Aufgabe: Erstellen Sie einen Konturplot der Räuber-Beute-Potentials

$$V(N_1, N_2) = \gamma_2 N_1 + \gamma_1 N_2 - \varepsilon_2 \ln N_1 - \varepsilon_1 \ln N_2,$$

indem Sie das Kurvenintegral zweiter Art lösen. Dabei sind N_1 die Teilchenzahl der Beute- und N_2 die Teilchenzahl der 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.

Lösung: Mit den Koordinaten des inneren Gleichgewichtspunkts

$$N_1^* = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \quad \text{und} \quad N_2^* = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$$

lassen sich zwei der vier Raten eliminieren und die Potentialfunktion vereinfacht sich zu

$$\gamma_2 N_1 + \gamma_1 N_2 - \gamma_2 N_1^* \ln N_1 - \gamma_1 N_2^* \ln N_2 = V.$$

Von dieser Potentialgleichung bilden wir nun das totale Differential

$$\gamma_2 dN_1 + \gamma_1 dN_2 - \gamma_2 N_1^* d \ln N_1 - \gamma_1 N_2^* d \ln N_2 = 0,$$

welches wir nach entsprechender Umformung auf den Ausdruck

$$\gamma_2 \left(1 - \frac{N_1^*}{N_1}\right) dN_1 + \gamma_1 \left(1 - \frac{N_2^*}{N_2}\right) dN_2 = 0$$

bringen, wobei die Komponenten des Vektorfeldes als Gradient des skalaren Feldes V ausgedrückt werden können:

$$\frac{\partial V}{\partial N_1} = \gamma_2 \left(1 - \frac{N_1^*}{N_1}\right),$$
$$\frac{\partial V}{\partial N_2} = \gamma_1 \left(1 - \frac{N_2^*}{N_2}\right).$$

Mit den zweiten partiellen Ableitungen

$$\frac{\partial^2 V}{\partial N_1^2} = \gamma_2 \frac{N_1^*}{N_1^2}, \qquad \frac{\partial^2 V}{\partial N_2 \partial N_1} = 0,$$
$$\frac{\partial^2 V}{\partial N_2 \partial N_1} = 0, \qquad \frac{\partial^2 V}{\partial N_2^2} = \gamma_1 \frac{N_2^*}{N_2^2}$$

und der Funktionaldeterminante

$$D = \begin{vmatrix} \dfrac{\partial^2 V}{\partial N_1^2} & \dfrac{\partial^2 V}{\partial N_2 \partial N_1} \\ \dfrac{\partial^2 V}{\partial N_2 \partial N_1} & \dfrac{\partial^2 V}{\partial N_2^2} \end{vmatrix} = \gamma_1 \gamma_2 \frac{N_1^*}{N_1^2} \frac{N_2^*}{N_2^2} > 0$$

haben wir im Punkt $\left(N_1^*, N_2^*\right)$ ein absolutes Potentialminimum vorliegen:

$$V_{\min} = \gamma_2 N_1^* \left(1 - \ln N_1^*\right) + \gamma_1 N_2^* \left(1 - \ln N_2^*\right),$$

welches in der Regel negativ ist. An der Gleichung

$$\frac{dN_2}{dN_1} = -\frac{\gamma_2}{\gamma_1} \frac{N_2}{N_1} \frac{N_1 - N_1^*}{N_2 - N_2^*}$$

bzw. deren Reziprokem kann man erkennen, daß die folgenden vier Punkte alle auf ein und derselben Konturlinie liegen:

(1) $\left(N_1^*, N_2^{\min}\right)$
(2) $\left(N_1^{\max}, N_2^*\right)$
(3) $\left(N_1^*, N_2^{\max}\right)$
(4) $\left(N_1^{\min}, N_2^*\right)$

womit wir die folgenden Koeffizientengleichungen aufstellen können:

(1) $\gamma_2 N_1^* + \gamma_1 N_2^{\min} - \gamma_2 N_1^* \ln N_1^* - \gamma_1 N_2^* \ln N_2^{\min} = V,$
(2) $\gamma_2 N_1^{\max} + \gamma_1 N_2^* - \gamma_2 N_1^* \ln N_1^{\max} - \gamma_1 N_2^* \ln N_2^* = V,$
(3) $\gamma_2 N_1^* + \gamma_1 N_2^{\max} - \gamma_2 N_1^* \ln N_1^* - \gamma_1 N_2^* \ln N_2^{\max} = V,$
(4) $\gamma_2 N_1^{\min} + \gamma_1 N_2^* - \gamma_2 N_1^* \ln N_1^{\min} - \gamma_1 N_2^* \ln N_2^* = V.$

Durch Subtraktion von je zwei Gleichungen ergeben sich die beiden Relationen

$$N_1^{\max} - N_1^{\min} - N_1^* \ln \frac{N_1^{\max}}{N_1^{\min}} = 0 \quad \text{bzw.} \quad N_2^{\max} - N_2^{\min} - N_2^* \ln \frac{N_2^{\max}}{N_2^{\min}} = 0,$$

aus denen man durch die einfacher zu messenden Eckwerte, die maximale und minimale Population, die beiden Fixpunkte bestimmen kann, die der Population im Gleichgewichtszustand entsprechen:

$$N_1^* = \frac{N_1^{\max} - N_1^{\min}}{\ln N_1^{\max} - \ln N_1^{\min}}, \qquad N_2^* = \frac{N_2^{\max} - N_2^{\min}}{\ln N_2^{\max} - \ln N_2^{\min}}.$$

Fassen wir hingegen die zwei unteren Äste der Räuber-Beute-Trajektorie zusammen:

$$(1-4)\quad \gamma_1\left(N_2^{\min}-N_2^*-N_2^*\ln\frac{N_2^{\min}}{N_2^*}\right)+\gamma_2\left(N_1^*-N_1^{\min}-N_1^*\ln\frac{N_1^*}{N_1^{\min}}\right)=0,$$

$$(2-3)\quad \gamma_1\left(N_2^*-N_2^{\max}-N_2^*\ln\frac{N_2^*}{N_2^{\max}}\right)+\gamma_2\left(N_1^{\max}-N_1^*-N_1^*\ln\frac{N_1^{\max}}{N_1^*}\right)=0,$$

erhalten wir, weil in dem linearen Gleichungssystems sämtliche Koeffizienten identisch verschwinden müssen, die folgenden Bestimmungsgleichungen für die vier Halbachsen:

$$N_1^{\min}-N_1^*-N_1^*\ln\frac{N_1^{\min}}{N_1^*}=0,\qquad N_2^{\min}-N_2^*-N_2^*\ln\frac{N_2^{\min}}{N_2^*}=0,$$
$$N_1^{\max}-N_1^*-N_1^*\ln\frac{N_1^{\max}}{N_1^*}=0,\qquad N_2^{\max}-N_2^*-N_2^*\ln\frac{N_2^{\max}}{N_2^*}=0.$$

Dieses Gleichungssystem selbst können wir nach den Ratenverhältnissen auflösen:

$$(1-4)\quad \frac{\gamma_2}{\gamma_1}=\frac{N_2^*-N_2^{\min}-N_2^*\ln N_2^*+N_2^*\ln N_2^{\min}}{N_1^*-N_1^{\min}-N_1^*\ln N_1^*+N_1^*\ln N_1^{\min}},$$
$$(2-3)\quad \frac{\gamma_2}{\gamma_1}=\frac{N_2^{\max}-N_2^*-N_2^*\ln N_2^{\max}+N_2^*\ln N_2^*}{N_1^{\max}-N_1^*-N_1^*\ln N_1^{\max}+N_1^*\ln N_1^*}.$$

Da das Kurvenintegral zweiter Art eines Gradientenfeldes wegunabhängig ist, d.h. das Ergebnis ausschließlich von Anfangs- und Endpunkt des Weges abhängt, ist es egal, auf welchem Wege wir von einem Punkt zum anderen gelangen. Ferner verschwindet das Kurvenintegral längs eines geschlossenen Weges identisch:

$$\gamma_2\int dN_1+\gamma_1\int dN_2-\gamma_2N_1^*\int\frac{dN_1}{N_1}-\gamma_1N_2^*\int\frac{dN_2}{N_2}=0.$$

Für das unbestimmte Integral erhalten wir nach Trennung der Variablen und anschließender Integration

$$\gamma_2N_1+\gamma_1N_2-\gamma_2N_1^*\ln N_1-\gamma_1N_2^*\ln N_2=\text{const},$$

wobei die Konstante gegeben ist durch

$$\text{const}=\gamma_2N_{1,0}+\gamma_1N_{2,0}-\gamma_2N_1^*\ln N_{1,0}-\gamma_1N_2^*\ln N_{2,0}.$$

Nach entsprechender Umformung erhalten wir die allgemeine implizite Lösung des Kurvenintegrals

$$N_2-N_{2,0}-N_2^*\ln\frac{N_2}{N_{2,0}}=-\frac{\gamma_2}{\gamma_1}\left(N_1-N_{1,0}-N_1^*\ln\frac{N_1}{N_{1,0}}\right).$$

In Abhängigkeit von der Lage zum Fixpunkt durchläuft unser Räuber-Beute-System 4 Phasen, die wir wie folgt definieren:

Phase	N_1	N_2	$\dot{N}_1$	$\dot{N}_2$
I	$> N_1^*$	$< N_2^*$	$+$	$+$
II	$> N_1^*$	$> N_2^*$	$-$	$+$
III	$< N_1^*$	$> N_2^*$	$-$	$-$
IV	$< N_1^*$	$< N_2^*$	$+$	$-$

Der Räuber-Beute-Zyklus beginnt in der Regel mit wenigen Räubern und durchschnittlich viel Beute (Phase I). In Phase II nimmt die Zahl der Räuber weiterhin zu, während die Beute bereits abnimmt. In Phase III sind dann durch die weiter abnehmende Beute auch die Räuber im Abnehmen begriffen, und in Phase IV haben sich die Räuber an den Rand ihrer Existenz gebracht, während sich die Beute schon wieder leicht erholt.

Beginnen wir mit dem Durchlaufen des Räuber-Beute-Zyklus im Gegenuhrzeigersinn im Minimum der Räuber, lautet das bestimmte Integral für Phase I und II

$$\text{(1+2)} \qquad \int_{N_2^{\min}}^{N_2} dN_2 - N_2^* \int_{N_2^{\min}}^{N_2} \frac{dN_2}{N_2} = -\frac{\gamma_2}{\gamma_1}\left\{ \int_{N_1^*}^{N_1} dN_1 - N_1^* \int_{N_1^*}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1} \right\},$$

und für Phase III und IV erhalten wir beginnend im Maximum der Räuber analog

$$\text{(3+4)} \qquad \int_{N_2^{\max}}^{N_2} dN_2 - N_2^* \int_{N_2^{\max}}^{N_2} \frac{dN_2}{N_2} = -\frac{\gamma_2}{\gamma_1}\left\{ \int_{N_1^*}^{N_1} dN_1 - N_1^* \int_{N_1^*}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1} \right\}.$$

Nach Ausführung der Integrationen ergeben sich für die beiden Zweige die folgenden Funktionen:

$$N_2 - N_2^{\min} - N_2^* \ln \frac{N_2}{N_2^{\min}} + \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\left(N_1 - N_1^* - N_1^* \ln \frac{N_1}{N_1^*} \right) = 0,$$
$$N_2 - N_2^{\max} - N_2^* \ln \frac{N_2}{N_2^{\max}} + \frac{\gamma_2}{\gamma_1}\left(N_1 - N_1^* - N_1^* \ln \frac{N_1}{N_1^*} \right) = 0.$$

Bilden wir nun das geschlossene Kurvenintegral, indem wir beide Teilstücke addieren, so erhalten wir wieder die beiden Halbachsendefinitionen

$$N_1^{\max} - N_1^* - N_1^* \ln \frac{N_1^{\max}}{N_1^*} = 0 \quad \text{und} \quad N_1^{\min} - N_1^* - N_1^* \ln \frac{N_1^{\min}}{N_1^*} = 0.$$

Die anderen beiden Halbachsen erhalten wir, wenn wir längs der Abszisse integrieren.

Allgemein haben alle diese Gleichungen die Form

$$y - d - b\ln\frac{y}{d} = -e\left(x - c - a\ln\frac{x}{c}\right),$$

wenn wir uns für die einfachere Notation gemäß nachfolgender Tabelle entscheiden:

	$(1+2)$	$(3+4)$
x	N_1	N_1
y	N_2	N_2
a	N_1^*	N_1^*
b	N_2^*	N_2^*
c	N_1^*	N_1^*
d	$N_2^{\min}$	$N_2^{\max}$
e	γ_2/γ_1	γ_2/γ_1

Definieren wir nun eine Funktion *f* derart, daß

$$f(x) = g(y) + e\left(x - c - a\ln\frac{x}{c}\right) = 0,$$

$$g(y) = y - d - b\ln\frac{y}{d},$$

so sind die Fixpunkte gegeben durch

$$a = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{\ln x_{\max} - \ln x_{\min}}, \qquad b = \frac{y_{\max} - y_{\min}}{\ln y_{\max} - \ln y_{\min}},$$

und das Ratenverhältnis lautet:

$$e = \frac{y_{\max} - b - b\ln(y_{\max}/b)}{x_{\max} - a - a\ln(x_{\max}/a)} = \frac{b - y_{\min} - b\ln(b/y_{\min})}{a - x_{\min} - a\ln(a/x_{\min})}.$$

Mit den Ableitungen

$$f'(x) = e\left(1 - \frac{a}{x}\right), \qquad f''(x) = \frac{ea}{x^2}$$

muß für den Startwert $x^{(0)}$ gelten:

$$\left|h'(x^{(0)})\right| = \frac{\left|f''(x^{(0)})f(x^{(0)})\right|}{\left(f'(x^{(0)})\right)^2} < 1$$

bzw.

$$\left| x^{(0)} - c - a \ln \frac{x^{(0)}}{c} + \frac{g(y)}{e} \right| a < \left(x^{(0)} - a \right)^2.$$

Daraus können wir Bestimmungsgleichungen für den Startwert ableiten. Das Newtonverfahren hat dann die Iterationsvorschrift

$$x^{(m+1)} = x^{(m)} - \frac{f(x^{(m)})}{f'(x^{(m)})}, \qquad x^{(m)} \neq a.$$

Für den Fall, daß

$$x^{(0)} - c - a \ln \frac{x^{(0)}}{c} + \frac{g(y)}{e} \geq 0,$$

ist

$$x^{(0)} - c - a \ln \frac{x^{(0)}}{c} + \frac{g(y)}{e} \geq x^{(0)} - c - a \ln \frac{x_{\max}}{c} + \frac{g_{\min}}{e}.$$

Damit erhalten wir die Abschätzung

$$ax^{(0)} - ac - a^2 \ln \frac{x_{\max}}{c} + \frac{a}{e} g_{\min} < \left(x^{(0)} \right)^2 - 2ax^{(0)} + a^2$$

bzw.

$$\left(x^{(0)} \right)^2 - 3ax^{(0)} + a^2 \left(1 + \ln \frac{x_{\max}}{c} \right) + ac - \frac{a}{e} g_{\min} > 0.$$

Im Grenzfall der quadratischen Gleichung lautet unsere Lösung

$$x_{1,2}^{(0)} = \frac{3}{2} a \pm \sqrt{a^2 \left(\frac{5}{4} - \ln \frac{x_{\max}}{c} \right) + a \left(\frac{g_{\min}}{e} - c \right)}.$$

Um das Vorzeichen der Funktion g zu bestimmen, müssen wir eine Extremwertbestimmung durchführen. Aus $g(y) = y - d - b \ln(y/d)$ folgen sofort die ersten und zweiten Ableitungen,

$$g'(y) = 1 - \frac{b}{y} \quad \text{und} \quad g''(y) = \frac{b}{y^2},$$

wobei im Punkt

$$g'(y) = 0, \quad \text{d.h. für} \quad y = b$$

ein lokales Extremum vorliegen muß. An der Stelle $y = b$ befindet sich also wegen $g''(b) = 1/b > 0$ ein relatives Minimum liegt, d.h.

$$g_{\min} \equiv g(b) = b - d - b\ln\frac{b}{d}.$$

Da diese Funktion stetig und monoton wachsend ist, muß das Maximum entweder an der Stelle $y_{\max}$ oder $y_{\min}$ liegen, so daß weiter gilt:

$$y_{\max} - y_{\min} - b\ln\frac{y_{\max}}{y_{\min}} = 0 \quad\Rightarrow\quad y_{\max} - b\ln y_{\max} = y_{\min} - b\ln y_{\min} \quad\Rightarrow\quad g(y_{\max}) = g(y_{\min}).$$

Wegen

$$g(y_{\max}) = y_{\max} - d - b\ln\frac{y_{\max}}{d} \quad \text{bzw.} \quad g(y_{\min}) = y_{\min} - d - b\ln\frac{y_{\min}}{d}$$

und wegen

$$y_{\max} - b - b\ln\frac{y_{\max}}{b} = 0 \quad \text{bzw.} \quad y_{\min} - b - b\ln\frac{y_{\min}}{b} = 0$$

gilt im Falle $b = d$, daß $g(y_{\max}) = g(y_{\min}) = 0.$ Aus $g(y) + e\big(x - c - a\ln(x/c)\big) = 0$ folgt für $g(y) = 0$ weiter, daß $c = a$ sein muß und damit

$$x_{1,2}^{(0)} = \frac{3}{2}a \pm \sqrt{a^2\left(\frac{1}{4} - \ln\frac{x_{\max}}{a}\right) + \frac{ag_{\min}}{e}}.$$

Da die Wurzel größer null und $g_{\min} < 0$ ist, gilt die Abschätzung: $1{,}5a \le x_1^{(0)} < 2a.$ Im Falle, daß

$$x^{(0)} - c - a\ln\frac{x^{(0)}}{c} + \frac{g(y)}{e} < 0,$$

folgt

$$\left(x^{(0)}\right)^2 - ax^{(0)} - ac + a^2\left(1 - \ln\frac{x^{(0)}}{c}\right) + \frac{a}{e}g(y) > 0.$$

Mit

$$-a\ln\frac{x_{\min}}{c} + \frac{g_{\max}}{e} > -a\ln\frac{x^{(0)}}{c} + \frac{g(y)}{e}$$

ergibt sich die Erweiterung

$$\left(x^{(0)}\right)^2 - ax^{(0)} + a^2\left(1 - \ln\frac{x_{\min}}{c}\right) + \frac{a}{e}g_{\max} - ac > 0,$$

wobei wir die beiden Ungleichungen zusammengefaßt haben. Im Grenzfall des Gleichheitszeichens erhalten wir als Lösung der quadratischen Gleichung

$$x_{1,2}^{(0)} = \frac{1}{2}a \pm \sqrt{a^2\left(\ln\frac{x_{\min}}{c} - \frac{3}{4}\right) + a\left(c - \frac{g_{\max}}{e}\right)}.$$

Für $c = a$ gilt wegen $g_{\max} = 0$ genau wie oben

$$x_{1,2}^{(0)} = \frac{1}{2}a \pm a\sqrt{\frac{1}{4} + \ln\frac{x_{\min}}{a}} < a.$$

Weil die Wurzel nicht negativ werden kann, erhalten wir wegen $x_{\min} < a$ für das positive Vorzeichen die Abschätzung $0{,}5a \le x_1^{(0)} < a$.
In dem nachfolgenden Konturplot ist das Ergebnis unserer Berechnungen graphisch dargestellt.

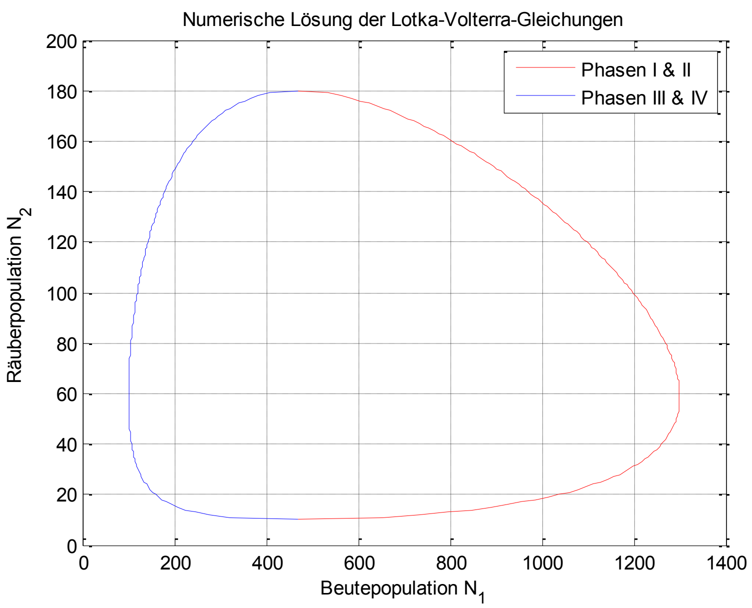

Abbildung 1. Numerisch ausgewerteter Konturplot eines Räuber-Beute-Zyklus anhand des Newton-Verfahrens

Im Anhang ist ein numerisches Lösungsverfahren für die implizite Funktion *f* angegeben, anhand der man den Rechengang nachvollziehen kann.

Anhang

```
% Numerische Lösung der Lotka-Volterra-Gleichungen

clear all

m = 1200;
n = 170;

xmin = 100;
xmax = 1300;
ymin = 10;
ymax = 180;

hx = (xmax-xmin)/m;
hy = (ymax-ymin)/n;

a = round(xmax-xmin)/(log(xmax)-log(xmin))
b = round(ymax-ymin)/(log(ymax)-log(ymin))
e = (ymax-b-b*log(ymax/b))/(xmax-a-a*log(xmax/a))

% Phasen I & II
c = a;
d = ymin;

for j = 1:n+1
    y(j) = ymin + (j-1)*hy;

    g = y(j)-d-b*log(y(j)/d);

    x(1) = 1.5*a;

    f(1) = e*(x(1)-c-a*log(x(1)/c))+g;
    f1(1) = e*(1-a/x(1));
    f2(1) = e*a/x(1)^2;

    if abs(f2(1)*f(1)/f1(1)^2) < 1
        x(2) = x(1) - f(1)/f1(1);
    else
        hprime = abs(f2(1)*f(1))/f1(1)^2;
    end

    k = 2;
    while abs(x(k)-x(k-1)) > 0.0001
        f(k) = e*(x(k)-c-a*log(x(k)/c))+g;
        f1(k) = e*(1-a/x(k));
        x(k+1) = x(k) - f(k)/f1(k);
        k = k+1;
    end

    kmax = k;
    N1(j) = x(kmax);
    N2(j) = y(j);
end

plot(N1,N2,'r')

% Phasen III & IV
c = a;
```

```
d = ymax;

for j = 1:n+1
    y(j) = ymax - (j-1)*hy;

    g = y(j)-d-b*log(y(j)/d);

    x(1) = 0.5*a;

    f(1) = e*(x(1)-c-a*log(x(1)/c))+g;
    f1(1) = e*(1-a/x(1));
    f2(1) = e*a/x(1)^2;

    if abs(f2(1)*f(1)/f1(1)^2) < 1
        x(2) = x(1) - f(1)/f1(1);
    else
        hprime = abs(f2(1)*f(1))/f1(1)^2;
    end

    k = 2;
    while abs(x(k)-x(k-1)) > 0.0001
        f(k) = e*(x(k)-c-a*log(x(k)/c))+g;
        f1(k) = e*(1-a/x(k));
        x(k+1) = x(k) - f(k)/f1(k);
        k = k+1;
    end

    kmax = k;
    N1(j) = x(kmax);
    N2(j) = y(j);
end

hold on
plot(N1,N2,'b')
grid on
xlabel ('Beutepopulation N_1');
ylabel('Räuberpopulation N_2');
title('Numerische Lösung der Lotka-Volterra-Gleichungen');
legend('Phasen I & II','Phasen III & IV');
xlim([0 1400])
ylim([0 200])


>> LVGplot

a =

  467.8455


b =

   58.8160


e =

    0.1565
```