Ein Räuber–Beute Modell

F. Kappel

Im folgenden wollen wir ein einfaches Modell für die Interaktion zweier Populationen diskutieren. Eine Population wird von Tieren gebildet, die Beutetiere für eine bestimmte Art von Raubtieren sind, und daher die Beutepopulation genannt wird. Die Raubtiere bilden die so genannte Räuberpopulation. Wir nehmen an, dass keine weitere Tierart die Beute- bzw. Räuberpopulation in irgendeiner Weise beeinflusst. Man kann sich etwa vorstellen, dass in einem Teich zwei Arten von Fischen leben. Die eine Art, die Raubfische, ernähren sich ausschließlich von der zweiten Art von Fischen, den Beutefischen, die sich von pflanzlicher Nahrung ernähren.

Es bezeichne $x(t)$ die Anzahl der Raubfische und $y(t)$ die Anzahl der Beutefische zum Zeitpunkt t. Da sich die Raubfische ausschließlich von Beutefischen ernähren, wird bei Fehlen von Beutefischen die Mortalität der Raubfische größer sein als die Reproduktionsrate, d.h. die zeitliche Änderungsrate $\dot{x}(t)$ der Anzahl der Raubfische wird negativ sein. Wir nehmen an, dass sie proportional der Anzahl der vorhandenen Raubfische ist:

$$\dot{x}(t) = -\alpha x(t), \quad \alpha > 0.$$

Wir können $-\alpha$ die Netto-Wachstumsrate der Räuberpopulation bei Fehlen von Beutefischen nennen. Sind Beutefische vorhanden, so verbessert sich die Ernährungslage der Raubfische. Wir nehmen an, dass dies zu einem positiven Zusatzterm bei der Wachstumsrate führt, der proportional zur Anzahl der vorhandenen Beutefische ist, d.h. $-\alpha$ wird durch $-\alpha + \beta y(t)$ mit $\beta > 0$ ersetzt. Dies ergibt die folgende Gleichung für die zeitliche Änderung der Anzahl der Raubfische:

$$\dot{x}(t) = (\beta y(t) - \alpha) x(t), \quad t \geq 0. \tag{1}$$

Wir nehmen an, dass die pflanzliche Nahrung für die Beutefische in unbegrenzter Menge zur Verfügung steht. Daher wir die Netto-Wachstumsrate für die Beutepopulation positiv sein, d.h. die zeitliche Änderungsrate für die Anzahl der Beutefische bei Fehlen der Raubfische ist durch

$$\dot{y}(t) = \gamma y(t), \quad \gamma > 0,$$

gegeben. Sind Raubfische vorhanden, so hat dies eine zusätzliche Mortalitätsrate für die Beutefische zur Folge, wobei wir annehmen, dass diese zusätzliche Mortalitätsrate proportional zur Anzahl der Raubfische ist. Dies bedeutet, dass die Netto-Wachstumsrate γ durch $\gamma - \delta x(t)$ mit $\delta > 0$ ersetzt wird. Dies ergibt die folgende Gleichung für die zeitliche Änderung der Anzahl der Beutefische:

$$\dot{y}(t) = (\gamma - \delta x(t)) y(t), \quad t \geq 0. \tag{2}$$

Die Gleichungen (1) und (2) beschreiben das Wachstum der Räuber- und Beutepopulation unter den oben gegebenen Annahmen. Die Annahme über das Wachstum der Beutepopulation bei Fehlen von Raubfischen hat beispielsweise zur Folge, dass die Gleichungen für große $y(t)$ nicht mehr gültig sein werden, da bei sehr großen Werten von $y(t)$ die Wachstumsrate für die Beutepopulation etwa durch Überbevölkerung negative beeinflusst wird.

Wir diskutieren das System (1), (2) in der (x, y)-Ebene. Für eine Lösung $x(t), y(t)$ dieses Systems auf einem t-Intervall I ist $t \to (x(t), y(t))$, $t \in I$, die Parameterdarstellung einer im Sinne zunehmender t-Werte orientierten Kurve in der (x, y)-Ebene, die Trajektorie der Gleichung genannt wird.

a) *Gleichgewichtslagen.* Wir interessieren uns zunächst für die Gleichgewichtslagen des Systems, d.h. für konstante Lösungen $x(t) \equiv \bar{x}$, $y(t) \equiv \bar{y}$. Aus den Gleichungen (1) und (2) folgt sofort

$$\bar{x}(\alpha - \beta\bar{y}) = 0 \quad \text{und} \quad \bar{y}(\gamma - \delta\bar{x}) = 0.$$

Dies ergibt die zwei Lösungen

(i) $\bar{x} = \bar{y} = 0$,

(ii) $\bar{x} = \gamma/\delta$, $\bar{y} = \alpha/\beta$.

In der trivialen Gleichgewichtslage $(0, 0)$ sind weder Raub- noch Beutefische vorhanden. Die Gleichgewichtslage $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$ beschreibt die Koexistenz der beiden Populationen. Von Interesse ist, ob diese Gleichgewichtssituation stabil ist, d.h. ob sich bei kleinen Störungen die Populationszahlen für beide Populationen nur wenig von der Gleichgewichtssituation entfernen.

b) *Positivität der Lösungen.* Negative Populationszahlen sind nicht sinnvoll. Daher muß das Model die Eigenschaft haben, dass $x(t)$ und $y(t)$ für alle $t \geq 0$ positiv sind, wenn die Anfangswerte $x_0 = x(0)$ und $y_0 = y(0)$ positiv sind.

Es sei zunächst $x_0 > 0$ und $y_0 = 0$. Wir sehen, dass mit der Funktion $y(t) \equiv 0$ die Gleichung (2) erfüllt ist. Die Gleichung (1) reduziert sich zu

$$\dot{x}(t) = -\alpha x(t)$$

mit der Lösung $x(t) = x_0 e^{-\alpha t}$, $t \in \mathbb{R}$. Die zur Lösung $x(t) = x_0 e^{-\alpha t}$, $y(t) \equiv 0$ gehörige Trajektorie ist die positive x-Achse. Diese Lösung charakterisiert die Situation, wo keine Beutefische vorhanden sind und die Räuberpopulation daher zum Aussterben verurteilt ist.

Für $x_0 = 0$ und $y_0 > 0$ sehen wir, dass mit $x(t) \equiv 0$ die Gleichung (1) erfüllt ist und die Gleichung (2) sich zu

$$\dot{y}(t) = \gamma y(t)$$

mit der Lösung $y(t) = y_0 e^{\gamma t}$, $t \in \mathbb{R}$, reduziert. Die zur Lösung $x(t) \equiv 0$, $y(t) = y_0 e^{\gamma t}$ gehörige Trajektorie ist die positive y-Achse und charakterisiert die Situation, wo keine Raubfische vorhanden sind und daher die Beutepopulation exponentiell wächst (was natürlich nur für beschränkte Zeit geschehen kann).

Eine Lösung $x(t)$, $y(t)$ mit $x_0 > 0$ und $y_0 > 0$ kann in endlicher Zeit weder die positive x-Achse, noch die positive y-Achse, noch den Koordinatenursprung $(0,0)$ erreichen. Angenommen die Lösung würde die x-Achse in endlicher Zeit erreichen, d.h. es gibt ein $t_0 > 0$ mit $y(t) > 0$ für $0 \le t \le t_0$ und $x(t_0) = \tilde{x}_0 > 0$, $y(t_0) = 0$. Dann hätte man zwei verschiedene Lösungen mit den Anfangswerten $(\tilde{x}_0, 0)$ für den Anfangszeitpunkt t_0, nämlich die Lösung $x(t)$, $y(t)$ und die Lösung $x(t) = \tilde{x}_0 e^{-\alpha(t-t_0)}$, $y(t) \equiv 0$. Wegen der Eindeutigkeit der Lösungen von Differentialgleichungen des Typs (1), (2) kann dies nicht sein. Analog beweist man, dass die Lösung $x(t)$, $y(t)$ auch die positive y-Achse und den Koordinatenursprung nicht in endlicher Zeit erreichen können. Damit ist gezeigt:

> *Jede Lösung mit Anfangswerten $x_0 > 0$, $y_0 > 0$ bleibt für alle $t \ge 0$ im Inneren des ersten Quadranten der (x,y)-Ebene. Die positive x-Achse orientiert im Sinne fallender x-Werte und die positive y-Achse orientiert im Sinne wachsender y-Werte sind Trajektorien des Systems.*

c) *Eine Koordinatentransformation.* Für das Folgende ist es zweckmäßig, eine Koordinatentransformation durchzuführen, die das Koexistenzgleichgewicht in den Punkt $(0,0)$ und die Gleichgewichtslage $(0,0)$ in den Punkt $(-1,-1)$ transformiert:

$$\xi(t) = \frac{\delta}{\gamma}\Big(x(t) - \frac{\gamma}{\delta}\Big), \quad \eta(t) = \frac{\beta}{\alpha}\Big(y(t) - \frac{\alpha}{\beta}\Big).$$

Durch Differenzieren und mit Hilfe der Gleichungen (1), (2) erhält man $\dot{\xi} = (\delta/\gamma)\dot{x} = -(\delta/\gamma)x(\alpha - \beta y) = (\xi + 1)\alpha\eta$, d.h.

$$\dot{\xi} = \alpha\eta(\xi + 1). \tag{1a}$$

Ganz analog bekommt man die Gleichung

$$\dot{\eta} = -\gamma\xi(\eta + 1). \tag{2a}$$

d) *Das Richtungsfeld in der (ξ,η)-Ebene.* Für Punkte der Lösungstrajektorien auf der positiven ξ-Achse (d.h. $\xi(t_0) > 0$ und $\eta(t_0) = 0$) gilt $\dot{\xi}(t_0) = 0$ und $\dot{\eta}(t_0) = -\gamma\xi(t_0) < 0$. Dies bedeutet, dass die Trajektorien des Systems die positive ξ-Achse senkrecht von oben nach unten überqueren. Analog folgt mit Hilfe der Gleichungen (1a), (2a), dass die ξ-Achse zwischen -1 und 0 senkrecht von unten nach oben, die η-Achse zwischen -1 und 0 horizontal von rechts nach links und die positive η-Achse horizontal von links nach rechts durchsetzt wird (siehe Abbildung 1).

Als nächstes untersuchen wir die folgenden vier Bereiche der (ξ,η)-Ebene:

$$\begin{aligned} I:&\quad \xi > 0 \text{ und } \eta > 0,\\ II:&\quad \xi > 0 \text{ und } -1 < \eta < 0,\\ III:&\quad -1 < \xi < 0 \text{ und } -1 < \eta < 0,\\ IV:&\quad -1 < \xi < 0 \text{ und } \eta > 0. \end{aligned}$$

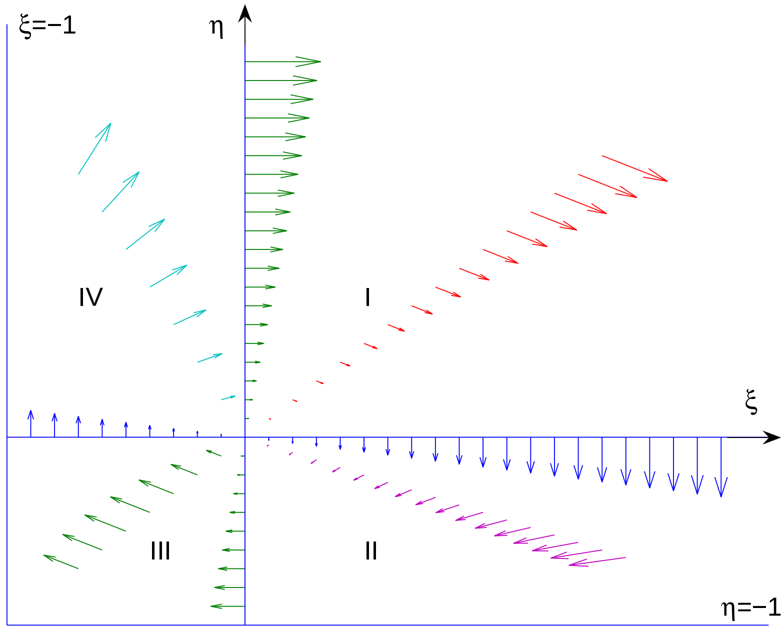

Abbildung 1: Richtungsfeld für System (1a), (2a)

Mit Hilfe der Gleichungen (1a) und (2a) erhält man die folgenden Aussagen über die Ableitungen in den Bereichen I – IV:

(i) $$(\xi,\eta) \in I: \quad \dot{\xi} > 0 \text{ und } \dot{\eta} < 0,$$

(ii) $$(\xi,\eta) \in II: \quad \dot{\xi} < 0 \text{ und } \dot{\eta} < 0,$$

(iii) $$(\xi,\eta) \in III: \quad \dot{\xi} < 0 \text{ und } \dot{\eta} > 0,$$

(iv) $$(\xi,\eta) \in IV: \quad \dot{\xi} > 0 \text{ und } \dot{\eta} > 0.$$

Aus (i) folgt für den Bereich I, dass ξ längs Trajektorien zunimmt und η abnimmt. Wir wollen zeigen, dass jede Trajekltorie, die im Bereich I startet in endlicher Zeit die positive ξ-Achse erreicht (und darnach in den Bereich II gelangt). Angenommen eine Trajektorie, die in I startet, bleibt für alle $t \geq 0$ in I. In I ist $\xi(t)$ streng monoton wachsend und $\eta(t)$ streng monoton fallend. Es existieren daher die Grenzwerte für $t \to \infty$. Es sei

(3) $$\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \infty \quad \text{und} \quad \lim_{t\to\infty} \eta(t) = \eta_0 \geq 0.$$

Dies und die Gleichung (2a) implizieren

$$\lim_{t\to\infty} \dot{\eta}(t) = -\infty.$$

Dies bedeutet, dass zu beliebigem $M > 0$ ein t_0 existiert mit $\dot\eta(t) \le -M$ für alle $t \ge t_0$. Damit erhält man

$$\int_{t_0}^{t} \dot\eta(\tau)\,d\tau = \eta(t) - \eta(t_0) \le -M(t-t_0), \quad t \ge t_0,$$

bzw.

$$\eta(t) \le \eta(t_0) - M(t-t_0), \quad t \ge t_0.$$

Dies bedeutet $\lim_{t\to\infty} \eta(t) = -\infty$ in Widerspruch zu $\lim_{t\to\infty} \eta(t) = \eta_0 \ge 0$. Der durch (3) beschriebene Fall ist daher nicht möglich. Für keine Trajektorie in I mit $(\xi(0), \eta(0)) = (\xi_0, \eta_0) \in I$ kann

(3a) $$\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \xi_1 > 0 \quad \text{und} \quad \lim_{t\to\infty} \eta(t) = \eta_1 \ge 0$$

gelten. Weil $\xi(t)$ in I streng monoton wachsend ist, gilt $\xi(t) \ge \xi_0$, $t \ge 0$. Mit Hilfe von Gleichung (2a) folgt

$$\eta_1 - \eta_0 = \int_0^\infty \dot\eta(\tau)\,d\tau = -\gamma \int_0^\infty \xi(\tau)(1+\eta(\tau))\,d\tau < -\gamma \int_0^\infty \xi_0(1+\eta_1)\,d\tau = -\infty$$

oder $\eta_1 = -\infty$ in Widerspruch zu $\eta_1 \ge 0$. Es ist daher auch der durch (3a) beschriebene Fall nicht möglich. Damit haben wir gezeigt:

> *Jede Trajektorie, die in I startet, erreicht in endlicher Zeit die positive ξ-Achse und befindet sich darnach in II.*

Längs einer Trajektorie in II nehmen ξ und η ab. Eine solche Trajektorie kann die Halbgerade $\xi > 0$, $\eta = -1$ (die der positiven x-Achse entspricht) nicht in endlicher Zeit erreichen (siehe Punkt b) von oben). Analog wie oben zeigt man, dass der Fall $\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \xi_1 \ge 0$ und $\lim_{t\to\infty} \eta(t) = \eta_1 \le 0$ nicht möglich ist. Somit gilt:

> *Jede Trajektorie, die in II startet, erreicht in endlicher Zeit die negative η-Achse zwischen -1 und 0 und befindet sich darnach in III.*

Analog zeigt man:

> *Jede Trajektorie, die in III startet, erreicht in endlicher Zeit die negative ξ-Achse zwischen -1 und 0 und befindet sich darnach in IV.*

Längs einer Trajektorie in IV nehmen ξ und η zu. Falls die Trajektorie für alle $t \ge 0$ in IV bleibt, existieren daher die Grenzwerte für $t \to \infty$. Wir nehmen an, es gilt:

(4) $$\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \xi_1 \le 0 \quad \text{und} \quad \lim_{t\to\infty} \eta(t) = \infty.$$

Dies und Gleichung(1a) implizieren

$$\lim_{t\to\infty} \dot\xi(t) = \infty.$$

Für beliebiges $M > 0$ existiert ein $t_0 > 0$ mit $\dot{\xi}(t) \geq M$ für $t \geq t_0$. Dann gilt (unter Benutzung von (1a))

$$\xi(t) - \xi_0 = \int_0^t \dot{\xi}(\tau)\, d\tau \geq Mt, \quad t \geq 0,$$

woraus $\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \infty$ folgt, in Widerspruch zu $\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \xi_1 \leq 0$. Der durch (4) charakterisierte Fall ist daher nicht möglich. Analog wie oben zeigt man, dass auch $\lim_{t\to\infty} \xi(t) = \xi_1 \leq 0$ und $\lim_{t\to\infty} \eta(t) = \eta_1 < \infty$ nicht möglich ist. Daher gilt

> *Jede Trajektorie, die in IV startet, erreicht in endlicher Zeit die positive η-Achse und befindet sich darnach in I.*

Fasst man die oben erhaltenen Teilergebnisse zusammen, so erhält man:

> *Jede Trajektorie, die auf der positiven ξ-Achse startet, erreicht in endlicher Zeit nach einem Umlauf im Uhrzeigersinn um* $(0, 0)$ *wieder die positive ξ-Achse.*

e) *Ein erstes Integral.* Ist $(\xi(t), \eta(t))$ eine Lösung von (1a), (2a), so kann $t \to (\xi(t), \eta(t))$ als Parameterdarstellung einer Kurve aufgefasst werden:

$$\xi = \xi(t), \tag{5}$$

$$\eta = \eta(t). \tag{6}$$

Ist $\dot{\xi}(t_0) \neq 0$ (d.h. befindet sich der Punkt $(\xi(t_0), \eta(t_0))$ nicht auf der ξ-Achse), so kann die Gleichung (5) in einer Umgebung von t_0 nach t aufgelöst werden: $t = t(\xi)$. Setzt man dies in die Gleichung (6) ein, erhält man

$$\eta = \eta(t(\xi)) =: \tilde{\eta}(\xi),$$

d.h. man hat in einer Umgebung von $(\xi(t_0), \eta(t_0))$ eine Darstellung der Kurve in der Form $\eta = \tilde{\eta}(\xi)$. Nach der Kettenregel und der Regel für die Ableitung der Umkehrfunktion gilt

$$\frac{d\tilde{\eta}}{d\xi}(\xi) = \dot{\eta}(t(\xi)) \cdot \frac{dt}{d\xi} = \frac{\dot{\eta}(t(\xi))}{\dot{\xi}(t(\xi))}.$$

Mit Hilfe von (1a), (2a) erhalten wir (wir schreiben der Einfachheit halber $\eta(\xi)$ an Stelle von $\tilde{\eta}(\xi)$)

$$\eta'(\xi) = \frac{d\eta}{d\xi}(\xi) = -\frac{\gamma}{\alpha} \frac{\xi(1 + \eta(\xi))}{\eta(\xi)(1 + \xi)}.$$

Daraus folgt durch einfache Umformungen

$$\alpha\Big(1 - \frac{1}{1 + \eta(\xi)}\Big)\eta'(\xi) = -\gamma\Big(1 - \frac{1}{1 + \xi}\Big).$$

Durch Integration beiderseits erhält man

$$\alpha\eta(\xi) - \alpha \ln(1 + \eta(\xi)) = -\gamma\xi + \gamma \ln(1 + \xi) + \ln c$$

mit einer positiven Konstanten c. Durch Umformung erhält man schließlich

$$e^{\gamma\xi+\alpha\eta(\xi)} = c\frac{(1+\xi)^\gamma}{(1+\eta(\xi))^\alpha}. \tag{7}$$

Gleichung (7) ist eine implizite Gleichung für die Funktion $\eta(\xi)$. Die Konstante c errechnet sich aus den Anfangswerten (ξ_0, η_0):

$$c = \frac{(1+\eta_0)^\alpha}{1+\xi_0)^\gamma}\, e^{\gamma\xi_0+\alpha\eta_0}.$$

Es sei nun eine Trajektorie gegeben, die auf der positiven ξ-Achse im Punkt $(\xi_0, 0)$, $\xi_0 > 0$, startet. Diese Trajektorie erreicht in endlicher Zeit die positive ξ-Achse in einem Punkt $(\xi_1, 0)$, $\xi_1 > 0$. Es muss nun

$$c = \frac{e^{\gamma\xi_1}}{(1+\xi_1)^\gamma}, \quad \text{d.h.} \left(\frac{e^{\xi_0}}{1+\xi_0}\right)^\gamma = \left(\frac{e^{\xi_1}}{1+\xi_1}\right)^\gamma \tag{8}$$

gelten. Die Ableitung der Funktion $f(u) = e^u/(1+u)$ ist $f'(u) = ue^u/(1+u)^2 > 0$ für $u > 0$, d.h. f ist auf $u > 0$ streng monoton wachsend. Dann folgt aus (8) sofort $\xi_1 = \xi_0$. Damit ist gezeigt:

> *Die Trajektorien aller nicht-konstanten Lösungen von* (1a), (2a) *im Gebiet* $\xi > -1$, $\eta > -1$ *sind geschlossene Kurven um den Ursprung* $(0,0)$ (*der einzigen Konstanten Lösung im Gebiet* $\xi > -1$, $\eta > -1$). *Daher sind alle nicht-konstanten Lösungen in diesem Gebiet periodische Lösungen.*

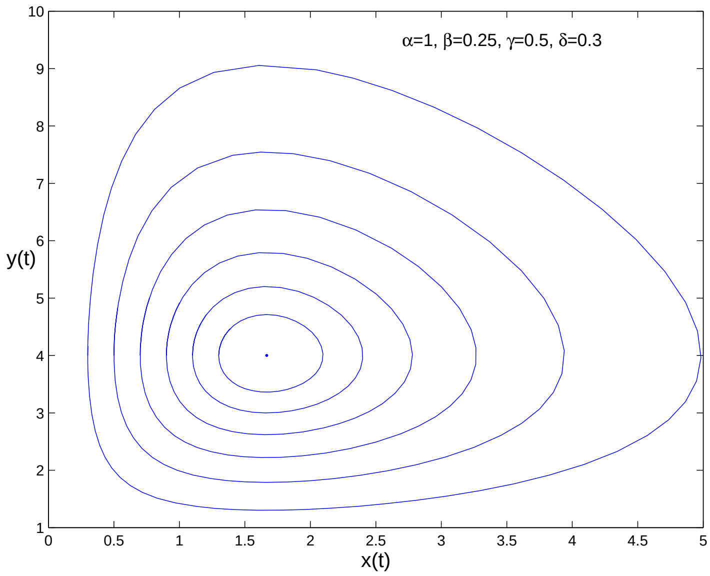

Abbildung 2: Trajektorien für System (1), (2)

Literatur

[1] H. I. Freedman, Deterministic Mathematical Models in Population Ecology, Marcel Dekker, New York 1980.
[2] M. Begon, M. Mortimer und D. J. Thompson, Populationsökologie, Spektrum Lehrbuch, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1997.[1]

[1]Herr Mag. Peter Schreiber hat mich darauf aufmerksam gemacht, dass ich aus dem Buch von Freedman im WS 1981/82 Themen für ein Seminar vergeben hatte. Das Buch von Begon et al. hat ihm bei der Abfassung seiner Hausarbeit gute Dienste geleistet.