

Dynamische Modelle in den Lebens- und Gesellschaftswissenschaften

Claus Peter Ortlieb

Wintersemester 2009/2010

Inhaltsverzeichnis

1	Räuber-Beute-Dynamik	1
1.1	Empirische Phänomene	1
1.1.1	Haie und andere Fische	1
1.1.2	Läuse und Marienkäfer	2
1.2	Das einfache Lotka-Volterra-Modell	2
1.2.1	Spezielle Lösungen	3
1.2.2	Eine Invariante	3
1.2.3	Numerische Lösungen	6
1.2.4	Mittelwerte	7
1.2.5	Eingriffe von außen	7
1.2.6	Ein einfaches Epidemie-Modell	8
1.3	Theoretischer Exkurs: Deterministische dynamische Systeme	9
1.3.1	Flüsse	9
1.3.2	Orbits und Limesmengen	10
1.3.3	Invariante Mengen	12
1.3.4	Ljapunov-Funktionen	13
1.4	Lotka-Volterra-Modelle mit beschränktem Wachstum der Beute	14
1.4.1	Erstes Modell: Logistisches Wachstum der Beute	14
1.4.2	Zerlegung der Phasenebene	15
1.4.3	Eine Ljapunov-Funktion	16
1.4.4	Zweites Modell: Nährstoffkreislauf	17
1.4.5	Ökologische Differentialgleichungen und Lotka-Volterra-Modelle	18
1.5	Theoretischer Exkurs: Stabilität und Attraktivität von Gleichgewichtspunkten	19
1.5.1	Attraktivität und Stabilität invarianter Mengen	20
1.5.2	Ljapunovs direkte Methode	22
1.5.3	Ljapunov-Funktionen für lineare Systeme	24
1.5.4	Das Linearisierungsprinzip	25
1.5.5	Ein beliebter Fehlschluss	27
1.5.6	Kriterien für die asymptotische Stabilität von Gleichgewichtspunkten	27
1.6	Modelle mit beschränkter Fressrate der Räuber	30
1.6.1	Existenz und Beschränktheit der Lösungen	31
1.6.2	Aussterben der Räuber	32
1.6.3	Stationäre Koexistenz von Räuber und Beute	33
1.6.4	Periodische Koexistenz von Räuber und Beute	35
1.6.5	Der Satz von Poincaré-Bendixson	36
1.7	Wirt-Parasitoiden-Modelle	36
1.7.1	Ein allgemeiner Ansatz	37
1.7.2	Spezieller Ansatz: Monotones Wachstum der Wirte	37

1.7.3	Spezieller Ansatz: Nicht monotones Wachstum der Wirte	38
1.8	Räuber-Beute-Modelle in der Volkswirtschaftslehre	40
1.8.1	Begriffe, Bezeichnungen und allgemeine Modellannahmen	40
1.8.2	Das Goodwin-Modell	41
1.8.3	Interpretationen des Goodwin-Modells	43
2	Konkurrenz: Koexistenz oder Exklusion?	45
2.1	Das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip	45
2.1.1	Das Lotka-Volterra-Modell für zwei Arten und eine Ressource	45
2.1.2	Ein allgemeines Modell für zwei Arten und eine Ressource	46
2.1.3	Exklusionsprinzip	47
2.2	Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell für zwei Arten	49
2.2.1	Modellformulierung und Anwendungsbereiche	49
2.2.2	Modellanalyse	49
2.2.3	Interpretation des Ergebnisses	52
2.3	Ein Lotka-Volterra-Modell mit einer Beute und mehreren Räubern	53
2.3.1	Modellformulierung	53
2.3.2	Modellanalyse. Eine Ljapunov-Funktion	53
2.4	Konkurrenz im Labor: Externe Nahrungszufuhr	54
2.4.1	Modellformulierung	55
2.4.2	Ein Spezialfall	56
2.4.3	Modellanalyse. Eine Ljapunov-Funktion	57
2.4.4	Noch ein Spezialfall	59
2.4.5	Zusammenfassung	61
2.5	Konkurrenz in variabler Umgebung	61
2.5.1	Ein Labormodell für portionsweise Nahrungszugabe	62
2.5.2	Kurze Perioden: Unveränderte Exklusion	62
2.5.3	Lange Perioden: Umkehrung der Exklusion	64
2.5.4	Periodenverdopplung	65
2.5.5	Mittlere Periodenlängen: Koexistenz	66
2.5.6	Variabilität der Umweltbedingungen ermöglicht Koexistenz	67
2.6	Vollständige Konkurrenz auf Märkten	68
2.6.1	Marktpreis und Nachfragefunktion	68
2.6.2	Vollständige Konkurrenz: Die neoklassische Angebotsfunktion	69
2.6.3	Marktgleichgewicht	70
2.6.4	Marktdynamik	71
2.6.5	Marktdynamik unter Berücksichtigung von Warenlagern	73
2.7	Produktionskosten und Angebotsfunktion	75
2.7.1	Produktionsfunktionen	75
2.7.2	Gewinnmaximierung und Angebotsfunktion	77
2.8	Preisbildung bei Monopolen	79
2.8.1	Gewinnmaximierung	79
2.8.2	Eine alternative Strategie	80
2.8.3	Monopolistische Konkurrenz	82
2.9	Dynamische Oligopolmodelle	83

2.9.1	Das Cournot'sche Duopolmodell	83
2.9.2	Ein Fischfang-Duopol	84
2.9.3	Spieltheoretisches Gleichgewicht	84
2.9.4	Dynamisierung in diskreter Zeit	85
2.9.5	Bestimmung des spieltheoretischen Gleichgewichts	86
2.9.6	Dynamisierung in kontinuierlicher Zeit	87
2.9.7	Ein symmetrisches Cournot-Oligopol-Modell	88
2.10	Spieldynamik	89
2.10.1	Beispiel: Komment- und Beschädigungskämpfe	89
2.10.2	Modellierung als symmetrisches Zweipersonenspiel	93
2.10.3	Modellierung als verallgemeinertes Spiel	95
2.10.4	Beispiel: Werbestrategien	95
2.10.5	Beispiel: Schwarzfahrer und Kontrolleure	96
2.10.6	Modellierung als Zweipersonenspiel	98
3	Mehrsektoren-Modelle	101
3.1	Modellrahmen und erste Ergebnisse	101
3.1.1	Räumlich kontinuierliche Modelle	102
3.1.2	Räumlich diskrete Modelle	102
3.1.3	Eigenschaften der Diffusionsmatrix	103
3.1.4	Räumlich homogene Lösungen	104
3.1.5	Das linearisierte System	104
3.2	Lineare Mehrsektoren-Modelle	104
3.3	Diffusions-Stabilität von Matrizen und Gleichgewichtspunkten	106
3.3.1	Charakteristisches Polynom	106
3.3.2	Ebene Systeme	108
3.3.3	Dreidimensionale Systeme	108
3.4	Ein Räuber-Beute-Modell mit diffusions-instabilem Gleichgewichtspunkt . . .	109
3.4.1	Gleichgewichtspunkte	109
3.4.2	Stabilitätsanalyse	110

Literatur

- ALBRECHT, K.: *Spieldynamische Modelle ökonomischer Fragestellungen*, Diplomarbeit, Department Mathematik der Universität Hamburg 2007
- AMANN, E.: *Evolutionäre Spieltheorie*, Heidelberg 1999
- BEGON, M. / HARPER, J. L. / TOWNSEND, C. R.: *Ökologie*, Basel 1991
- BEGON, M. / MORTIMER, M. / THOMPSON, D. J.: *Populationsökologie*, Heidelberg 1997
- BRAUN, M.: *Differentialgleichungen und ihre Anwendungen*, Berlin 1979
- GANTMACHER, F. R.: *Matrizenrechnung II*, Berlin 1971
- HÄHNIGEN, D.: *Mathematische Modelle zur Untersuchung des Lotka'schen Exklusionsprinzips*, Staatsexamensarbeit, Fachbereich Mathematik der Universität Hamburg, 2000

- HEINE, M. / HERR, H.: *Volkswirtschaftslehre*, 2. Aufl., München 2000
- HEUBES, J.: *Konjunktur und Wachstum*, München 1991
- HEUSER, H.: *Gewöhnliche Differentialgleichungen*, Stuttgart 1989
- HIRSCH, M. W. / SMALE, S.: *Differential equations, dynamical systems, and linear algebra*, New York 1974
- HOFBAUER, J. / SIGMUND, K.: *The theory of evolution and dynamical systems*, Cambridge 1988
- KNOBLOCH, H. W. / KAPPEL, F.: *Gewöhnliche Differentialgleichungen*, Stuttgart 1974
- LASALLE, J. P.: *The stability and control of discrete processes*, New York 1986
- LUENBERGER, D. G.: *Introduction to dynamic systems. Theory, models, and applications*, New York 1979
- MAINIK, J. / ORTLIEB, C. P.: *Strategies of competition in constant and fluctuating environments*, Hamburger Beiträge zur Modellierung und Simulation, Heft 12, 1999
- MANKIW, N. G.: *Grundzüge der Volkswirtschaftslehre*, Stuttgart 1999
- MAY, R. M. (Hrg.): *Theoretische Ökologie*. Weinheim 1980
- MURRAY, J. D.: *Mathematical biology*, Berlin 1989
- NOACK, R.: *Verteilungskämpfe und Wachstumszyklen: Das Goodwin-Modell und neuere Entwicklungen*, Diplomarbeit, Fachbereich Mathematik der Universität Hamburg 1995
- NÖBAUER, W. / TIMISCHL, W.: *Mathematische Modelle in der Biologie*, Braunschweig 1979
- ORTLIEB, C. P.: *Stabilitätsverlust durch Diffusion?*, Hamburger Beiträge zur Angewandten Mathematik, Reihe B, Bericht 24, 1992
- RAUHUT, B. / SCHMITZ, N. / ZACHOW, E.-W.: *Spieltheorie*, Stuttgart 1979
- RICHTER, O.: *Simulation des Verhaltens ökologischer Systeme*, Weinheim 1985
- ROSENMÜLLER, J.: *Konjunkturschwankungen*, in *Selecta Mathematica IV*, 143 - 173, Berlin 1972
- SMITH, J. M.: *Evolution and the theory of games*, Cambridge 1982
- STEINBACH, D.: *Oligopolmodelle in dynamischer Betrachtung*, Diplomarbeit, Department Mathematik der Universität Hamburg 2007
- STREIT, B.: *Ökologie*, Stuttgart 1980
- TURING, A. M.: *The chemical basis of morphogenesis*, Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B237, 37 - 72, 1952
- WISSEL, C.: *Theoretische Ökologie. Eine Einführung*, Berlin 1989

1 Räuber-Beute-Dynamik

Räuber-Beute-Modelle gehören zum klassischen Bestand der theoretischen Ökologie, sind in jedem einschlägigen Lehrbuch zu finden¹ und gehören, soweit es sich um die Modellierung mit Differentialgleichungen handelt, zu den Standardbeispielen dieses mathematischen Gebiets.² Schon deswegen dürfen sie auch hier nicht fehlen.

Geht man davon aus, dass jede tierische Spezies fressen muss und das immer auf Kosten einer anderen (tierischen oder pflanzlichen) geht, so kann die Räuber-Beute-Beziehung als elementarste Beziehung in Mehrspezies-Systemen angesehen werden. Entsprechende Modelle sind daher in fast allen Mehrspezies-Modellen enthalten, weshalb es wichtig ist, für sie ein Verständnis zu entwickeln. Soweit es sich um deterministische Modelle handelt, lassen sich an ihnen wesentliche Methoden und Konzepte der *qualitativen Theorie dynamischer Systeme* gut einführen. Diesem doppelten Ziel soll das vorliegende Kapitel dienen.

1.1 Empirische Phänomene

1.1.1 Haie und andere Fische

Ausgangspunkt für die Entwicklung des ersten Räuber-Beute-Modells in der Geschichte der mathematischen Biologie war die Beobachtung, dass während des 1. Weltkriegs in verschiedenen Mittelmeerhäfen der Anteil der Haie unter den eingebrachten Fischen dramatisch anstieg. BRAUN (1979, 474) zitiert die in Tabelle 1.1 angegebenen Prozentzahlen, zu denen der Fisch-

Tabelle 1.1: Anteil der Haie in Prozent unter den in Triest angelandeten Fischen von 1914 bis 1923

1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
11.9	21.4	22.1	21.2	36.4	27.3	16.0	15.9	14.8	10.7

fang im Seehafen Triest aus Haien bestand. Bis zum Ende des Krieges verdreifachte sich der Anteil der Haie im Vergleich zu den Vorkriegszahlen und ging dann innerhalb der nächsten fünf Jahre wieder auf den Vorkriegsstand zurück. Man kann davon ausgehen, dass die Anteile an den gefangenen Haie denen der im Meer vorhandenen Fische entsprechen, die Fischer also nicht plötzlich mehr Haie fingen, als es ihrem Anteil entspricht. Die Zahlen verweisen also auf eine Zunahme des Anteils der Haie an der Fischpopulation im Mittelmeer.

Warum werden Haie in Kriegszeiten begünstigt? Will man nicht zu Mythen Zuflucht nehmen, so besteht der einzig plausible Zusammenhang zwischen Krieg und Fischbestand wohl darin, dass die Fischerei während des 1. Weltkriegs stark eingeschränkt war. Das erklärt die Zunahme

¹vgl. HOFBAUER / SIGMUND (1988), MAY (1980), MURRAY (1989), NÖBAUER / TIMISCHL (1979), WISSEL (1989)

²s. AMANN (1983, 7/228/243), BRAUN (1979, 473), HEUSER (1989, 528), LUENBERGER (1979, 370)

der Haie wie der Fische überhaupt, nicht aber die Zunahme des *Anteils* der Haie. Nun stellen Haie die oberste Ebene der Räuber unter den Fischen dar, alle anderen angelandeten Fischarten werden von ihnen gefressen. Auf einer allgemeinen Ebene lässt sich also fragen, ob und warum von einem Rückgang des Fischfangs die Räuber stärker profitieren als ihre Beute.

1.1.2 Läuse und Marienkäfer

STREIT (1980, 40/41) berichtet über das Eindringen eines „Schädlings“ in eine neue Umgebung:

*Die amerikanische Citrusindustrie drohte zusammenzubrechen, nachdem um 1870 zufällig ein gefährlicher Parasit, die Schildlaus *Icerya purchasi*, eingeschleppt worden war. Nachdem man dann ihren natürlichen Feind, eine Marienkäferart, 1888 auch eingeführt hatte, wurde die Schildlauspopulation innerhalb weniger Jahre wieder auf eine niedrige Dichte reduziert. Da DDT Schildläuse tötet, versuchte man im 20. Jahrhundert, die Schildläuse noch stärker zu bekämpfen. Da aber durch das DDT auch der Räuber in seiner Populationsstärke vermindert wurde, wurde auch das Gleichgewicht zwischen Räuber und Beute gestört, und die Beute, die für die Citrusplantagen gefährliche Schildlaus, wurde wieder häufiger.*

Auch wenn hier die Erklärung gleich mitgeliefert wird, bleiben doch Fragen offen: Plausibel scheint, dass die Schildlauspopulation dezimiert wurde, als ihr Räuber in der neuen Umgebung auftrat. Aber warum wurde sie unter dem Einfluss von dem Schädlingsbekämpfungsmittel DDT wieder größer? Was heißt es, das Gleichgewicht zwischen Räuber und Beute werde „gestört“?

Beiden hier beschriebenen Phänomenen ist das folgende Muster gemeinsam: Es handelt sich um eine Räuber-Beute-Beziehung, in die menschliche Eingriffe erfolgen, die die Populationen dezimieren. Starke Eingriffe bringen die Beute, schwache (oder gar keine) Eingriffe die Räuber in Vorteil. Gesucht ist nach einer Erklärung.

1.2 Das einfache Lotka-Volterra-Modell

Der italienische Mathematiker Vito Volterra (1860 - 1940) und der österreichisch-amerikanische Biophysiker Alfred James Lotka (1880 - 1949) entwickelten in den zwanziger Jahren des 20. Jahrhunderts eine Reihe von Modellen zur Beschreibung der Interaktion zweier Spezies. Ihre Arbeiten begründeten die mathematische Ökologie. Im Zusammenhang mit der Frage nach den Gründen für die überproportionale Zunahme der Haie im Mittelmeer während des 1. Weltkriegs formulierte Volterra das System nichtlinearer, autonomer Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a x - b x y = x (a - b y) \\ \dot{y} &= c x y - d y = y (c x - d)\end{aligned}\tag{1.1}$$

für die gesuchten Dichten $x(t)$ der Beute und $y(t)$ der Räuber. a, b, c, d sind dabei positive Konstanten. Um sich die Gleichungen plausibel zu machen, betrachte man zunächst jede der beiden Spezies für sich: In Abwesenheit der Räuber, also für $y = 0$, genügt x der Differentialgleichung $\dot{x} = a x$, wächst also exponentiell; in Abwesenheit der Beute, also für $x = 0$, genügt y der Differentialgleichung $\dot{y} = -d y$, fällt also exponentiell. Die Interaktion zwischen Räuber und

Beute wird durch zwei Terme erfasst, die proportional zum Produkt $x y$ sind. Bei gegebenen gleichmäßigen Dichten x und y ist dieses Produkt proportional zur Häufigkeit eines zufälligen Aufeinandertreffens von einem Räuber mit einer Beute. Nimmt man an, dass jedes Aufeinandertreffen mit einer konstanten Wahrscheinlichkeit dazu führt, dass der Räuber die Beute frisst, so nimmt die Beute dadurch pro Zeiteinheit um die Größe $b x y$ ab, wobei b irgendeine Proportionalitätskonstante. Gleichzeitig führt jeder Fressakt zu einer Zunahme der Biomasse und damit der Dichte der Räuber proportional zur Menge der aufgenommenen Nahrung und daher von der Größe $c x y$ mit einer weiteren Proportionalitätskonstanten c .

Es ist klar, dass auf dem hier eingenommenen Abstraktionsniveau das Modell (1.1) ebenso gut (oder schlecht) die Fischpopulationen aus 1.1.1 wie die Insektenpopulationen aus 1.1.2 beschreibt.

1.2.1 Spezielle Lösungen

Nach dem allgemeinen Satz über die Existenz- und Eindeutigkeit der Lösungen von Anfangswertaufgaben (Skript *Mathematische Modellierung und Simulation*) besitzt (1.1) wegen der stetigen Differenzierbarkeit seiner rechten Seite für jeden Anfangswert $x(0) = x_0, y(0) = y_0$ eine eindeutige Lösung. Wegen der Interpretation von x und y als Dichten (oder Biomassen) sind nur die nichtnegativen Lösungen von Interesse. Spezielle Lösungen ergeben sich für $y_0 = 0$ oder $x_0 = 0$, nämlich

$$x(t) = x_0 e^{at}, y(t) = 0 \text{ bzw. } x(t) = 0, y(t) = y_0 e^{-dt}.$$

Darin enthalten ist die durch den *Gleichgewichtspunkt* $(0, 0)$ definierte konstante Lösung $x(t) = y(t) = 0$. Es gibt noch einen weiteren Gleichgewichtspunkt, nämlich $(d/c, a/b)$, der eine weitere konstante Lösung definiert. Insgesamt haben wir damit die folgende Sammlung spezieller Lösungen:

$$(0, 0), \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right), (x_0 e^{at}, 0), (0, y_0 e^{-dt}).$$

Außer dem „inneren“ Gleichgewichtspunkt $(d/c, a/b)$ liegen alle diese Lösungen auf dem Rand des interpretierbaren Bereichs \mathbb{R}_+^2 . Ungeklärt ist die Frage nach den Lösungen in seinem Inneren.

Lösungen mit Anfangswerten $x_0, y_0 > 0$ bleiben für alle $t > 0$ in beiden Komponenten positiv, da sie andernfalls eine der speziellen Lösungen auf dem Rand von \mathbb{R}_+^2 irgendwo schneiden müssten, was in Widerspruch zum Existenz- und Eindeutigkeitssatz steht. Anders ausgedrückt: Sowohl \mathbb{R}_+^2 als auch sein Inneres sind *positiv invariant*, was sich im Übrigen auch direkt, d. h. ohne Kenntnis der speziellen Lösungen auf dem Rand, aus der Gestalt der rechten Seite von (1.1) und einem Satz zur Charakterisierung der positiven Invarianz (Skript *Mathematische Modellierung und Simulation*) ableiten lässt.

1.2.2 Eine Invariante

Für $x, y > 0$ ist (1.1) äquivalent mit

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - b y, \quad \frac{\dot{y}}{y} = c x - d.$$

Multipliziert man diese beiden Gleichungen „über Kreuz“, so ergibt sich

$$\left(c - \frac{d}{x}\right) \dot{x} = (cx - d) \frac{\dot{x}}{x} = (a - by) \frac{\dot{y}}{y} = -\left(b - \frac{a}{y}\right) \dot{y}$$

oder

$$0 = \left(c - \frac{d}{x}\right) \dot{x} + \left(b - \frac{a}{y}\right) \dot{y} = \frac{d}{dt} (cx - d \log x + by - a \log y)$$

und daher

$$cx - d \log x + by - a \log y = \text{const}$$

für jede Lösung (x, y) von (1.1). Es gilt also

Satz 1.2.1

Für alle $x, y > 0$ sei

$$V(x, y) := cx - d \log x + by - a \log y.$$

Dann gilt für alle Lösungen $(x(t), y(t))$ von (1.1) mit Anfangswerten $x_0, y_0 > 0$ und für alle t , für die sie definiert sind

$$V(x(t), y(t)) = V(x_0, y_0).$$

Die Lösungen von (1.1) bewegen sich also entlang der Niveaulinien der Funktion V , deren Gestalt daher zu bestimmen ist. Mit dem Gleichgewichtspunkt

$$(x_g, y_g) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$$

lässt sich V schreiben als

$$V(x, y) = c G(x) + b H(y) \text{ mit } G(x) = x - x_g \log x \text{ und } H(y) = y - y_g \log y.$$

G und H sind auf $(0, \infty)$ definierte, strikt konvexe Funktionen (die zweite Ableitung ist positiv), die in x_g bzw. y_g ihr eindeutiges Minimum annehmen. Ferner ist

$$\lim_{x \rightarrow 0} G(x) = \lim_{x \rightarrow \infty} G(x) = \lim_{y \rightarrow 0} H(y) = \lim_{y \rightarrow \infty} H(y) = \infty.$$

Hieraus ergeben sich die folgenden Eigenschaften von V :

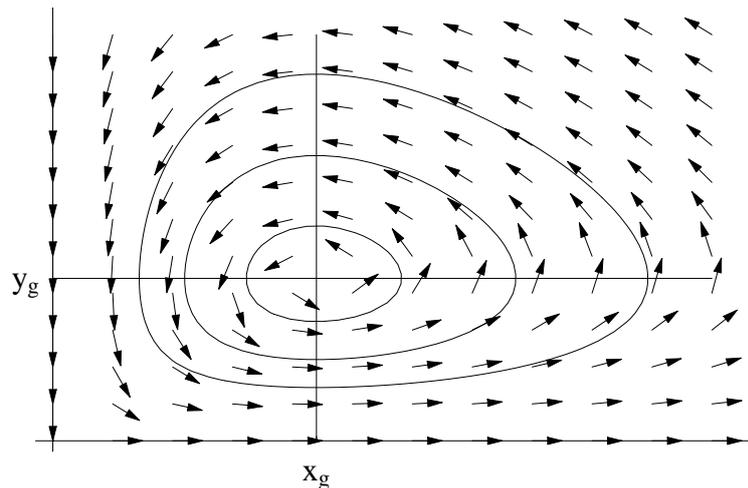
Hilfssatz 1.2.2

Die in Satz 1.2.1 definierte Funktion V ist im Innern von \mathbb{R}_+^2 strikt konvex und nimmt ihr eindeutiges Minimum im Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) von (1.1) an. Für jede reelle Zahl $\alpha > V(x_g, y_g)$ bildet die Niveaulinie

$$\Gamma_\alpha := \{(x, y) : V(x, y) = \alpha\}$$

eine geschlossene, konvexe Kurve um (x_g, y_g) .

Da die Γ_α beschränkt sind, folgt insbesondere nach dem allgemeinen Existenz- und Eindeutigkeitssatz, dass alle in \mathbb{R}_+^2 liegenden Lösungen von (1.1) für alle $t \in \mathbb{R}$ definiert sind. Da schließlich auf jeder vom Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) verschiedenen Kurve Γ_α die Geschwindigkeit nicht beliebig klein werden kann, muss die Lösung nach endlicher Zeit die geschlossene Kurve einmal umlaufen haben, kehrt also zu ihrem Ausgangspunkt zurück und ist daher periodisch:

Abbildung 1.1: Niveaulinien von V und Richtungsfeld von (1.1)**Satz 1.2.3**

Jede im Innern von \mathbb{R}_+^2 verlaufende Lösung von (1.1) ist periodisch.

Über die Länge der Periode und ihre Abhängigkeit von der jeweiligen speziellen geschlossenen Kurve ist damit nichts ausgesagt. Ebenso wenig gibt es Informationen darüber, zu welchem Zeitpunkt eine Lösung welchen der zu ihrer geschlossenen Kurve gehörenden Punkt einnimmt. Dagegen lässt sich feststellen, in welcher Richtung die Kurven durchlaufen werden, wenn man diese mit dem *Richtungsfeld* von (1.1) in Beziehung setzt. In Abbildung 1.1 sind für ein Zahlenbeispiel drei Niveaulinien skizziert, ferner ist für eine Reihe von Gitterpunkten die Richtung abgetragen, die in diesen Punkten durch die rechte Seite von (1.1) definiert ist. Befindet sich das System in einem dieser Punkte, so bewegt es sich (zunächst) in Richtung des abgetragenen Pfeils. Man erkennt, dass sich die Lösungen *im mathematisch positiven Sinne*, also gegen den Uhrzeiger, auf den geschlossenen Kurven bewegen.

Das ist immer so und hängt nicht von den für die Zeichnung gewählten Zahlenwerten ab. Betrachtet man nämlich die Stellen, an denen \dot{x} oder \dot{y} das Vorzeichen wechseln, so erhält man eine Zerlegung des Inneren von \mathbb{R}_+^2 in vier Quadranten durch die senkrechte Gerade $\{x = x_g\}$ und die waagerechte Gerade $\{y = y_g\}$: Es ist

$$\begin{array}{cccc} < & > & < & < \\ \dot{x} = 0 & \iff & y = y_g & \text{und} & \dot{y} = 0 & \iff & x = x_g . \\ > & < & > & > \end{array}$$

Daraus folgt: Rechts unten vom Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) bewegen sich die Lösungen nach rechts oben, rechts oben vom Gleichgewichtspunkt nach links oben, links oben vom Gleichgewichtspunkt nach links unten und links unten vom Gleichgewichtspunkt nach rechts unten. Das ist auch biologisch nachvollziehbar: Sind viele Beuteindividuen und wenig Räuber da, so profitieren beide; sind beide Arten sehr zahlreich, so wachsen die Räuber wegen der reichhaltigen Nahrung an, während die Beute abnimmt; gibt es viele Räuber und wenig Beute, so werden beide weniger; sind beide nur wenig vorhanden, so wächst die Beute und die Räuber werden weniger.

1.2.3 Numerische Lösungen

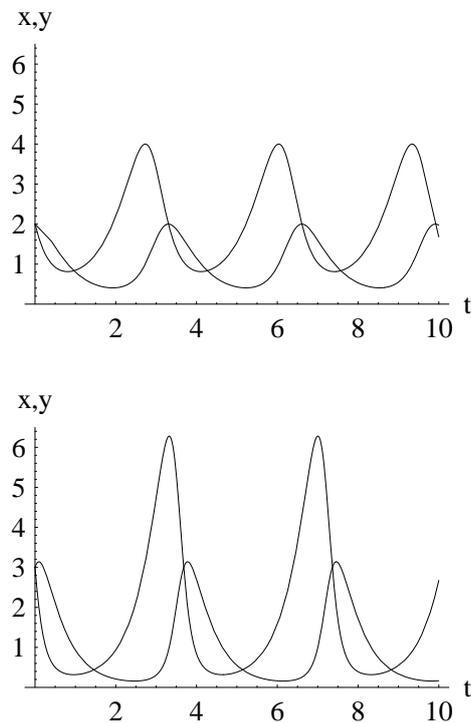


Abbildung 1.2: Zwei Lösungen von (1.1) für $a = b = d = 2$, $c = 1$

Will man die zeitliche Abhängigkeit der Lösungen erfassen, so bleibt nichts anderes übrig als (1.1) numerisch zu lösen. Auf die dazu erforderlichen Techniken gehe ich nicht ein, hier kann man auf vorhandene Programmpakete zurückgreifen. Die in Abbildung 1.2 dargestellten Lösungen wurden mit dem in *Mathematica* enthaltenen numerischen Differentialgleichungslöser `NDSolve` ermittelt. Anders als bei analytischen Untersuchungen ist es für die numerischen Lösungen zwingend erforderlich, den Parametern konkrete numerische Werte zuzuweisen, im vorliegenden Fall sind das $a = b = d = 2$ und $c = 1$. Grafisch aufgetragen sind hier jeweils die beiden Komponenten $x(t)$ und $y(t)$ gegen die Zeit $t \in [0, 10]$, dabei ist $x(t)$ jeweils die Funktion mit den größeren Werten.

Zu erkennen ist, dass die Räuber der Beute in gewisser Weise hinterherlaufen, Minima und Maxima sind entsprechend gegeneinander verschoben. Beim Vergleich der beiden Lösungen sieht man, dass die Lösung mit den Anfangswerten $x_0 = y_0 = 2$ im Zeitintervall der Länge 10 etwas mehr als dreimal die volle Periode durchläuft, während die Lösung mit den Anfangswerten $x_0 = y_0 = 3$ das deutlich weniger als dreimal schafft. Die Periodenlänge ist also im zweiten Fall größer als im ersten.

1.2.4 Mittelwerte

Für die periodischen Lösungen von (1.1) mit der Periode $T > 0$ sind

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \text{ und } \bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt$$

die zeitlichen Mittelwerte für die Dichten von Beute und Räuber. Nun ist aber wegen

$$\frac{d}{dt} \log x = \frac{\dot{x}}{x} = a - b y, \quad \frac{d}{dt} \log y = \frac{\dot{y}}{y} = c x - d$$

und der T -Periodizität von $\log x(t)$ und $\log y(t)$

$$\int_0^T (a - b y(t)) dt = \int_0^T (c x(t) - d) dt = 0$$

und daher

$$b T \bar{y} = a T \text{ und } c T \bar{x} = d T,$$

also

$$\bar{x} = x_g \text{ und } \bar{y} = y_g.$$

Der innere Gleichgewichtspunkt von (1.1) ist also zugleich der zeitliche Mittelwert der um ihn herum laufenden periodischen Lösungen.

1.2.5 Eingriffe von außen

Nach diesem Ergebnis kann man die Komponenten x_g und y_g des inneren Gleichgewichtspunkts als Maß für die über längere Zeiten zu beobachtenden Populationsbestände ansehen. Wie ändern sich diese bei Eingriffen von außen, etwa bei Fischfang oder DDT-Einsatz? Modelliert man diese Eingriffe dadurch, dass pro Zeiteinheit konstante Anteile Δa der Beute und Δd der Räuber aus dem System entfernt werden, so führt das zu dem veränderten Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a x - b x y - \Delta a x = (a - \Delta a) x - b x y \\ \dot{y} &= c x y - d y - \Delta d y = c x y - (d + \Delta d) y \end{aligned}$$

mit den Mittelwerten

$$\bar{x}(\Delta d) = \frac{d + \Delta d}{c} = x_g + \frac{\Delta d}{c}, \quad \bar{y}(\Delta a) = \frac{a - \Delta a}{b} = y_g - \frac{\Delta a}{b}.$$

Auffällig ist, dass (in diesem Modell!) der mittlere Bestand der Beute nur von den Eingriffen in die Räuberpopulation und der mittlere Bestand der Räuber nur von den Eingriffen in die Beutepopulation abhängt, während es überhaupt keinen *direkten* Einfluss der jeweiligen Eingriffe gibt. Das gilt allerdings nur, so lange $\Delta a < a$, was hier vorausgesetzt sei. Die Beute profitiert dann von dem Eingriff in die Räuberpopulation, und zwar nicht nur relativ, sondern absolut. Die Räuber werden durch den Eingriff in ihre Beutepopulation dagegen absolut dezimiert. Für die in 1.1 beschriebenen Phänomene ergeben sich damit die folgenden Erklärungen:

- In 1.1.1 ist während des Krieges sowohl Δa als auch Δd kleiner als davor und danach. Das führt zu einer Vergrößerung der Hai- und zu einer Verringerung der übrigen Population, und zwar in absoluten Zahlen, erst recht also im Verhältnis der beiden Populationen.

- In 1.1.2 lässt sich der DDT-Einsatz durch $\Delta a > 0$, $\Delta d > 0$ beschreiben, die beide ohne Schädlingsbekämpfungsmittel 0 waren. Der Effekt besteht dann in einer absoluten Abnahme der Marienkäfer und Zunahme der Schildläuse.

Diese Erklärungen sind *qualitativer* Art, sie machen keinerlei Gebrauch von quantitativen Daten und keinerlei Voraussetzungen an die Zahlenwerte der Modellparameter. Hinsichtlich etwa des in 1.1.1 beschriebenen Phänomens wird nur auf die Zunahme der Haie im 1. Weltkrieg Bezug genommen, während die Zahlenwerte aus Tabelle 1.1 überhaupt keine Rolle spielen. Ebenso wenig gibt es eine Anpassung der Parameterwerte a, b, c, d aus (1.1) an die empirischen Daten.

1.2.6 Ein einfaches Epidemie-Modell

Die Interaktion zwischen Räuber und Beute wird in (1.1) durch ein Produkt xy der Dichten (Biomassen, Größen) der beteiligten Populationen beschrieben. Derartige Terme werden als *Lotka-Volterra-Terme* und ein dynamisches Modell, welches nur mit solchen Termen operiert, als *Lotka-Volterra-Modell* bezeichnet, unabhängig von der Art der Interaktion der Populationen.

Das trifft etwa für das folgende Modell zu, das die Ausbreitung einer Krankheit (z. B. Grippe) in einer Bevölkerung beschreiben soll: Die Krankheit werde durch Ansteckung von Gesunden durch bereits Infizierte übertragen, dauere eine gewisse Zeit und ende damit, dass die Infizierten durch Tod oder Immunität aus dem Ansteckungsprozess herausfallen. Es bezeichne

$x(t)$ den Anteil der Gesunden, $y(t)$ den Anteil der Infizierten

an der Gesamtbevölkerung zum Zeitpunkt t . $z(t) = 1 - x(t) - y(t)$ ist dann der Anteil der Immunen. Die Ansteckungsrate werde durch einen Lotka-Volterra-Term αxy beschrieben. Dahinter steht die Vorstellung, dass die Übertragung der Krankheit dadurch erfolgt, dass ein Gesunder mit einem Kranken in Kontakt (einer gewissen, von der Art der Krankheit abhängigen Intensität) tritt und dass diese Kontakte zufällig und unabhängig voneinander erfolgen. Die Zahl der Kontakte pro Zeiteinheit eines einzelnen Gesunden zu Infizierten ist dann proportional zum Anteil y der Infizierten, die Gesamtzahl solcher Kontakte pro Zeiteinheit damit proportional zum Produkt $x y$. α kann interpretiert werden als mittlere Anzahl der Kontakte pro Zeiteinheit eines Einzelnen zu *irgendeinem* anderen Mitglied der Bevölkerung. Ferner wird angenommen, dass pro Zeiteinheit ein Anteil β der Infizierten immun wird oder stirbt. $1/\beta$ ist dann die mittlere Dauer der Krankheit. Damit ist das folgende Modell begründet:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\alpha x y \\ \dot{y} &= \alpha x y - \beta y\end{aligned}\tag{1.2}$$

mit $\alpha, \beta > 0$.

Das Modell kann als ein Räuber-Beute-Modell vom Typ (1.1) angesehen werden mit den Gesunden als Beute und den Infizierten als Räubern, die sich den Anteil der Infizierten einverleiben. Im Unterschied zu (1.1) kann die Beute bzw. der Anteil der Gesunden aber nicht wachsen. (1.2) ist also ein Spezialfall von (1.1) (mit $a = 0$), der aber in der bisherigen Analyse nicht berücksichtigt wurde und daher gesondert behandelt werden muss. Dabei können aber einige Ansätze und insbesondere die Invariante V übernommen werden.

Aufgabe 1.1

Analysieren Sie das Verhalten der Lösungen von (1.2) mit den an (1.1) entwickelten Methoden. Betrachten Sie dabei besonders solche Lösungen mit x_0 nahe bei 1 und kleinem $y_0 > 0$, $x_0 + y_0 \leq 1$. Wovon hängt ab, ob es zu einer Epidemie kommt? Wie lässt sich die Krankheit durch Beeinflussung der Parameter α und β bekämpfen?

1.3 Theoretischer Exkurs: Deterministische dynamische Systeme

Die in diesem Kapitel untersuchten Modelle sind formuliert als ein System von Differentialgleichungen

$$\dot{x} = f(x) \quad (1.3)$$

mit einem offenen Zustandsraum $X \subseteq \mathbb{R}^n$ und einer stetig differenzierbaren Funktion $f: X \rightarrow \mathbb{R}^n$ oder als Iterationsprozess

$$x(t+1) = F(x(t)) \quad (1.4)$$

mit einem Zustandsraum $X \subseteq \mathbb{R}^n$ und einer stetigen Funktion $F: X \rightarrow X$. In beiden Fällen ergibt sich eine *eindeutige* Lösung durch Vorgabe eines Anfangswerts $x(0) = x_0$ mit einem $x_0 \in X$. Beide werden als (deterministisches) *dynamisches System* bezeichnet. Zur Unterscheidung nenne ich (1.3) *kontinuierlich* und (1.4) *diskret*.

1.3.1 Flüsse

Definition 1.3.1

Für alle $x_0 \in X$ bezeichne $\Phi(t, x_0)$ die Lösung von (1.3) bzw. (1.4) mit der Anfangsbedingung $x(0) = x_0$, und zwar für alle $t \in \mathbb{R}$, für die diese Lösung definiert ist. Φ wird auch „Fluss“ des dynamischen Systems genannt. D bezeichne den Definitionsbereich von Φ .

Im Falle des diskreten dynamischen Systems (1.4) ist für alle $x_0 \in X$

$$\Phi(t, x_0) = F^t(x_0)$$

für alle $t \in \mathbb{N}_0$ definiert, es ist also $D = \mathbb{N}_0 \times X$. Im Falle des kontinuierlichen dynamischen Systems (1.3) ist $t \in I(x_0) = (t^-(x_0), t^+(x_0))$ im maximalen Existenzintervall der zu x_0 gehörigen Lösung zu wählen. Es lässt sich zeigen, dass $D \subseteq \mathbb{R} \times X$ eine offene Menge und $\Phi: D \rightarrow X$ stetig differenzierbar ist.³

Der Begriff des Flusses dient nur dazu, die Sprechweisen für die an sich ja völlig unterschiedlichen dynamischen Systeme (1.3) und (1.4) zu vereinheitlichen und gemeinsame Konzepte zu ermöglichen. Durch die Schreibweise wird außerdem der Blick auf die Abhängigkeit der Lösungen von den Anfangswerten gelenkt.

Die dynamischen Systeme (1.3) und (1.4), auf deren rechter Seite die Zeit nicht *explizit* vorkommt, heißen *autonom*. Ihre Entwicklungsgesetze sind unabhängig vom aktuellen Zeitpunkt. Der Zeitpunkt 0, zu dem der Anfangswert festgesetzt wird, kann deshalb willkürlich festgelegt werden. Wählt man irgend einen anderen, so hat das nur eine Phasenverschiebung zur Folge. Für den Fluss ergibt sich daraus (Beweis als **Aufgabe**):

³AMANN (1983, 138)

Hilfssatz 1.3.2 (Halbgruppeneigenschaft)

Für den Fluss $\Phi : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ eines dynamischen Systems gilt: Ist $(s, x) \in D$ und $(t, \Phi(s, x)) \in D$, so ist $(s+t, x) \in D$ und

$$\Phi(s+t, x) = \Phi(t, \Phi(s, x)) .$$

1.3.2 Orbits und Limesmengen

Unter einem *Orbit* versteht man die Bahn, die eine Lösung eines dynamischen Systems im Zustandsraum durchläuft, sozusagen die Spur die sie hinterläßt, verstanden als Punktmenge in X . Zu gegebenem $x \in X$ heißt

$$\gamma(x) := \{\Phi(t, x) : (t, x) \in D\} \subset X$$

der zu x gehörige *Orbit* und

$$\gamma^+(x) := \{\Phi(t, x) : (t, x) \in D, t \geq 0\} \subset X$$

der zu x gehörige *positive Halborbit*.

Dieses Konzept abstrahiert von der zeitlichen Abhängigkeit der Lösungen: Für den Punkt eines Orbits kommt es nicht darauf an, *wann* er durchlaufen wurde. Im Falle eines diskreten dynamischen Systems stimmen Orbit und positiver Halborbit überein, eine „Vergangenheit“ gibt es dort nicht; der positive Halborbit ist daher eine für alle dynamischen Systeme gemeinsame Begriffsbildung, während der Begriff des Orbits eigentlich nur für kontinuierliche dynamische Systeme sinnvoll ist. Hier gilt wegen des Existenz- und Eindeutigkeitsatzes: Ein Punkt auf dem Orbit eines anderen hat denselben Orbit; die Orbits bilden eine disjunkte Zerlegung des Zustandsraums X . Für die positiven Halborbite gilt nur

Hilfssatz 1.3.3

Ist $y \in \gamma^+(x)$, so ist $\gamma^+(y) \subseteq \gamma^+(x)$, oder:

$$\gamma^+(\Phi(t, x)) \subseteq \gamma^+(x) \text{ für alle } t \geq 0 \text{ mit } (t, x) \in D .$$

Die meisten qualitativen Untersuchungen dynamischer Systeme beziehen sich auf das *Langzeitverhalten* ihrer Lösungen, also auf ihr Verhalten für $t \rightarrow \infty$. Das ist natürlich nur für solche Lösungen möglich, die für alle Zeiten $t \geq 0$ definiert sind.

Definition 1.3.4

Sei $x \in X \subseteq \mathbb{R}^n$ ein Zustand eines dynamischen Systems, für den $\Phi(t, x)$ für alle $t \geq 0$ definiert ist. $z \in \mathbb{R}^n$ heißt ein „Limespunkt“ von x , wenn eine unendliche Folge $t_k \rightarrow \infty$ existiert, sodass

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \Phi(t_k, x) = z .$$

Die Menge aller Limespunkte von x heißt „Limesmenge“ von x und wird mit $\omega(x)$ bezeichnet.

Hilfssatz 1.3.5

Sei x wie in Definition 1.3.4. Dann ist

$$\omega(x) = \bigcap_{y \in \gamma^+(x)} \overline{\gamma^+(y)} = \bigcap_{s \geq 0} \overline{\{\Phi(t, x) : t \geq s\}} ,$$

wobei der Oberstrich über einer Menge deren abgeschlossene Hülle bezeichnet.

Zu beachten ist, dass die Mengen, über die hier der Durchschnitt gebildet wird, ineinander geschachtelt sind. $\omega(x)$ ist sozusagen das, was von der Lösung $\Phi(t, x)$ übrig bleibt, wenn man vorne beliebig lange Stücke wegschneidet. Man darf zumindest hoffen, ein ungefähres Bild der Limesmenge zu erhalten, wenn man stattdessen die Menge

$$\{\Phi(t, x) : s_1 \leq t \leq s_2\}$$

für große s_1, s_2 beispielsweise numerisch konstruiert.

Hilfssatz 1.3.6

Sei x wie in Definition 1.3.4. Dann ist $\omega(x)$ abgeschlossen. Ist $\omega(x) \subseteq X$, so ist $\omega(x)$ positiv invariant.

Beweis: Als Durchschnitt abgeschlossener Mengen ist $\omega(x)$ abgeschlossen. Sei $y \in \omega(x)$, dabei $t_k \rightarrow \infty$ eine Zahlenfolge mit $\Phi(t_k, x) \rightarrow y$. Für alle $t \geq 0$, für die $\Phi(t, y)$ existiert, ist dann

$$\Phi(t, y) = \Phi(t, \lim_{k \rightarrow \infty} \Phi(t_k, x)) = \lim_{k \rightarrow \infty} \Phi(t, \Phi(t_k, x)) = \lim_{k \rightarrow \infty} \Phi(t + t_k, x) \in \omega(x) .$$

Also ist $\omega(x)$ positiv invariant. □

Limesmengen können leer sein und (partiell) außerhalb des Zustandsraums X liegen. Das ist anders in der folgenden Situation:

Satz 1.3.7

Sei für ein $x \in X$ der positive Halborbit $\gamma^+(x)$ beschränkt und $\overline{\gamma^+(x)} \subseteq X$. Dann ist $\Phi(t, x)$ für alle Zeiten $t \geq 0$ definiert, $\omega(x) \subseteq X$ ist nichtleer, kompakt und

$$\Phi(t, \omega(x)) = \omega(x) \text{ für alle } t \geq 0 ,$$

was insbesondere heißt, das $\Phi(t, z)$ für alle $t \geq 0$ und alle $z \in \omega(x)$ definiert ist.

Beweis: Unter den angegebenen Voraussetzungen ist $\overline{\gamma^+(x)}$ eine positiv invariante, kompakte Teilmenge von X , die daher (im Falle eines kontinuierlichen dynamischen Systems) dem Rand von X nicht beliebig nahe kommen kann. Alle Lösungen von (1.3) mit Startpunkt in dieser Menge sind daher für alle positiven Zeiten definiert. Für die Lösungen von (1.4) ist das sowieso klar.

$\omega(x)$ ist der Durchschnitt von ineinandergeschachtelten, nichtleeren, kompakten Mengen und daher selbst nichtleer und kompakt. Ferner ist, wie bereits gezeigt, $\omega(x)$ positiv invariant und daher

$$\Phi(t, \omega(x)) \subseteq \omega(x) \text{ für alle } t \geq 0 .$$

Seien $t \geq 0$ fest vorgegeben und $y \in \omega(x)$. Zu zeigen ist, dass ein $z \in \omega(x)$ existiert, sodass $\Phi(t, z) = y$. Sei $t_k \rightarrow \infty$ eine Zahlenfolge mit $\Phi(t_k, x) \rightarrow y$. Wegen der Kompaktheit von $\overline{\gamma^+(x)}$ besitzt dann t_k eine Teilfolge, die der Einfachheit halber wieder mit t_k bezeichnet wird, sodass auch

$$\Phi(t_k - t, x) \rightarrow z \in \omega(x)$$

konvergiert. Nun ist

$$\Phi(t, \Phi(t_k - t, x)) = \Phi(t_k, x) ,$$

woraus im Grenzübergang $k \rightarrow \infty$ folgt, dass $\Phi(t, z) = y$ mit $z \in \omega(x)$. □

1.3.3 Invariante Mengen

Definition 1.3.8

Für ein dynamisches System mit dem Zustandsraum X heißt die nichtleere und kompakte⁴ Teilmenge $K \subset X$ „invariant“, wenn $\Phi(t, x)$ für alle $t \geq 0$ und alle $x \in K$ definiert ist und

$$\Phi(t, K) = K \text{ für alle } t \geq 0.$$

Der zuletzt bewiesene Satz besagt, dass unter den dort angegebenen Voraussetzungen Limesmengen invariant sind. Eine invariante Menge K ist insbesondere positiv invariant, darüber hinaus hat sie aber die Eigenschaft, sich unter der Abbildung $\Phi(t, \cdot)$ nicht weiter zu verkleinern. Für kontinuierliche und diskrete dynamische Systeme lässt sich die Invarianz einer Menge auf jeweils spezifische Weise charakterisieren, die so für den anderen Systemtyp nicht möglich ist (Beweis als **Aufgabe**):

Satz 1.3.9

$K \subset X$ sei nichtleer und kompakt. K ist bezüglich (1.3) genau dann invariant, wenn jede Lösung von (1.3) mit Anfangswert $x(0) \in K$ für alle Zeiten $t \in \mathbb{R}$ definiert ist und in K verläuft. K ist bezüglich (1.4) genau dann invariant, wenn $F(K) = K$.

Die kleinsten invarianten Mengen bestehen aus nur einem Punkt, der dann aber ein *Gleichgewichtspunkt* sein muss:

Satz 1.3.10

Die einelementige Menge $\{x\}$ mit $x \in X$ ist genau dann invariant, wenn x ein Gleichgewichtspunkt ist, wenn also im Falle (1.3) $f(x) = 0$ bzw. im Falle (1.4) $F(x) = x$.

Hieraus folgt insbesondere: Besteht eine Limesmenge nur aus einem Punkt, so handelt es sich dabei um einen Gleichgewichtspunkt. Das kann man auch so ausdrücken:

Satz 1.3.11

Ist x eine Lösung von (1.3) bzw. (1.4), die für alle $t \geq 0$ definiert ist, und existiert

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) =: \bar{x},$$

so ist \bar{x} ein Gleichgewichtspunkt.

Als Argument ist dieser Satz bereits bei der Analyse des einfachen Lotka-Volterra-Modells (1.1) eingesetzt worden: Die Lösungen, die auf einer Niveaulinie der dort eingeführten Funktion V verlaufen, können dort nicht stecken bleiben, wenn auf der Niveaulinie kein Gleichgewichtspunkt liegt, und sind daher periodisch, da die Niveaulinien geschlossene Kurven bilden.

Als nächsteinfache invariante Mengen kann man die *periodischen Orbits* ansehen:

Satz 1.3.12

Für eine Lösung von (1.3) bzw. (1.4) gelte $x(0) = x(T)$ mit einem $T > 0$. Dann ist der zugehörige Orbit

$$\gamma = \gamma^+ = \{x(t) : 0 \leq t < T\}$$

eine invariante Menge.

⁴Diese Voraussetzung ist an sich überflüssig. Bei nichtkompakten Mengen ist die Verwendung des hier definierten Begriffes aber nicht einheitlich, was die Frage betrifft, ob man (im Falle kontinuierlicher dynamischer Systeme) endliche Fluchtzeiten zulassen soll oder nicht.

1.3.4 Ljapunov-Funktionen

Definition 1.3.13

Für ein dynamisches System mit dem Zustandsraum X seien $M \subseteq X$ und $V : M \rightarrow \mathbb{R}$. V heißt eine „Ljapunov-Funktion“, wenn V entlang allen in M verlaufenden Lösungen nicht zunimmt, wenn also für alle $x \in M$ aus $s \leq t$ und $\Phi(\tau, x) \in M$ für alle $\tau \in [s, t]$ stets folgt

$$V(\Phi(t, x)) \leq V(\Phi(s, x)) .$$

Stellt man sich V als ein über dem Zustandsraum aufgetürmtes Gebirge vor, so können sich die Lösungen nur talwärts oder auf gleicher Höhe bewegen. Daraus lassen sich Schlüsse auf ihr Langzeitverhalten ziehen. Wichtig ist nun, einer Funktion V auch ohne explizite Kenntnis der Lösungen ihre Eigenschaft, Ljapunov-Funktion zu sein, ansehen zu können.

Für ein diskretes dynamisches System ist klar, dass dazu ausreicht, wenn in jedem einzelnen Zeitschritt keine Aufwärtsbewegung gemacht wird:

Satz 1.3.14

$V : M \subseteq X \rightarrow \mathbb{R}$ ist genau dann eine Ljapunov-Funktion für das diskrete dynamische System (1.4), wenn für alle $x \in M$ mit $F(x) \in M$ gilt:

$$\dot{V}(x) := V(F(x)) - V(x) \leq 0 .$$

Für das kontinuierliche dynamische System (1.3) mit einer Lösung $x(t)$ ist $V(x(t))$ eine reelle Funktion, deren Monotonie sich durch die Ableitung charakterisieren lässt, die dazu allerdings existieren muss. Ist V differenzierbar, so folgt

$$\frac{d}{dt}V(x(t)) = \nabla V(x(t)) \cdot \dot{x}(t) = \nabla V(x(t)) \cdot f(x(t))$$

mit der Gradientenfunktion ∇V :

Satz 1.3.15

Ist die reellwertige Funktion V auf (einer offenen Obermenge von) $M \subseteq X$ differenzierbar und gilt

$$\dot{V}(x) := \nabla V(x) \cdot f(x) \leq 0 \text{ für alle } x \in M ,$$

so ist V auf M eine Ljapunov-Funktion für (1.3).

Soll mit Hilfe einer Ljapunov-Funktion auf das Langzeitverhalten der Lösungen geschlossen werden, so ist sicher zu stellen, dass diese die Menge M nicht wieder verlassen. Das ist sicher dann der Fall, wenn M positiv invariant ist. Im Falle kontinuierlicher dynamischer Systeme lässt sich V selbst oft zur Konstruktion positiv invarianter Mengen verwenden:

Satz 1.3.16

Seien M eine nichtleere Teilmenge des Zustandsraums X eines dynamischen Systems und $V : M \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Ljapunov-Funktion. Für jede reelle Zahl α bezeichne

$$M_\alpha := \{x \in M : V(x) \leq \alpha\} \text{ und } N_\alpha := \{x \in M : V(x) < \alpha\} .$$

- Mit M sind auch alle Mengen M_α und N_α ($\alpha \in \mathbb{R}$) positiv invariant.
- Ist im Falle eines kontinuierlichen dynamischen Systems M offen und M_β für ein $\beta \in \mathbb{R}$ kompakt, so sind die Mengen M_α und N_α für alle $\alpha \leq \beta$ positiv invariant, die Mengen M_α darüber hinaus kompakt.

Beweis: Der erste Teil folgt unmittelbar aus der Eigenschaft von V , Ljapunov-Funktion zu sein. Unter den Voraussetzungen des zweiten Teils ist für alle $\alpha \leq \beta$ die Menge M eine offene Umgebung der kompakten Menge M_α . Wäre diese nicht positiv invariant, so gäbe es ein $x \in M_\alpha$ und ein $t > 0$, sodass $\Phi(t, x) \notin M_\alpha$, aber $\Phi(t, x) \in M$ und daher

$$V(\Phi(t, x)) > \alpha \geq V(x),$$

im Widerspruch dazu, dass V Ljapunov-Funktion auf M . Der Beweis der positiven Invarianz von N_α erfolgt analog. \square

Hier wurde benutzt, dass die Lösung eines kontinuierlichen dynamischen Systems die Menge M nicht verlassen kann, ohne bereits *vorher* die Menge M_α verlassen zu haben, weil sie eben keine Sprünge machen kann. Im Falle diskreter dynamischer Systeme kann man so nicht schließen.

Satz 1.3.17 (Invarianzprinzip, s. AMANN, (1983, 257), LASALLE (1986, 9))

Seien M eine nichtleere und abgeschlossene Teilmenge eines dynamischen Systems mit dem Zustandsraum X und $V : M \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Ljapunov-Funktion. Seien $x \in M$, $\Phi(t, x)$ für alle $t \geq 0$ definiert und $\gamma^+(x) \subseteq M$. Dann existiert eine reelle Zahl α mit

$$\omega(x) \subseteq \{y \in M : V(y) = \alpha\},$$

und es ist (im Falle eines kontinuierlichen dynamischen Systems unter der zusätzlichen Voraussetzung der Differenzierbarkeit von V)

$$\dot{V}(y) = 0 \text{ für alle } y \in \omega(x).$$

Beweis: Unter den angegebenen Voraussetzungen ist $\omega(x) \subseteq \overline{\gamma^+(x)} \subseteq M$. $V(\Phi(t, x))$ ist bzgl. t monoton fallend und daher entweder nach unten unbeschränkt oder konvergent. Im ersten Fall ist $\omega(x)$ leer und nichts mehr zu zeigen. Im zweiten Fall sei

$$\alpha := \lim_{t \rightarrow \infty} V(\Phi(t, x)).$$

Aus der Stetigkeit von V folgt dann $V(y) = \alpha$ für alle $y \in \omega(x)$.

Wegen der positiven Invarianz von $\omega(x)$ ist für alle $y \in \omega(x)$ $V(\Phi(t, y)) = \alpha$ eine in t konstante Funktion und daher $\dot{V}(y) = 0$. \square

1.4 Lotka-Volterra-Modelle mit beschränktem Wachstum der Beute

1.4.1 Erstes Modell: Logistisches Wachstum der Beute

Das Modell (1.1) geht davon aus, dass die Beute in Abwesenheit der Räuber exponentiell wächst. Nimmt man statt exponentiellem ein logistisches Wachstum der Beute an, motiviert etwa durch innerspezifische Konkurrenz der Beute, so erhält man das Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - b x y = x \left(a \left(1 - \frac{x}{K}\right) - b y\right) \\ \dot{y} &= c x y - d y = y (c x - d) \end{aligned} \quad (1.5)$$

mit einer weiteren positiven Konstanten K , die die Kapazitätsgrenze für die Beute in Abwesenheit der Räuber darstellt.

Die Situation auf dem Rand von \mathbb{R}_+^2 ist ähnlich wie in (1.1). Der einzige Unterschied besteht darin, dass für $y_0 = 0$ die Dichte x der Beute der logistischen Differentialgleichung genügt. Das hat zur Folge dass es auf dem Rand von \mathbb{R}_+^2 zwei Gleichgewichtspunkt gibt, nämlich

$$(0,0) \text{ und } (K,0) .$$

1.4.2 Zerlegung der Phasenebene

Zerlegt man das Innere von \mathbb{R}_+^2 in die Bereiche, in denen \dot{x} bzw. \dot{y} einheitlichen Vorzeichens sind, so erkennt man, dass zwei Fälle unterschieden werden müssen. Die Vorzeichenwechsel

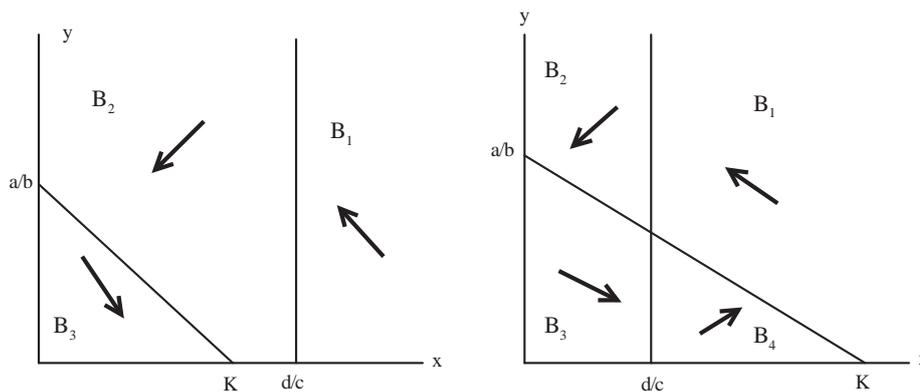


Abbildung 1.3: Zerlegung der Phasenebene nach den Vorzeichen der Ableitungen in (1.5)

von \dot{x} bzw. \dot{y} finden bei den Geraden

$$\{(x,y) : y = \frac{a}{b}(1 - \frac{x}{K})\} \text{ bzw. } \{(x,y) : x = \frac{d}{c}\}$$

statt, und es ergibt sich eines der beiden in Abbildung 1.3 dargestellten Bilder.

Im Falle

$$K \leq \frac{d}{c}$$

schneiden sich die beiden Geraden nicht im Innern von \mathbb{R}_+^2 , weshalb es dort keinen Gleichgewichtspunkt von (1.5) gibt. Liegt der aktuelle Zustand des Systems in B_3 , so bewegt er sich dort nach rechts unten, kann andererseits B_3 nicht verlassen und muss daher für $t \rightarrow \infty$ gegen den Gleichgewichtspunkt $(K,0)$ konvergieren. Liegt der Zustand in B_2 , so bewegt er sich nach links unten und erreicht daher entweder nach endlicher Zeit B_3 oder verbleibt für alle Zukunft in B_2 , muss dann aber auch für $t \rightarrow \infty$ gegen $(K,0)$ konvergieren. Liegt er dagegen in B_1 , so bewegt er sich nach links oben und erreicht nach endlicher Zeit B_2 von wo er wiederum gegen $(K,0)$ konvergiert. Es folgt

Satz 1.4.1

Ist $K \leq d/c$, so gilt für alle Lösungen $(x(t), y(t))$ von (1.5) mit Anfangswerten $x_0 > 0$ und $y_0 \geq 0$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0 .$$

Es handelt sich hier um die Situation, in der die Kapazitätsgrenze der Beute nicht größer ist als der Mindestbestand, der an Beute vorhanden sein muss, damit irgendeine positive Räuberichte Bestand haben kann. Die Räuber müssen dann aussterben, und die Beutedichte verhält sich asymptotisch so wie bei Abwesenheit der Räuber.

1.4.3 Eine Ljapunov-Funktion

Es sei nun

$$K > \frac{d}{c}$$

vorausgesetzt. In diesem Falle existiert genau ein Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) im Innern von \mathbb{R}_+^2 , wobei

$$x_g = \frac{d}{c}, y_g = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right).$$

Für $x > 0, y > 0$ ist dann (1.5) äquivalent zu

$$\frac{\dot{x}}{x} = -\frac{a}{K}(x - x_g) - b(y - y_g), \frac{\dot{y}}{y} = c(x - x_g).$$

Für die bereits im letzten Abschnitt (allerdings mit anderem Gleichgewichtspunkt) definierte Funktion

$$V(x, y) := c(x - x_g \log x) + b(y - y_g \log y)$$

gilt dann für alle Lösungen (x, y) von (1.5) im Innern von \mathbb{R}_+^2

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V(x, y) &= c(x - x_g) \frac{\dot{x}}{x} + b(y - y_g) \frac{\dot{y}}{y} \\ &= c(x - x_g) \left[-\frac{a}{K}(x - x_g) - b(y - y_g)\right] + b(y - y_g) c(x - x_g) \\ &= -\frac{ac}{K}(x - x_g)^2 \leq 0 \end{aligned}$$

und

$$\frac{d}{dt} V(x, y) = 0 \text{ genau dann, wenn } x = x_g.$$

V ist also eine im Inneren von \mathbb{R}_+^n definierte Ljapunov-Funktion für (1.5). Sie nimmt ihr eindeutig bestimmtes Minimum in (x_g, y_g) an, und für alle $\alpha \geq V(x_g, y_g)$ sind die Mengen

$$M_\alpha := \{(x, y) : V(x, y) \leq \alpha\}$$

nichtleere, kompakte und positiv invariante Teilmengen des Inneren von \mathbb{R}_+^n . Jeder Startpunkt (x_0, y_0) einer Lösung von (1.5) mit $x_0, y_0 > 0$ liegt in einer dieser Mengen (man wähle dazu $\alpha = V(x_0, y_0)$), und die zugehörige Lösung verbleibt dort für alle Zukunft, ist daher beschränkt und für alle $t \geq 0$ definiert.

Nach dem Invarianzprinzip gilt für die (nichtleere) Limesmenge

$$\omega(x_0, y_0) \subseteq \Gamma_\beta = \{(x, y) : V(x, y) = \beta\}$$

mit einem $\beta \geq V(x_g, y_g)$, und außerdem ist $\dot{V} = 0$ auf ganz $\omega(x_0, y_0)$. Das heißt aber, dass alle Limespunkte in der ersten Komponente gleich x_g sind. Wäre nun $\beta > V(x_g, y_g)$, so würde

$\omega(x_0, y_0)$ aus einem oder zwei Punkten bestehen, die keine Gleichgewichtspunkte sind, im Widerspruch zur Invarianz von $\omega(x_0, y_0)$. Also ist $\beta = V(x_g, y_g)$ und daher $\omega(x_0, y_0) = \{(x_g, y_g)\}$. Es gilt somit

Satz 1.4.2

Ist $K > d/c$, so gilt für alle Lösungen $(x(t), y(t))$ von (1.5) mit Anfangswerten $x_0 > 0$ und $y_0 > 0$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_g = \frac{d}{c}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y_g = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{d}{cK}\right).$$

Langfristig stellen sich also in jedem Fall konstante Populationsbestände ein, die von den Parametern a, b, c, d, e abhängen. Eingriffe von außen (Fischfang, DDT) lassen sich auch hier als Verringerung von a und Vergrößerung von d interpretieren. Welche Wirkungen haben diese Eingriffe auf die sich langfristig einstellenden Populationsbestände?

Aufgabe 1.2

Erklären Sie anhand des Modells (1.5) die Geschichte aus 1.1.2 (Schildläuse und Marienkäfer).

1.4.4 Zweites Modell: Nährstoffkreislauf

In (1.5) wurde die Beschränkung des Wachstums der Beute durch die logistische Differentialgleichung erreicht, die sich mit innerspezifischer Konkurrenz begründen lässt. Zu einer anderen Art von Beschränkung kommt man, wenn man annimmt, dass der Aufbau von Biomasse eines bestimmten limitierenden Nährstoffs (z. B. Kohlenstoff) bedarf, der nur in begrenzter Menge vorhanden ist. Fressen ist dann gleichzusetzen mit Transport von Nährstoff von einer Spezies in eine andere. Ich betrachte hier ein einfaches Modell für eine einzige Art, etwa pflanzliches Plankton, die einen Nährstoff in anorganischer Form aufnimmt, um die eigene Biomasse aufzubauen. Die Pflanze ist hier der Räuber, der Nährstoff die Beute. Durch den Zerfall von Pflanzen gelangt der Nährstoff in einen dritten Zustand, nämlich als totes organisches Material (Detritus), das von den Pflanzen nicht aufgenommen werden kann. Der Detritus zerfällt aber (wird remineralisiert) zu anorganischem Material, das von den Pflanzen wieder aufgenommen werden kann.

Es sei x der Anteil des Nährstoffs, der im anorganischen Material, y der Anteil, der in den Pflanzen, und z der Anteil, der im Detritus enthalten ist. Nimmt man an, dass die Zerfallsprozesse (der Pflanzen zu Detritus und des Detritus zu anorganischem Material) exponentiell erfolgen und dass zwischen anorganischem Material und Pflanzen eine Räuber-Beute-Beziehung vom Lotka-Volterra-Typ besteht, so erhält man ein Modell der Gestalt

$$\begin{aligned}\dot{x} &= az - bxy \\ \dot{y} &= bxy - cy \\ \dot{z} &= cy - az\end{aligned}$$

mit $a, b, c > 0$. Jeder Term auf der rechten Seite tritt zweimal auf, einmal mit negativem und einmal mit positivem Vorzeichen. Daher ist $\dot{x} + \dot{y} + \dot{z} = 0$ und also $x + y + z = \text{const.}$ Wegen der

Interpretation der drei Variablen als Anteile wird $x + y + z = 1$ gewählt. Nach Elimination von $z = 1 - x - y$ ergibt sich

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a(1 - x - y) - bxy \\ \dot{y} &= bxy - cy\end{aligned}\tag{1.6}$$

mit interpretationsfähigen Lösungen im Dreieck

$$\Delta := \{(x, y) : x \geq 0, y \geq 0, x + y \leq 1\}.$$

Aufgabe 1.3

Zeigen Sie, dass Δ bzgl. (1.6) positiv invariant ist und daher (wegen der Kompaktheit von Δ) die Lösungen von (1.6) mit Anfangswerten in Δ für alle Zeiten $t \geq 0$ existieren.

Eine Interpretation als Epidemie-Modell: (1.6) lässt sich auch als ein Epidemie-Modell interpretieren, nämlich als Modifikation von (1.2), bei der die immunen Personen nach einer gewissen mittleren Dauer ihre Immunität wieder verlieren und damit gesund, aber ansteckbar sind, als „Beute“ den Infizierten also wieder zur Verfügung stehen. Der interpretierbare Bereich ist hier ebenfalls Δ .

Analyse des Modells

Aufgabe 1.4

Zeigen Sie: Ist $b \leq c$, so besitzt (1.6) in Δ genau einen Gleichgewichtspunkt, nämlich $(1, 0)$, und alle Lösungen von (1.6) mit Anfangswert in Δ streben für $t \rightarrow \infty$ gegen ihn.

Aufgabe 1.5

Zeigen Sie: Ist $b > c$, so besitzt (1.6) in Δ genau zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich $(1, 0)$ und einen weiteren (x_g, y_g) , der im Inneren von Δ liegt. Skizzieren Sie das Richtungsfeld bzw. die Bereiche einheitlichen Vorzeichens von \dot{x} und \dot{y} .

Aufgabe 1.6

Zeigen Sie für den Fall $b > c$ und mit dem inneren Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) , dass durch

$$V(x, y) := x - \left(x_g + \frac{a}{b}\right) \log\left(x + \frac{a}{b}\right) + y - y_g \log y$$

eine Ljapunov-Funktion für (1.6) definiert ist mit

$$\dot{V}(x, y) = -\frac{ab(a+b)}{(a+c)(a+bx)}(x-x_g)^2.$$

Untersuchen Sie mit ihrer Hilfe das Langzeitverhalten der in Δ startenden Lösungen.

1.4.5 Ökologische Differentialgleichungen und Lotka-Volterra-Modelle

HOFBAUER / SIGMUND (1988) bezeichnen Systeme von Differentialgleichungen der Form

$$\dot{x}_i = x_i h_i(x_1, \dots, x_n) \text{ für } i = 1, \dots, n$$

als *ökologische Differentialgleichungen*. Dabei seien die h_i auf (einer offenen Obermenge von) \mathbb{R}_+^n stetig differenzierbare, reellwertige Funktionen. Dahinter steht die Vorstellung, dass die x_i die Dichte (Populationsgröße, Biomasse) einer Spezies beschreiben. h_i ist die exponentielle Wachstumsrate der Spezies i , abhängig von den Populationsdichten. Eine Besonderheit solcher Systeme ist, dass alle Randflächen

$$R_i = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i = 0\}$$

von \mathbb{R}_+^n positiv invariant sind: Eine Population, die nicht da ist, kann nicht plötzlich entstehen, für ihr Wachstum ist ihr Vorhandensein erforderlich. Damit ist auch das Innere von \mathbb{R}_+^n positiv invariant, was allerdings nicht ausschließt, dass dort startende Lösungen langfristig gegen den Rand tendieren, was als Aussterben einer oder mehrerer Populationen zu deuten ist. Eine Fragestellung, die sich aus der Interpretation der Differentialgleichungen als Modell eines ökologischen Systems ergibt, ist die nach seiner *Permanenz*: Halten sich die Lösungen vom Rand des \mathbb{R}_+^n fern oder kommen sie ihm beliebig nahe?

Ökologische Differentialgleichungen, in denen die exponentiellen Wachstumsraten h_i affin lineare Funktionen der Populationsdichten sind, heißen *Lotka-Volterra-Systeme*. Ihre allgemeine Form lautet also

$$\dot{x}_i = x_i \left(a_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j \right) \text{ für } i = 1, \dots, n$$

mit reellen Konstanten a_i, b_{ij} . Die Interaktion zwischen zwei Spezies wird hier immer durch das Produkt der Populationsdichten beschrieben. Die Größe

$$b_{ij} = \frac{\partial h_i}{\partial x_j}$$

beschreibt den Einfluß, den die Spezies j auf die Spezies i ausübt: Interagieren die beiden gar nicht direkt miteinander (z. B. Fleischfresser und Pflanze), so wird $b_{ij} = b_{ji} = 0$ sein. Sind beide Größen von 0 verschieden und unterschiedlichen Vorzeichens, so spricht man von einer *Räuber-Beute-Beziehung*, sind beide negativ, von einer *Konkurrenz-Beziehung*, und sind schließlich beide positiv, so liegt eine *symbiotische* oder *kooperative Beziehung* vor. Für konkrete Mehrspezies-Systeme wird man in der Regel leicht Informationen zu den Vorzeichen der b_{ij} bekommen, während die absoluten Zahlenwerte eher schwer zu erheben sind. Die Frage ist, ob sich aus diesen qualitativen Informationen Schlüsse auf das qualitative Verhalten der Lösungen der Differentialgleichungen ziehen lassen.

1.5 Theoretischer Exkurs: Stabilität und Attraktivität von Gleichgewichtspunkten

Wie bereits in Abschnitt 1.3 sei ein deterministisches dynamisches System in allgemeiner Form vorgegeben entweder als ein System von Differentialgleichungen

$$\dot{x} = f(x) \tag{1.7}$$

mit einem offenen Zustandsraum $X \subseteq \mathbb{R}^n$ und einer stetig differenzierbaren Funktion $f : X \rightarrow \mathbb{R}^n$ oder als Iterationsprozess

$$x(t+1) = F(x(t)) \tag{1.8}$$

mit einem Zustandsraum $X \subseteq \mathbb{R}^n$ und einer stetigen Funktion $F : X \rightarrow X$. $\Phi : D \subseteq \mathbb{R}^{1+n} \rightarrow X$ bezeichne wieder den Fluss des dynamischen Systems.

In Abschnitt 1.3 wurde gezeigt, dass Limesmengen unter bestimmten „natürlichen“ Voraussetzungen nichtleer, kompakt und invariant sind, Lösungen also dazu neigen, gegen derartige Mengen zu konvergieren. Umgekehrt hat aber nicht jede invariante Menge die Eigenschaft, dass außerhalb von ihr startende Lösungen langfristig in ihr landen. So besitzt etwa das Lotka-Volterra-Modell (1.5) im Falle $K > d/c$ drei Gleichgewichtspunkte, aber alle im Inneren von \mathbb{R}^2 startenden Lösungen landen langfristig in einem von ihnen, während die anderen nur von Lösungen auf dem Rand von \mathbb{R}^2 angesteuert werden. In diesem Abschnitt wird die Frage untersucht, ob und ggf. wie man es Gleichgewichtspunkten ansehen kann, dass sie für Lösungen in diesem Sinne „attraktiv“ sind. Die dazu erforderlichen Begriffe lassen sich auch für andere invariante Mengen bilden.

Dazu denke man sich irgendeine Norm $\| \cdot \|$ in \mathbb{R}^n fest vorgegeben. Für eine nichtleere, kompakte Menge $K \subset \mathbb{R}^n$ und ein $x \in \mathbb{R}^n$ bezeichne

$$d(x, K) := \min_{y \in K} \|x - y\|.$$

1.5.1 Attraktivität und Stabilität invarianter Mengen

Definition 1.5.1

$K \subseteq X$ sei nichtleer, kompakt und invariant. Dann heißt die Menge

$$E(K) := \{x \in X : \lim_{t \rightarrow \infty} d(\Phi(t, x), K) = 0\}$$

der „Einzugsbereich“ von K . K heißt „attraktiv“ oder „Attraktor“, wenn eine offene Umgebung $U \supset K$ existiert, sodass

$$U \cap X \subseteq E(K).$$

Der Einzugsbereich von K ist also die Menge aller Startpunkte, deren Lösungen langfristig gegen K tendieren. Gehören dazu alle Punkte in einer Umgebung U von K , so heißt K attraktiv. In diesem Falle erreichen alle in $E(K)$ startenden Lösungen bereits *nach endlicher Zeit* die Umgebung U , d. h.

$$E(K) = \bigcup_{t \geq 0} \{x \in X : \Phi(t, x) \in U\}.$$

Daraus folgt wegen der Stetigkeit von $\Phi(t, \cdot)$

Satz 1.5.2

Ist die nichtleere, kompakte und invariante Menge $K \subseteq X$ attraktiv, so ist ihr Einzugsbereich $E(K)$ offen in X .

Definition 1.5.3

Eine nichtleere, kompakte und invariante Menge $K \subseteq X$ heißt „stabil“, wenn zu jeder Umgebung V von K eine Umgebung U von K existiert, sodass

$$\gamma^+(x) \subseteq V \text{ für alle } x \in U \cap X.$$

Ein stabiler Attraktor heißt auch „asymptotisch stabil“.

Eine Menge wird dabei eine *Umgebung* von K genannt, wenn K in ihrem Inneren enthalten ist.

Stabilität bedeutet, dass in der Nähe von K startende Lösungen in der Nähe von K bleiben. Die Bedingung an U ist gleichbedeutend damit, dass $\Phi(t, x) \subseteq V$ für alle $t \geq 0$, dass also

$$W := \bigcup_{t \geq 0} \Phi(t, U) \subseteq V.$$

W ist aber eine positiv invariante Menge. Es gilt somit

Satz 1.5.4

Die nichtleere, kompakte und invariante Menge $K \subseteq X$ ist genau dann stabil, wenn zu jeder Umgebung V von K eine positiv invariante Umgebung W von K mit $W \subseteq V$ existiert.

Man sagt dann auch, K besitze eine Umgebungsbasis aus positiv invarianten Umgebungen.

Aufgabe 1.7

Zeigen Sie, dass der innere Gleichgewichtspunkt des einfachen Lotka-Volterra-Modells (1.1) stabil, aber nicht attraktiv, und dass der innere Gleichgewichtspunkt des Lotka-Volterra-Modells (1.5) mit logistischem Wachstum der Beute, sofern existent, asymptotisch stabil ist.

Aus der Attraktivität lässt sich auch nicht umgekehrt auf die Stabilität schließen. Es kann nämlich sein, dass Lösungen, die in der Nähe von K starten, zunächst von K „weglaufen“, bevor sie dann doch gegen K konvergieren:

Ein attraktiver und instabiler Gleichgewichtspunkt

Es sei $X = \{(\cos \alpha, \sin \alpha) : \alpha \in [0, 2\pi)\} \subset \mathbb{R}^2$ der Einheitskreis. Zu jedem Punkt in X gehört genau ein Winkel $\alpha \in [0, 2\pi)$ und umgekehrt. Abbildungen von X in sich lassen sich daher als Abbildungen von $[0, 2\pi)$ in sich darstellen. Für ihre Stetigkeit ist zu beachten, dass $\alpha = 0$ und $\alpha = 2\pi$ den selben Punkt $(1, 0)$ in X repräsentieren. Eine solche Abbildung ist

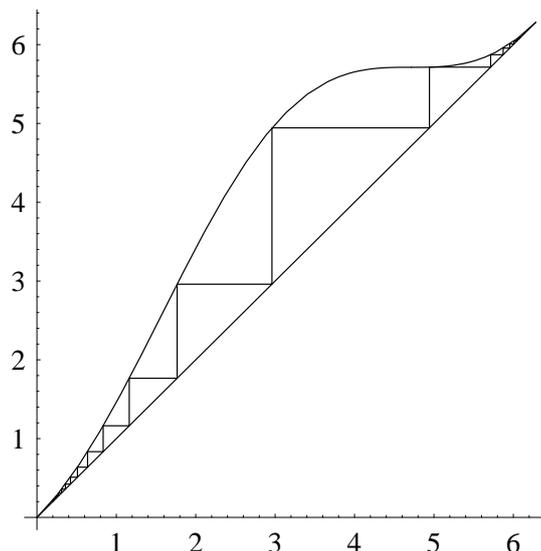
$$F(\alpha) := \alpha + 1 - \cos \alpha.$$

Es ist $F(0) = 0$, $F(2\pi) = 2\pi$ und $F(\alpha) > \alpha$ für alle $\alpha \in (0, 2\pi)$. Auf $[0, 2\pi]$ besitzt F zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich 0 und 2π . Jede durch $\alpha(t+1) = F(\alpha(t))$ definierte Iterationsfolge mit $\alpha(0) > 0$ konvergiert monoton gegen 2π (vgl. Abbildung 1.4). Der Gleichgewichtspunkt 2π ist also asymptotisch stabil, während der Gleichgewichtspunkt 0 instabil ist.

Die durch F auf dem Einheitskreis induzierte Abbildung identifiziert nun aber beide Gleichgewichtspunkte, sie fallen in $(1, 0)$ zusammen. Ein wenig oberhalb dieses Gleichgewichtspunkts startende Iterationsfolgen streben von ihm weg, umrunden den Kreis und konvergieren schließlich doch gegen $(1, 0)$. Dieser Gleichgewichtspunkt ist daher attraktiv, aber instabil.

Die hier definierte stetige Abbildung des Einheitskreises auf sich lässt sich auf ganz \mathbb{R}^2 erweitern, indem man in Polarkoordinaten (r, α) operiert und die beiden Koordinaten voneinander unabhängig behandelt:

$$G(r, \alpha) = \left(\frac{2r}{1+r}, F(\alpha) \right)$$

Abbildung 1.4: Iteration mit $F(\alpha) = \alpha + 1 - \cos \alpha$

beschreibt eine Abbildung, die die Winkel wie oben behandelt und in der für die Radien einen Iterationsprozess beschreibt, der für alle $r(0) > 0$ gegen 1 konvergiert. In kartesischen Koordinaten ausgedrückt, ergibt sich die auf \mathbb{R}^2 definierte, stetige Funktion

$$f(x, y) = \frac{2}{1+r} \begin{pmatrix} \cos\left(1 - \frac{x}{r}\right) & -\sin\left(1 - \frac{x}{r}\right) \\ \sin\left(1 - \frac{x}{r}\right) & \cos\left(1 - \frac{x}{r}\right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \text{ mit } r = \sqrt{x^2 + y^2}.$$

Das zugehörige diskrete dynamische System besitzt die beiden instabilen Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$ und $(1, 0)$. $(0, 0)$ ist nicht attraktiv, $(1, 0)$ dagegen ist es mit dem Einzugsbereich $\mathbb{R}^2 \setminus \{(0, 0)\}$.

Aufgabe 1.8

Konstruieren Sie auf analoge Weise ein System von zwei Differentialgleichungen mit einem attraktiven und zugleich instabilen Gleichgewichtspunkt.

1.5.2 Ljapunovs direkte Methode

Die Definitionen von Attraktivität und Stabilität operieren mit den Lösungen des betrachteten dynamischen Systems, die man deshalb kennen müsste, wollte man diese Eigenschaften unmittelbar überprüfen. Das ist aber in der Regel nicht der Fall. Das gilt übrigens bereits für die Bestimmung invarianter Mengen. Die einzigen invarianten Mengen, die sich immer bestimmen lassen, ohne auf die Dynamik des betrachteten Systems einzugehen, sind die Gleichgewichtspunkte. Dazu sind „nur“ die nichtlinearen Gleichungssysteme

$$f(x) = 0 \text{ bzw. } F(x) = x$$

zu lösen. Auch das muss nicht immer einfach oder auch nur möglich sein, ist aber ein mathematisches Problem von einer anderen Qualität als die geschlossene Lösung eines Systems von Differentialgleichungen oder Iterationsprozessen.

Im Folgenden geht es darum, Kriterien für die Attraktivität und Stabilität von Gleichgewichtspunkten zu entwickeln, die ohne explizite Kenntnis der Lösungen in ihrer Nähe auskommen. Eine davon ist Ljapunovs „direkte Methode“, die mit Ljapunov-Funktionen operiert und in den behandelten Beispielen bereits eingesetzt wurde: Hat man eine Ljapunov-Funktion, die in dem betrachteten Gleichgewichtspunkt ein striktes Minimum hat, so lassen sich über dessen (asymptotische) Stabilität Aussagen machen:

Der Einfachheit halber sei vorausgesetzt, dass der Gleichgewichtspunkt \bar{x} ein innerer Punkt von X , dass ferner $U \subseteq X$ eine Umgebung von \bar{x} und $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Ljapunov-Funktion sei, für die

$$V(\bar{x}) < V(x) \text{ für alle } x \in U \text{ mit } x \neq \bar{x} .$$

Für alle $\alpha > V(\bar{x})$ bezeichne H_α die Zusammenhangskomponente von

$$N_\alpha = \{x \in U : V(x) < \alpha\} ,$$

die \bar{x} enthält. Dann ist offenbar

$$\{H_\alpha : \alpha > V(\bar{x})\}$$

eine Umgebungsbasis von \bar{x} . Für hinreichend kleine α sind die H_α außerdem positiv invariant. Im Falle eines kontinuierlichen dynamischen Systems gilt das, sobald $\overline{H_\alpha} \subset U$. Im Falle eines diskreten dynamischen Systems ist wegen $F(\bar{x}) = \bar{x} \in U$ für hinreichend kleine α

$$F(H_\alpha) \subset U \text{ und daher } F(H_\alpha) \subseteq N_\alpha$$

wegen der Eigenschaft von V , Ljapunov-Funktion zu sein. Wegen der Stetigkeit von F ist andererseits $F(H_\alpha)$ zusammenhängend, liegt also in einer einzigen Zusammenhangskomponente von N_α , bei der es sich wegen $F(\bar{x}) = \bar{x} \in H_\alpha$ aber nur um H_α handeln kann, d. h. es ist $F(H_\alpha) \subseteq H_\alpha$, H_α ist also positiv invariant.

Die H_α bilden also in beiden Fällen eine positiv invariante Umgebungsbasis von \bar{x} , also ist der Gleichgewichtspunkt \bar{x} stabil.

Ist außerdem in U

$$\dot{V}(x) < 0 \text{ für alle } x \neq \bar{x} ,$$

so folgt aus den Invarianzprinzip, dass \bar{x} asymptotisch stabil ist. Die letzte Bedingung setzt natürlich voraus, dass \dot{V} definiert ist:

Satz 1.5.5 (AMANN (1983, 261), LASALLE (1986, 11))

Seien \bar{x} ein Gleichgewichtspunkt im Inneren von X , $U \subseteq X$ eine Umgebung von \bar{x} und $V : U \rightarrow \mathbb{R}$ eine differenzierbare Ljapunov-Funktion mit

$$V(\bar{x}) < V(x) \text{ für alle } x \in U \text{ mit } x \neq \bar{x} .$$

Dann ist der Gleichgewichtspunkt \bar{x} stabil. Gilt außerdem in U

$$\dot{V}(x) < 0 \text{ für alle } x \neq \bar{x} ,$$

so ist \bar{x} asymptotisch stabil.

Ljapunov-Funktionen sind ein mächtiges Instrument für Stabilitätsuntersuchungen, *wenn man sie zur Verfügung hat*. Da aber liegt genau das Problem: Es gibt keine allgemeine Methode, mit

der sich zu einem gegebenen dynamischen System geeignete Ljapunov-Funktionen konstruieren lassen. Eine andere allgemeine Methode zur Untersuchung der asymptotischen Stabilität von Gleichgewichtspunkten wird im Folgenden entwickelt. Sie beruht darauf, das dynamische System in einer Umgebung des Gleichgewichtspunktes zu *linearisieren*, d. h. durch ein lineares System zu ersetzen mit dem Ziel, die Stabilitätseigenschaften des linearen auf das nichtlineare System zu übertragen. Ljapunov-Funktionen dienen dabei als „Transportmittel“. Zunächst einmal muss daher ihre Bedeutung für lineare Systeme untersucht werden.

1.5.3 Ljapunov-Funktionen für lineare Systeme

Für ein lineares System

$$\dot{x} = A x \quad (1.9)$$

bzw.

$$x(t+1) = A x(t) \quad (1.10)$$

mit $A \in \mathbb{R}^{n,n}$ wird eine Ljapunov-Funktion der Form

$$V(x) = \frac{1}{2} x^T C x \quad (1.11)$$

gesucht, wobei $C \in \mathbb{R}^{n,n}$ symmetrisch. Aus Satz 1.5.5 ergäbe sich die asymptotische Stabilität des Nullpunkts, wenn C positiv definit und

$$\dot{V}(x) < 0 \text{ für alle } x \neq 0 .$$

Die Frage ist, ob sich eine solche Ljapunov-Funktion immer finden lässt, wenn der Nullpunkt asymptotisch stabil ist. Für das System linearer Differentialgleichungen (1.9) ist

$$\dot{V}(x) = x^T C A x \text{ für alle } x \in \mathbb{R}^n ,$$

für das diskrete lineare Systeme (1.10) dagegen

$$\dot{V}(x) = \frac{1}{2} x^T (A^T C A - C) x \text{ für alle } x \in \mathbb{R}^n .$$

Hilfssatz 1.5.6

Ist der Nullpunkt ein attraktiver Gleichgewichtspunkt von (1.9) bzw. (1.10), so existiert zu jeder quadratischen Form

$$W(x) = x^T D x$$

auf \mathbb{R}^n mit einer symmetrischen Matrix $D \in \mathbb{R}^{n,n}$ genau eine Funktion V der Form (1.11) mit einer symmetrischen Matrix $C \in \mathbb{R}^{n,n}$, sodass

$$\dot{V}(x) = W(x) \text{ für alle } x \in \mathbb{R}^n . \quad (1.12)$$

Wählt man W negativ definit, so ist V positiv definit.

Beweis: (1.12) ist, bei gegebenem W bzw. D und gesuchtem V bzw. C , ein lineares Gleichungssystem mit $n(n+1)/2$ Gleichungen und ebensovielen unbekanntem Koeffizienten der symmetrischen Matrix C . Bekanntlich besitzt ein solches Gleichungssystem genau dann eine eindeutige Lösung, wenn das zugehörige homogene System nur die triviale Lösung besitzt, wenn also

aus $\dot{V} \equiv 0$ folgt, dass $V \equiv 0$. In der Tat folgt aber für den Fluss Φ des linearen dynamischen Systems aus $\dot{V} \equiv 0$, dass $V(\Phi(t, x)) = V(x)$ konstant für alle $t \geq 0$. Andererseits gilt wegen $\Phi(t, x) \rightarrow 0$ auch $V(\Phi(t, x)) \rightarrow 0$ und daher $V(x) = 0$ für alle $x \in \mathbb{R}^n$.

Ist nun W negativ definit, also $\dot{V}(x) < 0$ für alle $x \neq 0$, so ist, da $V(\Phi(t, x)) \rightarrow 0$ streng monoton fällt,

$$V(x) = V(\Phi(0, x)) > \lim_{t \rightarrow \infty} V(\Phi(t, x)) = 0 \text{ für alle } x \neq 0.$$

□

Damit gilt

Satz 1.5.7

Für ein lineares dynamisches System der Form (1.9) oder (1.10) sind die folgenden Bedingungen äquivalent:

- (a) Der Nullpunkt ist asymptotisch stabil.
- (b) Der Nullpunkt ist attraktiv.
- (c) Es existiert eine quadratische, positiv definite Ljapunov-Funktion V der Gestalt (1.11) auf \mathbb{R}^n , sodass \dot{V} negativ definit ist.
- (d) Zu jeder negativ definiten quadratischen Form W auf \mathbb{R}^n existiert eine quadratische, positiv definite Ljapunov-Funktion V der Gestalt (1.11), sodass $\dot{V} = W$.

Als weitere äquivalente Bedingung lässt sich, getrennt nach kontinuierlichem und diskretem dynamischen System, die Lage der Eigenwerte der Systemmatrix A nennen:

- Im kontinuierlichen Fall: Die Realteile aller Eigenwerte von A sind negativ.
- Im diskreten Fall: Die Absolutbeträge aller Eigenwerte von A sind kleiner als 1.

1.5.4 Das Linearisierungsprinzip

Sei \bar{x} ein Gleichgewichtspunkt von (1.7) bzw. (1.8) im Inneren von X , an dem f bzw. F differenzierbar sei. $Df(\bar{x})$ bzw. $DF(\bar{x})$ bezeichne die Ableitungsmatrix. Für

$$z = x - \bar{x}$$

ist dann

$$f(\bar{x} + z) = Df(\bar{x}) z + r(z) \text{ bzw. } F(\bar{x} + z) = \bar{x} + DF(\bar{x}) z + r(z)$$

mit einer auf $X - \bar{x}$ definierten Abbildung r , für die

$$\lim_{z \rightarrow 0} \frac{r(z)}{\|z\|} = 0.$$

Einsetzen in (1.7) bzw. (1.8) liefert die äquivalenten (nur um \bar{x} verschobenen) Systeme

$$\dot{z} = Df(\bar{x}) z + r(z) \text{ bzw. } z(t+1) = DF(\bar{x}) z(t) + r(z(t))$$

mit dem Gleichgewichtspunkt 0 , der genau dann asymptotisch stabil ist, wenn der Gleichgewichtspunkt \bar{x} von (1.9) bzw. (1.10) es ist.

Das *Linearisierungsprinzip* besteht nun darin, den Term $r(z)$ einfach wegzulassen und die linearen Systeme

$$\dot{z} = Df(\bar{x}) z \text{ bzw. } z(t+1) = DF(\bar{x}) z(t)$$

zu betrachten und von ihren Eigenschaften auf die von (1.9) bzw. (1.10) in der Nähe von \bar{x} zu schließen:

Ist der Nullpunkt für diese linearen Systeme asymptotisch stabil, so existiert, wie eben gezeigt, eine positiv definite, quadratische Funktion $V : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$, für die (bezogen auf die *linearen* Systeme)

$$\dot{V}(z) = -z^T z = -\|z\|^2 \text{ für alle } z \in \mathbb{R}^n .$$

Die Idee ist jetzt, diese Funktion V als Ljapunov-Funktion für die *nichtlinearen* Systeme einzusetzen. Und in der Tat lässt sich wegen der Eigenschaft der Abbildung r zeigen, dass für eine hinreichend kleine Nullumgebung U (jetzt bezogen auf die *nichtlinearen* Systeme) gilt:

$$\dot{V}(z) \leq -\frac{1}{2} \|z\|^2 \text{ für alle } z \in U .$$

Aufgabe 1.9

Führen sie diesen Schluss, getrennt für das kontinuierliche und das diskrete dynamische System, genauer aus.

Damit ist aber mit der direkten Methode von Ljapunov gezeigt, dass \bar{x} ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt von (1.9) bzw. (1.10) ist. Es gilt also:

Satz 1.5.8

Sei $\bar{x} \in X$ ein Gleichgewichtspunkt von (1.7). Die Realteile aller Eigenwerte von $Df(\bar{x})$ seien negativ. Dann ist \bar{x} asymptotisch stabil.

Satz 1.5.9

Sei \bar{x} ein Gleichgewichtspunkt von (1.8) im Inneren von X . F sei an der Stelle \bar{x} differenzierbar, und die Absolutbeträge aller Eigenwerte von $DF(\bar{x})$ seien kleiner als 1. Dann ist \bar{x} asymptotisch stabil.

Es handelt sich hier jeweils um eine *hinreichende* Bedingung für die asymptotische Stabilität eines Gleichgewichtspunktes. Dass sie nicht allzu stark verletzt werden darf, ohne dass die asymptotische Stabilität verloren geht, besagen die beiden folgenden, hier ohne Beweis angegebenen Sätze:

Satz 1.5.10 (HIRSCH/SMALE (1974, 187))

Besitzt unter den allgemeinen Voraussetzungen von Satz 1.5.8 $Df(\bar{x})$ einen Eigenwert mit positivem Realteil, so ist der Gleichgewichtspunkt \bar{x} instabil.

Satz 1.5.11 (LASALLE (1986, 38))

Besitzt unter den allgemeinen Voraussetzungen von Satz 1.5.9 $DF(\bar{x})$ einen Eigenwert mit einem Absolutbetrag größer als 1, so ist der Gleichgewichtspunkt \bar{x} instabil.

Keine Aussage macht das Linearisierungsprinzip dagegen für den Fall, dass ein Eigenwert auf der Grenze, also auf der imaginären Achse bzw. auf dem Rand des komplexen Einheitskreises liegt. Was dann passiert, hängt an dem Term $r(z)$, der bei der Linearisierung gerade weggelassen wurde.

1.5.5 Ein beliebter Fehlschluss

Die asymptotische Stabilität von Gleichgewichtspunkten mit dem Linearisierungsprinzip entsprechend den Sätzen 1.5.8 und 1.5.9 zu testen, ist bei konkret vorliegenden dynamischen Systemen oft das einzige, was sich auf analytischem Wege machen lässt. Hat man auf diesem Wege einen asymptotisch stabilen Gleichgewichtspunkt \bar{x} gefunden, so ist das immerhin eine Lösung, in die das System langfristig hineinlaufen kann. Es ist aber falsch und kurzschlüssig, daraus zu folgern, dass *alle* Lösungen langfristig gegen \bar{x} tendieren. Die Aussage selbst mag richtig sein und sich durch numerische Simulationen an Zahlenbeispielen bestätigen lassen. Sie kann aber bei nichtlinearen Systemen niemals allein aus dem Linearisierungsprinzip mathematisch abgeleitet werden. Der Grund ist der, dass Attraktivität und Stabilität *lokale* Begriffe sind, sie machen Aussagen über Lösungen in einer Umgebung von \bar{x} . Wie groß die ist, ist aber nicht gesagt, sie kann also auch winzig klein sein, das weiß man zunächst nicht. Anders ist die Lage, wenn eine Ljapunov-Funktion zur Verfügung steht, deren Definitionsbereich dann ja auch bekannt ist, sodass sich über dort startende Lösungen meistens Aussagen machen lassen.

Ein Beispiel

Für das System von zwei Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x h(x, y) - y \\ \dot{y} &= x + y h(x, y) \end{aligned} \quad \text{bzw.} \quad \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} h(x, y) & -1 \\ 1 & h(x, y) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} =: f(x, y)$$

mit einer stetig differenzierbaren Funktion $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ ist $(0, 0)$ der einzige Gleichgewichtspunkt. Wegen

$$Df(0, 0) = \begin{pmatrix} h(0, 0) & -1 \\ 1 & h(0, 0) \end{pmatrix}$$

ist dieser asymptotisch stabil, falls $h(0, 0) < 0$. Andererseits ist mit $r = \sqrt{x^2 + y^2}$

$$\dot{r} = \frac{x \dot{x} + y \dot{y}}{r} = \frac{h(x, y)(x^2 + y^2)}{r} = h(x, y) r.$$

Ob eine Lösung im Sinne der euklidischen Norm sich dem Nullpunkt gerade nähert oder sich von ihm entfernt, hängt also von dem Vorzeichen von h an der jeweils aktuellen Stelle ab. Wählt man nun h radialsymmetrisch mit wechselndem Vorzeichen, etwa

$$h(x, y) = -4 + 5(x^2 + y^2) - (x^2 + y^2)^2,$$

so streben die Lösungen für $1 < x^2 + y^2 < 4$ vom Nullpunkt weg.

Aufgabe 1.10

Untersuchen Sie das Differentialgleichungssystem bei dieser Wahl von h auf das Langzeitverhalten seiner Lösungen.

1.5.6 Kriterien für die asymptotische Stabilität von Gleichgewichtspunkten

Für die Überprüfung der asymptotischen Stabilität eines Gleichgewichtspunktes \bar{x} ist es nicht nötig, die Eigenwerte der Ableitung $Df(\bar{x})$ bzw. $DF(\bar{x})$ explizit zu bestimmen: Es genügt ja zu

wissen, dass ihre Realteile negativ bzw. ihre Absolutbeträge kleiner als 1 sind. Im Falle $n = 2$ lässt sich das der Matrix „direkt“ ansehen:

Aufgabe 1.11

Zeigen Sie: Die Realteile der Eigenwerte einer reellen $(2, 2)$ -Matrix

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

sind genau dann alle negativ, wenn

$$\det(A) := a d - b c > 0 \text{ und } \operatorname{spur}(A) := a + d < 0. \quad (1.13)$$

Aufgabe 1.12

Zeigen Sie: Die Absolutbeträge der Eigenwerte einer reellen $(2, 2)$ -Matrix

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

sind genau dann alle kleiner als 1, wenn

$$|\det(A)| < 1 \text{ und } |\operatorname{spur}(A)| < 1 + \det(A). \quad (1.14)$$

$\det(A)$ und $\operatorname{spur}(A)$ sind die Koeffizienten, die im charakteristischen Polynom von A auftreten. Es ist daher klar, dass die Eigenwerte von A durch sie eindeutig bestimmt sind. Die hier angegebenen Kriterien sind also genau genommen Aussagen über die Lage der Nullstellen reeller Polynome und zwar handelt es sich um den Spezialfall $n = 2$ allgemeiner Kriterien. Im ersten Fall (Realteile der Nullstellen) handelt es sich um das *Routh-Hurwitz-Kriterium*, im zweiten (Absolutbeträge der Nullstellen) um das *Schur-Cohn-Kriterium*. Beide haben die Form algebraischer Ungleichungen für die Koeffizienten des Polynoms.

Im allgemeinen Fall einer reellen (n, n) -Matrix sind die Eigenwerte die Lösungen der mit dem charakteristischen Polynom gebildeten Gleichung

$$p(\lambda) = \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0 \quad (1.15)$$

mit reellen Koeffizienten a_1, \dots, a_n . Gefragt ist nach Bedingungen an die Koeffizienten, unter denen die Lösungen von (1.15) allesamt einen negativen Realteil bzw. einen Absolutbetrag kleiner als 1 haben.

1.5.6.1 Das Routh-Hurwitz-Kriterium

Satz 1.5.12

Genau dann haben alle Lösungen von (1.15) einen negativen Realteil, wenn mit $a_0 = 1$ und $a_m = 0$ für $m > n$ die Determinanten

$$|a_1|, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ a_0 & a_2 \end{vmatrix}, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ a_0 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix}, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & a_7 \\ a_0 & a_2 & a_4 & a_6 \\ 0 & a_1 & a_3 & a_5 \\ 0 & a_0 & a_2 & a_4 \end{vmatrix}, \dots, \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & \dots & a_{2n-1} \\ a_0 & a_2 & \dots & a_{2n-2} \\ 0 & a_1 & \dots & a_{2n-3} \\ \dots & \vdots & \dots & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & a_n \end{vmatrix}$$

allesamt positiv sind.⁵

⁵GANTMACHER (1971, 168 ff)

Um den komplizierten Aufbau dieser Bedingung zu verdeutlichen, wird sie für kleine n betrachtet. Man beachte dabei, wo in den Determinanten überall 0 steht.

$$n = 2$$

Die Routh-Hurwitz-Bedingung lautet

$$a_1 > 0, a_1 a_2 > 0,$$

was zu

$$a_1 > 0, a_2 > 0$$

äquivalent ist, vgl. Aufgabe 1.11.

$$n = 3$$

Die Routh-Hurwitz-Bedingung lautet

$$a_1 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0, (a_1 a_2 - a_3) a_3 > 0,$$

was zu

$$a_1, a_2, a_3 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0$$

äquivalent ist.

$$n = 4$$

Die Routh-Hurwitz-Bedingung lautet

$$a_1 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0, (a_1 a_2 - a_3) a_3 - a_1^2 a_4 > 0, ((a_1 a_2 - a_3) a_3 - a_1^2 a_4) a_4 > 0,$$

was zu

$$a_1, a_2, a_3, a_4 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0, (a_1 a_2 - a_3) a_3 - a_1^2 a_4 > 0$$

äquivalent ist.

1.5.6.2 Das Schur-Cohn-Kriterium

Definition 1.5.13

Unter den „Inneren“ einer quadratischen Matrix werden die Matrix selber sowie alle Matrizen verstanden, die sich aus ihr durch Streichen der jeweils ersten und letzten $k = 1, 2, 3, \dots$ Zeilen und Spalten ergeben. Eine reelle, quadratische Matrix heie „im Innern positiv“, wenn die Determinanten aller ihrer Inneren positiv sind.

Satz 1.5.14

Genau dann haben alle Lsungen von (1.15) einen Absolutbetrag kleiner als 1, wenn

$$p(1) > 0, (-1)^n p(-1) > 0$$

und die beiden $(n-1, n-1)$ -Matrizen

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ a_1 & 1 & 0 & & & \\ a_2 & a_1 & 1 & 0 & & \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ a_{n-3} & & a_2 & a_1 & 1 & 0 \\ a_{n-2} & a_{n-3} & \cdots & a_2 & a_1 & 1 \end{pmatrix} \pm \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & a_n \\ 0 & & & 0 & a_n & a_{n-1} \\ 0 & & 0 & a_n & a_{n-1} & a_{n-2} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & a_n & a_{n-1} & a_{n-2} & & a_3 \\ a_n & a_{n-1} & a_{n-2} & \cdots & a_3 & a_2 \end{pmatrix}$$

im Innern positiv sind.⁶

$n = 2$

Die Schur-Cohn-Bedingung lautet

$$1 \pm a_1 + a_2 > 0, \quad 1 \pm a_2 > 0,$$

was zu

$$|a_1| < 1 + a_2, \quad |a_2| < 1$$

äquivalent ist, vgl Aufgabe 1.12.

$n = 3$

Die Schur-Cohn-Bedingung lautet

$$\begin{aligned} 1 + a_1 + a_2 + a_3 > 0 & \quad , \quad 1 - a_1 + a_2 - a_3 > 0 \\ 1 + a_2 - (a_1 + a_3) a_3 > 0 & \quad , \quad 1 - a_2 + (a_1 - a_3) a_3 > 0 \end{aligned}$$

und ist zu

$$|a_1 + a_3| < 1 + a_2, \quad |a_2 - a_1 a_3| < 1 - a_3^2$$

äquivalent.

1.6 Modelle mit beschränkter Fressrate der Räuber

Die Interaktionsterme $b x y$ bzw. $c x y$ zwischen Räuber und Beute in den Lotka-Volterra-Modellen besagen, dass jeder Räuber pro Zeiteinheit eine Menge an Beute vertilgt, die proportional zur vorhandenen Beute ist, und eine dazu ebenfalls proportionale Menge als eigene Biomasse anlegt. Bei großer Beutedichte ist diese Annahme problematisch, sowohl die Fress- als auch die Wachstumsrate der Räuber dürfte auch bei noch so reichlich vorhandener Beute beschränkt bleiben. Soll das berücksichtigt werden, so sind die für Lotka-Volterra-Modelle charakteristischen Produktterme zu ersetzen durch Ausdrücke der Form

$$f(x) y$$

⁶LASALLE (1986, 27)

mit monoton wachsenden, beschränkten Funktionen $f : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$, für die $f(0) = 0$. Eine rationale Funktion mit diesen Eigenschaften ist die in der mathematischen Biologie sehr gebräuchliche *Michaelis-Menten-Funktion*

$$f(x) = \frac{b x}{1 + \gamma x} \text{ mit } b, \gamma > 0,$$

in der mit $\gamma = 0$ auch der Lotka-Volterra-Term subsumiert ist.

Im Folgenden werden Modelle der allgemeinen Form

$$\begin{aligned} \dot{x} &= w(x) - f(x) y \\ \dot{y} &= g(x) y - d y \end{aligned} \quad (1.16)$$

betrachtet. $w(x)$ ist dabei die absolute Wachstumsrate der Beute, $f(x)$ die Fressrate und $g(x)$ die Wachstumsrate des einzelnen Räubers, allesamt abhängig von der Beutedichte x . $d > 0$ ist die konstante Sterberate der Räuber, genauer die Sterberate der Räuber bei nicht vorhandener Beute. Die Eigenschaften der Funktionen w, f, g werden noch zu präzisieren sein. Als Orientierung dient dabei der Spezialfall

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{b x y}{1 + \gamma x} \\ \dot{y} &= \frac{c x y}{1 + \gamma x} - d y \end{aligned} \quad (1.17)$$

mit positiven Konstanten a, b, c, d, K, γ .

1.6.1 Existenz und Beschränktheit der Lösungen

Bei dem folgenden, auf das allgemeine System (1.16) bezogenen Satz sind im Spezialfall (1.17) alle Voraussetzungen erfüllt:

Satz 1.6.1

Es seien w, f und g auf einer offenen Obermenge von $[0, \infty)$ definierte und stetig differenzierbare reelle Funktionen mit $w(0) = f(0) = g(0) = 0$, ferner d eine positive Konstante. Es existiere ein $\beta > 0$ mit

$$g(x) \leq \beta f(x) \text{ für alle } x \geq 0.$$

Die Funktion $w(x) + d x$ sei auf $[0, \infty)$ nach oben beschränkt. Dann sind für alle Anfangswerte $(x(0), y(0)) \in \mathbb{R}_+^2$ die zugehörigen Lösungen von (1.16) für alle Zeiten $t \geq 0$ definiert und beschränkt. Für alle hinreichend großen $k > 0$ sind die Dreiecke

$$\Delta_k := \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : \beta x + y \leq k\}$$

positiv invariant.

Beweis: Aus $w(0) = f(0) = 0$ folgt die positive Invarianz von \mathbb{R}_+^2 und seines Randes. Zu zeigen bleibt nur noch die positive Invarianz von Δ_k . Denn da jedes Element von \mathbb{R}_+^2 in einem solchen

Dreieck liegt, folgt dann die Beschränktheit und damit auch die Existenz der Lösungen für alle $t \geq 0$. Nun ist aber für jede Lösung von (1.16) wegen $g(x) \leq \beta f(x)$

$$\frac{d}{dt}(\beta x + y) = \beta \dot{x} + \dot{y} \leq \beta w(x) - d y = \beta (w(x) + d x) - d (\beta x + y) .$$

Nach Voraussetzung ist für alle hinreichend großen $k > 0$

$$\beta (w(x) + d x) \leq d k$$

und daher

$$\frac{d}{dt}(\beta x + y) \leq 0, \text{ falls } \beta x + y \geq k ,$$

woraus die Behauptung folgt. \square

1.6.2 Aussterben der Räuber

Es sei jetzt vorausgesetzt, dass die Beute ohne Räuber beschränkt wachsen würde: Es gebe ein $K > 0$, sodass

$$w(x) > 0 \text{ für alle } x \in (0, K) \text{ und } w(x) < 0 \text{ für alle } x > K .$$

In (1.17) wird das durch die logistische Gleichung realisiert. (1.16) besitzt dann die Gleichgewichtspunkte $(0, 0)$ und $(K, 0)$. Jede Lösung mit $x(0) > 0$ und $y(0) = 0$ strebt langfristig gegen $(K, 0)$. Der Gleichgewichtspunkt $(0, 0)$ ist daher in jedem Fall instabil. Ob die Räuber auch bei positivem Anfangswert $y(0)$ aussterben, hängt nun davon ab, ob die Beutedichte K zu ihrem Überleben ausreicht oder nicht:

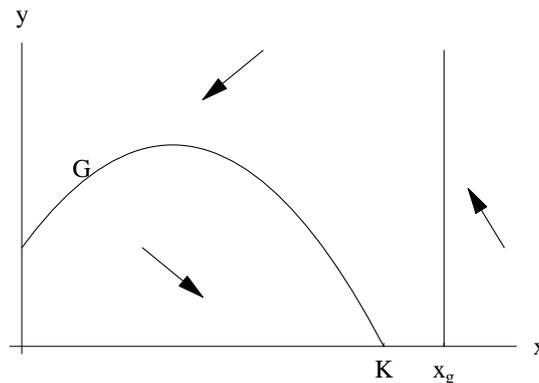


Abbildung 1.5: Aussterben der Räuber im Falle $K < x_g$

Satz 1.6.2

Über die Voraussetzungen von Satz 1.6.1 hinaus seien f und g streng monoton wachsend, ferner existiere ein $K > 0$, sodass

$$w(x) > 0 \text{ für alle } x \in (0, K) \text{ und } w(x) < 0 \text{ für alle } x > K .$$

Ist dann $g(K) \leq d$, so gilt für alle Lösungen von (1.16) mit $x(0) > 0$ und $y(0) \geq 0$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K \text{ und } \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0 .$$

Beweis: Ist $g(x) < d$ für alle $x > 0$, so ist im Inneren von \mathbb{R}_+^2 überall $\dot{y} < 0$. Durch die Kurve

$$y = G(x) := \frac{w(x)}{f(x)}$$

wird \mathbb{R}_+^2 in zwei Teile zerlegt. Oberhalb der Kurve (und rechts von $x = K$) ist $\dot{x} < 0$, unterhalb von ihr ist $\dot{x} > 0$. Eine oberhalb von der Kurve befindliche Lösung fällt in beiden Komponenten monoton, sie strebt daher entweder gegen $(K, 0)$ oder landet nach endlicher Zeit unterhalb der Kurve und bleibt dann dort für alle Zukunft. $x(t)$ wächst dann, während $y(t)$ weiter fällt, die Lösung muss daher für $t \rightarrow \infty$ gegen $(K, 0)$ streben.

Existiert dagegen ein (eindeutig bestimmtes) $x_g > 0$ mit $g(x_g) = d$, so ist $x_g > K$, und für $x > x_g$ ist $\dot{x} < 0$ und $\dot{y} > 0$ (s. Abbildung 1.5). Ein in diesem Bereich startende Lösung erreicht dann aber nach endlicher Zeit den Bereich links von x_g und bleibt dort für alle Zukunft, sodass jetzt wieder die Argumentation des ersten Teils greift. \square

1.6.3 Stationäre Koexistenz von Räuber und Beute

Ist $g(K) > d$, so existiert ein eindeutig bestimmtes $x_g \in (0, K)$ mit $g(x_g) = d$. In diesem Fall ist

$$(x_g, y_g) \text{ mit } y_g = G(x_g)$$

ein Gleichgewichtspunkt im Inneren von \mathbb{R}_+^2 . Die Ableitung der rechten Seite f von (1.16) ist

$$Df(x, y) = \begin{pmatrix} w'(x) - f'(x)y & -f(x) \\ g'(x)y & g(x) - d \end{pmatrix}$$

und daher

$$Df(K, 0) = \begin{pmatrix} w'(K) & -f(K) \\ 0 & g(K) - d \end{pmatrix}, \quad Df(x_g, y_g) = \begin{pmatrix} w'(x_g) - f'(x_g)y_g & -f(x_g) \\ g'(x_g)y_g & 0 \end{pmatrix}.$$

$(K, 0)$ ist wegen $g(K) - d > 0$ in jedem Falle instabil. Nach (1.13) ist (x_g, y_g) asymptotisch stabil, falls

$$w'(x_g) - f'(x_g)y_g = w'(x_g) - f'(x_g) \frac{w(x_g)}{f(x_g)} = \frac{w'(x_g)f(x_g) - f'(x_g)w(x_g)}{f(x_g)} = G'(x_g)f(x_g) < 0,$$

wenn also

$$G'(x_g) < 0,$$

und instabil, falls

$$G'(x_g) > 0:$$

Satz 1.6.3

Über die Voraussetzungen von Satz 1.6.1 hinaus seien f und g streng monoton wachsend, ferner existiere ein $K > 0$, sodass

$$w(x) > 0 \text{ für alle } x \in (0, K) \text{ und } w(x) < 0 \text{ für alle } x > K.$$

Ist dann $g(K) > d$, so besitzt (1.16) genau einen Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) im Inneren von \mathbb{R}_+^2 . Dabei ist x_g eindeutig bestimmt durch $g(x_g) = d$, und

$$y_g = G(x_g) := \frac{w(x_g)}{f(x_g)}.$$

Ist $G'(x_g) < 0$, so ist (x_g, y_g) asymptotisch stabil. Ist $G'(x_g) > 0$, so ist (x_g, y_g) instabil.

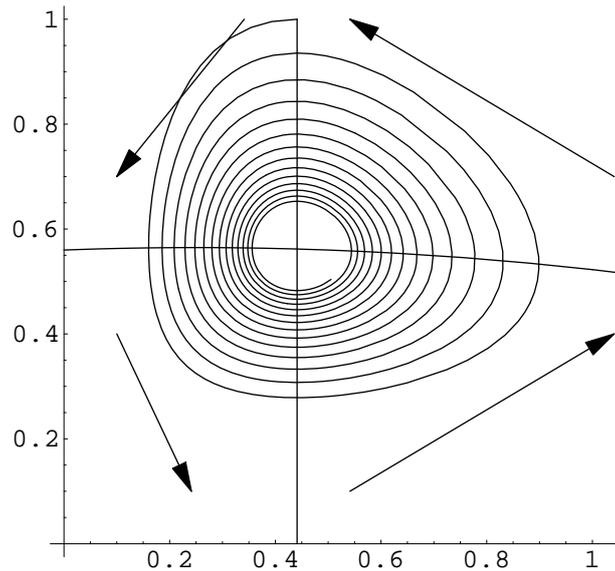


Abbildung 1.6: Eine Phasenkurve von (1.17) für $a = 2.8$, $b = 5$, $c = 4$, $d = 1.5$, $K = 3$, $\gamma = 0.4$

Ob im Falle der asymptotischen Stabilität des inneren Gleichgewichtspunktes (x_g, y_g) *alle* im Inneren von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen gegen ihn konvergieren, ist damit noch nicht abgemacht, kann aber im konkreten Fall durch numerische Simulationen experimentell überprüft werden. Im speziellen Fall (1.17) ist

$$G(x) = \frac{a}{b} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (1 + \gamma x)$$

eine nach unten geöffnete Parabel mit dem Maximum bei

$$x_s := \frac{1}{2} \left(K - \frac{1}{\gamma}\right),$$

und

$$x_g = \frac{d}{c - \gamma d}.$$

Im Falle

$$\max(x_s, 0) < x_g < K$$

existiert also der innere Gleichgewichtspunkt und ist asymptotisch stabil. Numerische Simulationen weisen darauf hin, dass alle Lösungen mit positiven Anfangswerten $x(0)$ und $y(0)$ dann gegen den inneren Gleichgewichtspunkt streben (vgl. Abbildung 1.6). Aber ein mathematischer Beweis ist das natürlich nicht, zumal jede numerische Simulation sich immer nur auf einen festen Satz von Zahlenwerten für die Parameter a, b, c, d, K, γ beziehen kann.

Aufgabe 1.13

Für (1.17) sei im hier betrachteten Fall der Existenz eines inneren Gleichgewichtspunktes (x_g, y_g)

$$V(x, y) := (c - \gamma d) (x - x_g \log x) + b (y - y_g \log y).$$

Zeigen Sie:

$$\dot{V}(x, y) = \frac{b(c - \gamma d)}{1 + \gamma x} (x - x_g) (G(x) - G(x_g)) .$$

Auf welcher Teilmenge des Inneren von \mathbb{R}_+^2 ist V eine Ljapunov-Funktion für (1.17)? Welche Schlüsse hinsichtlich des Einzugsbereichs von (x_g, y_g) lassen sich daraus ziehen?

1.6.4 Periodische Koexistenz von Räuber und Beute

Ist in (1.17)

$$0 < x_g < x_s ,$$

so sind alle drei in \mathbb{R}_+^2 liegenden Gleichgewichtspunkte instabil. Was machen die Lösungen jetzt? Eine Antwort gibt Abbildung 1.7: Sie streben in einen periodischen Orbit, je nach Start-

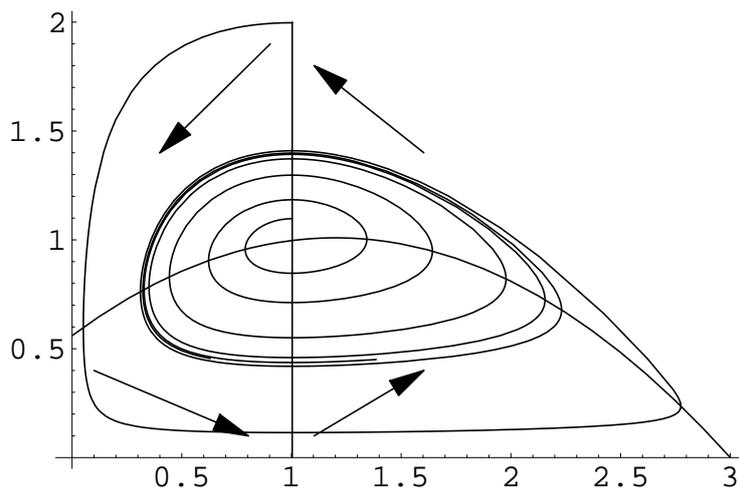


Abbildung 1.7: Zwei Phasenkurven von (1.17) für $a = 2.8$, $b = 5$, $c = 4$, $d = 1.5$, $K = 3$, $\gamma = 1$.

wert von außen oder von innen. Auch hier handelt es sich um eine numerische Simulation für speziell gewählte Parameterwerte, deren Ergebnisse allerdings typisch ist für alle (von mir) durchgeführten. Damit ist aber auch hier keineswegs mathematisch bewiesen, dass es immer einen periodisch Orbit geben muss, der alle Lösungen mit positiven Anfangswerten anzieht.

Es lässt sich zeigen, dass keiner der drei Gleichgewichtspunkte für eine solche Lösung, die nicht mit ihm identisch ist, als Limesmenge in Frage kommt. Beim inneren Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) liegt das daran, dass er nicht nur instabil, sondern auch abstoßend ist: *Beide* Eigenwerte der Ableitung der rechten Seite von (1.17) an dieser Stelle haben einen positiven Realteil. Und für solche Gleichgewichtspunkte gibt es beliebig kleine Umgebungen, in die eine außerhalb startende Lösung nicht hinein kann.⁷ Der Gleichgewichtspunkt $(0, 0)$ kommt als einziger Limespunkt einer Lösung mit positiven Startwerten nicht in Frage, weil jede solche Lösung, sobald sie die Menge

$$\{(x, y) : 0 < x < x_g, y < G(x)\}$$

⁷Das lässt sich im übrigen auch mit Hilfe der in Aufgabe 1.13 eingeführten Funktion V zeigen

erreicht, nach rechts abgedrängt wird. Und ebenso wenig kommt der Gleichgewichtspunkt $(K, 0)$ dafür in Frage, weil jede die Menge

$$\{(x, y) : x > x_g, y < G(x)\}$$

erreichende Lösung nach oben abgedrängt wird.

Theoretisch nicht auszuschließen ist allerdings, dass es mehrere periodische Orbits in \mathbb{R}_+^2 gibt, zum Beispiel drei ineinander geschachtelte, von denen der äußere und der innere asymptotisch stabil und der mittlere abstoßend ist. Die im Inneren von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen würden dann gegen verschiedene dieser periodischen Orbits streben.

1.6.5 Der Satz von Poincaré-Bendixson

Im Falle eines kontinuierlichen dynamischen Systems mit $X \subseteq \mathbb{R}^2$, also einem „ebenen, autonomen System“ können die Mengen, die als Limesmengen auftreten, nicht beliebig kompliziert werden. Das ist die Aussage des folgenden Satzes, der hier ohne Beweis angegeben wird:

Satz 1.6.4 (Poincaré-Bendixson, s. AMANN (1983, 361))

Für ein kontinuierliches dynamisches System

$$\dot{x} = f(x)$$

mit einer offenen Menge $X \subseteq \mathbb{R}^2$ und einer stetig differenzierbaren Funktion $f : X \rightarrow \mathbb{R}^2$ sei $K \subset X$ kompakt, und für ein $x \in K$ sei $\gamma^+(x) \subseteq K$. Enthält dann $\omega(x)$ keinen Gleichgewichtspunkt, so ist $\omega(x)$ ein periodischer Orbit.

Anders ausgedrückt: Ist $\omega(x)$ kein periodischer Orbit, so muss $\omega(x)$ einen Gleichgewichtspunkt *enthalten*, was allerdings *nicht* bedeutet, dass $\omega(x)$ nur aus einem Gleichgewichtspunkt *bestehen* muß. Denkbar ist auch, dass es sich um ein Kontinuum von Gleichgewichtspunkten handelt oder aus mehreren Gleichgewichtspunkten, die durch Orbits miteinander „verbunden“ sind.

In der zuletzt für das System (1.17) diskutierten Situation mit drei instabilen Gleichgewichtspunkten folgt mit dem Satz von Poincaré-Bendixson allein noch nicht, dass die Limesmengen periodische Orbits sein müssen. Dazu bedarf es noch ausgefeilterer Methoden, auf die hier nicht eingegangen wird.⁸

1.7 Wirt-Parasitoiden-Modelle

Parasitoiden sind Insekten, die ihre Eier in die Larven anderer Insekten (Wirte) legen. Dort treten sie gewissermaßen an die Stelle der Wirte und kommen nach Durchlaufen des Puppenstadiums statt ihnen als fortpflanzungsfähige Tiere im nächsten Jahr zur Welt.⁹

⁸Die „instabile Mannigfaltigkeit“ des Gleichgewichtspunktes $(K, 0)$ enthält eine in das Innere von \mathbb{R}_+^2 hineinlaufende Lösung, die selber keinem der drei Gleichgewichtspunkte mehr beliebig nahe kommt und um den Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) herum läuft. Diese kann man sich zunutze machen, um nachzuweisen, dass im Inneren von \mathbb{R}_+^2 nur periodische Orbits oder $\{(x_g, y_g)\}$ als Limesmengen auftreten können.

⁹s. RICHTER (1985, 31)

1.7.1 Ein allgemeiner Ansatz

Ausgangspunkt ist eine Dynamik der Populationsdichte x der Wirte in Abwesenheit der Parasitoiden in der Form

$$x(t+1) = F(x(t))$$

mit einer beschränkten, stetigen Funktion $F : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$, für die $F(0) = 0$ und für ein $K > 0$

$$F(x) > x \text{ für } x \in (0, K), F(x) < x \text{ für } x > K.$$

Durch Wahl von K als Maßeinheit von x kann immer $K = 1$ erreicht werden.

Bezeichne y die Populationsdichte der Parasitoiden. Ist $p(x, y)$ der Anteil der Wirtslarven, die *nicht* von Parasitoiden befallen werden und ist $b > 0$ die als konstant angenommene durchschnittliche Anzahl von Parasitoiden, die anstelle einer befallenen Wirtslarve auf die Welt kommt, so ergibt sich für beide Populationsdichten zusammen die Dynamik

$$\begin{aligned} x(t+1) &= F(x(t)) p(x(t), y(t)) \\ y(t+1) &= b F(x(t)) (1 - p(x(t), y(t))). \end{aligned}$$

Ist F durch F_{\max} nach oben beschränkt, so ist

$$b x(t+1) + y(t+1) \leq b F_{\max},$$

und wegen $0 \leq p(x, y) \leq 1$ ist daher

$$\Delta := \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : b x + y \leq b F_{\max}\}$$

positiv invariant, und jede Lösung befindet sich für $t \geq 1$ in Δ .

1.7.2 Spezieller Ansatz: Monotones Wachstum der Wirte

Es sei speziell

$$F(x) = \frac{(1+a)x}{1+ax}, p(x, y) = \frac{1}{1+cy} \text{ und } b = 1$$

mit $a, c > 0$. Betrachtet wird also das Wirt-Parasitoiden-Modell

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \frac{(1+a)x(t)}{1+ax(t)} \frac{1}{1+cy(t)} \\ y(t+1) &= \frac{(1+a)x(t)}{1+ax(t)} \frac{cy(t)}{1+cy(t)} \end{aligned} \tag{1.18}$$

mit der Ableitung der rechten Seite

$$DF(x, y) = \frac{1+a}{(1+ax)(1+cy)} \begin{pmatrix} \frac{1}{1+ax} & -\frac{cy}{1+cy} \\ \frac{cy}{1+ax} & \frac{cx}{1+cy} \end{pmatrix}.$$

Hier ist eine vollständige Analyse der Gleichgewichtspunkte und ihrer Stabilität möglich:

Aufgabe 1.14

Zeigen Sie: Für $c \leq 1$ besitzt (1.18) im nichtnegativen Quadranten \mathbb{R}_+^2 nur die beiden Gleichgewichtspunkte $(0,0)$ und $(1,0)$, für $c > 1$ außerdem genau einen inneren Gleichgewichtspunkt. Der Gleichgewichtspunkt $(0,0)$ ist immer instabil, der Gleichgewichtspunkt $(1,0)$ ist für $c < 1$ asymptotisch stabil und für $c > 1$ instabil, der innere Gleichgewichtspunkt ist für $c > 1$ asymptotisch stabil.

Der in Abschnitt 1.5.5 formulierte Fehlschluss würde nahelegen, dass alle im Innern von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen im Falle $c < 1$ gegen $(1,0)$ und im Falle $c > 1$ gegen den inneren Gleichgewichtspunkt konvergieren. Überprüfen Sie diese Aussage durch numerische Simulationen.

1.7.3 Spezieller Ansatz: Nicht monotones Wachstum der Wirte

Es werde im Folgenden speziell

$$F(x) = x e^{a(1-x)}, p(x,y) = e^{-c y} \text{ und } b = 1$$

gewählt, wobei $a, c > 0$. Betrachtet wird also das Wirt-Parasitoiden-Modell

$$\begin{aligned} x(t+1) &= x(t) e^{a(1-x(t))} e^{-c y(t)} \\ y(t+1) &= x(t) e^{a(1-x(t))} (1 - e^{-c y(t)}) \end{aligned} \quad (1.19)$$

mit der Ableitung der rechten Seite

$$DF(x,y) = \begin{pmatrix} (1-ax) e^{a(1-x(t))} e^{-c y(t)} & -c x e^{a(1-x(t))} e^{-c y(t)} \\ (1-ax) e^{a(1-x(t))} (1 - e^{-c y(t)}) & c x e^{a(1-x(t))} e^{-c y(t)} \end{pmatrix}.$$

Auf dem Rand von \mathbb{R}_+^2 besitzt (1.19) zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich $(0,0)$ und $(1,0)$, für die

$$DF(0,0) = \begin{pmatrix} e^a & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \text{ und } DF(1,0) = \begin{pmatrix} 1-a & -c \\ 0 & c \end{pmatrix}.$$

$(0,0)$ ist für alle $a > 0$ instabil. Dagegen ist $(1,0)$ für $0 < a < 2$ und $0 < c < 1$ asymptotisch stabil und wird instabil, sobald $a > 2$ oder $c > 1$, wenn auch aus verschiedenen Gründen: Im Falle $a > 2$ ist $(1,0)$ auch als Gleichgewichtspunkt einer Wirtspopulation ohne Parasitoiden instabil, während $c > 1$ bedeutet, dass jede noch so kleine Parasitoiden-Population, die zu $(1,0)$ hinzu kommt, sich zunächst ausbreiten kann.

Für einen *inneren* Gleichgewichtspunkt ergeben sich die Bedingungen

$$a(1-x) = c y, x+y = x e^{a(1-x)},$$

die sich wegen des transzendenten Anteils nicht mehr explizit nach (x,y) auflösen lassen. Selbst die Frage, wieviele innere Gleichgewichtspunkte existieren, ist schwer zu beantworten: Es lässt sich zeigen, dass für $0 < a \leq 2$ und $0 < c \leq 1$ kein innerer Gleichgewichtspunkt und im Falle $c > 1$ mindestens ein innerer Gleichgewichtspunkt existiert. Nicht so eindeutig ist die Situation für $c < 1$ und $a > 2$: Für kleine $a > 2$ existiert kein innerer Gleichgewichtspunkt, für sehr große a existieren deren zwei.

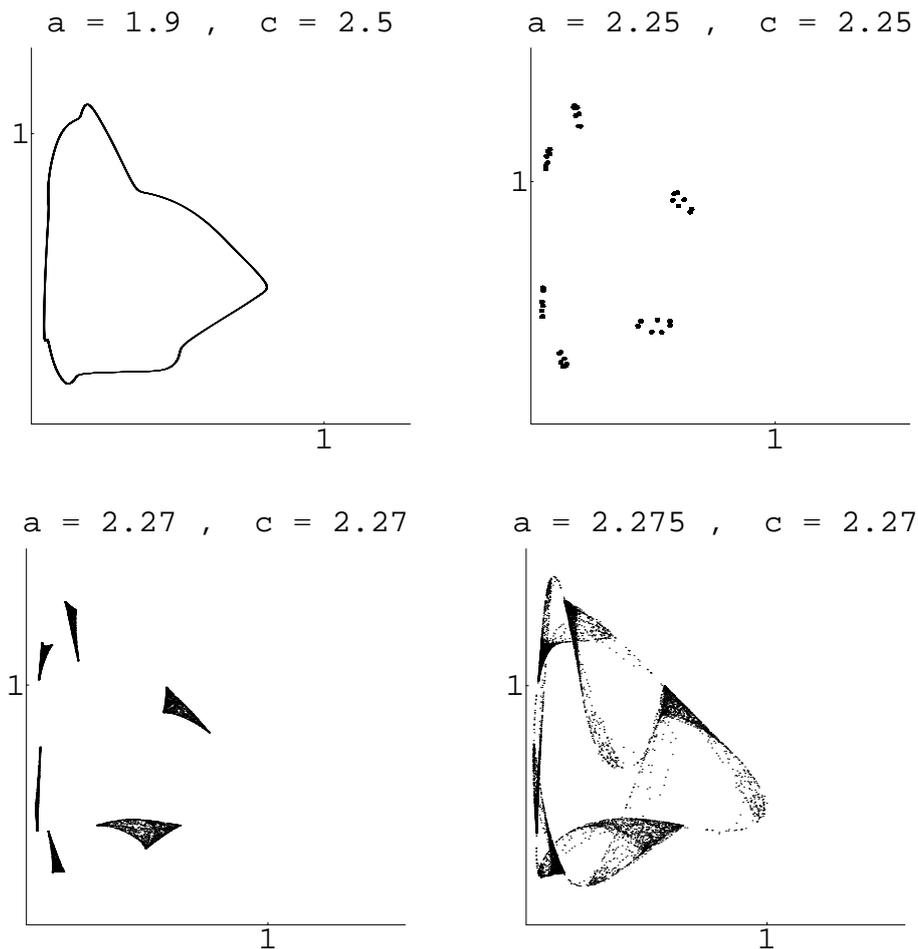


Abbildung 1.8: Limesmengen von (1.19) für verschiedene Werte von a und c

Numerische Simulationen liefern, je nach Wahl der Parameter a und c , sehr unterschiedliche Bilder. Vier davon sind in Abbildung 1.8 zu sehen. Dargestellt ist jeweils ein Teil des zum Startwert $(0.1, 0.1)$ gehörigen Halborbit, nämlich die aus 1001 Punkten bestehende Menge

$$\{F^t(0.1, 0.1) : t = 1000, \dots, 2000\}.$$

Das Ergebnis kann als Approximation der Limesmenge gedeutet werden, wenn man annimmt, dass sich das System nach 1000 Schritten „eingeschwungen“ hat.

Für $a = 1.9$, $c = 2.5$ liegen die Punkte auf einer geschlossenen Kurve (quasiperiodische Lösung). Für $a = c = 2.25$ ergibt sich eine 42-periodische Lösung, wobei sich die 42 durchlaufenen Punkte in 6 Haufen zu je 7 Punkten gruppieren.

Für $c = 2.27$ und $a = 2.27$ bzw. $a = 2.275$ ergeben sich „seltsame Attraktoren“, von denen der eine zusammenhängend scheint, während der andere in sechs Komponenten zerfällt.

1.8 Räuber-Beute-Modelle in der Volkswirtschaftslehre

Eine der Problemstellungen makroökonomischer Theorie ist die einer Erklärung des zu beobachtenden zyklischen Verlaufs der volkswirtschaftlichen Konjunktur. Da Räuber-Beute-Modelle unter bestimmten Voraussetzungen periodische Lösungen liefern, liegt die Frage nahe, ob entsprechende Mechanismen auch beim wirtschaftlichen Wachstum vorliegen. Ein entsprechendes Modell wurde von R. M. Goodwin vorgelegt.¹⁰

1.8.1 Begriffe, Bezeichnungen und allgemeine Modellannahmen

Die einfachsten makroökonomischen Modelle betrachten eine geschlossene Volkswirtschaft ohne Staatstätigkeit, in der nur ein einziges Gut produziert wird. Zwischen verschiedenen Gütern und Dienstleistungen wird nicht differenziert, und auch das Geld spielt keine Rolle, gezahlt wird in Gütermengen. Die Maßeinheit für das produzierte Gut werde mit $[OE]$ (Output-Einheiten) bezeichnet. Die insgesamt pro Zeiteinheit produzierte Menge (Volkseinkommen) wird aufgeteilt in Löhne und Gehälter, die verkonsumiert werden, einerseits und Investitionen, die den Kapitalstock erhöhen andererseits. Es bezeichne

- Y $[OE/Jahr]$ das *Volkseinkommen*,
- L $[Arbeitsstunden/Jahr]$ die *Beschäftigung*,
- N $[Arbeitsstunden/Jahr]$ das *Beschäftigungspotential*,
- $v = L/N$ die *Beschäftigungsquote*,
- K $[OE]$ den *Kapitalstock*,
- I $[OE/Jahr]$ die *Nettoinvestitionen*, also den Zuwachs des Kapitalstocks pro Zeiteinheit,
- w $[OE/Arbeitsstunde]$ den *Reallohnsatz*, also die pro Zeiteinheit als Lohn ausgezahlte Menge,
- $u = wL/Y$ die *Lohnquote*, also der Anteil der Löhne am Volkseinkommen.

Auf Grund dieser Definitionen gilt

$$\dot{K} = I, Y = wL + I$$

und damit

$$\dot{K} = Y - wL.$$

Das erzielte Volkseinkommen wird also aufgeteilt auf die (verkonsumierten) Löhne und den Zuwachs des Kapitalstocks. Auf der anderen Seite hängt das Volkseinkommen vom Kapitalstock und der eingesetzten Arbeit ab:

$$Y = F(K, L)$$

¹⁰GOODWIN, R. M.: *A growth cycle*, in: FELDSTEIN, D. H., *Socialism, capitalism, and economic Growth*, Cambridge 1967, 54 ff

mit einer *Produktionsfunktion* F , für die es verschiedene Ansätze gibt und in die über eine Abhängigkeit von der Zeit auch der „technische Fortschritt“ berücksichtigt werden kann.

Die letzten beiden Gleichungen enthalten vier Variable. Für eine eindeutige volkswirtschaftliche Dynamik sind daher zusätzliche Bestimmungsgleichungen für die Beschäftigung L und den Reallohnsatz w erforderlich.

1.8.2 Das Goodwin-Modell

Im Goodwin-Modell wird keine explizite Produktionsfunktion formuliert. Statt dessen werden die folgenden Annahmen gemacht:

- $\sigma := K/Y$ [*Jahr*], der Kapitalkoeffizient (Zeit, die benötigt würde, um mit dem gegenwärtigen Volkseinkommen den Kapitalstock aufzubauen), ist konstant.
- $a := Y/L$ [*OE/Arbeitsstunde*], die *Arbeitsproduktivität*, wächst exponentiell mit der exponentiellen Wachstumsrate α [*1/Jahr*].

Dies entspricht der Annahme einer Produktionsfunktion

$$Y = F(K, L) = \min\left(\frac{1}{\sigma} K, a L\right),$$

wobei von dem Volkseinkommen gerade die Investitionen abgezweigt werden, die den konstanten Kapitalkoeffizienten σ aufrecht erhalten, und genau die Arbeit eingesetzt wird, die das vorhandene Kapital auslastet. Unter diesen Voraussetzungen

$$K = \sigma Y, Y = a L$$

ist

$$\frac{\dot{Y}}{Y} = \frac{\dot{K}}{K} = \frac{Y - wL}{\sigma Y} = \frac{1}{\sigma} (1 - u)$$

mit der Lohnquote

$$u = \frac{wL}{Y} = \frac{w}{a}.$$

Unter der weiteren Annahme

- das Beschäftigungspotential N wächst (oder fällt) exponentiell mit der exponentiellen Beschäftigungsrate β

ergibt sich dann wegen

$$\frac{\dot{a}}{a} = \alpha, \frac{\dot{N}}{N} = \beta$$

für den Beschäftigungsgrad

$$\frac{\dot{v}}{v} = \frac{\dot{L}}{L} - \frac{\dot{N}}{N} = \frac{\dot{Y}}{Y} - \frac{\dot{a}}{a} - \frac{\dot{N}}{N} = \frac{1}{\sigma} (1 - u) - \alpha - \beta.$$

Schließlich werde angenommen:

- die exponentielle Wachstumsrate des Reallohnsatzes w ist eine streng monoton wachsende Funktion des Beschäftigungsgrads,

$$\frac{\dot{w}}{w} = f(v)$$

mit $f(0) < 0$, $f'(v) > 0$ und $f(v) \rightarrow \infty$ für $v \rightarrow 1$. Als Approximation wurde im Original-Modell f durch eine lineare Funktion approximiert:

$$f(v) = -\gamma + \rho v \quad (1.20)$$

mit positiven Konstanten γ und ρ . Für die Lohnquote u gilt dann

$$\frac{\dot{u}}{u} = \frac{\dot{w}}{w} - \frac{\dot{a}}{a} = f(v) - \alpha .$$

Die beiden Differentialgleichungen für v und u ergeben dann mit

$$\begin{aligned} \dot{v} &= \left(\frac{1}{\sigma} - \alpha - \beta - \frac{1}{\sigma} u \right) v \\ \dot{u} &= (f(v) - \alpha) u \end{aligned} \quad (1.21)$$

ein Räuber-Beute-System, das im Falle (1.20) die Gestalt

$$\begin{aligned} \dot{v} &= \left(\frac{1}{\sigma} - \alpha - \beta - \frac{1}{\sigma} u \right) v \\ \dot{u} &= (\rho v - \gamma - \alpha) u \end{aligned} \quad (1.22)$$

eines einfachen Räuber-Beute-Modell vom Lotka-Volterra-Typ (1.1) annimmt, sofern

$$\frac{1}{\sigma} > \alpha + \beta ,$$

was für westliche Industrienationen als empirisch gesichert gilt: Dort liegt σ zwischen 3 und 4 Jahren, die Wachstumsraten dagegen bei wenigen Prozent.

Das für (1.1) bekannte Lösungsverhalten gilt entsprechend für (1.22): Alle Lösungen sind periodisch und kreisen um den Gleichgewichtspunkt

$$(v_g, u_g) \text{ mit } v_g = \frac{\gamma + \alpha}{\rho}, u_g = 1 - \sigma (\alpha + \beta),$$

der zugleich ihren zeitlichen Mittelwert bildet. Insofern gibt das Goodwin-Modell Konjunkturphänomene wieder. Ein Problem liegt darin, dass die Beschäftigungsquote v beliebig große Werte annehmen kann, obwohl nur Werte $v \leq 1$ realistisch sind.¹¹ Das wird im Modell (1.21) durch die vielleicht nicht besonders realistische Annahme

$$f(v) \rightarrow \infty \text{ für } v \rightarrow 1$$

verhindert:

¹¹Zu beachten ist allerdings, dass das Beschäftigungspotential N keine fixe Schranke ist und zumindest zeitweilig auch überschritten werden kann (Überstunden).

Aufgabe 1.15

Sei $f : [0, 1) \rightarrow \mathbb{R}$ stetig differenzierbar,

$$f(0) < 0, f'(v) > 0 \text{ für alle } v \in (0, 1) \text{ und } \lim_{v \rightarrow 1} f(v) = \infty.$$

Seien $\alpha > f(0)$ und $1/\sigma > \alpha + \beta$. Sei $H : (0, 1) \rightarrow \mathbb{R}$ eine Stammfunktion von $(f(v) - \alpha)/v$, also

$$H'(v) = \frac{f(v) - \alpha}{v} \text{ für alle } v \in (0, 1).$$

Zeigen Sie:

- (a) Für alle Lösungen von (1.21) mit Anfangswerten $0 < v_0 < 1$ und $u_0 > 0$ ist

$$V(v(t), u(t)) := H(v(t)) + \frac{1}{\sigma} u(t) - \left(\frac{1}{\sigma} - \alpha - \beta\right) \log u(t)$$

konstant.

- (b) $V : (0, 1) \times (0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$ nimmt sein striktes Minimum im inneren Gleichgewichtspunkt (x_g, y_g) an, der definiert ist durch

$$f(v_g) = \alpha, u_g = 1 - \sigma(\alpha + \beta).$$

- (c) Alle von (x_g, y_g) verschiedenen Orbits von (1.21) sind von der Form

$$\{(v, u) : V(v, u) = c\}$$

mit einer Konstanten $c > V(v_g, u_g)$ und bilden eine geschlossene Kurve um den inneren Gleichgewichtspunkt, sind also periodisch.

1.8.3 Interpretationen des Goodwin-Modells

Im Goodwin-Modell ist die Lohnquote u der „Räuber“ der Beschäftigungsquote v und entsprechend weisen beide ein zyklisches Verhalten auf. Da für jede T -periodische Funktion x

$$\int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \log x(T) - \log x(0) = 0,$$

folgt für die Lösungen von (1.21)

$$\frac{1}{T} \int_0^T u(t) dt = 1 - \sigma(\alpha + \beta) = u_g, \quad \frac{1}{T} \int_0^T f(v(t)) dt = \alpha.$$

Die erste dieser beiden Gleichungen besagt, dass u_g der zeitliche Mittelwert der Lohnquote u ist. Interessant ist hier die Abhängigkeit von α : Je schneller die Arbeitsproduktivität wächst, desto geringer ist die Lohnquote. Aus der zweiten Gleichung folgt

$$\alpha T = \int_0^T f(v(t)) dt = \int_0^T \frac{\dot{w}(t)}{w(t)} dt = \log w(T) - \log w(0)$$

und daher

$$w(T) = w(0) e^{\alpha T}.$$

Im zeitlichen Mittel entspricht also die exponentielle Wachstumsrate des Reallohnsatzes der der Arbeitsproduktivität.

Aus der Periodizität von Beschäftigungs- und Lohnquote folgt nicht die Periodizität des Volkseinkommens, sondern wegen

$$\frac{\dot{Y}}{Y} = \frac{1}{\sigma} (1 - u)$$

die Periodizität seiner exponentiellen Wachstumsrate. Über eine Periode ergibt sich

$$\log Y(T) - \log Y(0) = \int_0^T \frac{\dot{Y}(t)}{Y(t)} dt = \frac{T}{\sigma} (1 - u_g) = T (\alpha + \beta)$$

und daher

$$Y(T) = Y(0) e^{(\alpha + \beta) T} .$$

Im zeitlichen Mittel wächst also das Volkseinkommen mit der exponentiellen Wachstumsrate $\alpha + \beta$.

Das Lösungsverhalten im Goodwin-Modell entspricht also einer Überlagerung von exponentiellem Wachstum mit periodischen Schwankungen und trifft insofern die empirischen Phänomene. Ob die ökonomischen Wirkungsmechanismen angemessen wiedergegeben werden, ist damit allerdings nicht gesagt.

2 Konkurrenz: Koexistenz oder Exklusion?

Die *Konkurrenz der Arten* bis hin zum „survival of the fittest“ gehört zu den wichtigsten Gestaltungsprinzipien der Darwin'schen Lehre von der Evolution des Lebens. Der Vergleich mit früheren, harmonischeren Vorstellungen von der Natur macht offensichtlich, dass bei diesem Konzept konkurrenzkapitalistische Mechanismen Pate gestanden haben, die einfach als „natürlich“ interpretiert werden.

Das ändert allerdings nichts daran, dass sich vielfältige Verdrängungsvorgänge zwischen Arten beobachten lassen, wie etwa jeder Gartenbesitzer weiß, der um den Erhalt seiner Zierpflanzen oder seines Rasens gegen das wuchernde „Unkraut“ kämpft.¹ In diesem Kapitel geht es um mathematische Modelle, die solche Situationen beschreiben: Zwei oder mehr Arten konkurrieren um Ressourcen. Wie entwickeln sie sich? Unter welchen Bedingungen sterben einzelne von ihnen aus? Unter welchen Bedingungen können sie koexistieren?

Auf ähnliche Situationen stößt man im Konkurrenzkapitalismus, wenn Unternehmen um die Marktanteile ihrer Produkte konkurrieren. Ob sich Lehren aus dem einen Bereich für den anderen ziehen lassen, ist damit allerdings nicht gesagt.

2.1 Das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip

2.1.1 Das Lotka-Volterra-Modell für zwei Arten und eine Ressource

Betrachtet werden zwei Spezies, deren Populationsdichten mit x und y bezeichnet werden und die sich von derselben Ressource ernähren. Deren Dichte r hänge von den Dichten der beiden Populationen linear ab:

$$r = r_{\max} - (p x + q y)$$

mit $r_{\max}, p, q > 0$. Die exponentiellen Wachstumsraten der beiden Spezies mögen wiederum vom Vorhandensein der Ressource linear abhängen:

$$\frac{\dot{x}}{x} = b r - \alpha, \quad \frac{\dot{y}}{y} = d r - \beta$$

mit $b, d, \alpha, \beta > 0$. Einsetzen von r als Funktion von x und y liefert das Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x (a - b (p x + q y)) \\ \dot{y} &= y (c - d (p x + q y)) \end{aligned} \tag{2.1}$$

mit $a = b r_{\max} - \alpha$ und $c = d r_{\max} - \beta$, wobei im Folgenden $a, c > 0$ vorausgesetzt werde.²

¹BEGON/HARPER/TOWNSEND (1991, 261 - 266) geben Beispiele für Konkurrenz ganz unterschiedlicher Art an. Gemeinsam ist den Beispielen, dass die konkurrierenden Spezies ähnlich sind, d. h. auf die gleichen Ressourcen zugreifen.

²Andernfalls würde die betreffende Art auch in Abwesenheit der anderen aussterben.

Jede der beiden Populationsdichten genügt in Abwesenheit der anderen einer logistischen Differentialgleichung. Die Knappheit der Ressource begründet für jede der beiden Spezies *intraspezifische Konkurrenz*. Bei Vorhandensein beider Spezies kommt *interspezifische Konkurrenz* hinzu: Jedem Individuum wird nicht nur von den Artgenossen, sondern auch von den Individuen der anderen Art die Nahrung streitig gemacht.

Aufgabe 2.1

Seien $a, b, c, d, p, q > 0$. Skizzieren Sie das Richtungsfeld von (2.1) und zeigen Sie:

(a) (2.1) hat die drei Gleichgewichtspunkte

$$(0, 0), \left(0, \frac{c}{d}\right) \text{ und } \left(\frac{a}{b}, 0\right).$$

(b) Ist $a/b > c/d$, so gilt für alle Lösungen von (2.1) mit Anfangswerten $x_0, y_0 > 0$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a}{b}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0.$$

(c) Ist $a/b < c/d$, so gilt für alle Lösungen von (2.1) mit Anfangswerten $x_0, y_0 > 0$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{c}{d}.$$

Außer im Grenzfall $a/b = c/d$ stirbt also immer eine der beiden Arten aus.

2.1.2 Ein allgemeines Modell für zwei Arten und eine Ressource

Das Modell (2.1) ist insofern unrealistisch, als die Ressource negative Werte annehmen kann.³ Doch lässt sich das gleiche Ergebnis auch unter allgemeineren Voraussetzungen, d. h. ohne Linearitätsannahmen erzielen:

Es sei $r : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$ eine stetig differenzierbare Funktion, $r_0 := r(0, 0) > 0$, r in beiden Komponenten streng monoton fallend:

$$\frac{\partial r}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial r}{\partial y} < 0 \text{ in } \mathbb{R}_+^2$$

und

$$\lim_{x \rightarrow \infty} r(x, 0) = \lim_{y \rightarrow \infty} r(0, y) = 0.$$

Die letzte Bedingung besagt, dass die Ressource für große Populationsgrößen beliebig klein wird.

Die exponentiellen Wachstumsraten der Populationsdichten seien durch stetig differenzierbare Funktionen der ressourcendichte beschrieben:

$$u, v : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R} \text{ mit } u'(r) > 0, \quad v'(r) > 0,$$

für die ferner

$$u(0) < 0, \quad v(0) < 0, \quad u(r_0) > 0, \quad v(r_0) > 0.$$

³Allerdings spielen diese negativen Werte für die Dynamik der beiden Populationsdichten keine Rolle, da deren Wachstumsraten bereits bei positiver Ressourcendichte negativ werden.

Die maximale Ressourcendichte soll also zum Wachstum genügen, während ohne Ressource beide Populationen aussterben würden.

Unter diesen Voraussetzungen existieren eindeutig bestimmte Ressourcendichten

$$r_1, r_2 \in (0, r_0) \text{ mit } u(r_1) = 0, v(r_2) = 0.$$

r_1 ist die Ressourcendichte, die für ein Nullwachstum der ersten, r_2 die Ressourcendichte, die für ein Nullwachstum der zweiten Population gerade ausreicht.

Die Dynamik der Populationsdichten werde nun durch die beiden Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x} &= xu(r(x,y)) \\ \dot{y} &= yv(r(x,y)) \end{aligned} \quad (2.2)$$

beschrieben. Seien

$$\Gamma_1 := \{(x,y) \in \mathbb{R}_+^2 : r(x,y) = r_1\} \text{ und } \Gamma_2 := \{(x,y) \in \mathbb{R}_+^2 : r(x,y) = r_2\}$$

Wegen der Voraussetzungen an r sind Γ_1 und Γ_2 streng monoton fallende Kurven, die die beiden Achsen miteinander verbinden. Es ist

$$\dot{x} = 0 \Leftrightarrow x = 0 \text{ oder } (x,y) \in \Gamma_1, \dot{y} = 0 \Leftrightarrow y = 0 \text{ oder } (x,y) \in \Gamma_2.$$

Unter der Voraussetzung

$$r_1 < r_2$$

wird der positive Quadrant durch Γ_1 und Γ_2 in drei Bereiche zerlegt. Γ_1 verläuft rechts oberhalb von Γ_2 . Oberhalb von Γ_1 , also für $r(x,y) < r_1$, fallen beide Populationsdichten. Unterhalb von Γ_2 , also für $r(x,y) > r_2$, wachsen beide Populationsdichten. In einem dieser Bereiche startende Lösungen landen nach endlicher Zeit im Bereich zwischen Γ_1 und Γ_2 , wo $r_1 < r(x,y) < r_2$. Dieser Bereich ist positiv invariant. In ihm wächst die erste und fällt die zweite Population, die Lösungen konvergieren daher gegen einen Gleichgewichtspunkt, nämlich den Schnittpunkt von Γ_1 mit der x -Achse.

Unter der Voraussetzung $r_1 < r_2$ stirbt die zweite Population also aus, während die erste gegen den Wert x_1 strebt, für den

$$r(x_1, 0) = r_1, \text{ also } u(r(x_1, 0)) = 0.$$

2.1.3 Exklusionsprinzip

Das Ergebnis der Analyse der Modelle (2.1) und (2.2) ist in die theoretische Ökologie als ein Prinzip (**competitive exclusion principle**) eingegangen:

Konkurrieren in einem Habitat zwei Arten um eine einzige Ressource, so kann nur eine von ihnen überleben.

Dieses Prinzip ist wohl erstmals von Lotka und Volterra im Zusammenhang mit *mathematischen Analysen* an Modellen vom Typ (2.1) formuliert worden,⁴ es beruht also *nicht* einfach auf

⁴so etwa in VOLTERRA, V.: *Variations and fluctuations in animal species living together*, J. Cont. Int. Explor. Mer. 3, 3 - 51, 1928

Erfahrungen. Das wäre auch gar nicht ohne Weiteres möglich, da sich die ausgestorbene Art im Freiland ja nicht mehr beobachten ließe. Was sich dort beobachten lässt, ist die Vermeidung von Konkurrenz durch Spezialisierung. Das lässt sich im Sinne des Exklusionsprinzips *interpretieren*, doch ist diese Interpretation nicht zwingend.⁵ In diesem Zusammenhang steht auch das etwas vage Konzept der *ökologischen Nische* als Gesamtheit der Ansprüche einer Art an ihre Umwelt, die sich von denen anderer Arten unterscheiden muss, damit Koexistenz möglich wird.

Der russische Biologe Gause⁶ führte erstmals Konkurrenzexperimente unter kontrollierten Laborbedingungen durch, in denen er zwei Arten von Pantoffeltierchen (*Paramecium aurelia* und *P. caudatum*) um eine begrenzte Nahrung (Hefe) konkurrieren ließ. Beide Arten konnten sich in getrennten Kulturen erfolgreich vermehren und stabile Populationen aufbauen. In einer gemeinsamen Kultur wurde jedoch *P. caudatum* von *P. aurelia* verdrängt.

Eine mögliche Verallgemeinerung des Exklusionsprinzips lautet:

Konkurrieren in einem Habitat n Arten um $m < n$ Ressourcen, so können nur m von ihnen überleben.

Nur in dieser Form wäre es auf Freiland-Beobachtungen überhaupt anwendbar, da dort die Reduktion auf eine einzige Ressource nicht möglich ist. Das Exklusionsprinzip ist nach wie umstritten, insbesondere was die Konkurrenz von Pflanzen betrifft. Diese konkurrieren nur um wenige verschiedene Ressourcen (Licht, Nährstoffe), von denen zudem die meisten so reichlich vorhanden sind, dass sie nicht *limitierend* wirken. Trotzdem gibt es eine große Artenvielfalt, so etwa beim pflanzlichen Plankton, dessen Arten die gleichen Ansprüche und keine Möglichkeit haben, sich aus dem Wege zu gehen, aber dennoch koexistieren.⁷

Unabhängig von der Empirie, also allein auf der Ebene mathematischer Modelle, stellt sich die Frage nach der Gültigkeit des Exklusionsprinzips in Gestalt seiner möglichen *Abhängigkeit von der Modellformulierung*: Für welche Klassen von Konkurrenzmodellen gilt es, für welche nicht?

Welche Art überlebt?

Gilt das Exklusionsprinzip, so stellt sich die Frage, welche Art überlebt und welche ausstirbt. Die Analyse der Modelle (2.1) und (2.2) gibt darauf eine eindeutige Antwort, die hier als **Nullwachstums-Kriterium** festgehalten werden soll:

Konkurrieren in einem Habitat zwei Arten um eine Ressource, so stirbt die Art aus, die zu ihrem Nullwachstum den größeren Ressourcenbedarf hat.

Auch hier stellt sich das Problem der Verallgemeinerungsfähigkeit: Gilt dieser Grundsatz auch für andere Modelle oder nur für die bisher betrachteten?

⁵vgl. BEGON/MORTIMER/THOMPSON (1997, 143 ff.)

⁶GAUSE, G. J.: *The struggle for existence*, Baltimore 1934

⁷s. HUTCHINSON, G. E.: *The paradox of the plankton*, Am. Nat. 95, 137, 1961

2.2 Das Lotka-Volterra-Konkurrenz-Modell für zwei Arten

2.2.1 Modellformulierung und Anwendungsbereiche

Von Konkurrenz zwischen zwei Arten spricht man immer dann, wenn sie sich wechselseitig negativ beeinflussen, aus welchen Gründen auch immer. Formuliert man eine solche Situation als Lotka-Volterra-Modell, in dem jede Art für sich einem logistischen Wachstum folgt, so erhält man

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 (a_1 - b_{11} x_1 - b_{12} x_2) = a_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1 + c_2 x_2}{K_1}\right) \\ \dot{x}_2 &= x_2 (a_2 - b_{21} x_1 - b_{22} x_2) = a_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2 + c_1 x_1}{K_2}\right)\end{aligned}\quad (2.3)$$

mit $a_i, b_{ij} > 0$, oder in anderer Formulierung $K_1 = a_1/b_{11}, c_2 = b_{12}/b_{11}, K_2 = a_2/b_{22}, c_1 = b_{21}/b_{22} > 0$. Welche Art der Formulierung sich besser biologisch interpretieren lässt, hängt davon ab, auf welchem Wege die Konkurrenz zu Stande kommt:

- Zwei Hummelarten in den Rocky Mountains (*Bombus appositus* und *B. flavifrons*) sammeln Nektar aus den gleichen Pflanzen, allerdings mit unterschiedlichen Präferenzen. *B. appositus* mit ihrem langen Rüssel bevorzugt Nektar aus den langen Blütenrohren des Rittersporn, während *B. flavifrons* den Nektar vor allem aus den Blüten des Eisenhut saugt.⁸ Beide Arten nehmen sich durchaus gegenseitig die Nahrung weg, allerdings in geringerem Maße, als das bereits die eigenen Artgenossen tun. Koexistenz ist offenbar möglich und sollte vom Modell daher auch wiedergegeben werden.
- Konkurrenz kann auch durch *wechselseitige Prädation* zum Ausdruck kommen, wenn die Adulten beider Arten Räuber der Juvenilen der jeweils anderen sind, wie es bei bestimmten Mehlkäferarten der Fall ist, mit denen Laborexperimente durchgeführt wurden, die das Exklusionsprinzip bestätigten.⁹ In diesem Fall leidet jede Population stärker unter der anderen Art als unter den eigenen Artgenossen.

2.2.2 Modellanalyse

Untersucht man, wo im Innern von \mathbb{R}_+^2 die Geschwindigkeiten \dot{x}_1 bzw. \dot{x}_2 ihr Vorzeichen wechseln, so stößt man auf die beiden Geraden

$$\begin{aligned}G_1 &= \{(x_1, x_2) : x_1 + c_2 x_2 = K_1\} \text{ (verbindet } (K_1, 0) \text{ und } (0, \frac{K_1}{c_2}) \text{)}, \\ G_2 &= \{(x_1, x_2) : c_1 x_1 + x_2 = K_2\} \text{ (verbindet } (0, K_2) \text{ und } (\frac{K_2}{c_1}, 0) \text{)}.\end{aligned}$$

Es ist

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 = 0 &\Leftrightarrow x_1 = 0 \text{ oder } (x_1, x_2) \in G_1, \\ \dot{x}_2 = 0 &\Leftrightarrow x_2 = 0 \text{ oder } (x_1, x_2) \in G_2.\end{aligned}$$

⁸BEGON/MORTIMER/THOMPSON (1997, 145)

⁹BEGON/MORTIMER/THOMPSON (1997, 142)

Unabhängig von der speziellen Wahl der Parameter besitzt (2.3) immer die Gleichgewichtspunkte

$$(0,0), (K_1,0) \text{ und } (0,K_2).$$

Die auf den jeweiligen Achsen startenden Lösungen (der jeweiligen logistischen Gleichung) konvergieren mit Ausnahme der Null-Lösung selbst gegen $(K_1,0)$ bzw. $(0,K_2)$.

Besitzen G_1 und G_2 im Innern von \mathbb{R}_+^2 keinen eindeutig bestimmten Schnittpunkt, so liegt hinsichtlich des Langzeitverhaltens der Lösungen die bereits in (2.1) betrachtete Situation vor (dort waren G_1 und G_2 parallel). Besitzen dagegen G_1 und G_2 im Innern von \mathbb{R}_+^2 einen eindeutig bestimmten Schnittpunkt, so liegt eine gegenüber (2.1) neuartige Situation vor. Insgesamt sind fünf Fälle zu unterscheiden:

1. Indifferenz: Ist

$$c_1 K_1 = K_2 \text{ und } c_2 K_2 = K_1,$$

so ist

$$G = G_1 = G_2,$$

und alle Punkte auf G sind Gleichgewichtspunkte. Jede Lösung rechts oberhalb von G fällt, jede Lösung links unterhalb von G wächst in beiden Komponenten. Alle Lösungen in \mathbb{R}_+^2 streben für $t \rightarrow \infty$ gegen einen Gleichgewichtspunkt auf G . Welcher es ist, hängt vom Anfangswert ab.

2. Aussterben der 2. Spezies: Ist

$$c_1 K_1 \geq K_2 \text{ und } c_2 K_2 \leq K_1,$$

ohne dass in beiden Ungleichungen Gleichheit eintritt (1. Fall), so liegt G_1 im Innern von \mathbb{R}_+^2 oberhalb von G_2 . Alle Lösungen oberhalb von G_1 streben nach links unten, alle Lösungen unterhalb von G_2 nach rechts oben. Nach endlicher Zeit befinden sich alle Lösungen zwischen G_1 und G_2 , bleiben dort und bewegen sich nach rechts unten, streben daher gegen den Gleichgewichtspunkt $(K_1,0)$. Es ist also

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = K_1, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = 0$$

für alle im Innern von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen.

3. Aussterben der 1. Spezies: Ist

$$c_1 K_1 \leq K_2 \text{ und } c_2 K_2 \geq K_1,$$

ohne dass in beiden Ungleichungen Gleichheit eintritt (1. Fall), so liegt G_1 im Innern von \mathbb{R}_+^2 unterhalb von G_2 , m. a. W. es liegt der 2. Fall vor mit vertauschten Rollen der beiden Spezies:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = K_2$$

für alle im Innern von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen.

4. **Koexistenz:** Für

$$c_1 K_1 < K_2 \text{ und } c_2 K_2 < K_1 ,$$

was $c_1 c_2 < 1$ voraussetzt, schneiden sich die Geraden G_1 und G_2 im Gleichgewichtspunkt

$$\bar{x}_1 = \frac{K_1 - c_2 K_2}{1 - c_1 c_2} , \bar{x}_2 = \frac{K_2 - c_1 K_1}{1 - c_1 c_2} .$$

In allen vier von G_1 und G_2 gebildeten Bereichen streben die Lösungen zu diesem Gleichgewichtspunkt (s. Abbildung 2.1, links). Es gilt daher

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = \bar{x}_1 , \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = \bar{x}_2$$

für alle im Innern von \mathbb{R}_+^2 startenden Lösungen.

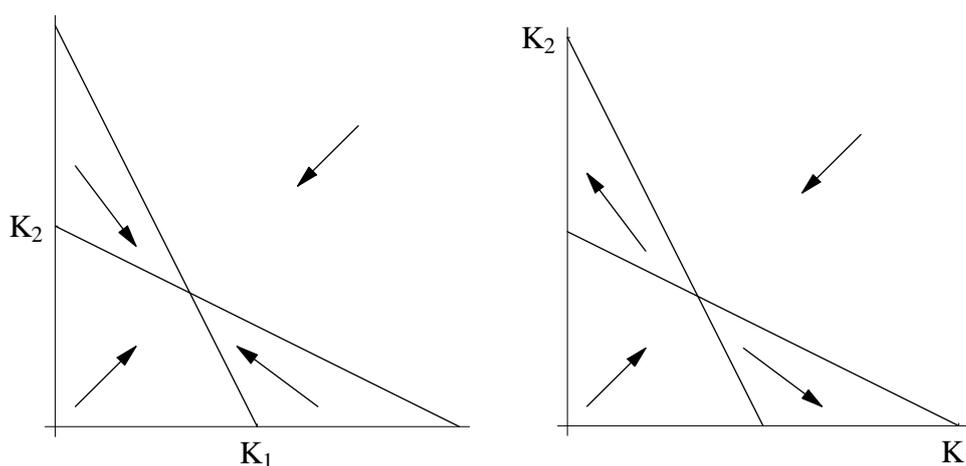


Abbildung 2.1: Richtungsfeld von (2.3) für $c_1 K_1 < K_2, c_2 K_2 < K_1$ (links) und $c_1 K_1 > K_2, c_2 K_2 > K_1$ (rechts)

5. **Ambivalente Exklusion:** Für

$$c_1 K_1 > K_2 \text{ und } c_2 K_2 > K_1 ,$$

was $c_1 c_2 > 1$ voraussetzt, schneiden sich die Geraden G_1 und G_2 wiederum im Gleichgewichtspunkt

$$\bar{x}_1 = \frac{K_1 - c_2 K_2}{1 - c_1 c_2} , \bar{x}_2 = \frac{K_2 - c_1 K_1}{1 - c_1 c_2} .$$

Wiederum teilen G_1 und G_2 den positiven Quadranten in vier Bereiche. Die Bereiche rechts oberhalb und links unterhalb des Gleichgewichtspunkts werden von (fast) jeder Lösung nach endlicher Zeit verlassen. Je nachdem, wo sie landen (s. Abbildung 2.1, rechts), ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = K_1 , \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = 0$$

oder

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = 0 , \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = K_2 .$$

Der nichtnegative Quadrant ist also in die offenen Einzugsbereiche der Gleichgewichtspunkte $(K_1, 0)$ und $(0, K_2)$ aufgeteilt. Die Grenze bilden (von oben und von unten) zwei Orbits von Lösungen, die gegen den inneren Gleichgewichtspunkt streben.

Biologisch interpretiert bedeutet dieser Fall: Die Art überlebt, die zu Beginn das Übergewicht hat.

2.2.3 Interpretation des Ergebnisses

Welcher der hier genannten Fälle eintritt, hängt von den konkreten Zahlenwerten der Parameter ab. Von den Kapazitätsgrenzen K_1 und K_2 der beiden Arten einmal abgesehen, ergibt sich als notwendige Bedingung für Koexistenz (4. Fall):

$$c_1 c_2 < 1 .$$

Diese Größen sind ein Maß für das Verhältnis von interspezifischer zu intraspezifischer Konkurrenz. Man kann also sagen:

Koexistenz zweier konkurrierender Arten ist nur möglich, wenn die interspezifische Konkurrenz geringer ist als die intraspezifische.

Für die beiden oben genannten Anwendungsbereiche ergeben sich daraus die folgenden Konsequenzen:

- Für die erste Hummelart *B. appositus* mit dem langen Rüssel stellt die zweite Art *B. flavifrons* mit ihrem kurzen Rüssel eine geringere Konkurrenz dar als ihre eigenen Artgenossen, weil sie beim Zugriff auf den Rittersporn ineffektiver ist. Also ist $c_2 < 1$ zu wählen. Konzentriert sich nun *B. flavifrons* wesentlich auf den Eisenhut, so stellt *B. appositus* eine Konkurrenz dar, die nicht größer ist als die der eigenen Artgenossen. Auch ohne besondere andere Vorteile der kurz- gegenüber der langrüsseligen Art kann also $c_1 = 1$ angenommen werden. Damit ist aber $c_1 c_2 < 1$, und Koexistenz ist prinzipiell möglich. Ob sie realisiert werden kann, hängt vom Verhältnis der Kapazitätsgrenzen ab, es muss

$$1 = c_1 < \frac{K_2}{K_1} < \frac{1}{c_2} \text{ also } c_2 K_2 < K_1 < K_2$$

sein. Von der Verbreitung der beiden ausgebeuteten Pflanzenarten hängt ab, ob diese Bedingung erfüllt ist.

- Müssen zwei Mehlwurmartens im Labor von der selben Nahrung leben und frisst zudem mindestens eine der Arten die Jungen der anderen weg, so ist $c_1, c_2 \geq 1$ mit strikter Ungleichung für mindestens einen der beiden Parameter, weshalb $c_1 c_2 > 1$. Koexistenz ist hier nicht möglich. Zur ambivalenten Exklusion (5. Fall) kann es dann kommen, wenn die eine Art weniger Nahrung benötigt, die andere aber als Räuber der Juvenilen effektiver ist.

2.3 Ein Lotka-Volterra-Modell mit einer Beute und mehreren Räubern

Bei den bisher untersuchten Konkurrenz-Modellen haben die Ressourcen, um die konkurriert wird, keine eigene Dynamik. Ihre Beschränktheit wurde entweder durch bestimmte Modellparameter (Kapazitätsgrenzen K_i) oder durch eine Funktion der Populationsdichten der Konkurrenten ($r(x, y)$) erfasst. Nimmt man die Größen der vorhandenen Ressourcen als Zustandsvariablen auf, die sich unter dem Einfluss der Konkurrenten verändern, so erhält man eine neue Modellklasse. Es stellt sich die Frage, ob etwa das Exklusionsprinzip von solchen Modellen ebenfalls wiedergegeben wird. Ein Lotka-Volterra-Modell dieser Art wird im Folgenden untersucht.

2.3.1 Modellformulierung

Betrachtet wird ein System mit einer Beuteart, deren Populationsdichte mit x , und $n \geq 2$ Räuberarten, deren Populationsdichten mit y_1, \dots, y_n bezeichnet werden. Zwischen der Beute und jedem einzelnen Räuber bestehe eine Räuber-Beute-Beziehung entsprechend dem Lotka-Volterra-Ansatz:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \sum_{j=1}^n b_j x y_j \\ \dot{y}_i &= c_i x y_i - d_i y_i \quad \text{für } i = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.4)$$

mit $a, K, b_i, c_i, d_i > 0$ für $i = 1, \dots, n$. Zwischen den Räubern besteht hier keine direkte Beziehung (in der Differentialgleichung für y_i tauchen die Populationsdichten der anderen Räuber nicht auf), sie konkurrieren aber um die gleiche Beute, derer sie zum Überleben bedürfen. Gilt hier das Exklusionsprinzip?

Wenn es gilt, müsste die Räuberart überleben, die für ihr Nullwachstum mit der geringsten Populationsdichte der Beute auskommt. Offenbar liegt für jedes $i = 1, \dots, n$ ein Nullwachstum $\dot{y}_i = 0$ genau dann vor, wenn

$$x = \bar{x}_i := \frac{d_i}{c_i}.$$

Es sei nun vorausgesetzt, dass

$$\bar{x}_1 < \bar{x}_i \quad \text{für } i = 2, \dots, n \quad \text{und} \quad x_1 < K. \quad (2.5)$$

Nach dem Exklusionsprinzip mit dem Nullwachstums-Kriterium dürfte nur die erste Räuberart überleben, und alle anderen müssten aussterben, sofern $x(0) > 0$ und $y_1(0) > 0$.

2.3.2 Modellanalyse. Eine Ljapunov-Funktion

Das nur aus der Beute und der ersten Räuberart bestehende System besitzt den Gleichgewichtspunkt

$$(\bar{x}_1, \bar{y}_1) \quad \text{mit} \quad \bar{x}_1 = \frac{d_1}{c_1} \quad \text{und} \quad \bar{y}_1 = \frac{a}{b_1} \left(1 - \frac{\bar{x}_1}{K}\right),$$

gegen den alle Lösungen mit positiven Anfangswerte $x(0), y_1(0)$ konvergieren, was sich mit Hilfe der Ljapunov-Funktion

$$c_1 (x - \bar{x}_1 \log x) + b_1 (y_1 - \bar{y}_1 \log y_1)$$

zeigen lässt. Ich erweitere diese Funktion zu

$$V(x, y_1, \dots, y_n) := c_1 (x - \bar{x}_1 \log x) + b_1 (y_1 - \bar{y}_1 \log y_1) + A_2 y_2 + \dots + A_n y_n,$$

definiert auf der positiv invarianten Menge

$$P_1 = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in \mathbb{R}^{1+n} : x > 0, y_1 > 0, y_i \geq 0 \text{ für } i = 2, \dots, n\}$$

mit noch näher zu bestimmenden Konstanten $A_2, \dots, A_n > 0$. Unabhängig von der Wahl dieser Konstanten nimmt V im Gleichgewichtspunkt $(\bar{x}_1, \bar{y}_1, 0, \dots, 0)$ sein eindeutiges Minimum auf P_1 an. Zu zeigen ist, dass V eine Ljapunov-Funktion für (2.4) ist. Es ist

$$\begin{aligned} \dot{V} &= c_1 (x - \bar{x}_1) \left(a \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \sum_{j=1}^n b_j y_j \right) + b_1 (y_1 - \bar{y}_1) (c_1 x - d_1) + \sum_{j=2}^n A_j (c_j x - d_j) y_j \\ &= c_1 (x - \bar{x}_1) \left(\frac{a}{K} (\bar{x}_1 - x) - b_1 (y_1 - \bar{y}_1) - \sum_{j=2}^n b_j y_j \right) + b_1 (y_1 - \bar{y}_1) c_1 (x - \bar{x}_1) \\ &\quad + \sum_{j=2}^n A_j c_j (x - \bar{x}_j) y_j \\ &= -\frac{a c_1}{K} (x - \bar{x}_1)^2 - \sum_{j=2}^n c_1 b_j (x - \bar{x}_1) y_j + \sum_{j=1}^n A_j c_j (x - \bar{x}_j) y_j \end{aligned}$$

Mit der Wahl

$$A_j = \frac{c_1 b_j}{c_j} \text{ für } j = 2, \dots, n$$

wird dann

$$\dot{V} = -\frac{a c_1}{K} (x - \bar{x}_1)^2 - \sum_{j=2}^n c_1 b_j (\bar{x}_j - \bar{x}_1) y_j \leq 0 \text{ auf } P_1$$

und

$$\dot{V} = 0 \text{ genau dann, wenn } x = \bar{x}_1 \text{ und } y_j = 0 \text{ für } j = 2, \dots, n.$$

Aus dem Invarianzprinzip folgt daraus aber

Satz 2.3.1

Unter der Voraussetzung (2.5) gilt für alle Lösungen von (2.4) mit Anfangswerten $x(0) > 0$, $y_1(0) > 0$, $y_i(0) \geq 0$ für $i = 2, \dots, n$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x}_1, \lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = \bar{y}_1, \lim_{t \rightarrow \infty} y_i(t) = 0 \text{ für } i = 2, \dots, n.$$

Für das hier untersuchte Modell gilt also das Exklusionsprinzip einschließlich des Nullwachstums-Kriteriums.

2.4 Konkurrenz im Labor: Externe Nahrungszufuhr

Der empirische Nachweis des Exklusionsprinzips ist auf eindeutige Weise nur in Laborexperimenten erbracht worden, nicht durch Beobachtungen im Freiland. Derartige Experimente sind

durch eine kontrollierte Nahrungszufuhr von außen gekennzeichnet. Am einfachsten sind solche Versuche mit Mikroorganismen durchzuführen, die in einem Medium, etwa einer Flüssigkeit kultiviert werden. Dabei wird dafür gesorgt, dass alle Nährstoffe bis auf einen reichlich vorhanden sind, sodass nur der eine Nährstoff (organischer Art, eine Mineralie, ein Spurenelement oder auch Licht) limitierend ist. Der limitierende Nährstoff wird in begrenzten Mengen hinzu gegeben, sodass eine Konkurrenzsituation um diesen Nährstoff zwischen den im Medium enthaltenen Populationen entsteht.

Die Nahrungszufuhr kann nun auf verschiedene Weisen erfolgen:

- Die gebräuchlichste Art ist der **Chemostat**: Es fließt ständig Flüssigkeit mit einer konstanten Nährstoffkonzentration z zu. Gleichzeitig fließt Flüssigkeit der selben Menge mit der aktuellen Nährstoffkonzentration x ab. Die Nährstoffkonzentration würde dann ohne die Organismen, die den Nährstoff aufnehmen, der Differentialgleichung

$$\dot{x} = D(z - x) \text{ mit einer Konstanten } D > 0$$

genügen mit der Folge, dass

$$x(t) = z + (x(0) - z) e^{-Dt}$$

sich der hinzu gegebenen Konzentration z exponentiell annähert. Bei Mikroorganismen ist zu beachten, dass sie bei dieser Technik ebenfalls mit einer zu D proportionalen Rate aus dem Medium entfernt werden.

- Möglich ist auch ein **konstanter Nährstoffzufluss**

$$\dot{x} = D,$$

der ohne ihn aufnehmende Organismen zu beliebig großen Populationen führen würde, mit ihnen zusammen aber durchaus zu einer Stabilisierung führen kann.

- Bei größeren Organismen (z. B. Mehlwürmer), die sich nicht in einem flüssigen Medium aufhalten, wird es mit dem kontinuierlichen Nahrungszufluss schwierig. Hier wird es eher so sein, dass die **Nahrung portionsweise zugeführt** wird. Jede Stunde oder jeden Tag wird eine bestimmte Portion hinzu gegeben oder auf einen bestimmten Sollbetrag aufgefüllt. Wegen der daraus sich ergebenden Unstetigkeit der Nährstoffkonzentration lässt sich dieses Vorgehen nicht einfach durch eine Differentialgleichung beschreiben. Darauf gehe ich erst im nächsten Abschnitt ein.

2.4.1 Modellformulierung

Um einen von außen in das System eingeführten Nährstoff, dessen Konzentration mit x bezeichnet werde, konkurrieren n Spezies mit den Populationsdichten y_1, \dots, y_n :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a(x) - \sum_{j=1}^n f_j(x) y_j \\ \dot{y}_i &= r_i(x) y_i \text{ für } i = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.6)$$

Allgemeine Voraussetzungen

- $a : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$, die *externe Nahrungszufuhr*, sei stetig differenzierbar und (nicht notwendig streng) monoton fallend, wobei $a(0) > 0$.
- $f_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$, die *Fressrate* der Population i , sei stetig differenzierbar und streng monoton wachsend, wobei $f_i(0) = 0$ ($i = 1, \dots, n$).
- $r_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$, die exponentielle *Reproduktionsrate* der Population i , sei stetig differenzierbar und streng monoton wachsend mit $r_i(0) < 0$ und $r_i(x) > 0$ für hinreichend große x ($i = 1, \dots, n$).

2.4.2 Ein Spezialfall

1. Hinsichtlich der externen Nahrungszufuhr wird gegenüber (2.6) keine weitere Einschränkung vorgenommen, $a : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ sei also stetig differenzierbar und (nicht notwendig streng) monoton fallend, wobei $a(0) > 0$.
2. Die Fressraten seien entsprechend dem Lotka-Volterra-Ansatz als linear angenommen:

$$f_i(x) = f_i x \text{ mit positiven Konstanten } f_i \text{ (} i = 1, \dots, n \text{)} .$$

Das bedeutet, dass die Organismen allen Nährstoff aufnehmen, der ihnen vors Maul kommt.

3. Die Reproduktionsraten werden durch einen Michaelis-Menten-Term beschrieben:

$$r_i(x) = \frac{w_i (x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} = \frac{(w_i + 1/h_i) x}{x + h_i s_i w_i} - \frac{1}{h_i} \text{ mit Konstanten } h_i, s_i, w_i > 0 .$$

Diese drei Parameter lassen sich biologisch interpretieren:

- $w_i = \lim_{x \rightarrow \infty} r_i(x)$ ist die *maximale Reproduktionsrate* der Population i .
- Wegen $r_i(s_i) = 0$ ist s_i zu interpretieren als *Reproduktionsschwelle* oder *Nullwachstums-Konzentration*, also die Nährstoffkonzentration, die Population i für ein Nullwachstum benötigt.
- Wegen $r_i(0) = -1/h_i$ stirbt ohne Nahrung pro Zeiteinheit immer der Anteil $1/h_i$ der Population i ab. h_i ist daher auch zu interpretieren als *mittlere Lebenserwartung ohne Nahrung* der Population i , auch bezeichnet als *Hungerresistenz*.

Als ein Spezialfall von (2.6), der für weitere einschränkende Voraussetzungen als Orientierung dienen soll, ergibt sich damit

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a(x) - x \sum_{j=1}^n f_j y_j \\ \dot{y}_i &= \frac{w_i (x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} y_i \text{ für } i = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.7)$$

mit positiven Konstanten f_i, w_i, s_i, h_i und einer monoton fallenden und stetig differenzierbaren Funktion $a : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ mit $a(0) > 0$.

2.4.3 Modellanalyse. Eine Ljapunov-Funktion

Unter den allgemeinen, für (2.6) formulierten Voraussetzungen an die Reproduktionsraten existieren für $i = 1, \dots, n$ eindeutig bestimmte $s_i > 0$ (Reproduktionsschwellen) mit

$$r_i(s_i) = 0. \quad (2.8)$$

Es sei nun

$$s_1 < s_i \text{ für } i = 2, \dots, n \text{ und } a(s_1) > 0.$$

Nach dem Exklusionsprinzip zusammen mit dem Nullwachstums-Kriterium müssten dann alle Arten bis auf die erste aussterben. Ich versuche, die asymptotische Stabilität des Gleichgewichtspunktes

$$p_1 = \left(s_1, \frac{a(s_1)}{f_1(s_1)}, 0, \dots, 0 \right)$$

durch eine Ljapunov-Funktion der Gestalt

$$V(x, y_1, y_2, \dots, y_n) = R_1(x) + f_1(s_1) y_1 - a(s_1) \log y_1 + \sum_{i=2}^n c_i y_i$$

nachzuweisen. Dabei seien $c_2, \dots, c_n > 0$ noch genauer zu spezifizierende Konstanten und R_1 eine Stammfunktion von r_1 . In jedem Fall nimmt dann die Funktion V ihr eindeutig bestimmtes Minimum auf der positiv invarianten Menge

$$P_1 = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in \mathbb{R}_+^{1+n} : y_1 > 0\}$$

im Gleichgewichtspunkt p_1 an. Ferner sind alle Mengen

$$N_\alpha = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in P_1 : V(x, y_1, \dots, y_n) \leq \alpha\} \text{ mit } \alpha \in \mathbb{R}$$

kompakt. Zu untersuchen ist, ob bzw. unter welchen Voraussetzungen V eine Ljapunov-Funktion für (2.6) ist. Auf P_1 ist

$$\begin{aligned} \dot{V} &= r_1(x) \left(a(x) - \sum_{i=1}^n f_i(x) y_i \right) + (f_1(s_1) y_1 - a(s_1)) r_1(x) + \sum_{i=2}^n c_i r_i(x) y_i \\ &= r_1(x) (a(x) - a(s_1)) + r_1(x) y_1 (f_1(s_1) - f_1(x)) + \sum_{i=2}^n [c_i r_i(x) - f_i(x) r_1(x)] y_i. \end{aligned}$$

Da r_1 in s_1 sein Vorzeichen wechselt, folgt aus den Monotoniebedingungen an a und f_1 :

$$r_1(x) (a(x) - a(s_1)) \leq 0 \text{ und } r_1(x) y_1 (f_1(s_1) - f_1(x)) \leq 0 \text{ auf } P_1$$

mit strikter Ungleichheit im letzteren Fall, falls $x \neq s_1$. Lassen sich nun die Konstanten

$$c_2, \dots, c_n > 0$$

so wählen, dass

$$c_i r_i(x) \leq f_i(x) r_1(x) \text{ für } i = 2, \dots, n, x \geq 0,$$

so folgt

$$\dot{V} \leq 0 \text{ auf } P_1, \text{ und } \dot{V} < 0, \text{ falls } x \neq s_1.$$

Nach dem Invarianzprinzip sind dann aber alle Limesmengen $\omega(p)$ von in $p \in P_1$ startenden Lösungen von (2.6) nichtleer, kompakt, invariant und

$$\omega(p) \subseteq \{(x, y_1, \dots, y_n) \in P_1 : x = s_1\} .$$

Wegen $r_i(s_1) < 0$ für $i = 2, \dots, n$ folgt daraus

$$y_2 = \dots = y_n = 0 \text{ für alle } (x, y_1, \dots, y_n) \in \omega(p) ,$$

und die Berücksichtigung der ersten Gleichung von (2.6) liefert

$$y_1 = \frac{a(s_1)}{f(s_1)} \text{ für alle } (x, y_1, \dots, y_n) .$$

Damit ist aber $\omega(p) = \{p_1\}$ für alle $p \in P_1$. Es gilt also

Satz 2.4.1

Über die allgemeinen für (2.6) angegebenen Voraussetzungen hinaus gelte für die durch (2.8) definierten Reproduktionsschwellen

$$s_1 < s_i \text{ für } i = 2, \dots, n \text{ und } a(s_1) > 0 .$$

Ferner gebe es Konstanten $c_2, \dots, c_n > 0$, sodass

$$c_i r_i(x) \leq f_i(x) r_1(x) \text{ für } i = 2, \dots, n, x \geq 0 .$$

Dann gilt für alle Lösungen von (2.6) mit Anfangswerten in

$$P_1 = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in \mathbb{R}_+^{1+n} : y_1 > 0\} :$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = s_1, \lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = \frac{a(s_1)}{f_1(s_1)}, \lim_{t \rightarrow \infty} y_i(t) = 0 \text{ für } i = 2, \dots, n .$$

Die einzige wirklich einschränkende Bedingung der Existenz von Konstanten $c_2, \dots, c_n > 0$ mit

$$c_i r_i(x) \leq f_i(x) r_1(x) \text{ für } x \geq 0 \quad (i = 2, \dots, n) .$$

ist jedenfalls dann erfüllt, wenn die linke Seite dieser Ungleichung konkav und die rechte konvex ist. Das folgt aus

Hilfssatz 2.4.2

Seien $f, g : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ stetig differenzierbare Funktionen, f konvex, g konkav. Es mögen Zahlen $0 < s_1 < s_2$ existieren mit

$$f(s_1) = 0, f'(s_1) > 0, g(s_2) = 0, g'(s_2) > 0 .$$

Dann existiert eine reelle Zahl $c > 0$, sodass

$$c g(x) < f(x) \text{ für alle } x \geq 0 .$$

Beweis: Unter den angegebenen Voraussetzungen ist

$$f(x) \geq f'(s_1)(x - s_1) \text{ und } g(x) \leq g'(s_2)(x - s_2) \text{ für alle } x \geq 0.$$

Mit

$$c = \frac{f'(s_1)}{g'(s_2)}$$

ist dann wegen $s_1 < s_2$ für alle $x \geq 0$

$$c g(x) \leq c g'(s_2)(x - s_2) < f'(s_1)(x - s_1) \leq f(x).$$

□

Diese Konvexitäts- bzw. Konkavitätsvoraussetzung ist nun aber für das System (2.7) erfüllt:

$$\frac{w_i(x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} \text{ ist eine streng konkave, } f_i x \frac{w_1(x - s_1)}{x + h_1 s_1 w_1} \text{ eine streng konvexe}$$

Funktion von $x \geq 0$ ¹⁰, beide mit positiver Ableitung in s_i bzw. s_1 . Daher gilt:

Satz 2.4.3

Für (2.7) gelte

$$s_1 < s_i \text{ für } i = 2, \dots, n \text{ und } a(s_1) > 0.$$

Dann gilt für alle Lösungen von (2.6) mit Anfangswerten in

$$P_1 = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in \mathbb{R}_+^{1+n} : y_1 > 0\} :$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = s_1, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = \frac{a(s_1)}{f_1 s_1}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y_i(t) = 0 \text{ für } i = 2, \dots, n.$$

2.4.4 Noch ein Spezialfall

Nimmt man, anders als in (2.7), für die Fressraten ebenfalls Michaelis-Menten-Terme

$$f_i(x) = \frac{f_i x}{x + b_i} \text{ mit positiven Konstanten } f_i, b_i$$

an, so erhält man

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a(x) - \sum_{j=1}^n \frac{f_j x}{x + b_j} y_j \\ \dot{y}_i &= \frac{w_i(x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} y_i \text{ für } i = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.9)$$

mit positiven Konstanten b_i, f_i, w_i, s_i, h_i und einer monoton fallenden, stetig differenzierbaren Funktion $a: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ mit $a(0) > 0$. Sei wiederum $s_1 < s_i$ für $i = 2, \dots, n$. Um Satz 2.4.1 anwenden zu können, ist zu überprüfen, ob Konstanten $c_i > 0$ für $i = 2, \dots, n$ existieren, sodass

$$c_i \frac{w_i(x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} \leq \frac{f_i x}{x + b_i} \frac{w_1(x - s_1)}{x + h_1 s_1 w_1} \text{ für alle } x \geq 0.$$

¹⁰Zum Nachweis bilde man jeweils die zweite Ableitung und zeige, dass sie im ersten Fall negativ, im zweiten Fall positiv ist.

Das ist äquivalent mit

$$c_i (x + b_i) \frac{w_i (x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} \leq f_i x \frac{w_1 (x - s_1)}{x + h_1 s_1 w_1} \text{ für alle } x \geq 0 .$$

Die rechte Seite dieser Ungleichung ist eine konvexe Funktion in x mit positiver Ableitung in s_1 . Für die linke Seite

$$g_i(x) = (x + b_i) \frac{w_i (x - s_i)}{x + h_i s_i w_i}$$

ist

$$g_i''(x) = -\frac{2 s_i w_i (1 + h_i w_i) (b_i - h_i s_i w_i)}{(x + h_i s_i w_i)^3} \leq 0 \text{ für alle } x \geq 0$$

und daher g_i konkav, falls

$$h_i s_i w_i \leq b_i .$$

Unabhängig von dieser Bedingung ist stets $g_i'(s_i) > 0$. Aus Satz 2.4.1 und Hilfssatz 2.4.2 folgt daher

Satz 2.4.4

Für (2.9) gelte

$$s_1 < s_i \text{ für } i = 2, \dots, n \text{ und } a(s_1) > 0 ,$$

ferner

$$h_i s_i w_i \leq b_i \text{ für } i = 2, \dots, n .$$

Dann gilt für alle Lösungen von (2.9) mit Anfangswerten in

$$P_1 = \{(x, y_1, \dots, y_n) \in \mathbb{R}_+^{1+n} : y_1 > 0\} :$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = s_1 , \lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = \frac{a(s_1) (s_1 + b_1)}{f_1 s_1} , \lim_{t \rightarrow \infty} y_i(t) = 0 \text{ für } i = 2, \dots, n .$$

Zur biologischen Interpretation der gegenüber Satz 2.4.3 hinzu gekommenen Bedingung ist zu sagen, dass der Michaelis-Menten-Term

$$\frac{f_i x}{x + b_i}$$

für $x = b_i$ gerade die Hälfte seines maximalen Werts f_i annimmt. Entsprechendes gilt für den Term

$$\frac{(w_i + 1/h_i) x}{x + h_i s_i w_i} = \frac{w_i (x - s_i)}{x + h_i s_i w_i} + \frac{1}{h_i} ,$$

der die Differenz der Reproduktionsrate zur Situation ohne Nahrung beschreibt. Die Bedingung

$$h_i s_i w_i \leq b_i$$

besagt also, dass mit wachsender Nährstoffdichte die Reproduktionsrate schneller als die Fressrate ihre Obergrenze erreicht, bei reichlicher Nahrung also immer noch gefressen wird ohne das in entsprechendem Maße in zusätzliche Biomasse umzusetzen.

2.4.5 Zusammenfassung

Für weite Klassen von Modellen für Laborexperimente wird das Exklusionsprinzip bestätigt: Die Spezies mit der geringsten für ein Nullwachstum erforderlichen Nährstoff-Konzentration überlebt, alle anderen sterben aus. Voraussetzung ist, dass die Nahrung kontinuierlich und mit einer nur von der aktuellen Konzentration abhängigen Rate zugeführt wird. Diese Voraussetzung soll im nächsten Abschnitt verändert werden.

2.5 Konkurrenz in variabler Umgebung

Ausgangspunkt ist (2.7) mit $n = 2$ und konstanter Nahrungszufuhr a , also

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a - x(f_1 y_1 + f_2 y_2) \\ \dot{y}_1 &= \frac{w_1(x - s_1)}{x + h_1 s_1 w_1} y_1 \\ \dot{y}_2 &= \frac{w_2(x - s_2)}{x + h_2 s_2 w_2} y_2 \end{aligned} \quad (2.10)$$

mit positiven Konstanten $a, f_1, w_1, s_1, h_1, f_2, w_2, s_2, h_2$. a ist dabei die konstante Geschwindig-

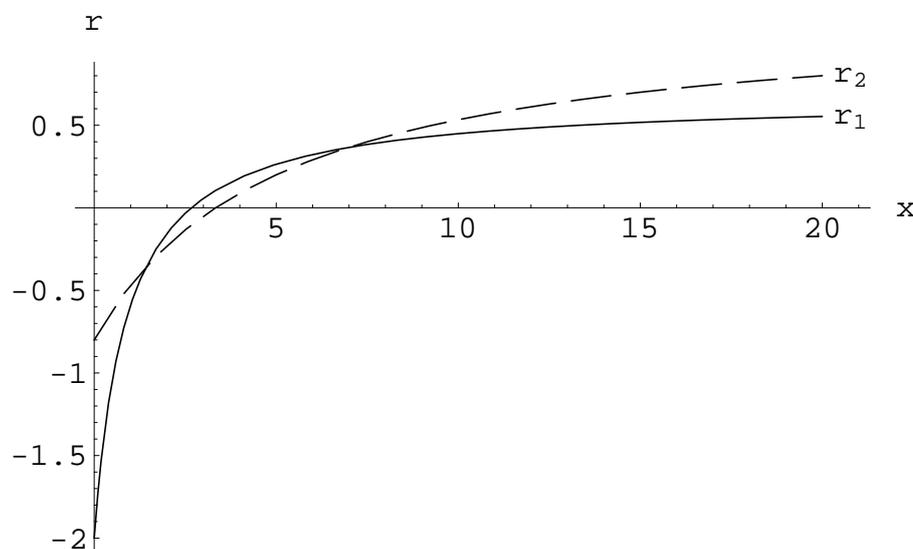


Abbildung 2.2: Reproduktionsraten zweier konkurrierender Arten in Abhängigkeit von der Nährstoffdichte x entsprechend (2.11)

keit, mit der der Nährstoff dem System von außen zugeführt wird, realisiert durch einen konstant gehaltenen Zufluss oder auch eine Pipette. Ist $s_1 < s_2$, so stirbt nach Satz 2.4.3 bei anfänglichem Vorhandensein beider Arten die zweite aus, während die erste überlebt und sich zusammen mit der Nährstoffdichte bei einem konstanten Wert stabilisiert. Entscheidend für das Überleben ist also die kleinere Reproduktionsschwelle der ersten Art, wogegen eine größere Hungerresistenz oder größere maximale Wachstumsrate der zweiten Art nichts nützt. In dem **Zahlenbeispiel**

$$\begin{aligned} f_1 = 5 & \quad , \quad h_1 = \frac{1}{2} & \quad , \quad s_1 = \frac{8}{3} & \quad , \quad w_1 = \frac{2}{3} & \quad , \\ f_2 = 4 & \quad , \quad h_2 = \frac{5}{4} & \quad , \quad s_2 = \frac{10}{3} & \quad , \quad w_2 = \frac{6}{5} & \quad , \end{aligned} \quad (2.11)$$

das Abbildung 2.2 zu Grunde liegt, ist diese Situation gegeben.

2.5.1 Ein Labormodell für portionsweise Nahrungszugabe

Der Nährstoff möge jetzt nicht mehr mit konstanter Rate a in das System hinein fließen, sondern portionsweise zugegeben werden, Und zwar werde zu den Zeitpunkten

$$t = T, 2T, 3T, \dots \text{ mit einem } T > 0$$

jeweils die Menge aT in das System eingegeben, während zwischen diesen Zeitpunkten keine Nahrung hinzukommt. Die mittlere Nährstoffzufuhr pro Zeiteinheit ist dann immer noch a , jedoch entstehen jetzt Zustände mit großer Nährstoffkonzentration, die dann bis zur nächsten Zugabe abgebaut wird. Für $kT < t < (k+1)T$ ($k \in \mathbb{N}_0$) genügt das System den Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -x(f_1 y_1 + f_2 y_2) \\ \dot{y}_1 &= \frac{w_1(x - s_1)}{x + h_1 s_1 w_1} y_1 \\ \dot{y}_2 &= \frac{w_2(x - s_2)}{x + h_2 s_2 w_2} y_2 \end{aligned} \quad (2.12)$$

während

$$x(t+) = x(t-) + aT, y_1(t+) = y_1(t-), y_2(t+) = y_2(t-) \text{ für } t = T, 2T, 3T, \dots \quad (2.13)$$

Betrachtet man zunächst nur die Zeitpunkte der Nahrungszugabe, so lässt sich der Übergang von einem solchen Zeitpunkt zum nächsten als Iterationsprozess mit der Funktion

$$F_T(x, y_1, y_2) = \Phi(T, (x, y_1, y_2)) + (aT, 0, 0)$$

auffassen, wobei Φ den Fluss von (2.12) bezeichne. Mit Φ ist auch F_T stetig und sogar stetig differenzierbar, die allgemeinen Bedingungen an ein diskretes dynamische System also erfüllt. Zur Untersuchung des Langzeitverhaltens der Lösungen von (2.12), (2.13) wird daher zunächst die Limesmenge eines Startpunktes unter F_T bestimmt. Handelt es sich dabei um einen Gleichgewichtspunkt, so lässt sich durch Integration von (2.12) über das Zeitintervall $[0, T]$ mit dem Gleichgewichtspunkt als Anfangswert die Lösung von (2.12), (2.13) ermitteln, die langfristig angesteuert wird. Bei periodischen Orbits des durch F_T definierten diskreten dynamischen Systems lässt sich entsprechend vorgehen.

Im Folgenden werden numerische Simulationen mit den Zahlenwerten (2.11), $a = 1.25$ und verschiedenen Werten für T durchgeführt.

2.5.2 Kurze Perioden: Unveränderte Exklusion

Für $T = 4$ hat sich die vom Anfangswert $(4, 0.1, 0.1)$ ausgehende Iteration mit F_T nach 200 Schritten in dem Gleichgewichtspunkt $(6.262, 0.061, 0)$ stabilisiert. Offenbar ist auch hier die zweite Spezies ausgestorben. Damit ist für kurze Perioden T generell zu rechnen, denn je kürzer die Periode ist, desto näher liegt die portionsweise Nahrungszugabe bei dem konstanten Zufluss, desto ähnlicher werden also die Lösungen von (2.12), (2.13) denen von (2.10) sein.

$$a = 1.25, T = 4$$

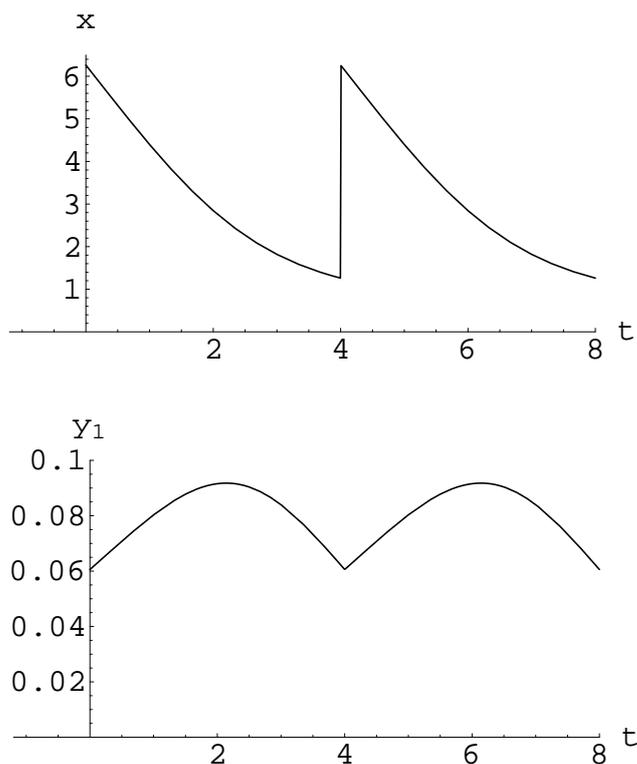


Abbildung 2.3: Langzeitverhalten von Nährstoffdichte und Dichte der ersten Spezies für $T = 4$

Jedem Gleichgewichtspunkt von F_T entspricht eine T -periodische Lösung von (2.12), (2.13). Die zu dem numerisch ermittelten Gleichgewichtspunkt gehörige Lösung ist in Abbildung 2.3 über zwei Perioden dargestellt (ohne die identisch verschwindende dritte Komponente). Zwischen je zwei Nahrungszugaben sinkt die Nährstoffdichte streng monoton ab. Zu Beginn liegt sie oberhalb, am Ende unterhalb von $s_1 = 8/3$. Solange $x > s_1$, wächst y_1 , nimmt sein Maximum dort an, wo $x = s_1$, und fällt für $x < s_1$. Am Ende des Intervalls geht derselbe Vorgang von vorne los.

Für das Folgende besonders interessant sind die Schwankungen, denen die Nährstoffdichte unterliegt. Sie werden desto größer sein, je größer T ist. Für kleine T sind sie klein, und die Nährstoffdichte bleibt in der Nähe von $s_1 = 8/3$. Werden die Schwankungen dagegen größer, so wird sich die Nährstoffdichte über längere Zeit in Bereichen aufhalten (sehr hoch oder sehr niedrig), in denen die zweite Spezies der ersten überlegen ist, sei es wegen ihrer größeren maximalen Wachstumsrate oder ihrer größeren Hungerresistenz. Diese Vorüberlegung ist es, die überhaupt Anlass zur Untersuchung des vorliegenden Modells gibt¹¹.

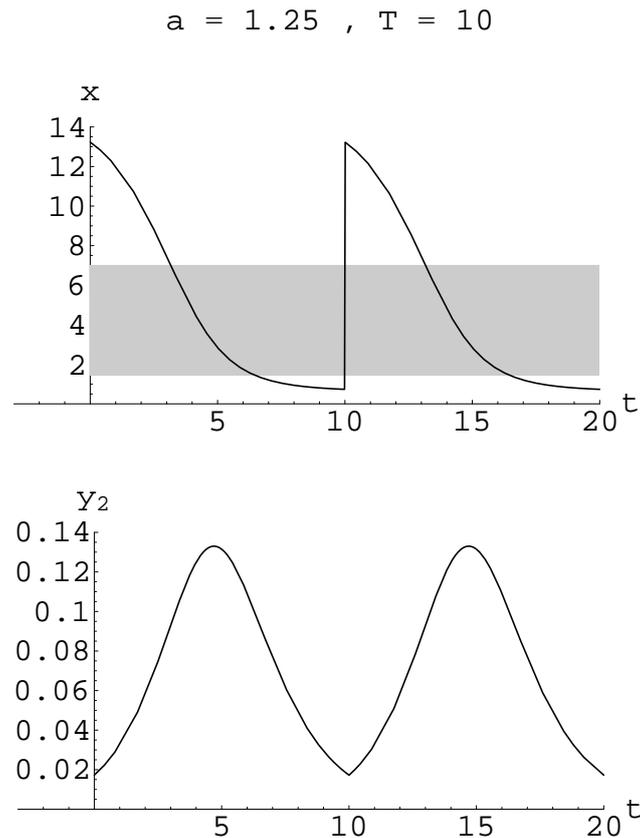


Abbildung 2.4: Langzeitverhalten von Nährstoffdichte und Dichte der zweiten Spezies für $T = 10$

2.5.3 Lange Perioden: Umkehrung der Exklusion

Für $T = 10$ hat sich die vom Anfangswert $(4, 0.1, 0.1)$ ausgehende Iteration mit F_T nach 200 Schritten in dem Gleichgewichtspunkt $(13.234, 0, 0.017)$ stabilisiert. Offenbar ist hier die *erste Spezies* ausgestorben. Das Exklusionsprinzip gilt immer noch, aber die Exklusion hat sich umgekehrt: Es überlebt die Spezies mit der größeren maximalen Wachstumsrate und der größeren Hungerresistenz, während das Verhältnis zwischen den Reproduktionsschwellen offenbar keine Rolle mehr spielt.

Die zu dem Gleichgewichtspunkt von F_T gehörige periodische Lösung ist in Abbildung 2.4 (ohne die identisch verschwindende zweite Komponente) über zwei Perioden dargestellt. Der grau unterlegte Bereich im oberen Diagramm kennzeichnet die Werte von x , für die $r_1(x) \geq r_2(x)$, für die also die erste Art schneller wächst (bzw. langsamer fällt) als die zweite. Es fällt auf, dass sich die Nährstoffdichte die meiste Zeit *nicht* in diesem Bereich aufhält. Das Zeitintervall zwischen je zwei Nahrungszugaben lässt sich in drei ungefähr gleich lange Abschnitte unterteilen: Zu Beginn ist die Nährstoffdichte so hoch, dass die zweite Art schneller wächst als die erste. Im mittleren Abschnitt (grau unterlegter Bereich) bringt die geringere Reproduktionsschwelle die erste Art in Vorteil. Am Ende wird schließlich die Nahrung so knapp, dass

¹¹s. MAINIK / ORTLIEB (1999)

die größere Hungerresistenz der zweiten Art den Ausschlag gibt: Sie überlebt länger als die erste. Alle Effekte zusammen haben (wohlgemerkt: in dieser einen Simulation mit den konkret verwendeten Zahlenwerten) als Resultat, dass die erste Art ausstirbt und die zweite überlebt.

2.5.4 Periodenverdopplung

$$a = 1.25, T = 6.$$

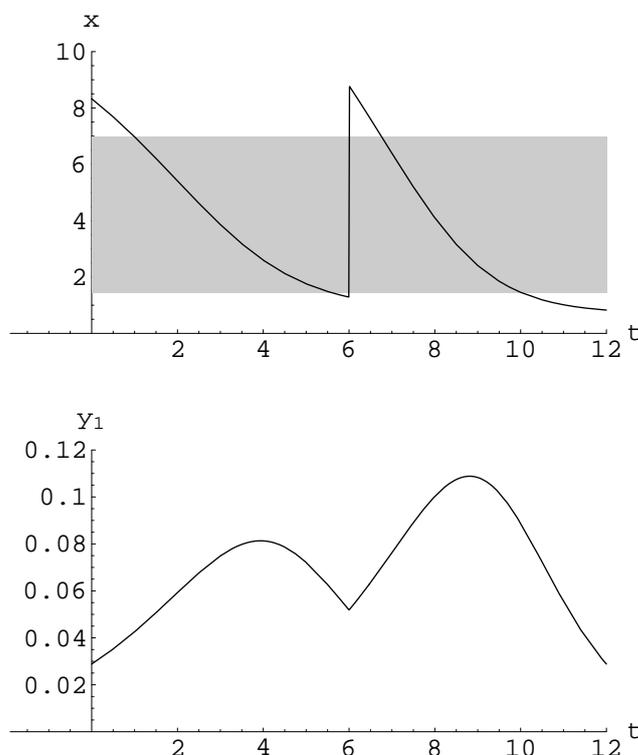


Abbildung 2.5: Langzeitverhalten von Nährstoffdichte und Dichte der ersten Spezies für $T = 6$

Was passiert, wenn man T von 4 auf 10 anwachsen lässt, wie sieht der Übergang aus? Geht man dieser Frage durch weitere Simulationen nach, so stößt man zunächst auf ein anderes Phänomen: Für $T = 6$ zeigt sich weiterhin, dass die zweite Population ausstirbt, jedoch ändert sich das Langzeitverhalten der Dichte der ersten Population. Die vom Anfangswert $(4, 0.1, 0.1)$ ausgehende Iteration mit F_T stabilisiert sich nach 400 Schritten nicht in einem Gleichgewichtspunkt, sondern in einem 2-periodischen Orbit, bestehend aus den Punkten

$$(8.326, 0.029, 0) \text{ und } (8.788, 0.052, 0),$$

die von F_T wechselseitig ineinander abgebildet werden. Die zugehörige $2T$ -periodische Lösung ist (ohne die identisch verschwindende dritte Komponente) in Abbildung 2.5 dargestellt. Das System reagiert hier also auf die T -periodische Nahrungszugabe langfristig mit einem $2T$ -periodischen Verhalten. Es handelt sich hier um ein in der Theorie dynamischer Systeme be-

kanntes *Verzweigungsphänomen*: Bei Veränderung eines Parameters verliert eine periodische Lösung ihre Stabilität und übergibt sie an eine Lösung mit doppelter Periode.

2.5.5 Mittlere Periodenlängen: Koexistenz

$$a = 1.25, \quad T = 7.$$

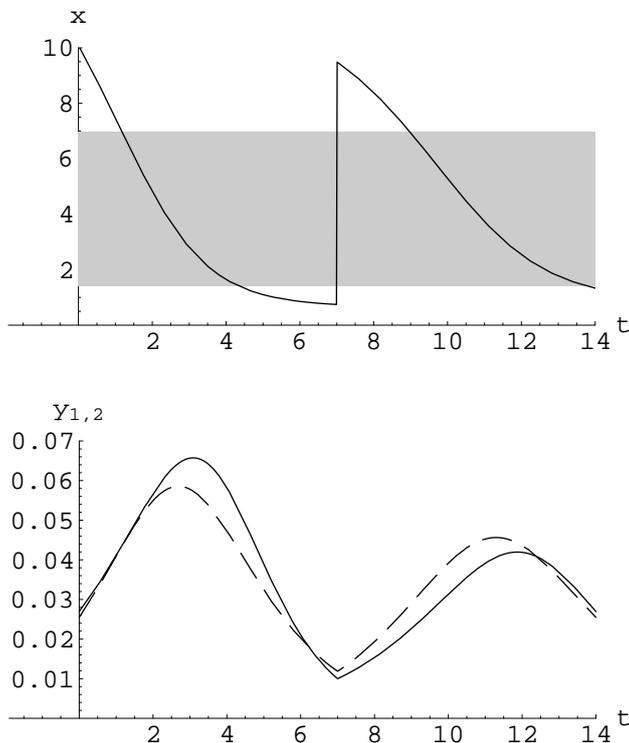


Abbildung 2.6: Langzeitverhalten von Nährstoff- und Populationsdichten für $T = 7$

Für $T = 7$ stabilisiert sich die vom Anfangswert $(4, 0.1, 0.1)$ ausgehende Iteration mit F_T nach 400 Schritten in einem 2-periodischen Orbit, bestehend aus den Punkten

$$(10.084, 0.027, 0.025) \text{ und } (9.496, 0.010, 0.012),$$

die von F_T wechselseitig ineinander abgebildet werden. Die zugehörige $2T$ -periodische Lösung ist in Abbildung 2.6 dargestellt. Hier überleben beide Arten, wobei das System auf die T -periodische Nahrungszugabe langfristig mit einem $2T$ -periodischen Verhalten antwortet.

Diese Eigenschaft ist von der Frage nach der Koexistenz der beiden Arten unabhängig: Für $T = 7.6$ stabilisiert sich die vom Anfangswert $(4, 0.1, 0.1)$ ausgehende Iteration mit F_T nach 400 Schritten in dem Gleichgewichtspunkt $(10.429, 0.009, 0.022)$. Die zugehörige T -periodische Lösung ist in Abbildung 2.7 dargestellt. Hier ist die mittlere Populationsdichte der ersten Art bereits deutlich geringer als die der zweiten, die ja bei $T = 8$ allein übrig bleibt.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass der Übergang von dem Überleben nur der einen zu dem Überleben nur der anderen Art im hier simulierten Beispiel durch einen Zwischenbereich führt, in dem beide Arten überleben.

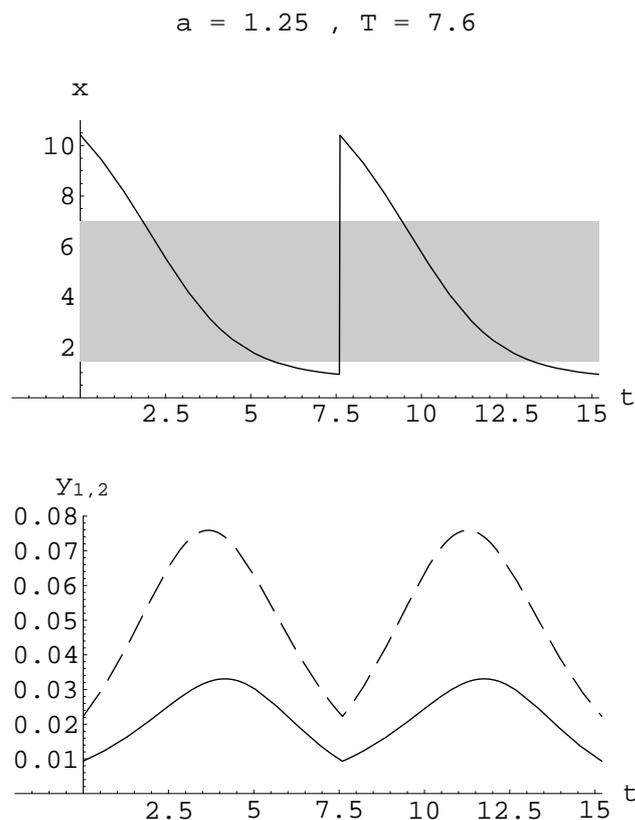


Abbildung 2.7: Langzeitverhalten von Nährstoff- und Populationsdichten für $T = 7.6$

2.5.6 Variabilität der Umweltbedingungen ermöglicht Koexistenz

Die Ergebnisse von Computersimulationen für ein einziges Zahlenbeispiel sollte man nicht überschätzen. Dennoch lässt sich aus den hier erhaltenen etwas lernen, weil sie zeigen, dass das Exklusionsprinzip auch auf der Ebene mathematischer Modelle nicht ohne jede Einschränkung gültig ist.

- Bei variierenden Umweltbedingungen ist es nicht mehr zwangsläufig die Art mit der kleinsten Reproduktionsschwelle, die überlebt, sondern es können dann auch andere Eigenschaften (hohe maximale Wachstumsrate, große Hungerresistenz) Bedeutung erhalten. Unter Umständen können mehrere Arten koexistieren, wenn jede von ihnen unter bestimmten Umweltbedingungen gegenüber den anderen im Vorteil ist und diese Bedingungen regelmäßig wiederkehren. Es handelt sich hier nur um den Hinweis auf eine Möglichkeit, um mehr nicht.
- Das Exklusionsprinzip ist ein aus mathematischen Modellen gewonnenes abstraktes Prinzip. Im Freiland lässt es sich nicht ohne Weiteres empirisch bestätigen.¹² Das hier untersuchte Modell gibt Hinweise darauf, woran das (auch) liegen könnte.

¹²siehe das zu Beginn dieses Abschnitts genannte Plankton-Paradoxon

- Für Laborversuche gibt das hier untersuchte Modell Hinweise darauf, dass ihre Ergebnisse in hohem Maße vom Versuchsaufbau abhängen können, hier vor allem von der Art der Nahrungszugabe.
- Im Freiland dürfte die Nahrung weder mit konstanter Rate in ein System einfließen noch portionsweise zugegeben werden. Man denke etwa an einen See, in den Nährstoffe über Zuflüsse herein- und durch Abflüsse wieder hinaus transportiert werden. Zur Modellierung einer solchen Situation scheint es sinnvoll zu sein, in dem Modell (2.10) die konstante Rate a durch eine zeitabhängige Funktion zu ersetzen. HÄHNIGEN (2000, 38. ff) hat Computersimulationen mit periodischen Funktionen $a(t)$ durchgeführt und ist zu ähnlichen Ergebnissen gekommen wie den hier dargestellten. Die Periodizität der Zuflussrate ist nach wie vor eine starke Vereinfachung, die es aber ermöglicht, auf deterministischem Wege systematische Computersimulationen durchzuführen. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, $a(t)$ als stochastischen Prozess anzusetzen.

2.6 Vollständige Konkurrenz auf Märkten

Konkurrenz belebt bekanntlich das Geschäft, und in der Tat ist der Ursprung des Konzepts der Konkurrenz in der täglichen Erfahrung der kapitalistischen Gesellschaft zu verorten, für die in diesem Abschnitt eine stark vereinfachte Modellsituation betrachtet wird, in der Anbieter um die Nachfrage nach ihren Produkten konkurrieren:

Betrachtet wird ein Markt für ein einziges Gut oder eine einzige Dienstleistung (Haferflocken, Benzin, Klempnerarbeiten, Haarschneiden). Die Maßeinheit dafür werde mit [OE] (Outputeinheiten) bezeichnet. Auf dem Markt stehen sich sehr viele Konsumenten (Nachfrager) und sehr viele Produzenten (Anbieter) gegenüber.

2.6.1 Marktpreis und Nachfragefunktion

Die Produzenten mögen alle das gleiche, für die Konsumenten nicht unterscheidbare Produkt anbieten. Der Markt sei für die Konsumenten so durchsichtig, dass Preisunterschiede von ihnen sofort durch Kauf des jeweils billigeren Angebots beantwortet werden, sodass sich ein *einheitlicher Marktpreis* herausbildet. Es bezeichne

- p [DM/OE] den aktuellen Marktpreis des Produktes.

Die Konsumenten haben keinen direkten Einfluss auf den Marktpreis und reagieren daher auf ihn als *Mengenanpasser* nur durch eine größere oder geringere Nachfrage. Es bezeichne

- N [OE/Jahr] die aktuelle Nachfrage nach dem Produkt.

Bei konstant gehaltenem Marktpreis möge sich die Nachfrage (engl. demand) entweder sofort oder mit einer gewissen Verzögerung auf einen Wert $D(p)$ einstellen. Die Funktion D des Marktpreises p heißt *Nachfragefunktion*. Der Einfachheit halber werde vorausgesetzt:

- $D : [0, p_0] \rightarrow \mathbb{R}_+$ sei differenzierbar, $D'(p) < 0$ für $p \in [0, p_0]$ und $D(p_0) = 0$.

$D(0)$ ist demnach die Nachfrage, wenn das Produkt kostenlos zu haben wäre. p_0 ist der Marktpreis, zu dem niemand mehr nach dem Produkt verlangt. Es kann daher $D(p) = 0$ für alle $p \geq p_0$ angenommen werden. Die einfachste Funktionsklasse, die die hier gemachten Voraussetzungen erfüllt, ist

$$D(p) = N_0 \left(1 - \frac{p}{p_0}\right).$$

In den statischen Modellen der Volkswirtschaftslehre wird immer

$$N = D(p)$$

angenommen, was bedeutet, dass sich die aktuelle Nachfrage immer sofort auf den Marktpreis einstellt. In dynamischen Modellen mit N als Funktion der Zeit sind natürlich auch Gesetzmäßigkeiten der Form

$$\dot{N} = \alpha (D(p) - N)$$

oder

$$N(t+1) = N(t) + \beta (D(p) - N(t))$$

mit positiven Konstanten α, β denkbar.

2.6.2 Vollständige Konkurrenz: Die neoklassische Angebotsfunktion

Als *vollständige Konkurrenz* wird eine Situation bezeichnet, in der die einzelnen Anbieter ebenfalls keinen Einfluss auf den Marktpreis nehmen können, weil ihr Marktanteil so gering ist, dass ein Preis über dem Marktpreis ihr Produkt unverkäuflich machen, ein Preis unter dem Marktpreis ihnen aber nur geringeren Gewinn bringen würde, ohne dadurch andere aus dem Markt zu drängen. In diesem Fall können auch die Anbieter nur als *Mengenanpasser* auf den Marktpreis reagieren, dem sie ihr Angebot anpassen. Es bezeichne

- A [OE/Jahr] das aktuelle Angebot des Produkts.

Der einzelne Produzent wird nur dann überhaupt produzieren, wenn seine Produktionskosten beim aktuellen Marktpreis einen Gewinn zulassen, und in diesem Falle die Menge des Produktes anbieten, bei der sein Gewinn maximal ist. Stellt man sich eine Vielzahl kleiner Anbieter vor, die mehr oder weniger kostengünstig produzieren, so werden von ihnen desto mehr in den Markt eintreten, je höher der Marktpreis ist. Bei konstant gehaltenem Marktpreis wird sich das Angebot (engl. supply) entweder sofort oder langfristig auf einen Wert $S(p)$ einstellen. Die Funktion S des Marktpreises p heißt *Angebotsfunktion*. Es werde vorausgesetzt:

- $S : [p_s, \infty) \rightarrow \mathbb{R}_+$ sei differenzierbar, $S'(p) \geq 0$ für $p \geq p_s$ und $S(p_s) = 0$.

p_s ist der Marktpreis, von dem ab sich die Produktion für mindestens einen Anbieter überhaupt lohnt. Es kann daher $S(p) = 0$ für $p \leq p_s$ angenommen werden. Setzt man im einfachsten Fall S als linear an, so ergibt sich

$$S(p) = s (p - p_s) \text{ mit einem } s > 0.$$

Wie bei der Nachfrage wird in den statischen Modellen der Volkswirtschaftslehre immer

$$A = S(p)$$

angenommen, was bedeutet, dass sich das aktuelle Angebot immer sofort auf den Marktpreis einstellt. In dynamischen Modellen mit A als Funktion der Zeit sind auch hier Gesetzmäßigkeiten der Form

$$\dot{A} = \gamma (S(p) - A)$$

oder

$$A(t+1) = A(t) + \delta (S(p) - A(t))$$

mit positiven Konstanten γ, δ denkbar und erscheinen auch zwingender als bei der Nachfrage, weil eine Veränderung des Angebots immer eine Veränderung der Produktion erfordert und daher Zeit kostet.

Gegen diesen Ansatz, das Angebot als monoton wachsende Funktion des Preises anzunehmen, gibt es verschiedene Einwände:

1. Auf manchen Märkten lässt sich beobachten, dass die Monotonieannahme offenbar nicht erfüllt ist, so etwa auf bestimmten Arbeitsmärkten: Ein sehr niedriger Lohnsatz (Preis der Arbeit) kann dazu führen, dass die Beschäftigten länger arbeiten wollen (Trend zum Zweit- oder Drittjob in Billiglohnländern), um ihr Auskommen zu sichern. Eine Verringerung des Preises erhöht hier das Angebot. Umgekehrt können hohe Gehälter dazu führen, dass sich die Beschäftigten mit einer halben oder dreiviertel Stelle begnügen, um mehr Freizeit zu haben, was zu einer Verringerung des Angebots führt.
2. Schwerer wiegt der Einwand gegen die Annahme, das Angebot sei *nur* eine Funktion des Preises. Ein Unternehmen wird seine Produktion nur steigern, wenn es erwartet, seine zusätzlichen Produkte auch absetzen zu können. Das Angebot ist daher immer auch eine Funktion der (erwarteten) Nachfrage. Genauer lässt sich erst auf der Basis einer Analyse der Produktionskosten sagen, die bisher noch gar nicht in den Blick genommen wurden.

2.6.3 Marktgleichgewicht

(p_g, N_g, A_g) heißt *Marktgleichgewicht* und p_g *Gleichgewichtspreis*, wenn

$$N_g = D(p_g) = S(p_g) = A_g .$$

Im Gleichgewicht stimmen also Nachfrage und Angebot überein, wofür der Gleichgewichtspreis sorgt, bei dem Nachfrage- und Angebotsfunktion übereinstimmen.

Ist $p_0 \leq p_s$, so bedeutet das, dass zu dem Mindestpreis, zu dem ein Anbieter das Produkt auf den Markt bringen würde, sich kein Käufer mehr finden würde. In diesem Fall wären Angebot und Nachfrage 0, das Produkt ist nicht marktfähig, von einem Marktpreis zu sprechen hätte gar keinen Sinn.

Ist dagegen $p_s < p_0$, so existiert unter den hier gemachten Voraussetzungen an Nachfrage- und Angebotsfunktion ein eindeutig bestimmtes Marktgleichgewicht, grafisch dargestellt in Abbildung 2.8.¹³

¹³Dieses auch als *Marshallkreuz* bezeichneten Diagramm ist in einführenden Lehrbüchern der Volkswirtschaftslehre im Übermaß zu finden, wobei allerdings regelhaft die Preise (p) auf der Ordinate und die Mengen (N, A) auf der Abzisse abgetragen sind. Ich ziehe die Darstellung in Abbildung 2.8 vor, weil die Modellannahmen besagen, dass Nachfrage und Angebot Funktionen des Preises sind und nicht umgekehrt

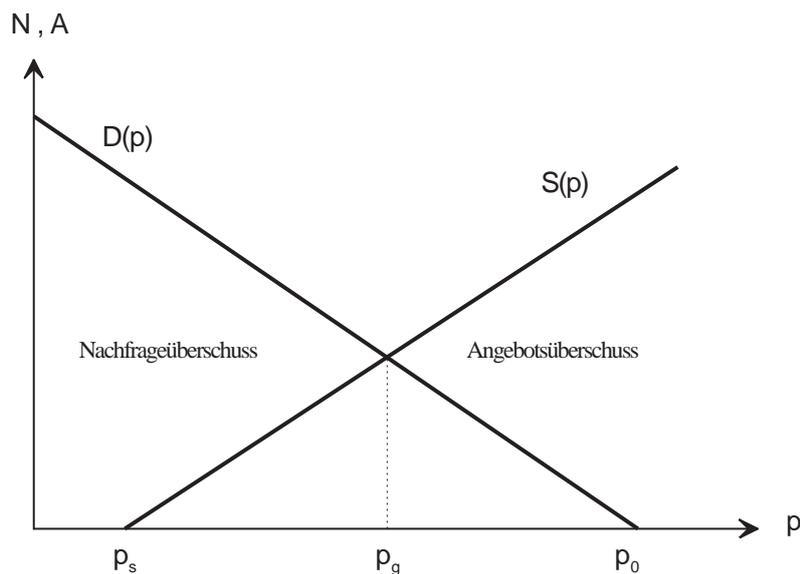


Abbildung 2.8: Neoklassisches Marktgleichgewicht

Die gängige Harmonielehre vom Markt besagt, dieser Sorge dafür, dass Angebot und Nachfrage zur Deckung kommen, indem sich der Gleichgewichtspreis einstellt. Wie das geschehen soll, wird in den Lehrbüchern nicht mehr durch mathematische Modelle, sondern verbal erläutert, in verschiedenen Lehrbüchern auf unterschiedliche Weise und nicht immer konsistent.¹⁴ Im Wesentlichen läuft es auf die folgende Begründung hinaus: Liegt der Preis über dem Gleichgewichtspreis, ist also $p > p_g$, so ist $D(p) < S(p)$, es liegt ein *Angebotsüberschuss* vor, die Anbieter müssen, um ihre Ware loszuwerden, den Preis senken, was zu einem Rückgang des Angebots und einem Anstieg der Nachfrage führt. Liegt der Preis dagegen unter dem Gleichgewichtspreis, ist also $p < p_g$, so ist $D(p) > S(p)$, es liegt ein *Nachfrageüberschuss* vor, die Anbieter können ohne Absatzverluste den Preis erhöhen, was eine Erhöhung des Angebots und einen Rückgang der Nachfrage nach sich zieht. So oder so tendiert also der Marktpreis zum Gleichgewichtspreis.

Diese verbale Begründung beschreibt etwas vage eine Marktdynamik, die schließlich zum Gleichgewichtspreis führen soll. Tatsächlich bleibt aber die Frage nach der Stabilität dieser Dynamik ausgeblendet. Schließlich ist nicht auszuschließen, dass die beschriebenen Reaktionen der Marktteilnehmer zu heftigen, sich aufschaukelnden Preisschwankungen führen.

2.6.4 Marktdynamik

Betrachtet wird ein System von drei Differentialgleichungen, je eine für p , N und A :

$$\begin{aligned} \dot{p} &= f(N - A) p \\ \dot{N} &= g(D(p) - N) \\ \dot{A} &= h(S(p) - A, N - A) \end{aligned} \quad (2.14)$$

¹⁴bis hin zu so skurrilen Konstruktionen wie der eines *Auktionators*, der als eine Art Mittler zwischen Anbietern und Nachfragern fungiert und Verhandlungen leitet, die schließlich zum Gleichgewichtspreis führen

mit stetig differenzierbaren Funktionen $f, g: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $h: \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$,¹⁵ für die in ihrem Definitionsbereich

$$f' > 0, g' > 0, h_x = \frac{\partial h}{\partial x} > 0, h_y = \frac{\partial h}{\partial y} \geq 0$$

und

$$f(0) = g(0) = h(0,0) = 0.$$

Dahinter stehen die folgenden Modellvorstellungen:

- Jede Abweichung von Nachfrage N und Angebot A hat eine Preisbewegung zur Folge, die desto größer ist, je größer die Abweichung. Ein Nachfrageüberschuss treibt die Preise nach oben, ein Angebotsüberschuss treibt sie nach unten.
- Jede Abweichung der Nachfrage N von der Nachfragefunktion $D(p)$ bewegt die Nachfrage in Richtung $D(p)$. $N > D(p)$ besagt, dass einige Konsumenten kaufen, die das zum Preis p dauerhaft nicht tun würden und daher ihre Käufe nach und nach einstellen. $N < D(p)$ besagt, dass einige Konsumenten nicht kaufen, das zum Preis p aber tun würden und damit nach und nach beginnen.
- Das Angebot schließlich reagiere sowohl auf Abweichungen von der Angebotsfunktion als auch (eventuell, wenn nämlich $h_y > 0$) von der Nachfrage, indem es sich beiden Größen anzupassen versucht.

Ein Marktgleichgewicht (p_g, N_g, A_g) ist immer auch ein Gleichgewichtspunkt von (2.14) im Sinne der Theorie dynamischer Systeme. Seine Existenz sei hier vorausgesetzt ($p_s < p_0$, s. o.), gefragt ist nach seiner asymptotischen Stabilität. Die Ableitungsmatrix der rechten Seite von (2.14) lautet

$$\begin{pmatrix} 0 & f'(0) p_g & -f'(0) p_g \\ g'(0) D'(p_g) & -g'(0) & 0 \\ h_x(0,0) S'(p_g) & h_y(0,0) & -h_x(0,0) - h_y(0,0) \end{pmatrix}$$

und hat das charakteristische Polynom

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3$$

mit

$$\begin{aligned} a_1 &= g'(0) + h_x(0,0) + h_y(0,0) \\ a_2 &= S'(p_g) f'(0) p_g h_x(0,0) - D'(p_g) f'(0) p_g g'(0) + g'(0) (h_x(0,0) + h_y(0,0)) \\ a_3 &= (S'(p_g) - D'(p_g)) f'(0) p_g g'(0) h_x(0,0) \end{aligned}$$

Nach dem Routh-Hurwitz-Kriterium haben die Nullstellen des charakteristischen Polynoms genau dann sämtlich einen negativen Realteil, wenn

$$a_1 > 0, a_2 > 0, a_3 > 0 \text{ und } a_1 a_2 > a_3.$$

¹⁵Es genügt für die folgenden Untersuchungen, dass diese Funktionen auf Nullumgebungen definiert sind

Offenbar ist hier unter den formulierten Bedingungen an die Ableitungen der beteiligten Funktionen $a_1, a_2, a_3 > 0$, aber auch

$$\begin{aligned} a_1 a_2 - a_3 &= S'(p_g) f'(0) h_x(0,0) (h_x(0,0) + h_y(0,0)) p_g \\ &\quad - D'(p_g) f'(0) g'(0) (g'(0) + h_y(0,0)) p_g \\ &\quad + g'(0) (h_x(0,0) + h_y(0,0) (g'(0) + h_x(0,0) + h_y(0,0))) > 0. \end{aligned}$$

Der Gleichgewichtspunkt (p_g, N_g, A_g) von (2.14) ist also **asymptotisch stabil**.

Formuliert man eine Marktdynamik entsprechend (2.14) in diskreter Zeit, so kann es dagegen durchaus zu einem instabilen Marktgleichgewicht kommen, nämlich dann, wenn die Reaktionen auf Abweichungen von Angebot, Nachfrage und den entsprechenden Funktionen des Preises zu heftig werden. Derartige Modelle werden verwendet, um zyklische Phänomene („Schweinezyklen“) zu erklären.¹⁶

2.6.5 Marktdynamik unter Berücksichtigung von Warenlagern

Eine Diskrepanz zwischen Angebot (Produktion) und Nachfrage führt dazu, dass entweder produzierte, aber noch nicht verkaufte Güter übrig bleiben oder aber ein bestimmter Teil der Nachfrage nicht erfüllt wird. Im Modell (2.14) wurde davon ausgegangen, dass das keinerlei Auswirkung auf die Zukunft hat: Ein Überangebot verschwindet sofort wieder vom Markt, und ebensowenig bleibt eine nicht befriedigte Nachfrage bestehen. Diese Modellannahmen beschränken den Gültigkeitsbereich der Modelle auf Märkte für sehr schnell verderbliche Güter und persönliche Dienstleistungen.

In anderen Fällen ist davon auszugehen, dass nicht sofort verkaufte Produkte zum späteren Verkauf gelagert werden und eine nicht befriedigte Nachfrage bestehen bleibt, etwa in Form eines Lieferauftrags. Zur Erfassung solcher Situationen wird ein „Warenlager“ eingeführt. Es bezeichne

- $R(t)$ [ME] die Menge der zum Zeitpunkt t bereits produzierten, aber noch nicht konsumierten Waren.

Definitionsgemäß ist dann

$$\dot{R} = A - N.$$

Als $R = 0$ kann dabei ein Zustand definiert werden, bei dem die Läger „gerade richtig“ gefüllt sind. Die Situation $R < 0$ kann dann entweder als zu gering gefülltes Lager oder als „negativer Lagerbestand“ im Sinne von noch nicht erfüllten Lieferaufträgen interpretiert werden. Es wird jetzt angenommen,

- dass die Nachfrage unmittelbar auf den Preis reagiert, d. h. $N(t) = D(p(t))$ für alle t ,
- dass jede Abweichung des Lagerbestands R vom Idealzustand 0 zu Anpassungsprozessen sowohl des Preises als auch des Angebots führt,
- dass das Angebot außerdem auf den Preis reagiert.

¹⁶vgl. ROSENMÜLLER (1972, 146)

Aus diesen Annahmen ergibt sich das System von drei Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}\dot{R} &= A - D(p) \\ \dot{p} &= -f(R) p \\ \dot{A} &= h(S(p) - A, -R)\end{aligned}\tag{2.15}$$

mit stetig differenzierbaren Funktionen $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$, für die in ihrem Definitionsbereich

$$f' > 0, h_x = \frac{\partial h}{\partial x} > 0, h_y = \frac{\partial h}{\partial y} \geq 0$$

und

$$f(0) = h(0,0) = 0.$$

Der Gleichgewichtspunkt liegt hier bei $R = 0$, $p = p_g$, $A = A_g$. Die Ableitungsmatrix der rechten Seite von (2.15) lautet an dieser Stelle

$$\begin{pmatrix} 0 & -D'(p_g) & 1 \\ -f'(0) p_g & 0 & 0 \\ -h_y(0,0) & h_x(0,0) S'(p_g) & -h_x(0,0) \end{pmatrix}$$

und hat das charakteristische Polynom

$$\lambda^3 + b_1 \lambda^2 + b_2 \lambda + b_3$$

mit

$$\begin{aligned}b_1 &= h_x(0,0) > 0 \\ b_2 &= h_y(0,0) - p_g D'(p_g) f'(0) > 0 \\ b_3 &= p_g (S'(p_g) - D'(p_g)) f'(0) h_x(0,0) > 0\end{aligned}$$

und damit

$$b_1 b_2 - b_3 = h_x(0,0) (h_y(0,0) - p_g S'(p_g) f'(0)).$$

Dieser Ausdruck muss nicht positiv sein. Vielmehr ergibt sich aus dem Routh-Hurwitz-Kriterium als zusätzliche Stabilitätsbedingung

Satz 2.6.1

Der Gleichgewichtspunkt $(0, p_g, A_g)$ von (2.15) ist asymptotisch stabil, falls

$$h_y(0,0) > p_g S'(p_g) f'(0).$$

Er ist instabil, falls

$$h_y(0,0) < p_g S'(p_g) f'(0).$$

Hängt insbesondere die Anpassung des Angebots nur vom Preis ab, ist also $h_y(0,0) = 0$, so ist der Gleichgewichtspunkt instabil.

In diesem Modell haben zu große oder zu geringe Lagerbestände Anpassungsprozesse sowohl des Marktpreises als auch des Angebots zur Folge. Die hier abgeleitete Stabilitätsbedingung besagt, dass die Anpassung des Angebots im Vergleich zu der des Marktpreises hinreichend stark sein muss. Insbesondere heißt das, dass sich das Angebot nicht ausschließlich am Marktpreis orientieren darf.

**Eine nur am Marktpreis orientierte Anpassung des Angebots
führt zu einem instabilen Gleichgewichtspunkt.**

Dieses Ergebnis kann als Kritik am einfachen Marktmodell gelesen werden, das ja gerade davon ausgeht, das Angebot sei allein am Marktpreis orientiert, und gleichwohl postuliert, das Marktgleichgewicht sei stabil.

2.7 Produktionskosten und Angebotsfunktion

Zur Überprüfung der Annahme einer monoton wachsenden, allein vom Marktpreis p abhängigen Angebotsfunktion ist die Situation des einzelnen Produzenten genauer zu analysieren. Reagiert dieser, wie bisher unterstellt, als Mengenanpasser auf den als konstant unterstellten Marktpreis, so wird er seinen Ausstoß x [OE/Jahr] so wählen, dass sein Gewinn pro Jahr

$$G(x) = p x - C(x)$$

maximal wird. Dabei sind $C(x)$ die zur Produktion von x anfallenden Kosten pro Jahr. Diese Kosten resultieren daraus, dass die verschiedenen Produktionsfaktoren (Maschinen, Rohstoffe, Arbeit) bezahlt werden müssen, hängen also von den benötigten Mengen dieser Produktionsfaktoren ab.

2.7.1 Produktionsfunktionen

Dieser technische Zusammenhang wird in den Wirtschaftswissenschaften durch *Produktionsfunktionen* beschrieben. Eine Produktionsfunktion gibt an, welcher Ausstoß x sich bei optimalem Einsatz der Mengeneinheiten pro Jahr y_1, \dots, y_n der Produktionsfaktoren erreichen lässt:

$$x = F(y_1, \dots, y_n) .$$

Unterschieden wird zwischen *limitationalen* und *substitutionalen* Produktionsfunktionen. Erstere liegen vor, wenn die Mengen der für den Ausstoß x benötigten Produktionsfaktoren festliegen und sich nicht gegenseitig ersetzen lassen (z. B. Kräne und Kranführer). Sind

$$f_1(x), \dots, f_n(x)$$

diese Mengen, dann ist

$$F(y_1, \dots, y_n) = \max \{x : f_i(x) \leq y_i \text{ für } i = 1, \dots, n\}$$

die zugehörige Produktionsfunktion. Bei substitutionalen Produktionsfunktionen kann dagegen ein und dasselbe Produktionsniveau mit verschiedenen Faktorkombinationen erreicht werden, wenn z. B. die Arbeit von Maschinen auch von Menschen übernommen werden kann und umgekehrt. Eine sehr gebräuchliche substitutionale Produktionsfunktion ist die *Cobb-Douglas-Funktion*

$$F(y_1, \dots, y_n) = \mu y_1^{\alpha_1} \cdots y_n^{\alpha_n} \text{ mit positiven Konstanten } \mu, \alpha_1, \dots, \alpha_n .$$

Bei einer substitutionalen Produktionsfunktion hängen die eingesetzten Mengen y_1, \dots, y_n nicht allein von x ab, sondern auch von den Einkaufspreisen p_1, \dots, p_n der Produktionsfaktoren. Der

Produzent wird bei gegebenem x die zur Produktion benötigten Mengen y_1, \dots, y_n so wählen, dass die dabei anfallenden Kosten minimal werden:

$$C(x) = \min \{p_1 y_1 + \dots + p_n y_n : \mathbf{y} \in \mathbb{R}_+^n, F(y_1, \dots, y_n) = x\}$$

sind dann die für die Produktion der Menge x anfallenden Kosten. Im Falle der Cobb-Douglas-Funktion ergibt sich der kostenminimale Faktoreinsatz dann, wenn die Kosten $p_i y_i$ für den i -ten Faktor proportional zu α_i angesetzt werden:¹⁷

$$p_i y_i = \lambda \alpha_i \text{ mit einem } \lambda > 0.$$

Aus $F(y_1, \dots, y_n) = x$ lässt sich dann λ zu

$$\lambda = \left(\frac{x}{F(\alpha_1/p_1, \dots, \alpha_n/p_n)} \right)^{1/\alpha}$$

ermitteln mit $\alpha = \alpha_1 + \dots + \alpha_n$, woraus sich für die Kosten

$$C(x) = p_1 y_1 + \dots + p_n y_n = \lambda \alpha = c x^{1/\alpha}$$

mit einer (bei festen Faktorpreisen) Konstanten $c > 0$ ergibt.

Diese Eigenschaft gilt generell für *homogene Produktionsfunktionen*, für die mit einer positiven reellen Zahl α

$$F(\lambda \mathbf{y}) = \lambda^\alpha F(\mathbf{y}) \text{ für alle } \mathbf{y} \in \mathbb{R}_+^N, \lambda \geq 0,$$

mit denen in der mathematischen Wirtschaftstheorie gern gearbeitet wird.

Von *fallenden, konstanten* oder *steigenden Skalenerträgen* wird gesprochen, je nachdem, ob $\alpha < 1$, $\alpha = 1$ oder $\alpha > 1$. Bei konstanten Skalenerträgen bringt etwa eine Verdopplung des Einsatzes aller Faktoren auch eine Verdopplung des Outputs, bei fallenden Skalenerträgen weniger, bei steigenden mehr als eine Verdopplung. Bei der Ausbeutung natürlicher Ressourcen (z. B. Fischfang), die sich erschöpfen, ist von fallenden Skalenerträgen auszugehen, bei industrieller Massenproduktion dagegen von konstanten oder sogar steigenden Skalenerträgen.

Die für einen bestimmten Output x anfallenden Kosten

$$C(x) = c x^{1/\alpha}$$

verhalten sich gerade anders herum: Fallenden, konstanten bzw. steigenden Skalenerträgen entsprechen *steigende, konstante* oder *fallende* Grenzkosten, das heißt eine konvexe, lineare bzw. konkave Kostenfunktion $C(x)$ mit streng monoton wachsender, konstanter bzw. steigender Ableitungsfunktion $C'(x)$. Für das Folgende festzuhalten bleibt: **Der weit überwiegende Anteil der Waren wird heute in industrieller Massenproduktion und (daher) mit fallenden Grenzkosten hergestellt.** Das gilt selbst in weiten Teilen der Landwirtschaft, in der nur noch Großbetriebe einigermaßen rentabel wirtschaften können.

Bei den bisherigen Überlegungen sind die *Fixkosten* vernachlässigt worden, das sind die Kosten, die zur Aufrechterhaltung des Betriebes auch dann anfallen, wenn gar nichts produziert wird (z. B. Abzahlung von Maschinen). Bei den bisher betrachteten Kostenfunktionen war $C(0) = 0$, im Allgemeinen wird dagegen $C(0) > 0$ sein. Die Fixkosten können für die Frage, ob

¹⁷vgl. HELMSTÄDTER (1979, 125 ff)

ein Unternehmen überhaupt in den Markt eintritt, von entscheidender Bedeutung sein: Es ist ein Unterschied, ob man Maschinen in Betrieb nimmt, die sowieso vorhanden sind, oder ob man erst in neue Maschinen investieren muss.¹⁸ Deutlich wird das etwa bei einer Kostenfunktion

$$C(x) = a + b x$$

mit konstanten Grenzkosten b , die durch die Produktion einer *zusätzlichen* Outputeinheit verursacht werden, die aber geringer sind als die *Durchschnittskosten*

$$\frac{C(x)}{x} = \frac{a}{x} + b > b$$

für eine Outputeinheit. Die Diskrepanz ist desto größer, je geringer die Produktion x ist. Bei einem Marktpreis zwischen Grenz- und Durchschnittskosten

$$b < p < \frac{C(x)}{x} = \frac{a}{x} + b$$

lohnt sich für ein Unternehmen, sind die Investitionen a erst einmal getätigt, Produktion und Verkauf einer *zusätzlichen* Einheit durchaus, obwohl der Marktpreis nicht kostendeckend ist und langfristig in die Pleite führt.

2.7.2 Gewinnmaximierung und Angebotsfunktion

Geht man von einem festen Marktpreis aus, auf den der einzelne Produzent durch Mengenanpassung reagiert, wie es bei vollständiger Konkurrenz unterstellt wird, so steht jeder Anbieter vor der Aufgabe, seinen Gewinn

$$G(x) = p x - C(x)$$

durch Wahl der produzierten Menge x zu maximieren.

Fallende Skalenerträge, wachsende Grenzkosten

Es sei $C : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ stetig differenzierbar, $C'(x) > 0$ und streng monoton wachsend und $C'(x) \rightarrow \infty$ für $x \rightarrow \infty$. Die optimale Mengenanpassung wird aus Abbildung 2.9 deutlich: Für jeden Marktpreis $p > C'(0)$ existiert ein eindeutig bestimmtes $x_p > 0$ mit $C'(x_p) = p$, bei dem der Gewinn maximal wird. Für hinreichend große p ist

$$G(x_p) = p x_p - C(x_p) = C'(x_p) x_p - C(x_p) > 0,$$

sodass es sich für den Produzenten lohnt, in den Markt mit dem Angebot x_p einzutreten. Beachtet man noch, dass wegen der strengen Monotonie von C' aus $C'(x_p) = p$ folgt, dass x_p streng monoton von p abhängt, so ergibt sich damit für jeden Einzelanbieter i eine Angebotsfunktion $S_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ mit

$$S_i(p) = 0 \text{ für } p \leq p_i \text{ und } S_i \text{ streng monoton wachsend für } p > p_i$$

¹⁸Ein anderes Beispiel: Vorhandene Software zu *vertreiben* ist etwas ganz anderes, als sie zunächst zu *entwickeln*. Die Entwicklungskosten fallen auch dann an, wenn am Ende keine einzige marktfähige Kopie produziert wird.

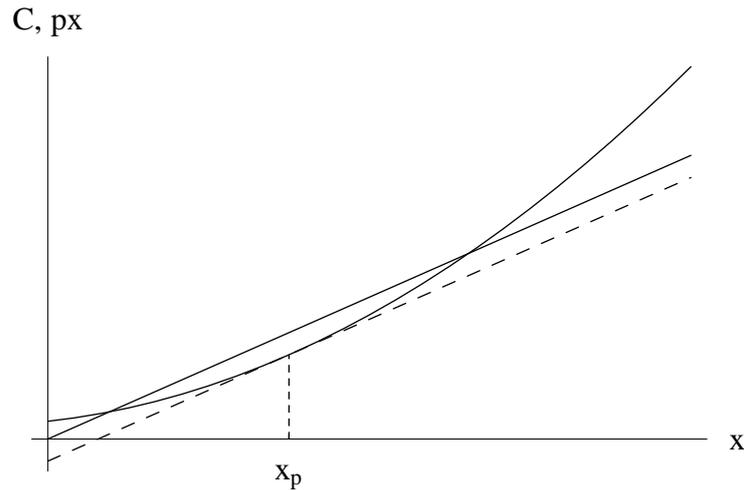


Abbildung 2.9: Kosten- und Erlösfunktion mit optimaler Mengenanpassung x_p bei wachsenden Grenzkosten

mit einem von der Kostenfunktion des einzelnen Anbieters abhängigem $p_i \geq 0$. An der Stelle $p = p_i$ ist S_i unstetig, falls der Anbieter i positive Fixkosten hat. Von diesen Unstetigkeitsstellen einmal abgesehen, ergeben sich dann für die Angebotsfunktion über alle Anbieter

$$S(p) = \sum_i S_i(p)$$

die Eigenschaften, die die eindeutige Existenz eines Marktgleichgewichts sichern.

Konstante oder wachsende Skalenerträge, konstante oder fallende Grenzkosten

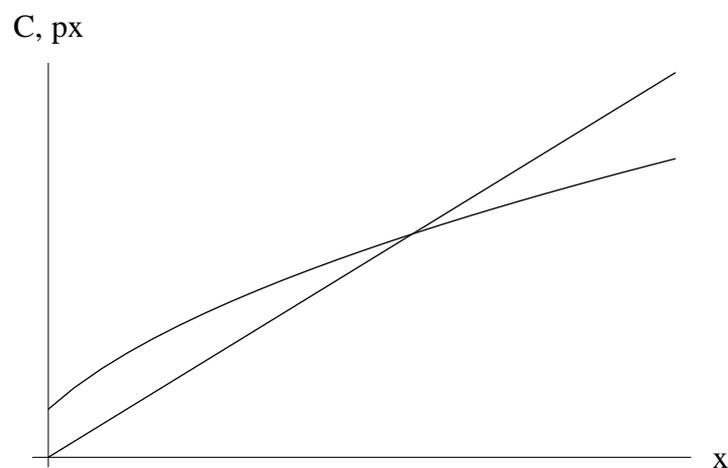


Abbildung 2.10: Unmöglichkeit optimaler Mengenanpassung bei konstanten oder fallenden Grenzkosten

Ganz anders ist die Situation bei konstanten oder fallenden Grenzkosten: Ist C konkav, so wird das Maximum der dann konvexen Gewinnfunktion

$$G(x) = p x - C(x)$$

immer am Rand des betrachteten Intervalls angenommen (siehe Abbildung 2.10). Für hinreichend hohe Preise p gilt die Regel: Je mehr ich produziere und anbiete, desto höher ist mein Gewinn. Damit wird aber eine Mengenanpassung und eine nur vom Marktpreis abhängige Angebotsfunktion unmöglich bzw. unsinnig. Daraus folgt: **Für den weit überwiegenden Anteil der Waren (der heute in industrieller Massenproduktion hergestellt wird) ist das Marktmodell von Nachfrage und Angebot (Marshallkreuz) nicht anwendbar.**

Das Elend der herrschenden Volkswirtschaftslehre besteht u. a. darin, dass dieser eigentlich nicht unbekannt Sachverhalt¹⁹ systematisch ignoriert und das Marktmodell von der fallenden Nachfrage- und der steigenden Angebotskurve überall und immer wieder einigermaßen besinnungslos eingesetzt wird, sei es in Ermangelung besserer Modelle, sei es aus dem schlichten Glauben an die harmonisch ausgleichenden Kräfte des Marktes, der durch dieses Modell so schön bestätigt wird.

2.8 Preisbildung bei Monopolen

Wachsende Skalenerträge bringen große Produktionseinheiten gegenüber kleinen in Vorteil. Auf den meisten Märkten gibt es daher nur wenige Anbieter mit großen Kapazitäten. Der Extremfall ist das Monopol, also ein einziger Anbieter, der den gesamten Markt beherrscht. Ein Monopol kann auch dadurch entstehen, dass für ein neues Produkt das Recht zu seiner Herstellung wegen eines Patents in einer einzigen Hand liegt.

2.8.1 Gewinnmaximierung

Einem Monopol möge eine Vielzahl von Konsumenten gegenüberstehen, deren Nachfrageverhalten durch eine streng monoton fallende Nachfragefunktion D beschrieben werden. Als Prototyp wähle ich wieder

$$D(p) = N_0 \left(1 - \frac{p}{p_0}\right) \text{ mit } N_0, p_0 > 0 .$$

Die Produktionskosten des Monopols werde durch eine Kostenfunktion C beschrieben. Als Prototyp wähle ich eine Kostenfunktion mit positiven Fix- und konstanten Grenzkosten, also

$$C(x) = a + b x \text{ mit } a, b > 0 .$$

Der Monopolist kann den Preis p beliebig festsetzen, sein Absatz wird dann aber durch die Nachfrage $D(p)$ bestimmt, der er seine Produktion anpasst. Als Gewinn ergibt sich damit in Abhängigkeit von p :

$$G(p) = p D(p) - C(D(p)) = (p - b) N_0 \left(1 - \frac{p}{p_0}\right) - a .$$

¹⁹vgl. HEINE / HERR (2000, 93)

Die Gewinnfunktion ist für kleine und sehr große Preise ($p > p_0$) negativ, dazwischen nimmt sie irgendwo ihr Maximum an, bei den hier gewählten Beispielfunktionen ist es eindeutig bestimmt und liegt bei

$$p_{opt} = \frac{p_0 + b}{2}.$$

Die zugehörige Produktionsmenge ist

$$x_{opt} = N(p_{opt}) = N_0 \frac{p_0 - b}{2 p_0},$$

der maximale Gewinn damit

$$G_{max} = \frac{N_0}{4 p_0} (p_0 - b)^2 - a,$$

alles unter der Voraussetzung, dass $b < p_0$, dass also die Grenzkosten kleiner sind als der Preis, bis zu dem überhaupt noch eine Nachfrage besteht. Auch in diesem Fall wird der Monopolist nur dann wirklich produzieren, wenn $G_{max} > 0$, was unter anderem von den Fixkosten abhängt.

Es fällt auf, dass (bei den gewählten Beispielfunktionen) der Monopolist in seinem Gewinnoptimum weniger als die Hälfte der maximal nachgefragten Menge N_0 produziert. Die Frage ist, ob sich ein Monopolist wirklich so verhält. Dagegen spricht, dass er es einem potentiellen Konkurrenten sehr leicht machen würde, in den Markt einzudringen und das Monopol zu brechen. Gegen den gesamten Optimierungsansatz spricht ferner, dass er die *Kenntnis* der Nachfragefunktion seitens des gewinnoptimierenden Monopolisten voraussetzt. Das dürfte in der Regel nicht der Fall sein. Bekannt ist die Nachfrage zum jeweils aktuellen Preis, aber nicht für alle möglichen Preise, da mag man noch soviel in Marktforschung investieren.

2.8.2 Eine alternative Strategie

Anstatt das absolute Gewinnmaximum anzustreben, möge der Monopolist das Ziel verfolgen, sich eine bestimmte Profitrate $q > 0$ zu sichern und dabei einen möglichst hohen Umsatz zu machen, also eine möglichst marktbeherrschende Stellung zu erreichen. Die Profitrate ist das Verhältnis von Gewinn und Kosten:

$$q = \frac{G}{C} = \frac{p x - C(x)}{C(x)}.$$

Angestrebt wird also zu gegebenem $q > 0$ eine Relation

$$p x = (1 + q) C(x) \text{ bzw. } p = (1 + q) \frac{C(x)}{x}$$

zwischen Erlös und Kosten bzw. Preis und durchschnittlichen Stückkosten.

Da der Monopolist das Nachfrageverhalten nicht genau kennt, wählt er den Preis p und die produzierte Menge x zunächst unabhängig voneinander und passt sie dann den vorgefundenen Gegebenheiten des Marktes an:

- Weichen produzierte Menge x und Nachfrage $D(p)$ voneinander ab, so passt er x der Nachfrage an.

- Stimmt die aktuelle Profitrate nicht mit dem Sollwert q überein, so passt er den Preis an: Ist die Profitrate „zu hoch“, so senkt er den Preis, um neue Konsumenten zu erreichen. Ist sie zu niedrig, hebt er den Preis an.

Dieser dynamische Anpassungsprozess lässt sich in Form zweier Differentialgleichungen beschreiben

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(D(p) - x) \\ \dot{p} &= g((1+q)C(x) - px)\end{aligned}\quad (2.16)$$

mit irgendwelchen streng monoton wachsenden reellen Funktionen f und g , für die $f(0) =$

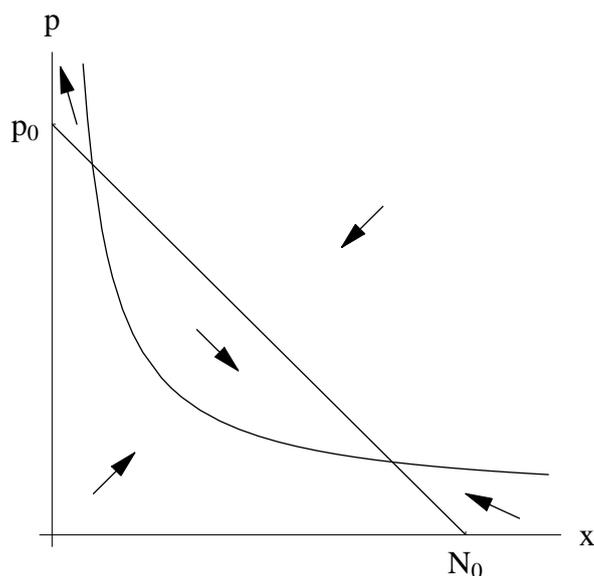


Abbildung 2.11: Richtungsfeld von (2.16)

$g(0) = 0$. Die Qualität der Dynamik von (2.16) hängt von der speziellen Wahl von f und g gar nicht ab, wie sich zumindest im Beispiel

$$D(p) = N_0 \left(1 - \frac{p}{p_0}\right), \quad C(x) = a + bx$$

zeigt: Die Vorzeichenwechsel von \dot{x} bzw. \dot{p} finden auf den Kurven

$$x = D(p) \quad \text{bzw.} \quad p = (1+q) \frac{C(x)}{x}$$

statt. Sofern es überhaupt einen Mengen-Preis-Vektor (x, p) mit

$$x = D(p) \quad \text{und} \quad (1+q)C(x) < px$$

gibt, für den sich also eine Profitrate realisieren lässt, die größer ist als die angestrebte Profitrate q , haben diese beiden Kurven zwei Schnittpunkte im positiven Quadranten und zerlegen ihn in fünf Bereiche, wie in Abbildung 2.11 zu sehen. Die Schnittpunkte

$$(x_1, p_1), (x_2, p_2) \quad \text{mit} \quad x_1 < x_2 \quad \text{und} \quad p_1 > p_2$$

sind Gleichgewichtspunkte von (2.16). (x_2, p_2) ist asymptotisch stabil, (x_1, p_1) dagegen instabil, ein Sattelpunkt. Das Langzeitverhalten der Lösungen von (2.16) hängt von ihrem Startwert ab. Der Rand des Einzugsbereichs von (x_2, p_2) wird von der *stabilen Mannigfaltigkeit* S_1 des anderen Gleichgewichtspunktes (x_1, p_1) gebildet (bestehend aus zwei Orbits, die gegen ihn konvergieren). Ein Start links oberhalb von S_1 führt zu Preisen, bei denen keine Nachfrage mehr besteht und entsprechend zu gegen Null tendierenden Mengen, der Monopolist verschwindet vom Markt. Ein Start rechts unterhalb von S_1 führt dagegen langfristig in den stabilen Zustand (x_2, p_2) . Für den Monopolisten kommt es also darauf an, mit hinreichend kleinen Preisen in den Markt einzutreten (Sonderangebote zur Markteinführung).

Bei komplizierteren Funktionen $D(p)$ und $C(x)$ sind auch mehr als zwei Gleichgewichtspunkte möglich, in der Regel eine endliche und gerade Anzahl. In diesem Fall wechseln sich Sattelpunkte und asymptotisch stabile Gleichgewichtspunkte ab. Die Einzugsbereiche der asymptotisch stabilen Gleichgewichtspunkte werden jeweils durch die stabilen Mannigfaltigkeiten der benachbarten Sattelpunkte begrenzt.

2.8.3 Monopolistische Konkurrenz

Auf den meisten Märkten für Industrieprodukte dürfte ein Situation *monopolistischer Konkurrenz*²⁰ vorliegen: n Anbieter produzieren ähnliche, aber nicht identische Produkte, wie z. B. Autos, Turnschuhe, CD-Spieler oder Textverarbeitungssysteme. Die Konsumenten entscheiden sich in der Regel für eines von ihnen: Wer sich gerade einen VW-Golf gekauft hat, ist an einem Ford-Focus erst einmal nicht interessiert und umgekehrt. Dadurch entsteht die Konkurrenz zwischen den Anbietern, obwohl jeder von ihnen ein Monopolist für sein eigenes Produkt ist.

Für die Mengen-Preis-Dynamik jedes einzelnen Anbieters lässt sich (2.16) verwenden. Die Kopplung dieser n Systeme von je zwei Differentialgleichungen entsteht dadurch, dass die Nachfrage D_i nach dem Produkt i nicht nur vom Preis p_i dieses Produkts, sondern auch von allen anderen Preisen abhängt:

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= f_i(D_i(p_1, \dots, p_n) - x_i) \\ \dot{p}_i &= g_i((1 + q_i) C_i(x_i) - p_i x_i) \text{ für } i = 1, \dots, n\end{aligned}$$

Damit ist eine Modellklasse formuliert, deren Dynamik entscheidend von der Spezifikation der Funktionen D_i und C_i abhängen dürfte. Insbesondere die empirisch nicht ermittelbaren Nachfragefunktionen D_i lassen sich schwerlich genauer festlegen. Plausibel sind allenfalls die folgenden Eigenschaften:

$$\frac{\partial D_j}{\partial p_j} < 0, \quad \frac{\partial D_i}{\partial p_j} > 0 \text{ für } i \neq j$$

und

$$\sum_{i=1}^n \frac{\partial D_i}{\partial p_j} < 0 \text{ für } j = 1, \dots, n.$$

Das bedeutet: Erhöht ein Anbieter seinen Preis, so senkt das die Nachfrage nach dem eigenen Produkt und erhöht die Nachfrage nach allen anderen, wobei die Gesamtnachfrage $D_1 + \dots + D_n$ sinkt.

²⁰vgl. MANKIV (1998, 71 / 368)

Zu der Schwierigkeit, unter derart allgemeinen Voraussetzungen überhaupt Aussagen über die Marktdynamik zu machen, kommt für realitätsnahe Modellierung noch eine weitere hinzu: Die Anbieter versuchen in der Regel, durch Werbemaßnahmen die Nachfragefunktionen D_i zu ihren Gunsten zu verändern. Aus mathematischer Sicht führt das auf Probleme der dynamischen Spieltheorie, die beliebig kompliziert werden können.

2.9 Dynamische Oligopolmodelle

Die zuletzt betrachtete Situation der monopolistischen Konkurrenz gehört in den Bereich der Oligopoltheorie. Hierzu findet man in der wirtschaftswissenschaftlichen Literatur eine Reihe von mathematischen Modellen, die aber in der Regel statischer Natur sind. Ähnlich wie im Falle der vollkommenen Konkurrenz sollen diese Modelle „dynamisiert“ werden, womit überhaupt erst die Möglichkeit eröffnet wird, das auch hier vorherrschende Lösungskonzept des Gleichgewichts mathematisch auf seine asymptotische Stabilität zu untersuchen (ausführlicher dazu STEINBACH 2007).

2.9.1 Das Cournot'sche Duopolmodell

Zwei Anbieter (Oligopolisten) beliefern einen Markt mit dem selben Produkt, und zwar unabhängig voneinander mit den von ihnen produzierten Mengen x_1, x_2 . Durch die dadurch insgesamt auf den Markt geschwemmte Menge wird der Marktpreis bestimmt: Es stelle sich gerade der Preis

$$p = P(x) = P(x_1 + x_2)$$

ein, bei dem die Nachfrage der produzierten Gesamtmenge x entspricht. Die *Preisabsatzfunktion* P ist also gerade die Umkehrfunktion der Nachfragefunktion D . Mit D ist auch P streng monoton fallend. Beispielsweise ergibt sich für

$$D(p) = N_0 \left(1 - \frac{p}{p_0}\right)$$

die Preisabsatzfunktion

$$P(x) = p_0 \left(1 - \frac{x}{N_0}\right).$$

Da der Preis von den Entscheidungen *beider* Anbieter abhängt, gilt das auch für ihre Gewinne

$$G_1(x_1, x_2) = P(x_1 + x_2)x_1 - c_1(x_1) \text{ und } G_2(x_1, x_2) = P(x_1 + x_2)x_2 - c_2(x_2),$$

die sich als Differenz des auf dem Markt erzielten Erlöses und den Kosten $c_i(x_i)$ für die Produktion der Mengen x_i ergeben. Im Falle der linearen Preisabsatzfunktion von oben und linearen Kostenfunktionen sind das

$$G_1(x_1, x_2) = p_0 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{N_0}\right)x_1 - c_1 x_1 \text{ und } G_2(x_1, x_2) = p_0 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{N_0}\right)x_2 - c_2 x_2 \quad (2.17)$$

mit positiven Konstanten p_0, N_0, c_1, c_2 .

2.9.2 Ein Fischfang-Duopol

Der Fischbestand x in einem Binnensee möge einer logistischen Differentialgleichung

$$\dot{x} = ax\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

genügen. Zwei Fischereigenossenschaften bestimmen unabhängig voneinander ihren Aufwand u_i , mit dem sie Fischfang betreiben. Der Aufwand werde gemessen in dem pro Zeiteinheit gefangenen Anteil des vorhandenen Fisches. Der Fischbestand genügt dann der Differentialgleichung

$$\dot{x} = ax\left(1 - \frac{x}{K}\right) - (u_1 + u_2)x,$$

die wiederum vom logistischen Typ ist und für deren positive Lösungen daher gilt:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x}(u_1 + u_2) = K\left(1 - \frac{u_1 + u_2}{a}\right),$$

falls $u_1 + u_2 \leq a$, und $x(t) \rightarrow 0$ sonst. $\bar{x}(u_1 + u_2)$ ist der *langfristig aufrecht erhaltene* Fischbestand und damit

$$x(u - 1 + u_2)u_1 \text{ und } x(u - 1 + u_2)u_2$$

die Mengen von langfristig pro Zeiteinheit gefangenen Fisch. Unterstellt man konstante Preise p für den gefangenen Fisch und c_1, c_2 für den betriebenen Aufwand, so erhält man die Gewinnfunktionen

$$G_1(u_1, u_2) = pK\left(1 - \frac{u_1 + u_2}{a}\right)u_1 - c_1u_1 \text{ und } G_2(u_1, u_2) = pK\left(1 - \frac{u_1 + u_2}{a}\right)u_2 - c_2u_2.$$

Mit $p_0 = pK$ und $N_0 = a$ ergibt sich hier die gleiche mathematische Struktur wie im Falle des Cournot-Duopols mit linearen Preis- und Kostenfunktionen. Die inhaltliche Bedeutung ist aber eine andere.

2.9.3 Spieltheoretisches Gleichgewicht

In beiden hier betrachteten Fällen entsteht eine Situation, wie sie typischerweise in der Spieltheorie betrachtet wird: Beide Duopolisten treffen unabhängig voneinander eine *Entscheidung* hinsichtlich der von ihnen betriebenen Aufwände oder produzierten Mengen $x_1, x_2 \in [0, \infty)$. Aus beiden Entscheidungen zusammen resultieren *Auszahlungen* $G_1(x_1, x_2)$ und $G_2(x_1, x_2)$. Für beide gilt, dass die eigene Auszahlung nicht nur von der eigenen Entscheidung, sondern auch von der des Konkurrenten abhängt. Welches Verhalten resultiert aus dieser Situation?

Geht man davon aus, dass die Spieler nicht miteinander verhandeln, sondern wirklich unabhängig voneinander ihre Entscheidungen treffen, so wird jeder bei Kenntnis der aktuellen Entscheidung des anderen die eigene Entscheidung so wählen, dass sein Gewinn maximiert wird. Von einem spieltheoretischen Gleichgewicht spricht man, wenn dieser Vorgang zu keiner Veränderung führt:

Definition 2.9.1

(x_1^*, x_2^*) heißt *spieltheoretisches Gleichgewicht*, wenn

$$G_1(x_1^*, x_2^*) = \max_{x_1} G_1(x_1, x_2^*) \text{ und } G_2(x_1^*, x_2^*) = \max_{x_2} G_2(x_1^*, x_2).$$

Die Maxima sind dabei über die möglichen Wahlen von x_1 bzw. x_2 zu bilden.

Im Falle der Gewinnfunktionen (2.17) sind die Maxima von $G_1(\cdot, x_2)$ und $G_2(x_1, \cdot)$ leicht zu bestimmen als Lösungen von $\partial G_1/\partial x_1 = 0$ bzw. $\partial G_2/\partial x_2 = 0$:

$$x_1 = \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_1}{p_0} N_0 - x_2 \right), \quad x_2 = \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_2}{p_0} N_0 - x_1 \right).$$

Hierbei können allerdings negative Werte herauskommen, die nicht zulässig sind. In diesem Fall liegt das entsprechende Gewinnmaximum tatsächlich bei $x_1 = 0$ bzw. $x_2 = 0$. Damit ergeben sich die *Antwortfunktionen*

$$\begin{aligned} x_1^{opt}(x_2) &= \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_1}{p_0} N_0 - x_2 \right)^+ \\ x_2^{opt}(x_1) &= \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_2}{p_0} N_0 - x_1 \right)^+. \end{aligned} \quad (2.18)$$

Nach Konstruktion liegt ein spieltheoretisches Gleichgewicht (x_1^*, x_2^*) genau dann vor, wenn

$$x_1^* = x_1^{opt}(x_2^*) \quad \text{und} \quad x_2^* = x_2^{opt}(x_1^*),$$

wenn also (x_1^*, x_2^*) eine Lösung der *Fixpunktgleichung*

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} x_1^{opt}(x_2) \\ x_2^{opt}(x_1) \end{pmatrix} \quad (2.19)$$

ist.

Das spieltheoretische Gleichgewicht ist *das Lösungskonzept* der nichtkooperativen Spieltheorie, das sich über die (ggf. auch mengenwertige) Antwortfunktion immer in die Fixpunktform (2.19) bringen lässt. Dieses Konzept ist insofern plausibel, als im Gleichgewicht keiner der Spieler Veranlassung hat, sein Verhalten zu ändern. Dennoch bleibt die Frage, ob und wie die Kontrahenten in ein Gleichgewicht kommen und – bei mehreren Gleichgewichten – in welches. Tatsächlich wird auch hier in der ökonomischen Literatur allzu leichtfertig vorausgesetzt, dass das Gleichgewicht automatisch asymptotisch stabiles ist. Um das überprüfen zu können, wird aber zunächst eine dynamische Formulierung des Modells benötigt.

2.9.4 Dynamisierung in diskreter Zeit

Die Zeit werde in Perioden (Tage, Wochen, Monate, ...) eingeteilt. Zu Beginn einer jeden Periode wissen beide Kontrahenten, welche Strategie ihr Konkurrent in der Vorperiode gewählt hat, und wählen in der aktuellen Periode die dazu gewinnoptimale Antwort. Diese Annahme führt auf das diskrete dynamische System

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} (t+1) = F \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix} = \left(-A \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} (t) + \frac{N_0}{2p_0} \begin{pmatrix} p_0 - c_1 \\ p_0 - c_2 \end{pmatrix} \right)^+ \quad (2.20)$$

mit der Matrix

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Die Abbildung $F : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+^2$ ist nun aber kontrahierend, genauer: Für alle $x, y \in \mathbb{R}_+^2$ ist z. B. mit der euklidischen Norm

$$\|F(x) - F(y)\| = \|(A(x-y))^+\| \leq \|A(x-y)\| = \frac{1}{2} \|x-y\| .$$

Aus dem Kontraktionssatz (Fixpunktsatz von Banach) folgt daher, dass F in \mathbb{R}_+^2 genau einen Fixpunkt $(x_1^*, x_2^*) \in \mathbb{R}_+^2$ besitzt und alle Lösungen von (2.20) für $t \rightarrow \infty$ gegen diesen Fixpunkt konvergieren. Anders ausgedrückt:

Satz 2.9.2

Das Cournot-Modell mit den Gewinnfunktionen (2.17) besitzt genau ein spieltheoretisches Gleichgewicht $(x_1^*, x_2^*) \in \mathbb{R}_+^2$, und die durch die gewinnoptimale Antwort definierte Iteration (2.20) konvergiert für jeden zulässigen Startwert gegen (x_1^*, x_2^*) .

2.9.5 Bestimmung des spieltheoretischen Gleichgewichts

Sind x_1^* und x_2^* beide positiv, so genügen sie dem linearen Gleichungssystem

$$x_1 = \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_1}{p_0} N_0 - x_2 \right), \quad x_2 = \frac{1}{2} \left(\frac{p_0 - c_2}{p_0} N_0 - x_1 \right)$$

mit der eindeutigen Lösung

$$x_1^* = \frac{p_0 - 2c_1 + c_2}{3p_0} N_0, \quad x_2^* = \frac{p_0 - 2c_2 + c_1}{3p_0} N_0 .$$

Notwendige und hinreichende Voraussetzung für die Positivität beider Komponenten ist offenbar

$$c_1 < \frac{p_0 + c_2}{2} \quad \text{und} \quad c_2 < \frac{p_0 + c_1}{2} .$$

Ist mindestens eine dieser Bedingungen verletzt, so sind die folgenden Fallunterscheidungen zu machen:

- Ist

$$c_1 < p_0 \quad \text{und} \quad c_2 \geq \frac{p_0 + c_1}{2} ,$$

so ist

$$x_1^* = \frac{p_0 - c_1}{2p_0} N_0, \quad x_2^* = 0 .$$

- Ist

$$c_1 \geq \frac{p_0 + c_2}{2} \quad \text{und} \quad c_2 < p_0 ,$$

so ist

$$x_1^* = 0, \quad x_2^* = \frac{p_0 - c_2}{2p_0} N_0 .$$

- Sind

$$c_1 \geq p_0 \quad \text{und} \quad c_2 \geq p_0 ,$$

so ist

$$x_1^* = x_2^* = 0 .$$

2.9.6 Dynamisierung in kontinuierlicher Zeit

In dem diskreten dynamischen Modell (2.20) wird vorausgesetzt, dass beide Kontrahenten ihre Gewinnfunktion vollständig kennen, denn nur dann ist ihre gewinnoptimale Antwort möglich. In dem folgenden Modell in kontinuierlicher Zeit soll dagegen die eigene Gewinnfunktion nur „lokal“ bekannt sein: Beide mögen wissen, welchen Effekt eine *kleine* Veränderung der eigenen Strategie auf den eigenen Gewinn hätte, m. a. W.

$$\frac{\partial G_1}{\partial x_1} \text{ bzw. } \frac{\partial G_2}{\partial x_2}$$

seien jeweils bekannt, und daran orientieren die beiden die Veränderung ihrer Strategie: Ist $\partial G_i / \partial x_i > 0$, so erhöht Spieler i seinen Gewinn, indem er x_i vergrößert, und umgekehrt. Damit ist die folgende Dynamik motiviert:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \alpha_1 x_1 \frac{\partial G_1}{\partial x_1}(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 &= \alpha_2 x_2 \frac{\partial G_2}{\partial x_2}(x_1, x_2) \end{aligned}$$

mit $\alpha_1, \alpha_2 > 0$: Die relativen Wachstumsraten von x_1 bzw. x_2 sind proportional zu dem durch eine Erhöhung erzielten zusätzlichen Gewinn (Grenzwinn).

Im Falle der Gewinnfunktionen (2.17) ergibt sich

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \alpha_1 x_1 \left(p_0 - c_1 - p_0 \frac{2x_1 + x_2}{N_0} \right) \\ \dot{x}_2 &= \alpha_2 x_2 \left(p_0 - c_2 - p_0 \frac{x_1 + 2x_2}{N_0} \right), \end{aligned} \quad (2.21)$$

das ist ein Lotka-Volterra-Modell vom Typ (2.3), welches oben vollständig analysiert wurde. In der Sprache der biologischen Konkurrenz ausgedrückt ist in (2.21) die innerspezifische Konkurrenz stärker als die interspezifische, was Koexistenz ermöglicht: Existiert der innere Gleichgewichtspunkt, so ist er auf dem positiven Quadranten global asymptotisch stabil. Existiert er nicht, so gibt es einen global asymptotisch stabilen Randgleichgewichtspunkt. Man prüft leicht nach, dass er in allen Fällen dem spieltheoretischen Gleichgewicht entspricht. Es gilt somit

Satz 2.9.3

Das spieltheoretische Gleichgewicht gemäß Satz 2.9.2 ist der auf dem positiven Quadranten global asymptotisch stabile Gleichgewichtspunkt von (2.21).

Zusammenfassend lässt sich also festhalten, dass bei verschiedenen Dynamisierungen das spieltheoretische Gleichgewicht des Cournot'schen Duopolmodells mit den Gewinnfunktionen (2.17) global asymptotisch stabil ist. Aus dieser Sicht ist also gegen das spieltheoretische Lösungskonzept nichts einzuwenden.

Es sollte aber beachtet werden, dass dieses Ergebnis eine Besonderheit dieses Modells ist und für andere Modellformulierungen nicht zu gelten braucht.

2.9.7 Ein symmetrisches Cournot-Oligopol-Modell

Betrachtet wird die gleiche Situation wie eben für eine endliche Anzahl n von Oligopolisten, die alle dieselben Produktionskosten haben mögen. Ihre Gewinnfunktionen sind dann

$$G_i(x_1, \dots, x_n) = p_0 \left(1 - \frac{x_1 + \dots + x_n}{N_0}\right) x_i - c x_i \text{ für } i = 1, \dots, n$$

mit positiven Konstanten p_0, N_0, c . Hieraus lassen sich die gewinnoptimalen Antwortfunktionen leicht berechnen. Als Analogon zu (2.20) ergibt sich das diskrete dynamische System

$$x(t+1) = F(x(t)) = (-Ax(t) + q)^+$$

mit

$$A = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & 1 & \dots & 1 \\ 1 & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 1 \\ 1 & \dots & 1 & 0 \end{pmatrix} \text{ und } q = N_0 \frac{p_0 - c}{2p_0} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Auch hier gibt es genau ein durch $x^* = F(x^*)$ definiertes spieltheoretisches Gleichgewicht, nämlich

$$x^* = 0 \text{ für } p_0 \leq c \text{ und } x^* = N_0 \frac{p_0 - c}{(n+1)p_0} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \text{ für } p_0 > c.$$

Weil aber die Matrix A

$$\text{den Eigenwert } \frac{n-1}{2} \text{ mit dem Eigenvektor } \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

besitzt, ist dieser Gleichgewichtspunkt für $n \geq 4$ instabil.

Anders ist die Situation bei einer Dynamisierung in kontinuierlicher Zeit mit gleichem Reaktionsfaktor $\alpha_i = 1$ für alle Oligopolisten:

$$\dot{x}_i = x_i \left(p_0 - c - \frac{p_0}{N_0} \left(x_i + \sum_{j=1}^n x_j \right) \right) \text{ für } i = 1, \dots, n.$$

Für $p_0 > c$ lautet die Ableitung der rechten Seite an der Stelle des inneren Gleichgewichtspunkts

$$-\frac{p_0 - c}{n+1} \begin{pmatrix} 2 & 1 & \dots & 1 \\ 1 & 2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 1 \\ 1 & \dots & 1 & 2 \end{pmatrix}$$

und besitzt

$$\text{den einfachen Eigenwert } -(p_0 - c) \text{ und den } (n-1)\text{-fachen Eigenwert } -\frac{p_0 - c}{n+1},$$

woraus die (lokale) asymptotische Stabilität des spieltheoretischen Gleichgewichts folgt.

2.10 Spieldynamik

Wie entwickeln sich bestimmte Verhaltensweisen wie z. B. konkurrentes oder kooperatives Verhalten innerhalb einer Population? Die herrschenden Theorien sowohl der menschlichen Gesellschaft als auch biologischer Populationen gehen von der Maximierung des Nutzens bzw. der Überlebens- und Fortpflanzungschancen als Ziel des *einzelnen Individuums* aus. Nun hängt aber diese Maximierung nicht nur vom Verhalten des Einzelnen ab, sondern auch vom Umfeld, in dem er sich bewegt, also auch vom Verhalten aller anderen. Hier liegt wiederum eine Situationsstruktur vor, wie sie typischerweise von der mathematischen Spieltheorie behandelt wird: Die "Spieler" wählen unabhängig voneinander und nur dem eigenen Gewinn verpflichtet eine "Strategie" oder Handlungsweise; das Ergebnis, die "Auszahlung" für jeden einzelnen Spieler, hängt von den Handlungsweisen aller ab.

Die in diesem Abschnitt betrachtete Dynamik entsteht dadurch, dass die Spieler ihre Verhaltensweisen dem Ausgang des Spiels entsprechend anpassen, also zu Strategien tendieren, die höhere Auszahlungen versprechen, entweder durch bewusste Entscheidungen oder aber durch höhere oder geringere Erzeugung von Nachkommen mit den jeweiligen Verhaltensweisen.

Diese Problemstellung hat inzwischen zu einem eigenen kleinen Teilgebiet geführt, das sowohl in Büchern zur Spieltheorie (vgl. RAUHUT / SCHMITZ / ZACHOW 1979 oder AMANN 1999) als auch solchen zur mathematischen Biologie (vgl. HOFBAUER / SIGMUND 1988) behandelt wird.

2.10.1 Beispiel: Komment- und Beschädigungskämpfe

Je gefährlicher die Waffenorgane (z. B. Geweih, Schnabel, Gebiss) einer Tierart sind, desto *seltener* werden sie im Kampf mit Artgenossen eingesetzt. Solche Kämpfe meist der Männchen (um Weibchen, Nahrung, Reviere) finden durchaus statt, es kommt aber nicht oder nur selten zu *Beschädigungskämpfen* unter Einsatz aller Mittel, sondern es werden stark ritualisierte Kampfformen bevorzugt, sogenannte *Kommentkämpfe*, in denen zwar Sieger ermittelt, ernsthafte Verletzungen aber vermieden werden.

Wie entwickeln sich solche Verhaltensweisen im Laufe der Evolution der Arten? Sicher liegt die Vermeidung gegenseitiger Verletzungen im Interesse der Art, aber das reicht als Erklärung nicht aus. Denn die Träger des Evolutionsprozesses sind die Individuen, und ein Mutant, der seine Waffenorgane hemmungslos einsetzt, würde sich in einer Population aus lauter Kommentkämpfern durchsetzen und zu vermehrter Nachkommenschaft kommen, die dann ebenfalls aus Beschädigungskämpfen bestünde. Denkt man diese ja immerhin mögliche Entwicklung weiter, so erkennt man allerdings, dass sie sich selber bremst: In einer Population aus Beschädigungskämpfern, in der jede Rivalität zum Tod des Verlierers führt, könnte es für die eigenen Überlebens- und Fortpflanzungschancen günstiger sein, als Kommentkämpfer zu agieren, der gegen einen Beschädigungskämpfer zwar verliert, aber doch immerhin am Leben bleibt.

2.10.1.1 Ein spieltheoretisches Modell

Es seien zwei verschiedene Verhaltensweisen möglich, der Kommentkampf K und der Beschädigungskampf B. Der Einsatz, um den gekämpft wird, betreffe letztlich die Fortpflanzungschancen, was den Effekt hat, dass siegreiche Verhaltensweisen sich in der Population ausbreiten, während verlustreiche schrumpfen.

Für den Einsatz, um den es in jedem Kampf geht und den der Sieger erhält, setzen wir willkürlich den Wert 2 fest, für die Niederlage eines Kommentkämpfers willkürlich den Wert 0. Die Niederlage im Beschädigungskampf werde mit $-2b$ bewertet, wobei $b > 0$. Diese Zahl b ist ein Maß für die erlittene Beschädigung und damit für die Gefährlichkeit der Waffenorgane. Es werde ferner davon ausgegangen, dass im Falle des Aufeinandertreffens von K auf B ersterer das Feld ohne Beschädigung räumt und beim Aufeinandertreffen gleicher Verhaltensweisen jeder der beiden Kämpfer mit gleicher Wahrscheinlichkeit $1/2$ siegt. Die möglichen Auszahlungen sind dann

	K	B
K	1	0
B	2	-b+1

aus der Sicht des durch die erste Spalte dargestellten Kämpfers.

Kleine Populationen

Betrachtet wird jetzt eine Population mit n Individuen. Jedes von ihnen treffe bei einem Kampf mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf eines der $n - 1$ anderen. Als Maß für den Erfolg der Verhaltensweisen K und B gilt dann ihre mittlere Auszahlung a_K bzw. a_B in einem Kampf. Diese ist davon abhängig, wieviele Individuen in der Population welche Strategie verfolgen:

- Besteht die Population aus $n - 1$ Kommentkämpfern und nur einem Beschädigungskämpfer, so ist

$$a_K(n - 1, 1) = \frac{n - 2}{n - 1}, a_B(n - 1, 1) = 2.$$

- Besteht umgekehrt die Population aus nur einem Kommentkämpfer und $n - 1$ Beschädigungskämpfern, so ist

$$a_K(1, n - 1) = 0, a_B(n - 1, 1) = \frac{2}{n - 1} - \frac{n - 2}{n - 1}(b - 1).$$

- Allgemein ergeben sich bei m Komment- und $n - m$ Beschädigungskämpfern die mittleren Auszahlungen

$$a_K(m, n - m) = \frac{m - 1}{n - 1}, a_B(m, n - m) = \frac{2m - (b - 1)(n - m - 1)}{n - 1}.$$

Beide Auszahlungen, a_K und a_B , sind in m monoton wachsend. Im "Interesse der Art" läge es also, wenn es nur Kommentkämpfer gäbe. Ein einzelner Beschädigungskämpfer wäre aber gegenüber dem Rest der Population im Vorteil, sodass sich eine entsprechende Mutation ausbreiten würde.

Für kleine b (ungefährliche Waffenorgane), genauer für

$$b \leq \frac{n}{n - 2}$$

wird K von B "dominiert", d. h.

$$a_K(m, n - m) \leq a_B(m, n - m) \text{ für alle } m = 1, \dots, n - 1.$$

Dagegen ist im Falle

$$b > \frac{n}{n-2}$$

und vielen Beschädigungskämpfern K die bessere Strategie. Genauer gesagt:

$$a_K(m, n-m) \geq a_B(m, n-m) \text{ genau dann, wenn } m \leq \frac{(b-1)(n-1)-1}{b},$$

und mit wachsendem b kommt die rechte Seite der letzteren Ungleichung $n-1$ beliebig nahe.

Große Populationen

Für große Populationen, wenn es bei der Zählung auf einen Kämpfer mehr oder weniger nicht ankommt, kann man an Stelle von Anzahlen mit den Anteilen x_K und $x_B = 1 - x_K$ der Komment- und Beschädigungskämpfer operieren. Das einzelne Individuum trifft dann mit Wahrscheinlichkeit x_K auf einenen Komment- und mit Wahrscheinlichkeit x_B auf einen Beschädigungskämpfer (dass es nicht auf sich selbst treffen kann, wird hier ignoriert). Spieltheoretisch gesprochen, trifft es auf eine "gemischte Strategie", eben mit Wahrscheinlichkeit x_K auf K und mit Wahrscheinlichkeit x_B auf B. Daraus ergeben sich die Auszahlungen

$$a_K(x_K, x_B) = 1x_K + 0x_B = x_K, \quad a_B(x_K, x_B) = 2x_K - (b-1)x_B.$$

Solange

$$a_K(x_K, x_B) < a_B(x_K, x_B), \text{ also für } x_K > (b-1)x_B$$

wächst x_B und x_K schrumpft, während umgekehrt für

$$x_K < (b-1)x_B \text{ und damit } a_K(x_K, x_B) > a_B(x_K, x_B)$$

x_K wächst und x_B schrumpft.

Für $b \leq 1$ besteht daher die gesamte Bevölkerung am Ende nur noch aus Beschädigungskämpfern, während sich für $b > 1$ die Anteile langfristig einem Verhältnis

$$\frac{x_K}{x_B} = b-1 \text{ und damit den Werten } x_K = \frac{b-1}{b}, \quad x_B = \frac{1}{b}$$

annähern. Pauschal lässt sich also feststellen:

**Der Anteil der Beschädigungskämpfer
ist umgekehrt proportional zur Gefährlichkeit der Waffenorgane,
d. h. den Beschädigungen, die sie hervorrufen.**

2.10.1.2 Spieldynamische Gleichung

In den bisherigen Betrachtungen fand die Dynamik (wachsen, schrumpfen) "außerhalb" des mathematischen Modells statt, d. h. sie wurde verbal begründet, aber nicht mathematisch modelliert. Das soll jetzt geschehen, und zwar dadurch, dass die Auszahlungen a_K und a_B als Wachstumsraten interpretiert werden.

Es bezeichne y_K die Populationsgröße der Komment- und y_B die der Beschädigungskämpfer. $y = y_K + y_B$ ist dann die Größe der Gesamtpopulation, $x_K = y_K/y$ und $x_B = y_B/y$ die jeweiligen Anteile der beiden Verhaltensweisen. Nimmt man noch eine für beide Teilpopulationen gemeinsame Mortalitätsrate $\mu(y_K, y_B)$ hinzu, so erhält man die Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}\dot{y}_K &= y_K(a_K(x_K, x_B) - \mu(y_K, y_B)) \\ \dot{y}_B &= y_B(a_B(x_K, x_B) - \mu(y_K, y_B))\end{aligned}$$

Hieraus sollen Differentialgleichungen für x_K und x_B hergeleitet werden:

Aus $y_K = x_K y$, $y_B = x_B y$ folgt $\dot{y}_K = \dot{x}_K y + x_K \dot{y}$, $\dot{y}_B = \dot{x}_B y + x_B \dot{y}$ und damit

$$\frac{\dot{y}_K}{y_K} = \frac{\dot{x}_K}{x_K} + \frac{\dot{y}}{y}, \quad \frac{\dot{y}_B}{y_B} = \frac{\dot{x}_B}{x_B} + \frac{\dot{y}}{y},$$

andererseits

$$\dot{y} = \dot{y}_K + \dot{y}_B = y(x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B) - \mu(y_K, y_B)),$$

sodass

$$\begin{aligned}\frac{\dot{x}_K}{x_K} &= a_K(x_K, x_B) - (x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B)) \\ \frac{\dot{x}_B}{x_B} &= a_B(x_K, x_B) - (x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B))\end{aligned}$$

oder

$$\begin{aligned}\dot{x}_K &= x_K [a_K(x_K, x_B) - (x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B))] \\ \dot{x}_B &= x_B [a_B(x_K, x_B) - (x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B))]\end{aligned} \tag{2.22}$$

mit

$$\begin{pmatrix} a_K(x_K, x_B) \\ a_B(x_K, x_B) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 2 & -b+1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_K \\ x_B \end{pmatrix}.$$

(2.22) heißt die "spieldynamische Differentialgleichung" zur Matrix

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 2 & -b+1 \end{pmatrix}.$$

Der in beiden Differentialgleichungen (2.22) auftretende Term

$$x_K a_K(x_K, x_B) + x_B a_B(x_K, x_B)$$

ist die mittlere Auszahlung der Population mit den Anteilen x_K und x_B . Die Populationsanteile wachsen in dem Maße, wie sich ihre spezifischen Auszahlungen von der mittleren Auszahlung unterscheiden. Sie bleiben konstant, wenn sie mit der mittleren Auszahlung übereinstimmen, wenn also

$$a_K(x_K, x_B) = a_B(x_K, x_B),$$

was zu dem oben bereits bestimmten Gleichgewichtspunkt führt, der auch ein Gleichgewichtspunkt des Systems von Differentialgleichungen (2.22) ist.

Aufgabe 2.2

Zeigen Sie, dass dieser Gleichgewichtspunkt asymptotisch stabil ist.

2.10.1.3 Eine Erweiterung

Hinsichtlich des Grads von Beschädigungen, die die verschiedenen Kämpfer in Kauf zu nehmen bereit sind, lassen sich noch Differenzierungen anbringen. Nehmen beispielsweise neben den Kommentkämpfern zwei verschiedene Typen B_1 und B_2 von Beschädigungskämpfern an den Rivalitäten teil, die sich darin unterscheiden, dass sie sich bis zu den Beschädigungen b_1 bzw. b_2 an den Kämpfen beteiligen, wobei

$$b_2 > b_1 > 1,$$

so ergibt sich die Auszahlungsmatrix

	K	B_1	B_2
K	1	0	0
B_1	2	$-b_1 + 1$	$-b_1$
B_2	2	$-b_1 + 2$	$-b_2 + 1$

Erklärungsbedürftig ist hier nur noch das Aufeinandertreffen eines B_1 - mit einem B_2 -Kämpfer: Es wird davon ausgegangen, dass der Kampf solange fortgeführt wird, bis einer der beiden die Beschädigung $-2b_1$ erfährt. Anschließend eskaliert der B_2 -Kämpfer den Kampf um eine Stufe, und der B_1 -Kämpfer gibt auf.

Setzt man voraus, dass $b_2 - 1 > b_1$, so wird keine der drei Strategien von einer anderen dominiert. Die Frage ist dann, ob eine und ggf. welche Verteilung der Population auf die drei Strategien sich langfristig einstellt.

2.10.2 Modellierung als symmetrisches Zweipersonenspiel

In Verallgemeinerung der in letzten Abschnitt betrachteten Situation wird angenommen, dass den Kontrahenten n verschiedene Handlungsweisen oder Strategien S_1, \dots, S_n zur Verfügung stehen. Für alle $i, j = 1, \dots, n$ bezeichne a_{ij} die "Auszahlung", die ein Kontrahent bekommt, wenn er die Strategie S_i wählt und auf einen Gegner mit der Strategie S_j trifft. Diese Auszahlung werden in der Matrix $A = (a_{ij})$ zusammengefasst.

In der Population der Kontrahenten bezeichne zu einem gegebenen Zeitpunkt x_i den Anteil derjenigen, welcher die Strategie S_i gewählt hat. Der Vektor $x = (x_1, \dots, x_n)$ gibt dann die Zusammensetzung der Population wieder.

$$X = \{x \in \mathbb{R}^n : x \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$$

ist die Menge aller möglichen Zusammensetzungen.

Ein Spieler, der die Strategie S_i gewählt hat und zufällig auf einen Gegner aus der durch $x \in X$ beschriebenen Population trifft, hat es mit der Wahrscheinlichkeit x_j mit der Gegenstrategie S_j zu tun, erhält also mit derselben Wahrscheinlichkeit die Auszahlung a_{ij} . Der Erwartungswert der Auszahlung, die er bekommt, ist also

$$a_i(x) := \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = (Ax)_i.$$

$a(x) = Ax$ ist dann der Vektor der Auszahlungen, die die verschiedenen möglichen Verhaltensweisen in Konfrontation mit der durch x beschriebenen Bevölkerung erhalten. Die hier vorliegende mathematische Struktur ist die eines symmetrischen Zweipersonenspiels und daher Gegenstand der Spieltheorie, die ihren eigenen Gleichgewichtsbegriff hat:

Definition 2.10.1

$p \in X$ heißt ein *spieltheoretischer Gleichgewichtspunkt*, wenn

$$x^T Ap \leq p^T Ap \text{ für alle } x \in X .$$

Ein spieltheoretischer Gleichgewichtspunkt p ist also dadurch definiert, dass gegen ihn keine "gemischte Strategie" $x \in X$ besser abschneidet als p selbst. Aus der Gleichgewichtsbedingung folgt insbesondere durch Einsetzen von $x = e_i$:

$$(Ap)_i \leq p^T Ap \text{ für alle } i = 1, \dots, n ,$$

und umgekehrt folgt aus dieser Bedingung durch entsprechendes Aufsummieren wieder die Gleichgewichtsbedingung. Andererseits ist

$$\sum_{i=1}^n p_i (Ap)_i = p^T Ap =: c$$

und daher

$$\sum_{i=1}^n p_i [c - (Ap)_i] = 0 ,$$

was genau dann der Fall ist, wenn sämtliche Summanden Null sind. Es gilt somit

Satz 2.10.2

Für $p \in X$ sind die folgenden Bedingungen äquivalent:

- (a) p ist ein spieltheoretischer Gleichgewichtspunkt des durch A definierten symmetrischen Zweipersonenspiels.
- (b) $(Ap)_i \leq p^T Ap$ für alle $i = 1, \dots, n$.
- (c) Es gibt ein $c \in \mathbb{R}$ mit $(Ap)_i \leq c$ für alle $i = 1, \dots, n$ und $(Ap)_i = c$, falls $p_i > 0$.

Insbesondere ist ein Punkt p im Innern von X (d. h. alle p_i sind positiv) genau dann ein Gleichgewichtspunkt, wenn er Lösung des linearen Gleichungssystems

$$(Ap)_1 = \dots = (Ap)_n , p_1 + \dots + p_n = 1$$

ist.

Die *spieldynamische Differentialgleichung* lautet für den hier betrachteten allgemeinen Fall entsprechend

$$\dot{x}_i = x_i \left(\sum_{k=1}^n a_{ik} x_k - \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n a_{jk} x_j x_k \right) \text{ für } i = 1, \dots, n .$$

Aufgabe 2.3

Untersuchen Sie, unter welchen Bedingungen an b_1 und b_2 das oben definierte Spiel mit der Matrix

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 2 & -b_1 + 1 & -b_1 \\ 2 & -b_1 + 2 & -b_2 + 1 \end{pmatrix}$$

einen inneren Gleichgewichtspunkt besitzt, bestimmen Sie diesen. Ist er als Gleichgewichtspunkt der spieldynamischen Differentialgleichung asymptotisch stabil?

2.10.3 Modellierung als verallgemeinertes Spiel

Es gibt Versuche, die Konkurrenz auf Märkten durch Modelle zu beschreiben, wie sie hier betrachtet werden. Den Marktteilnehmern, z. B. Firmen, die sich auf dem Markt durchsetzen wollen, stehen verschiedene Strategien zur Verfügung, welchen Erfolg sie damit haben, hängt von allen Marktteilnehmern ab. Allerdings dürfte die der bisherigen Modellierung zu Grunde liegende "Turniersituation" (jeder Kontrahent trifft zufällig auf genau einen Gegner hier nicht vorliegen: Zu jedem Zeitpunkt ist nicht nur einer, sondern sind alle anderen Marktteilnehmer Konkurrenten.

Für die mathematische Beschreibung bedeutet das, dass die Auszahlung $a_i(x)$ für die Strategie S_i sich nicht mehr aus Einzelauszahlungen a_{ij} linear zusammensetzt. Anstelle der linearen müssen wir also irgend eine Funktion a ansetzen.

Definition 2.10.3

Ein *verallgemeinertes symmetrisches Spiel* sei definiert durch eine Funktion $a : X \rightarrow \mathbb{R}^n$

Für jedes x ist $a_i(x)$ zu interpretieren als die Auszahlung an einen Kontrahenten, der in der durch x beschriebenen Situation die Strategie S_i wählt. Die Konzepte und Ergebnisse aus dem letzten Unterabschnitt lassen sich auf diese allgemeinere Situation vollständig übertragen, da von der Linearität von a überhaupt nicht Gebrauch gemacht wurde.

Definition 2.10.4

$p \in X$ heißt ein *verallgemeinerter spieltheoretischer Gleichgewichtspunkt*, wenn

$$x^T a(p) \leq p^T a(p) \text{ für alle } x \in X .$$

Satz 2.10.5

Für $p \in X$ sind die folgenden Bedingungen äquivalent:

- (a) p ist ein verallgemeinerter spieltheoretischer Gleichgewichtspunkt des durch a definierten verallgemeinerten symmetrischen Spiels.
- (b) $a_i(p) \leq p^T a(p)$ für alle $i = 1, \dots, n$.
- (c) Es gibt ein $c \in \mathbb{R}$ mit $a_i(p) \leq c$ für alle $i = 1, \dots, n$ und $a_i(p) = c$, falls $p_i > 0$.

Entsprechend lässt sich in dieser Situation eine *verallgemeinerte spieldynamische Differentialgleichung* formulieren:

$$\dot{x}_i = x_i \left(a_i(x) - \sum_{j=1}^n x_j a_j(x) \right) \text{ für } i = 1, \dots, n .$$

2.10.4 Beispiel: Werbestrategien

Ein bestimmtes Produkt kann mit einer vorgegebenen Anzahl, z. B. $n = 3$ verschiedenen Strategien beworben werden. Die Strategie S_i verursache monatliche Kosten in Höhe q_i und bewirke einen relativen Verkaufserfolg g_i , der proportional zum Erlös sei. Dabei sei

$$q_1 < q_2 < q_3 \text{ und } g_1 < g_2 < g_3 .$$

Der gesamte Verkauf (Erlös) sei eine monoton nicht fallende (möglicherweise also auch konstante) Funktion E des Werbeaufwands. Sind also x_1, x_2, x_3 die Anteile der Firmen, die die Strategien S_1, S_2, S_3 verfolgen, so stellt sich der Verkaufserlös

$$E(q_1 x_1 + q_2 x_2 + q_3 x_3)$$

ein, der proportional zu den g_i auf die verschiedenen Firmen verteilt wird. Die monatliche Gewinn einer Firma mit der Werbestrategie S_i ist dann

$$a_i(x_1, x_2, x_3) = \frac{g_i}{g_1 x_1 + g_2 x_2 + g_3 x_3} E(q_1 x_1 + q_2 x_2 + q_3 x_3) - q_i.$$

Es sollte klar sein, dass diese Auszahlung unabhängig von der speziellen Gestalt der Funktion E sich nicht als symmetrisches Zweipersonenspiel darstellen lässt.

Aufgabe 2.4

Für den Fall $n = 2$ und $E = \text{const}$ (Waschmittel) ergeben sich nach Normierung ($E = 1$) die Auszahlungsfunktionen

$$\begin{aligned} a_1(x_1, x_2) &= \frac{g_1}{g_1 x_1 + g_2 x_2} - q_1 \\ a_2(x_1, x_2) &= \frac{g_2}{g_1 x_1 + g_2 x_2} - q_2 \end{aligned}$$

Unter welchen Voraussetzungen an die Parameter ($q_1 < q_2$, $g_1 < g_2$) existiert ein innerer Gleichgewichtspunkt, und wo liegt er? Ist er asymptotisch stabil?

2.10.5 Beispiel: Schwarzfahrer und Kontrolleure

In den bisher betrachteten spieldynamischen Modellen lag eine symmetrische Situation vor: Die Mitglieder einer Population treten gegeneinander an und sehen sich den selben Bedingungen gegenüber. In dem folgenden Beispiel ist das anders: Einer "Population" potentieller Schwarzfahrer stehe eine "Population" von Kontrolleuren gegenüber. Die Fahrgäste haben die Wahl, eine Fahrkarte zu kaufen oder schwarz zu fahren, die Kontrolleure haben die Wahl, zu kontrollieren oder nicht. Letzteres wird natürlich durch den Verkehrsverbund entschieden, der festlegen kann, welcher Anteil der Fahrten kontrolliert wird.

Es werden die folgenden Zahlenwerte angenommen: Eine Fahrt koste 2 Euro, die Strafe für Schwarzfahren betrage 50 Euro, die Kosten für je Kontrolle mögen bei 1 Euro liegen. Hieraus ergibt sich die folgende Spielsituation:

	K	N
F	(-2,1)	(-2,2)
S	(-50,49)	(0,0)

Hier stehen in den Zeilen die Strategien der Fahrgäste F (Fahrkarte) und S (schwarz fahren) und in den Spalten die Strategien des Verkehrsverbundes K (kontrollieren) und N (nicht kontrollieren). Die Auszahlungen haben die Form eines Zahlenpaars: In der ersten Komponente steht die Auszahlung an den Fahrgast, in der zweiten die an den Verkehrsverbund.

Es bezeichne nun

- x_F den Anteil der Fahrgäste, die eine Fahrkarte lösen, und x_S den Anteil der Schwarzfahrer,
- y_K den Anteil der kontrollierten und y_N den Anteil der nicht kontrollierten Fahrten.

Dann ergibt sich im Mittel je Fahrt

- für jeden zahlenden Fahrgast die Auszahlung $a_F(y) = -2$,
- für jeden Schwarzfahrer die Auszahlung $a_S(y) = -50y_K$,
- die mittlere Auszahlung an die Fahrgäste

$$a(x, y) = x_F a_F(y) + x_S a_S(y) = -2x_F - 50x_S y_K,$$

- für jede kontrollierte Fahrt die Auszahlung $b_K(x) = x_F + 49x_S$,
- für jede nicht kontrollierte Fahrt die Auszahlung $b_N(x) = 2x_F$,
- die mittlere Auszahlung an den Verkehrsverbund

$$b(x, y) = y_K b_K(x) + y_N b_N(x) = x_F y_K + 49x_S y_K + 2x_F y_N.$$

Es möge jetzt wieder jeder Fahrgast die eigene Auszahlung mit der mittleren Auszahlung der Fahrgäste vergleichen und ggf. die Strategie wechseln. Entsprechend der Verkehrsverbund: Bringen die kontrollierten Fahrten mehr als die durchschnittliche Fahrt, werden mehr Kontrolleure eingesetzt, andernfalls weniger. Das führt auf die folgende *asymmetrische spieldynamische Differentialgleichung*:

$$\begin{aligned} \dot{x}_F &= x_F (a_F(y) - a(x, y)) = x_F (-2 + 2x_F + 50x_S y_K) \\ \dot{x}_S &= x_S (a_S(y) - a(x, y)) = x_S (-50y_K + 2x_F + 50x_S y_K) \\ \dot{y}_K &= y_K (b_K(x) - b(x, y)) = y_K (x_F + 49x_S - x_F y_K - 49x_S y_K - 2x_F y_N) \\ \dot{y}_N &= y_N (b_N(x) - b(x, y)) = y_N (2x_F - x_F y_K - 49x_S y_K - 2x_F y_N) \end{aligned} \quad (2.23)$$

auf der positiv invarianten Menge $X \times Y$ mit

$$X = \{(x_F, x_S) : x_F, x_S \geq 0, x_F + x_S = 1\}, Y = \{(y_K, y_N) : y_K, y_N \geq 0, y_K + y_N = 1\}.$$

Ersetzt man in (2.23)

$$x_F = 1 - x_S \text{ und } y_N = 1 - y_K,$$

so ergibt sich für die verbleibenden Variablen das System

$$\begin{aligned} \dot{x}_S &= x_S (1 - x_S) (2 - 50y_K) \\ \dot{y}_K &= y_K (1 - y_K) (50x_S - 1) \end{aligned} \quad (2.24)$$

mit dem inneren Gleichgewichtspunkt

$$(\bar{x}_S, \bar{y}_K) = \left(\frac{1}{50}, \frac{1}{25}\right)$$

und der Invarianten

$$V(x_S, y_K) = -\log x_S - 49 \log(1 - x_S) - 2 \log y_K - 48 \log(1 - y_K) :$$

Für alle Lösungen von (2.24) mit $0 < x_S < 1, 0 < y_K < 1$ gilt

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V(x_S(t), y_K(t)) &= \left(\frac{49}{1 - x_S} - \frac{1}{x_S} \right) \dot{x}_S + \left(\frac{48}{1 - y_K} - \frac{2}{y_K} \right) \dot{y}_K \\ &= \frac{50x_S - 1}{x_S(1 - x_S)} x_S(1 - x_S)(2 - 50y_K) + \frac{50y_K - 2}{y_K(1 - y_K)} y_K(1 - y_K)(50x_S - 1) \\ &= 0 \end{aligned}$$

und daher

$$V(x_S(t), y_K(t)) = \text{const} .$$

Die Funktion V hat in (\bar{x}_S, \bar{y}_K) ein striktes Minimum und strebt am Rand von $[0, 1]^2$ gegen ∞ . Die Niveaulinien von V , und damit die Lösungen von (2.24) bilden also geschlossene Kurven um (\bar{x}_S, \bar{y}_K) , die Lösungen von (2.24) sind periodisch. In der Tat lässt sich hier eine Art Räuber-Beute-System erkennen mit den Schwarzfahrern als Beute und den Kontrolleuren als Räuber.

2.10.6 Modellierung als Zweipersonenspiel

In einem (endlichen) Zweipersonenspiel stehen sich zwei Akteure gegenüber, jeder mit einer endlichen Anzahl von Handlungsmöglichkeiten (Strategien). Wählt der erste Akteur die i -te seiner m Strategien und der zweite die k -te seiner n Strategien, so erhalte der erste Akteur die Auszahlung a_{ik} und der zweite Akteur die Auszahlung b_{ik} .

Geht man nun zu zwei Populationen über, deren Mitglieder dieses Spiel gegen die Mitglieder der jeweils anderen spielen, so lassen sich die Populationen durch Vektoren

$$x \in X := \{x \in \mathbb{R}^m : x \geq 0, \sum_{i=1}^m x_i = 1\} \text{ und } y \in Y := \{y \in \mathbb{R}^n : y \geq 0, \sum_{k=1}^n y_k = 1\}$$

beschreiben. Ein Mitglied der ersten Population, das in dieser Situation die Strategie i spielt, erhält dann die mittlere Auszahlung

$$a_i(y) = \sum_{k=1}^n a_{ik} y_k ,$$

und entsprechend bekommt ein Mitglied der zweiten Population, das die Strategie k spielt, die Auszahlung

$$b_k(x) = \sum_{i=1}^m b_{ik} x_i .$$

Als mittlere Auszahlungen ergeben sich

$$a(x, y) = \sum_{i=1}^m x_i a_i(y)$$

für die erste und

$$b(x, y) = \sum_{k=1}^n y_k b_k(x)$$

für die zweite Population.

Dem obigen Vorgehen entsprechend ergibt sich daraus die *asymmetrische spieldynamische Differentialgleichung*

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= x_i (a_i(y) - a(x, y)) \text{ für } i = 1, \dots, m \\ \dot{y}_k &= y_k (b_k(x) - b(x, y)) \text{ für } k = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.25)$$

auf der positiv invarianten Menge $X \times Y$.

Erlaubt man, dass die a_i und b_k nicht unbedingt linear, sondern beliebige Funktionen $a_i : Y \rightarrow \mathbb{R}$, $b_k : X \rightarrow \mathbb{R}$ sind, so ist (2.25) als *verallgemeinerte asymmetrische spieldynamische Differentialgleichung* zu interpretieren. Die Auszahlungen für die Mitglieder einer Population hängen hier weiterhin nur vom aktuellen Zustand der jeweils anderen Population ab. Auch diese Annahme kann man fallen lassen und Funktionen $a_i, b_k : X \times Y \rightarrow \mathbb{R}$ erlauben, sodass die noch allgemeinere Form

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= x_i (a_i(x, y) - a(x, y)) \text{ für } i = 1, \dots, m \\ \dot{y}_k &= y_k (b_k(x, y) - b(x, y)) \text{ für } k = 1, \dots, n \end{aligned} \quad (2.26)$$

entsteht. Als ein Rahmenmodell kommt sie beispielsweise in Frage, wenn man die Strategien (Werbemaßnahmen, Wahl der Rechtsform, ...) von Unternehmen betrachtet, die in zwei verschiedenen Ländern angesiedelt sind.

3 Mehrsektoren-Modelle

Macht es einen Unterschied, ob man die räumliche Verteilung eines Ökosystems oder Marktes bei der mathematischen Modellierung beachtet oder aber, wie bei allen bisher entwickelten Modellen, davon abstrahiert? Natürlich macht es einen Unterschied, sofern der Raum heterogen auf das System einwirkt, etwa bei ortsabhängigen Umweltbedingungen. Wenn aber der Raum in Bezug auf das sich in ihm abspielende Geschehen homogen ist, ist die Antwort auf die oben gestellte Frage weniger eindeutig. Sie soll in diesem Kapitel für solche Modelle untersucht werden, die den Raum in endlich viele Sektoren oder Zellen zerlegen.

Zwischen den räumlichen Sektoren, die miteinander verbunden sind, sollen sich ausschließlich Diffusionsprozesse abspielen, d. h. jede der beteiligten Spezies bewegt sich im Mittel von Sektoren höherer zu Sektoren niedrigerer Dichte mit einer Geschwindigkeit, die proportional zur Differenz der Dichten ist. Prozesse dieser Art sind auf eine ausgleichende Wirkung angelegt, es scheint, als seien langfristig nur räumlich homogene Lösungen möglich. Dieser Eindruck trägt, wie bereits von TURING (1952) im Zusammenhang chemischer Prozesse aufgezeigt wurde. Das Zusammenspiel von Diffusion und Interaktion bzw. chemischer Reaktion der beteiligten Komponenten *kann zur Instabilität der räumlich homogenen Lösungen führen, wenn die Komponenten mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten diffundieren.*

Dieser Sachverhalt hat in den letzten Jahrzehnten ein eigenständiges mathematisches Teilgebiet hervorgebracht, die Theorie der *Reaktions-Diffusions-Gleichungen* oder auch (in der systemökologischen Literatur) *Interaktions-Diffusions-Gleichungen*. Ein Schwerpunkt der Untersuchungen liegt dabei auf der Frage, welche Lösungen (*spatial patterns*) sich einstellen, wenn es denn nicht die räumlich homogenen sind. Einen Überblick über auftretende Phänomene gibt MURRAY (1989), der allerdings mit partiellen Differentialgleichungen operiert.

Diese Frage wird hier nicht systematisch untersucht. Es geht vielmehr um Kriterien für die Stabilität bzw. Instabilität räumlich homogener Lösungen und insbesondere von Gleichgewichtspunkten. Das Interesse daran liegt zuvörderst in einer Handhabe bei der Modellierung zur Beantwortung der Frage, ob der Raum berücksichtigt werden muss oder nicht.

3.1 Modellrahmen und erste Ergebnisse

Ausgangspunkt ist ein System gewöhnlicher Differentialgleichungen

$$\dot{y} = f(y) \tag{3.1}$$

mit $X \subseteq \mathbb{R}^m$ offen und $f : X \rightarrow \mathbb{R}^m$ stetig differenzierbar. Das System (3.1) modelliere etwa ein Ökosystem. Dieses ist in Wirklichkeit räumlich verteilt, wovon aber (3.1) vollständig abstrahiert. Der Raum (oder die Fläche in einem terrestrischen Ökosystem) kommt als Größe im Modell nicht vor. Es soll die Frage untersucht werden, inwieweit eine solche Abstraktion von der räumlichen Verteilung des realen Systems das Verhalten der Lösungen des Modells beeinflusst. Genauer: Unterscheidet sich das Langzeitverhalten der Lösungen von (3.1) von demjenigen solcher Modelle, die die räumliche Verteilung mit erfassen?

Dabei wird von einer zufälligen, ungerichteten Bewegung der Biomassen ausgegangen, also von Diffusionsprozessen, die dazu tendieren, Dichteunterschiede auszugleichen.

3.1.1 Räumlich kontinuierliche Modelle

Die gebräuchlichste Möglichkeit besteht darin, den Raum, in dem sich das Geschehen abspielt, durch ein Gebiet $G \subset \mathbb{R}^p$ ($p = 1, 2$ oder 3) mit dem Rand Γ zu beschreiben. Für $t \in \mathbb{R}$, $x \in G$ bezeichne $y_i(t, x)$ die Dichte der Komponente (Spezies) i zur Zeit t am Ort x . Nimmt man an, dass an jedem Ort x die Komponenten gemäß (3.1) interagieren, dass außerdem jede Komponente unabhängig von den anderen im Raum mit einer spezifischen Geschwindigkeit diffundiert und dass ferner keine Komponente sich aus dem Gebiet hinausbewegen oder von außen in es eindringen kann, so erhält man das System partieller Differentialgleichungen mit Neumann-Randbedingungen

$$\frac{\partial y_i}{\partial t} = f_i(y_1, \dots, y_m) + b_i \sum_{j=1}^p \frac{\partial^2 y_i}{\partial x_j^2} \text{ in } G, \quad \frac{\partial y_i}{\partial n} = 0 \text{ auf } \Gamma \quad (i = 1, \dots, m) \quad (3.2)$$

Die Konstanten $b_1, \dots, b_m \geq 0$ sind ein Maß für die Beweglichkeit der Komponenten: Je größer b_i , desto beweglicher die Komponente i . $b_i = 0$ bedeutet Unbeweglichkeit.

Eine Möglichkeit der numerischen Behandlung dieser Probleme besteht darin, den Raum zu diskretisieren und den räumlichen Differentialoperator sowie die Randbedingungen durch Differenzenoperatoren zu ersetzen. Man erhält dann ein System gewöhnlicher Differentialgleichungen der im Folgenden betrachteten Art, das hier aber unabhängig von dem räumlich kontinuierlichen Modell als in sich selbst begründetes, räumlich diskretes Modell eingeführt werden soll.

Der weitaus größte Teil der vorzufindenden Literatur bezieht sich auf räumlich kontinuierliche Modelle. Die Ergebnisse lassen sich aber regelhaft auf die jetzt betrachteten räumlich diskreten Modelle ohne Schwierigkeiten übertragen.

3.1.2 Räumlich diskrete Modelle

Der Raum bestehe aus n Zellen oder Sektoren ($n \geq 2$). In jedem Sektor interagieren die m Komponenten des Systems gemäß (3.1) miteinander. Die Sektoren seien zum Teil miteinander verbunden, sodass die Komponenten sich zwischen ihnen hin- und herbewegen können. y_{ij} bezeichne die Dichte der Komponente i im Sektor j ($i = 1, \dots, m$, $j = 1, \dots, n$). y_{ij} wird beeinflusst durch die Dichten der Komponenten desselben Sektors j und durch die Dichten derselben Komponente i in den übrigen Sektoren:

$$\dot{y}_{ij} = f_i(y_{1j}, \dots, y_{mj}) + b_i \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^n a_{jk} (y_{ik} - y_{ij}) \quad (i = 1, \dots, m, j = 1, \dots, n) \quad (3.3)$$

Die Koeffizienten $a_{jk} \geq 0$ sind zu interpretieren als ein Maß für die Durchlässigkeit der Verbindung zwischen den Sektoren j und k . Es gelte $a_{jk} = a_{kj}$ für $j, k = 1, \dots, n$, $j \neq k$. Die Konstanten $b_1, \dots, b_m \geq 0$ sind zu interpretieren als Maß für die Beweglichkeit der Komponenten.

Fasst man die Komponentendichten y_{ij} des Sektors j zu dem Vektor $y_j \in X$ zusammen ($j = 1, \dots, n$) und definiert die (m, m) -Diagonalmatrix

$$B = \text{diag}(b_1, \dots, b_m),$$

so lässt sich (3.3) vereinfacht schreiben als

$$\dot{y}_j = f(y_j) + B \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^n a_{jk} (y_k - y_j) \quad (j = 1, \dots, n) \quad (3.4)$$

Dieses System besteht aus n Kopien des Systems (3.1), die komponentenweise durch Diffusionsterme miteinander verbunden sind.

Eine dritte, noch weiter komprimierte Darstellung des Systems, die sich in bestimmten Zusammenhängen als nützlich erweisen wird, erhält man, wenn man die mn Variablen in einer (m, n) -Matrix $Y = (y_{ij})$ zusammenfasst. Die Vektoren y_j ($j = 1, \dots, n$) aus (3.4) sind dann die Spalten dieser Matrix. (3.3) lässt sich dann schreiben als Matrixdifferentialgleichung

$$\dot{Y} = (f(y_1), \dots, f(y_n)) + B Y A \quad (3.5)$$

mit der symmetrischen (n, n) -Matrix $A = (a_{jk})$, wobei a_{jk} für $j \neq k$ die oben eingeführten Koeffizienten sind, und $a_{jj} = -\sum_{k \neq j} a_{jk}$ ($j = 1, \dots, n$).

3.1.3 Eigenschaften der Diffusionsmatrix

Es werde vorausgesetzt, dass die Diffusionsmatrix $A = (a_{jk})$ irreduzibel ist, also alle Sektoren direkt oder indirekt (über andere) miteinander verbunden sind. Da A eine symmetrische Matrix eines kontinuierlichen Markovprozesses (oder auch: eine Abelson-Matrix) ist, folgt aus bekannten Sätzen: A hat den algebraisch einfachen Perron-Frobenius-Eigenwert 0 mit dem zugehörigen Eigenvektor $1 = (1, \dots, 1)$. Für jede Lösung $x = (x_1, \dots, x_n)$ von

$$\dot{x} = A x$$

gilt dann

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_j(t) = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x_k(0).$$

Wendet man diesen Satz auf jede der Komponenten (z. B. Spezies) des Systems einzeln an, so ergibt sich

Hilfssatz 3.1.1

Ist A irreduzibel und $b_1, \dots, b_m > 0$, so gilt für alle Lösungen von

$$\dot{y}_j = B \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^n a_{jk} (y_k - y_j) \quad (j = 1, \dots, n) : \quad (3.6)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y_j(t) = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n y_k(0).$$

Insbesondere heißt das, dass sich bei *Diffusion ohne Interaktion* in jedem Sektor der gleiche Zustand einstellt. Gleiches würde bei *völliger Abwesenheit der Diffusion* jedenfalls dann gelten, wenn das Einsektoren-Modell (3.1) einen asymptotisch stabilen Gleichgewichtspunkt besitzt und die Startwerte in jedem Sektor im Einzugsbereich dieses Gleichgewichtspunkts liegen.

3.1.4 Räumlich homogene Lösungen

Ist y eine Lösung des Einsektoren-Modells (3.1), so ist (y, \dots, y) eine Lösung des Mehrsektoren-Modells (3.4), die als die zu y gehörige *räumlich homogene Lösung* bezeichnet wird. Entsprechend lassen sich räumlich homogene Gleichgewichtspunkte, Orbits oder Limesmengen definieren. Im Folgenden soll die Frage untersucht werden, unter welchen Bedingungen ein räumlich homogener Gleichgewichtspunkt $(\bar{x}, \dots, \bar{x})$ von (3.4) asymptotisch stabil ist. Es ist klar, dass dazu jedenfalls \bar{x} als Gleichgewichtspunkt des Einsektoren-Modells (3.1) asymptotisch stabil sein muss, diese Bedingung allein aber nicht ausreicht. Welche Bedingungen müssen hinzukommen?

3.1.5 Das linearisierte System

Unter Beachtung der Schreibweise als Matrixdifferentialgleichung (3.5) ergibt sich: Ist \bar{x} ein Gleichgewichtspunkt des Einsektoren-Modells (3.1) und $F = Df(\bar{x})$ die Ableitung von f an der Stelle \bar{x} , so lautet das am räumlich homogenen Gleichgewichtspunkt $(\bar{x}, \dots, \bar{x})$ linearisierte System

$$\dot{U} = FU + BUA.$$

Die Unbekannte in diesem System ist die (m, n) -Matrix U .

3.2 Lineare Mehrsektoren-Modelle

Wie bisher seien

- A eine irreduzible (n, n) -Diffusionsmatrix, also kooperativ und symmetrisch mit Zeilen- und Spaltensummen 0. Zu den Eigenwerten

$$0 = \lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_{n-1} \geq \lambda_n$$

gibt es dann ein vollständiges Orthogonalsystem $\{w_1, \dots, w_n\}$ von Eigenvektoren.

- B eine nichtnegative (m, m) -Diagonalmatrix,
- F eine (m, m) -Matrix.

Betrachtet wird das System linearer Differentialgleichungen

$$\dot{U} = FU + BUA \tag{3.7}$$

mit (m, n) -Matrizen $U = U(t)$ als Lösungen.

Satz 3.2.1

Ist w ein Eigenvektor von A zum Eigenwert λ und $v = v(t)$ eine Lösung des linearen Systems

$$\dot{v} = (F + \lambda B)v,$$

so ist das Tensorprodukt $U(t) = v(t)w^T$ eine Lösung von (3.7).

Beweis: Einsetzen liefert

$$\dot{U} = \dot{v} w^T = (F + \lambda B) v w^T = F U + B v (\lambda w^T) = F U + B v w^T A = F U + B U A .$$

□

Hieraus lässt sich nun sofort ein Fundamentalsystem von (3.7) konstruieren:

Satz 3.2.2

Sei $\{w_1, \dots, w_n\}$ eine Basis von Eigenvektoren von A zu den Eigenwerten $\lambda_1, \dots, \lambda_n$. Für jedes $j = 1, \dots, n$ sei $\{v_{ij} : i = 1, \dots, m\}$ ein Fundamentalsystem von

$$\dot{v} = (F + \lambda_j B) v .$$

Dann ist $\{v_{ij} w_j^T : j = 1, \dots, n, i = 1, \dots, m\}$ ein Fundamentalsystem von (3.7).

Beweis: Dass es sich bei den angegebenen Tensorprodukten um Lösungen von (3.7) handelt, wurde bereits gezeigt. Zu zeigen bleibt die lineare Unabhängigkeit: Ist

$$\sum_{j=1}^n \left(\sum_{i=1}^m c_{ij} v_{ij}(t) \right) w_j^T = 0 ,$$

so folgt daraus wegen der linearen Unabhängigkeit der w_j , dass

$$\sum_{i=1}^m c_{ij} v_{ij}(t) = 0 \text{ für alle } j = 1, \dots, n \text{ und alle } t \in \mathbb{R} ,$$

was wiederum wegen der linearen Unabhängigkeit der v_{ij} ($i = 1, \dots, m$) zur Folge hat, dass alle $c_{ij} = 0$. □

Eine unmittelbare Folge dieses Satzes ist

Satz 3.2.3

Das lineare Mehrsektoren-Modell (3.7) ist genau dann asymptotisch stabil, wenn für jeden Eigenwert λ von A das System

$$\dot{v} = (F + \lambda B) v$$

es ist, wenn also für jeden Eigenwert λ von A die Eigenwerte von

$$F + \lambda B$$

sämtlich negativen Realteil haben.

Da zu den Eigenwerten von A auch 0 gehört, kann (3.7) nur dann asymptotisch stabil sein, wenn

$$\dot{v} = F v$$

es ist, wenn also alle Eigenwerte von F einen negativen Realteil haben. Die übrigen Matrizen $F + \lambda B$ unterscheiden sich wegen $\lambda < 0$ von F dadurch, dass in den Diagonalelementen kleinere Zahlen stehen. Die Frage ist also, ob durch Verkleinerung der Diagonalelemente von F dessen asymptotische Stabilität wieder verloren gehen kann. Das ist auf jeden Fall dann nicht möglich, wenn B ein Vielfaches der (m, m) -Einheitsmatrix ist, weil sich dann die Eigenwerte von $F + \lambda B$ aus denen von F durch Addition von $\lambda < 0$ entstehen. Es gilt somit:

Satz 3.2.4

Ist B ein nichtnegatives Vielfaches der (m, m) -Einheitsmatrix und haben alle Eigenwerte von F einen negativen Realteil, so ist (3.7) asymptotisch stabil.

Das bedeutet, dass die asymptotische Stabilität durch Diffusion nicht zerstört werden kann, wenn alle Komponenten (Spezies) des Systems die gleiche Beweglichkeit haben. Es bleibt also die Frage, ob und ggf. unter welchen Bedingungen das bei unterschiedlicher Beweglichkeit der Komponenten möglich ist.

Aus der Betrachtung linearer Systeme lassen sich bekanntlich unmittelbare Schlüsse für die Stabilität von Gleichgewichtspunkten ziehen:

Satz 3.2.5

Der räumlich homogene Gleichgewichtspunkt $(\bar{x}, \dots, \bar{x})$ des Mehrsektorenmodells (3.4) ist asymptotisch stabil, wenn für jeden Eigenwert λ von A die Realteile aller Eigenwerte von

$$Df(\bar{x}) + \lambda B$$

negativ sind. Er ist instabil, wenn eine dieser Matrizen einen Eigenwert mit positivem Realteil besitzt.

3.3 Diffusions-Stabilität von Matrizen und Gleichgewichtspunkten

Die zu untersuchenden Matrizen $F + \lambda B$ entstehen aus F durch Subtraktion einer nichtnegativen Diagonalmatrix. Die Frage ist, ob durch eine solche Operation die asymptotische Stabilität von F verloren gehen kann. Das legt die folgende Definition nahe:

Definition 3.3.1

Eine reelle (m, m) -Matrix F heie "asymptotisch diffusions-stabil", wenn für alle nichtnegativen Diagonalmatrizen $Z = \text{diag}(z_1, \dots, z_m)$ die Realteile aller Eigenwerte von $F - Z$ negativ sind, und "diffusions-instabil", wenn es eine solche Diagonalmatrix Z gibt, sodass $F - Z$ einen Eigenwert mit positivem Realteil besitzt. Ein Gleichgewichtspunkt \bar{x} des Einsektoren-Modells (3.1) heie "asymptotisch diffusions-stabil" bzw. "diffusions-instabil", wenn die Ableitung $Df(\bar{x})$ es ist.

Zu einem diffusions-instabilen Gleichgewichtspunkt lässt sich bei geeigneter Wahl der Matrizen A und B immer ein Mehrsektoren-Modell angeben, sodass der zugehörige räumlich homogene Gleichgewichtspunkt instabil ist, während zu einem asymptotisch diffusions-stabilen Gleichgewichtspunkt eine solche Konstruktion nicht möglich ist. Unter Modellierungsaspekten ist diese Unterscheidung wichtig, weil sie Hinweise darauf liefert, ob räumliche Prozesse in die Modellierung mit einbezogen werden müssen oder nicht.

3.3.1 Charakteristisches Polynom

Zu einer gegebenen (m, m) -Matrix F ist für alle nichtnegativen reellen Zahlen z_1, \dots, z_m und alle komplexen Zahlen μ

$$\begin{aligned} p(z_1, \dots, z_m; \mu) &:= \det((\mu I - F) + Z) = \det((\mu I + Z) - F) = & (3.8) \\ &= \sum_N \left(p_N(\mu) \prod_{k \notin N} z_k \right) = \sum_N \left(d_N \prod_{k \notin N} (\mu + z_k) \right) \end{aligned}$$

das charakteristische Polynom von $F - Z$ mit $Z = \text{diag}(z_1, \dots, z_m)$. Dabei durchläuft in der Summation N alle Teilmengen von $\{1, \dots, m\}$, wobei für $N \subseteq \{1, \dots, m\}$ F_N die Teilmatrix von F sei, die durch Streichen der nicht zu N gehörigen Zeilen und Spalten entsteht, p_N das charakteristische Polynom von F_N und d_N die Determinante von $-F_N$ (Hauptminor von $-F$). Für die leere Menge sei definitionsgemäß $p_\emptyset = 1$ und $d_\emptyset = 1$.

Die Frage, ob F asymptotisch diffusions-stabil oder diffusions-instabil ist, ist die Frage nach der Lage der Nullstellen von $p(z_1, \dots, z_m; \mu)$.

Satz 3.3.2

Besitzt für ein $N \subseteq \{1, \dots, m\}$ die Teilmatrix F_N der (m, m) -Matrix F einen Eigenwert mit positivem Realteil, so ist F diffusions-instabil.

Beweis: Zu zeigen ist, dass bei passender Wahl von $z_1, \dots, z_m \geq 0$ (3.8) eine Nullstelle mit positivem Realteil besitzt, sofern p_N diese Eigenschaft hat. Wir wählen dazu

$$z_i = 0 \text{ für } i \in N \text{ und } z_i = \frac{1}{\varepsilon} \text{ für } i \notin N \text{ mit } \varepsilon > 0.$$

Mit $n := |N|$ ist dann

$$p(z_1, \dots, z_m; \mu) = \sum_{M: N \subseteq M} \frac{p_M(\mu)}{\varepsilon^{m-|M|}} = \frac{1}{\varepsilon^{m-n}} \sum_{M: N \subseteq M} \varepsilon^{|M|-n} p_M(\mu)$$

und daher $p(z_1, \dots, z_m; \mu) = 0$ genau dann, wenn

$$q(\varepsilon; \mu) := \sum_{M: N \subseteq M} \varepsilon^{|M|-n} p_M(\mu) = p_N(\mu) + \sum_{M: N \subsetneq M} \varepsilon^{|M|-n} p_M(\mu) = 0.$$

Da nun aber $q(0; \mu) = p_N(\mu)$ eine Nullstelle μ mit positivem Realteil besitzt, gilt dasselbe bei hinreichend kleiner Wahl von $\varepsilon > 0$ auch für $q(\varepsilon; \mu)$ und damit für $p(z_1, \dots, z_m; \mu)$. \square

Satz 3.3.3 (Notwendige Bedingungen)

Ist die (m, m) -Matrix F asymptotisch diffusions-stabil, so gelten die folgenden Aussagen:

- (1) F ist asymptotisch stabil, d. h. die Realteile aller Eigenwerte von F sind negativ.
- (2) Für keine Teilmenge $N \subseteq \{1, \dots, m\}$ besitzt F_N einen Eigenwert mit positivem Realteil.
- (3) Alle Hauptminoren d_N von $-F$ sind nichtnegativ.

Beweis: (1) folgt nach Definition der asymptotischen Diffusions-Stabilität, da dort Z auch als Nullmatrix gewählt werden kann. (2) ist die Aussage des letzten Satzes. (3) folgt aus (2), da d_N das konstante Glied des charakteristischen Polynoms von F_N ist. \square

Ob die notwendigen Bedingungen auch hinreichend sind, ist (mir) nicht bekannt. Im Falle $m = 2$ und $m = 3$ lässt sich mit dem Routh-Hurwitz-Kriterium zeigen, dass bereits aus (1) und (3) allein die asymptotische Diffusions-Stabilität von F folgt:

3.3.2 Ebene Systeme

Damit die Matrix

$$F = \begin{pmatrix} f_{11} & f_{12} \\ f_{21} & f_{22} \end{pmatrix}$$

asymptotisch diffusions-stabil ist, müssen nach dem letzten Satz die folgenden Bedingungen erfüllt sein:

$$\det(F) > 0, \text{ spur}(F) = f_{11} + f_{22} < 0, f_{11} \leq 0, f_{22} \leq 0.$$

Diese Bedingungen sind aber auch hinreichend, denn sind sie erfüllt, so gilt für alle $z_1, z_2 \geq 0$ und $Z = \text{diag}(z_1, z_2)$

$$\begin{aligned} \det(F - Z) &= \det(F) - f_{22}z_1 - f_{11}z_2 > \det(F) > 0, \\ \text{spur}(F - Z) &= \text{spur}(F) - z_1 - z_2 < \text{spur}(F) < 0. \end{aligned}$$

Der einzige Fall einer (2,2)-Matrix F, die asymptotisch stabil, aber diffusions-instabil ist, liegt also vor, wenn

$$\det(F) > 0, \text{ spur}(F) = f_{11} + f_{22} < 0, f_{11} > 0 \text{ oder } f_{22} > 0.$$

Damit dann

$$F - Z = \begin{pmatrix} f_{11} - z_1 & f_{12} \\ f_{21} & f_{22} - z_2 \end{pmatrix}$$

instabil wird, sind z_1, z_2 so zu wählen, dass

$$\det(F - Z) = \det(F) - f_{11}z_2 - f_{22}z_1 + z_1z_2 < 0.$$

Im Falle $f_{11} > 0$ (und damit $f_{22} < 0$) ist das genau dann der Fall, wenn $z_1 < \frac{f_{11}z_2 - \det(F)}{z_2 - f_{22}}$, also für $z_2 > \det(F)/f_{11}$ und hinreichend kleine z_1 .

3.3.3 Dreidimensionale Systeme

Damit die (3,3)-Matrix F asymptotisch diffusions-stabil ist, müssen nach dem letzten Satz und dem Routh-Hurwitz-Kriterium die folgenden Bedingungen erfüllt sein:

$$\begin{aligned} d_1 &\geq 0, d_2 \geq 0, d_3 \geq 0, d_1 + d_2 + d_3 > 0, \\ d_{12} &\geq 0, d_{13} \geq 0, d_{23} \geq 0, d_{12} + d_{13} + d_{23} > 0, \\ (d_1 + d_2 + d_3)(d_{12} + d_{13} + d_{23}) &> d_{123} > 0. \end{aligned}$$

Dabei sei $d_{i_1 \dots i_r}$ der aus den Zeilen und Spalten i_1, \dots, i_r gebildete Hauptminor von $-F$.

Das charakteristische Polynom $p(z_1, z_2, z_3; \mu) = \mu^3 + a_1\mu^2 + a_2\mu + a_3$ hat die Koeffizienten

$$\begin{aligned} a_1 &= d_1 + d_2 + d_3 + z_1 + z_2 + z_3 \\ a_2 &= d_{12} + d_{13} + d_{23} + (d_2 + d_3)z_1 + (d_1 + d_3)z_2 + (d_1 + d_2)z_3 + z_1z_2 + z_1z_3 + z_2z_3 \\ a_3 &= d_{123} + d_{23}z_1 + d_{13}z_2 + d_{12}z_3 + d_3z_1z_2 + d_2z_1z_3 + d_1z_2z_3 + z_1z_2z_3 \end{aligned}$$

die unter den genannten Bedingungen für jede Wahl von $z_1, z_2, z_3 \geq 0$ positiv sind. Ferner besteht $a_1a_2 - a_3$ aus einem positiven konstanten Glied und Termen mit Produkten der z_i mit nichtnegativen Koeffizienten und ist daher ebenfalls für jede Wahl von $z_1, z_2, z_3 \geq 0$ positiv.

Die angegebenen Bedingungen sind also für die asymptotische Diffusions-Stabilität von F notwendig und hinreichend.

3.4 Ein Räuber-Beute-Modell mit diffusions-instabilem Gleichgewichtspunkt

MURRAY (1989, 72) gibt für die Beutedichte B und die Räuberdichte R das folgende Modell an:

$$\begin{aligned}\dot{B} &= \alpha B \left(1 - \frac{B}{K}\right) - \frac{\beta BR}{\gamma + B} \\ \dot{R} &= \delta R \left(1 - \frac{R}{\varepsilon B}\right)\end{aligned}$$

mit $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \varepsilon, K > 0$. Es handelt sich hier um ein beschränktes (logistisches) Wachstum der Beute und eine beschränkte Fressrate. Das Wachstum der Räuber hängt nicht direkt vom Fressen ab, sondern ist seinerseits logistisch, wobei die Wachstumsgrenze proportional zur Beutedichte ist.

Für die dimensionslosen, aus den ursprünglichen Variablen B, R, t durch Skalierung entstehenden Größen

$$x = \frac{B}{K}, y = \frac{R}{\varepsilon K}, \tau = \alpha t$$

ergibt sich das System von zwei Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}x' &= \frac{dx}{d\tau} = x(1-x) - \frac{axy}{x+d} \\ y' &= \frac{dy}{d\tau} = cy \left(1 - \frac{y}{x}\right)\end{aligned}\tag{3.9}$$

mit den positiven Parametern

$$a = \frac{\beta \varepsilon}{\alpha}, d = \frac{\gamma}{K}, c = \frac{\delta}{\alpha}.$$

(3.9) ist für alle (x, y) mit $x > 0$ definiert und für alle (x, y) mit $x > 0, y \geq 0$ biologisch interpretierbar.

3.4.1 Gleichgewichtspunkte

Schreibt man die rechte Seite der ersten Gleichung von (3.9) in der Form

$$x(1-x) - \frac{axy}{x+d} = \frac{ax}{x+d} \left(\frac{1}{a}(1-x)(x+d) - y \right) = f(x) (G(x) - y),$$

so sieht man, dass jeder Gleichgewichtspunkt wegen $x' = 0$ der Bedingung $y = G(x)$ genügen muss. $y = G(x)$ definiert eine nach unten geöffnete Parabel

$$\text{mit den Nullstellen } -d \text{ und } 1 \text{ und dem Scheitelpunkt } (x_s, y_s) = \left(\frac{1-d}{2}, \frac{(1+d)^2}{4a} \right).$$

$y' = 0$ ist erfüllt für $y = 0$ oder $y = x$. Das führt zusammen mit $y = G(x)$ auf zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich den Randgleichgewichtspunkt $(1, 0)$ und einen inneren Gleichgewichtspunkt

(\bar{x}, \bar{y}) mit $\bar{x} = \bar{y} = G(\bar{x})$. \bar{x} ist also die eindeutig bestimmte positive Lösung der quadratischen Gleichung

$$(1-x)(x+d) - ax = 0$$

und somit

$$\bar{x} = \bar{y} = \frac{1-a-d + \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2}.$$

3.4.2 Stabilitätsanalyse

Die Ableitung der rechten Seite von (3.9) lautet in den beiden Gleichgewichtspunkten (wegen $G(x) = y$)

$$\begin{pmatrix} f(x)G'(x) & -f(x) \\ c\frac{y^2}{x^2} & c(1-\frac{2y}{x}) \end{pmatrix},$$

und damit im Randgleichgewichtspunkt $(1, 0)$

$$\begin{pmatrix} f(1)G'(1) & -f(1) \\ 0 & c \end{pmatrix},$$

der daher immer instabil ist. Im inneren Gleichgewichtspunkt (\bar{x}, \bar{y}) erhält man die Ableitung

$$\begin{pmatrix} f(\bar{x})G'(\bar{x}) & -f(\bar{x}) \\ c & -c \end{pmatrix}$$

mit der Determinante

$$cf(\bar{x})(1-G'(\bar{x})) > 0.$$

Die letzte Ungleichung ergibt sich daraus, dass sich $y = G(x)$ in (\bar{x}, \bar{x}) mit der von unten kommenden Winkelhalbierenden schneidet, weshalb $G'(\bar{x}) < 1$ sein muss. Damit hängt die Stabilität des inneren Gleichgewichtspunkt nur noch am Vorzeichen von

$$\text{spur} = f(\bar{x})G'(\bar{x}) - c = \frac{\bar{x}}{\bar{x}+d}(1-d-2\bar{x}) - c,$$

woraus sich die folgende Fallunterscheidung (nach $x_s \leq y_s$ oder $x_s > y_s$) ergibt:

(1) Ist

$$2a(1-d) \leq (1+d)^2,$$

so liegt der innere Gleichgewichtspunkt auf dem Scheitelpunkt von $y = G(x)$ oder rechts davon, und es ist $G'(\bar{x}) \leq 0$. In diesem Fall ist der innere Gleichgewichtspunkt asymptotisch stabil und sogar asymptotisch diffusions-stabil.

(2) Ist dagegen

$$2a(1-d) > (1+d)^2,$$

so ist der innere Gleichgewichtspunkt diffusions-instabil. Ob er asymptotisch stabil ist, hängt an der Wahl von c : Im Falle

$$c > f(\bar{x})G'(\bar{x})$$

ist er asymptotisch stabil, im Falle

$$c < f(\bar{x})G'(\bar{x})$$

ist er instabil.