Proseminar
Realistische Räuber-Beute-Modelle und der Satz von Poincaré-Bendixson

Christoph Auerbach

Inhaltsverzeichnis

1 Das Poincaré-Bendixson Theorem

In der Phasenebene (zweidim. Phasenraum) gibt es Effekte, die in höheren Dimensionen nicht auftreten. Eine Davon ist die Situation, die der Satz von Poincaré-Bendixon beschreibt. Folgende Aussagen sind gleichbedeutend zu dem Satz von Poincaré-Bendixson und dienen ebenso zum auffinden von periodischen Orbit. Die Richtungsfelder eines Gleichungssystems haben folgende Eigenschaften:

1. Es gibt eine beschränkte Menge D in der Eben, die einen einzelnen absto-ßenden Fixpunkt beinhaltet. In die Menge D kann der Fluss eindringen, diese aber nicht mehr verlassen. Dann besitzt das System eine periodische Lösung (dargestellt von einem geschlossenen Orbit, die gesamt in A oder D liegt)

2. Es gibt eine beschränkte, kreisförmige Region A in der Ebene, in die der Fluss eindringen, aber nicht mehr austreten kann und die keinen Fixpunkt der Gleichung beinhaltet

Die folgenden Aussagen umranden die Stabilitätseigenschaften der periodischen Lösung.

Bemerkung 1.

1 Wenn eine der beiden Regionen in Satz 2 eine einzige periodische Lösung beinhaltet, dann ist die Lösung ein stabiler Grenzzyklus.

2 Wenn Γ_1 und Γ_2 zwei periodische Orbits sind, sodass Γ_2 in der Menge die von Γ_1 begrenzt ist, liegt und dazwischen weder andere periodische Orbits oder kritische Punkte zwischen Γ_1 und Γ_2, dann muss einer der Orbitseiten die dem anderen gegenüberliegen, instabil sein.

Zusammenfassung:

Existenz von periodischen Lösungen
Wenn man eine Menge in der x-y-Phasenebene finden kann, die einen abstoßenden Fixpunkt (z.B. instabiler Knoten oder Spirale) beinhaltet und man zeigen kann, dass die Pfeile alle nach Innen zeigen, kann man folgern, dass die Menge einen geschlossenen periodischen Orbit haben muss.

Folgende Kriterien sind wichtig, um zu zeigen, dass kein Grenzzyklus vorhanden ist. Aus diesem Grund werden sie auch negative Kriterien genannt:

1. <u>Bendixsons Kriterium:</u>
   D ist eine einfach zusammenhängende Region in der Ebene (D hat keine "Löcher") Wenn der Ausdruck:

$$\frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\partial G}{\partial y} \neq 0 \; \forall x, y \in D \tag{1}$$

   ist und das Vorzeichen sich nicht ändert, dann gibt es keinen geschlossenen Orbit in der Region.

2. <u>Dulacs Kriterium:</u>
   Nimmt man an, D ist eine einfache zusammenhängende Region in der Ebene und es existiert eine Funktion B(x,y), so dass:

$$\frac{\partial (BF)}{\partial x} + \frac{\partial (BG)}{\partial y} \neq 0 \; \forall x, y \in D \tag{2}$$

   ist und das Vorzeichen sich nicht ändert, dann gibt es keinen geschlossenen Orbit in der Region.

Dulacs Kriterium ist eine Erweiterung, die bei der Substitution von F durch BF und von G durch GB im Beweis von Bendixsons Kriterium auftritt.
Ein interessantes Beispiel für die Nützlichkeit von Dulacs Kriterium entsteht beim betrachten eines 2-Arten-Konkurrenzkampf-Modells mit der Kapazität κ_i:

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = r_1 x \frac{\kappa_1 - x - \beta_{12} y}{\kappa_1} \tag{3}$$

$$\dot{y} = \frac{dy}{dt} = r_2 y \frac{\kappa_2 - y - \beta_{21} y}{\kappa_2} \tag{4}$$

Um Grenzzyklen zu entfernen, schlägt das Bendixson-Kriterium fehl, aber Dulacs Kriterium gelingt bei der Wahl von $B(x, y) = 1/xy$. Auf Bendixson Kriterium basierend ist das folgende Kriterium einfach zu beweisen.

Folgerung von Bendixsons Kriterium:

Falls die Gleichungen in x und y linear sind gibt es keine geschlossenen Orbits und keine Grenzzyklen.

Um zu verstehen, warum dies richtig ist, betrachten wird das System,

$$\dot{x} = F(x, y) \tag{5}$$
$$\dot{y} = G(x, y) \tag{6}$$

wobei

$$F(x, y) = ax + by \tag{7}$$
$$G(x, y) = cx + dy \tag{8}$$

ist. Daraus folgt:

$$\frac{\partial F}{x} + \frac{\partial G}{y} = a + d \tag{9}$$

Dies ist eine Konstante mit einem festen Vorzeichen. Folglich ist das Kriterium nur trivial erfüllt, wenn $a + d = 0$ ist. Die Gleichungen

$$\frac{\partial x}{\partial t} = by \tag{10}$$
$$\frac{\partial y}{\partial t} = dx \tag{11}$$

Derartige Gleichungen haben neutrale Zyklen (keine Grenzzyklen), vorausgesetzt b und d haben entgegengesetzte Vorzeichen.

Bemerkung 2. *Bendixsons Negativitätskriterium macht keine Aussage, was passiert, wenn der Ausdruck*

$$\frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\partial G}{\partial y} \tag{12}$$

sich ändernde Vorzeichen hat (Es können keine Rückschlüsse auf Grenzzyklen gemacht werden).
Mit anderen Worten:
*Der Satz gibt eine **nötige** aber nicht **hinreichende** Bedingung zum überprüfen.*

2 Oszillationen im populationsbasierenden Modell

Modell
Bei einer Anzahl von normalen Populationen ist bekannt, dass sie längerfristige Schwankungen unterliegen. Dabei mutmaßend über die eigentlich schwankenden Mechanismen, ist es üblich zu verstehe, dass die Beziehung zwischen Jäger und Beute zu Schwankungen im Artenreichtum führen kann.

Lotka-Volterra-Modell
Dieses Modell zeigt kein realistisches Verhalten der Populationen. Ein Teil des Problem rührt von der strukturellen Instabilität des Lotka-Volterra-Modells her: *Kleine Änderungen in der Gleichung führen zu drastischen Änderungen im Ergebnis.*

Beispiel
Wenn wir mit einer großen Population starten, werden die Schwankungen auch sehr groß sein.

Da die Schwankungen in der natürlichen Population regulärer und stabiler als die des einfachen Lotka-Volterra-Modells sind, finden wir die Möglichkeit, dass das eigentlich dynamische Verhalten zum über Grenzzyklen zu beschreiben ist. Unser Hauptziel in diesem Abschnitt ist mit einer allgemeineren Gleichung zu beginnen, behalten einige der Eigenschaften des Räuber-Beute-Modells und machen machen wenige weiter Annahmen zwecks der Absicherung, es existieren stabile grenzzyklische Schwankungen. Mit Poincaré-Bendixson und Hopf sind wir in der Lage, die geometrisch und analytisch die stabilen Schwankungen zu begründen. Als startende Gleichungsreihe sollte man

$$\frac{\partial x}{\partial t} = xf(x,y) \tag{13}$$
$$\frac{\partial y}{\partial t} = yg(x,y) \tag{14}$$

betrachten, wobei x die Beute und y die Räuberdichte darstellt und f und g die Arten abhängige Wachstums- und Todesrate repräsentiert. Außerdem betrachten wir wie zuvor räumlich einheitliche Populationen, die identische Individuen beinhalten. Basierend auf dieser Form können wir feststellen, dass das System welche Nullwachstumslinien hat folgendes erfüllt:

$$\dot{x} = 0 : x = 0 \text{ oder } f(x,y) = 0 \tag{15}$$
$$\dot{y} = 0 : y = 0 \text{ oder } g(x,y) = 0 \tag{16}$$

Folglich sind die x- und y-Achse Nullwachstumslinien, genau wie die an den Orten, die von der Gleichung beschrieben werden. Man nimmt an, dass die Orte entsprechend

$$f(x, y) = 0 \tag{17}$$
$$g(x, y) = 0 \tag{18}$$

einzelne Kurven sind und das diese eine im positiven x-y-Quadranten in $(\bar{x}, \bar{y})$ durch schneiten. Dies ist, wenn existent, ein streng positiver Fixpunkt.
In Abhängigkeit der Annahme - wir erinnern uns an das Lotka-Volterra-Modell - sind

$$f(x, y) = 0 \tag{19}$$
$$g(x, y) = 0 \tag{20}$$

gerade Linien parallel zu x- oder y-Achse. Und der Fixpunkt am Schnitt ist ein neutrales Zentrum für die Parameterwerte. Dies zeigen zwei Funktionen, die verändert werden, falls wir stabile grenzzyklische Lösungen finden.

Merkmale des Modells:

> Es gibt die Möglichkeit eines Flusses, der in unendliche große x-Werte flieht. Hingegen wird bei Benutzung des Poincaré-Bendixson-Theorem gefordert, dass wir eine begrenzte Region haben, die den Fluss einfängt.

Wir können nur vier Annahmen auflisten, die wir - übereinstimmend mit dem biologischen System - aus den wenigen Informationen haben.

Definition 2.1. $\partial f / \partial y < 0$
(Räuber beeinflussen die Beute negativ: Die Wachstumsrate der Beutepopulation ist kleiner, wenn sie von vielen Räubern ausgebeutet werden.)

Definition 2.2. $\partial g / \partial x > 0$
(Die Verfügbarkeit von mehr Beute vergrößert die Wachstumsrate der Räuber.)

Definition 2.3. *Es gibt einen Schwellenwert der Räuber, y_1, der die pro Kopf Wachstumsrate auf Null reduziert. Das ist definiert durch $f(0, y_1) = 0$.*

Definition 2.4. *Es gibt eine Level der Beute* x_1 *die mindestens benötigt wird um die Räuberpopulation aufrecht zu erhalten. Diese Beziehung ist durch* $g(x_1, 0) = 0$ *definiert.*

Definition 2.5. *Es gibt einen Wert von* x*, genannt* $\bar{x_2}$*, so dass* $(\bar{x_2}, 0)$ *ein Fixpunkt ist.*

Mit andere Worten: Beim Mangel von Räubern wird die Beutepopulation schließlich ein konstantes Level erreichen, abhängig von seiner natürlichen Kapazität, hier bezeichnet mit $\bar{x_2}$. Die Beutepopulation wird nicht bis ins Unendliche wachsen.
Ein einfacher Weg, um den Räuber-Fixpunkt geometrisch zu erreichen ist eine Kurve $f(x, y) = 0$ zu ziehen, so dass sie die x-Achse an $\bar{x_2}$ schneidet (oder anders: dass $f(\bar{x_2}, 0) = 0$). Dies impliziert:

Definition 2.6. *Die x-Nullwachstumslinie entsprechend* $f(x, y) = 0$ *hat eine negative Steigung für das Beute-Level falls es hinreichend groß ist. Die Bedingung kann präzise von einer impliziten Differenzierung vorgenommen werden. Überall auf der Kurve*

$$f(x, y) = 0 \tag{21}$$

ist es wahr das

$$\frac{\partial f}{\partial x}\frac{dx}{dx} + \frac{\partial f}{\partial x}\frac{dy}{dx} = 0, \tag{22}$$

das ist

$$\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial f}{\partial y}s = 0, \tag{23}$$

wo $s = \partial y/\partial x$ *der Anstieg der Kurve ist. Einen negativen Anstieg benötigen heißt*

$$s = -\frac{\partial f/\partial x}{\partial x/\partial y} < 0 \text{ (für große } x). \tag{24}$$

Die Annahme eins kann nur wahr sein, wenn

$$\frac{\partial f}{\partial x} < 0 \text{ (für große } x). \tag{25}$$

Das bedeutet, dass bei große Populationsniveaus die Wachstumsrate der Beute abnimmt, wenn die Dichte ansteigt.

Diese sechs Bedingungen führen zu Abb. 2)(b). Das einzige Problem liegt in der sinnvollen Platzierung vom "Schwanzende" der y-Nullwachstumslinie $g(x,y) = 0$. Abb. 2)(c) zeigt einen weg zum Fortfahren. Man sieht, dass Anstieg der Kurve positiv für alle x-Werte ist. Durch impliziter Differenzierung kann bewiesen werden, dass dies zu Bedingung $\partial g/\partial y < 0$ an g führt.
Man sieht, dass die Räuberpopulation eine Dichte abhängige Wachstumsregulation erfährt und nicht explosionsartig ansteigen kann, sogar wenn es Beuteüberfluss gibt.
Bedingungen ein bis sieben zeigt das Phasenebenenverhalten in Abbildung 2)(c). Zusammengefasst haben wir eine Teilmenge aus der x-y-Ebene genommen, gezeigt anhand der gepunkteten Linie in 2)(c). Zwecks dem erhalten eines Grenzzyklus ist es nötig, dass der Fixpunkt $(\bar{x}, \bar{y})$ instabil ist, so das die Bedingungen des Poincaré-Bendixson-Thereom getroffen werden. Um die Bedingungen zu finden, die diese Forderung implizieren, definieren wir die Jacobie-Matrix der Gleichung (10) und (11):

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial(xf)}{\partial x} & \frac{\partial(yg)}{\partial x} \\ \frac{\partial(xf)}{\partial y} & \frac{\partial(yg)}{\partial y} \end{pmatrix}_{(\bar{x},\bar{y})} \equiv \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \tag{26}$$

Dann haben wir, wenn $f(\bar{x}, \bar{y}) = f(\bar{x}, \bar{y}) = 0$ ist

$$\mathrm{a} = xf_x|_{ss}, \tag{27}$$
$$\mathrm{b} = xf_y|_{ss}, \tag{28}$$
$$\mathrm{c} = yg_x|_{ss}, \tag{29}$$
$$\mathrm{d} = yg_y|_{ss}. \tag{30}$$

Außerdem muss $(\bar{x}, \bar{y})$ ein instabiler Knoten oder Mittelpunkt und äquivalent für die Bedingungen für zwei positive Eigenwerte sein (49)

$$a + d > 0, \tag{31}$$
$$ad - bc > 0. \tag{32}$$

Es stellt sich heraus, dass die dazugehörige Instabilität in $(\bar{x}, \bar{y})$ kann nur erhalten werden wenn man annimmt, dass in $(\bar{x}, \bar{y})$ der Anstieg der Nullwachstumslinie $f(x,y) = 0$ positiv ist aber kleiner als der Anstieg der Nullwachstumslinie $g(x,y) = 0$; Das ist:

$$0 < s_f(\bar{x}, \bar{y}) < s_g(\bar{x}, \bar{y}). \tag{33}$$

wo

$$0 < s_f(x, y) = \left.\frac{\partial y}{\partial x}\right|_{(\bar{x},\bar{y})} . \tag{34}$$

Zusammenfassung (Kolmogorovs Theorem):

Für ein Räuber-Beute System gegeben durch die Gleichungen (10) und (11) lässt es die Funktionen f und g folgenden Bedingungen erfüllen:

1. $\partial f/\partial y < 0$;
2. $\partial g/\partial x > 0$;
3. Für mindestens ein $y_1 > 0$ ist $f(0, y_1) = 0$.
4. Für mindestens ein $x_1 > 0$ ist $g(x_1, 0) = 0$.
5. Es existiert ein $\bar{x_2} > 0$, so dass $f(\bar{x_2}, 0) = 0$.
6. $\partial f/\partial x < 0$ für große x (äquivalent, $\bar{x_2} > x_1$), aber $\partial f/\partial x > 0$ für kleine x.
7. $\partial f/\partial y < 0$.
8. Es gibt einen stabilen Fixpunkt $(\bar{x}, \bar{y})$ der instabil ist; das ist

$$(xf_x + yg_y)_{ss} > 0 \text{ und } (f_x g_y + f_y g_g)_{ss} > 0. \tag{35}$$

9. Außerdem liegt $(\bar{x}, \bar{y})$ im Abschnitt der Kurve $f(x, y) = 0$, deren Anstieg positiv ist.

Dann gibt es einen (streng positiven) Grenzzyklus und die Populationen erleben eine anhaltende periodische Schwankung.

Eine Zusammenfassung der biologischen Gründe, die zu einer Räuber-Beute-Schwankung führen

1. Ein Anwachsen in der Räuberpopulation verursacht eine reine Abnahme in der pro Kopf Wachstumsrate der Beute Population.
2. Ein Ansteigen der Beute-Dichte verursacht ein Ansteigen in der pro Kopf Wachstumsrate der Räuberpopulation.
3. Es gibt eine Räuber-Dichte y_1, die ein Wachstum einer kleinen Beutepopulation verhindern wird.
4. Es gibt eine Beute-Dichte x_1, die mindestens benötigt wird um ein Wachstum der Räuberpopulation aufrecht zu erhalten.

5,6 Die Wachstumsrate der Beute ist Dichte abhängig, so gibt es eine Dichte $\bar{x_2}$ in der sich der Trend vom reinen Wachstum zum reinen Rückgang umkehrt. Bei einer kleinen Dichte führt ein Wachstum in der Population zu einem Ansteigen in der Wachstumsrate. Der entgegen gesetzte Fall tritt ein, wenn die Dichte größer als $\bar{x_2}$.

7 Die Räuberpopulation unterliegt einem Dichte abhängigen Wachstum. Bei einem Dichteanstieg verursacht der Wettkampf um Futter oder ähnliche Effekte eine Abnahme in der Wachstumsrate.

8 Die Spezies-Koexistenz ist bei einem gewissen konstanten Level $(\bar{x}, \bar{y})$ instabil, so das kleine Schwankungen zu großen Schwankungen führen können. Das ist der Grund für die Erzeugung von grenzzyklischen Schwankungen.

3 Realistisches Räuber-Beute-Modell

Das Lotka-Volterra-Modell, so unrealistisch wie es ist... zeigt uns wie einfach Räuber-Beute-Interaktion so einem Schwankungsverhalten der Populationen führen kann. Das Lotka-Volterra-Modell, auch wenn es unrealistisch sein mag, zeigt, dass einfache Räuber-Beute-Beziehungen in periodisches Verhalten der Populationen resultieren können. Heuristisch schlussfolgernd ist das nicht unerwartet, seitdem feststeht, dass - sobald die Beutepopulation steigt, auch ein Anstieg der Räuberpopulation zu verzeichnen ist. Mehr Räuber jedoch konsumieren mehr Beute- deren Population wieder zu sinken beginnt. Mit weniger Nahrung sinkt auch die Räuberpopulation und sobald diese gering genug ist, steigt die Beuteanzahl und der Kreislauf beginnt von Neuem. Abhängig von dem genauen System, können solche Schwingungen wachsen oder abfallen oder einen stabile grenzzyklische Schwingung oder sogar chaotisches Verhalten aufweisen, auch wenn in letzterem Falle es zumindest drei interagierende Spezies geben muss, ansonsten muss das Modell Zeitverzögerungen aufweisen.

Ein schematisches Beispiel einer Grenzzykluskurve einer 2-Spezies-Räuber-Beute-Beziehung wird in Abb. 5) gezeigt. Eine der unrealistischen Annahmen im Lotka-Volterra-Modell - (L1) und (L2) - ist, dass der Beutezuwachs unbegrenzt in Abwesenheit des Räubers ist. In der Form, in der man Modell (L1) und (L2) dargestellt hat, bedeuten die eingeklammerten Terme auf der rechten Seite die Dichte, abhängig von den Zuwachsraten pro Kopf. Um der Wirklichkeit näher zu kommen, sollten diese Zuwachsraten von der Räuber- und der Beutedichte abhängig sein, wie in

$$\frac{\partial N}{\partial t} = NF(N,P),\ \frac{\partial P}{\partial t} = PG(N,P), \tag{36}$$

dargestellt, wo die Form von F und G von der Beziehung, den Spezies und andren Faktoren beeinflusst werden. Als ersten vernünftigen Schritt könnten wir von der Beute ein logistisches Wachstum erwarten, d.h. in Abwesenheit jeglicher Räuber; oder die Beute könnte ähnliche Wachstumsdynamik haben, die irgendein maximale Kapazität besitzt. So zum Beispiel könnte eine realistischere Gleichung für die Beutepopulation lauten

$$\frac{\partial N}{\partial t} = NF(N,P),\ F(N,P) = r\left(1-\frac{N}{K}\right) - PR(N), \tag{37}$$

wo R(N) einer der Terme der Räuber-Beute-Beziehung ist, wie unten diskutiert und illustriert in Fig. 6). K ist die konstante Kapazität der Beute, wenn gilt $P \equiv 0$. Die Räuber-Beute-Beziehungsberechnung, die die zweckmäßige Antwort des Räubers auf eine Veränderung der Beutedichte ist, zeigt im Allgemeinen einen Sättigungseffekt. Anstatt einer Reaktion des Räubers auf bNP - wie im Lotka-

Volterra-Modell (L1) - nehmen wir PNRN) wo NRN) sich für große N sättigt. Einige Beispiele sind

$$R(N) = \frac{A}{N+B}, \; R(N) = \frac{AN}{N^2+B^2}, \; R(N) = \frac{A\left[1-e^{aN}\right]}{N}, \tag{38}$$

wo A, B und a positive Konstanten sind: Diese sind in Abb. 6)(b)-(d) dargestellt. Die Beispiele in Abb. 6)(b),(d) sind annähernd linear für in N geringer Dichten. Die Sättigung für große N ist eine Reflexion der begrenzten Räuberfertigkeiten, oder Ausdauer, wenn die Beute im Überfluss vorhanden ist.
Die Räuber-Populationsgleichung, die zweite von (36), sollte demnach realistischer dargestellt sein als nur durch $G = -d + cN$ wie im Lotka-Volterra-Modell (L2). Mögliche Darstellungen sind

$$G(N,P) = k\left(1 - \frac{hP}{N}\right), \; G(N,P) = -d + eR(N) \tag{39}$$

wo k, h, d und e positive Konstanten sind und R(N) dasselbe wie in (38). ist. Das erste von (39) sagt aus, dass die Kapazität des Räubers direkt proportional zur Beutedichte ist.
Die Modelle, die in (36) bis (39) gegeben sind, sind nur Beispiele für die Vielzahl, die beabsichtigt und erforscht wurden. Alle sind realistischer als das Lotka-Volterra-Modell. Andere Beispiele werden diskutiert, wie beispielsweise in den Büchern von Pielou(1969) und Nisbet und Gurney(1982), um nur zwei zu nennen.

4 Analyse eines R-B-Modells mit grenzzyk.-period. Verhalten

Als ein Beispiel dafür wie man solche realistischen 2-Spezies-Modelle analysiert, betrachten wir eines im Detail:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = N\left[r\left(1-\frac{N}{K}\right) - \frac{kP}{N+D}\right],\ \frac{\partial N}{\partial t} = P\left[s\left(1-\frac{hP}{N}\right)\right] \tag{40}$$

in dem r, K, k, D, s und h positive Konstanten sind. Es ist immer extrem nützlich, das System in einer nicht-dimensionalen Form zu schreiben. Obwohl es nicht nur einen Weg gibt dies zu tun, ist es oft eine gute Idee, die Variablen zu einigen hauptrelevanten Parameter zusammenzufassen. Als Beispiel drücken wir N und P als Brüche der räuberfreien Kapazität K aus. Man schreibt

$$u(r) = \frac{N(t)}{K},\ v(r) = \frac{hP(t)}{K}, \tau = rt,\ a = \frac{k}{hr},\ b = \frac{s}{r},\ d = \frac{D}{K} \tag{41}$$

und (40) wird zu

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = u(1-u) - \frac{auv}{u+d} = f(u,v),\ \frac{\partial v}{\partial \tau} = bv\left(1-\frac{v}{u}\right) = gu, v, \tag{42}$$

welche nur drei dimensionslose Parameter a,b und d beinhalte. Nichtdimensionales beschränken der Anzahl der Parameter durch Gruppierung ist eine sinnvolle Methode. Dimensionslose Gruppierung gibt generell ein relatives Maß für den Effekt von dimensionalen Parametern an. Als Beispiel ist b die Rate der linearen Wachstumsrate der Räuber zur Beute an. So hat $b > 1$ und $b < 1$ eine bestimmte ökologische Bedeutung. Mit der letzteren ist das Beutewachstum schneller als das der Räuber. Die Gleichgewichts- oder der Fixpunktpopulationen u^*, v^* sind Lösungen von $du/d\tau = 0, dv/d\tau = 0$:

$$f(u^*, v^*) = 0,\ g(u^*, v^*) = 0 \tag{43}$$

welche, von den letzten Gleichungen, sind

$$u^*(1-u^*) - \frac{au^*v^*}{u^*+d} = 0,\ bv^*\left(1-\frac{v^*}{u^*}\right) = 0. \tag{44}$$

Wir sind hier einzig von der positiven Lösung von

$$v^* = u^*, u^{*2} + (a+d-1)u^* - d = 0, \tag{45}$$

betroffen, von der die einzige positive Lösung folgende ist

$$u^* = \frac{(1-a-d) + (1-a-d)^2 + 4d^{1/2}}{2}, \ v^* = u^*. \tag{46}$$

Wir sind an der Stabilität der Fixpunkte interessiert, die die singulären Punkte in der Phasenebene von (42) sind. Eine lineare Stabilitätsanalyse ist gleichbedeutend zu einer Phasenebenenanalyse. Für die lineare Analyse schreibt man

$$x(\tau) = u(\tau) - u^*, \ y(\tau) = v(\tau) - v^* \tag{47}$$

welche in (42) substituiert wird, linearisiert gering mit $|x|$ und $|x|$ und (44) benutzt, ergibt

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial x}{\partial \tau} \\ \frac{\partial y}{\partial \tau} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix}_{u^*,v^*} = \begin{pmatrix} u^* \left[\frac{au^*}{(u*+d)^2} - 1\right] & \frac{-au^*}{u^*+d} \\ b & -b \end{pmatrix}. \tag{48}$$

A hat Eigenwerte λ gegeben durch

$$|A - \lambda I| = 0 \Rightarrow \lambda^2 - (trA)\lambda + detA = 0. \tag{49}$$

Für Stabilität benötigen wir Re$\lambda < 0$ und die nötigen und hinreichenden Bedingungen für lineare Stabilität sind, von der letzten Gleichung

$$trA < 0 \Rightarrow u^* \left[\frac{au^*}{(u^*+d)^2} - 1\right] < b, \ detA > 0 \Rightarrow 1 + \frac{a}{u^*+d} - \frac{au^*}{(u^*+d)^2} > 0 \tag{50}$$

Substitution für u^* von (46) gibt eine Stabilitäts-Bedingung in den Termen der Parameter a, b und d und demzufolge auch den Termen der originalen Parameter r, K, k, D, s und h sind in (40) Im Allgemeinen gibt es ein Gebiet n dem (a,b,d)-Raum, wenn die Parameter innerhalb liegen, (u^*, v^*) ist stabil, dann ist Re$\lambda <$ 0, und wenn sie außerhalb liegen dann ist der Fixpunkt instabil. Das letztere benötigt immerhin eins aus (50) um verletzt zu sein.
Mit (46) für u^* und bei Benutzung des erstens von (44) und $v^* = u^*$,

$$detA = \left[1 + \frac{a}{u*+d} - \frac{au^*}{(u^*+d)^2}\right] bu^* = \left[1 + \frac{ad}{(u^*+d)^2}\right] bu^* > 0 \tag{51}$$

Für alle $a > 0, d > 0$ und somit ist die zweite Bedingung von (50) immer erfüllt.

Der instabile Definitionsbereich ist - dadurch, dass er nur für die erste Ungleichung von (50) bestimmt ist, nämlich tr$A < 0$, welches mit (46) für u^* und gegen den Gebrauch von (44), zu

$$b > \left[a - \left\{(1-a-d)^2 + 4d\right\}^{1/2}\right] \frac{\left[1 + a + d - \{(1-a-d)^2 + 4d\}^{1/2}\right]}{2a}. \quad (52)$$

wird. Dies ergibt eine dreidimensionale Oberfläche im (a,b,d) Parameterraum. Uns betrifft nur, wenn a, b und d positiv sind. Die zweite eckige Klammer in (52) ist eine monoton steigende Funktion von d und immer positiv. Die erste eckige Klammer ist eine monoton fallende Funktion von d mit einem Maximum bei $d = 0$. Aus (52) folgt demnach

$$b_{d=0} \begin{cases} > 2a - 1 \\ > 1/a \end{cases} \text{wenn} \begin{cases} 0 < a \leq 1 \\ 1 \leq a \end{cases} \quad (53)$$

Und daher gilt für $0 < a < 1/2$ und alle $d > 0$ ist die Stabilitäts-Bedingung (52) erfüllt mit jedem $b > 0$. Das bedeutet, dass $u*, v*$ linear stabil für alle $0 < a < 1/2, b > 0, d > 0$. Falls andererseits $a > 1/2$ existiert gibt es einen Bereich im (a,b,d) Raum mit $b > 0$ und $d > 0$, in dem (52) nicht erfüllt ist und so die erste Gleichung aus (50) verletzt wird und daher einer der Eigenwerte λ in (49) $Re\lambda > 0$ ist. Das wiederum impliziert, dass der Fixpunkt $u*, v*$ bei kleinen Perturbationen (Störung) instabil ist. Die Grenzfläche ist mit (52) gegeben und schneidet die b = 0 - Fläche bei $d = d_m(a)$, gegeben durch die positive Lösung von

$$a0 \left\{(1 - a - d_m)^2 + 4d_m\right\}^{1/2} \Rightarrow d_m(a) = d_{b=0} = (a^2 + 4a)^{1/2} - (1 + a) \quad (54)$$

Daher ist $d_m(a)$ eine monoton steigende Funktion, von oben durch $d = 1$ begrenzt. Ebenso erwähnenswert ist, dass $d < a$ für alle $a > 1/2$ gilt. (Abb. 7)) Der Fakt, dass eine dimensionslose Variable eine Bifurkationswert durchläuft, liefert nützliche, praktische Informationen auf äquivalente Effekte von dimensionalen Parametern. Als Beispiel, aus (41), ist $b = s/r$ der Anteil der Linearen Wachstumsrate der Räuber und Beute. Wenn der Fixpunkt stabil ist und dann auch die Räuberwachstumsrate s abnimmt, gibt es eine größere Wahrscheinlichkeit von periodischem Verhalten weil b abnimmt und, wenn es genug abnimmt, geraten wir in den instabilen Bereich. Andererseits, wenn r abnimmt, dann nimmt b zu und die Möglichkeit, in ein ozzilierendes Verhalten zu wechseln, nimmt ab. Im letzteren Falle ist es nicht so klar, dass beim reduzieren von r also auch a zunimmt und das die Wahrscheinlichkeit einer Ozzilation zunimmt. Der dimensionale Bifurkationsraum ist 6-Dimensional, also schwer graphisch vorstellbar: Die

Nichtdimensionalisierung reduziert es zu einem einfachen 3-dimensionalen Raum mit (41) welcher klare äquivalente Effekt von anderen dimensionalen Parametern ändert. Als Beispiel verdoppeln wir die Kapazität K, dann ist das das gleiche, als wenn wir den Räuber-Richtparameter D halbieren.