

Mathematische Modelle aus Biologie und Ökologie

Maria Koth

Der neue AHS-Oberstufenlehrplan sieht in der 7. Klasse des Realgymnasiums die "Untersuchung vernetzter Systeme" und hier insbesondere das Beschreiben von Systemen mit Hilfe von Differenzgleichungen sowie das Durchführen von Simulationen vor. Im Hinblick darauf werden in diesem Vortrag einfache Beispiele für Wachstumsmodelle aus der Populationsökologie vorgestellt. Dabei werden stetige Modelle betrachtet, die die zeitliche Entwicklung zweier interagierender Populationen für drei in der Natur häufig vorkommende Arten von Wechselbeziehungen, nämlich **Konkurrenz**, **Symbiose** und **Räuber-Beute-Beziehung**, beschreiben.

Mathematische Modelle in der Populationsökologie haben eine lange Tradition. Die klassischen populationsdynamischen Modelle wurden bereits in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts, dem sogenannten "goldenen Zeitalter" der theoretischen Ökologie, entwickelt. Wesentlichen Anteil daran hatten die Mathematiker Vito Volterra und Alfred Lotka. Nachdrucke ihrer wichtigsten Arbeiten findet man in [10], eine übersichtliche Darstellung des gesamten Themenbereiches und seiner mathematischen Grundlagen in [6].

1. Zwei Populationen in Räuber-Beute-Beziehung

Die Räuber-Beute-Wechselwirkung zwischen zwei Arten ist eine reine Nahrungsbeziehung, in der die eine Art, Räuber genannt, die andere Art, die Beute, frißt. Sie kommt in der Natur sehr häufig vor, da sich viele Tierarten durch den Fang von Beute ernähren. Man denke etwa an Käfer und Blattläuse, an Haie und pflanzenfressende Fische oder an Löwen und Zebras.

Auch die Beziehung zwischen Weidetieren und Gras oder den Brutparasitismus des Kuckucks kann man zu den Räuber-Beute-Beziehungen zählen.

Das wohl bekannteste aller populationsökologischen Modelle ist jenes Gleichungssystem zur Beschreibung von Räuber-Beute-Beziehungen, das der italienische Mathematiker Vito Volterra in den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts aufgestellt hat. Ausgangspunkt dazu war angeblich die folgende Problemstellung:

Jahrelange Beobachtungen des Fischbestandes in der nördlichen Adria hatten ergeben, daß sich die Zusammensetzung der Fischpopulation während des ersten Weltkriegs verändert hatte. In den Kriegsjahren war der Fischfang in der Adria weitgehend unterbunden, in den Jahren danach waren Haie und andere räuberische Arten zahlreicher im Vergleich zu den pflanzenfressenden Fischen als vor dem Krieg. Die Reduktion des Fischfangs hatte offensichtlich der Fischpopulation erlaubt zu wachsen. Es ist jedoch nicht unmittelbar einzusehen, warum sich diese alle Fischarten doch gleichermaßen betreffende Verminderung der Fischerei auf die Raubfische günstiger auswirkte als auf die Beutefische. Die Überlegungen Volterras gestatten es, eine plausible Antwort auf diese Frage zu geben.

Das Modell von Volterra geht von zwei Populationen mit gemeinsamem Lebensraum aus, deren Generationen stetig ineinander übergehen. Mit $x = x(t)$ wird die Zahl der Beutetiere zum Zeitpunkt $t \geq 0$ bezeichnet, mit $y = y(t)$ die Zahl der Räuber.

Man nimmt nun an, daß die Beutepopulation in Abwesenheit der Räuber exponentiell mit Zuwachsrates a wächst, das heißt, daß $dx/dt = ax$, wobei $a > 0$ ist. Diese Wachstumsrate wird durch den zerstörerischen Einfluß der Räuber verringert. Es erscheint plausibel anzunehmen, daß die Zerstörungsrate proportional zur Größe y der Räuberpopulation ist. Das führt

zur Gleichung

$$dx/dt = x(a-by) \quad a, b > 0$$

Umgekehrt soll die Räuberpopulation für sich allein exponentiell aussterben, das heißt $dy/dt = -cy$ für ein $c > 0$, und die Wachstumsrate der Räuberpopulation soll umso größer sein, je mehr Beute vorhanden ist:

$$dy/dt = y(-c+dx) \quad c, d > 0$$

Man erhält somit ein System von gewöhnlichen, nichtlinearen Differentialgleichungen, das die zeitliche Entwicklung der beiden Populationsgrößen unter den einfachen obigen Voraussetzungen beschreibt:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-by) \\ \dot{y} &= y(-c+dx) \quad a, b, c, d > 0 \end{aligned} \quad (1)$$

(Üblicherweise wird die Ableitung nach der Zeit mit \dot{x} bzw. \dot{y} bezeichnet). Da negative Populationsgrößen nicht sinnvoll sind, kommt als Definitionsbereich für dieses Gleichungssystem nur

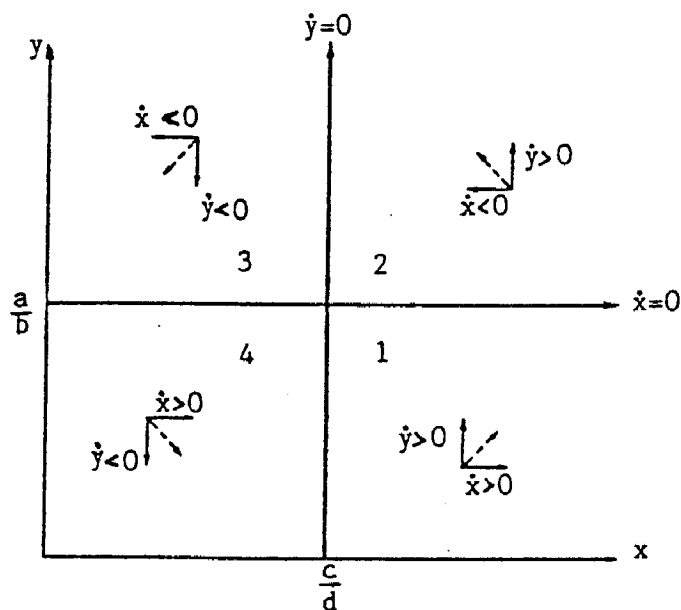
$$R_+^2 = \{(x, y): x \geq 0, y \geq 0\}$$

in Betracht. Dieser Bereich ist invariant, ebenso wie auch sein Rand invariant ist. Das bedeutet, daß die Populationsgrößen x und y nie negativ werden können, sofern sie nicht von Beginn an negativ waren. Ist nämlich $x(0) = 0$, so ist auch $x(t) = 0$ für alle $t \geq 0$, und $y(t) = y(0)e^{-ct}$ (Das bedeutet, daß die Beutepopulation nicht aus dem Nichts entstehen kann und daß die Räuber aussterben, wenn es keine Beute gibt). Ist umgekehrt $y(0) = 0$, so folgt $y(t) = 0$ für alle $t \geq 0$, und $x(t) = x(0)e^{at}$ (Auch die Räuberpopulation kann nicht aus dem Nichts entstehen, die Beutepopulation wächst in Abwesenheit der Räuber exponentiell).

Obwohl die obige Differentialgleichung von relativ einfacher Gestalt ist, ist es nicht möglich, sie explizit, d.h. formelmäßig, zu lösen. Sind numerische Werte oder Graphen von $x(t)$ und $y(t)$ gesucht, so kann die Integration durch numerische Methoden wie das Newton'sche Näherungsverfahren oder das Runge-Kutta Verfahren mit einem Computer erfolgen.

Man kann jedoch eine qualitative Analyse der Differentialgleichung und ihrer Lösungen durchführen. Die Differentialgleichung ordnet jedem Punkt des Definitionsbereichs einen Vektor (\dot{x}, \dot{y}) zu, der die Richtung der Lösungskurve in diesem Punkt angibt. Wird einer Stelle (x_0, y_0) der Nullvektor zugeordnet, so bedeutet das, daß sich die entsprechenden Populationsgrößen x_0 und y_0 im Lauf der Zeit nicht ändern. Die Lösungskurve ist in diesem Fall ein Punkt. Man nennt die Lösungen von $\dot{x} = \dot{y} = 0$ daher **stationäre Lösungen** oder **Gleichgewichtspunkte** des Systems. Man sieht sofort, daß System (1) neben dem Randgleichgewichtspunkt $(0,0)$ stets auch einen Gleichgewichtspunkt $(c/d, a/b)$ im Inneren des Definitionsbereiches hat. Auskunft über den Verlauf der Lösungskurven geben vor allem die **Isoklinen**: die Lösungen der Gleichungen $\dot{x} = 0$ bzw. $\dot{y} = 0$ geben an, wo sich das Vorzeichen von \dot{x} bzw. \dot{y} ändert. Als Isoklinen von System (1) erhält man die Geraden $y = a/b$ sowie $x = c/d$, die einander im inneren Gleichgewichtspunkt schneiden und den Definitionsbereich in vier Zonen aufteilen.

In Zone 1 ist $\dot{x} > 0$ und $\dot{y} > 0$, hier nehmen daher sowohl Raub- als auch Beutetiere zu, und die Lösungskurve bewegt sich in Richtung Zone 2. Auf der Geraden $y = a/b$ gilt $\dot{x} = 0$ und $\dot{y} > 0$, das heißt die Zahl der Beutetiere bleibt konstant, während die Raubtiere anwachsen. In Zone 2 ist nun $\dot{x} < 0$ und $\dot{y} > 0$, usw. Aus diesen Überlegungen gewinnt man den Eindruck, daß sich die Lösungskurven gegen den Uhrzeigersinn um den Gleichgewichtspunkt $(c/d, a/b)$ herumbewegen.



Man kann nun zeigen, daß die Lösungen sogar geschlossene Kurven um den Gleichgewichtspunkt sind. Dividiert man die zweite Gleichung durch die erste, so erhält man

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

Trennung der Variablen und anschließende Integration führt auf

$$\left(\frac{a}{y} - b\right)dy = \left(d - \frac{c}{x}\right)dx$$

$$\int \left(\frac{a}{y} - b\right)dy = \int \left(d - \frac{c}{x}\right)dx$$

$$a \cdot \log y - b \cdot y = d \cdot x - c \cdot \log x + C,$$

wobei C eine Integrationskonstante ist. Die so erhaltene Funktion

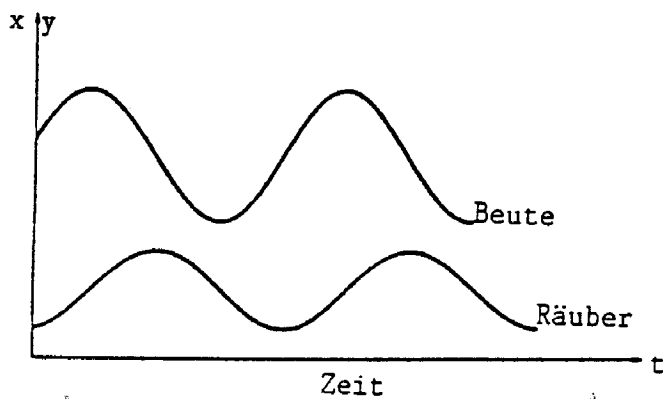
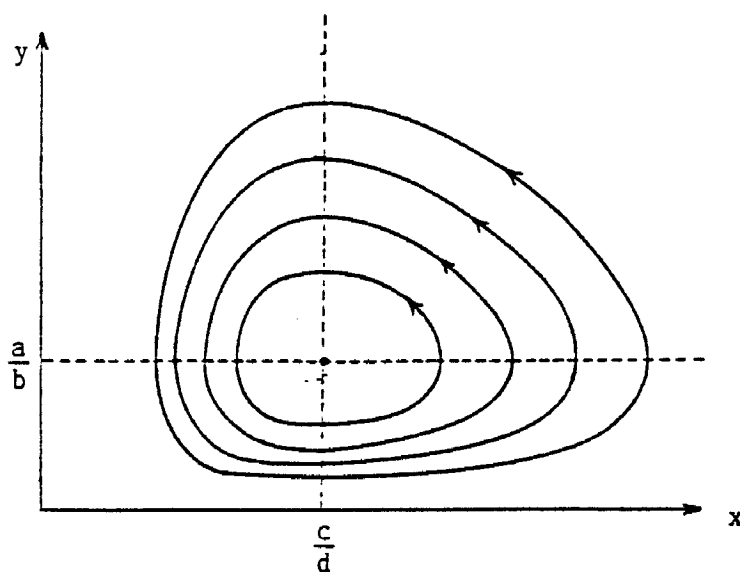
$$V(x,y) = c \cdot \log x - d \cdot x + a \cdot \log y - b \cdot y = \text{const.}$$

beschreibt implizit die Lösungskurven. Es gilt nämlich

$$\frac{d}{dt} V[x(t),y(t)] = \frac{dV}{dx} \dot{x} + \frac{dV}{dy} \dot{y} = \left(\frac{c}{x} - d\right)\dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right)\dot{y} = 0,$$

und somit folgt aus $V[x(0),y(0)] = k$ stets $V[x(t),y(t)] = k$ für alle $t \geq 0$.

Man kann sich vorstellen, daß die Funktion V jedem Punkt (x,y) eine "Höhe" $V(x,y)$ zuordnet. V nimmt in \mathbb{R}_+^2 ihr Maximum im Gleichgewichtspunkt $(c/d, a/b)$ an, nimmt entlang jedes Halbstrahls, der von dort ausgeht, streng monoton ab und nimmt alle kleineren Werte an. Verbindet man alle Punkte (x,y) , für die $V(x,y)=k$ ist, so erhält man eine geschlossene Kurve, eine Art Höhenschichtlinie. Da die Lösungskurven auf diesen geschlossenen Kurvenzügen bleiben, müssen sie periodisch sein.



Stellt man die Entwicklung der beiden Populationen in einem Koordinatensystem mit der Zeit als x -Achse dar, so erhält man ein asynchrones periodisches Schwingen der Populationsgrößen.

Selbstverständlich hängen Frequenz und Amplitude dieser Schwingungen von den Anfangsbedingungen ab. Für den Mittelwert der Populationsgrößen gilt das jedoch nicht. Ist T die Periodendauer einer betrachteten Schwingung, so ist das Zeitmittel der beiden Population gegeben durch

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \quad \text{sowie} \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt .$$

Aus $\frac{d}{dt}(\log x) = \frac{d}{dx}(\log x) \frac{dx}{dt} = \frac{\dot{x}}{x} = a - by$ folgt, daß

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

Da aber $\int_0^T \frac{d}{dt} \log x(t) dt = \log x(T) - \log x(0) = 0$ ist,

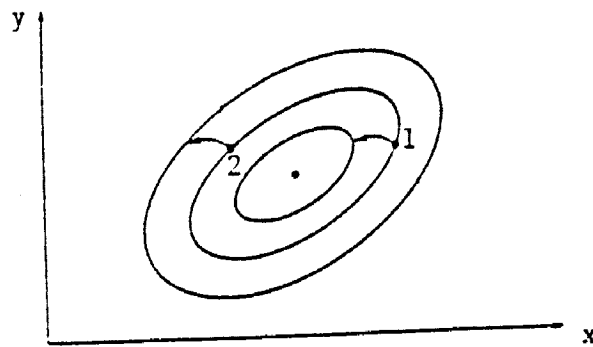
muß auch $\int_0^T [a - by(t)] dt = aT - b \int_0^T y(t) dt = 0$ gelten.

Für das Zeitmittel der y -Population ergibt sich somit

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b}, \quad \text{und analog erhält man} \quad \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} .$$

Unabhängig davon auf welcher der periodischen Bahnen die Populationsgrößen oszillieren, entsprechen also ihre Mittelwerte stets den Gleichgewichtskordinaten c/d bzw. a/b .

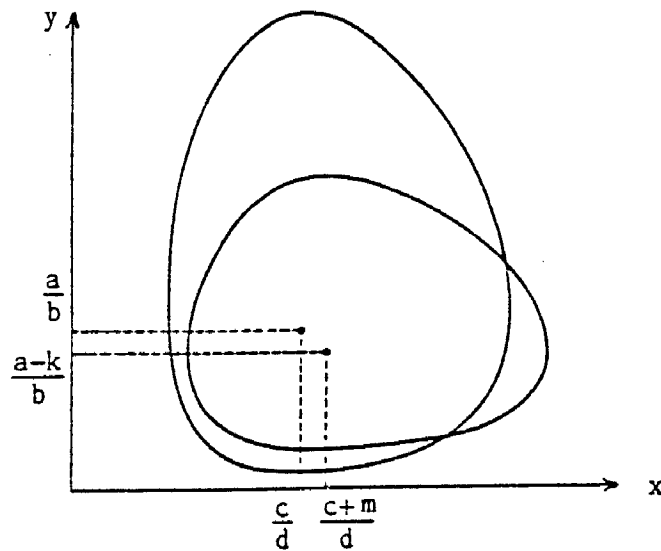
Diese Unabhängigkeit der Zeitmittel von den Anfangs-



bedingungen hat nun ungünstige Folgen für die Schädlingsbekämpfung. Will man eine der beiden Tierarten dezimieren, weil sie als Schädlinge gelten, so können die folgenden Fälle eintreten: Dezimiert man etwa die Beutetiere, wenn sie sich gerade in Punkt 1 befinden, so bringt man das System in eine kleinere, näher beim Fixpunkt liegende Bahn, und die Schwingungsamplituden der beiden Populationsgrößen nehmen tatsächlich ab. Verringert man die Zahl der Beutetiere dagegen an der Stelle 2, so oszilliert das System danach auf einer größeren, weiter außen liegenden Bahn. Man erreicht also wohl ein vorübergehendes drastisches Zurückgehen der Beute- und auch der Raubtiere, nach einiger Zeit aber wird die Zahl der Beutetiere viel höher als sie je zuvor war. In beiden Fällen werden durch den einmaligen Vernichtungsfeldzug nur die Schwankungen im Schädlingsbefall verändert, die Zeitmittel der Schädlingspopulationen sind jedoch immer gleich groß. Auch ein vollständiges Ausrotten der Beutetiere ist nicht die ideale Lösung: in diesem Fall sterben nämlich als Konsequenz auch die Räuber aus, und diese Folgeerscheinung ist nicht immer gewünscht.

Stetige Dezimierung der beiden Populationen, etwa durch regelmäßiges Anwenden chemischer Schädlingsbekämpfungsmittel, erweist sich ebenfalls als bedenklich: Durch diesen ständigen Eingriff von außen wird die Wachstumsrate der Beutetiere verringert - aus a wird etwa $a-k$ - und die Sterberate der Räuber vergrößert - statt c beträgt sie $c+m$. Im Zeitmittel ist daher die Zahl $(a-k)/b$ der Raubtiere kleiner, die Zahl $(c+m)/d$ der Beutetiere dagegen größer als im

ungestörten Zustand. So führen etwa Insektizide, die sowohl auf die Schädlinge als auch auf deren natürliche Gegner, wie Marienkäfer oder Schlupfwespen, wirken, zu einer Vermehrung der Schädlinge und einer Verminderung ihrer Freßfeinde.



Dieses "Volterrasche Prinzip" ermöglicht es auch, das stärkere Anwachsen der Raubfische während des Weltkriegs zu erklären. Durch das Fischen wird die Wachstumsrate a der Beutefische verkleinert und die Sterberate c der Raubfische erhöht, und das Zeitmittel der Beutefische ist größer als im ungestörten Zustand. Wird der Fischfang eingestellt, so nehmen die Raubfische zu, die Beutefische aber ab.

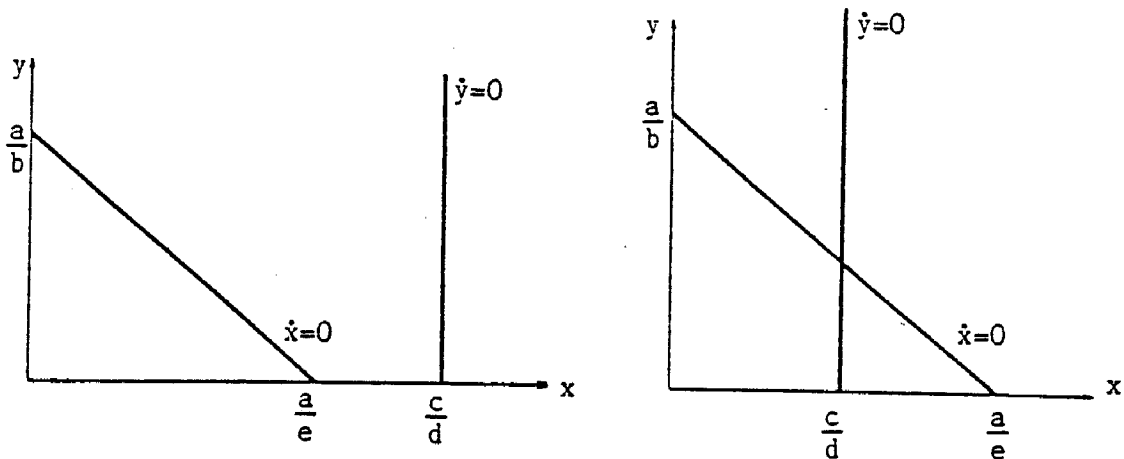
Eine offensichtliche Schwäche dieses Modells ist die Annahme, daß die Größe der Beutepopulation nur durch den Einfluß der Räuber begrenzt wird und in Abwesenheit der Räuber exponentiell gegen Unendlich wächst. Realistischerweise muß man davon ausgehen, daß der Beutepopulation immer nur begrenzte Ressourcen zur Verfügung stehen und daß daher ihre Größe daneben auch von dichteabhängigen intraspezifischen Konkurrenzfaktoren in Schranken gehalten wird.

Nimmt man nun an, daß es in der Beutepopulation nicht exponentielles, sondern logistisches Wachstum gibt, so erhält man das folgende allgemeinere Modell, dessen Dynamik

sich wesentlich von der von System (1) unterscheidet:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-ex-by) \\ \dot{y} &= y(-c+dx) \end{aligned} \quad a,b,c,d,e > 0 \quad (2)$$

Man sieht sofort, daß es in diesem Modell stets zwei Gleichgewichtspunkte am Rand von R_+^2 gibt, nämlich $(0/0)$ und $(a/e,0)$. Ein innerer Gleichgewichtspunkt dagegen existiert nicht unbedingt. Die Ermittlung der Isoklinen $x = 0 \leftrightarrow ex+by = a$ und $y = 0 \leftrightarrow x = c/d$ zeigt, daß man je nach der Größe der Parameter zwei Fälle unterscheiden muß:



Ist $ad \leq ce$, so haben die Isoklinen keinen Schnittpunkt im Inneren von R_+^2 , und es gibt demnach keinen inneren Gleichgewichtspunkt. Alle Lösungskurven konvergieren gegen den stabilen Randgleichgewichtspunkt $(a/e,0)$. Biologisch bedeutet das, daß die vorhandene Beute zum Überleben der Räuber nicht ausreicht. Die Räuberpopulation stirbt aus, bei der Beutepopulation stellt sich die konstante Populationsgröße a/e ein.

Ist dagegen $ad > ce$, so schneiden einander die Isoklinen im Punkt mit den Koordinaten

$$\left(\frac{c}{d}, \frac{ad-ec}{bd} \right),$$

und man kann zeigen, daß jede Lösungskurve gegen diesen Punkt konvergiert. Hier stellt sich also ein Gleichgewicht ein, bei

dem beide Populationen koexistieren. Die Art der Konvergenz hängt allerdings von der Größe der Parameter ab: Für kleines ϵ nähern sich die Lösungen dem Fixpunkt spiralenförmig, ist $\epsilon > 2d(-1 + (1 + a/c)^{0,5})$, so geht diese Spiralform verloren. Im ersten Fall wird der Fixpunkt als stabiler Strudelpunkt bezeichnet, im zweiten Fall liegt ein stabiler Knoten vor.

Das oben erläuterte "Volterrasche Prinzip" hat aber auch in diesem Modell Gültigkeit: Ständiges Dezimieren der beiden Populationen von außen bedeutet auch hier, daß die Wachstumsrate a verkleinert und die Sterberate c vergrößert wird. Dadurch verschiebt sich die Lage des Gleichgewichtspunktes wiederum zugunsten der Beutepopulation. Falls sogar a/e kleiner als c/d wird, werden die Räuber hier überhaupt ausgerottet.

2) Zwei Populationen in Konkurrenz

Eine ganz andere Form der Wechselbeziehung ist die der Konkurrenz. Hier stehen zwei Arten im Wettbewerb um begrenzte Ressourcen, bei Pflanzen um die Standortbedingungen (Licht, Wasser, Nährsalze), bei Tieren um Nahrung, geeigneten Wohnraum oder Niststätten. Je mehr dabei von der anderen Population da sind, desto schlechter ist es für die eigene Art.

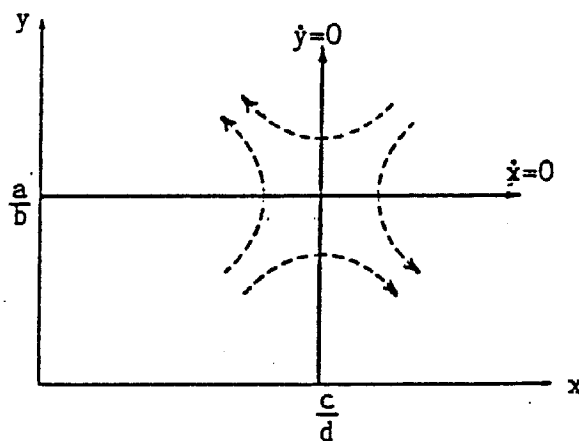
In Analogie zu den obigen Überlegungen könnte man diese Wechselwirkung durch ein System bestehend aus zwei Volterra-Beute-Gleichungen beschreiben:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-by) \\ \dot{y} &= y(c-dx) \quad a,b,c,d > 0 \end{aligned} \quad (3)$$

Dieser denkbar einfachste Ansatz bedeutet, daß jede der beiden Populationen für sich allein exponentiell mit Zuwachsrates a

bzw. c wächst. Der konkurrenzierende Einfluß der zweiten Population verringert diese Wachstumsrate, und zwar umso stärker, je größer die zweite Population ist.

Dieses Gleichungssystem hat dieselben Gleichgewichtspunkte $(0,0)$ und $(c/d, a/b)$ wie das Räuber-Beute-Modell (1) und auch dieselben Isoklinen $\dot{x} = 0 \leftrightarrow y = a/b$ und $\dot{y} = 0 \leftrightarrow x = c/d$, die wiederum den Zustandsraum \mathbb{R}_+^2 in vier Zonen teilen. Die Ermittlung des Vorzeichens von \dot{x} und \dot{y} in den einzelnen Zonen läßt jedoch erkennen, daß die Lösungskurven hier ganz anders aussehen als beim Räuber-Beute-Modell. Berechnung ergibt, daß der innere Gleichgewichtspunkt $(c/d, a/b)$ ein sogenannter Sattelpunkt ist und daß die Lösungskurven in etwa folgendermaßen verlaufen:



Inhaltlich bedeutet das, daß eine stabile Koexistenz der beiden Populationen unter diesen einfachen Annahmen nicht möglich ist. Weicht die Zusammensetzung der Population auch nur geringfügig von den Gleichgewichtskordinaten ab, so bewegt sich die zugehörige Lösungskurve für fast alle Anfangsbedingungen ab einem gewissen Zeitpunkt immer weiter vom Gleichgewichtspunkt weg. Je nach den anfänglichen Populationsgrößen stirbt schließlich entweder die x - oder die y -Bevölkerung aus, und die andere Art wächst unbeschränkt an.

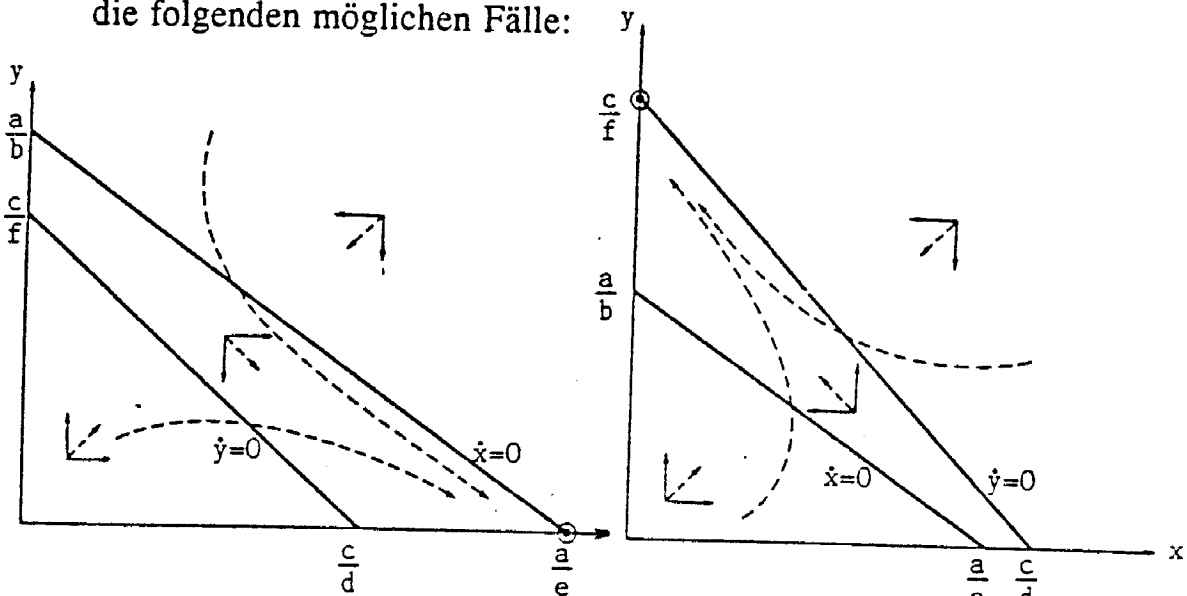
Während das einfache Räuber-Beute-Modell (1) zumindest auf Oszillationen der Populationsgrößen führt, wie sie in der Natur tatsächlich beobachtet werden, ergibt sich also hier,

daß stets mindestens eine der beiden Populationen ins Unendliche wächst. Diesem einfachen Modell kann infolgedessen keinerlei praktische Relevanz zukommen.

Betrachtet man zwei konkurrenzierende Arten, von denen jede für sich allein logistisch wächst, so erhält man ein allgemeineres Konkurrenzmodell, in dem das unbegrenzte Anwachsen der Populationen nicht mehr auftreten kann:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-ex-by) \\ \dot{y} &= y(c-dx-fy) \quad a,b,c,d,e,f > 0 \end{aligned} \quad (4)$$

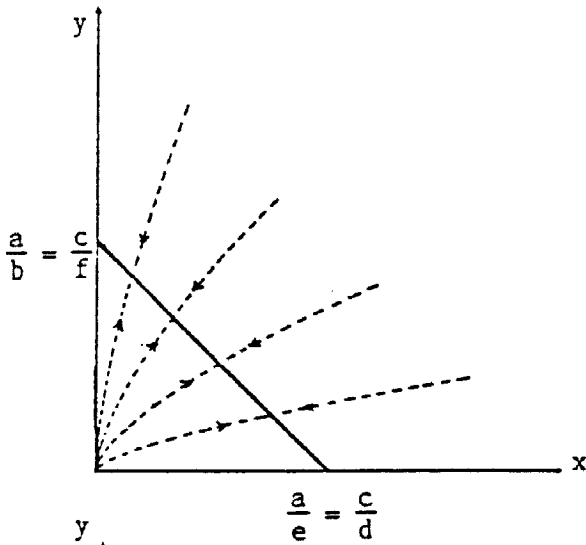
Dieses System hat drei Randgleichgewichtspunkte, nämlich $(0,0)$, $(a/e,0)$ und $(0,c/f)$. Die Isoklinen $ex+by = a$ und $dx+fy = c$ sind fallende Geraden mit Anstieg $-e/b$ bzw. $-d/f$. In Abhängigkeit von ihrer gegenseitigen Lage ergeben sich die folgenden möglichen Fälle:



i) $\frac{a}{c} > \frac{b}{f}, \frac{e}{d}$

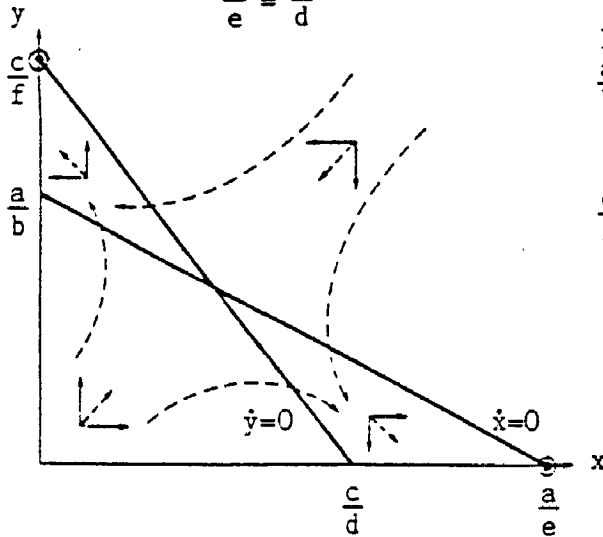
ii) $\frac{a}{c} < \frac{b}{f}, \frac{e}{d}$

Haben die Isoklinen keinen Schnittpunkt im Inneren von \mathbb{R}_+^2 , so konvergieren alle Lösungskurven gegen jenen Randgleichgewichtspunkt, der auf der äußeren der beiden Isoklinen liegt. Biologisch bedeutet das, daß in diesem Fall die schwächere der beiden Arten ausstirbt und die dominantere eine konstante Populationsgröße erreicht.

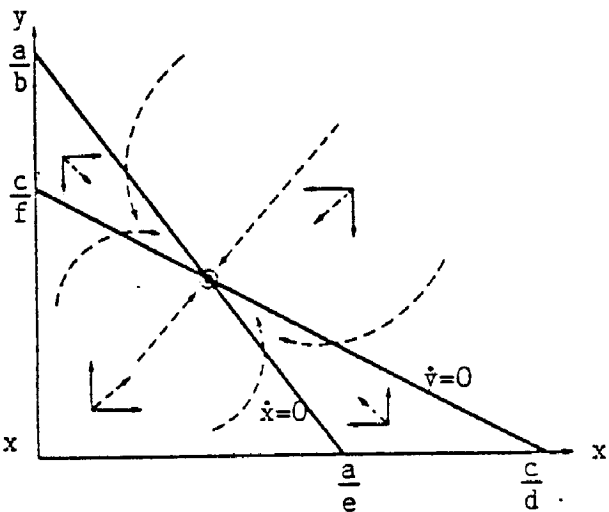


iii) Fallen die beiden Isoklinen zusammen, so ist jeder in \mathbb{R}_+^2 gelegene Isoklinenpunkt ein Fixpunkt. Alle anderen Lösungskurven streben zu dieser Strecke von Fixpunkten hin.

$$\frac{a}{c} = \frac{b}{f} = \frac{e}{d}$$



iv) $\frac{e}{d} < \frac{a}{c} < \frac{b}{f}$



v) $\frac{b}{f} < \frac{a}{c} < \frac{e}{d}$

Gibt es einen im Inneren von \mathbb{R}_+^2 gelegenen Schnittpunkt der Isoklinen, so hat dieser die Koordinaten

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

und ist je nach der Größe der Parameter entweder ein Sattelpunkt oder ein stabiler Knoten:

Im Fall iv) strebt die Lösungskurve für fast alle Anfangsbedingungen gegen einen der beiden Randgleichgewichtspunkte. Der Sattelpunkt teilt \mathbb{R}_+^2 in zwei Gebiete: im einen setzt sich die x-, im anderen die y-Bevölkerung durch.

Koexistenz der beiden konkurrierenden Arten ist somit (abgesehen von der unrealistischen Annahme in iii)) nur im Fall v) möglich. Hier konvergieren alle Lösungskurven gegen den inneren Gleichgewichtspunkt.

Mathematisch werden die einzelnen Fälle durch die oben angegebenen Ungleichungen, das heißt durch den Größenvergleich der drei Zahlen a/c , b/f und e/d festgelegt. Ist a/c maximal, so setzt sich die x -Bevölkerung durch, ist a/c minimal so dominiert die y -Bevölkerung. Liegt a/c zwischen den beiden anderen Größen, so gibt es einen inneren Gleichgewichtspunkt. Vergleicht man die Ungleichungen für die Fälle iv) und v), so fällt auf, daß der existierende Gleichgewichtspunkt genau dann stabil ist, wenn $bd < ef$ gilt. Da die Parameter b und d die Größe der interspezifischen Konkurrenz zwischen den beiden Arten festlegen, e und f dagegen die intraspezifische Konkurrenz innerhalb der einzelnen Populationen beschreiben, kann man diese Ungleichung folgendermaßen interpretieren: Stabile Koexistenz ist nur dann möglich, wenn die Populationen ihr eigenes Wachstum stärker regulieren als das der anderen Art.

3) Einfache Symbiosemodelle

Eine Symbiose ist eine Beziehung zum gegenseitigen Vorteil zweier Partner. Je mehr von der anderen Art vorhanden sind, desto besser ist es für die eigene Bevölkerung. Symbiosen sind in der Natur weit verbreitet, die möglichen Beispiele reichen von der Schutzsymbiose zwischen Seerosen und Einsiedlerkrebsen über die Mycorrhizabildung an Baumwurzeln bis zur Blütenbestäubung und Samenverbreitung durch Tiere (siehe [8]).

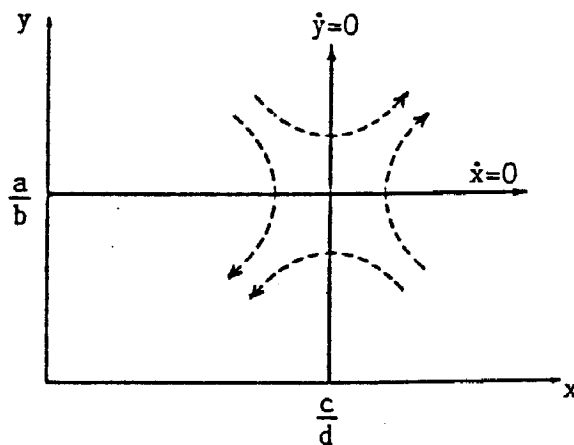
Der denkbar einfachste Ansatz zur Beschreibung einer Symbiosebeziehung zwischen zwei Populationen besteht darin,

ein System aus zwei Volterra-Räuber-Gleichungen zu betrachten:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(-a+by) \\ \dot{y} &= y(-c+dx) \end{aligned} \quad a,b,c,d > 0 \quad (5)$$

Hier würde jede Population für sich allein exponentiell aussterben, und nur die Förderung durch die zweite Art trägt positiv zur Wachstumsrate bei.

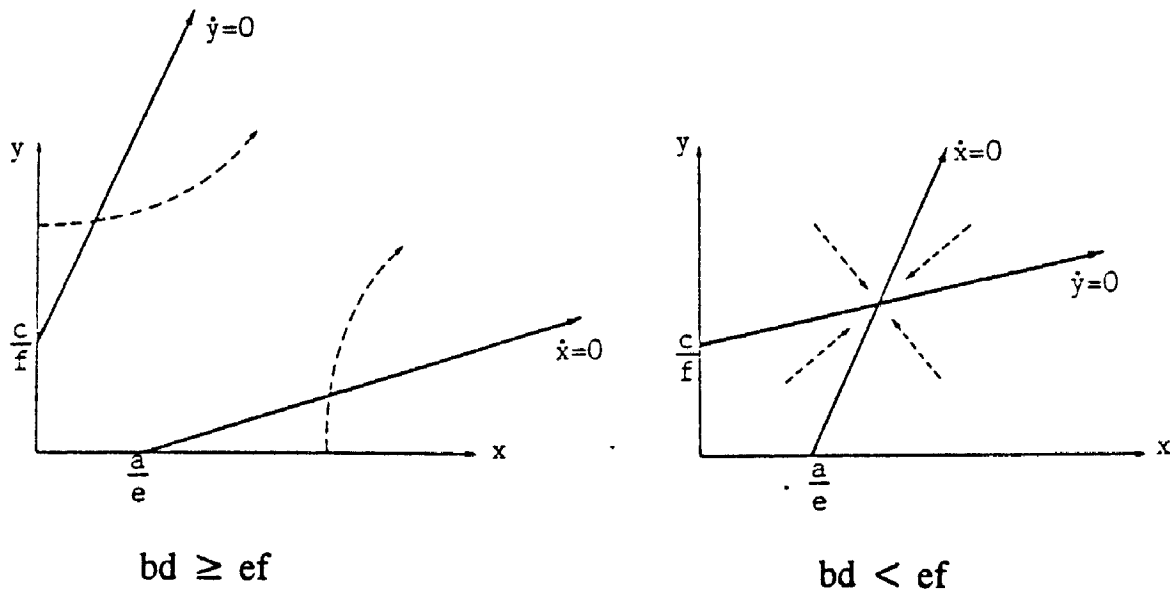
Wie zu erwarten zeigt die Dynamik dieses Systems große Ähnlichkeit zu der des einfachen Konkurrenzmodells (3): Man erhält dieselben Gleichgewichtspunkte und auch dieselben Isoklinen. Auch die Lösungskurven sind von gleicher Gestalt wie bei (3), sie verlaufen jedoch in entgegengesetzter Richtung. In Abhängigkeit von den Anfangsbedingungen sterben hier also entweder beide Populationen aus, oder beide Populationen wachsen unbeschränkt an:



Das analoge Modell zur Beschreibung einer Symbiosebeziehung zwischen zwei logistisch wachsenden Populationen sieht folgendermaßen aus:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a-ex+by) \\ \dot{y} &= y(c-fy+dx) \end{aligned} \quad a,b,c,d,e,f > 0 \quad (6)$$

Wie beim Konkurrenzmodell (4) erhält man auch hier die drei Randgleichgewichtspunkte $(0/0)$, $(a/e,0)$ und $(0,c/f)$, die Isoklinen $ex-by = a$ und $fy-dx = c$ sind in diesem Fall jedoch wachsende Geraden:



Ist $bd \geq ef$, so haben, die Isoklinen keinen Schnittpunkt. In diesem Fall wachsen beide Populationen unbeschränkt an. Ist dagegen $bd < ef$, so gibt es einen inneren Gleichgewichtspunkt mit den Koordinaten

$$\left(\frac{af+bc}{ef-bd}, \frac{ad+ec}{ef-bd} \right)$$

gegen den alle Lösungskurven konvergieren. Ähnlich wie beim Konkurrenzmodell (4) ist also auch hier eine stabile Koexistenz der beiden Populationen nur dann zu erwarten, wenn die interspezifische Wechselwirkung von einer starken intraspezifischen Limitierung der Populationsgrößen dominiert wird.

4) Ausblick: Mögliche Verallgemeinerungen

Mathematisch gesehen sind alle bisher betrachteten Gleichungssysteme Sonderfälle der sogenannten allgemeinen

Volterra-Lotka-Gleichung für zwei Populationen:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a + ex + by) \\ \dot{y} &= y(c + dx + fy)\end{aligned}\tag{7}$$

wobei a, b, c, d, e und f beliebige reelle Zahlen sind. Je nach Größe und Vorzeichen der einzelnen Koeffizienten können durch diese Gleichung verschiedenste Typen von Wechselwirkungen zwischen zwei Populationen beschrieben werden.

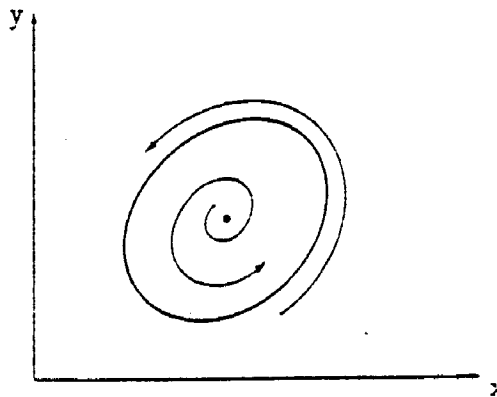
Die mathematischen Eigenschaften der zweidimensionalen Lotka-Volterra-Gleichung sind genau untersucht, eine vollständige Klassifizierung führt auf über 100 mögliche Fälle. Ein wesentliches Resultat dabei ist, daß System (7) keine isolierten periodischen Lösungen haben kann (Eine periodische Bahn heißt isoliert, wenn sie eine Umgebung besitzt, in der es keine weiteren periodischen Bahnen gibt).

Empirische Daten lassen jedoch darauf schließen, daß es in wirklichen Räuber-Beute-Systemen zur Ausbildung solcher periodischer Bahnen kommt. So zeigen etwa die jahrhundertelangen Aufzeichnungen der Hudson Bay Company über die Zahl der verkauften Felle von Schneehasen und Luchsen in Kanada, daß die Populationsgrößen gleichbleibende Schwankungen aufweisen. Diese können mit den Oszillationen des einfachen Volterramodells (1) nicht erklärt werden, da hier der kleinste Störeinfluß von außen das System von einer periodischen Bahn auf eine andere bringt. Außerdem zeigt die Dynamik von System (2), daß bei dichteabhängigen intraspezifischen Beschränkungen innerhalb der Beutepopulation überhaupt keine Oszillationen mehr auftreten: Ergänzt man im Klammerausdruck der Beutegleichung von System (1) den Term $-ex$, so streben die Lösungskurven selbst für ein noch so kleines positives e gegen einen Gleichgewichtspunkt.

Es ist daher naheliegend, kompliziertere Modelle zu betrachten, indem man etwa die linearen Wechselwirkungsterme

der Lotka-Volterra-Gleichung durch geeignete nichtlineare Funktionen in x und y ersetzt:

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



Schon die Wahl einer geeigneten Polynomfunktion 2. Grades für F kann ausreichen, um die beobachteten stabilen Schwankungen der Populationsgrößen eines Räuber-Beute-Systems zu beschreiben. So hat etwa das Gleichungssystem

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x((1+x)(3-x)-y) \\ \dot{y} &= y(x-0,8)\end{aligned}$$

eine isolierte periodische Lösung, und alle anderen Lösungskurven streben zu dieser periodischen Bahn hin (siehe [6]).

Eine andere naheliegende Verallgemeinerung besteht darin, Wechselwirkungen zwischen mehr als zwei Populationen zu betrachten. Die allgemeine Volterra-Lotka-Gleichung für n Populationen lautet:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1(a_{10} + a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \dots + a_{1n}x_n) \\ \dot{x}_2 &= x_2(a_{20} + a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \dots + a_{2n}x_n) \\ \dot{x}_3 &= x_3(a_{30} + a_{31}x_1 + a_{32}x_2 + \dots + a_{3n}x_n) \\ &\dots\dots\dots \\ \dot{x}_n &= x_n(a_{n0} + a_{n1}x_1 + a_{n2}x_2 + \dots + a_{nn}x_n)\end{aligned}$$

Auch hier gibt der Term $a_{j0} + a_{jj}x_j$ an, wie sich die i -te Bevölkerung in Abwesenheit aller anderen entwickelt. Der Koeffizient a_{ij} beschreibt die Wirkung der j -ten auf die i -te Bevölkerung. Die betrachteten Beispiele für zweidimensionale Lotka-Volterra-Modelle lassen darauf schließen, daß es nicht sehr realistisch ist, die Wechselwirkungsgrößen als konstant anzunehmen. Trotzdem kann aber auch dieses einfachste denkbare Modell zumindest eine erste Orientierung liefern. Es zeigt sich, daß bei dieser Gleichung schon im Fall $n=3$ eine sehr komplizierte Dynamik auftreten kann (siehe [6]). Während sich die zweidimensionale Volterra-Lotka-Gleichung mathematisch vollständig klassifizieren läßt, kann man für die höherdimensionale Gleichung fast keine allgemeingültigen Aussagen mehr treffen.

6) Computersimulation von Lösungskurven

Will man Lösungskurven der betrachteten Modelle am Computerbildschirm darstellen, so empfiehlt sich etwa die Verwendung des Computeralgebraprogramms DERIVE, das in der Hilfsdatei ODE_APPR.MTH verschiedene Näherungsmethoden für Differentialgleichungen zur Verfügung stellt.

Nach dem Starten von DERIVE lädt man zunächst durch Anwählen der Menüpunkte TRANSFER LOAD UTILITY die Hilfsdatei ODE_APPR.MTH. Durch Eingabe des Befehls

$$\text{RK}([f(x,y),g(x,y)], [t,x,y], [t_0,x_0,y_0], h,n)$$

und anschließendes Anwählen von approx werden nun n Schritte jener Lösungskurve des Systems $\dot{x} = f(x,y)$, $\dot{y} = g(x,y)$, die zum Zeitpunkt t_0 im Anfangspunkt (x_0,y_0) startet, mit Schrittweite h durch ein Runge-Kutta-Verfahren angenähert. Als Ergebnis erhält man eine Matrix

$$[[t_0,x_0,y_0], [t_1,x_1,y_1], \dots, [t_n,x_n,y_n]],$$

deren Zeilenvektoren die Zeitpunkte t_i und die Koordinaten (x_i, y_i) der berechneten Punkte enthalten. Mit dem Befehl `EXTRACT_2_COLUMNS (A,i,j)` kann man aus einer Matrix A alle Spalten mit Ausnahme der i-ten und der j-ten streichen. Eingabe von `approX EXTRACT_2_COLUMNS (#...,2,3)`, wobei #... die Referenznummer der obigen Matrix enthält, ergibt daher die Matrix:

$[[x_0, y_0], [x_1, y_1], \dots, [x_n, y_n]]$.

Diese Folge von Punkten kann nun bequem durch zweimaliges Anwählen von `PLOT` in einem zweidimensionalen Koordinatensystem dargestellt werden.

Die Wahl eines geeigneten Bildschirmausschnittes erfolgt dabei mit Hilfe der Menüpunkte `CENTER` und `ZOOM`. `ZOOM` bewirkt eine Streckung bzw. Stauchung der Koordinatenachsen, `CENTER` verschiebt den Koordinatenursprung an jene Stelle, an der sich das eingezeichnete Kreuz befindet, das mit den Cursortasten nach Wunsch verschoben werden kann. Mit dem Menüpunkt `OPTIONS STATE` kann man schließlich die gezeichneten Datenpunkte durch Strecken verbinden lassen und die Größe der Datenpunkte wählen.

Genauso könnte man natürlich mit Hilfe der Befehle `EXTRACT_2_COLUMNS (#.., 1,2)` bzw. `EXTRACT_2_COLUMNS (#..,1,3)` die Entwicklung der einzelnen Populationsgrößen gegen die Zeit als x-Achse darstellen.

LITERATUR

- [1] Batschelet, "Einführung in die Mathematik für Biologen", Springer Verlag (1980)
- [2] Bürger u. Obereder, "Wachstumsmodelle in der Ökologie I", Wiss. Nachrichten herausgegeben vom BMUK, Nr. 71, S 28-31 (1986)
- [3] Bürger u. Obereder, "Wachstumsmodelle in der Ökologie II", Wiss. Nachrichten herausgegeben vom BMUK, Nr. 72, S 29-32 (1986)
- [4] Ginzburg u. Golenberg, "Lectures in Theoretical Population Biology", Prentice-Hall (1985)
- [5] Heinrich u. Hergt, "dtv-Atlas zur Ökologie", Deutscher Taschenbuch Verlag (1990)
- [6] Hofbauer u. Sigmund, "Evolutionstheorie und dynamische Systeme", Parey Verlag (1984)
- [7] Nöbauer u. Timischl, "Mathematische Modelle in der Biologie", Vieweg Verlag (1979)
- [8] Osche, "Ökologie", Herder Verlag (1973)
- [9] Rauch, "Modelle der Wirklichkeit - Simulation dynamischer Systeme mit dem Mikrocomputer", Heise Verlag(1985)
- [10] Scudo u. Ziegler, "The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940", Lecture Notes in Biomathematics 22, Springer Verlag (1978)

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Maria Koth
Institut für Mathematik der Universität Wien
A-1090 Wien, Strudlhofgasse 4