

# Mathematische Ökologie

Eine Zusammenfassung von Bernhard Kabelka  
zur Vorlesung von Prof. Länger im WS 2002/03

Version 1.04, 15. März 2004

Es sei ausdrücklich betont, dass

- (1) dieses Essay ohne das Wissen und die Mitarbeit von Prof. Länger entstanden ist,
- (2) trotz großer Anstrengungen seitens des Autors, eine möglichst fehlerfreie und vollständige Zusammenfassung zu liefern, sich Fehler eingeschlichen haben könnten (sollte jemand einen Fehler entdecken, so bittet der Autor um Benachrichtigung, vorzugsweise per eMail an [bernhard@kabelka.net](mailto:bernhard@kabelka.net)),
- (3) die Lektüre dieser Zusammenfassung keinesfalls den persönlichen Besuch der Vorlesung bzw. das Studium des Skriptums ersetzen, sondern bestenfalls ergänzen kann.

Die aktuelle Version dieser Datei ist erhältlich unter:

<http://fsmat.at/~bkabelka/math/nawi/download/mathoeko.pdf>

<http://fsmat.at/~bkabelka/math/nawi/download/mathoeko.ps.gz>

# Inhaltsverzeichnis

<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>1 Einfachste Modelle</b>	<b>1</b>
<b>2 Stochastische Modelle</b>	<b>1</b>
2.1 Zeitlich diskretes Modell . . . . .	1
2.2 Zeitlich kontinuierliches Modell . . . . .	2
<b>3 Modelle mit dichteabhängigem Wachstum</b>	<b>2</b>
3.1 Zeitlich diskretes Modell . . . . .	2
3.2 Zeitlich kontinuierliches Modell . . . . .	3
<b>4 Modelle mit zeitverzögerter Regulation</b>	<b>5</b>
4.1 Zeitlich diskretes Modell . . . . .	5
4.2 Zeitlich kontinuierliches Modell . . . . .	5
<b>5 Dominante Eigenwerte</b>	<b>5</b>
<b>6 Leslie-Modell</b>	<b>6</b>
<b>7 Markov-Ketten</b>	<b>7</b>
<b>8 Ausbeutung von Populationen</b>	<b>7</b>
<b>9 Zweipopulationsmodelle</b>	<b>7</b>
9.1 Symbiose . . . . .	8
9.2 Räuber-Beute-Modell . . . . .	9
9.3 Konkurrenz . . . . .	9
9.4 Räuber-Beute-Modell ohne innerspezifische Konkurrenz . . . . .	9

# Einleitung

Die mathematische Ökologie beschäftigt sich mit der Dynamik von Populationen und der Wechselbeziehung zwischen verschiedenen Populationen.

Diese Zusammenfassung stellt einfache Populationsmodelle vor, die in der Vorlesung „Mathematische Ökologie“ besprochen wurden.

## 1 Einfachste Modelle

Die sogenannte „**Kaninchenfolge**“ von Fibonacci stellt ein sehr einfaches Beispiel eines Populationsmodells dar. Da diese Folge ein „Klassiker“ ist, der jedem Mathematiker bekannt sein dürfte, möchte ich darauf nicht weiter eingehen.

Weitere sehr einfache Modelle gehen von konstanten Wachstumsraten aus: Bezeichne  $\beta$  die **Geburtenrate**, d. h. die Anzahl der neuen Individuen, die jedes einzelne Individuum (durchschnittlich) pro Zeiteinheit zur Welt bringt,  $\mu$  die **Sterberate**, d. h. die Anzahl der Individuen, die (durchschnittlich) pro Zeiteinheit und Individuum ums Leben kommen, und  $r := \beta - \mu$  die **Wachstumsrate**. Dann lassen sich folgende einfache Modelle aufstellen:

Diskretes Modell	Kontinuierliches Modell
$x_{k+1} = (1 + r) \cdot x_k$	$x(t + \Delta t) = (1 + r \cdot \Delta t) \cdot x(t) + o(\Delta t)$
$\implies x_k = (1 + r)^k \cdot x_0$	$\implies \dot{x}(t) = r \cdot x(t)$
	$\implies x(t) = x(0) \cdot e^{rt}$

## 2 Stochastische Modelle

### 2.1 Zeitlich diskretes Modell

Seien  $R_i$  ( $i = 0, 1, 2, \dots$ ) Zufallsvariablen,  $X_0 := x_0 > 0$ . Dann definiert man:

$$X_{k+1} = (1 + R_k) \cdot X_k$$

Sind die  $R_i$  i. i. d. Zufallsvariablen mit  $\mathbb{V}[\ln(1 + R_i)] > 0$  und  $b \in \mathbb{R}^+$  beliebig, so gilt (wie mit Hilfe des starken Gesetzes der großen Zahlen bewiesen werden kann):

$$(1) \mathbb{E}[\ln(1 + R_i)] < 0 \quad \Rightarrow \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}[X_n < b] = 1$$

$$(2) \mathbb{E}[\ln(1 + R_i)] > 0 \quad \Rightarrow \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}[X_n > b] = 1$$

Hilfreich – vor allem für Fall (1) – ist möglicherweise folgende Beziehung (die über die Taylorreihe von  $\ln x$  mit Anschlussstelle  $\mathbb{E}[X]$  bewiesen werden kann):

$$\mathbb{E}[\ln X] < \ln \mathbb{E}[X] \quad \text{für } X, \mathbb{E}[X], \mathbb{V}[X] > 0 \text{ und } X \leq c \in \mathbb{R}^+$$

## 2.2 Zeitlich kontinuierliches Modell

Bezeichne  $x_0$  die Größe der Population zum Zeitpunkt 0,  $X(t)$  die Populationsgröße zum Zeitpunkt  $t \in [0, \infty)$  und  $p_n(t) := \mathbb{P}[X(t) = n]$ . Weiters gelte

$$\mathbb{P}[X(t + \Delta t) = n \mid X(t) = m] = \begin{cases} \mu m \Delta t + o(\Delta t) & \text{für } n = m - 1 \\ 1 - (\beta + \mu)m \Delta t + o(\Delta t) & \text{für } n = m \\ \beta m \Delta t + o(\Delta t) & \text{für } n = m + 1 \\ o(\Delta t) & \text{sonst} \end{cases}$$

Das führt zu den Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{p}_0(t) &= \mu \cdot p_1(t) \\ \dot{p}_n(t) &= \beta(n-1)p_{n-1}(t) - (\beta + \mu)np_n(t) + \mu(n+1)p_{n+1}(t) \quad \forall n \geq 1 \end{aligned}$$

Berechnung von  $\mathbb{E}[X(t)]$  bzw.  $\mathbb{V}[X(t)]$  über  $\frac{d}{dt}\mathbb{E}[X(t)]$  bzw.  $\frac{d}{dt}\mathbb{E}[X(t)^2]$  zeigt:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}[X(t)] &= x_0 \cdot e^{rt} \\ \mathbb{V}[X(t)] &= \begin{cases} \frac{\beta + \mu}{r} \cdot x_0 \cdot e^{rt} \cdot (e^{rt} - 1) & \text{für } r \neq 0 \\ (\beta + \mu) \cdot x_0 \cdot t & \text{sonst} \end{cases} \end{aligned}$$

Sei  $T_k$  die Länge jenes Zeitintervalls, in dem die Populationsgröße  $k$  beträgt, und  $q_k(t)$  die Wahrscheinlichkeit, dass die Populationsgröße in einem Zeitintervall der Länge  $t$  konstant bleibt, wenn sie zu Beginn den Wert  $k$  hat. Dann gilt:

$$\begin{aligned} q_k(t) &= e^{-(\beta + \mu)kt} \\ T_k &\sim \text{Exp}((\beta + \mu)k) \end{aligned}$$

Definiert man  $F(x, t) := \sum_{n \geq 0} p_n(t) \cdot x^n$ , so erhält man durch partielle Differentiation die partielle Differentialgleichung

$$F_t - (\beta x - \mu)F_x = 0$$

die mit Hilfe der Lösungsmethode in Kasten 1 (siehe Seite 3) gelöst werden kann. Man erhält so  $p_0(t) = F(0, t)$  und stellt fest, dass für  $r \leq 0$  die Population mit Wahrscheinlichkeit 1 ausstirbt. Für den Aussterbezeitpunkt  $T$  gilt dann:

$$\mathbb{E}[T] < \infty \iff r < 0$$

## 3 Modelle mit dichteabhängigem Wachstum

### 3.1 Zeitlich diskretes Modell

Hier gilt:  $x_{k+1} = (1 + r(x_k)) \cdot x_k$

Sinnvollerweise fordert man von der Funktion  $r(x)$ :

- (1)  $r(0) = r_0 > 0$
- (2)  $r(x)$  streng monoton fallend in  $x$
- (3)  $r(K) = 0$  für ein passendes  $K \in \mathbb{R}^+$  (**Umweltkapazität**)

Hat man eine partielle Differentialgleichung der Gestalt

$$a(x, y) \cdot z_x + b(x, y) \cdot z_y = 0$$

gegeben, so berechne man die allgemeine Lösung  $f(x, y) = C$  der gewöhnlichen Differentialgleichung

$$\frac{dy}{dx} = \frac{b(x, y)}{a(x, y)}$$

Dann ist die Funktion

$$z(x, y) := g(f(x, y))$$

mit beliebiger differenzierbarer Funktion  $g$  die allgemeine Lösung der ursprünglichen partiellen Differentialgleichung.

Kasten 1: Lösung einer partiellen Differentialgleichung

Setzt man  $r(x)$  der Einfachheit halber linear an, so erhält man

$$x_{k+1} = f(x_k) \quad \text{mit} \quad f(x) = \left(1 + r_0 \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right)\right) \cdot x$$

wobei sich für  $r_0 \leq 3$  „sinnvolle“ Rekursionen ergeben (d. h. für alle  $k \in \mathbb{N}$  ist  $x_k \geq 0$ ).

Für  $r_0 < 2$  ergeben sich die zwei **Gleichgewichtspunkte**  $\bar{x}_1 = 0$  (instabil) und  $\bar{x}_3 = K$  (asymptotisch stabil), d. h. die konstanten Folgen  $\bar{x}_1$  bzw.  $\bar{x}_3$  sind Lösung der Rekursionsgleichung  $x_{k+1} = f(x_k)$ . Für  $2 < r_0 < \sqrt{6}$  sind  $\bar{x}_1$  und  $\bar{x}_3$  instabil, allerdings gibt es einen asymptotisch stabilen **Zweierzyklus**  $(\bar{x}_2, \bar{x}_4, \bar{x}_2, \bar{x}_4, \dots)$ , d. h. die konstanten Folgen  $\bar{x}_2$  bzw.  $\bar{x}_4$  sind Lösung der Rekursion  $x_{k+1} = f^2(x_k)$ . Dann wird auch dieser Zweierzyklus instabil, aber es existiert dafür ein stabiler Zyklus der Länge 4, u. s. w. Dieses Phänomen bezeichnet man als **Bifurkation**.

Ab  $r_0 \approx 2.570$  gibt es Zyklen beliebiger Länge, und die Lösungsfolgen weisen ein stochastisch anmutendes Verhalten auf. Man spricht daher vom **deterministischen Chaos** (siehe auch Kasten 2 auf Seite 4).

### 3.2 Zeitlich kontinuierliches Modell

Hier gilt:  $\dot{x}(t) = r(x(t)) \cdot x(t)$

Ein analoger Ansatz für  $r(x)$  wie vorhin liefert:

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) \quad \text{mit} \quad f(x) = r_0 \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Wieder gibt es zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich  $\bar{x}_1 = 0$  (instabil) und  $\bar{x}_2 = K$  (asymptotisch stabil).

Die allgemeine Lösung lautet:  $x(t) = \frac{K \cdot x(0)}{x(0) + (K - x(0)) \cdot e^{-r_0 t}}$

### Period 3 implies Chaos

Sei  $f : M \rightarrow M$ ,  $n \in \mathbb{N}^+$  und  $a \in M$ . Dann heißt  $a$  ein  **$n$ -periodischer Punkt** von  $f$ , wenn gilt:

$$f(a), f^2(a), \dots, f^{n-1}(a) \neq a \quad \wedge \quad f^n(a) = a$$

Bezeichne  $P_n(f)$  die Menge der  $n$ -periodischen Punkte von  $f$ . Dann sind für  $a \in P_n(f)$  die Punkte  $a, f(a), f^2(a), \dots, f^{n-1}(a)$  paarweise verschieden.

Für  $f : [a, b] \rightarrow \mathbb{R}$  gilt

- (1)  $f([a, b]) \subseteq [a, b] \quad \Rightarrow \quad \exists c \in [a, b] : f(c) = c$
- (2)  $f([a, b]) \supseteq [a, b] \quad \Rightarrow \quad \exists c \in [a, b] : f(c) = c$
- (3)  $f([a, b]) \supseteq [c, d] \quad \Rightarrow \quad \exists [a_1, b_1] \subseteq [a, b] : f([a_1, b_1]) = [c, d]$

**Satz 1** Für  $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$  stetig mit  $P_3(f) \neq \emptyset$  gilt:

$$P_n(f) \neq \emptyset \quad \forall n \in \mathbb{N}^+$$

**Beweisskizze** Seien  $c, d, e \in [a, b]$  mit  $c < d, e$  und  $d \neq e$  so, dass gilt:

$$f(c) = d \quad \wedge \quad f(d) = e \quad \wedge \quad f(e) = c$$

Für jeden der beiden Fälle  $d < e$  bzw.  $e < d$  konstruiert man mit Hilfe der obigen drei Lemmata beginnend mit  $[a_n, b_n] = [d, e]$  bzw.  $[e, d]$  eine Folge von Intervallen  $[a_i, b_i]$  ( $i = 0, 1, \dots, n$ ), so dass gilt

$$f([a_i, b_i]) = [a_{i+1}, b_{i+1}] \quad \forall i \in \{0, 1, \dots, n-1\}$$

Man erhält so  $f^n([a_0, b_0]) = [a_n, b_n] \supseteq [a_0, b_0]$  und damit einen Fixpunkt  $g \in [a_0, b_0]$  von  $f^n$ .

Die Annahme  $g \notin P_n(f)$ , d. h.  $\exists k \in \{1, 2, \dots, n-1\}$ , sodass  $g \in P_k(f)$ , führt dann rasch auf einen Widerspruch.

**q. e. d**

Kasten 2: Period 3 implies Chaos

## 4 Modelle mit zeitverzögerter Regulation

### 4.1 Zeitlich diskretes Modell

Hier gilt:  $x_{k+1} = x_k \cdot \left(1 + r_0 \cdot \left(1 - \frac{x_k - T}{K}\right)\right)$  mit  $k \geq T \geq 1$  und  $r_0, K > 0$ .

Wieder ergeben sich zwei Gleichgewichtspunkte  $\bar{x}_1 = 0$  und  $\bar{x}_2 = K$ . Linearisieren um  $\bar{x}_i$  zeigt, dass  $\bar{x}_1$  instabil ist, und das für großes  $r_0$  bzw.  $T$  (genauer: für  $r_0 > \frac{T^T}{(T+1)^{T+1}}$ ) die Lösungen in der Nähe von  $K$  oszillieren, wie man durch den Ansatz  $x_k - K = C \cdot \lambda^k$  (mit  $C \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$  und  $\lambda \in \mathbb{C} \setminus \{0\}$ ) feststellen kann.

### 4.2 Zeitlich kontinuierliches Modell

Hier gilt:  $\dot{x}(t) = r_0 \cdot x(t) \cdot \left(1 - \frac{x(t-T)}{K}\right)$  mit  $t \geq T \geq 1$  und  $r_0, K > 0$ .

Auch hier erhält man die Gleichgewichtspunkte  $\bar{x}_1 = 0$  und  $\bar{x}_2 = K$ , die man durch Linearisieren untersuchen kann:  $\bar{x}_1$  ist instabil. In der Nähe von  $K$  ergeben sich für  $r_0 > \frac{1}{eT}$  oszillierende Lösungen. Weiters kann man (wie einige weitere Rechnungen zeigen) annehmen, dass  $\bar{x}_2$  für  $r_0 < \frac{\pi}{2T}$  asymptotisch stabil und für  $r_0 > \frac{\pi}{2T}$  instabil ist.

## 5 Dominante Eigenwerte

### Der Satz von Perron-Frobenius

Sei  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  gegeben. Ist  $A \geq 0$  (d. h. für alle  $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$  gilt:  $A_{ij} \geq 0$ ), dann gibt es genau einen reellen Eigenwert  $\lambda \geq 0$  (der dann **dominanter Eigenwert** heißt) mit

- (1)  $\lambda \geq |\mu|$  für alle Eigenwerte  $\mu$  von  $A$
- (2) Es existiert ein nicht-negativer Eigenvektor  $\mathbf{a}$  zum Eigenwert  $\lambda$ .

Existiert außerdem ein  $n \in \mathbb{N}^+$ , sodass  $A^n > 0$  (d. h. für alle  $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$  gilt:  $A_{ij} > 0$ ), dann gilt sogar:

- (1)  $\lambda > 0$  ist ein einfacher Eigenwert.
- (2)  $\lambda > |\mu|$  für alle Eigenwerte  $\mu \neq \lambda$  von  $A$
- (3) Es existiert ein positiver Eigenvektor  $\mathbf{a}$  zum Eigenwert  $\lambda$ .

Man spricht dann von einem **strikt dominanten Eigenwert**.

Kasten 3: Der Satz von Perron-Frobenius

Die Existenz einer positiven ganzen Zahl  $n$  mit  $A^n > 0$  lässt sich für nicht-negatives  $A$  wie folgt überprüfen: Man ordnet der Matrix  $A$  einen (gerichteten) Graphen mit den Knoten  $1, 2, \dots, n$  zu, bei dem genau dann eine gerichtete Kante von  $i$  nach  $j$  führt, wenn  $A_{ij} > 0$  ist. Existiert dann in dem so erhaltenen Graphen einerseits zu jedem Paar  $(i, j)$  von Knoten eine gerichtete Kantenfolge von  $i$  nach  $j$  und andererseits mindestens zwei gerichtete Kantenfolgen mit zueinander teilerfremden Längen, so existiert ein  $n \in \mathbb{N}^+$  mit  $A^n > 0$ .

Für  $A \geq 0$  liegt der dominante Eigenwert außerdem zwischen der kleinsten und der größten Zeilen- bzw. Spaltensumme von  $A$ .

Ist  $\lambda \neq 0$  ein einfacher dominanter Eigenwert von  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  (d. h. es gilt  $\lambda > |\mu|$  für alle Eigenwert  $\mu \neq \lambda$  von  $A$ ),  $\mathbf{a} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$  ein **Rechtseigenvektor** von  $A$  zum Eigenwert  $\lambda$  (d. h.  $A\mathbf{a} = \lambda\mathbf{a}$ ) und  $\mathbf{b} \in \mathbb{R}^{1 \times n}$  ein **Linkseigenvektor** von  $A$  zum Eigenwert  $\lambda$  (d. h.  $\mathbf{b}A = \lambda\mathbf{b}$ ), so gilt für jedes  $\mathbf{c} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ :

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{A^k}{\lambda^k} = \frac{\mathbf{a} \cdot \mathbf{b}}{\mathbf{b} \cdot \mathbf{a}} \quad \wedge \quad \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{A^k \mathbf{c}}{\lambda^k} = \frac{\mathbf{b} \cdot \mathbf{c}}{\mathbf{b} \cdot \mathbf{a}} \cdot \mathbf{a}$$

## 6 Leslie-Modell

Gegeben seien die **Altersklassen**  $1, 2, \dots, n$ , die Geburtenraten  $b_i$  und die Überlebenswahrscheinlichkeiten  $a_i$  für jede Altersklasse (d. h. die Wahrscheinlichkeit des „Aufstiegs“ eines Individuums in die nächsthöhere Altersklasse). Weiters bezeichne  $x_{ij}$  die Anzahl der Individuen in der  $i$ -ten Altersklasse zum Zeitpunkt  $j$ . Definiert man nun die sogenannte **Leslie-Matrix** als

$$L := \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \cdots & b_{n-1} & b_n \\ a_1 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & a_2 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & a_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

so gilt:  $\mathbf{x}_k = L \cdot \mathbf{x}_{k-1} = L^k \cdot \mathbf{x}_0$

Seien nun  $a_i > 0$ ,  $b_i \geq 0$  und  $\mathbf{x}_0 \geq 0$ ,  $\mathbf{x}_0 \neq \mathbf{0}$ . Gibt es nun  $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$  mit  $i \neq j$ ,  $\text{ggT}(i, j) = 1$  und  $b_i, b_j > 0$ , so sind die Voraussetzungen (der starken Form) des Satzes von Perron-Frobenius erfüllt und für den strikt dominanten Eigenwert  $\lambda_0$  mit positivem, auf Komponentensumme 1 normiertem Eigenvektor  $\mathbf{c}$  gilt:

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{x_{i,k+1}}{x_{i,k}} = \lambda_0 \quad \wedge \quad \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{x_{i,k}}{\sum_j x_{j,k}} = c_i$$

Das heißt,  $\mathbf{c}$  ist die (von  $\mathbf{x}_0$  unabhängige) stabile Altersklassenverteilung für  $k \rightarrow \infty$ .

## 7 Markov-Ketten

Gegeben sei ein System  $S$ , das sich zu jedem der Zeitpunkte  $0, 1, 2, \dots$  in genau einem der Zustände  $1, 2, \dots, n$  befinden kann, wobei der Zustand zum Zeitpunkt  $t + 1$  nur vom Zustand zum Zeitpunkt  $t$  abhängt. Sei  $a_{ij}$  die Übergangswahrscheinlichkeit vom Zustand  $j$  in den Zustand  $i$  und  $x_{ij}$  die Wahrscheinlichkeit, dass sich  $S$  zum Zeitpunkt  $j$  im Zustand  $i$  befindet. Dann ist  $A := (a_{ij})$  eine sogenannte **stochastische Matrix** (d. h. die Spaltensummen sind jeweils gleich 1) und hat daher (wie jede stochastische Matrix) den dominanten Eigenwert 1 mit zugehörigem Linkseigenvektor  $(1, 1, \dots, 1)$ . Weiters gilt:

$$\mathbf{x}_k = A \cdot \mathbf{x}_{k-1} = A^k \cdot \mathbf{x}_0$$

Existiert sogar ein  $s \geq 1$ , sodass  $A^s > 0$ , dann konvergiert  $\mathbf{x}_k$  für  $k \rightarrow \infty$  gegen den auf Komponentensumme 1 normierten (Rechts-)Eigenvektor von  $A$  zum Eigenwert 1.

Die Markov-Ketten finden beispielsweise bei **Migrationsmodellen** (wo die einzelnen Zustände verschiedene Territorien darstellen) ihre Anwendung.

## 8 Ausbeutung von Populationen

Diese Modelle werden analog zu den Modellen mit dichteabhängigem Wachstum aufgestellt, nur wird diesmal eine Fangquote abgezogen:

<b>Diskretes Modell</b>	<b>Kontinuierliches Modell</b>
$x_{k+1} = (1 + r_0 \cdot (1 - \frac{x_k}{K})) \cdot x_k - F_a$	$\dot{x} = r_0 \cdot x \cdot (1 - \frac{x}{K}) - F_a$
bzw.	bzw.
$x_{k+1} = (1 + r_0 \cdot (1 - \frac{x_k}{K})) \cdot x_k - F_r \cdot x_k$	$\dot{x} = r_0 \cdot x \cdot (1 - \frac{x}{K}) - F_r \cdot x$

$F_a$  bzw.  $F_r$  werden als **absolute** bzw. **relative Fangrate** bezeichnet.

Je nachdem, welche der beiden Gleichungen jeweils verwendet wird, ergibt sich sowohl für das diskrete als auch das kontinuierliche Modell

$$(F_a)_{\text{opt}} = \frac{r_0 K}{4} (-\varepsilon) \quad \text{bzw.} \quad (F_r)_{\text{opt}} = \frac{r_0}{2} (-\varepsilon)$$

Dann existiert nämlich ein asymptotisch stabiler, positiver Gleichgewichtspunkt  $\bar{x} = \frac{K}{2} (-\varepsilon)$  (wodurch das Überleben der Population gesichert wird), und gleichzeitig wird der Ertrag maximiert.

## 9 Zweipopulationsmodelle

Zuerst betrachten wir folgenden Ansatz:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 \cdot R_1(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 &= x_2 \cdot R_2(x_1, x_2) \end{aligned}$$

Nehmen wir wieder  $R_i$  linear in  $x_1$  und  $x_2$  an (und zwar fallend in  $x_i$ ), so führt das auf die Gleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= r_1 \cdot x_1 \cdot \left(1 - \frac{x_1}{K_1} + \frac{b_{12}x_2}{K_2}\right) \\ \dot{x}_2 &= r_2 \cdot x_2 \cdot \left(1 + \frac{b_{21}x_1}{K_1} - \frac{x_2}{K_2}\right)\end{aligned}$$

Dieses System hat zumindest drei Gleichgewichtspunkte, nämlich  $(0, 0)$ ,  $(0, K_2)$  und  $(K_1, 0)$ . Gilt entweder  $b_{12}, b_{21} > -1$  und  $b_{12}b_{21} < 1$ , oder ist  $b_{12}, b_{21} < -1$ , dann gibt es noch einen vierten Gleichgewichtspunkt  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$  mit

$$\bar{x}_1 = \frac{K_1 \cdot (1 + b_{12})}{1 - b_{12}b_{21}} \quad \wedge \quad \bar{x}_2 = \frac{K_2 \cdot (1 + b_{21})}{1 - b_{12}b_{21}}$$

Eine Stabilitätsanalyse (zur Klassifikation von Gleichgewichtspunkten bei zweidimensionalen autonomen Differentialgleichungssystemen siehe Zusammenfassung zu **Gewöhnliche Differentialgleichungen**, Kapitel 5.3: „Phasenportraits zweidimensionaler autonomer Systeme in der Nähe stationärer Punkte“) zeigt:

- (1)  $(0, 0)$  ist immer instabil
- (2)  $(0, K_2)$  ist für  $b_{12} < -1$  ein stabiler Knoten bzw. für  $b_{12} > -1$  ein Sattel.
- (3)  $(K_1, 0)$  ist für  $b_{21} < -1$  ein stabiler Knoten bzw. für  $b_{21} > -1$  ein Sattel.
- (4)  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$  ist (sofern er existiert)
  - für  $b_{12}b_{21} < 0$  ein stabiler Knoten oder ein stabiler Strudel.
  - für  $b_{12}b_{21} \in [0, 1)$  ein stabiler Knoten.
  - für  $b_{12}b_{21} > 1$  ein Sattel.

## 9.1 Symbiose

Hier gilt  $b_{12}, b_{21} > 0$ .

**Fall 1:**  $b_{12}b_{21} < 1$

In diesem Fall existiert der vierte Gleichgewichtspunkt und ist ein stabiler Knoten. Es liegt daher stabile Koexistenz vor.

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

In diesem Fall gibt es nur drei Gleichgewichtspunkte, und es kommt zum unbeschränkten Wachstum.

## 9.2 Räuber-Beute-Modell

Hier gilt  $b_{12} > 0$  und  $b_{21} < 0$ .

**Fall 1:**  $b_{21} > -1$

In diesem Fall existiert der vierte Gleichgewichtspunkt und ist ein stabiler Knoten oder ein stabiler Strudel. Es liegt daher stabile Koexistenz vor.

**Fall 2:**  $b_{21} < -1$

In diesem Fall gibt es nur drei Gleichgewichtspunkte, und die Beutepopulation stirbt aus.

## 9.3 Konkurrenz

Hier gilt  $b_{12}, b_{21} < 0$ .

**Fall 1:**  $b_{12}, b_{21} > -1$

In diesem Fall existiert der vierte Gleichgewichtspunkt und ist ein stabiler Knoten. Es liegt daher stabile Koexistenz vor.

**Fall 2:**  $b_{12} > -1, b_{21} < -1$

In diesem Fall gibt es nur drei Gleichgewichtspunkte, und die zweite Population stirbt aus.

**Fall 3:**  $b_{12} < -1, b_{21} > -1$

In diesem Fall gibt es nur drei Gleichgewichtspunkte, und die erste Population stirbt aus.

**Fall 4:**  $b_{12}, b_{21} < -1$

In diesem Fall existiert der vierte Gleichgewichtspunkt und ist ein Sattelpunkt. Je nach Startwert  $(x_1(0), x_2(0))$  stirbt eine der beiden Populationen aus.

---

## 9.4 Räuber-Beute-Modell ohne innerspezifische Konkurrenz

Wie der Titel bereits vermuten lässt, wird hier davon ausgegangen, dass die Wachstumsrate  $R_i$  nicht von  $x_i$  abhängt, sondern nur von  $x_{3-i}$  ( $i = 1, 2$ ). Das führt auf die Gleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= r_1 \cdot x_1 \cdot \left(-1 + \frac{x_2}{K_2}\right) \\ \dot{x}_2 &= r_2 \cdot x_2 \cdot \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right)\end{aligned}$$

Als Gleichgewichtspunkte erhält man den Sattelpunkt  $(0, 0)$  sowie den Wirbelpunkt  $(K_1, K_2)$ . Dieser Gleichgewichtspunkt ist also stabil, aber nicht asymptotisch stabil. Es liegt daher stabile Koexistenz (allerdings oszillierend) vor.

## Index

Altersklasse, 6  
Ausbeutung, 7  
  
Bifurkation, 3  
  
deterministisches Chaos, 3  
  
Eigenwert  
    dominanter, 5  
    strikt dominanter, 5  
  
Fangrate  
    absolute, 7  
    relative, 7  
Fibonacci, 1  
  
Geburtenrate, 1  
Gleichgewichtspunkte, 3  
  
Kaninchenfolge, 1  
Konkurrenz, 9  
  
Leslie-Matrix, 6  
Leslie-Modell, 6  
Linkseigenvektor, 6  
  
Markov-Kette, 7  
Migration, 7  
  
 $n$ -periodischer Punkt, 4  
  
Perron-Frobenius, 5  
  
Räuber-Beute-Modell, 9  
Rechtseigenvektor, 6  
  
Sterberate, 1  
stochastische Matrix, 7  
Symbiose, 8  
  
Umweltkapazität, 2  
  
Wachstumsrate, 1  
  
Zweierzyklus, 3