Erratum zu „Modellbildung und Simulation“, Kap. 10.3 (S. 256–261)

10 Zwei-Spezies-Modelle

Interessanter als einzelne Populationen sind Modelle mit mehreren Arten, die miteinander in Wechselwirkung stehen, sodass mehr Effekte möglich sind. Wir werden uns der Übersichtlichkeit halber auf zwei Spezies beschränken. Es wird ein parametrisiertes Modell eingeführt, an dem wir dann zwei Fälle von Wechselwirkung studieren können: zum einen der Kampf zweier Arten um dieselben Ressourcen und zum anderen eine Räuber-Beute-Beziehung.

Im Folgenden betrachten wir zwei Arten P und Q, die Funktionen $p(t)$ und $q(t)$ bezeichnen die jeweilige Populationsgröße. Die erste Annahme ist, dass es wie beim Modell von Malthus und beim logistischen Wachstum Wachstumsraten pro Individuum und Zeiteinheit gibt, $f(p,q)$ für P und $g(p,q)$ für Q, die nun sowohl von p als auch von q abhängen; der Vektor F beschreibe das Wachstum (Wachstumsraten mal Populationsgröße):

$$\begin{pmatrix} \dot{p} \\ \dot{q} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(p,q) \cdot p \\ g(p,q) \cdot q \end{pmatrix} =: F(p,q) \, . \tag{10.2}$$

Da wir nur am Fall $p > 0$ und $q > 0$ interessiert sind (sonst wären es wieder weniger als zwei Populationen), sind die Gleichgewichtspunkte des Systems dadurch gekennzeichnet, dass beide Wachstumsraten verschwinden: Wir suchen Paare $(\bar{p}, \bar{q})$ mit $\bar{p}, \bar{q} > 0$ und

$$f(\bar{p}, \bar{q}) = g(\bar{p}, \bar{q}) = 0 \, .$$

Zur Analyse der Stabilität eines Gleichgewichtspunkts ersetzen wir im Folgenden analog zu den Überlegungen im Abschnitt 10.2.2 die Differentialgleichung durch eine lineare, indem wir die rechte Seite F um den Gleichgewichtspunkt $(\bar{p}, \bar{q})$ linearisieren:

$$F(p,q) \doteq J_F(\bar{p}, \bar{q}) \begin{pmatrix} p - \bar{p} \\ q - \bar{q} \end{pmatrix} \, .$$

Für die Jacobi-Matrix $J_F(\bar{p}, \bar{q})$ ergibt sich unter Berücksichtigung der Struktur von F und wegen $f(\bar{p},\bar{q}) = g(\bar{p},\bar{q}) = 0$

$$\begin{aligned}
J_F(\bar{p},\bar{q}) &= \left.\begin{pmatrix} \frac{\partial(f(p,q)\cdot p)}{\partial p} & \frac{\partial(f(p,q)\cdot p)}{\partial q} \\ \frac{\partial(g(p,q)\cdot q)}{\partial p} & \frac{\partial(g(p,q)\cdot q)}{\partial q} \end{pmatrix}\right|_{p=\bar{p},q=\bar{q}} \\
&= \left.\begin{pmatrix} f_p(p,q)p + f(p,q) & f_q(p,q)p \\ g_p(p,q)q & g_q(p,q)q + g(p,q) \end{pmatrix}\right|_{p=\bar{p},q=\bar{q}} \\
&= \begin{pmatrix} f_p(\bar{p},\bar{q})\bar{p} & f_q(\bar{p},\bar{q})\bar{p} \\ g_p(\bar{p},\bar{q})\bar{q} & g_q(\bar{p},\bar{q})\bar{q} \end{pmatrix} ,
\end{aligned}$$

wobei $f_p(p,q) := \partial f(p,q)/\partial p$ etc. die partielle Ableitung bezeichne. In einer hinreichend kleinen Umgebung von $(\bar{p},\bar{q})$ verhält sich die lineare Differentialgleichung

$$\begin{pmatrix} \dot{p} \\ \dot{q} \end{pmatrix} = J_F(\bar{p},\bar{q}) \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} - J_F(\bar{p},\bar{q}) \begin{pmatrix} \bar{p} \\ \bar{q} \end{pmatrix} \tag{10.3}$$

wie die Ausgangsgleichung (10.2); insbesondere bestimmen die Eigenwerte von $J_F(\bar{p},\bar{q})$ die Attraktivität des Gleichgewichts.

Als nächster Schritt in der Modellierung sind die Wachstumsraten f und g zu definieren. Wir wählen hier einen linearen Ansatz (Teilen durch die Komponenten des Gleichgewichts erspart uns, diese in den weiteren Betrachtungen als zusätzliche Konstanten mitzuführen):

$$\begin{aligned}
f(p,q) &= (a_1 - b_1 p - c_1 q)/\bar{p} , \\
g(p,q) &= (a_2 - c_2 p - b_2 q)/\bar{q} ,
\end{aligned}$$

der im Grenzfall des Verschwindens einer Population dazu führt, dass sich für die verbleibende Population ein quadratisches Modell analog zum logistischen Wachstum einstellt. Für die Jacobi-Matrix $J_F(\bar{p},\bar{q})$ in einem Gleichgewichtspunkt ergibt sich dann

$$J_F(\bar{p},\bar{q}) = \begin{pmatrix} f_p(\bar{p},\bar{q})\bar{p} & f_q(\bar{p},\bar{q})\bar{p} \\ g_p(\bar{p},\bar{q})\bar{q} & g_q(\bar{p},\bar{q})\bar{q} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -b_1 & -c_1 \\ -c_2 & -b_2 \end{pmatrix} .$$

Nun sind noch die Parameter festzulegen. Dazu sollen folgende Bedingungen erfüllt sein:

- Die Terme b_i, die das verminderte Wachstum bei großen Populationen beschreiben, sollen nichtnegativ sein:

$$b_1, b_2 \geq 0 . \tag{10.4}$$

- Eine etwas künstliche Bedingung, die aber für die folgenden Rechnungen nützlich sein wird, ist, dass für wenigstens eine Art (hier ohne Einschränkung für Q) die Wachstumsrate durch eine große Population der anderen Spezies (hier also P) vermindert wird:

$$c_2 > 0 \; . \tag{10.5}$$

Damit die Wachstumsrate $g(p, q)$ von Q dann überhaupt positiv sein kann (was für ein vernünftiges Modell ja der Fall sein sollte), impliziert das die nächste Forderung nach einem positiven konstanten Term

$$a_2 > 0 \; . \tag{10.6}$$

- Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_F(\bar{p}, \bar{q})$ ergeben sich als Nullstellen $\lambda_{1/2}$ von $(\lambda + b_1)(\lambda + b_2) - c_1 c_2$. Wir fordern

$$b_1 b_2 > c_1 c_2 \; , \tag{10.7}$$

denn dann gibt es wegen (10.4) keine Nullstelle mit positivem Realteil. (Um das zu sehen, stellt man sich am besten die Parabel zu $(\lambda+b_1)(\lambda+b_2) - c_1 c_2 = \lambda(\lambda + b_1 + b_2) + b_1 b_2 - c_1 c_2$ vor: Für $b_1 b_2 - c_1 c_2 = 0$ hat sie Nullstellen $\lambda_1 = 0$ und $\lambda_2 = -b_1 - b_2 \leq 0$, für wachsendes $b_1 b_2 - c_1 c_2$ verschiebt sie sich nach oben, sodass sie zwei negative Nullstellen hat, bis sie die Abszisse gar nicht mehr schneidet; dann liegen zwei konjugiert komplexe Lösungen mit negativem Realteil vor.) Wenn es unter diesen Bedingungen einen Gleichgewichtspunkt gibt, ist er somit stabil.

- Nun fehlt noch ein Kriterium für die Existenz von (positiven) Gleichgewichtspunkten. Das lineare Gleichungssystem

$$\begin{aligned} 0 &= a_1 - b_1 \bar{p} - c_1 \bar{q} \\ 0 &= a_2 - b_2 \bar{q} - c_2 \bar{p} \end{aligned}$$

besitzt wegen Bedingung (10.7) die eindeutige Lösung

$$\bar{p} = \frac{a_1 b_2 - c_1 a_2}{b_1 b_2 - c_1 c_2} \; , \quad \bar{q} = \frac{b_1 a_2 - a_1 c_2}{b_1 b_2 - c_1 c_2} \; ,$$

die ein Gleichgewicht ist, wenn die Zähler (und damit $\bar{p}, \bar{q}$) positiv sind. Mit (10.4) – (10.6) lässt sich das schreiben als

$$\frac{b_1}{c_2} > \frac{a_1}{a_2} > \frac{c_1}{b_2} \; , \tag{10.8}$$

nur im Fall $b_2 = 0$ ist die zweite Ungleichung durch $c_1 < 0$ zu ersetzen.

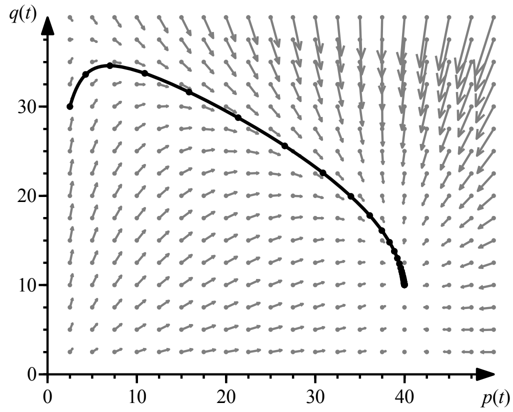

Abbildung 10.3: Lösung zum Anfangswert $(2.5, 30)$ und Richtungsfeld des Zwei-Spezies-Modells mit Parametern (10.11). (Markierungen $\bullet$ im Abstand von $\delta t = 1/4$, Richtungsvektoren um $1/20$ verkürzt dargestellt)

Mit den Bedingungen (10.4) – (10.8) ist die Existenz eines stabilen Gleichgewichts gesichert. Im Folgenden werden wir nun zwei Modelle untersuchen, die sich im Vorzeichen des Parameters c_1 unterscheiden. Zunächst werden wir zwei Arten betrachten, die in *Konkurrenz* um dieselben Ressourcen stehen: Eine große Population von Q vermindert auch die Wachstumsrate von P; zusätzlich zu (10.5) gilt also die Bedingung

$$c_1 > 0 \,. \tag{10.9}$$

Im zweiten Beispiel wird eine große Population von Q die Wachstumsrate von P vergrößern – wir stellen uns P als *Räuber* vor, der umso besser lebt, je mehr *Beute* Q er findet, ausgedrückt als Bedingung

$$c_1 < 0 \,. \tag{10.10}$$

Für das Konkurrenz-Beispiel wählen wir die Parameter

$$a_1 = \frac{300+5\sqrt{3}}{3}, b_1 = \frac{5}{2}, c_1 = \frac{\sqrt{3}}{6}, a_2 = \frac{35+60\sqrt{3}}{4}, b_2 = \frac{7}{8}, c_2 = \frac{3\sqrt{3}}{8} \,. \tag{10.11}$$

Es ergibt sich ein Gleichgewichtspunkt $(\bar{p}, \bar{q}) = (40, 10)$. Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_F(\bar{p}, \bar{q})$ sind $-1/10$ und $-1/20$.

Abbildung 10.3 zeigt das Richtungsfeld und die Lösung zum Anfangswert $(p_0, q_0) = (2.5, 30)$, Abb. 10.4 die einzelnen Komponenten $p(t)$ und $q(t)$. Man erkennt, dass sich die Lösung in der Nähe des Gleichgewichtspunkts

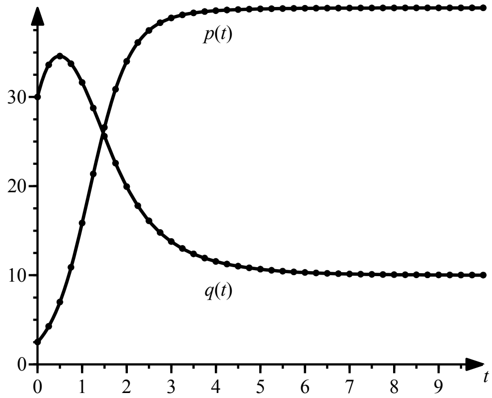

Abbildung 10.4: Lösungskomponenten zu Abb. 10.3

sehr ähnlich verhält wie im linearen Fall (vgl. Abschnitt 2.4.5, insbesondere Abb. 2.2 auf Seite 72, während sich weiter entfernt andere Effekte einstellen.

Für das Räuber-Beute-Modell ($c_1 < 0$) vereinfachen wir die Situation dadurch, dass wir die Behinderung durch eine große Population der eigenen Art vernachlässigen, indem wir $b_1 = b_2 = 0$ wählen. Dafür wird der konstante Term a_1 in der Wachstumsrate des Räubers P negativ gewählt: Wenn keine Beute vorhanden ist, geht die Population des Räubers zurück. Dann sind die Vorzeichenbedingungen $\bar{p} = a_2/c_2 > 0$, $\bar{q} = a_1/c_1 > 0$ automatisch erfüllt.

Die Eigenwerte von $J_F(\bar{p}, \bar{q})$ sind (wegen $b_i = 0$) rein imaginär: Der Gleichgewichtspunkt ist zwar stabil, aber nicht attraktiv. Statt einer Konvergenz zum Gleichgewicht stellt sich eine periodische Oszillation ein.

Wählen wir zum Beispiel

$$a_1 = -5\,, \quad c_1 = -\frac{1}{20}\,, \quad a_2 = 20\,, \quad c_2 = 2\,, \tag{10.12}$$

dann ergibt sich ein Gleichgewichtspunkt $(\bar{p}, \bar{q}) = (10, 100)$, und die Eigenwerte der Jacobi-Matrix $J_F(\bar{p}, \bar{q})$ sind $\pm\mathrm{i}/100$.

Abbildung 10.5 zeigt die Lösung zum Anfangswert $(p_0, q_0) = (5, 50)$, Abb. 10.6 die einzelnen Komponenten $p(t)$ und $q(t)$. Man erkennt deutlich, wie eine große Räuberpopulation p zu einem Einbruch der Beutepopulation q führt, die dann – zeitverzögert – auch zu einem Rückgang der Räuber führt. Dadurch wiederum erholt sich die Population der Beute und der Zyklus beginnt von Neuem.

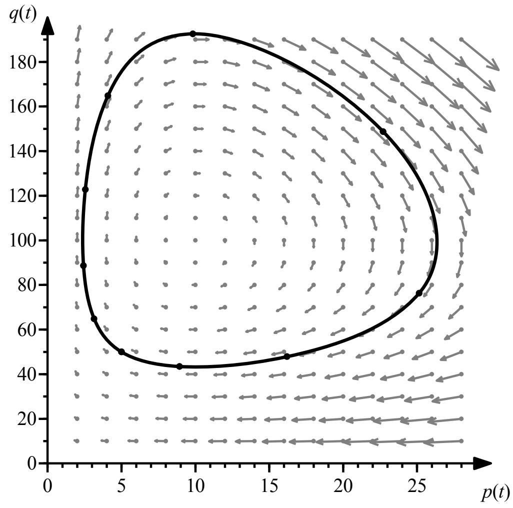

Abbildung 10.5: Lösung zum Anfangswert $(5, 50)$ und Richtungsfeld des Zwei-Spezies-Modells mit Parametern (10.12). (Richtungsvektoren um 1/5 verkürzt dargestellt)

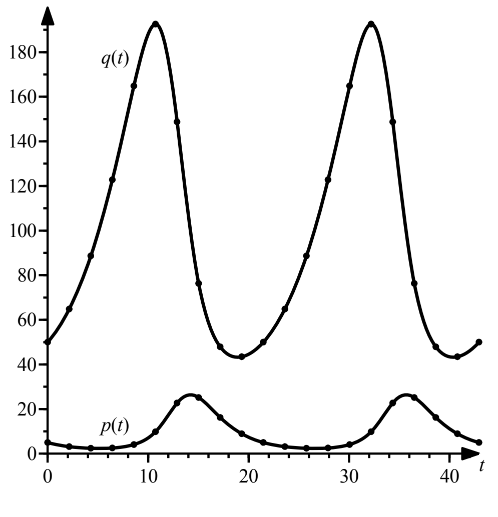

Abbildung 10.6: Lösungskomponenten zu Abb. 10.5