufigkeit des Gens A in der Elterngeneration bezeichnet wird, ist p die Wahrscheinlichkeit, dass das Allel A an der ersten Stelle des

Genpaares steht, und ebenfalls die Wahrscheinlichkeit, dass es an der zweiten Stelle steht.

Genauso gilt dies für das Allel a mit Wahrscheinlichkeit q.

In der Tochtergeneration sind somit die Wahrscheinlichkeiten für die Genpaare (A, A), (A, a), (a, A) und (a, a) durch p^2, pq, qp und q^2 gegeben.

Bezeichnen wir mit x', y', z', p' und q' die entsprechenden relativen Häufigkeiten in der Tochtergeneration, dann ergibt sich für die Wahrscheinlichkeiten der Genotypen AA, Aa und aa

$$x' = p^2 \qquad y' = 2pq \qquad z' = q^2$$

Die Wahrscheinlichkeiten der Gene sind durch

$$p' = x' + \frac{y'}{2} = p^2 + \frac{2pq}{2} = p(p+q) = p$$
$$q' = z' + \frac{y'}{2} = q^2 + \frac{2pq}{2} = q(q+p) = q$$

gegeben.

Das Hardy-Weinberg-Gesetz für n Allele

Analog wie für zwei Allele kann man das Hardy-Weinberg-Gesetz auch für nAllele $A_1, ..., A_n$ formulieren.

Es gibt dann n^2 verschiedene Genpaare (A_i, A_j) , wobei an erster Stelle das Gen des Vaters und an zweiter Stelle das der Mutter gesetzt wird.

Genpaarhäufigkeiten

Die absoluten Häufigkeiten der Genpaare bei N Individuen seien mit $N_{11}, N_{12}, ..., N_{nn}$ bezeichnet, die relativen mit $p_{11}, p_{12}, ..., p_{nn}$. Es gilt $p_{ij} = \frac{N_{ij}}{N}$.

Genhäufigkeiten

Die absoluten Genhäufigkeiten sind durch $N_1, ..., N_n$ gegeben und die relativen durch $p_1, ..., p_n$. Es gilt $p_i = \frac{N_i}{2N}$. Die Häufigkeit eines Gens A_i lässt sich, wie auch im Fall von zwei Allelen, aus

den Häufigkeiten der Genpaare berechnen:

$$N_{i} = 2N_{ii} + \sum_{j \neq i} (N_{ij} + N_{ji})$$
$$N_{i} = \sum_{j=1}^{n} (N_{ij} + N_{ji})$$
$$\overbrace{\frac{N_{i}}{2N}}^{=p_{i}} = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{n} (\overbrace{\frac{N_{ij}}{N}}^{=p_{ij}} + \overbrace{\frac{N_{ji}}{N}}^{=p_{ji}})$$

also

$$p_i = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{n} (p_{ij} + p_{ji})$$

Bezeichnet man mit p'_i bzw. p'_{ij} die entsprechenden relativen Häufigkeiten in der **Tochtergeneration**, dann gilt aufgrund der Zufallspaarung und der Mendelschen Vererbungsregeln, wie man zeigen kann,

$$p_{ij}' = p_i p_j \,.$$

Daraus folgt für die Wahrscheinlichkeiten der Gene

$$p'_{i} = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{n} (p'_{ij} + p'_{ji}) = \frac{1}{2} \cdot 2 \sum_{j=1}^{n} (p_{i}p_{j}) = p_{i} (\sum_{j=1}^{n} p_{j}) = p_{i}.$$

Es ergibt sich somit das Hardy-Weinberg-Gesetz für n Allele:

- Die Genhäufigkeiten ändern sich von Generation zu Generation nicht.
- Ab der ersten Tochtergeneration bleiben die Genotyphäufigkeiten konstant und sind für den homozygoten Genotyp $A_j A_j$ durch p_j^2 und für den heterozygoten $A_i A_j$ $(j \neq i)$ durch $2p_i p_j$ gegeben.

4.3.2 Das Selektionsmodell

In **realen** Populationen kommt es häufig, im Gegensatz zur idealen Population, zu Veränderungen der Erbstruktur aufgrund unterschiedlicher Fruchtbarkeit oder Sterblichkeit der Genotypen. Dabei spricht man von **Selektion**.

Die Selektion soll dabei ausschließlich über die unterschiedlichen Überlebenschancen der Genotypen bis ins fortpflanzungsfähige Alter wirken.

Es wird nun der Einfluss der Selektion untersucht, wobei ansonsten eine ideale Population vorausgesetzt wird, welche allen Bedingungen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts für n Allele genügt.

 w_{ij} sei nun die Überlebenswahrscheinlichkeit eines Individuums mit dem Genpaar (A_i, A_j) bis zur Fortpflanzung.

Diese Konstanten w_{ij} (i, j = 1, ..., n) werden als **Selektionskoeffizienten** oder **Fitnessparameter** bezeichnet.

Es gilt $w_{ij} \ge 0$ und $w_{ij} = w_{ji}$, da die Genpaare (A_i, A_j) und (A_j, A_i) den gleichen Genotyp, nämlich $A_i A_j = A_j A_i$, bestimmen. Somit ist die Selektionsmatrix, gegeben durch

 $W = (w_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$

symmetrisch.

In der Tochtergeneration ist die Häufigkeit des Genpaares (A_i, A_j) durch $p_i p_j$ gegeben, wenn die Genhäufigkeiten der Elterngeneration wie im vorigen Abschnitt mit $p_1, ..., p_n$ bezeichnet werden.

Es besitzen somit $p_i p_j N$ aller Nachkommen das Genpaar (A_i, A_j) , da N die

Gesamtzahl der Nachkommen ist.

Davon kommen $w_{ij}p_ip_jN$ bis ins Fortpflanzungsstadium und somit ist die Gesamtzahl aller fortpflanzungsfähigen Nachkommen durch $\sum_{k,l=1}^{n} w_{kl}p_kp_lN$ gegeben.

Die Wahrscheinlichkeit des Genpaares (A_i, A_j) unter diesen fortpflanzungsfähigen Nachkommen sei mit p'_{ij} bezeichnet. Dann gilt

$$p_{ij}' = \frac{w_{ij}p_ip_jN}{\sum\limits_{k,l=1}^n w_{kl}p_kp_lN} \,.$$

Wird mit p'_i die Wahrscheinlichkeit des Gens A_i in der Folgegeneration bezeichnet, so gilt

$$p'_i = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n p'_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n p'_{ji} = \sum_{j=1}^n p'_{ij},$$

da $p_{ij}^\prime = p_{ji}^\prime$ ist. Daraus folgt

$$p'_{i} = p_{i} \frac{\sum_{j=1}^{n} w_{ij} p_{j}}{\sum_{k,l=1}^{n} w_{kl} p_{k} p_{l}}, \qquad i = 1, ..., n.$$
(4.29)

Wenn man mit $\mathbf{p} = (p_1, ..., p_n)$ einen Vektor aus dem Simplex

$$S_n = \{ (p_1, ..., p_n) \in \mathbb{R}^n \mid p_i \ge 0 \quad \forall i = 1, ..., n \land \sum_{i=1}^n p_i = 1 \}$$

bezeichnet, lässt sich die Differenzengleichung (4.29) auch in der Form

$$p'_{i} = p_{i} \frac{(W\mathbf{p})_{i}}{\mathbf{p} \cdot W\mathbf{p}}, \qquad i = 1, ..., n$$

$$(4.30)$$

schreiben.

Diese Gleichung (4.29) bzw. (4.30) beschreibt somit die Wirkung der Selektion auf die Genhäufigkeiten von einer Generation zur nächsten.

Der Fundamentalsatz

Der Ausdruck $\mathbf{p} \cdot W\mathbf{p}$ in Gleichung (4.30) kann als **"mittlere Fitness"** $\phi(\mathbf{p})$ der Population, deren Genhäufigkeiten durch den Vektor $\mathbf{p} = (p_1, ..., p_n)$ gegeben sind, interpretiert werden. $\phi(\mathbf{p})$ ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein zufällig ausgewählter Nachkomme bis ins fortpflanzungsfähige Alter überlebt.

Diese mittlere Fitness $\phi(\mathbf{p})$ besitzt eine bemerkenswerte Eigenschaft, welche der Fundamentalsatz von Fisher beschreibt (mit Generalvoraussetzung $\phi(\mathbf{p}) > 0$):

Der Fundamentalsatz der Natürlichen Selektion von Fisher und Wright: Unter dem Einfluss der Selektion gilt für die mittlere Fitness von einer Generation zur nächsten

$$\phi(\mathbf{p}') \ge \phi(\mathbf{p}),$$

wobe
i $\phi(\mathbf{p}')=\phi(\mathbf{p})$ genau dann gilt, wenn $\mathbf{p}'=\mathbf{p}$ ist. Die mittlere Fitness bildet dem
nach eine monoton wachsende Folge in aufeinanderfolgenden Generationen.
²⁸

4.3.3 Die Selektionsgleichung

Das stetige Pendant zu Gleichung (4.29) bzw. (4.30) ist durch die zu Beginn von Abschnitt 4.3 erwähnte *Selektionsgleichung der Populationsgenetik* (4.28) gegeben:

$$\dot{x}_i = x_i((W\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot W\mathbf{x}), \qquad i = 1, ..., n$$

Diese kann nun mithilfe der Erkenntnisse aus den vorigen Abschnitten hergeleitet werden: 29

Dafür werden analog zum vorigen Selektionsmodell die Selektionseinflüsse auf eine ansonsten ideale Population untersucht, wobei nun noch zusätzlich die Voraussetzung getrennter Generationen vernachlässigt wird.

Wieder betrachtet man n Allele $A_1, ..., A_n$ an einem Genort und bezeichnet deren absolute Häufigkeit zur Zeit t mit $N_i = N_i(t)$.

Die Anzahl aller Gene ist somit durch $N = \sum_{i=1}^{n} N_i$ und die Gesamtzahl der In-

dividuen durch $\frac{N}{2}$ gegeben. Es wird angenommen, dass sich zu iedem Z

Es wird angenommen, dass sich zu jedem Zeitpunkt ein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht einstellt.

Die Anzahl der Individuen in der Population mit dem Genpaar (A_i, A_j) erhält man aus

$$\frac{N}{2} \cdot \frac{N_i}{N} \cdot \frac{N_j}{N} = \frac{N_i N_j}{2N},$$

wobei $\frac{N}{2}$ die Gesamtzahl der Individuen, $\frac{N_i}{N}$ die Wahrscheinlichkeit des Gens A_i und $\frac{N_j}{N}$ die des Gens A_j ist. Ein Individuum mit Genpaar (A_i, A_j) soll einen mittleren Beitrag während der

Ein Individuum mit Genpaar (A_i, A_j) soll einen mittleren Beitrag während der Zeitspanne Δt zum Wachstum der Population leisten, welcher durch $w_{ij}\Delta t$ gegeben sei.

Dann kann der Zuwachs an Genen A_i im Genpool der Population durch folgenden Ausdruck beschrieben werden:

$$N_{i}(t + \Delta t) - N_{i}(t) = \sum_{j=1}^{n} w_{ij} \frac{N_{i}N_{j}}{2N} \Delta t + \sum_{j=1}^{n} w_{ji} \frac{N_{j}N_{i}}{2N} \Delta t =$$
$$= \sum_{j=1}^{n} w_{ij} \frac{N_{i}N_{j}}{N} \Delta t = \frac{N_{i}}{N} \sum_{j=1}^{n} w_{ij} N_{j} \Delta t, \qquad (4.31)$$

da $w_{ij} = w_{ji}$ gilt.

²⁸Der Beweis des Fundamentalsatzes ist in [5], S.31-34 angeführt.

²⁹Vgl. [5], S.43 f.

Es wird nun angenommen, dass $N_i(t)$ eine differenzierbare Funktion nach t ist, um eine Differentialgleichung aus (4.31) zu erhalten:

$$\dot{N}_{i} = \frac{N_{i}}{N} \sum_{j=1}^{n} w_{ij} N_{j}$$
(4.32)

Daraus folgt

$$\dot{N} = \sum_{i=1}^{n} \dot{N}_{i} = \sum_{i=1}^{n} \frac{N_{i}}{N} \sum_{j=1}^{n} w_{ij} N_{j} = \frac{1}{N} \sum_{i,j=1}^{n} w_{ij} N_{i} N_{j}.$$
(4.33)

Schreibt man nun $x_i = \frac{N_i}{N}$ für die relative Häufigkeit des Gens A_i im Genpool, und verwendet (4.32) und (4.33), dann ergibt sich mithilfe der Quotientenregel:

$$\dot{x_i} = \left(\frac{N_i}{N}\right) = \frac{\dot{N}_i N - N_i \dot{N}}{N^2} =$$

$$= \frac{N_i \sum_{j=1}^n w_{ij} N_j - N_i \sum_{k,l=1}^n w_{kl} N_k \frac{N_l}{N}}{N^2} =$$

$$= \left(\frac{\widehat{N_i}}{N}\right) \left(\sum_{j=1}^n w_{ij} \frac{\widehat{N_j}}{N} - \sum_{k,l=1}^n w_{kl} \frac{\widehat{N_k}}{N} \frac{\widehat{N_l}}{N}\right) =$$

$$= x_i \left(\sum_{j=1}^n w_{ij} x_j - \sum_{k,l=1}^n w_{kl} x_k x_l\right)$$

bzw. mit der symmetrischen $n \times n$ -Matrix W und dem Vektor $\mathbf{x} = (x_1, ..., x_n)$:

$$\dot{x_i} = x_i((W\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot W\mathbf{x}), \qquad i = 1, ..., n$$

Die Selektionsgleichung der Populationsgenetik (4.28) wurde somit hergeleitet.

Es sei erwähnt, dass es sinnvoller ist, die Selektionsgleichung auf einem Simplex S_n zu betrachten, da x_i als Wahrscheinlichkeiten interpretiert werden sollen, für die $x_i \ge 0$ und $\sum_{i=1}^n x_i = 1$ gilt.

Die Gleichung (4.28) ist für alle $\mathbf{x} = (x_1, ..., x_n) \in \mathbb{R}^n$ definiert.

Da der Simplex S_n invariant unter der Gleichung (4.28) ist, kann (4.28) eingeschränkt auf S_n betrachtet werden. 30

Analog zu Abschnitt 4.3.2 lässt sich nun auch der Fundamentalsatz formulieren. Die mittlere Fitness der Population zur Zeit t sei gegeben durch

$$\phi(t) = \mathbf{x}(t) \cdot W\mathbf{x}(t).$$

Dann gilt der Fundamentalsatz:

Es gilt $\dot{\phi}(t) \ge 0$, und $\dot{\phi}(t) = 0$ gilt genau für alle Gleichgewichtspunkte von (4.28).³¹

³⁰Die Rechtfertigung dieser Aussage ist in [5], S.46 zu finden.

 $^{^{31}\}mathrm{Der}$ Beweis dieses Satzes sowie nähere Erläuterungen zur Selektionsgleichung sind in [5], Kapitel 6.3-6.7 zu finden.

Wie schon zu Beginn des Abschnittes 4.2 erwähnt, entspricht die Selektionsgleichung (4.28) genau der spieldynamischen Gleichung (4.23) mit dem kleinen Unterschied, dass in (4.28) nur symmetrische Matrizen W zugelassen werden. Somit ist sie ebenso formal identisch zur allgemeinen Lotka-Volterra-Gleichung (4.20), und etliche Eigenschaften können von der einen auf die andere Gleichung übertragen werden.

5 Schlussbemerkung

Obwohl das *Lotka-Volterra-System* aus sehr einfachen Gleichungen besteht und in der Ökologie aufgrund realitätsferner biologischer Annahmen und Resultate nur begrenzt einsetzbar ist, ist es dennoch möglich, sich diese Gleichungen in vielerlei Hinsicht zunutze zu machen.

Einerseits fungieren die *Lotka-Volterra-Gleichungen* als Ausgangspunkt für kompliziertere Modelle in der Ökologie, womit es möglich ist, die Realität besser abzubilden. Sie dienen als Anstoß für Erweiterungen des ursprünglichen Modells und sind, von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, essentiell.

Allerdings ist bei den bisher bekannten Modellen für eine Räuber-Beute-Beziehung immer noch erheblicher Verbesserungsbedarf vorhanden.

Einen externen Faktor, wie den Einfluss von Klimaschwankungen, in eines der vorgestellten Modelle einzubauen, welcher eine Population auch in Abwesenheit von anderen Spezies zum Oszillieren bringt, wäre eine Möglichkeit, diese Modelle noch realitätsnäher zu gestalten.

Ein großes Problem hinsichtlich der Überprüfung der Modelle anhand empirischer Daten ist, dass es, außer im Fall der Hudson's Bay Company, keine langzeitigen Aufzeichnungen dazu gibt. Es fehlen somit jegliche realistische Daten über Populationsgrößen von Räubern und Beute.

Andererseits sind die *Lotka-Volterra-Gleichungen* von großem Nutzen, da sie in vielen Bereichen zum Tragen kommen.

In der Biomathematik lassen sich dazu formal identische Gleichungen in Bereichen der Spieldynamik und Populationsgenetik finden, und es können somit Eigenschaften und Resultate der jeweiligen Gleichungen auf andere Bereiche übertragen werden.

Aber auch in nicht-biomathematischen Bereichen lassen sich Anwendungen für die *Lotka-Volterra-Gleichungen* finden:

So liegen im Bereich der Wirtschaftswissenschaften bei bestimmen Konjunkturmodellen, welche Konjunkturschwankungen erklären, ebenfalls *Lotka-Volterra-Gleichungen* zugrunde.

Auch in der medizinischen Epidemiologie finden Modelle des *Lotka-Volterra-Typs* zur Beschreibung der Ausbreitungsprozesse von Krankheiten Verwendung.

Das Lotka-Volterra-System besteht somit keineswegs aus unnützen Gleichungen, sondern ist in vielerlei Hinsicht brauchbar und bedeutsam.

6 Appendix

6.1 Klassifikation der Gleichgewichtspunkte bei linearen Systemen

Im Folgenden wird das lineare System

$$\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x} \tag{6.34}$$

mit konstanten Koeffizienten betrachtet, wobei $\mathbf{x} = (x, y)$ und $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$. Durch die Bestimmung der Nullstellen des charakteristischen Polynoms der Matrix A erhält man deren Eigenwerte.

Die Matrix A besitzt das charakteristische Polynom

$$\det(A-rI) = \begin{vmatrix} a-r & b \\ c & d-r \end{vmatrix} = r^2 - (a+d)r + ad - bc = r^2 - \operatorname{spur}(A)r + \det(A)r$$

und dessen Nullstellen haben die Form

$$r_{1,2} = \frac{\operatorname{spur}(A)}{2} \pm \sqrt{\frac{(\operatorname{spur}(A))^2}{4} - \operatorname{det}(A)}.$$

Der Stabilitätscharakter der Gleichgewichtspunkte ist abhängig von diesen Eigenwerten r_1, r_2 , denn diese bestimmen vollständig den Bau der allgemeinen Lösung von (6.34).

(0,0) ist stets ein Gleichgewichtspunkt dieses Systems (6.34); falls det $(A) = ad - bc \neq 0$, also A nicht singulär ist, ist (0,0) sogar der einzige Gleichgewichtspunkt. Ist dies der Fall, dann gilt für die Eigenwerte $r_1, r_2 \neq 0$. Wir betrachten folgende fünf Fälle:

- Fall I: r_1, r_2 reell, $r_1 \neq r_2$, $\operatorname{sgn} r_1 = \operatorname{sgn} r_2$
 - a) $r_1, r_2 < 0$: Der Gleichgewichtspunkt (0, 0) ist ein asymptotisch stabiler uneigentlicher Knotenpunkt.
 - Beispiel: In Abbildung 7 ist das Phasenportrait des linearen Systems mit Matrix $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -2 \end{pmatrix}$ dargestellt. Die Eigenwerte sind $r_1 = -1, r_2 = -2.$
 - b) $r_1, r_2 > 0$: In diesem Fall ist (0, 0) ein instabiler uneigentlicher Knoten.

Beispiel: $A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}, r_1 = 1, r_2 = 2$ (Abbildung 8)



Abbildung 7: asymptotisch stabiler uneigentlicher Knoten



Abbildung 8: instabiler uneigentlicher Knoten

• Fall II: r_1, r_2 reell, $r_1 \neq r_2$, $\operatorname{sgn} r_1 \neq \operatorname{sgn} r_2$ $(r_1 < 0 < r_2)$

Der Gleichgewichtspunkt (0,0) ist ein (instabiler) **Sattelpunkt**. Beispiel: $A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 4 & 0 \end{pmatrix}$, $r_1 = -2$, $r_2 = 2$ (Abbildung 9)



Abbildung 9: (instabiler) Sattelpunkt

- Fall III: r_1, r_2 reell, $r_1 = r_2$

a) $r_1 = r_2 < 0$: In diesem Fall ist (0,0) ein **asymptotisch stabiler** eigentlicher Knotenpunkt. Beispiel 1: $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$, $r_1 = r_2 = -1$ (Abbildung 10) Beispiel 2: $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ -1 & -1 \end{pmatrix}$, $r_1 = r_2 = -1$ (Abbildung 11)



Abbildung 10: asymptotisch stabiler eigentlicher Knoten 1



Abbildung 11: asymptotisch stabiler eigentlicher Knoten 2

b) $r_1 = r_2 > 0$: Der Gleichgewichtspunkt ist ein instabiler eigentlicher Knoten.

Beispiel 1: $A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$, $r_1 = r_2 = 1$. Das Phasenportrait ergibt sich durch Umkehrungen der Pfeilrichtungen in Abbildung 10. Beispiel 2: $A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$, $r_1 = r_2 = 1$. Um das Phasenportrait zu

erhalten, müssen wieder die Pfeilrichtungen in Abbildung 11 umgekehrt werden.

• Fall IV: r_1, r_2 sind nicht reell und konjugiert-komplex, aber nicht rein imaginär:

 $r_{1,2} = \lambda \pm i\mu \text{ mit } \lambda, \mu \neq 0$

a) $\lambda < 0$: In diesem Fall ist (0,0) ein asymptotisch stabiler Spiral**punkt**, auch **Strudelpunkt** oder **Fokus** genannt. Beispiel: $A = \begin{pmatrix} -1 & -3 \\ 3 & -1 \end{pmatrix}, r_{1,2} = -1 \pm 3i$ (Abbildung 12)

b) $\lambda > 0$: Der Gleichgewichtspunkt ist ein instabiler Spiralpunkt. Beispiel: $A = \begin{pmatrix} 1 & -3 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}, r_{1,2} = 1 \pm 3i$ (Abbildung 13)



Abbildung 12: asymptotisch stabiler Spiralpunkt



Abbildung 13: instabiler Spiralpunkt

• Fall V: r_1,r_2 sind nicht reell und konjugiert-komplex, und rein imaginär: $r_{1,2}=\pm i\mu$ mit $\mu\neq 0$

Nun ist der Gleichgewichtspunkt (0,0) ein stabiles **Zentrum** oder **Wirbelpunkt**.

Beispiel:
$$A = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & 0 \end{pmatrix}, r_{1,2} = \pm \sqrt{2}i$$
 (Abbildung 14)



Abbildung 14: stabiles Zentrum

BEMERKUNG: In diesem Appendix wurden nur Resultate und Beispiele zum Thema Klassifikation der Gleichgewichtspunkte von linearen Systemen angegeben.³² Deren Gewinnung durch einfache Betrachtung der allgemeinen Lösungen wurde hier nicht diskutiert.³³

³²Die angegebenen Beispiele stammen großteils aus [4], S.541-544. Die dazugehörigen Abbildungen wurden in MATLAB erstellt. ³³Siehe [1], S.543-555

Literatur

- William E. BOYCE/Richard C. DIPRIMA: Gewöhnliche Differentialgleichungen. Spektrum, Heidelberg, Berlin, Oxford 1995.
- [2] Fred BRAUER/Carlos CASTILLO-CHÁVEZ: Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology. Springer, New York, Berlin, Heidelberg 2001.
- [3] Leah EDELSTEIN-KESHET: Mathematical Models in Biology. SIAM, New York 2005.
- [4] Harro HEUSER: Gewöhnliche Differentialgleichungen. Teubner, Stuttgart, Leipzig, Wiesbaden 2004.
- [5] Josef HOFBAUER/Karl SIGMUND: Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Parey, Berlin, Hamburg 1984.
- [6] James D. MURRAY: Mathematical Biology. I: An Introduction. Third Edition. Springer, New York 2008.
- [7] Wilfried NÖBAUER/Werner TIMISCHL: Mathematische Modelle in der Biologie.
 Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden 1979.