

Volterras Prinzip oder: Warum gab es während des Ersten Weltkrieges so viele Haie im Mittelmeer?

Winfried Bruns

Mitte der zwanziger Jahre dieses Jahrhunderts studierte der italienische Biologe Umberto d'Ancona die Populationen verschiedener Fischarten. Zu den Daten, die er seinen Untersuchungen zugrunde legte, gehörten auch Statistiken über den Fischfang in der Adria. An ihnen entdeckte er ein zunächst unerklärliches Phänomen: Während des Ersten Weltkrieges war der Anteil der Raubfische an der Fangmenge erheblich höher als in den Friedensjahren. Für den Hafen Fiume zum Beispiel lagen ihm folgende Daten vor:

| Jahr | 19 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |
|----------------------------|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Anteil der Raubfische in % | | 11,9 | 21,4 | 22,1 | 21,2 | 36,4 | 27,3 | 16,0 | 15,9 | 14,8 | 10,7 |

Die Ursache für diese merkwürdige Erscheinung ist ohne Zweifel der Rückgang der Fischerei während des Krieges. D'Ancona konnte aber nicht einsehen, wieso die Verminderung des Fischfangs sich gerade in der beobachteten Weise auswirkte. Eine Verminderung des Fischfangs sollte wohl die Fischpopulationen anwachsen lassen. Weshalb aber begünstigt sie die Raubfische zulasten der Speisefische? Der Biologe d'Ancona mußte darauf die Antwort finden. Gegeben wurde sie von Vito Volterra (1860 - 1940), einem der großen Mathematiker und Physiker der Jahrhundertwende und — d'Anconas Schwiegervater. Er entwarf ein *mathematisches Modell für die Dynamik der Räuber-Beute-Beziehung* zwischen Raubfischen und Speisefischen, mit dem er das von d'Ancona beobachtete Phänomen erklären konnte.

Der Autor versteht diesen Bericht nicht als Resultat eigener Forschung. Volterras Arbeiten sind seit mehr als fünfzig Jahren ein Eckpfeiler der „Biomathematik“; neues können wir nicht beitragen. Zunächst sprachen didaktische Motive dafür, das Thema in der Ringvorlesung zu behandeln. Eine reizvolle biologische Frage wird mathematisch beantwortet; die Lösung überrascht auch den weniger naiven Betrachter und läßt sich anschaulich darstellen. Der Grund indes liegt tiefer: Volterra hat gezeigt, daß der Mensch mit Hilfe der Mathema-

tik die Folgen seiner Eingriffe in natürliche Abläufe erklären und ihre zukünftigen Wirkungen vorhersagen kann.

1. Die Grundgleichung der Populationsdynamik

In der biologischen Situation, für die Volterra ein mathematisches Modell konstruiert hat, treten zwei Spezies auf. Zur Ableitung der Grundgleichung der Populationsdynamik brauchen wir nur eine Spezies zu betrachten. Die Anzahl der Individuen der Spezies zum Zeitpunkt t bezeichnen wir mit $P(t)$:

$$P(t) = \text{Anzahl der Individuen zum Zeitpunkt } t.$$

Aufgabe der Populationsdynamik ist es, die zeitliche, vor allem die zukünftige Entwicklung der Population zu beschreiben, mathematisch gesprochen, P als Funktion von t darzustellen. Die Grundgleichung ist eine Bestimmungsgleichung für die Funktion P ; alle Faktoren, die die Veränderung von P durch Geburt und Tod bestimmen, fassen wir in der *momentanen Wachstumsrate* zusammen, und dieser Begriff soll zunächst erklärt werden.

Obwohl die Funktion P sich nur sprunghaft um $+1$ bei Geburt, um -1 bei Tod eines Individuums verändern kann, setzen wir voraus, daß P eine *kontinuierlich variable Größe* ist. Dies ist gerechtfertigt, weil die diskreten Änderungen von ± 1 im Vergleich zu P selbst sehr klein sind. Auch den Wasserstand in einem Staubecken sehen wir als kontinuierlich variabel an, obwohl Wasser nur in diskreten Einheiten, den Molekülen, zu- oder abfließen kann. Es ist schwierig, den Begriff Kontinuum mathematisch zu beschreiben. Dennoch ist die Annahme, P sei kontinuierlich variabel, eine ungeheure Vereinfachung. Diskrete Modelle, so verlockend elementar sie von einem naiv-mathematischen Standpunkt aussehen mögen, sind in der Regel sehr schwer zu handhaben.

Die Bevölkerungsstatistik gibt Auskunft über die Entwicklung der menschlichen Population in einer Region. Dabei wird häufig die mittlere jährliche Wachstumsrate ermittelt. Bezeichnet P_0 die Zahl der Personen zu Beginn eines Jahres, P_1 die Zahl der Personen zu Ende des Jahres, so ist die mittlere Wachstumsrate \bar{W} gegeben durch

$$\bar{W} = \frac{1}{P_0} (P_1 - P_0) \quad (\text{pro Jahr}).$$

Allgemeiner ist

$$\bar{W}(t_0, t_1) = \frac{1}{P(t_0)} \cdot \frac{P(t_1) - P(t_0)}{t_1 - t_0} \quad (\text{pro Zeiteinheit})$$

die *mittlere Wachstumsrate* der Population P im Zeitraum von t_0 bis t_1 . Die Wachstumsrate ist negativ, wenn die Population schrumpft.

Zur Beschreibung einer sich kontinuierlich verändernden Population sind mittlere Wachstumsraten aber nicht ausreichend. Ein Wandel der Lebensumstände beeinflusst die Wachstumsrate ständig, nicht nur zu festgelegten, diskreten Zeitpunkten. Dem angemessen ist die momentane Wachstumsrate $W(t_0)$; sie mißt die Veränderung der Population zum *Zeitpunkt* t_0 . Für Zeitpunkte t_1 nahe bei t_0 sollte die mittlere Wachstumsrate $W(t_0, t_1)$ eine gute Annäherung an $W(t_0)$ sein:

$$W(t_0) \sim \frac{1}{P(t_0)} \frac{P(t_1) - P(t_0)}{t_1 - t_0},$$

umso besser, je näher t_1 bei t_0 ist. Dieser Forderung genügt die Definition

$$(*) \quad W(t_0) = \frac{1}{P(t_0)} \lim_{t_1 \rightarrow t_0} \frac{P(t_1) - P(t_0)}{t_1 - t_0}.$$

Das Symbol \lim zeigt an, daß man den Grenzwert von

$$(P(t_1) - P(t_0)) / (t_1 - t_0)$$

bei Annäherung von t_1 an t_0 zu nehmen hat. Wir setzen dabei voraus, daß dieser Grenzwert stets existiert — mathematisch gesprochen, daß die *Funktion* P *differenzierbar* ist. Zur Abkürzung sei

$$\dot{P}(t_0) = \lim_{t_1 \rightarrow t_0} \frac{P(t_1) - P(t_0)}{t_1 - t_0}.$$

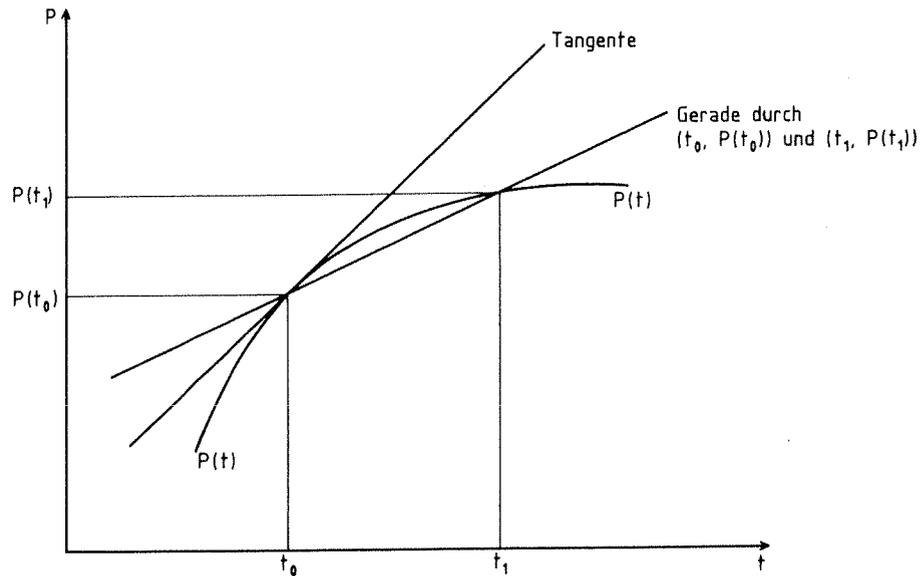
Man nennt $\dot{P}(t_0)$ die Ableitung von P im Zeitpunkt t_0 . In einem Schaubild der Funktion P , wie die Figur 1, ist $\dot{P}(t_0)$ die Steigung der Tangente an die Kurve von P im Punkt mit den Koordinaten $(t_0, P(t_0))$, während der Quotient $(P(t_1) - P(t_0)) / (t_1 - t_0)$ die Steigung der Gerade durch $(t_0, P(t_0))$ und $(t_1, P(t_1))$ angibt. Unserer Definition von \dot{P} entspricht in geometrischer Analogie, daß diese Gerade bei Annäherung von t_1 an t_0 in die Tangente übergeht. Im folgenden lassen wir den Index weg und bezeichnen einen Zeitpunkt einfach mit t . Nach $\dot{P}(t)$ aufgelöst lautet dann die Gleichung (*)

$$\dot{P}(t) = W(t)P(t)$$

Dies ist die *Grundgleichung der Populationsdynamik*.

Der Biologe hat nun die Wachstumsrate W aufgrund von Beobachtungen und biologischen Gesetzen zu spezifizieren. Dazu ist zu ermitteln oder wenigstens zu vermuten, wie sich die Lebensumstände einer Population auf ihr

Figur 1



Fortpflanzungs- und Sterbeverhalten auswirken. Insbesondere zu berücksichtigen sind die Versorgung mit Nahrung und anderen wichtigen Gütern, die Ausscheidung giftiger Exkremente und deren Beseitigung, die Verfolgung durch Räuber und die sozialen Bedingungen innerhalb der Population. Aufgabe des Mathematikers ist es dann, die Funktion P aus der Grundgleichung zu bestimmen. Die Grundgleichung ist freilich keine Gleichung im Sinne der elementaren Algebra. Sie ist eine *Differentialgleichung*: in ihr werden eine Funktion und deren Ableitung aufeinander bezogen, nicht nur die Zahlen $P(t)$, $W(t)$, $P'(t)$ zu einem festen Zeitpunkt t . Dem tragen wir Rechnung, indem wir die Grundgleichung endgültig als Gleichung zwischen Funktionen in der Form

$$\dot{P} = WP$$

schreiben. Nachdem die Funktion W spezifiziert worden ist, ist P Lösung dieser Differentialgleichung.

Wir setzen stets voraus, daß die betrachteten Populationen eine positive Anzahl von Individuen haben. Negative Werte der Funktion P sind biologisch sinnlos; im Fall $P = 0$ existiert eine Population nicht (mehr) und wird nie existieren.

2. Ein-Spezies-Modelle

Bevor wir im nächsten Abschnitt das Volterra-Modell diskutieren, besprechen wir zwei einfache Beispiele von Ein-Spezies-Modellen und zeigen an ihnen, was es bedeutet, die Grundgleichung zu lösen.

Das einfachste Populationsmodell für eine Spezies ergibt sich, wenn man voraussetzt, die Wachstumsrate sei unveränderlich. Dies darf man annehmen, wenn die Population unbegrenzt mit Nahrung und anderen wichtigen Gütern versorgt wird, keiner Verfolgung unterliegt und die Größe der Population das Fortpflanzungsverhalten der Individuen nicht beeinflusst. Dann gilt

$$P' = wP, \quad w \text{ konstant.}$$

Lösung dieser Gleichung ist jede Funktion P , deren Ableitung das w -fache von P selbst ist. Funktionen mit dieser Eigenschaft finden sich schon im Katalog der Schulmathematik:

$$P(t) = ce^{wt}, \quad c \text{ konstant;}$$

dabei ist $e = 2,718 \dots$ die Eulersche Zahl. Man kann leicht zeigen, daß damit alle Lösungen der Differentialgleichung $P' = wP$ gegeben sind. Die Konstante c ist durch die Differentialgleichung allein nicht festgelegt. Für $t = 0$ jedoch ist

$$e^{wt} = e^0 = 1,$$

also $c = P(0)$. Die Konstante c ist der *Anfangswert* P_0 der Population zum Zeitpunkt 0:

$$c = P(0) = P_0.$$

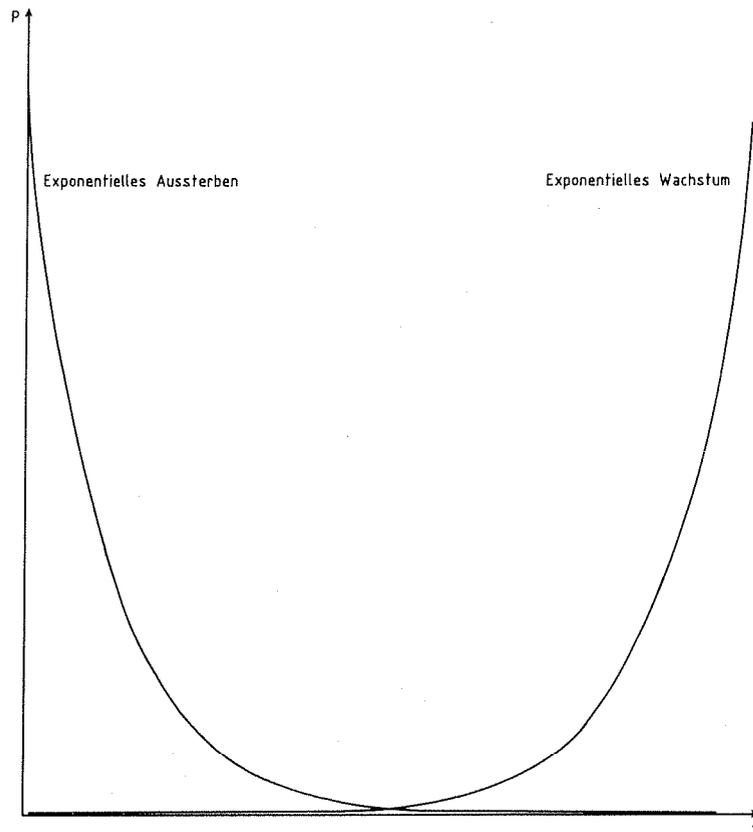
Damit lautet die Lösung der Grundgleichung für die Population P bei gegebenem Anfangswert P_0 :

$$P(t) = P_0 e^{wt}$$

Die Population *wächst exponentiell*, wenn $w > 0$, ist konstant im Fall $w = 0$, und *stirbt exponentiell* aus, wenn $w < 0$. Die folgende Tabelle und Figur 2 zeigen das rasante Anwachsen einer Population im Fall $w > 0$ und ihr rapides Aussterben bei $w < 0$:

| w | t | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 |
|------|------|-------|-------|------|------|-----|-----|-----|------|------|-------|
| 0,1 | P(t) | 2 | 5 | 14 | 40 | 109 | 296 | 806 | 2193 | 5961 | 16206 |
| -0,1 | P(t) | 50000 | 18393 | 6766 | 2489 | 915 | 336 | 123 | 45 | 16 | 6 |

Figur 2



Eine exponentiell wachsende Population vermehrt sich unbegrenzt. Daher ist das Modell des exponentiellen Wachstums langfristig oder für große Populationen unrealistisch; letzten Endes sind ja die Ressourcen jeder Spezies begrenzt. Dem trägt schon das nächst einfachere, sogenannte *logistische Modell* Rechnung. Bei ihm geht man davon aus, daß das exponentielle Wachstum geschwächt wird durch die Konkurrenz der Individuen um die lebenswichtigen Güter und daß diese Schwächung proportional zur schon vorhandenen Population P ist. Dies führt zur Wachstumsrate

$$W = a - bP, \quad a, b > 0 \text{ konstant,}$$

und die Grundgleichung lautet

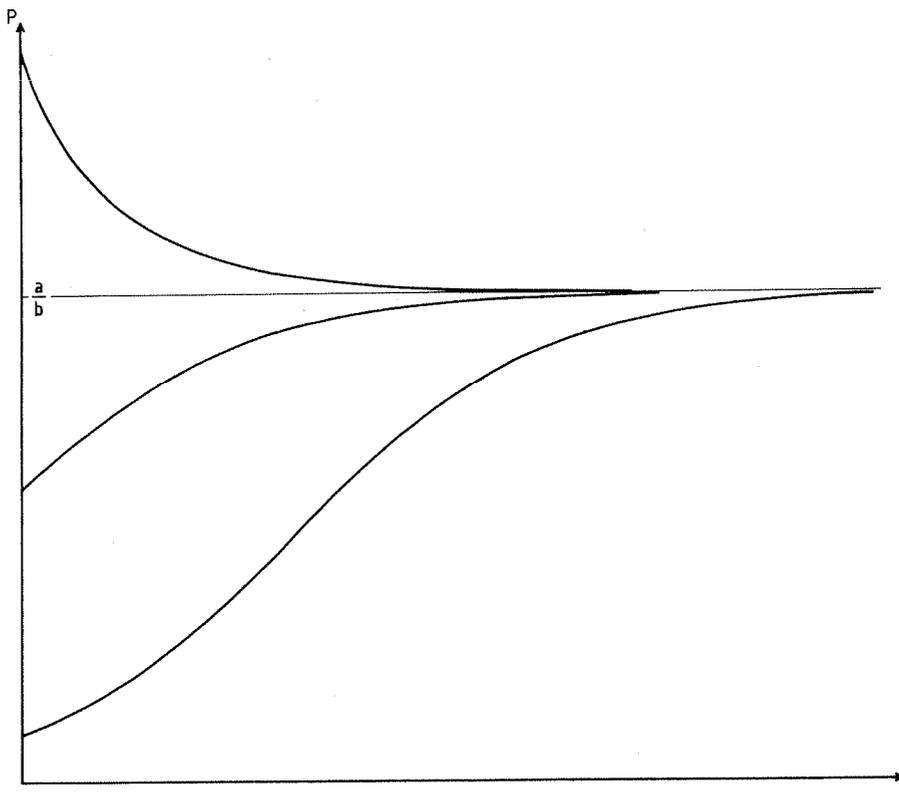
$$\dot{P} = (a - bP)P = aP - bP^2.$$

Die Lösungen der logistischen Differentialgleichung sind nicht ganz so leicht zu finden wie die von $\dot{P} = wP$. Wer mit den Regeln der Differentialrechnung vertraut ist, kann prüfen, daß die Funktionen

$$P(t) = \frac{aP_0}{bP_0 + (a - bP_0)e^{-at}}$$

Lösungen sind. Typische Lösungskurven sind in Figur 3 wiedergegeben.

Figur 3



Für $t \rightarrow \infty$ geht der Term $(a - bP_0)e^{-at}$ gegen 0, so daß sich P langfristig dem Grenzwert $P_\infty = \frac{a}{b}$ nähert. Ist $P_0 < \frac{a}{b}$, so wächst P ständig und nähert sich P_∞ von unten; bei $P_0 > \frac{a}{b}$ ist es umgekehrt. Die Populationsgröße P_∞ ist langfristig der Versorgung der Population mit lebensnotwendigen Gütern angemessen.

Trotz seiner Einfachheit gibt das logistische Modell die Größe vieler Populationen über lange Zeiträume mit bemerkenswerter Genauigkeit wieder. Daten

dazu und eine ausführlichere Diskussion bietet das im Literaturverzeichnis angegebene Buch von Braun.

3. Volterras Räuber-Beute-Modell

Bei der Formulierung seines Modells für die Räuber-Beute-Beziehung zwischen Raub- und Speisefischen ist Volterra von folgenden Annahmen ausgegangen:

(a) Die Speisefische, ihre Anzahl sei S , ernähren sich im wesentlichen von Plankton; es ist in so großen Mengen vorhanden, daß die Speisefische, unterlägen sie keiner Verfolgung, sich exponentiell vermehren würden.

(b) Die von den Raubfischen, ihre Anzahl sei R , gefressene Zahl der Speisefische ist proportional zur Zahl der Begegnungen zwischen Raub- und Speisefischen, diese wiederum zum Produkt der Anzahlen der beiden Spezies. Pro Speisefisch ist die Anzahl der Begegnungen proportional zur Anzahl der Raubfische. Deshalb vermindert sich ihre Wachstumsrate um bR , $b > 0$ konstant.

(c) Ohne Nahrungszufuhr durch Fressen von Speisefischen sterben die Raubfische exponentiell aus.

(d) Die Raubfische vermehren sich proportional zu ihrer Nahrungszufuhr, gemäß (b) also proportional zum Produkt der Anzahlen der beiden Spezies. Damit ergibt sich für die Wachstumsrate W_S der Speisefisch-Population

$$W_S = a - bR, \quad a, b > 0,$$

wobei der erste Term durch die Annahme (a), der zweite durch (b) bestimmt ist. Analog führen (c) und (d) auf den Ansatz

$$W_R = -c + dS, \quad c, d > 0$$

für die Wachstumsrate der Raubfisch-Population. Die Ausdrücke für W_S und W_R sind in die Grundgleichungen $\dot{S} = W_S S$ und $\dot{R} = W_R R$ einzusetzen:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= (a - bR)S \\ \dot{R} &= (-c + dS)R. \end{aligned}$$

Nach Ausmultiplizieren erhält man das *Volterra-Modell*

$$\begin{aligned} \dot{S} &= aS - bRS \\ \text{(V)} \quad \dot{R} &= -cR + dRS, \end{aligned}$$

ein System zweier Differentialgleichungen.

Die Annahmen (a) - (d) betreffen die Details der Wachstumsraten. Zwei Vereinfachungen grundlegender Art sind noch zu nennen:

(e) Wir gehen davon aus, daß jede Population sich aus *gleichartigen Individuen* zusammensetzt. Hingegen sind in der Regel nur die Individuen einer bestimmten Altersgruppe fortpflanzungsfähig; auch die Chance, den Räubern zu entkommen, ist altersabhängig.

(f) Räuber- und Beute-Population sind *homogen über ihren Lebensraum verteilt*. Wanderungen sind aber wesentlich im Leben vieler Spezies. Ein detailliertes Räuber-Beute-Modell muß berücksichtigen, daß die Beute dem Räuber ausweicht, der Räuber die Beute verfolgt.

Die Vereinfachung (e) kann man durch Aufspalten einer Population in Altersgruppen vermeiden. Bei Aufgabe von (f) wären wir gezwungen, neben den zeitlichen auch räumliche Fluktuationen durch Differentialgleichungen zu beschreiben, eine extreme mathematische Komplikation.

Bei den in Abschnitt 2 diskutierten Modellen des exponentiellen und logistischen Wachstums konnten wir die Lösungen der Differentialgleichungen leicht angeben. Bevor der Leser versucht, ähnliche Lösungen $S(t)$ und $R(t)$ des Systems (V) zu finden: dies ist vergeblich. Es ist wohl nicht möglich, die Funktionen $S(t)$ und $R(t)$ durch „elementare“ Funktionen auszudrücken.

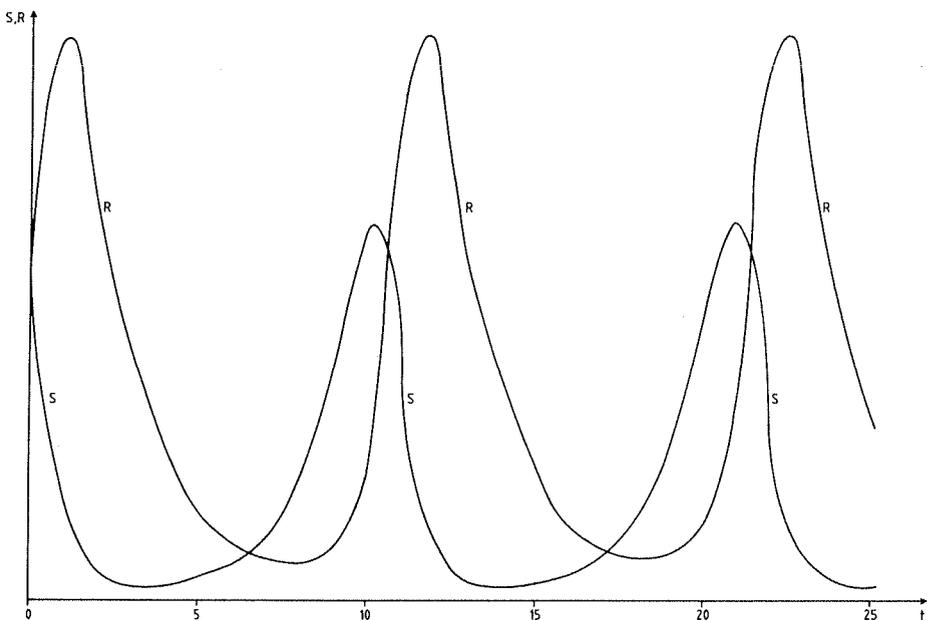
Dennoch ist die Lage nicht hoffnungslos. Auch ohne explizite Kenntnis der Lösungen kann man häufig *qualitative Aussagen* über das Verhalten eines Systems treffen und Fragen folgender Art beantworten: Stirbt eine Spezies aus, oder überlebt sie langfristig? Wächst sie unbegrenzt, oder ist die Anzahl ihrer Individuen für alle Zeit beschränkt? Nähert sie sich einem Grenzwert, oder pendelt sie zwischen zwei Extremen? Die Möglichkeit, solche Fragen zu beantworten, trifft sich glücklich damit, daß bei biologischen Problemen häufig nur qualitative Ergebnisse verlangt werden. Im allgemeinen lassen sich ja Anfangswerte und Systemparameter nur so grob ermitteln, daß präzise quantitative Angaben zur Lösung von vornherein sinnlos sind.

Auch bei Problemen der Physik und der Ingenieurwissenschaften kann man in der Regel explizite Lösungen der Differentialgleichungssysteme nicht angeben. Anders als in der Biologie sind aber meistens numerisch präzise Lösungen gefordert. Die Numerische Mathematik hat daher Verfahren entwickelt, mit denen man nach Vorgabe der Anfangswerte die Lösungen mit beliebig großer Genauigkeit berechnen kann. Die Lösungen sind dann nicht durch Formeln gegeben, sondern durch eine Wertetabelle wie etwa die Tabelle zum exponentiellen Wachstum in Abschnitt 2. Existenz- und Eindeutigkeitssätze sichern, daß zu gegebenen Anfangswerten genau eine Lösung des Systems von Differentialgleichungen existiert.

Wir erforschen das System (V) mit einer sozusagen experimentellen Methode. Numerische Verfahren erlauben uns, Lösungen des Systems (V) über einen langen Zeitraum schnell zu berechnen und von den Ergebnissen auf die qualitativen Eigenschaften zu schließen. (Die derart heuristisch begründeten Aussagen über (V) lassen sich glücklicherweise mathematisch beweisen.)

Von Hand ließen sich die erforderlichen Rechnungen nicht durchführen. Wir benutzen dazu einen Mikrocomputer, der uns zudem erlaubt, die Lösungen anschaulich und zugleich aussagekräftig graphisch darzustellen. Während des Vortrags konnten die Zuhörer das allmähliche Entstehen der Lösungskurven auf dem Bildschirm mitverfolgen; hier müssen wir uns mit fertigen Diagrammen begnügen. Figur 4 zeigt den typischen Verlauf der Lösungskurven. Wir

Figur 4



beobachten: Beide Funktionen S und R sind periodisch: Wenn man die Lösungskurven von einem Maximum etwa der Funktion S bis zum nächsten verschiebt, sind ursprüngliche und verschobene Kurven deckungsgleich; insbesondere haben R und S die gleiche Periode. Die Funktionen S und R zeigen das gleiche oszillatorische Verhalten, das wir von den Amplituden periodischer Schwingungen kennen. Die „Schwingungen“ sind aber nicht synchron, sondern phasenverschoben: Die Raubfisch-Population wächst an, während die Speisefische schon an Zahl abnehmen; da ihre Nahrungsquelle immer mehr versiegt, schrumpft dann auch die Zahl der Raubfische; sobald diese genügend

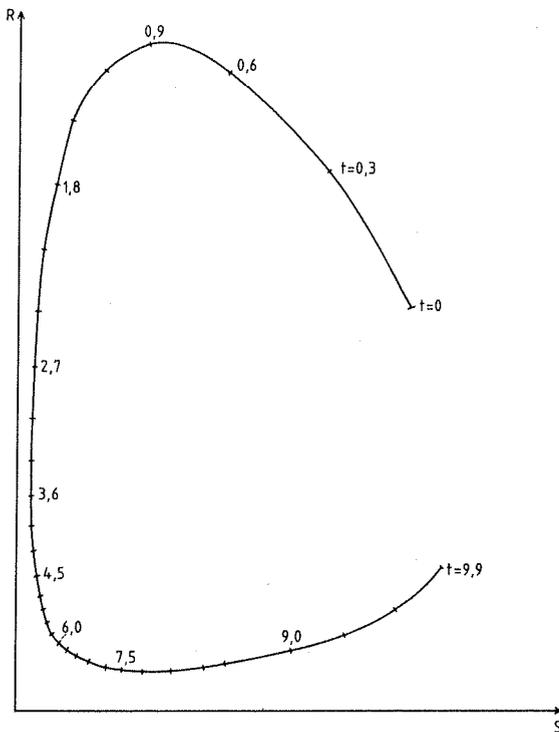
klein ist, kann sich die Speisefisch-Population erholen, auf deren Wachstum die Zunahme der Raubfische mit zeitlicher Verzögerung folgt, bis schließlich die starke Verfolgung die Speisefische wieder dezimiert und der Zyklus von neuem beginnt.

Statt R und S als Funktion der Zeit abzutragen, können wir die „Bahn“ unseres Systems im „Phasenraum“ darstellen. Dazu bezeichnen wir die horizontale Achse mit S und die vertikale Achse mit R und verfolgen den Weg des Punktes mit den Koordinaten

$$(S(t), R(t)), t > 0.$$

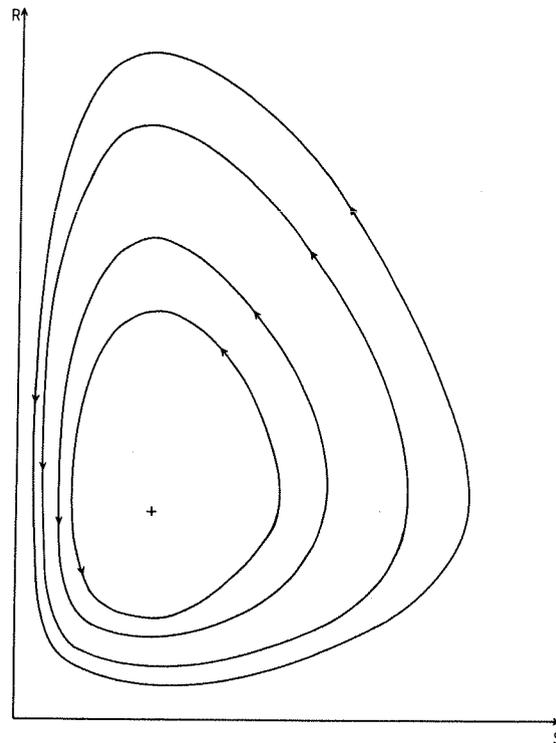
So ergibt sich ein *durch die Zeit parametrisierter Weg*. In Figur 5 haben wir diesen Weg für einen gewissen Zeitraum (bezogen auf Figur 4: $0 \leq t \leq 9,9$) eingetragen. Wenn wir ihn fortsetzen, schließt er sich wegen der Periodizität der Funktionen R und S .

Figur 5



Wir können unseren experimentellen Befund verstärken, indem wir die Bahnen des Systems für andere Anfangswerte bestimmen. Dabei entsteht ein System konzentrischer einfach geschlossener Kurven. Diese Kurven können sich wegen des oben erwähnten Existenz- und Eindeutigkeitssatzes nicht schneiden; durch jeden Punkt (S_0, R_0) des Phasenraumes läuft genau eine Bahn des Systems (Figur 6).

Figur 6



Beim Modell des logistischen Wachstums gibt es, wie wir gesehen haben, einen Wert der Population, bei dem die Population konstant ist: $P = a/b$, mit den dort gebrauchten Bezeichnungen. Für $P = a/b$ ist die momentane Wachstumsrate $W = 0$. Solche Ausnahmepunkte gibt es auch im Volterra-Modell. Man nennt sie *Gleichgewichtspunkte*, weil sie Zuständen des Systems entsprechen, aus denen sich das System ohne äußere Einflüsse nicht entfernen kann. (Gleichgewichtspunkte lassen sich in stabile und instabile unterteilen und noch weiter gefächert klassifizieren; wir verweisen auch dazu auf das Buch von Braun.)

Die Wachstumsraten W_S und W_R der Speise- und Raubfische sind

$$\begin{aligned} W_S &= a-bR, \\ W_R &= -c+dS, \end{aligned}$$

und genau dann gilt $W_S = W_R = 0$, wenn

$$\bar{S} = \frac{c}{d} \quad \text{und} \quad \bar{R} = \frac{a}{b} .$$

Das System (V) besitzt also den Gleichgewichtspunkt $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$. Er liegt im Innern aller Bahnen des Systems mit Ausnahme der degenerierten Bahn, die er selber ist. Gleichgewichtspunkte sind in den Figuren 6 und 7 durch + gekennzeichnet. Wir fassen die bisher gewonnenen Erkenntnisse zusammen:

Satz 1: Die Bahnen des Systems (V) zu Anfangswerten $(S_0, R_0) \neq (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$, $S_0, R_0 > 0$, sind einfache geschlossene Kurven, die periodisch durchlaufen werden. Der Gleichgewichtspunkt $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ liegt im Innern dieser Kurven.

Dieser Satz beschreibt das Verhalten des Systems (V) qualitativ sehr präzise, aber er erklärt uns nicht, wieso während des Ersten Weltkriegs die Raubfisch-Population so zunahm. Die Daten der Fischereistatistik sind *Mittelwerte* über ein ganzes Jahr. Um sie auf das mathematische Modell beziehen zu können, müssen wir die Mittelwerte der Funktionen S und R bestimmen. Diese lassen sich leicht berechnen, obwohl die Funktionen im einzelnen nicht bekannt sind.

Satz 2: Die Mittelwerte von S und R über eine Periode sind

$$\bar{S} = \frac{c}{d} \quad \text{und} \quad \bar{R} = \frac{a}{b} .$$

Eine bemerkenswerte Koinzidenz: (\bar{S}, \bar{R}) ist gerade der Gleichgewichtspunkt des Systems.

Um zu diskutieren, wie sich der Fischfang auf die Populationen auswirkt, gehen wir davon aus, daß bisher die Situation ohne Fischfang geschildert worden ist. Die Intensität des Fischfangs läßt sich durch die *Fangrate* ϵ , beschreiben; sie gibt an, welcher Bruchteil einer Population pro Zeiteinheit gefangen wird. Wir nehmen an, die Fangrate sei zeitlich konstant und für beide Popula-

tionen gleich. Dann vermindern sich die Wachstumsraten beider Populationen um ϵ , und die Situation mit Fischfang wird durch das System

$$\begin{aligned} \dot{S} &= ((a - \epsilon) - bR)S \\ (V_\epsilon) \quad \dot{R} &= ((-c - \epsilon) - dS)R \end{aligned}$$

dargestellt. Mit $\tilde{a} = a - \epsilon$, $\tilde{b} = b$, $\tilde{c} = c + \epsilon$, $\tilde{d} = d$ können wir auch schreiben $\dot{S} = \tilde{a}S - \tilde{b}RS$

$$\dot{R} = -\tilde{c}R + \tilde{d}RS .$$

Solange $\epsilon < a$, sind $\tilde{a}, \tilde{b}, \tilde{c}$ und $\tilde{d} > 0$; das System (V_ϵ) ist vom gleichen Typ wie (V) . Die Sätze 1 und 2 gelten auch für (V_ϵ) , nachdem a durch \tilde{a} usw. ersetzt worden ist! Insbesondere ist

$$\bar{S}_\epsilon = \frac{\tilde{c}}{\tilde{d}} = \frac{c + \epsilon}{d} > \bar{S} , \quad \bar{R}_\epsilon = \frac{\tilde{a}}{\tilde{b}} = \frac{a - \epsilon}{b} < \bar{R} .$$

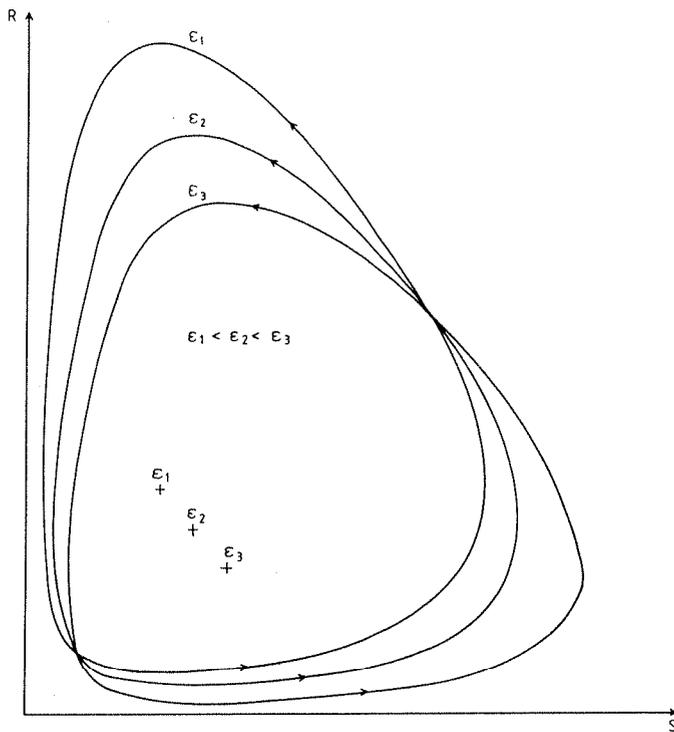
Sobald $\epsilon \geq a$ ist, vernichtet der Fischfang die Fische: die Speisefisch-Population stirbt aus und mit ihr die Raubfisch-Population.

Ein maßvoller Fischfang verschiebt also das Gleichgewicht zugunsten der Speisefische, seine Verminderung bewirkt das Gegenteil: Wie im Ersten Weltkrieg nimmt dann die Raubfisch-Population im Mittel zu. Figur 7 führt uns dieses überraschende Resultat vor Augen; bei Erhöhung von ϵ verschiebt sich die Bahn nach rechts unten, bei Verminderung nach links oben.

Satz 2 läßt noch weitreichendere Schlüsse zu. Der Mittelwert der Beute-Population wird durch die „Vitalitätskoeffizienten“ c, d der Räuber-Spezies bestimmt und umgekehrt. Will man den Mittelwert einer der beiden Populationen verschieben, muß man die Koeffizienten der jeweils anderen Spezies beeinflussen. Dies gilt jedenfalls, solange auch nach dem Eingriff in das System die Koeffizienten a und c noch positiv sind. Die Koeffizienten b und d werden immer positiv bleiben. Wäre b negativ, so würde eine Steigerung der Räuber-Population die Wachstumsrate der Beute-Spezies erhöhen, eine absurde Situation; Entsprechendes gilt bei negativem d .

Mathematische Aussagen über das System (V) von Differentialgleichungen haben biologische Konsequenzen für jede Räuber-Beute-Beziehung, die durch (V) modelliert wird. Wenn die Beute ein Schadinsekt ist, das vom Räuber vertilgt wird, verändert ein mäßiger Einsatz von Insektiziden den Mittelwert der Schadinsekten-Population bestenfalls nicht, nämlich dann, wenn die Koeff-

Figur 7



fizienten c und d nicht verändert werden. Tötet das Insektizid aber auch einen Teil der Räuber (c wird kleiner) oder reduziert es deren Fortpflanzung durch Vergiften der Nahrung (d wird kleiner), so wächst die Schadinsekten-Population noch an!

Natürlich ist an Volterras Modell Kritik geübt worden, vor allem weil das von ihm beschriebene zyklische Verhalten der Populationen in der Natur nur selten beobachtet werden kann. Man kann versuchen, jede der Annahmen (a) - (f), die diesem Modell zugrunde liegen, durch weniger grobe Hypothesen zu ersetzen. Wenn man zum Beispiel die Wachstumsraten beider Spezies durch einen logistischen Term modifiziert und so der Realität vielleicht besser anpaßt, erhält man das Paar

$$\begin{aligned}
 \dot{S} &= aS - bRS - eS^2 \\
 \dot{R} &= -cR + dRS - fR^2
 \end{aligned}
 \quad a, b, c, d, e, f > 0$$

von Differentialgleichungen. Auch für seine Lösungen sind befriedigende qua-

litative Aussagen bekannt. Wie in Abschnitt 2 gezeigt, nähert sich die Beute-Population bei Abwesenheit der Räuber langfristig dem Grenzwert $S_\infty = a/e$. Die Räuber-Spezies hat nur dann eine positive Wachstumsrate

$$W_R = -c + dS > 0,$$

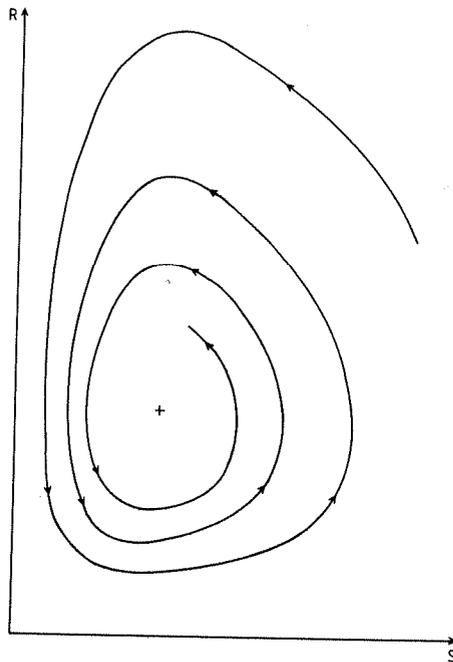
wenn $S_\infty > \frac{c}{d}$ ist.

Wie sich die Lösungen von (V_L) verhalten, hängt davon ab, ob (i) $S_\infty > \frac{c}{d}$ oder (ii) $S_\infty \leq \frac{c}{d}$ ist. Im Fall (i) strebt jede Bahn, die nicht im Gleichgewichtspunkt

$$(\bar{S}, \bar{R}) = \left(\frac{bc + af}{bd + ef}, \frac{ad - ce}{bd + ef} \right)$$

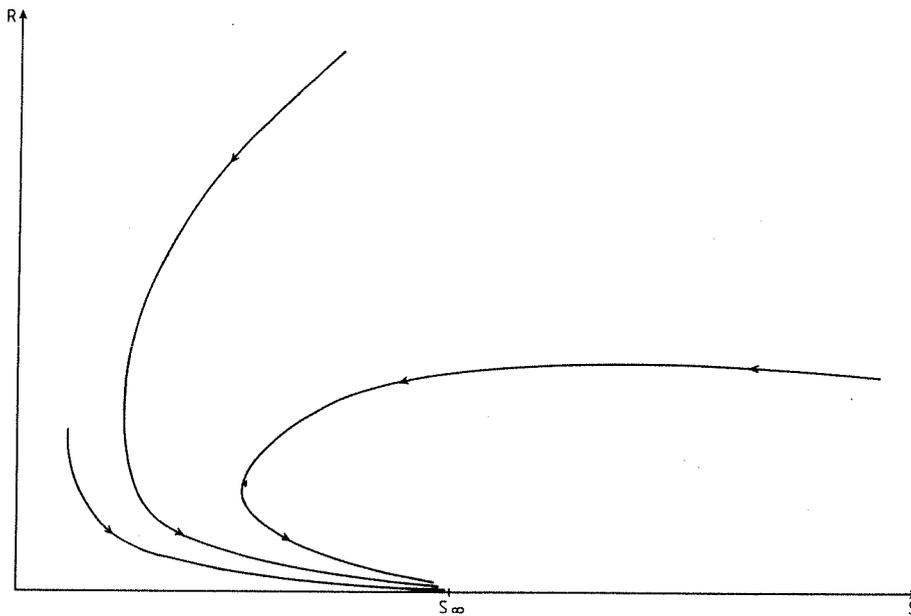
startet, spiralförmig diesem Gleichgewichtspunkt zu (Figur 8). Die Koeffizienten e und f sind in realen Situationen sehr klein im Vergleich zu a, b, c, d . Daher

Figur 8



führt eine Vergrößerung von c zu einer Erhöhung von S , eine Verkleinerung von a zu einer Verminderung von R , genau wie im Volterra-Modell (V). Im Fall (ii) ist die Beute-Population langfristig zu klein; die Wachstumsrate W_R wird schließlich für alle Zeit negativ. Die Räuber-Spezies stirbt aus, die Beute-

Figur 9



Population nähert sich dem Wert S_∞ , gleichgültig wie groß die Anfangswerte der Populationen auch gewesen sind (Figur 9). Dieser Fall kann nicht vorliegen, wenn beide Spezies langfristig existieren. Demnach kann auf die Fischpopulationen nur Fall (i) zutreffen, in dem das logistisch modifizierte Volterra-Modell den Anstieg der Raubfisch-Population während des Ersten Weltkriegs genauso erklärt wie das einfachere Modell (V).

Literatur

Volterra hat seine Ideen zur Populationsdynamik in der immer noch lesenswerten Monographie

1. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de le lutte pour la vie*. Paris 1931

dargestellt. Neben der Räuber-Beute-Beziehung werden auch Modelle für das Zusammenleben zweier Spezies diskutiert, die um eine gemeinsame Nahrungsquelle streiten. Ideen ähnlich denen Volterras sind unabhängig und etwa gleichzeitig von Lotka dargestellt worden; Hinweise dazu finden sich in 1. In einem Teil der Literatur wird deshalb vom Lotka-Volterra-Modell gesprochen. Die Theorie der gewöhnlichen Differentialgleichungen, die alledem zugrunde liegt, wird mit vielen reizvollen Anwendungen in

2. Braun, M.: *Differentialgleichungen und ihre Anwendungen*. Berlin - Heidelberg - New York 1979

entwickelt. Große Teile dieses Buches sind mit der Schulmathematik verständlich, der Rest nach zwei Semestern Studium der Mathematik. In ihm werden alle Aussagen der Abschnitte 2 und 3 bewiesen, ausgenommen den etwas schwierigen Fall (ii) des logistisch modifizierten Volterra-Modells. Der mathematisch anspruchsvollere Leser kann die dafür notwendigen Informationen in

3. Amann, H.: Gewöhnliche Differentialgleichungen. Berlin - New York 1983

finden, nachdem er mittels der in

4. Coleman, C. S.: Quadratic population models: Almost never any cycles. In Lucas, W. F. (Ed.): Modules in applied mathematics, Vol. 1: Differential equation models. New York - Heidelberg - Berlin 1983

beschriebenen Methode gezeigt hat, daß im Fall (ii) des Systems (V_L) keine periodischen Bahnen existieren. Der Sammelband, in dem 4. erschienen ist, enthält weitere Arbeiten zu verwandten Themen mit reichhaltigen Literaturverzeichnissen. In einer von ihnen,

5. Coleman, C. S.: Biological cycles and the fivefold way

wird der über mehr als ein Jahrhundert beobachtete Zyklus in den Populationen von Luchs und Schneeschuhhasen der kanadischen Wälder beschrieben, der auch Gegenstand der (mathematikfreien!) Abhandlung

6. Bergerud, A. T.: Die Populationsdynamik von Räuber und Beute. Spektrum der Wissenschaften, Heft 2/1984

ist. Die fast allen Modellen unterliegende Annahme, die betrachteten Populationen seien in ihrem Lebensraum homogen verteilt, ist sicherlich sehr einschneidend. Sie aufzugeben führt jedoch zu schwerwiegenden mathematischen Komplikationen: an die Stelle eines Systems gewöhnlicher Differentialgleichungen tritt ein System partieller Differentialgleichungen, weil nun neben der zeitlichen auch die örtlichen Schwankungen der Populationen zu erfassen sind. Einen Ausweg bietet die Simulation solcher Modelle auf einer Rechenanlage. Gängige Personal-Computer sind hierfür durchaus geeignet; eine Anleitung enthält

7. Dewdney, A. K.: Computer-Kurzweil. Spektrum der Wissenschaft, Heft 2/1985.