Wettbewerbs- und Symbiose-Modelle

Von Jakob Foss

Wettbewerbsmodell

Das einfachste Wettbewerbsmodell für zwei Spezies lässt sich aus dem Lotka-Volterra Modell ableiten und sieht folgendermaßen aus:

$$\frac{dN1}{dt} = r1N1\left[1 - \frac{N1}{K1} - b12\frac{N2}{K1}\right] \qquad (1.1)$$
$$\frac{dN2}{dt} = r2N2\left[1 - \frac{N2}{K2} - b21\frac{N1}{K1}\right] \qquad (1.2)$$

Dabei sind r1, K1, r2, K2, b12 und b21 positive Konstanten. Die r's stellen die lineare Geburtenrate dar und die K's sind die Kapazitäten, die der Lebensraum den einzelnen Spezies bietet. Die b's beziehen sich auf den Konkurrenzdruck zwischen den Spezies und sind im Allgemeinen nicht gleich. So formuliert lässt sich das Modell intuitiv verstehen: Wenn sich die Population einer Spezies oder die Population beider Spezies gemeinsam der völligen Ausschöpfung der Ressourcen nähern, nähern sich die Wachstumsraten Null an.
Zur mathematischen Betrachtung ist es jedoch sinnvoll, das Modell etwas umzuformen:

$$u1 = \frac{N1}{K1}, u2 = \frac{N2}{K2}, r = r1t, \rho = \frac{r2}{r1}, a12 = b12\frac{K2}{K1}, a21 = b21\frac{K1}{K2} \qquad (2)$$

Wendet man diese Umformungen auf (1.1) und (1.2) an, erhält man:

$$\frac{du1}{dr} = u1(1 - u1 - a12u2) = f1(u1, u2) \qquad (3.1)$$
$$\frac{du2}{dr} = \rho u2(1 - u2 - a21u1) = f2(u1, u2) \qquad (3.2)$$

Um die Gleichgewichtszustände betrachten zu können benötigt man die Lösungen der Gleichung f1(u1,u2)=f2(u1,u2)=0, welche leicht zu bestimmen sind als:

$$u1' = 0, u2' = 0;\; u1' = 1, u2' = 0;\; u1' = 0, u2' = 1;$$
$$u1' = \frac{1 - a12}{1 - a12a21}, u2' = \frac{1 - a21}{1 - a12a21} \qquad (4)$$

Die letzte dieser Lösungen ist nur relevant, wenn u1‘ ≥ 0 und u2‘ ≥ 0 endlich sind, also a12a21 ≠ 1 ist. Die vier Möglichkeiten, die sich daraus ergeben, sind in Fig. 1 dargestellt. Die Achsen bilden die Linien u1 = 0 und u2 = 0 und die Null-Linien des Modells sind bestimmt durch:

$$1 - u1 - a12u2 = 0,\;\; 1 - u2 - a21u1 = 0.$$

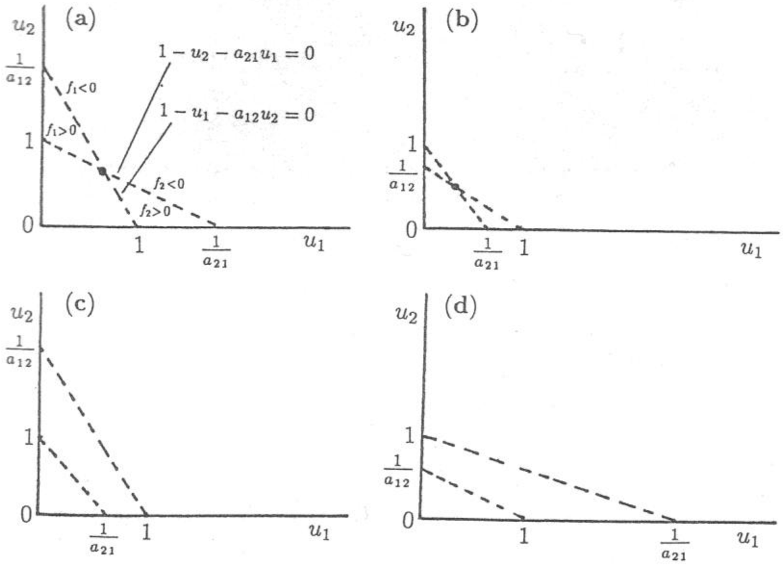

Fig. 1

Die Stabilität der Gleichgewichtszustände wird durch die Ableitungsmatrix (5) bestimmt.

$$A = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial u_1} & \dfrac{\partial f_1}{\partial u_2} \\ \dfrac{\partial f_2}{\partial u_1} & \dfrac{\partial f_2}{\partial u_2} \end{pmatrix}_{u_1^*, u_2^*}$$
$$= \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{pmatrix}_{u_1^*, u_2^*} \qquad (5)$$

Um die Stabilität der Gleichgewichtszustände zu überprüfen betrachtet man die Eigenwerte der Matrix (5), also die Lösungen der Gleichung

$$|A - \lambda I| = 0. \qquad (6)$$

So erhält man für den ersten Gleichgewichtszustand (0,0) die Eigenwerte

$$\lambda 1 = 1, \lambda 2 = \rho. \qquad (7.1)$$

Da beide Eigenwerte positiv sind, ist (0,0) nicht stabil.
Für den zweiten Gleichgewichtszustand (1,0) sind die Eigenwerte

$$\lambda 1 = -1, \lambda 2 = \rho(1 - a21). \qquad (7.2)$$

Damit ein Stetigkeitszustand stabil ist, müssen alle Eigenwerte der Ableitungsmatrix negativ sein. Also ist (1,0) stabil, wenn a21 > 1 und instabil, wenn a21 < 1 ist. (Für a21=1 lässt sich keine konkrete Aussage über die Stabilität tätigen.)
Die Eigenwerte des dritten Gleichgewichtszustandes (0,1) sind

$$\lambda 1 = -\rho, \lambda 2 = (1 - a12), \qquad (7.3)$$

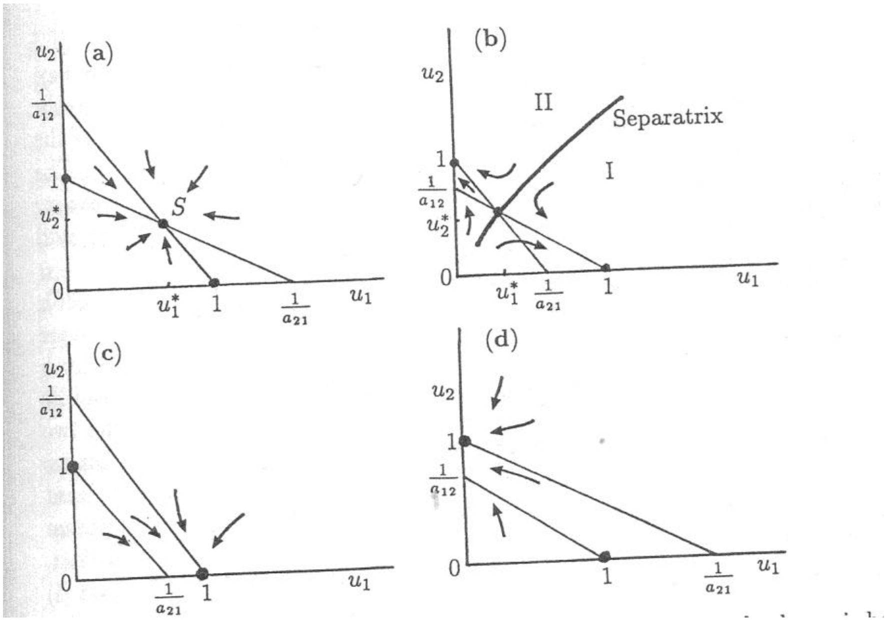

Fig. 2

also ist dieses Gleichgewicht stabil, wenn a12 > 1 und instabil, wenn a21 < 1 ist. Schließlich gelten für den letzten Gleichgewichtszustand, sofern er im ersten Quadranten existiert, die Eigenwerte

$$\lambda 1, \lambda 2 = [2(1 - a12a21)]^{-1} \left[[(a21 - 1) + \rho(a21 - 1)] \pm \{[(a12 - 1) + \rho(a21 - 1)]^2 - 4\rho(1 - a12a21)(a12 - 1)(a21 - 1)\}^{\frac{1}{2}} \right] \tag{7.4}$$

Das Vorzeichen von λ oder Re(λ), sollte der Eigenwert komplex sein, und damit die Stabilität des letzten Gleichgewichtszustandes hängt von den Größen a12, a21 und ρ ab.

Da ρ immer positiv ist, müssen nur a12 und a21 untersucht werden. Dabei spielt für a12 und a21 nur der Vergleich mit 1 eine Rolle; die vier Fälle die hierbei auftreten können sind in Fig. 1 bereits illustriert.
Exemplarisch wird nun Fall (b) untersucht, die anderen Fälle sind ähnlich zu betrachten.

Da in Fall (b) a12 > 1und a21 > 1, sind die Gleichgewichtspunkte (1,0) und (0,1) stabil. Dadurch ist auch 1 - a12a21 < 0, also liegt der vierte Gleichgewichtszustand im ersten Quadranten, da u1′ und u2′ positiv sind.

Die Betrachtung der Eigenwerte zeigt, dass λ2 < 0 <λ1, also ist der vierte Gleichgewichtszustand im Fall (b) instabil für kleine Störungen, genauer ein Sattelpunkt. Was für Folgen sich aus dieser Betrachtung und analoger Untersuchung der anderen Fälle ergeben, ist in Fig. 2 illustriert.
Im Fall (b) ist besonders bemerkenswert, dass es eine Separatrix gibt. Sie verläuft durch den vierten Gleichgewichtspunkt; links davon strebt die Population nach (0,1), rechts davon nach (1,0).

Betrachten wir nun, was die Untersuchung der Gleichgewichtspunkte ergibt:

In Fall (a) a12 < 1 und a21 < 1 gibt es einen stabilen Gleichgewichtspunkt, bei dem beide Spezies existieren können. Nimmt man die Umformung (2) zurück, erhält man b12K2/K1 < 0 und b21K1/K2 < 0. Sind nun zum Beispiel K2 und K1 ungefähr gleich (nehmen also beide Spezies die gleichen Ressourcen in Anspruch) und ist der Konkurrenzdruck ausgedrückt durch die b's nicht zu groß, können beide Spezies stabil nebeneinander existieren. Es findet also ein aggressiver Wettbewerb statt. Sind jedoch die K's nicht ungefähr gleich, lässt sich nicht so leicht sagen, was mit dem System passiert.

In Fall (b) sind bei annähernd gleichen K's die b's nicht klein. Zwar können alle drei nicht trivialen Gleichgewichtszustände existieren, aber wie wir gesehen haben sind nur (1,0) und (0,1) stabil. Die Voraussage, welche der beiden Spezies überlebt kann sehr schwer sein und hängt zu einem großen Teil von den Startvoraussetzungen der beiden Spezies ab. Das einzig Sichere ist, das Aussterben einer der beiden Spezies. Selbst wenn die Startbedingungen nah an oder auf der Separatrix liegen, wird durch zufällige Fluktuationen eine der Spezies die Oberhand gewinnen.

In den Fällen (c) und (d) ist der Konkurrenzdruck einer Spezies dermaßen stärker als der der anderen, dass das endgültige Ergebnis des Wettbewerbs mit ziemlicher Sicherheit fest steht.

Interessant ist, dass ρ, obwohl der vierte Gleichgewichtszustand von ihm abhängt, keinerlei Einfluss auf die Stabilität des Systems hat. Es verändert lediglich die Dynamik des Wettbewerbs.

Symbiose-Modell

Im Gegensatz zum Wettbewerbsmodell oder zum Räuber-Beute-Modell können Spezies sich auch gegenseitig begünstigen. Einfach dargestellt könnte ein Symbiose-Modell so aussehen:

$$\frac{dN1}{dt} = r1N1 + a1N1N2, \frac{dN2}{dt} = r2N2 + a2N2N1,$$

wobei r1, r2, a1, a2 positive Konstanten sind. Da jedoch dN1/dt > 0 und dN2/dt > 0, würde die Population einfach unbeschränkt weiter wachsen. Ein realistischeres Modell sollte zumindest die Tragkapazität der Ressourcen, die die Spezies zum Leben benötigen, berücksichtigen.

$$\frac{dN1}{dt} = r1N1\left(1 - \frac{N1}{K1} + b12\frac{N2}{K1}\right) \qquad (8.1)$$
$$\frac{dN2}{dt} = r2N2\left(1 - \frac{N2}{K2} + b21\frac{N1}{K2}\right) \qquad (8.2)$$

Formt man dieses Modell wie in (2) um, erhält man

$$\frac{du1}{dr} = u1(1 - u1 + a12u2) = f1(u1, u2) \qquad (9.1)$$
$$\frac{du2}{dr} = \rho u2(1 - u2 + a21u1) = f2(u1, u2) \qquad (9.2)$$

Die Gleichgewichtszustände sind nun genauso einfach zu bestimmen wie bereits beim Wettbewerbsmodell:

$$(0{,}0), \quad (1{,}0), \quad (0{,}1), \quad \left(\frac{1 + a12}{1 - a12a21}, \frac{1 + a21}{1 - a12a21}\right) \qquad (10)$$

Analoge Betrachtung wie im vorangegangenen Fall zeigt, dass die Gleichgewichtspunkte (0,0), (1,0), (0,1) alle instabil sind, wobei (1,0) und (0,1) Sattelpunkte sind.

Ist nun 1-a12a21 < 0, gibt es nur diese drei Gleichgewichtszustände, die Population wächst also grenzenlos an, wie in Fig. 3 (a) zu sehen. Gilt jedoch stattdessen 1-a12a21 > 0, liegt der vierte Gleichgewichtspunkt von (10) im ersten Quadranten. Untersucht man diesen weiter wie bereits beim Wettbewerbsmodell geschehen, ergibt sich, dass dieses Gelichgewicht stabil ist. Dieser Fall ist in Fig. 3 (b) zu sehen.

Auffällig bei beiden Fällen ist, dass die jeweiligen Spezies über die 1 hinaus wachsen, die Population pro Spezies also größer ist, als sie sein könnte, wenn die Spezies getrennt vorkämen. Sogar der stabile Gleichgewichtszustand (sofern existent) liegt über dem Maximum der Population in Isolation.

Aus diesem Modell kann man gewisse Rückschlüsse ziehen. Schön zu sehen ist zum Beispiel der Unterschied zwischen grenzenlosem Wachstum und einem stabilen Gleichgewicht: für ein Gleichgewicht muss a12a21 < 1 sein, nimmt man die

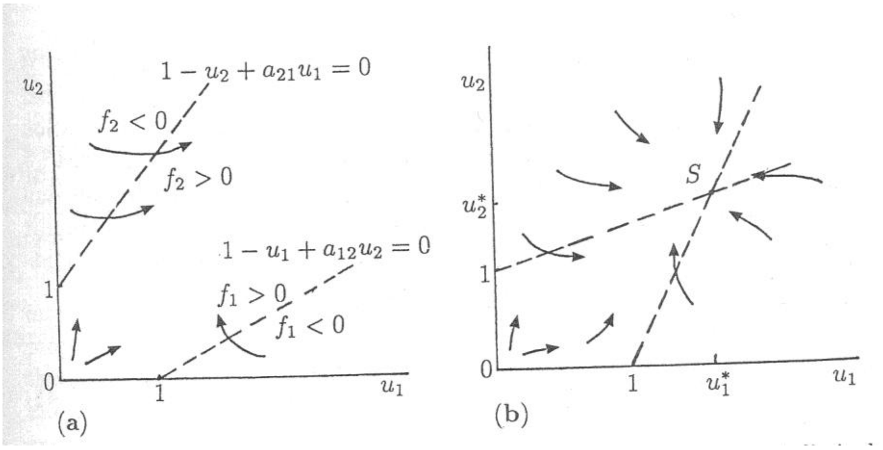

Fig. 3

Umformung von (2) zurück, ist also b12b21 < 1 Bedingung für die Endlichkeit des Wachstums. Weist also eine der Spezies eine zu starke Symbiose auf, ist diese Bedingung verletzt, das Wachstum wird grenzenlos.