

# Modellbildung – Simulation – Interpretation mit Beispielen aus der mathematischen Ökologie

Günther Karigl, TU Wien

## Zusammenfassung

Mathematik einmal anders: Ökologische Zusammenhänge erkennen und in mathematischen Modellen nachbauen, die Modelle am Computer programmieren, das Lösungsverhalten studieren, mit Parametern experimentieren und neue Einsichten gewinnen. Dieser Beitrag soll Anregungen liefern, wie ein solches Vorhaben im Unterricht umgesetzt werden kann.

## 0 Einleitung

Ökologische Problemstellungen sind immer wieder aktuell. Man denke z.B. an Fragen des Bevölkerungswachstums, der Ausbeutung von Fischbeständen in den Weltmeeren oder des Klimawandels, die seit vielen Jahren regelmäßig wiederkehrend die Berichterstattung in den Medien bestimmen. Weitere Aufgabenstellungen der mathematischen Ökologie stellen die Beschreibung der Wechselwirkungen zwischen ein oder mehreren Populationen und ihrer Umwelt in einem Ökosystem dar, Fragen der wirtschaftlichen Nutzung eines Waldbestandes, Probleme der Ausbreitung von Schadstoffen in Gewässern und in der Luft, und viele andere mehr.

Aus Sicht der Mathematik bieten Ökosysteme darüber hinaus ein interessantes und vielfältiges Lösungsverhalten. Prinzipiell kann die Modellbildung und der Einsatz mathematischer Methoden auf drei Ebenen erfolgen: (i) In der so genannten quantitativen Theorie geht es um die Beschreibung von Ökosystemen durch Modellgleichungen, zumeist Differenzen- oder Differentialgleichungen, und um deren explizite Lösungen. (ii) Die qualitative Theorie dagegen beschäftigt sich mit globalen Fragen zum Modellverhalten, z.B. nach möglichen Gleichgewichten in Ökosystemen und deren Stabilität oder nach dem Langzeitverhalten eines Systems. (iii) In der Computersimulation schließlich werden Lösungen auf numerischem Weg generiert und deren Verhalten in Abhängigkeit von Modellparametern untersucht. Im Folgenden sollen

- Standardmodelle und einfache Erweiterungen aus den Bereichen Ökologie und Umwelt vorgestellt,
- verschiedene Lösungsmöglichkeiten (Tabellenkalkulation, Mathematiksoftware oder Websimulation) diskutiert und
- unterschiedliches Lösungsverhalten (stabile und instabile Gleichgewichtslagen, mehrere Gleichgewichtspunkte, die durch Einzugsbereiche von einander getrennt sind, periodisches Langzeitverhalten einschließlich Grenzzyklen)

aufgezeigt werden.

# 1 Exponentielles Wachstum in der Ökologie

Einer der grundlegendsten Wachstumsprozesse ist das exponentielle Wachstum. Dieses ist dadurch gekennzeichnet, dass der Zuwachs einer Größe proportional zum jeweiligen Bestand ist. Klassische Beispiele dafür findet man nicht nur in der Biologie, sondern auch z.B. in der Finanzmathematik (Zinseszinsrechnung) oder in der Physik (radiaktiver Zerfall).

Die Größe einer Population in Abhängigkeit von der Zeit  $t \geq 0$  ist eine Funktion, die an und für sich nur ganzzahlige Werte annehmen kann. Um die Methoden der Analysis anwenden zu können, approximieren wir jedoch die Populationsgröße durch eine stetige, ja differenzierbare Funktion  $x(t)$ . Der Differentialquotient

$$x'(t) = \frac{dx}{dt}$$

beschreibt dann die Änderung der Populationsgröße pro Zeiteinheit, also die Wachstumsgeschwindigkeit. (Die Annahme, dass wir die Population nur durch ihre Größe, unabhängig von Altersstruktur, Geschlecht oder räumlicher Aufteilung beschreiben, stellt natürlich eine deutliche Modellvereinfachung dar.)

Im einfachsten Fall des exponentiellen Wachstums ist die Wachstumsgeschwindigkeit  $x'(t)$  proportional zum Bestand, also

$$(1) \quad \frac{dx}{dt} = rx$$

mit der Wachstumsrate  $r$ . Gleichung (1) besitzt die bekannte Lösung  $x(t) = x_0 e^{rt}$  zur Anfangsbedingung  $x(0) = x_0$  bzw. etwas allgemeiner  $x(t) = x_0 e^{r(t-t_0)}$  zur Anfangsbedingung  $x(t_0) = x_0$  (siehe Abb. 1 für  $r > 0$ ).

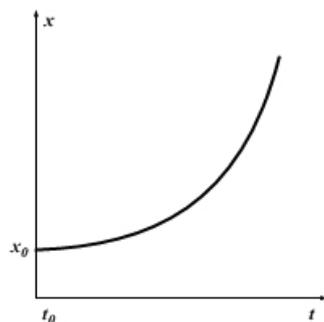


Abb. 1. Exponentielles Wachstum

Tatsächlich können exponentielle Wachstumsvorgänge z.B. bei Bakterien – zumindest durch eine gewisse Zeit hindurch – recht gut beobachtet werden. Das exponentielle Wachstum wurde auch schon vom britischen Nationalökonom Thomas Malthus betrachtet, der in seiner Bevölkerungstheorie aus dem Jahre 1798 vor den Folgen eines exponentiellen Anstiegs der Bevölkerungszahl bei nur linearem Zuwachs der Nahrungsmittelproduktion warnte.

Vergleicht man die Entwicklung der Bevölkerung unserer Erde mit dem Exponentialmodell (1), so ergibt sich das folgende Bild:

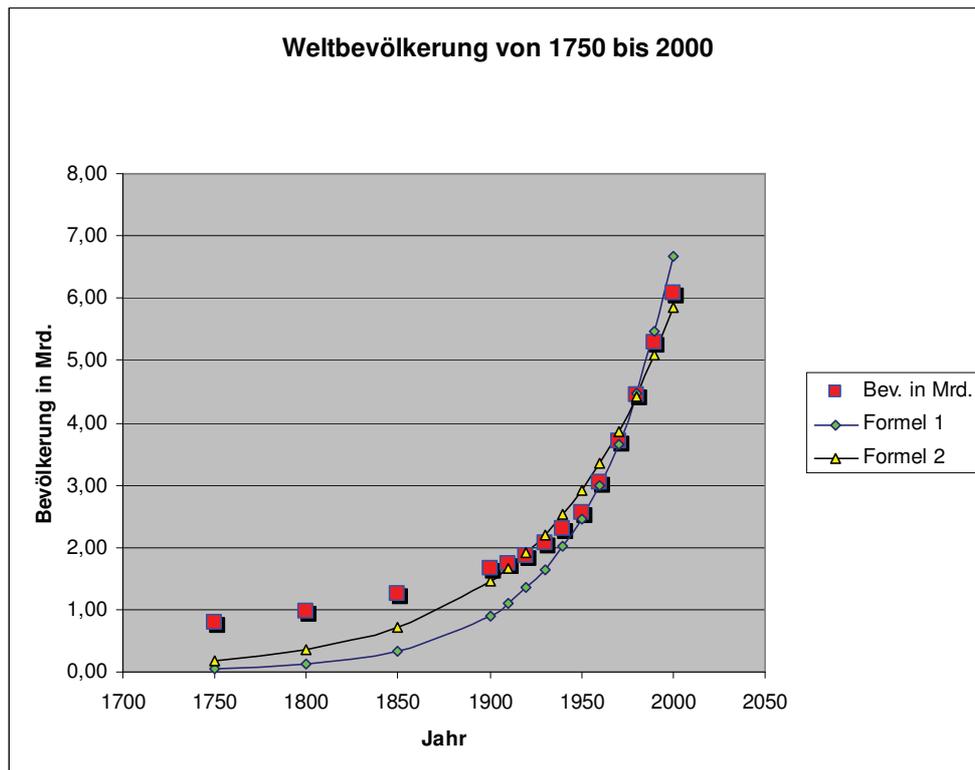


Abb. 2. Wachstum der Weltbevölkerung und exponentielles Wachstum

Die Weltbevölkerung ist von unter einer Milliarde um das Jahr 1800 auf 6 Milliarden Einwohner im Jahr 2000 angestiegen. Derzeit (2009) beträgt sie etwas weniger als 7 Milliarden Menschen (siehe z.B. [16], [17]). Wählt man den Bevölkerungsstand von 1960 mit  $x(1960) = 3$  Milliarden und schätzt die jährliche Zuwachsrates grob mit  $r = 2\%$ , so ergibt sich die Gleichung

$$(2) \quad x(t) = x_0 e^{r(t-t_0)} = 3 \cdot 10^9 e^{0,02(t-1960)} .$$

Die entsprechende Kurve (vgl. Formel 1 in Abb. 2) zeigt eine sehr gute Übereinstimmung mit den tatsächlichen Bevölkerungsdaten für den Zeitraum 1950 bis 1990. Davor bzw. danach hat jeweils ein langsames Bevölkerungswachstum stattgefunden. Aus Gleichung (2) findet man sofort die Zeit, in der die Weltbevölkerung auf das Doppelte anwächst, gemäß

$$(3) \quad x(t + \Delta t) = 2x(t) \Rightarrow \Delta t = \frac{\ln 2}{r} = 34,7 \text{ Jahre} ,$$

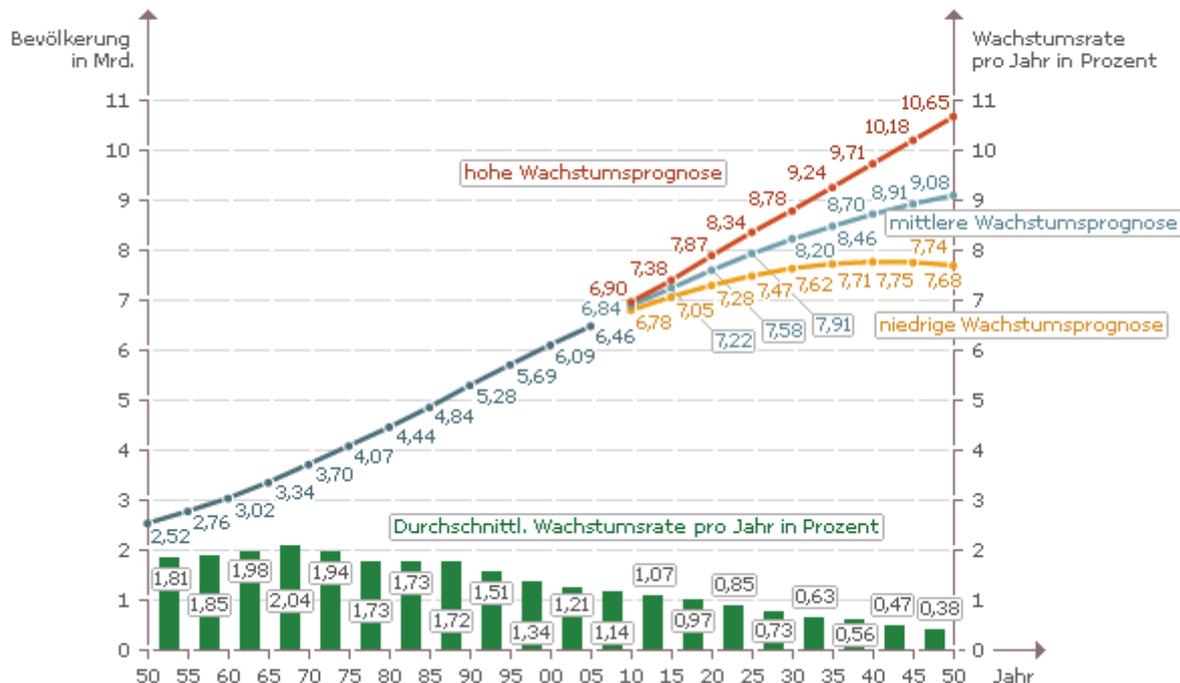
also eine Verdoppelung alle 35 Jahre.

Eine andere Approximation für das Wachstum der Weltbevölkerung erhält man durch Regression mittels der Methode der kleinsten Quadrate. Dabei ergeben sich für die Parameter in der Lösung von Gleichung (2) die Werte  $x(1960) = 3,35 \cdot 10^9$  und  $r = 1,4\%$ . Diese Kurve ist zum Vergleich als Formel 2 ebenfalls in Abb. 2 eingezeichnet.

Die voraussichtliche Entwicklung des Bevölkerungswachstums bis zum Jahr 2050 ist für drei verschiedene Prognosevarianten in Abb. 3 dargestellt. Ergänzend sei auch auf die eindrucksvollen Studien über die „Grenzen des Wachstums“ von Dennis Meadows et al. ([8], [9], [10]) hingewiesen, die ursprünglich im Auftrag des Club of Rome erstellt wurden und die Zukunft der Weltbevölkerung und der Weltwirtschaft bis zum Jahr 2100 zum Inhalt haben.

## ■ Bevölkerungswachstum

Bevölkerung in abs. Zahlen und Wachstumsraten pro Jahr in Prozent, weltweit 1950 bis 2050



Quelle: UN/DESA: World Pop. Prospects: The 2004 Rev., World Urb. Prospects: The 2003 Rev. Stand: 06.2006 dpt: © 2006 Bundeszentrale für politische Bildung

Abb. 3. Wachstumsprognose der Weltbevölkerung bis 2050 (aus [12])

Würde man das Bevölkerungswachstum (2) weiter in die Zukunft extrapolieren, so zeigt sich die folgende Prognose:

Jahr	Bev. (in Mrd.)	Bev. gem. (2)	Fläche / Bev.
2000	6,09	6,68	2,5 ha/Ew
2009	6,79	7,99	2,2 ha/Ew
2100		50	3000 m <sup>2</sup> /Ew
2500		150.000	1 m <sup>2</sup> /Ew

In obiger Tabelle ist neben der prognostizierten Bevölkerungszahl auch jene Fläche der Erde angegeben, die dann im Durchschnitt jedem Einwohner zur Verfügung steht. (Der Berechnung ist eine Landfläche von  $150 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  für die gesamte Erde zu Grunde gelegt.) Damit in Zusammenhang steht das Konzept des Ökologischen Fußabdrucks, das von Wackernagel und Rees im Jahr 1994 eingeführt wurde (siehe [14], [15]). Dabei versteht man unter dem Ökologischen Fußabdruck eines Menschen jene Fläche auf der Erde, die notwendig ist, um dessen Lebensstil (Nahrung, Kleidung, Energie, Abfall, usw.) auf Dauer zu ermöglichen. Dieser Wert liegt schon seit den 1980-er Jahren in vielen Ländern deutlich über jener Fläche, die uns auf der Erde tatsächlich zur Verfügung steht (siehe Abb. 4).

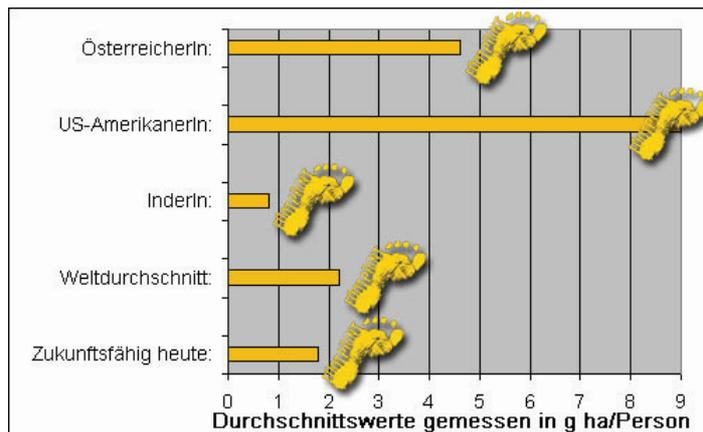


Abb. 4. Ökologischer Fußabdruck (aus [15])

## 2 Das Logistische Wachstum

In der Realität sind dem exponentiellen Wachstum natürlich Grenzen gesetzt, und zwar durch Beschränkung des Wachstums in Folge der interspezifischen Konkurrenz um vorhandene Nahrung, begrenzten Lebensraum oder andere natürliche Ressourcen. Diese werden in einfacher Form beim logistischen Wachstum berücksichtigt, das auf Pierre Verhulst 1837 und Raymond Pearl 1930 (nach dem auch der so genannte Pearl-Index als Maßzahl für die Zuverlässigkeit von Methoden der Empfängnisverhütung benannt ist) zurückgeht.

Schreiben wir wieder  $x(t)$  für die Populationsgröße zur Zeit  $t$  und nehmen diesmal an, dass die Wachstumsrate  $r$  in (1) nicht konstant ist, sondern linear von  $x$  abhängt (also  $r(x) = r_1 + r_2x$ ), so erhalten wir die logistische Differentialgleichung

$$(4) \quad \frac{dx}{dt} = r_1x + r_2x^2 = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

mit den neuen Parametern  $r$ ,  $K > 0$ . Dabei wird  $r$  als (anfängliche) Wachstumsrate und  $K$  als Umweltkapazität bezeichnet.

Die Gleichung (4) liefert die explizite Lösung

$$(5) \quad x(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{x_0} - 1\right)e^{-rt}}$$

zur Anfangsbedingung  $x(0) = x_0$ . Wie man die Gleichung lösen kann – in diesem Fall durch Trennung der Variablen oder als Bernoulli'sche Differentialgleichung (mit der Substitution  $u = 1/x$ ) oder im Zeitalter des Computers mit entsprechender Computer-Algebra-Software – ist für die Schule sicher von untergeordneter Bedeutung. Viel wichtiger und auch leichter machbar sind das Aufstellen der Differentialgleichung und die Interpretation der Lösungen. Insbesondere erkennt man aus (5), dass die Population (für  $x_0 < K$ ) streng monoton wachsend ist und für  $t \rightarrow \infty$  gegen die Größe  $K$  strebt, die man somit als Umweltkapazität interpretieren kann.

Das Lösungsverhalten der logistischen Differentialgleichung (4) kann aber auch sehr einfach aus qualitativen Überlegungen abgeleitet werden. Zeichnet man nämlich den Graphen der Funktion  $f(x) = rx(1 - x/K)$  aus (4) in der  $(x, x')$ -Ebene und beachtet das Vorzeichen von

$x' = f(x)$ , so erkennt man unmittelbar, dass  $x(t)$  für  $x < K$  streng monoton wachsend und für  $x > K$  streng monoton fallend sein muss (siehe Abb. 5). An der Stelle  $x = K$  befindet sich ein so genannter global stabiler Gleichgewichtspunkt. Die Population wird also von jedem (positiven) Anfangswert ausgehend schließlich die Umweltkapazität  $K$  erreichen.

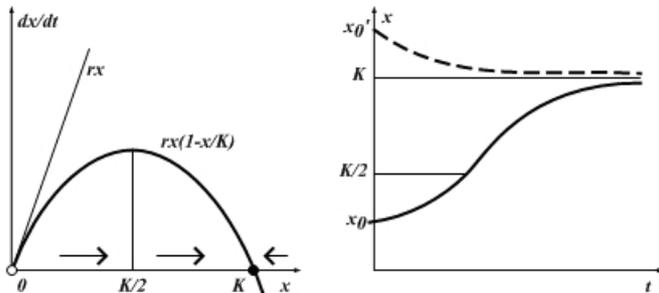


Abb. 5. Phasenebene und logistische Kurve

Ferner befindet sich an der Stelle  $x = K/2$  ein Wendepunkt von  $x(t)$ , denn Differenzieren und Nullsetzen von (4) liefert

$$(6) \quad \frac{d^2x}{dt^2} = r\left(1 - 2\frac{x}{K}\right) \frac{dx}{dt} = 0 \Rightarrow x = \frac{K}{2}.$$

Man beachte, dass alle diese Aussagen ohne explizite Kenntnis der Lösung (5) der Differentialgleichung möglich sind.

Als Musterbeispiel für die Gültigkeit des logistischen Gesetzes betrachten wir das von Pearl und Reed aufgestellte Modell für das Bevölkerungswachstum der Vereinigten Staaten während der Jahre 1800 bis 1950 (siehe [3]). Aus den Ergebnissen von drei Volkszählungen bestimmten die Autoren die Werte der Parameter  $r$ ,  $K$  und  $x_0$  und damit die logistische Wachstumsgleichung. Der Vergleich in Abb. 6 zeigt eine beinahe perfekte Übereinstimmung zwischen den erhaltenen Werten und den tatsächlich beobachteten Bevölkerungszahlen.

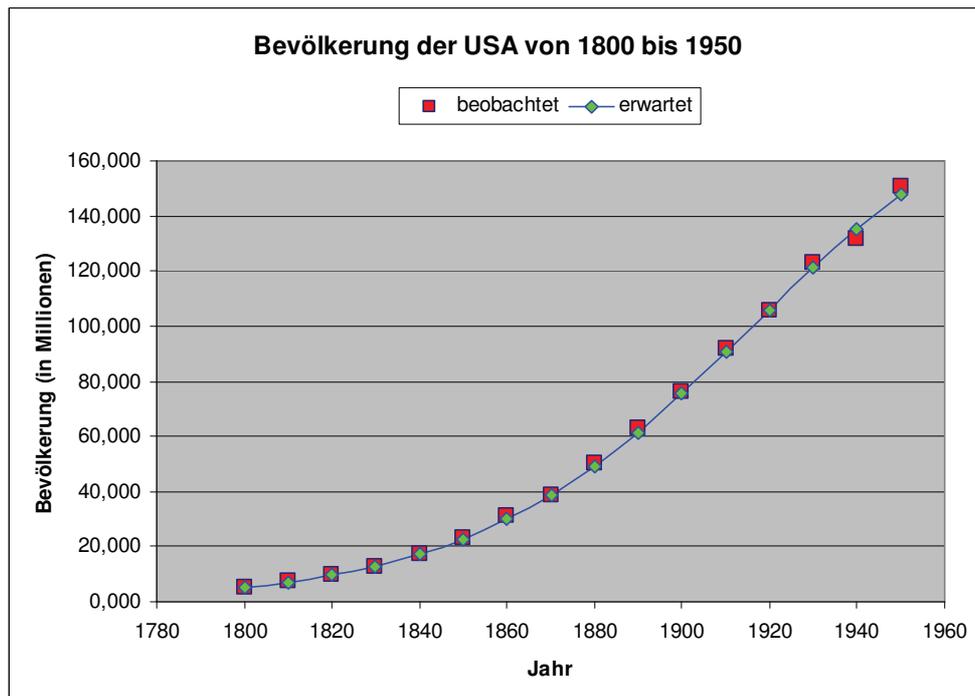


Abb. 6. Logistisches Modell für die Bevölkerung der USA von 1800 bis 1950

Weitere Beispiele für die Anwendung des logistischen Wachstums außerhalb der Demographie und Ökologie findet man z.B. in der Epidemiologie bei der Ausbreitung von Infektionskrankheiten, in der Medizin beim Wachstum eines Tumors, in der Wirtschaft bei der Entwicklung des Marktanteils für technologische Innovationen, usw. (siehe z.B. [4], [7]).

Neben quantitativen und qualitativen Methoden zur Untersuchung des Verhaltens der Lösungen von Differentialgleichungen bietet sich – vor allem in der Schule – als dritter Weg die Methode der Computersimulation an. Dabei geht es darum, die Lösungskurven einer Differentialgleichung von einem Ausgangspunkt ausgehend schrittweise aus weiteren Punkten aufzubauen, um diese dann tabellarisch oder graphisch darzustellen. Das Prinzip soll im Folgenden am einfachsten derartigen Verfahren, dem Euler'schen Polygonzugverfahren veranschaulicht werden.

Als Ausgangspunkt betrachten wir ein so genanntes Anfangswertproblem, d.h. eine Differentialgleichung (erster Ordnung) einschließlich Anfangsbedingung der Form

$$(7) \quad \frac{dx}{dt} = f(x), \quad x(t_0) = x_0,$$

wobei durch  $(t_0, x_0)$  genau eine Lösungskurve  $x(t)$  existieren möge. Diese Lösungskurve soll in einem vorgegebenem Intervall  $[a, b]$  mit  $a = t_0$  näherungsweise bestimmt werden. Dazu wählen wir eine Unterteilung des Integrationsintervalls  $[a, b]$  in  $n$  Teilintervalle

$$(8) \quad a = t_0, t_1, t_2, \dots, t_{n-1}, t_n = b$$

mit der Schrittweite  $h = (b - a)/n$ , und berechnen zugehörige Näherungswerte  $x_1, x_2, \dots, x_n$  nach der Formel

$$(9) \quad \begin{aligned} t_{i+1} &= t_i + h \\ x_{i+1} &= x_i + hf(x_i) \text{ für } i = 0, 1, \dots, n-1. \end{aligned}$$

Der Übergang von  $x_i$  zu  $x_{i+1}$  entspricht dabei dem Fortschreiten entlang der Tangente an die Lösungskurve von (7) im Punkt  $(t_i, x_i)$  zum Punkt  $(t_{i+1}, x_{i+1})$ , wodurch ein Streckenzug  $(t_0, x_0), (t_1, x_1), \dots, (t_n, x_n)$  als Näherung für die Lösung  $x(t)$  entsteht (siehe Abb. 7). Die Abweichung dieser Näherungslösung von der exakten Lösung ist natürlich umso geringer, je kleiner die gewählte Schrittweite  $h$  ist. Eine weitere Verbesserung erzielt man durch Verfahren höherer Ordnung, z.B. das klassische Runge-Kutta-Verfahren (siehe z.B. [6]).

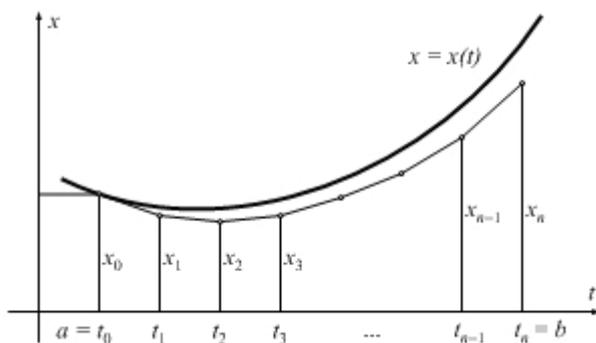


Abb. 7. Eulersches Polygonzugverfahren

Die praktische Durchführung kann in der Schule z.B. mit Hilfe einer Tabellenkalkulation erfolgen. Dabei sind lediglich die Spalten für die  $t$ - und  $x$ -Werte gemäß obiger Rekursion zu

erzeugen und als Graphik darzustellen. Ähnlich erfolgt die Computersimulation mittels der Geometrie-Software GeoGebra (siehe [13]), wie in Abb. 8 zu sehen ist, in der das Wachstum einer Bakterienpopulation mit den Parametern  $r = 0,4$  und  $K = 200$  dargestellt ist. Die Koordinaten der Stützpunkte werden wieder in einer Tabelle berechnet, die Lösungskurve selbst wird als Streckenzug, der die Stützpunkte verbindet, dargestellt. Mit Hilfe von Schieberegler kann nun die Abhängigkeit der Lösung von Parametern und Anfangswerten untersucht werden. Im CAS-System Derive (das leider nicht mehr weiter entwickelt wird) standen sogar eigene Befehle für das Euler-Verfahren und das Runge-Kutta-Verfahren zur Verfügung. Schließlich kann eine Computersimulation natürlich auch in jeder höheren Programmiersprache oder Skriptsprache ausprogrammiert werden und als Graphik am lokalen Rechner oder bei Websimulation im Browserfenster ausgegeben werden.

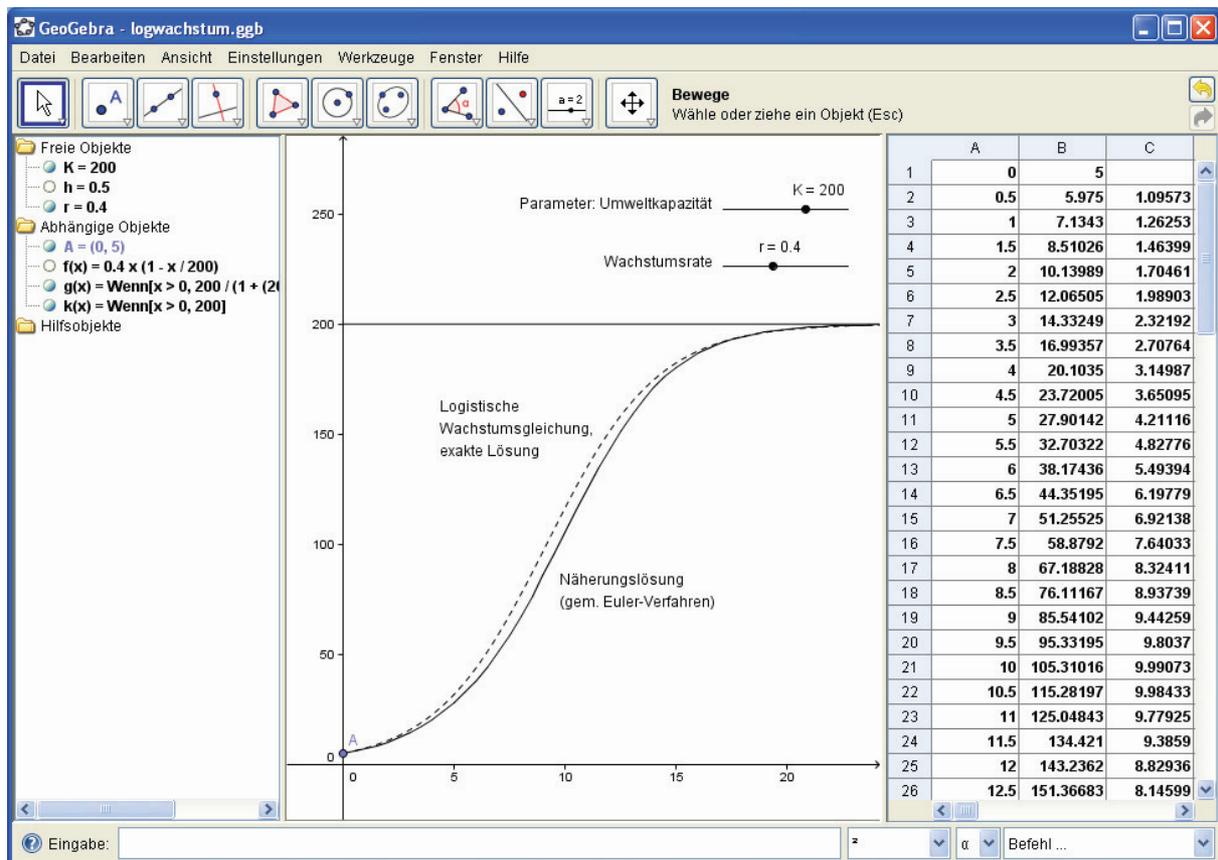


Abb. 8. Simulation des logistischen Wachstums in GeoGebra

### 3 Interaktion von Populationen

Im nächsten Abschnitt kommen wir nun zu Modellen für zwei Populationen, die einander gegenseitig beeinflussen, und dadurch ein vielfältiges und interessantes Verhalten zeigen können. Dabei sind im Prinzip drei verschiedene Formen der Wechselwirkung möglich, nämlich Kooperation, Konkurrenz oder ein Räuber-Beute-Verhalten. Kooperation, d.h. positive Interaktionen zwischen den Populationen, führt i. Allg. zur Koexistenz, das Wachstum wird nur durch die Konkurrenz innerhalb einer Population (wie beim logistischen Wachstum) beschränkt. Im Konkurrenzfall oder bei Räuber-Beute-Systemen hingegen wirkt zumindest eine der beiden Populationen negativ auf die jeweils andere Population, so dass es zum Aussterben einer Population kommen kann, während die andere überlebt. Von beson-

derem Interesse ist die Frage, ob bzw. unter welchen Umständen bzw. in welcher Form eine Koexistenz der beiden Populationen möglich ist.

### 3.1 Kooperation und Konkurrenz

Es bezeichne  $x(t)$  die Größe der ersten Population,  $y(t)$  die Größe der zweiten Population zur Zeit  $t$ . In Verallgemeinerung von Gleichung (4) beschreiben wir das Verhalten der beiden in einer Wechselbeziehung stehenden Populationen durch die Modellgleichungen

$$(10) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} - \alpha \frac{y}{K_1}\right) \\ \frac{dy}{dt} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2} - \beta \frac{x}{K_2}\right) \end{aligned}$$

mit den Parametern  $r_1, r_2, K_1, K_2, \alpha$  und  $\beta$ . Für die Wachstumsraten und Kapazitäten der beiden Populationen gelte  $r_1, r_2, K_1, K_2 > 0$ . Die Parameter  $\alpha$  bzw.  $\beta$  beschreiben den Effekt der  $y$ -Individuen auf die (Umweltkapazität der)  $x$ -Individuen, bzw. umgekehrt, und können sowohl positiv als auch negativ sein. Wir unterscheiden:

- $\alpha, \beta > 0$ : Konkurrenz – die zwei Arten konkurrieren um Nahrung und Lebensraum;
- $\alpha, \beta < 0$ : Kooperation – beide Arten profitieren voneinander, sie kooperieren;
- $\alpha > 0, \beta < 0$ : Räuber-Beute-Beziehung – die erste Art dient der zweiten als Nahrung.

Eine explizite Lösung des nichtlinearen Differentialgleichungssystems (10) ist hier nicht mehr möglich. Wir konzentrieren uns daher auf qualitative Fragestellungen nach Gleichgewichtslagen, Stabilität und asymptotischen Verhalten der Lösungen für  $t \rightarrow \infty$ . Für die Gleichgewichtslagen des Systems, d.h. die Lösungen von  $dx/dt = dy/dt = 0$ , erhalten wir

$$(11) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} = 0 &\Rightarrow x = 0 \text{ oder } x + \alpha y = K_1, \\ \frac{dy}{dt} = 0 &\Rightarrow y = 0 \text{ oder } \beta x + y = K_2. \end{aligned}$$

Folglich existieren im ersten Quadranten die drei Randgleichgewichtspunkte  $(0, 0)$ ,  $(K_1, 0)$ ,  $(0, K_2)$  und eventuell noch ein innerer Gleichgewichtspunkt, nämlich dann, wenn die Lösung des obigen linearen Gleichungssystems

$$(12) \quad (x^*, y^*) = \left( \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta}, \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta} \right)$$

im ersten Quadranten liegt (also  $x^* > 0$  und  $y^* > 0$ ), denn nur dann ist sie in diesem Modell sinnvoll interpretierbar.

Das Lösungsverhalten des Systems (10) kann sehr anschaulich in der  $(x,y)$ -Phasenebene diskutiert werden. In Abb. 9 sind die so genannten Null-Isoklinen für  $dx/dt = 0$  und  $dy/dt = 0$  in der  $(x,y)$ -Ebene eingezeichnet, also für  $dx/dt = 0$  die  $y$ -Achse  $x = 0$  sowie die Gerade  $x + \alpha y = K_1$ , und analog für  $dy/dt = 0$ . Die Schnittpunkte entsprechender Isoklinen stellen offensichtlich die Gleichgewichtslagen dar. Ferner wird der erste Quadrant der  $(x,y)$ -Ebene durch diese Geraden je nach deren Lage in drei oder auch vier Bereiche unterteilt, die jeweils durch eine bestimmte Vorzeichenkombination von  $dx/dt$  und  $dy/dt$  und damit ein bestimmtes

Monotonieverhalten der Lösungen  $x(t)$  und  $y(t)$  charakterisiert sind. So gilt z.B. für kleine  $x$ - und  $y$ -Werte nach (10)  $dx/dt \approx r_1 x > 0$  und  $dy/dt \approx r_2 y > 0$ , also sind  $x$  und  $y$  beide monoton wachsend, wie in Abb. 9 jeweils im linken unteren Bereich eingezeichnet ist. Nach Überschreiten der Geraden durch den Punkt  $(0, K_2)$  ist dann im darüber angrenzenden Bereich  $dy/dt < 0$ , also  $y$  monoton fallend, während  $x$  nach wie vor monoton wachsend ist, usw.

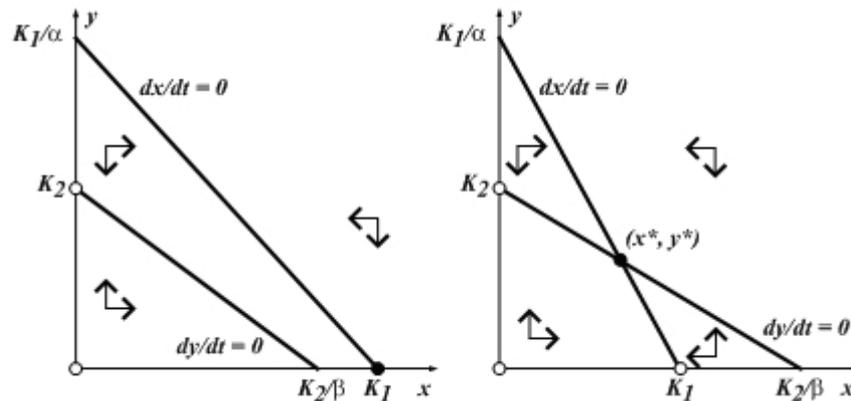


Abb. 9. Phasenebene für das Konkurrenzsystem (10)

Die beiden in Abb. 9 dargestellten Situationen ergeben sich bei einem Konkurrenzsystem für  $\alpha < K_1/K_2$  und  $\beta > K_2/K_1$  (Bild links) bzw. für  $\alpha < K_1/K_2$  und  $\beta < K_2/K_1$  (Bild rechts). Im ersten Fall ist  $(K_1, 0)$  der einzige stabile Gleichgewichtspunkt, im Phasendiagramm streben alle Phasenkurven, d.h. die Lösungen des Systems in der Phasenebene dargestellt, gegen diesen Punkt. D.h., die zweite Population stirbt aus, während die erste Population ihre Umweltkapazität  $K_1$  erreicht. Dieses Verhalten ist als Exklusionsprinzip von Volterra bekannt, wonach die Konkurrenz zweier Arten häufig dazu führt, dass nur eine Art überlebt.

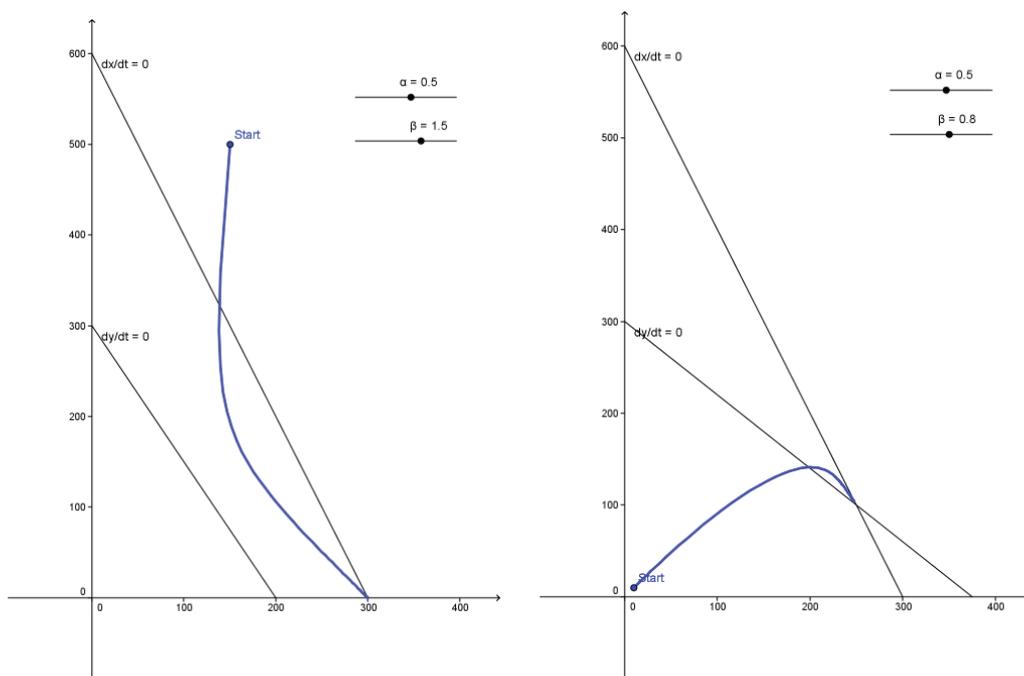


Abb. 10. Simulation eines Konkurrenzsystems: Exklusion und Koexistenz

Im zweiten Fall schneiden die dargestellten Null-Isoklinen einander im ersten Quadranten im Punkt  $(x^*, y^*)$ , der nun als vierter Gleichgewichtspunkt in Erscheinung tritt. Dieser ist im betrachteten Fall stabil, während die drei Randgleichgewichtspunkte alle instabil sind. Somit ist nun eine Koexistenz beider Populationen auf Dauer möglich. Die Bedingung für eine derartige, stabile Situation ist, wie man zeigen kann, durch  $\alpha\beta < 1$  gegeben, das bedeutet, dass die interspezifische Konkurrenz (zwischen den beiden Populationen) schwach im Vergleich zur innerspezifischen Konkurrenz (innerhalb der Populationen) ist.

Das qualitative Verhalten eines Zwei-Populationen-Systems lässt sich bequem mittels Computersimulation erforschen. Abb. 10 zeigt zwei Simulationsergebnisse eines Konkurrenzsystems gemäß (10) für die beiden zuvor betrachteten Fälle, welche mittels GeoGebra erzeugt wurden. Dabei werden die Phasenkurven in der Tabellenkalkulation nach dem Euler'schen Polygonzugverfahren berechnet und in der Grafik-Ansicht als Streckenzug dargestellt. Durch einfachen Mausklick können dann der Startpunkt der Phasenkurve sowie über Schieberegler die Systemparameter  $\alpha$  und  $\beta$  geändert und dabei das Lösungsverhalten dynamisch verfolgt werden.

### 3.2 Das Räuber-Beute-Modell von Rosenzweig und MacArthur

Stehen zwei Populationen in einem Räuber-Beute-Verhältnis zueinander, so kann deren Entwicklung ebenfalls durch Gleichung (10) mit  $\alpha > 0$  und  $\beta < 0$  beschrieben werden. Wird der Einfachheit halber die innerspezifische Konkurrenz innerhalb jeder Population gegenüber der interspezifischen Wechselwirkung vernachlässigt, erhalten wir das klassische Lotka-Volterra'sche Räuber-Beute-Modell

$$(13) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(a - by) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + dx) \end{aligned}$$

für die Beutepopulation  $x(t)$ , Räuberpopulation  $y(t)$  mit den Modellparametern  $a, b, c, d > 0$ . Das System besitzt, wie man zeigen kann, einen inneren Gleichgewichtspunkt, und die Phasenkurven bilden geschlossene Kurven um diesen Punkt, welche beliebig oft durchlaufen werden. Daraus ergeben sich die für Räuber-Beute-Systeme charakteristischen Schwingungen der Beute- bzw. Räuberpopulation in Abhängigkeit von der Zeit. Ausführliche Beschreibungen dieses einfachen Räuber-Beute-Modells findet man an vielen Stellen, etwa in [1], [2] oder [5].

Ein weiteres Räuber-Beute-Modell, das gegenüber dem Lotka-Volterra-System (13) ein realistischeres und zugleich mathematisch reichhaltigeres Lösungsverhalten besitzt, ist das Modell von Rosenzweig und MacArthur (siehe [11])

$$(14) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{b+x}y \\ \frac{dy}{dt} &= -sy + e\frac{axy}{b+x} \end{aligned}$$

mit den sechs Parametern  $a, b, e, r, s, K > 0$ . In diesem Modellansatz ist sowohl eine innerspezifische Konkurrenz für die Beutepopulation  $x(t)$  sowie ein Sättigungsverhalten der Räuber  $y(t)$  berücksichtigt. Letzteres kommt im zweiten Term der ersten Gleichung in (14)

zum Ausdruck und trägt der Tatsache Rechnung, dass jeder Räuber – selbst bei reichhaltig vorhandener Beute – nur einen gewissen Teil der Beutetiere fressen kann (siehe Abb. 11). Der Parameter  $e$  in der zweiten Gleichung von (14) ist ein so genannter Effizienzparameter und beschreibt, wie effektiv die Räuber ihre Beute verwerten können.

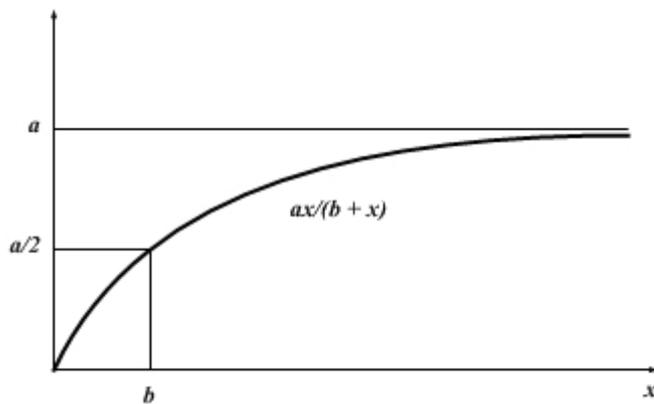


Abb. 11. Sättigungskurve der Räuber

Um die Bedeutung der Parameter leichter zu erkennen, berechnet man analog zu Abschnitt 3.1 die Gleichgewichtslagen des Systems (14) aus der Bedingung  $dx/dt = dy/dt = 0$  und erhält

$$\begin{aligned}
 \frac{dx}{dt} = 0 &\Rightarrow x = 0 \text{ oder} \\
 r\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ay}{b+x} = 0 &\Leftrightarrow y = p(x) = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{x}{K}\right)(b+x), \\
 \frac{dy}{dt} = 0 &\Rightarrow y = 0 \text{ oder} \\
 -s + e\frac{ax}{b+x} = 0 &\Leftrightarrow x^* = \frac{bs}{ae-s}.
 \end{aligned}
 \tag{15}$$

Demnach gibt es im ersten Quadranten die zwei Randgleichgewichtspunkte  $(0, 0)$  und  $(K, 0)$  sowie für bestimmte Parameterkonstellationen noch einen weiteren, inneren Gleichgewichtspunkt  $(x^*, y^*)$  als Schnittpunkt der Geraden  $x = x^*$  mit der Parabel  $y = p(x)$ . Die Gleichgewichtslagen sind zusammen mit den Null-Isoklinen in der Phasenebene in Abb. 12 dargestellt.

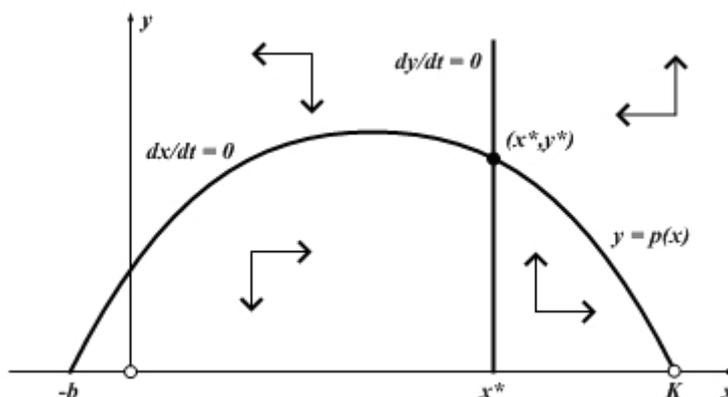


Abb. 12. Phasenebene zu (14)

Eine Computersimulation zeigt, dass in Abhängigkeit vom Effizienzparameter  $e$  folgende drei Fälle möglich sind:

- Für kleine Werte von  $e$ , d.h., falls die Räuber die Beute nicht ausreichend effizient nutzen können, stirbt die Räuberpopulation aus.
- Für mittlere Werte von  $e$  ist – ähnlich wie im Lotka-Volterra-Modell (13) – eine Koexistenz beider Populationen möglich, allerdings konvergieren die Lösungen hier gegen den inneren Gleichgewichtspunkt  $(x^*, y^*)$ .
- Auch für große Werte des Effizienzparameters  $e$  werden Räuber und Beute koexistieren. Allerdings wird der Gleichgewichtspunkt  $(x^*, y^*)$  instabil und dafür tritt ein stabiler Grenzyklus auf, in den die Phasenkurven von innen wie von außen hinein konvergieren (siehe Abb. 13).

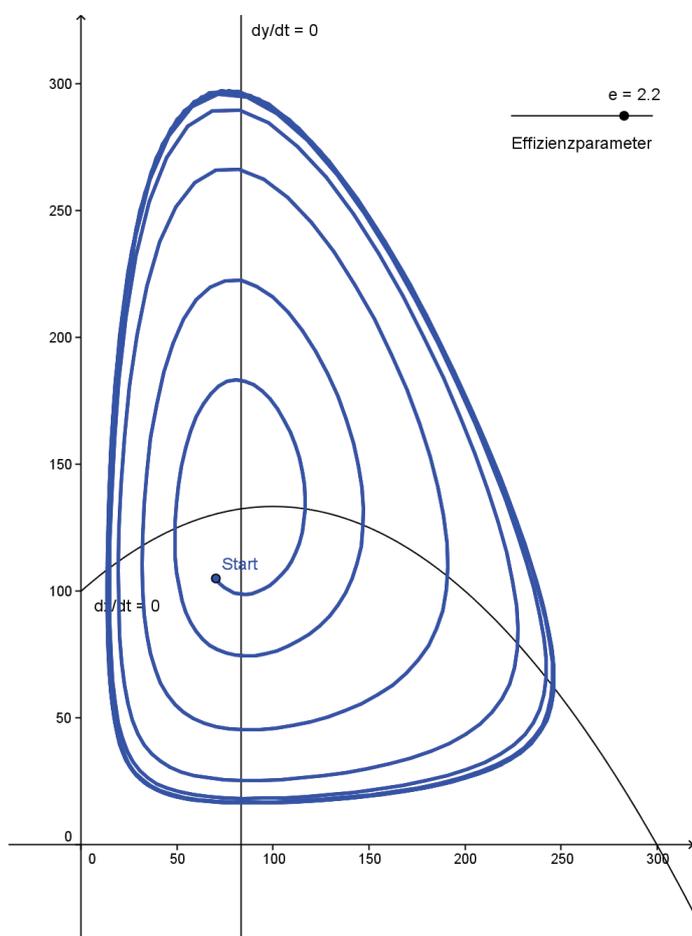


Abb. 13. Simulation Räuber-Beute-System

*Alle erwähnten Datensätze und Simulationsprogramme (Excel, GeoGebra, Derive) werden auf Anfrage vom Autor gerne weitergegeben.*

## Literatur und Internet

[1] Ableitinger Christoph: Biomathematische Modelle im Unterricht. ÖMG Didaktikheft 39, 1–11 (2006), <http://www.oemg.ac.at/DK/Didaktikhefte/index.html>

[2] Bossel Hartmut: Modellbildung und Simulation. Vieweg Verlag, Braunschweig 1994.

[3] Braun Martin: Differentialgleichungen und ihre Anwendungen. Springer-Verlag, Berlin 1979.

[4] Bürger Heinrich, Fischer Roland et al.: Mathematik Oberstufe, Band 2. Hölder-Pichler-Tempsky, Wien, 1990.

[5] Doucet Paul, Sloep Peter: Mathematical Modeling in the Life Sciences. Ellis Horwood, New York 1992.

[6] Drmota Michael, Gittenberger Bernhard, Karigl Günther, Panholzer Alois: Mathematik für Informatik. Heldermann Verlag, Lemgo 2008.

[7] Kronfellner Manfred, Peschek Werner: Angewandte Mathematik, Band 2. Hölder-Pichler-Tempsky, Wien, 1996.

[8] Meadows Donella, Meadows Dennis, Randers Jørgen, Behrens William: Die Grenzen des Wachstums. Bericht des Club of Rome zur Lage der Menschheit. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart 1972.

[9] Meadows Donella, Meadows Dennis, Randers Jørgen: Die neuen Grenzen des Wachstums. Deutsche Verlags-Anstalt, Stuttgart 1992.

[10] Meadows Donella, Meadows Dennis, Randers Jørgen: Grenzen des Wachstums. Das 30-Jahre-Update. Hirzel Verlag, Stuttgart 2006.

[11] Rosenzweig M.L. and MacArthur R.H.: Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. The American Naturalist 97, 209–223 (1963)

~

[12] Bundeszentrale für politische Bildung, Zahlen und Fakten: <http://www.bpb.de/wissen>

[13] GeoGebra Website: <http://www.geogebra.org/>

[14] Global Footprint Network: <http://www.footprintnetwork.com/>

[15] Plattform Footprint: <http://www.footprint.at/>

[16] United Nations, The World at Six Billion, 1999:  
<http://www.un.org/esa/population/publications/sixbillion/sixbillion.htm>

[17] U.S. Census Bureau, World Population Summary:  
<http://www.census.gov/ipc/www/idb/worldpop.html>

### **Anschrift des Verfassers:**

Günther Karigl, Institut für Diskrete Mathematik und Geometrie  
Technische Universität Wien  
A-1040 Wien, Wiedner Hauptstraße 8 – 10  
E-Mail: [g.karigl@tuwien.ac.at](mailto:g.karigl@tuwien.ac.at)