

Ein dauerhaftes Zusammenleben zweier Populationen

Antonio Steiner und Martin J. Gander

1 Einleitung

Die mathematische Modellierung stellt ein kräftiges Instrument dar, mit dem der menschliche Geist die verschiedensten Disziplinen erfolgreich angegangen hat. Ein frühes Beispiel von Tragweite ist Euklids Methode, die elementare Geometrie zu erfassen. Sie führte über Hilberts “Grundlagen der Geometrie” [1] zu moderneren Darstellungen, etwa zu [2]. Des Weiteren sei an die Himmelsmechanik erinnert, aus der die grossartigen Konstrukte der Lagrange- und Hamiltonmechanik erwuchsen. Ein wichtiger Vertreter der in den 20er Jahren aufkommenden mathematischen Populationsdynamik ist V. Volterra, man denke nur an sein Ausschliessungsprinzip [3] und die Räuber-Beute Gleichungen, die von ihm erstmals 1927 aufgestellt wurden [4]. Alle genannten Modelle stellen Artefakte dar, sie sind wohl der uns umgebenden Welt abgeläuscht, sind aber nicht “Realität” - diese ist zugleich reicher als auch verschwommener - sondern gleichsam Neuschöpfungen, präzise, durchschaubar und dadurch “fast schöner” als die reale Welt. Als man Lagrange vorwarf, die Planeten folgten nicht ganz genau den errechneten Bahnen, gab er lakonisch zur Antwort:

“tant pis pour les planètes”.

Dass vielmehr oft eine ganz erstaunliche Übereinstimmung zwischen den Prädiktionen eines mathematischen Modells und der Beobachtung stattfindet, ist das wahrhaft Erstaunliche. Als beeindruckendes Beispiel hierfür diene die Beschreibung des Anwachsens der Bevölkerung der USA [5] mittels der einfachen logistischen Differentialgleichung

$$\dot{x} = x(a - bx).$$

Qualitativ ändert sich am Resultat nichts, wenn man den “Bremsterm” durch $-b \ln x$ ersetzt

$$\dot{x} = x(a - b \ln x),$$

indessen ist jetzt die Differentialgleichung durch die Substitution

$$\xi := \ln x$$

auf eine lineare Differentialgleichung zurückgeführt, was für ihre explizite Lösbarkeit dann von Belang sein wird, wenn man die Wachstumsrate nicht mehr als konstant annimmt, sondern periodischen Schwankungen unterwirft [6]. Die Lösung weist dann grenzzyklisches Verhalten auf.

Als natürliche Verallgemeinerung der logistischen Differentialgleichung auf den Fall zweier Populationen x_1, x_2 bietet sich folgendes System an:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - (b_{11}x_1 + b_{12}x_2)] \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - (b_{21}x_1 + b_{22}x_2)] \end{aligned} \quad (b_{ik} > 0).$$

Für

$$\Delta := b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} = 0$$

ist dieses System auf die Volterraschen Konkurrenzgleichungen [4] zurückführbar

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - \gamma_1(h_1x_1 + h_2x_2)] \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - \gamma_2(h_1x_1 + h_2x_2)], \end{aligned}$$

man setze einfach bei beliebig gewähltem $\gamma_1 > 0$

$$h_1 = \frac{b_{11}}{\gamma_1}, \quad h_2 = \frac{b_{12}}{\gamma_1}, \quad \gamma_2 = \gamma_1 \frac{b_{21}}{b_{11}}.$$

Wie jüngst dargelegt [7] enthält dieses Modell die Eigensche Theorie Darwinischer Selektion zwischen zwei Populationen als Spezialfall: die “selektiven Werte” der beiden Populationen betragen

$$\frac{a_1}{\gamma_1}, \quad \frac{a_2}{\gamma_2}.$$

Diejenige Population mit dem grösseren selektiven Wert verdrängt mit der Zeit die andere vollständig, wie in Abbildung 1 für $\frac{a_2}{\gamma_2} > \frac{a_1}{\gamma_1}$ dargestellt. Auf Dauer werden zwei Populationen nach unserem Modell, das auf jegliche

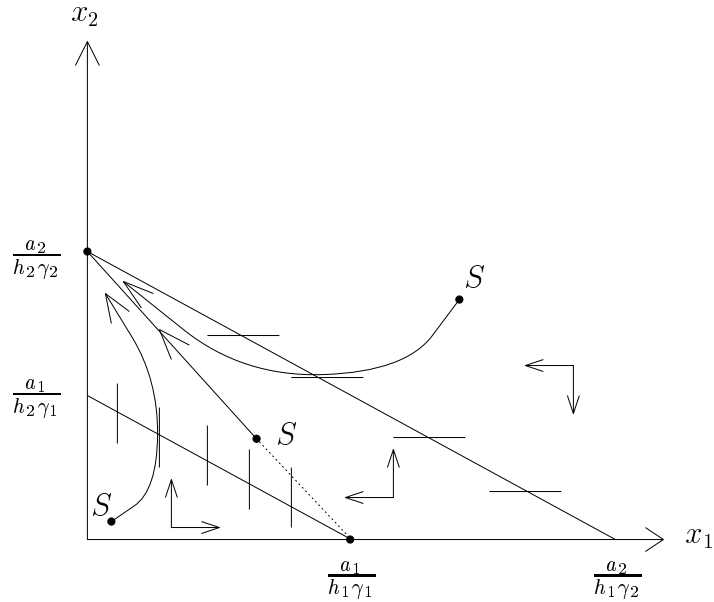


Abbildung 1: Die Population mit dem grösseren “selektiven Wert” verdrängt die andere mit der Zeit vollständig

mechanistische Deutung verzichtet, dann und nur dann nebeneinander bestehen können, wenn die Bedingung

$$\Delta > 0 \iff \frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}, \frac{a_2}{b_{22}} < \frac{a_1}{b_{12}}$$

erfüllt ist. Das System strebt bei beliebigen Startwerten denselben Gleichgewichtspunkt G an, wie in Abbildung 2 dargestellt. Dies ist in bester Übereinstimmung mit einem *geometrischen Kriterium* [8], wonach der Gleichgewichtspunkt G dann und nur dann stabil sein wird, wenn die Gerade $\dot{x}_1 = 0$ “steiler” verläuft als $\dot{x}_2 = 0$, d.h. wenn

$$\frac{a_1}{b_{12}} : \frac{a_1}{b_{11}} > \frac{a_2}{b_{22}} : \frac{a_2}{b_{21}} \iff \Delta > 0.$$

An dem angegebenen Kriterium für ein dauerhaftes Zusammenleben ändert sich nichts, wenn man logarithmische Kopplungsterme statt der klassischen einführt, was geschehen ist, um eine explizite Auflösung des dynamischen

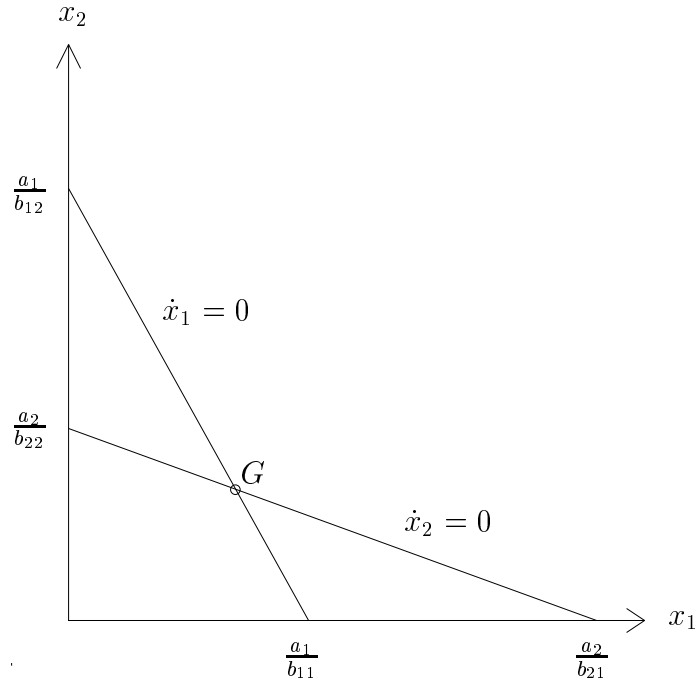


Abbildung 2: Das System strebt bei beliebigen Startwerten denselben Gleichgewichtspunkt G an

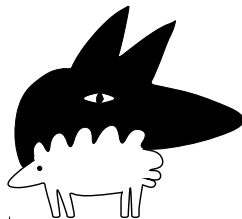
Systems auch dann noch zu ermöglichen, wenn man statt konstanter Wachstumsraten periodisch schwankendes Wachstum ins Auge fasst. Es ergeben sich interessante Formen des Zusammenlebens, gekennzeichnet durch das Auftreten von Trajektorien mit unendlicher Periodenlänge. Die Attraktoren des beschriebenen Modells sind zwar quasiperiodisch, indessen *nicht chaotisch*, denn die Trajektorien laufen nicht auseinander bei geringfügigen Änderungen der Startwerte, wie etwa beim Lorenzattraktor. Das System ist darauf nicht empfindlich. Wohl aber ist es sehr sensitiv auf Änderung der Anregungsfrequenz, welche die Form des Attraktors bei geringfügigster Störung völlig verändert. Dieses *neue Phänomen* wurde erstmals in [13] ausführlich dargelegt, nachdem in [9], [10], [11] und [12] Vorarbeit geleistet wurde.

2 Modell mit logarithmischen Kopplungstermen

Die Anwesenheit einer gewissen Anzahl Individuen x_1 , x_2 beider Arten in gegebenem Habitat bedeute für beide Species ein Alarmzeichen, dem sie durch artenspezifische Herabsetzung ihrer intrinsischen Wachstumsrate $a_i > 0$ um den Betrag $b_{i1} \ln x_1 + b_{i2} \ln x_2$ begegnen mögen, wobei $b_{ik} > 0$. Wir gelangen so zum dynamischen System

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - (b_{11} \ln x_1 + b_{12} \ln x_2)]; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - (b_{21} \ln x_1 + b_{22} \ln x_2)]; & x_2^0\end{aligned}\quad (1)$$

Es handelt sich bei diesen nichtlinearen Differentialgleichungen gewissermassen um "Schafe im Wolfspelz", deren Maskerade



durch die Variablentransformation

$$y_i := \ln x_i \quad (2)$$

sofort aufgedeckt wird:

$$\begin{aligned}\dot{y}_1 &= -b_{11}y_1 - b_{12}y_2 + a_1 \\ \dot{y}_2 &= -b_{21}y_1 - b_{22}y_2 + a_2\end{aligned}\quad (3)$$

Wann besitzt dieses lineare Differentialgleichungssystem einen stabilen Gleichgewichtspunkt G im ersten Quadranten ?

3 Lösung

Wir bestimmen zuerst die Eigenwerte des zu (3) gehörigen homogenen Systems als die Lösungen der charakteristischen Gleichung

$$\begin{vmatrix} -b_{11} - \omega & -b_{12} \\ -b_{21} & -b_{22} - \omega \end{vmatrix} = \omega^2 + \omega(b_{11} + b_{22}) + (b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21}) = 0.$$

Man erhält

$$\omega_{1,2} = \frac{1}{2} \left[-(b_{11} + b_{22}) \pm \sqrt{(b_{11} - b_{22})^2 + 4b_{12}b_{21}} \right] \quad (4)$$

und mit ihnen die allgemeine Lösung des homogenen Systems

$$\begin{aligned} y_1 &= C_1 e^{\omega_1 t} + C_2 e^{\omega_2 t} \\ y_2 &= -\frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} C_1 e^{\omega_1 t} - \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} C_2 e^{\omega_2 t}. \end{aligned} \quad (5)$$

Um zur Lösung des inhomogenen Differentialgleichungssystems (3) aufzusteigen genügt es, hierin die Konstanten C_i durch geeignet gewählte Zeitfunktionen $C_i(t)$ zu ersetzen. Die Bedingungen zu ihrer Bestimmung lauten

$$\begin{aligned} \dot{C}_1 e^{\omega_1 t} + \dot{C}_2 e^{\omega_2 t} &= a_1 \\ \frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} \dot{C}_1 e^{\omega_1 t} + \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} \dot{C}_2 e^{\omega_2 t} &= -a_2, \end{aligned}$$

aufgelöst also

$$\begin{aligned} \dot{C}_1 &= \frac{1}{\omega_2 - \omega_1} e^{-\omega_1 t} [a_1(b_{11} + \omega_2) + a_2 b_{12}] \\ \dot{C}_2 &= \frac{-1}{\omega_2 - \omega_1} e^{-\omega_2 t} [a_1(b_{11} + \omega_1) + a_2 b_{12}]. \end{aligned}$$

Die allgemeine Lösung von (3) ergibt sich durch Einsetzen der Integrale $C_i(t)$ in (5), wobei ein dauerhaftes Zusammenleben der Populationen nur dann möglich ist, wenn beide Eigenwerte ω_i negativ sind, nach (4) daher nur unter der Annahme, dass

$$\omega_i < 0 \iff \Delta := b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} > 0.$$

Man wird zudem noch verlangen, dass der Gleichgewichtspunkt G in den ersten Quadranten zu liegen komme. Beides ist dann und nur dann der Fall, wenn die Bedingungen

$$\frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}, \frac{a_1}{b_{12}} > \frac{a_2}{b_{22}} \quad (6)$$

erfüllt sind. In der Tat ist dann

$$\frac{a_2}{b_{22}} : \frac{a_2}{b_{21}} < \frac{a_1}{b_{12}} : \frac{a_1}{b_{11}},$$

d.h. $\Delta > 0$ und die Koordinaten von

$$G = (y_{1G}, y_{2G}) = \left(\frac{a_1 b_{22} - a_2 b_{12}}{\Delta}, \frac{a_2 b_{11} - a_1 b_{21}}{\Delta} \right) \quad (7)$$

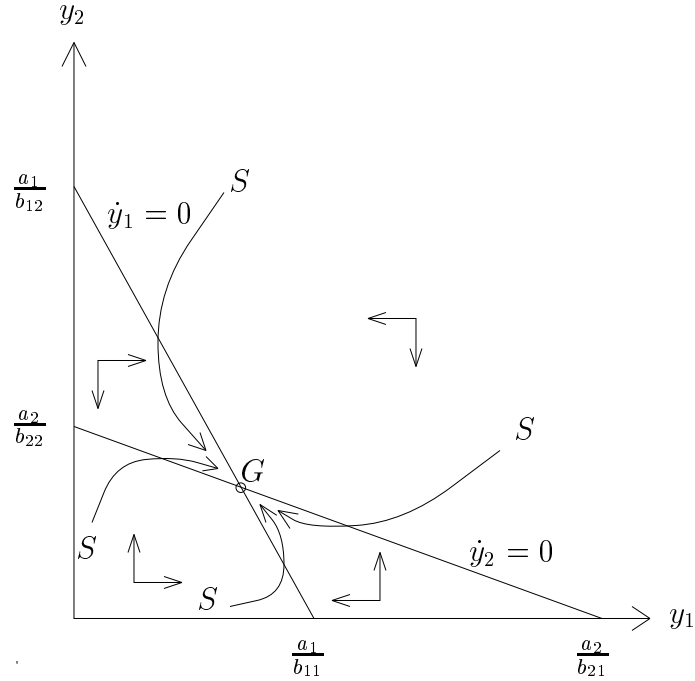


Abbildung 3: Qualitativer Verlauf der Trajektorien

sind beide positiv. Unter Verwendung der 0-Isoklinen $\dot{y}_1 = 0$ und $\dot{y}_2 = 0$ des Systems (3) wurde in der Abbildung 3 der qualitative Verlauf der Trajektorien zu verschiedenen Startwerten $S = (y_1^0, y_2^0)$ skizziert. Zur Bestätigung benutzen wir die allgemeine Lösung von (3)

$$\begin{aligned} y_1 &= y_{1G} + K_1 e^{\omega_1 t} + K_2 e^{\omega_2 t} \\ y_2 &= y_{2G} - \frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} K_1 e^{\omega_1 t} - \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} K_2 e^{\omega_2 t}, \end{aligned} \quad (8)$$

worin die Integrationskonstanten K_1, K_2 den jeweiligen Startwerten anzupassen sind. In Abbildung 4 haben wir folgendes Zahlenbeispiel behandelt:

$$b_{11} = 2, \quad b_{12} = 1, \quad b_{21} = 1, \quad b_{22} = 3 \quad \text{und} \quad a_1 = 1, \quad a_2 = 1.$$

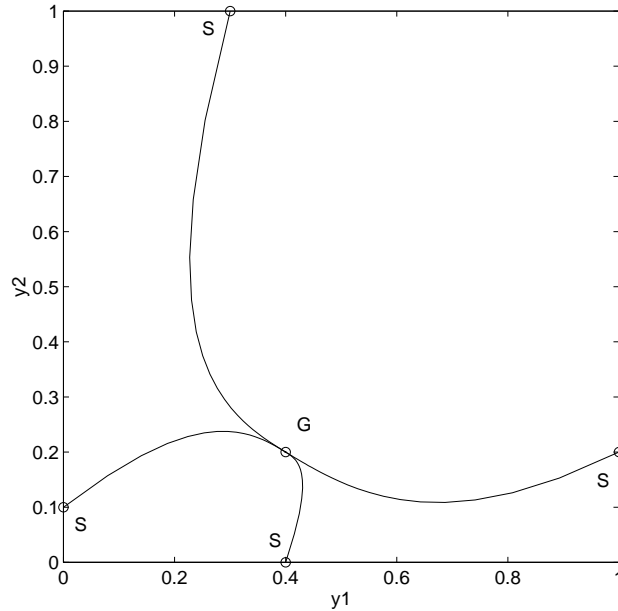


Abbildung 4: Lösung für verschiedene Startwerte

4 Fluktuierendes Wachstum

Zu neuen interessanten Verhaltensweisen des Systems stösst man vor, wenn man annimmt, die Wachstumsraten der beiden Populationen seien saisonalen Schwankungen unterworfen, was ganz natürlich erscheint. Wir beschränken uns hier darauf, im Zahlenbeispiel, das auf die Abbildung 4 geführt hat, dem Glied $a_1 = 1$ den Term $\cos t$ beizufügen, unter Belassung aller übrigen Zahlwerte

$$a_1 = 1 \longrightarrow a_1 = 1 + \cos t;$$

als Startwerte wählen wir $S = (0, 0)$. Die entsprechende Trajektorie ist in Abbildung 5 ersichtlich: sie nähert sich asymptotisch einer geschlossenen Kurve, die G umschliesst. Mittels (2) sind wir in Abbildung 6 wieder zum realen Raum der x_i aufgestiegen.

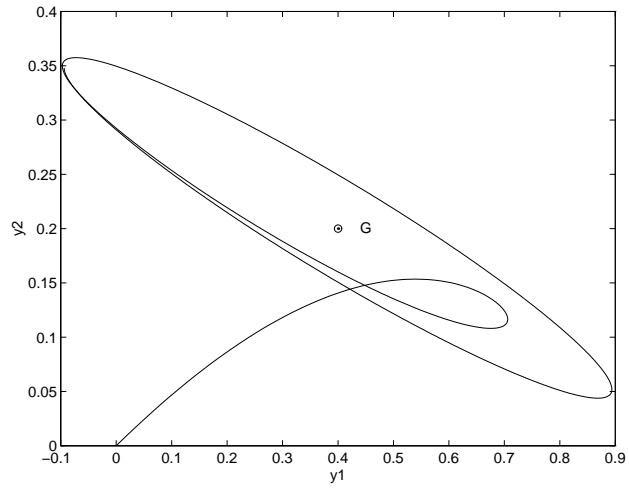


Abbildung 5: Lösung bei saisonaler Schwankung einer Wachstumsrate

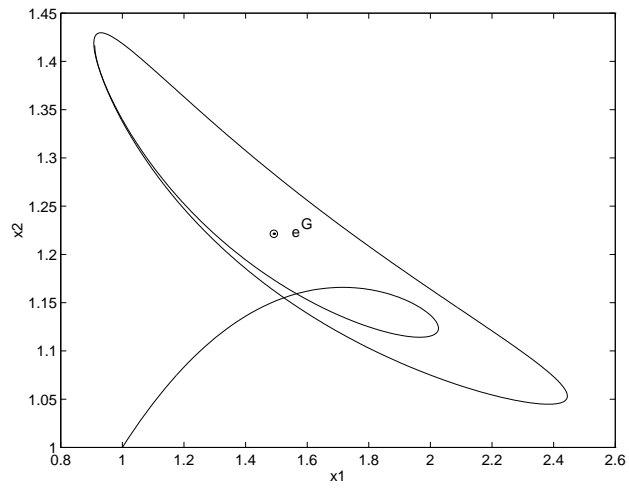


Abbildung 6: Lösung im realen Raum

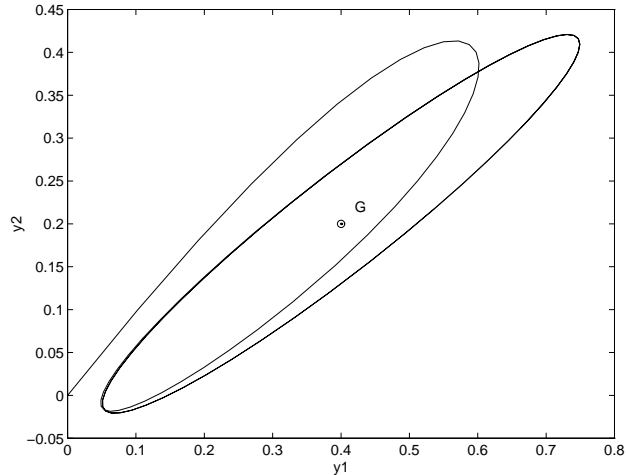


Abbildung 7: Lösung bei saisonaler Schwankung beider Wachstumsraten

5 Flächendeckende Trajektorie

Lässt man unter Beibehaltung der Werte

$$b_{11} = 2, b_{12} = 1, b_{21} = 1, b_{22} = 3$$

beide Wachstumsraten fluktuieren

$$a_1 = 1 + \cos t, a_2 = 1 + \cos t,$$

so ergibt sich der Grenzyklus von Abbildung 7. Bei nur geringfügiger Änderung:

$$a_1 = 1 + \cos t, a_2 = 1 + \cos \frac{\sqrt{2}}{1.4}t$$

zeigt die entsprechende Abbildung 8 das Auftauchen einer neuen Ordnung in der Populationsdynamik, nämlich die Annäherung der Trajektorie an eine Kurve, welche für $t \rightarrow \infty$ allmählich ein ganzes Flächenstück dicht überdeckt.

6 Verallgemeinerung

Lässt man auch negative b_{ik} zu, so sind rein imaginäre Eigenwerte möglich. Das System erhält dadurch eine Eigenfrequenz, welche mit den fluktuieren-

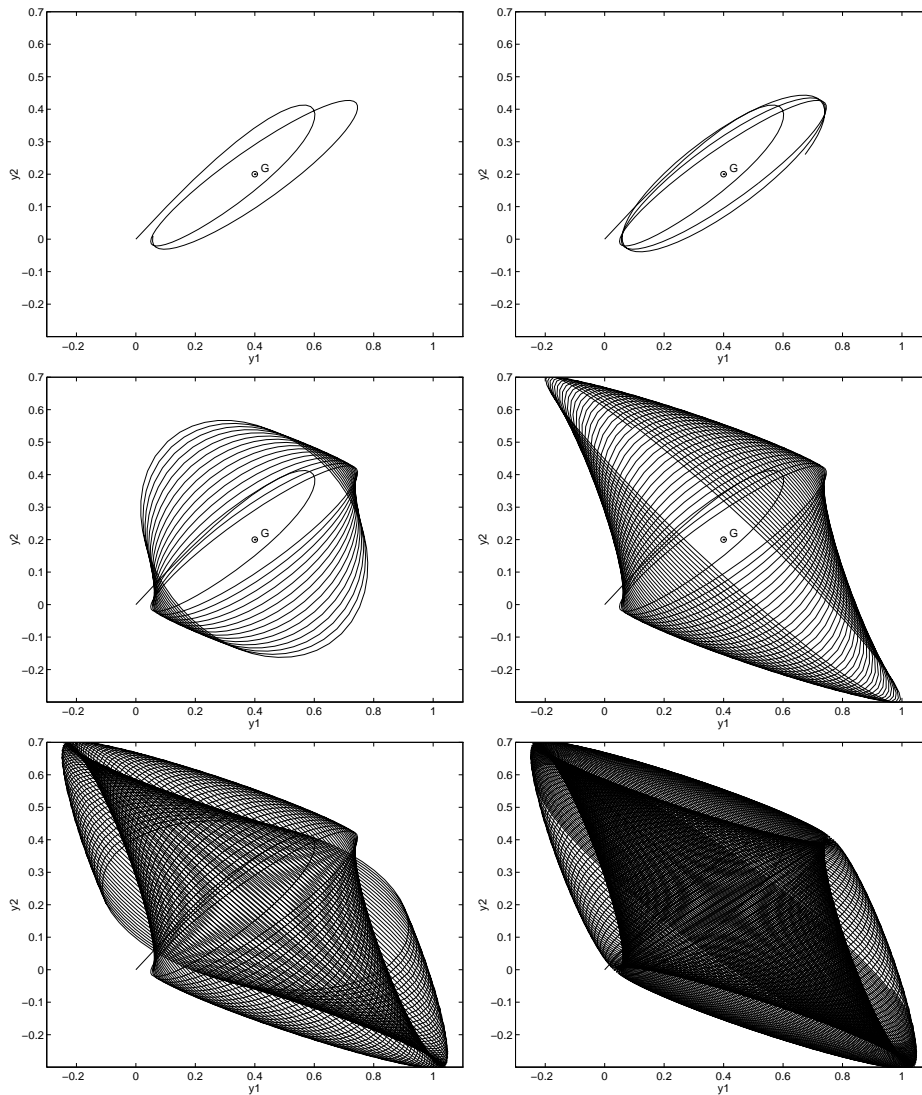


Abbildung 8: Entstehung einer Grenzfläche

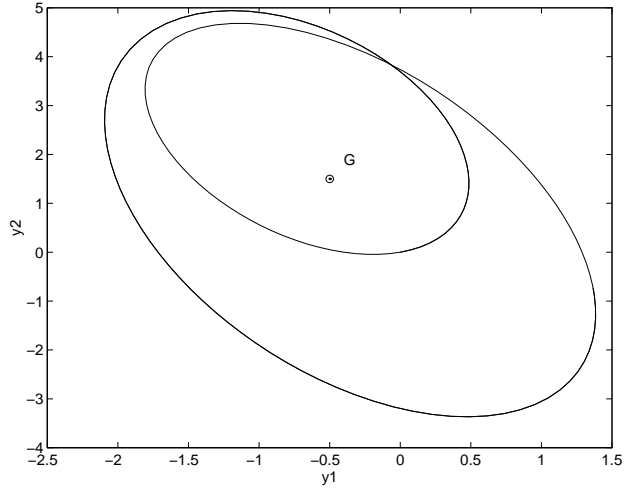


Abbildung 9: Grenzyklus bei rein imaginären Eigenwerten

den Wachstumsraten interferiert. Es können wiederum Grenzflächen entstehen, diesmal sogar wenn nur eine der Wachstumsraten fluktuiert, wie das folgende Beispiel zeigt. Für

$$b_{11} = 1, \quad b_{12} = 1, \quad b_{21} = -5, \quad \text{und} \quad b_{22} = -1$$

erhält man die rein imaginären Eigenwerte

$$\omega_1 = 2i, \quad \omega_2 = -2i.$$

Somit erhalten wir einen Grenzyklus für die Wachstumsraten

$$a_1 = 1 + \cos t, \quad a_2 = 1,$$

wie in Abbildung 9 dargestellt, während für die leicht geänderte Fluktuation

$$a_1 = 1 + \cos \frac{\sqrt{2}}{1.4} t$$

wiederum eine Grenzfläche entsteht (Abbildung 10).

Literatur

- [1] D. Hilbert, "Grundlagen der Geometrie", B.G. Teubner, Teubner, 1903.

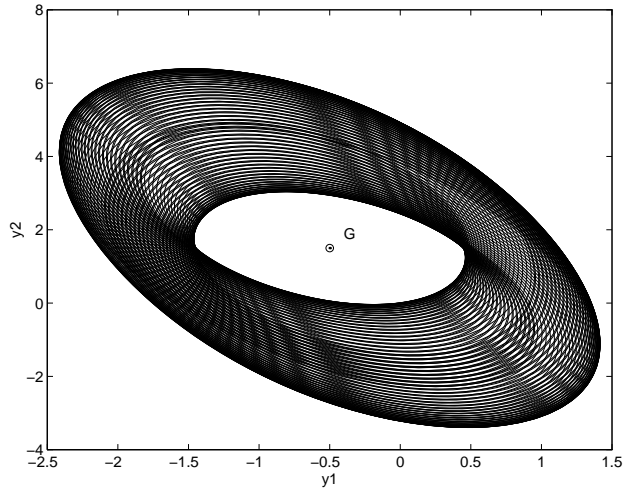


Abbildung 10: Grenzfläche bei rein imaginären Eigenwerten

- [2] R. Nevanlinna, P. E. Kustaanheimo, "Grundlagen der Geometrie", Birkhäuser, Basel, 1976.
- [3] M. Arrigoni, A. Steiner, "Das Volterrasche Konkurrenzmodell und die Selektionsgleichungen von Manfred Eigen", *Studia Biophysica*, Vol.118, 1987.
- [4] V. Volterra, "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi", R. Comitato Talassografico Italiano, *Memoria CXXXI*, Venezia, 1927.
- [5] M. Braun, "Differentialgleichungen und ihre Anwendung", pgg. 33-41, Springer-Verlag, New York, 1979.
- [6] M. Arrigoni, A. Steiner, "Logistisches Wachstum in fluktuierender Umwelt", *J. Math. Biology* 1985.
- [7] A. Steiner, "Passi verso un Evoluzionismo moderno - un Rendiconto", *Il Volterriano* no. 4, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale die Mendrisio, 1995.
- [8] H. R. Schwarz, "Systemanalyse", Skriptum Biomathematik Vorlesung, Universität Zürich, 1979.

- [9] A. Steiner, M. Gander: “Perchè la natura non perirà”, Il Volterriano, no. 2, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1992.
- [10] A. Steiner, M. Gander: “Autolimitazione quale naturale principio di convivenza”, Il Volterriano no. 3, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1993.
- [11] M. Gander: “Autolimitazione fievole”, Il Volterriano no. 3, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1993.
- [12] A. Steiner, M. Gander: “Convivenza fra popolazioni autolimitate in disputa o collaboranti”, Bollettino dei docenti di matematica, no. 28, Bellinzona 1994.
- [13] A. Steiner, M. Gander: “Sistemi eccitati”, Bollettino dei docenti di matematica, no. 29, Bellinzona 1994.