Lotka-Volterra-Populationsmodell

Die italienischen Mathematiker Lotka und Volterra haben 1925 und 1926 unabhängig voneinander zwei einfache gekoppelte Dgln. aufgestellt, die die **Population** (Anzahl der Lebewesen) **von Räubern** (z. B. Füchsen) **und ihren Beutetieren** (z. B. Hasen) beschreiben sollen. Die Populationen werden hier nicht als diskrete, sondern als reelle Größen angesehen.

Die Differentialgln. (kurz Dgln.) von Lotka und Volterra für die Populationen $r(t)$ der Räuber und $b(t)$ der Beutetiere lauten

$$\left.\begin{aligned} \dot{r} &= -\alpha_1 (1 - \beta_1 b)\, r \\ \dot{b} &= +\alpha_2 (1 - \beta_2 r)\, b \end{aligned}\right\} \quad \text{mit} \quad \alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2 > 0 \tag{1}$$

Die Dgln. beruhen auf zwei sehr einfachen Annahmen:

- Die Geburtenrate der Räuber steigt mit wachsender Beutepopulation.
- Die Geburtenrate der Beutetiere fällt mit wachsender Räuberpopulation.

Die Hypothese, dass die Wachstumsraten vom Produkt $b\,r$ der Populationen abhängt, entspricht dem *Massenwirkungsgesetz* der Chemie, wonach die Reaktionsgeschwindigkeit proportional ist zum Produkt der Molekülkonzentrationen der beteiligten Partner.

Die Dgln. sind trotz ihrer einfachen Form **nicht analytisch lösbar**, so dass sich $r(t)$ und $b(t)$ nur numerisch berechnen lassen.

Mathematisch lassen sich folgende Aussagen relativ einfach beweisen:

- Man kann $r(b)$ überraschend leicht ermitteln. (Das Ergebnis ist aber unübersichtlich und wird hauptsächlich für weitere mathematische Beweise verwendet.)
- Der Punkt

  $$r_1 = 0 \qquad b_1 = 0$$

  ist ein instabiler Gleichgewichts- oder Fixpunkt (Sattelpunkt), der aber nicht weiter interessiert.
- Der Punkt

  $$r_2 = \frac{1}{\beta_2} \qquad b_2 = \frac{1}{\beta_1} \tag{2a/b}$$

  ist ein stabiler Gleichgewichtspunkt, ein sog. “elliptischer Fixpunkt“ oder „Wirbel“.

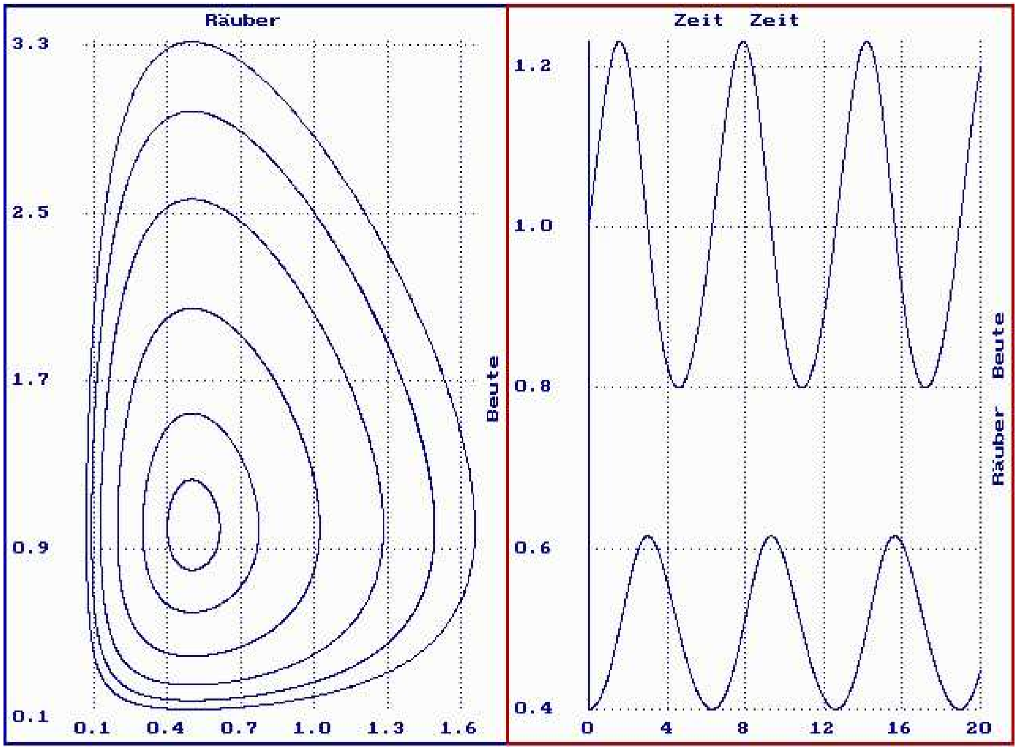

Abb. 1 Räuber- und Beutepopulationen nach Lotka und Volterra. Die sechs Kurven in der linken Bildhälfte werden im Gegenuhrzeigersinn durchlaufen und zeigen $b(r)$. Der elliptische Fixpunkt hat die Koordinaten $r_2 = 0{,}5$ und $b_2 = 1$. Für die innerste der sechs Kurven werden in der rechten Bildhälfte oben die Beutepopulation $b(t)$ und unten die Räuberpopulation $r(t)$ dargestellt. Die Räuberpopulation eilt der Beutepopulation um 90° nach.
Die Parameter der numerischen Berechnung lauten für alle Kurven

$\alpha_1 = 1 \quad \beta_1 = 1 \quad \alpha_2 = 1 \quad \beta_2 = 2$

- Die Kurven $b(r)$ sind **geschlossene Kurven** und umlaufen den elliptischen Fixpunkt. Wegen der Geschlossenheit der Kurven sind die Populationen **periodische Funktionen** der Zeit.
- Die zeitlichen Mittelwerte der beiden Populationen stimmen mit den Koordinaten des elliptischen Fixpunktes in Gl. (2) überein.

Die numerischen Lösungen zeigen, dass **die Räuberpopulation der Beutepopulation um 90% nacheilt**. Dies ist biologisch einsichtig.

Schwächen des Modells

Insgesamt sehen wir, dass das einfache Lotka-Volterra-Modell *einige* plausible Ergebnisse hat und *einzelne* Beobachtungen – wie z. B. periodische Schwankungen der Populationen – erklären kann.

Es ist aber zu betonen, dass die in der Natur beobachteten Fluktuationen *meistens* so unregelmäßig und so schwer interpretierbar sind, dass sie den Namen „Populationszyklen“ im Grunde nicht verdienen.

Trotzdem ist das Lotka-Volterra-Modell nur sehr grob und hat zahlreiche Schwachstellen, von denen wir einige nennen:

- Bei fehlenden Räubern steigt die Beutepopulation ohne Grenzen exponentiell an.
- Die zeitliche Änderung der Beutepopulation enthält einen Term, der nicht nur proportional ist zur Zahl der Räuber, sondern auch proportional zur Zahl der Beutetiere. Daher ist laut Modell die Nahrungsaufnahme eines einzelnen Räubers proportional zur Beutepopulation. Die Nahrungsaufnahme eines einzelnen Räubers hat aber einen Sättigungspunkt, dessen Überschreitung durch längere Fresszeiten, zunehmende Ruhepausen und durch längeres Dösen in der Sonne unterbunden wird. Das Lotka-Volterra-Modell unterstellt, dass ein Jäger nach jedem Fang sofort mit dem nächsten Beutezug beginnt.
- Die Reproduktionsrate hängt nicht vom Alter der Tiere ab.
- Das Modell kann keine „Einschwingungen“ beschreiben. Die Lösungen nehmen sofort den quasistationären, periodischen Endverlauf an.
- Weitere konkurrierende Populationen kommen nicht vor.
- Schwankungen der Umweltbedingungen, Stress infolge Überbevölkerung, Massenauswanderungen, genetische Veränderungen usw. werden nicht berücksichtigt.

Literatur

- H. Heuser, *Gewöhnliche Differentialgleichungen*, Teubner-Verlag
- Friedhelm Kuypers, *Klassische Mechanik*, Wiley-VCH-Verlag, 9. Auflage, Aufgabe 8-1.
- R. Mahnke, *Nichtlineare Physik in Aufgaben*, Teubner-Verlag