



DIPLOMARBEIT

Einige mathematische Modelle in der Populationsdynamik

ausgeführt am

Institut für

Analysis und Scientific Computing

TU Wien

unter der Anleitung von

**Ao.Univ.Prof. Mag.rer.nat. Dr.rer.nat. Gabriela
Schranz-Kirlinger**

durch

Lisa Djavan

Matrikelnummer: 1225886

Kurzfassung

Die Populationsdynamik untersucht die Veränderungen der Größe und Zusammensetzung von Populationen über die Zeit. Dabei sind gewöhnliche Differentialgleichungen sowohl zur Modellierung der Veränderung einer Spezies als auch von mehreren Spezies gut geeignet. Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick der bekanntesten mathematischen Populationsmodelle. Es wird mit den einfachsten eindimensionalen Modellen begonnen und zunächst in zweidimensionale Systeme übergegangen. Die grundlegenden Arten der biologischen Wechselwirkungen werden analysiert: Räuber-Beute, Konkurrenz und Mutualismus.

Jedes Modell wird durch eine mathematische Analyse ergänzt, wodurch das Verhalten beziehungsweise das Langzeitverhalten der Lösungen erklärt sowie in Grafiken visualisiert und biologische Interpretationen gegeben werden.

Abschließend geht die Arbeit auf Modelle mit n verschiedenen Populationen ein und gibt einen Ausblick auf allgemeinere Modelle.

Danksagung

Zu Beginn möchte ich mich bei meiner Diplomarbeitsbetreuerin Ao.Univ.Prof. Mag.rer.nat. Dr.rer.nat. Gabriela Schranz-Kirlinger bedanken.

Vielen Dank, dass Sie nach meiner Seminararbeit im Bereich der Populationsgenetik auch bereit waren, meine Diplomarbeit zu betreuen und ich somit ein weiteres Mal meine zwei Interessensgebiete Mathematik und Biologie vereinen konnte.

Ich danke Ihnen für Ihre Zeit, die Unterstützung, die Motivation, die konstruktive Kritik, die netten Gespräche und die Wissenserweiterung während der letzten Monate.

Besondere Dankbarkeit gebührt meiner Familie, im Besonderen meinen Eltern, die mich nun schon seit 24 Jahren in allem, was ich erlebt, durchlebt und geschafft habe, begleitet haben. Ohne eure Unterstützung, sei es nun finanziell oder emotional, hätte ich es nicht geschafft, meinen "Plan A" zu meistern. Auch als ich nach dem ersten Semester schon auf der Suche nach einem "Plan B" war, habt ihr mich ermutigt, nicht aufzugeben und so bin ich dank euch dabei geblieben, habe mein Ziel bald erreicht, dabei sogar einige Jahre an der TU gelehrt und gearbeitet und vor allem wichtige Erfahrungen fürs Leben sammeln.

Das schönste Erlebnis des gesamten Studiums war jedoch, als ich meinen Lebenspartner Daniel kennenlernen durfte.

Danke, dass du den Großteil des Studiums mit mir gemeinsam gemeistert hast, mich immer wieder aufgebaut und motiviert hast, mir durch jede anstrengende Phase geholfen hast, dich bei Erfolgen immer mit mir gefreut hast und mich in jeder Hinsicht so großartig unterstützt hast.

Vor allem aber danke, dass du seit 5 Jahren mit mir gemeinsam durchs Leben gehst.

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre an Eides statt, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst, nicht andere als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe bzw. die wörtlich oder sinngemäß entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Wien, am 14. Dezember 2018

Name der Autorin

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	12
2	Grundlegende Methoden zur Analyse dynamischer Modelle	15
2.1	Geometrische Analyse für eindimensionale Modelle	15
2.1.1	Linearisierung für eindimensionale Modelle	16
2.2	Geometrische Analyse für zweidimensionale Modelle	17
2.2.1	Klassifikation von Gleichgewichtspunkten	17
2.2.2	Linearisierung für zweidimensionale Modelle	19
2.2.3	Ljapunovfunktion	19
2.2.4	ω -Limes und α -Limes	19
2.2.5	Der Jordansche Kurvensatz und der Satz von Poincaré - Bendixon	20
2.2.6	Attraktoren und Grenzzyklen	21
3	Modelle mit einer Population	22
3.1	Das Exponentialmodell von Malthus und logistisches Wachstum	22
3.2	Das Theta-Logistische Wachstumsmodell	24
4	Modelle mit zwei Populationen	27
4.1	Räuber-Beute Modelle	28
4.1.1	Das Lotka-Volterra Modell	28
4.1.2	Das Räuber-Beute Modell von Gause	33
4.1.3	Ein Modell mit logistischem Wachstum der Beute	36
4.1.4	Prädationsterme	41
4.1.5	Rosenzweig-MacArthur Modell	44
4.1.6	Weitere Modelle	50
4.2	Wettbewerbsmodelle	52
4.2.1	Volterra's Wettbewerbsmodell für zwei Arten	52
4.2.2	Wettbewerbsmodell mit einer Beute und mehreren Räuber	59
4.3	Mutualismus	62
4.3.1	Fakultativer Mutualismus	62
4.3.2	Obligatorischer Mutualismus	65
5	Lotka-Volterra Populationsmodelle für n Spezies	69
5.1	Lotka-Volterra Gleichungen für Nahrungsketten	72
5.1.1	Lotka-Volterra Nahrungsketten für drei Populationen ohne interspezifischen Wettbewerb	73
5.1.2	Lotka-Volterra Nahrungsketten für drei Populationen mit interspezifischem Wettbewerb	78
5.2	Ein Modell für zyklischen Wettbewerb	83
6	Zusammenfassung	88

Abbildungsverzeichnis

1	Ein allgemeines Modell $\frac{dN}{dt} = f(N)$ mit mehreren Gleichgewichtspunkten	16
2	Fallunterscheidung bei Malthus' Exponentialmodell	22
3	Einige Lösungskurven mit verschiedenen Ausgangspopulationen und festem K	24
4	Plot der Pro-Kopf-Wachstumsrate r_θ als Funktion der Populationsdichte N	25
5	Phasenportrait des theta-logistischen Wachstumsmodells	26
6	Phasenportrait des Lotka-Volterra Modells	31
7	Periodisches Langzeitverhalten des Lotka-Volterra Modells	31
8	Phasenportrait für das Lotka-Volterra Modell mit logistischem Beutewachstum	39
9	Langzeitverhalten für das Lotka-Volterra Modell mit logistischem Beutewachstum	40
10	Typ II Prädationsterm für $h = 2$, vgl. [9]	42
11	Typ I, Typ II und Typ III Prädationsterme im Vergleich, vgl. [9]	43
12	Nullisokline $dN/dt = 0$ für verschiedene aufsteigende Kapazitäten K	45
13	Phasenportrait für das Rosenzweig-MacArthur Modell	49
14	Langzeitverhalten für das Rosenzweig-MacArthur Modell	50
15	Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 1.1	53
16	Phasenportrait für Fall 1.2	54
17	Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 2	55
18	Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 3	56
19	Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 4	57
20	Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 5	58
21	Phasenportrait und Langzeitverhalten für schwach fakultativen Mutualismus	64
22	Phasenportrait und Langzeitverhalten für stark fakultativen Mutualismus	64
23	Phasenportrait und Langzeitverhalten für schwach obligatorischen Mutualismus	66
24	Phasenportrait und Langzeitverhalten für stark obligatorischen Mutualismus	67
25	Phasenportrait des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} = r_3 a_{12}$	75
26	Langzeitverhalten des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} = r_3 a_{12}$	75
27	Phasenportrait des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$	76
28	Langzeitverhalten des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$	76
29	Phasenportrait des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$	77
30	Langzeitverhalten des Modells (66) für den Fall $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$	77
31	Phasenportrait des Modells (67) für den Fall $z_2 > 0$	80
32	Langzeitverhalten des Modells (67) für den Fall $z_2 > 0$	80
33	Phasenportrait des Modells (67) für den Fall $z_2 = 0$	81
34	Langzeitverhalten des Modells (67) für den Fall $z_2 = 0$	81
35	Phasenportrait des Modells (67) für $z_2 < 0$ und $z_1 < 0$	82
36	Langzeitverhalten des Modells (67) für $z_2 < 0$ und $z_1 < 0$	82
37	Phasenportrait des zyklischen Wettbewerbs	85
38	Langzeitverhalten des zyklischen Wettbewerbs für 3 Spezies	86
39	Der Rand des Dreiecks $A_1 A_2 A_3$ ist die Menge aller Grenzpunkte von (74)	87

1 Einleitung

Die Populationsökologie ist ein Teilgebiet der Biologie, das sich mit den Wechselwirkungen der Population einer Art mit anderen Populationen derselben oder einer anderen Art beschäftigt, aber auch die Wechselwirkung einer Population mit ihrer Umwelt untersucht. Üblicherweise wird sie in die statische Populationsbeschreibung und in die Populationsdynamik unterteilt. In der Populationsbeschreibung wird die Struktur von Populationen erfasst und unter Berücksichtigung verschiedenen Faktoren zu einem dynamischen System - einem mathematischen Modell eines zeitabhängigen Prozesses, welches durch gewöhnliche Differentialgleichungen beschrieben wird - modelliert. Man unterscheidet zwischen *dichteabhängigen* und *dichteunabhängigen* Faktoren, die Dichte einer Population ist in diesem Zusammenhang ein Synonym für die Anzahl der Individuen einer Spezies in einem betrachteten Lebensraum.

Beispiele für dichteunabhängige Faktoren sind:

- Wetter und Witterung: Temperatur, Niederschlagsmenge, Wind, Sonneneinstrahlung etc.
- Umweltkatastrophen: Vulkanausbrüche, verheerende Unwetter, Überschwemmungen
- Der Einsatz von Pestiziden

Diese Einflüsse sind nicht von der Anzahl der Individuen der Population anhängig.

Beispiele für dichteabhängige Faktoren sind:

- intraspezifische Konkurrenz, die Konkurrenz zwischen Individuen einer Population um Ressourcen wie Nahrung, Lebensraum etc.
- Räuber-Beute Verhalten

Die Stärke dieser Einflüsse hängt von der momentanen Anzahl der Individuen ab.

Die Populationsdynamik untersucht die Veränderung der Größe und Zusammensetzung von Populationen über die Zeit oder anders ausgedrückt das Langzeitverhalten dieser dynamischen Systeme.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dynamischen Modellen, in denen ausschließlich dichteabhängige Faktoren berücksichtigt werden.

Im 2. Kapitel werden zunächst die wichtigsten mathematischen Methoden zum Lösen dynamischer Modelle vorgestellt - Begriffe wie Linearisierung, Ljapunovfunktion, ω -Limes werden definiert und wichtige Resultate, zum Beispiel der Satz von Poincaré - Bendixon oder das Ljapunov Theorem werden angeführt.

Das 3. Kapitel beginnt mit dem einfachsten eindimensionalen Modell, dem Exponentialmodell von Thomas Malthus und wird mit dem Theta-Logistischen Wachstumsmodell abgeschlossen. Dieses ist eine Erweiterung des klassischen logistischen Modells, welches als erste Verbesserung des Exponentialmodells 1836 vom Mathematiker Pierre F. Verhulst entwickelt wurde, und führt einen Term ein, der eine zusätzliche Flexibilität des Pro-Kopf-Wachstums ermöglicht.

Kapitel 4 ist das Herzstück der Arbeit und beschreibt Modelle, die verschiedene Interaktionen zweier Populationen modellieren. Es ist in die Unterkapitel *Räuber-Beute Modelle*, *Wettbewerbsmodelle* und *Mutualismus* unterteilt. Der wahrscheinlich bekannteste Interaktionstyp ist das Räuber-Beute Verhalten bedingt durch das bekannte Lotka-Volterra Modell.

Durch die Eigenschaft des unbeschränkten Wachstums der Beute in Abwesenheit der Räuber des Lotka-Volterra Modells, wurde dieses auf verschiedene Weisen modifiziert, um es realistischer zu gestalten. Ein erster Versuch gelingt durch Ersetzen des exponentiellen Wachstums durch ein logistisches Wachstum.

Weitere Verbesserungsmöglichkeiten führen auf Prädationsterme, indem für die Pro-Kopf-Wachstumsraten Funktionen abhängig von Räuber - und Beutepopulation betrachtet werden. Diese werden unterschieden in Prädationstermen vom Typ I, II und III.

Modelle, die mithilfe von Typ II Prädationstermen beschrieben werden, sind zum Beispiel das Holling-Tanner Modell oder das Rosenzweig-MacArthur Modell. Letztgenanntes Modell ist aufwendig in der Analyse und weist im Gegensatz zum Lotka-Volterra Modell kein eindeutiges Verhalten auf. Abhängig von der Wahl der Modellparameter führen Aussterben, Oszillationen oder ein stabiler Grenzzyklus alle zu einem anderen Langzeitverhalten.

Wettbewerbe zwischen Populationen wirken sich, im Gegensatz zu Räuber-Beute-Verhalten, negativ auf beide Spezies aus, denn beide Populationen konkurrieren um dieselbe Ressource. Für die Analyse des Wettbewerbsmodell von Volterra ist eine Fallunterscheidung nötig, in der wir sehen, dass nur unter speziellen Abhängigkeiten der Parameter eine Koexistenz möglich ist. In vier von fünf Fällen kommt es jedoch zur Ausrottung einer Spezies.

Mutualismus beschreibt das Gegenteil zum Wettbewerb - das heißt beide Spezies profitieren voneinander. Es wird zwischen einem Fall unterschieden, in dem beide Spezies aufeinander angewiesen sind, sodass sie in Abwesenheit voneinander nicht überleben können und der abgeschwächteren Form, dass sie voneinander profitieren, jedoch auch ohne des jeweils anderen überleben können. Beide Fälle führen zu unterschiedlichen Ergebnissen.

Kapitel 5 widmet sich zum Abschluss Modellen mit n Populationen. Das Lotka-Volterra Modell wird zunächst auf ein n -dimensionales System verallgemeinert, bevor die zwei Hauptresultate über die Existenz und Eigenschaften von Gleichgewichtspunkten bewiesen werden.

Eine spezielle Verallgemeinerung von Wettbewerbsmodellen sind Nahrungsketten. Dabei ist die erste Spezies Beute für die zweite und diese wiederum ist Beute für Spezies drei. Setzt man dieses Muster bis zur n -ten Spezies durch, findet der Wettbewerb nicht zwischen allen n Spezies statt, sondern hat eine kettenartige Form.

Da für n -dimensionale Modelle eine Analyse i.A. aufwendig ist, wird die Berechnung für $n = 3$ durchgeführt.

Das letzte Modell, das wir intensiv analysieren, ist ein weiterer Spezialfall für Wettbewerbsverhalten und wird zyklischer Wettbewerb genannt. Für dieses Modell zeigen wir die Existenz eines heteroklinen Zyklus.

*Um dem/der Leser/in die Arbeit angenehm zu gestalten, sind die einzelnen Unterkapitel jeweils gleich aufgebaut. Nach einer kurzen Motivation werden jeweils die Modellgleichungen vorgestellt und die einzelnen Parameter erklärt. Anschließend wird die **Modellanalyse** durchgeführt, das heißt Gleichgewichtspunkte werden berechnet und anschließend klassifiziert, um Aussagen über das Langzeitverhalten treffen zu können. Die Ergebnisse werden in Grafiken visualisiert, die alle in MATLAB erstellt wurden. Befindet sich eine ähnliche Grafik in der zitierten Literatur, so wird dies in der Abbildungsunterschrift mit einem "vgl. [Nummer der entsprechenden Literatur]" vermerkt. Abschließend werden alle Beobachtungen im Punkt **Interpretation des Ergebnisses** zusammengefasst und diskutiert.*

2 Grundlegende Methoden zur Analyse dynamischer Modelle

Bevor wir verschiedene Populationsmodelle diskutieren und diese auf Langzeitverhalten und Stabilität untersuchen, legen wir in den nächsten Abschnitten zuerst mithilfe von [1] und [2] das passende Werkzeug zurecht und fassen Methoden zum Lösen dynamischer Modelle zusammen.

2.1 Geometrische Analyse für eindimensionale Modelle

Die geometrische Analyse von Differentialgleichungen liefert eine visuelle Darstellung der Dynamik des Systems, die es ermöglicht, einen allgemeinen Einblick in das Langzeitverhalten des Systems zu erhalten, ohne es explizit zu lösen oder die Lösung zu berechnen. Die Bestimmung der Stabilität eines eindimensionalen Systems ist ein wichtiger und leicht zu realisierender Prozess.

Wir betrachten eine allgemeine eindimensionale Differentialgleichung folgender Form:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \quad (1)$$

wobei f eine stetig differenzierbare (meist nichtlineare) Funktion von \mathbb{R}_0^+ nach \mathbb{R} ist.

Definition 2.1 Trajektorie Eine Trajektorie ist eine Lösungskurve einer Differentialgleichung mit vorgegebener Anfangsbedingung.

Definition 2.2 Gleichgewichtspunkt Für ein kontinuierliches dynamisches System (1), nennt man einen Punkt $N(t) = N^*$ einen Gleichgewichtspunkt (oder auch kritischen Punkt, stationärer Punkt oder Ruhepunkt), wenn gilt $f(N^*) = 0$ - an diesem Punkt ist die zeitliche Ableitung $\frac{dN}{dt} |_{N=N^*} = 0$.

Ein Gleichgewichtszustand ist eine zeitunabhängige Lösung der gewöhnlichen Differentialgleichung beziehungsweise eine Nullstelle der Funktion f . Bei einem System treten im Gleichgewicht keine Veränderungen in der Zeit auf. Ein System kann natürlich auch mehrere Werte N^* besitzen, die $f(N^*) = 0$ erfüllen, wir nehmen allerdings an, dass die Gleichgewichtspunkte isoliert sind - das bedeutet, dass es für ein Gleichgewicht N^* ein kleines, offenes Intervall gibt, welches N^* enthält, sonst aber keine weiteren Gleichgewichte.

Zwischen den Gleichgewichten wächst die Funktion $f(N)$, wenn $f'(N) > 0$ ist und fällt, wenn $f'(N) < 0$.

Definition 2.3 Stabilität im Sinne von Ljapunov [2] Ein Gleichgewichtspunkt N^* heißt stabil (im Sinne von Ljapunov), falls es für $r \in \mathbb{R}$ eine Umgebung $U_r = \{N : \|N - N^*\| < r\}$ von N^* gibt, sodass jede Lösung, die einmal in U_r ist, auch dort bleibt, also $y(t_0) \in U_r$ impliziert $y(t) \in U_r$, für $t \geq t_0$.

Ein Gleichgewichtspunkt heißt instabil, wenn er nicht stabil ist.

In Abbildungen wird die Stabilität oftmals mithilfe von Pfeilen angedeutet - als Beispiel dafür dient Abbildung 1. Es zeigt ein spezielles Modell (1) mit vier Gleichgewichten, wobei das triviale Gleichgewicht und N_2^* die instabilen und N_1^* und N_3^* die stabilen Gleichgewichte sind. Befindet man sich in den instabilen Gleichgewichten und stört das System, wird, hier mit den Pfeilen angedeutet, in einen der stabilen stationären Punkte übergegangen.

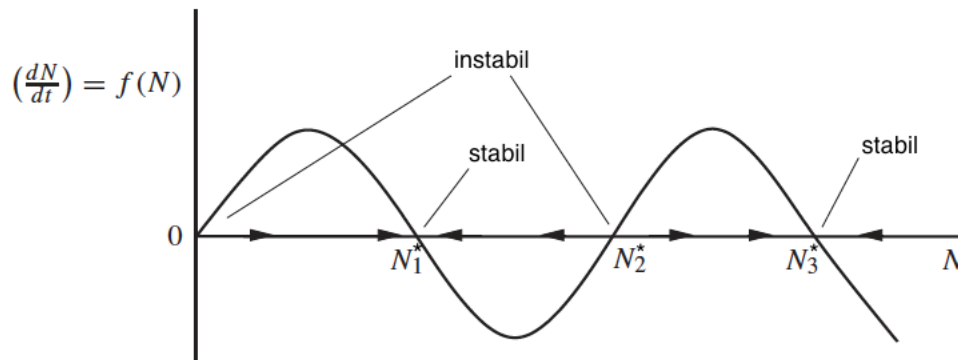


Abbildung 1: Ein allgemeines Modell $\frac{dN}{dt} = f(N)$ mit mehreren Gleichgewichtspunkten vgl. [1]

2.1.1 Linearisierung für eindimensionale Modelle

Ein weiteres Werkzeug zur Untersuchung einer nichtlinearen Differentialgleichung ist das Linearisieren. Dabei wird die nichtlineare Differentialgleichung durch eine lineare Differentialgleichung angenähert, da lineare Differentialgleichungen einfacher analysiert werden können. Auch diese Methode kann zur Untersuchung der Stabilität von Gleichgewichtspunkten herangezogen werden. Ausgehend von Gleichung (1)

$$\frac{dN}{dt} = f(N),$$

sei N^* wieder ein Gleichgewichtspunkt. Die Taylorreihenentwicklung von $f(N)$ um N^* sieht wie folgt aus:

$$f(N) = f(N^*) + \frac{df}{dN} \Big|_{N=N^*} (N - N^*) + \frac{1}{2} \frac{d^2f}{dN^2} \Big|_{N=N^*} (N - N^*)^2 + \dots$$

Wenn wir in einer Umgebung von N^* alle Terme höherer Ordnung vernachlässigen, erhalten wir

$$f(N) \approx \frac{df}{dN} \Big|_{N=N^*} (N - N^*)$$

Schreiben wir $n(t) = N(t) - N^*$ und $f'(N^*) = \frac{df}{dN} \Big|_{N=N^*}$, so erhalten wir

$$f(N) \approx n f'(N^*) \Rightarrow (N - N^*)' = f'(N^*) (N - N^*) \Rightarrow n'(t) = f'(N^*) n(t)$$

Es gilt:

- Ist $f'(N^*) > 0$, so gibt es eine exponentielle Abweichung vom Gleichgewichtspunkt, wodurch N^* instabil ist.
- Ist $f'(N^*) < 0$, so gibt es eine exponentielle Konvergenz zum Gleichgewichtspunkt, wodurch N^* stabil ist.

Graphisch kann die Stabilität von Gleichgewichtspunkten mithilfe der Steigung der Tangente an $f(N)$ an der Stelle N^* bestimmt werden. Ist $f'(N^*) < 0$, so ändert der Graph $f(N)$ seine Werte von positiv auf negativ und das Gleichgewicht ist stabil. Ist $f'(N^*) > 0$, so ist das Gleichgewicht instabil, siehe dazu Abbildung 1.

2.2 Geometrische Analyse für zweidimensionale Modelle

In diesem Unterkapitel werden die Überlegungen aus Abschnitt 2.1 und 2.1.1 auf zweidimensionale Systeme übertragen.

Wir betrachten wieder ein allgemeines System von zwei Differentialgleichungen:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= f(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= g(N_1, N_2)\end{aligned}\tag{2}$$

Die Funktionen f und g sind stetig differenzierbar und $N_1, N_2 \in \mathbb{R}_0^+$.

Die *Phasenebene* ist der zweidimensionale Phasenraum, auf dem die Trajektorien des Systems abgebildet werden, so dass bestimmte Verhaltensweisen geometrisch visualisiert werden können, wie auch schon bei den eindimensionalen Systemen, ohne dass eine analytische Lösung erforderlich ist. Für ein zweidimensionales Phasenportrait siehe Abbildung 6.

Das *Vektorfeld* wird aufgetragen, indem ein beliebiger Punkt (N_1^0, N_2^0) in der Ebene gewählt wird und für diesen Punkt in $f(N_1^0, N_2^0)$ eingesetzt wird, um die Steigung an diesem Punkt zu erhalten. Jede Steigung wird dabei als ein Liniensegment gezeichnet, um eine ungefähre Ansicht davon zu erhalten, wo die integralen Kurven des Systems liegen.

Eine *Isokline* tritt auf, wenn Liniensegmente im Vektorfeld alle die gleiche Steigung haben - Nullisokline beziehungsweise Nulllinien sind ein Spezialfall der Isokline, bei der die Steigung gleich Null ist. Das Auffinden der Nulllinien des Systems liefert zusätzliche Informationen über die Dynamik des Systems. Die N_1 -Nulllinie wird gefunden, indem $f(N_1, N_2) = 0$ und die N_2 -Nulllinie, indem $g(N_1, N_2) = 0$. Der Schnittpunkt der Isoklinen, falls es einen gibt, markiert den Gleichgewichtspunkt - siehe dazu Abbildung 8.

2.2.1 Klassifikation von Gleichgewichtspunkten

Die Stabilität des Gleichgewichtspunkts E , wie in Abschnitt 2.1, kann man für zweidimensionale Systeme auch mittels Linearisierung, also mithilfe der Eigenwerte und der

Eigenvektoren der Jacobi-Matrix von (2), diskutieren - diese Überlegungen übernehmen wir aus [2]:

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial N_1} & \frac{\partial f}{\partial N_2} \\ \frac{\partial g}{\partial N_1} & \frac{\partial g}{\partial N_2} \end{pmatrix} \quad (3)$$

erreichen.

Die Eigenwerte von J , die wir mit λ_1 und λ_2 benennen, berechnen sich wie folgt:

$$\det \left(\begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix} - \lambda \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \right) = \lambda^2 - (a-d)\lambda + ad - bc = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \frac{\sqrt{(a-d)^2 + 4bc}}{2}$$

Die Eigenwerte einer Matrix hängen in folgender Weise mit ihrer Determinante und Spur zusammen:

$$\begin{aligned} \det(J) &= \lambda_1 \lambda_2 \\ \text{sp}(J) &= \lambda_1 + \lambda_2 \end{aligned}$$

Umgekehrt können die Eigenwerte von J mithilfe der Determinante und Spur berechnet werden:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{sp}(J) \pm \sqrt{\text{sp}(J)^2 - 4\det(J)}}{2} \quad (4)$$

Es ergeben sich nun je nach Vorzeichen der Eigenwerte oder ihrer Realteile verschiedene Fälle für die Stabilität der Gleichgewichtspunkte (vgl. [2]):

1. Fall Seien $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$, $\lambda_1 \neq \lambda_2$ und sei E ein Gleichgewichtspunkt vom zweidimensionalen System (2). Ist:

- $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$, dann gilt zudem $\det(J) > 0$ und $\text{sp}(J) < 0$. $\Rightarrow E$ ist ein stabiler Knoten.
- $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$, dann gilt zudem $\det(J) < 0$. $\Rightarrow E$ ist ein Sattelpunkt.
- $0 < \lambda_1 < \lambda_2$, dann gilt zudem $\det(J) > 0$ und $\text{sp}(J) > 0$. $\Rightarrow E$ ist ein instabiler Knoten.

2. Fall Seien $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$, $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$ und sei E ein Gleichgewichtspunkt von (2). Ist:

- $\lambda < 0 \Rightarrow E$ ist ein entarteter stabiler Knoten.
- $\lambda > 0 \Rightarrow E$ ist ein entarteter instabiler Knoten.

3. Fall Wenn die Determinante von (4) negativ ist, das heißt $\text{sp}(J)^2 - 4\det(J) < 0$, dann sind die Eigenwerte komplex. Seien $\lambda_1 = a + ib, \lambda_2 = a - ib$, $a, b \in \mathbb{R}$ und sei E ein Gleichgewichtspunkt von (2). Ist:

- $a < 0$, dann gilt zudem $\frac{\text{sp}(J)}{2} < 0 \Rightarrow E$ ist ein stabiler Strudel.
- $a = 0$, dann gilt zudem $\frac{\text{sp}(J)}{2} = 0 \Rightarrow E$ ist ein Zentrum.
- $a > 0$, dann gilt zudem $\frac{\text{sp}(J)}{2} > 0 \Rightarrow E$ ist ein instabiler Strudel.

2.2.2 Linearisierung für zweidimensionale Modelle

Analog zu Abschnitt 2.1.1 für eindimensionale Modelle, folgen nun Aussagen über Linearisierung für zweidimensionale Modelle.

Satz 2.1. [2] Die Differentialgleichung $y' = J(E)y$ ist die Linearisierung der Differentialgleichung $y' = f(y)$ am Gleichgewichtspunkt E .

Ob sich das Stabilitätsverhalten von $y = 0$ auf das Stabilitätsverhalten des Gleichgewichtspunktes E überträgt oder ob es Fälle gibt, in denen das Linearisieren keinen Aufschluss gibt, zeigt der folgende Satz:

Satz 2.2. [2] Sei $y' = f(y)$, $f \in C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}^n)$ mit Gleichgewichtspunkt E .

Falls jeder Eigenwert λ der Jacobi-Matrix $J(E)$ von f einen negativen Realteil aufweist, so ist E asymptotisch stabil.

Falls Eigenwerte von $J(E)$ mit $\operatorname{Re} \lambda > 0$ existieren, so ist E instabil.

Falls Eigenwerte von $J(E)$ mit $\operatorname{Re} \lambda = 0$ existieren, so kann vom Verhalten der Linearisierung nicht auf das Verhalten einer nichtlinearen Differentialgleichung geschlossen werden.

Gibt es also Eigenwerte mit Realteil Null, so kann keine Aussage über die Stabilität des Gleichgewichtspunktes E getätigt werden. Im nächsten Kapitel wird für dieses Problem Abhilfe geschaffen.

2.2.3 Ljapunovfunktion

Eine weitere Möglichkeit zur Überprüfung der Stabilität eines Gleichgewichtspunktes ist die Ljapunovfunktion.

Satz 2.3. [2] Sei $E \in D \subset \mathbb{R}^n$ ein Gleichgewichtspunkt des Systems $y = f(y(t))$. Ist $V : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ eine differenzierbare Funktion auf einer offenen Menge D und gilt

- $V(E) = 0$ und $V(y) > 0$ für $y \neq E$
- $V' = \frac{d}{dt}V \leq 0$ in $D \setminus \{E\}$

so ist der Gleichgewichtspunkt E stabil.

Die Funktion V wird **Ljapunovfunktion** genannt.

Um eine Ljapunovfunktion zu finden, ist Erfahrung und Geschick gefragt, da es keine allgemeine Methode gibt, diese zu konstruieren.

Oft funktioniert der Ansatz $V(y) = \sum_{i=1}^n a_i y_i^2$

2.2.4 ω -Limes und α -Limes

Ein mögliches Problem beim Lösen von Differentialgleichungen kann sein, dass man weiß, dass (eindeutige) Lösungen existieren, man diese jedoch nicht explizit berechnen kann. Man kann Trajektorien dann näherungsweise berechnen oder versuchen, das Langzeitverhalten oder das qualitative Verhalten zu analysieren und zu verstehen.

Definition 2.4 ω -Limes und α -Limes [2] Für das autonome System $y' = f(y)$, $t \geq t_0$, $y(t_0) = y$ auf einer Teilmenge des \mathbb{R}^n sei y ein Punkt im Definitionsbereich, sodass die für alle $t \in \mathbb{R}$ definierte Bahn $y(t)$ mit $y(t_0) = y$ existiert. Der ω -Limes von y ist definiert als:

$$\omega(y) = \{x \in \mathbb{R}^n : \text{es gibt eine Folge } t_k \rightarrow +\infty \text{ sodass } y(t_k) \rightarrow x\}$$

Der ω -Limes ist demnach die Menge aller Häufungspunkte der Lösung y des Differentialgleichungssystem mit Anfangswert y .

Entsprechend ist der α -Limes definiert als

$$\alpha(y) = \{x \in \mathbb{R}^n : \text{es gibt eine Folge } t_k \rightarrow -\infty \text{ sodass } y(t_k) \rightarrow x\}$$

Diese Mengen sind invariant und als Menge von Häufungspunkten abgeschlossen, man kann den ω -Limes auch - analog zu [3] - als Schnitt von abgeschlossenen Mengen schreiben:

$$\omega(y) = \bigcap_{t \geq 0} \overline{\{y(s) : s \geq t\}}$$

Theorem 2.1 Ljapunov's Theorem [3] Sei $y' = f(y)$ ein autonomes System auf einer Teilmenge G des \mathbb{R}^n . Sei $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ stetig differenzierbar. Wenn die Ableitung V' der Abbildung $t \rightarrow V(y(t))$ für eine Lösung $y(t)$ die Ungleichung $V' \geq 0$ (oder $V' \leq 0$) erfüllt, so ist $\omega(y) \cap G$ (oder $\alpha(y) \cap G$) in der Menge $\{y \in G : V'(y) = 0\}$ enthalten.

Der Beweis zu diesem Theorem befindet sich in [3].

2.2.5 Der Jordansche Kurvensatz und der Satz von Poincaré - Bendixon

Eindimensionale Systeme sind in der qualitativen Theorie am einfachsten zu untersuchen, zweidimensionale Systeme sind vor allem im Vergleich zu Systemen höherer Ordnung auch noch relativ gut zu analysieren. Hauptgrund dafür ist der in der Ebene geltende Jordansche Kurvensatz.

Satz 2.4 Jordanscher Kurvensatz [2] Eine geschlossene, doppelungspunktfreie Kurve teilt die Ebene in zwei zusammenhängende Teile, ein Inneres und ein Äußeres. Diese Zerlegung ist derart, dass man zwei Punkte im Inneren oder zwei Punkte im Äußeren immer durch einen stetigen Weg, der die Kurve nirgends trifft, miteinander verbinden kann. Ein Punkt im Inneren und ein Punkt im Äußeren können nicht in dieser Art verbunden werden.

Auf den aufwendigen Beweis verzichten wir hier und verweisen auf die Literatur [4].

Um die Verbindung von doppelungspunktfreien Kurven zu zweidimensionalen Systemen zu erhalten, halten wir fest, dass jede periodische Bahn einen solchen geschlossenen, doppelungspunktfreien Kurvenzug liefert. Der folgende Satz beschreibt das Verhalten von Bahnkurven in zweidimensionalen stetigen dynamischen Systemen.

Satz 2.5 Satz von Poincaré - Bendixon [2] Sei $y'(t) = f(y(t))$ eine autonome Differentialgleichung auf einer offenen Menge $G \subseteq \mathbb{R}^2$. Sei $\omega(y)$ ein nichtleerer, beschränkter und abgeschlossener ω -Limes. Wenn $\omega(y)$ keinen Gleichgewichtspunkt enthält, so ist $\omega(y)$ eine geschlossene Bahn (auch periodischer Orbit beziehungsweise periodische Trajektorie genannt).

Für den Beweis, der 1905 vom schwedischen Mathematiker Ivar Bendixon vervollständigt wurde, verweisen wir auf die Literatur [5].

Der $\omega(y)$ -Limes kann leer oder unbeschränkt sein.

Eine unmittelbare Folgerung aus dem Satz von Poincaré - Bendixon ist: Wenn $K \subseteq G$ nichtleer, beschränkt, abgeschlossen und positiv invariant ist, so enthält K einen Gleichgewichtspunkt oder eine periodische Bahn.

2.2.6 Attraktoren und Grenzyklen

Definition 2.5 Attraktor [2] Ein periodischer Orbit γ heißt Attraktor, wenn $\omega(y_0) = \gamma$ für alle Anfangsbedingungen y_0 in einer Umgebung von γ .

Definition 2.6 Grenzyklus [2] Ein periodischer Orbit γ heißt Grenzyklus, wenn es einen nicht auf γ liegenden Punkt y_0 gibt, sodass $\omega(y_0) = \gamma$ gilt.

3 Modelle mit einer Population

Die Dynamik einzelner Populationen wird allgemein als eindimensionale Differentialgleichung beschrieben. In diesem Kapitel betrachten wir eindimensionale Populationsmodelle, die in den letzten Jahrhunderten entwickelt wurden, um das Wachstum und/oder den Zerfall einzelner homogener Populationen zu beschreiben. Ziel ist es, die einfachen und grundlegenden Prinzipien, die in den meisten kontinuierlichen Populationsmodellen am Werk sind, zu modellieren und zu bestätigen.

3.1 Das Exponentialmodell von Malthus und logistisches Wachstum

Das wohl einfachste Populationsmodell einer Spezies ist das Exponentialmodell von Thomas Malthus [1]. Sei $N(t)$ eine Population einer Spezies zum Zeitpunkt t , dann ist die Änderungsrate bzw. Pro-Kopf-Wachstumsrate durch

$$\frac{dN}{dt} = \text{Geburten} - \text{Todesfälle} + \text{Migration}$$

gegeben. Für das Modell von Malthus nehmen wir an, dass es keine Migration gibt und dass die Geburten und Todesfälle proportional zu N sind. Damit ergibt sich folgende Differentialgleichung:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN, \tag{5}$$

wobei b (= Anzahl der Geburten in einer Zeiteinheit) und d (= Anzahl der Todesfälle in einer Zeiteinheit) positive Konstanten sind. Es bezeichne nun $N(0) = N_0$ die Population zum Zeitpunkt $t = 0$, dann ist die Lösung von (5) gegeben durch:

$$N(t) = N_0 e^{(b-d)t}$$

Wir unterscheiden zwei Fälle, welche in Abbildung 2 graphisch dargestellt sind:

- Ist $b > d$, so wächst die Population exponentiell. (Siehe blaue Kurve in Abb. (2))
- Ist $b < d$, so stirbt die Population exponentiell aus. (Siehe rote Kurve in Abb. (2))

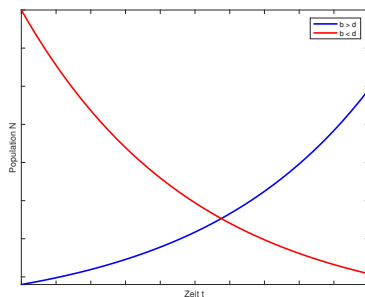


Abbildung 2: Fallunterscheidung bei Malthus' Exponentialmodell

In Malthus' Modell ist die Pro-Kopf-Wachstumsrate konstant und damit nicht von der Anzahl der Individuen, die schon existieren, abhängig.

Es ist recht offensichtlich, dass dieses Modell sehr einfach ist und keine, in der Natur vorkommende Population auf realistische Weise beschreibt. Da für ein Lebewesen der Lebensraum jedoch beschränkt und die Ressourcen endlich sind, wird exponentielles Wachstum damit verhindert. Die Pro-Kopf-Wachstumsrate kann somit nicht konstant sein.

Der Mathematiker Verhulst stellte im Jahre 1836 die *logistische Gleichung* beziehungsweise das *logistische Wachstum in einer Population* - auf:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) = f(N), \quad (6)$$

wobei r und K positive Konstanten sind. [1]

Die Konstante K ist die Kapazität der Umwelt, die in der Regel durch die verfügbaren, nachhaltigen Ressourcen bestimmt wird. Die Pro-Kopf-Wachstumsrate ist in diesem Modell $r(1 - N/K)$ und damit von N abhängig.

Modellanalyse

Wie im vorigen Abschnitt beschrieben wurde, beschäftigen wir uns mithilfe von [1] mit dem (Lang-)Zeitverhalten der verschiedenen Modelle und der Untersuchung der Stabilität der Gleichgewichtspunkte des Systems.

Dieses System hat zwei Gleichgewichtspunkte:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0 \Leftrightarrow rN(K - N) = 0 \quad \Rightarrow \quad E_1 = 0 \quad \text{und} \quad E_2 = K$$

Um festzustellen, ob wir stabile oder instabile stationäre Punkte haben, wenden wir die Methode der Linearisierung an:

$$\begin{aligned} f(N) &= rN - \frac{r}{K}N^2 \\ f'(N) &= \frac{df}{dN} = r - 2\frac{r}{K}N \end{aligned} \quad (7)$$

- Die Linearisierung um $N = 0$ ergibt: $f'(N) = \frac{df}{dN} = r - 2\frac{r}{K}N \big|_{N=0} = r$.

$\Rightarrow E_1 = 0$ ist ein instabiler Gleichgewichtspunkt.

Anschaulich bedeutet dies, dass jede noch so kleine Störung (in dem Fall eine Anhebung der Population) ein exponentielles Wachstum zur Folge hätte und ein Zurückkehren zum Gleichgewichtspunkt ausschließt.

- Die Linearisierung um $N = K$ ergibt $f'(N) = \frac{df}{dN} = r - 2\frac{r}{K}N \big|_{N=K} = -r$

$\Rightarrow E_2 = K$ ist ein stabiler Gleichgewichtspunkt.

Anschaulich bedeutet das, dass kleine Störungen weggedämpft werden und wieder zum Gleichgewichtspunkt zurückgekehrt wird.

Wie auch bei dem Exponentialmodell von Malthus, suchen wir eine Lösung von Gleichung (6) bei Ausgangspopulation $N(0) = N_0$.

Mittels Separation der Variablen erhält man:

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{[K + N_0(e^{rt} - 1)]} \rightarrow K \text{ für } t \rightarrow \infty$$

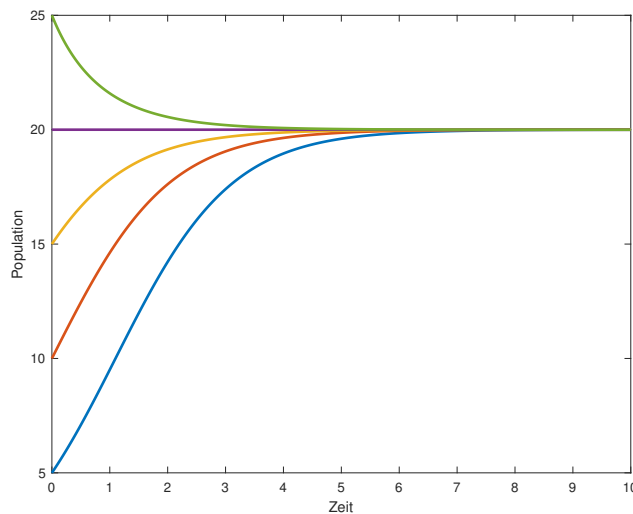


Abbildung 3: Einige Lösungskurven mit verschiedenen Ausgangspopulationen und festem $K = 20$ und $r = 1$ vgl. [1]

Wie man in Abbildung 3 sieht, wächst $N(t)$ monoton gegen K für $N_0 < K$ und fällt monoton gegen K , wenn $N_0 > K$ ist. Dabei gibt die Kapazität K an, wie groß die Gleichgewichtspopulation ist, während die Konstante r beziehungsweise $1/r$ eine Art Zeitskala für die Resonanz des Modells auf Änderungen der Population ist.

3.2 Das Theta-Logistische Wachstumsmodell

Eine Erweiterung des logistischen Wachstumsmodells ist das theta-logistische Wachstumsmodell, welches einen Term θ einführt, der eine zusätzliche Flexibilität der Pro-Kopf-Wachstumsrate r_θ in Bezug auf die Populationsdichte N gibt, vgl. [6].

Damit bietet das Modell eine zusätzliche Komplexität gegenüber dem klassischen logistischen Modell hinsichtlich der Form seiner Wachstumskurve.

Der neue Pro-Kopf-Wachstumsratenparameter lautet

$$r_\theta = r \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\theta \right] \quad \text{mit } \theta > 0 \quad (8)$$

- Für $\theta = 0$ ist ein Nullwachstum gegeben.
- Für $\theta < 0$ gibt es zwei Möglichkeiten. Ist der Anfangswert unter K , so stirbt die Population aus. Ist der Anfangswert über K , wäre das Wachstum der Population unbeschränkt.
- Für $\theta > 0$ wird die bisher lineare Dichteabhängigkeit entweder konkav oder konvex - siehe dazu Abbildung 4..

Ersetzt man im logistischen Modell (6) r durch r_θ , erhält man das theta-logistische Modell

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\theta \right] \quad (9)$$

Durch Variieren des Parameters θ kann die lineare Dichteabhängigkeit kurvenförmig werden - siehe dazu Abbildung 4. Ob diese dabei konvex oder konkav wird, hängt davon ab, ob $\theta > 1$ oder $\theta < 1$ ist.

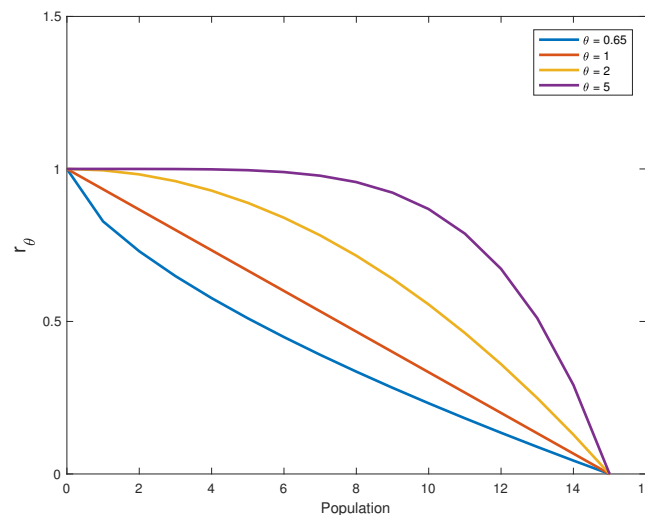


Abbildung 4: Plot der Pro-Kopf-Wachstumsrate r_θ als Funktion der Populationsdichte N für $\theta = 0.65, 1, 2, 5$, $r = 1$ und $K = 15$, vgl. [6]

- Ist $\theta < 1$, so ist die Kurve konkav und das Wachstum ist am größten, wenn die Population sehr klein ist. Es ist demnach zu erwarten, dass das Modell langsamer wächst als das logistische Modell.
- Ist $\theta = 1$, so ist das Modell identisch zu dem klassischen logistischen Wachstumsmodell.
- Ist $\theta > 1$, so ist die Kurve konvex und das Wachstum ist zu Beginn schneller als im logistischen Modell, fällt ab einem gewissen Zeitpunkt jedoch auch schneller als im logistischen Modell.

Diese Beobachtungen sind in Abbildung 5 dargestellt. Für $\theta = 0.65$ (blaue Linie) haben wir ein langsames Wachstum als für das klassische logistische Wachstum $\theta = 1$ (orange Linie). Für $\theta = 5$ (violette Linie) haben wir zu Beginn ein deutlich schnelleres Wachstum als für das klassische logistische Wachstum.

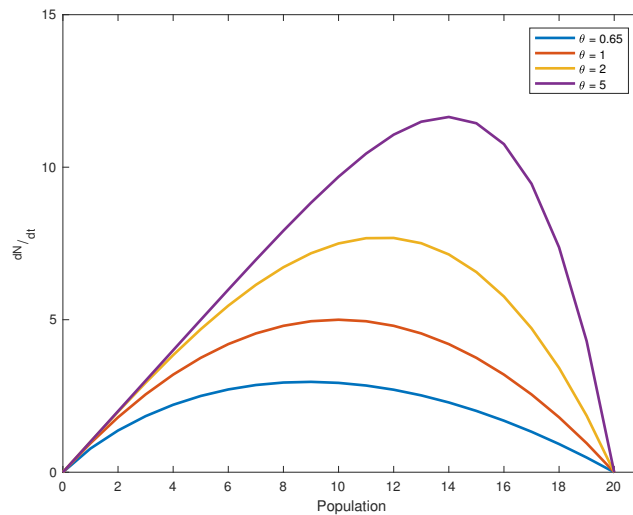


Abbildung 5: Phasenportrait des theta-logistischen Wachstumsmodells für $\theta = 0.65, 1, 2, 5$ und $K = 20$, vgl. [6]

Eine Analyse von Zeitreihendaten von etwa 3200 verschiedenen Populationen von Insekten, Vögeln, Säugetieren und Fischen unter Verwendung der *Global Population Dynamics Database* [7], das ist die größte Sammlung an Tier.- und Pflanzendaten aus aller Welt mit fast 5000 Zeitreihen - hat für jede Population einen Wert für θ gefunden. Für die Mehrzahl der Fälle - etwa 75 % - galt, dass $\theta < 1$ war.

4 Modelle mit zwei Populationen

Im folgenden Kapitel werden Modelle diskutiert, die die Interaktion zweier Spezies beziehungsweise Populationen beschreiben. Im Allgemeinen werden Ökosysteme von Populationen gebildet, die mehreren Arten angehören, und daher werden die Beziehungen von mehr als zwei Arten in Abschnitt 5 diskutiert. Der engste Fall, in dem die Gemeinschaftsdynamik modelliert werden kann, umfasst zwei interagierende Spezies. Diese zwei Arten werden unter der Annahme modelliert, dass alles andere (das heißt, die Umgebung, andere Arten usw.) konstant gehalten wird. Die beiden Arten existieren isoliert. Wir untersuchen die ökologischen Auswirkungen konkurrierender Populationen, mutualistischer Populationen und Räuber-Beute-Interaktionen, die alle nichtlineare Verhaltensweisen aufweisen. Ökologische Beziehungen werden typischerweise aufgrund ihrer interspezifischen Wechselwirkungen kategorisiert. Die folgende Tabelle beschreibt diese Kategorien, von denen die wichtigsten Wettbewerb, Mutualismus, Kommensalismus und Prädation sind.

Interaktionstyp	Effekt auf Spezie 1	Effekt auf Spezie 2
Wettbewerb	negativ	negativ
Räuber-Beute	positiv	negativ
Mutualismus	positiv	positiv
Kommensalismus	positiv	neutral
Amensalismus	negativ	neutral
Indifferenz	neutral	neutral

Dabei ist die Tabelle wie folgt zu verstehen: Der positive oder beschleunigende Effekt auf einer Spezies S sollte als Anstieg der Geburtenrate von S oder sonst als Abnahme der Sterblichkeitsrate von S interpretiert werden. Entsprechendes gilt für die negative Auswirkung auf eine Art S , diese sollte als eine Verringerung der Geburtenrate von S oder eine Erhöhung der Sterblichkeitsrate von S gelesen werden. In dieser Arbeit werden wir uns auf die drei ersten Beziehungen Wettbewerb, Räuber-Beute Verhalten und Mutualismus konzentrieren.

Kommensalismus [17] ist eine Form der Interaktion, aus der eine Spezies Vorteile zieht, während für die andere Spezies weder ein Vorteil noch ein Nachteil entsteht.

Ein Beispiel für Kommensalismus [18] ist das Verhalten von Aasgeiern, die große Landnutztiere während ihrer Beutefängen begleiten. Diese ziehen einen Nutzen aus den Beuteresten von beispielsweise Löwen, die Raubtiere nehmen jedoch keinen Schaden.

Einige Fische nutzen größere Fische und Wale vorübergehend als Transportmittel, sie saugen sich fest und erweitern dadurch ihre Lebensräume. Auch in der Botanik gibt es Kommensalismus, gewisse Pflanzen, wie zum Beispiel Bromelien, Farne und tropische Orchideen, wachsen auf Regenwaldbäumen, um sich bessere Lichtverhältnisse zu schaffen. Die Trägerbäume werden dadurch nicht beeinträchtigt.

Amensalismus [16] ist eine Form der Interaktion, bei dem eine Spezies weder Vorteil noch Nachteil hat, die andere Spezies jedoch, anders als beim Kommensalismus, Schäden davonträgt.

Ein Beispiel dafür sind Säugetiere, die in der Nähe von Wasserstellen Pflanzen zertrampeln und dadurch den Boden verdichten. Dies wirkt sich für die Pflanzen negativ aus, während für die Säugetiere weder ein Nutzen noch ein Nachteil aus der Schädigung der Pflanzen entstehen.

4.1 Räuber-Beute Modelle

4.1.1 Das Lotka-Volterra Modell

Das Modell von Vito Volterra und Alfred Lotka ist eines der bekanntesten Räuber-Beute Modelle. Es handelt sich dabei um ein System von zwei nicht-linearen, gekoppelten Differentialgleichungen erster Ordnung. Die Überlegungen in diesem Abschnitt stützen sich auf [1], [3], [11] und [15]. Die Gleichungen lauten:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d) \end{aligned} \tag{10}$$

mit

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a > 0$	Reproduktionsrate der Beute	konstant
$b > 0$	Fressrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$c > 0$	Reproduktionsrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$d > 0$	Sterberate der Räuber, wenn keine Beute vorhanden ist	konstant

In der Literatur wird oft statt Anzahl der Beutelebewesen oder Anzahl der Räuber auch die Ausdrücke Beutedichte beziehungsweise Räuberichte verwendet. Damit ist jeweils die Anzahl der jeweiligen Lebewesen in ihrem Lebensraum gemeint. Wir werden in dieser Arbeit beide Begriffe äquivalent verwenden.

Die einzelnen Terme im Modell (10) lassen sich wie folgt interpretieren:

- Die Beute wächst in Abwesenheit der Räuber exponentiell, das ist eine Konsequenz aus dem Term Na .
- Der Effekt der Prädation besteht darin, die Wachstumsrate der Beute pro Kopf proportional zur Beute- und Räuberpopulation zu reduzieren. (Dies wird durch den Term $-bPN$ beschrieben.)
- Die Räuber sterben aus, wenn die Beute aufgrund fehlender Nahrung nicht vorhanden ist. (Dies liefert der Term $-dP$.)

Modellanalyse

Wie auch bei eindimensionalen Systemen, interessieren wir uns für Gleichgewichte, deren Stabilität und das Langzeitverhalten des Systems (10). Analog zur Berechnung der stationären Punkte im vorigen Kapitel, setzen wir die Gleichungen in (10) Null und erhalten folgende Gleichgewichtspunkte:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$$

Um das Stabilitätsverhalten von E_1 und E_2 zu untersuchen, stellen wir zunächst die allgemeine Jacobi-Matrix der rechten Seite von (10) auf:

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} a - bP & -bN \\ cP & cN - d \end{pmatrix}$$

Die Jacobi-Matrix wird an den beiden Gleichgewichtspunkten ausgewertet und durch Berechnen der Eigenwerte dieser Matrix kann man, mithilfe von Linearisierung (siehe Abschnitt 2.2.1), die Stabilität der Gleichgewichtspunkte klassifizieren.

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$

Die charakteristische Gleichung ist:

$$(a - \lambda)(-d - \lambda) = 0 \quad (11)$$

Die Eigenwerte sind $\lambda_1 = a$ und $\lambda_2 = -d$.

Diese Werte für die Eigenwerte implizieren, dass der triviale Gleichgewichtspunkt stabil gegenüber Störungen in der Räuberichte, aber instabil gegenüber Störungen in der Beutedichte ist.

$\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein Sattelpunkt

- $J\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ca}{b} & 0 \end{pmatrix}$

Die charakteristische Gleichung ist gegeben durch:

$$\lambda^2 + ad = 0 \quad (12)$$

Anhand der Gleichung stellt man leicht fest, dass die Eigenwerte rein imaginär sind und die beiden konjugiert komplexen Eigenwerte lauten: $\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{adi}$.

$\lambda_{1,2}$ sind rein imaginär für alle Werte, die die Parameter annehmen können. Für lineare Systeme sind stationäre Punkte mit rein imaginären Eigenwerte immer Zentren.

Das Lotka-Volterra Modell (10) ist aufgrund der Produktterme $-bNP$ und cNP offensichtlich nichtlinear, wir können aufgrund von Satz 2.2 keine Aussage treffen. Die nichtlinearen Terme können dazu führen, dass der Gleichgewichtspunkt E_2 ein Strudel ist, von dem sich die Trajektorien wegdrücken würden. Tatsächlich kann man aber mithilfe einer Ljapunovfunktion zeigen, dass es sich bei dem Gleichgewichtspunkt um ein Zentrum handelt. Dividiert man die linken und rechten Seiten in (10), so erhält man eine separable gewöhnliche Differentialgleichung:

$$\frac{dN}{dP} = \frac{N(a - bP)}{P(cN - d)} \quad \text{oder} \quad \frac{cN - d}{N} dV = \frac{a - bP}{P} dP \quad (13)$$

Integrieren auf beiden Seiten liefert die folgende Ljapunovfunktion V :

$$V(N, P) = -d \ln N + cN - a \ln P + bP = \text{const.} \quad (14)$$

bzw.

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{-d}{N} dN + \int_{N_0}^{N(t)} c dN = \int_{P_0}^{P(t)} \frac{a}{P} dP - \int_{P_0}^{P(t)} b dP, \quad (15)$$

wenn N_0, P_0 die Häufigkeiten von Räuber und Beute zum Zeitpunkt 0 und $N(t), P(t)$ die Häufigkeiten von Räuber und Beute zum Zeitpunkt t bezeichnen. Aus der Gleichung (15) folgt, dass jede Lösungskurve $(N(t), P(t))$ folgende Gleichung erfüllt:

$$-d \ln N(t) + cN(t) - a \ln P(t) + bP(t) = -d \ln N_0 + cN_0 - a \ln P_0 + bP_0 \quad (16)$$

In der (N, P) -Ebene beschreibt diese Gleichung eine elliptische Kurve durch den Anfangswert (N_0, P_0) . Daher ist der Gleichgewichtspunkt kein Spiralpunkt, sondern ein Zentrum. Alle Lösungskurven sind geschlossene Kurven rund um dieses Zentrum und der Anfangswert (N_0, P_0) bestimmt dabei, welcher Kurve gefolgt wird.

Die Tatsache, dass alle Bahnen geschlossene Kurven sind, bedeutet, dass die Räuber- und die Beutepopulation oszillieren, wobei die Amplitude von den Anfangsbedingungen abhängt. Das kann folgendermaßen interpretiert werden:

1. Die Räuber fressen die Beute und reduzieren so ihre Anzahl.
2. Die Räuber hungern und ihre Zahl nimmt ab.
3. Mit weniger Räufern überleben die Beutetiere und ihre Population steigt wieder.
4. Zunehmende Beutepopulation ermöglicht aber eine Zunahme der Räuberpopulation.
5. Gehe zu 1.

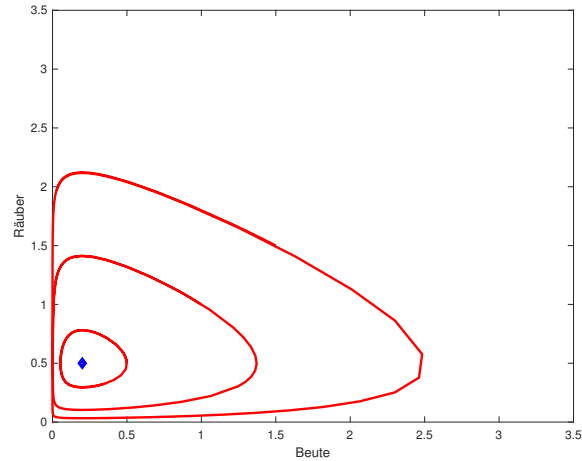


Abbildung 6: Phasenportrait des Lotka-Volterra Modells für die Parameter $a = 0.5, b = 1, c = 0.5, d = 0.1$ und verschiedenen Anfangswerten.

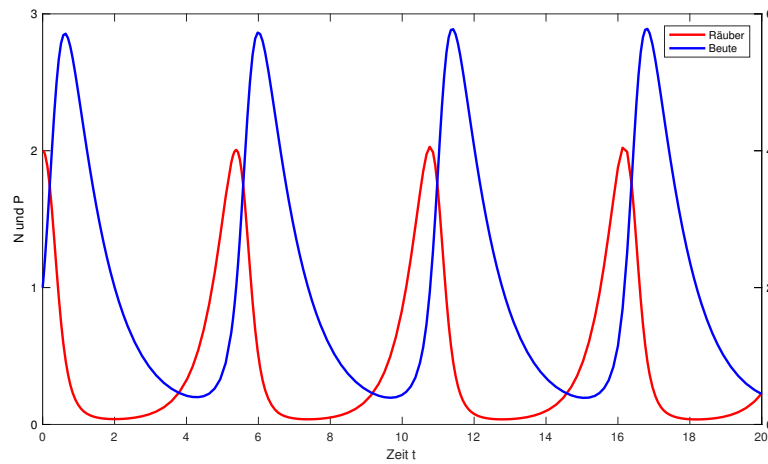


Abbildung 7: Periodisches Langzeitverhalten des Lotka-Volterra Modells für die Parameter $a = 2, b = 1, c = 2, d = 1$

Wir sehen im Folgenden, dass die zeitlichen Mittelwerte eine besondere Eigenschaft aufweisen:

Für die periodischen Lösungen von (10) mit Periode $T > 0$ sind

$$\bar{N} = \frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt \quad \text{und} \quad \bar{P} = \frac{1}{T} \int_0^T P(t) dt$$

die zeitlichen Mittelwerte von Räuber - und Beutepopulation. Es ist aber wegen

$$\frac{d}{dt} \ln N = \frac{dN}{N} = a - bP \quad \text{und} \quad \frac{d}{dt} \ln P = \frac{dP}{P} = cN - d$$

und der T -Periodizität von $\ln N(t)$ und $\ln P(t)$

$$\int_0^T (a - bP(t)) dt = 0, \quad \int_0^T (cN(t) - d) dt = 0$$

und daher

$$bT\bar{P} = aT \quad \text{und} \quad cT\bar{N} = dT$$

also

$$\bar{N} = \frac{d}{c} \quad \text{und} \quad \bar{P} = \frac{a}{b}$$

Der Gleichgewichtspunkt E_2 entspricht dem zeitlichen Mittelwert, der um ihn herum laufenden periodischen Lösungen.

A. Lotka und V. Volterra haben zudem gezeigt: Wenn sowohl Räuber-, als auch Beutepopulation gleichermaßen in ihrer Populationsgröße dezimiert werden, so erholt sich die Beutepopulation stets schneller als die Räuberpopulation.

Sei $\alpha > 0$ ein Faktor zur Dezimierung der Reproduktionsrate der Sterberate der Beute, also $a \mapsto a - \alpha$ und $\beta > 0$ ein Faktor zur Dezimierung der Räuber, also $d \mapsto d + \beta$, so sind die Mittelwerte für die Lösungen der gestörten Lotka-Volterra Gleichungen

$$\bar{N} = \frac{d + \beta}{c} \quad \text{und} \quad \bar{P} = \frac{a - \alpha}{b} \quad (17)$$

Interpretation des Ergebnisses - Die Lotka-Volterra Regeln für (10)

Die, in diesem Kapitel getätigten, Überlegungen sind in den, von Vito Volterra und Alfred J. Lotka im Zeitraum von 1925-1926 beschriebenen, drei Lotka-Volterra-Regeln zusammengefasst:

- *Erste Lotka-Volterra-Regel* (Periodische Populationsschwankung) Die Populationsgrößen von Räuber und Beute schwanken periodisch. Dabei folgen die Schwankungen der Räuberpopulation phasenverzögert denen der Beutepopulation. Die Länge der Perioden hängt von den Anfangsbedingungen und von den Wachstumsraten der Populationen ab. [15]
- *Zweite Lotka-Volterra-Regel* (Konstanz der Mittelwerte) Die über genügend lange Zeiträume gemittelten Größen (Mittelwert) der Räuber- bzw. Beutepopulation sind konstant. Die Größe der Mittelwerte hängt nur von den Wachstums- und Rückgangsraten der Populationen, nicht aber von den Anfangsbedingungen ab. [15]
- *Dritte Lotka-Volterra-Regel* (Störung der Mittelwerte) Werden Räuber- und Beutepopulation gleichermaßen proportional zu ihrer Größe dezimiert, so vergrößert sich kurzfristig der Mittelwert der Beutepopulation, während der Mittelwert der Räuberpopulation kurzfristig sinkt. [15]

4.1.2 Das Räuber-Beute Modell von Gause

Es gibt auch Räuber-Beute Modelle, die zum Beispiel Grenzyklen aufweisen. Solche Grenzyklen treten jedoch nicht in linearen Systemen, das heißt bei Systemen mit linearem Pro-Kopf-Wachstum, auf. Wir betrachten im Folgenden das nichtlineare Modell von Gause, orientieren uns an [3] und [2], ergänzen jedoch die fehlenden Rechnungen.

Sei N die Anzahl der Beutetiere und P die Anzahl der Räuber.

In Abwesenheit der Räuber, konvergiert die Beutepopulation gegen eine Kapazitätsgrenze $K > 0$. Diese Forderung lässt sich darstellen als: $dN/dt = Ng(N)$ mit folgenden Eigenschaften für die Funktion $g(N)$:

$$g(N) > 0 \text{ für } N < K, \quad g(N) < 0 \text{ für } N > K \text{ und } g(K) = 0 \quad (18)$$

Das Wachstum der Beutepopulation N wird in Anwesenheit der Räuber P um $Pr(N)$ reduziert, wobei $r(N)$ die Fressrate der Räuber ist, also die Anzahl der konsumierten Beutetieren pro Räuber pro Zeiteinheit. Es gelten daher die folgenden Eigenschaften für die Funktion $r(N)$:

$$r(0) = 0 \text{ und } r(N) > 0 \text{ für } N > 0 \quad (19)$$

Das Wachstum der Räuber P wird mit der von N abhängigen positiven und monoton wachsenden Funktion $q(N)$ beschrieben, für die folgendes gilt:

$$q(0) = 0 \text{ und } q'(N) > 0 \text{ für } N > 0 \quad (20)$$

Die Funktionen g, q und r sind stetig differenzierbar angenommen. Die Sterberate der Räuber wird, wie im Lotka-Volterra Modell mit konstantem $d > 0$ bezeichnet und zusammengefasst sieht das Modell von Gause wie folgt aus:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= Ng(N) - Pr(N) \\ \frac{dP}{dt} &= P(q(N) - d) \end{aligned} \quad (21)$$

Modellanalyse

Betrachten wir die zweite Gleichung in (21), so kann man zwei Fälle unterscheiden:

- Aufgrund der Monotonie von q gibt es ein eindeutiges \bar{N} mit $q(\bar{N}) = d$.
- Ist $q(N) < d$ für alle $N > 0$, so ist $dP/dt < 0$ und die Räuberpopulation stirbt damit aus.

Wir beschäftigen uns mit dem 1. Fall und berechnen die Nullisoklinen:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} = 0 & : N = 0 \text{ oder } P = \frac{Ng(N)}{r(N)} \\ \frac{dP}{dt} = 0 & : P = 0 \text{ oder } N = \bar{N} \text{ mit } q(\bar{N}) = d \end{aligned} \quad (22)$$

Die Jacobi-Matrix von (21) ist:

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} g(N) + Ng'(N) - Pr'(N) & -r(N) \\ Pq'(N) & q(N) - d \end{pmatrix}$$

- Ist $\bar{N} > K$, so ist nach (18) $g(\bar{N}) < 0$ und die Isoklinen schneiden sich nicht. Das Modell (21) besitzt zwei Gleichgewichtspunkte:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (K, 0)$$

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0) \text{ ist ein Sattelpunkt, da } g(0) > 0 \text{ ist nach (18).}$$

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} Kg'(K) & -r(K) \\ 0 & q(K) - d \end{pmatrix}$$

Aufgrund der Eigenschaften von g in (18) ist $g'(K) < 0$. Für $q(K) > d$ ist $(K, 0)$ ein Sattelpunkt, für $q(K) < d$ ist $(K, 0)$ ein stabiler Knoten. Das bedeutet, dass die Räuber aussterben, während die Beute gegen ihre Kapazitätsgrenze K konvergiert.

- Ist $\bar{N} < K$, so existiert ein Schnittpunkt der Isoklinen und das Modell (21) besitzt drei Gleichgewichtspunkte:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (K, 0), \quad E_3 = (e_1, e_2) := \left(\bar{N}, \frac{\bar{N}g(\bar{N})}{r(\bar{N})} \right)$$

$$J(e_1, e_2) = \begin{pmatrix} g(\bar{N}) + \bar{N}g'(\bar{N}) - \frac{\bar{N}g(\bar{N})}{r(\bar{N})}r'(\bar{N}) & -r(\bar{N}) \\ \frac{\bar{N}g(\bar{N})}{r(\bar{N})}q'(\bar{N}) & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mu(\bar{N}) & -r(\bar{N}) \\ \frac{\bar{N}g(\bar{N})}{r(\bar{N})}q'(\bar{N}) & 0 \end{pmatrix}$$

wobei

$$\mu(\bar{N}) := r(N) \left(\frac{Ng(N)}{r(N)} \right)' \Big|_{N=\bar{N}} \quad (23)$$

Die Spur $\text{sp}(J(e_1, e_2)) = \mu(\bar{N})$, die Determinante $\det(J(e_1, e_2)) = r(\bar{N}) \frac{\bar{N}g(\bar{N})}{r(\bar{N})} q'(\bar{N}) = \bar{N}g(\bar{N})q'(\bar{N}) > 0$, wegen (18) - (20).

Um eine Aussage über die Stabilität des Gleichgewichtspunktes (e_1, e_2) treffen zu können, untersuchen wir das Vorzeichen der Spur. Ruft man sich die Isoklinen aus (22) in Erinnerung, stellt man fest, dass man das Vorzeichen von $\mu(\bar{N})$ anhand des Anstiegs der Tangente der Isokline $P = \frac{Ng(N)}{r(N)}$ berechnen kann.

Ist der Anstieg positiv, so ist der Gleichgewichtspunkt (e_1, e_2) instabil, ist der Anstieg negativ, so ist der Gleichgewichtspunkt stabil.

An der Stabilität der Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$ und $(K, 0)$ ändert sich nichts, beide Gleichgewichtspunkte bleiben Sattelpunkte.

Das Verhalten der Lösung von (21) hängt vom Anfangswert ab. Wählt man den Startwert auf der N -Achse, so konvergiert die Lösung gegen $(K, 0)$. Wählt man den Startwert auf der P -Achse, so konvergiert die Lösung gegen $(0, 0)$.

Wählt man den Startwert im Inneren von \mathbb{R}_+^2 , so konvergiert die Trajektorie nicht gegen $(K, 0)$. Wählt man einen Punkt T auf der Lösungskurve, so ist sein ω -Limes beschränkt und nicht leer. Es gibt nach dem Satz von Poincaré - Bendixon (Satz 2.5) zwei mögliche Fälle:

- Wenn der ω -Limes keinen Gleichgewichtspunkt enthält, so ist $\omega(T)$ ein periodischer Orbit γ . Dieser umkreist einen Gleichgewichtspunkt, welcher in dem Fall nur der Schnittpunkt (e_1, e_2) der beiden Isoklinen sein kann. γ ist Grenzzyklus, alle Trajektorien, die im Inneren von \mathbb{R}_+^2 starten, konvergieren gegen γ .
- Wenn der ω -Limes einen Gleichgewichtspunkt enthält, kommt nur der Gleichgewichtspunkt (e_1, e_2) in Frage. Dieser ist global stabil, das heißt jede Trajektorie im Inneren von \mathbb{R}_+^2 konvergiert gegen dieses Gleichgewicht. Dies kann man mithilfe der Vorzeichen von dN/dt und dP/dt zeigen.

Das Modell von Gause ist allgemein gehalten, es werden nur Bedingungen an $g(N)$, $r(N)$ und $q(N)$ gestellt, ohne ihnen spezielle Funktionen zuzuteilen. Um die Ergebnisse zu veranschaulichen, können für $g(N)$, $r(N)$ und $q(N)$ jeweils konkrete Funktionen gewählt werden. Mögliche Beispiele sind etwa:

$$g(N) = a\left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad r(N) = \frac{bN}{1 + bhN}, \quad q(N) = \frac{\varepsilon bN}{1 + bhN} \quad (24)$$

mit $a, b, h, \varepsilon > 0$.

Die Funktionen in (24) erfüllen alle Eigenschaften in (18), (19) und (20), es gilt:

1. $g(N) > 0$ für $N < K$, da der Bruch $\frac{N}{K} < 1$ ist.
 $g(N) < 0$ für $N > K$, da der Bruch $\frac{N}{K} > 1$ ist.
 $g(K) = a\left(1 - \frac{K}{K}\right) = 0$
2. $r(0) = \frac{0}{1} = 0$
 $r(N) > 0$ für $N > 0$, da alle Konstanten positiv sind.
3. $q(0) = \frac{0}{1} = 0$
 $q'(N) = \frac{\varepsilon b}{(1+bhN)^2} > 0$ für $N > 0$, da alle Konstanten positiv sind.

Setzt man (24) schließlich in das Ausgangsmodell (21) ein, erhält man:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Na\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{bN}{1 + bhN}P \\ \frac{dP}{dt} &= e\frac{bN}{1 + bhN}P - dP\end{aligned}\tag{25}$$

Das Modell (25) wird Rosenzweig-MacArthur Modell genannt. Eine genaue Analyse befindet sich in Abschnitt 4.1.5, siehe auch Abbildung 13.

4.1.3 Ein Modell mit logistischem Wachstum der Beute

In diesem Abschnitt wird eine Modifikation des Lotka-Volterra Modells (10) vorgestellt. Das exponentielle Wachstum der Beute in Abwesenheit der Räuber wird durch das logistische Wachstum ersetzt. In einigen Büchern und Arbeiten, wie zum Beispiel in [9] oder [11], wird das Modell parametrisiert, um Berechnungen leichter zu gestalten. Wir orientieren uns an [8] und parametrisieren nicht. Die Modellgleichungen lauten:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N\left(a\left(1 - \frac{N}{K}\right) - bP\right) \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d)\end{aligned}\tag{26}$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a > 0$	Reproduktionsrate der Beute	konstant
$b > 0$	Fressrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$c > 0$	Reproduktionsrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$d > 0$	Sterberate der Räuber, wenn keine Beute vorhanden ist	konstant
$K > 0$	Kapazitätsgrenze der Beute in Abwesenheit der Räuber	konstant

Modellanalyse

Die Nullisoklinen, für die $dN/dt = 0$ und $dP/dt = 0$ gilt, lauten:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} = 0 &: N = 0 \text{ oder } P = \frac{a}{b}\left(1 - \frac{N}{K}\right) \\ \frac{dP}{dt} = 0 &: P = 0 \text{ oder } N = \frac{d}{c}\end{aligned}$$

Die Gleichgewichtspunkte sind:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (K, 0), \quad E_3 = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\left(1 - \frac{d}{cK}\right)\right)$$

Um das Stabilitätsverhalten zu untersuchen, linearisieren wir, das heißt wir setzen die Punkte in die Jacobi-Matrix ein und berechnen die Eigenwerte. Die Jacobi-Matrix für (26) ist:

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} a - 2\frac{aN}{K} - bP & -bN \\ cP & cN - d \end{pmatrix}$$

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$

Die Eigenwerte sind $\lambda_1 = a$ und $\lambda_2 = -d$.

Die Stabilität des trivialen Gleichgewichtspunktes E_1 verändert sich durch das logistische Wachstum nicht und E_1 ist ebenfalls stabil gegenüber Störungen in der Räuberichte, aber instabil gegenüber Störungen in der Beutedichte.

$\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein Sattelpunkt

- $J(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & cK - d \end{pmatrix}$

Die Eigenwerte sind $\lambda_1 = -a$ und $\lambda_2 = cK - d$

Hier ist nun eine Fallunterscheidung nötig:

- Ist $K < K_c := \frac{d}{c}$, so sind beide Eigenwerte negativ, und E_2 ist ein stabiler Knoten.
- Ist $K > K_c$, so ist λ_2 positiv und E_2 ist ein Sattelpunkt.

Die kritische Kapazitätsgrenze K_c entspricht der Beutieranzahl im Gleichgewichtspunkt E_3 .

Für $K < K_c$ ist E_3 biologisch uninteressant, da die 2. Komponente negativ ist. Nur wenn $K > K_c$ gilt, ist dieser Gleichgewichtspunkt biologisch relevant.

Sobald sich die Kapazitätsgrenze K über der kritischen Kapazitätsgrenze K_c befindet, ist, wie bereits erwähnt, E_2 ein Sattelpunkt und die Räuber haben wieder die Möglichkeit, sich aufzubauen.

Für $K > K_c$ sieht die Jacobi-Matrix ausgewertet an E_3 nun wie folgt aus:

- $J\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b} \left(1 - \frac{N}{K}\right)\right) = \begin{pmatrix} -\frac{ad}{cK} & -\frac{bd}{c} \\ \frac{a}{b} \left(c - \frac{d}{K}\right) & 0 \end{pmatrix}$

Die charakteristische Gleichung ist gegeben durch:

$$\begin{aligned} -\lambda \left(-\frac{ad}{cK} - \lambda \right) + ad \left(1 - \frac{d}{cK} \right) &= 0 \\ \lambda^2 + \frac{ad}{cK} \lambda + ad \left(1 - \frac{d}{cK} \right) &= 0 \end{aligned}$$

Die Eigenwerte sind:

$$\lambda_1 = -\frac{1}{2} \frac{ad}{cK} - \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{ad}{cK}\right)^2 - 4ad \left(1 - \frac{d}{cK}\right)} \quad (27)$$

$$\lambda_2 = -\frac{1}{2} \frac{ad}{cK} + \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{ad}{cK}\right)^2 - 4ad \left(1 - \frac{d}{cK}\right)} \quad (28)$$

Wir bezeichnen die Diskriminante mit D , D ist positiv, wenn gilt:

$$D := \left(\frac{ad}{cK}\right)^2 - 4ad \left(1 - \frac{d}{cK}\right) > 0$$

oder:

$$-4c^2K^2 - 4cdK + ad > 0 \text{ für } a, c, d, K > 0 \quad (29)$$

Es gilt $K > 0$, womit nur eine Lösung der quadratischen Gleichung in (29) zulässig ist. Wir erhalten:

$$K < K_s := \frac{d}{c} \underbrace{\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{1 + \frac{a}{d}}\right)}_{>1} \quad (30)$$

und weil $\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{1 + \frac{a}{d}}\right) > 1$ ist, gilt $K_c < K_s$.

Für $K < K_s$ sind die beiden Eigenwerte λ_1 und λ_2 reell. Aus $K > K_c = \frac{d}{c}$, folgt

$$\left(1 - \frac{d}{cK}\right) > 0$$

Daher sind λ_1 und λ_2 negativ und E_3 ist für $K_c < K < K_s$ ein stabiler Knoten.

Ist $K > K_s$, so wird D negativ, womit λ_1 und λ_2 zu komplexen Eigenwerten werden. Da der Realteil negativ ist (siehe Gleichungen (27) und (28)), ist E_3 ein stabiler Strudel.

Interpretation des Ergebnisses

- Für $K < K_c$ ist die Beutedichte N zu gering, um den Räuber P ein Überleben zu ermöglichen. Wir haben gesehen, dass E_3 negative Werte annimmt und damit biologisch uninteressant ist, womit der einzige stabile Knoten E_2 ist.
- Für $K_c < K < K_s$ wird E_3 biologisch zulässig und ist ein stabiler Knoten, E_2 ist in diesem Fall ein Sattelpunkt.
- Für $K > K_s$ ist E_3 ein stabiler Strudel.

All diese Ergebnisse sind für vier verschieden gewählte Kapazitätsgrenzen K in Abbildung 8 zu sehen. Das logistische Wachstum stabilisiert den inneren stationären Zustand, so dass keine unendlichen Oszillation zu erkennen sind. Selbst für sehr große Werte für K wird der innere stationäre Zustand letztendlich erreicht, wenn auch die Konvergenz langsamer ist. Wir stellen fest, dass je größer der Wert K ist, desto langsamer ist die Konvergenz zu E_3 .

Im Bild 8a wurde $K = 0.15$ gewählt, dabei ist E_3 im negativen Bereich, also ist E_2 der einzige stabile Knoten und die Räuber sterben aus.

Im Bild 8b wurde $K = 0.3$ gewählt, E_3 ist somit ein stabiler Knoten.

Im Bild 8c wurde $K = 1$ gewählt, E_3 ist ein stabiler Strudel.

Im Bild 8d wurde $K = 3$ gewählt. E_3 ist ein stabiler Strudel.

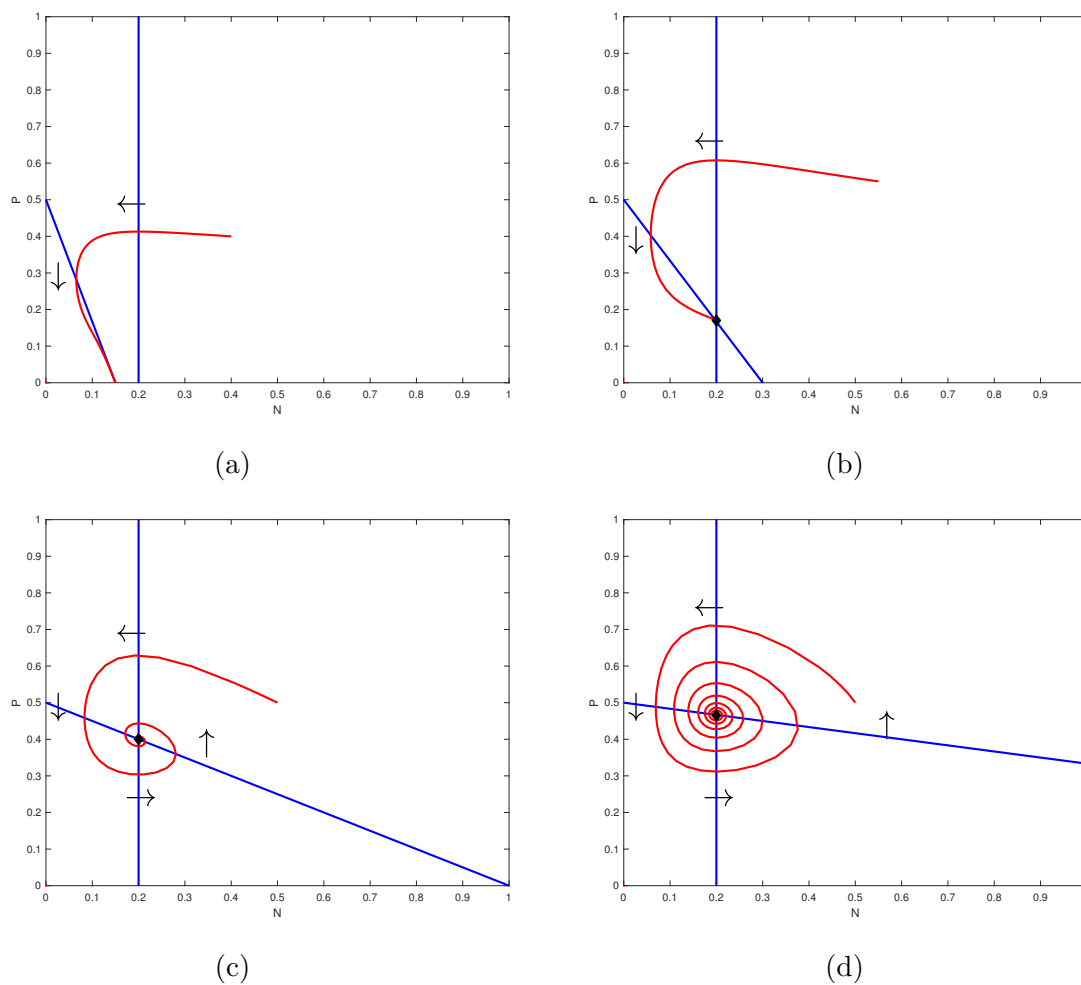


Abbildung 8: Phasenportrait für das Lotka-Volterra Modell mit logistischem Beutewachstum und $K = 0.15, 0.3, 1$ und 3 . Die Isoklinen werden durch die blauen Geraden dargestellt und schneiden sich in E_3 . Die Parameter wurden wie folgt gewählt: $a = 0.5$, $b = 1$, $c = 0.5$, $d = 0.1$ vgl. [8]

In Abbildung 9 ist noch abschließend das Langzeitverhalten dargestellt, sowohl das Aussterben der Räuber als auch die verschiedenen Ausprägungen der Oszillationen sind zu sehen.

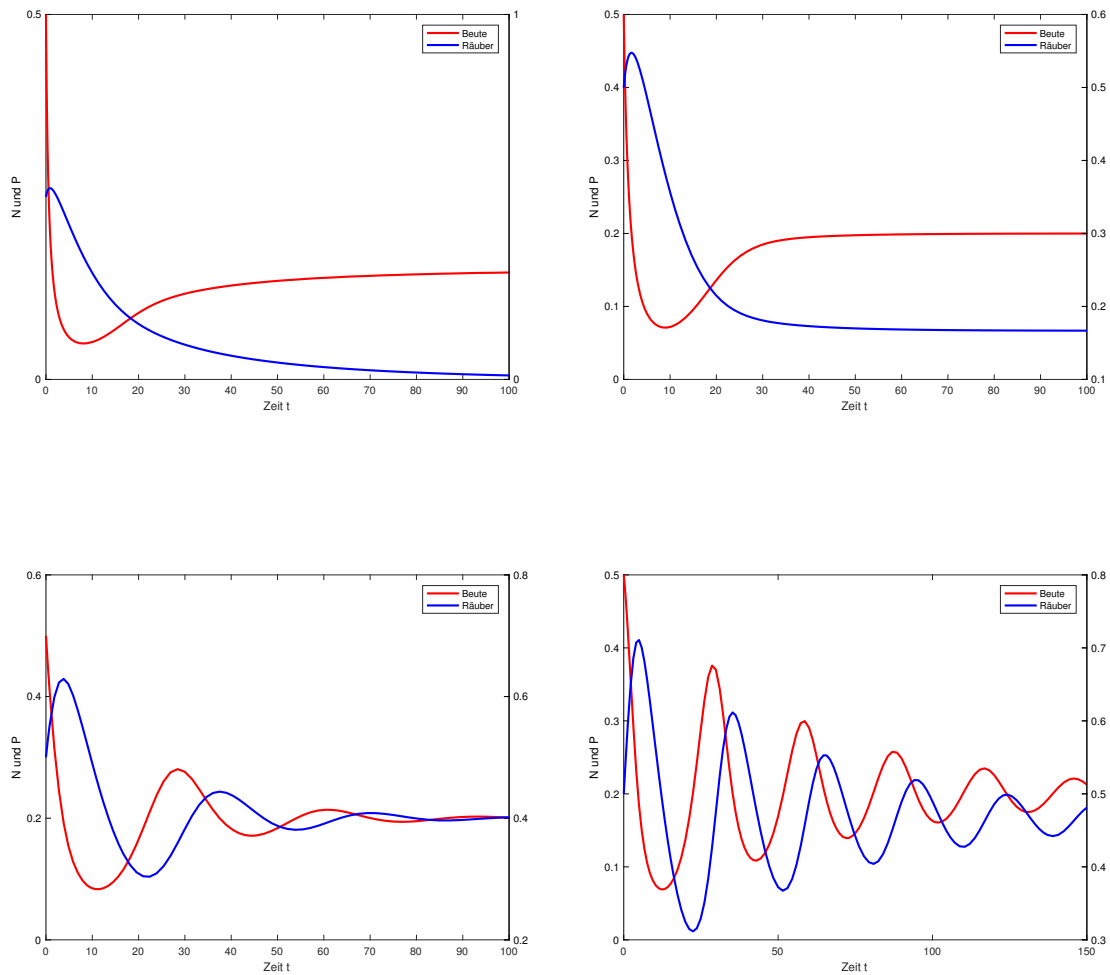


Abbildung 9: Langzeitverhalten für das Lotka-Volterra Modell mit logistischem Beutewachstum und $K = 0.15, 0.3, 1$ und 3 . Die Parameter wurden wie auch in Abbildung 8 gewählt: $a = 0.5$, $b = 1$, $c = 0.5$, $d = 0.1$

4.1.4 Prädationsterme

Das Lotka-Volterra Modell (10) geht davon aus, dass die Beute in Abwesenheit der Räuber exponentiell wächst. Die Klammerausdrücke auf den rechten Seiten der Modellgleichungen in (10) sind die Pro-Kopf-Wachstumsraten. Wir verallgemeinern dieses Modell unter Anleitung von [1] und [9]. Damit es realistischer wird, sollten die Wachstumsraten sowohl von der Beutedichte als auch von der Räuberdichte abhängen.

$$\frac{dN}{dt} = NF(N, P), \quad \frac{dP}{dt} = PG(N, P) \quad (31)$$

wobei die Funktionen F und G von der Anzahl der Spezies, der Interaktion, etc. abhängen und stetig differenzierbar sind.

Um ein Gefühl zu bekommen, wie diese Funktionen gewählt werden können, geben wir einige mögliche Beispiele an. Zunächst schreiben wir $F(N, P)$ als Summe vom Wachstumsterm der Beute $W(N)$ und einem Prädationsterm $R(N)$.

Zunächst nehmen wir an, dass die Beute einem logistischem Wachstum unterliegt, das heißt in Abwesenheit der Räuber, eine maximale Kapazitätsgrenze besitzt. $F(N, P)$ ist dann von der Form

$$F(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - PR(N) \quad \text{und} \quad \frac{dN}{dt} = Nr \left(1 - \frac{N}{K}\right) - NPR(N) \quad (32)$$

K ist die konstante Tragfähigkeit für die Beute, wenn $P \equiv 0$.

Der interessantere Term ist der Prädationsterm oder die funktionelle, stetig differenzierbare Antwort des Räubers $R(N)$. Dieser gibt, wie der Name schon sagt, die Prädationsrate - das bedeutet die Beute, die pro Zeiteinheit von einem Räuber konsumiert wird - als Funktion der Beutedichte N an. Was das bedeutet und wie verschiedene Prädationsterme aussehen können, erläutern wir im Folgenden:

Der einfachste Prädationsterm ist der im Lotka-Volterra Modell (10) verwendete, lineare Term. Es wird angenommen, dass ein Räuber in ein bestimmtes Revier kommt und mit einer bekannten Suchgeschwindigkeit eine bestimmte Zeit auf der Jagd ist. Einige Beutetiere kommen dabei in sein Visier, nicht jedes wird jedoch entdeckt, verfolgt oder schließlich getötet - daher ist die Anzahl R_e der tatsächlich entdeckten Beutetiere das Produkt der Beutedichte N , der für die Suche verwendeten Zeit T_s und der Suchgeschwindigkeit A_s .

$$R_e = A_s T_s N$$

Die Anzahl der Beutetiere, die dann jedoch tatsächlich erlegt werden, ist offensichtlich nur ein bestimmter Bruchteil $d \in (0, 1)$ und wird mit R_c bezeichnet:

$$R_c = d A_s T_s N \quad (33)$$

Um die Prädationsrate zu erhalten, dividieren wir beide Seiten durch die Zeit T_s und erhalten einen sogenannten **Typ I Prädationsterm**:

$$R = \frac{R_c}{T} = dA_s N$$

Dieser lineare Prädationsterm hat nun den bereits erwähnten Nachteil, dass die Beutedichte ins Unendliche wachsen würde, da jeder Räuber irgendwann eine Sättigungsgrenze erreicht hat, an dem sein Hunger für eine bestimmte Zeit gestillt ist. Wir teilen die Gesamtzeit T in die Suchzeit T_s und in die Zeit T_h , die benötigt wird um die Beute zu fressen und zu verdauen:

$$T = T_s + T_h \quad \text{mit} \quad T_h = hR_c$$

wobei h die Zeit ist, die gebraucht wird, um ein Beutetier zu konsumieren. Durch umformen von T auf $T_s = T - hR_c$ und Einsetzen in (33), erhalten wir:

$$R_c = dA_s(T - hR_c)N,$$

den wir nach Dividieren durch T einen **Typ II Prädationsterm** nennen:

$$R = \frac{R_c}{T} = \frac{aN}{1 + ahN} \quad \text{mit} \quad a = dA_s$$

Dieser Prädationsterm hat den gewünschten Sättigungseffekt, lässt man nämlich $N \rightarrow \infty$, so hat R den Grenzwert $1/h$, siehe Abbildung 10:

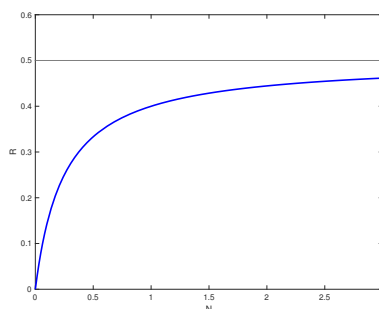


Abbildung 10: Typ II Prädationsterm für $h = 2$, vgl. [9]

Der Typ II Prädationsterm hat eine lange Geschichte in den Biowissenschaften wie etwa in der Biologie oder in der Medizin. Dieser Term wird aufgrund der Tatsache, dass ihn C. Holling im Jahr 1959 zum ersten Mal im Bereich der Räuber-Beute Dynamik angewandt hat, oft auch **Holling Typ II Prädationsterm** genannt.

Dieser Term wurde in verschiedene Richtung konkretisiert und verallgemeinert. Ein Beispiel ist den Parameter a durch eine lineare dichteabhängigen Begegnungsrate $a = a_0N$ zu ersetzen - dies liefert den **Typ III Prädationsterm**

$$R = \frac{a_0 N^2}{1 + a_0 h N^2}$$

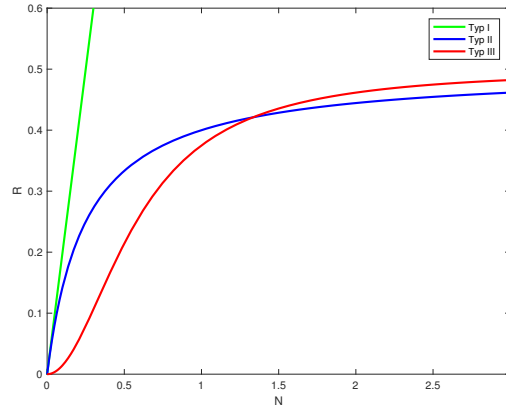


Abbildung 11: Typ I, Typ II und Typ III Prädationsterme im Vergleich, vgl. [9]

Andere Erweiterungen des Typ II Prädationsterms basieren auf mehreren Räubern, gruppierten Beutetieren, Interferenzen bei Räubern oder ähnlichen Faktoren. Eine weitere Möglichkeit der Modifikation sind Umwelteinflüsse, wie etwa die täglichen Temperaturschwankungen, die Tag - oder Nachtaktivität der verschiedenen Tierarten oder etwa auch Hoch - und Tiefdruckgebiete. All jene Faktoren können das Jagdverhalten der Räuber oder die Aktivität der Beute beeinflussen.

Wir haben in Gleichung (32) das Beutewachstum logistisch gewählt und können die Antwort des Räubers bNP im Lotka-Volterra-Modell durch $PNR(N)$ mit einem Prädationsterm $R(N)$ vom Typ I, II oder III ersetzen.

Beispiele für G könnten sein

$$G(N, P) = k \left(1 - \frac{hP}{N} \right), \quad G(N, P) = -d + eR(N)$$

Auch hier bezeichnen k, h, d und e positive Konstanten.

4.1.5 Rosenzweig-MacArthur Modell

Im Modell (26) in Abschnitt 4.1.3 ist logistisches Wachstum der Beute und ein Typ I Prädationsterm angenommen. Das Rosenzweig-MacArthur Modell, welches wir bereits in Abschnitt 4.1.2 erwähnt haben und nach den zwei Mathematikern, die das Modell im Detail studierten, benannt wurde, geht weiterhin von einem logistischem Beutewachstum aus, ersetzt den Typ I aber durch einen Typ II Prädationsterm. Wieder wird in der Literatur oft parametrisiert, siehe dazu zum Beispiel [1] und [9], analog zu [8] haben wir uns aber auch hier für die direkte, wenn auch aufwendigere, Berechnung entschieden. Die Modellgleichungen lauten wie folgt:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Na\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{bN}{1 + bhN}P \\ \frac{dP}{dt} &= e\frac{bN}{1 + bhN}P - dP\end{aligned}\tag{34}$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a > 0$	Reproduktionsrate der Beute	konstant
$b > 0$	Fressrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$e > 0$	Effizienz der Räuber konsum. Beute in Nachwuchs umzuwandeln	konstant
$eb > 0$	Reproduktionsrate der Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$d > 0$	Sterberate der Räuber, wenn keine Beute vorhanden ist	konstant
$K > 0$	Kapazitätsgrenze der Beute in Abwesenheit der Räuber	konstant
$h > 0$	Zeit, die ein Räuber braucht, um Beute zu konsumieren	konstant

Modellanalyse

Die Nullisoklinen, für die $dN/dt = 0$ und $dP/dt = 0$ gilt, lauten:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} = 0 &: N = 0 \text{ oder } P = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{N}{K}\right) (1 + bhN) \\ \frac{dP}{dt} = 0 &: P = 0 \text{ oder } N = \frac{d}{b(e - dh)}\end{aligned}$$

Für $dN/dt = 0$, können wir den nicht-trivialen Fall als Funktion von N wie folgt beschreiben:

$$P =: H(N) = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{N}{K}\right) (1 + bhN)\tag{35}$$

Die Funktion $H(N)$ ist eine quadratische Funktion der Beutedichte N . Ist $N = 0$, so ist $H(N) = a/b$ und die Isokline hat dann denselben Wert wie für das klassische Lotka-Volterra Modell (10) und für das Modell mit logistischem Beutewachstum (26). Der Scheitelpunkt der Parabel liegt bei:

$$S := \frac{1}{2} \left(K - \frac{1}{bh}\right)$$

Solange $K < 1/bh$ ist, ist die Funktion $H(N)$ streng monoton fallend für positive Beutedichten N .

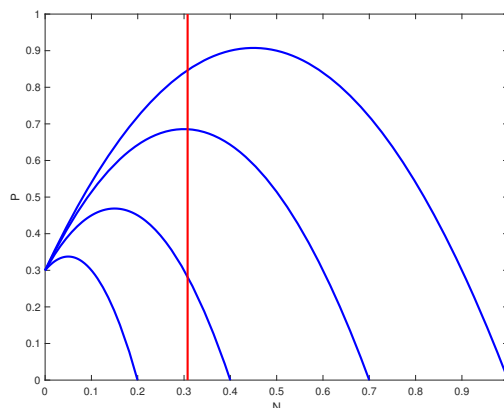


Abbildung 12: Nullisokline $dN/dt = 0$ für verschiedene Kapazitäten K (blaue Linien) und die Nullisokline $dP/dt = 0$ (rote Linie), vgl. [8]

Die Gleichgewichtspunkte berechnen sich auf die bereits bekannte Weise und lauten:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (K, 0), \quad E_3 = \left(\frac{d}{(eb-bdh)}, \frac{ea(bK(e-dh)-d)}{b^2(e-dh)^2 K} \right)$$

Die Jacobi-Matrix für (34) lautet:

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} a - 2\frac{aN}{K} - \frac{b}{(1+bhN)^2}P & -\frac{bN}{1+bhN} \\ e\frac{b}{(1+bhN)^2}P & e\frac{bN}{1+bhN} - d \end{pmatrix}$$

Wie auch bei der Modellanalyse des Lotka-Volterra Modells (10) wird durch Linearisierung die Stabilität der Gleichgewichtspunkte untersucht:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$

Die Eigenwerte sind $\lambda_1 = a$ und $\lambda_2 = -d$.

Die Stabilität des trivialen Gleichgewichtspunkt verändert sich durch das logistische Wachstum sowie den Typ II Prädationsterm nicht und ist ebenfalls stabil gegenüber Störungen in der Räuberichte, aber instabil gegenüber Störungen in der Beutedichte, vgl dazu (10).

$\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein Sattelpunkt

- $J(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{bK}{1+bhK} \\ 0 & e\frac{bK}{1+bhK} - d \end{pmatrix}$

Die charakteristische Gleichung ist gegeben durch:

$$(-a - \lambda) \left(e\frac{bK}{1+bhK} - d - \lambda \right) = 0 \tag{36}$$

Die Eigenwerte sind $\lambda_1 = -a$ und $\lambda_2 = -e \frac{bK}{1+bhK} - d$

Fallunterscheidung:

- Ist $K < K_c := \frac{d}{b(e-dh)}$, so sind beide Eigenwerte negativ, wodurch E_2 ein stabiler Knoten ist.
- Ist $K > K_c$, so ist λ_2 positiv und E_2 ist ein Sattelpunkt.

Die kritische Kapazitätsgrenze K_c entspricht der Beutieranzahl im Gleichgewichtspunkt E_3 .

Für $K < K_c$ hat dies, wie im Modell mit logistischem Beutewachstum (26), zur Folge, dass E_3 biologisch uninteressant wird, da die 2. Komponente negative Werte annimmt. Nur wenn $K > K_c$ gilt, ist der Gleichgewichtspunkt biologisch relevant. Der Gleichgewichtspunkt E_2 ist damit das einzige stabile Gleichgewicht und wird von allen Anfangsbedingungen angestrebt, er ist global stabil im Inneren.

Sobald sich die Kapazitätsgrenze K über der kritischen Kapazitätsgrenze K_c befindet, wird E_2 zu einem Sattelpunkt und die Räuber haben die Möglichkeit, sich zu vermehren.

Für $K > K_c$ ist die Jacobi-Matrix ausgewertet an E_3 :

$$\bullet J\left(\left(\frac{d}{(eb-bdh)}, \frac{ea(bK(e-dh)-d)}{b^2(e-dh)^2K}\right)\right) = \begin{pmatrix} a\left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)}\right) & -\frac{d}{e} \\ -a\left(e - dh - \frac{d}{bK}\right) & 0 \end{pmatrix}$$

Die charakteristische Gleichung ist gegeben durch:

$$\begin{aligned} -\lambda \left(a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)} \right) - \lambda \right) + \frac{ad}{e} \left(e - dh - \frac{d}{bK} \right) &= \\ \lambda^2 - a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)} \right) \lambda + \frac{ad}{e} \left(e - dh - \frac{d}{bK} \right) &= 0 \end{aligned}$$

Die Eigenwerte sind:

$$\lambda_1 = \frac{1}{2}a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)} \right) + \frac{1}{2}\sqrt{D} \quad (37)$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2}a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)} \right) - \frac{1}{2}\sqrt{D} \quad (38)$$

wobei die Diskriminante D wie folgt definiert ist:

$$D := a^2 \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)} \right)^2 - 4\frac{ad}{e} \left(e - dh - \frac{d}{bK} \right) \quad (39)$$

Für $K > K_c$ ist der zweite Klammerausdruck in (39)

$$\left(e - dh - \frac{d}{bK}\right) > 0$$

und daher:

$$D < a^2 \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)}\right)^2$$

Nach diesen Überlegungen folgt, dass die Stabilität von E_3 ausschließlich vom Vorzeichen des folgenden Terms abhängt:

$$a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)}\right) \quad (40)$$

- Ist dieser Ausdruck negativ und die Diskriminante positiv, sind λ_1 und λ_2 aufgrund von

$$\sqrt{D} < a \left(\frac{dh}{e} + \frac{d}{ebK} - 2\frac{d}{bK(e-dh)}\right)$$

beide reell, aber negativ.

$\rightsquigarrow E_3$ ist ein stabiler Knoten.

- Ist dieser Ausdruck negativ und ist auch die Diskriminante D negativ, sind λ_1 und λ_2 ein Paar konjugiert, komplexer Eigenwerte mit negativem Realteil.

$\rightsquigarrow E_3$ ist ein stabiler Strudel.

- Ist der Ausdruck positiv, so ist D negativ (siehe (39)). Die beiden Eigenwerte λ_1 und λ_2 bilden daher wieder ein Paar konjugiert, komplexer Eigenwerte mit positivem Realteil.

$\rightsquigarrow E_3$ ist ein instabiler Strudel.

Der kritische Wert, bei dem der Wert in (40) von negativ auf positiv wechselt, ist definiert als:

$$K_s := \frac{e + dh}{ah(e - dh)} = \frac{1}{bh} + 2\frac{d}{b(e - dh)} \quad (41)$$

Durch Umformung erhält man, dass der Ausdruck sein Vorzeichen ändert, wenn $\frac{d}{b(e-dh)}$, was der Beutedichte in E_3 entspricht, kleiner wird als:

$$\frac{1}{2} \left(K - \frac{1}{bh}\right) \quad (42)$$

Wir erinnern uns, dass durch (42) der Scheitel der nicht-trivialen Isokline $H(N)$ gegeben ist. Anschaulich bedeutet das, dass der kritische Punkt, an dem E_3 von einem stabilen zu einem instabilen Strudel wird, gegeben ist, wenn sich die vertikale Isokline von einem Ort rechts vom Maximum, zu einem Ort links vom Maximum bewegt - siehe dazu Abbildung 12.

Interpretation des Ergebnisses

- Für $K < K_c$ ist die Beutedichte zu gering, um den Räuber ein Überleben zu ermöglichen. Wir haben gesehen, dass E_3 negative Werte annimmt und damit biologisch uninteressant ist.
- Für $K_c < K < K_s$, wobei K nur um wenig größer als K_c ist, ist E_3 ein stabiler Knoten und wird von jeder Anfangsbedingung ohne Oszillationen erreicht.
- Hat K einen größeren Wert, wobei dennoch $K < K_s$ gilt, ist E_3 ein stabiler Strudel, der von jeder Anfangsbedingung durch oszillierendes Verhalten erreicht wird.
- Für $K > K_s$ wird E_3 von einem stabilen Strudel zu einem instabilen Strudel. In Abbildung 13d sehen wir, dass wenn man eine Anfangsbedingung nahe des Gleichgewichtspunktes wählt, sich die Trajektorie zunächst weg vom Gleichgewichtspunkt dreht und sich schließlich einem *stabilen Grenzzyklus* nähert, der den Gleichgewichtspunkt umgibt.

Diese Ergebnisse sind für vier verschieden gewählten Kapazitätsgrenzen K in Abbildung 13 illustriert.

Im Bild 13a ist $K = 0.08$, E_2 ist der einzige stabile Knoten, die Räuber sterben aus.

Im Bild 13b ist $K = 0.15$, E_3 ist ein stabiler Knoten.

Im Bild 13c ist $K = 0.25$, E_3 ist ein stabiler Strudel.

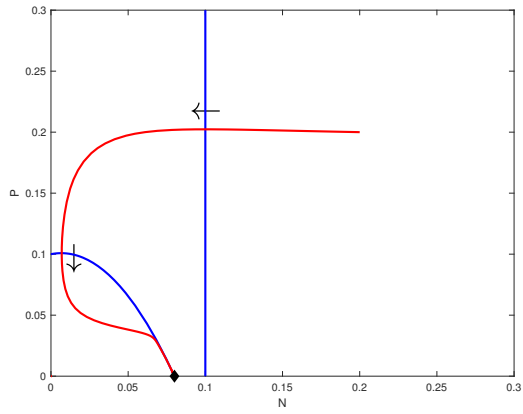
Im Bild 13d ist $K = 0.3$. E_3 ist ein instabiler Strudel. Es sind zwei Trajektorien gezeichnet, eine, die nah am Gleichgewichtspunkt startet und eine, die etwas entfernter beginnt. Beide erreichen den Grenzzyklus (dieser ist durch die schwarze Linie dargestellt).

Dieser stabile Grenzzyklus tritt auf, wenn der Gleichgewichtspunkt von einem stabilen zu einem instabilen Strudel wechselt. Er wird für alle Anfangsbedingungen von den Trajektorien erreicht - wird die Anfangsbedingung außerhalb des Grenzzyklus gewählt, so schraubt sich die Trajektorie von Außen gegen den Grenzzyklus. Wird die Anfangsbedingung innerhalb des Grenzzyklus gewählt, so schraubt sich die Trajektorie von Innen gegen den Grenzzyklus. Wählt man hingegen die Anfangsbedingung genau auf dem Grenzzyklus, wird nach einer Oszillation wieder genau in diesen Zustand übergegangen. Der Grenzzyklus ist *invariant*.

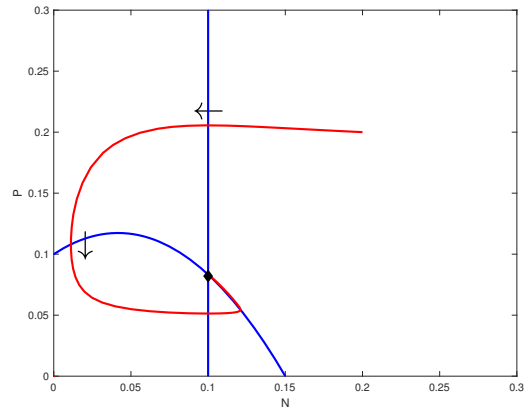
Es ist möglich, den exakten Wert für K mit $K_c < K < K_s$, für den sich der stabile Strudel in einen instabilen Strudel verändert, zu bestimmen. Löst man die Gleichung

$$D = 0$$

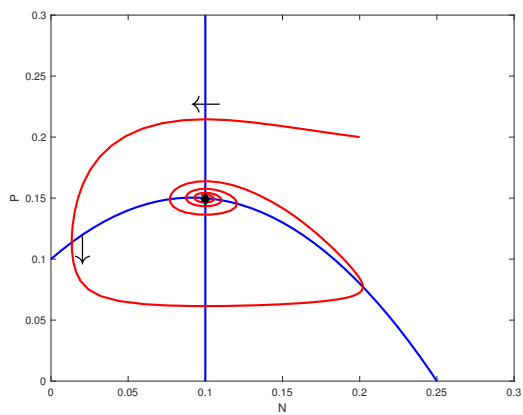
nach K auf, erhält man diesen Schwellenwert. Dieser Ausdruck ist, wie man schon erahnen könnte, sehr kompliziert und wird daher hier nicht ausgeführt.



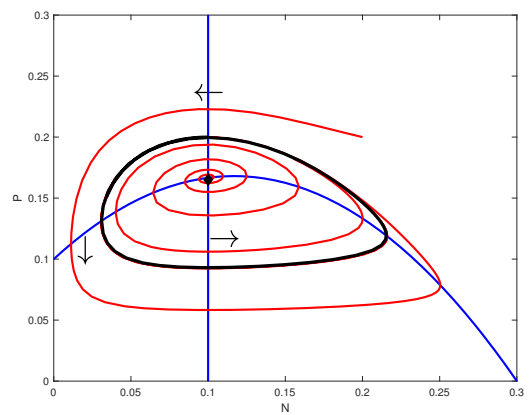
(a)



(b)

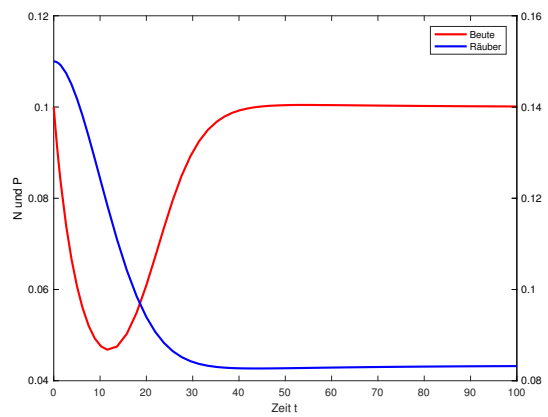
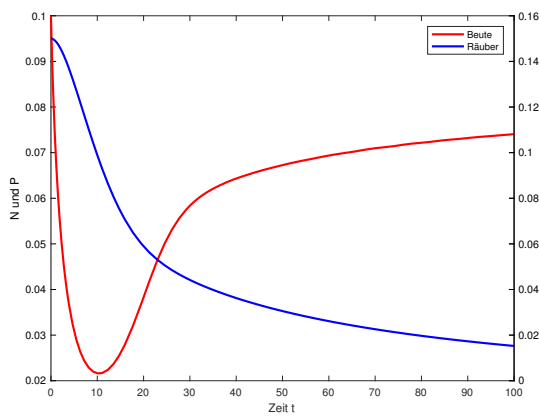


(c)



(d)

Abbildung 13: Phasenportrait für das Rosenzweig-MacArthur Modell. Die Isoklinen werden durch die blauen Geraden dargestellt und schneiden sich in E_3 . Die Parameter sind: $a = 0.5$, $b = 3$, $e = 0.5$, $d = 0.1$ und $h = 3$, vgl. [8]



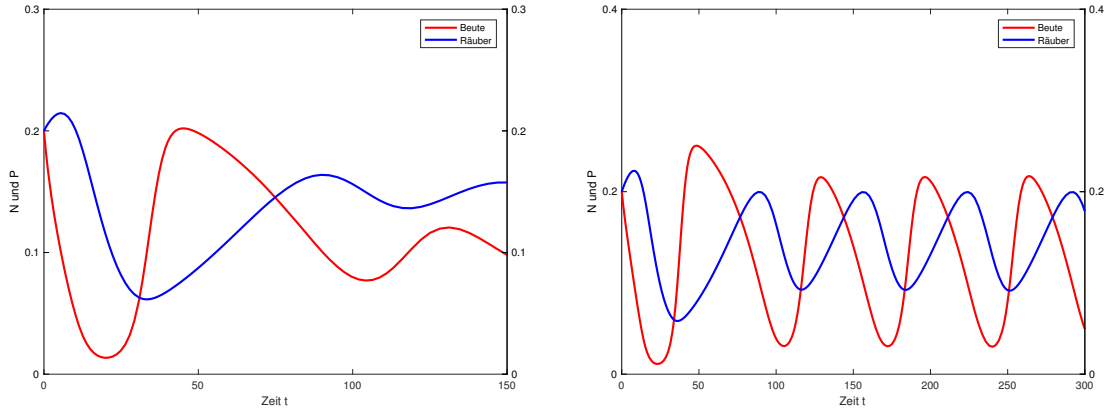


Abbildung 14: Langzeitverhalten für das Rosenzweig-MacArthur Modell. Die Parameter sind wie in Abbildung 13: $a = 0.5$, $b = 3$, $e = 0.5$, $d = 0.1$ und $h = 3$.

4.1.6 Weitere Modelle

Es gibt neben Abwandlungen der in den vorigen Abschnitten behandelten Modellen, auch noch viele weitere Modelle, die mit unterschiedlichen Arten des Beutetierwachstums und verschiedenen Prädationstermen, das Räuber-Beute Verhalten beschreiben. Alle möglichen Räuber-Beute Modelle zu analysieren, würde natürlich den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Zum Abschluss des Kapitels werden noch kurz zwei weitere Modelle aus [10] vorgestellt, für ihre genauere Analyse verweisen wir auf die Literatur [10].

Die Leslie und Gower Modelle

Leslie und Gower haben 1960 zwei Modelle für Räuber-Beute Verhalten entwickelt, die gedämpfte Oszillationen gegen ein stabiles Gleichgewicht zeigen. Das erste System ist:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(a - bP) \\ \frac{dP}{dt} &= P\left(c - d\frac{P}{N}\right) \end{aligned} \quad (43)$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a, b, c, d > 0$	Konstanten	konstant

Die Modellgleichungen des zweiten Systems sind:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(a - eN - bP) \\ \frac{dP}{dt} &= P\left(c - d\frac{P}{N}\right) \end{aligned} \quad (44)$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a, b, c, d, e > 0$	Konstanten	konstant

Modellanalyse

Dieses Modell ist dem Lotka-Volterra Modell mit logistischem Beutewachstum (26) ähnlich, hier wird durch den Quotienten P/N gewährleistet, dass es kein exponentielles Wachstum der Wachstum gibt. Je größer der Quotient, desto weniger Beutetiere gibt es pro Räuber oder anders ausgedrückt, je größer N ist, desto kleiner ist die Sterberate der Räuber P . Das erste Modell ist eine Einschränkung des zweiten - dieses lässt nämlich keine zusätzliche Beutedichte-Regulierung (in Form des Terms eN) zu. Beide Modelle haben jedoch ein ähnliches Ergebnis. Die Trajektorien konvergieren spiralförmig gegen ein Gleichgewicht, dieses ist der Schnittpunkt der beiden Nullisoklinen $dN/dt = 0$ und $dP/dt = 0$. Beide Spezies unterliegen gedämpften Oszillation, das Phasenportrait ist Bild 8c ähnlich.

Das Holling-Tanner Modell

Das folgende Modell ist ein wenig aufwendiger beziehungsweise durchdachter als die Modell von Leslie und Gower (43) und (44). Die Konstante b wird durch eine Funktion von N ersetzt - die Modellgleichungen des Systems lauten:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\left(a - eN - \frac{nP}{f + N}\right) \\ \frac{dP}{dt} &= P\left(c - d\frac{P}{N}\right) \end{aligned} \tag{45}$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P = P(t)$	Anzahl der Räuber	zeitabhängig
$a, c, d, e, n, f > 0$	Konstanten	konstant

Für die Herleitung verweisen wir auf die Literatur [10].

Modellanalyse

Das Ergebnis dieses Modells ist dem Rosenzweig-MacArthur Modell in Abschnitt 4.1.5 ähnlich, es weist ebenfalls einen stabilen Grenzzyklus auf. Die Funktion, durch die die Konstante b ersetzt wurde, entspricht einem Typ II Prädationsterm, auch hier gibt es einen Sättigungseffekt, sowie ein logistisches Beutewachstum. Die Nullisoklinen $dN/dt = 0$ sind parabelförmig, die Nullisokline $dP/dt = 0$ ist eine Gerade, ihr Schnittpunkt ist das Gleichgewicht. Die Trajektorien bewegen sich spiralförmig gegen einen stabilen Grenzzyklus, das Phasenportrait ist Bild 13d ähnlich.

4.2 Wettbewerbsmodelle

Die Konkurrenz der Arten bis hin zum „survival of the fittest“ gehört zu den wichtigsten Gestaltungsprinzipien der Darwin’schen Lehre von der Evolution des Lebens. In diesem Kapitel stellen wir mathematische Modelle vor, die solche Situationen beschreiben: Zwei oder mehr Arten konkurrieren um Ressourcen. Wie entwickeln sie sich? Unter welchen Bedingungen sterben einzelne von ihnen aus? Unter welchen Bedingungen können sie koexistieren?

4.2.1 Volterra’s Wettbewerbsmodell für zwei Arten

Von Konkurrenz zwischen zwei Arten spricht man immer dann, wenn sie sich wechselseitig negativ beeinflussen, aus welchen Gründen auch immer. Volterra’s Wettbewerbsmodell ist eines der bekanntesten Konkurrenzmodelle, dieser Abschnitt orientiert sich an [1],[6] und [11].

Formuliert man eine solche Situation als Lotka-Volterra-Modell, in dem jede Art für sich einem logistischen Wachstum folgt, so erhält man

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2}\right)\end{aligned}\tag{46}$$

mit den Bezeichnungen

$N_1 = N_1(t)$	Anzahl der 1. Population	zeitabhängig
$N_2 = N_2(t)$	Anzahl der 2. Population	zeitabhängig
$r_1 > 0$	Geburtenrate der 1. Population	konstant
$r_2 > 0$	Geburtenrate der 2. Population	konstant
$K_1 > 0$	Kapazität der 1. Population	konstant
$K_2 > 0$	Kapazität der 2. Population	konstant
$b_{12} > 0$	Wettbewerbseffekt von N_2 auf N_1	konstant
$b_{21} > 0$	Wettbewerbseffekt von N_1 auf N_2	konstant

Modellanalyse

Es lässt sich zunächst leicht feststellen, dass die Isoklinen Geraden sind und sich in den Gleichgewichtspunkten schneiden:

Die Gerade $G_1 = \{(N_1, N_2) : N_1 + b_{12}N_2 = K_1\}$ verbindet $(K_1, 0)$ und $(0, \frac{K_1}{b_{12}})$.

Die Gerade $G_2 = \{(N_1, N_2) : b_{21}N_1 + N_2 = K_2\}$ verbindet $(0, K_2)$ und $(\frac{K_2}{b_{21}}, 0)$.

Es gilt:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} = 0 &: N_1 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = 0 &: N_2 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_2\end{aligned}$$

Die Gleichgewichtspunkte lauten:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2), E_4 = (e_1, e_2) = \left(\frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1}, \frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right)$$

Um die Stabilität der Gleichgewichtspunkte und das Langzeitverhalten der Lösungen zu analysieren, wird die Jacobi-Matrix des Systems (46) an den Gleichgewichtspunkten ausgewertet:

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{K_1} N_1 - \frac{r_1 b_{12}}{K_1} N_2 & -\frac{r_1 b_{12}}{K_1} N_1 \\ -\frac{r_2 b_{21}}{K_2} N_2 & r_2 - \frac{2r_2}{K_2} N_2 - \frac{r_2 b_{21}}{K_2} N_1 \end{pmatrix}$$

Je nachdem in welcher Beziehung die Parameter b_{12}, b_{21}, K_1 und K_2 zueinander stehen, gibt es ein unterschiedliches Verhalten.

Fallunterscheidung:

Fall 1: **Indifferenz:** $b_{12} = \frac{K_2}{K_1}, b_{21} = \frac{K_1}{K_2}$

Fall 1.1 Für $K_1 = K_2$ gilt $G = G_1 = G_2$ und alle Punkte auf G sind Gleichgewichtspunkte. Alle Lösungen streben für $t \rightarrow \infty$ gegen einen Gleichgewichtspunkt auf G - welcher es ist, hängt dabei vom Anfangswert ab.

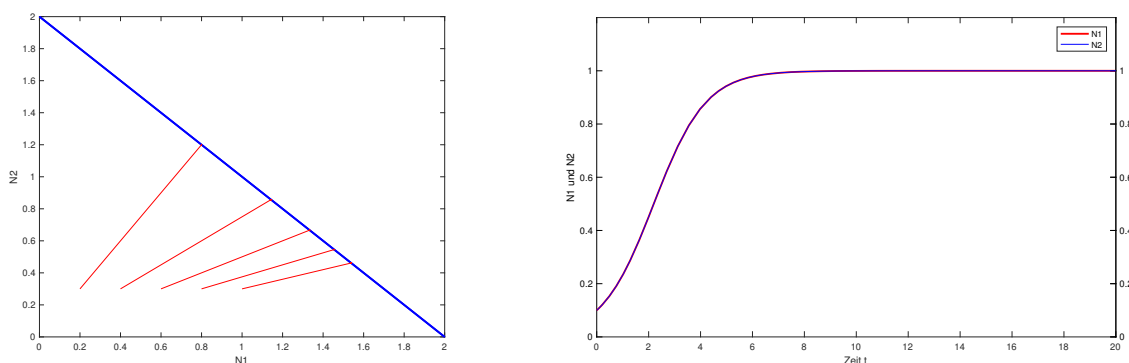


Abbildung 15: Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 1.1 mit den Parametern $b_{12} = 1, b_{21} = 1, K_1 = 2, K_2 = 2$

Fall 1.2 Für $K_1 \neq K_2$ besitzt das Modell (46) die Gleichgewichtspunkte

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2)$$

Wir erhalten:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$, beide Eigenwerte sind positiv $\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten

- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -r_1 b_{12} \\ 0 & r_2(1 - b_{21} \frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix}$ mit $\det(J(K_1, 0)) = -r_1 r_2 (1 - \frac{K_1^2}{K_2^2})$
 \rightsquigarrow Für $K_1 > K_2$ ist die Determinante > 0 und $(K_1, 0)$ ist ein stabiler Knoten.
 \rightsquigarrow Für $K_1 < K_2$ ist die Determinante < 0 und $(K_1, 0)$ ist ein Sattelpunkt.
- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 - b_{12} \frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ -r_2 b_{21} & -r_2 \end{pmatrix}$ mit $\det(J(0, K_2)) = -r_1 r_2 (1 - \frac{K_2^2}{K_1^2})$
 \rightsquigarrow Für $K_1 > K_2$ ist die Determinante < 0 und $(0, K_2)$ ist ein Sattelpunkt.
 \rightsquigarrow Für $K_1 < K_2$ ist die Determinante > 0 und $(0, K_2)$ ist ein stabiler Knoten.

Für $K_1 > K_2$ wird der Gleichgewichtspunkt E_2 angestrebt, womit die zweite Spezies ausstirbt. Für $K_1 < K_2$ wird der Gleichgewichtspunkt E_3 angestrebt, womit die erste Spezies ausstirbt. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich für den Fall 1.2 die Spezies durchsetzt, die die größere Kapazität besitzt, siehe dazu Abbildung 16.

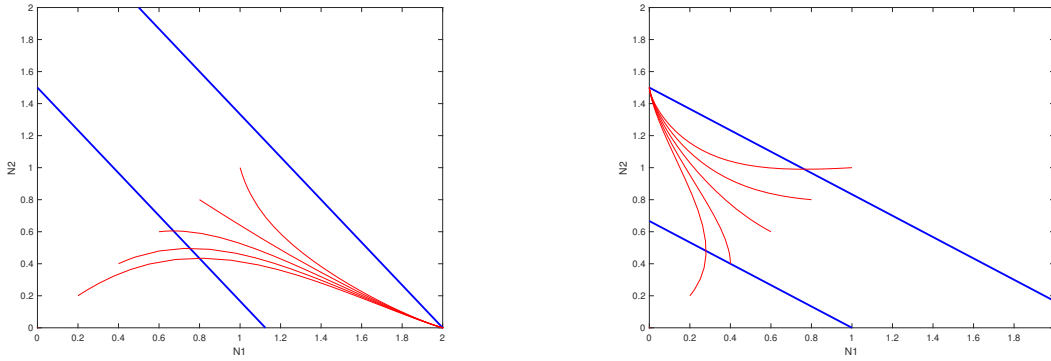


Abbildung 16: Phasenportrait für Fall 1.2 mit den Parametern $b_{12} = 0.75$, $b_{21} = 4/3$, $K_1 = 2$, $K_2 = 1.5$ für das linke Bild und $b_{12} = 1.5$, $b_{21} = 2/3$, $K_1 = 1$, $K_2 = 1.5$ für das rechte Bild.

Fall 2 **Aussterben der zweiten Spezies:** $b_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

O.B.d.A wird zusätzlich angenommen, dass $K_1 > K_2$ ist, das heißt, es wird angenommen, dass N_1 die Population mit der größeren Kapazität ist. Das System hat nur die drei stationären Punkte:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2),$$

Wir erhalten:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$, beide Eigenwerte sind positiv $\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten
- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -r_1 b_{12} \\ 0 & r_2(1 - b_{21} \frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix}$, beide Eigenwerte sind negativ $\rightsquigarrow (K_1, 0)$ ist ein stabiler Knoten.

- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 - b_{12}\frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ -r_2b_{21} & -r_2 \end{pmatrix}$, $\det(J(0, K_2)) = -r_1r_2(1 - b_{12}\frac{K_2}{K_1}) < 0$
 $\rightsquigarrow (0, K_2)$ ist daher ein Sattelpunkt..

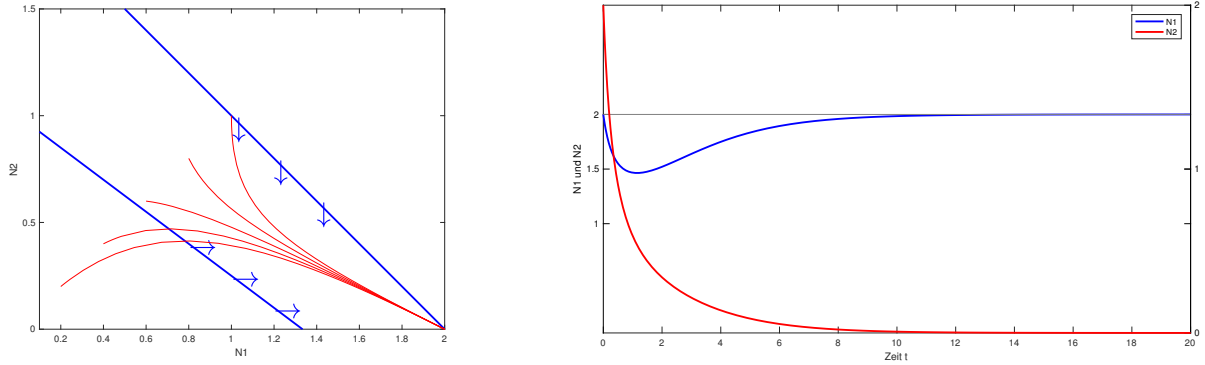


Abbildung 17: Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 2 mit den Parametern $b_{12} = 1$, $b_{21} = 0.75$, $K_1 = 2$, $K_2 = 1$

Fall 3 **Aussterben der ersten Spezies**: $b_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

In Fall 3 ist sowohl $K_1 > K_2$ als auch $K_2 > K_1$ möglich, wichtig ist die Wahl der Wettbewerbsparameter b_{12} und b_{21} .

Das System besitzt die folgenden stationären Punkte:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2),$$

Wir erhalten:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$ $\rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten

- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -r_1b_{12} \\ 0 & r_2(1 - b_{21}\frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix}$,

die Determinante ist negativ $\rightsquigarrow (K_1, 0)$ ist ein Sattelpunkt.

- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 - b_{12}\frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ -r_2b_{21} & -r_2 \end{pmatrix}$

Die Determinante ist $\det(J(0, K_2)) = -r_1r_2(1 - b_{12}\frac{K_2}{K_1}) > 0$ und die Spur $\text{sp}(J(0, K_2)) = r_1(b_{12}\frac{K_2}{K_1}) - r_2 < 0$. Beide Eigenwerte sind negativ:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(\text{sp} \pm \sqrt{\text{sp}^2 - 4\det} \right) = r_1(b_{12}\frac{K_2}{K_1}) - r_2 \pm \sqrt{r_1^2(1 - b_{12}\frac{K_2}{K_1})^2 + r_2^2} < 0$$

$\rightsquigarrow (0, K_2)$ ist stabiler Knoten.

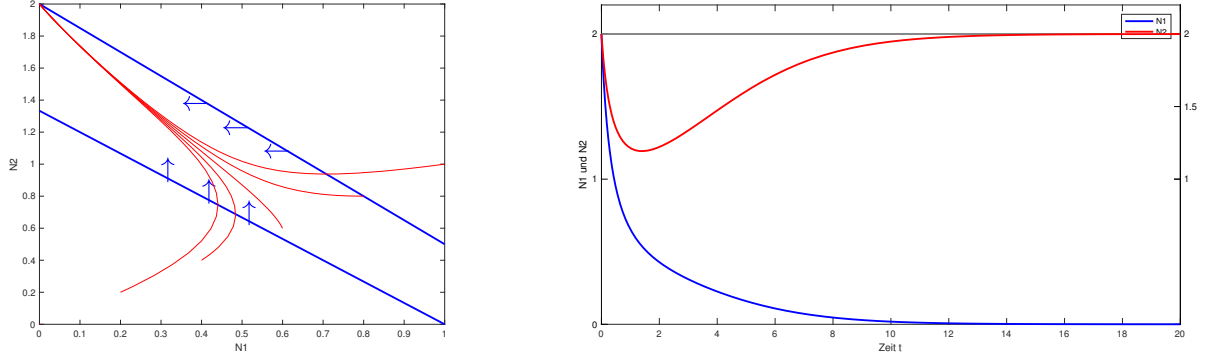


Abbildung 18: Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 3 mit den Parametern $b_{12} = 0.75$, $b_{21} = 1.5$, $K_1 = 1$, $K_2 = 2$

Fall 4 **schwache Koexistenz**: $b_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

Das System hat folgende stationäre Punkte:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2), E_4 = (e_1, e_2) = \left(\frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1}, \frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right)$$

Damit erhalten wir:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten

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

Die Determinante ist negativ, ein Eigenwert negativ, der andere positiv
 $\rightsquigarrow (K_1, 0)$ ebenfalls ein Sattelpunkt

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

Die Determinante ist $\det = -r_1 r_2 (1 - b_{12} \frac{K_2}{K_1}) < 0$.
 $\rightsquigarrow (0, K_2)$ ist daher ein Sattelpunkt

- $J(e_1, e_2) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{K_1} \left(\frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \right) - \frac{r_1 b_{12}}{K_1} \left(\frac{b_{21} K_1 - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right) & -\frac{r_1 b_{12}}{K_1} \frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \\ -\frac{r_2 b_{21}}{K_2} \frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} & r_2 - \frac{2r_2}{K_2} \left(\frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right) - \frac{r_2 b_{21}}{K_2} \left(\frac{b_{12} K_2 - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \right) \end{pmatrix}$

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

Beide Eigenwerte sind negativ, daher ist der Koexistenzpunkt ein stabiler Knoten.

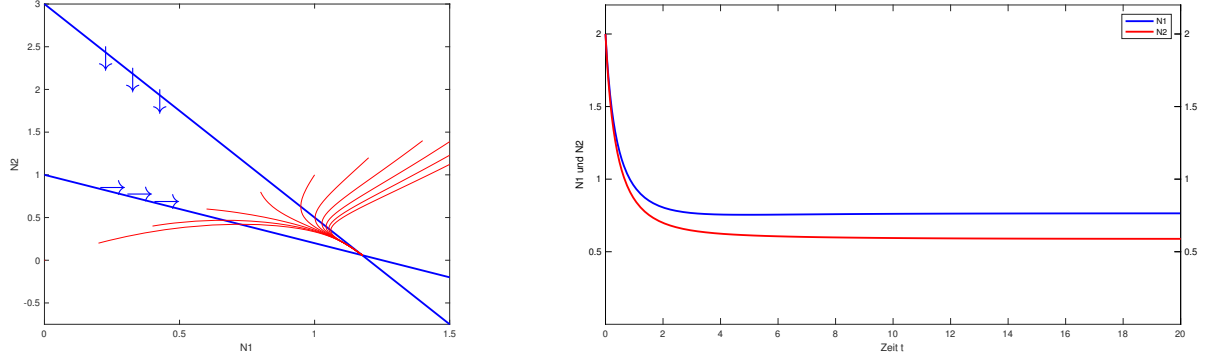


Abbildung 19: Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 4 mit den Parametern $b_{12} = 0.4$, $b_{21} = 0.8$, $K_1 = 1.2$, $K_2 = 1$

Fall 5 **starke Koexistenz**: $b_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

Das System hat folgende stationäre Punkte:

$$E_1 = (0, 0), E_2 = (K_1, 0), E_3 = (0, K_2), E_4 = (e_1, e_2) = \left(\frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1}, \frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right)$$

Wir erhalten:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten
- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -r_1 b_{12} \\ 0 & r_2(1 - b_{21} \frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix} \rightsquigarrow (K_1, 0)$ ist ebenfalls ein Sattelpunkt.
- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 - b_{12} \frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ -r_2 b_{21} & -r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, K_2)$ ist aufgrund der negativen

Determinante ein Sattelpunkt.

$$\begin{aligned}
 \bullet J(e_1, e_2) &= \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{K_1} \left(\frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \right) - \frac{r_1 b_{12}}{K_1} \left(\frac{b_{21} K_1 - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right) & -\frac{r_1 b_{12}}{K_1} \frac{K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \\ -\frac{r_2 b_{21}}{K_2} \frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} & r_2 - \frac{2r_2}{K_2} \left(\frac{K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right) - \frac{r_2 b_{21}}{K_2} \left(\frac{b_{12} K_2 - K_1}{b_{12} b_{21} - 1} \right) \end{pmatrix}, \\
 &= \begin{pmatrix} \frac{r_1(K_1 - b_{12} K_2)}{K_1(b_{12} b_{21} - 1)} & -\frac{r_1 b_{12}(K_1 - b_{21} K_2)}{K_1(b_{12} b_{21} - 1)} \\ -\frac{r_2 b_{12}(K_2 - b_{12} K_1)}{K_2(b_{12} b_{21} - 1)} & \frac{r_2(K_2 - b_{21} K_1)}{K_2(b_{12} b_{21} - 1)} \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

$\rightsquigarrow E_4$ Sattelpunkt

Die Trajektorien können bei gleichen Parameterwerten je nach Startwert zu zwei möglichen Gleichgewichtspunkte konvergieren. Wenn wir das Phasenportrait in Abbildung 20 betrachten, beobachten wir, dass sich dabei eine Spezies als die "gewinnende" Population durchsetzen kann, während die "verlierende" Spezies vom Aussterben bedroht ist. Die Anfangsbedingungen bestimmen, welchem Gleichgewichtspunkt sich die Trajektorien annähern.

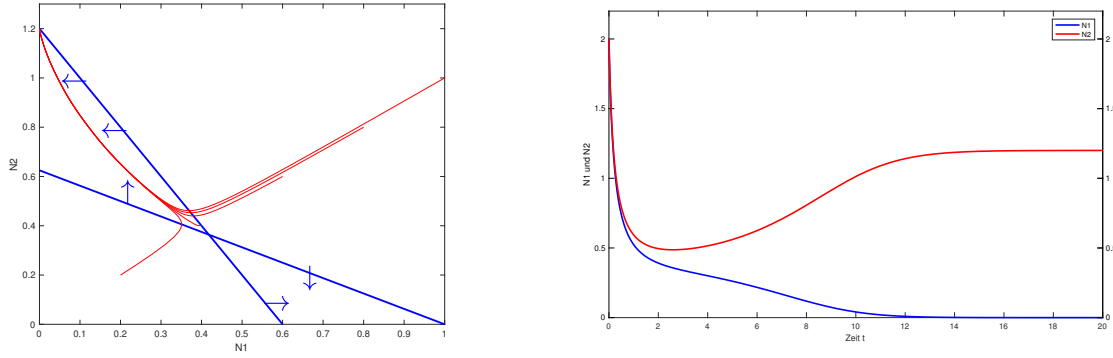


Abbildung 20: Phasenportrait und Langzeitverhalten für Fall 5 mit den Parametern $b_{12} = 1.6$, $b_{21} = 2$, $K_1 = 1$, $K_2 = 1.2$

Interpretation der Ergebnisse

Folgende Tabelle fasst die möglichen Fälle zusammen:

Werte für b_{12} und b_{21}	Qualitative Beobachtungen
Fall 1: $b_{12} = \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} = \frac{K_2}{K_1}$	Unterschiedliches Langzeitverhalten für $K_1 = K_2$ und $K_1 \neq K_2$
Fall 2: $b_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} > \frac{K_2}{K_1}$	Wettbewerbsvorteil: N_1 setzt sich durch, N_2 stirbt aus
Fall 3: $b_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} < \frac{K_2}{K_1}$	Wettbewerbsvorteil: N_2 setzt sich durch, N_1 stirbt aus
Fall 4: $b_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} < \frac{K_2}{K_1}$	Schwacher Wettbewerb: Koexistenz
Fall 5: $b_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $b_{21} > \frac{K_2}{K_1}$	Starker Wettbewerb: Gewinnerspezies hängt von Anfangsbed. ab

Nur Fall 4 lässt ein Überleben beider Spezies zu, in den übrigen stirbt jeweils eine Spezies aus, während sich die andere durchsetzt. Betrachtet man die Jacobi-Matrix ein weiteres Mal, so ergibt sich als notwendige Bedingung für Koexistenz, dass $\text{sp}(J) < 0$ und $\det(J) > 0$ am inneren Gleichgewichtspunkt

$$J(e_1, e_2) = \begin{pmatrix} \frac{r_1(K_1 - b_{12}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21} - 1)} & -\frac{r_1b_{12}(K_1 - b_{21}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21} - 1)} \\ -\frac{r_2b_{12}(K_2 - b_{12}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21} - 1)} & \frac{r_2(K_2 - b_{21}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21} - 1)} \end{pmatrix}$$

Die Spur ist negativ, wenn $b_{12} < \frac{K_1}{K_2}$ und $b_{21} < \frac{K_2}{K_1}$ ist und die Determinante ist positiv, wenn

$$b_{12} b_{21} < 1$$

Setzt man die Kapazitätsgrenzen K_1 und K_2 beide jeweils 1, so vereinfacht sich die Bedingung für Fall 4 zu

$$b_{12} < 1 \quad \text{und} \quad b_{21} < 1 \tag{47}$$

Da diese Größen ein Verhältnis von interspezifischer zu intraspezifischer Konkurrenz sind, kann man festhalten:

Koexistenz zweier konkurrierender Arten ist nur möglich, wenn die interspezifische Konkurrenz geringer ist als die intraspezifische.

Wäre die interspezifische Konkurrenz stärker als die intraspezifische, das heißt würde eine Spezies stärker mit der anderen Spezies als mit ihren Artgenossen konkurrieren, würde eine der beiden Spezies mit der Zeit aussterben.

4.2.2 Wettbewerbsmodell mit einer Beute und mehreren Räuber

Für das folgende Modell gibt es eine Beuteart mit Dichte $N \in \mathbb{R}_0^+$ und $n \geq 2$ Räuberarten mit Dichten $P_1, \dots, P_n \in \mathbb{R}_0^+$ - zwischen der Beute und jedem einzelnen Räuber besteht eine Räuber-Beute Beziehung.

Es ergibt sich folgendes Modell, welches in [11] beschrieben wird:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= aN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \sum_{j=1}^n b_j N P_j \\ \frac{dP_i}{dt} &= P_i (c_i N - d_i) \quad \text{für } i = 1, \dots, n \end{aligned} \tag{48}$$

mit den Bezeichnungen

$N = N(t)$	Anzahl der Beutelebewesen	zeitabhängig
$P_i = P_i(t)$	Anzahl der i -ten Räuberpopulation	zeitabhängig
$a > 0$	Reproduktionsrate der Beute	konstant
$b_i > 0$	Fressrate des i -ten Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$c_i > 0$	Reproduktionsrate des i -ten Räuber pro Beutelebewesen	konstant
$d_i > 0$	Sterberate des i -ten Räuber, wenn keine Beute vorhanden ist	konstant
$K > 0$	Kapazitätsgrenze der Beute in Abwesenheit der Räuber	konstant

Zwischen den einzelnen Räubern besteht keine direkte Beziehung, sie konkurrieren alle um dieselbe Beute, die sie zum Überleben brauchen.

Modellanalyse

In der Modellanalyse begegnen wir dem Phänomen, das *Das Exklusionsprinzip von Gause* oder *Gauses Exklusionsprinzip* genannt wird. Es geht auf den russischen Biologen Georgii Frantsevich Gause [3] bzw. [11] zurück, der der Erste war, der Konkurrenzexperimente unter kontrollierten Laborbedingungen durchgeführt hat. Er hat folgende Beobachtungen festgehalten:

Konkurrieren in einem Lebensraum n Arten um $m < n$ Ressourcen, so stirbt mindestens eine Population aus. Es können nicht mehr Populationen als vorhandene Ressourcen über einen längeren Zeitraum überleben.

Im Modell (48) konkurrieren n Räuber um eine einzige Beute (= Ressource). Es können daher nicht alle überleben. Nun stellt sich die Frage, welche Räuberpopulationen überleben und welche aussterben werden. Die Antwort darauf gibt das *Nullwachstums-Kriterium*

Konkurrieren in einem Lebensraum zwei Arten um eine Ressource, so stirbt die Art aus, die zu ihrem Nullwachstum den größeren Ressourcenbedarf hat.

Wenn das Exklusionsprinzip gilt, müsste die Räuberpopulation überleben, die für ihr Nullwachstum mit der geringsten Beutedichte auskommt.

Nullwachstum liegt natürlich vor, wenn für jedes $i = 1, \dots, n$ gilt:

$$\frac{dP_i}{dt} = 0 \Leftrightarrow P_i = 0 \quad \text{oder} \quad N = \frac{d_i}{c_i} \quad (49)$$

Dabei ist (49) so zu verstehen: Für $P_1 \neq 0$ ist $N = \frac{d_1}{c_1}$ und für $i = 2, \dots, n$ muss $P_i = 0$ gelten.

Um Aussagen über das Verhalten dieses Modells treffen zu können, setzen zunächst voraus, dass o.B.d.A

$$P_1 = \frac{d_1}{c_1} < \frac{d_i}{c_i} \quad \text{für } i = 2, \dots, n \quad \text{und} \quad P_1 < K \quad (50)$$

Es ist also die erste Komponente des Gleichgewichtspunktes kleiner als die anderen und P_1 liegt unter der Kapazitätsgrenze.

Gilt für die Anfangsbedingungen der Beutepopulation $N(0) > 0$ sowie der ersten Räuberpopulation $P_1(0) > 0$, so sterben nach dem Exklusionsprinzip alle Räuberpopulationen bis auf P_1 aus.

Mit den Annahmen aus (50), besitzt unser Modell (48) den folgenden nicht-trivialen Gleichgewichtspunkt

$$E = \left(\frac{d_1}{c_1}, \frac{a}{b_1} \left(1 - \frac{d_1}{c_1 K} \right), 0, \dots, 0 \right)$$

Mithilfe der Ljapunovfunktion V kann man zeigen, dass alle Lösungen mit positiven Anfangswerten $N(0) > 0$ sowie $P_1(0) > 0$ gegen E konvergieren.

$$V(N, P_1, \dots, P_n) := c_1 \left(N - \frac{d_1}{c_1} \log N \right) + b_1 \left(P_1 - \frac{a}{b_1} \left(1 - \frac{d_1}{c_1 K} \right) \log P_1 \right) + A_2 P_2 + \dots + A_n P_n, \quad (51)$$

Die Koeffizienten $A_i \in \mathbb{R}_0^+$ für $i = 2, \dots, n$ werden noch bestimmt.

V ist auf der Menge

$$D = \{ (N, P_1, \dots, P_n) : N > 0, P_1 > 0, P_i = 0 \quad \text{für } i = 2, \dots, n \}$$

definiert. Unabhängig von der Wahl der oben-geannten Konstanten, gilt für den Gleichgewichtspunkt $E = \left(\frac{d_1}{c_1}, \frac{a}{b_1} \left(1 - \frac{d_1}{c_1 K} \right), 0, \dots, 0 \right)$: $V(E) = 0$.

Es ist noch zu zeigen, dass $V' \leq 0$ ist. Dazu berechnen wir die Ableitung von V :

$$\begin{aligned}
V' &= c_1(N - \frac{d_1}{c_1}) \left(a(1 - \frac{N}{K}) - \sum_{j=1}^n b_j P_j \right) + b_1(P_1 - \frac{a}{b_1}(1 - \frac{d_1}{c_1 K})) (c_1 N - d_1) + \\
&\quad + \sum_{j=2}^n A_j (c_j N - d_j) P_j \\
&= c_1(N - \frac{d_1}{c_1}) \left(\frac{a}{K} (\frac{d_1}{c_1} - N) - b_1(P_1 - \frac{a}{b_1}(1 - \frac{d_1}{c_1 K})) - \sum_{j=2}^n b_j P_j \right) + \\
&\quad + b_1(P_1 - \frac{a}{b_1}(1 - \frac{d_1}{c_1 K})) c_1(N - \frac{d_1}{c_1}) + \sum_{j=2}^n A_j c_j (N - \frac{d_j}{c_j}) P_j \\
&= -\frac{ac_1}{K} (N - \frac{d_1}{c_1})^2 - \sum_{j=2}^n c_1 b_j (N - \frac{d_j}{c_j}) P_j + \sum_{j=2}^n A_j c_j (N - \frac{d_j}{c_j}) P_j
\end{aligned} \tag{52}$$

Mit der Wahl

$$A_j = \frac{c_1 b_j}{c_j} \quad \text{für } j = 2, \dots, n$$

sind beide Summen in der letzten Zeile von (52) gleich, fallen aufgrund ihrer unterschiedlichen Vorzeichen weg und V' lässt sich schreiben als

$$V' = -\frac{ac_1}{K} (N - \frac{d_1}{c_1})^2 \leq 0 \text{ in } D$$

Daher ist V eine Ljapunovfunktion von (48) und der Gleichgewichtspunkt E ist asymptotisch stabil.

Interpretation des Ergebnisses

Unter der Voraussetzung (50) gilt für alle Lösungen von (48) mit Anfangswerten $N(0) > 0$, $P_1(0) > 0$, $P_i(0) \geq 0$ für $i = 2, \dots, n$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \frac{d_1}{c_1}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} P_1(t) = \frac{a}{b_1} (1 - \frac{d_1}{c_1 K}), \quad \lim_{t \rightarrow \infty} P_i(t) = 0 \text{ für } i = 2, \dots, n$$

Es überlebt also nur die erste Räuberpopulation, während alle anderen aussterben.

Es sei noch angemerkt, dass wir uns hier für P_1 mit dem geringsten Ressourcenbedarf entschieden und damit gesteuert haben, welche Räuberpopulation überleben kann, um das Modell zu analysieren und einen Einblick zu geben, was grundsätzlich über einen längeren Zeitraum passiert. Würden wir in unserer Voraussetzung (50) verlangen, dass

P_2 kleiner ist als alle übrigen Komponenten im Gleichgewichtspunkt und wäre P_2 die Räuberpopulation mit dem geringsten Ressourcenbedarf, so könnte man analog zu diesem Abschnitt zeigen, dass P_2 die Population ist, die überlebt, während alle übrigen aussterben.

4.3 Mutualismus

Mutualismus oder mutualistische Symbiose beschreibt die Situation, dass die Interaktion zwischen Spezies auch von Vorteil für alle sein kann.

Fakultativer Mutualismus ist dabei eine Bedingung, in der beide Arten von ihrer gegenseitigen Verbindung profitieren und unterscheidet sich vom obligatorischen Mutualismus insofern, als fakultative Arten in Abwesenheit voneinander überleben können und obligate Arten in Abwesenheit voneinander zugrunde gehen.

In der Natur müssen Mutualismen nicht unbedingt symmetrisch sein, es ist auch möglich, dass die Fitness der Spezies S_1 vollständig von S_2 abhängt, während die Fitness von S_2 nur geringfügig von S_1 abhängt. Diese Beziehung würde als obligat-fakultativer Mutualismus bezeichnet werden. Wir werden in dieser Arbeit mithilfe von [1] und [6] nur symmetrische Assoziationen - das heißt fakultativ-fakultativ und obligat-obligat - betrachten.

4.3.1 Fakultativer Mutualismus

Zunächst widmen wir uns dem fakultativen Mutualismus. Wir nehmen zunächst wieder zwei Populationen N_1 und N_2 an, die jeweils logistisch bei Abwesenheit der anderen Spezies wachsen.

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \tag{53}$$

mit den Bezeichnungen

$N_1 = N_1(t)$	Anzahl der 1. Population	zeitabhängig
$N_2 = N_2(t)$	Anzahl der 2. Population	zeitabhängig
$r_1 > 0$	Geburtenrate der 1. Population	konstant
$r_2 > 0$	Geburtenrate der 2. Population	konstant
$K_1 > 0$	Kapazität der 1. Population	konstant
$K_2 > 0$	Kapazität der 2. Population	konstant
$b_{12} > 0$	positive Wechselwirkungskonstante	konstant
$b_{21} > 0$	positive Wechselwirkungskonstante	konstant

Modellanalyse

Es lässt sich leicht feststellen, dass die Isoklinen folgende Geraden sind:

$$\begin{aligned} \text{Die Gerade } G_1 &= \{(N_1, N_2) : N_1 - b_{12}N_2 = K_1\} \text{ verbindet } (K_1, 0) \text{ mit } (0, -\frac{K_1}{b_{12}}), \\ \text{Die Gerade } G_2 &= \{(N_1, N_2) : N_2 - b_{21}N_1 = K_2\} \text{ (verbindet } (0, K_2) \text{ mit } (-\frac{K_2}{b_{21}}, 0)) \end{aligned} \quad (54)$$

Es gilt:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} = 0 &: N_1 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = 0 &: N_2 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_2 \end{aligned}$$

und die Gleichgewichtspunkte lauten:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (K_1, 0), \quad E_3 = (0, K_2), \quad E_4 = (e_1, e_2) = \left(\frac{-K_2b_{12}-K_1}{b_{12}b_{21}-1}, \frac{-K_1b_{21}-K_2}{b_{12}b_{21}-1}\right)$$

Die Gleichgewichte entsprechen bis auf das Vorzeichen von E_4 den Gleichgewichtspunkten aus dem Wettbewerbsmodell von Volterra in (46).

Die Jacobi-Matrix für das System (53) lautet:

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{K_1}N_1 + \frac{r_1b_{12}}{K_1}N_2 & \frac{r_1b_{12}}{K_1}N_1 \\ \frac{r_2b_{21}}{K_2}N_2 & r_2 - \frac{2r_2}{K_2}N_2 + \frac{r_2b_{21}}{K_2}N_1 \end{pmatrix}$$

Fall 1: **Schwach fakultativer Mutualismus:** $b_{12}b_{21} < 1$

Damit erhalten wir:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten, da beide Eigenwerte positiv sind
- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & r_1b_{12} \\ 0 & r_2(1 + b_{21}\frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix} \rightsquigarrow (K_1, 0)$ ist ebenfalls ein Sattelpunkt
- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 + b_{12}\frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ r_2b_{21} & -r_2 \end{pmatrix}, \rightsquigarrow (0, K_2)$ ist ein Sattelpunkt
- $J(e_1, e_2) = \begin{pmatrix} \frac{r_1(K_1+b_{12}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21}-1)} & -\frac{r_1b_{12}(K_1+b_{21}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21}-1)} \\ -\frac{r_2b_{12}(K_2+b_{12}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21}+1)} & \frac{r_2(K_2-b_{21}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21}-1)} \end{pmatrix}$

Die Spur und die Determinante von $J(e_1, e_2)$ sind gegeben durch:

$$\begin{aligned} \text{sp}(J(e_1, e_2)) &= \frac{(r_1 + r_2)K_1K_2 + r_1b_{12}K_2^2 + r_2b_{21}K_1^2}{K_1K_2(b_{12}b_{21} - 1)} \\ \det(J(e_1, e_2)) &= \frac{-r_1r_2(K_1 + b_{12}K_2)(K_2 + b_{21}K_1)}{K_1K_2(b_{12}b_{21} - 1)} \end{aligned}$$

Aus Abschnitt 2.2.1 folgt, dass E_4 ein stabiler Knoten ist, wenn $\text{sp}(J(e_1, e_2)) < 0$ und $\det(J(e_1, e_2)) > 0$ ist. Diese Bedingungen sind erfüllt, wenn $b_{12} b_{21} < 1$ ist. Daher ist in Fall 1 Koexistenz garantiert.

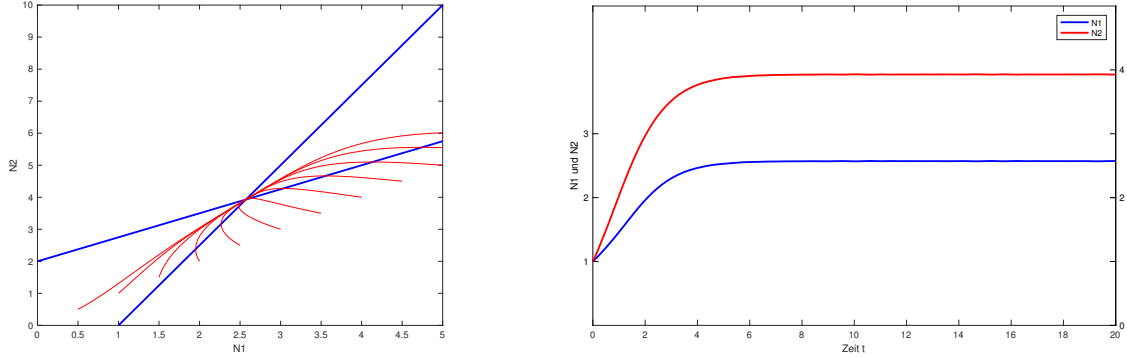


Abbildung 21: Phasenportrait und Langzeitverhalten für schwach fakultativen Mutualismus mit den Parametern $b_{12} = 0.4$, $b_{21} = 0.75$, $K_1 = 1$, $K_2 = 2$

Fall 2: **Stark fakultativer Mutualismus:** $b_{12}b_{21} > 1$

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein instabiler Knoten
- $J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & r_1 b_{12} \\ 0 & r_2(1 + b_{21} \frac{K_1}{K_2}) \end{pmatrix} \rightsquigarrow (K_1, 0)$ ist ebenfalls ein Sattelpunkt
- $J(0, K_2) = \begin{pmatrix} r_1(1 + b_{12} \frac{K_2}{K_1}) & 0 \\ r_2 b_{21} & -r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, K_2)$ ist ein Sattelpunkt

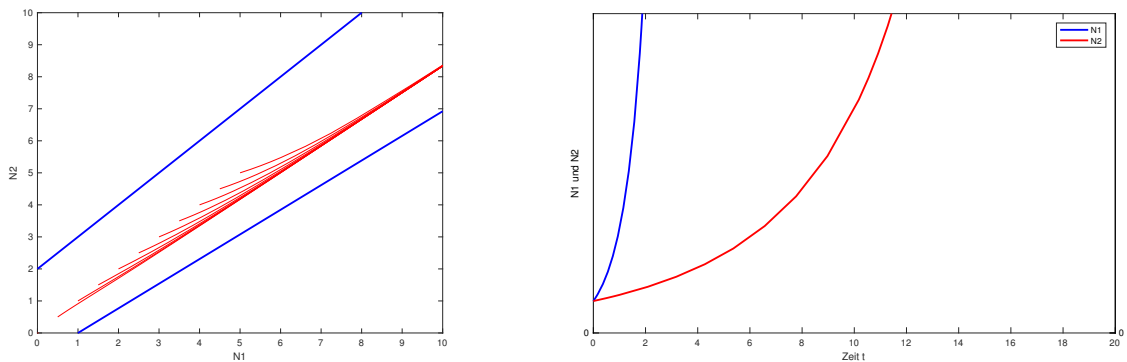


Abbildung 22: Phasenportrait und Langzeitverhalten für stark fakultativen Mutualismus mit den Parametern $b_{12} = 1.3$, $b_{21} = 1$, $K_1 = 1$, $K_2 = 2$

Interpretation des Ergebnisses

Die Dynamik des fakultativen Mutualismus unterscheidet zwischen einem schwachen Fall und einem starken Fall, wobei nur im schwachen Fall ein Gleichgewichtspunkt im Inneren existiert, der ein stabiler Knoten ist.

Im anderen Fall existiert kein innerer Gleichgewichtspunkt, der Schnittpunkt der Isoklinen liegt außerhalb des 1. Quadranten, die Populationen wachsen unbegrenzt. Dieser Fall eines ungebundenen Wachstums, das von einem positiven Feedback zwischen den beiden Mutualisten angetrieben wird, ist jedoch kein realistisches Szenario.

4.3.2 Obligatorischer Mutualismus

Für den obligatorischen Mutualismus können wir die Gleichungen (53) verwenden, die wir für den fakultativen Mutualismus modelliert haben, außer dass sich das Vorzeichen der Parameter r_1, r_2, K_1 und K_2 von positiv zu negativ ändert.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}\tag{55}$$

mit den Bezeichnungen

$N_1 = N_1(t)$	Anzahl der 1. Population	zeitabhängig
$N_2 = N_2(t)$	Anzahl der 2. Population	zeitabhängig
$r_1 < 0$	Geburtenrate der 1. Population	konstant
$r_2 < 0$	Geburtenrate der 2. Population	konstant
$K_1 < 0$	Kapazität der 1. Population	konstant
$K_2 < 0$	Kapazität der 2. Population	konstant
$b_{12} > 0$	positive Wechselwirkungskonstante	konstant
$b_{21} > 0$	positive Wechselwirkungskonstante	konstant

Die geänderten Vorzeichen von den Tragfähigkeiten K_1, K_2 und Geburtenraten r_1, r_2 bedeuten, dass keine Spezies in der Abwesenheit der anderen überleben kann.

Modellanalyse

Die Modellanalyse ist ähnlich wie beim fakultativen Mutualismus. Die Isoklinen sind die bereits bekannten aus (54)

Die Gerade $G_1 = \{(N_1, N_2) : N_1 - b_{12}N_2 = K_1\}$ verbindet $(K_1, 0)$ mit $(0, -\frac{K_1}{b_{12}})$,
 Die Gerade $G_2 = \{(N_1, N_2) : N_2 - b_{21}N_1 = K_2\}$ verbindet $(0, K_2)$ mit $(-\frac{K_2}{b_{21}}, 0)$

Es gilt:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} = 0 & : N_1 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = 0 & : N_2 = 0 \text{ oder } (N_1, N_2) \in G_2 \end{aligned}$$

Allerdings bedeuten die Veränderungen, die aufgrund der Negativität von K_1 und K_2 auftreten, dass beide Arten aufeinander angewiesen sind, um zu überleben.

Da die Kapazitäten K_1 und K_2 negativ sind, liegen die Gleichgewichtspunkte $(K_1, 0)$ und $(0, K_2)$ nicht im ersten Quadranten und wir erhalten folgende Gleichgewichtspunkte, sowie die Jacobi-Matrix:

$$E_1 = (0, 0), \quad E_2 = (e_1, e_2) = \left(\frac{-K_2 b_{12} - K_1}{b_{12} b_{21} - 1}, \frac{-K_1 b_{21} - K_2}{b_{12} b_{21} - 1} \right)$$

$$J(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1}{K_1} N_1 + \frac{r_1 b_{12}}{K_1} N_2 & \frac{r_1 b_{12}}{K_1} N_1 \\ \frac{r_2 b_{21}}{K_2} N_2 & r_2 - \frac{2r_2}{K_2} N_2 + \frac{r_2 b_{21}}{K_2} N_1 \end{pmatrix}$$

Schließlich unterscheiden wir folgende Fälle:

Fall 1: **Schwach obligatorischer Mutualismus:** $b_{12} b_{21} < 1$

In diesem Fall schneiden sich die Nullisoklinen von N_1 und N_2 nicht im ersten Quadranten, sodass gilt:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein stabiler Knoten, da beide Eigenwerte negativ sind.

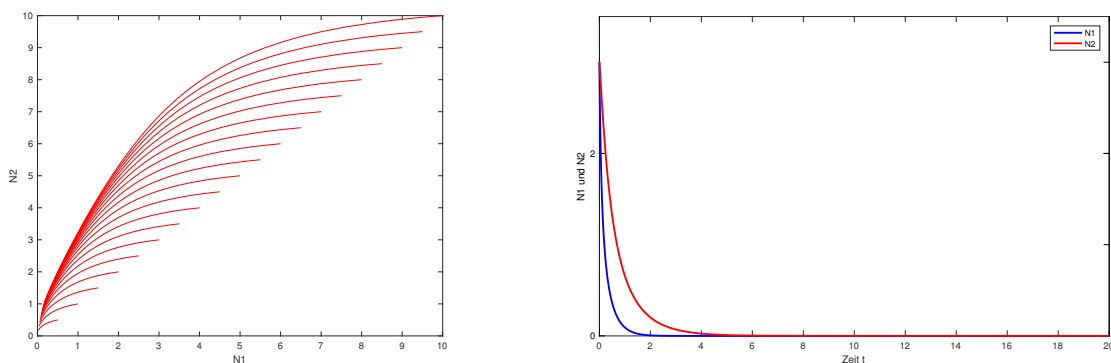


Abbildung 23: Phasenportrait und Langzeitverhalten für schwach obligatorischen Mutualismus mit den Parametern $b_{12} = 0.3$, $b_{21} = 0.75$, $K_1 = -1$, $K_2 = -2$

Fall 2: Stark obligatorischer Mutualismus: $b_{12}b_{21} > 1$

Damit erhalten wir:

- $J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0)$ ist ein stabiler Knoten, da beide Eigenwerte negativ sind
- $J(e_1, e_2) = \begin{pmatrix} \frac{r_1(K_1+b_{12}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21}-1)} & -\frac{r_1b_{12}(K_1+b_{21}K_2)}{K_1(b_{12}b_{21}-1)} \\ -\frac{r_2b_{12}(K_2+b_{12}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21}+1)} & \frac{r_2(K_2-b_{21}K_1)}{K_2(b_{12}b_{21}-1)} \end{pmatrix}$, da $\det(J(e_1, e_2)) < 0$
 $\rightsquigarrow E_2$ ist ein Sattelpunkt

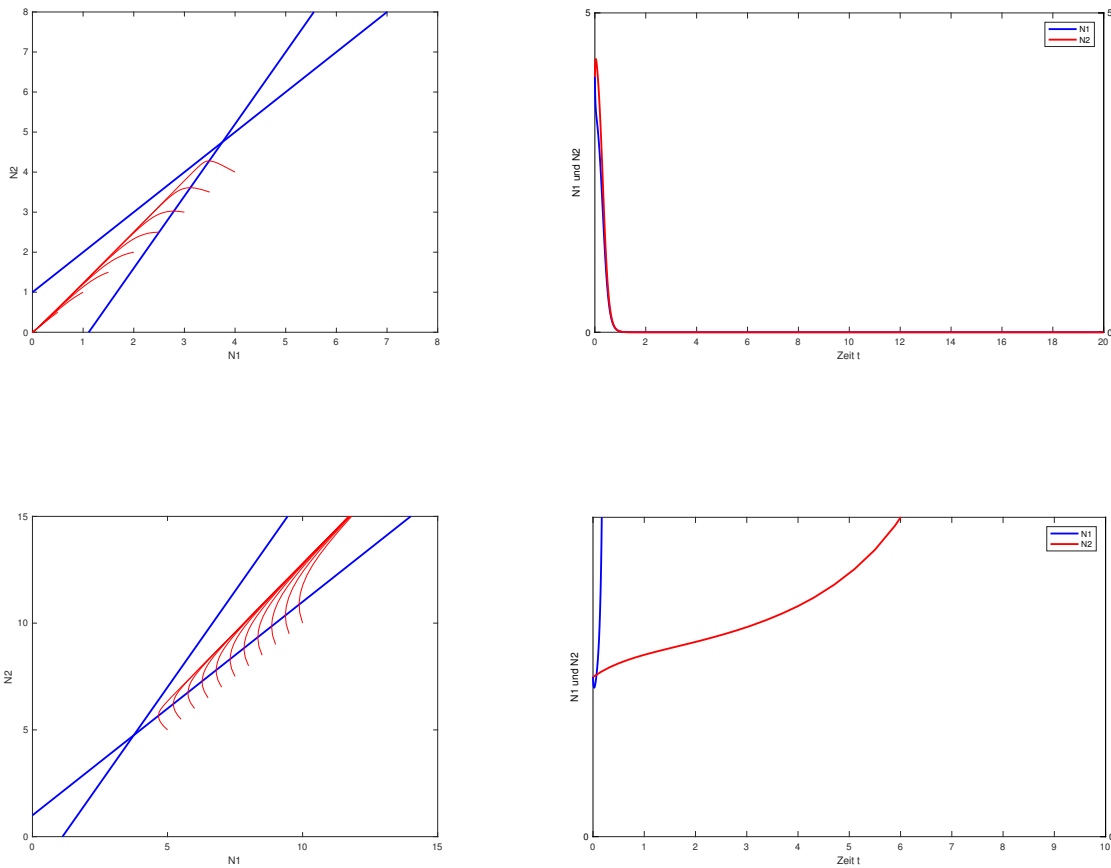


Abbildung 24: Phasenportrait und Langzeitverhalten für stark obligatorischen Mutualismus für zwei unterschiedliche Anfangsbedingungen mit den Parametern $b_{12} = 1$, $b_{21} = 1.8$, $K_1 = -1$, $K_2 = -2$

Interpretation des Ergebnisses

Die Dynamik des obligatorischen Mutualismus unterscheidet, wie auch der fakultative Mutualismus, zwischen einem schwachen Fall und einem starken Fall. Im schwachen Fall schneiden sich die Isoklinen im ersten Quadranten nicht und der einzige stabile Knoten ist der Punkt $(0, 0)$, was zur Folge hat, dass beide Populationen aussterben (siehe Abbildung 23). Die Wahrscheinlichkeit, dass eine schwach obligatorische Beziehung in der Natur auftritt, ist gering, da die beiden Arten vollständig voneinander abhängig sein müssten.

Im starken Fall ist der Schnittpunkt der beiden Isoklinen ein Sattelpunkt. Liegt die Anfangsbedingung von (55) unterhalb der Sattelpunktschwelle (das heißt unter den Koordinaten des Sattelpunktes), sterben beide Population aus. Ist die Anfangsbedingung von (55) ausreichend groß, gehen die Bahnen gegen ∞ . Diese Ergebnisse zeigen, dass die Koexistenz zwischen mutualistischen Spezies in den Lotka-Volterra-Modellen, ob fakultativ-fakultativ oder obligat-obligat, nur möglich ist, wenn interspezifische Wechselwirkungen ausreichend schwach sind.

5 Lotka-Volterra Populationsmodelle für n Spezies

Dieses Kapitel gibt zum Abschluss dieser Arbeit einen Einblick in Modelle mit mehr als zwei Spezies, die im Allgemeinen schwieriger zu analysieren sind. Es gibt eine Vielzahl an Möglichkeiten von Interaktionen: Während zwei Spezies von einander profitieren können, wie in Kapitel 4.3 beschrieben, kann eine andere Population eine der beiden mutualistischen Spezies als Beute zum Überleben brauchen, während die andere mit einer vierten Spezies um eine Resource konkurriert, . . .

Es bedarf einer intensiven Analyse, welche der n Spezies über einen längeren Zeitraum überleben, welche aussterben und welche beziehungsweise wieviele von ihnen koexistieren können.

Die folgenden drei Unterkapiteln stellen das allgemeine Lotka-Volterra Modell für n Spezies, ein Modell mit Räuber-Beute Verhalten, sowie ein Modell mit Wettbewerbsverhalten vor, siehe [3].

Das allgemeine Lotka-Volterra für n Spezies ist von folgender Form:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right) \quad i = 1, \dots, n \quad (56)$$

mit folgenden Bezeichnungen

$N_i = N_i(t)$	Anzahl der i -ten Population	zeitabhängig
$r_i \in \mathbb{R}$	Wachstumsrate der i -ten Population	konstant
a_{ij}	Effekt der j -ten auf das Wachstum der i -ten Population	konstant
$a_{ij} > 0$	Effekt ist positiv, wenn das Wachstum erhöht wird	konstant
$a_{ij} < 0$	Effekt ist negativ, wenn das Wachstum gesenkt wird	konstant

Für die Populationsdichten gilt $N_i \in \mathbb{R}_0^+$. Fasst man die Koeffizienten a_{ij} als Matrix $A = (a_{ij})$ zusammen, so wird diese als *Interaktionsmatrix* bezeichnet. Man kann anhand dieser Matrix sagen, welche Interaktionen zwischen den einzelnen Spezies stattfinden. Wie oben beschrieben, sind die Konstanten a_{ij} der Effekt, den die j -te Population auf das Wachstum der i -ten Population hat.

- Sind a_{ij} und a_{ji} beide negativ, so konkurrieren die beiden Spezies um eine Ressource, da beide jeweils negativen Einfluss auf das Wachstum der anderen haben.
- Ist a_{ij} positiv und a_{ji} negativ, so ist Population i Beute für Population j .
- Sind a_{ij} und a_{ji} beide positiv, so handelt es sich um Mutualismus.

Mit (56) können alle möglichen Interaktionstypen modelliert werden - der Einfluss jeder Spezies auf die Wachstumsraten ist dabei als linear vorausgesetzt.

Modellanalyse

Der Zustandsraum ist der nicht-negative Orthant

$$\mathbb{R}_+^n = \{(N_1, \dots, N_n) \in \mathbb{R}^n : N_i \geq 0 \text{ für } i = 1, \dots, n\}$$

Die Randpunkte von \mathbb{R}_+^n liegen in den Koordinatenebenen $N_i = 0$, was bedeutet, dass die Spezies i abwesend beziehungsweise ausgestorben ist. Eine fehlende Spezies kann sich nicht mehr wieder erholen und bleibt abwesend.

Wie in der Einleitung erwähnt, ist es schwierig bis teilweise unmöglich Aussagen über allgemeine n -dimensionale Systeme (56) zu treffen.

Numerische Simulationen zeigen, dass schon der Sprung von zwei auf drei Spezies in Chaos enden kann. Das asymptotische Verhalten liefert unregelmäßige Oszillationen, die in einer sehr sensiblen Weise von den Anfangswerten anhängen. Das Langzeitverhalten ist in so einem Fall unvorhersehbar, vgl. [3].

Die Gleichgewichtspunkte von (56) im Inneren von \mathbb{R}_+^n (Inneres ist dabei die Menge der inneren Punkte im topologischen Sinn) sind die Lösungen folgender Gleichungen:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j = 0 \quad i = 1, \dots, n \quad (57)$$

Theorem 5.1. [3] Das Innere von \mathbb{R}_+^n enthält Punkte aus dem α - oder ω -Limes genau dann, wenn das Modell (56) einen inneren Gleichgewichtspunkt hat.

Beweis. Da Gleichgewichtspunkte mit ihren α - und ω -Limiten übereinstimmen, ist die eine Richtung trivial.

Lässt (57) keine positiven Lösungen zu, so konvergiert jede Trajektorie entweder gegen den Rand oder gegen unendlich. Beinhaltet das Innere von \mathbb{R}_+^n eine periodische Trajektorie, so muss es auch einen Gleichgewichtspunkt beinhalten. Um dies zu beweisen, sei $L : N \rightarrow M$ definiert durch

$$M_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j =: L(N) \quad i = 1, \dots, n \quad (58)$$

Wenn (56) keinen inneren Gleichgewichtspunkt besitzt, ist die Menge $K = L(\text{int } \mathbb{R}_+^n)$ disjunkt von $\mathbf{0} = (0, 0, 0)$.

Ein bekanntes Theorem aus der konvexen Analysis besagt, dass es eine Hyperebene H durch den Punkt $\mathbf{0}$ gibt, die disjunkt von K ist. Es existiert daher ein Vektor $c = (c_1, \dots, c_n) \neq \mathbf{0}$, der orthogonal zu H ist, das heißt $c \cdot N = 0 \quad \forall N \in H$, so dass $c \cdot M > 0 \quad \forall M \in K$. Wir definieren auf dem Inneren von \mathbb{R}_+^n :

$$V(N) = \sum c_i \log N_i \quad (59)$$

Ist $N(t)$ eine Lösung von (56) im Inneren von \mathbb{R}_+^n , gilt für die zeitliche Ableitung $t \rightarrow V(N(t))$

$$\frac{dV}{dt} = \sum c_i \frac{dN_i}{dt} \frac{1}{N_i} = \sum c_i \frac{N_i (r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j)}{N_i} = \sum c_i M_i = c \cdot M > 0 \quad (60)$$

V wächst demnach entlang jeder Trajektorie, es würde in diesem Fall jedoch kein Punkt im Inneren von \mathbb{R}_+^n zu seinem ω -Limes gehören. Nach dem Theorem von Ljapunov 2.1 gilt dann $dV/dt = 0$. Dieser Widerspruch beweist die Aussage, siehe [3]. \square

Im Allgemeinen hat (57) höchstens eine Lösung im Inneren von \mathbb{R}_+^n . Nur im Fall $\det A = 0$ kann es mehrere Lösungen geben - wir konzentrieren uns hier allerdings nur auf den Fall, dass es einen eindeutigen Gleichgewichtspunkt gibt.

Wenn es einen eindeutigen inneren Gleichgewichtspunkt $E = (E_1, \dots, E_n)$ gibt und die Lösung $N(t)$ weder an den Rand des Orthanten noch gegen unendlich konvergiert, so konvergiert ihr Mittelwert gegen E .

Satz 5.1. [3] Existieren positive Konstanten a und A mit $a < N_i(t) < A \forall i$ und für alle $t > 0$ und ist E der eindeutige Gleichgewichtspunkt im Inneren von \mathbb{R}_+^n , so gilt:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T N_i(t) dt = E_i \quad (61)$$

Beweis. Wir schreiben die Modellgleichungen (56) um in:

$$(\log N_i)' = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j$$

Integration von 0 nach T und anschließende Division durch T liefert

$$\frac{\log N_i(T) - \log N_i(0)}{T} = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} z_j(T) \quad (62)$$

mit

$$z_j = \frac{1}{T} \int_0^T N_j(t) dt$$

Aufgrund unserer Voraussetzung gilt natürlich auch $a < z_j(T) < A \forall i$ und für alle $T > 0$. Wir betrachten nun eine Folge T_k , die nach $+\infty$ konvergiert. Nach dem Satz von Bolzano-Weierstraß besitzt die beschränkte Folge $z_j(T_k)$ eine konvergente Teilfolge. Setzen wir die Folge $z_1(T_k)$ in z_2 ein, diese Folge dann in z_3 und führen diese Methode bis z_n fort, so erhalten wir eine Teilfolge, welche wir wieder mit T_k bezeichnen, sodass $z_j(T_k)$ für jedes j gegen einen Grenzwert \bar{z}_j konvergiert.

Die Ausdrücke $\log N_i(T_k) - \log N_i(0)$ sind auch beschränkt. Nach dem Grenzübergang in (62) erhalten wir demnach:

$$0 = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{z}_j(T)$$

Der Punkt $\bar{z} = (\bar{z}_1, \dots, \bar{z}_n)$ ist daher ein Gleichgewichtspunkt und aufgrund der Eigenschaft $\bar{z}_j \geq a > 0$, liegt er im Inneren von \mathbb{R}_+^n . Er stimmt demnach mit E überein und beweist somit die Aussage (61), vgl. [3]. \square

5.1 Lotka-Volterra Gleichungen für Nahrungsketten

Im Folgenden betrachten wir Nahrungsketten und treffen die Annahme, dass die erste Population Beute für die zweite Population ist. Diese ist wiederum Beute der dritten Population - dieses Muster setzt sich schließlich bis zur n -ten Population durch. Die Modellgleichungen lauten:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1(r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) =: N_1w_1 \\ \frac{dN_j}{dt} &= N_j(-r_j + a_{j,j-1}N_{j-1} - a_{jj}N_j - a_{j,j+1}N_{j+1}) =: N_jw_j \quad j = 2, \dots, n-1 \\ \frac{dN_n}{dt} &= N_n(-r_n + a_{n,n-1}N_{n-1} - a_{nn}N_n) =: N_nw_n\end{aligned}\quad (63)$$

mit folgenden Bezeichnungen

$N_i = N_i(t)$	Anzahl der i -ten Population	zeitabhängig
$r_i > 0$	Wachstumsrate der i -ten Population	konstant
$a_{ij} > 0$	Effekt der j -ten auf das Wachstum der i -ten Population	konstant

Modellanalyse

Folgender Satz fasst das Modellverhalten zusammen:

Satz 5.2. [3] Besitzt das Modell (63) einen inneren Gleichgewichtspunkt $E = (E_1, \dots, E_n)$, so ist dieser global stabil, was bedeutet, dass alle Trajektorien im Inneren von \mathbb{R}_+^n gegen E konvergieren.

Beweis. Um die Aussage zu beweisen, schreiben wir zunächst (63) als $dN_i/dt = N_iw_i$ und untersuchen, ob die folgende Funktion mit geeignet gewählten $c_i \in \mathbb{R}$ eine Ljapunov-funktion ist:

$$V(N) = \sum c_i(N_i - E_i \log N_i) \quad (64)$$

Die Ableitung von V ist gegeben durch:

$$\frac{dV}{dt} = V' = \sum c_i \left(\frac{dN_i}{dt} - E_i \frac{dN_i}{dt} \frac{1}{N_i} \right) = \sum c_i(N_iw_i - E_iw_i) = \sum c_i(N_i - E_i)w_i$$

Da E ein Gleichgewichtspunkt ist, gilt:

$$r_j = a_{j,j-1}E_{j-1} - a_{jj}E_j - a_{j,j+1}E_{j+1}$$

für $j = 2, \dots, n-1$ in (63) und analog auch für $j = 1$ und $j = n$ - insgesamt erhält man

$$w_i = a_{j,j-1}(N_{j-1} - E_{j-1}) - a_{jj}(N_j - E_j) - a_{j,j+1}(N_{j+1} - E_{j+1})$$

Zur besseren Übersicht schreiben wir $y_i = N_i - E_i$ und erhalten aus (64)

$$V' = - \sum_{j=1}^n c_j a_{jj} y_j^2 + \sum_{j=1}^{n-1} y_j y_{j+1} (-c_j a_{j,j+1} + c_{j+1} a_{j+1,j}) \quad (65)$$

Die Konstante $c_i > 0$ wählen wir so, dass gilt:

$$\frac{c_{j+1}}{c_j} = \frac{a_{j,j+1}}{a_{j+1,j}} \quad \text{für } j = 1, \dots, n$$

(65) vereinfacht sich dann zu

$$V' = - \sum c_j a_{jj} (N_j - E_j)^2 \leq 0$$

Nach dem Theorem von Ljapunov 2.1 enthält der ω -Limes von jeder Trajektorie im Inneren von \mathbb{R}_+^n den Gleichgewichtspunkt E . \square

Wir haben demnach gesehen, dass wenn ein innerer Gleichgewichtspunkt existiert, so ist er stabil und alle Trajektorien konvergieren gegen ihn.

5.1.1 Lotka-Volterra Nahrungsketten für drei Populationen ohne interspezifischen Wettbewerb

Wählen wir in (63) $n = 3$ und verzichten auf die Terme $a_{jj}N_j$ für $j = 1, \dots, 3$, die interspezifischen Wettbewerb beschreiben, so erhalten wir eine Nahrungskette für drei Populationen ohne interspezifischen Wettbewerb, was die Berechnung von Gleichgewichtspunkten und die Untersuchung des Langzeitverhaltes vereinfacht, siehe dazu [12].

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1(r_1 - a_{12}N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2(-r_2 + a_{21}N_1 - a_{23}N_3) \\ \frac{dN_3}{dt} &= N_3(-r_3 + a_{32}N_2) \end{aligned} \quad (66)$$

mit

$N_i = N_i(t) > 0$	Anzahl der i -ten Population	zeitabhängig
$r_i > 0$	Wachstumsrate der i -ten Population	konstant
$a_{ij} > 0$	Effekt der j -ten auf das Wachstum der i -te Population	konstant

Es gilt, wie auch schon in Abschnitt 5.1, dass die erste Population N_1 Beute für N_2 ist, repräsentiert durch den Term $-a_{12}N_2$ in der ersten Gleichung beziehungsweise $+a_{21}N_1$ in der zweiten Gleichung. Die zweite Population N_2 ist Beute für N_3 .

Beispiele für solche Nahrungsketten in der Natur sind: Eule - Schlange - Maus oder Falke - Rotkehlchen - Wurm.

Modellanalyse

Der Zustandsraum ist

$$\mathbb{R}_+^3 = \{(N_1, N_2, N_3) \in \mathbb{R}^3 : N_i \geq 0 \text{ für } i = 1, \dots, 3\}$$

Setzt man die Gleichungen in (66) Null und löst dieses Gleichungssystem, erhalten wir die Gleichgewichtspunkte

$$E_1 = (0, 0, 0), \quad E_2 = \left(\frac{r_2}{a_{21}}, \frac{r_1}{a_{12}}, 0\right)$$

Die Jacobi-Matrix für (66) lautet:

$$J(N_1, N_2, N_3) = \begin{pmatrix} r_1 - a_{12}N_2 & -a_{12}N_1 & 0 \\ a_{21}N_2 & -r_2 + a_{21}N_1 - a_{23}N_3 & -a_{23}N_2 \\ 0 & a_{32}N_3 & -r_3 + a_{32}N_2 \end{pmatrix}$$

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 & 0 \\ 0 & -r_2 & 0 \\ 0 & 0 & -r_3 \end{pmatrix} \rightsquigarrow (0, 0, 0) \text{ ist ein Sattelpunkt.}$$

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} 0 & -a_{12}\frac{r_2}{a_{21}} & 0 \\ a_{21}\frac{r_1}{a_{12}} & 0 & -a_{23}\frac{r_1}{a_{12}} \\ 0 & 0 & -r_3 + a_{32}\frac{r_1}{a_{12}} \end{pmatrix}$$

Nach längerer Rechnung erhält man schließlich die Eigenwerte: $\lambda_1 = \frac{r_1 a_{32} - r_3 a_{12}}{a_{12}}$, $\lambda_{2,3} = \pm \sqrt{r_1 r_2} i$.

Fall $r_1 a_{32} = r_3 a_{12}$

Für diesen Fall ist $\lambda_1 = 0$ und $\lambda_{2,3}$ rein imaginär. In den Abbildungen 25 und 26 sehen wir, dass alle drei Spezies überleben, die Populationsdichten unterliegen periodischen Schwankungen. Dabei ist immer Spezies N_1 zu Beginn einer Periode am größten, gefolgt von N_2 und schließlich N_3 - dies liegt aufgrund unserer Annahmen in Modell (66) nahe.

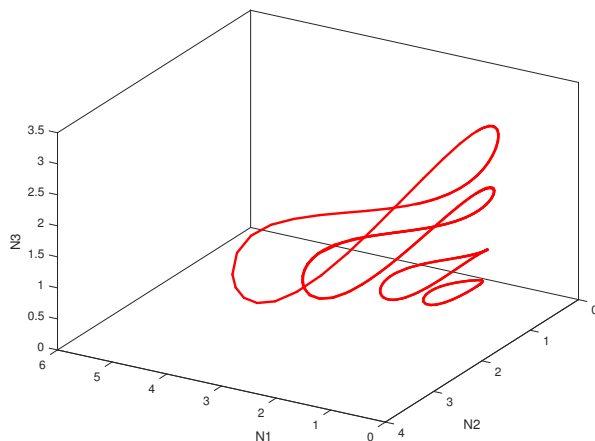


Abbildung 25: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} = r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = 1, a_{32} = 1$.

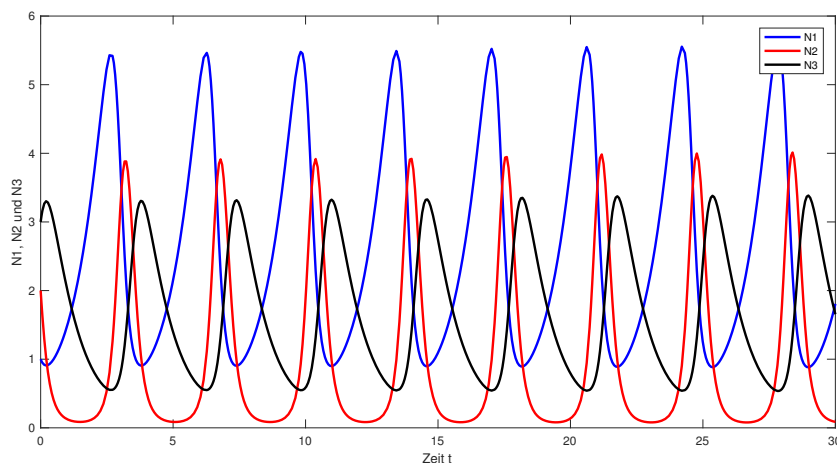


Abbildung 26: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} = r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = a_{32} = 1$, vgl. [12]

Die Fälle $r_1 a_{32} \neq r_3 a_{12}$

Für $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$ sehen wir in Abbildung 27, dass sich die Lösungen in die $N_1 N_2$ -Ebene drehen und gegen einen Grenzzyklus um den Gleichgewichtspunkt

$$E_2 = \left(\frac{r_2}{a_{21}}, \frac{r_1}{a_{12}}, 0 \right) \text{ konvergieren.}$$

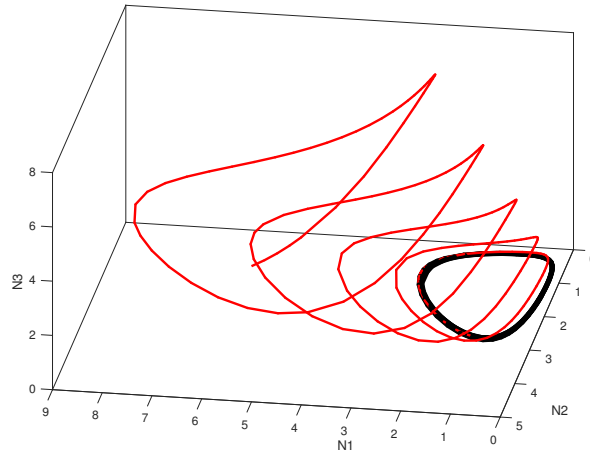


Abbildung 27: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = 1, a_{32} = 0.7$, vgl. [12]

Für die drei Spezies N_1, N_2 und N_3 bedeutet das, dass N_3 ausstirbt, während N_1 und N_2 das periodische Verhalten des klassischen Lotka-Volterra Modells in Abwesenheit von N_3 aufweisen.

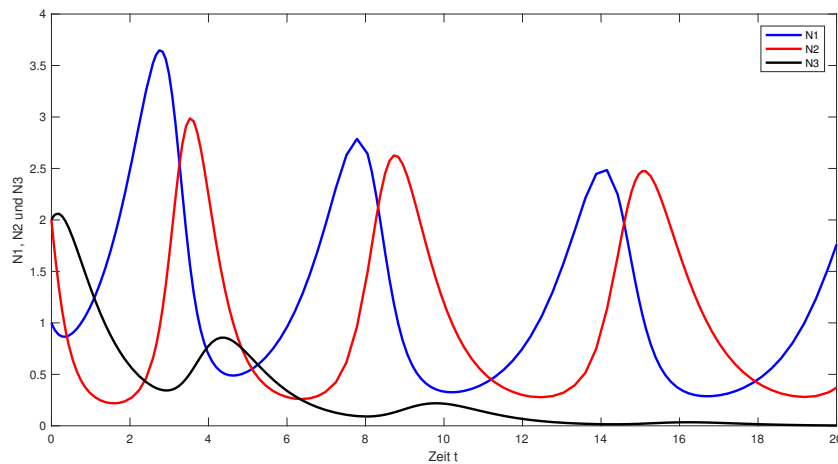


Abbildung 28: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = 1, a_{32} = 0.7$, vgl. [12]

Für den Fall $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$, konvergieren alle Trajektorien, die im Inneren von \mathbb{R}_+^3 starten, nicht gegen die $N_1 N_2$ -Ebene, sondern divergieren nach $+\infty$ für $t \rightarrow \infty$. Die Spezies N_1 und N_3 weisen daher exponentielles Wachstum auf, die Population N_2 weist im Laufe der Zeit immer größere Schwankungen auf. Siehe dazu Abbildungen 29 und 30.

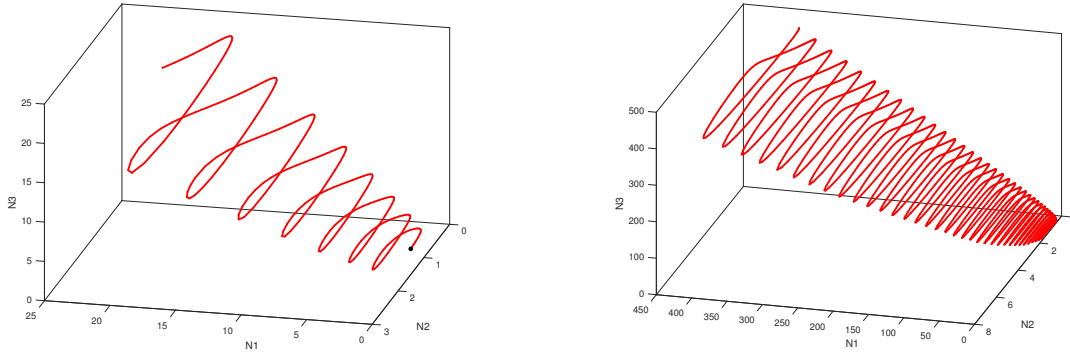


Abbildung 29: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = 1, a_{32} = 1.5$.

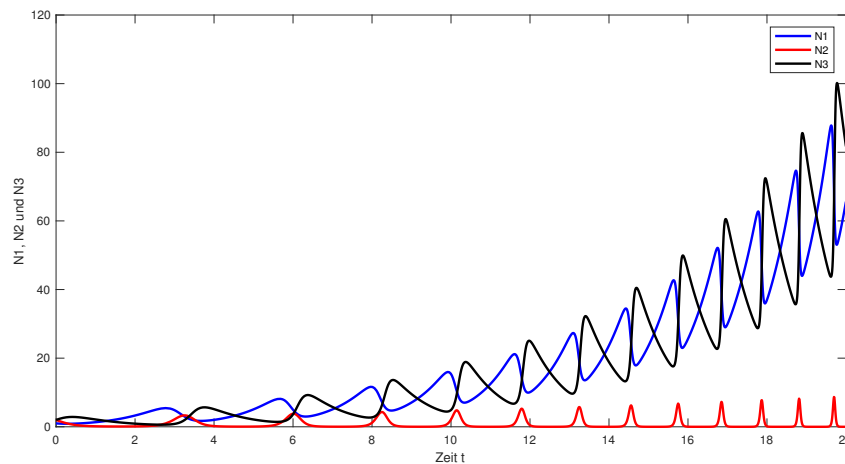


Abbildung 30: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$ mit den Parametern $r_1 = a_{12} = r_2 = a_{21} = a_{23} = r_3 = 1, a_{32} = 1.5$, vgl. [12]

Interpretation des Ergebnisses

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Parameter r_1, a_{12}, r_3 und a_{32} bestimmen, ob die dritte Population N_3 ausstirbt oder überleben kann. Ist $r_1 a_{32} < r_3 a_{12}$, so stirbt N_3 aus, während für $r_1 a_{32} \geq r_3 a_{12}$ die Spezies N_3 überlebt und sogar exponentiell wächst, falls $r_1 a_{32} > r_3 a_{12}$.

Ruft man sich die Modellgleichungen aus (66) in Erinnerung, so ist dieses Ergebnis intuitiv, denn N_3 profitiert von größeren Werten für r_1 und a_{32} , während größere Werte für r_3 und a_{12} das Wachstum von N_3 hemmen.

Interessant ist auch, dass - obwohl von einer Nahrungskette ausgegangen wird und man glauben könnte, dass alle $n - 1$ Spezies für das Überleben der Spezies n benötigt werden - die Population N_2 und die damit verbundenen Parameter r_2, a_{21} und a_{23} keinen Einfluss auf das Langzeitverhalten von N_3 hat. Diese dient als ein Bindeglied zwischen der Population N_1 und der Population N_3 .

5.1.2 Lotka-Volterra Nahrungsketten für drei Populationen mit interspezifischem Wettbewerb

Wählen wir in (63) $n = 3$, so erhalten wir Nahrungsketten für drei Populationen mit interspezifischem Wettbewerb.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1(r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2(-r_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2 - a_{23}N_3) \\ \frac{dN_3}{dt} &= N_3(-r_3 + a_{32}N_2 - a_{33}N_3)\end{aligned}\tag{67}$$

mit

$N_i = N_i(t) > 0$	Anzahl der i -ten Population	zeitabhängig
$r_i > 0$	Wachstumsrate der i -ten Population	konstant
$a_{ij} > 0$	Effekt der j -ten auf das Wachstum der i -ten Population	konstant

Modellanalyse

Die Analyse von Modell (67) gestaltet sich um einiges schwieriger als die Analyse von Modell (66). Der Zustandsraum ist

$$\mathbb{R}_+^3 = \{(N_1, N_2, N_3) \in \mathbb{R}^3 : N_i \geq 0 \text{ für } i = 1, \dots, 3\}$$

Setzt man die Gleichungen in (67) Null und löst dieses Gleichungssystem, erhalten wir die Gleichgewichtspunkte

$$\begin{aligned}E_1 &= (0, 0, 0), \quad E_2 = \left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0, 0\right) \\ E_3 &= \left(\frac{a_{12}r_2 + a_{22}r_1}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}, \frac{-(a_{11}r_2 - a_{21}r_1)}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}, 0\right) =: \left(\frac{a_{12}r_2 + a_{22}r_1}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}, \frac{z_1}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}, 0\right)\end{aligned}$$

und $E_4 = (e_1, e_2, e_3)$ mit

$$\begin{aligned}e_1 &= \frac{a_{12}a_{33}r_2 - a_{12}a_{23}r_3 + a_{22}a_{33}r_1 + a_{23}a_{32}r_1}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{11}a_{22}a_{33} + a_{12}a_{21}a_{33}} \\ e_2 &= \frac{a_{11}a_{23}r_3 - a_{11}a_{33}r_2 + a_{21}a_{33}r_1}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{11}a_{22}a_{33} + a_{12}a_{21}a_{33}} \\ e_3 &= \frac{-a_{11}a_{22}r_3 - a_{12}a_{21}r_3 - a_{11}a_{32}r_2 + a_{21}a_{32}r_1}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{11}a_{22}a_{33} + a_{12}a_{21}a_{33}} \\ &=: \frac{z_2}{a_{11}a_{23}a_{32} + a_{11}a_{22}a_{33} + a_{12}a_{21}a_{33}}\end{aligned}$$

Das Gleichungssystem besitzt noch weitere Lösungen, diese sind jedoch aufgrund einer oder mehreren negativen Koordinaten nicht im Zustandsraum \mathbb{R}_+^3 .

Die Jacobi-Matrix für (67) lautet:

$$J(N_1, N_2, N_3) = \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}N_1 - a_{12}N_2 & -a_{12}N_1 & 0 \\ a_{21}N_2 & -r_2 + a_{21}N_1 - 2a_{22}N_2 - a_{23}N_3 & -a_{23}N_2 \\ 0 & a_{32}N_3 & -r_3 + a_{32}N_2 - 2a_{33}N_3 \end{pmatrix}$$

Im Vergleich zu Modell (66) besitzt das Modell (67) unter gewissen Voraussetzungen einen inneren Gleichgewichtspunkt.

Es ist folgende Fallunterscheidung notwendig:

1. Fall: Für $z_2 > 0$ ist E_4 biologisch relevant und nach Satz 5.2 global stabil, das heißt alle Trajektorien im Inneren von \mathbb{R}_+^3 konvergieren gegen E_4 . Die übrigen Gleichgewichte sind Sattelpunkte.
2. Fall: Für $z_2 < 0$ ist E_4 biologisch nicht relevant, da die dritte Koordinate negatives Vorzeichen aufweist. Für diesen Fall besitzt das Modell (67) die Gleichgewichtspunkte E_1, E_2 und E_3 .
 - (a) Für die Existenz von E_3 muss gelten $z_1 > 0$ - ähnlich wie für E_4 ist für $z_1 < 0$ die dritte Koordinate von E_3 negativ.

Die Eigenwerte von $J(E_3)$ lauten $\lambda_{1,2} < 0$ und $\lambda_3 = z_2$. Während für den 1. Fall $z_2 > 0$ gilt, ist nun $z_2 < 0$.

\rightsquigarrow Alle Eigenwerte sind negativ und E_3 ist für $z_2 < 0$ und $z_1 > 0$ ein stabiler Knoten, während E_1 und E_2 weiterhin Sattelpunkte sind.

- (b) Ist $z_1 < 0$, so existiert weder E_4 noch E_3 .

Die Eigenwerte von $J(E_2)$ lauten: $\lambda_{1,2} \leq 0$ und $\lambda_3 = z_1$. Analog zu dem Fall 2(a) sorgt auch diese Änderung der Ungleichung für eine Änderung im Verhalten. Es ist $\lambda_3 < 0$ und E_2 ist ein stabiler Knoten.

3. Fall: Für die Gleichheit $z_2 = 0$ ist die dritte Komponente von E_4 Null, was zur Folge hat, dass die dritte Spezies ausstirbt. E_4 und E_3 fallen zusammen und sind stabile Knoten, während E_1 und E_2 Sattelpunkte sind.

Interpretation des Ergebnisses

Wir fassen das Verhalten von Modell (67) zusammen und veranschaulichen es mithilfe einiger Abbildungen.

Für $z_2 > 0$ haben wir gesehen, dass E_4 ein global stabiler innerer Gleichgewichtspunkt ist, siehe dazu Abbildungen 31 und 32.

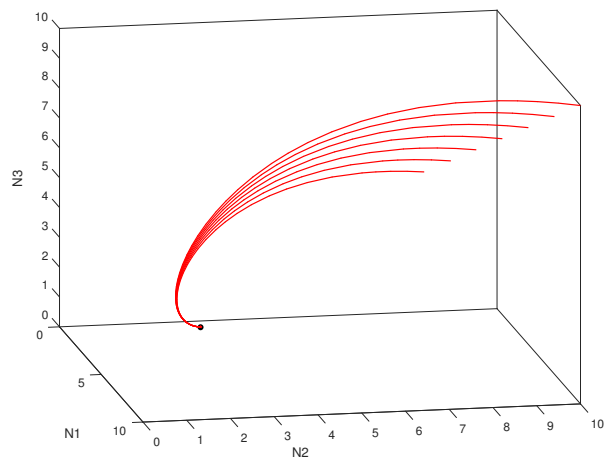


Abbildung 31: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 > 0$ mit den Parametern $r_1 = 7$ und $r_2 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

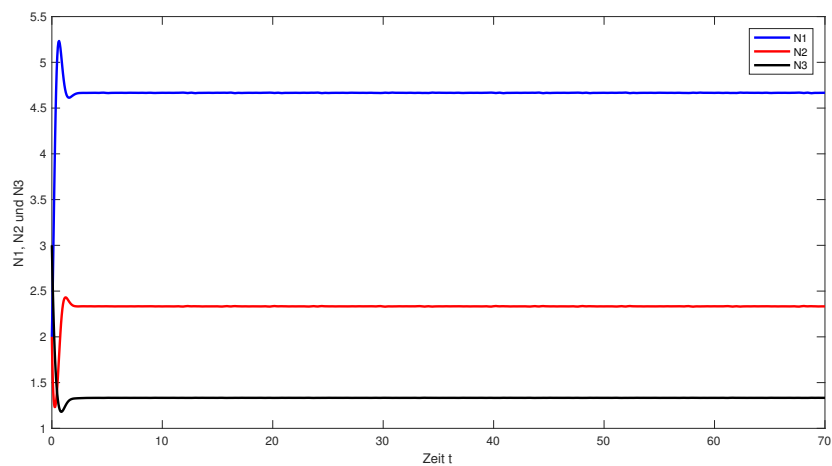


Abbildung 32: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 > 0$ mit den Parametern $r_1 = 7$ und $r_2 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

Für $z_2 \leq 0$ und $z_1 > 0$, bildet E_3 einen stabilen Knoten. In den Abbildungen 33 und 34 ist der Spezialfall der Gleichheit von $z_2 = 0$ dargestellt, der Fall $z_2 < 0$ und $z_1 > 0$ führt, wie oben beschrieben, zu demselben Ergebnis.

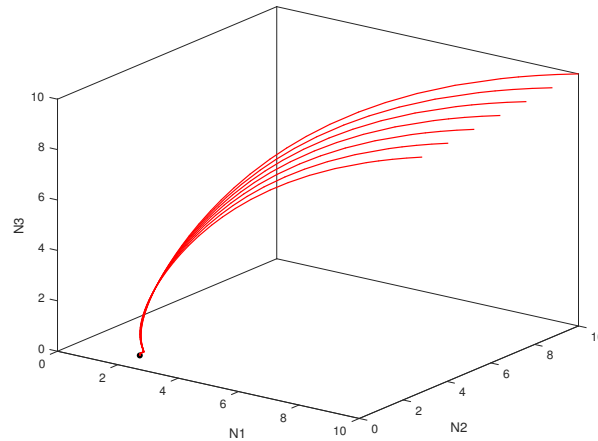


Abbildung 33: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 = 0$ mit den Parametern $r_1 = 3$ und $r_2 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

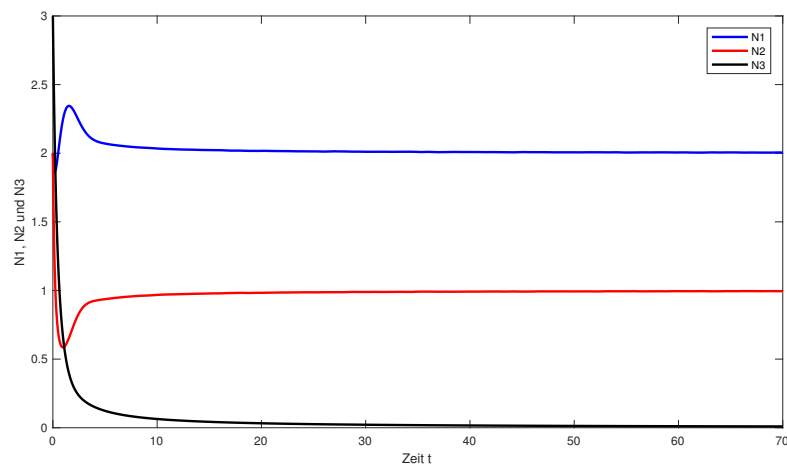


Abbildung 34: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 = 0$ mit den Parametern $r_1 = 3$ und $r_2 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

Für $z_2 < 0$ und $z_1 < 0$ existieren weder E_3 noch E_4 . Das Modell strebt gegen den stabilen Knoten E_2 , was zur Folge hat, dass sowohl die zweite als auch die dritte Spezies ausstirbt.

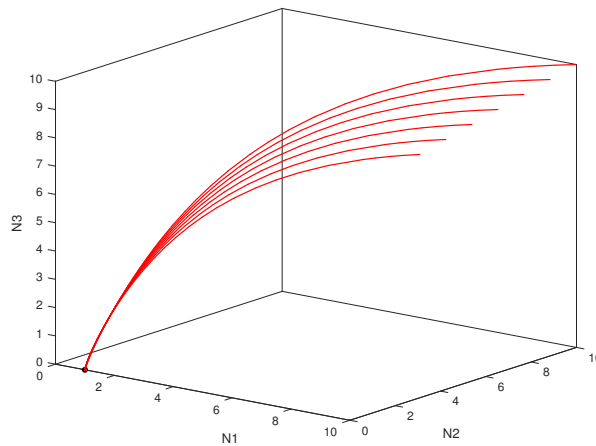


Abbildung 35: Phasenportrait des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 < 0$ und $z_1 < 0$ mit den Parametern $r_2 = 3$ und $r_1 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

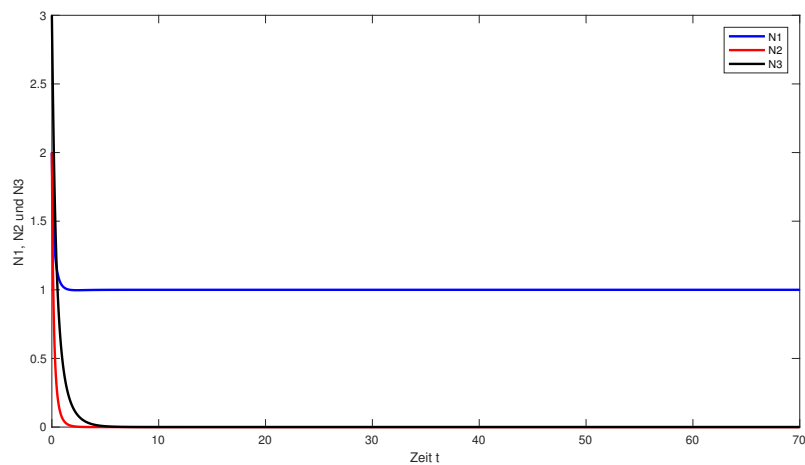


Abbildung 36: Langzeitverhalten des Nahrungsketten-Modells für 3 Spezies für den Fall $z_2 < 0$ und $z_1 < 0$ mit den Parametern $r_2 = 3$ und $r_1 = r_3 = a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{23} = a_{32} = a_{33} = 1$.

5.2 Ein Modell für zyklischen Wettbewerb

Bisher haben wir gesehen, dass sobald es einen inneren Gleichgewichtspunkt gibt, ist er global stabil. In diesem Abschnitt werden wir sehen, dass dies für Wettbewerbsmodelle nicht gilt.

Wir beschäftigen uns mit folgendem dreidimensionalen Modell in [3]:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1(1 - N_1 - aN_2 - bN_3) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2(1 - bN_1 - N_2 - aN_3) \\ \frac{dN_3}{dt} &= N_3(1 - aN_1 - bN_2 - N_3)\end{aligned}\tag{68}$$

mit folgenden Bezeichnungen

$N_i = N_i(t) \in \mathbb{R}_0^+$	Anzahl der i -ten Population	zeitabhängig
$0 < b < 1 < a$	mit $a + b > 2$	konstant

Hier ist anzumerken, dass diese Voraussetzung sehr spezifisch sind und in der Form kaum in der Natur vorkommen. Sie erleichtern und ermöglichen allerdings Berechnungen und Analysen für allgemeinere Situationen.

Das Modell (68) beschreibt sogenannte *zyklische Interaktionen* - ersetzt man Spezies 1 durch Spezies 2, Spezies 2 durch Spezies 3 und Spezies 3 durch Spezies 1, so bleiben die Gleichungen in (68) unverändert. Durch diese Annahme vereinfacht sich die Analyse, da die Eigenwerte der entsprechenden Jacobi-Matrix, die zyklisch ist, relativ einfach berechnet werden können.

Eine allgemeine zyklische $n \times n$ Matrix ist definiert als:

$$A = \begin{pmatrix} a_0 & a_1 & \cdots & a_{n-1} \\ a_{n-1} & a_1 & \cdots & a_{n-2} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ a_1 & a_2 & \cdots & a_0 \end{pmatrix}$$

Sie besitzt Eigenwerten der Form

$$\lambda_i = \sum_{k=0}^{n-1} a_k \zeta^{ki} \quad i = 0, \dots, n-1 \text{ mit } \zeta \text{ ist die } n\text{-te Einheitswurzel } \zeta = \exp(2\pi i/n) \tag{69}$$

Modellanalyse

Der Zustandsraum ist

$$\mathbb{R}_+^3 = \{(N_1, N_2, N_3) \in \mathbb{R}^3 : N_i \geq 0 \text{ für } i = 1, \dots, 3\}$$

Setzt man die Gleichungen in (68) Null und löst dieses Gleichungssystem, erhalten wir den eindeutigen inneren Gleichgewichtspunkt

$$E_1 = (e_1, e_2, e_3) = \frac{1}{1+a+b}$$

Die Jacobi-Matrix für (68) lautet:

$$J(N_1, N_2, N_3) = \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - aN_2 - bN_3 & -aN_2 & -bN_3 \\ -bN_2 & 1 - bN_1 - 2N_2 - aN_3 & -aN_3 \\ -aN_3 & -bN_2 & 1 - aN_1 - bN_2 - 2N_3 \end{pmatrix}$$

Ausgewertet an E_1 ergibt:

$$J(e_1, e_2, e_3) = \frac{1}{1+a+b} \begin{pmatrix} -1 & -a & -b \\ -b & -1 & -a \\ -a & -b & -1 \end{pmatrix}$$

Diese Matrix ist zyklisch, ihre Eigenwerte sind wegen (69) $\lambda_1 = -1$ und

$$\lambda_1 = \overline{\lambda_2} = \frac{1}{1+a+b}(-1 + ae^{2\pi i/3} - be^{4\pi i/3}) \quad (70)$$

Der Realteil von (70), der zur Klassifikation des Gleichgewichtspunkts von Bedeutung ist, ist:

$$\frac{1}{1+a+b} \left(-1 + \frac{a+b}{2} \right) \quad (71)$$

Aufgrund unserer Annahme, dass $a+b > 2$ ist, ist der Klammerausdruck positiv, wodurch der Term in (71) positiv ist.

$\rightsquigarrow E_1$ ist ein Sattelpunkt.

Das Modell (68) hat noch vier weitere Gleichgewichtspunkte, die am Rand von \mathbb{R}_+^3 liegen:

$$E_2 = (0, 0, 0), \quad E_3 = (1, 0, 0), \quad E_4 = (0, 1, 0), \quad E_5 = (0, 0, 1)$$

$$J(E_3) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 \\ 0 & 1-b & 0 \\ 0 & 0 & 1-a \end{pmatrix}, \quad J(E_4) = \begin{pmatrix} 1-a & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 1-b \end{pmatrix}, \quad J(E_5) = \begin{pmatrix} 1-b & 0 & 0 \\ 0 & 1-a & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Wie man leicht erkennen kann, sind $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$, $(0, 0, 1)$ Sattelpunkte.

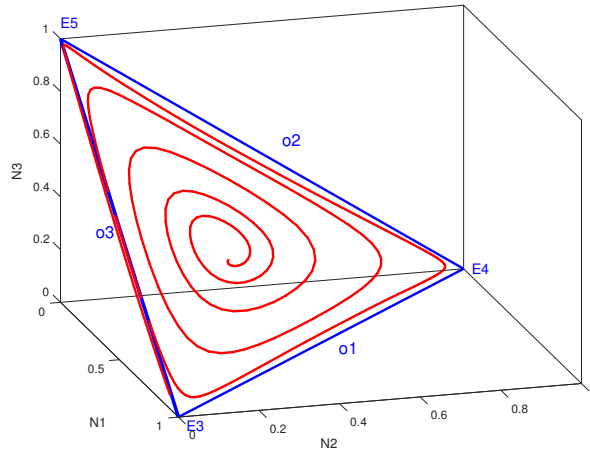


Abbildung 37: Phasenportrait des zyklischen Wettbewerbs für 3 Spezies mit $a = 1.7$ und $b = 0.5$, vgl. [3]

Die Analyse des Modells (68) zeigt uns ein neues Verhalten eines dynamischen Systems zeigen, siehe dazu Abbildung 37.

Die Einschränkung des Modells (68) auf die Ebene $N_3 = 0$ ist ein zweidimensionales Konkurrenzmodell, in dem sich N_2 durchsetzt, es gibt einen Orbit o_1 , der E_3 mit E_4 verbindet und für den E_3 ein α -Limes und E_4 ein ω -Limes ist. Analog geht man nun mit den Einschränkungen auf die beiden anderen Ebenen $N_1 = 0$ und $N_2 = 0$ vor:

Für $N_1 = 0$ gibt es einen Orbit o_2 , der E_4 mit E_5 verbindet und für den E_4 ein α -Limes und E_5 ein ω -Limes ist.

Für $N_2 = 0$ gibt es einen Orbit o_3 , der E_5 mit E_3 verbindet und für den E_5 ein α -Limes und E_3 ein ω -Limes ist.

Die Orbits o_1, o_2, o_3 bilden ein Dreieck, dessen Eckpunkte die drei Sattelpunkte E_3, E_4 und E_5 sind.

Sei H nun die Menge bestehend aus den drei Sattelpunkten E_3, E_4, E_5 und den drei Orbits o_1, o_2, o_3 . Eine solche invariante Menge bestehend aus Gleichgewichtspunkten und verbindenden Orbits, nennt man einen **heteroklinen Zyklus**.

Eine Lösungskurve von (68) befindet sich jeweils einige Zeit in der Nähe der Sattelpunkte E_3, E_4 und E_5 , bevor sie sehr rasch entlang der Orbits o_1, o_2, o_3 zum jeweils nächsten Sattelpunkt wandert. Da Sattelpunkte nicht die notwendige Stabilität aufweisen, sodass die Trajektorie langfristig gegen einen der Sattelpunkte konvergiert, verweilt die Trajektorie immer länger und immer näher am Sattelpunkt, bewegt sich anschließend sehr schnell zum nächsten Sattelpunkt und verweilt dort wieder eine gewisse Zeit. Die Perioden beziehungsweise die Zeit, die die Lösungskurve bei den jeweiligen Sattelpunkten verweilt, wird mit der Zeit immer länger.

Für die drei Spezies N_1 , N_2 und N_3 bedeutet das, dass es Zeitspannen gibt, in denen es so aussieht, dass N_1 den Wettbewerb gewinnt, während die anderen beiden Spezies drohen auszusterben.

Es kommt jedoch zu einem Zeitpunkt, an dem die Dichte von N_1 sehr schnell sinkt, N_2 sich erholt und schließlich für eine gewissen Zeit dominiert. Auch die Dichte von N_2 fällt plötzlich und sehr rasch, sodass sich N_3 eine Zeit durchsetzen kann, bevor N_1 wieder dominiert.

Dieses beschriebene Langzeitverhalten ist in Abbildung 38 zu sehen, die Zeitspannen, in denen jeweils eine Spezies dominiert, während die anderen beiden beinahe ausgestorben sind, werden immer länger.

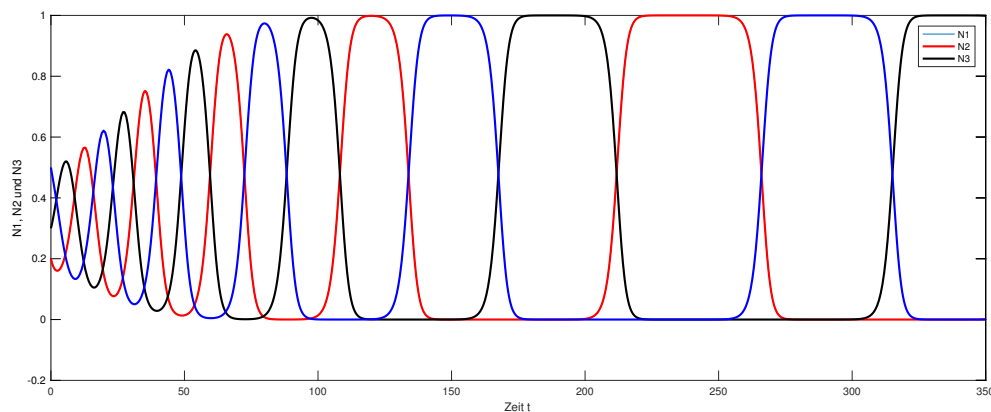


Abbildung 38: Langzeitverhalten des zyklischen Wettbewerbs für 3 Spezies mit $a = 1.7$ und $b = 0.5$

Wir zeigen nun, dass H der ω -Limes von allen Orbits im Inneren von \mathbb{R}_+^3 ist. Dabei gehen wir analog zu [3] vor und definieren uns folgende Funktionen:

$$S = N_1 + N_2 + N_3 \quad P = N_1 N_2 N_3 \quad (72)$$

Ableiten ergibt:

$$S' = N_1 + N_2 + N_3 - [N_1^2 + N_2^2 + N_3^2 + (a + b)(N_1 N_2 + N_2 N_3 + N_1 N_3)]$$

und

$$P' = \frac{dN_1}{dt} N_2 N_3 + N_1 \frac{dN_2}{dt} N_3 + N_1 N_2 \frac{dN_3}{dt}$$

Man kann P' durch P und S darstellen:

$$P' = P(3 - (1 + a + b)S)$$

Wir berechnen die Ableitung der Ljapunovfunktion $V(N_1, N_2, N_3) = \frac{P}{S^3}$:

$$\left(\frac{P}{S^3}\right)' = S^{-4} P \left(1 - \frac{a+b}{2}\right) [(N_1 - N_2)^2 + (N_2 - N_3)^2 + (N_3 - N_1)^2] \leq 0, \quad (73)$$

Wegen Ljapunov's Theorem 2.1 konvergieren alle Trajektorien, die nicht auf der Diagonale $N_1 = N_2 = N_3$ liegen gegen den Rand von \mathbb{R}_+^3 , weil dort $P = 0$. Wir haben allerdings gesehen, dass dort die einzige Möglichkeit für einen ω -Limes die Menge H ist.

Es sei noch angemerkt, dass die Anforderungen durch a und b an das Modell (68) sehr speziell sind, sodass so ein ω -Limes in Form eines heteroklinen Zyklus in der Realität kaum vorkommen wird, es wird sich nach einiger Zeit eine Spezies durchsetzen, während die anderen beiden aussterben werden.

Für die letzten beiden Abschnitte gilt: Gibt es einen inneren Gleichgewichtspunkt und konvergieren die Trajektorien weder gegen den Rand von \mathbb{R}_+^3 noch gegen unendlich, so konvergieren die zeitlichen Mittelwerte gegen den inneren Gleichgewichtspunkt, siehe Abschnitt 4.1.1.

Für das Modell (68) konvergieren die Trajektorien jedoch gegen den Rand von \mathbb{R}_+^3 , es ist also naheliegend, dass die zeitlichen Mittelwerte nicht mehr gegen einen einzelnen Punkt konvergieren.

In [3] ist detailliert hergeleitet und bewiesen, dass die Menge aller Grenzpunkte des Zeitmittels

$$z(T) = \frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt \quad (74)$$

mit

$$N(t) = (N_1, N_2, N_3) \quad \text{und} \quad z(t) = (z_1, z_2, z_3)$$

der Rand des Dreiecks $A_1A_2A_3$ ist, siehe dazu Abbildung 39.

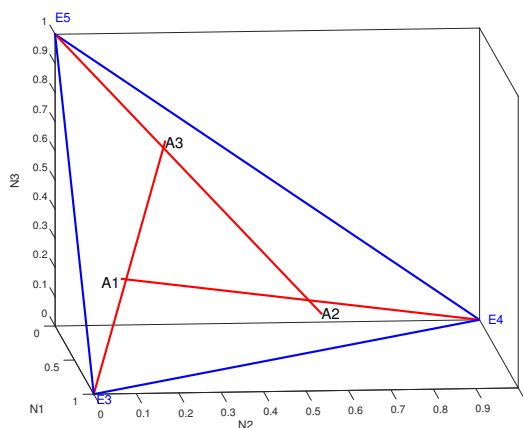


Abbildung 39: Der Rand des Dreiecks $A_1A_2A_3$ ist die Menge aller Grenzpunkte von (74)

6 Zusammenfassung

Diese Arbeit bietet neben einigen wichtigen Methoden zum Lösen dynamischer Systeme, eine Übersicht an mathematischen Modellen zur Beschreibung der Wechselwirkungen für eine, zwei und mehr Populationen.

Sind eindimensionale Modelle verhältnismäßig einfach in der Analyse, gestaltet sich diese bei zweidimensionalen Systemen zum Teil schwieriger. Mithilfe von verschiedenen Methoden es ist möglich, das Verhalten, welches je nach Modell sehr unterschiedlich sein kann, zu analysieren.

Für Räuber-Beute-Modelle sind periodisches Verhalten, Konvergenz gegen ein inneres Gleichgewicht oder Konvergenz gegen einen stabilen Grenzzyklus möglich - es kann jedoch auch zur Ausrottung der Räuberpopulation kommen.

In Modellen, die einen Wettbewerb zwischen Spezies modellieren, ist es intuitiv, dass sich langfristig ein Konkurrent durchsetzt, während der andere ausstirbt. Diese Vermutung wird in den meisten Fällen bestätigt, unter spezieller Wahl der Parameter ist eine Koexistenz beider Spezies möglich und die Lösungen konvergieren gegen ein inneres Gleichgewicht.

Die Konvergenz gegen ein inneres Gleichgewicht gewährt für Modelle, die Mutualismus modellieren, dass es möglich ist, Koexistenz zu erhalten. Exponentielles Wachstum beider Population ist genauso wie das Aussterben beider Population ein Verhalten, welches auftreten kann, wenn beide Populationen voneinander profitieren.

Modelle, die die Interaktion von mehr als zwei Populationen beschreiben, sind im Allgemeinen deutlich aufwendiger in der Analyse. Im letzten Kapitel werden grundlegende Eigenschaften für n -dimensionale Modelle bewiesen. Als Beispiele werden ein dreidimensionales Nahrungskettenmodell sowie ein Modell für zyklischen Wettbewerb für drei Spezies analysiert.

Literatur

- [1] MURRAY, JAMES D.: *Mathematical Biology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Seattle, 1993.
- [2] BROKATE, MARTIN, NORBERT HENZE, FRANK HETTLICH, ANDREAS MEISTER, GABRIELA SCHRANZ-KIRLINGER und THOMAS SONAR: *Grundwissen mathematik-studium*. Springer Spektrum, 2016.
- [3] HOFBAUER, JOSEF und KARL SIGMUND: *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [4] VEBLEN, OSWALD: *Theory on Plane Curves in Non-Metrical Analysis Situs*. Transactions of the American Mathematical Society, 6, 1905.
- [5] BENDIXSON, IVAR: *Sur les courbes définies par des équations différentielles*. Acta Mathematica, 24, 1901.
- [6] SALISBURY, ALEXANDER: *Mathematical Models in Populations Dynamics*. Diplomarbeit, New College of Florida, 2011.
- [7] *Global Population Dynamics Database*. <https://ecologicaldata.org>. Accessed: 2018-10-16.
- [8] ROOS, ANDRÉ M. DE: *Modeling Population Dynamics*. Diplomarbeit, University of Amsterdam, 2014.
- [9] LOGAN, J. DAVID und WILLIAM R. WOLESENSKY: *Mathematical Methods in Biology*. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, 2009.
- [10] PIELOU, EVELYN C.: *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., 1977.
- [11] ORTLIEB, CLAUS PETER: *Dynamische Modelle in den Lebens- und Gesellschaftswissenschaften*. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 2009.
- [12] CHAUVET, ERICA, JOSEPH E. PAULLET, JOSEPH P. PREVITE und ZAC WALLS: *A Lotka-Volterra Three-Species Food Chain*. Mathematics Magazine, 75(4):243–255, 2002.
- [13] HENING, ALEXANDRU und DANG H. NGUYEN: *Stochastic Lotka-Volterra food chains*. Bulletin of Mathematical Biology, 77, 2017.
- [14] GARD, THOMAS C. und THOMAS G. HALLAM: *Persistence in food webs. I. Lotka-Volterra food chains*. Bulletin of Mathematical Biology, 41, 1979.
- [15] *Lotka-Volterra-Regeln*. <https://de.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra-Regeln>. Accessed: 2018-10-11.
- [16] *Amensalismus*. <https://de.wikipedia.org/wiki/Amensalismus>. Accessed: 2018-10-11.

- [17] *Kommensalismus*. <https://de.wikipedia.org/wiki/Kommensalismus>. Accessed: 2018-10-11.
- [18] *Beispiele für Kommensalismus*. <https://www.lernhelfer.de/schuelerlexikon/biologie/artikel/kommensalismus>. Accessed: 2018-10-16.