

Mathematische Vorlesungen

Nikolai Tarkhanov

Mathematische Ökologie

Institut für Mathematik  
Universität Potsdam



# Vorwort

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

Um die Vorgänge zu simulieren, die in ökologischen Systemen stattfinden, ist man zunächst auf die Methoden der Modellbildung angewiesen, die in Astronomie, Physik und Technik für Systeme mit nur wenigen Komponenten entwickelt werden sind.

Die sogenannte “Kaninchenfolge” von Fibonacci stellt ein sehr einfaches Beispiel eines Populationsmodells dar.

Die Erfahrung hat gezeigt, daß in Physik und Technik eine große Klasse von dynamischen Systemen adäquat durch Differentialgleichungen beschrieben werden kann. Die Eigenschaften solcher Systeme sind: 1) Die Zustandsvariablen des Systems, z.B. der Ort oder die Geschwindigkeit eines Teilchens, ändern sich stetig. 2) Die zeitliche Entwicklung des Systems ist determiniert, d.h. durch Festsetzung des Anfangszustandes ist das Verhalten des Systems für alle Zeiten bestimmt.

Hat man diskrete Zustandsvariable, z.B. die Anzahl von Individuen, dann lassen sich die Systeme durch Differenzgleichungen beschreiben.

Eigenschaft 2) ist der schwachen Form des Kausalprinzips äquivalent: gleiche Ursachen haben gleiche Wirkungen. Implizit wird auch Gültigkeit des Kausalprinzips in seiner starken Form vorausgesetzt: ähnliche Ursachen haben ähnliche Wirkungen. Jüngste Untersuchungen haben allerdings gezeigt, daß selbst bei einfachen Systemen das starke Kausalprinzip nicht immer gelten muß.

Im neunzehnten Jahrhundert übertrug man das mit physikalischen und technischen Systemen gewonnene Wissen auf biologische und andere Systeme, die ganz im Sinne der damaligen Naturphilosophie streng deterministisch interpretiert wurden. Man denke nur an das Modell des Wachstums von Malthus, oder an den Titel eines Buches von Quetelet (1835) über Populationsdynamik: “Essai de Physique Sociale”. Das von Verhulst 1838 angegebene Modell für das dichteabhängige Wachstum einer Population dient heute noch zur Beschreibung des Wachstums von Einzellerkulturen.

Zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts entstanden populationsdynamische Modelle für die Ausbreitung von Epidemien. Hamer führte 1906 determi-

nistische Modelle ein, die die Wechselwirkungen zwischen den Komponenten eines Systems durch gekoppelte Differentialgleichungen beschreiben. Zwischen 1923 und 1940 schufen Volterra, Lotka und Kostitzin die Grundlagen einer theoretischen Ökologie. Am bekanntesten ist Volterras Modell zur Beschreibung der Dynamik von Räuber-Beute Systemen (1927), das die häufig zu beobachtenden zeitlich versetzt ablaufenden Oszillationen des Umfangs von Räuber- und Beute-Populationen korrekt wiedergibt.

Die Fortschritte in letzter Zeit sind gekennzeichnet durch die Entwicklung neuer mathematischer Methoden zur Analyse der Verletzbarkeit kleiner Systeme und durch die detaillierte Simulation sehr umfangreicher Systeme.

Obwohl das Dogma, alle Systeme verhielten sich determiniert, längst nicht mehr gilt, werden die meisten Modelle von Ökosystemen weiterhin unter Verwendung deterministischer Gleichungen formuliert. Dies hat mehrere Gründe: 1) Die stochastische Formulierung ökologischer Netzwerke führt - mit Ausnahme sehr kleiner Systeme - auf Gleichungen, die nicht mehr analytisch behandelt werden können. 2) Bei einfachen Systemen, die sich sowohl mit stochastischen als auch mit deterministischen Methoden untersuchen lassen, genügen die Erwartungswerte des stochastischen Modelles den Differentialgleichungen des deterministischen Modelles oder nähern sich zumindest bei hoher Individuenzahl den Lösungen des deterministischen Modelles. 3) Das dynamische Verhalten isolierter Ökosysteme mit wenigen Komponenten kann durch deterministische Modelle angemessen beschrieben werden.

Um mathematische Modelle ökologischer Systeme zu nutzen, beispielsweise bei der Entwicklung von Strategien zur biologischen Schädlingsbekämpfung, braucht man Kenntnisse aus mehreren Bereichen der Mathematik. Zunächst müssen deterministische Modelle in Form von Differential- oder Differenzgleichungen oder stochastische Modelle, z.B. in der Form von Markov-Ketten, formuliert werden, das heißt biologische Vorgänge sind in ein adäquates mathematisches Modell zu übersetzen. Hierzu gibt es keinen Kalkül: nur durch Intuition, Beherrschung des mathematischen Apparates und biologische Detailkenntnisse wird man auf vernünftige Ansätze geführt. Da biologische Systeme nahezu beliebig komplex sind, besteht die Kunst darin, möglichst kleine Modellsysteme zu schaffen, die wesentliche Eigenschaften des großen Systems widerspiegeln.

Es ist daher zweckmäßig, mit einem Minimalsystem zu beginnen, das der analytischen Untersuchung noch zugänglich ist. An derartigen Systemen lassen sich Stabilitätseigenschaften sowie das Verhalten unter Kontrollmaßnahmen gut studieren.

Das Buch ist der mathematischen Analyse von Systemen mit nur wenigen Komponenten gewidmet. An vielen Beispielen wird gezeigt, wie sich biologische Vorgänge in Gleichungen übersetzen lassen. Dabei werden Methoden zur Analyse des dynamischen Verhaltens dieser Modellsysteme beschrieben und ange-

wendet. Der Leser lernt, daß selbst einfache Systeme ein äußerst komplexes dynamisches Verhalten zeigen können.

Eine Beschäftigung mit mathematischen Modellen ökologischer Systeme ist auch dann lohnend, wenn eine Anwendung dieser Erkenntnisse noch nicht abzusehen ist. Man gewinnt Erfahrungen über das oft erstaunliche dynamische Verhalten gekoppelter nichtlinearer Systeme, und man lernt abzuschätzen, welche Folgen Eingriffe in Teilsysteme für das Gesamtsystem haben.

Potsdam  
im November 2004

N. Tarkhanov



# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Kontinuierliche Modelle</b>	<b>1</b>
1.1	Differentialgleichungen . . . . .	1
1.1.1	Zerfallsprozesse . . . . .	1
1.1.2	Logistisches Wachstum . . . . .	2
1.1.3	Lineare Differentialgleichungen 1. Ordnung . . . . .	3
1.1.4	Das Mitscherlichsche Ertragsgesetz . . . . .	4
1.1.5	Konstante Infusion . . . . .	5
1.1.6	Zeitabhängige Parameter . . . . .	5
1.2	Systeme von Differentialgleichungen . . . . .	5
1.2.1	Abbau einer Substanz . . . . .	5
1.2.2	Wirkung eines Insektizids . . . . .	7
1.2.3	Allgemeine Formulierung . . . . .	8
1.3	Stationäre Zustände . . . . .	9
1.3.1	Logistisches Wachstum einer Population . . . . .	9
1.3.2	Ernten aus einer logistischen Population . . . . .	10
1.3.3	Das Räuber-Beute Modell von Lotka und Volterra . . . . .	11
1.3.4	Allgemeine Formulierung des Stabilitätsproblems . . . . .	12
1.3.5	Stabilität linearer Systeme . . . . .	13
1.3.6	Stabilität nichtlinearer Systeme . . . . .	14
<b>2</b>	<b>Diskrete Modelle</b>	<b>17</b>
2.1	Differenzgleichungen . . . . .	17
2.1.1	Einführung . . . . .	17
2.1.2	Eindimensionale Differenzgleichungen . . . . .	17
2.1.3	Die Populationsdynamik von Fischen . . . . .	18
2.1.4	Period 3 implies Chaos . . . . .	20
2.1.5	Mehrdimensionale Differenzgleichungen . . . . .	21
2.1.6	Wirt-Parasitoid-System . . . . .	22
2.2	Dominante Eigenwerte . . . . .	24
2.2.1	Der Satz von Perron-Frobenius . . . . .	24
2.2.2	Leslie-Modell . . . . .	25
2.2.3	Markov-Ketten . . . . .	26

<b>3</b>	<b>Verzweigungsprozesse</b>	<b>27</b>
3.1	Die Galton-Watson Prozesse . . . . .	27
3.1.1	Das Galton-Watson Problem . . . . .	27
3.1.2	Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion . . . . .	27
3.2	Erzeugende Funktion für eine Generation . . . . .	29
3.2.1	Berechnung . . . . .	29
3.2.2	Der Erwartungswert von $N_t$ . . . . .	30
3.2.3	Die Varianz von $N_t$ . . . . .	30
3.3	Die Wahrscheinlichkeit von Aussterben . . . . .	31
3.3.1	Das ursprüngliche Problem von Galton-Watson . . . . .	31
3.3.2	Der unterkritische Fall . . . . .	32
3.3.3	Der kritische Fall . . . . .	33
3.3.4	Der überkritische Fall . . . . .	33
3.4	Mathematische Abschweifung . . . . .	35
3.4.1	Bellman-Harris Prozesse . . . . .	35
3.4.2	Der Exponentialfall . . . . .	36
3.4.3	Erneuerte Gleichung für den Erwartungswert . . . . .	36
<b>4</b>	<b>Klassische Lotka-Volterra Systeme</b>	<b>37</b>
4.1	Konkurrierende Arten . . . . .	37
4.1.1	Prinzip der Auslese durch Wettbewerb . . . . .	37
4.1.2	Koexistenz konkurrierender Arten . . . . .	40
4.1.3	Ernten aus koexistierenden Populationen . . . . .	42
4.1.4	Das Phasenportrait . . . . .	42
4.1.5	Konkurrenz zwischen Pflanzen . . . . .	43
4.2	Räuber-Beute Interaktionen . . . . .	44
4.2.1	Stabilitätsverhalten . . . . .	44
4.2.2	Die Phasenkurve . . . . .	45
4.2.3	Der Bifurkationssatz von Hopf . . . . .	46
4.2.4	Auswirkungen einer Schädlingsbekämpfungsmaßnahme . . . . .	47
<b>5</b>	<b>Die Ausbeutung von Ökosystemen</b>	<b>49</b>
5.1	Maximal aufrechterhaltbarer Ertrag . . . . .	49
5.1.1	Das Konzept des MAE . . . . .	49
5.1.2	MAE in einem Räuber-Beute-System . . . . .	50
5.1.3	Das ungestörte Krill-Wal-System . . . . .	51
5.1.4	Konstante Fangintensitäten . . . . .	52
5.1.5	MAE bei vorgegebener Fangintensität . . . . .	55
5.1.6	MAE bei vorgegebenem Ertrag . . . . .	58
5.2	Systeme mit drei Arten . . . . .	59
5.2.1	Eine Beute- und zwei Räuberpopulationen . . . . .	59
5.2.2	Ein System mit drei trophischen Ebenen . . . . .	62



5.3	Modifikation durch Dichteabhängigkeit . . . . .	63
5.3.1	Modell für eine Population . . . . .	64
5.3.2	Das Krill-Wal-System . . . . .	66
<b>6</b>	<b>Temperatur und Entwicklung</b>	<b>69</b>
6.1	Die Geschwindigkeit enzymatischer Reaktionen . . . . .	69
6.1.1	Der Ansatz von Arrhenius . . . . .	69
6.1.2	Elementare Reaktionsgleichungen . . . . .	70
6.1.3	Reaktionsgeschwindigkeit . . . . .	71
6.2	Die Entwicklung von Organismen . . . . .	72
6.2.1	Biologische Zeit . . . . .	72
6.2.2	Das Modell von Logan et al. . . . .	73
6.3	Populationsdynamik . . . . .	74
6.3.1	Exponentielles Wachstum . . . . .	75
6.3.2	Logistisches Wachstum . . . . .	76
6.4	Weitere Einflußfaktoren . . . . .	76
6.4.1	Der Einfluß der Tageslänge . . . . .	76
6.4.2	Der Einfluß der Feuchtigkeit . . . . .	77
<b>7</b>	<b>Evolutionsstrategien</b>	<b>79</b>
7.1	Evolutionstabile Strategie . . . . .	79
7.1.1	Grundlagen . . . . .	79
7.1.2	Nash-Gleichgewichte . . . . .	80
7.1.3	Evolutionstabilität . . . . .	81
7.1.4	Das Falken-Tauben-Modell . . . . .	82
7.1.5	Trägermuster von ESS . . . . .	82
7.1.6	Anzahl von ESS . . . . .	83
7.2	Spieldynamische Gleichungen . . . . .	83
7.2.1	Spieldynamische Differenzgleichung . . . . .	83
7.2.2	Spieldynamische Differentialgleichung . . . . .	84
7.2.3	Kooperation von Spielern . . . . .	84
7.3	Asymmetrische Spiele . . . . .	85
7.3.1	Nash-Gleichgewichte . . . . .	85
7.3.2	Evolutionstabilität . . . . .	85
7.3.3	Kampf der Geschlechter . . . . .	85
<b>8</b>	<b>Modellbildung und Simulation</b>	<b>87</b>
8.1	Stochastische Modelle . . . . .	87
8.1.1	Zeitlich diskretes Modell . . . . .	87
8.1.2	Zeitlich kontinuierliches Modell . . . . .	87
8.1.3	Partielle Differentialgleichungen erster Ordnung . . . . .	89
8.2	Modellbildung und Simulation . . . . .	89
8.2.1	Ziele . . . . .	89

8.2.2	Grundlagen der Modellbildung . . . . .	89
8.2.3	Grundlagen der Simulation . . . . .	90
8.2.4	Arten der Modellbildung . . . . .	91
8.2.5	Struktur- und Verhaltensmodelle . . . . .	91
8.3	Numerische Grundlagen . . . . .	92
8.3.1	Einschrittverfahren . . . . .	92
8.3.2	Expliziter und impliziter Euler . . . . .	92
8.3.3	Das Verfahren von Heun . . . . .	93
8.3.4	Runge-Kutta-Verfahren . . . . .	94
8.3.5	Runge-Kutta-Fehlberg-Algorithmen . . . . .	95
8.4	Mehrschrittverfahren . . . . .	95
8.4.1	AB- und AM-Verfahren . . . . .	95
8.4.2	Nordsieck-Notation . . . . .	96
8.4.3	Steife Systeme . . . . .	97
8.4.4	Verfahren für implizite Systeme . . . . .	97
<b>9</b>	<b>Modelle der Altersstruktur</b>	<b>99</b>
9.1	Die Integralgleichung von Lotka . . . . .	99
9.1.1	Herstellen einer Integralgleichung . . . . .	99
9.1.2	Lösung à la Laplace . . . . .	101
9.1.3	Die Euler-Lotka Gleichung . . . . .	102
9.1.4	Asymptotische Entwicklung . . . . .	103
9.2	Die Differenzgleichung . . . . .	104
9.2.1	Herstellen einer Differenzgleichung . . . . .	104
9.2.2	Lösung mittels $Z$ -Transformation . . . . .	105
9.2.3	Fibonacci's Kaninchen . . . . .	107
9.3	Die Leslie-Matrix . . . . .	109
9.3.1	Herstellen einer Populationsmatrix . . . . .	109
9.3.2	Eigenwerte . . . . .	110
9.3.3	Eigenvektoren . . . . .	112
9.4	Die McKendrick-von Foerster Gleichung . . . . .	113
9.4.1	Herstellen einer partiellen Differentialgleichung . . . . .	113
9.4.2	Eine spezielle Lösung . . . . .	114
9.4.3	Die allgemeine Lösung . . . . .	116
	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>120</b>
	<b>Sachverzeichnis</b>	<b>124</b>

# Kapitel 1

## Kontinuierliche Modelle

### 1.1 Differentialgleichungen

Was eine Differentialgleichung ist und wie man dynamische Vorgänge durch eine Differentialgleichung darstellen kann, versteht man am besten durch die Formulierung eines einfachen dynamischen Prozesses durch eine Differentialgleichung.

#### 1.1.1 Zerfallsprozesse

Für den Zerfall einer Substanz, den Abbau eines Herbizids im Boden, die Elimination eines Pharmakons im Organismus oder die Entladung eines Kondensators läßt sich eine einfache Differentialgleichung formulieren. Es hat sich empirisch gezeigt, daß man für viele Prozesse dieser Art folgenden Ansatz machen kann, der die Zerfallsgeschwindigkeit mit der vorhandenen Menge der Substanz oder Ladung verknüpft:

$$\dot{x}(t) = -k x(t). \quad (1.1.1)$$

Dabei bedeuten  $x(t)$  die Menge der Substanz zum Zeitpunkt  $t$  und  $\dot{x}$  die zeitliche Ableitung von  $x$ , d.h. die Zerfallsgeschwindigkeit. Gleichung (1.1.1) besagt also, daß die Zerfallsgeschwindigkeit der Substanz proportional zur vorhandenen Menge ist. Das negative Vorzeichen steht für Abnahme oder Verlust. Die Proportionalitätskonstante  $k$  nennt man Zerfallskonstante oder Eliminationskonstante.

In Gleichung (1.1.1) ist also eine Funktion mit ihrer Ableitung verknüpft. Man kann allgemein sagen, daß eine Differentialgleichung eine Beziehung zwischen einer Funktion und ihren Ableitungen herstellt.

Gleichung (1.1.1) ist eine lineare Differentialgleichung 1. Ordnung. Als Ordnung einer Differentialgleichung bezeichnet man die Ordnung der höchsten in

der Gleichung vorkommenden Ableitung der Funktion  $x$ . Die Gleichung ist linear, da die Ableitung und die Funktion durch eine lineare Beziehung verknüpft sind.

Die Lösung von (1.1.1) erhält man durch Trennung der Variablen. Die Gleichung wird umgeformt zu

$$\frac{dx}{x} = -k dt.$$

Integration beider Seiten ergibt  $\ln x = -kt + c$  oder  $x = C e^{-kt}$  mit  $C = e^c$ . Die Integrationskonstante  $C$  wird durch die Vorgabe einer Anfangsbedingung festgelegt. Aus

$$x(0) = x_0 \tag{1.1.2}$$

folgt  $C = x_0$ .

Das Problem, die Lösung einer Differentialgleichung zu bestimmen, derart, daß die Anfangsbedingungen erfüllt werden, bezeichnet man als Anfangswertproblem. Das Anfangswertproblem, das durch die Gleichungen (1.1.1) und (1.1.2) gestellt ist, hat also die Lösung  $x(t) = e^{-kt}x_0$ .

### 1.1.2 Logistisches Wachstum

Für das Wachstum einer Population mit unbeschränkten Ressourcen läßt sich, wenn die Generationen sich überlappen, ebenfalls der Ansatz  $\dot{x}(t) = r x(t)$  machen. Hier bedeutet  $x(t)$  die Populationsgröße zum Zeitpunkt  $t$ , die Konstante  $r$  wird Wachstumsrate genannt. Für die Anfangsbedingung  $x(0) = x_0$  hat die Differentialgleichung die Lösung  $x(t) = e^{rt}x_0$ . Die Population wächst unbeschränkt an.

Damit eine Population sich realistisch verhält, muß die Reproduktionsrate mit der Dichte der Population abnehmen. Die einfachste Möglichkeit ist es, einen linearen Zusammenhang zwischen Dichte und Reproduktionsrate zu postulieren,

$$r(x) = r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Damit erhält man die nichtlineare Differentialgleichung

$$\dot{x} = r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right)x. \tag{1.1.3}$$

Gleichung (1.1.3) wird durch Trennung der Variablen gelöst, und zwar

$$\frac{dx}{r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right)x} = dt.$$

Durch Integration beider Seiten der Gleichung erhält man für die Anfangsbedingung  $x(0) = x_0$  die Lösung

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 - (x_0 - K)e^{-rot}}. \quad (1.1.4)$$

Die Funktion (1.1.4) ist die bekannte Wachstumsfunktion für retardiertes Wachstum von Verhulst und Pearl. Man sieht, daß die Population für  $t \rightarrow \infty$  den Wert  $K$  erreicht. Man nennt  $K$  die “umweltbedingte Kapazität” oder kurz “Kapazität” der Population. Man bezeichnet das durch diese Gleichung beschriebene Wachstum auch als logistisches Wachstum.

Abbildung 1.1 zeigt zur Illustration das Wachstum einer Zuckerrübe, das sich in guter Näherung durch (1.1.4) mit  $r = 0,71/\text{Woche}$ ,  $K = 21 \text{ cm}$  und  $x_0 = 0,5 \text{ cm}$  beschreiben läßt.

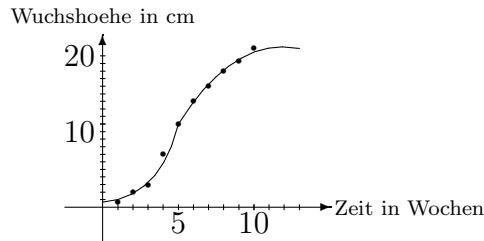


Fig. 1.1: Längenwachstum einer Zuckerrübe

Zum Ende dieser Einführung noch eine abschließende Definition. Unter einer gewöhnlichen Differentialgleichung  $m$ -ter Ordnung versteht man eine Beziehung der Gestalt

$$F(t, x, \dot{x}, \ddot{x}, \dots, x^{(m)}) = 0 \quad (1.1.5)$$

zwischen der unabhängigen Variablen  $t$ , der Funktion  $x(t)$  und deren Ableitungen  $\dot{x}, \ddot{x}, \dots, x^{(m)}$ .

Eine Funktion, die Gleichung (1.1.5) erfüllt, ist Lösung der Differentialgleichung.

### 1.1.3 Lineare Differentialgleichungen 1. Ordnung

Die Gleichung

$$\dot{x} + a(t)x = f(t) \quad (1.1.6)$$

ist eine lineare Differentialgleichung 1. Ordnung. Falls  $f = 0$ , bezeichnet man (1.1.6) als homogene, für  $f \neq 0$  als inhomogene Differentialgleichung.

Der Fall  $a = \text{const}$  und  $f = 0$  wurde bereits in der Einführung behandelt. Es wird zunächst der Fall  $a = \text{const}$  und  $f = \text{const}$  behandelt. Bei der Lösung geht man so vor, daß zuerst das homogene Problem gelöst wird. Die Lösung der

homogenen Gleichung ist  $x = Ce^{-at}$ . Die Lösung des inhomogenen Problems findet man durch Variation der Konstanten. Der Ansatz  $x(t) = C(t)e^{-at}$  nämlich liefert

$$\dot{C} = fe^{at},$$

also ist  $x(t) = f/a + ce^{-at}$ . Die Integrationskonstante  $c$  wird durch eine Anfangsbedingung  $x(0) = x_0$  festgelegt. Damit lautet die Lösung des Anfangswertproblems

$$x(t) = \frac{f}{a}(1 - e^{-at}) + x_0 e^{-at}.$$

Es folgen nun zwei Anwendungen inhomogener linearer Differentialgleichungen.

#### 1.1.4 Das Mitscherlichsche Ertragsgesetz

Das Ertragsgesetz von Mitscherlich stammt aus dem Jahr 1909 und wurde durch Experimente mit Gefäßkulturen belegt. Mitscherlich fand heraus, daß sich der Ertrag  $x$  als Funktion einer mineralischen Komponente  $s$  des Nährstoffes nicht beliebig steigern ließ.

Dieses Verhalten legte den folgenden Ansatz nahe. Die Steigerung des Ertrages pro zugeführter Einheit der Nährstoffkomponente ist proportional der Differenz des Ertrages zum maximal möglichen Ertrag  $K$ . Dieser Sachverhalt läßt sich in die folgende lineare Differentialgleichung "übersetzen":

$$\dot{x} = a(K - x). \quad (1.1.7)$$

Da im allgemeinen ein Nährboden nicht völlig an einem Nährstoff verarmt ist, ist es sinnvoll, als Anfangsbedingung  $x(0) = x_0 > 0$  zu fordern. Das Anfangswertproblem hat die Lösung  $x(s) = K(1 - e^{-as}) + x_0 e^{-as}$ . Durch Umformung erhält man

$$x(s) = K(1 - e^{-a(s+b)}) \quad (1.1.8)$$

mit  $b = \frac{1}{a} \ln \frac{K}{K - x_0}$ .

Die Proportionalitätskonstante  $a$  bezeichnet man als Wirkungsfaktor für die Nährstoffkomponente  $s$ . Die Konstante  $b$  läßt sich als die schon im Boden vorhandene Menge der Nährstoffkomponente interpretieren. Das Modell liefert innerhalb eines beschränkten Konzentrationsbereichs der Nährstoffkomponenten gute Übereinstimmung mit experimentellen Daten. Gleichung (1.1.8) gilt nicht mehr bei zu hohen Konzentrationen, da in diesen Konzentrationsbereichen toxische Effekte auftreten.

### 1.1.5 Konstante Infusion

Die Differentialgleichung

$$\dot{x} = -kx + v \quad (1.1.9)$$

beschreibt die zeitliche Änderung der Menge einer Substanz, die mit konstanter Rate  $v$  in ein System eingebracht und mit einer Rate proportional zur vorhandenen Menge abgebaut wird. Mit dieser Gleichung läßt sich für viele Pharmaka der Prozess der konstanten Infusion beschreiben. Für die Anfangsbedingung  $x(0) = 0$  lautet die Lösung

$$x(t) = \frac{v}{k} (1 - e^{-kt}).$$

### 1.1.6 Zeitabhängige Parameter

Zunächst wird das homogene Problem (1.1.6) mit zeitabhängigem Parameter  $a(t)$  behandelt. Zeitabhängigkeiten können z.B. durch nichtkonstante Temperaturverläufe bedingt sein.

Da die Geschwindigkeit biologischer Prozesse temperaturabhängig ist, erhält man bei nichtkonstanten Temperaturverläufen zeitabhängige Wachstumsraten und Zerfallskonstanten. Die Lösung des homogenen Problems findet man durch Trennung der Variablen,

$$x(t) = C e^{-\int a(t) dt}.$$

Die allgemeine Lösung des inhomogenen Problems findet man durch Variation der Konstanten. Setze  $C = C(t)$ , dann gilt

$$\dot{C} = e^{-\int a(t) dt} f,$$

also ist

$$x(t) = e^{-\int a(t) dt} \left( \int e^{\int a(t) dt} f(t) dt + c \right). \quad (1.1.10)$$

Gleichung (1.1.10) beschreibt z.B. den zeitlichen Verlauf einer Substanz, die temperatur- und damit zeitabhängig abgebaut und mit der zeitabhängigen Rate  $f(t)$  in die Umwelt eingebracht wird.

## 1.2 Systeme von Differentialgleichungen

### 1.2.1 Abbau einer Substanz

Wenn man das zeitliche Verhalten eines dynamischen Systems mit vielen sich gegenseitig beeinflussenden Komponenten mathematisch beschreiben will, ge-

langt man zu Systemen von Differentialgleichungen. Als Beispiel wird der Abbau einer organischen Substanz in zwei Stufen betrachtet. Die Substanz  $x_1$  wird zunächst von Enzymen im Organismus in eine Transportform  $x_2$  umgewandelt, die dann durch die Zellmembran ausgeschieden wird. Solche Vorgänge lassen sich übersichtlich in Form eines Kompartimentmodells darstellen, vgl. Fig. 1.2.

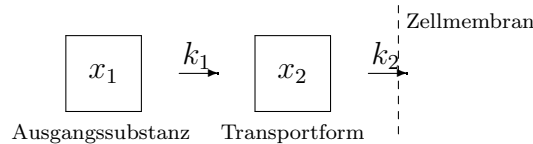


Fig. 1.2: Kompartimentmodell

Es wird angenommen, daß sich die enzymatische Reaktion und die Elimination wie chemische Reaktionen 1. Ordnung beschreiben lassen, d.h. die Umwandlungsraten sind der vorhandenen Menge proportional. Damit ist dann der folgende Ansatz gerechtfertigt:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -k_1 x_1, \\ \dot{x}_2 &= k_1 x_1 - k_2 x_2. \end{aligned} \quad (1.2.1)$$

Die Gleichungen (1.2.1) sind gekoppelte Differentialgleichungen. Die erste Gleichung beschreibt den Abbau der Muttersubstanz, die mit der Rate  $k_1 x_1$  in die Transportform  $x_2$  umgewandelt wird. Die Transportform  $x_2$  wird mit der Rate  $k_1 x_1$  erzeugt und mit der Rate  $k_2 x_2$  eliminiert.

Diese beiden Gleichungen beschreiben ebenfalls den zweistufigen Zerfall eines Nuklids.  $x_1$  bedeutet dann die Menge des Mutterkerns und  $x_2$  die Menge des Tochterkerns.

Eine weitere Anwendung ist die Berechnung des Konzentrationsverlaufes eines Pharmakons im Blut bei oraler Verabreichung.  $x_1$  bezeichnet dann die Menge des Pharmakons im gastrointestinalen Trakt und  $x_2$  die Menge des Pharmakons im Verteilungsraum Blut/Gewebe. Die Konzentration erhält man durch Division durch das Verteilungsvolumen.

Das Differentialgleichungssystem (1.2.1) läßt sich elementar lösen. Es werden die Anfangswerte  $x_1(0) = x_{1,0}$  und  $x_2(0) = 0$  gesetzt. Die erste Gleichung (1.2.1) ist unabhängig von der zweiten Gleichung und läßt sich sofort integrieren:

$$x_1(t) = e^{-k_1 t} x_{1,0}.$$

Diese Funktion wird in die zweite Gleichung (1.2.1) eingesetzt,

$$\dot{x}_2 = -k_2 x_2 + k_1 x_{1,0} e^{-k_1 t}.$$



Die letzte Gleichung ist eine inhomogene lineare Differentialgleichung erster Ordnung, die in § 1.1.6 behandelt wurde. Die Lösung ist

$$x_2(t) = \frac{k_1}{k_1 - k_2} (e^{-k_2 t} - e^{-k_1 t}) x_{1,0}.$$

### 1.2.2 Wirkung eines Insektizids

Als Beispiel für ein gekoppeltes nichtlineares System wird das folgende Modell für die Wirkung eines schnell zerfallenden Insektizids betrachtet. Ein Insektizid bewirkt eine zu seiner Menge  $x_1$  proportionale Steigerung der Mortalitätsrate  $b$  einer exponentiell wachsenden Insektenpopulation  $x_2$ . Das Insektizid zerfällt mit der Rate  $kx_1$ . Es werden folgende Differentialgleichungen angesetzt:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -kx_1, \\ \dot{x}_2 &= ax_2 - bx_1x_2. \end{aligned} \quad (1.2.2)$$

Die Anfangswerte sind

$$\begin{aligned} x_1(0) &= x_{1,0}, \\ x_2(0) &= x_{2,0} > 0. \end{aligned}$$

Die erste Gleichung (1.2.2) hängt nicht von der zweiten Gleichung ab und kann daher sofort integriert werden, nämlich  $x_1(t) = x_{1,0}e^{-kt}$ . Die Funktion wird in die zweite Gleichung (1.2.2) eingesetzt

$$\dot{x}_2 = (a - bx_{1,0}e^{-kt})x_2.$$

Das ist eine homogene Differentialgleichung 1. Ordnung mit zeitabhängigem Parameter. Die allgemeine Lösung dieses Typs einer Differentialgleichung wurde in § 1.1.6 angegeben. Mit  $a(t) = a - bx_{1,0}e^{-kt}$  erhält man unter Verwendung von (1.1.10)

$$x_2(t) = e^{at - \frac{b}{k}(1 - e^{kt})} x_{1,0} x_{2,0}. \quad (1.2.3)$$

Fig. 1.3 zeigt den zeitlichen Verlauf des Umfanges der Insektenpopulation  $x_2(t)$  in Anwesenheit des Insektizids. Das Modell enthält keine dichteabhängige Sterberate, es gilt also nur für Populationsgrößen weit unterhalb der natürlichen Kapazität. Für ein bestimmtes Zeitintervall ist das Argument der Exponentialfunktion in (1.2.3) zunächst negativ. Mit fortschreitender Zeit nimmt der positive Term des Argumentes zu, während der negative Term beschränkt ist, so daß sich schließlich wieder exponentielles Wachstum einstellt.

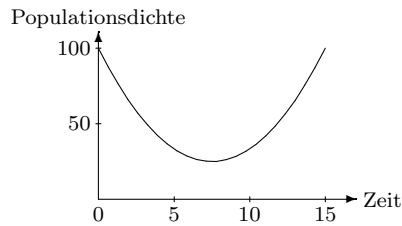


Fig. 1.3: Verhalten einer Insektenpopulation unter Einwirkung eines Insektizids

### 1.2.3 Allgemeine Formulierung

Ein System von simultanen Differentialgleichungen 1. Ordnung hat die allgemeine Form

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= f_1(t, x_1, \dots, x_n), \\ &\dots \\ \dot{x}_n &= f_n(t, x_1, \dots, x_n). \end{aligned} \tag{1.2.4}$$

Ein System der Gestalt (1.2.4) wird linear genannt, wenn  $f_1, \dots, f_n$  lineare Funktionen der Variablen  $x_1, \dots, x_n$  sind. Um Systeme von Differentialgleichungen bequem handhaben zu können, ist es günstig, die abkürzende Vektorschreibweise zu benutzen. Mit den Spaltenvektoren

$$x(t) = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ \dots \\ x_n(t) \end{pmatrix}, \quad f(t, x) = \begin{pmatrix} f_1(t, x) \\ \dots \\ f_n(t, x) \end{pmatrix}$$

hat das System (1.2.4) die Form  $\dot{x} = f(t, x)$ .

Man nennt  $x$  den Zustandsvektor des Systems. Wenn  $f$  nicht explizit von der Zeit  $t$  abhängt, heißt das System autonom.

Das lineare Differentialgleichungssystem (1.2.1) hat in dieser Schreibweise die Darstellung  $\dot{x} = Ax$ , wobei  $A$  die Matrix

$$A = \begin{pmatrix} -k_1 & 0 \\ k_1 & -k_2 \end{pmatrix}$$

bedeutet. Man bezeichnet sie als Systemmatrix.

Allgemein läßt sich ein lineares System durch eine Gleichung der Form  $\dot{x} = Ax$  darstellen, wobei  $A$  eine quadratische Matrix ist.

Für lineare Differentialgleichungssysteme lassen sich allgemeine Lösungen angeben. Sie sind nämlich Linearkombinationen von Exponentialfunktionen. Das ist bei nichtlinearen Differentialgleichungen nicht mehr möglich. Während das dynamische Verhalten linearer Systeme relativ einfach zu durchschauen ist, kann das Verhalten nichtlinearer Systeme sehr kompliziert sein. Die Nichtlinearitäten können zu multiplen stationären Zuständen führen oder zu Grenzzyklen.

Diese besonderen Eigenschaften nichtlinearer Systeme gehen verloren, wenn das System in erster Näherung linearisiert wird. Es ist daher nicht zu empfehlen, bei der Modellbildung wesentliche Nichtlinearitäten zu vernachlässigen. Die in den folgenden Kapiteln dargestellten Ökosystemmodelle sind mit Ausnahme des Modells der linearen Zerfallskinetik von Pestiziden alle nichtlinear. Nichtlineare Zusammenhänge sind eine wesentliche Eigenschaft von Ökosystemen.

Lineare Differentialgleichungen werden jedoch erfolgreich zur Modellierung von Verteilungsvorgängen von Pharmaka in einem Organismus eingesetzt. Diese Verteilungsvorgänge bezeichnet man als Pharmakokinetik (Dost, 1953). Zur mathematischen Beschreibung der Transportprozesse wird der Körper in Kompartimente aufgeteilt, z.B. Blut, extrazellulärer Raum und intrazellulärer Raum. Für viele Pharmaka lassen sich die Massenströme zwischen den Kompartimenten wie eine chemische Reaktion 1. Ordnung beschreiben, siehe (1.2.1), so daß man lineare Differentialgleichungen für die Konzentrationen in den Kompartimenten erhält. Die pharmakokinetische Theorie findet hauptsächlich Anwendung bei der Berechnung optimaler Dosierungsschemata.

## 1.3 Stationäre Zustände

### 1.3.1 Logistisches Wachstum einer Population

**Definition 1.3.1** *Als stationäre Lösung oder stationären Zustand bezeichnet man diejenige Lösung der Differentialgleichung, für die die Ableitungen Null werden.*

Die Differentialgleichung für das logistische Wachstum

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

vgl. (1.1.3), hat die beiden stationären Lösungen  $x_{s,1} = 0$  und  $x_{s,2} = K$ . Die Kenntnis der stationären Lösungen alleine reicht nicht aus, um das Systemverhalten zu charakterisieren. Es interessiert vielmehr, wie sich das System verhält, wenn es sich, bedingt durch Störungen, in der Nähe des stationären Zustandes aufhält. Mit anderen Worten, es interessiert das Stabilitätsverhalten der stationären Lösungen.

Zur Untersuchung der Stabilität analysiert man das Systemverhalten nach kleinen Auslenkungen aus dem stationären Zustand, indem man mit dem Ansatz  $x = x_s + \delta$  in die Differentialgleichung (1.1.3) eingeht. Daraus wird dann

$$\dot{\delta} = r \left( 1 - \frac{x_s}{K} \right) x_s + r \left( 1 - \frac{2x_s}{K} \right) \delta - \frac{r}{K} \delta^2. \quad (1.3.1)$$

Der 1. Term von (1.3.1) ist gleich Null, da  $x_s$  stationäre Lösung ist. Für sehr kleine Werte von  $\delta$ , d.h.  $\delta \ll 1$ , ist der letzte Term vernachlässigbar klein, da dieser quadratisch in  $\delta$  ist. Damit erhält man für  $\delta$  die lineare Differentialgleichung

$$\dot{\delta} = r \left(1 - \frac{2x_s}{K}\right) \delta$$

mit der Lösung

$$\delta(t) = e^{r \left(1 - \frac{2x_s}{K}\right) t} \delta_0. \quad (1.3.2)$$

Für  $x_s = 0$  wächst  $\delta$  exponentiell an. Das System kehrt nach einer Auslenkung nicht mehr in den Zustand  $x_s = 0$  zurück. Der Zustand  $x_s = 0$  ist instabil.

Für  $x_s = K$  ist das Argument der Exponentialfunktion immer negativ, d.h., Abweichungen vom Zustand  $K$  klingen exponentiell ab. Dieser stationäre Zustand ist stabil.

### 1.3.2 Ernten aus einer logistischen Population

Es soll nun das Verhalten der Population bei kontinuierlicher Beerntung untersucht werden. Es wird der Fall einer konstanten Ernterate  $v$  betrachtet,

$$\dot{x} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - v. \quad (1.3.3)$$

Gleichung (1.3.3) hat die stationären Lösungen

$$\begin{aligned} x_{s,1} &= \frac{K}{2} + \sqrt{D}, \\ x_{s,2} &= \frac{K}{2} - \sqrt{D}, \end{aligned}$$

wobei

$$D = \frac{K^2}{4} - \frac{K}{r} v$$

ist.

Die maximal mögliche Ernterate ist  $v_M = r K/4$  für  $D = 0$ . Im Intervall  $0 < v < v_M$  hat (1.3.3) zwei stationäre Lösungen, die beide positiv sind. Der Ansatz  $x = x_s + \delta$  liefert für kleine  $\delta$  dieselbe lineare Differentialgleichung für  $\delta$  wie im letztbehandelten Fall. Aus Gleichung (1.3.2) ersieht man, daß diejenige stationäre Lösung, für die  $x_s < K/2$  ist, instabil ist. Dann ist nämlich  $1 - 2x_s/K$  positiv.

Die stationäre Lösung  $x_{s,2}$  hat jedoch auch eine besondere Bedeutung: für alle  $x_0 < x_{s,2}$  ist die zeitliche Ableitung von  $x$  negativ, wie man aus (1.3.3) sieht. Startet das System mit Anfangswerten  $x_0 < x_{s,2}$ , dann kann es den

oberen stabilen stationären Zustand nicht erreichen und die Lösung geht gegen  $-\infty$ . Der Abstand zwischen den beiden Lösungen wird mit wachsender Ausbeuterate  $v$  immer kleiner. Das bedeutet, daß das System mit wachsender Ausbeutungsrate immer verwundbarer wird. Bei hohen Werten von  $v$  genügen schon kleine Störungen, um das System über die Grenze in den Bereich zu treiben, von dem aus der stabile Zustand nicht mehr zu erreichen ist. Bei der maximalen Ausbeutungsrate ist auch gleichzeitig die Verwundbarkeit am größten.

### 1.3.3 Das Räuber-Beute Modell von Lotka und Volterra

Das bekannte Modell von Lotka und Volterra beschreibt die Interaktion zwischen einer Beute- und einer Räuberpopulation. Dieses Modell ist sehr einfach und beschreibt sicher nicht die Realität. Trotzdem hat dieses Modell, da es am Anfang der Entwicklung einer mathematischen Ökologie stand, einen großen Bekanntheitsgrad erreicht. Das Modell besteht aus zwei gekoppelten nicht-linearen Differentialgleichungen für die Beutepopulation  $x$  und die Räuberpopulation  $y$ :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= (a_1 - g_1 y) x, \\ \dot{y} &= (-a_2 + g_2 x) y.\end{aligned}\tag{1.3.4}$$

Diese Gleichungen beruhen auf der Annahme, daß die Sterberate der Beutetiere der Zahl der Räuber proportional ist und daß die Geburtenrate der Räuber der Zahl der Beutetiere proportional ist.

Die stationären Lösungen des Systems sind

$$\begin{aligned}(x_{s,1}, y_{s,1}) &= (0, 0), \\ (x_{s,2}, y_{s,2}) &= \left(\frac{a_2}{g_2}, \frac{a_1}{g_1}\right).\end{aligned}$$

Zur Stabilitätsuntersuchung wird das Systemverhalten bei kleinen Auslenkungen aus dem stationären Zustand untersucht, indem man mit dem Ansatz

$$\begin{aligned}x &= x_s + \delta, \\ y &= y_s + \gamma\end{aligned}$$

in die Gleichungen (1.3.4) eingeht.

Die Störungen  $\delta$  und  $\gamma$  sollen klein sein, d.h. alle Terme, die quadratisch in  $\delta$  oder  $\gamma$ , und alle Produkte  $\delta\gamma$  sind vernachlässigbar. Dieser Ansatz führt auf ein lineares System von Differentialgleichungen für  $\delta$  und  $\gamma$ . Aus der ersten Gleichung (1.3.4) erhält man

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \dot{\delta} \\ &= (a_1 - g_1 y_s) x_s + (a_1 - g_1 y_s) \delta - g_1 x_s \gamma - g_1 \delta \gamma.\end{aligned}$$

Der erste Term ist für beide stationäre Lösungen null, der vierte Term wird gleich Null gesetzt, da nach Voraussetzung das Produkt  $\delta\gamma$  vernachlässigt werden kann. Die zweite Gleichung (1.3.4) wird genauso behandelt, so daß man das lineare Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned}\dot{\delta} &= (a_1 - g_1 y_s)\delta - g_1 x_s \gamma, \\ \dot{\gamma} &= (-a_2 + g_2 x_s)\gamma + g_2 y_s \delta\end{aligned}$$

erhält.

Das Stabilitätsverhalten des nichtlinearen Systems wird also in der Umgebung des stationären Punktes auf das Stabilitätsverhalten eines linearen Systems zurückgeführt. Für den stationären Zustand  $(x_{s,2}, y_{s,2})$  erhält man das System

$$\begin{aligned}\dot{\delta} &= -g_1 \frac{a_2}{g_2} \gamma, \\ \dot{\gamma} &= g_2 \frac{a_1}{g_1} \delta.\end{aligned}$$

Differentiationen der ersten Gleichung und Substitution von  $\dot{\gamma}$  aus der zweiten Gleichung führt auf die lineare Gleichung  $\ddot{\delta} - a_1 a_2 \delta = 0$ . Diese homogene Differentialgleichung 2. Ordnung hat die Lösung

$$\delta = c \cos(\omega t + \varphi)$$

mit  $\omega^2 = a_1 a_2$ . Der stationäre Punkt  $(x_{s,2}, y_{s,2})$  ist also nicht stabil: bei kleinen Auslenkungen vollführt das System sinusförmige Oszillationen.

Im nächsten Kapitel werden weitere Eigenschaften dieses Modelles untersucht.

### 1.3.4 Allgemeine Formulierung des Stabilitätsproblems

In diesem Abschnitt werden Stabilitätskriterien für die Stabilität der Lösungen eines Differentialgleichungssystems für die  $n$  Zustandsvariablen

$$x_1, \dots, x_n$$

der Form

$$\dot{x} = f(x) \tag{1.3.5}$$

angegeben. Die Differentialgleichungen sollen nicht explizit von der Zeit abhängen, d.h. das System soll autonom sein.

Die Analyseverfahren zur Stabilitätsuntersuchung von eindimensionalen Differentialgleichungen lassen sich leicht auf mehrdimensionale Systeme übertragen. An die Stelle der Zustandsvariablen tritt der Zustandsvektor. Der Abstand zwischen zwei Vektoren  $x$  und  $y$  der Dimension  $n$  wird durch die euklidische Norm definiert  $d(x, y) := \|x - y\|$ .

Der Stabilitätsbegriff ist intuitiv klar: eine Lösung  $x(t)$  ist dann stabil, wenn kleine Änderungen der Anfangswerte nicht zu Lösungen führen, die sich von  $x(t)$  wesentlich unterscheiden. Mit anderen Worten: die Lösung  $x(t)$  wird als stabil bezeichnet, wenn jede Lösung  $y(t)$ , die zum Zeitpunkt  $z = 0$  in einer hinreichend kleinen Umgebung von  $x(0)$  startet, für alle späteren Zeitpunkte nahe bei  $x(t)$  verläuft. Diese anschauliche Definition läßt sich mathematisch präziser wie folgt formulieren.

**Definition 1.3.2** *Die Lösung  $x(t)$  der Gleichung (1.3.5) heißt stabil, wenn für jedes  $\varepsilon > 0$  ein  $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$  existiert, so daß für jede Lösung  $y(t)$  mit  $\|y(0) - x(0)\| < \delta$  die Bedingung  $\|y(t) - x(t)\| < \varepsilon$  für alle  $t > 0$  erfüllt ist.*

Entsprechend definiert man die Stabilität für eine stationäre Lösung  $x_s$ . Ein konstanter Vektor  $x_s$  heißt stationäre Lösung oder Gleichgewichtspunkt, wenn  $f(x_s) = 0$  ist.

**Definition 1.3.3** *Eine Lösung  $x(t)$  von (1.3.5) heißt asymptotisch stabil, wenn sie stabil ist und wenn zusätzlich ein festes  $\delta > 0$  existiert, derart, daß  $\lim_{t \rightarrow \infty} (y(t) - x(t)) = 0$  für jede Lösung  $y(t)$  mit  $\|y(0) - x(0)\| < \delta$  gilt.*

### 1.3.5 Stabilität linearer Systeme

Die Stabilitätsuntersuchung eines autonomen linearen Differentialgleichungssystems

$$\dot{x} = Ax \tag{1.3.6}$$

ist einfach. Die allgemeine Lösung läßt sich durch Linearkombinationen von Termen der Form  $c(t)e^{\lambda_k t}$  darstellen, wobei die  $c(t)$  Polynome in  $t$  oder Konstanten sind. Die  $\lambda_k$  sind die Eigenwerte der Systemmatrix  $A$ . Die Eigenwerte können reell oder komplex sein. Wenn komplexe Anteile auftreten, verhält sich das System oszillatorisch. Stabilitätsuntersuchungen linearer Systeme beruhen auf dem folgenden Satz.

**Satz 1.3.1** *Jede Lösung  $x(t)$  von (1.3.6) ist stabil, wenn alle Eigenwerte der Matrix  $A$  negative Realteile besitzen.*

Dieser Satz soll am Beispiel des linearen Systems (1.2.1) verdeutlicht werden. Dieses System hat die einzige stationäre Lösung  $x_s = 0$ . Die Systemmatrix ist

$$A = \begin{pmatrix} -k_1 & 0 \\ k_1 & -k_2 \end{pmatrix}.$$

Die Eigenwerte der Matrix  $A$  sind die Lösungen des charakteristischen Polynoms  $\det(A - \lambda I) = 0$  oder ausgeschrieben

$$\det \begin{pmatrix} -k_1 - \lambda & 0 \\ k_1 & -k_2 - \lambda \end{pmatrix} = (-k_1 - \lambda)(-k_2 - \lambda) \\ = 0.$$

Die beiden Eigenwerte  $\lambda_1 = -k_1$  und  $\lambda_2 = -k_2$  sind negativ. Die stationäre Lösung ist stabil. Da die Lösung von (1.2.1) für  $t \rightarrow \infty$  gegen Null geht, ist die stationäre Lösung sogar asymptotisch stabil.

### 1.3.6 Stabilität nichtlinearer Systeme

Bei der Untersuchung der Stabilität nichtlinearer Systeme wird auf die Analyseverfahren linearer Systeme zurückgegriffen, indem man das nichtlineare System in der Umgebung der stationären Lösung durch eine Taylorreihenentwicklung linearisiert. Das entspricht dem in den einführenden Beispielen gemachten Ansatz  $x(t) = x_s + \delta(t)$ .

Der folgende Satz liefert ein leicht anwendbares Verfahren zur Stabilitätsuntersuchung nichtlinearer Systeme.

**Satz 1.3.2** *Unter der Voraussetzung, daß  $f$  stetige partielle Ableitungen 2. Ordnung besitzt, gilt: die stationäre Lösung  $x_s$  des Systems ist asymptotisch stabil, wenn die Realteile der Eigenwerte der Jacobi-Matrix  $f'(x_s)$  an der Stelle  $x_s$  alle negativ sind.*

Die Jacobi-Matrix von  $f$  an  $x$  ist

$$f'(x) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}.$$

Die Anwendung dieses Satzes soll an zwei Beispielen demonstriert werden.

**Beispiel 1.3.1** Das Differentialgleichungssystem (1.2.2), das die Wechselwirkung zwischen einem zerfallenden Insektizid und einer exponentiell wachsenden Population beschreibt, hat die einzige stationäre Lösung  $x_s = 0$ . Die Jacobi-Matrix dieses Systems an der Stelle  $x_s$  ist

$$f'(x_s) = \begin{pmatrix} -k & 0 \\ -bx_{s,2} & a - bx_{s,1} \end{pmatrix}.$$

Für die stationäre Lösung hat die Matrix  $f'$  die Eigenwerte  $\lambda_1 = -k$  und  $\lambda_2 = a$ . Da ein Eigenwert positiv ist, ist die stationäre Lösung nicht stabil. Bei nur einer kleinen Abweichung vom stationären Zustand, z.B. bedingt durch Immigration, wächst die Population exponentiell an.



**Beispiel 1.3.2** Das im vorigen Beispiel behandelte Modell wird durch die Annahme eines retardierten Wachstums der Population modifiziert. Außerdem werde das Insektizid mit einer konstanten Rate  $v$  dem System zugeführt. Die Gleichungen lauten dann

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= -kx_1 + v, \\ \dot{x}_2 &= r\left(1 - \frac{x_2}{K}\right)x_2 - bx_1x_2.\end{aligned}$$

Das System hat zwei stationäre Lösungen  $x_{s,1}$  und  $x_{s,2}$ ,

$$x_{s,1} = \begin{pmatrix} \frac{v}{k} \\ 0 \end{pmatrix}, \quad x_{s,2} = \begin{pmatrix} \frac{v}{k} \\ K\left(1 - \frac{bv}{k}\right) \end{pmatrix}.$$

Die Jacobi-Matrix

$$f'(x_s) = \begin{pmatrix} -k & 0 \\ -bx_{s,2} & r\left(1 - 2\frac{x_{s,2}}{K}\right) - bx_{s,1} \end{pmatrix}$$

hat für den stationären Zustand  $x_{s,1}$  die Eigenwerte

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -k, \\ \lambda_2 &= r - b\frac{v}{k}.\end{aligned}$$

Der Eigenwert  $\lambda_1$  ist immer negativ, der Eigenwert  $\lambda_2$  nur, wenn  $v > kr/b$ . Die Eigenwerte für den stationären Zustand  $x_{s,2}$  sind

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -k, \\ \lambda_2 &= -r + b\frac{v}{k}.\end{aligned}$$

Der Eigenwert  $\lambda_2$  ist nur dann negativ, wenn  $v < kr/b$  ist. Daraus folgt, daß die Population nur dann ausgerottet werden kann, wenn die Ausbringungsrate  $v$  den kritischen Wert  $v_{\text{krit}} = kr/b$  überschreitet.

Anmerkung zur Bezeichnungsweise: die stationären Lösungen werden mit dem Index "s" gekennzeichnet. Wenn mehrere stationäre Lösungen existieren, so werden diese durch die Indizes "s,1", "s,2" usw. unterschieden. Bei mehrdimensionalen Systemen bezeichnen die  $x_{s,i}$  Lösungsvektoren. Korrekterweise müßten die Komponenten der Lösungsvektoren doppelt indiziert werden. Die zweite Komponente des Vektors der ersten stationären Lösung lautet in dieser Schreibweise  $x_{s,1,2}$ . Um zu viele Indizes zu vermeiden, wird im folgenden der Index für die Lösungen bei den Komponenten weggelassen. Im Text wird jedoch immer vermerkt, welche Lösung jeweils gemeint ist. Ebenso wird das Symbol  $x_s$  ohne weiteren Index verwendet, wenn sich der Ausdruck auf keine bestimmte stationäre Lösung bezieht.



# Kapitel 2

## Diskrete Modelle

### 2.1 Differenzgleichungen

#### 2.1.1 Einführung

Die Formulierung populationsdynamischer Modelle durch Differentialgleichungen setzt voraus, daß sich die Zustandsvariablen, hier die Populationsgrößen, stetig verändern. Bei hoher Populationsdichte und bei sich überlappenden Generationen kann man diese Voraussetzung approximativ als erfüllt ansehen, selbst wenn sie exakt nie erfüllt werden kann. Es gibt jedoch viele Prozesse, die diskret sind und die sich nicht mehr durch einen stetigen Prozess approximieren lassen. Das Wachstum einer Population mit getrennten Generationen oder der Entwicklungszyklus einer Pflanze lassen sich nicht mehr durch stetige Differentialgleichungen formulieren. An ihre Stelle treten Differenzgleichungen. Bei getrennten Generationen und dichteunabhängigem Reproduktionsverhalten berechnet man die Zahl der Individuen der  $(n + 1)$ -ten Generation  $x_{n+1}$  aus der Zahl der Individuen der  $n$ -ten Generation  $x_n$  durch die Rekursionsvorschrift  $x_{n+1} = kx_n$ , wobei  $k$  eine positive Konstante ist. Diese Gleichung ist das diskrete Analogon des exponentiellen Wachstums. Es besteht aber der folgende Unterschied: die stetig wachsende Population wächst für alle  $k > 0$  exponentiell an, die diskret wachsende Population wächst nur dann über alle Grenzen, wenn  $k > 1$  ist. Allgemein bezeichnet man eine Rekursionsvorschrift der Form

$$x_{n+1} = f_n(x_n) \tag{2.1.1}$$

als Iteration oder als Differenzgleichung.

#### 2.1.2 Eindimensionale Differenzgleichungen

Analog zu den Differentialgleichungen höherer Ordnung lassen sich auch Differenzgleichungen höherer Ordnung formulieren. Solche Gleichungen treten

z.B. dann auf, wenn die Populationsgröße der  $(n+1)$ -ten Generation nicht nur von der Größe der  $n$ -ten, sondern auch noch von der Größe der  $(n-1)$ -ten Generation abhängt.

**Definition 2.1.1** *Eine Gleichung der Gestalt*

$$x_{n+m} = f_n(x_n, \dots, x_{n+m-1})$$

heißt *Differenzengleichung  $m$ -ter Ordnung*.

Der Punkt  $x_s$  heißt stationäre Lösung oder Fixpunkt der Differenzengleichung  $x_{n+1} = f(x_n)$ , wenn  $x_s = f(x_s)$  gilt. Ein Fixpunkt  $x_s$  heißt anziehend, wenn es eine Umgebung  $U = \{x : d(x, x_s) < \varepsilon\}$  gibt, so daß jede Folge, die in  $U$  beginnt, gegen  $x_s$  konvergiert. Ein Fixpunkt  $x_s$  heißt abstoßend, wenn es eine Umgebung  $U$  von  $x_s$  existiert, derart, daß für alle Anfangswerte  $x_0 \in U$  die Folge  $U$  verläßt.

Im folgenden werden die Begriffspaare stabil-instabil und anziehend-abstoßend synonym verwendet. Zur Untersuchung der Stabilität der stationären Lösung (des Fixpunktes) wird der folgende Satz herangezogen.

**Satz 2.1.1** *Unter der Voraussetzung, daß  $f$  stetig differenzierbar ist, gilt: der Fixpunkt  $x_s$  ist anziehend, wenn  $|f'(x_s)| < 1$  ist.*

### 2.1.3 Die Populationsdynamik von Fischen

Viele Fischarten durchlaufen einen Entwicklungszyklus mit den Stadien Ei, Larve, Jungfisch, erwachsener Fisch, d.h.  $E \rightarrow L \rightarrow J \rightarrow F$ . Das folgende einfache Modell geht auf Ricker (1954) zurück und wurde auf die Populationsdynamik von Seelachsen im Pazifik angewendet. Zur Vereinfachung werden die Stadien  $E$  und  $L$  zu einem Stadium  $L$  zusammengefaßt. Bei vielen Fischarten, u.a. beim Lachs, werden die Eier und Larven nicht nur von Raubfischen anderer Art, sondern auch von den erwachsenen Tieren der eigenen Art gefressen. Damit liegt es nahe, für die Abnahme der Larvenpopulation  $L$  eine Differenzialgleichung zu formulieren,

$$\dot{L} = -k_1(t)L - k_2(t)FL. \quad (2.1.2)$$

Der 1. Term ist die auf andere Räuberarten zurückzuführende Sterberate der Larven. Der 2. Term ist die Beuterate der erwachsenen Fische, die als das Produkt von Populationsgrößen der Larven  $L$  und der erwachsenen Fische  $F$  angesetzt wird. Die positiven Koeffizienten  $k_1$  und  $k_2$  werden als zeitabhängig angenommen.

Integration von (2.1.2) mit dem Anfangswert  $L(0) = L_0$  führt auf

$$L(t) = L_0 \exp \left( - \int_0^t (k_1(s) + k_2(s)F) ds \right).$$

Am Ende des Entwicklungsstadiums der Larven, das die Dauer  $T$  besitzt, ist die Larvenzahl abgesunken auf

$$\begin{aligned} L(T) &= L_0 \exp\left(-\int_0^T (k_1(s) + k_2(s)F) ds\right) \\ &= L_0 e^{-a-bF} \end{aligned}$$

mit

$$\begin{aligned} a &= \int_0^T k_1(s) ds, \\ b &= \int_0^T k_2(s) ds. \end{aligned}$$

Die Anzahl der Larven zu Beginn des Entwicklungsstadiums ist der Anzahl der erwachsenen Fische proportional, und zwar  $L_0 = Ap_1F$ . Hier ist  $A$  die durchschnittliche Anzahl der Eier pro erwachsenem Fisch (bei Lachsen bis zu 40 000),  $p_1$  ist der Anteil geschlüpfter Larven. Daher hängt die Zahl der erwachsenen Fische im  $(n+1)$ -ten Zyklus,  $F_{n+1}$ , von der Zahl der erwachsenen Fische im  $n$ -ten Zyklus,  $F_n$ , in folgender Weise ab:

$$F_{n+1} = Ap_1p_2F_n e^{-a-bF_n}. \quad (2.1.3)$$

Dabei wurde angenommen, daß die Fische nur einmal laichen.  $p_2$  ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungfische. Im folgenden wird  $p = p_1p_2$  gesetzt.

Eine wesentliche Eigenschaft der Gleichung (2.1.3) ist die dichteabhängige Reproduktionsrate, auf der die Selbstregulation der Populationsgröße beruht. Der Mechanismus der Selbstregulation ist in diesem Modell der Kannibalismus der erwachsenen Fische. Es ist auch möglich, die Dichteabhängigkeit durch Nahrungskonkurrenz der Larven zu begründen. Gleichung (2.1.3) hat die beiden stationären Lösungen

$$\begin{aligned} F_{s,1} &= 0, \\ F_{s,2} &= \frac{1}{b} (\ln(Ap) - a). \end{aligned}$$

Mit  $r = F_{s,2}b$  und  $x = F/F_{s,2}$  erhält man die normierte Gleichung

$$x_{n+1} = x_n e^{r(1-x_n)},$$

die die stationären Lösungen  $x_{s,1} = 0$  und  $x_{s,2} = 1$  hat. Nach dem vorangehenden Satz ist eine stationäre Lösung stabil, wenn

$$\begin{aligned} \left| \frac{d}{dx} x e^{r(1-x)} \right|_{x=x_s} &= \left| e^{r(1-x_s)} (1 - rx_s) \right| \\ &< 1 \end{aligned} \quad (2.1.4)$$

ist. Aus (2.1.4) folgt:

- 1) Der stationäre Zustand  $x_{s,1} = 0$  ist für  $r < 0$  stabil.
- 2) Der stationäre Zustand  $x_{s,2} = 1$  ist im Bereich  $0 < r < 2$  stabil.

Im Bereich  $r > 2$  zeigt das System ein sehr komplexes dynamisches Verhalten (May, 1974):

- 1) Im Bereich  $2 < r < 2,6924\dots = r_{\text{crit}}$  treten Grenzzyklen unterschiedlicher Periode auf, d.h. das System ändert sich periodisch, wobei die Periode unabhängig von den Anfangswerten ist.
- 2) Im Bereich  $r > r_{\text{crit}}$  tritt dynamisches Chaos auf: Es können sowohl Zyklen jeder Periode auftreten als auch einvöllig irreguläres Verhalten, das von zufälligen Fluktuationen nicht mehr unterscheidbar ist,

vgl. Fig. 2.1.

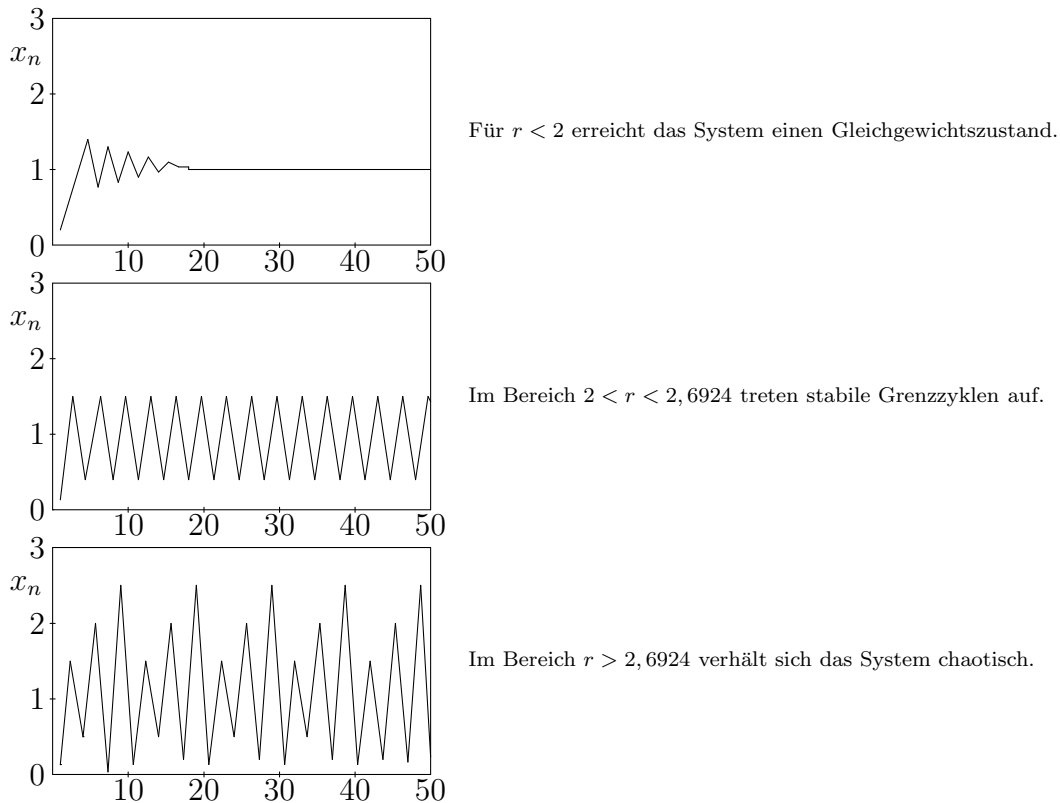


Fig. 2.1: Dynamisches Verhalten einer Population mit getrennten Generationen

### 2.1.4 Period 3 implies Chaos

Sei  $f : X \rightarrow X$  eine Abbildung,  $n \in \mathbb{N}$  und  $x \in X$ . Dann heißt  $x$  ein  $n$ -periodischer Punkt von  $f$ , wenn gilt  $f(x), \dots, f^{n-1}(x) \neq x$  und  $f^n(x) = x$ .

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

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

- 1) Ist  $f([a, b]) \subset [a, b]$ , so existiert ein  $x \in [a, b]$  mit  $f(x) = x$ .
- 2) Ist  $f([a, b]) \supset [a, b]$ , so gibt es ein  $x \in [a, b]$  mit  $f(x) = x$ .
- 3) Ist  $f([a, b]) \supset [c, d]$ , so gibt es ein  $[a', b'] \subset [a, b]$  mit  $f([a', b']) = [c, d]$ .

**Satz 2.1.2** Sei  $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$  eine stetige Funktion mit  $P_3(f) \neq \emptyset$ . Dann gilt  $P_n(f) \neq \emptyset$  für jedes  $n \in \mathbb{N}$ .

**Beweisskizze.** Seien  $c, d, e \in [a, b]$  mit  $c < d$ ,  $c < e$  und  $d \neq e$  so, daß  $f(c) = d$ ,  $f(d) = e$  und  $f(e) = c$  gilt. 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  $[a_i, b_i]$  mit  $i = 0, 1, \dots, n$ , so daß gilt  $f([a_i, b_i]) = [a_{i+1}, b_{i+1}]$  für alle  $i = 0, 1, \dots, n-1$ . Man erhält so  $f^n([a_0, b_0]) = [a_n, b_n] \supset [a_0, b_0]$  und damit einen Fixpunkt  $x \in [a_0, b_0]$  von  $f^n$ . Die Annahme  $x \notin P_n(f)$ , d.h. es gibt ein  $k \in \{1, \dots, n-1\}$  mit  $x \in P_k(f)$ , führt dann rasch auf einen Widerspruch. □

### 2.1.5 Mehrdimensionale Differenzgleichungen

Mehrdimensionale Differenzgleichungen treten auf, wenn man diskrete Modelle wechselwirkender Populationen, z.B. Räuber-Beute Systeme oder Systeme konkurrierender Arten mit Altersstrukturen, formuliert. Die Analyseverfahren zur Stabilitätsuntersuchung von eindimensionalen Differenzgleichungen lassen sich leicht auf mehrdimensionale Systeme übertragen. An die Stelle der Zustandsvariablen tritt der Zustandsvektor.

Es sei  $x$  ein Vektor aus einem  $n$ -dimensionalen Vektorraum. Durch

$$x_{i+1} = f(x_i) \tag{2.1.5}$$

sei eine Folge von Vektoren definiert. Die stationäre Lösung  $x_s$  ist definiert durch  $x_s = f(x_s)$ . Die stationäre Lösung heißt stabil, wenn zu jedem  $\varepsilon > 0$  ein  $\delta > 0$  existiert, derart, daß für alle Lösungen  $x_i$  der Differenzgleichung (2.1.5) mit  $\|x_0 - x_s\| < \delta$  auch  $\|x_i - x_s\| < \varepsilon$  gilt für alle  $i = 1, 2, \dots$ . Mit anderen Worten: Die Lösung ist stabil, wenn das System, das in einer hinreichend kleinen Umgebung der stationären Lösung startet, für alle Zeiten in der Nähe der stationären Lösung bleibt. Wenn darüber hinaus eine Umgebung der stationären Lösung existiert, derart, daß jede Folge mit Anfangswerten aus dieser Umgebung gegen die stationäre Lösung konvergiert, heißt die stationäre Lösung asymptotisch stabil, d.h., es existiert ein festes  $\delta > 0$ , so daß  $x_i \rightarrow x_s$  für alle Folgen mit  $\|x_0 - x_s\| < \delta$  gilt.

**Satz 2.1.3** Die Funktion  $f(x)$  sei stetig differenzierbar. Dann ist die stationäre Lösung  $x_s$  asymptotisch stabil, wenn alle Eigenwerte der Jacobi-Matrix von  $f$  an der Stelle  $x_s$  dem Betrage nach kleiner als 1 sind.

### 2.1.6 Wirt-Parasitoid-System

Parasitoide sind Insekten, die Eier in die Larven von Wirtstieren ablegen. Insektenparasitoide kommen sehr häufig vor, sie stellen etwa 10% der über 1 Million zählenden Insektenarten dar. Die Dynamik dieses Systems ist einfach, da hier die Reproduktionsrate der "Räuber" direkt mit Sterberate der "Beute" gekoppelt ist, und läßt sich gut durch Differenzgleichungen darstellen.

Der folgende Ansatz geht auf Nicholson und Bailey [NB35] zurück. Er beruht auf den Annahmen:

- 1) Das Suchverhalten der Räuber ist nicht dichteabhängig.
- 2) Das Suchverhalten läßt sich durch eine artspezifische Größe, die Wirkungsfläche  $a$ , charakterisieren.
- 3) Die Anzahl der Eier pro Parasitoid wird nur durch die Anzahl der Wirte begrenzt.

Ein Parasitoid findet innerhalb der Wirkungsfläche  $a$  alle Wirtstiere. Diese Formulierung ist äquivalent zu der Formulierung: Ein Parasitoid sucht die Wirkungsfläche  $ka$  mit einer Erfolgsrate  $(1/k)ab$ . Die Wirkungsfläche ist also keine reale Fläche, sondern ein Maß für die Sucheffizienz des Parasitoids. Es wird ein Gebiet mit der Fläche  $A$  betrachtet, das sehr groß sein soll in Bezug auf die Wirkungsfläche  $a$ , d.h.  $a/A \ll 1$ . Mit  $y$  bezeichnen wir die Dichte der Parasitoidpopulation. Die Gesamtzahl der Parasitoide ist  $N = Ay$ . Für die Aufstellung eines Modells benötigt man zunächst die Wahrscheinlichkeit, daß ein Wirtstier von einem Parasitoiden befallen wird. Diese läßt sich leicht über die Wahrscheinlichkeit des Komplementärereignisses herleiten. Die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Parasitoid befallen zu werden, ist  $p = a/A$ , und die Wahrscheinlichkeit für das Komplementärereignis, nicht befallen zu werden, ist  $1 - p$ . Die Wahrscheinlichkeit, von  $N = Ay$  Parasitoiden nicht befallen zu werden, ist

$$(1 - p)^N = \left(1 - \frac{a}{A}\right)^{Ay}. \quad (2.1.6)$$

Da nach Voraussetzung  $a/A \ll 1$  ist und  $Ay$  sehr groß, läßt sich (2.1.6) in guter Näherung schreiben als  $(1 - a/A)^{Ay} = e^{-ay}$ , und die gesuchte Wahrscheinlichkeit für Parasitoidbefall ist dann  $p = 1 - e^{-ay}$ . Am Anfang der  $n$ -ten Reproduktionsperiode sei die Dichte der weiblichen Wirte durch  $x_n$  und die Dichte der weiblichen Parasitoide durch  $y_n$  gegeben. Jedes weibliche Wirtstier lege  $2w$  Eier. Von diesen erreichen im Mittel  $2w\gamma$  das Puppenstadium. Am



Ende der  $n$ -ten Reproduktionsperiode sind davon  $2w\gamma(1 - e^{-ay_n})$  befallen und  $2w\gamma e^{-ay_n}$  nicht befallen. Die befallenen und nichtbefallenen Puppen überwintern mit der Überlebenswahrscheinlichkeit  $s$ , so daß die nächste Reproduktionsperiode mit  $x_{n+1}$  weiblichen Wirten und  $y_{n+1}$  weiblichen Parasitoiden beginnt, wobei die Rekursionsvorschrift

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n r e^{-ay_n}, \\ y_{n+1} &= x_n r (1 - e^{-ay_n}) \end{aligned} \quad (2.1.7)$$

mit  $r = w\gamma s$  gilt.

Die Differenzengleichungen (2.1.7) haben außer der trivialen Lösung  $x_s = 0$ ,  $y_s = 0$  die stationäre Lösung

$$\begin{aligned} x_n &= \frac{1}{a} \frac{\log r}{r - 1}, \\ y_n &= \frac{1}{a} \log r. \end{aligned}$$

Nach dem vorangehenden Satz sind die stationären Lösungen stabil, wenn die Eigenwerte der Jacobi-Matrix des Systems an der Stelle  $(x_s, y_s)$  alle dem Betrage nach kleiner als 1 sind. Die Jacobi-Matrix ist

$$J = \begin{pmatrix} r e^{-ay} & -x r a e^{-ay} \\ r(1 - e^{-ay}) & x r a e^{-ay} \end{pmatrix}.$$

Aus der Bedingung  $\det(J(x_s, y_s) - \lambda I) = 0$  erhält man ein Polynom 2. Grades für  $\lambda$ , und zwar

$$\lambda^2 - \left( \frac{\log r}{r - 1} + 1 \right) \lambda + \frac{\log r}{r - 1} r = 0.$$

Die beiden Lösungen sind

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( \frac{\log r}{r - 1} + 1 \right) \pm \sqrt{\frac{1}{4} \left( \frac{\log r}{r - 1} + 1 \right)^2 - \frac{\log r}{r - 1} r}.$$

Für  $r > 1$  ist die Diskriminante negativ, d.h. die Eigenwerte sind komplex. Ihr Betrag ist

$$|\lambda| = \sqrt{\frac{\log r}{r - 1} r}.$$

Da  $r > 1$  ist, ist  $|\lambda| > 1$ , so daß Stabilitätskriterium nicht erfüllt ist. Das System vollführt Oszillationen mit wachsender Amplitude.

Der stationäre Zustand  $x_s = 0$ ,  $y_s = 0$  hat die Eigenwerte  $\lambda_1 = r$  und  $\lambda_2 = 0$ . Damit ist gezeigt, daß beide stationäre Lösungen instabil sind, wenn  $r > 1$  ist. Die Annahme  $r < 1$  ist biologisch nicht sinnvoll, da dann beide Populationen aussterben.

Laborexperimente haben gezeigt, daß Wirt-Parasitoid Systeme zwar große Schwankungen vollführen, diese aber im allgemeinen stabiler als die durch das Model von Nicholson und Bailey vorhergesagten sind, siehe z.B. [Bur58]. Ein stabiles Verhalten des Modells läßt sich leicht erreichen, indem man die Überlebenswahrscheinlichkeit oder die Anzahl der Eier pro Wirt dichteabhängig formuliert.

## 2.2 Dominante Eigenwerte

### 2.2.1 Der Satz von Perron-Frobenius

Sei  $A = (a_{ij})$  eine  $(n \times n)$ -Matrix reeller Zahlen. Man sagt, daß  $A \geq 0$  ist, falls  $a_{ij} \geq 0$  für alle  $i, j \in \{1, \dots, n\}$  gilt.

**Satz 2.2.1** *Ist  $A \geq 0$ , 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  $v$  zum Eigenwert  $\lambda$ .

Gibt es außerdem ein  $N \in \mathbb{N}$  mit  $A^N > 0$  (d.h.  $a_{ij} > 0$  für alle  $i, j \in \{1, \dots, n\}$ ), 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  $v$  zum Eigenwert  $\lambda$ .

Man spricht dann von einem strikt dominanten Eigenwert.

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  $1, \dots, n$  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  $A$  (d.h. es gilt  $\lambda > |\mu|$  für alle Eigenwerte  $\mu \neq \lambda$  von  $A$ ),  $v$  ein Rechtseigenvektor von  $A$  zum Eigenwert  $\lambda$

(eine Spalte) und  $w$  ein Linkseigenvektor von  $A$  zum Eigenwert  $\lambda$  (eine Zeile), so gilt

$$\begin{aligned}\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{A^k}{\lambda^k} &= \frac{vw}{wv}, \\ \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{A^k x}{\lambda^k} &= \frac{wx}{wv} v\end{aligned}$$

für jedes  $x \in \mathbb{R}^n$ .

### 2.2.2 Leslie-Modell

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

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

so gilt

$$\begin{aligned}x_k &= Lx_{k-1} \\ &= L^k x_0,\end{aligned}$$

wobei  $x_k$  die  $k$ -te Spalte der Matrix

$$(x_{it})_{\substack{i=1, \dots, n \\ t=0, 1, \dots}}$$

ist.

Seien nun  $a_i > 0$ ,  $b_i \geq 0$  und  $x_0 \geq 0$ ,  $x_0 \neq 0$ . Gibt es teilerfremde  $i, j \in \{1, \dots, n\}$  mit  $i \neq j$  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  $v$  gilt

$$\begin{aligned}\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{x_{i,k+1}}{x_{i,k}} &= \lambda_0, \\ \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{x_{i,k}}{\sum_j x_{j,k}} &= v_i.\end{aligned}$$

Das heißt,  $v = (v_1, \dots, v_n)$  ist die (von  $x_0$  unabhängige) stabile Altersklassenverteilung für  $k \rightarrow \infty$ .

### 2.2.3 Markov-Ketten

Gegeben sei ein System  $S$ , das sich zu jedem Zeitpunkte  $0, 1, \dots$  in genau einem der Zustände  $1, \dots, n$  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  $x_{it}$  die Wahrscheinlichkeit, daß sich  $S$  zum Zeitpunkt  $t$  im Zustand  $i$  befindet. Dann ist

$$A := (a_{ij})_{\substack{i=1,\dots,n \\ j=1,\dots,n}}$$

eine sogenannte stochastische Matrix, d.h. die Spaltensummen sind jeweils gleich 1. Sie hat daher (wie jede stochastische Matrix) den dominanten Eigenwert 1 mit zugehörigem Linkseigenvektor  $(1, \dots, 1)$ . Weiterhin gilt

$$\begin{aligned} x_k &= Ax_{k-1} \\ &= A^k x_0, \end{aligned}$$

wobei  $x_k$  die  $k$ -te Spalte der Matrix

$$(x_{it})_{\substack{i=1,\dots,n \\ t=0,1,\dots}}$$

ist. Existiert sogar ein  $N \geq 1$  mit der Eigenschaft  $A^N > 0$ , dann konvergiert  $x_k$  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.

# Kapitel 3

## Verzweigungsprozesse

### 3.1 Die Galton-Watson Prozesse

#### 3.1.1 Das Galton-Watson Problem

One kann fragen, was ein stochastisches Gegenstück für die simple lineare Differenzgleichung  $N_{t+1} = R_0 N_t$  ist. Früher haben wir vorausgesetzt, daß jedes Individuum  $R_0$  nachkommt. Nun werden wir nach Watson and Galton [WG74] ein Element des Zufalls in die Formel einführen, wie von Harris [Har63] umformuliert.

Seien  $p_0, p_1, \dots$  die Wahrscheinlichkeiten, daß ein Mann 0, 1,  $\dots$  Söhne hat. Jeder Sohn habe die selben Wahrscheinlichkeiten für eigene Söhne, u.s.w. Was ist die Wahrscheinlichkeit, daß die männliche Linie nach  $r$  Generationen ausstirbt? Allgemeiner, was ist die Wahrscheinlichkeit für eine vorgegebene Anzahl von Nachkommen in der männlichen Linie in jeder gegebenen Generation?

Watson und Galton interessierten sich fürs Aussterben von Namen. Um ihr Problem zu lösen, haben wir eine Generation-zu-Generation Beschreibung des Wachstums einer beliebigen Population zu entwickeln. Insbesondere müssen wir die Populationsgröße,  $N_t$ , in jeder Generation  $t$  bestimmen. Das Problem ist herausfordernd, da  $N_t$  jetzt eine Zufallsvariable mit einem diskreten Parameter (Zeit) und einem abzählbaren Zustandsraum ist.

#### 3.1.2 Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion

Der Galton-Watson Prozeß ist ein einfacher diskreter Verzweigungsprozeß. Er verlangt, daß

- 1° wir mit einem einzigen Individuum, d.h.  $N_0 = 1$ , beginnen;
- 2° die Anzahl von Nachkommen erzeugt von diesem Individuum eine diskrete Zufallsvariable von gegebener Distribution  $P(N_1 = n) = p_n$  mit  $\sum_{n=0}^{\infty} p_n = 1$  sein muß;

3° die bedingte Distribution von  $N_{t+1}$  unter der Bedingung  $N_t = n$  die Summe von  $n$  unabhängigen Variablen wäre, jede Variable habe die selbe Distribution, wie  $N_1$ .

Die Bedingung 3° macht den Galton-Watson Prozeß eine Markov-Kette. Diese Bedingung wäre wahrhaft, wenn Unfruchtbarkeit genetisch ist. Die Bedingung 3° impliziert auch, daß unser Prozeß dichteunabhängig ist und daß Individuen greifen einander nicht ein.

Erzeugende Funktionen spielen eine bedeutende Rolle in unserer Analysis von Geburten- und Sterbeprozessen. Es ist keine Überraschung, daß sie eine entscheidende Rolle in der Analysis von Galton-Watson Prozessen spielt. Tatsächlich werden wir regelmäßig die erzeugende Funktion

$$\begin{aligned} F(x) &= \mathbb{E}(x^{N_1}) \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} p_n x^n. \end{aligned} \quad (3.1.1)$$

verwenden. Um zu klären, warum, beweisen wir zwei wichtige Eigenschaften von erzeugenden Funktionen.

**Satz 3.1.1** *Seien  $F$  und  $G$  zwei unabhängige Zufallsvariable mit Wahrscheinlichkeitsmaßfunktionen  $f_n$  und  $g_n$ . Für die Zufallsvariable  $H = F+G$  mit Wahrscheinlichkeitsmaßfunktion  $h_n$  ist die erzeugende Funktion  $H(x)$  durch  $H(x) = F(x)G(x)$  gegeben.*

**Proof.** Es ist

$$\begin{aligned} H(x) &= \sum_{n=0}^{\infty} h_n x^n \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} \left( \sum_{k=0}^n f_k g_{n-k} \right) x^n \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \sum_{n=k}^{\infty} f_k g_{n-k} x^n \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} f_k x^k \sum_{n=k}^{\infty} g_{n-k} x^{n-k} \\ &= F(x)G(x), \end{aligned}$$

w.z.b.w. □

Das Resultat kann einfach auf die Summen von  $n$  Zufallsvariablen fortgesetzt werden. Die erzeugende Funktion für die Summe von  $n$  Variablen ist einfach das entsprechende  $n$ -fache Product von jeder erzeugenden Funktion. Ein interessanterer Fall entsteht, wenn  $n$  selbst das Ergebnis eines Zufallsexperiments ist.

**Satz 3.1.2** Sei  $S_N$  die Summe von  $N$  unabhängigen identisch verteilten Zufallsvariablen mit der gemeinsamen erzeugenden Funktion  $G(x)$ . Ist  $N \geq 0$  eine unabhängige Zufallsvariable mit erzeugender Funktion  $F(x)$  (so daß wir die Summe von zufällig vielen identischen Zufallsvariablen nehmen), ist die erzeugende Funktion  $H(x)$  von  $S_N$  durch  $H(x) = F(G(x))$  gegeben.

**Proof.** Sei  $p_n$  die Wahrscheinlichkeitsmaßfunktion für  $N$ . Betrachte  $n$  fest. Nach Satz 3.1.1 ist die erzeugende Funktion für die Summe von  $n$  unabhängigen und identisch verteilten Zufallsvariablen  $(G(x))^n$ . Daraus folgt, daß die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion für  $S_N$  einfach

$$\sum_{n=0}^{\infty} p_n (G(x))^n$$

ist. Das ist genau  $F(x)$  mit  $x$  ersetzt durch  $G(x)$ . □

## 3.2 Erzeugende Funktion für eine Generation

### 3.2.1 Berechnung

Eher als jede Wahrscheinlichkeit des Galton-Watson Prozesses zu berechnen, bestimmen wir die erzeugende Funktion  $F_t(x)$  für jede Generation  $t$ .

Nach der ersten Bedingung für einen Galton-Watson Prozeß erhalten wir  $F_0(x) = x$ . Dies wiederholt lediglich, daß wir mit einem Individuum starten.

Unsere zweite Bedingung war, daß die Anzahl von Nachkommen erzeugt von diesem Individuum eine Zufallsvariable mit der Wahrscheinlichkeitsmaßfunktion  $p_n$  ist. Die erzeugende Funktion für die erste Generation ist folglich durch (3.1.1) gegeben, d.h.  $F_1(x) = F(x)$ .

Was über die nächste Generation? Am Ende von der ersten Generation haben wir eine zufällige Anzahl von Individuen. Jedes Individuum wird sterben und eine zufällige Anzahl von Nachkommen lassen. Wir müssen also eine zufällige Anzahl von Zufallsvariablen summieren, jede mit Wahrscheinlichkeits erzeugender Funktion  $F(x)$ , um die zweite Generation zu bestimmen. Satz 3.1.2 ergibt

$$\begin{aligned} F_2(x) &= F(F_1(x)) \\ &= F \circ F(x). \end{aligned}$$

Wir können fortsetzen. Mit jeder neuen Generation wir iterieren mit der erzeugenden Funktion  $F(x)$ ,

$$\begin{aligned} F_t(x) &= F(F_{t-1}(x)) \\ &= F^{\circ t}(x) \end{aligned}$$

um die  $t$ -fache Verknüpfung in Generation  $t$  zu erhalten. Im Prinzip ermöglicht uns diese Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion die Wahrscheinlichkeitsdistribution der Populationsgröße in jeder Generation zu bestimmen. Nur selten kann die  $t$ -te Iteration explizit gefunden werden. Nichtsdestoweniger kann die Gleichung  $F_t = F^{ot}$  verwendet werden, um alle Momente von  $N_t$  in jeder Generation in Hinsicht auf von Momenten von  $F(x)$  zu finden und Aussichten des Aussterbens zu bestimmen.

### 3.2.2 Der Erwartungswert von $N_t$

Der Erwartungswert von  $N_t$  ist besonders einfach zu berechnen. Wir brauchen einfach die Gleichung  $F_t = F(F_{t-1})$  in  $x = 1$  abzuleiten,

$$\mathbf{E}(N_t) = \left. \frac{dF_t}{dx} \right|_{x=1}.$$

Nach der Kettenregel gilt

$$\begin{aligned} \mathbf{E}(N_t) &= F'(F_{t-1}(1)) F'_{t-1}(1) \\ &= F'(1) F'_{t-1}(1) \\ &= R_0 F'_{t-1}(1) \\ &= R_0 \mathbf{E}(N_{t-1}), \end{aligned} \tag{3.2.1}$$

wobei  $R_0 = F'(1) = \mathbf{E}(N_1)$ . Durch wiederholte Anwendung der Gleichung (3.2.1) bestimmen wir schnell, daß

$$\mathbf{E}(N_t) = R_0^t \tag{3.2.2}$$

ist. Also wächst die Populationsgröße im Durchschnitt geometrisch mit der Reproduktionsrate, die zu mittlerer Anzahl der Nachkommen gleich ist.

### 3.2.3 Die Varianz von $N_t$

Es ist nur ein bißchen komplizierter, die Varianz von  $N_t$  zu berechnen. Man verifiziert unmittelbar, daß

$$\text{Var}(N_t) = \left( \frac{\partial^2 F_t}{\partial x^2} + \frac{\partial F_t}{\partial x} - \left( \frac{\partial F_t}{\partial x} \right)^2 \right) \Big|_{x=1} \tag{3.2.3}$$

gilt. Der erste Summand ist eine Herausforderung. Wir haben schon gesehen, daß  $F_t(x) = F(F_{t-1}(x))$  ist, daher

$$F'_t(x) = F'(F_{t-1}(x)) F'_{t-1}(x).$$

Noch einmal Ableiten ergibt

$$F''_t(x) = F'(F_{t-1}(x)) F''_{t-1}(x) + F''(F_{t-1}(x)) (F'_{t-1}(x))^2,$$



folglich

$$F_t''(1) = F'(1) F_{t-1}''(1) + F''(1) (F_{t-1}'(1))^2.$$

Wir können (3.2.2) verwenden, um die letzte Gleichung klarer aufzuschreiben, nämlich

$$F_{t+1}''(1) = R_0 F_t''(1) + R_0^{2t} F''(1).$$

Die Gleichung hat die Lösung

$$F_t''(1) = \begin{cases} \frac{(R_0^t - 1)R_0^t F''(1)}{R_0(R_0 - 1)} & \text{falls } R_0 \neq 1, \\ tF''(1) & \text{falls } R_0 = 1. \end{cases} \quad (3.2.4)$$

Hat  $F(x)$  die Varianz  $\sigma^2$ , so impliziert die Gleichung (3.2.3), daß

$$F''(1) = \sigma^2 + R_0(R_0 - 1).$$

Nun kombinieren wir diese Gleichung mit (3.2.3) und (3.2.4), um zu gewinnen

$$\text{Var}(N_t) = \begin{cases} \frac{(R_0^t - 1)R_0^t}{R_0(R_0 - 1)} \sigma^2 & \text{falls } R_0 \neq 1, \\ t\sigma^2 & \text{falls } R_0 = 1. \end{cases} \quad (3.2.5)$$

Höhere Momente können analog gefunden werden.

## 3.3 Die Wahrscheinlichkeit von Aussterben

### 3.3.1 Das ursprüngliche Problem von Galton-Watson

Das originale Problem von Galton und Watson über die Chance, daß die männliche Linie austerben geht, hat eine nette geometrische Lösung. Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens in Generation  $t$  ist  $F_t(0)$ . Nach Abschnitt 3.2.1 gilt

$$\begin{aligned} F_t(0) &= F(F_{t-1}(0)) \\ &= F^{ot}(0). \end{aligned}$$

Wir können die Chance auszusterben durch rekursive Verknüpfung der Wahrscheinlichkeitserzeugenden Funktion mit  $x = 0$  bestimmen.

So, wie sieht die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion  $F(x)$  aus? Da alle Wahrscheinlichkeiten in der Definition (3.1.1) nichtnegativ sind, muß  $F(x)$  (und ihre Ableitungen) eine nichtfallende Funktion auf dem abgeschlossenen Intervall  $0 \leq x \leq 1$  sein. Darüberhinaus gilt  $F(0) = p_0 \leq 1$  und  $F(1) = 1$ . Für den speziellen Fällen  $p_0 = 0$  oder  $p_0 = 1$  ist das Problem nicht interessant. Also beschränken wir uns nur auf  $0 < p_0 < 1$ . Die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion kann jetzt drei qualitätsverschiedene Formen nehmen, die von der Größe von  $R_0 = F'(1)$  abhängen.

### 3.3.2 Der unterkritische Fall

Ist  $R_0 = F'(1) < 1$  (der unterkritische Fall), bleibt  $F(x)$  über der 45° Linie bis es diese Linie transversal am  $x = 1$  schneidet, vgl. Fig. 3.1. Iterieren veranlasst

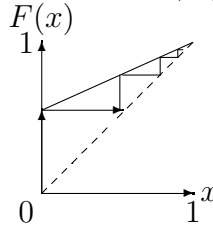


Fig. 3.1: Der Unterkritische Fall

nun  $F_t(0)$  gegen 1 zu konvergieren. Das Aussterben kommt mit Wahrscheinlichkeit 1 vor. Falls das Aussterben langsam und allmählich ist, können wir die durch das Nichtaussterben bedingte Verteilung der Populationsgröße ansehen. Nach einer Generation ist die erzeugende Funktion für diese Verteilung

$$G(x) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{p_n}{1 - p_0} x^n.$$

Diese Funktion läßt sich in der Gestalt

$$\begin{aligned} G(x) &= \frac{1}{1 - F(0)} \sum_{n=1}^{\infty} p_n x^n \\ &= \frac{F(x) - F(0)}{1 - F(0)} \\ &= 1 - \frac{1 - F(x)}{1 - F(0)} \end{aligned}$$

umschreiben. Auf diese Weise kann man auch zeigen, daß

$$G_t(x) = 1 - \frac{1 - F_t(x)}{1 - F_t(0)}$$

für Generation  $t$  gilt. Folglich wird  $G_t(x)$  von  $F(x)$  bestimmt. Setzt man  $F(x)$  für  $x$  ein, so erhält man

$$\begin{aligned} G_t(F(x)) &= 1 - \frac{1 - F_t(F(x))}{1 - F_t(0)} \\ &= 1 - \frac{1 - F_{t+1}(x)}{1 - F_{t+1}(0)} \frac{1 - F_{t+1}(0)}{1 - F_t(0)} \\ &= 1 - (1 - G_{t+1}(x)) \frac{1 - F_{t+1}(0)}{1 - F_t(0)}. \end{aligned}$$

Für große  $t$  strebt der letzte Quotient gegen  $R_0$  (betrachte die Linearisierung von  $F(x)$  am  $x = 1$ ). Der Grenzwert von  $G_t(x)$  für große  $t$ ,  $G^*(x)$ , muß also der Funktionalgleichung

$$G^*(F(x)) = 1 - (1 - G^*(x)) R_0$$

genügen. Falls eine Population mit einer unterkritischen Reproduktionsrate nach einer langen Periode nicht ausgestorben ist, ist sie wahrscheinlich in einem statistisch quasistationären Zustand, der durch diese Limesdistribution gegeben ist.

### 3.3.3 Der kritische Fall

Ist  $R_0 = F'(1) = 1$  (der kritische Fall), hat  $F(x)$  sowohl eine Berührung als auch eine Wurzel in  $x = 1$ . Das Aussterben geschieht wieder mit der Wahrscheinlichkeit 1, aber der Zugang zum Aussterben ist oft langsam. Tatsächlich wurde von Kolmogorov [Kol38] gezeigt, daß wenn  $R_0 = 1$  und  $F'''(1) < \infty$  ist, so gilt

$$P(N_t > 0) \sim \frac{2}{tF''(1)}$$

für große  $t$ . Trotz der Sicherheit des Aussterbens impliziert die Gleichung (3.2.1), daß

$$E(N_t) = 1$$

für alle  $t \geq 1$  ist sowie  $\text{Var}(N_t) \rightarrow \infty$ . Wenn also die Population nicht ausgestorben ist, kann sie groß sein.

### 3.3.4 Der überkritische Fall

Die letzte Möglichkeit ist  $R_0 = F'(1) > 1$  (der überkritische Fall). Hier hat  $F(x) = x$  eine einzige Lösung im Intervall  $(0, 1)$ . Die erzeugende Funktion liegt über der 45° Linie nach links von der Wurzel und unter der 45° Linie nach rechts von dieser Wurzel. Sie schneidet die 45° Linie in  $x = 1$ , vgl. Fig. 3.2. Es ist

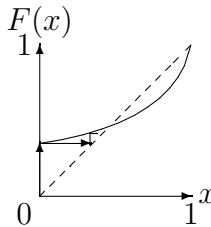


Fig. 3.2:  $F(x)$  mit  $R_0 > 1$

einfach zu beweisen, daß der Fixpunkt von  $F$  mit  $F(x) = x$  asymptotisch stabil

ist. Eine Trajektorie mit Ausgangspunkt  $x = 0$  nähert sich diesem Fixpunkt sehr schnell. Die Abszisse des Fixpunktes ist die asymptotische Wahrscheinlichkeit des Aussterbens.

Im überkritischen Fall divergiert die Population gegen Unendlichkeit, falls die Population nicht ausstirbt. Um das Wachstum besser zu beschreiben, betrachten wir die Zufallsvariable, die der Populationsgröße in der  $t$ -ten Generation normiert durch die erwartete Populationsgröße in der  $t$ -ten Generation gleich ist, d.h.

$$W_t \equiv \frac{N_t}{R_0^t}. \quad (3.3.1)$$

Diese Zufallsvariable hat mehrere interessante Eigenschaften. Erstens ist

$$\begin{aligned} \mathbf{E}(W_t) &= \frac{1}{R_0^t} \mathbf{E}(N_t) \\ &= 1. \end{aligned}$$

Zweitens gilt

$$\mathbf{Var}(W_t) = \frac{1}{R_0^{2t}} \mathbf{Var}(N_t),$$

folglich für den superkritischen Fall ist

$$\mathbf{Var}(W_t) = \frac{\sigma^2}{R_0(R_0 - 1)} \left(1 - \frac{1}{R_0^t}\right).$$

Schließlich wir bemerken, daß

$$\mathbf{E}(N_{t+1}|N_t) = R_0 N_t$$

gilt, was nach dem Markov Eigenschaft in der Form

$$\mathbf{E}(N_{t+1}|N_1, \dots, N_t) = R_0 N_t$$

umgeschrieben werden kann. Wir können die Definition (3.3.1) benutzen, um die letzte Gleichung in Hinsicht auf  $W_t$  zu formulieren, und zwar

$$\mathbf{E}(W_{t+1}|N_1, \dots, N_t) = W_t.$$

Das letzte Ergebnis ist wichtig, da es impliziert, daß  $W_t$  ein Martingal ist.

**Definition 3.3.1** *Eine Folge  $\{W_t\}_{t \in \mathbb{N}}$  heißt ein Martingal bezüglich einer Folge  $\{N_t\}_{t \in \mathbb{N}}$ , falls für alle  $t \geq 1$  gilt*

- 1)  $\mathbf{E}(|W_t|) < \infty$ ;
- 2)  $\mathbf{E}(W_{t+1}|N_1, \dots, N_t) = W_t$ .

Die Martingale sind wichtig, denn sie erfüllen kleine Bedingungen für die Momente von  $W_t$  und konvergieren immer. Das ist der Satz über die Konvergenz der Martingale von Doob, vgl. [GS92].

Der Limesverteilung von  $W_t$  ist explizit bekannt nur in wenigen Fällen. Im Allgemeinen genügt die Laplace-Transformation  $\hat{W}(\lambda)$  von der Limesverteilung  $W$  der Poincaréschen Funktionalgleichung

$$\hat{W}(\lambda) = F\left(\hat{W}\left(\frac{\lambda}{R_0}\right)\right).$$

## 3.4 Mathematische Abschweifung

Das Interesse an den Galton-Watson Prozessen hat nach 1940 geblüht, da die in Modellen von nuklearen Kettenreaktionen benutzt werden, vgl. [Har63].

### 3.4.1 Bellman-Harris Prozesse

Der Galton-Watson Prozeß ist ein diskreter Verzweigungsprozeß, in dem alle Individuen bis das selbe Alter leben. Im Allgemeinen können Individuen von der selben Generation in verschiedenen Zeiten sterben. Das Alter der Reproduktion braucht nicht konstant zu sein und es kann selbst eine Zufallsvariable sein.

Stellen wir uns vor, daß das Reproduktionsalter eine Zufallsvariable mit Dichte  $g(s)$  und Verteilungsfunktion

$$G(t) = \int_0^t g(s) ds$$

ist, daß die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion für die Anzahl von Nachkommen

$$H(x) = \sum_{n=0}^{\infty} q_n x^n$$

ist, wobei  $q_n$  die Wahrscheinlichkeit von  $n$  Nachkommen, und wir können die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion für die Populationsgröße im Zeitpunkt  $t$  als

$$\begin{aligned} F(t, x) &= \mathbb{E}(x^{N(t)}) \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} p_n(t) x^n \end{aligned}$$

aufschreiben. Was ist die Gleichung, die  $F(t, x)$  bestimmt?

Fangen wir mit einem Individuum an. Wenn das Individuum lebendig im Zeitpunkt  $t$  ist, ist die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion in  $t$  einfach  $x$ . Dies geschieht mit Wahrscheinlichkeit

$$\int_t^\infty g(s)ds = 1 - G(t).$$

Die Alternative ist, daß das Individuum in einem Zeitpunkt  $s \leq t$  gestorben war und wurde durch  $n$  Nachkommen ersetzt. Dies geschieht mit Wahrscheinlichkeit  $q_n g(s)$ , und in diesem Fall ist die Wahrscheinlichkeitserzeugende Funktion in  $t$  die Summe von  $n$  unabhängigen Kopien von  $F(t - s, x)$ . Es ergibt sich

$$F(t, x) = x(1 - G(t)) + \int_0^t \sum_{n=0}^{\infty} q_n (F(t - s, x))^n g(s) ds$$

oder

$$F(t, x) = x(1 - G(t)) + \int_0^t H(F(t - s, x)) g(s) ds. \quad (3.4.1)$$

Der Prozeß war zuerst von Bellman und Harris (1948, 1952) beschrieben und ist den altersabhängig Verzweigungsprozeß genannt. Ist die Dichtefunktion für das Reproduktionsalter exponentiell verteilt, so ist ein Bellman-Harris Prozeß ein Markovscher Prozeß. Er ist kein Markov-Prozeß für alle anderen Dichten.

### 3.4.2 Der Exponentialfall

Sei die Dichtefunktion für das Reproduktionsalter exponentiell verteilt, d.h.  $g(s) = \lambda e^{-\lambda s}$  für  $t \geq 0$ . Dann läßt sich die Gleichung (3.4.1) zu

$$\frac{\partial F}{\partial t} = \lambda H(F(t, x)) - \lambda F(t, x)$$

reduzieren.

### 3.4.3 Erneuerte Gleichung für den Erwartungswert

Sei  $M(t) := E(N(t))$  der Erwartungswert der Populationsgröße im Zeitpunkt  $t$ . Dann genügt  $M(t)$  der Integralgleichung

$$M(t) = 1 - G(t) + R_0 \int_0^t M(t - s)g(s)ds.$$

Diese Gleichung ist eine Integralgleichung vom Erneuerungstyp.

# Kapitel 4

## Klassische Lotka-Volterra Systeme

Die Modelle in diesem Abschnitt gehen auf die berühmte Arbeit von Vito Volterra [Vol26] aus dem Jahre 1927 zurück. Volterra wurde zu seinen Arbeiten im Jahre 1925 durch den Biologe D’Ancona angeregt, der im adriatischen Meer eine hohe Zunahme von Raubfischen als Folge der Fischereibeschränkungen im 1. Weltkrieg beobachtet hatte. Dieselben Modellansätze wurden zur gleichen Zeit von Lotka in den USA untersucht und in seinem Buch [Lot25] publiziert, ohne daß Volterra davon Kenntnis hatte. Diese Modellansätze sind sehr einfach und beschreiben reale Ökosysteme völlig unzureichend. Trotzdem sind sie auch heute noch sehr nützlich als Einstieg in die mathematische Ökologie. Sie lassen sich analytisch leicht behandeln und vermitteln darüberhinaus erste Einsichten in die komplexe Dynamik von Ökosystemen. Bei Laboratoriumsexperimenten, die von äußeren Störungen weitgehend abgeschirmt werden können, führen diese Ansätze sogar zu einer guten Übereinstimmung mit den experimentellen Befunden.

### 4.1 Konkurrierende Arten

#### 4.1.1 Prinzip der Auslese durch Wettbewerb

Laboratoriumsexperimente lassen sich gut mit Einzellern durchführen. Gause untersuchte 1934 das Konkurrenzverhalten von zwei *Paramecium*-Arten, die in regelmäßig erneuerten Kulturmedien gehalten wurden. Fig. 4.1 zeigt die Populationsdynamik von *Paramecium-Caudatum* und *Paramecium-Aurelia*. Beide Arten zeigen auf getrennten Medien sehr schön ein Pearl-Verhulstsches Wachstumsverhalten. In einer Mischkultur wird trotz anfänglichen Anwachsens die Population *Paramecium-Caudatum* schließlich verdrängt. Bei Mischkulturen anderer Arten von *Paramecium* findet man auch Koexistenz, wobei die

stationären Populationsgrößen aber verschieden sind von denen, die sich in einer Reinkultur ergeben, vgl. [Gau34].

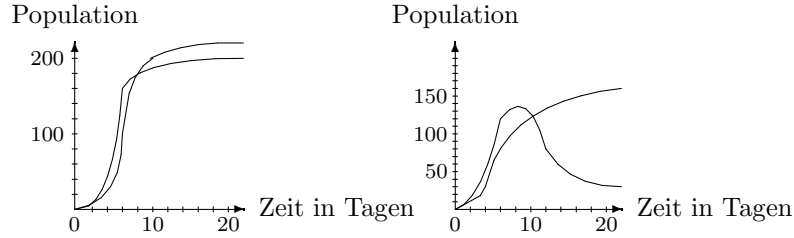


Fig. 4.1: Zeitlicher Verlauf der Population zweier Paramaeciumarten

Diese Experimente mögen den folgenden mathematischen Ansatz motivieren, der vor Gauses Experimenten von Volterra vorgeschlagen wurde. Zwei Spezies, deren Anzahlen mit  $N_1$  und  $N_2$  bezeichnet werden, leben in demselben Habitat und leben von derselben Ressource. Bei unendlich großer Ressource würden beide Populationen unabhängig voneinander exponentiell mit den Reproduktionsraten  $r_1$  und  $r_2$  anwachsen:

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 N_1, \\ \dot{N}_2 &= r_2 N_2.\end{aligned}\tag{4.1.1}$$

Das Anwachsen der Population führt zu einer Verminderung der verfügbaren Ressourcen, und zwar proportional zur Populationsgröße mit den Proportionalitätsfaktoren  $h_1$  und  $h_2$ . Man kann sich das so vorstellen, daß die Ressourcen erneuerbar sind und die stationäre verfügbare Ressource um  $h_1 N_1 + h_2 N_2$  vermindert wird. Diese Abnahme wirkt sich unterschiedlich auf die Reproduktionsraten der beiden Spezies aus. Die Reproduktionsrate  $r_1$  geht über in  $r_1 - g_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)$  und  $r_2$  geht über in  $r_2 - g_2(h_1 N_1 + h_2 N_2)$ . Die Gleichungen (4.1.1) sind nun gekoppelt,

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= (r_1 - g_1(h_1 N_1 + h_2 N_2))N_1, \\ \dot{N}_2 &= (r_2 - g_2(h_1 N_1 + h_2 N_2))N_2.\end{aligned}\tag{4.1.2}$$

Dieser Originalansatz von Volterra läßt sich in der heute üblichen Weise durch Einführung des Parameters “Kapazität” schreiben als

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1(N_2)}\right) N_1, \\ \dot{N}_2 &= r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2(N_1)}\right) N_2\end{aligned}\tag{4.1.3}$$



mit

$$K_1(N_2) = \frac{K_{1,0}}{1 + \frac{g_1 r_2 K_{1,0} N_2}{g_2 r_1 K_{2,0} N_1}}$$

$$K_2(N_1) = \frac{K_{2,0}}{1 + \frac{g_2 r_1 K_{2,0} N_1}{g_1 r_2 K_{1,0} N_2}}$$

Hier ist  $K_{1,0} = r_1/g_1 h_1$  die Kapazität der 1. Art ohne Einfluß der 2. Art und  $K_{2,0} = r_2/g_2 h_2$  die Kapazität der 2. Art ohne Einfluß der 1. Art. Wie man sieht, zeigen beide Arten getrennt Pearl-Verhulstsches Wachstum.

Die Gleichgewichtslösungen des Systems (4.1.3) sind

$$N_{s,1} = \begin{pmatrix} K_{1,0} \\ 0 \end{pmatrix}, \quad N_{s,2} = \begin{pmatrix} 0 \\ K_{2,0} \end{pmatrix}.$$

Es existiert kein stationärer Zustand, bei dem beide Populationen gleichzeitig von Null verschieden sind. Es soll nun untersucht werden, unter welchen Bedingungen die stationären Zustände stabil sind. Die Jacobi-Matrix des Systems ist

$$J = \begin{pmatrix} r_1 \left( 1 - 2 \frac{N_1}{K_{1,0}} - \frac{g_1 r_2 N_2}{g_2 r_1 K_{2,0}} \right) & -\frac{g_1 r_2}{g_2 K_{2,0}} N_1 \\ -\frac{g_2 r_1}{g_1 K_{1,0}} N_2 & r_2 \left( 1 - 2 \frac{N_2}{K_{2,0}} - \frac{g_2 r_1 N_1}{g_1 r_2 K_{1,0}} \right) \end{pmatrix}.$$

Für den 1. stationären Zustand wird die Jacobi-Matrix zu

$$J = \begin{pmatrix} -r_1 & -r_2 \frac{g_1 K_{1,0}}{g_2 K_{2,0}} \\ 0 & r_2 \left( 1 - \frac{g_2 r_1}{g_1 r_2} \right) \end{pmatrix}.$$

Diese Matrix hat die Eigenwerte

$$\lambda_1 = -r_1,$$

$$\lambda_2 = r_2 \left( 1 - \frac{g_2 r_1}{g_1 r_2} \right).$$

Der Eigenwert  $\lambda_1$  ist immer negativ. Der Eigenwert  $\lambda_2$  ist nur dann negativ, wenn  $(g_2/g_1)(r_1/r_2) > 1$  ist. Daraus folgt

$$\frac{r_1}{g_1} > \frac{r_2}{g_2}.$$

Diese Ergebnisse lassen sich in dem folgenden Satz zusammenfassen: Zwei verschiedene Arten, die in einem homogenen Habitat von exakt der gleichen

Nahrungsquelle leben, können im stabilen Zustand nicht koexistieren. Diejenige Art, für die das Verhältnis  $r/g$  größer ist als das der anderen Art, wird sich durchsetzen.

Das Verhältnis  $r/g$  läßt sich als Maß für die rationelle Ausbeute der Ressource interpretieren:  $r$  ist die Geburtsrate und  $g$  ist ein Parameter, der den artspezifischen Verbrauch der Ressource charakterisiert. Mit anderen Worten: diejenige Art überlebt, die die Ressourcen rationeller ausbeutet. Daß dieses Ergebnis nicht nur für das spezielle Modell gültig ist, zeigt auch der folgende Satz.

**Satz 4.1.1** *Die obige Aussage gilt allgemein für das System*

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= (r_1 - g_1 F(N_1, N_2)) N_1, \\ \dot{N}_2 &= (r_2 - g_2 F(N_1, N_2)) N_2,\end{aligned}$$

wenn  $F(N_1, N_2) \geq 0$  ist, monoton anwächst in  $N_1$  und  $N_2$ , eindeutig umkehrbar ist, und  $F(N_1, N_2) = 0$  nur für  $N_1 = N_2 = 0$  gilt.

## 4.1.2 Koexistenz konkurrierender Arten

Koexistenz ist nur dann möglich, wenn sich die Nahrungsspektren beider Arten zwar überlappen, es andererseits aber genügend große nichtüberlappende Bereiche gibt. Diese Situation kann durch eine einfache Modifikation der Gleichungen (4.1.2) etwa wie folgt modelliert werden:

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= (r_1 - g_1(h_1 N_1 + h_2 N_2) - e_1 N_1) N_1, \\ \dot{N}_2 &= (r_2 - g_2(h_1 N_1 + h_2 N_2) - e_2 N_2) N_2.\end{aligned}\tag{4.1.4}$$

Im Unterschied zu den Gleichungen des Satzes 4.1.1 wird die jeder Spezies zur Verfügung stehende Ressource nicht vollständig von beiden Spezies gemeinsam genutzt. Die Abnahme der Reproduktionsrate  $r_i$  wird durch den Term  $g_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)$  und durch den Term  $e_i N_i$  ( $i = 1, 2$ ) bewirkt. Der zweite Term ist auf die Abnahme der nur von der Spezies  $i$  genutzten Ressource zurückzuführen.

Die Gleichungen (4.1.4) lassen sich einfacher schreiben, indem man die Parameter Kapazität und Konkurrenzkoeffizient einführt, nämlich

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 \left(1 - \frac{N_1 + a N_2}{K_1}\right) N_1, \\ \dot{N}_2 &= r_2 \left(1 - \frac{N_2 + b N_1}{K_2}\right) N_2,\end{aligned}\tag{4.1.5}$$

wobei die Kapazitäten durch

$$\begin{aligned}K_1 &= \frac{r_1}{g_1 h_1 + e_1}, \\ K_2 &= \frac{r_2}{g_2 h_2 + e_2}\end{aligned}$$

definiert sind. Sie sind die maximalen Populationsgrößen, wenn jede Art alleine existiert.

Die Parameter  $a$  und  $b$  sind durch

$$a = \frac{g_1 h_2}{g_1 h_1 + e_1},$$

$$b = \frac{g_2 h_1}{g_2 h_2 + e_2}$$

definiert. Sie werden als Konkurrenzkoeffizienten bezeichnet. Der Koeffizient  $a$  ist ein Maß dafür, in welchem Umfang die Art 2 die Ressourcen der Art 1 nutzt und der Koeffizient  $b$  ist ein Maß dafür, in welchem Umfang die Art 1 die Ressourcen der Art 2 nutzt. Wenn  $a = b = 1$  gilt, sind Gleichungen (4.1.4) von der Form der Gleichungen des Satzes 4.1.1, und es kann auf Dauer nur eine Art existieren.

Die Gleichungen (4.1.5) besitzen die vier stationären Lösungen

$$N_{s,1} = \left( \begin{array}{c} \frac{K_1 - aK_2}{1 - ab} \\ \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab} \end{array} \right), \quad N_{s,2} = \left( \begin{array}{c} K_1 \\ 0 \end{array} \right), \quad N_{s,3} = \left( \begin{array}{c} 0 \\ K_2 \end{array} \right), \quad N_{s,4} = \left( \begin{array}{c} 0 \\ 0 \end{array} \right).$$

Die Stabilitätsanalyse, die hier nicht in allen Einzelheiten dargestellt werden soll, ergibt die folgenden Ergebnisse:

- 1) Der stationäre Zustand  $N_{s,1}$  ist stabil, wenn die Bedingungen  $K_1/a > K_2$  und  $K_2/b > K_1$  erfüllt sind. In diesem Fall sind alle anderen stationären Lösungen instabil. Unter diesen Bedingungen ist Koexistenz möglich.
- 2) Wenn die Bedingungen  $K_1/a < K_2$  und  $K_2/b < K_1$  erfüllt sind, ist die stationäre Lösung  $N_{s,1}$  ein Sattelpunkt, d.h. die Jacobi-Matrix hat für diesen Punkt einen positiven und einen negativen Eigenwert. Diese Lösung ist nicht stabil. Beide stationären Lösungen  $N_{s,2}$  und  $N_{s,3}$  sind stabil. Welche der beiden Lösungen erreicht wird, hängt ausschließlich von den Anfangswerten ab.
- 3) Wenn die Bedingungen  $K_1/a > K_2$  und  $K_2/b < K_1$  gelten, dann ist der Zustand  $N_{s,2}$  stabil, d.h. die Art 2 wird aussterben.
- 4) Wenn die Bedingungen  $K_1/a < K_2$  und  $K_2/b > K_1$  gelten, dann ist der Zustand  $N_{s,3}$  stabil, d.h. die 1. Art wird aussterben.
- 5) Der Zustand  $N_{s,4}$  ist immer instabil.

### 4.1.3 Ernten aus koexistierenden Populationen

Es wird der Fall zweier koexistierender konkurrierender Arten betrachtet. Die 1. Art wird mit einer Rate, die proportional zum Bestand ist, ausgebeutet. Die erste Gleichung (4.1.5) wird daher zu

$$\dot{N}_1 = r_1 \left( 1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1} \right) N_1 - cN_1 \quad (4.1.6)$$

modifiziert. Mit  $q = c/r_1$  läßt sich Gleichung (4.1.6) als

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= (1 - q)r_1 \left( 1 - \frac{N_1 + aN_2}{(1 - q)K_1} \right) N_1 \\ &= r'_1 \left( 1 - \frac{N_1 + aN_2}{K'_1} \right) N_1 \end{aligned}$$

schreiben und man erkennt, daß diese Gleichung genau die Form der Gleichung (4.1.5) mit  $r'_1 = (1 - q)r_1$  und  $K'_1 = (1 - q)K_1$  besitzt.

Wenn  $q$  erhöht wird, d.h. mit wachsender Ausbeutung, nimmt  $K'_1$  ab. Wenn  $q$  den Wert

$$q_{\text{krit}} = 1 - \frac{K_2}{K_1} a$$

überschreitet, ist die Koexistenzbedingung nicht mehr erfüllt, und es gilt darüberhinaus  $K'_1/a < K_2$  und  $K_2/b > K'_1$ . Die ausgebeutete Population stirbt aus.

Es ist  $q_{\text{krit}} < 1$ . Wenn die Art 1 allein existiert, dann ist der kritische Wert der Ernteintensität  $q_{\text{krit}} = 1$ . Durch die Konkurrenz der Art 2 wird also der "Toleranzbereich" der Art 1 gegenüber der Ausbeutung verringert.

### 4.1.4 Das Phasenportrait

Jede Lösung der Differentialgleichung (4.1.5)  $N_1(t)$ ,  $N_2(t)$  definiert im Zeitabschnitt  $t_0 \leq t \leq t_1$  eine Kurve in der  $(N_1, N_2)$ -Ebene. Man nennt diese Ebene auch Phasenebene. Wird  $t$  von  $t_0$  bis  $t_1$  variiert, dann erhält man zu jedem Zeitpunkt  $t$  den Punkt  $(N_1(t), N_2(t))$ . Die Menge dieser Punkte ergibt eine Kurve, die man als Bahn oder Trajektorie bezeichnet.

Für den stationären Fall sind durch  $\dot{N}_1 = 0$  und  $\dot{N}_2 = 0$  in der Phasenebene die beiden Geraden

$$\begin{aligned} N_2 &= \frac{1}{a}(K_1 - N_1) \quad \text{und} \\ N_2 &= \frac{K_2}{b} - N_1 \end{aligned}$$

definiert. Man nennt diese Geraden auch Isoklinen. Der Schnittpunkt der Isoklinen ist die stationäre Lösung des Systems. Fig. 4.2 zeigt den Verlauf der Isoklinen für den Fall eines stabilen stationären Zustands. Außerdem ist die

Trajektorie dargestellt, die zum Zeitpunkt  $t_0$  im Punkt  $(N_1(t_0), N_2(t_0))$  startet. Die Trajektorie endet im stationären Punkt. Falls der stationäre Zustand ein Sattelpunkt ist, dann wird je nach dem Anfangszustand entweder der Punkt  $(0, K_2)$  oder der Punkt  $(K_1, 0)$  erreicht. Diese Fälle sind in den zweiten und dritten Abbildungen dargestellt.

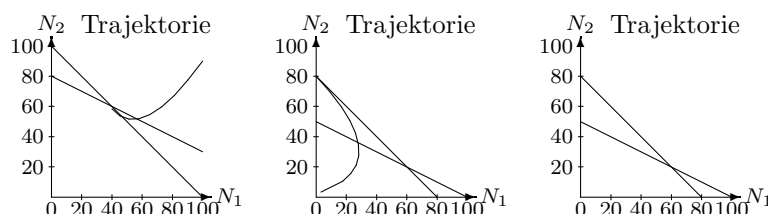


Fig. 4.2: Isoklinen und Trajektorien des Differentialgleichungssystems

#### 4.1.5 Konkurrenz zwischen Pflanzen

Das Konkurrenzmodell läßt sich auch auf die Konkurrenz zwischen Pflanzen anwenden. Die Zustandsvariablen  $N_1$  und  $N_2$  sind dann die Biomassen der Pflanzen oder andere leicht meßbare Größen, wie z.B. die Wuchshöhe, die im Zusammenhang mit der Biomasse stehen. Die Stärke der Konkurrenz zwischen zwei Pflanzen hängt vom Abstand  $d$  ab. Damit sind die Konkurrenzkoeffizienten  $a$  und  $b$  Funktionen von  $d$ ,  $a = Af_1(d)$  und  $b = Bf_2(d)$ , wobei  $f_1$  und  $f_2$  monoton fallende Funktionen sind, die mit wachsendem  $d$  gegen Null gehen. Zur Illustration wird der Ansatz

$$\begin{aligned} a &= Ae^{-l_1 d}, \\ b &= Be^{-l_2 d} \end{aligned} \quad (4.1.7)$$

betrachtet.

Für  $d = 0$  sollen die Bedingungen  $K_1/A < K_2$  und  $K_2/B < K_1$  gelten, d.h. es soll ein Sattelpunkt vorliegen. Es kann nur eine Pflanze existieren. Welche Pflanze überlebt, hängt von den Anfangswerten ab. Zusätzlich soll gelten  $AK_2/K_1 \leq BK_1/K_2$ .

Es sei  $l_1 > l_2$ , d.h. der hemmende Einfluß der Pflanze 2 auf die Pflanze 1 nimmt mit wachsendem Abstand stärker ab als der hemmende Einfluß der Pflanze 1 auf die Pflanze 2. Das ist z.B. der Fall, wenn die Pflanze 1 in die Breite wächst und große Blätter besitzt und die Pflanze 2 kleine Blätter besitzt und nur eine geringe Fläche bedeckt. Dann gelten im Intervall

$$d_1 = \frac{1}{l_1} \ln \left( A \frac{K_2}{K_1} \right) < d < d_2 = \frac{1}{l_2} \ln \left( B \frac{K_1}{K_2} \right)$$

die Ungleichungen  $K_1/a > K_2$  und  $K_2/b < K_1$ . In diesem Abstandsbereich wird die Pflanze 2 unabhängig von den Anfangsbedingungen von der Pflanze 1 verdrängt.

Wird der Abstand größer als  $d_2$ , dann werden beide Pflanzen koexistieren. Im Falle der Koexistenz sagt das Modell voraus, daß die Konkurrenz die maximale Biomasse der Pflanzen verringert, sich aber nicht auf den Wachstumsparameter  $r$  auswirkt.

Die stationären Lösungen der Modellgleichungen hängen nicht von  $r$  ab. Für die Konkurrenzbeziehung zwischen Zuckerrübe und Unkräutern (Weiß und Heyland 1984) wird dieses Modellverhalten für die Meßgröße Wuchshöhe bestätigt.

Das Konkurrenzmodell für zwei Arten läßt sich auf ein System mit  $n$  konkurrierenden Arten entsprechend erweitern, und zwar

$$\dot{N}_j = r_j \left( 1 - \frac{N_j + \sum_{\substack{k=1, \dots, n \\ k \neq j}} a_{jk} N_k}{K_j} \right) N_j$$

für  $j = 1, \dots, n$ , wobei  $a_{jk}$  der Konkurrenzkoeffizient der Art  $k$  bezüglich der Art  $j$ . Die Eigenschaften solcher allgemeiner Systeme wurden unter anderem von May [May74a] untersucht.

## 4.2 Räuber-Beute Interaktionen

### 4.2.1 Stabilitätsverhalten

Das im Abschnitt 1.3 behandelte Räuber-Beute System wird hier noch einmal genauer betrachtet. Der sehr einfache Ansatz

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= (a_1 - g_1 N_2) N_1, \\ \dot{N}_2 &= (-a_2 + g_2 N_1) N_2, \end{aligned} \quad (4.2.1)$$

vgl. (1.3.4), geht davon aus, daß die Beutepopulation eine unbegrenzte Kapazität besitzt. Ohne die Räuber, d.h.  $N_2 = 0$ , würde die Beutepopulation grenzenlos anwachsen. Die Räuber leben ausschließlich von einer Beutearart und würden bei Fehlen der Beutetiere, d.h.  $N_1 = 0$ , aussterben. Das System besitzt die zwei stationären Lösungen

$$N_{s,1} = \begin{pmatrix} \frac{a_2}{g_2} \\ \frac{a_1}{g_1} \end{pmatrix}, \quad N_{s,2} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Die Jacobi-Matrix des Systems ist

$$J = \begin{pmatrix} a_1 - g_1 N_2 & -g_1 N_1 \\ g_2 N_2 & -a_2 + g_2 N_1 \end{pmatrix}$$

Der erste stationäre Zustand  $N_{s,1}$  führt auf die charakteristische Gleichung  $\lambda^2 + a_1 a_2 = 0$ . Sie hat die beiden komplexen Lösungen  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{a_1 a_2}$ . Wegen des Fehlens des Realteils vollführt das System ungedämpfte periodische Bewegungen um den stationären Zustand.

Für  $N_s = 0$  hat  $J$  die Eigenwerte  $\lambda_1 = a_1$  und  $\lambda_2 = -a_2$ . Da  $a_1 > 0$  ist, ist dieser Zustand instabil.

### 4.2.2 Die Phasenkurve

Zur weiteren Analyse werden die Gleichungen (4.2.1) durch die Normierung

$$N_1 = \frac{a_2}{g_2} x, \quad N_2 = \frac{a_1}{g_1} y$$

geschrieben als

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1(1-y)x, \\ \dot{y} &= -a_2(1-x)y. \end{aligned} \tag{4.2.2}$$

Dieses System ist der Ähnlichkeitsdifferentialgleichung

$$\frac{dx}{dy} = -\frac{a_1(1-y)x}{a_2(1-x)y}$$

äquivalent. Diese erhält man formal durch Division von der ersten Gleichung (4.2.2) durch die zweite Gleichung (4.2.2). Nach Trennung der Variablen und Integration erhält man die implizite Darstellung der Lösungskurven

$$\ln x - x = \frac{a_1}{a_2} (y - \ln y) + c.$$

Geht man mit dem üblichen Ansatz  $x = x_s + \delta$  und  $y = y_s + \gamma$ , in die letzte Gleichung ein, wobei  $x_s = y_s = 1$  und  $\delta, \gamma \ll 1$  ist, so erhält man aus der Reihenentwicklung des Logarithmus  $\ln(1 + \delta) = \delta - \delta^2/2 + \dots$  die Gleichung

$$\frac{\delta^2}{-2\frac{a_1 + a_2 + c}{a_2}} + \frac{\gamma^2}{-2\frac{a_1 + a_2 + c}{a_1}} = 1.$$

Da der Anfangszustand  $(\delta_0, \gamma_0)$  die Gleichung erfüllen muß, wird  $c$  so bestimmt, daß

$$\frac{\delta^2}{a_2\delta_0^2 + a_1\gamma_0^2} + \frac{\gamma^2}{a_2\delta_0^2 + a_1\gamma_0^2} = 1. \tag{4.2.3}$$

Gleichung (4.2.3) definiert eine Ellipse in der  $(\delta, \gamma)$ -Ebene, deren Halbachsen durch den Anfangszustand  $(\delta_0, \gamma_0)$  bestimmt sind, vgl. Fig. 4.3. Den geschlosse-

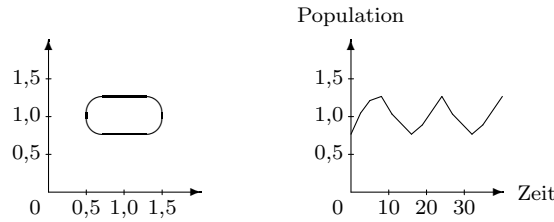


Fig. 4.3: Die Trajektorien der periodischen Lösungen sind geschlossene Kurven

nen Phasenkurven entsprechen periodisch von der Zeit  $t$  abhängende Lösungskurven.

Es läßt sich zeigen, daß die mittlere Individuenzahl pro Periode die “stationären” Lösungen sind, d.h.

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt &= x_s, \\ \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt &= y_s \end{aligned}$$

mit  $T = 2\pi/\sqrt{a_1 a_2}$ .

### 4.2.3 Der Bifurkationssatz von Hopf

Sei

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= F(x, y, p), \\ \frac{dy}{dt} &= G(x, y, p) \end{aligned} \tag{4.2.4}$$

ein glattes dynamisches System, wobei  $x$  und  $y$  Zustandsvariablen sind und  $p$  ein Bifurkationsparameter.

**Satz 4.2.1** *Sei  $(x^*, y^*, p^*)$  ein Gleichgewichtspunkt des Systems (4.2.4). Hat die Jacobi-Matrix  $J$  bewertet in  $(x^*, y^*, p^*)$  zwei einfache imaginäre Eigenwerte, dann gibt es eine glatte Kurve von Gleichgewichtspunkten  $(x(p), y(p), p)$  mit der Eigenschaft, daß  $(x(p^*), y(p^*)) = (x^*, y^*)$ . Die Eigenwerte für die Gleichgewichtspunkte variieren auch glatt mit dem Parameter  $p$ .*

Falls darüberhinaus

$$\frac{d}{dp} (\Re \lambda(p)) \Big|_{p=p^*} = \delta$$

verschieden von Null ist, gibt es eine glatte Koordinatentransformation, unter der die Taylor-Entwicklung des dynamischen Systems bis auf Ordnung 3 die



Gestalt hat

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &\approx (\delta p + aX^2) X, \\ \frac{dY}{dt} &\approx d + cp + bX^2,\end{aligned}$$

vgl. [GH83].

Es gibt mehrere Beweise von diesem Satz, vgl. [Sas99]. Der Satz kann auch auf höhere Dimensionen fortgesetzt werden.

#### 4.2.4 Auswirkungen einer Schädlingsbekämpfungsmaßnahme

Das Modell ist gut geeignet, die Auswirkung einer unspezifischen Schädlingsbekämpfungsmaßnahme zu studieren. Man kann sich vorstellen, daß Räuber- und Beutespezies Insekten sind, die durch ein Insektizid beide in gleicher Weise dezimiert werden. In dem Modell wirkt sich eine solche Maßnahme auf die Parameter  $a_1$  (Geburtenrate der Beute) und  $a_2$  (Sterberate der Räuber) aus:  $a_1$  wird verringert,  $a_2$  wird erhöht. Das bedeutet aber: da  $N_{s,1} = (a_2/g_2, a_1/g_1)$  ist, nimmt die mittlere Beutepopulation zu, während die mittlere Räuberpopulation abnimmt! Wenn umgekehrt die Beute geschützt wird ( $a_1$  wird größer), steigt die mittlere Zahl der Räuber an. Obwohl Räuber-Beute Oszillationen vielfach beobachtet wurden und auch in experimentellen Systemen hervorgerufen werden können, ist das Lotka-Volterra Modell nicht sehr realistisch, da es gravierende Vereinfachungen enthält. Spätere Erweiterungen des Lotka-Volterra Modells haben auf Ansätze geführt, die beanspruchen können, die Wirklichkeit nur mäßig zu verfälschen.



# Kapitel 5

## Die Ausbeutung von Ökosystemen

### 5.1 Der auf Dauer maximal aufrechterhaltbare Ertrag (MAE)

#### 5.1.1 Das Konzept des MAE

Der auf Dauer maximal aufrechterhaltbare Ertrag (MAE) ist ein gebräuchliches Kriterium zur Beurteilung von Erntestrategien. Auf Englisch heißt es “maximal sustainable yield” (MSY). Der MAE wird zunächst für eine logistische Population abgeleitet. Die Differentialgleichung für logistisches (Verhulst-Pearl) Wachstum unter Beerntung wird in der Literatur üblicherweise wie folgt formuliert

$$\dot{x} = r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) x - E. \quad (5.1.1)$$

Der Term  $E$  hat die Dimension “Anzahl pro Zeiteinheit” und ist somit eine Rate, die als Ertrag bezeichnet wird.  $E$  kann eine beliebige Funktion der Zeit sein.

Im folgenden werden zwei Strategien betrachtet:

1)  $E = cx$

Der Ertrag ist proportional zur vorhandenen Populationsgröße  $x$ . Die Proportionalitätskonstante  $c$  bezeichnet man als Ernteintensität. Man normiert  $c$  zweckmäßigerweise in Einheiten der Reproduktionsrate  $r$ , indem man  $c = ru$  setzt:  $u$  ist die Ernteintensität in Einheiten von  $r$ . Dieser Ansatz ist durch den Fischfang motiviert: wenn ein Netz mit konstanter Rate ausgebracht wird, dann ist der Ertrag im Mittel der Populationsgröße proportional.

2)  $E = \text{const} = v$

Unabhängig von der Populationsgröße wird der Ertrag konstant gehalten. Das bedeutet eine Zunahme der Fangintensität bei abnehmender Population.

Im Falle konstanter Ernteintensität ist der stationäre Zustand von (5.1.1)  $x_s = K(1-u)$ . Dieser Zustand ist stabil für  $0 < u < 1$ . Den stationären Ertrag erhält man, indem man  $x_s$  in die Gleichung  $E = cx$  einsetzt, nämlich

$$\begin{aligned} E &= rux_s \\ &= ruK(1-u). \end{aligned}$$

Fig. 5.1 zeigt  $E$  als Funktion von  $u$ . Der Ertrag wächst zunächst mit  $u$  an, erreicht ein Maximum und geht dann für  $u = 1$  auf Null zurück.  $E$  ist maximal für  $u = 0,5$ . Der maximale Wert von  $E$ ,  $E_{\max} = rK/4$ , wird als maximal aufrechterhaltbarer Ertrag bezeichnet.

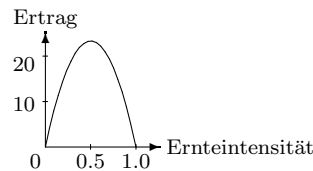


Fig. 5.1: Der Ertrag als Funktion der Ernteintensität  $u$

Bei konstant gehaltener Ausbeutungsrate  $v$  ist der stabile stationäre Zustand

$$x_s = \frac{K}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{K^2 - \frac{4vK}{r}}.$$

Die maximal mögliche Ausbeutungsrate ist  $v_{\max} = rK/4$ . Diese ist identisch mit dem maximalen aufrechterhaltbaren Ertrag für konstante Ernteintensität. Beide Strategien ergeben also gleiche Erträge, aber das Stabilitätsverhalten ist grundlegend verschieden. Bei der Strategie der konstanten Ernterate  $v$  wird der maximal mögliche Ertrag genau an der Stabilitätsgrenze erreicht, wie im Abschnitt 1.3 gezeigt wurde. Das bedeutet: schon bei kleinen Störungen führt die 2. Strategie bei maximaler Ausbeutungsrate zum Zusammenbruch der Population. Die 1. Strategie reagiert flexibel auf Populationsschwankungen. Bei einer Verringerung der Population wird auch die Ausbeutungsrate geringer, Störungen werden daher aufgefangen. Fig. 5.2 zeigt die Reaktion des Systems auf Störungen des stationären Zustandes für die beiden Strategien.

### 5.1.2 MAE in einem Räuber-Beute-System

Dieses und die folgenden Modelle sind durch das marine Ökosystem des Südatlantiks motiviert. Zwei Hauptkomponenten dieses Ökosystems sind die Krill-

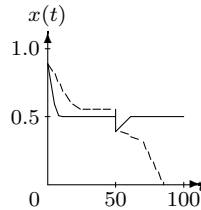


Fig. 5.2: Zusammenbruch einer Population

und Bartenwalpopulationen, wobei die Bartenwale sich im wesentlichen vom Krill ernähren. Während die Wale bereits seit Jahrhunderten bejagt werden, wird der Krill erst in jüngster Zeit mit noch geringer Intensität ausgebeutet. Angesichts der wachsenden Weltbevölkerung ist damit zu rechnen, daß der Krill in naher Zukunft intensiver ausgebeutet werden wird. Will man beide Populationen optimal ausbeuten, so wird man nicht für jede Population getrennt optimale Ausbeuteraten nach Abschnitt 5.1.1 berechnen können. Dieses Problem soll zunächst für ein Ökosystem mit 2, später mit 3 Komponenten analysiert werden. Die in Kapitel 5 behandelten Modelle gehen auf die Arbeiten von Beddington und May [BM80, May79] zurück.

### 5.1.3 Das ungestörte Krill-Wal-System

Mit den Bezeichnungen  $N_1 =$  Biomasse der Beute (Krill),  $K =$  Kapazität der Beute,  $r_1 =$  Reproduktionsrate der Beute,  $a =$  Fangintensität der Räuber ( $N_2$ ) wird für das ungestörte System der Ansatz

$$\begin{aligned}\dot{N}_1 &= r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) N_1 - a N_1 N_2, \\ \dot{N}_2 &= r_2 \left(1 - \frac{N_2}{b N_1}\right) N_2\end{aligned}\tag{5.1.2}$$

gemacht. Die Umweltkapazität der Wale ist proportional der Biomasse des Krill und die Beuterate der Wale ist proportional dem Produkt der Populationsdichten.

Durch die Normierung

$$\begin{aligned}x_1 &= \frac{N_1}{K}, \\ x_2 &= \frac{N_2}{bK}\end{aligned}$$

erhält man mit  $k = \frac{abK}{r_1}$  die Gleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= r_1 \left(1 - x_1 - kx_2\right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= r_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_1}\right) x_2.\end{aligned}\tag{5.1.3}$$

Das System hat die nichttriviale Gleichgewichtslösung

$$\begin{aligned}x_{s,1} &= \frac{1}{1+k}, \\x_{s,2} &= x_{s,1}.\end{aligned}$$

Die Jacobi-Matrix

$$J = \begin{pmatrix} r_1(1 - 2x_1 - kx_2) & -r_1kx_1 \\ r_2\left(\frac{x_2}{x_1}\right)^2 & r_2\left(1 - 2\frac{x_2}{x_1}\right) \end{pmatrix}$$

hat für die obige stationäre Lösung die Form

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{1+k} & -\frac{r_1k}{1+k} \\ r_2 & -r_2 \end{pmatrix}$$

mit der charakteristischen Gleichung

$$\lambda^2 + \left(r_2 + \frac{r_1}{1+k}\right)\lambda + r_1r_2 = 0. \quad (5.1.4)$$

Für biologisch sinnvolle Parameterwerte, d.h. alle Parameter positiv, sind die Realteile der Lösungen von (5.1.4) immer negativ: das sich selbst überlassene System ist stabil. Wenn  $k = 1$  ist, wird die Krillpopulation von der Walpopulation mit der maximal aufrechterhaltbaren Rate ausgebeutet.

#### 5.1.4 Konstante Fangintensitäten

Bei konstanten Fangintensitäten  $u_1$  und  $u_2$  sind die Erträge pro Zeiteinheit,  $E_1$  und  $E_2$ , dem Umfang der ausgebeuteten Population proportional,

$$\begin{aligned}E_1 &= r_1u_1x_1, \\E_2 &= r_2u_2x_2.\end{aligned}$$

Die Gleichungen (5.1.3) werden dadurch modifiziert zu

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= r_1\left(1 - u_1 - x_1 - kx_2\right)x_1, \\ \dot{x}_2 &= r_2\left(1 - u_2 - \frac{x_2}{x_1}\right)x_2.\end{aligned} \quad (5.1.5)$$

Die nichttrivialen Gleichgewichtslösungen sind

$$\begin{aligned}x_{s,1} &= \frac{1 - u_1}{1 + k(1 - u_2)}, \\ x_{s,2} &= \frac{(1 - u_1)(1 - u_2)}{1 + k(1 - u_2)}.\end{aligned}$$

Aus diesen Gleichungen ersieht man, daß nichttriviale Gleichgewichtslösungen nur dann existieren, wenn  $u_1$  und  $u_2$  kleiner als 1 sind. D.h., die Fangintensitäten dürfen die Reproduktionsraten nicht überschreiten. Die Jacobi-Matrix des Systems (5.1.5)

$$J = \begin{pmatrix} r_1(1 - u_1 - 2x_1 - kx_2) & -r_1 k x_1 \\ r_2 \left(\frac{x_2}{x_1}\right)^2 & r_2 \left(1 - u_2 - 2\frac{x_2}{x_1}\right) \end{pmatrix}$$

hat für die obige Gleichgewichtslösung das charakteristische Polynom

$$\lambda^2 + \left( r_2(1 - u_2) + \frac{r_1(1 - u_1)}{1 + k(1 - u_2)} \right) \lambda + r_1 r_2 (1 - u_1)(1 - u_2) = 0. \quad (5.1.6)$$

Für  $0 \leq u_1 < 1$  und  $0 \leq u_2 < 1$  sind die Realteile der Lösungen von (5.1.6) immer negativ.

Im stationären Zustand berechnen sich die normierten Ernteraten  $E_1$  und  $E_2$  durch Einsetzen von  $x_{s,1}$  und  $x_{s,2}$  in die Gleichungen  $E_1 = r_1 u_1 x_1$  und  $E_2 = r_2 u_2 x_2$ , d.h.

$$\begin{aligned} E_1 &= \frac{r_1 u_1 (1 - u_1)}{1 + k(1 - u_2)}, \\ E_2 &= \frac{r_2 u_2 (1 - u_1)(1 - u_2)}{1 + k(1 - u_2)}. \end{aligned} \quad (5.1.7)$$

Daraus erhält man die unnormierten Erträge

$$\begin{aligned} F_1 &= K E_1, \\ F_2 &= bK E_2. \end{aligned}$$

Aus diesen Gleichungen lassen sich je nach Strategie optimale Fangintensitäten  $u_1$  und  $u_2$  bestimmen. Am naheliegendsten ist es,  $u_1$  und  $u_2$  so zu bestimmen, daß der Gesamtertrag maximiert wird. Da die Erträge der einzelnen Komponenten i.a. nicht gleich gewichtet werden, wird ein Gewichtungsfaktor  $w$  eingeführt. Zu maximieren ist dann die Funktion

$$\begin{aligned} F &= F_1 + w F_2 \\ &= K r_1 (1 - u_1) \frac{u_1 + q u_2 (1 - u_2)}{1 + k(1 - u_2)} \end{aligned}$$

mit  $q = \frac{w b r_2}{r_1}$ .

Fig. 5.3 zeigt  $F$  als Funktion von  $u_1$  und  $u_2$ . Die Parameterkombination  $q$  läßt sich gut "bioökonomisch" deuten als der effektive Wert der Einheitswalbiomasse relativ zur Krillbiomasse. Der gesamtwirtschaftliche Ertrag läßt sich

dann maximieren, indem man aus den notwendigen Bedingungen für ein Extremum

$$\begin{aligned}\frac{\partial F}{\partial u_1} &= 0, \\ \frac{\partial F}{\partial u_2} &= 0\end{aligned}$$

optimale  $u_1$  und  $u_2$  berechnet.

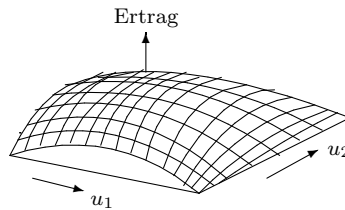


Fig. 5.3: Gesamtertrag als Funktion der Ernteintensitäten

Dabei stellt sich heraus, daß je nach dem Wert des Parameters  $q$  drei im Sinne der Ertragsmaximierung günstige Strategien auftreten können:

- 1) Wenn  $q$  klein ist, d.h. wenn die Walbiomasse relativ zur Krillbiomasse wertlos ist, ist es günstig, die Wale auszurotten und nur Krill zu ernten:

$$\begin{aligned}u_1 &= \frac{1}{2}, \\ u_2 &\geq 1.\end{aligned}$$

- 2) Wenn  $q$  groß ist, d.h. wenn die Walbiomasse viel wertvoller ist als die Krillbiomasse, ist es am günstigsten, nur Wale zu jagen:

$$\begin{aligned}u_1 &= 0, \\ u_2 &= 1 + \frac{1}{k} - \sqrt{\left(1 + \frac{1}{k}\right)\frac{1}{k}}.\end{aligned}$$

- 3) Nur für einen kleinen Bereich von  $q$  ist es am günstigsten, beide Arten zu bejagen. Es ist dann

$$\begin{aligned}u_1 &= \frac{1}{2} - \frac{1}{k}q(1 - u_2)u_2, \\ u_2 &= \frac{2}{3k} + \frac{5}{6} \pm \sqrt{\left(\frac{2}{3k} + \frac{5}{6}\right)^2 - \frac{2}{3k} - \frac{2}{3} - \frac{1}{3q}}.\end{aligned}$$

Die Entscheidung für eine der drei Strategien erfolgt nach der Regel:



- 1) wenn  $q < k/2$  ist, erfolgt Entscheidung für Strategie 1;
- 2) wenn  $q > g(k)$  ist, erfolgt Entscheidung für Strategie 2;
- 3) wenn  $k/2 < q < g(k)$  ist, erfolgt Entscheidung für Strategie 3,

wobei

$$g(k) = \frac{k^2}{\sqrt{(2+k)(1+k)} - 2(1+k)}.$$

Man erkennt, daß wirtschaftliche Ertragsoptimierung nicht gleichzeitig auch zu ökologisch sinnvollen Strategien führt. Die Ausrottung von Wale kann aus ökologischen Gründen nicht als optimale Strategie angesehen werden. Es müssen daher andere Optimalitätskriterien eingeführt werden, die auch zu ökologisch sinnvollen Strategien führen. Eine Möglichkeit besteht darin, das ökonomische Kriterium durch ökologische Nebenbedingungen einzuschränken, etwa von der Art, daß die Populationsgrößen gewisse kritische Werte nicht unterschreiten dürfen.

Eine andere Möglichkeit besteht darin,  $E_1$  und  $E_2$  getrennt voneinander zu maximieren. Die durch die Bedingungen

$$\begin{aligned} \frac{\partial E_1}{\partial u_1} &= 0, \\ \frac{\partial E_2}{\partial u_2} &= 0 \end{aligned}$$

festgelegten Gleichgewichtslösungen nennt man "Nash"-Gleichgewichtslösungen, die im Rahmen der Spieltheorie formuliert worden sind. Durch die getrennte Maximierung wird die Strategie, eventuell eine der beiden Populationen auszurotten, vermieden. Die obige Bedingungen führen auf

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{1}{2}, \\ u_2 &= 1 + \frac{1}{k} - \sqrt{\left(1 + \frac{1}{k}\right) \frac{1}{k}}. \end{aligned}$$

Da  $u_1 < 1$  und  $u_2 < 1$ , sind die dazu gehörenden Gleichgewichtslösungen stabil, vgl. (5.1.6).

### 5.1.5 MAE bei vorgegebener Fangintensität

Es wird der Fall betrachtet, daß die Krillernte festgesetzt ist und daß die Walausbeute maximiert werden soll. In Gleichgewichtsfall ist die Beuterate für die Wale

$$E_2 = r_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_1}\right) x_2,$$

wie man aus Gleichung (5.1.5) entnimmt. Die Fangintensität  $u_1$  ist festgesetzt. Damit hat man das Optimierungsproblem:  $E_2$  soll maximiert werden unter der Nebenbedingung, daß

$$\begin{aligned} u_1 &= 1 - x_1 - kx_2 \\ &= \text{const} \end{aligned}$$

ist. Dieses Optimierungsproblem wird durch die Methode der Lagrange Multiplikatoren gelöst.

Diese Methode läßt sich allgemein auf folgendes Problem anwenden: die multivariable Funktion  $f(x_1, \dots, x_n)$  soll unter den  $k < n$  Nebenbedingungen

$$\begin{aligned} F_1(x_1, \dots, x_n) &= 0, \\ &\dots \\ F_k(x_1, \dots, x_n) &= 0 \end{aligned}$$

minimiert werden. Durch Einführung der neuen Variablen (Lagrange Multiplikatoren)  $\lambda_1, \dots, \lambda_k$  bildet man die Funktion

$$\Phi(x, \lambda) = f(x) + \sum_{i=1}^k \lambda_i F_i(x).$$

Minimierung von  $\Phi$  ist äquivalent zur Minimierung von  $f$  unter den Bedingungen. Die notwendigen Bedingungen für ein Extremum von  $\Phi$  sind

- 1)  $\frac{\partial \Phi}{\partial x_j}$  für  $j = 1, \dots, n$ ;
- 2)  $F_i(x) = 0$  für  $i = 1, \dots, k$ .

Für das obige Optimierungsproblem ist

$$\Phi(x, \lambda) = r_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_1}\right) x_2 + \lambda (1 - x_1 - kx_2 - u_1)$$

und man wird durch die notwendigen Bedingungen auf die Beziehungen

$$\begin{aligned} r_2 \left(\frac{x_2}{x_1}\right)^2 - \lambda &= 0, \\ r_2 \left(1 - 2\frac{x_2}{x_1}\right) - k\lambda &= 0, \\ 1 - x_1 - kx_2 - u_1 &= 0. \end{aligned}$$

geführt. Daraus erhält man

$$E_{2,\max} = r_2 \frac{1 + k - \sqrt{1 + k}}{k} x_2,$$

wenn

$$\begin{aligned} u_1 &= 1 - (1 + k + \sqrt{1 + k}) x_2, \\ E_1 &= r_1 (1 + \sqrt{1 + k}) (1 - (1 + k + \sqrt{1 + k}) x_2) x_2. \end{aligned} \quad (5.1.8)$$

Aus diesen Gleichungen leitet man folgende Beziehung zwischen der maximalen Walausbeute und der Krillausbeute ab, nämlich

$$E_{2,\max} = r_2 \frac{1 + k - \sqrt{1 + k}}{k} f(E_1)$$

wobei

$$f(E_1) = \frac{1 + k + \sqrt{1 + k}}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{1 + k + \sqrt{1 + k}}{2}\right)^2 - \frac{E_1}{r_1(1 + \sqrt{1 + k})(1 + k + \sqrt{1 + k})}}.$$

Durch die Wahl von  $u_1$  ist gemäß den Gleichungen (5.1.8) der Krillertrag  $E_1$  festgelegt,

$$E_1(u_1) = r_1(1 - u_1)u_1 \frac{1}{\sqrt{1 + k}}. \quad (5.1.9)$$

Aus Gleichung (5.1.9) ist ersichtlich, daß ein und derselbe Krillertrag bei niedriger und bei hoher Intensität  $u_1$  erzielt werden kann. Dieser Effekt trat bereits bei der Ausbeutung einer logistischen Population auf, vgl. § 5.1. Zu einem vorgegebenen Krillertrag existieren daher zwei mögliche maximale Walerträge. Fig. 5.4 zeigt den maximalen Walertrag als Funktion des Krillertrags. Bei zu

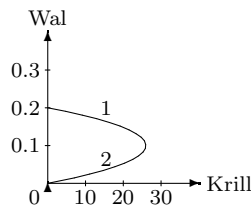


Fig. 5.4: Maximaler Walertrag als Funktion des Krillertrags

hoher Ernteintensität des Krill kann das System weniger Wale tragen. Kurve 1 der Fig. 5.4 erhält man für  $0 < u_1 < 1/2$ . In diesem Bereich wächst  $E_1$  monoton mit  $u_1$  an, die stationäre Krillpopulation nimmt ab und damit auch die Walausbeute. Kurve 2 erhält man, wenn  $u_1$  im Bereich  $1/2 < u_1 < 1$  variiert wird. In diesem Bereich nimmt  $E_1$  zu, wenn  $u_1$  abnimmt: die stationäre Krillpopulation wächst an und damit nimmt der Walertrag mit wachsendem Krillertrag zu. Dieser überraschende Effekt sollte unbedingt bei Managemententscheidungen berücksichtigt werden: es ist äußerst unwirtschaftlich und ökologisch nicht sinnvoll, das System mit zu hohen Ernteintensitäten auszubeuten.

### 5.1.6 MAE bei vorgegebenem Ertrag

Es wird die realistischere Situation betrachtet, daß der Ertrag für eine Population und nicht die Fangintensität (Ernteintensität) festgesetzt ist.

Tatsächlich werden ja bei internationalen Vereinbarungen für die Walausbeutung maximale Fangquoten und nicht -intensitäten vereinbart. Dieser Fall soll nun analysiert werden. Die Problemstellung lautet: Wie groß ist der MAE für den Krill bei festgesetzter Fangquote (Ertrag) für den Wal?

Mathematisch formuliert sich das Problem so:  $E_1 = r_1(1 - x_1 - kx_2)x_1$  ist unter der Nebenbedingung

$$\begin{aligned} E_2 &= r_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_1}\right) x_2 \\ &= \text{const} \end{aligned} \quad (5.1.10)$$

zu maximieren.

Zur Lösung wird wieder die Methode der Lagrange Multiplikatoren verwendet. Mit

$$\Phi = r_1(1 - x_1 - kx_2)x_1 + \lambda r_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_1}\right) x_2$$

erhält man aus den Bedingungen

$$\begin{aligned} \frac{\partial \Phi}{\partial x_1} &= 0, \\ \frac{\partial \Phi}{\partial x_2} &= 0 \end{aligned}$$

zusammen mit (5.1.10) die Beziehungen

$$\begin{aligned} r_1(1 - 2x_1 - kx_2) + \lambda r_2 \left(\frac{x_2}{x_1}\right)^2 &= 0, \\ -r_1 kx_1 + \lambda r_2 \left(1 - 2\frac{x_2}{x_1}\right) &= 0. \end{aligned}$$

Nach Elimination von  $\lambda$  erhält man  $x_1$  als Funktion von  $x_2$ , und zwar

$$x_1 = \frac{1}{4} \left( (1 + (4 - k)x_2) \pm \sqrt{(1 + (4 - k)x_2)^2 - 8(2 - 3kx_2)x_2} \right). \quad (5.1.11)$$

Mit Hilfe der Gleichungen (5.1.11) und (5.1.10) läßt sich die Krillausbeute in Abhängigkeit von der Walausbeute darstellen. Man gibt  $x_2$  vor, berechnet  $x_1$  aus Gleichung (5.1.11) und erhält aus der Gleichung (5.1.10)  $E_1$  und  $E_2$ .

Fig. 5.5 zeigt die Beziehung zwischen  $E_1$  und  $E_2$  für  $k = 1$ . Da Gleichung (5.1.11) zwei Lösungen hat, ergeben sich mehrere extremale Lösungen. Kurve 1 begrenzt die möglichen Kombinationen von Krill- und Walerträgen, d.h. Kombinationen oberhalb dieser Kurve sind nicht möglich. Kurve 2 erhält man,

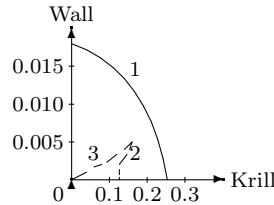


Fig. 5.5: Festgelegte Fangquote für den Wal

wenn der vorgeschriebene Walertrag bei kleinen Fangintensitäten erreicht wird. Kurve 3 erhält man, wenn der Krill überausbeutet wird.

Wie man aus Gleichung (5.1.7) ersieht, ist ein fest vorgegebener Walertrag durch zwei verschiedene Fangintensitäten zu realisieren, d.h. aber auch bei unterschiedlich hohen Walpopulationen.

## 5.2 Systeme mit drei Arten

Reale Ökosysteme bestehen aus sehr vielen Komponenten, so daß die intensive Bejagung einer Spezies Auswirkungen auf das gesamte Artenspektrum haben kann. Vollständig wird sich ein reales Ökosystem nie auf Gleichungen abbilden lassen. Um wenigstens einen kleinen Einblick in das Verhalten komplexer Systeme zu bekommen, werden zwei Systeme mit drei wechselwirkenden Arten betrachtet.

### 5.2.1 Eine Beute- und zwei Räuberpopulationen

Es wird ein System bestehend aus Krill  $N_1$ , Wal  $N_2$  und Krabbenfresser-Robbe  $N_3$  betrachtet. Die Wal- und Robbenpopulationen konkurrieren um die gemeinsame Nahrung, den Krill.

Für die Dynamik werden drei Differentialgleichungen formuliert, und zwar

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) N_1 - a_2 N_1 N_2 - a_3 N_1 N_3 - r_1 u_1 N_1, \\ \dot{N}_2 &= r_2 \left(1 - \frac{N_2}{b_2 N_1}\right) N_2 - r_2 u_2 N_2, \\ \dot{N}_3 &= r_3 \left(1 - \frac{N_3}{b_3 N_1}\right) N_3 - r_3 u_3 N_3, \end{aligned} \quad (5.2.1)$$

wobei  $u_1$ ,  $u_2$  und  $u_3$  die Fangintensitäten in Einheiten der jeweiligen Wachstumsraten sind. Durch die Normierung

$$x_1 = \frac{N_1}{K}, \quad x_2 = \frac{N_2}{b_2 K}, \quad x_3 = \frac{N_3}{b_3 K}$$

und

$$k_2 = \frac{a_2 b_2 K}{r_1}, \quad k_3 = \frac{a_3 b_3 K}{r_1}$$

erhält man das System

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= r_1 \left( 1 - u_1 - x_1 - k_2 x_2 - k_3 x_3 \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= r_2 \left( 1 - u_2 - \frac{x_2}{x_1} \right) x_2, \\ \dot{x}_3 &= r_3 \left( 1 - u_3 - \frac{x_3}{x_1} \right) x_3. \end{aligned} \tag{5.2.2}$$

Das System hat die stationären Lösungen

$$\begin{aligned} x_{s,1} &= \frac{1 - u_1}{1 + k_2(1 - u_2) + k_3(1 - u_3)}, \\ x_{s,2} &= \frac{(1 - u_1)(1 - u_2)}{1 + k_2(1 - u_2) + k_3(1 - u_3)}, \\ x_{s,3} &= \frac{(1 - u_1)(1 - u_3)}{1 + k_2(1 - u_2) + k_3(1 - u_3)}. \end{aligned}$$

Es soll nun untersucht werden, unter welchen Bedingungen diese Lösungen stabil sind. Man bildet zuerst die Jacobi-Matrix und setzt in diese die stationären Lösungen ein, d.h. man bildet die Jacobi-Matrix an der Stelle  $x = x_s$ ,

$$J(x_s) = \begin{pmatrix} -r_1 x_{s,1} & -r_1 k_2 x_{s,1} & -r_1 k_3 x_{s,1} \\ r_2 \left( \frac{x_{s,2}}{x_{s,1}} \right)^2 & -r_2 \frac{x_{s,2}}{x_{s,1}} & 0 \\ r_3 \left( \frac{x_{s,3}}{x_{s,1}} \right)^2 & 0 & -r_3 \frac{x_{s,3}}{x_{s,1}} \end{pmatrix}.$$

Zu untersuchen ist, ob die Eigenwerte von  $J$  nur negative Realteile besitzen. Aus der Jacobi-Matrix erhält man in der üblichen Weise das charakteristische Polynom für die Eigenwerte

$$\lambda^3 + C_2 \lambda^2 + C_1 \lambda + C_0 = 0, \tag{5.2.3}$$

wobei sich die Koeffizienten  $C_0$ ,  $C_1$  und  $C_2$  durch die Elemente der Matrix  $J(x_s)$  ausdrücken lassen.

**Satz 5.2.1** *Die Lösungen des Polynoms 3. Grades (5.2.3) haben alle negative Realteile, wenn folgende Bedingungen erfüllt sind:*

- 1)  $C_2 > 0$  und  $C_0 > 0$ ;
- 2)  $C_2 C_1 - C_0 > 0$ .

Diese Bedingungen sind ein Spezialfall der Routh-Hurwitz Kriterien für die Stabilität linearer Systeme. Sie sind notwendig und hinreichend.

Für  $u_1, u_2, u_3 < 1$  sind die stationären Lösungen alle positiv, so daß die Bedingung 1) des Satzes unmittelbar erfüllt ist. Die Bedingung 2) ist ebenfalls erfüllt, wie man leicht nachrechnen kann.

Das bedeutet, daß die stationäre Lösung  $x_s$  stabil ist, wenn die Ernteintensitäten kleiner als die Reproduktionsraten sind.

Insbesondere findet keine vollständige Verdrängung einer Art durch den Nahrungskonkurrenten statt. Beide Arten koexistieren für alle biologisch sinnvollen Parameterwerte  $r_1, r_2, r_3 > 0$  und  $k_2, k_3 > 0$ . Das Verhalten dieses Konkurrenzmodelles ist also wesentlich verschieden von den im Kapitel 4 diskutierten Modellen, bei denen sowohl Koexistenz als auch Verdrängung auftreten können. Der Grund dafür ist, daß in diesem Modell die gemeinsame Nahrung gemäß der logistischen Gleichung wächst und damit im Bereich geringer Populationsdichte auf eine Verringerung mit erhöhter Reproduktion reagiert. Im Gegensatz zu diesem "reaktiven" System wurde bei der Ableitung der Konkurrenzmodelle im vorigen Kapitel angenommen, daß sich die gemeinsame Ressource mit konstanter Rate erneuert. Die letztere Annahme ist für die von Gause [Gau34] durchgeführten Experimente durchaus zutreffend.

Aus den stationären Lösungen sieht man unmittelbar, daß der Nahrungskonkurrent der bejagten Art in seiner Entwicklung begünstigt wird. Der Zusammenhang ist nichtlinear. Fig. 5.6 zeigt das dynamische Verhalten des Systems, wenn nur der Wal bejagt wird. Die Krillbiomasse und die Zahl der

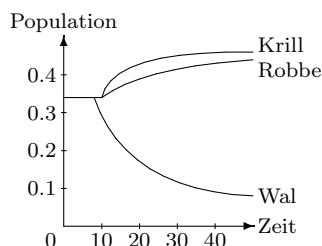


Fig. 5.6: Das Verhalten des Systems bei Bejagung des Wals

Robben steigen an. Dieses Verhalten ist typisch für marine Ökosysteme. Die intensive Ausbeutung einer Art hat eine Vermehrung der nichtbejagten Konkurrenten zur Folge. In der Antarktis wurde z.B. eine starke Vermehrung der Krabbenfresser-Robbe bei gleichzeitigem Rückgang der Bartenwale beobachtet. Ebenso ist der Bestand der nur gering bejagten Zwergwale stark angewachsen, vgl. [BM83]. Beide Arten sind Nahrungskonkurrenten des intensiv bejagten Bartenwales. Wenn der Krill und der Wal bejagt werden, ist das Problem der Berechnung optimaler Intensitäten  $u_1$  und  $u_2$  mathematisch im letzten

Abschnitt behandelten Problem für ein System aus nur zwei Komponenten äquivalent.

Im Gleichgewicht gilt nämlich  $x_3 = x_1$  für  $u_3 = 0$ . Damit ergeben sich mit den Variablen

$$\begin{aligned} y_1 &= (1 + k_3)x_1, \\ y_2 &= (1 + k_3)x_2 \end{aligned}$$

und mit dem Parameter  $k = k_2/(1 + k_3)$  für die stationären Ertragsraten  $\tilde{E}_1 = u_1 y_{s,1}$  und  $\tilde{E}_2 = u_2 y_{s,2}$  dieselben Gleichungen (5.1.7) wie im Fall zweier Spezies.

## 5.2.2 Ein System mit drei trophischen Ebenen

In einer Nahrungskette fließt Energie von den Primärproduzenten über die Herbivoren zu den Karnivoren und von dort letztlich zu den Destruenten, wobei der Wirkungsgrad der Energieumwandlung von einer zur nächsten Ebene abnimmt. Eine trophische Ebene in einem Ökosystem ist gekennzeichnet durch ihre Position innerhalb dieser Hierarchie. Als Beispiel wird ein System aus drei trophischen Ebenen mit den Komponenten Krill, Tintenfisch und Pottwal betrachtet. Die Tintenfische ernähren sich vom Krill und die Pottwale ernähren sich von den Tintenfischen. Die Populationsdynamik wird durch drei gekoppelte logistische Differentialgleichungen beschrieben.

Mit der Normierung

$$x_1 = \frac{N_1}{K}, \quad x_2 = \frac{N_2}{b_2 K}, \quad x_3 = \frac{N_3}{b_2 b_3 K}$$

und

$$k_2 = \frac{a_2 b_2 K}{r_1}, \quad k_3 = \frac{a_3 b_2 b_3 K}{r_2}$$

lauten die Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= r_1 \left( 1 - u_1 - x_1 - k_2 x_2 \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= r_2 \left( 1 - \frac{x_2}{x_1} - k_3 x_3 \right) x_2, \\ \dot{x}_3 &= r_3 \left( 1 - u_3 - \frac{x_3}{x_2} \right) x_3, \end{aligned} \tag{5.2.4}$$

$u_1$  und  $u_3$  sind die Fangintensitäten für die Krill- bzw. Walausbeute. Die stationären Lösungen sind

$$\begin{aligned} x_{s,1} &= -\frac{1}{2} \frac{1 + k_2 - G(1 - u_1)}{x_{s,1} G} + \frac{1}{2} \sqrt{\left( \frac{1 + k_2 - G(1 - u_1)}{G} \right)^2 + 4 \frac{1 - u_1}{G}}, \\ x_{s,2} &= \frac{1}{1 + G x_{s,1}}, \\ x_{s,3} &= (1 - u_3) x_{s,2} \end{aligned}$$



mit  $G = k_3(1 - u_3)$ .

Die Stabilitätsanalyse wird genauso wie bei dem letztbehandelten System durchgeführt und soll hier nicht in den einzelnen Schritten dargestellt werden. Das Ergebnis ist: die stationären Lösungen sind stabil für  $u_1 < 1$  und  $u_3 < 1$ .

Das System mit drei trophischen Ebenen unterscheidet sich erheblich von dem System mit nur zwei trophischen Ebenen. Die Bejagung des Wals am Ende der Nahrungskette führt nicht zu einer Vermehrung des Krill- sondern zu einer Vermehrung des Tintenfischbestandes. Dieses Ergebnis ist unabhängig von der Wahl der Parameter, denn für  $0 < u_3 < 1$  und für positive Modellparameter gilt

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial u_3} x_{s,1} &< 0, \\ \frac{\partial}{\partial u_3} x_{s,2} &> 0. \end{aligned}$$

Zur Illustration ist in Fig. 5.7 das dynamische Verhalten des Systems nach Beginn des Walfanges gezeigt. Die Bejagung des Wals, die zum Zeitpunkt  $t = 10$  einsetzt, führt zur Abnahme des Krillbestandes und zur Zunahme des Tintenfischbestandes.

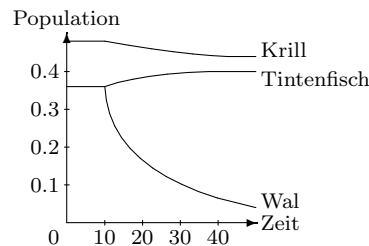


Fig. 5.7: System mit drei trophischen Ebenen

## 5.3 Modifikation durch Dichteabhängigkeit der Reproduktion

Die bisher behandelten Modelle sind alle unrealistisch bei geringen Populationsdichten: im Gegensatz zur Erfahrung kann die Dichte beliebig nahe an Null herankommen, ohne daß die Population ausstirbt. Die triviale stationäre Lösung  $N_s = 0$  ist sogar instabil. Bei geringen Dichten können zwei Effekte die Population aussterben lassen:

- 1) Die Wahrscheinlichkeit, einen Fortpflanzungspartner zu finden, wird so gering, daß die Sterberate die Geburtenrate übersteigt.

- 2) Wenn die Tiere in Herden leben, werden die Jungtiere nicht mehr ausreichend geschützt.

### 5.3.1 Modell für eine Population

Um die Dichteabhängigkeit der Reproduktion bei kleinen Dichten zu beschreiben, wird der Ansatz des logistischen Wachstums modifiziert, und zwar

$$\dot{N} = r \left( \frac{G}{r} f(N) - \frac{S}{r} - u - \frac{N}{K} \right) N \quad (5.3.1)$$

wobei  $f(N)$  eine monoton wachsende Funktion der Populationsdichte  $N$  ist mit

$$\begin{aligned} f(0) &= 0, \\ \lim_{N \rightarrow \infty} f(N) &= 1. \end{aligned} \quad (5.3.2)$$

Hier bedeuten  $G$  die Geburtenrate bei hoher Dichte,  $S$  die Sterberate,  $K$  die Kapazität bei hoher Dichte und  $u$  die Ernteintensität. Der Parameter  $r$  ist definiert als  $r = G - S > 0$ .

Für  $N \rightarrow \infty$  wird aus Gleichung (5.3.1) also genau das klassische Modell für retardiertes Wachstum. Im folgenden wird das Modell wie üblich durch  $x = N/K$  normiert.

Im Gegensatz zum klassischen Ansatz besitzt das modifizierte Modell einen stabilen stationären Zustand  $x_s = 0$ . Es ist nämlich

$$\frac{d}{dx} \dot{x} = r \left( \frac{G}{r} f(Kx) - \frac{S}{r} - u - x \right) + r \left( \frac{G}{r} K f'(Kx) - 1 \right) x,$$

so daß sich für  $x_s = 0$  der Eigenwert  $\lambda = -S - ru$  ergibt. Der Eigenwert ist auch dann negativ, wenn nicht beerntet wird.

Es wird nun der spezielle Ansatz  $f(N) = N/(N + C)$  betrachtet. Dieser Ansatz besitzt die oben geforderten Eigenschaften (5.3.2). Die normierte Differentialgleichung lautet nun

$$\dot{x} = r \left( \frac{G}{r} \frac{x}{x+c} - \frac{S}{r} - u - x \right) x$$

wobei  $c = C/K$  ist. Diese Gleichung hat die drei stationären Zustände

$$\begin{aligned} x_{s,1} &= 0, \\ x_{s,2} &= -\frac{1}{2} (c + u - 1) + \frac{1}{2} \sqrt{D}, \\ x_{s,3} &= -\frac{1}{2} (c + u - 1) - \frac{1}{2} \sqrt{D} \end{aligned} \quad (5.3.3)$$

mit  $D = (c + u - 1)^2 - 4c \left( \frac{S}{r} + u \right)$ . Die Diskriminante ist nichtnegativ, falls gilt

$$0 < c < 1 + 2\frac{S}{r} + u \pm \sqrt{\left(1 + 2\frac{S}{r}\right)^2 - 1 + 4\left(1 + 2\frac{S}{r}\right)u}$$

(wähle “–”).

Die zu diesen Zuständen gehörenden Eigenwerte sind

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -S - ru, \\ \lambda_2 &= r \left( \frac{G}{r} \frac{c}{(c + x_{s,2})^2} - 1 \right) x_{s,2}, \\ \lambda_3 &= r \left( \frac{G}{r} \frac{c}{(c + x_{s,3})^2} - 1 \right) x_{s,3}.\end{aligned}\tag{5.3.4}$$

Es gilt  $\lambda_1 < 0$ ,  $\lambda_2 < 0$  und  $\lambda_3 > 0$ , d.h. die stationären Zustände  $x_{s,1}$  und  $x_{s,2}$  sind stabil.

Fig. 5.8 zeigt die stationären Lösungen als Funktion der Ernteintensität  $u$ . Wenn  $u$  einen kritischen Wert übersteigt, hat das System nur noch die stationäre Lösung  $x_{s,1} = 0$ . Im Bereich  $0 < u < u_{\text{crit}}$  existieren drei stationäre Lösungen. Die stabilen Lösungen (Kurve 1 und Kurve 2) werden durch die instabile Lösung (Kurve 3) getrennt. Kurve 3 trennt die Attraktionsbereiche der beiden stabilen stationären Zustände. Wird diese Kurve überschritten, dann wechselt das System den stationären Zustand.

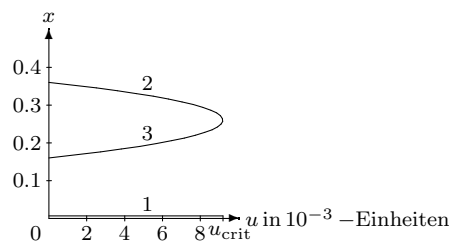


Fig. 5.8: Verlauf der stationären Lösungen

Den kritischen Wert von  $u$  erhält man, wenn man in Gleichung (5.3.3) Diskriminante  $D$  gleich Null setzt,

$$u_{\text{crit}} = c + 1 \pm \sqrt{4c \left( 1 + \frac{S}{r} \right)}.$$

Die Lösung mit Vorzeichen “+” ist immer größer als 1 und führt daher auf keine stabilen stationären Zustände. Der Parameter  $c$  beschreibt das Ausmaß der Dichteabhängigkeit der Geburtenraten. Für  $c = 0$  erhält man den logistischen Fall und  $u_{\text{crit}} = 1$ . Mit wachsendem  $c$  nimmt die kritische Ernteintensität  $u_{\text{crit}}$  ab. D.h., je ausgeprägter die Dichteabhängigkeit ist, desto empfindlicher reagiert das System auf Erntemaßnahmen und desto größer wird die Gefahr der Ausrottung.

### 5.3.2 Das Krill-Wal-System

Es wird angenommen, daß die Krillpopulation  $N_1$  eine so hohe Dichte besitzt, daß die Dichteabhängigkeit der Geburtenrate vernachlässigt werden kann. Für die Walpopulation  $N_2$  soll jedoch eine starke Dichteabhängigkeit bestehen. Das Differentialgleichungssystem (5.1.2) für das Krill-Wal System wird daher entsprechend Gleichung (5.3.1) modifiziert. Mit der üblichen Normierung

$$\begin{aligned} x_1 &= \frac{N_1}{K}, \\ x_2 &= \frac{N_2}{bK} \end{aligned}$$

lauten die Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= r_1 \left( 1 - u_1 - x_1 - kx_2 \right) x_1, \\ \dot{x}_2 &= r_2 \left( \frac{G}{r_2} f(x_2) - \frac{S}{r_2} - u_2 - \frac{x_2}{x_1} \right) x_2. \end{aligned} \quad (5.3.5)$$

Die Eigenschaften von  $f(x_2)$  sind durch (5.3.2) festgelegt. Es wird der Fall betrachtet, daß nur der Krill ausgebeutet wird, d.h.  $u_2 = 0$ .

Im Gegensatz zu dem im Abschnitt 5.1.3 behandelten System ist der stationäre Zustand  $x_{s,1} > 0$  und  $x_{s,2} = 0$  stabil. Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix für diesen Zustand sind  $\lambda_1 = -r_1(1 - u_1)$  und  $\lambda_2 = -S$ . Falls ein zweiter stabiler stationärer Zustand  $x_{s,1} > 0$  und  $x_{s,2} > 0$  existiert, gibt es notwendigerweise zwei Attraktionsbereiche. Das bedeutet: das System, das sich in einem der beiden Zustände befindet, hat nur eine begrenzte Fähigkeit, nach einer Störung wieder in diesen Zustand zurückzukehren. Wird die Störung so groß, daß die Grenze zwischen den Attraktionsbereichen überschritten wird, dann wird das System den jeweils anderen Zustand annehmen.

Für den speziellen Ansatz

$$f(x_2) = \frac{x_2}{x_2 + c}$$

besitzt das System zwei stabile stationäre Lösungen für  $0 < c < c_{\text{crit}}$  und  $0 < u < u_{\text{crit}} < 1$ . Die Werte  $c_{\text{crit}}$  und  $u_{\text{crit}}$  erhält man aus der Stabilitätsanalyse des Systems. Wenn  $u > u_{\text{crit}}$  ist, dann bricht die Walpopulation zusammen. Aber auch für  $u < u_{\text{crit}}$  ist es möglich, daß die Wale aussterben, nämlich dann, wenn durch eine Störung der Attraktionsbereich der stationären Lösung  $x_{s,2} > 0$  verlassen wird.

Dieses Verhalten wird an einem numerischen Beispiel demonstriert. Fig. 5.9 zeigt den Verlauf der Krill- und Walpopulation nach zwei Störungen unterschiedlicher Größe. Nach der ersten kleinen Störung kehrt das System in den

Ausgangszustand zurück. Die zweite Störung führt dazu, daß der Attraktionsbereich des Ausgangszustandes verlassen wird: die Walpopulation bricht zusammen, die Krillpopulation steigt an. Um das Verhalten des Systems zu verstehen, reicht die Analyse der lokalen Stabilität des Systems alleine nicht aus. Von ebenso großer Bedeutung ist die Kenntnis des Attraktionsbereiches der stabilen stationären Zustände. Nur dann kann man Aussagen über die Verwundbarkeit (Vulnerability) des Systems treffen.

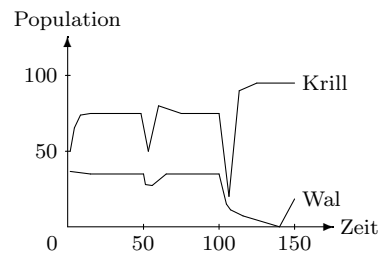


Fig. 5.9: Zeitliche Entwicklung des Krill-Wal Systems

Grundlegende Untersuchungen über Verwundbarkeit von Ökosystemen findet man in den Arbeiten von Goh [Goh75], [Goh76].



# Kapitel 6

## Temperatur und Entwicklung

Bei den bisherigen Modellansätzen wurde davon ausgegangen, daß sich die Populationen unabhängig von äußeren Umwelteinflüssen entwickeln. Diese Voraussetzung wird stillschweigend immer dann getroffen, wenn die Modellparameter, die die Geschwindigkeit von Wachstum und Entwicklung bestimmen, zeitunabhängig formuliert werden. Gerade diese Parameter weisen aber eine starke Temperaturabhängigkeit auf, so daß man für eine realistische Simulation der Populationsdynamik den Einfluß des Temperaturverlaufes auf diese Parameter im Modell berücksichtigen muß. Wenn die Wachstumsraten als Funktion der Temperatur formuliert sind, erhält man bei nichtkonstanten Temperaturverläufen Differentialgleichungen mit zeitabhängigen Parametern.

### 6.1 Die Geschwindigkeit enzymatischer Reaktionen als Funktion der Temperatur

#### 6.1.1 Der Ansatz von Arrhenius

Die Reaktionsgeschwindigkeiten elementarer chemischer Reaktionen sind in einfacher Weise von der Temperatur abhängig. Für viele Reaktionen ist in weiten Temperaturbereichen der von Arrhenius (1889) formulierte Ansatz für die Temperaturabhängigkeit der Reaktionskonstanten gültig, und zwar

$$k(T) = C \exp\left(-\frac{E_A}{RT}\right). \quad (6.1.1)$$

Hierbei bedeutet  $R$  die Gaskonstante,  $E_A$  die Aktivierungsenergie der Reaktion und  $T$  die Temperatur.  $C$  ist eine Konstante, die sich auf die Reaktionsgeschwindigkeit einer Referenztemperatur  $T_0$  beziehen läßt,

$$k(T) = k(T_0) \exp\left(\frac{E_A}{R} \frac{T - T_0}{TT_0}\right).$$

Dieser Ansatz läßt sich natürlich in dieser Form nicht direkt für die Entwicklungsgeschwindigkeit eines Organismus verwenden, da biochemische Reaktionen auf die Existenz intakter Zellstrukturen, die eine Kompartimentierung der Reaktionsräume bewirken oder die Reaktion katalysieren, angewiesen sind. Eine Temperaturerhöhung, die die Geschwindigkeit elementarer chemischer Reaktionen erhöht, bewirkt ebenso eine Beschleunigung des Zerfalls dieser Strukturen.

Im Gegensatz zu den elementaren chemischen Reaktionen werden biochemische Reaktionen durch Enzyme katalysiert. Enzyme sind Proteine mit komplexen Sekundärstrukturen, die für die Katalyse wesentlich sind. Schon eine geringe Deformation des katalytischen Zentrums hat zur Folge, daß das Substrat der Reaktion nicht mehr "paßt". Die Aktivierungsenergien für solche Konformationsänderungen sind niedrig, da über durch Effektormoleküle bewirkte Konformationsänderungen die Aktivität biochemischer Reaktionssysteme geregelt wird. Sekundärstrukturen sind daher nur in einem engen Temperaturbereich stabil. Eine Temperaturerhöhung beschleunigt zwei entgegenwirkende Prozesse: die Geschwindigkeit der elementaren chemischen Reaktion wird erhöht und gleichzeitig die Denaturierungsrate des Enzyms. Die einfachste Form einer enzymatischen Reaktion ist



Das Substrat  $S$  bildet mit dem freien Enzym  $E$  den Enzymsubstratkomplex  $ES$ , der in das freie Enzym  $E$  und in das Produkt  $P$  zerfällt.

### 6.1.2 Elementare Reaktionsgleichungen

Im folgenden gelten die Bezeichnungen:  $e$  ist die Konzentration des freien Enzyms,  $e_s$  die Konzentration des Enzymsubstratkomplexes,  $e_t$  die totale Enzymkonzentration,  $s$  die Konzentration des Substrates und  $p$  ist die Konzentration des Produktes. Die elementaren Reaktionsgleichungen für diese Reaktion sind

$$\begin{aligned} \dot{s} &= -k_1 e s, \\ \dot{e}_s &= k_1 e s - k_2 e_s, \\ \dot{p} &= k_2 e_s. \end{aligned} \tag{6.1.2}$$

Da die Gesamtmenge des Enzyms bei der Katalyse nicht verändert wird, gilt der Erhaltungssatz

$$\begin{aligned} e + e_s &= e_t \\ &= \text{const.} \end{aligned}$$

Die Reaktionskonstanten  $k_1$  und  $k_2$  werden als mikroskopische Reaktionskonstanten bezeichnet.



Für die meisten biochemischen Reaktionen ist die Enzymkonzentration um mehrere Größenordnungen geringer als die Substratkonzentration, d.h. es gilt  $e_t/s \ll 1$ . Es läßt sich zeigen, daß es dann gerechtfertigt ist, Quasistationarität für die zweite Gleichung (6.1.2) anzunehmen, d.h.  $\dot{e}_s = 0$ .

Setzt man aus der Massenbilanzgleichung  $e + e_s = e_t$  die Funktion  $e$  in die zweite Gleichung (6.1.2) ein, dann erhält man für die stationäre Konzentration des  $ES$ -Komplexes

$$e_s = \frac{k_1 s e_t}{k_1 s + k_2}.$$

Die Geschwindigkeit der Gesamtreaktion erhält man aus der dritten Gleichung (6.1.2), nämlich

$$\begin{aligned} V &= \dot{p} \\ &= \frac{k_2 s e_t}{s + \frac{k_2}{k_1}}. \end{aligned} \quad (6.1.3)$$

Gleichung (6.1.3) ist das bekannte enzymkinetische Gesetz von Michaelis und Menten aus dem Jahre 1913.

### 6.1.3 Reaktionsgeschwindigkeit

Die maximale Reaktionsgeschwindigkeit ist

$$V_{\max} = k_2 e_t.$$

Den Quotienten der mikroskopischen Reaktionskonstanten  $k = k_2/k_1$  bezeichnet man als Michaelis-Konstante. Sie ist gleich derjenigen Substratkonzentration, bei der die halbmaximale Geschwindigkeit erreicht wird. Man bezeichnet  $k$  auch als makroskopische Reaktionskonstante.

Die Maximalgeschwindigkeit der Reaktion  $V_{\max}$  ist der mikroskopischen Reaktionskonstanten  $k_2$ , der Zerfallskonstanten des Enzymsubstratkomplexes und der Gesamtkonzentration des Enzyms  $e_t$  proportional.  $e_t$  bedeutet aber die Gesamtkonzentration der Enzyme mit intakter Sekundärstruktur. Mit wachsender Temperatur nimmt der Anteil der Enzyme mit intakter Sekundärstruktur ab, so daß der folgende Ansatz plausibel erscheint:

$$e_t(T) = e_t(T_0) (1 - f(T)).$$

Hierbei bedeutet  $T_0$  eine Referenztemperatur und  $f(T)$  ist eine monoton wachsende Funktion von  $T$ . In der Literatur findet man verschiedene Ansätze für  $f(T)$ . Setzt man für  $k_2$  und  $f(T)$  jeweils die Arrheniusgleichung an, dann erhält man die Funktion

$$V_{\max}(T) = k_2(T_0) \exp\left(\frac{E_A}{R} \frac{T - T_0}{TT_0}\right) e_t(T_0) \left(1 - C \exp\left(\frac{E_D}{R} \frac{T - T_0}{TT_0}\right)\right). \quad (6.1.4)$$

Die Reaktionsgeschwindigkeit wächst zunächst mit wachsender Temperatur an, erreicht einen maximalen Wert und geht dann auf Null zurück für

$$T_{\text{crit}} = \frac{T_0}{1 + \frac{RT_0}{E_D} \ln C}.$$

Fig. 6.1 zeigt den Verlauf von  $V_{\text{max}}$  als Funktion von  $T$ .

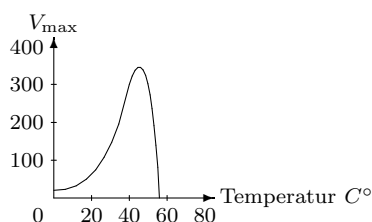


Fig. 6.1: Reaktionsgeschwindigkeit als Funktion der Temperatur

Mit Gleichung (6.1.4) läßt sich die Temperaturabhängigkeit vieler biologischer Wachstumsprozesse gut beschreiben. Oft liefert der folgende etwas einfachere Ansatz bereits eine ausreichende Übereinstimmung mit experimentellen Daten:

$$V(T) = V(T_0)e^{aT} (1 - Ce^{bT}). \quad (6.1.5)$$

## 6.2 Die Entwicklung von Organismen als Funktion der Temperatur

### 6.2.1 Biologische Zeit

Es ist naheliegend, für die Entwicklungsgeschwindigkeit von Organismen Ausdrücke der Form der Gleichungen (6.1.4) oder (6.1.5) anzusetzen. Man kann sich z.B. vorstellen, daß bei der Reifung eines Organismus enzymatische Reaktionen ablaufen, die von einem Regelenzym gesteuert werden, das am Anfang einer Synthesekette steht. Die Entwicklungsgeschwindigkeit oder die Entwicklungsrate  $r(T)$  läßt sich zwar nicht einheitlich für alle Organismen theoretisch ableiten, aber es hat sich erwiesen, daß sich die obigen für die Enzymkinetik abgeleiteten Zusammenhänge auch für die Entwicklung von Organismen zumindest deskriptiv verwenden lassen. Man muß allerdings noch berücksichtigen, daß bei den meisten Organismen anders als bei den elementaren chemischen Reaktionen unterhalb einer bestimmten Temperatur  $T$  kein Wachstum stattfindet. Die Entwicklungsrate  $r(T)$  wird daher gleich Null gesetzt, wenn die Temperatur die empirisch bestimmte Minimaltemperatur  $T_{\text{min}}$  unterschreitet.

Wenn die Funktion  $r(T)$  bekannt ist, dann läßt sich der Populationsverlauf auch für beliebige Temperaturverläufe berechnen. Mit Hilfe der Funktion  $r(T)$  lassen sich biologisch bedeutsame Parameter definieren.

**Definition 6.2.1** Die Entwicklungszeit  $t_d$  ist definiert durch

$$\int_0^{t_d} r(T(t)) dt = T_{\text{crit}}.$$

Durch die Normierung  $d(T) = r(T)/T_{\text{crit}}$  erhält man die äquivalente Definition

$$\int_0^{t_d} d(T(t)) dt = 1.$$

Diese Variable läßt sich biologisch interpretieren:  $d(T) \Delta t$  ist der Anteil der Entwicklung, der im Zeitintervall  $(t, t+\Delta t)$  bei der Temperatur  $T$  abgeschlossen wurde.

Das Integral

$$\int_0^t r(T(s)) ds =: \tau$$

wird als biologische Zeit bezeichnet. In der Literatur wird  $\tau$  sowohl durch  $d(T)$  als auch durch  $r(T)$  definiert. Die Begriffsbildungen sind hier nicht einheitlich.

## 6.2.2 Das Modell von Logan et al.

Es werden zwei einfache Ansätze für  $r(T)$  betrachtet, die die gebräuchlichsten Ausdrücke für die biologische Zeit liefern. Der erste Ansatz ist

$$r(T) = \begin{cases} 0 & \text{falls } T \leq T_{\text{min}}, \\ 1 & \text{falls } T > T_{\text{min}}. \end{cases} \quad (6.2.1)$$

Für diesen Ansatz ist die biologische Zeit

$$\tau = \sum_i \Delta t_i,$$

wobei  $\Delta t_i$  diejenigen Zeitintervalle, in denen  $T > T_{\text{min}}$ , bezeichnet. Der zweite Ansatz ist

$$r(T) = \begin{cases} 0 & \text{falls } T \leq T_{\text{min}}, \\ aT & \text{falls } T > T_{\text{min}}. \end{cases} \quad (6.2.2)$$

Die biologische Zeit ist proportional der Fläche unter der Temperaturkurve für  $T > T_{\text{min}}$ , und zwar

$$\tau = a \int_0^t T(s) ds$$

für  $T > T_{\min}$ . Bei diskreten Zeitintervallen wird das Integral durch die endliche Summe

$$\sum_i T_i \Delta t_i$$

approximiert, so daß für äquidistante Intervalle die biologische Zeit proportional der Temperatursumme ist,  $\tau = \Delta t \sum_i T_i$ . Diese Approximationen gelten nur innerhalb eines kleinen Temperaturintervalls. Wenn man für größere Temperaturbereiche realistisch rechnen will, benötigt man nichtlineare Zusammenhänge, die auch das Temperaturverhalten bei hohen Temperaturen beschreiben.

Das folgende Modell wurde von Logan et al. [Lea76] vorgeschlagen und läßt sich gut auf die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung von Arthropoden anwenden:

$$r(T) = C \left( \exp(aT) - \exp\left(aT_M - \frac{T - T_M}{\Delta T}\right) \right), \quad (6.2.3)$$

wobei  $T_M$  die Grenztemperatur bedeutet, ab der die betrachtete Art nicht mehr existieren kann, und  $\Delta T$  die Breite des Grenzbereiches zwischen der optimalen Temperatur und der Grenztemperatur ist.

Fig. 6.2 zeigt die Entwicklungsdauer des Protonymph *T. mcdanieli* als Funktion der Temperatur. Die Meßwerte lassen sich gut durch die Gleichung (6.2.3) beschreiben.

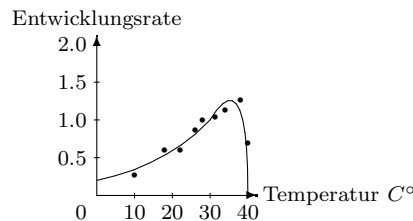


Fig. 6.2: Entwicklungsrate als Funktion der Temperatur

### 6.3 Populationsdynamik bei beliebigen Temperaturverläufen

Wenn der Zusammenhang zwischen Entwicklungsrate und Temperatur bekannt ist, dann lassen sich die bisherigen Modellansätze auch für nichtkonstante Temperaturverläufe verwenden.

### 6.3.1 Exponentielles Wachstum

Die Wachstumsrate  $r$  wird als Funktion der Temperatur formuliert. Die Differentialgleichung für das Wachstum einer Population mit sich überlappenden Generationen lautet dann

$$\dot{N} = r(T(t)) N.$$

Diese Gleichung ist eine homogene lineare Differentialgleichung mit zeitabhängigen Koeffizienten. Die Lösung ist

$$N(t) = N_0 \exp\left(\int_0^t r(T(s)) ds\right).$$

Definiert man das Integral

$$\tau = \int_0^t r(T(s)) ds$$

als biologische Zeit, dann hat man auf der biologischen Zeitskala eine Differentialgleichung mit konstanten Koeffizienten mit der Lösung

$$N(\tau) = N_0 e^\tau.$$

Oft ist es nützlich, den zeitlichen Verlauf der Population abzuschätzen, wenn man den genauen Temperaturverlauf nicht kennt, aber die maximale und minimale Temperatur angeben kann. Es wird vorausgesetzt, daß die Funktion  $r(T)$  in dem betrachteten Temperaturintervall monoton wächst. Aus der Ungleichung

$$\begin{aligned} t r(T_{\min}) &= \int_0^t r(T_{\min}) dt \\ &\leq \int_0^t r(T(s)) ds \\ &\leq \int_0^t r(T_{\max}) ds \\ &= t r(T_{\max}) \end{aligned}$$

folgt

$$\begin{aligned} N_{\min}(t) &:= N_0 \exp(r(T_{\min})t) \\ &\leq N(t) \\ &\leq N_0 \exp(r(T_{\max})t) \\ &=: N_{\max}(t). \end{aligned}$$

Der tatsächliche zeitliche Verlauf der Population  $N(t)$  liegt also zwischen den beiden begrenzenden Verläufen  $N_{\min}(t)$  und  $N_{\max}(t)$ .

### 6.3.2 Logistisches Wachstum

Das logistische Wachstum läßt sich genauso behandeln wie das exponentielle Wachstum, wenn die Kapazität  $K$  nicht temperaturabhängig ist. Die Differentialgleichung

$$\dot{N} = r(T(t)) \left(1 - \frac{N}{K}\right) N \quad (6.3.1)$$

hat die Lösung

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 - (N_0 - K)e^{-\tau}}$$

mit  $\tau = \int_0^t r(T(s)) ds$ .

Wenn  $r(T(t)) > 0$  gilt, dann wird unabhängig vom Temperaturverlauf asymptotisch immer die maximale Populationsgröße  $K$  erreicht. Unter denselben Voraussetzungen wie beim exponentiellen Wachstum gilt die Ungleichung  $N_{\min}(t) \leq N(t) \leq N_{\max}(t)$  mit

$$\begin{aligned} N_{\min}(t) &= N(r(T_{\min}), t), \\ N_{\max}(t) &= N(r(T_{\max}), t). \end{aligned}$$

Fig. 6.3 zeigt einen Temperaturverlauf und den entsprechenden Populationsverlauf einer logistischen Population mit der in Gleichung (6.2.3) dargestellten Temperaturabhängigkeit der Wachstumsrate. Der Temperaturverlauf wird durch eine Rechteckfunktion beschrieben, so daß man für Gleichung (6.3.1) eine Folge von sukzessiven Anfangswertproblemen erhält. Die Temperatur ist zunächst niedrig, so daß die Entwicklungsrate klein ist. Das Wachstum der Population erfolgt daher zunächst langsam. Bei anwachsender Temperatur beschleunigt sich das Wachstum, bis zu hohe Temperaturen erreicht werden, die zu einer Verlangsamung des Wachstums führen. Der häufig verwendete Ansatz des Temperaturintegrals oder der Temperatursumme würde hier zu einer weiteren Beschleunigung des Wachstums führen. Dieser Ansatz kann also nur dann verwendet werden, wenn die Temperatur die optimale Temperatur nie übersteigt. Abbildung 6.3 zeigt den Verlauf von  $N(t)$  und die beiden einhüllenden Verläufe für konstante minimale und optimale Temperatur.

## 6.4 Weitere Einflußfaktoren

### 6.4.1 Der Einfluß der Tageslänge

Das Wachstum eines Organismus kann außer von der Temperatur noch von zahlreichen anderen äußeren Faktoren abhängen. Am Beispiel der Faktoren Tageslänge und Feuchtigkeit wird gezeigt, wie sich die Modelle entsprechend erweitern lassen.

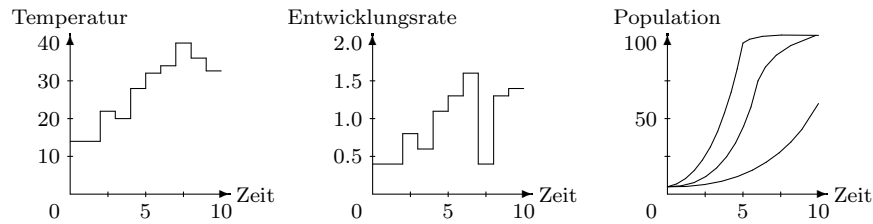


Fig. 6.3: Zeitlicher Verlauf der Temperatur, Entwicklungsrate und Population

Viele Pflanzen, aber auch Tiere, zeigen den Effekt des Photoperiodismus, d.h. der Beginn der Entwicklung (Beginn des Wachstums, Schlupf) hängt nicht primär von der Temperatursumme oder dem Temperaturintegral, sondern von der Tageslänge ab.

Es ist sinnvoll anzunehmen, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit nach der Auslösung der Entwicklung in ähnlicher Weise wie bisher dargestellt von der Temperatur abhängt. Der auslösende Effekt der Tageslänge  $l$  kann durch eine Schwellenfunktion z.B. der Form

$$g(l) = 1 - \exp\left(-\left(\frac{l}{l_a}\right)^\gamma\right)$$

beschrieben werden.  $l_a$  bedeutet die auslösende Tageslänge und der Parameter  $\gamma > 1$  bestimmt die Steilheit der Schwelle. Die Funktion  $g(l)$  kann als der Anteil der Population interpretiert werden, der bei der Tageslänge  $l$  mit der Entwicklung beginnt oder, bezogen auf einen individuellen Organismus, als die Wahrscheinlichkeit, daß bei einer Tageslänge, die kleiner oder gleich  $l$  ist, die Entwicklung ausgelöst wird. Die Wachstumsrate  $r$  wird daher durch das Produkt

$$r(t) = f(T(t))g(l(t))$$

dargestellt. Die Funktion  $f(T)$  beschreibt den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum, vgl. z.B. Gleichung (6.2.3). Durch den Faktor  $g(l(t))$  ist gewährleistet, daß die Wachstumsrate auch bei optimalen Temperaturen fast Null bleibt, wenn die kritische Tageslänge  $l_a$  noch nicht erreicht ist.

### 6.4.2 Der Einfluß der Feuchtigkeit

Der Einfluß der Feuchtigkeit auf die Entwicklung von Pflanzen oder auch auf die Entwicklung von Insektenpopulationen kann ähnlich wie der Einfluß der Temperatur modelliert werden. Ein möglicher Ansatz ist die Darstellung der Wachstumsrate  $r$  als das Produkt des Temperaturfaktors  $f(T)$  und des Feuchtigkeitsfaktors  $g(h)$ , wobei  $h$  die Feuchtigkeit bezeichnet. Als Beispiel wird der

spezielle Ansatz

$$r(T, h) = C \left( \exp(aT) - \exp\left(aT_M - \frac{T - T_M}{\Delta T}\right) \right) (1 - \exp(-b(h_0 + h)))$$

betrachtet. Hier ist die Temperaturfunktion mit einer Feuchtigkeitsfunktion vom Typ des Mitscherlichschen Ertragsgesetzes multipliziert worden.

Es ist ferner zu bedenken, daß die äußeren Einflußfaktoren auch noch andere Modellparameter beeinflussen können. Die Feuchtigkeit wird sicher auch noch den Parameter Kapazität im logistischen Modell beeinflussen. Die Beispiele zeigen, wie man die Modelle erweitern kann, wenn keine konstanten äußeren Bedingungen vorliegen. Der Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit oder der Tageslänge auf Wachstum und Entwicklung kann aber nicht allgemeingültig formuliert werden. Man ist auf die experimentellen Befunde für die betrachtete Art angewiesen.



# Kapitel 7

## Evolutionstrategien

Im Tierreich kommt es oft zu Kämpfen zwischen zwei Individuen derselben Gattung (um ein Revier, ein Weibchen, etc.). Jedoch treten nur sehr selten sogenannte “Beschädigungskämpfe” (d.h. “richtige Kämpfe, bei denen dem Verlierer üblicherweise” Verletzungen zugefügt werden), sondern vielmehr sogenannte “Kommentkämpfe” (d.h. ritualisierte Kämpfe praktisch ohne Verletzungsgefahr) auf. Mit Hilfe der Spieltheorie kann die Frage nach dem Warum beantwortet werden.

### 7.1 Evolutionsstabile Strategie

#### 7.1.1 Grundlagen

Bei einem Spiel gebe es  $n$  sogenannte “reine” Strategien  $E_1, E_2, \dots, E_n$ , die von den Spielern eingesetzt werden können. Bezeichne außerdem  $a_{ij}$  die mittlere Auszahlung an einem  $E_i$ -Spieler beim Spiel gegen einen  $E_j$ -Spieler, so ist die Auszahlungsmatrix  $A$  gegeben durch

$$A = (a_{ij})_{\substack{i=1,\dots,n \\ j=1,\dots,n}}.$$

Gemischte Strategien  $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_n)$  sind nun Strategien, bei denen  $E_1$  mit Wahrscheinlichkeit  $p_1$ ,  $E_2$  mit Wahrscheinlichkeit  $p_2$ , usw.,  $E_n$  mit Wahrscheinlichkeit  $p_n$  gespielt werden. Das macht natürlich nur dann Sinn, wenn  $\mathbf{p} \in S_n$ , wobei

$$S_n = \left\{ (p_1, p_2, \dots, p_n) \in \mathbb{R}^n : p_i \geq 0 \text{ und } \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}$$

das Strategiensimplex genannt wird.

Die mittlere Auszahlung an einen  $\mathbf{p}$ -Spieler beim Spiel gegen einen  $\mathbf{q}$ -

Spieler ist dann gegeben durch

$$\sum_{\substack{i=1,\dots,n \\ j=1,\dots,n}} a_{ij} p_i q_j = \mathbf{p} A \mathbf{q}^T.$$

### 7.1.2 Nash-Gleichgewichte

Ist  $A \in \text{Mat}_n(\mathbb{R})$  eine Auszahlungsmatrix, so heißt  $\mathbf{p} \in S_n$  ein spieltheoretisches Gleichgewicht oder Nash-Gleichgewicht (bezüglich  $A$ ), wenn  $\mathbf{p}$  eine beste Antwort auf sich selbst ist, d.h.

$$\mathbf{p} A \mathbf{p}^T \geq \mathbf{x} A \mathbf{p}^T$$

für alle  $\mathbf{x} \in S_n$ . Weiter bezeichne  $N(A)$  die Menge der Nash-Gleichgewichte zur Auszahlungsmatrix  $A$ .

**Hilfssatz 7.1.1** *Es gilt  $\mathbf{p} \in N(A)$  genau dann, wenn  $\mathbf{p} A \mathbf{p}^T \geq \mathbf{e}_i A \mathbf{p}^T$  für alle  $i = 1, \dots, n$  ist.*

Sei  $N := \{1, 2, \dots, n\}$ . Es bezeichne  $\text{supp } \mathbf{x} := \{i \in N : x_i \neq 0\}$  den Träger von  $\mathbf{x} \in S_n$  und

$$\mathcal{J}(\mathbf{x}) := \{i \in N : \mathbf{e}_i A \mathbf{x}^T = \mathbf{x} A \mathbf{x}^T\}$$

die  $J$ -Menge von  $\mathbf{x}$ .

Weiter sei für alle  $I \subset N$  definiert

$$\begin{aligned} S(I) &:= \{\mathbf{p} \in S_n : \text{supp } \mathbf{p} = I\}, \\ N_I(A) &:= N(A) \cap S(I). \end{aligned}$$

Es gilt dann für  $\mathbf{p} \in N(A)$

$$\text{supp } \mathbf{p} \subset \mathcal{J}(\mathbf{p}).$$

Im folgenden sei  $\emptyset \neq I \subset N = \{1, 2, \dots, n\}$ .

Weiter gilt folgendes Kriterium für Nash-Gleichgewichte:

**Satz 7.1.1** *Es ist  $\mathbf{p} \in N_I(A)$  genau dann, wenn*

1°  $\mathbf{p} \in S(I)$  und

2° es gibt ein  $c \in \mathbb{R}$  mit

$$\begin{aligned} a^\circ \quad & \mathbf{e}_i A \mathbf{p}^T = c \text{ für alle } i \in I; \\ b^\circ \quad & \mathbf{e}_i A \mathbf{p}^T \leq c \text{ für alle } i \in N \setminus I. \end{aligned}$$

Daraus lässt sich folgende Berechnungsmethode für die Nash-Gleichgewichte mit Träger  $I$  herleiten:

1° Man bestimme die Lösungen des Gleichungssystems

$$\begin{aligned}\sum_{j \in I} a_{ij} p_j &= c \quad \text{für } i \in I; \\ \sum_{j \in I} p_j &= 1.\end{aligned}$$

2° Für alle Lösungen überprüfe man die Bedingungen

$$\begin{aligned}a^\circ \quad p_j &> 0 \quad \text{für alle } j \in I; \\ b^\circ \quad \sum_{j \in I} a_{ij} p_j &\leq c \quad \text{für alle } i \in N \setminus I.\end{aligned}$$

Schließlich kann man noch zeigen, daß sich die Menge der Nash-Gleichgewichte nicht ändert, wenn man zu jedem Element in einer fixen Spalte der Auszahlungsmatrix dieselbe Zahl addiert bzw. wenn man die gesamte Auszahlungsmatrix mit einer positiven Konstanten multipliziert.

### 7.1.3 Evolutionsstabilität

Ist  $A \in \text{Mat}_n(\mathbb{R})$  eine Auszahlungsmatrix, so heißt  $\mathbf{p} \in S_n$  eine evolutionsstabile Strategie (ESS) bezüglich  $A$ , wenn gilt

1°  $\mathbf{p} \in N(A)$ ;

2° Für alle  $\mathbf{q} \in S_n \setminus \{\mathbf{p}\}$  mit  $\mathbf{q} A \mathbf{p}^T = \mathbf{p} A \mathbf{p}^T$  gilt  $\mathbf{p} A \mathbf{q}^T > \mathbf{q} A \mathbf{q}^T$ .

Weiter bezeichne  $E(A)$  die Menge der evolutionsstabilen Strategien bezüglich der Auszahlungsmatrix  $A$ .

Ein  $\mathbf{p} \in S_n$  ist eine ESS genau dann, wenn für jedes  $\mathbf{q} \in S_n \setminus \{\mathbf{p}\}$  ein  $\varepsilon > 0$  derart existiert, daß für alle  $\delta \in (0, \varepsilon)$  gilt

$$\mathbf{p} A ((1 - \delta)\mathbf{p} + \delta\mathbf{q})^T > \mathbf{q} A ((1 - \delta)\mathbf{p} + \delta\mathbf{q})^T.$$

Für alle  $\mathbf{p} \in N(A)$  und  $\mathbf{q} \in E(A)$  mit  $\mathbf{p} \neq \mathbf{q}$  gilt  $\text{supp } \mathbf{p} \not\subset \text{supp } \mathbf{q}$ . Daher gibt es zu jedem Träger  $I$  höchstens eine ESS.

Kennt man die Nash-Gleichgewichte zu einer Auszahlungsmatrix  $A$ , so kann man mit Hilfe des folgenden Satzes überprüfen, ob diese auch evolutionsstabil sind.

**Satz 7.1.2** *Ein  $\mathbf{p} \in N(A)$  ist genau dann eine evolutionsstabile Strategie, wenn für alle  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$  mit*

1°  $\text{supp } \mathbf{x} \subset \mathcal{J}(\mathbf{p})$ ;

2°  $x_i \geq 0$  für alle  $i \in \mathcal{J}(\mathbf{p}) \setminus \text{supp } \mathbf{p}$ ;

$$3^\circ \sum_{i=1}^n x_i = 0$$

gilt  $\mathbf{x} A \mathbf{x}^T < 0$ .

Auch hier gilt wieder, daß sich, wenn man zu jedem Element in einer fixen Spalte der Auszahlungsmatrix dieselbe Zahl addiert bzw. wenn man die gesamte Auszahlungsmatrix mit einer positiven Konstanten multipliziert, die Menge der ESS nicht ändert.

#### 7.1.4 Das Falken-Tauben-Modell

In dem Modell stehen die “Falken” für den Beschädigungskampf, während die “Tauben” den Kommentkampf symbolisieren. Treffen ein Falke und eine Taube aufeinander, so räumt die Taube ohne zu kämpfen das Feld. Treffen zwei Falken bzw. zwei Tauben aufeinander, so kommt es zu einem Beschädigungs- bzw. einem Kommentkampf, den genau einer der beiden Kontrahenten gewinnt (wobei die Gewinnwahrscheinlichkeit für beide Parteien  $1/2$  betrage). Der Sieger des Kampfes erhält das umkämpfte Territorium o.Ä. vom Wert  $W$ , der Verlierer geht leer aus (wobei er im Fall eines Beschädigungskampfes noch Verletzungen erleidet, die im die Kosten  $K$  verursachen).

Sei  $0 < W < K$ . Dann erhält man die Auszahlungsmatrix

$$A = \begin{pmatrix} \frac{W-K}{2} & W \\ 0 & \frac{W}{2} \end{pmatrix}$$

wobei  $E_1$  einen Falken symbolisiere und  $E_2$  eine Taube. Man erhält so das (einzige) Nash-Gleichgewicht

$$\mathbf{p} = \left( \frac{W}{K}, 1 - \frac{W}{K} \right).$$

Dieses ist auch eine evolutionsstabile Strategie.

#### 7.1.5 Trägermuster von ESS

Wie schon erwähnt, gibt es zu jedem  $I \subset N$  höchstens ein  $\mathbf{p} \in E(A)$  mit  $\text{supp } \mathbf{p} = I$ .

Man nennt nun die Menge  $M(A) := \{\text{supp } \mathbf{p} : \mathbf{p} \in E(A)\}$  ein Muster der Auszahlungsmatrix  $A$ .

Dieser Begriff tritt auch bei speziellen Halbordnungen auf: Ein Muster ist eine beliebige Antikette von  $(\wp(N), \subset)$  (wobei eine Antikette eine Menge von Elementen einer Halbordnung, die alle paarweise unvergleichbar sind, ist).

Ein derartiges Muster  $M$  heißt erreichbar, wenn es eine Auszahlungsmatrix  $A$  gibt, so daß  $M(A) = M$  ist.

Zwei Muster  $M_1$  und  $M_2$  heißen äquivalent, wenn es eine Permutation  $\pi$  gibt, so daß  $M_1 = \{\pi(A) : A \in M_2\}$  ist.

Schließlich nennt man ein Muster maximal erreichbar, wenn es erreichbar ist und in keinem anderen erreichbaren Muster echt enthalten ist.

Nun stellt sich natürlich die Frage nach der Konstruktion der erreichbaren Muster. Dazu kann man folgenden Satz verwenden.

**Satz 7.1.3** *Sei  $G$  ein schlichter ungerichteter Graph mit der Knotenmenge  $N = \{1, \dots, n\}$ . Dann ist die Menge der Knotenmengen sämtlicher maximaler vollständiger Teilgraphen ein erreichbares Muster.*

Leider bedeutet das natürlich nicht, daß man auf diesem Weg alle erreichbaren Muster erhält. So sind beispielsweise für den Fall  $n = 5$  noch nicht alle erreichbaren Muster bekannt.

Es sind aber nicht alle Muster erreichbar: Ist  $M$  ein Muster,  $i, j, k \in N$  (paarweise verschieden) und  $\{i, j\}, \{j, k\}, \{k, i\} \in M$ , so ist  $M$  nicht erreichbar.

### 7.1.6 Anzahl von ESS

Gemäß dem Spnerschen Lemma gilt für eine Antikette  $A$  in  $(\wp(N), \subset)$

$$|A| \leq \binom{n}{\lfloor \frac{n}{2} \rfloor}.$$

Daher gilt für eine Auszahlungsmatrix  $A \in \text{Mat}_n(\mathbb{R})$

$$\begin{aligned} |E(A)| &\leq \binom{n}{\lfloor \frac{n}{2} \rfloor} \\ &\sim \frac{2^n}{\sqrt{n}}. \end{aligned}$$

## 7.2 Spieldynamische Gleichungen

### 7.2.1 Spieldynamische Differenzgleichung

Bezeichne  $x_{i,k}$  die relative Häufigkeit, mit der die  $i$ -te reine Strategie zum Zeitpunkt  $k$  gespielt wird. Dann gilt

$$x_{i,k+1} = x_{i,k} + x_{i,k} \left( e_i A x_k^T - x_k A x_k^T \right).$$

Beim Falken-Tauben-Modell liefert die Anwendung der Gleichung für  $x_{1,k}$  durch Linearisieren um den Gleichgewichtspunkt  $W/K$

$$x_{1,k} \approx \frac{W}{K} + \left(1 - \frac{W}{2} \left(1 - \frac{W}{K}\right)\right)^k \left(x_{1,0} - \frac{W}{K}\right),$$

falls  $x_{1,0} \approx W/K$  ist. Die  $k$ -te Potenz konvergiert gegen Null, falls

$$\frac{W}{2} \left(1 - \frac{W}{K}\right) < 2$$

ist.

## 7.2.2 Spieldynamische Differentialgleichung

Bezeichne  $x_i(t)$  die relative Häufigkeit, mit der die  $i$ -te reine Strategie zum Zeitpunkt  $t \geq 0$  gespielt wird. Dann gilt

$$\dot{x}_i = (\mathbf{e}_i - \mathbf{x}(t)) A \mathbf{x}(t)^T x_i(t). \quad (7.2.1)$$

Beim Falken-Tauben-Modell liefert die Anwendung der Gleichung für  $x_1(t)$  (wieder durch Linearisieren um den Gleichgewichtspunkt  $W/K$ )

$$x_1(t) \approx \frac{W}{K} + \exp\left(-\frac{W}{2} \left(1 - \frac{W}{K}\right)t\right) \left(x_1(0) - \frac{W}{K}\right),$$

falls nur  $x_1(0) \approx W/K$  ist.

Ist  $\mathbf{p} \in E(A)$ , so ist  $\mathbf{p}$  ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt von (7.2.1), und es gibt eine Umgebung  $U$  von  $\mathbf{p}$ , so daß jede ganz in  $U$  verlaufende Lösung von (7.2.1) gegen  $\mathbf{p}$  strebt.

## 7.2.3 Kooperation von Spielern

Hier geht es um das klassische Gefangenendilemma: Zwei Gefangenen, die sich in getrennten Zellen befinden, sollen eine gemeinsam verübte Tat gestehen. Wenn beide gestehen, werden sie zu sieben Jahren Haft verurteilt. Gesteht nur einer, so wird dieser als Kronzeuge auf freien Fuß gesetzt, während der andere zu zehn Jahren Haft verurteilt wird. Gesteht keiner der beiden, so bleiben sie ein Jahr in Untersuchungshaft. Das ergibt (mit  $E_1 =$  "Gestehen" und  $E_2 =$  "Nicht gestehen") die Auszahlungsmatrix

$$A = \begin{pmatrix} -7 & 0 \\ -10 & -1 \end{pmatrix}.$$

Unabhängig von der Strategie des anderen hat man also die größte Auszahlung bei Spiel von  $E_1$ . Allerdings hätten beide Spieler (bei Kooperation)  $E_2$  wählen können, was für beide Spieler besser gewesen wäre.

## 7.3 Asymmetrische Spiele

Hier hat man zwei Populationen, die beide unterschiedliche Strategien haben. Die erste Population kann zwischen den (reinen) Strategien

$$E_1, E_2, \dots, E_m$$

wählen, während der zweiten Population die (reinen) Strategien

$$F_1, F_2, \dots, F_n$$

zur Auswahl stehen. Es bezeichne  $b_{ij}$  die mittlere Auszahlung an einen  $E_i$ -Spieler beim Spiel gegen einen  $F_j$ -Spieler, und  $c_{ji}$  die mittlere Auszahlung an einen  $F_j$ -Spieler beim Spiel gegen einen  $E_i$ -Spieler. Dabei sind  $1 \leq i \leq m$  und  $1 \leq j \leq n$ .

### 7.3.1 Nash-Gleichgewichte

Das Paar  $(\mathbf{p}, \mathbf{q}) \in S_m \times S_n$  heißt Nash-Gleichgewicht (bezüglich  $B$  und  $C$ ), wenn gilt

$$\begin{aligned} \mathbf{p} B \mathbf{q}^T &\geq x B \mathbf{q}^T && \text{für alle } x \in S_m, \\ \mathbf{q} C \mathbf{p}^T &\geq y C \mathbf{p}^T && \text{für alle } y \in S_n. \end{aligned}$$

Es gelten (sehr) ähnliche Aussagen wie im symmetrischen Fall, die hier nicht ausführlich erläutert werden sollen.

### 7.3.2 Evolutionsstabilität

Der Begriff Evolutionsstabilität lässt sich im asymmetrischen Fall nicht sinnvoll definieren. Entweder ergibt sich

$$E(B, C) \subset \{\mathbf{e}_1, \dots, \mathbf{e}_m\} \times \{\mathbf{e}_1, \dots, \mathbf{e}_n\},$$

oder überhaupt  $E(B, C) = \emptyset$ .

### 7.3.3 Kampf der Geschlechter

Hierbei geht es um das Engagement bei der Aufzucht der Nachkommen:

- 1° Männchen sind entweder flatterhaft ( $E_1 = F$ ), d.h. sie kümmern sich nicht um den Nachwuchs, oder treu ( $E_2 = T$ ).
- 2° Weibchen sind entweder spröde ( $F_1 = S$ ), d.h. sie bestehen auf langer Verlobungszeit, oder willig ( $F_2 = W$ ).

Treffen  $F$  und  $S$  aufeinander, so entstehen keine Nachkommen, in allen anderen Fällen schon (Gewinn pro Partner:  $G$ ). Die Brutpflege verursacht Kosten von  $2K$  (wird von einem  $T$ -Männchen zur Hälfte getragen), und eine lange Verlobungszeit kostet jeden Partner  $S$ . Das ergibt die beiden Auszahlungsmatrizen

$$B = \begin{pmatrix} 0 & G \\ G - K - V & G - K \end{pmatrix},$$

$$C = \begin{pmatrix} 0 & G - K - V \\ G - 2K & G - K \end{pmatrix}.$$

Man erhält für  $K + V < G < 2K$  folgendes Nash-Gleichgewicht

$$N(B, C) = \left\{ \left( \left( \frac{V}{V + 2K - G}, \frac{2K - G}{V + 2K - G} \right), \left( \frac{K}{G - V}, \frac{G - K - V}{G - V} \right) \right) \right\}.$$



# Kapitel 8

## Modellbildung und Simulation

### 8.1 Stochastische Modelle

#### 8.1.1 Zeitlich diskretes Modell

Seien  $R_0, R_1, \dots$  Zufallsvariablen, und  $X_0 := x_0 > 0$ . Für  $n = 0, 1, \dots$  definiert man

$$X_{n+1} = (1 + R_n)X_n.$$

Sind die  $R_n$  i.i.d. Zufallsvariablen mit  $\text{Var}(\ln(1 + R_i)) > 0$  und  $b > 0$  beliebig, so gilt (wie mit Hilfe des starken Gesetzes der großen Zahlen bewiesen werden kann)

1° Ist  $E(\ln(1 + R_i)) < 0$ , so gilt  $\lim_{n \rightarrow \infty} P(X_n < b) = 1$ .

2° Ist  $E(\ln(1 + R_i)) > 0$ , so gilt  $\lim_{n \rightarrow \infty} P(X_n > b) = 1$ .

Hilfsreich - vor allem für Fall 1° - ist möglicherweise folgende Beziehung, die über die Taylorreihe von  $\ln x$  mit Anschlussstelle  $E(X)$  bewiesen werden kann:

**Hilfssatz 8.1.1** *Für jede Zufallsvariable  $X$  mit  $E(X), \text{Var}(X) > 0$  gilt  $E(\ln X) < \ln E(X)$ .*

#### 8.1.2 Zeitlich kontinuierliches Modell

Bezeichne  $x_0$  die Größe der Population zum Zeitpunkt 0,  $X(t)$  die Populationsgröße zum Zeitpunkt  $t \in [0, \infty)$  und

$$p_n(t) := P(X(t) = n).$$

Weiters gelte

$$\begin{aligned} & P(X(t + \Delta t) = n | X(t) = m) \\ &= \begin{cases} am\Delta t + o(\Delta t) & \text{falls } n = m - 1, \\ 1 - (a + b)m\Delta t + o(\Delta t) & \text{falls } n = m, \\ bm\Delta t + o(\Delta t) & \text{falls } n = m + 1, \\ o(\Delta t) & \text{sonst.} \end{cases} \end{aligned}$$

Das führt zu den Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{p}_0(t) &= bp_1(t), \\ \dot{p}_n(t) &= a(n-1)p_{n-1}(t) - (a+b)np_n(t) + b(n+1)p_{n+1}(t) \end{aligned}$$

für alle  $n \geq 1$ .

Berechnung von  $E(X(t))$  bzw.  $\text{Var}(X(t))$  über  $(d/dt)E(X(t))$  bzw. über  $(d/dt)E(X(t)^2)$  zeigt

$$\begin{aligned} E(X(t)) &= x_0 e^{rt}, \\ \text{Var}(X(t)) &= \begin{cases} \frac{a+b}{r} x_0 e^{rt} (e^{rt} - 1) & \text{falls } r \neq 0, \\ (a+b)x_0 t & \text{sonst.} \end{cases} \end{aligned}$$

Hierbei ist  $r$  die Wachstumsrate.

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

$$\begin{aligned} T_n &= e^{(a+b)n}, \\ q_n(t) &= e^{-(a+b)nt}. \end{aligned}$$

Definiert man

$$F(t, x) := \sum_{n=0}^{\infty} p_n(t) x^n,$$

so erhält man durch partielle Differentiation die partielle Differentialgleichung

$$\frac{\partial F}{\partial t} - (ax - b) \frac{\partial F}{\partial x} = 0,$$

die mit Hilfe der Lösungsmethode in Abschnitt 8.1.3 gelöst werden kann. Man erhält so  $p_0(t) = F(t, 0)$  und stellt fest daß für  $r \leq 0$  die Population mit Wahrscheinlichkeit 1 ausstirbt.

Für den Aussterbenzeitpunkt  $T$  gilt dann  $E(T) < \infty$  genau dann wenn  $r < 0$  ist.

### 8.1.3 Partielle Differentialgleichungen erster Ordnung

Hat man eine partielle Differentialgleichung der Gestalt

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

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  $z(x, y) := F(f(x, y))$  mit beliebiger differenzierbarer Funktion  $F$  die allgemeine Lösung der ursprünglichen partiellen Differentialgleichung.

## 8.2 Modellbildung und Simulation

### 8.2.1 Ziele

Grundsätzlich sind Modellbildung und Simulation eng miteinander verwoben. Die Ziele dabei sind unter anderem

- 1° das Verständnis eines bestimmten Mechanismus im untersuchten Prozess zu erhöhen;
- 2° bestimmte Vorhersagen über das Systemverhalten machen zu können (wo das sinnvoll und brauchbar erscheint);
- 3° ein Kontrollsystem für einen bestimmten Prozess zu entwerfen oder zu testen;
- 4° bestimmte Untersuchungen zu ermöglichen, die in der Praxis zu aufwendig, zu teuer, oder zu gefährlich wäre.

### 8.2.2 Grundlagen der Modellbildung

Ein Modell ist eine vereinfachte Repräsentation des zu untersuchenden Systems, um unsere Fähigkeit zu verbessern, das Systemverhalten zu verstehen, zu erklären, vorherzusagen oder zu kontrollieren. Im allgemeinen werden bei der Modellbildung nur die wesentlichen Aspekte berücksichtigt, andernfalls ist das Erstellen des Modells sehr aufwendig und ineffizient. Grundsätzlich gibt es hierzu zwei verschiedene Zugänge:

**Top-Down** Berücksichtigung aller Gleichungen von Anfang an, langsames nachträgliches Vereinfachen (Linearisierung, Vernachlässigung kleiner Terme, etc.).

**Bottom-Up** Beginn mit der einfachsten Gleichung, langsames Hinzunehmen anderer Einflüsse.

Die drei wichtigsten Grundlagen bei der Modellbildung sind nämlich die folgenden:

**Trennbarkeit** Nur ein Teil der Zusammenhänge wird berücksichtigt, d.h. das betrachtete System wird (so die Annahme) nicht zusätzlich “von außen” beeinflusst.

**Auswählbarkeit** Nur bestimmte Interaktionen zwischen dem betrachteten System und der Außenwelt werden als relevant ausgewählt.

**Kausalität** Alles beruht auf Ursache und Wirkung (d.h. Ein- und Ausgänge sind kausal miteinander verknüpft).

### 8.2.3 Grundlagen der Simulation

Im allgemeinen werden der Simulation folgende Schritte durchlaufen:

- 1° Problemformulierung;
- 2° Erstellen eines mathematischen Modells (Umsetzen des Problems in eine geeignete formale Beschreibung durch Gleichungen o. Ä.);
- 3° mathematische Umformungen (Transformation auf eine “computergerichte” Form);
- 4° Erstellen des Computerprogramms;
- 5° Verification (Überprüfung, ob das erstellte Programm mit der ursprünglichen mathematischen Formulierung konform ist);
- 6° Datensammlung und Identifikation (Bestimmung der Modellparameter anhand von realen Daten);
- 7° Validierung (Überprüfung, ob die Resultate des Modells mit den Daten aus dem realen Prozess übereinstimmen);
- 8° Simulation (Durchführung der gewünschten Experimente);
- 9° Interpretation (Übertragung der erhaltenen Ergebnisse auf den realen Prozess).

Allerdings ist zu beachten, daß diese Schritte nicht notwendigerweise linear nacheinander ablaufen. Es könnte auch sein, daß Schleifen auftreten, und manche Schritte daher mehrfach durchlaufen werden.

### 8.2.4 Arten der Modellbildung

Ein mathematisches Modell kann in verschiedene Klassen eingeteilt werden:

- 1° statisch oder dynamisch;
- 2° linear oder nichtlinear;
- 3° kontinuierlich, diskret oder hybrid;
- 4° konzentrierte oder verteilte Parameter;
- 5° stochastisch oder deterministisch;
- 6° etc.

### 8.2.5 Struktur- und Verhaltensmodelle

Beim Strukturmodell erfolgt die Modellierung durch Deduktion, d.h. durch Verwendung von Naturgesetzen (Massen- und Energieerhaltungssatz, Gravitationsgesetz, usw.), Anwenden des Analogieprinzips, etc.

Wird ein Verhaltensmodell (auch Eingangs/Ausgangsmodell oder Black-Box-Modell genannt) erstellt, so bedient man sich der Induktion. Es werden sinnvoll erscheinende Annahmen über den modellierten Prozess gemacht, die allerdings nicht auf Naturgesetzen beruhen (müssen). Meist wird einfach versucht, den Eingang auf den gewünschten Ausgang abzubilden (z.B. mittels Regressionsrechnung), d.h. das Modell ist im wesentlichen eine Black Box. Dafür müssen natürlich genügend Messdaten zur Verfügung stehen.

Letztere Art von Modellen wird natürlich meist dann verwendet, wenn es keine (oder nicht genug) Gesetze gibt, die die Erstellung eines Strukturmodells ermöglichen würden, also beispielsweise im Bereich der Soziologie oder der Psychologie.

Im technisch-naturwissenschaftlichen Bereich kommt meist eine Mischform zur Anwendung, da ja sehr wohl "verwertbare" Naturgesetze existieren, manche andere Einflüsse aber nur induktiv modelliert werden können (z.B. Reibung, Federkennlinien, etc.).

In Hinblick auf die induktive Modellierung sei noch kurz auf den Einfluß des sogenannten Gütemaßes hingewiesen: Im allgemeinen werden die bei der Identifikation entsprechenden Gleichungen nicht eindeutig lösbar sein, so daß eine Ausgleichsrechnung erforderlich wird. In diesem Fall muss man sich entscheiden, mit welchem Gütenmaß man dem Fehler misst (Fehlerquadratsumme, gewichtete Fehlerquadratsumme, etc.). Je nach Wahl des Gütemaßes kann das Endergebnis (vor allem in Hinblick auf Prognosen für die Zukunft) deutlich differieren.

## 8.3 Numerische Grundlagen

### 8.3.1 Einschrittverfahren

Bei der Modellbildung treten oft Differentialgleichungen auf, die nicht (oder nur mit großem Aufwand) exakt gelöst werden können. Deswegen versucht man, die Lösung mit einem numerischen Verfahren zu bestimmen. Hat man das Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= f(t, x(t)) \quad \text{für } t \in [t_0, t_e], \\ x(t_0) &= x_0\end{aligned}$$

gegeben, so gilt

$$\begin{aligned}\int_{t_0}^t \dot{x}(s) ds &= x(t) - x(t_0) \\ &= \int_{t_0}^t f(s, x(s)) ds,\end{aligned}$$

woraus

$$x(t) = x(t_0) + \int_{t_0}^t f(s, x(s)) ds$$

folgt.

Man wählt nun (im allgemeinen äquidistante) Gitterpunkte  $t_i, i = 1, \dots, n$ , mit  $t_0 < t_1 < \dots < t_n = t_e$  und approximiert jeweils das Integral

$$\int_{t_i}^{t_{i+1}} f(s, x(s)) ds$$

um einen Näherungswert für  $x(t_{i+1})$  zu berechnen. Die unterschiedlichen Methoden unterscheiden sich im Wesentlichen nur durch die Art der Approximation des Integrals.

Bei Einschrittverfahren geht nur ein "alter" Wert  $x_n$  in die Berechnung von  $x_{n+1}$  ein.

### 8.3.2 Expliziter und impliziter Euler

Die einfachste Methode, obiges Integral abzuschätzen, ist durch Rechteck mit Eckpunkten in  $(t_i, 0)$ ,  $(t_i, f(t_i, x_i))$ ,  $(t_{i+1}, f(t_i, x_i))$  und  $(t_{i+1}, 0)$ . So erhält man das explizite Euler-Cauchy-Polygonzugverfahren (oder kurz explizites Eulerverfahren)

$$x_{n+1} = x_n + h f(t_n, x_n).$$

Der lokale Fehler  $e_i$  bei diesem Verfahren (wie man durch Taylorentwicklung leicht feststellen kann) von der Ordnung  $h^2$ . Für den globalen Fehler  $E_n$  ergibt sich

$$\begin{aligned} E_n &\leq n \max_{i=1,\dots,n} e_i + F_n \\ &= \frac{t_e - t_0}{h} \max_{i=1,\dots,n} e_i + F_n, \end{aligned}$$

wobei  $F_n$  der sogenannte Fortpflanzungsfehler ist. Verhält sich dieser ebenfalls wie  $O(h^2)$ , so strebt der globale Fehler mit  $h$  gegen Null, wenn  $h$  gegen Null geht, d.h. das explizite Euler-Verfahren ist ein Verfahren erster Ordnung.

Ist  $f$  stetig und erfüllt es  $|f(t, x_2) - f(t, x_1)| \leq L|x_2 - x_1|$ , so gilt für den globalen Verfahrensfehler

$$E_n \leq \frac{C}{2} \frac{h}{L} \left( e^{L(x_n - x_0)} - 1 \right),$$

wobei  $C$  das Supremum von  $|f'_t + f f'_x|$  über das Rechteck  $[t_0, t_e] \times [-b, b]$  ist, siehe [Bra93, 1.13.1]. Gleichzeitig verhält sich doch der Rechenfehler  $R_n$  wie folgt

$$R_n \leq \frac{1}{2^n} \frac{1}{h} \left( e^{L(x_n - x_0)} - 1 \right).$$

Das bedeutet natürlich, daß die Schrittweite nicht zu klein gewählt werden sollte.

Eine andere Methode der Schätzung des Integrals ist durch ein Rechteck mit Eckpunkten in  $(t_i, 0)$ ,  $(t_i, f(t_{i+1}, x_{i+1}))$ ,  $(t_{i+1}, f(t_{i+1}, x_{i+1}))$  und  $(t_{i+1}, 0)$ , was auf das implizite Eulerverfahren führt

$$x_{n+1} = x_n + h f(t_{n+1}, x_{n+1}).$$

Dabei müsste jedoch eine implizite Gleichung gelöst werden, was im allgemeinen sehr aufwendig ist. Deswegen bedient man sich der Prädiktor-Korrektor-Technik, nämlich wird mit Hilfe eines expliziten Verfahrens ein Prädiktorwert  $x_{n+1}^{[P]}$  berechnet, der vom impliziten Eulerverfahren auf den Wert  $x_{n+1}^{[K]}$  korrigiert wird:

$$\begin{aligned} x_{n+1}^{[P]} &= x_n + h f(t_n, x_n), \\ x_{n+1}^{[K]} &= x_n + h f(t_{n+1}, x_{n+1}^{[P]}). \end{aligned}$$

### 8.3.3 Das Verfahren von Heun

Man kann zur Approximation des Integrals natürlich auch die Trapezfläche mit den Eckpunkten  $(t_i, 0)$ ,  $(t_i, f(t_{i+1}, x_{i+1}))$ ,  $(t_{i+1}, f(t_{i+1}, x_{i+1}))$  heranziehen, was auf ein weiteres implizites Verfahren

$$x_{n+1} = x_n + \frac{h}{2} (f(t_n, x_n) + f(t_{n+1}, x_{n+1}))$$

führt. Berechnet man nun wieder einen Prädiktor mit Hilfe des expliziten Eulerverfahrens, so erhält man das Verfahren von Heun

$$x_{n+1} = x_n + \frac{h}{2} \left( f(t_n, x_n) + f(t_{n+1}, x_n + h f(t_n, x_n)) \right).$$

Dieses Verfahren ist ein Verfahren zweiter Ordnung.

### 8.3.4 Runge-Kutta-Verfahren

Alle obigen Verfahren sind spezielle Runge-Kutta-Verfahren. Allgemein besteht ein Runge-Kutta-Verfahren aus folgenden Schritten:

- 1° Durchführung eines expliziten Euler-Schrittes von  $t_i$  nach  $t_{i+1}$  mit der Steigung  $k_1 = f(t_i, x_i)$  und Berechnung von  $k_2 = f(t_{i+1}, x_{i+1})$ .
- 2° Verbesserung der Steigung  $k_1$  mit Hilfe von  $k_2$  zur Steigung  $k_3$ .
- 3° Für  $j = 3, 4, \dots, J - 1$ ,
  - a° Durchführung eines weiteren expliziten Euler-Schrittes von  $t_i$  nach  $t_\vartheta := t_i + \vartheta$  mit Steigung  $k_j$ , wobei  $\vartheta \in (0, 1]$  ist.
  - b° Berechnung der Steigung  $k_{j+1} = f(t_\vartheta, x_\vartheta)$ .
  - c° Verbesserung der Steigung  $k_j$  in  $(t_i, x_i)$  mittels  $k_{j+1}$ .
- 4° Kombination aller Steigungen  $k_j$  für einen abschließenden Euler-Schritt.

Formal lässt sich das wie folgt formulieren

$$s_j = h f \left( t_i + a_j h, x_i + \sum_{k=1}^J b_{jk} y_k \right) \quad \text{für } j = 1, \dots, J,$$

$$x_{n+1} = x_n + \sum_{j=1}^J c_j y_j,$$

wobei die Parameter  $a_j$ ,  $b_{jk}$  und  $c_j$  so zu wählen sind, daß die Verfahrensordnung möglichst hoch ist.

Gilt  $b_{jk} = 0$  für alle  $(j, k)$  mit  $j \leq k$ , so ist das Verfahren explicit, andernfalls liegt ein implizites Verfahren vor, das iterativ mit Hilfe der Prädiktor-Korrektor-Technik gelöst werden muss.

Zur Verfahrensordnung lässt sich sagen, daß man mit  $J$  Funktionsauswertungen ein Verfahren  $J$ -ter Ordnung konstruieren kann, sofern  $J \leq 4$  ist. Ist  $5 \leq m \leq 8$ , so kann man nur ein Verfahren  $(J - 1)$ -ter Ordnung konstruieren.



### 8.3.5 Runge-Kutta-Fehlberg-Algorithmen

Die Runge-Kutta-Fehlberg-Algorithmen werden zur Schrittweitensteuerung eingesetzt. Dabei wird zuerst mit einem Runge-Kutta-Verfahren der Ordnung  $J_1$  ein Prädiktorwert  $x_{i+1}^{[P]}$  berechnet, und abschließend wird ein Korrektorwert  $x_{i+1}^{[K]}$  mit einem Runge-Kutta-Verfahren der Ordnung  $J_2 > J_1$  berechnet. Diese beiden Werte werden nun zur Schätzung des lokalen Fehler herangezogen, und zwar

$$e_{i+1}^{[P]} \sim \left| x_{i+1}^{[P]} - x_{i+1}^{[K]} \right|.$$

Ist der Fehler größer als die vorgegebene Genauigkeit, so wird die Schrittweite verkleinert. Ist er signifikant kleiner, so wird die Schrittweite vergrößert. Übrigens werden die beiden Runge-Kutta-Verfahren so gewählt, daß nur  $J_2 + 1$  Funktionsauswertungen benötigt werden.

## 8.4 Mehrschrittverfahren

Bei Mehrschrittverfahren werden mehrere “alte” Werte  $x_{i-k+1}, \dots, x_i$  zur Berechnung von  $x_{i+1}$  herangezogen, indem man  $f(t, x(t))$  an diesen Stellen durch ein Polynom interpoliert, über das dann integriert wird. So ergibt sich ein Verfahren der Gestalt

$$x_{n+1} = x_n + \sum_{j=1}^{k \text{ bzw. } k+1} c_k f(t_{n-k+j}, x_{n-k+j}).$$

Ein derartiges Verfahren (das  $k$  Vorwerte verwendet) hat eine globale Fehlerordnung von  $k$ .

### 8.4.1 AB- und AM-Verfahren

Die expliziten Verfahren dieser Gestalt nennt man Adams-Bashforth-Verfahren, die impliziten Verfahren werden Adams-Moulton-Verfahren genannt. Zur Schrittweitensteuerung kann man (wie bei den Runge-Kutta-Fehlberg-Verfahren) die Prädiktor-Korrektor-Technik einsetzen. Zuerst berechnet man mit Hilfe eines AB-Verfahrens einen Prädiktorwert  $x_{i+1}^{[P]}$ , der dann zur Berechnung des Korrektors  $x_{i+1}^{[K]}$  mittels eines AM-Verfahrens (üblicherweise von gleicher oder von um eins höherer Ordnung wie das AB-Verfahren) herangezogen wird (mathematisch entspricht das einer Fixpunktiteration). Der lokale Fehler  $e_{i+1}$  lässt sich nun wieder wie folgt abschätzen

$$e_{i+1} \sim \left| x_{i+1}^{[P]} - x_{i+1}^{[K]} \right|.$$

Das würde (theoretisch) eine Schrittweitensteuerung erlauben, allerdings müßten bei einer Änderung der Schrittweite die neuen Vorwerte erst interpoliert werden, was natürlich etwas aufwendig ist. Darüber hinaus stellt sich (bei allen bisher erwähnten Mehrschrittverfahren) die Frage nach den Startwerten - kein Verfahren ist selbststartend.

### 8.4.2 Nordsieck-Notation

Das Problem der fehlenden Startwerte kann man mit Hilfe der sogenannten Nordsieck-Notation in den Griff bekommen. Für diesen Zweck schreibt man das Interpolationspolynom  $P(t)$  wie folgt an:

$$P(t) = c_0 + c_1(t - t_i) + \dots + c_{k-1}(t - t_i)^{k-1}.$$

Da dieses Polynom die Funktion  $f(t, x(t))$  approximiert, gilt

$$\begin{aligned} P^{(j)}(t) &\sim f^{(j)}(t, x(t)) \\ &= x^{(j+1)}(t) \end{aligned}$$

und damit

$$\begin{aligned} c_j &= \frac{1}{j!} P^{(j)}(t_i) \\ &\sim \frac{1}{j!} f^{(j)}(t_i, x(t_i)) \\ &= \frac{1}{j!} x^{(j+1)}(t_i). \end{aligned}$$

Man speichert nun die  $c_j$  in dem sogenannten Nordsieck-Vektor  $\vec{v}_i$ , wobei mit den passenden Potenzen von  $h$  multipliziert wird:

$$\vec{v}_i = \begin{pmatrix} x_i \\ h\dot{x}_i \\ \dots \\ \frac{1}{(k-1)!} h^k x_i^{(k)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_i \\ hf_i \\ \dots \\ \frac{1}{(k-1)!} h^k f_i^{(k-1)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_i \\ hc_0 \\ \dots \\ h^k c_{k-1} \end{pmatrix}.$$

Aus den Komponenten des Nordsieck-Vektors lässt sich nun der Wert  $x_{i+1}$  gemäß des oben angeführten Integrationsschrittes berechnen.

Eine Schrittweitensteuerung ist nun sehr einfach, da der Nordsieck-Vektor nur mit den passenden Potenzen des Faktors, um den die Schrittweite verkleinert oder vergrößert wird, multipliziert werden muss. Auch die Startwerte können so ermittelt werden. Man kann nämlich bei einem Integrationsschritt von  $x_i$  auf  $x_{i+1}$  - anstatt die Information über  $f_{i-k+1}$  "wegzuschmeißen" - den Nordsieck-Vektor einfach vergrößern. Man startet also im allgemeinen mit einem Verfahren der Ordnung 1 oder 2, und kann dann sukzessive die Ordnung erhöhen.

### 8.4.3 Steife Systeme

Durch Linearisieren eines Differentialgleichungssystems mit Hilfe der Jacobi-Matrix  $J$  kann man Aussagen über die Stabilität von Lösungen gewinnen. Je nach Stabilitätseigenschaften muss man die Schrittweite im Integrationsalgorithmus passend wählen. Als Faustregel gilt, daß die Schrittweite ein gewisser Bruchteil der kleinsten Zeitkonstante des Systems (das ist üblicherweise der Kehrwert des größten Eigenwerts der Jacobi-Matrix) ist. Mit anderen Worten, das Produkt aus Schrittweite und Eigenwert sollte in einem bestimmten Bereich liegen.

Beim expliziten Eulerverfahren gilt beispielsweise für den globalen Fehler

$$E_{i+1} = (I + h J(\vartheta)) E_i + e_{i+1}.$$

Dieser strebt nur dann gegen Null für  $h \rightarrow 0$ , wenn gilt  $\|I + h J(\vartheta)\| < 1$  für eine beliebige Matrixnorm  $\|\cdot\|$ . Das ist genau dann der Fall, wenn für den größten Eigenwert  $\lambda$  von  $J$  gilt  $|1 + h\lambda| < 1$  genau dann wenn  $0 < h\lambda < 2$  ist. So ergeben sich für jeden Algorithmus unterschiedliche Stabilitätsgebiete. Explizite Runge-Kutta-Verfahren und explizite Mehrschrittverfahren weisen übrigens beschränkte Stabilitätsgebiete in der linken Halbebene auf.

Sind die Eigenwerte eines Systems alle in der selben Größenordnung, so spielen diese beschränkten Stabilitätsgebiete eigentlich keine Rolle. Probleme treten dann auf, wenn die Größenordnungen der Eigenwerte deutlich unterschiedlich sind (was bei sogenannten steifen Systemen auftritt). Die Schrittweite muss dann nämlich dem größten Eigenwert angepasst werden, allerdings ändern sich manche Komponenten kaum, wodurch es zu Auslöschungsfehlern kommt.

Ziel ist es nun, die Stabilitätsgebiete der Integrationsalgorithmen zu vergrößern. Man stellt fest, daß implizite Verfahren deutlich größere Stabilitätsgebiete haben (das implizite Eulerverfahren beispielsweise  $\mathbb{C} \setminus \overline{B(0,1)}$ ), und versucht daher, implizite Verfahren mit möglichst großem Stabilitätsgebiet zu konstruieren.

Im allgemeinen geht man nun so vor:

- 1° regelmäßiger Test auf Steifheit (an Hand der Jacobi-Matrix);
- 2° Verwendung eines geeigneten Algorithmus;
- 3° Schrittweiten- und Ordnungssteuerung.

Auf diesem Weg kann man viele Probleme adäquat lösen.

### 8.4.4 Verfahren für implizite Systeme

Die wenigsten Simulatoren können implizite Systeme direkt behandeln, weshalb eine andere Beschreibung vonnöten ist. Man versucht daher meistens,

den Integrationsschritt auf ein Nullstellenproblem zu transformieren, das mit den bekannten Algorithmen gelöst werden kann. Auf diesem Weg kann sogar eine zusätzliche (durch eine Gleichung beschriebene) Zwangsbedingung behandelt werden.

# Kapitel 9

## Modelle der Altersstruktur

Die Altersstruktur kann eine wesentliche Wirkung auf das Wachstum einer Population haben. Sie kann z.B. zu Verzögerungen und Oszillationen führen. Es gibt vier verschiedene mathematische Formulierungen für die Gleichungen des Wachstums, siehe [Key85]. Die Gleichungen können diskret oder kontinuierlich in Zeit sein und sie können die Geburtenrate oder Altersstruktur betonen. Trotz ihrer unterschiedlichen Erscheinungen, sind alle vier Modelle sehr eng verwandt. In diesem Kapitel werden kurz die Formulierungen der Modelle beschrieben und die inneren Zusammenhänge hervorgehoben. Wir konzentrieren unsere Aufmerksamkeit auf die weibliche Population. Zu zwei-Sex Modellen kehren wir später zurück.

### 9.1 Die Integralgleichung von Lotka

#### 9.1.1 Herstellen einer Integralgleichung

Das Modell von Lotka [Lot39] ist ein kontinuierliches Modell, das sich auf den Weg nach der Geburtenrate der Population macht.

Sei  $B(t)dt$  die Anzahl der Weibchen-Geburten im Zeitintervall  $[t, t + dt]$ . Mit  $n(a, t)da$  bezeichnen wir die Anzahl der Weibchen im Alter von  $a$  bis  $a + da$  zum Zeitpunkt  $t$ . Um diese Größen zu bestimmen, brauchen wir Informationen über das altersspezifische Überleben und Fruchtbarkeit. Sei  $l(a)$  der Teil von neugeborenen Weibchen, die bis Alter  $a$  überleben. Angenommen,  $l(a)$  sei stetig und stückweise glatt. Wir werden auch voraussetzen, daß es ein maximales Alter des Überlebens  $\omega$  gibt, siehe Fig. 9.1.

Ferner sei  $m(a)da$  die Anzahl der Weibchen, die im Durchschnitt von einem Weibchen im Alter von  $a$  bis  $a + da$  geboren werden. Die altersspezifische Rate  $m(a)$  heißt manchmal die Mutterschaftsfunktion. Wir werden auch voraussetzen, daß  $m(a)$  stetig und stückweise glatt ist und es ein minimales Reproduktionsalter  $\alpha$  (Menarche) und ein maximales Reproduktionsalter  $\beta$  (Me-

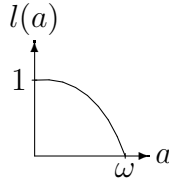


Fig. 9.1: Altersspezifisches Überleben

nopause) gibt.

Das grundlegende Modell von Lotka für die Geburtenrate kann jetzt in der Form

$$B(t) = \int_0^t B(t-a)l(a)m(a) da + G(t) \quad (9.1.1)$$

geschrieben werden, wobei

$$G(t) = \int_0^{\omega-t} n(a,0) \frac{l(a+t)}{l(a)} m(a+t) da.$$

Um die Gleichung (9.1.1) abzuleiten, bemerken wir, dass

$$B(t)dt = \int_0^{\omega} B(t-a)dt l(a)m(a)da$$

für alle  $t$ . Weiterhin gilt

$$B(t-a)dt l(a) = n(a,t)dt,$$

da  $da = dt$  ist. Also erhalten wir

$$\begin{aligned} B(t) &= \int_0^t B(t-a)l(a)m(a)da + \int_t^{\omega} n(a,t)m(a)da \\ &= \int_0^t B(t-a)l(a)m(a)da + \int_0^{\omega-t} n(b+t,t)m(b+t)db, \end{aligned}$$

wobei wir die Substitution  $a = b + t$  im zweitem Integral machen. Es ist klar, dass

$$\begin{aligned} n(b+t,t) &= n(0,-b)l(b+t), \\ n(0,-b)l(b) &= n(b,0), \end{aligned}$$

folglich ergibt sich

$$\begin{aligned} B(t) &= \int_0^t B(t-a)l(a)m(a)da + \int_0^{\omega-t} \frac{n(b,0)}{l(b)} l(b+t)m(b+t)db \\ &= \int_0^t B(t-a)l(a)m(a)da + \int_0^{\omega-t} n(a,0) \frac{l(a+t)}{l(a)} m(a+t)da, \end{aligned}$$

wie gewünscht. Die Gleichung (9.1.1) ist eine inhomogene Volterra Integralgleichung zweiter Art.

### 9.1.2 Lösung à la Laplace

Es gibt zwei bekannte Vorgehen zur Lösung der Integralgleichung von Lotka. Das erste Vorgehen wurde von Lotka verwendet, es ist elementar, läßt sich schnell beginnen, aber endet ungeschickt. Im Gegensatz zu diesem, setzt die Analysis von Feller [Fel41] größere mathematische Vorbereitung voraus, aber es ist mehr überzeugend für viele angewandte Mathematiker. Wir beschränken uns nur auf Argumente von [Fel41].

Für eine Funktion  $f(t)$  schreiben wir ihre Laplace-Transformation als

$$\begin{aligned}\hat{f}(\tau) &= L(f)(\tau) \\ &= \int_0^{\infty} e^{-\tau t} f(t) dt,\end{aligned}$$

wobei  $\tau$  sowie reelle, als auch komplexe Werte annehmen kann. Anwendung der Laplace-Transformation kann man betrachten als Übergang vom  $t$ -Raum, in dem das Problem kompliziert zu lösen ist, zum  $\tau$ -Raum, wo es einfach ist. Natürlich, haben nicht alle Funktionen Laplace-Transformation. Wenn jedoch  $f$  stückweise stetig ist und nicht schneller als eine einfache Exponentialfunktion der Gestalt  $\exp(at)$  wächst, ist sie Laplace-transformierbar. Sei z.B.  $f(t) = e^{at}$ . Dann gilt

$$\begin{aligned}\hat{f}(\tau) &= \int_0^{\infty} e^{-\tau t} e^{at} dt \\ &= \int_0^{\infty} e^{-(\tau-a)t} dt \\ &= \left. \frac{-1}{\tau-a} e^{-(\tau-a)t} \right|_0^{\infty} \\ &= \frac{1}{\tau-a}\end{aligned}$$

für  $\Re\tau > a$ . Die Integraltransformation divergiert für  $\Re\tau \leq a$  und konvergiert für  $\Re\tau > a$ . Solche Beschränkungen sind wichtig für die Entwicklung der Theorie der Laplace-Transformation, aber sie haben kaum Folgen in vielen Anwendungen. Wir wären fast glücklich, wenn wir wüßten, daß die Laplace-Transformation für einige Werte von  $\tau$  existiert. Die letzte Gleichung natürlich impliziert, daß die inverse Laplace-Transformation von  $1/(\tau-a)$  die Funktion  $e^{at}$  ist.

Bevor wir fortfahren, betrachten wir noch ein Beispiel. Die erneute Gleichung

$$B(t) = \int_0^t B(t-a)l(a)m(a) da + G(t),$$

siehe (9.1.1), enthält eine Faltung der Geburtenrate und Netto-Mutterschafts-

funktion  $l(a)m(a)$ . Es gilt

$$\begin{aligned} L(f * g)(\tau) &= L \int_0^t f(t-a)g(a) da \\ &= \int_0^\infty e^{-\tau t} \int_0^t f(t-a)g(a) dadt. \end{aligned}$$

Wir können dies als iteriertes Integral über das Gebiet  $0 \leq t < \infty$ ,  $0 \leq a \leq t$  betrachten. Ändern wir die Reihenfolge der Integration, so erhalten wir das Gebiet  $0 \leq a < \infty$ ,  $a \leq t < \infty$ . Die Koordinatentransformation  $s = t - a$  ergibt dann

$$\begin{aligned} L(f * g)(\tau) &= \int_0^\infty \int_0^\infty e^{-\tau(s+a)} f(s)g(a) dads \\ &= \hat{f}(\tau) \hat{g}(\tau). \end{aligned}$$

Sei  $M(a) = l(a)m(a)$  die Netto-Mutterschaftsfunktion. Berechnen wir die Laplace-Transformation der beiden Seiten von (9.1.1), so erhalten wir

$$\hat{B}(\tau) = \hat{B}(\tau)\hat{M}(\tau) + \hat{G}(\tau).$$

Es ist einfach, diese Gleichung bezüglich der transformierten Geburtenrate zu lösen, nämlich

$$\hat{B}(\tau) = \frac{\hat{G}(\tau)}{1 - \hat{M}(\tau)}.$$

### 9.1.3 Die Euler-Lotka Gleichung

Das war der einfache Teil. Nun kommt der widerstandsfähige Teil. Wir müssen die inverse Laplace-Transformation der Geburtenrate bestimmen. Da

$$1 - \hat{M}(\tau) = 1 - \int_0^\infty e^{-\tau a} M(a) da$$

ist, sind die Wurzeln der Gleichung  $1 - \hat{M}(\tau) = 0$  genau die der Euler-Lotka charakteristischen Gleichung

$$\int_0^\infty e^{-\tau a} M(a) da = 1. \quad (9.1.2)$$

Was können wir sagen über die Lösungen dieser typisch transzendenten Gleichung? Nur ein wenig: Die Gleichung (9.1.2) hat genau eine reelle Wurzel  $\tau = \tau^*$ . (Nachprüfen!)



Nehmen wir an, daß alle Wurzeln von (9.1.2) einfach sind. Dann hat die transformierte Geburtenrate eine Partialbruchzerlegung nach den Wurzeln der Euler-Lotka charakteristischen Gleichung

$$\hat{B}(\tau) = \frac{Q^*}{\tau - \tau^*} + \sum_k \frac{Q_k}{\tau - \tau_k},$$

daher ist

$$B(t) = Q^* e^{\tau^* t} + \sum_k Q_k e^{\tau_k t}.$$

Darüberhinaus finden wir die Koeffizienten von der Partialbruchzerlegung mit dem üblichen Verfahren, und zwar

$$\begin{aligned} Q^* &= \lim_{\tau \rightarrow \tau^*} (\tau - \tau^*) \frac{\hat{G}(\tau)}{1 - \hat{M}(\tau)} \\ &= \frac{\hat{G}(\tau^*)}{-\hat{M}'(\tau^*)} \\ &= \frac{\int_0^\beta e^{-\tau^* t} G(t) dt}{\int_\alpha^\beta e^{-\tau^* a} a M(a) da} \end{aligned}$$

sowie

$$Q_k = \frac{\int_0^\beta e^{-\tau_k t} G(t) dt}{\int_\alpha^\beta e^{-\tau_k a} a M(a) da}.$$

Verwendet man komplexe Variablen, kann die inverse Laplace-Transformation als Integral im Komplexen

$$B(t) = \frac{1}{2\pi i} \int_{\gamma - i\infty}^{\gamma + i\infty} e^{t\tau} \hat{B}(\tau) d\tau$$

geschrieben werden, mit  $\gamma > \tau^*$ . In der Komplexen Analysis berechnet man solche Integrale meist mit Hilfe der Resudentheorie. Die Koeffizienten  $Q^*$  und  $Q_k$  sind einfach die Residuen von einfachen Polstellen von  $\hat{B}(\tau)$ . Die Berechnung von  $B(t)$  im Falle von Polstellen zweiter und höherer Ordnung ist aufwendig.

#### 9.1.4 Asymptotische Entwicklung

Die Integralgleichung von Lotka gibt einen strengen Rahmen, um das Wachstum einer altersstrukturierten Population zu untersuchen. Die reelle Wurzel

der charakteristischen Gleichung von Euler-Lotka kann mit großer Genauigkeit gefunden werden. Dies ergibt exakte Abschätzungen der asymptotischen Wachstumsrate. Jedoch ist das Finden der komplexen Wurzeln, die Oszillationen beschreiben, ein unangenehmes Problem. Glücklicherweise ist das ähnliche Problem mit der Differenzgleichung, daß wir im nächsten Abschnitt untersuchen, wesentlich einfacher.

## 9.2 Die Differenzgleichung

### 9.2.1 Herstellen einer Differenzgleichung

Anwendung von Differenzgleichungen und diskreten Rekurrenzgleichungen führt zu Fibonacci im Jahre 1202 zurück. Das Verfahren wurde jedoch weiter u.a. von [Col54], [Lot39] entwickelt.

Sei  $B_t$  die Anzahl der Weibchengeburten zum Zeitpunkt  $t$ ,  $n_{a,t}$  die Anzahl der Weibchen im Alter von  $a$  zum Zeitpunkt  $t$ ,  $l_a$  der Teil von Weibchen, die vom Geburt bis Alter  $a$  überleben, und  $m_a$  die Anzahl der Weibchen, die im Durchschnitt von einem Weibchen im Alter von  $a$  geboren werden. Beachte, daß  $a$  und  $t$  jetzt ganze Zahlen sind.

Eine erneute diskrete Gleichung kann jetzt als

$$B_t = \sum_{a=1}^t B_{t-a} l_a m_a + G_t \quad (9.2.1)$$

geschrieben werden, wobei

$$G_t = \sum_{a=1}^{\omega-t} n_{a,0} \frac{l_{a+t}}{l_a} m_{a+t}.$$

Die erste Summe in (9.2.1) ist die Anzahl der Geburten wegen junger Weibchen (geboren am oder seit  $t = 0$ ). Die zweite Summe  $G_t$  in (9.2.1) ist der Beitrag von älteren Weibchen der Anfangspopulation, die immer noch reproduktionsaktiv sind. Die Gleichung (9.2.1) ist eine inhomogene Differenzgleichung für  $B_t$ .

**Beispiel 9.2.1** Ein einziges neugeborenes Kaninchen ( $B_0 = 1$ ) löst eine Population mit folgenden Parametern

$$l_a = 1, \quad a = 1, 2, \dots, \\ m_a = \begin{cases} 1, & \text{falls } a = 1, 2, \\ 0, & \text{falls } a > 2, \end{cases}$$

aus. Die Anzahl der Geburten wird durch die homogene Differenzgleichung vom Grade 2

$$B_t = B_{t-1} + B_{t-2}$$

bestimmt. Diese Gleichung erzeugt die Folge von Geburten, die mit  $t = 0$  anfängt, und zwar

$$B_t = 1, 1, 2, 3, 5, 8, \dots$$

Das sind die bekannten Fibonacci-Zahlen.

### 9.2.2 Lösung mittels $Z$ -Transformation

Im Abschnitt 9.2.1 haben wir die Differenzgleichung

$$B_t = \sum_{a=1}^t B_{t-a} l_a m_a + G_t$$

eingeführt, wobei

$$G_t = \sum_{a=1}^{\omega-t} n_{a,0} \frac{l_{a+t}}{l_a} m_{a+t}$$

ist. Die Parallelen zwischen der Differenzgleichung und der Integralgleichung von Lotka sind auffallend. Folglich entstehen interessante mathematische Fragen, z.B., was ist der diskrete Ersatz von Laplace-Transformation. Während wir den selben Weg zurückgehen, werden wir auch raffinierte Unterschiede zwischen dieser Differenzgleichung und der Integralgleichung von Lotka entdecken.

Eine der ältesten Methoden für Lösung Differenzgleichungen, die zu Moivre [Moi56] zurückführt, verwendet erzeugende Funktionen. Ein eng verwandter Zugang benutzt die  $Z$ -Transformation. Für eine Folge von reellen Zahlen  $f_t$  ist die einseitige  $Z$ -Transformation

$$\begin{aligned} \hat{f}(\lambda) &= Z(f_t) \\ &= \sum_{t=0}^{\infty} f_t \lambda^{-t}. \end{aligned}$$

Die  $Z$ -Transformation sieht viel ähnlich der Laplace-Transformation aus. Ist z.B.  $f_t = a^t$ , so gilt

$$\begin{aligned} \hat{f}(\lambda) &= \sum_{t=0}^{\infty} \left(\frac{a}{\lambda}\right)^t \\ &= \frac{\lambda}{\lambda - a}. \end{aligned}$$

Da unsere Differenzgleichung eine Faltung der Geburtenrate und der Netto-Mutterschaftsfunktion enthält, betrachten wir die  $Z$ -Transformation einer Faltung

$$\begin{aligned}
 Z(f * g) &= \sum_{t=0}^{\infty} \left( \sum_{a=0}^t f_{t-a} g_a \right) \lambda^{-t} \\
 &= \sum_{t=0}^{\infty} \sum_{a=0}^t f_{t-a} \lambda^{-(t-a)} g_a \lambda^{-a} \\
 &= \sum_{a=0}^{\infty} g_a \lambda^{-a} \sum_{t=a}^{\infty} f_{t-a} \lambda^{-(t-a)} \\
 &= \sum_{a=0}^{\infty} g_a \lambda^{-a} \sum_{b=0}^{\infty} f_b \lambda^{-b} \\
 &= Z(f) Z(g).
 \end{aligned}$$

Dieses mächtige Resultat besagt, daß die  $Z$ -Transformation einer Faltung durch ein einfaches Produkt von  $Z$ -Transformationen ersetzt werden kann.

Sei  $M_a$  die Netto-Mutterschaftsfunktion. Berechnen wir die  $Z$ -Transformation von jeder Seite der Differenzgleichung, so erhalten wir

$$\hat{B}(\lambda) = \hat{B}(\lambda) \hat{M}(\lambda) + \hat{G}(\lambda),$$

daher

$$\hat{B}(\lambda) = \frac{\hat{G}(\lambda)}{1 - \hat{M}(\lambda)}. \quad (9.2.2)$$

Aber der Nenner ist einfach

$$1 - \hat{M}(\lambda) = 1 - \sum_{a=\alpha}^{\beta} \lambda^{-a} l_a m_a,$$

also sind die Wurzeln der Gleichung  $1 - \hat{M}(\lambda) = 0$  genau die der (diskreten) Euler-Lotka charakteristischen Gleichung

$$\sum_{a=\alpha}^{\beta} \lambda^{-a} l_a m_a = 1. \quad (9.2.3)$$

Diese Gleichung ermöglicht uns die Reproduktionsrate der Population zu bestimmen. Was kann man im Allgemeinen über die Wurzeln der Gleichung (9.2.3) sagen? Wie im letzten Abschnitt können wir bestimmt einige der Antworten raten. Insbesondere hat die Gleichung (9.2.3) genau eine positive Wurzel  $\lambda = \lambda_0$  der algebraischen Vielfachheit 1. Alle anderen Wurzeln  $\lambda_k$  sind entweder negativ oder komplex.

Um weitere Fortschritte im Falle der einfachen Wurzeln zu machen, nehmen wir nun an, daß die  $Z$ -transformierte Geburtenrate eine Partialbruchzerlegung nach Wurzeln der Euler-Lotka Gleichung besitzt, nämlich

$$\hat{B}(\lambda) = \frac{c_0}{1 - \lambda_0/\lambda} + \sum_k \frac{c_k}{1 - \lambda_k/\lambda}.$$

Da die inverse Transformation von  $1/(1 - \lambda_k/\lambda)$  einfach  $\lambda_k^t$  ist, ergibt es sich

$$B_t = c_0 \lambda_0^t + \sum_k c_k \lambda_k^t. \quad (9.2.4)$$

Ferner impliziert direkte Vergleichung von (9.2.2) und (9.2.4), daß

$$\begin{aligned} c_k &= \lim_{\lambda \rightarrow \lambda_k} \left(1 - \frac{\lambda_k}{\lambda}\right) \frac{\hat{G}(\lambda)}{1 - \hat{M}(\lambda)} \\ &= \frac{\hat{G}(\lambda_k)}{-\lambda_k \hat{M}'(\lambda_k)}, \end{aligned}$$

folglich ist

$$c_k = \frac{\sum_{t=0}^{\beta-1} G_t \lambda_k^{-t}}{\beta \sum_{a=\alpha} a l_a m_a \lambda_k^{-a}}. \quad (9.2.5)$$

Um die Gleichung (9.2.5) zu benutzen, müssen wir  $G_0$  wissen. Da die Differenzgleichung konsequent sein muß, definieren wir einfach  $G_0 = B_0$ .

Falls  $\hat{B}(\lambda)$  explizit als ein algebraischer Ausdruck gegeben wird und falls wir wissen, wo diese Funktion analytisch ist, können wir als eine Alternative zu Gleichung (9.2.4) die inverse Formel durch das Konturintegral

$$B_t = \frac{1}{2\pi i} \oint_C \hat{B}(\lambda) \lambda^{t-1} d\lambda$$

geben, wobei  $C$  eine geschlossene Kontur um den Ursprung im Gebiet der Analytizität von  $\hat{B}(\lambda)$  ist.

### 9.2.3 Fibonacci's Kaninchen

Fibonacci's Kaninchen (vgl. Beispiel 9.2.1) hatten die folgenden Parameter:

$$\begin{aligned} l_a &= 1, & a &= 1, 2, \dots, \\ m_a &= \begin{cases} 1, & \text{falls } a = 1, 2, \\ 0, & \text{falls } a > 2. \end{cases} \end{aligned}$$

Die Euler-Lotka Gleichung hat in diesem Fall die Gestalt

$$\begin{aligned} \sum_{a=1}^2 l_a m_a \lambda^{-a} &= \frac{1}{\lambda} + \frac{1}{\lambda^2} \\ &= 1 \end{aligned}$$

oder

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0.$$

Diese Gleichung hat zwei Wurzeln

$$\begin{aligned} \lambda_0 &= \frac{1 + \sqrt{5}}{2}, \\ \lambda_1 &= \frac{1 - \sqrt{5}}{2}. \end{aligned}$$

Wenn wir die Population mit einem neugeborenen Kaninchen ( $B_0 = G_0 = 1$ ) starten, dann

$$\begin{aligned} c_0 &= \frac{1}{\frac{1}{\lambda_0} + \frac{1}{\lambda_0^2}} = \frac{5 + \sqrt{5}}{10}, \\ c_1 &= \frac{1}{\frac{1}{\lambda_1} + \frac{1}{\lambda_1^2}} = \frac{5 - \sqrt{5}}{10} \end{aligned}$$

und

$$B_t = \left(\frac{5 + \sqrt{5}}{10}\right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2}\right)^t + \left(\frac{5 - \sqrt{5}}{10}\right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2}\right)^t.$$

Dies erzeugt die Folge

$$B_t = 1, 1, 2, 3, \dots$$

Wenn wir jedoch die Population mit einem neugeborenen Kaninchen ( $B_0 = G_0 = 1$ ) und einem 1-Jahre alten Kaninchen starten, dann

$$\begin{aligned} G_1 &= n_{1,0} \frac{l_2}{l_1} m_2 \\ &= 1. \end{aligned}$$

Daraus folgt, daß

$$\begin{aligned} c_0 &= \frac{1 + \frac{1}{\lambda_0}}{\frac{1}{\lambda_0} + \frac{1}{\lambda_0^2}} = \frac{5 + 3\sqrt{5}}{10}, \\ c_1 &= \frac{1 + \frac{1}{\lambda_1}}{\frac{1}{\lambda_1} + \frac{1}{\lambda_1^2}} = \frac{5 - 3\sqrt{5}}{10} \end{aligned}$$

und

$$B_t = \left(\frac{5 + 3\sqrt{5}}{10}\right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2}\right)^t + \left(\frac{5 - 3\sqrt{5}}{10}\right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2}\right)^t.$$

Dies erzeugt die Folge

$$B_t = 1, 2, 3, 5, \dots,$$

die Antwort ist rückblickend klar.

Wegen diskreter Formulierung ist es einfach, die Wurzeln der Euler-Lotka Gleichung zu berechnen. Jedoch sind die Konstanten  $c_k$  meist unangenehm.

## 9.3 Die Leslie-Matrix

### 9.3.1 Herstellen einer Populationsmatrix

In diesem Abschnitt erwähnen wir den Begriff der Leslie-Matrix, siehe § 2.2.2. Das ist ein zeitlich diskretes Modell, das die Altersdistribution (d.h. die Anzahl der Weibchen von jedem Alter) eher beschreibt, als die Geburtenrate. Die Leslie-Matrix wurde von Whelpton [Whe36] eingeführt und von Leslie [Les48] weiter formalisiert.

Wenn wir mit Altersdistribution  $n_{a,t}$  zum Zeitpunkt  $t$  anfangen, ist es leicht genug, die Situation zum Zeitpunkt  $t+1$  zu verstehen. Dabei verwendet man die Begriffe, die wir schon in unserer Diskussion von der diskreten Rekurrenzgleichung eingeführt hatten. Geburten finden zum Zeitpunkt  $t+1$  statt, falls Weibchen (eines oder mehrerer Alter) von Zeit  $t$  überleben und reproduzieren. Dies betrifft die jüngste Altersklasse

$$n_{0,t+1} = l_1 m_1 n_{0,t} + \frac{l_2}{l_1} m_2 n_{1,t} + \dots + \frac{l_\omega}{l_{\omega-1}} m_\omega n_{\omega-1,t}. \quad (9.3.1)$$

Ferner findet man Weibchen von älterer Klasse  $a > 0$  zum Zeitpunkt  $t+1$ , falls den Weibchen, die Alter  $a-1$  zum Zeitpunkt  $t$  haben, zu überleben gelingt, d.h.

$$n_{a,t+1} = \frac{l_a}{l_{a-1}} n_{a-1,t}, \quad a = 1, 2, \dots, \omega - 1. \quad (9.3.2)$$

Die Gleichungen (9.3.1) und (9.3.2) sind korrekt, aber unförmig. Es gibt mehrere Sachen, die wir tun können, um die Bezeichnungen zu vereinfachen. Erstens können wir die Jahr-zu-Jahr Überlebenswahrscheinlichkeiten einführen, und zwar

$$P_a \equiv \frac{l_{a+1}}{l_a}.$$

Zweitens können wir für jede Altersklasse die Fruchtbarkeit

$$F_a \equiv P_a m_{a+1}.$$

definieren, nämlich als die Anzahl von Nachkommen im nächsten Jahr, korrigiert durch die Überlebenswahrscheinlichkeit für diese Altersklasse. Schließlich können wir die Bezeichnungen eines Vektors und einer Matrix verwenden, die von linearer Algebra vorgeschlagen sind. Auf diese Weise schreiben wir die Gleichungen (9.3.1) und (9.3.2) als

$$\begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_{\omega-1} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_{\omega-2} & F_{\omega-1} \\ P_0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{\omega-2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_{\omega-1} \end{pmatrix}_t,$$

oder sogar besser als

$$\mathbf{n}_{t+1} = L\mathbf{n}_t, \quad (9.3.3)$$

wobei  $L$  die Leslie-Matrix ist.

### 9.3.2 Eigenwerte

Wir beginnen mit einem Vektor von Altersklassen

$$\mathbf{n}_t = \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \vdots \\ n_{\omega-1} \end{pmatrix}_t,$$

einer Menge von Jahr-zu-Jahr Überlebenswahrscheinlichkeiten  $P_a = l_{a+1}/l_a$  und der relevanten Menge von altersspezifischen Fruchtbarkeiten

$$F_a = P_a m_{a+1}.$$

Die Daten  $P_a$  and  $F_a$  lassen sich in Leslie-Matrix  $L$  zusammenfassen, siehe (9.3.1), was ein diskretes Altersmodell beschreibt, und zwar  $\mathbf{n}_{t+1} = L\mathbf{n}_t$  für  $t = 0, 1, \dots$

Man glaubt, wir haben alles getan. Wollen Sie den Vektor von Altersklassen in einem gegebenen Jahr wissen, so multiplizieren Sie  $\mathbf{n}_0$  mit entsprechender Potenz der Leslie-Matrix. Aber es gibt einige interessante Feinheiten. Z.B., möchten wir eine stabile Altersdistribution bestimmen. Wir wollen also einen Vektor finden, in dem jede Altersklasse mittels des selben Faktors  $\lambda$  jedes Jahr zunimmt,

$$\mathbf{n}_{t+1} = \lambda \mathbf{n}_t. \quad (9.3.4)$$

Da  $\mathbf{n}_{t+1} = L\mathbf{n}_t$ , müssen wir Eigenwerte und Eigenvektoren der Leslie-Matrix finden.



Es gibt zwei verschiedene Möglichkeiten, die Eigenwerte zu finden. Der direkte Zugang ist die Gleichung (9.3.4) als  $(L - \lambda I)\mathbf{n}_t = 0$  umzuschreiben. Wir erhalten dann die Gleichung  $\det(L - \lambda I) = 0$  für die Eigenwerten.

Ein raffinierterer Zugang ist zu bemerken, daß die Gleichung (9.3.4) für stabiles Wachstum impliziert  $n_{1,t+1} = \lambda n_{1,t}$ , und dies muß konsequent mit  $n_{1,t+1} = P_0 n_{0,t}$  sein. Also gilt

$$n_{1,t} = \frac{P_0}{\lambda} n_{0,t}.$$

Analog

$$\begin{aligned} n_{2,t} &= \frac{P_1}{\lambda} n_{1,t} \\ &= \frac{P_1 P_0}{\lambda \lambda} n_{0,t}. \end{aligned}$$

Wir können ähnlich fortfahren bis

$$n_{\omega-1,t} = \frac{P_0 P_1 \dots P_{\omega-2}}{\lambda^{\omega-1}} n_{0,t}.$$

Wir betrachten jetzt die Neugeborenen. Laut unserer Leslie-Matrix erhalten wir

$$n_{0,t+1} = F_0 n_{0,t} + F_1 n_{1,t} + \dots + F_{\omega-1} n_{\omega-1,t},$$

so daß

$$\lambda n_{0,t} = \left( F_0 + F_1 \frac{P_0}{\lambda} + \dots + F_{\omega-1} \frac{P_0 P_1 \dots P_{\omega-2}}{\lambda^{\omega-1}} \right) n_{0,t}.$$

Das Einsetzen der Gleichung für die Fruchtbarkeiten ergibt

$$\frac{P_0}{\lambda} m_1 + \frac{P_0 P_1}{\lambda^2} m_2 + \dots + \frac{P_0 P_1 \dots P_{\omega-1}}{\lambda^\omega} m_\omega = 1.$$

Da  $l_a = P_0 P_1 \dots P_{a-1}$  ist, kann die letzte Gleichung als

$$\sum_{a=1}^{\omega} l_a m_a \lambda^{-a} = 1$$

umgeschrieben werden. Da die Reproduktion typisch über die Alter von  $\alpha$  bis  $\beta$  ist, erhalten wir die bekannte Form

$$\sum_{a=\alpha}^{\beta} l_a m_a \lambda^{-a} = 1. \quad (9.3.5)$$

Das ist genau die diskrete Euler-Lotka Gleichung. Für eine Leslie-Matrix können wir uns unmittelbar auf die Euler-Lotka Gleichung für unsere charakteristische Gleichung stützen.

### 9.3.3 Eigenvektoren

Haben wir Eigenwerte gefunden, können wir auch Eigenvektoren suchen. Wir wissen von (9.2.3), daß die diskrete Euler-Lotka Gleichung besitzt eine einzige positive reelle Wurzel  $\lambda_0$ . Der entsprechende Eigenvektor hat positive Komponenten. Um dies zu beweisen, bemerken wir, daß die Matrix auf der linken Seite der Gleichung  $(L - \lambda I)\mathbf{n}_t = 0$  nicht vom vollen Rank für  $\lambda = \lambda_0$  ist. Das bedeutet, daß wir eine Komponente des Eigenvektors willkürlich wählen können. Wir wählen  $n_{0,t} = 1$ . Dann gilt

$$\begin{aligned} n_{1,t} &= \frac{P_0}{\lambda} n_{0,t} &= l_1 \lambda^{-1}, \\ n_{2,t} &= \frac{P_1}{\lambda} n_{1,t} &= l_2 \lambda^{-2}, \\ &\vdots &\vdots \\ n_{a,t} &= \frac{P_{a-1}}{\lambda} n_{a-1,t} &= l_a \lambda^{-a}. \end{aligned}$$

Diese Folge ist einfach die stabile Altersdistribution, die wir im Abschnitt 9.2 abgeleitet haben. Die stabile Altersdistribution ist ein Eigenvektor der Leslie-Matrix.

Wir möchten

$$|\lambda_k| < \lambda_0 \tag{9.3.6}$$

für  $k \neq 0$  haben. Warum? Im Falle von  $\omega$  unterschiedlichen Eigenwerten könnten wir dann die allgemeine Lösung als

$$\mathbf{n}_t = c_0 \lambda_0^t \mathbf{v}_0 + \sum_{k=1}^{\omega-1} c_k \lambda_k^t \mathbf{v}_k$$

oder

$$\mathbf{n}_t = \lambda_0^t \left( c_0 \mathbf{v}_0 + \sum_{k=1}^{\omega-1} c_k \left( \frac{\lambda_k}{\lambda_0} \right)^t \mathbf{v}_k \right)$$

aufschreiben. Wenn (9.3.6) gilt, wird der positive reelle Eigenwert die Lösung dominieren im Sinne, daß

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{n}_t \sim c_0 \lambda_0^t \mathbf{v}_0. \tag{9.3.7}$$

Ist aber die Mutterschaftsfunktion periodisch mit Periode  $d$ , so gilt die Abschätzung (9.3.6) nicht und es gibt  $d-1$  weitere Eigenwerte mit dem selben Betrag als  $\lambda_0$ .

Diese Charakterisierung ist perfekt adequate für Leslie-Matrizen. Jedoch beschäftigen wir uns mit einem Spezialfall eines allgemeineren Satzes. Das ist der Satz von Perron-Frobenius, siehe § 2.2.1. Er ermöglicht nicht nur Matrizen, die sich aufs Alter stützen, sondern auch Matrizen, die sich auf die Entwicklungsstufe stützen, zu analysieren. Eigentlich läßt sich der Satz von Perron-Frobenius auf alle nicht-negativen Matrizen anwenden.

## 9.4 Die McKendrick-von Foerster Gleichung

### 9.4.1 Herstellen einer partiellen Differentialgleichung

Der vierte Zugang hat seine Quelle in der Arbeit [McK26] und wurde von Foerster (1959) popularisiert. Die McKendrick-von Foerster partielle Differentialgleichung ist ein zeitlich kontinuierliches Modell, das die Altersdistribution betont.

Sei  $n(a, t)da$  die Anzahl der Weibchen im Alter von  $(a, a + da)$  zum Zeitpunkt  $t$ . Betrachten wir die Änderungsrate der Anzahl von Weibchen in einem vorgegebenen Altersintervall, so erhalten wir

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} (n(a, t)\Delta a) &= \text{Rate des Eintritts am } a \\ &\quad - \text{Rate des Austritts am } a + \Delta a \\ &\quad - \text{Tod} \end{aligned}$$

oder

$$\frac{\partial n}{\partial t}(a, t) \Delta a = J(a, t) - J(a + \Delta a, t) - \mu(a, t) n(a, t) \Delta a,$$

wobei  $\mu(a, t)$  die Sterberate für Individuen im Alter von  $a$  zum Zeitpunkt  $t$  ist und  $J(a, t)$  der "Fluß" der Individuen im Alter von  $a$  zum Zeitpunkt  $t$  ist. Die letzte Gleichung impliziert

$$\frac{\partial n}{\partial t}(a, t) = -\frac{J(a + \Delta a, t) - J(a, t)}{\Delta a} - \mu(a, t) n(a, t).$$

Lassen wir  $\Delta a$  gegen 0 streben, so erhalten wir ein Erhaltungsgesetz für die Dichte der Individuen

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial a} - \mu(a, t) n. \quad (9.4.1)$$

Um weitere Fortschritte zu machen, brauchen wir noch etwas über den Fluß von Individuen zu wissen. Das ist kein Fluß im Raum, sondern eher eine Bewegung von Individuen im Alter. Alle Individuen altern, folglich müssen wir erwarten, daß der Fluß proportional zu der Dichte von Individuen ist, mit einer charakteristischen Geschwindigkeit  $v(a, t)$  von Altern, nämlich

$$J(a, t) \equiv n(a, t)v(a, t).$$

In den einfachsten Beispielen bedeutet Altern genau Ablaufen der Zeit, d.h.

$$\begin{aligned} v &= \frac{da}{dt} \\ &= 1. \end{aligned} \quad (9.4.2)$$

Dies scheint eminent vernünftig. Jedoch in Populationen mit Größestrukturen eher als in denen mit Altersstrukturen kann die Rate, mit der der Organismus zunimmt, variieren mit Zeit, so daß die Gleichung (9.4.2) nicht mehr korrekt ist. Auf jeden Fall lautet jetzt die Gleichung (9.4.1)

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} = -\mu(a, t) n. \quad (9.4.3)$$

Wo treten Geburten in das alles ein? Im McKendrick-von Foerster Modell kommt die Geburtenrate  $B(t)$  als eine Randwertbedingung im Alter  $a = 0$  vor, und zwar

$$n(0, t) = \int_0^\omega n(a, t) m(a, t) da. \quad (9.4.4)$$

Die Mutterschaftsfunktion  $m(a, t)$  kann im allgemeinen mit Zeit variieren sowie mit Alter, und  $\omega$  ist, als früher, das maximal erreichbare Alter. Um das Modell abzuschließen, müssen wir auch die Anfangsaltersdistribution vorschreiben,

$$n(a, 0) = n_0(a),$$

siehe Fig. 9.2.

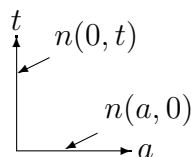


Fig. 9.2: Alters- und Zeitgebiete

Die Gleichung (9.4.3) ist eine partielle Differentialgleichung erster Ordnung. Die Differentialgleichung selbst ist nicht so schlecht. Die Randwertbedingung (9.4.4) ist jedoch ziemlich ekelhaft.

### 9.4.2 Eine spezielle Lösung

We beschränken uns mit Sterblichkeitsfunktionen, die nur vom Alter abhängen, aber nicht von der Zeit, d.h.  $\mu(a, t) = \mu(a)$ . Die Bestandteile dieses Problems sind ähnlich zu diesen für die Integralgleichung von Lotka. Für die Lotka-Integralgleichung erreicht die Population asymptotisch exponentielles Wachstum und eine stabile Altersdistribution. Wir können folglich versuchen, eine Lösung der Gestalt

$$n(a, t) = n^*(a) e^{rt}$$

zu konstruieren. Setzen wir diese Formel in die McKendrick-von Foerster Gleichung ein, so erhalten wir

$$n^* r e^{rt} + \frac{\partial n^*}{\partial a} e^{rt} = -\mu n^* e^{rt}$$

oder

$$\frac{\partial n^*}{\partial a} + (r + \mu) n^* = 0.$$

Das ist eine lineare Differentialgleichung erster Ordnung, die wir einfach lösen können. Dies ergibt

$$n^*(a) = n^*(0) e^{-ra} e^{-\int_0^a \mu(s) ds}.$$

Die letzte Exponentialfunktion kann man als Überlebenswahrscheinlichkeit  $l(a)$  interpretieren, so daß

$$n^*(a) = n^*(0) e^{-ra} l(a)$$

oder

$$\frac{n^*(a)}{n^*(0)} = e^{-ra} l(a)$$

ist. Das ist eine stabile Altersdistribution, die wir erst in der Analysis von Lotka Integralgleichung kennengelernt haben. Für diese stabile Altersdistribution gibt es eine Lösung der Gestalt

$$n(a, t) = n^*(0) e^{rt} (e^{-ra} l(a))$$

mit der entsprechenden Geburtenrate  $n(0, t) = n^*(0) e^{rt}$ . Diese Geburtenrate muß auch die Randwertbedingung erfüllen, also ist

$$n^*(0) e^{rt} = \int_{\alpha}^{\beta} n^*(0) e^{rt} (e^{-ra} l(a) m(a)) da,$$

was sich zu Euler-Lotka Gleichung vereinfachen läßt, nämlich

$$\int_{\alpha}^{\beta} e^{-ra} l(a) m(a) da = 1.$$

Wir haben also die korrekte Altersdistribution und charakteristische Gleichung wiederergriffen. Natürlich, haben wir nicht vollständig bewiesen, daß diese asymptotische Lösungen von McKendrick-von Foerster Gleichung sind. Es bleibt noch ein hartes Problem, die Altersdistribution für alle Zeiten zu berechnen.

### 9.4.3 Die allgemeine Lösung

Um das System

$$\begin{aligned}\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} &= -\mu(a)n, \\ n(0, t) &= \int_0^\omega n(a, t)m(a, t) da, \\ n(a, 0) &= n_0(a)\end{aligned}$$

im Allgemeinen zu lösen, müssen wir das Charakteristikenverfahren verwenden. Wie in allen guten Methoden für die Lösung partieller Differentialgleichungen, ist das Ziel, unsere partielle Differentialgleichung zu einer oder mehreren gewöhnlichen Differentialgleichungen zu reduzieren. Wir tun es mittels einer Koordinatentransformation  $n(a, t) = n(A, T)$ . Die angemessene Transformation ermöglicht uns die Kettenregel anzuwenden, um die Gleichung zu vereinfachen. Wir ersetzen unsere partielle Differentialgleichung durch die drei gewöhnlichen Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}\frac{\partial a}{\partial A} &= 1, \\ \frac{\partial t}{\partial A} &= 1, \\ \frac{\partial n}{\partial A} &= -\mu(a)n,\end{aligned}\tag{9.4.5}$$

da

$$\begin{aligned}\frac{\partial n}{\partial A} &= \frac{\partial n}{\partial a} \frac{\partial a}{\partial A} + \frac{\partial n}{\partial t} \frac{\partial t}{\partial A} \\ &= -\mu(a)n.\end{aligned}$$

Die dritte Gleichung (9.4.5) ist noch nicht so einfach, wie wir möchten, da es  $A$  auf der linken Seite und  $a$  auf der rechten Seite gibt. Wir wollen  $A$  und  $a$  so ähnlich, wie es möglich ist, machen. Da wir schon durch den ersten zwei Gleichungen (9.4.5) gezwungen sind, können wir nur die Anfangsbedingungen für diese Differentialgleichungen verwenden. Das ist, wo  $T$  ankommt. Wir werden verlangen, daß  $a$  ähnlich  $A$  im Sinne ist, daß  $A = 0$  auch  $a = 0$  impliziert, und daß  $t$  ähnlich  $T$  im Sinne ist, daß  $A = 0$  die Gleichung  $t = T$  impliziert.

Zwei erste Gleichungen (9.4.5) ergeben

$$\begin{aligned}a &= A + c_1(T), \\ t &= A + c_2(T).\end{aligned}$$

Wir formulieren nun die Anfangsbedingungen

$$\begin{aligned}a(0, T) &= 0, \\ t(0, T) &= T\end{aligned}$$

und erhalten

$$\begin{aligned} a &= A, \\ t &= A + T \end{aligned}$$

oder

$$\begin{aligned} A &= a, \\ T &= t - a. \end{aligned}$$

Die letzte Gleichung (9.4.5) wird zu

$$\frac{dn}{dA} = -\mu(A)n. \quad (9.4.6)$$

Wenn wir  $A$  zunehmen lassen, für ein festes  $T$ , erzeugen wir eine Linie oder Charakteristik von Richtungskoeffizient 1, siehe Fig. 9.3. Die Gleichung (9.4.6)

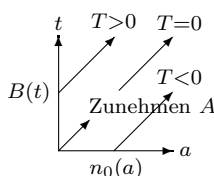


Fig. 9.3: Charakteristik

impliziert, daß wir Informationen jeder von diesen Charakteristiken entlang übertragen werden. Biologisch werden wir Kohorten folgen, während sie alten. Die Anzahl in jeder Kohorte an  $A$  (Alter) wird auch von Randwertbedingungen (für  $a \leq t$  oder  $T \geq 0$ ) sowie von der Anfangsbedingung (für  $a \geq t$  oder  $T \leq 0$ ) abhängen. Also müssen wir die Gleichung (9.4.6) getrennt für jedes von diesen zwei Gebieten lösen.

Das Trennen der Veränderlichen in (9.4.6) ergibt

$$\frac{dn}{n} = -\mu(A)dA.$$

Die Gleichung kann man einfach integrieren. Eine Feinheit ist jedoch, die Randwertbedingungen und die Anfangsbedingung zu behandeln. Sie müssen lediglich mittels  $T$  geschrieben werden.

Für  $a \leq t$  ist  $n(0, t) = n(0, T) = B(T)$ , daher

$$\int_{B(T)}^{n(A,T)} \frac{dn}{n} = - \int_0^A \mu(a) da.$$

Daraus folgt

$$n(A, T) = B(T) \exp \left( - \int_0^A \mu(a) da \right),$$

oder

$$\begin{aligned} n(a, t) &= B(t - a) \exp\left(-\int_0^a \mu(s) ds\right) \\ &= n(0, t - a) l(a). \end{aligned}$$

Für  $t \geq a$  nehmen wir also die Anzahl der Geburten vor  $a$  Jahren und multiplizieren sie mit der Überlebenswahrscheinlichkeit bis Alter  $a$ .

Für  $a \geq t$  ist  $n(a, 0) = n_0(a) = n_0(-T)$ , folglich

$$\int_{n_0(-T)}^{n(A, T)} \frac{dn}{n} = -\int_{-T}^A \mu(a) da.$$

Wir schliessen daraus, daß

$$n(A, T) = n_0(-T) \exp\left(-\int_{-T}^A \mu(a) da\right),$$

oder

$$\begin{aligned} n(a, t) &= n_0(a - t) \exp\left(-\int_{a-t}^a \mu(s) ds\right) \\ &= n(a - t, 0) \frac{l(a)}{l(a - t)} \end{aligned}$$

gilt. Wir sehen also den Weibchen im Alter von  $a - t$  zum Zeitpunkt  $t = 0$  an und korregieren diese Anzahl durch die Überlebenswahrscheinlichkeit von Alter  $a - t$  bis Alter  $a$ .

Wir können unsere zwei Formeln in einen Ausdruck kombinieren, der die Größe der Kohorte beschreibt, nämlich

$$n(a, t) = \begin{cases} n(0, t - a) l(a) & \text{falls } a \leq t, \\ n(a - t, 0) \frac{l(a)}{l(a - t)} & \text{falls } a \geq t. \end{cases} \quad (9.4.7)$$

Nun setzen wir diesen Ausdruck für  $n(a, t)$  von Gleichung (9.4.7) in unsere Randwertbedingung ein

$$n(0, t) = \int_0^\omega n(a, t) m(a) da.$$

Dies ergibt

$$n(0, t) = \int_0^t n(0, t - a) l(a) m(a) da + \int_t^\omega n(a - t, 0) \frac{l(a)}{l(a - t)} m(a) da.$$



Eine unbedeutende Koordinatentransformation im zweiten Integral bringt die Gleichung zu einer bekannteren Gestalt. Ersetzen wir  $a - t$  überall durch ein neues  $a$ , so kann die Randwertbedingung in der Form

$$n(0, t) = \int_0^t n(0, t - a)l(a)m(a)da + \int_0^{\omega-t} n(a, 0)\frac{l(a+t)}{l(a)}m(a+t)da$$

umgeschrieben werden. Das ist nichts anderes als die Lotka-Integralgleichung. Um unser Problem zu lösen, müssen wir also erst die Lotka-Integralgleichung für die Geburtenrate lösen. Bestimmen wir die Geburtenrate, so verwenden wir die Lösung (9.4.7) und das Charakteristikenverfahren, um die Dichte der Weibchen von jedem Alter und zu jedem Zeitpunkt zu finden. Es gibt aber mehrere Gründe, die McKendrick-von Foerster partielle Differentialgleichung als Anfangspunkt vorzuziehen.



# Literaturverzeichnis

- [BM80] J. R. BEDDINGTON und R. M. MAY, *Maximal sustainable yields in systems subject to harvesting at more than one trophic level*, Mathematical Biosciences **51** (1980), 261–281.
- [BM83] J. R. BEDDINGTON und R. M. MAY, *Die Nutzung mariner Ökosysteme*, Spektrum der Wissenschaft **1** (1983), 104–112.
- [Bra93] M. BRAUN, *Differential Equations and Their Applications*, 4th ed., Springer-Verlag, New York et al., 1993, 578 pp.
- [Bur58] T. BURNETT, *A model of host-parasite interaction*, Proc. 10th Int. Cong. Entom. **2** (1958), 679–686.
- [Col54] L. COLE, *The population consequences of life history phenomena*, Quaterly Review of Biology **19** (1954), 103–137.
- [Dos74] F. H. DOST, *Grundlagen der Pharmakokinetik*, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1953.
- [Fel41] W. FELLER, *On the integral equation of renewal theory*, Annals of Mathematical Statistics **12** (1941), 243–267.
- [Gau34] G. F. GAUSE, *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
- [GW34] G. F. GAUSE und A. A. WITT, *On the periodic fluctuations in the number of animals*, Bull. Acad. Sci. USSR (1934), 1551–1559.
- [Goh75] B. S. GOH, *Vulnerability and persistence of complex ecosystems*, Ecological Modelling **1** (1975), 105–116.
- [Goh76] B. S. GOH, *Nonvulnerability of ecosystems in unpredictable environments*, Theoretical Population Biology **10** (1976), 83–97.
- [GS92] G. R. GRIMMETT und D. R. STIRZAKER, *Probability and Random Processes*, Oxford University Press, Oxford, 1992.

- [GH83] J. GUCKENHEIMER und P. HOLMES, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer-Verlag, New York, 1983.
- [Har63] T. E. HARRIS, *The Theory of Branching Processes*, Springer-Verlag, New York et al., 1963.
- [Key85] N. KEYFITZ, *Applied Mathematical Demography*, Springer-Verlag, New York et al., 1985.
- [Kol38] A. KOLMOGOROV, *Zur Lösung einer biologischen Aufgabe*, Nachrichten der Forschungsinstituts für Mathematik und Mechanik an der Universität Tomsk **2** (1938), 1–6.
- [Les48] P. H. LESLIE, *Some further notes on the use of matrices in population mathematics*, Biometrika **35** (1948), 213–245.
- [Lea76] J. A. LOGAN, D. J. WOLLKIND, S. C. HOYT, und L. K. TANIGOSHI, *An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods*, Environmental Entomology **5** (1976), 1133–1140.
- [Lot25] H. J. LOTKA, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [Lot39] H. J. LOTKA, *A contribution to the theory of self-renewing aggregates, with special reference to industrial replacement*, Annals of Mathematical Statistics **10** (1939), 1–25.
- [May74a] R. M. MAY, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Second edition, Princeton University Press, Princeton, 1974.
- [May74b] R. M. MAY, *Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos*, Science **186** (1974), 645–647.
- [May79] R. M. MAY et al., *Management of multispecies fisheries*, Science **205** (1979), 267–277.
- [McK26] A. G. MCKENDRICK, *Applications of mathematics to medical problems*, Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society **40** (1926), 98–130.
- [MM13] L. MICHAELIS und M. MENTEN, *Die Kinetik der Invertinwirkung*, Biochem. Zeitschr. **49** (1913), 333 ff.
- [Moi56] A. MOIVRE, DE, *The Doctrine of Chances*, Millar, London, 1756.

- [NB35] A. J. NICHOLSON und V. A. BAILEY, *The balance of animal populations. Part I*, Proc. Zool. Soc. London (1935), 551–598.
- [Ric54] W. E. RICKER, *Stock and Recruitment*, J. of the Fisheries Research Board of Canada **11** (1954), 559–623.
- [Ric85] O. RICHTER, *Simulation des Verhaltens ökologischer Systeme*, VCH, Weinheim, 1985.
- [Sas99] SH. SASTRY, *Nonlinear Systems*, Springer-Verlag, New York et al., 1999.
- [TSc89] N. TARKHANOV und D. SHOYKHET, *A remark on the probability of degeneration of a multidimensional branching Galton-Watson process*, Serdica **15** (1989), 171–173.
- [TF80] G. TIMME and H. FRESE, *Zur statistischen Interpretation und graphischen Darstellung des Abbauverhaltens von Pflanzenbehandlungsmittel-Rückständen. I*, Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer **33** (1980), 47–60.
- [Vol26] V. VOLTERRA, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Mem. Accad. Lincei **6** (1926), 31–113.
- [WG74] H. W. WATSON und F. GALTON, *On the probability of extinction of families*, Journal of the Royal Anthropological Institute **4** (1874), 138–144.
- [Whe36] P. K. WHELPTON, *An empirical method of calculating future population*, Journal of the American Statistical Association **31** (1936), 457–473.

# Sachverzeichnis

## A

Anfangswertproblem 2  
Arrhenius, Ansatz von 70  
Asymmetrische Spiel 85  
Auszahlungsmatrix 79  
Autonomes System 8

## B

Bellman-Harris Prozesse 36  
Beschädigungskampf 79  
Biologische Zeit 73, 75

## C

Chaos 20

## D

Differentialgleichung  
  homogen 3  
  linear 3  
Differenzgleichung 18  
Dominanter Eigenwert 24

## E

Entwicklungszeit 73  
Enzym 70  
Ernteintensität 49  
Erzeugende Funktion 28  
Eulerverfahren  
  explizit 92  
  implizit 93  
Evolutionstabile Strategie 81

## F

Fixpunkt  
  abstoßend 18  
  anziehend 18

## G

Galton-Watson Prozeß 27  
Gleichgewichtspunkt 13

## I

Isokline 42

## K

Kapazität 41  
Kommentkampf 79  
Konkurrenzoeffizient 41  
Krill-Wal-System 51

## L

Lösung  
  asymptotisch stabil 13  
  stabil 13  
Lösung  
  stationär 9, 18  
Leslie-Matrix 25, 102  
Logan et al., Modell von 74  
Lotka-Volterra, Modell von 11

## M

Markov-Ketten 26  
Martingal 35  
Maximal aufrechterhalbarer Ertrag 49  
Michaelis-Menten, Gesetz von 71  
Muster  
  äquivalent 82  
  erreichbar 82  
Mutterschaftsfunktion 99

## N

Nash-Gleichgewicht 80  
Nicholson-Bailey, Modell von 22

Nordsieck-Notation 96

**P**

Perron-Frobenius, Satz von 24

Phasenebene 42

Prädiktor-Korrektor-Technik 93

**R**

Ricker, Modell von 18

Routh-Hurwitz, Kriterium von 61

Runge-Kutta-Verfahren 94

**S**

Stochastische Matrix 26

Strategiensimplex 79

**T**

Träger 80

Trophische Ebene 62

**V**

Variation der Konstanten 4

**W**

Wachstumsfunktion 3

Wachstumsrate 2

**Z**

Zerfallkonstante 1