



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
WIEN

Vienna University of Technology

DIPLOMARBEIT

Mathematische Modelle in der Ökologie

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

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

durch

Karel Frans Christiaan Slijkhuis, Bakk. Rer. Nat.
Liesingtalstraße 42
2384 Breitenfurt

Datum

Unterschrift (Student)

Inhalt

0 Notationshinweise.....	3
1 Einleitung.....	4
2 Wachstumsmodell und logistische Differentialgleichung.....	5
3 Räuber-Beute-Modell.....	10
3.1 Ein einfaches System: Das Lotka-Volterra-Modell.....	10
3.2 Lösungen von Differentialgleichungen.....	12
3.3 Stabilitätseigenschaften von Gleichgewichtspunkten.....	13
3.4 Lösungen des Lotka-Volterra-Modells.....	17
3.5 Modifikationen des Lotka-Volterra-Modells.....	22
3.6 Periodische Bahnen.....	26
3.7 Ein Räuber-Beute-Modell mit nichtlinearer Wachstumsrate.....	28
3.8 Ein allgemeines Räuber-Beute-Modell.....	31
4 Konkurrenz.....	33
4.1 Das Konkurrenz-Modell von Volterra.....	34
4.2 Skalierung des Modells.....	37
4.3 Konkurrenz mit nichtlinearen Wachstumsraten.....	43
5 Symbiose.....	45
5.1 Ein einfaches Symbiose-Modell.....	46
5.2 Symbiose mit logistischem Wachstum.....	47
6 Schlussbemerkungen.....	52
Abbildungsverzeichnis.....	54
Tabellenverzeichnis.....	54
Literatur.....	55

0 Notationshinweise

Wir vereinbaren hier einige im Folgenden verwendete Notationen:

\mathbb{R}	Menge der reellen Zahlen
\mathbb{R}^n	Menge der n -tupeln reeller Zahlen
\mathbb{R}^+	$(0, \infty)$, Menge der positiven reellen Zahlen
\mathbb{R}_0^+	$[0, \infty)$, Menge der nichtnegativen reellen Zahlen
$(\mathbb{R}^+)^2$	$(0, \infty) \times (0, \infty) = \{(x, y): 0 < x < \infty, 0 < y < \infty\}$
$(\mathbb{R}_0^+)^2$	$[0, \infty) \times [0, \infty) = \{(x, y): 0 \leq x < \infty, 0 \leq y < \infty\}$
$\frac{dx}{dt} = \dot{x}$	Ableitung von x nach t
$\frac{df}{dx} = f'$	f ist Funktion von x , f' die Ableitung von f nach x

Tabelle 1: Notationshinweise

1 Einleitung

Heutzutage wächst das Bewusstsein über den Einfluss des Menschen auf die Natur immer stärker. Die Problematik der Überfischung in der Nordsee oder im Mittelmeer, der Raubbau und die Zerstörung von Urwald-Gebieten, Naturkatastrophen, die durch Menschen ausgelöst werden, wie zum Beispiel die Ölkatastrophe im Golf von Mexiko, sind Probleme, deren Lösung immer dringender wird. Um diese Ökosysteme wieder aufzubauen, ist es wichtig, ein Verständnis für die Wirkungsweisen dieser Systeme zu bekommen. Die mathematische Ökologie beschäftigt sich schon seit geraumer Zeit mit der Modellierung verschiedener Systeme und Wechselwirkungen, die in der Natur vorkommen. Dabei werden drei verschiedene Teilgebiete der Ökologie unterschieden:

- Physiologische Ökologie: Die Physiologische Ökologie untersucht die Wechselwirkungen zwischen einzelnen Individuen und ihrer Umwelt, also wie sich Änderungen von zum Beispiel Nahrungsvorkommen oder Temperatur auf Individuen einer Spezies auswirken.
- Populationsökologie: Die Populationsökologie beschäftigt sich mit gesamten Populationen in einem Lebensraum und deren Entwicklung und mit den Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Populationen.
- Ökosystemforschung: Hier werden ganze Ökosysteme untersucht wie Seen, Wälder, Gebirge. Hierin enthalten ist auch das Studium der gesamten Biosphäre.

Trotz der Fortschritte, die bisher erzielt wurden, und der leistungsstarken Computer ist es bis heute höchstens ein Wunschtraum, detaillierte Modelle aufzustellen, die alle Komponenten berücksichtigen. Trotzdem können auch vereinfachte Modelle wertvolle Einsichten über die Prozesse der Natur liefern und bieten gerade aufgrund ihrer Einfachheit Möglichkeiten, grundlegende Wechselwirkungen zu simulieren und zu verstehen.

Im ersten Teil der Arbeit werden wir uns mit der Modellierung vom Wachstum einzelner, isolierter Populationen beschäftigen. Dabei soll die logistische Differentialgleichung aufgestellt, analysiert und modifiziert werden, um Wachstumsprozesse zu beschreiben.

Im zweiten Teil der Arbeit wird die Interaktion zwischen zwei verschiedenen Spezies untersucht. Dabei werden verschiedene Arten der Interaktion unterschieden, die auch auf verschiedene Arten behandelt werden.

- Räuber-Beute-Verhältnis: Eine Art dient der anderen als Nahrungsquelle. Naheliegende Beispiele sind Fleischfresser und Pflanzenfresser. Allerdings kann man das Räuber-Beute-Verhältnis auch auffassen als Wirt-Parasit-System, denn auch hier profitiert eine Spezies von der anderen, die dadurch schlechter gestellt ist.
- Konkurrenz: Beide Spezies konkurrieren um eine gemeinsame Ressource. Ressourcen können dabei verschiedene Dinge sein: Nahrungsquellen oder auch Platzangebot in einem Lebensraum. Genauso vielfältig können auch die Konkurrenz-Situationen sein, ob das nun verschiedene Raubtiere sind, die um die gleichen Beutetiere konkurrieren, oder Pflanzen, die um das Licht der Sonne konkurrieren.
- Symbiose: Beide Spezies profitieren voneinander. Ein gutes Beispiel hierfür sind Pflanzen und ihre Bestäuber. Die Bestäuber (Bienen, Schmetterlinge etc.) haben durch die Pflanzen eine Nahrungsquelle (Nektar), während die Pflanzen sich dank der Bestäuber vermehren und fortpflanzen können.

Im abschließenden Schlusswort wird kurz auf Anwendungen der ökologischen Erkenntnisse eingegangen.

2 Wachstumsmodell und logistische Differentialgleichung

Eines der grundlegendsten Modelle beschäftigt sich mit dem Wachstum der Größe einer Population x_n über die Zeit, wir suchen also eine Gesetzmäßigkeit, nach der sich x_n entwickelt. Um dies zu modellieren, beginnen wir mit zwei sehr vereinfachenden Annahmen, nämlich, dass das Wachstum von einer Generation zur nächsten konstant bleibt und dass wir getrennte Generationen betrachten. Dann lässt sich das Bevölkerungswachstum folgendermaßen beschreiben:

$$x_{n+1} = rx_n.$$

Daraus folgt, wenn man die Größe x_0 einer bestimmten Basis-Generation kennt, dass die Populationsgröße in der n -ten Generation $x_n = r^n x_0$ beträgt. Man erkennt sofort, dass diese Population für $r > 1$ exponentiell ins Unendliche anwachsen wird, während sie für $r < 1$ aussterben wird. Natürlich ist es unsinnig, anzunehmen, dass eine Population unendlich groß werden kann, doch bevor wir dieses Problem angehen, wollen wir zuerst diese Gleichung für einen kontinuierlichen Generationenwechsel umformulieren. Wenn die Generationen nicht getrennt sind, kann man die Größe der Population zum Zeitpunkt t als $x(t)$ beschreiben. Dann ist $x(t + \Delta t) - x(t)$ der Zuwachs der Population in der Zeit Δt . Der Grenzwert

$$\dot{x}(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}$$

beschreibt die Wachstumsgeschwindigkeit der Population zum Zeitpunkt t . Die Größe $\frac{\dot{x}}{x}$ ist die Wachstumsrate und beschreibt den mittleren Anteil, den ein Individuum zum Bevölkerungswachstum pro Zeiteinheit beiträgt. Wenn wir nun die Wachstumsrate umformen und weiterhin annehmen, dass das Bevölkerungswachstum konstant r ist, kommen wir auf folgende Gleichungen:

$$\frac{\dot{x}}{x} = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{d}{dt} (\log x) = (\log x) \dot{}$$

$$\dot{x} = rx$$

Also folgt: $(\log x) \dot{} = r$.

Durch Integration bekommen wir: $\log x(t) = rt + \log x(0)$

und durch weiteres Umformen: $x(t) = x(0)e^{rt}$,

also, wie schon im Fall der getrennten Generationen, bekommen wir im Falle vom kontinuierlichen Generationenwechsel ein exponentielles Wachstum. Obwohl also anfangs mit diskretem Generationenwechsel eine grobe Einschränkung verglichen zur Realität angenommen wurde, erkennen wir, dass bei gleicher Modellierung auch im kontinuierlichen Fall ein ähnliches Ergebnis für das Bevölkerungswachstum auftritt. Allerdings bleibt das Problem des unbeschränkten Wachstums noch bestehen. Es ist zwar einleuchtend, dass ein Wachstum wie eben beschrieben unter optimalen Umständen (Platzangebot, Nahrungsangebot, also optimale Versorgung für die Population ohne Räuber) möglich ist, allerdings gibt es irgendwann natürliche Grenzen,

die so ein Wachstum stoppen werden. Diese Grenze ist abhängig von der Populationsgröße. Wenn wir diese Grenze in unser Modell einbauen, erhalten wir bei linearer Abnahme der Ressourcen folgende, die sogenannte *logistische*, Differentialgleichung

$$\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

wobei $r, K > 0$ sind. K kann dabei betrachtet werden als die Grenze, die der Lebensraum der Population vom Wachstum her setzt. Das Gleichgewicht, bei dem die Bevölkerung weder zunimmt noch abnimmt, also wo $\dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = 0$ gilt, ist bei $x = 0$ oder bei $x = K$. Dass die Bevölkerung nicht wachsen kann, wenn keine Bevölkerung da ist, ist trivial. Die Bevölkerungsgröße ändert sich aber auch nicht bei $x = K$. Sollte die Größe der ursprünglichen Bevölkerung $x_0 > K$ sein, sinkt die Größe der Population, für $x_0 < K$ steigt sie. Asymptotisch stellt sich also K als Gleichgewichtspunkt ein. Für dieses einfache Modell kann sogar eine explizite Lösung angegeben werden. Durch Trennung der Variablen erhalten wir

$$\frac{dt}{dx} = \frac{1}{rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)} = \frac{1}{r} \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x}\right)$$

und nach Integration

$$t(x) = \int \frac{1}{r} \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x}\right) dx = \frac{1}{r} \log \left| \frac{x}{K - x} \right| + const.$$

Daraus bekommt man die Lösung

$$x(t) = \frac{Kx(0)e^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)}.$$

Die Lösungskurven sind in Abbildung 1 dargestellt.

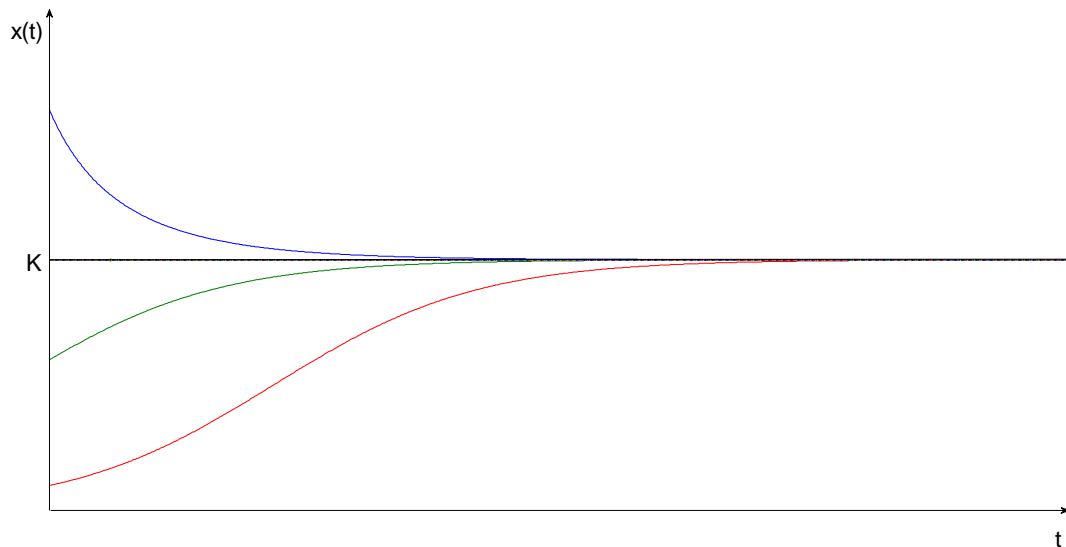


Abbildung 1: Logisches Wachstum mit verschiedenen Startwerten

Dabei stellt die blaue Kurve die Lösung mit einem Startwert über K dar, die schwarze Linie K , die grüne Linie die Lösung mit einem Startwert zwischen K und dem Wendepunkt $\frac{K}{2}$ und die rote Kurve die Lösung mit einem Startwert unterhalb von $\frac{K}{2}$. Man erkennt, dass für Werte die noch weit von K entfernt sind, also für alle Startwerte x_0 die kleiner sind als der Wendepunkt $\frac{K}{2}$, das Wachstum fast exponentiell ist, was unserem ersten Modell entsprechen würde. In der Nähe der Kapazitätsgrenze K des Lebensraums der Population nähert sich die Populationsgröße asymptotisch dem Grenzwert an. Für Startwerte zwischen K und $\frac{K}{2}$ sieht man, dass der Wendepunkt der Lösung, die für Startwerte unter $\frac{K}{2}$ auftritt, nicht vorhanden ist. Dieses Wachstumsgesetz von *Verhulst* ist heute weitgehend akzeptiert (siehe Prüß, S.3). Es ist insbesondere deshalb sehr beliebt, weil es mit zwei Parametern auskommt. Diese haben eine eindeutige Bedeutung und können sich aus Messungen leicht bestimmen lassen, da die Lösungen des Modells explizit bekannt sind.

Man kann solche Wachstumsmodelle auch allgemeiner betrachten, indem man statt $\dot{x} = xr(1 - \frac{x}{K})$ allgemeiner Wachstumsgesetze der Art $\dot{x} = xg(x)$ betrachtet, wobei $g(x)$ folgenden Bedingungen genügen muss:

- g ist lokal Lipschitz
- $g(x) > 0$ für $x \in (0, K)$
- $g(x) < 0$ für $x \in (K, \infty)$

Wachstumsgesetze dieser Art heißen *verallgemeinert logistisch*. Abbildung 2 zeigt ein Beispiel für ein solches Wachstumsgesetz mit Kapazität $K = 1$. Unter der Kapazitätsgrenze ist das Wachstum positiv, sobald die Populationsgröße die Kapazität

überschreitet, ist das Wachstum negativ. Nun stellt sich natürlich die Frage, ob solche Systeme auch eine Lösung haben. Der Satz von Picard-Lindelöf garantiert uns für die Differentialgleichung $\dot{x} = g(x)x$ Lösungen auf einem maximalen Existenzintervall und, da die Funktion $g(x)$ nur K als positive Nullstelle hat, ist dies auch der Grenzwert, gegen den die Lösungsfunktion $x(t)$ strebt, falls $x(0) > 0$.

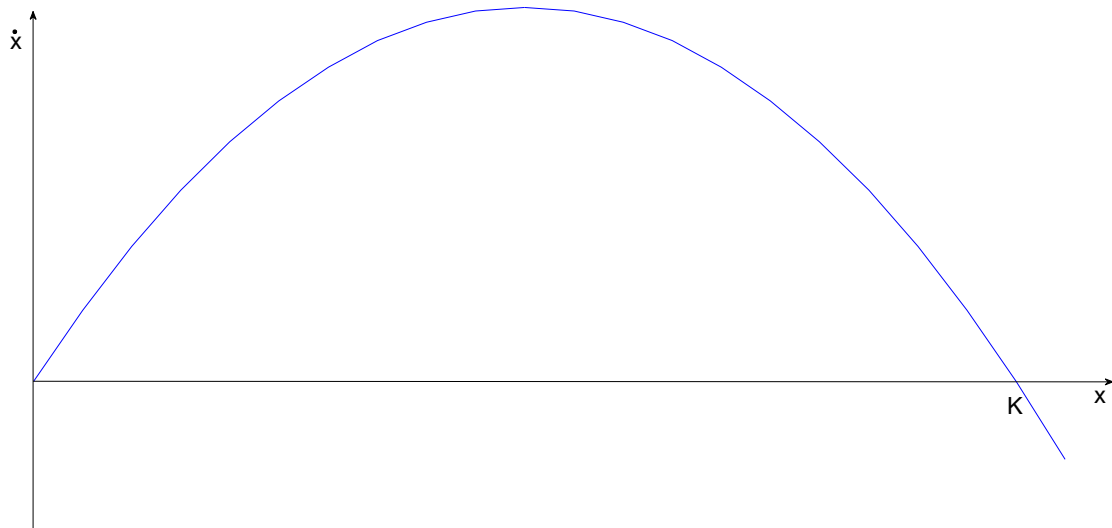


Abbildung 2: Wachstumsfunktion $g(x)$

Im Allgemeinen wird der Fall, dass $x_0 > K$ ist, eher selten auftreten, außer wenn externe Faktoren dafür sorgen, dass die Kapazität des Lebensraums reduziert wird. Daher ist der Fall $x_0 < K$ interessanter. Für diesen Fall können wir eine Modifikation vornehmen, die berücksichtigt, dass Populationen, deren Größe unterhalb einer kritischen Grenze L fällt, aussterben werden. Das kann daran liegen, dass fortpflanzungsfähige Individuen sich nicht finden oder die zu kleine Gruppe eine leichte Beute für Räuber ist. Um dies zu modellieren, sei die Wachstumsfunktion g so gewählt, dass folgende Bedingungen zutreffen:

- g ist lokal Lipschitz
- $g(x) < 0$ für $x \in (0, L)$
- $g(x) > 0$ für $x \in (L, K)$
- $g(x) < 0$ für $x \in (K, \infty)$

Ein Beispiel für eine solche Funktion ist leicht gefunden: $g(x) = r(x - L)(K - x)$. L ist hier ein weiteres Gleichgewicht, allerdings ein instabiles. Kleine Abweichungen von L lassen die Populationsgröße entweder absinken bis zum Aussterben der Population

oder ansteigen bis zum stabilen Gleichgewicht K . Ein typischer Verlauf für so eine Wachstumsfunktion wird in Abbildung 3 dargestellt.

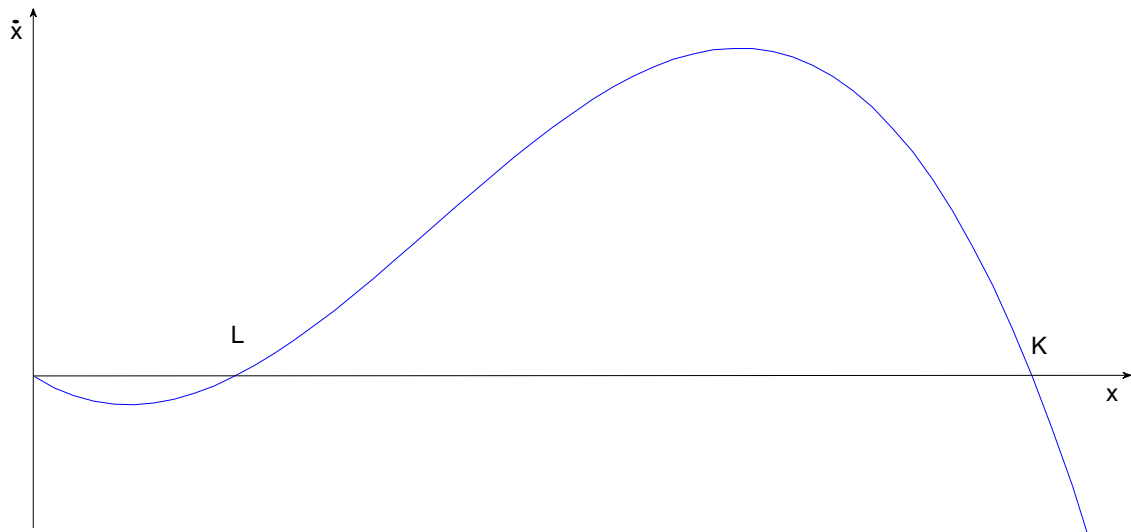


Abbildung 3: Modifizierte Wachstumsfunktion $g(x)$

3 Räuber-Beute-Modell

Einzelne Populationen zu betrachten, ist sehr angenehm, da es eine starke Vereinfachung ist. In der Realität kommt es allerdings äußerst selten vor, dass in einem Lebensraum nur eine einzelne Spezies existiert. Um die Komplexität zu vermeiden, die Wechselwirkungen zwischen allen Arten eines Lebensraums zu modellieren, wird vorerst nur die Wechselwirkung zwischen zwei Spezies untersucht. Wir wollen beginnen mit der Betrachtung von Räuber-Beute-Modellen. Beispiele für solche Interaktionen zwischen zwei Spezies gibt es genug in der Natur.

3.1 Ein einfaches System: Das Lotka-Volterra-Modell

Räuber-Beute-Systeme wurden schon in den frühen 1920er Jahren durch Lotka und Volterra untersucht. Volterra untersuchte dieses System aufgrund der Frage, wieso nach dem Ersten Weltkrieg, in dem der Fischfang in der Adria kaum betrieben wurde, der Anteil der Raubfische in der Adria deutlich höher war als vor dem Weltkrieg. Er nahm daraufhin an, dass das Wachstum der Population der Beutefische bei Abwesenheit der Raubfische konstant ist und dieses Wachstum durch Anwesenheit

von Raubfischen, abhängig von der Populationsgröße y , verringert wird. Das führte zu folgendem Ansatz für das Wachstum der Beutefischpopulation:

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by$$

mit $a, b > 0$. Die Raubfische sterben aus, wenn keine Beutefische vorhanden sind, die Population wächst aber mit steigender Anzahl an Beutefischen. Das führt zu folgendem Ansatz für das Wachstum der Raubfischpopulation:

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx$$

mit $c, d > 0$. Insgesamt kam er dadurch auf das Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx),\end{aligned}$$

um das Räuber-Beute-Verhältnis zu beschreiben.

Wir wollen nun noch einmal auf die einzelnen Terme des Gleichungssystems eingehen:

- In diesem Modell wird ein unbeschränktes Wachstum der Beutetier-Population angenommen bei Abwesenheit von Räubern. Das heißt, für $y = 0$ gilt $\dot{x} = ax$ mit positivem a .
- Für die Räuber gilt, dass diese ausschließlich die Beutetiere als Nahrung haben, daher nimmt in Abwesenheit der Beutetiere, also für $x = 0$, die Wachstumsrate der Raubtierpopulation ab: $\dot{y} = -cy$ mit positivem c .
- Die Häufigkeit der Begegnungen zwischen beiden Arten ist proportional zu dem Produkt der Populationsgrößen. Da diese Begegnungen für die Beutetiere eine Abnahme der Population bedingen, sinkt die Größe der Beutetierpopulation pro Zeiteinheit um den Term $-bxy$ mit positivem b . Gleichmaßen gilt für die Raubtierpopulation, dass diese besser gestellt ist durch diese Begegnungen, was durch den Term dxy mit positivem d ausgedrückt wird.

Diese drei Begründungen führen zu dem soeben beschriebenen Modell. Alfred J. Lotka leitete das gleiche System her bei der Untersuchung von hypothetischen chemischen Reaktionen mit periodischem Verhalten der chemischen Konzentration. In Abschnitt

3.4 wollen wir Lösungen studieren, Erkenntnisse aus diesem Modell ableiten und diese diskutieren.

3.2 Lösungen von Differentialgleichungen

Wir wollen zuerst Lösungen für gewöhnliche Differentialgleichungen betrachten und dann auf unser Modell eingehen. Wir schreiben:

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

für gewöhnliche Differentialgleichungen mit Komponenten

$$\dot{x}_i = f_i(t, x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, \dots, n.$$

Die Funktionen f_i sind definiert auf einer Teilmenge von \mathbb{R}^{n+1} und stetig differenzierbar in allen Variablen. Eine Lösung dieser Gleichungen ist eine Funktion

$$t \rightarrow \mathbf{x}(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$$

von einem Intervall I in \mathbb{R}^n , sodass alle Komponenten $x_i(t)$ differenzierbar sind und für alle $t \in I$ gilt:

$$\dot{x}_i(t) = f_i(t, x_1(t), \dots, x_n(t)), \quad i = 1, \dots, n.$$

Man kann die Lösung so sehen, als ob zu jedem Zeitpunkt t zu jedem Punkt \mathbf{x} aus dem Definitionsbereich der Differentialgleichung ein Vektor $\mathbf{f}(t, \mathbf{x})$ gehört, dessen Komponenten die $f_i(t, x_1, \dots, x_n), i = 1, \dots, n$, sind. Dieser Vektor beschreibt, mit welcher „Geschwindigkeit“ und in welche Richtung sich die Lösung, die durch diesen Punkt geht, von diesem Punkt aus entwickeln wird. Eine Lösung der Differentialgleichung ist eine Funktion $\mathbf{x}(t)$, bei der $\dot{\mathbf{x}}(t)$ für alle $t \in I$ mit $\mathbf{f}(t, \mathbf{x}(t))$ übereinstimmt.

Unter einer Startbedingung oder auch einem Anfangswert versteht man einen ausgezeichneten Punkt zu einem gegebenen t . Unter den Voraussetzungen, dass die Funktion $\mathbf{f}(t, \mathbf{x})$ in einer Umgebung $I \times U$ von (t_0, \mathbf{x}_0) stetig und Lipschitz-stetig bezüglich \mathbf{x} ist, existiert ein $T > 0$ so, dass eine eindeutige Lösung des Anfangswertproblems

$$\begin{aligned}\dot{\mathbf{x}} &= \mathbf{f}(t, \mathbf{x}) \\ \mathbf{x}(t_0) &= \mathbf{x}_0\end{aligned}$$

auf dem Intervall $[t_0 - T, t_0 + T]$ existiert.

Von besonderem Interesse sind autonome Differentialgleichungen. Dies sind Gleichungen der Form

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

also Gleichungen, die nicht explizit von der Zeit t abhängen. Eine der wichtigen Eigenschaften dieser Art von Differentialgleichungen ist die, dass für eine Lösung $\mathbf{x}(t)$ auch $\mathbf{x}(T + t)$ mit positivem T eine Lösung ist.

Auch wichtig ist folgende Aussage: Wenn (a, b) ein maximales Intervall ist, auf dem die Lösung $\mathbf{x}(t)$ existiert, und wenn eine kompakte Menge K im Definitionsbereich von \mathbf{f} existiert, für die gilt, dass $\mathbf{x}(t) \in K$ nicht verlässt, dann ist $(a, b) = (-\infty, \infty)$.

Wenn eine Teilmenge X des Definitionsbereiches von \mathbf{f} existiert, für die gilt, dass für alle $\mathbf{x} \in X$ und alle $t \in \mathbb{R}$ die Lösung definiert ist und in X liegt, dann wird durch eine autonome Differentialgleichung ein kontinuierliches dynamisches System festgelegt auf X . Jedes $\mathbf{x} \in X$ gehört dann zu einem Orbit $\{\mathbf{x}(t) : t \in \mathbb{R}\}$.

Es gibt drei Typen von Lösungen $\mathbf{x}(t)$, die auftreten können, wenn \mathbf{x} zu einem Orbit gehört:

- *Gleichgewicht:* Wenn $\mathbf{x}(t) \equiv \mathbf{x}$ für alle $t \in \mathbb{R}$, das heißt $\mathbf{x}(t)$ ist eine Konstante, dann ist \mathbf{x} ein Gleichgewicht. Für alle Gleichgewichte gilt, dass $\mathbf{f}(\mathbf{x}) = \mathbf{0}$. Wenn man in einem Gleichgewicht startet, wird man dieses nicht mehr verlassen.
- *Periodischer Punkt:* Wenn $\mathbf{x}(T) = \mathbf{x}(0)$ für ein $T > 0$ und $\mathbf{x}(t) \neq \mathbf{x}(0)$ für alle $t \in (0, T)$, nennt man \mathbf{x} einen periodischen Punkt mit der Periode T . Alle anderen Punkte des Orbits sind ebenfalls periodisch mit der Periode T . Topologisch gesehen entspricht der Orbit somit einem Kreis.
- Wenn $t \rightarrow \mathbf{x}(t)$ injektiv ist, gibt es keinen Punkt, der im Zeitverlauf mehr als einmal erreicht wird. Das bedeutet, dass die Lösung sich nie selbst schneidet. Anders formuliert: Die Lösung entspricht topologisch betrachtet einer Linie.

3.3 Stabilitätseigenschaften von Gleichgewichtspunkten

Nachdem wir uns jetzt mit den Lösungen befasst haben, wollen wir uns die Stabilitätseigenschaften von Gleichgewichten näher anschauen. Da es in der Ökologie oft um Gleichgewichtspunkte und das Verhalten von Lösungen in ihrer Umgebung geht, ist dies ein wichtiger Punkt. Wir beziehen uns hier wieder auf die Klasse der

autonomen Differentialgleichungen $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ wobei $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ und $\mathbf{f}: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ stetig differenzierbar ist.

Weiters bezeichne

$$J_{\mathbf{f}}(a) := \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{x}}(a) := \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(a) \right)_{i=1, \dots, n, j=1, \dots, n}$$

die Jacobi-Matrix von \mathbf{f} an der Stelle a .

Ein Gleichgewichtspunkt $\bar{\mathbf{x}}$ heißt stabil, wenn jede Lösung, die zum Zeitpunkt $t = 0$ hinreichend nahe bei $\bar{\mathbf{x}}$ beginnt, auch in der Nähe von $\bar{\mathbf{x}}$ bleibt. Mathematisch formuliert bedeutet dies:

$$\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0: \|\mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}}\| < \delta \implies \|\mathbf{x}(t) - \bar{\mathbf{x}}\| < \varepsilon \text{ für alle } t \geq 0.$$

Ein Gleichgewichtspunkt $\bar{\mathbf{x}}$ heißt lokal asymptotisch stabil, wenn er stabil ist und außerdem gilt, dass sich die Lösungen, die hinreichend nah bei $\bar{\mathbf{x}}$ beginnen, für $t \rightarrow \infty$ $\bar{\mathbf{x}}$ nähern. Mathematisch formuliert bedeutet dies:

$$\exists \delta_0 > 0: \|\mathbf{x}(0) - \bar{\mathbf{x}}\| < \delta_0 \implies \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \bar{\mathbf{x}}.$$

Alle Gleichgewichtspunkte, die nicht stabil sind heißen instabil.

Um das Stabilitätsverhalten eines Gleichgewichtspunktes $\bar{\mathbf{x}}$ herauszufinden, können wir uns die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_{\mathbf{f}}(\bar{\mathbf{x}})$ anschauen. Die Eigenwerte von $J_{\mathbf{f}}(\bar{\mathbf{x}})$ sind die Nullstellen r des charakteristischen Polynoms

$$\det(J_{\mathbf{f}}(\bar{\mathbf{x}}) - rI) = 0$$

der Matrix $J_{\mathbf{f}}(\bar{\mathbf{x}})$. Daraus sieht man sofort, dass für Dreiecksmatrizen die Eigenwerte genau den Diagonalelementen der Matrix entsprechen.

In unseren Betrachtungen kommen hauptsächlich Systeme mit zwei Variablen vor, das bedeutet, wir betrachten Systeme der Art

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

mit $\mathbf{x} = (x, y)$ und $\mathbf{f}(\mathbf{x}) = (F(x, y), G(x, y))$. Obwohl diese Systeme oft nichtlinear sind, können wir durch Linearisierung des Systems in einer Umgebung eines

Gleichgewichtspunktes das lokale Verhalten von Lösungen um den Gleichgewichtspunkt untersuchen. Das System ist nämlich in der Umgebung eines solchen Punktes fastlinear, und sein Verhalten stimmt daher dort größtenteils mit dem Verhalten des korrespondierenden linearen Systems überein. Wir betrachten also für die Linearisierung das System

$$\begin{aligned}\dot{x} &= F(x, y) \\ \dot{y} &= G(x, y),\end{aligned}$$

bei dem F und G nichtlinear sind. Wenn wir für dieses System die Taylorentwicklung am Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) durchführen, erhalten wir

$$\begin{aligned}F(x, y) &= F(\bar{x}, \bar{y}) + F_x(\bar{x}, \bar{y})(x - \bar{x}) + F_y(\bar{x}, \bar{y})(y - \bar{y}) + o_1(x, y) \\ G(x, y) &= G(\bar{x}, \bar{y}) + G_x(\bar{x}, \bar{y})(x - \bar{x}) + G_y(\bar{x}, \bar{y})(y - \bar{y}) + o_2(x, y).\end{aligned}$$

Für die Terme höherer Ordnung, o_1 und o_2 , gilt

$$\lim_{(x,y) \rightarrow (\bar{x}, \bar{y})} \frac{o_1(x, y)}{\sqrt{(x - \bar{x})^2 + (y - \bar{y})^2}} = \lim_{(x,y) \rightarrow (\bar{x}, \bar{y})} \frac{o_2(x, y)}{\sqrt{(x - \bar{x})^2 + (y - \bar{y})^2}} = 0.$$

Mithilfe der Tatsache, dass $F(\bar{x}, \bar{y}) = 0$ und $G(\bar{x}, \bar{y}) = 0$, und unter Vernachlässigung der Terme höherer Ordnung erhält man nun das entsprechende linearisierte System. Wir führen nun eine Variablentransformation ein, nämlich $u = x - \bar{x}$ und $v = y - \bar{y}$. Zu beachten ist hier, dass $\frac{dx}{dt} = \frac{du}{dt}$ und $\frac{dy}{dt} = \frac{dv}{dt}$ gilt. Mithilfe dieser Variablentransformation lässt sich das zu dem ursprünglichen System korrespondierende linearisierte System folgendermaßen anschreiben:

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

Die Koeffizientenmatrix besteht aus den partiellen Ableitungen der Funktionen F und G und ist somit genau die Jacobi-Matrix des Systems am Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) . Folgende Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Stabilitätseigenschaften von linearen und nichtlinearen Systemen abhängig von den Eigenwerten r_1, r_2 der Jacobi-Matrix eines zweidimensionalen Systems.

Eigenwerte r_1, r_2	Lineares System		Nichtlineares System	
	Typus	Stabilität	Typus	Stabilität
r_1, r_2 reell				
$r_1 > r_2 > 0$	uneigentlicher Knoten	instabil	uneigentlicher Knoten	instabil
$r_1 < r_2 < 0$	uneigentlicher Knoten	lokal asymptotisch stabil	uneigentlicher Knoten	lokal asymptotisch stabil
$r_2 < 0 < r_1$	Sattelpunkt	instabil	Sattelpunkt	instabil
$r_1 = r_2 > 0$	eigentlicher Knoten	instabil	eigentlicher Knoten oder Spiralpunkt	instabil
$r_1 = r_2 < 0$	eigentlicher Knoten	lokal asymptotisch stabil	eigentlicher Knoten oder Spiralpunkt	lokal asymptotisch stabil
$r_1, r_2 = \lambda \pm i\mu$ nicht reell				
$\lambda > 0$	Spiralpunkt	instabil	Spiralpunkt	instabil
$\lambda < 0$	Spiralpunkt	lokal asymptotisch stabil	Spiralpunkt	lokal asymptotisch stabil
$\lambda = 0$	Zentrum	stabil	Zentrum oder Spiralpunkt	unbestimmt

Tabelle 2: Stabilitätseigenschaften von linearen und nichtlinearen Systemen

Wie man anhand der Tabelle 1 erkennen kann, gibt es nur einen Fall, in dem keine Aussage getroffen werden kann über die Stabilität oder Instabilität eines Gleichgewichtspunktes: Bei einem Zentrum ist es nicht möglich, über die Analyse des linearisierten Systems eine Aussage über die Eigenschaft des betreffenden Gleichgewichtspunktes im nichtlinearen System zu machen. Durch die Koeffizientenmatrix des linearen Systems sind die Eigenwerte festgelegt. Wenn jedoch kleine Änderungen in den Koeffizienten auftreten, kann es passieren, dass die Eigenwerte so beeinflusst werden, dass die Stabilität oder Instabilität des Gleichgewichtspunktes verändert wird. Dieses Phänomen tritt auf bei Eigenwerten, die nur aus einem Imaginär-Teil bestehen, also Eigenwerte der Art $r = \pm i\mu$, wobei der Gleichgewichtspunkt ein Zentrum ist und die um das Zentrum verlaufenden Trajektorien geschlossene Kurven sind. Dadurch können schon kleine Veränderungen der Koeffizienten dazu führen, dass neue Eigenwerte $r' = \lambda' \pm i\mu'$ mit $|\lambda'|$ klein und

$\mu' \cong \mu$ entstehen. Falls $\lambda' \neq 0$, bilden die Trajektorien des Systems anstelle von geschlossenen Kurven um den Gleichgewichtspunkt Spiralen. Je nach dem Vorzeichen von λ' ist dann der Gleichgewichtspunkt lokal asymptotisch stabil ($\lambda' < 0$) oder instabil ($\lambda' > 0$). Es ist also im Falle eines Zentrums bei einem nichtlinearen System nicht möglich den nichtlinearen Term zu vernachlässigen, da dieser für das Stabilitätsverhalten entscheidend ist.

3.4 Lösungen des Lotka-Volterra-Modells

Das Lotka-Volterra-Modell

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx)\end{aligned}$$

hat unter anderem folgende drei offensichtliche Lösungen:

- $x(t) = y(t) = 0$
- $x(t) = 0, y(t) = y(0)e^{-ct}$ mit $y(0) > 0$
- $y(t) = 0, x(t) = x(0)e^{at}$ mit $x(0) > 0$.

Wenn zu einem bestimmten Zeitpunkt kein Individuum einer Population am Leben ist, kann die Population auch nicht wachsen. Durch die Annahme, dass sich die Räuber nur von den Beutetieren ernähren, muss die Räuberpopulation aussterben, wenn keine Beutetiere mehr am Leben sind. In Abwesenheit von Räubern können sich die Beutetiere ohne Beschränkung vermehren, wie wir jedoch diskutiert haben, ist das eine sehr unrealistische Situation. Wir werden nach der Betrachtung dieses historischen Modells einige Änderungen besprechen, die das Modell realistischer machen.

Es gibt genau zwei Gleichgewichtspunkte $\mathbf{F}_1 = (0,0)$ und $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ mit $\bar{x} = \frac{c}{d}$ und $\bar{y} = \frac{a}{b}$. Um nun das Stabilitätsverhalten der Gleichgewichtspunkte zu untersuchen, betrachten wir das mit dem Lotka-Volterra-Modell korrespondierende lineare System

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - b\bar{y} & -b\bar{x} \\ d\bar{y} & -c + d\bar{x} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Wir wollen uns jetzt beide Gleichgewichtspunkte ansehen und für diese die Eigenwerte der Jacobi-Matrix berechnen.

- Der triviale Gleichgewichtspunkt $\mathbf{F}_1 = (0,0)$
Wenn wir diesen Gleichgewichtspunkt einsetzen, erhalten wir als korrespondierendes lineares System in der Umgebung von \mathbf{F}_1

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

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_f(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$ sind $r_1 = a$ und $r_2 = -c$.

Laut Tabelle 1 ist \mathbf{F}_1 daher ein Sattelpunkt und somit instabil.

- Gleichgewichtspunkt $\mathbf{F} = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$

Wir setzen wieder ein in das lineare System und erhalten

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_f\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix}$ sind $r_{1,2} = \pm i\sqrt{ac}$.

Der Gleichgewichtspunkt des linearen Systems ist somit ein stabiles Zentrum, doch, wie wir schon in Abschnitt 3.3 gesehen haben, können wir damit keine Aussage über das nichtlineare System an dieser Stelle tätigen.

Wir schauen uns jetzt an, wie sich die Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} verhalten. Dafür müssen wir vier Fälle unterscheiden:

- Fall I: $x > \bar{x}, y > \bar{y}$: $\dot{x} = x(a - by) < x\left(a - b\frac{a}{b}\right) = 0$
 $\dot{y} = y(-c + dx) > y\left(-c + d\frac{c}{d}\right) = 0$

Also $\dot{x} < 0, \dot{y} > 0$.

Analog zum ersten Punkt erhält man für

- Fall II: $x < \bar{x}, y > \bar{y}$: $\dot{x} < 0, \dot{y} < 0$
- Fall III: $x < \bar{x}, y < \bar{y}$: $\dot{x} > 0, \dot{y} < 0$
- Fall IV: $x > \bar{x}, y < \bar{y}$: $\dot{x} > 0, \dot{y} > 0$

Dadurch wird $(\mathbb{R}^+)^2$ durch die beiden Geraden $x = \bar{x}$ und $y = \bar{y}$ in vier Bereiche I, II, III und IV eingeteilt. Diese Einteilung ist auch biologisch sinnvoll:

- Bereich I: Wenn von beiden Spezies viele Individuen da sind, wächst die Populationsgröße der Räuber, und dadurch sinkt die Populationsgröße der Beutetiere.
- Bereich II: Wenn die Populationsgröße der Beutetiere immer weiter abnimmt, ist nicht mehr genug Beute für die Räuber da, folglich sinkt die Populationsgröße der Räuber. Da aber immer noch so viele Räuber im Vergleich zur Beute da sind, sinkt auch die Größe der Beutetierpopulation.

- Bereich III: Dadurch, dass die Populationsgröße der Räuber abnimmt, beginnt die Beutetierpopulation sich zu erholen und wächst, während die Größe der Räuberpopulation weiterhin abnimmt.
- Bereich IV: Schlussendlich beginnt auch die Räuberpopulation sich wieder zu erholen aufgrund des besseren Nahrungsangebots, doch die Räuber sind noch nicht so zahlreich, dass sie das Wachstum der Beutetierpopulation stoppen, sie verlangsamen es nur.

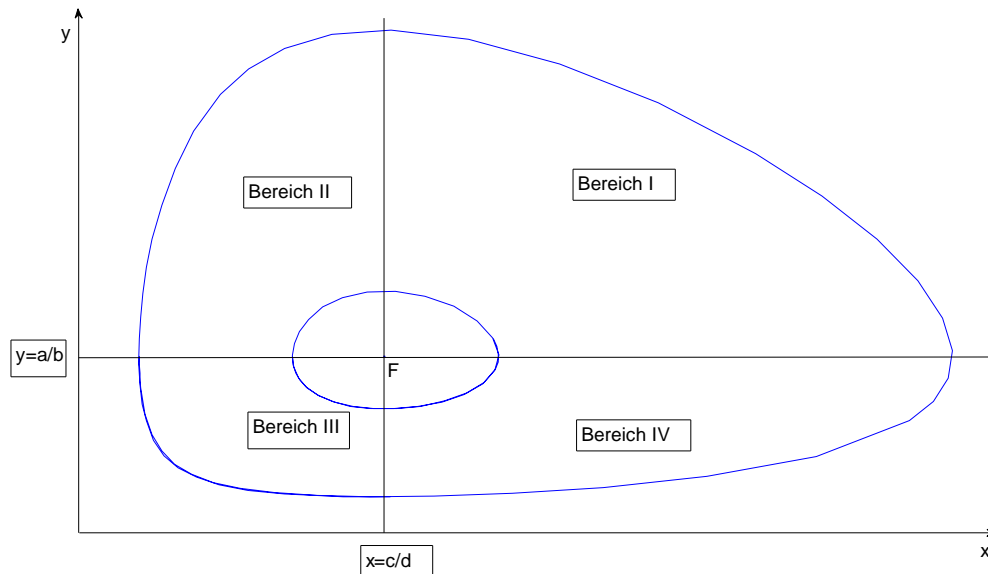


Abbildung 4: Lösungen des Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells

Abbildung 4 deutet schon an, dass die Lösungen geschlossene Kurven um den Gleichgewichtspunkt **F** sind, die gegen den Uhrzeigersinn durchlaufen werden.

Das lässt sich auch durch einige Umformungen der Modellgleichungen einsehen.

Wenn man die Gleichung $\frac{\dot{x}}{x} = a - by$ mit $c - dx$ multipliziert und $\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx$ mit $a - by$, erhält man bei Addition beider Gleichungen

$$\left(\frac{c}{x} - d\right) \dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right) \dot{y} = 0$$

oder anders formuliert:

$$\frac{d}{dt} [c \log x - dx + a \log y - by] = 0.$$

Wenn wir nun $H(x) = \bar{x} \log x - x$, $G(y) = \bar{y} \log y - y$ und $V(x, y) = dH(x) + bG(y)$ definieren, dann lässt sich die letzte Gleichung unter Verwendung von $\bar{x} = \frac{c}{d}$ und $\bar{y} = \frac{a}{b}$ schreiben als:

$$\frac{d}{dt}V(x(t), y(t)) = 0,$$

was gleichbedeutend ist mit

$$V(x(t), y(t)) = \text{const.}$$

Dadurch ist die Funktion V eine Bewegungsinvariante des Lotka-Volterra-Modells, das heißt, sie ändert ihren Wert entlang der Bahnen des Modells nicht.

Wenn wir nun $H(x)$ analysieren, stellen wir fest, dass

$$\frac{dH}{dx} = \frac{\bar{x}}{x} - 1$$

$$\frac{d^2H}{dx^2} = -\frac{\bar{x}}{x^2} < 0,$$

woraus wir schließen können, dass $H(x)$ an der Stelle \bar{x} das Maximum annimmt. Die gleiche Überlegung gilt auch für $G(y)$, welche an der Stelle \bar{y} ihr Maximum annimmt, wodurch wir wissen, dass die auf $(\mathbb{R}^+)^2$ definierte Funktion $V(x, y)$ ihr Maximum an der Stelle $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ annimmt. Wir betrachten jetzt folgende Menge:

$$\Gamma_\alpha := \{(x, y): V(x, y) = \alpha\}.$$

Diese Menge beschreibt alle Paare (x, y) , die auf der Lösungskurve liegen, die dem Wert der Funktion $V(x, y) = \alpha$ entspricht. Da Γ_α beschränkt ist, ist diese Lösung für alle $t \in \mathbb{R}_+^2$ definiert. Da für jede Lösung, die von $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ verschieden ist, gilt, dass die Geschwindigkeit, mit der die Lösung durchlaufen wird, nicht beliebig klein werden kann, muss die Kurve nach endlicher Zeit einmal komplett durchlaufen werden und somit eine geschlossene Kurve um den Gleichgewichtspunkt sein. Jede Anfangswert-Bedingung korrespondiert mit genau einer Lösungskurve. Diese Lösungskurven sind jedoch nicht stabil. Das bedeutet, dass, falls das System durch natürliche oder externe Einflüsse auf eine andere Lösungskurve wechselt, es dann auch auf dieser neuen Lösungskurve bleibt und nicht zurückkehrt zur ursprünglichen Lösungskurve. Außerdem ist das System strukturell instabil. Strukturelle Instabilität heißt, dass durch hinzufügen eines Stör-Terms in der Systemgleichung, das Verhalten der Lösungen sich

komplett verändern kann. Aus geschlossenen Kurven können dann stabile oder instabile Spiralen entstehen. Wir werden dies später bei der Besprechung der Modifikationen beobachten können.

Doch vorerst betrachten wir noch einen letzten Punkt bei der Diskussion des Modells. Es stellt sich nämlich heraus, dass die Populationsgrößen bei Beute- und bei den Raubtieren im Zeitmittel konstant sind. Wenn T die Periode von $(x(t), y(t))$ bezeichnet, folgt aus

$$\frac{d}{dt}(\log x) = \frac{\dot{x}}{x} = a - by$$

durch Integration

$$\int_0^T \frac{d}{dt} \log x(t) dt = \int_0^T (a - by(t)) dt.$$

Daraus folgt

$$\log x(T) - \log x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt$$

Da $x(T) = x(0)$, kann man umformen zu

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}.$$

Analog geht man für $\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} = \bar{x}$ vor, und man sieht die Behauptung.

Dieses Ergebnis verwendete Volterra, um die ihm gestellte Frage zu beantworten. Durch den Fischfang wird das natürliche Gleichgewicht gestört, da die Wachstumsrate der Beutefischpopulation verringert wird, aus $\dot{x} = x(a - by)$ wird dadurch $\dot{x} = x((a - k) - by)$. Gleichzeitig wird die Sterberate der Raubfischpopulation größer, da weniger Beute zur Verfügung steht, hier wird aus $\dot{y} = y(-c + dx)$ durch diese Änderung $\dot{y} = y(-(c + m) + dx)$. Da die Wechselwirkungskonstanten b und d sich nicht ändern, wird das Gleichgewicht zu $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{c+m}{d}, \frac{a-k}{b}\right)$. Im Zeitmittel nimmt die Zahl der Beutetiere zu, während die Zahl der Raubfische abnimmt im Vergleich zum ungestörten Zustand. Durch den kriegsbedingten Ausfall des Fischfangs verschob sich das Gleichgewicht wieder zum natürlichen Zustand, wodurch der Anteil der Raubfische zunahm und der der Beutefische abnahm.

3.5 Modifikationen des Lotka-Volterra-Modells

Wie schon in Kapitel 2 bemerkt, ist es eine sehr unrealistische Annahme, dass die Beutetiere sich in Abwesenheit der Räuber ohne Beschränkung vermehren können. Bei den Räubern gilt dies zwar nicht, jedoch gilt auch hier, dass wir ein logistisches Wachstum fordern wollen. Damit bekommen wir folgendes modifizierte Modell:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - ex - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx - fy)\end{aligned}$$

mit $e > 0, f > 0$. Wenn wir nun die Gerade \bar{S} mit der Gleichung

$$ex + by = a$$

betrachten, sehen wir, dass für jeden Punkt (x, y) auf dieser Geraden $\dot{x} = 0$ gilt. Analog gilt für alle Punkte auf der Geraden \bar{W} mit der Gleichung

$$dx - fy = c,$$

dass $\dot{y} = 0$. Dadurch haben wir eine Bedingung für einen Gleichgewichtspunkt in $(\mathbb{R}^+)^2$ gefunden, nämlich den Schnittpunkt dieser beiden Geraden, sofern dieser Schnittpunkt in $(\mathbb{R}^+)^2$ liegt. In diesem System müssen wir also eine Fallunterscheidung vornehmen.

- Es gibt kein Koexistenzgleichgewicht, das bedeutet $\frac{a}{e} < \frac{c}{d}$.
- Es gibt ein Koexistenzgleichgewicht, das bedeutet $\frac{a}{e} > \frac{c}{d}$.

Zuerst betrachten wir den Fall, dass kein Koexistenzgleichgewicht existiert. Wir haben schon gesehen, dass Gleichgewichte nur in $(\mathbb{R}_0^+)^2$ Sinn machen, daher sind die einzigen anderen Möglichkeiten für Gleichgewichte, dass diese auf den positiven Halbachsen $\{(x, y): x \geq 0, y = 0\}$ beziehungsweise $\{(x, y): x = 0, y \geq 0\}$ liegen. Die Gerade \bar{S} schneidet die x-Achse im Punkt $S_x = (\frac{a}{e}, 0)$, und sie schneidet die y-Achse im Punkt $S_y = (0, \frac{a}{b})$. Damit einer dieser Punkte ein Gleichgewicht sein kann, muss $\dot{x} = 0$ und $\dot{y} = 0$ gelten. $\dot{x} = 0$ ist dabei laut Voraussetzung, dass der Punkt auf der Geraden \bar{S} liegt, erfüllt, ob $\dot{y} = 0$ lässt sich leicht nachrechnen für beide Punkte. Für den Schnittpunkt S_x gilt $\dot{y}(\frac{a}{e}, 0) = 0$, und für den Schnittpunkt S_y gilt $\dot{y}(0, \frac{a}{b}) = \frac{a}{b}(-c - f\frac{a}{b}) < 0$. Daher kann der Schnittpunkt mit der y-Achse kein Gleichgewicht sein, was auch anschaulich klar ist, denn sollte diese Situation auftreten, würde durch das Fehlen der Beutetiere die Population der Räuber auch zurückgehen und die Lösung dem Gleichgewicht $(x, y) = (0, 0)$ entgegenstreben. Der Schnittpunkt auf der x-Achse

entspricht genau der Lösung des logistischen Wachstums, wenn nur die Beutetier-Population betrachtet wird. Das ist also für diese einzelne Population ein stabiles Gleichgewicht. Abbildung 5 verdeutlicht diesen Sachverhalt:

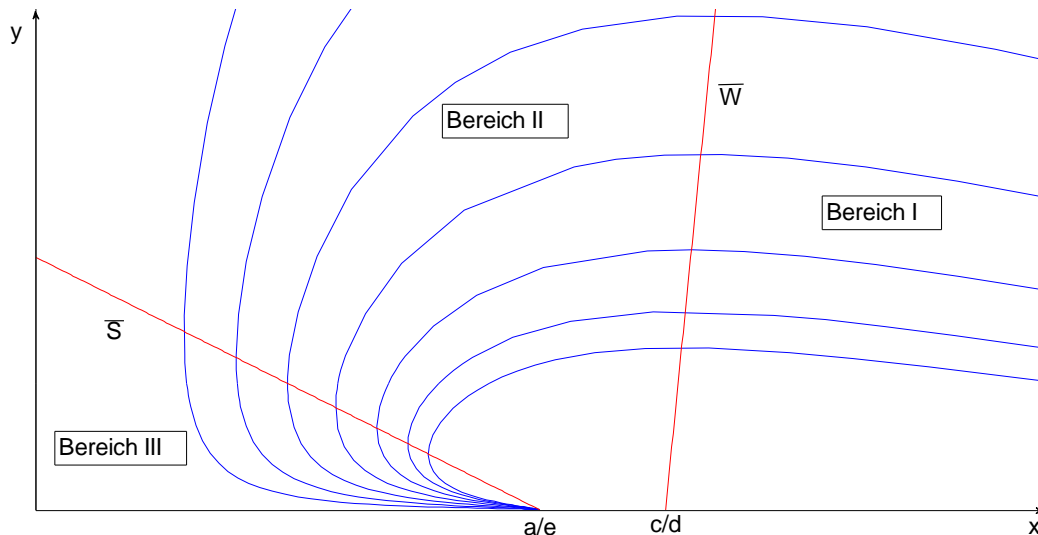


Abbildung 5: Lösungen des modifizierten Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells ohne stabile Koexistenz

Wenn wir Abbildung 5 betrachten, sehen wir, dass die Geraden \bar{S} und \bar{W} den ersten Quadranten in drei Bereiche einteilen. Diese Bereiche lassen sich wie folgt charakterisieren:

- Bereich I: $\dot{y} > 0, \dot{x} < 0$
- Bereich II: $\dot{y} < 0, \dot{x} < 0$
- Bereich III: $\dot{y} < 0, \dot{x} > 0$

Durch diese Einteilung sehen wir auch, warum der Schnittpunkt S_x ein Gleichgewicht ist, denn die Trajektorien können sich nur dorthin entwickeln. In einem solchen System, in dem einander die beiden Geraden \bar{S} und \bar{W} nicht schneiden, ist keine Koexistenz möglich, und die Populationsgrößen entwickeln sich zum Gleichgewichtspunkt S_x .

Wenn wir uns jetzt die Gerade \bar{W} anschauen, ergeben sich die Schnittpunkte $(0, -\frac{c}{f})$ mit der y-Achse und $(\frac{c}{d}, 0)$ mit der x-Achse. Da $c, f > 0$ gilt, ist der Schnittpunkt mit der y-Achse außerhalb der betrachteten Menge $(\mathbb{R}_0^+)^2$ und damit nicht relevant. Wenn $\frac{a}{e} < \frac{c}{d}$, wird sich der Gleichgewichtspunkt $(\frac{a}{e}, 0)$ realisieren, wie wir oben schon gesehen haben. Wenn $\frac{a}{e} > \frac{c}{d}$, müssen die beiden Geraden \bar{S} und \bar{W} einen Schnittpunkt in $(\mathbb{R}^+)^2$ haben. Diesen Fall betrachten wir später, nach der Behandlung des Falles ohne Koexistenz. Die Gerade \bar{W} ist für die Betrachtungen ohne Schnittpunkt zwischen \bar{S} und \bar{W} nur für die Einteilung der Bereiche im ersten Quadranten relevant.

Wir wollen jetzt der Vollständigkeit halber, bevor wir uns Systeme, in denen Koexistenz möglich ist, anschauen, die Stabilitätseigenschaften der vorher ermittelten Gleichgewichtspunkte untersuchen. Wir betrachten also wieder die Jacobimatrix des linearisierten Systems

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a - 2e\bar{x} - b\bar{y} & -b\bar{x} \\ d\bar{y} & -c + d\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix}.$$

- Der triviale Gleichgewichtspunkt $(0,0)$
Wie in Abschnitt 3.4 sieht man auch hier, dass dieser Punkt ein Sattelpunkt ist.
- Der Gleichgewichtspunkt $S_x = \left(\frac{a}{e}, 0\right)$

$$J_f\left(\frac{a}{e}, 0\right) = \begin{pmatrix} a - 2e\frac{a}{e} & -b\frac{a}{e} \\ 0 & -c + d\frac{a}{e} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -a & -\frac{ab}{e} \\ 0 & -c + \frac{ad}{e} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte dieser Matrix sind wieder die Nullstellen des charakteristischen Polynoms

$$\det(J_f - rI) = \begin{vmatrix} -a - r & -\frac{ab}{e} \\ 0 & -c + \frac{ad}{e} - r \end{vmatrix} = (-a - r) \left(-c + \frac{ad}{e} - r\right),$$

was zu den Lösungen $r_1 = -a$ und $r_2 = -c + \frac{ad}{e}$ führt. Da $\frac{a}{e} < \frac{c}{d}$ gilt, sind $r_1, r_2 < 0$, also ist der Gleichgewichtspunkt ein lokal asymptotisch stabiler Knoten. Damit bestätigt sich die Aussage, die wir vorher getroffen haben über den Gleichgewichtspunkt.

Wir wollen uns jetzt ansehen, wie die Lösungen aussehen, falls es einen Gleichgewichtspunkt in $(\mathbb{R}^+)^2$ gibt. Die Bedingung dafür ist einfach: Genau dann, wenn $\frac{a}{e} > \frac{c}{d}$, gibt es einen Schnittpunkt der beiden Geraden \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}^+)^2$, und dieser Schnittpunkt ist aufgrund der Definitionen der beiden Geraden ein Gleichgewicht. Es gibt nun also drei Gleichgewichtspunkte, die untersucht werden können auf ihr Stabilitätsverhalten: der triviale Gleichgewichtspunkt $G_1 = (0,0)$, der Gleichgewichtspunkt $G_2 = S_x$ und der Schnittpunkt der beiden Geraden \bar{S} und \bar{W} , $G_3 = \left(\frac{af+bc}{ef+bd}, \frac{ad-ce}{ef+bd}\right)$. Um nun das Stabilitätsverhalten dieser Gleichgewichte zu untersuchen, verwenden wir wieder die Jacobi-Matrix und ihre Eigenwerte. Die Jacobi-Matrix sieht dabei so aus wie beim System ohne Koexistenz,

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a - 2e\bar{x} - b\bar{y} & -b\bar{x} \\ d\bar{y} & -c + d\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix}.$$

- Gleichgewichtspunkt $G_1 = (0,0)$

Dieser Punkt ist wieder, wie in Abschnitt 3.4, ein Sattelpunkt.

- Gleichgewichtspunkt $G_2 = S_x$

Genau wie vorher erhalten wir die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $r_1 = -a$ und $r_2 = -c + \frac{ad}{e}$. Im Unterschied zu vorher ist jedoch $\frac{a}{e} > \frac{c}{d}$, wodurch die Beziehung zwischen beiden Eigenwerte folgendermaßen aussieht:

$$r_1 < 0 < r_2.$$

Der Gleichgewichtspunkt ist also ein Sattelpunkt.

- Gleichgewichtspunkt $G_3 = \left(\frac{af+bc}{ef+bd}, \frac{ad-ce}{ef+bd}\right)$

Da dieser Gleichgewichtspunkt auf den Geraden \bar{S} mit der Gleichung $ex + by = a$ und \bar{W} mit der Gleichung $dx - fy = c$ liegt, kann man die Jacobi-Matrix an dieser Stelle vereinfachen, und wir erhalten

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a - 2e\bar{x} - b\bar{y} & -b\bar{x} \\ d\bar{y} & -c + d\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -e\bar{x} & -b\bar{x} \\ d\bar{y} & -f\bar{y} \end{pmatrix}.$$

Trotzdem ist es bei diesem Gleichgewichtspunkt sehr schwierig und aufwändig, die Eigenwerte zu bestimmen. Daher hilft uns für die Analyse dieses Gleichgewichts folgendes

Theorem 3.5.1¹ Für ein allgemeines System

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

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

bezeichne (\bar{x}, \bar{y}) einen Gleichgewichtspunkt des Systems und

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} F_x(\bar{x}, \bar{y}) & F_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ G_x(\bar{x}, \bar{y}) & G_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}$$

die entsprechende Jacobi-Matrix. Dann ist das Gleichgewicht (\bar{x}, \bar{y}) genau dann lokal asymptotisch stabil, wenn

$$\text{spur}(J(\bar{x}, \bar{y})) = F_x(\bar{x}, \bar{y}) + G_y(\bar{x}, \bar{y}) < 0 \text{ und}$$

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

Wenn wir dieses Theorem auf unsere Jacobi-Matrix anwenden, erhalten wir

$$\text{spur}(J_f(G_3)) = -e\bar{x} - f\bar{y} < 0$$

$$\det(J_f(G_3)) = (ef + bd)\bar{x}\bar{y} > 0.$$

Dadurch wissen wir, dass der Gleichgewichtspunkt G_3 lokal asymptotisch stabil ist.

¹ Nach [2]

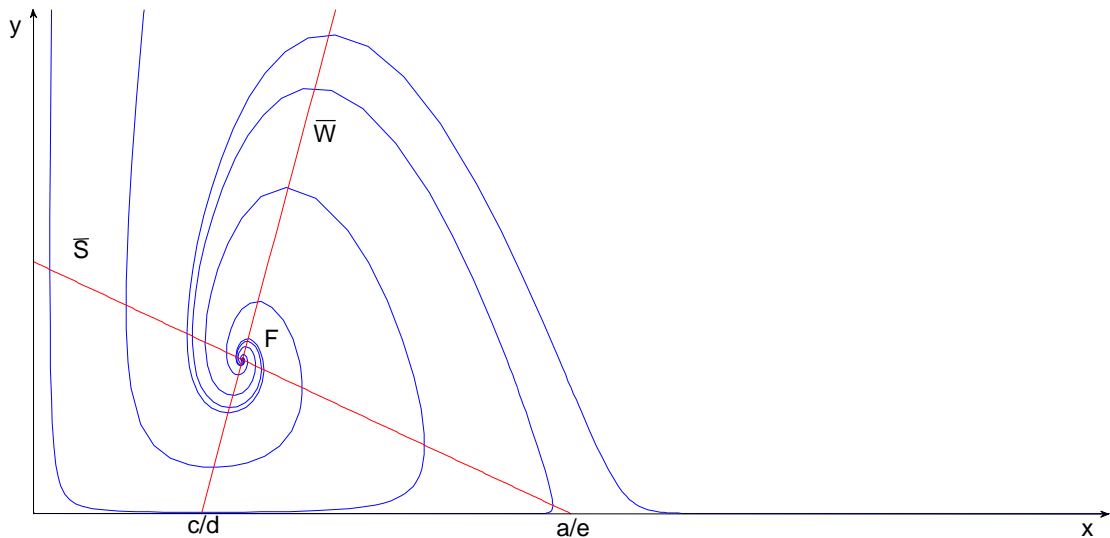


Abbildung 6: Lösungen des modifizierten Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells mit stabiler Koexistenz

Wir haben nun also gesehen, dass Räuber-Beute Modelle verschiedenste Lösungen haben können. Das Lotka-Volterra-Modell, welches zuerst vorgestellt wurde, bietet zwar eine interessante Lösung für die Räuber-Beute-Problematik, leidet jedoch darunter, dass das Modell strukturell instabil ist. Doch mithilfe der Modifikationen konnte dieses Problem gelöst werden, und wir konnten Lösungen für die Räuber-Beute-Problematik herausfinden, die auch plausibel sind.

3.6 Periodische Bahnen

Bevor wir uns mit nichtlinearen Räuber-Beute-Modellen beschäftigen, wollen wir kurz auf ein paar theoretische Grundlagen eingehen, die wir dafür benötigen werden. Wir haben schon festgestellt, dass eine Lösung $\mathbf{x}(t)$ einer autonomen Differentialgleichung $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ periodisch ist, wenn ein $T > 0$ existiert, sodass $\mathbf{x}(T) = \mathbf{x}(0)$ gilt und $\mathbf{x}(t) \neq \mathbf{x}(0)$ für alle $t \in (0, T)$. Die Lösung entspricht einer geschlossenen Bahn, zum Zeitpunkt T hat sie ihren Ursprung wieder erreicht. T ist somit die Periode der Lösung. So eine periodische Bahn entspricht genau einer Schwingung des Systems. Interessant sind auch periodische Attraktoren. Ein Attraktor ist dabei eine geschlossene Bahn γ , für die gilt, dass alle Lösungen die hinreichend nahe bei dem Attraktor beginnen, zu diesem hin streben. Es gibt also eine Umgebung von γ , sodass jede Lösung, die in dieser Umgebung startet, gegen γ strebt. Die Lösungen des Lotka-Volterra-Modells sind keine Attraktoren sondern nur geschlossene Bahnen. Durch Schwankungen wird das System von einer Bahn auf eine andere gebracht, und es ist sogar möglich, dass die Schwankungen das System an den Rand von $(\mathbb{R}_0^+)^2$ bringen, wo eine der beiden

Spezies ausstirbt. Mithilfe der Methode von Dulac lässt sich sogar einsehen, dass es für Gleichungen der Gestalt

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a + bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex + fy),\end{aligned}$$

ohne Voraussetzungen über die Vorzeichen von a, b, c, d, e und f keine isolierten periodischen Bahnen gibt. Eine periodische Bahn γ heißt isoliert, wenn sie in einer Umgebung von γ die einzige periodische Bahn ist. Wenn es jedoch keine isolierten Bahnen gibt, kann es auch keinen periodischen Attraktor geben. Die Modelle von Lotka-Volterra, wie wir sie schon im Räuber-Beute-Modell gesehen haben und wie sie auch bei der Konkurrenz auftreten, sind aber genau Spezialfälle der gerade angeführten Gleichungen, also können wir folgern, dass es für Lotka-Volterra-Systeme im Zweidimensionalen keine periodischen Attraktoren gibt.

Wir definieren

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

Die Menge $\omega(\mathbf{x})$ beschreibt also alle Häufungspunkte der Bahn von \mathbf{x} . Nun gilt für alle Lösungen \mathbf{x} mit einer periodischen Bahn γ , dass $\omega(\mathbf{x}) = \gamma$ ist. Eine periodische Bahn γ heißt ein Grenzyklus genau dann, wenn es eine nicht auf γ startende Lösung \mathbf{x} gibt, sodass $\omega(\mathbf{x}) = \gamma$. Offensichtlich ist jeder periodische Attraktor ein Grenzyklus, umgekehrt gilt dies aber nicht. Ein Grenzyklus kann auch nur ein „einseitiger Attraktor“ sein. Einseitiger Attraktor heißt, dass $\omega(\mathbf{x}) = \gamma$ entweder nur für Lösungen \mathbf{x} , deren Bahn innerhalb der Bahn γ startet, oder nur für Lösungen \mathbf{x} , deren Bahn außerhalb der Bahn γ startet, gilt.

Für einige Resultate benötigen wir den Satz von Poincaré-Bendixson und einige Folgerungen aus diesem.

Satz von Poincaré-Bendixson: Sei $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$ eine zeitunabhängige Differentialgleichung auf einer offenen Menge G in \mathbb{R}^2 , und $\omega(\mathbf{x})$ eine nichtleere, beschränkte und abgeschlossene Menge. Wenn $\omega(\mathbf{x})$ für eine Lösung \mathbf{x} der Differentialgleichung keinen Fixpunkt enthält, so ist $\omega(\mathbf{x})$ eine geschlossene Bahn.

Was bedeutet dieser Satz genau? Wenn die Menge $\omega(\mathbf{x})$ nichtleer und beschränkt ist, hat die Lösung \mathbf{x} zumindest einen Häufungspunkt. Das bedeutet entweder, dass dieser Häufungspunkt ein Gleichgewichtspunkt ist, gegen den die Lösung strebt, oder dass dieser Häufungspunkt ein Punkt auf der Lösung ist, der mehr als einmal erreicht wird. Falls ein Punkt jedoch mehr als einmal erreicht wird, muss er Teil einer geschlossenen Bahn sein. Die Menge $\omega(\mathbf{x})$ kann nicht gleichzeitig einen Gleichgewichtspunkt und eine geschlossene Bahn umfassen, da die Lösung \mathbf{x} im Gleichgewichtspunkt verharren würde und keinen anderen Punkt der Lösung ein zweites mal erreichen könnte.

Eine erste Folgerung aus diesem Satz ist, dass $K \subset G$, K nichtleer, beschränkt, abgeschlossen und positiv invariant, einen Fixpunkt oder eine periodische Bahn enthält. Positiv invariant heißt eine Menge genau dann, wenn keine Lösung diese Menge verlässt, also jede Lösung, die in dieses Gebiet hineinströmt oder in diesem Gebiet startet, in diesem Gebiet bleibt.

Eine zweite Folgerung ist: Sei γ eine periodische Bahn, die mitsamt ihrem Inneren Γ ganz in G liegt. Dann enthält Γ mindestens einen Fixpunkt. Wenn es im Inneren von γ nur einen Fixpunkt gibt, kann dieser kein Sattelpunkt sein.

3.7 Ein Räuber-Beute-Modell mit nichtlinearer Wachstumsrate

Wir wollen in diesem Abschnitt betrachten, wie sich Räuber-Beute-Modelle verhalten, wenn wir von der doch etwas einschränkenden Annahme der linearen Wechselwirkung weggehen. Die grundsätzlichen Forderungen an das Modell bleiben natürlich bestehen, das bedeutet, dass wir einige der Annahmen aus dem linearen Modell auch für unser nichtlineares Modell übernehmen wollen.

- Bei Abwesenheit der Räuber soll die Populationsgröße x der Beutetiere einem Grenzwert $a > 0$ zustreben. Wir haben also für das Wachstum der Populationsgröße mit dem Ansatz $\dot{x} = xg(x)$:

$$g(x) > 0 \text{ für } x < a, g(x) < 0 \text{ für } x > a \text{ und } g(a) = 0.$$

Außerdem muss $g(x)$ stetig sein auf $(\mathbb{R}_0^+)^2$, und es gilt $g'(a) < 0$.

- Wenn Raubtiere vorhanden sind, soll die Wachstumsrate der Beutetiere abhängig von der Populationsgröße y der Raubtiere schrumpfen, und zwar um den Term $yp(x)$, wobei $p(x)$ angibt, wie viele Beutetiere von einem Raubtier durchschnittlich pro Zeiteinheit erlegt werden. $p(x)$ ist stetig auf $(\mathbb{R}_0^+)^2$, und es gilt:

$$p(0) = 0, p(x) > 0 \text{ für } x > 0.$$

- Die Wachstumsrate $\frac{\dot{y}}{y}$ der Population der Raubtiere y sieht folgendermaßen aus: $-c + q(x)$, wobei die Konstante $c > 0$ beschreibt, wie schnell die Raubtiere in Abwesenheit von Beutetieren aussterben, und die Funktion $q(x)$ streng monoton wachsend in x , positiv und stetig auf $(\mathbb{R}_0^+)^2$ ist, also

$$q(0) = 0 \text{ und } q'(x) > 0 \text{ für } x > 0.$$

Unser nichtlineares System hat somit die Gestalt

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xg(x) - yp(x) \\ \dot{y} &= y(-c + q(x)).\end{aligned}$$

Wir wollen wieder zuerst die Gleichgewichte dieses Systems bestimmen, bevor wir uns mit dem Stabilitätsverhalten beschäftigen.

Wir betrachten wiederum die Mengen

$$\begin{aligned}\bar{S} &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \dot{x} = 0\}, \\ \bar{W} &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \dot{y} = 0\}.\end{aligned}$$

Die Menge \bar{S} wird bestimmt durch die Gleichung

$$y = \frac{xg(x)}{p(x)}$$

und die Menge \bar{W} durch die Gleichung

$$q(x) = c.$$

Insgesamt gibt es vier mögliche Fälle, die auftreten können:

- $x = 0, y = 0$
- $x > 0, y = 0$
- $x = 0, y > 0$
- $x > 0, y > 0$.

Der erste Fall entspricht genau dem trivialen Gleichgewicht $(0,0)$.

Im zweiten Fall ist $y = 0$, daraus folgt $\dot{y} = 0$. Da $x > 0$ ist, muss $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ erfüllt sein, damit wir ein Gleichgewicht haben, also $0 = \frac{xg(x)}{p(x)}$. Wegen $x > 0$ ist $p(x) > 0$, also muss $g(x) = 0$ sein, damit die Gleichung erfüllt ist, und das ist erfüllt bei $x = a$. Daher ist ein zweiter Gleichgewichtspunkt das Randgleichgewicht $(a, 0)$.

Der dritte Fall schließt Gleichgewichte aus, da wegen $y > 0$ $\dot{y} = 0$ nur erfüllt ist, wenn $q(x) = c$. Da aber $q(0) = 0$ gilt, kann diese Bedingung nicht erfüllt werden, also gibt es im dritten Fall keine Gleichgewichte.

Im vierten Fall sind $x > 0, y > 0$, also müssen beide Gleichungen $q(x) = c$ und $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ erfüllt sein, damit ein Gleichgewicht auftreten kann. Aus $y > 0$ folgt, dass $g(x) > 0$ ist, also gilt $x < a$. Für die Menge \bar{W} gilt, da $q(x)$ als monoton wachsend vorausgesetzt wurde, dass es höchstens ein \bar{x} gibt, sodass $q(\bar{x}) = c$. Wenn es kein so ein \bar{x} gibt, stirbt die Raubtierpopulation aus, und wir kommen zum zweiten Fall. Wir gehen jetzt also von dem Fall aus, in dem so ein \bar{x} existiert. In diesem Fall besteht die Menge \bar{W} aus der Senkrechten $x = \bar{x}$. Wenn es keinen Schnittpunkt zwischen \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}^+)^2$ gibt ($\bar{x} \geq a$), stirbt die Raubtierpopulation ebenfalls aus, wie man sich anhand der Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} leicht überlegen kann. Sollte $\bar{x} = a$ sein, ist der Schnittpunkt beider Mengen genau der Punkt $(a, 0)$, also das Gleichgewicht aus dem

zweiten Fall. Wir wollen uns nun also mit dem Fall beschäftigen, in dem \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}^+)^2$ einen Schnittpunkt haben. Es ist leicht einzusehen, dass die beiden Mengen höchstens einen Schnittpunkt $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ haben können.

Zusammenfassend haben wir also drei mögliche Gleichgewichte.

- triviales Gleichgewicht $(0,0)$
- Gleichgewicht $(a, 0)$
- Schnittpunkt von \bar{S} und \bar{W} , $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y}) \in (\mathbb{R}^+)^2$

Wir wollen jetzt das Stabilitätsverhalten der Gleichgewichte bestimmen. Wir werden wiederum die Jacobi-Matrix für dieses System aufstellen.

$$J_{\mathbf{f}}(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \bar{y}p'(\bar{x}) & -p(\bar{x}) \\ \bar{y}q'(\bar{x}) & -c + q(\bar{x}) \end{pmatrix}$$

Wir gehen nun wieder die Gleichgewichtspunkte durch und bestimmen die Eigenwerte der Jacobi-Matrix an den Gleichgewichtspunkten.

- triviales Gleichgewicht $(0,0)$

$$J_{\mathbf{f}}(0,0) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte sind somit $r_1 = g(0) > 0$ und $r_2 = -c < 0$, damit haben wir einen Eigenwert größer Null und einen kleiner Null, der Gleichgewichtspunkt ist somit ein Sattelpunkt, also instabil.

- Gleichgewicht $(a, 0)$

$$J_{\mathbf{f}}(a, 0) = \begin{pmatrix} ag'(a) & -p(a) \\ 0 & -c + q(a) \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte sind also $r_1 = ag'(a)$ und $r_2 = -c + q(a)$. Unter den Voraussetzungen für $g(x)$ gilt $\frac{dg}{dx}(a) < 0$ und damit, da $a > 0$, ist $r_1 < 0$. Wir hatten für $q(x)$ gefordert, dass es streng monoton wachsend ist, und, da es einen Schnittpunkt von \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}^+)^2$ gibt, gilt $\bar{x} < a$, somit ist $r_2 > 0$, und wir haben wieder einen Sattelpunkt.

- Schnittpunkt von \bar{S} und \bar{W} , $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y}) = \left(\bar{x}, \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}\right) \in (\mathbb{R}^+)^2$

$$J_{\mathbf{f}}(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}p'(\bar{x}) & -p(\bar{x}) \\ \bar{y}q'(\bar{x}) & 0 \end{pmatrix}$$

Da $\det(J_f(\bar{x}, \bar{y})) = \bar{y}q'(\bar{x})p(\bar{x}) > 0$, gilt für die Eigenwerte, dass $\text{sgn}(r_1) = \text{sgn}(r_2) = \text{sgn}(\text{spur}(J_f(\bar{x}, \bar{y})))$. Das bedeutet, dass $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ genau dann lokal asymptotisch stabil ist, wenn $g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}p'(\bar{x}) < 0$. Wenn wir das umformen, bekommen wir

$$\begin{aligned} \frac{g(\bar{x})}{p(\bar{x})} + \frac{\bar{x}}{p(\bar{x})}g'(\bar{x}) - \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{(p(\bar{x}))^2}p'(\bar{x}) < 0 \\ \Rightarrow \left(\frac{xg(x)}{p(x)} \right)' \Big|_{x=\bar{x}} < 0 \end{aligned}$$

Also ist das genau dann der Fall, wenn die Ableitung $\left(\frac{xg(x)}{p(x)} \right)'$, ausgewertet an der Stelle \bar{x} , kleiner ist als Null, also wenn die Steigung der Kurve, durch die \bar{S} beschrieben ist, an der Stelle \bar{x} negativ ist. Ist jedoch die Steigung dieser Kurve an der Stelle \bar{x} positiv, so ist der Gleichgewichtspunkt instabil.

Um das globale Verhalten dieses Modells zu besprechen, betrachten wir zunächst den Gleichgewichtspunkt $(a, 0)$. Wie wir schon gesehen haben, ist dieser Punkt ein Sattelpunkt. Die Bahnen, die zu diesem Punkt hinstreben, liegen genau auf der positiven x -Achse, von den beiden Bahnen, die von diesem Punkt wegstreben, liegt eine in $(\mathbb{R}_0^+)^2$. Diese Bahn kann ein beschränktes Gebiet nicht verlassen. Wenn wir nun einen Punkt \mathbf{x} auf dieser Bahn betrachten, dann sehen wir, dass $\omega(\mathbf{x})$ nichtleer und beschränkt ist, daher können wir den Satz von Poincaré-Bendixson anwenden, und wir erhalten:

- Falls in der Menge $\omega(\mathbf{x})$ kein Fixpunkt existiert, muss $\omega(\mathbf{x})$ eine periodische Bahn γ sein. Eine periodische Bahn muss immer einen Fixpunkt umkreisen, da $(0,0)$ und $(a,0)$ am Rand liegen, kommen diese dafür aber nicht in Frage, daher muss dieser Punkt $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ sein. Jede Bahn außerhalb von $\omega(\mathbf{x})$ strebt sogar gegen $\omega(\mathbf{x})$, daher ist γ sogar ein Grenzyklus.
- Falls die Menge $\omega(\mathbf{x})$ einen Fixpunkt enthält, kann dieser Fixpunkt nur $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ sein, wieder weil beide anderen Fixpunkte am Rand liegen und nicht in Betracht kommen. Jede Bahn in $(\mathbb{R}^+)^2$ konvergiert gegen $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$, also ist $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ sogar ein global stabiles Gleichgewicht.

3.8 Ein allgemeines Räuber-Beute-Modell

Im letzten Abschnitt haben wir schon ein nichtlineares Modell betrachtet, allerdings haben wir immer noch den Wechselwirkungsterm und den Wachstumsterm getrennt in der Wachstumsfunktion der Beutetiere. Um nun ein allgemeineres Räuber-Beute-Modell zu bekommen, setzen wir

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xS(x, y) \\ \dot{y} &= yW(x, y).\end{aligned}$$

Die Funktionen S und W sind dabei stetig und partiell differenzierbar auf $(\mathbb{R}_0^+)^2$. Natürlich müssen wir trotzdem noch einige Forderungen an die Funktionen S und W stellen, damit die Charakteristik des Räuber-Beute-Modells erhalten bleibt.

- Die Wachstumsraten der Beutetiere und der Raubtiere sollen sinken wenn die Zahl der Raubtiere steigt.

$$\frac{\partial S}{\partial y} < 0, \frac{\partial W}{\partial y} < 0.$$

- Die Beutetierpopulation kann in Abwesenheit der Räuber nur bis zu einer Grenze $a > 0$ ansteigen, darüber hinaus sinkt die Größe der Beutetierpopulation.

$$S(x, 0) > 0 \text{ für } x < a, S(x, 0) < 0 \text{ für } x > a, S(a, 0) = 0.$$

- Es gibt eine Populationsgröße $b > 0$ der Beutetiere, für die gilt, dass die Anzahl an Raubtieren immer abnimmt, falls weniger Beutetiere als b vorhanden sind. Dies ist erklärbar dadurch, dass die Raubtiere so selten auf ein Beutetier treffen, dass jede Raubtierpopulation schrumpfen muss.

$$W(x, 0) < 0 \text{ für } x < b, W(x, 0) > 0 \text{ für } x > b, W(b, 0) = 0.$$

- Man könnte auch die Forderung stellen, dass bei steigender Populationsgröße der Beutetiere auch die innerspezifische Konkurrenz – jene Konkurrenz der Beutetiere untereinander – ansteigt und somit das Wachstum gehemmt wird. Außerdem würden dadurch die Räuber bessergestellt, da ja mehr Beutetiere vorhanden sind. Das bedeutet

$$\frac{\partial S}{\partial x} < 0, \frac{\partial W}{\partial x} > 0.$$

Allerdings scheint das eine sehr starke Forderung zu sein, die vor allem bei kleinen Beutetierpopulationsgrößen nicht stichhaltig ist. Für kleine Populationsgrößen machen sich die Beutetiere ihre Nahrung nicht gegenseitig streitig, also passiert hier kein dämpfender Effekt durch die innerspezifische Konkurrenz. Die Beutetiere sind in dem Fall durch ein Anwachsen der Population sogar besser gestellt. Wir wollen eher fordern, dass, wenn die beiden Bevölkerungsgrößen x und y in einem konstantem Verhältnis $\frac{y}{x} = \alpha$ stehen, ein zusätzliches Anwachsen der Gesamtbevölkerung die Wachstumsrate der Beutetiere verringert und die der Raubtiere erhöht. Man kann sich das so vorstellen, dass durch ein Anwachsen der Gesamtbevölkerung die innerspezifische Konkurrenz der Beutetiere anwächst während gleichzeitig die Räuber mehr Nahrung finden. Dadurch bekommen wir für jedes $\alpha > 0$

$$\frac{\partial S}{\partial x}(x, \alpha x) + \alpha \frac{\partial S}{\partial y}(x, \alpha x) < 0, \frac{\partial W}{\partial x}(x, \alpha x) + \alpha \frac{\partial W}{\partial y}(x, \alpha x) > 0,$$

oder anders formuliert

$$x \frac{\partial S}{\partial x} + y \frac{\partial S}{\partial y} < 0, x \frac{\partial W}{\partial x} + y \frac{\partial W}{\partial y} > 0.$$

Wegen der ersten Forderung, $\frac{\partial S}{\partial y} < 0, \frac{\partial W}{\partial y} < 0$, schneidet jede Senkrechte durch (x_0, y_0) die Menge $\bar{S} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{x} = 0\}$ höchstens einmal für $0 < x_0 < a$, für $x_0 > a$ gar nicht. Es gilt nämlich für einen Punkt $(x, y) \in \bar{S}$, dass $\dot{x} = 0$. Aus der Forderung $\frac{\partial S}{\partial y} < 0$ folgt, dass für jeden anderen Punkt auf der Senkrechten durch (x, y) gilt: $\dot{x} \neq 0$, damit kann es keinen zweiten Schnittpunkt der Senkrechten durch (x, y) und \bar{S} geben. Genauso trifft die Senkrechte die Menge $\bar{W} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{y} = 0\}$ genau einmal für $x_0 > b$, aber gar nicht für $x_0 < b$. Man sieht leicht ein, dass für $a \leq b$ die Raubtierpopulation aussterben muss. Daher wollen wir uns auf den Fall $a > b$ beschränken.

In diesem Fall gibt es einen Schnittpunkt der beiden Mengen \bar{S} und \bar{W} . Aufgrund der vierten Forderung, die wir an das Modell gestellt haben, gibt es nur genau diesen einen Schnittpunkt, da die Funktion $S(x, y)$ entlang jedes Halbstrahls vom Ursprung weg abnimmt und daher die Menge \bar{S} nur höchstens einmal schneiden kann. Analog sieht man, dass besagter Halbstrahl auch \bar{W} höchstens einmal schneiden kann. Es gibt somit in $(\mathbb{R}^+)^2$ nur den einen Gleichgewichtspunkt $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$. Analog zum nichtlinearen Modell aus Abschnitt 3.7 gibt es noch die beiden anderen Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$ und $(a, 0)$. Diese sind beide Sattelpunkte, und analog zu den Überlegungen des letzten Abschnitts folgern wir, dass die Bahn, die von $(a, 0)$ in $(\mathbb{R}^+)^2$ hinein geht, aufgrund der Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} einen beschränkten Bereich nicht verlässt. Daher gilt für eine beliebigen Punkt \mathbf{x} auf dieser Bahn, dass $\omega(\mathbf{x})$ existiert. Wenn $\omega(\mathbf{x})$ den Punkt \mathbf{F} enthält, streben alle Bahnen in $(\mathbb{R}^+)^2$ gegen \mathbf{F} , damit ist \mathbf{F} ein global stabiles Gleichgewicht. Falls \mathbf{F} nicht in $\omega(\mathbf{x})$ enthalten ist, muss $\omega(\mathbf{x})$ eine periodische Bahn γ sein nach Poincaré-Bendixson, und jede Bahn außerhalb von γ strebt gegen diese. Dabei muss γ um \mathbf{F} herum liegen. Über das Innere von γ , insbesondere über das lokale Stabilitätsverhalten von \mathbf{F} , kann man bei dem Modell so allgemein nichts sagen.

4 Konkurrenz

Unter Konkurrenz verstehen wir die Beziehung zwischen zwei Spezies, die um eine gemeinsame Ressource konkurrieren, die für ihr Überleben wichtig ist. Normalerweise leben Arten von mehr als einer Ressource, für die nachfolgenden Betrachtungen wollen wir jedoch davon ausgehen, dass beide Spezies nur eine Ressource brauchen und zur Verfügung haben. Wir gehen also von einer Ressource R aus, um die die beiden Spezies mit Populationsgröße x beziehungsweise y konkurrieren.

4.1 Das Konkurrenz-Modell von Volterra

Wir wollen annehmen, dass sich die Ressource mit der Rate \bar{R} regeneriert und linear in x und y abnimmt. Wir haben also für die Ressource R

$$R = \bar{R} - (c_1x + c_2y), \quad c_1, c_2 > 0.$$

Die Wachstumsraten der Populationen der beiden Spezies steigen abhängig von der Menge der Ressource, die vorhanden ist, und fallen, falls keine Ressourcen verfügbar sind. Daher setzen wir

$$\begin{aligned} \frac{\dot{x}}{x} &= b_1R - \alpha_1 \\ \frac{\dot{y}}{y} &= b_2R - \alpha_2, \end{aligned}$$

wobei die Koeffizienten $b_1, b_2, \alpha_1, \alpha_2$ positive Konstanten sind. Wenn wir diese Gleichungen umschreiben und die Ressourcengleichung einsetzen, erhalten wir als Konkurrenzgleichung

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a_1 - b_1(c_1x + c_2y)) \\ \dot{y} &= y(a_2 - b_2(c_1x + c_2y)) \end{aligned}$$

mit geeigneten Konstanten a_1 und a_2 . Wir fordern, dass beide Konstanten a_1 und a_2 positiv sind, da für $a_1 < 0$ gilt, dass für jedes positive x $\dot{x} < 0$ ist, was für unser System keinen Sinn macht. Analog argumentiert man bezüglich der Positivität von a_2 . Im Unterschied zur Wachstumsgleichung von Verhulst aus Kapitel 2 haben die Gleichungen einen zusätzlichen Wechselwirkungsterm, durch den das Wachstum der jeweiligen Spezies abhängig von der Größe beider Populationen wird und der die Konkurrenz zwischen den beiden Arten beschreibt. Um diese Gleichungen zu lösen, multiplizieren wir die obere Gleichung mit $\frac{b_2}{x}$ und die untere mit $\frac{b_1}{y}$, subtrahieren dann die untere von der oberen Gleichung und erhalten:

$$b_2 \frac{\dot{x}}{x} - b_1 \frac{\dot{y}}{y} = b_2 a_1 - b_1 a_2 = \alpha.$$

Daraus folgt durch Integration

$$b_2 \log x - b_1 \log y = at + \beta$$

mit $\beta \in \mathbb{R}$ und nach Umformung

$$x^{b_2}y^{-b_1} = ce^{\alpha t}$$

mit $c > 0$. Um diese Gleichung zu untersuchen, muss man zwei Fälle unterscheiden.

- Wenn $\alpha = 0$ gilt, ist $x^{b_2}y^{-b_1} = c$ eine Bewegungsinvariante des Systems. Dafür muss jedoch $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ gelten, was eine äußerst unrealistische Annahme ist. Daher wollen wir diesen Fall nicht weiter betrachten.
- Der zweite Fall besteht darin, dass $\alpha \neq 0$, wobei wir ohne Beschränkung der Allgemeinheit $\alpha < 0$ annehmen können. Für $t \rightarrow \infty$ bedeutet das, dass $e^{\alpha t} \rightarrow 0$. Daher folgt

$$x^{b_2}y^{-b_1} = ce^{\alpha t} \rightarrow 0.$$

Da keine der beiden Populationen unbeschränkt wachsen kann, gilt $x \rightarrow 0$, also eine der Populationen muss aussterben. Wegen $\alpha < 0$ gilt $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}$, daher liegt die Strecke $\bar{S} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{x} = 0\}$ unter der Strecke $\bar{W} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{y} = 0\}$. Wir schauen uns nun die drei Bereiche an, die durch die Strecken \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}_0^+)^2$ begrenzt werden, bezüglich der Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} .

- $\{(x, y) : c_1x + c_2y < \frac{a_1}{b_1}\} : \quad \dot{x} > 0, \dot{y} > 0$
- $\{(x, y) : \frac{a_1}{b_1} < c_1x + c_2y < \frac{a_2}{b_2}\} : \quad \dot{x} < 0, \dot{y} > 0$
- $\{(x, y) : \frac{a_2}{b_2} < c_1x + c_2y\} : \quad \dot{x} < 0, \dot{y} < 0$

Wir sehen damit in folgender Abbildung, wie sich die Bahnen entwickeln. Wir haben hier drei Gleichgewichtspunkte: $(0,0)$, $(\frac{a_1}{b_1c_1}, 0)$ und $(0, \frac{a_2}{b_2c_2})$.

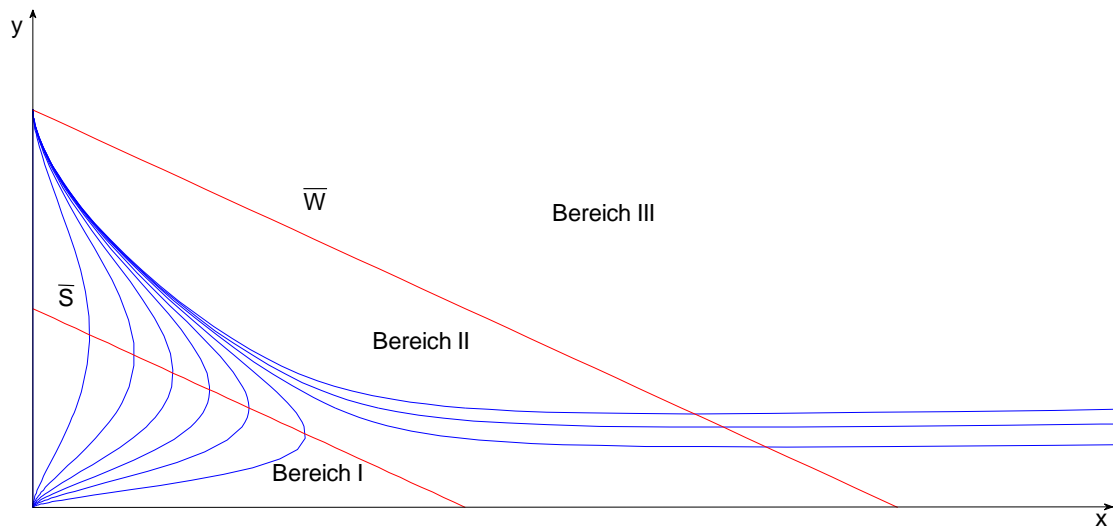


Abbildung 7: Lösungen des Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modells

Wir wollen anhand der Jacobi-Matrix das Stabilitätsverhalten der Lösungen in der Nähe dieser Gleichgewichte untersuchen. Die Jacobi-Matrix für dieses System ist

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a_1 - 2b_1c_1\bar{x} - b_1c_2\bar{y} & -b_1c_2\bar{x} \\ -b_2c_1\bar{y} & a_2 - b_2c_1\bar{x} - 2b_2c_2\bar{y} \end{pmatrix}.$$

- Gleichgewicht $(0,0)$

$$J_f(0,0) = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte dieser Matrix sind $r_1 = a_1, r_2 = a_2$. Da also beide Eigenwerte positiv sind, folgt, dass dieses Gleichgewicht instabil ist, für $a_1 = a_2$ ergibt sich ein eigentlicher Knoten und für $a_1 \neq a_2$ ein uneigentlicher Knoten.

- Gleichgewicht $(\frac{a_1}{b_1c_1}, 0)$

$$J_f\left(\frac{a_1}{b_1c_1}, 0\right) = \begin{pmatrix} -a_1 & -\frac{a_1c_2}{c_1} \\ 0 & a_2 - \frac{a_1b_2}{b_1} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte dieser Matrix sind $r_1 = -a_1, r_2 = a_2 - \frac{a_1b_2}{b_1}$. Wir hatten gefordert, dass $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}$, also ist $r_2 > 0$. Wir haben also die Situation $r_1 < 0 < r_2$, und damit ist dieses Gleichgewicht ein Sattelpunkt und daher instabil.

- Gleichgewicht $\left(0, \frac{a_2}{b_2 c_2}\right)$

$$J_f\left(0, \frac{a_2}{b_2 c_2}\right) = \begin{pmatrix} a_1 - \frac{a_2 b_1}{b_2} & 0 \\ -\frac{a_2 c_1}{c_2} & -a_2 \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte dieser Matrix sind $r_1 = a_1 - \frac{a_2 b_1}{b_2}$, $r_2 = -a_2$. Wir hatten gefordert, dass $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}$, also ist $r_1 < 0$. Wir haben also die Situation, dass beide Eigenwerte negativ sind, und damit ist dieses Gleichgewicht für $r_1 = r_2$ ein lokal asymptotisch stabiler eigentlicher Knoten und für $r_1 \neq r_2$ ein lokal asymptotisch stabiler uneigentlicher Knoten.

Bei dieser Modellierung kann man also von einem „Ausschlussprinzip“ reden, da im zweiten Fall auf jeden Fall eine Population zugrunde geht. Im ersten betrachteten Fall kommt zwar ein Kontinuum an Koexistenz-Gleichgewichten zustande, dieses ist aber insofern nicht stabil, dass durch leichte Schwankungen, wie sie in der Natur oft vorkommen können, eine Verschiebung der Parameter auftreten wird, sodass nicht mehr exakt $\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2}$ gilt, und dadurch der zweite Fall eintritt.

4.2 Skalierung des Modells

Wir wollen uns nun ansehen, was passiert, wenn wir das Modell skalieren. Wir führen hierfür neue Variablen wie folgt ein:

$$x(t) = \alpha_1 u(\sigma t), y(t) = \alpha_2 v(\sigma t), \tau = \sigma t \quad (\sigma \in \mathbb{R}^+).$$

Wir setzen diese nun in die Gleichungen des Konkurrenz-Modells ein und erhalten:

$$\begin{aligned} \dot{u}(\tau) &= u(\tau) \left(\frac{a_1}{\sigma} - \frac{b_1 c_1 \alpha_1}{\sigma} u(\tau) - \frac{b_1 c_2 \alpha_2}{\sigma} v(\tau) \right) \\ \dot{v}(\tau) &= v(\tau) \left(\frac{a_2}{\sigma} - \frac{b_2 c_1 \alpha_1}{\sigma} u(\tau) - \frac{b_2 c_2 \alpha_2}{\sigma} v(\tau) \right). \end{aligned}$$

Durch geeignete Wahl der Parameter α_1, α_2 und σ können wir einige dieser Ausdrücke auf 1 normieren. Da uns am meisten die Wechselwirkung zwischen den Spezies interessiert, macht es Sinn, den Kopplungsterm zu normieren. Wir setzen also

$$\frac{a_1}{\sigma} = 1, \frac{b_1 c_2 \alpha_2}{\sigma} = 1, \frac{b_2 c_1 \alpha_1}{\sigma} = 1,$$

das bedeutet $\sigma = a_1, \alpha_1 = \frac{\sigma}{b_2 c_1}, \alpha_2 = \frac{\sigma}{b_1 c_2}$. Die restlichen drei Parameter wollen wir wie folgt abkürzen: $\mu = \frac{a_2}{\sigma}, \lambda_1 = \frac{b_1 c_1 \alpha_1}{\sigma}, \lambda_2 = \frac{b_2 c_2 \alpha_2}{\sigma}$. Dadurch erhalten wir folgendes skalierte System:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - \lambda_1 u - v) \\ \dot{v} &= v(\mu - u - \lambda_2 v).\end{aligned}$$

Der Unterschied zwischen dem skalierten Modell und der Konkurrenz-Gleichung von Volterra liegt darin, dass die beiden Strecken $\bar{S} = \{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{u} = 0\}$ und $\bar{W} = \{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{v} = 0\}$ nicht zwingend parallel sind, wodurch auch noch ein weiteres Gleichgewicht möglich ist. Man kann auf dieses System auch durch eine andere Überlegung kommen. Wenn wir davon ausgehen, dass die beiden Spezies neben der Ressource, um die sie konkurrieren, jeweils noch eine andere Ressource R_1 beziehungsweise R_2 besitzen, erhalten wir folgende Gleichungen für den Ressourcenverbrauch:

$$\begin{aligned}R &= \bar{R} - (s_1 x + s_2 y) \\ R_1 &= \bar{R}_1 - q_1 x \\ R_2 &= \bar{R}_2 - q_2 y.\end{aligned}$$

Wenn wir nun in den Wachstumsgleichungen die beide Ressourcen berücksichtigen

$$\frac{\dot{x}}{x} = R + R_1 - \alpha_1, \frac{\dot{y}}{y} = R + R_2 - \alpha_2,$$

erhalten wir

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx - cy) \\ \dot{y} &= y(d - ex - fy).\end{aligned}$$

Durch Division durch c in der Klammer der ersten Gleichung erhalten wir $\frac{a}{c} - \frac{b}{c}x - y$, was verglichen mit dem skalierten Modell $\frac{b}{c} = \lambda_1, \frac{a}{c} = 1$ entsprechen würde. Genauso entspricht $\frac{d}{e} = \mu, \frac{f}{e} = \lambda_2$. Die Entsprechung $\frac{a}{c} = 1$ stellt keine Einschränkung dar, alle

Ergebnisse, die folgen, wären auch problemlos mit einem anderen Wert als 1 zu erreichen gewesen.

Um nun zu zeigen, dass das skalierte System für alle $t \in \mathbb{R}^+$ eine Lösung hat, müssen wir zeigen, dass $(u(t), v(t))$ auf jedem endlichen Intervall beschränkt ist. Wir gehen aus von einem maximalen Existenzintervall $J = [0, t_*)$. Auf J gilt dann

$$\dot{u} = u(1 - \lambda_1 u - v) \leq u, \dot{v} = v(\mu - u - \lambda_2 v) \leq \mu v.$$

Daraus folgt: $0 \leq u(t) \leq e^t u_0$ und $0 \leq v(t) \leq e^{\mu t} v_0$, also tatsächlich, dass $(u(t), v(t))$ auf jedem endlichen Intervall beschränkt ist. Dadurch folgt $t_* = \infty$, also dass die Lösungen global existieren.

Die Gleichgewichtspunkte für das skalierte System sind das triviale Gleichgewicht $(0,0)$, die beiden Randgleichgewichte $(0, \bar{v}) = (0, \frac{\mu}{\lambda_2})$ und $(\bar{u}, 0) = (\frac{1}{\lambda_1}, 0)$ und ein Koexistenz-Gleichgewicht

$$(u_*, v_*) = \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2 - 1} (\lambda_2 - \mu, \lambda_1 \mu - 1).$$

Wir schließen den Fall $\lambda_1 \lambda_2 = 1$ aus. Damit das Koexistenz-Gleichgewicht relevant ist, muss $u_*, v_* > 0$ gelten, was in genau zwei Fällen auftritt: Entweder ist $\lambda_2 > \mu, \lambda_1 \mu > 1$, oder es gilt $\lambda_2 < \mu, \lambda_1 \mu < 1$. Im ersten Fall gilt immer, dass $\lambda_1 \lambda_2 > 1$ ist, der zweite Fall impliziert $\lambda_1 \lambda_2 < 1$. Damit ist also auch festgelegt, dass für ein biologisch relevantes Koexistenz-Gleichgewicht die Bedingung $\lambda_1 \lambda_2 \neq 1$ erfüllt ist, wie wir gefordert hatten.

Um nun die Stabilitätseigenschaften der Gleichgewichte zu untersuchen, werden wir wie in Kapitel 3 die Jacobi-Matrix an diesen Punkten untersuchen, die folgendermaßen aussieht:

$$J_f(u, v) = \begin{pmatrix} (1 - \lambda_1 u - v) - \lambda_1 u & -u \\ -v & (\mu - u - \lambda_2 v) - \lambda_2 v \end{pmatrix}.$$

Wir wollen nun die vier Gleichgewichtspunkte, die vorher bestimmt wurden, auf ihr Stabilitätsverhalten untersuchen.

- Der triviale Gleichgewichtspunkt $(0,0)$

$$J_f(0,0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$$

Die Jacobi-Matrix hat also an dieser Stelle die Eigenwerte $r_1 = 1$ und $r_2 = \mu > 0$. Damit ist das Gleichgewicht laut Tabelle 1 instabil, genauer ein instabiler Knoten.

- Randgleichgewicht $(0, \bar{v}) = (0, \frac{\mu}{\lambda_2})$

$$J_f(0, \bar{v}) = \begin{pmatrix} 1 - \bar{v} & 0 \\ -\bar{v} & (\mu - \lambda_2 \bar{v}) - \lambda_2 \bar{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \bar{v} & 0 \\ -\bar{v} & -\mu \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte r_1, r_2 dieser Matrix sind genau die Diagonalelemente der Jacobi-Matrix. Dieses Gleichgewicht ist für $\bar{v} > 1$ ein lokal asymptotisch stabiler Knoten und für $\bar{v} < 1$ ein Sattelpunkt, also instabil.

- Randgleichgewicht $(\bar{u}, 0) = (\frac{1}{\lambda_1}, 0)$

$$J_f(\bar{u}, 0) = \begin{pmatrix} (1 - \lambda_1 \bar{u}) - \lambda_1 \bar{u} & -\bar{u} \\ 0 & \mu - \bar{u} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & -\bar{u} \\ 0 & \mu - \bar{u} \end{pmatrix}$$

An diesem Gleichgewichtspunkt hat die Jacobi-Matrix die Eigenwerte $r_1 = -1$ und $r_2 = \mu - \bar{u}$. Wir müssen somit wieder zwei Fälle unterscheiden, nämlich den Fall $\bar{u} > \mu$ und den Fall $\bar{u} < \mu$. Im Fall $\bar{u} > \mu$ haben wir wieder einen lokal asymptotisch stabilen Knoten, im Fall $\bar{u} < \mu$ ist dieses Gleichgewicht ein Sattelpunkt.

- Koexistenz-Gleichgewicht (u_*, v_*)

$$J_f(u_*, v_*) = \begin{pmatrix} -\lambda_1 u_* & -u_* \\ -v_* & -\lambda_2 v_* \end{pmatrix}$$

Wir gehen wieder davon aus, dass das Gleichgewicht biologisch relevant ist, also $u_*, v_* > 0$. Dadurch haben wir

$$\begin{aligned} \text{spur}(J_f(u_*, v_*)) &= -(\lambda_1 u_* + \lambda_2 v_*) < 0 \\ \det(J_f(u_*, v_*)) &= u_* v_* (\lambda_1 \lambda_2 - 1). \end{aligned}$$

Wir haben also für $\lambda_1 \lambda_2 > 1$, dass die Determinante $\det(J_f(u_*, v_*)) > 0$, und damit nach Theorem 3.5.1, dass dieses Gleichgewicht lokal asymptotisch stabil ist. Falls jedoch $\lambda_1 \lambda_2 < 1$, folgt $\det(J_f(u_*, v_*)) < 0$, und das Gleichgewicht ist instabil, nämlich wieder ein Sattelpunkt.

Wir können also insgesamt vier Fälle zusammenfassen.

	Fall 1	Fall 2	Fall 3	Fall 4
Gleichgewicht	$\mu > \bar{u}, 1 > \bar{v}$	$\mu > \bar{u}, 1 < \bar{v}$	$\mu < \bar{u}, 1 > \bar{v}$	$\mu < \bar{u}, 1 < \bar{v}$
$(0,0)$	instabil	instabil	instabil	instabil
$(\bar{u}, 0)$	instabil	instabil	stabil	stabil
$(0, \bar{v})$	instabil	stabil	instabil	stabil
(u_*, v_*)	stabil	exist. nicht	exist. nicht	instabil
	stab. Koex.	Beutepopulation stirbt aus	Räuberpopulation stirbt aus	bistabiler Fall

Tabelle 3: Gleichgewichte und ihre Stabilität im Konkurrenz-Modell (nach [5])

Bistabiler Fall bedeutet, dass eine der beiden Populationen ausstirbt, abhängig von der Anfangsbedingung.

Auch hier sehen wir, wie schon im Konkurrenzmodell von Volterra, dass in den Fällen, in denen sich die beiden Strecken \bar{S} und \bar{W} nicht schneiden, nämlich Fall 2 und Fall 3, gewisse Randgleichgewichte stabil sind. Es gilt also für $\mu > \bar{u}, 1 < \bar{v}$, dass das Gleichgewicht $(0, \bar{v})$ global asymptotisch stabil ist, also jede Lösung mit Anfangswert $u(0) > 0, v(0) > 0$ konvergiert für $t \rightarrow \infty$ gegen $(0, \bar{v})$. Analog gilt für das Randgleichgewicht $(\bar{u}, 0)$, dass für $\mu < \bar{u}, 1 > \bar{v}$ jede Lösung mit Anfangswert $u(0) > 0, v(0) > 0$ gegen $(\bar{u}, 0)$ konvergiert. Im ersten Fall schaut die Lösung somit so aus wie in Abbildung 7.

In den anderen beiden Fällen, Fall 1 und Fall 4, schneiden einander die Strecken \bar{S} und \bar{W} . Dadurch wird $(\mathbb{R}_0^+)^2$ in vier Bereiche eingeteilt:

- Bereich I: $\{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \lambda_1 u + v < 1 \text{ und } u + \lambda_2 v < \mu\}$, der Bereich unterhalb beider Strecken
- Bereich II: $\{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \lambda_1 u + v > 1 \text{ und } u + \lambda_2 v > \mu\}$, der Bereich oberhalb beider Strecken
- Bereich III: $\{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \lambda_1 u + v < 1 \text{ und } u + \lambda_2 v > \mu\}$, ein Bereich zwischen den beiden Strecken, dieser Bereich ist positiv invariant
- Bereich IV: $\{(u, v) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: \lambda_1 u + v > 1 \text{ und } u + \lambda_2 v < \mu\}$, der zweite Bereich zwischen den Strecken, dieser Bereich ist positiv invariant

In beiden Fällen, die wir noch betrachten, gilt im Bereich I

$$\dot{u} > 0, \dot{v} > 0$$

und im Bereich II

$$\dot{u} < 0, \dot{v} < 0.$$

Das heißt, die Lösungen, die in diesen Bereichen starten streben, immer hinein in Bereich III oder Bereich IV. Wir betrachten jetzt Fall 1, das heißt $\mu > \bar{u}$, $1 > \bar{v}$, also gilt für Bereich III $u < u_*$ und für Bereich IV $u > u_*$. Im Bereich III ist

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - \lambda_1 u - v) > 0 \\ \dot{v} &= v(\mu - u - \lambda_2 v) < 0.\end{aligned}$$

Da Bereich III nach unten durch $v > v_*$ und nach rechts durch $u < u_*$ begrenzt ist, streben somit alle Lösungen gegen den Gleichgewichtspunkt. Analog gilt für Bereich IV, dass

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u(1 - \lambda_1 u - v) < 0 \\ \dot{v} &= v(\mu - u - \lambda_2 v) > 0.\end{aligned}$$

Auch hier gilt wegen der Begrenzung, diesmal nach oben und nach links, dass alle Lösungen gegen den Gleichgewichtspunkt streben müssen.

In Fall 4 haben wir die Bedingung, dass $\mu < \bar{u}$, $1 < \bar{v}$. In diesem Fall ist Bereich III oben und links durch (u_*, v_*) begrenzt und Bereich IV unten und rechts. Da die Ableitungen aber gleich bleiben, bedeutet dies, dass die Lösungen weg vom Gleichgewichtspunkt zu den Randgleichgewichten hinstreben. Nur für Anfangswerte, die auf der Lösung, die vom Ursprung durch den Gleichgewichtspunkt (u_*, v_*) führt, liegen, streben die Lösungen zum Gleichgewicht. Jeder andere Anfangswert strebt für $t \rightarrow \infty$ gegen einen der Randgleichgewichte. Es stirbt somit auf jeden Fall eine Population aus, da leichte Schwankungen, die in der Natur vorkommen dafür sorgen, dass eine der Populationen einen Vorteil gegenüber der anderen bekommt und diese dadurch ausstirbt. In Abbildung 8 und 9 werden die beiden Fälle 2 und 4 dargestellt.

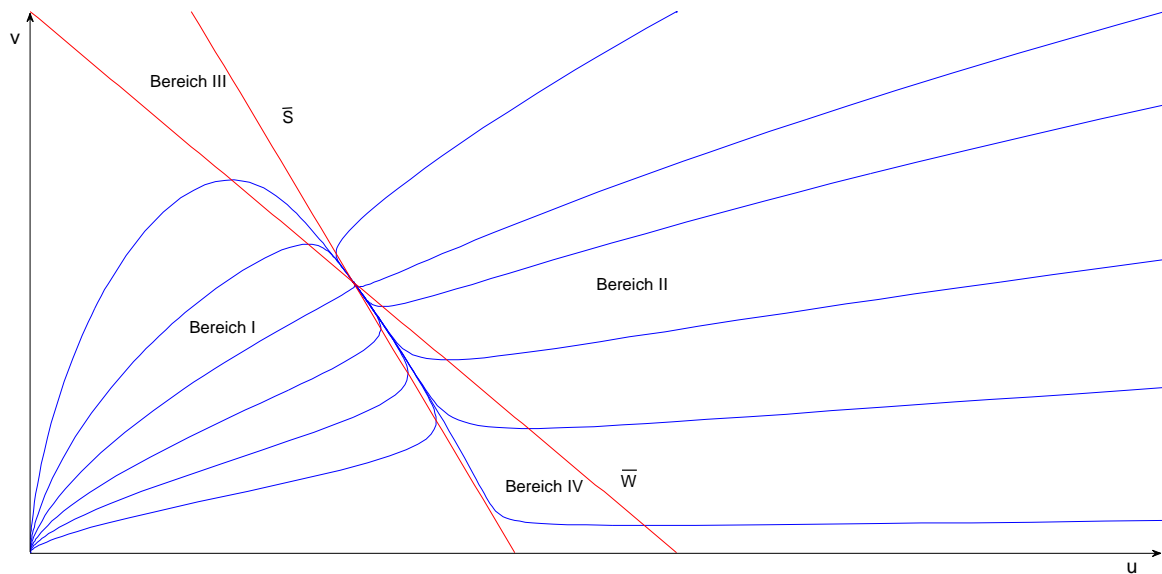


Abbildung 8: Lösungen des Konkurrenz-Modells mit stabiler Koexistenz

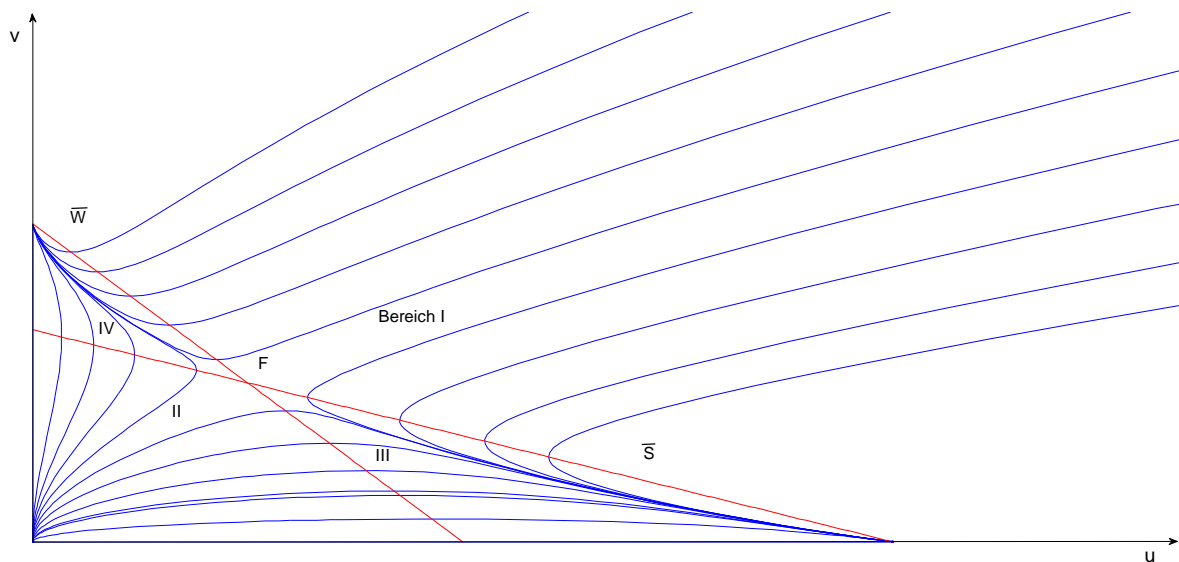


Abbildung 9: Lösungen des Konkurrenz-Modells mit Bistabilität

4.3 Konkurrenz mit nichtlinearen Wachstumsraten

Man kann die Konkurrenz-Gleichungen, die wir bisher gesehen haben, als Gleichungssystem

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xS(x, y) \\ \dot{y} &= yW(x, y)\end{aligned}$$

mit linearen Funktionen S und W auffassen. Aber es gibt auch Modelle, bei denen die Funktionen eine viel komplexere Gestalt annehmen. Ob damit die Natur in ihrer Komplexität erfasst werden kann, ist nicht immer gesichert, aber es macht Sinn, sich

Gedanken über die allgemeine Form der Wechselwirkungen zu machen und aus diesen Überlegungen Schlussfolgerungen zu ziehen.

Viele der folgenden Überlegungen haben wir schon für das lineare Modell angestellt, trotzdem wollen wir sie nochmal kurz ansprechen.

- Bei der Konkurrenz gilt, dass eine Population durch die Zunahme der anderen schlechter gestellt ist, also fordern wir für die Funktionen S und W :

$$\frac{\partial S}{\partial y} < 0, \frac{\partial W}{\partial x} < 0.$$

- Es gibt eine Kapazität K an Ressourcen, für die gilt, dass, sobald eine der beiden Populationsgrößen über diese Kapazitätsgrenze kommt, beide Populationsgrößen zurückgehen.

$$\exists K > 0: \text{wenn } \max(x, y) > K: \max(S(x, y), W(x, y)) < 0$$

- Falls eine der Populationen ganz fehlt, wächst die andere bis zu einer gewissen Grenze, und oberhalb dieser Grenze sinkt die Populationsgröße.

Falls $y = 0$ gibt es ein K_x so, dass für $x < K_x$ gilt: $S(x, y) > 0$ und für $x > K_x$ gilt: $S(x, y) < 0$.

Falls $x = 0$, gibt es ein K_y so, dass für $y < K_y$ gilt: $W(x, y) > 0$ und für $y > K_y$ gilt: $W(x, y) < 0$.

Wie schon in den vorigen Abschnitten wollen wir auch hier wieder die Mengen $\bar{S} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: S(x, y) = 0\}$ und $\bar{W} = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2: W(x, y) = 0\}$ festlegen. Da diesmal allerdings die Funktionen S und W nichtlinear sind, entsprechen diese Mengen keinen (geraden) Strecken, sondern jeweils Kurven in $(\mathbb{R}_0^+)^2$.

Wir wollen kurz definieren, was es bedeutet, wenn ein Punkt oberhalb oder unterhalb von \bar{S} liegt. Wie in der dritten Überlegung angesprochen, gibt es eine Kapazitätsgrenze K_x . Für $0 < x < K_x$ trifft eine Senkrechte durch x genau einmal die Kurve \bar{S} , für $K_x < x$ gibt es keinen Schnittpunkt zwischen \bar{S} und der Senkrechten an der Stelle x . Wir definieren einen Punkt (x, y) als unterhalb von \bar{S} , wenn der senkrechte Halbstrahl, der von diesem Punkt aus nach oben startet, \bar{S} schneidet. Alle anderen Punkte liegen oberhalb oder auf \bar{S} . Für Punkte unterhalb von \bar{S} gilt $\dot{x} > 0$, für alle Punkte oberhalb $\dot{x} < 0$. Analog definieren wir alle Punkte (x, y) , für die der Halbstrahl nach rechts die Kurve \bar{W} schneidet, als links von \bar{W} , alle anderen Punkte als rechts von \bar{W} oder auf \bar{W} . Für Punkte links von \bar{W} gilt $\dot{y} > 0$, für Punkte rechts von \bar{W} gilt $\dot{y} < 0$.

Die beiden Kurven \bar{S} und \bar{W} liegen innerhalb des Quadrats $\{(x, y): 0 \leq x \leq K, 0 \leq y \leq K\}$, und jede Bahn in $(\mathbb{R}^+)^2$ fließt in dieses Quadrat hinein.

Somit haben wir für jeden Punkt (x, y) charakterisiert, wo er relativ zu den Kurven \bar{S} und \bar{W} liegt und wie sich die Ableitung an diesem Punkt verhält. Wir wollen uns nun überlegen, welche Gleichgewichte in diesem allgemeinen System auftreten können. Wenn die Kurven \bar{S} und \bar{W} einander nicht schneiden, gibt es kein Koexistenz-

Gleichgewicht, und eine Population muss aussterben. Hier stellt sich also ein Randgleichgewicht ein. Falls die Kurven einander schneiden, ist jeder Schnittpunkt ein Gleichgewicht. Wir gehen davon aus, dass es nur endlich viele Schnittpunkte gibt, also auch nur endlich viele Gleichgewichte. Die beiden Kurven \bar{S} und \bar{W} teilen nun $(\mathbb{R}^+)^2$ in endlich viele zusammenhängende Gebiete, in denen sich die Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} nicht ändern. Das Gebiet, das oberhalb von \bar{S} und rechts von \bar{W} liegt, zeichnet sich dadurch aus, dass $\dot{x} < 0$ und $\dot{y} < 0$ gilt. Für das Gebiet unterhalb von \bar{S} und links von \bar{W} gilt die gegenteilige Aussage, hier gilt immer $\dot{x} > 0$ und $\dot{y} > 0$. Jede Lösung strebt also aus diesen Gebieten hinaus. Alle anderen Gebiete liegen zwischen den beiden Kurven. Für die Punkte von \bar{S} und die Punkte von \bar{W} , die ein solches Gebiet begrenzen, gilt entweder, dass der Punkt ein Gleichgewicht ist, also genau der Schnittpunkt der beiden Kurven, oder dass durch diesen Punkt jede Bahn hinein strebt in das Gebiet zwischen den Kurven. Um das einzusehen, betrachten wir einen beliebigen Punkt P , der kein Gleichgewicht ist. Wir nehmen jetzt an, dass an diesem Punkt $\dot{x} < 0$ und $\dot{y} > 0$. Daraus schließen wir schon, dass P oberhalb von \bar{S} und links von \bar{W} liegt. Liegt P nun also auf \bar{S} , dann liegt P links von \bar{W} , also geht die Strömung senkrecht hinauf, da $\dot{y} > 0$, also in das Gebiet hinein. Liegt P auf \bar{W} , so geht die Strömung nach links, weil P oberhalb von \bar{S} liegt, also wieder in das Gebiet hinein. Analog behandelt man den Fall $\dot{x} > 0$ und $\dot{y} < 0$, und man sieht die Behauptung. Diese Gebiete zwischen den Kurven sind somit positiv invariant, also können Lösungen dieses Gebiet nicht mehr verlassen. Dass es keine periodischen Bahnen geben kann, ist leicht einzusehen, wenn man beachtet, dass eine periodische Bahn einen Fixpunkt umschließen muss, und gleichzeitig wegen der positiven Invarianz der Gebiete zwischen den Kurven \bar{S} und \bar{W} in diesen verharren muss. Beides gleichzeitig ist jedoch nicht möglich, daher sind periodische Bahnen nicht möglich. In den positiv invarianten Gebieten strebt jede Bahn gegen einen Fixpunkt, es stellt sich also immer ein Gleichgewicht ein.

5 Symbiose

Kooperation beschreibt ein Verhältnis von zwei Spezies, durch das beide profitieren. Dieses Verhältnis ist jedoch im Vergleich zu den beiden anderen, Räuber-Beute-Verhältnis oder Konkurrenz, eher wenig untersucht. Wir wollen für Kooperation ein lineares Modell betrachten und aus diesem Erkenntnisse gewinnen. Wir starten mit einem sehr einfachen Modell. Bei Symbiose können wir eigentlich immer ein stabiles Gleichgewicht in $(\mathbb{R}^+)^2$ erwarten, da sich beide Arten gegenseitig unterstützen. Wenn jede Art für sich alleine überlebensfähig ist, ist sie es mit Unterstützung der anderen Art sicher auch. Es gibt somit für diese Art der Wechselwirkung zwischen zwei Arten keinen Grund, ein Aussterben einer der beiden Arten zu erwarten.

5.1 Ein einfaches Symbiose-Modell

Für jede der beiden Spezies gilt: Je größer die Population der anderen Spezies, umso besser für mich. Für unser erstes Modell nehmen wir weiters an, dass eine Spezies zugrunde geht, wenn die andere Spezies nicht vorhanden ist. Dies führt zu dem sehr einfachen Modell

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(-a + by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx)\end{aligned}$$

Mit positiven Koeffizienten a, b, c und d . Wir erkennen schon zwei interessante Aspekte dieses Modells. Einerseits entsprechen die Gleichungen genau der Wachstumsgleichung der Räuber im einfachen Lotka-Volterra-Modell, andererseits der Konkurrenz-Gleichung ohne innerspezifischer Konkurrenz mit umgedrehten Vorzeichen.

Die Gleichgewichte für dieses Modell sind leicht gefunden: Es gibt nur das triviale Gleichgewicht $(0,0)$ und den Schnittpunkt beider Geraden mit den Gleichungen $y = \frac{a}{b}$ und $x = \frac{c}{d}$, also den Punkt $\mathbf{F} = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$. Es kann kein Randgleichgewicht geben wegen der Forderung an das Modell, dass eine Population ausstirbt, wenn die andere fehlt.

Die Jacobi-Matrix zur Analyse des Stabilitätsverhaltens lautet

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -a + b\bar{y} & b\bar{x} \\ d\bar{y} & -c + d\bar{x} \end{pmatrix}.$$

Das bedeutet für unsere Gleichgewichte:

- triviales Gleichgewicht $(0,0)$

$$J_f(0,0) = \begin{pmatrix} -a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Diese Jacobi-Matrix hat die Eigenwerte $r_1 = -a$ und $r_2 = -c$. Daher ist der triviale Gleichgewichtspunkt ein lokal asymptotisch stabiler Knoten.

- Gleichgewichtspunkt $\mathbf{F} = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$

$$J_f\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

Diese Jacobi-Matrix hat die Eigenwerte $r_{1,2} = \pm\sqrt{ac}$, dieser Gleichgewichtspunkt ist also ein Sattelpunkt.

Die Frage ist nun, wie das System sich global verhält. Dafür unterscheiden wir vier Fälle und betrachten die Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} .

- $x < \frac{c}{d}, y < \frac{a}{b}$: $\dot{x} < 0, \dot{y} < 0$
- $x > \frac{c}{d}, y < \frac{a}{b}$: $\dot{x} < 0, \dot{y} > 0$
- $x > \frac{c}{d}, y > \frac{a}{b}$: $\dot{x} > 0, \dot{y} > 0$
- $x < \frac{c}{d}, y > \frac{a}{b}$: $\dot{x} > 0, \dot{y} < 0$

Damit können wir für alle $(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2$ sagen, wohin sich die Lösung entwickeln wird. Offensichtlich kann sich nur entweder der triviale Gleichgewichtspunkt einstellen, oder die Lösungen streben gegen ∞ . Auch wenn wir im Gleichgewicht \mathbf{F} starten, sorgen natürliche Schwankungen dafür, dass dieses instabile Gleichgewicht verlassen wird, und wir sind in der eben beschriebenen Situation. Da diese Situation aber nicht sehr realistisch ist, wollen wir ein etwas allgemeineres Modell betrachten.

5.2 Symbiose mit logistischem Wachstum

Im letzten Modell haben wir ein paar schwere Mängel festgestellt, die das ganze Modell leider ziemlich unrealistisch machen. Allerdings waren einige der Annahmen, die wir getroffen hatten, schon richtig zur Beschreibung der Symbiose. Um ein realistischeres Modell zu erhalten, müssen wir jedoch auch ein paar der Forderungen ändern. Als erstes wollen wir für beide Populationen ein logistisches Wachstum fordern. Natürlich gilt auch weiterhin, dass die Wachstumsrate einer Population umso größer ist, je größer die zweite Population. Wir erhalten also

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex - fy)\end{aligned}$$

mit positiven Koeffizienten a, b, c, d, e und f . (Für a oder d wären negative Werte auch sinnvoll, dann hätten wir die Situation wie im letzten Modell, dass die entsprechende Art ohne der anderen nicht überlebensfähig wäre.)

Wir bestimmen wieder die beiden Null-Isoklinen

$$\begin{aligned}\bar{S} &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{x} = 0\}, \\ \bar{W} &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_0^+)^2 : \dot{y} = 0\}.\end{aligned}$$

Die Menge \bar{S} ist gegeben durch die Halbgerade mit der Gleichung

$$bx - cy = a, (x, y \geq 0)$$

und die Menge \bar{W} durch die Halbgerade mit der Gleichung

$$-ex + fy = d, (x, y \geq 0).$$

Der Schnittpunkt dieser beiden Halbgeraden ist $\left(\frac{af+cd}{bf-ec}, \frac{bd+ae}{bf-ec}\right)$, für $bf > ec$. Sollte $bf < ec$ sein, gibt es zwar auch einen Schnittpunkt, dieser liegt aber außerhalb von $(\mathbb{R}_0^+)^2$ und ist damit nicht relevant für unsere Betrachtungen. Wie in der Einleitung zur Symbiose schon festgehalten, kann man bei diesem Modell ein Koexistenz-Gleichgewicht erwarten, daher ist es auch sinnvoll $bf > ec$ zu fordern. Es existieren die Randgleichgewichte $\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ und $\left(0, \frac{d}{f}\right)$. Wir haben also vier Gleichgewichte, die auftreten können.

- das triviale Gleichgewicht $(0,0)$
- Randgleichgewicht $\left(\frac{a}{b}, 0\right)$
- Randgleichgewicht $\left(0, \frac{d}{f}\right)$
- inneres Gleichgewicht $\left(\frac{af+cd}{bf-ec}, \frac{bd+ae}{bf-ec}\right)$

Mithilfe der Jacobi-Matrix

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} a - 2b\bar{x} + c\bar{y} & c\bar{x} \\ e\bar{y} & d + e\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix}$$

können wir wieder das lokale Stabilitätsverhalten dieser Gleichgewichtspunkte untersuchen.

- das triviale Gleichgewicht $(0,0)$

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

Dieses Gleichgewicht ist mit den Eigenwerten der Jacobi-Matrix $r_1 = a, r_2 = d$ ein instabiler Knoten.

- Randgleichgewicht $\left(\frac{a}{b}, 0\right)$

$$J_f\left(\frac{a}{b}, 0\right) = \begin{pmatrix} -a & \frac{ac}{b} \\ 0 & d + \frac{ae}{b} \end{pmatrix}$$

Diese Jacobi-Matrix hat die Eigenwerte $r_1 = -a$ und $r_2 = d + \frac{ae}{b}$. Daher ist dieses Gleichgewicht ein Sattelpunkt und damit instabil.

- Randgleichgewicht $\left(0, \frac{d}{f}\right)$

$$J_f\left(0, \frac{d}{f}\right) = \begin{pmatrix} a + \frac{cd}{f} & 0 \\ \frac{de}{f} & -d \end{pmatrix}$$

Analog zum vorigen Randgleichgewicht erhalten wir für diese Jacobi-Matrix die Eigenwerte $r_1 = a + \frac{cd}{f}$ und $r_2 = -d$. Damit ist auch dieses Randgleichgewicht ein Sattelpunkt.

- inneres Gleichgewicht $(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{af+cd}{bf-ec}, \frac{bd+ae}{bf-ec}\right)$

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -b\bar{x} & c\bar{x} \\ e\bar{y} & -f\bar{y} \end{pmatrix}$$

Für die Analyse dieser Jacobi-Matrix werden wir wieder Theorem 3.5.1 anwenden, das heißt, wir sehen uns die Spur und die Determinante der Matrix an und schließen aus den Vorzeichen dieser auf das Stabilitätsverhalten.

$$\begin{aligned} \text{spur}(J_f(\bar{x}, \bar{y})) &= -b\bar{x} - f\bar{y} < 0, \\ \det(J_f(\bar{x}, \bar{y})) &= \bar{x}\bar{y}(bf - ec). \end{aligned}$$

Wegen $bf > ec$ ist $\det(J_f) > 0$. Dieser Gleichgewichtspunkt ist also lokal asymptotisch stabil.

Im Fall, dass $bf < ec$ ist, gibt es keinen Schnittpunkt der beiden Halbgeraden \bar{S} und \bar{W} in $(\mathbb{R}_0^+)^2$. Die Halbgeraden teilen dann $(\mathbb{R}_0^+)^2$ in drei Bereiche, den Bereich zwischen \bar{S} und \bar{W} , den Bereich oberhalb von beiden Halbgeraden und den Bereich unterhalb von beiden Halbgeraden. Im Bereich oberhalb der beiden Halbgeraden gilt immer $\dot{x} > 0, \dot{y} < 0$. Unterhalb beider Halbgeraden gilt $\dot{x} < 0, \dot{y} > 0$, und zwischen beiden Halbgeraden $\dot{x} > 0, \dot{y} > 0$. Das bedeutet aber nichts anderes, als dass der Bereich zwischen den beiden Halbgeraden positiv invariant ist, also Lösungen diesen Bereich nicht mehr verlassen, und die Lösungen in diesem Bereich gegen Unendlich streben. Alle Lösungen, die im Bereich oberhalb oder unterhalb der beiden Halbgeraden starten, streben hinein in den Bereich zwischen den beiden Halbgeraden. Natürlich ist dies unsinnig, weshalb wir auch anfangs $bf > ec$ gefordert hatten.

Also, wir betrachten den Fall, dass $bf > ec$. Die beiden Halbgeraden teilen nun $(\mathbb{R}_0^+)^2$ in vier Bereiche, in denen wir wieder die Vorzeichen von \dot{x} und \dot{y} untersuchen.

- Bereich I, der Bereich oberhalb der beiden Halbgeraden \bar{S} und \bar{W}
In diesem Bereich gilt: $\dot{x} > 0, \dot{y} < 0$.
Jede Bahn in diesem Bereich hat somit nur zwei Möglichkeiten: Entweder sie strebt in einen der beiden Bereiche zwischen \bar{S} und \bar{W} , oder sie strebt direkt zum Koexistenz-Gleichgewicht.
- Bereich II, der Bereich unterhalb der beiden Halbgeraden \bar{S} und \bar{W}
In diesem Bereich gilt: $\dot{x} < 0, \dot{y} > 0$.
Analog wie für den Bereich oberhalb der beiden Halbgeraden argumentiert man hier, dass die Bahnen aus diesem Bereich entweder in einen der beiden Bereiche zwischen den Halbgeraden \bar{S} und \bar{W} oder direkt zum Koexistenz-Gleichgewicht hinstreben.
- Bereich III, der Bereich zwischen den beiden Halbgeraden \bar{S} und \bar{W} , in dem auch der Ursprung liegt
In diesem Bereich gilt: $\dot{x} > 0, \dot{y} > 0$.
Dieser Bereich ist positiv invariant, also können Bahnen in diesem Bereich nur in Richtung des Gleichgewichts streben.
- Bereich IV, der Bereich zwischen den beiden Mengen \bar{S} und \bar{W} rechts vom Gleichgewichtspunkt
In diesem Bereich gilt: $\dot{x} < 0, \dot{y} < 0$.
Analog wie im vorigen Punkt können die Bahnen in diesem Bereich nur zum Gleichgewicht hinstreben.

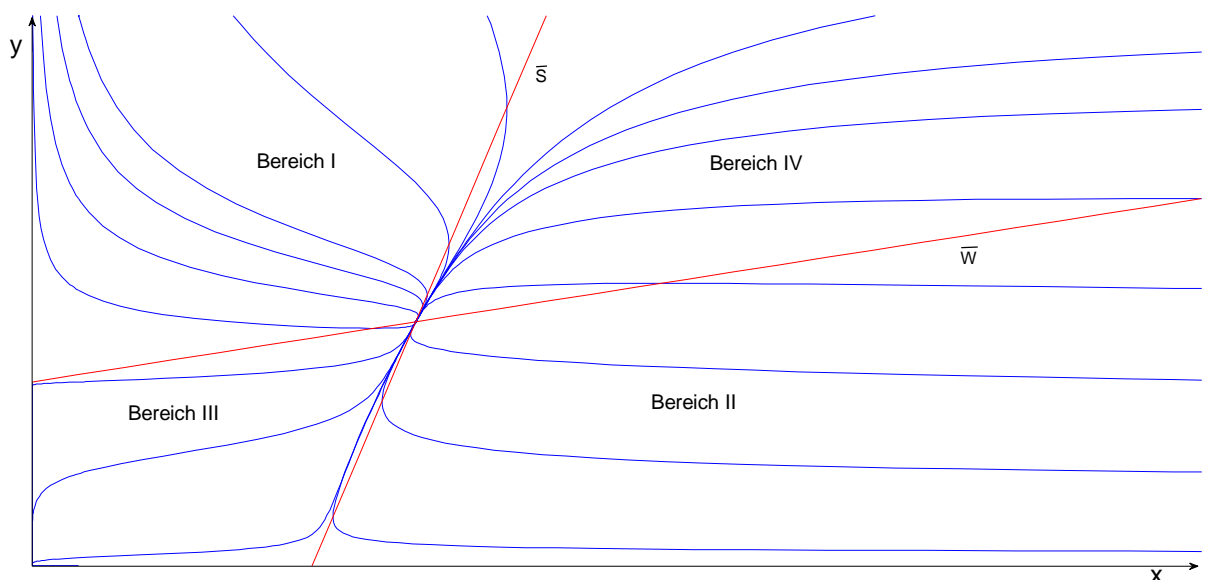


Abbildung 10: Lösungen des Symbiose-Modells mit stabiler Koexistenz

Wir wollen jetzt noch die Situation betrachten, dass eine der beiden Populationen ohne die andere nicht überlebensfähig ist. Wir nehmen also $a < 0$ an. Weiters setzen

wir $(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{af+cd}{bf-ec}, \frac{bd+ae}{bf-ec}\right) \in (\mathbb{R}^+)^2$ voraus. Der Fall mit $d < 0$ wäre analog zu behandeln. Dadurch haben wir nur mehr drei Gleichgewichtspunkte, da der Punkt $\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ nicht in $(\mathbb{R}_0^+)^2$ liegt für $a < 0$. Wir können auf die Berechnungen von vorher zurückgreifen und erhalten somit für unsere drei Gleichgewichte:

- das triviale Gleichgewicht $(0,0)$

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

Die Eigenwerte sind, wie vorher berechnet, $r_1 = a < 0, r_2 = d > 0$, daher ist dieser Punkt ein Sattelpunkt.

- Randgleichgewicht $\left(0, \frac{d}{f}\right)$

$$J_f\left(0, \frac{d}{f}\right) = \begin{pmatrix} a + \frac{cd}{f} & 0 \\ \frac{de}{f} & -d \end{pmatrix}$$

Für das Randgleichgewicht hat die Jacobi-Matrix die Eigenwerte $r_1 = a + \frac{cd}{f}$ und $r_2 = -d$. Wir benötigen daher eine Fallunterscheidung. Falls $|a| < \left|\frac{cd}{f}\right|$, ist dieser Punkt ein Sattelpunkt. Im Fall $|a| > \left|\frac{cd}{f}\right|$ ist dieser Gleichgewichtspunkt sogar ein lokal asymptotisch stabiler Knoten.

- Inneres Gleichgewicht $(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{af+cd}{bf-ec}, \frac{bd+ae}{bf-ec}\right)$

$$J_f(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -b\bar{x} & c\bar{x} \\ e\bar{y} & -f\bar{y} \end{pmatrix}$$

Da die Jacobi-Matrix unabhängig vom Vorzeichen von a ist, kann das Ergebnis der vorigen Berechnung direkt übernommen werden, und wir erhalten, dass dieser Gleichgewichtspunkt lokal asymptotisch stabil ist.

Somit erhalten wir auch in diesem Fall, dass die zweite Art von der ersten profitiert, deren Überleben erst durch Anwesenheit der zweiten ermöglicht wird.

6 Schlussbemerkungen

Seit die mathematische Ökologie Anfang des 20. Jahrhunderts als Disziplin Fuß gefasst hat und die ersten Modelle zur Beschreibung ökologischer Betrachtungen entstanden sind, hat sich viel getan. Viele Anfangsmodelle wurden weiterentwickelt, um eine realistischere Abbildung der natürlichen Vorkommnisse zu ermöglichen. Dadurch sind die Modelle komplizierter geworden. In der heutigen Zeit können dank leistungsstarker Computer auch kompliziertere Modelle berechnet werden. Diese Arbeit hat sich hauptsächlich mit Zwei-Spezies-Modellen beschäftigt. Wie bereits in der Arbeit selbst bemerkt, ist dies natürlich auch schon eine große Einschränkung im Vergleich zur Realität, da in der Natur unzählige Spezies und Prozesse zusammenwirken. Obwohl die Betrachtung von Zwei-Spezies-Modellen schon sehr interessante Einblicke in die Interaktion verschiedener Spezies liefert, können Mehr-Spezies-Modelle tiefere Einblicke in Gleichgewichte liefern. So kann es zum Beispiel vorkommen, dass ein Konkurrenz-Modell durch Hinzufügen eines Räubers ein Gleichgewicht mit Koexistenz aller drei Arten bekommt, obwohl das ursprüngliche Konkurrenz-Modell mit zwei Spezies instabil ist, also eine der beiden Arten aussterben würde (siehe [5]). Auch Modelle, die zufällige Umwelteinflüsse, die Abhängigkeit von Jahreszeiten des Nahrungsangebots und ähnliche Faktoren berücksichtigen, können betrachtet werden, um damit näher an die Realität zu kommen (siehe [7]).

Die Erkenntnisse, die aus diesen Modellen gewonnen werden, sollten jedoch auch in die Praxis übernommen werden, um damit nachhaltiger arbeiten zu können. Im Fischfang werden schon viele der Einsichten der Ökologie verwendet (siehe [1]), um sicherzustellen, dass die Fischbestände nicht ausgerottet werden. In Kombination mit Optimierungsaufgaben werden Fischfangquoten ermittelt, sodass sich vor allem in Gebieten, in denen Überfischung ein großes Problem war, die Fischbestände wieder erholen können. Auch in Gebieten mit gesunden Fischbeständen kann über diese Modelle ermittelt werden, wie gefischt werden soll, damit die Bestände auf Dauer überleben können und in diesen Gebieten keine Überfischung passiert. Doch Fischfang ist bei weitem nicht das einzige Gebiet, bei dem die Ökologie Einfluss auf die Praxis nehmen kann. In der Landwirtschaft können ökologische Modelle Impulse zur Schädlingsbekämpfung setzen, was zur Verringerung des Einsatzes von Pestiziden führen kann. Dadurch wären landwirtschaftliche Güter auch gesünder für Menschen, die mit weniger Pestiziden in Kontakt kommen würden. Die Schwierigkeit bei der Implementierung ökologischer Überlegungen liegt oft darin begründet, dass diese ökonomischen Interessen im Weg sind. Wenn ein Fischer mehr fangen kann als die Fischfangquote vorgibt, kann er insgesamt einen höheren Profit erzielen, was kurzfristig gut für ihn ist. Dass sich dadurch allerdings die Fischbestände nicht mehr

erholen werden, ist ein Problem, welches nicht direkt schlagend wird. Doch für genau diese Probleme muss die Gesellschaft sensibilisiert werden.

Es ist leider oft schwierig, die Modelle anhand von Daten zu verifizieren, weil solche umfassende Daten kaum verfügbar sind.

Die Betrachtung ökologischer Modelle ist aber nicht nur im Sinne der Ökologie wichtig. Viele der Gleichungen und der Systeme, die entwickelt wurden, haben auch Anwendungen in anderen Gebieten. Allein schon, dass die Lotka-Volterra Gleichungen durch zwei verschiedene Wissenschaftler in zwei verschiedenen Fachgebieten entwickelt wurden, spricht dafür. Während Volterra diese Gleichungen benutzt hat, um biomathematische Probleme zu betrachten, wurden diese Gleichungen durch Lotka in der Chemie entwickelt und verwendet. Auch in den Bereichen der Spieldynamik und der Populationsgenetik gibt es Parallelen zu den betrachteten Modellen.

Außerhalb der Biomathematik und der Chemie finden diese Gleichungen Anwendungen in den Wirtschaftswissenschaften, wo sie verwendet werden, um Konjunkturschwankungen in Konjunkturmodellen zu erklären, und in der Medizin, wo sie zur Beschreibung von Ausbreitungsprozessen von Krankheiten in der Epidemiologie vorkommen.

Die mathematischen Modelle in der Ökologie sind also vielseitig einsetzbar und werden in der Praxis verwendet. Die Gleichungen sind somit nicht nur in theoretischer Hinsicht interessant, sondern die Betrachtung und Weiterentwicklung der Modelle ist für viele Bereiche sinnvoll.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Logisches Wachstum mit verschiedenen Startwerten	8
Abbildung 2: Wachstumsfunktion $g(x)$	9
Abbildung 3: Modifizierte Wachstumsfunktion $g(x)$	10
Abbildung 4: Lösungen des Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells	19
Abbildung 5: Lösungen des modifizierten Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells ohne stabile Koexistenz	23
Abbildung 6: Lösungen des modifizierten Lotka-Volterra-Räuber-Beute-Modells mit stabiler Koexistenz.....	26
Abbildung 7: Lösungen des Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modells	36
Abbildung 8: Lösungen des Konkurrenz-Modells mit stabiler Koexistenz	43
Abbildung 9: Lösungen des Konkurrenz-Modells mit Bistabilität	43
Abbildung 10: Lösungen des Symbiose-Modells mit stabiler Koexistenz	50

Tabellenverzeichnis

<i>Tabelle 1: Notationshinweise.....</i>	<i>3</i>
<i>Tabelle 2: Stabilitätseigenschaften von linearen und nichtlinearen Systemen.....</i>	<i>16</i>
<i>Tabelle 3: Gleichgewichte und ihre Stabilität im Konkurrenz-Modell (nach [5]).....</i>	<i>41</i>

Literatur

- [1] Paul Doucet, Peter B. Sloep: Mathematical modelling in the life sciences. Ellis Horwood Limited, Chichester 1992.
- [2] Magdalena Helmreich: Das Räuber-Beute-System nach Lotka-Volterra in der Ökologie und Analogien in Spieldynamik und Populationsgenetik. Diplomarbeit an der TU Wien, 2011.
- [3] Josef Hofbauer/Karl Sigmund: Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Parey, Berlin, Hamburg 1984.
- [4] Wilfried Nöbauer/Werner Timischl: Mathematische Modelle in der Biologie. Vieweg, Braunschweig 1979.
- [5] Jan W. Prüß, Roland Schnaubelt, Rico Zacher: Mathematische Modelle in der Biologie. Deterministische homogene Systeme. Birkhäuser, Basel-Boston-Berlin 2008.
- [6] Francesco M. Scudo/James R. Ziegler: Lecture Notes in Biomathematics. The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1978.
- [7] Christian Wissel: Theoretische Ökologie, Eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg 1989.