Aufgabe: Lösen Sie die Lotka-Volterra-Gleichungen für ein Räuber-Beute-System und diskutieren Sie die Lösungen.

Lösung:

Die Lotka-Volterra-Gleichungen lauten:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2), \qquad \frac{dN_2}{dt} = -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1). \tag{1}$$

Darin sind $\dot{N}_1$ und $\dot{N}_2$ die zeitlichen Ableitungen der Größe der Beute- und Räuberpopulation, $\varepsilon_1 > 0$ die Wachstumsrate der Beutepopulation im ungestörten Fall, $\varepsilon_2 > 0$ die Sterberate der Räuber, wenn keine Beute vorhanden ist, $\gamma_1 > 0$ die Freßrate der Räuber pro Beutelebewesen, die gleich der Sterberate der Beute pro Räuber ist, und $\gamma_2 > 0$ die Wachstumsrate der Räuber pro Beutetier. Diese Gleichungen sollen nun gelöst werden. Dazu multiplizieren wir die erste Gleichung mit γ_2 und die zweite mit γ_1,

$$\gamma_2 \frac{dN_1}{dt} = \gamma_2\varepsilon_1 N_1 - \gamma_1\gamma_2 N_1 N_2, \qquad \gamma_1 \frac{dN_2}{dt} = -\gamma_1\varepsilon_2 N_2 + \gamma_1\gamma_2 N_1 N_2. \tag{2}$$

Addieren wir die beiden Gleichungen, kommen wir zu der Form:

$$\gamma_2 \frac{dN_1}{dt} + \gamma_1 \frac{dN_2}{dt} = \gamma_2\varepsilon_1 N_1 - \gamma_1\varepsilon_2 N_2. \tag{3}$$

Multiplizieren wir die erste Gleichung (1) mit ε_2/N_1 und die zweite mit ε_1/N_2, erhalten wir die Ausdrücke

$$\frac{\varepsilon_2}{N_1}\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1\varepsilon_2 - \gamma_1\varepsilon_2 N_2 \quad \text{und} \quad \frac{\varepsilon_1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_1\varepsilon_2 + \gamma_2\varepsilon_1 N_1, \tag{4}$$

die wir addieren, um den konstanten Term zu eliminieren:

$$\frac{\varepsilon_2}{N_1}\frac{dN_1}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} = \gamma_2\varepsilon_1 N_1 - \gamma_1\varepsilon_2 N_2. \tag{5}$$

Die Gl. (3) können wir von der Gl. (5) subtrahieren, womit wir den Ausdruck

$$\frac{\varepsilon_2}{N_1}\frac{dN_1}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} - \gamma_2\frac{dN_1}{dt} - \gamma_1\frac{dN_2}{dt} = 0 \tag{6}$$

erhalten. Dieser liefert integriert die Potentialfunktion

$$\phi(N_1, N_2) \equiv \varepsilon_2 \ln N_1 - \gamma_2 N_1 + \varepsilon_1 \ln N_2 - \gamma_1 N_2 = C. \tag{7}$$

Die totale Ableitung dieser Funktion muß identisch verschwinden:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\phi(N_1, N_2) &= \frac{\partial\phi(N_1, N_2)}{\partial N_1}\frac{dN_1}{dt} + \frac{\partial\phi(N_1, N_2)}{\partial N_2}\frac{dN_2}{dt} \\ &= \left(\frac{\varepsilon_2}{N_1} - \gamma_2\right)\frac{dN_1}{dt} + \left(\frac{\varepsilon_1}{N_2} - \gamma_1\right)\frac{dN_2}{dt} = 0. \end{aligned} \tag{8}$$

Multiplikation mit dt und anschließende Division durch dN_1 führt auf eine Exakte Differentialgleichung:

$$\frac{d\phi(N_1, N_2)}{dN_1} = \frac{\partial\phi(N_1, N_2)}{\partial N_1} + \frac{\partial\phi(N_1, N_2)}{\partial N_2}\frac{dN_2}{dN_1} = p(N_1, N_2) + q(N_1, N_2)\frac{dN_2}{dN_1} = 0 \tag{9}$$

mit

$$p(N_1, N_2) = \frac{\varepsilon_2}{N_1} - \gamma_2; \qquad q(N_1, N_2) = \frac{\varepsilon_1}{N_2} - \gamma_1, \tag{10}$$

für deren Existenz die notwendigen und hinreichenden Bedingungen

$$\frac{\partial p(N_1, N_2)}{\partial N_2} = \frac{\partial q(N_1, N_2)}{\partial N_1} \tag{11}$$

erfüllt sein müssen. Die Auflösung der Gl. (9) unter Einsetzen der Gleichungen (1) liefert die Lösung des Differentialgleichungssystems:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = -\frac{p(N_1, N_2)}{q(N_1, N_2)} = \frac{N_2}{N_1}\frac{\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1}{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2}. \tag{12}$$

Die Integrationskonstante ist gegeben durch

$$C = \varepsilon_2 \ln N_1(0) - \gamma_2 N_1(0) + \varepsilon_1 \ln N_2(0) - \gamma_1 N_2(0). \tag{13}$$

Darin sind $x_0 = N_1(0)$ und $y_0 = N_2(0)$ die Anfangswerte der beiden Populationen. Die vier positiven Konstanten definieren wir für das Weitere neu:

$$\begin{aligned} &a \equiv \varepsilon_1; \quad b \equiv \gamma_1; \\ &c \equiv \varepsilon_2; \quad d \equiv \gamma_2. \end{aligned} \tag{14}$$

In der neuen Notation ist die Konstante des Vektorfeldes damit gegeben durch

$$C = c\ln x_0 - dx_0 + a\ln y_0 - by_0 \tag{15}$$

und die Potentialfunktion lautet allgemein:

$$\phi(x, y) = c\ln x - dx + a\ln y - by. \tag{16}$$

Zur Extremwertbestimmung bilden wir die partiellen Ableitungen

$$\begin{aligned} &\frac{\partial\phi(x,y)}{\partial x} = \frac{c}{x} - d; \quad \frac{\partial^2\phi(x,y)}{\partial x^2} = -\frac{c}{x^2}; \quad \frac{\partial^2\phi(x,y)}{\partial y\partial x} = 0; \\ &\frac{\partial\phi(x,y)}{\partial y} = \frac{a}{y} - b; \quad \frac{\partial^2\phi(x,y)}{\partial y^2} = -\frac{a}{y^2}; \quad \frac{\partial^2\phi(x,y)}{\partial x\partial y} = 0. \end{aligned} \tag{17}$$

Das Gleichungssystem

$$\frac{\partial\phi(x,y)}{\partial x} = \frac{c}{x} - d = 0, \qquad \frac{\partial\phi(x,y)}{\partial y} = \frac{a}{y} - b = 0 \tag{18}$$

hat als einzige Lösung

$$x_0 = \frac{c}{d} \quad \text{und} \quad y_0 = \frac{a}{b}. \tag{19}$$

An der Stelle der Lösung haben die partiellen Ableitungen die folgenden Werte:

$$\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}(x_0, y_0) = -\frac{d^2}{c}; \quad \frac{\partial^2\phi}{\partial y^2}(x_0, y_0) = -\frac{b^2}{a}; \quad \frac{\partial^2\phi}{\partial y\partial x}(x_0, y_0) = \frac{\partial^2\phi}{\partial x\partial y}(x_0, y_0) = 0. \tag{20}$$

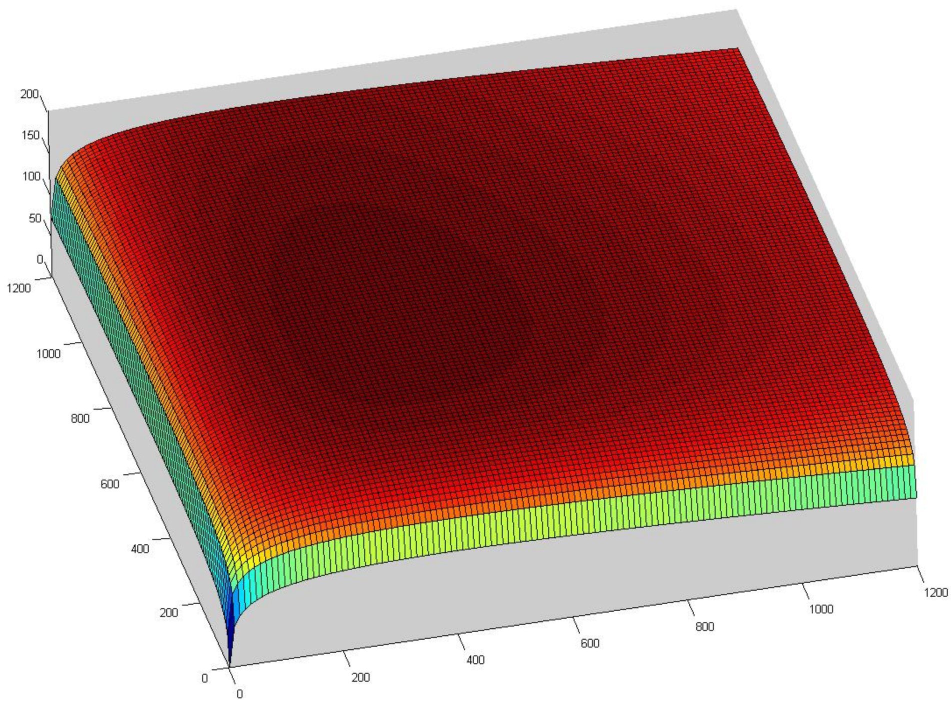
Damit ist die Funktionaldeterminante

$$D(x_0, y_0) = \begin{vmatrix} -\frac{d^2}{c} & 0 \\ 0 & -\frac{b^2}{a} \end{vmatrix} = \frac{d^2b^2}{ca} > 0. \tag{21}$$

Die Potentialfunktion ϕ hat also an der Stelle (x_0, y_0) ein relatives Extremum. Weil die zweite partielle Ableitung nach x in (x_0, y_0) kleiner als Null ist, hat die Funktion ϕ dort ein relatives Maximum. Im diesem Punkt wird die Lösung singulär. Größer kann also die Integrationskonstante nicht werden. Ihr Maximalwert ist gegeben durch

$$C_{\max} = c\left(\ln\frac{c}{d} - 1\right) + a\left(\ln\frac{a}{b} - 1\right), \tag{22}$$

ihr minimaler Wert hingegen muß größer Null sein, da andernfalls entweder Räuber oder Beute aussterben, d.h. es muß gelten: $a > b$ und $c > d$, während über die Relation zwischen a und c bzw. b und d nichts ausgesagt wird. In der nachfolgenden Abbildung sind Niveaulinien simuliert für $a = 20$, $c = d$, $b = 0{,}05$ und $d = 0{,}03$.



Da die Lösung des Vektorfeldes eine Konstante des Potentials ist, muß mit den Definitionen $x_n = N_1(t_n)$ und $y_n = N_2(t_n)$ zwischen Vorgänger- und Nachfolgevektor gelten:

$$c\ln x_{n+1} - dx_{n+1} + a\ln y_{n+1} - by_{n+1} = c\ln x_n - dx_n + a\ln y_n - by_n. \tag{23}$$

Wir fassen nun die logarithmischen und linearen Terme jeweils zusammen und bringen alles auf die linke Seite:

$$c\ln\left(1 + \frac{x_{n+1} - x_n}{x_n}\right) - d\left(x_{n+1} - x_n\right) + a\ln\left(1 + \frac{y_{n+1} - y_n}{y_n}\right) - b\left(y_{n+1} - y_n\right) = 0. \tag{24}$$

Für kleine Differenzen können wir den Logarithmus in eine Taylorreihe entwickeln und nach dem zweiten Glied abbrechen:

$$c\left[\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n}-\frac{1}{2}\frac{\left(x_{n+1}-x_n\right)^2}{x_n^2}\right]-d\left(x_{n+1}-x_n\right)+a\left[\frac{y_{n+1}-x_n}{y_n}-\frac{1}{2}\frac{\left(y_{n+1}-y_n\right)^2}{y_n^2}\right] \\ -b\left(y_{n+1}-y_n\right)=0. \tag{25}$$

Fassen wir die linearen Terme zusammen, erhalten wir den übersichtlicheren Ausdruck

$$\frac{a}{2y_n^2}\left(y_{n+1}-y_n\right)^2+\left(b-\frac{a}{y_n}\right)\left(y_{n+1}-y_n\right)+\frac{c}{2x_n^2}\left(x_{n+1}-x_n\right)^2+\left(d-\frac{c}{x_n}\right)\left(x_{n+1}-x_n\right)=0, \tag{26}$$

den wir auf Hauptachsen transformieren, womit wir die linearen Terme zum Verschwinden bringen:

$$a\left(\frac{y_{n+1}-y_n}{y_n}-\left(1-\frac{by_n}{a}\right)\right)^2+c\left(\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n}-\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)\right)^2=a\left(1-\frac{by_n}{a}\right)^2+c\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)^2. \tag{27}$$

Für die anschließende Variablentransformation ziehen wir die Konstanten unter die Quadrate und erhalten

$$\left(\sqrt{a}\,\frac{y_{n+1}-y_n}{y_n}-\sqrt{a}\left(1-\frac{by_n}{a}\right)\right)^2+\left(\sqrt{c}\,\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n}-\sqrt{c}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)\right)^2 \\ =\left[\sqrt{a}\left(1-\frac{by_n}{a}\right)\right]^2+\left[\sqrt{c}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)\right]^2. \tag{28}$$

Mit den Substitutionen

$$\begin{aligned} &\xi\equiv\sqrt{c}\,\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n}; \quad \xi_0\equiv\sqrt{c}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right); \\ &\eta\equiv\sqrt{a}\,\frac{y_{n+1}-y_n}{y_n}; \quad \eta_0\equiv\sqrt{a}\left(1-\frac{by_n}{a}\right) \end{aligned} \tag{29}$$

erhalten wir eine einfache Kreisgleichung:

$$\left(\xi-\xi_0\right)^2+\left(\eta-\eta_0\right)^2=\xi_0^2+\eta_0^2\equiv r_0^2. \tag{30}$$

Man muß nun nicht etwa die quadratische Gleichung lösen, denn mittels der Relation

$$\eta\equiv\sqrt{a}\,\frac{c-dx_n}{a-by_n}\,\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n}=\frac{\xi_0}{\eta_0}\xi \tag{31}$$

können wir diesen Ausdruck in Linearfaktoren zerlegen:

$$\xi^2\left(1+\frac{\xi_0^2}{\eta_0^2}\right)=4\xi_0\xi, \tag{32}$$

welcher neben der trivialen Lösung $\xi=\eta=0$ die beiden Lösungen

$$\begin{aligned}
\xi &= \frac{4\eta_0^2}{\xi_0^2+\eta_0^2}\xi_0 = \frac{4a\sqrt{c}(1-by_n/a)^2}{a(1-by_n/a)^2+c(1-dx_n/c)^2}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right),\\
\eta &= \frac{4\xi_0^2}{\xi_0^2+\eta_0^2}\eta_0 = \frac{4c\sqrt{a}(1-dx_n/c)^2}{a(1-by_n/a)^2+c(1-dx_n/c)^2}\left(1-\frac{by_n}{a}\right).
\end{aligned} \tag{33}$$

besitzt. Gl. (33) enthält zwei Fixpunkte der Bewegung, nämlich

$$x_n=\frac{c}{d} \quad \text{und} \quad y_n=\frac{a}{b}. \tag{34}$$

Aus den Definitionen für ξ und η erhalten wir die Rekursionsformeln für x_{n+1} und y_{n+1}, die allein von ihrem Vorgänger abhängen:

$$\begin{aligned}
\frac{x_{n+1}-x_n}{x_n} &= \frac{\xi}{\sqrt{c}} = \frac{4a(1-by_n/a)^2}{a(1-by_n/a)^2+c(1-dx_n/c)^2}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right),\\
\frac{y_{n+1}-y_n}{y_n} &= \frac{\eta}{\sqrt{a}} = \frac{4c(1-dx_n/c)^2}{a(1-by_n/a)^2+c(1-dx_n/c)^2}\left(1-\frac{by_n}{a}\right).
\end{aligned} \tag{35}$$

Das ergibt aufgelöst die Relationen

$$x_{n+1}=x_n\left\{1+4\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)\left[1+\frac{c}{a}\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)^2\left(1-\frac{by_n}{a}\right)^{-2}\right]^{-1}\right\} \tag{36}$$

und

$$y_{n+1}=y_n\left\{1+4\left(1-\frac{by_n}{a}\right)\left[1+\frac{a}{c}\left(1-\frac{by_n}{a}\right)^2\left(1-\frac{dx_n}{c}\right)^{-2}\right]^{-1}\right\}. \tag{37}$$

Natürlich hätte man die y-Koordinate auch aus der Steigung

$$\varphi_n=\arctan\left[\frac{y_n}{x_n}\frac{c-dx_n}{a-by_n}\right] \tag{38}$$

des Vektorfeldes bestimmen können:

$$y_{n+1} = y_n + \frac{y_n}{x_n}\frac{c - dx_n}{a - by_n}\left(x_{n+1} - x_n\right). \qquad (39)$$