

Erhaltung der Artenvielfalt durch Migration

Antonio Steiner und Martin J. Gander

Abstract

We investigate the influence of migration on the evolution of one and two species living in regions under hunting conditions which keep the total number of individuals constant. Individuals migrate from an area with better living conditions to an area with worse living conditions, because in this way they minimize the hunting rate in both areas. At long term the populations approach a steady state.

1 Eine Species in zwei Kompartimenten

In einem Habitat lebt eine Species in zwei voneinander getrennten Kompartimenten, was dank verschiedener Lebensbedingungen zu einem exponentiellen Wachstum der anfänglich x_1^0 , x_2^0 Exemplare in den zwei Kompartimenten mit verschiedenen Wachstumsraten a_1 , a_2 gemäss

$$\dot{x}_1 = a_1 x_1; \quad x_1^0 \quad \dot{x}_2 = a_2 x_2; \quad x_2^0$$

führt. Wir nehmen an, dass etwa

$$(1.1) \quad a_1 > a_2.$$

Durch passendes Bejagen

$$-x_1\Omega, \quad -x_2\Omega$$

der beiden Bevölkerungsanteile mit derselben Rate Ω kann erreicht werden, dass während der Evolution unseres Systems

$$(1.2) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 - x_1 \Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - x_2 \Omega; & x_2^0 \end{cases}$$

die Summe der Anteile x_1 , x_2 unserer Species in den zwei Kompartimenten zeitlich konstant bleibt

$$(1.3) \quad x_1 + x_2 = c := x_1^0 + x_2^0.$$

Diese Bedingung kettet x_1 , x_2 aneinander, da nach ihr $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 = 0$ und daher in (1.2)

$$(1.4) \quad \Omega = \frac{1}{c}(a_1 x_1 + a_2 x_2)$$

zu setzen ist.

Der Auflösung von (1.2) dient die B.L.Jones Transformation [1]

$$(1.5) \quad x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau} = \frac{c}{\xi_1 + \xi_2}.$$

Sie liefert uns

$$(1.6) \quad x_1 = \frac{c}{1 + \frac{x_2^0}{x_1^0} e^{(a_2 - a_1)t}}, \quad x_2 = \frac{c \frac{x_2^0}{x_1^0} e^{(a_2 - a_1)t}}{1 + \frac{x_2^0}{x_1^0} e^{(a_2 - a_1)t}}$$

und damit nach (1.1) auch das Langzeitverhalten des Systems

$$(1.7) \quad \bar{x}_1 = \lim_{t \rightarrow \infty} x_1 = c, \quad \bar{x}_2 = \lim_{t \rightarrow \infty} x_2 = 0.$$

2 Es herrscht ein Migrationsdruck

Setzt man (1.3) in (1.4) ein, so ergibt sich für die Bejagungsrate gültig in beiden Kompartimenten der Ausdruck

$$\Omega = \frac{1}{c}(a_1 - a_2)x_1 + a_2$$

und daraus wird ersichtlich, dass eine Herabsetzung des Bevölkerungsanteils x_1 durch Abwandern eines Teiles von x_1 aus dem ersten Kompartiment mit grösserer Wachstumsrate in das zweite Kompartiment im Interesse der gesamten Species liegt, wird doch dadurch die für alle Individuen gültige Bejagungsrate herabgesetzt !

3 Zulassung einer Migration

Gewahr dieses Migrationsdruckes öffnen wir die Grenze und gestatten in jedem Augenblick den Übertritt von $m x_1$ Individuen aus dem ersten in das zweite Kompartiment, wie in Abbildung 1 dargestellt. Das Schema entspricht den Gleichungen

$$(3.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_{1m} = (a_1 - m)x_{1m} - x_{1m}\Omega_m; & x_1^0 \\ \dot{x}_{2m} = mx_{1m} + a_2 x_{2m} - x_{2m}\Omega_m; & x_2^0 \\ x_{1m} + x_{2m} = x := x_1^0 + x_2^0 \end{cases}$$

in denen m die angenommene Migrationsrate bezeichnet. Beachte, dass wegen $\dot{x}_{1m} + \dot{x}_{2m} = 0$

$$(3.2) \quad \Omega_m = \frac{1}{c}(a_1 - a_2)x_{1m} + a_2$$

und damit der Migrationsdruck gerichtet in das zweite Kompartiment weiterhin besteht.

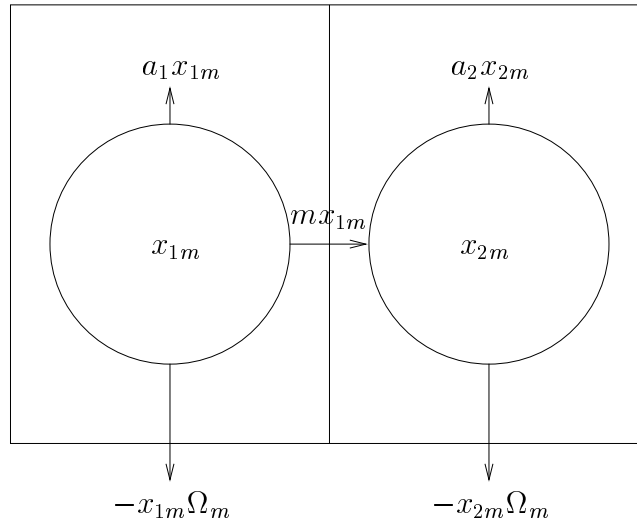


Abbildung 1: Migration bei $a_1 > a_2$

4 Lösung des Systems bei Migration

Einsetzen von (3.2) in (3.1) ergibt zur Bestimmung von x_{1m} die *logistische Differentialgleichung*

$$(4.1) \quad \dot{x}_{1m} = (a_1 - a_2 - m)x_{1m} - \frac{1}{c}(a_1 - a_2)x_{1m}^2; \quad x_1^0.$$

Zu ihrer Auflösung bedienen wir uns der Variablentransformation

$$(4.2) \quad x_{1m} = \xi f, \quad f = e^{-\frac{1}{c}(a_1 - a_2) \int_0^t x_{1m} d\tau},$$

die wegen

$$(4.3) \quad \dot{f} = -f^2 \frac{1}{c}(a_1 - a_2)\xi; \quad f(0) = 1$$

die Gleichung (4.1) in die lineare Gleichung

$$\dot{\xi} = (a_1 - a_2 - m)\xi; \quad x_1^0$$

mit Lösung

$$\xi = x_1^0 e^{(a_1 - a_2 - m)t}$$

überführt. Damit ergibt sich aus (4.3)

$$(4.4) \quad \left(\frac{1}{f}\right)' = \frac{x_1^0}{c}(a_1 - a_2)e^{(a_1 - a_2 - m)t}; \quad 1.$$

Mithin erhält man

- für $m \neq a_1 - a_2$ die Lösung

$$(4.5) \quad x_{1m} = \frac{x_1^0(a_1 - a_2 - m)}{x_1^0 \frac{1}{c}(a_1 - a_2) + \left[\frac{1}{c}(c - x_1^0)(a_1 - a_2) - m \right] e^{-(a_1 - a_2 - m)t}},$$

die für $m = 0$ in Übereinstimmung mit (1.6) in

$$(4.6) \quad x_{10} = \frac{x_1^0 c}{x_1^0 + (c - x_1^0)e^{-(a_1 - a_2)t}}$$

übergeht.

- Die Lösung für $m = a_1 - a_2$ bestimmt sich direkt aus (4.1) zu

$$(4.7) \quad x_{1m} = \frac{x_1^0 c}{x_1^0(a_1 - a_2)t + c}.$$

5 Wachsende Migrationsrate

Nach (4.6) ist ohne Migration

$$\bar{x}_{10} = c, \quad \bar{x}_{20} = 0$$

und nach (4.7) für $m = a_1 - a_2$ erstmals

$$\bar{x}_{1m} = 0, \quad \bar{x}_{2m} = c,$$

während für alle Zwischenwerte

$$0 < m < a_1 - a_2$$

gemäss (4.5) keine der Populationen ausgeremert wird

$$(5.1) \quad \bar{x}_{1m} = \frac{c(a_1 - a_2 - m)}{a_1 - a_2}, \quad \bar{x}_{2m} = \frac{cm}{a_1 - a_2}.$$

Dies ist in Abbildung 2 dargestellt.

6 Migration senkt die Bejagungsrate

Wegen (3.2) ist für $t > 0$

$$\Omega_m < \Omega_0 \iff x_{1m} < x_{10}.$$

Nach (4.5) und (4.6) ist also etwa für $0 < m < a_1 - a_2$ nachzuweisen, dass

$$\frac{\left[x_1^0 + (c - x_1^0)e^{-(a_1 - a_2)t} \right] (a_1 - a_2 - m)}{x_1^0(a_1 - a_2) + \left[(c - x_1^0)(a_1 - a_2) - cm \right] e^{-(a_1 - a_2 - m)t}} < 1.$$

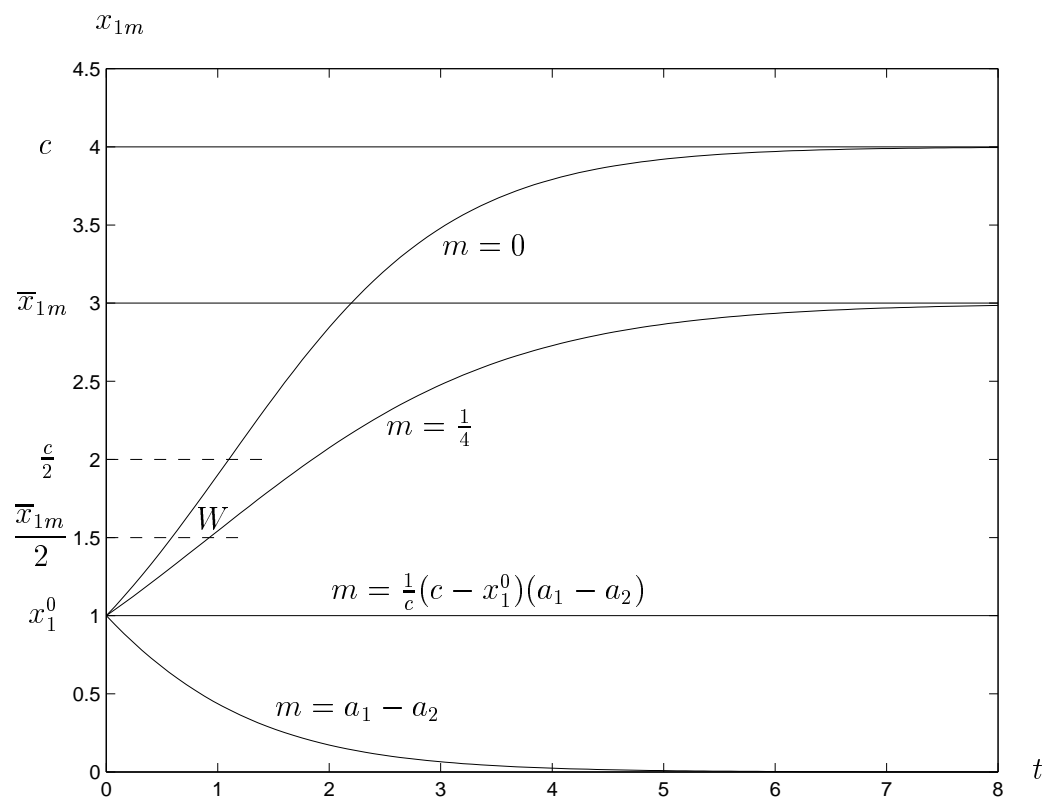


Abbildung 2: Lösung für $0 \leq m \leq a_1 - a_2$

Zunächst erkennt man, dass der Nenner positiv ist:

$$x_1^0(a_1 - a_2) > [c(a_1 - a_2) - (c - x_1^0)(a_1 - a_2)] e^{-(a_1 - a_2 - m)t} > [cm - (c - x_1^0)(a_1 - a_2)] e^{-(a_1 - a_2 - m)t}.$$

Nun beschliessen wir den Beweis mit der Feststellung, dass

$$(a_1 - a_2 - m)x_1^0 + (c - x_1^0)(a_1 - a_2 - m)e^{-(a_1 - a_2)t} < x_1^0(a_1 - a_2) + [(c - x_1^0)(a_1 - a_2) - cm] e^{-(a_1 - a_2 - m)t},$$

weil

$$\begin{aligned} -mx_1^0 + (c - x_1^0)(a_1 - a_2 - m)e^{-(a_1 - a_2)t} &< -mce^{-(a_1 - a_2 - m)t} + (c - x_1^0)(a_1 - a_2)e^{-(a_1 - a_2 - m)t} \\ &= -mx_1^0 e^{-(a_1 - a_2 - m)t} - m(c - x_1^0)e^{-(a_1 - a_2 - m)t} \\ &\quad + (c - x_1^0)(a_1 - a_2)e^{-(a_1 - a_2 - m)t} \\ &= -mx_1^0 e^{-(a_1 - a_2 - m)t} + (c - x_1^0)(a_1 - a_2 - m)e^{-(a_1 - a_2 - m)t}. \end{aligned}$$

7 Zwei Species in je zwei Kompartimenten

Im selben Habitat sei nun auch eine zweite Species y angesiedelt, ebenfalls verteilt auf zwei getrennte Kompartimente, die aber mit den bisher betrachteten nicht übereinzustimmen brauchen. In ihnen wachsen die Bevölkerungsanteile gemäss

$$\dot{y}_{1n} = b_1 y_{1n}; \quad y_1^0 \quad \dot{y}_{2n} = b_2 y_{2n}; \quad y_2^0$$

exponentiell an, wobei etwa

$$(7.1) \quad b_1 > b_2$$

angenommen sei und wieder eine Migration vom ersten Kompartiment in das zweite im Ausmass ny_1 zugelassen ist, dem Migrationsdruck Folge gebend, der sich daraus ergibt, dass Migration eine Herabsetzung der artspezifischen Bejagungsrate Ω_y zur Folge hat, die zur zeitlichen Aufrechterhaltung der totalen Bevölkerung

$$y = y_{1n} + y_{2n} = c_y := y_1^0 + y_2^0$$

im Habitat anzusetzen ist:

$$(7.2) \quad \Omega_{yn} = \frac{1}{c_y}(b_1 y_{1n} + b_2 y_{2n}) = \frac{1}{c_y}(b_1 - b_2)y_{1n} + b_2.$$

Diese Sachlage ist in Abbildung 3 skizziert. Dank der eingeführten, ökologisch sinnvollen *artenspezifischen* Bejagung zerfallen die Gleichungen, welche die Populationsdynamik beschreiben, in zwei Paare, die getrennt durch (4.5) gelöst werden:

$$\begin{cases} \dot{x}_{1m} = (a_1 - m)x_{1m} - x_{1m}\Omega_{xm}; & x_1^0 \\ \dot{x}_{2m} = mx_{1m} + a_2 x_{2m} - x_{2m}\Omega_{xm}; & x_2^0 \end{cases} \quad x_{1m} + x_{2m} = c_x$$

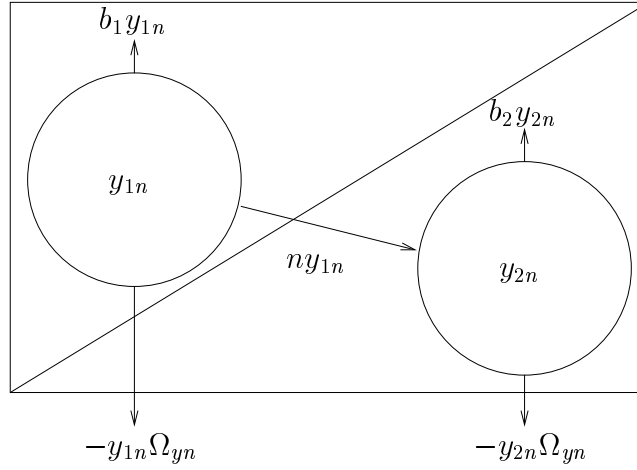


Abbildung 3: Kompartimente für y

und analog

$$\begin{cases} \dot{y}_{1n} = (b_1 - n)y_{1n} - y_{1n}\Omega_{yn}; & y_1^0 \\ \dot{y}_{2n} = n y_{1n} + b_2 y_{2n} - y_{2n}\Omega_{yn}; & y_2^0 \end{cases} \quad y_{1n} + y_{2n} = c_y.$$

Unter der alten Einschränkung über das zugelassene Mass an Migration

$$0 < m < a_1 - a_2, \quad 0 < n < b_1 - b_2$$

ergeben sich für $t \rightarrow \infty$ nach (5.1) *positive Gleichgewichtswerte*

$$(7.3) \quad \bar{x}_{1m} = \frac{c_x(a_1 - a_2 - m)}{a_1 - a_2}, \quad \bar{y}_{1n} = \frac{c_y(b_1 - b_2 - n)}{b_1 - b_2}$$

für alle Teilpopulationen.

In Abbildung 4 ist ein Beispiel für die Evolution eines solchen Systems dargestellt. Wir haben für die erste Population die Wachstumsraten $a_1 = 2$ und $a_2 = 1$ gewählt, und für die zweite Population $b_1 = 3$ und $b_2 = 2$. Dank der Migration bleiben Species in allen Kompartimenten erhalten.

8 Unspezifische Verdünnung der Populationen

In einer abgeschlossenen Prärie leben Rinder x , verteilt auf zwei getrennte Kompartimente, sowie Büffel y , verstreut über das ganze Habitat, wie in Abbildung 5 angedeutet ist. Die Wachstumsraten der Rinder x_1, x_2 in den zwei Kompartimenten mögen a_1, a_2 betragen, während für die Büffel y im ganzen Habitat eine mittlere Wachstumsrate b angenommen sei, wobei etwa

$$(8.1) \quad a_1 > b > a_2$$

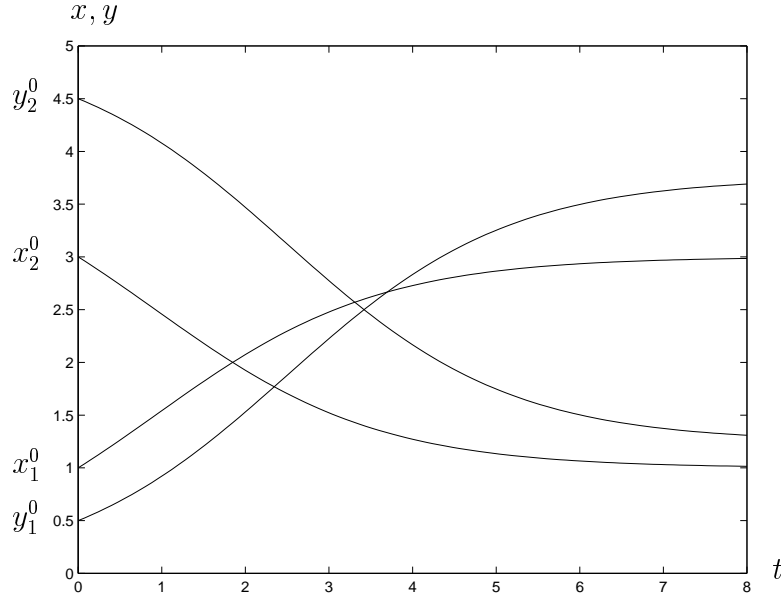


Abbildung 4: Evolution von zwei Populationen unter Migration

gelte. Zur zeitlichen Aufrechterhaltung des gesamten Tierbestandes

$$(8.2) \quad x_{1m} + x_{2m} + y_m = c := x_1^0 + x_2^0 + y^0$$

werden laufend im ganzen Habitat Rinder x mit einer Rate Ω_m eingefangen und abgeführt, Büffel y mit derselben Rate abgeschossen. Dies führt zu den *Evolutionsgleichungen*

$$(8.3) \quad \begin{cases} \dot{x}_{1m} = (a_1 - m)x_{1m} - x_{1m}\Omega_m; & x_1^0 \\ \dot{x}_{2m} = mx_{1m} + a_2x_{2m} - x_{2m}\Omega_m; & x_2^0 \\ \dot{y}_m = by_m - y_m\Omega_m; & y^0 \end{cases}$$

In diesen Gleichungen ist bereits eine Überführung von Rate m der Rinder vom ersten in das zweite Kompartiment miteingebaut. Gemäss (8.2) berechnet sich

$$(8.4) \quad \Omega_m = \frac{1}{c}(a_1x_{1m} + a_2x_{2m} + by_m) = \frac{1}{c}(a_1 - a_2)x_{1m} + \frac{1}{c}(b - a_2)y_m + a_2.$$

Die B.L Jones Transformation

$$(8.5) \quad x_{1m} = \xi_{1m}f, \quad x_{2m} = \xi_{2m}f, \quad y_m = \eta_m f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega_m d\tau} = \frac{c}{\xi_{1m} + \xi_{2m} + \eta_m}$$

führt (8.3) in lineare Gleichungen über

$$(8.6) \quad \begin{cases} \dot{\xi}_{1m} = (a_1 - m)\xi_{1m}; & x_1^0 \\ \dot{\xi}_{2m} = m\xi_{1m} + a_2\xi_{2m}; & x_2^0 \\ \dot{\eta}_m = b\eta_m; & y^0. \end{cases}$$



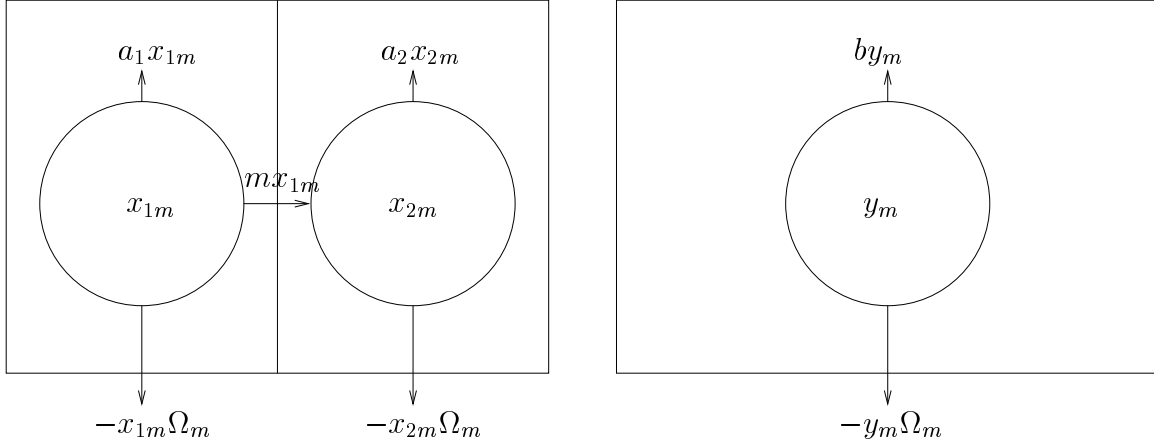


Abbildung 5: Rinder und Büffel

m	\bar{x}_{1m}	\bar{x}_{2m}	\bar{y}_m
0	c	0	0
$0 < m < a_1 - b$	$\frac{cx_1^0}{x_1^0 + \frac{mx_1^0}{a_1 - a_2 - m}}$	$c - \bar{x}_{1m}$	0
$m = a_1 - b$	$\frac{cx_1^0}{x_1^0 + \frac{(a_1 - b)x_1^0}{b - a_2} + y^0}$	$\frac{c \frac{(a_1 - b)x_1^0}{b - a_2}}{x_1^0 + \frac{(a_1 - b)x_1^0}{b - a_2} + y^0}$	$\frac{cy^0}{x_1^0 + \frac{(a_1 - b)x_1^0}{b - a_2} + y^0}$
$a_1 - b < m < a_1 - a_2$	0	0	c
$m = a_1 - a_2$	0	0	c

Tabelle 1: Entwicklung der Bestände bei wachsendem m

Für $m < a_1 - a_2$, insbesondere für $m = a_1 - b$ ergeben sich

$$(8.7) \quad \begin{cases} \xi_{1m} &= x_1^0 e^{(a_1 - m)t} \\ \xi_{2m} &= \frac{mx_1^0}{a_1 - a_2 - m} e^{(a_1 - m)t} + K e^{a_2 t}, \quad K = x_2^0 - \frac{mx_1^0}{a_1 - a_2 - m} \\ \eta_m &= y^0 e^{bt}. \end{cases}$$

Ist aber $m = a_1 - a_2$, so sind

$$(8.8) \quad \begin{cases} \xi_{1m} &= x_1^0 e^{a_2 t} \\ \xi_{2m} &= (a_1 - a_2)x_1^0 t e^{a_2 t} + x_2^0 e^{a_2 t} \\ \eta_m &= y^0 e^{bt}. \end{cases}$$

Nach (8.5) erhält man dann die Lösungen von (8.3) und aus ihnen das Verhalten der Populationen für $t \rightarrow \infty$, das wir für wachsende Werte von m in Tabelle 1 zusammenstellen. Aus ihr wird ersichtlich, dass *einzig für*

$$(8.9) \quad m = a_1 - b$$

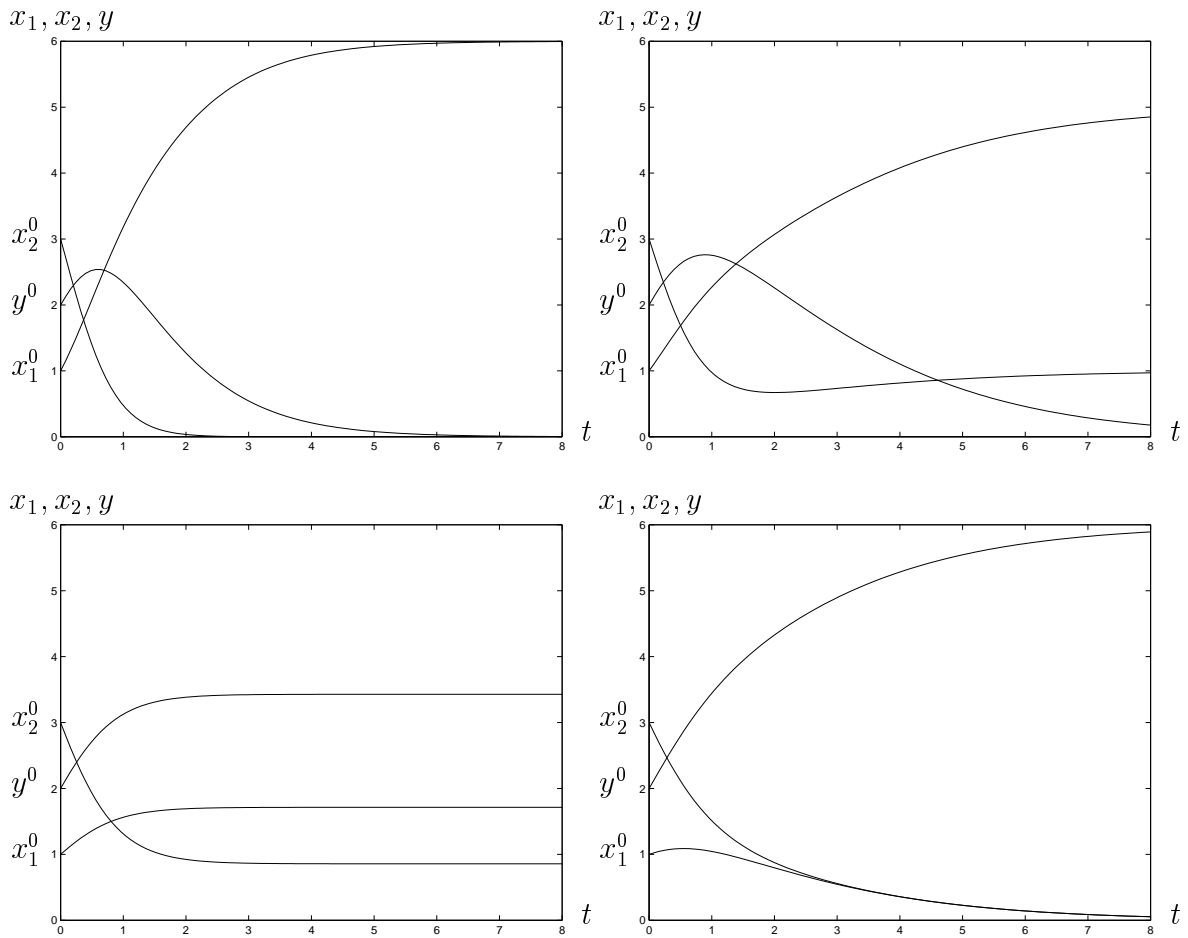


Abbildung 6: Vier Beispiele auf der Prärie mit wachsender Migrationsrate

keiner dieser Grenzwerte verschwindet. Wir geben in Abbildung 6 ein numerisches Beispiel für die Wachstumsraten der Rinder $a_1 = 4$, $a_2 = 1$ und der Büffel $b = 3$. Wir variieren die Migrationsrate $m \in \{0, 1/2, 1, 3/2\}$ was die verschiedenen Fälle in Tabelle 1 illustriert. Abbildung 7 zeigt für alle vier Beispiele in Abbildung 6 den Verlauf der Bejagungsrate Ω .

Literatur

- [1] B.L. Jones et al., On the Theory of Selection of Coupled Macromolecular Systems, Bull. Math. Biol. 38, 15-28, (1976)

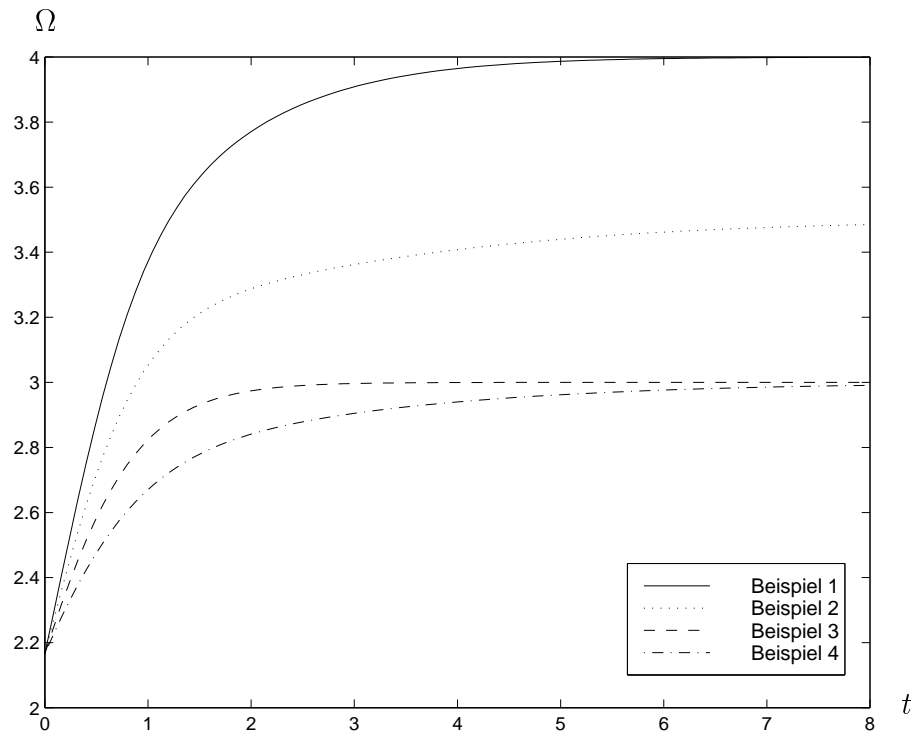


Abbildung 7: Verlauf der Bejagungsrate für die vier Beispiele von Abbildung 6