Berechnung der Periodendauer im Lotka-Volterra'schen Räuber-Beute-Modell

Karl Stroetmann

2. Januar 2006

Nach Lotka und Volterra läßt sich ein Räuber-Beute-System durch das folgende Differential-Gleichungs-System modellieren:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha * x - \beta * x * y \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma * y + \delta * x * y \end{aligned} \tag{1}$$

Hierbei beschreibt $x(t)$ die Anzahl der Beutetiere (Kaninchen), während $y(t)$ die Anzahl der Räuber (Füchse) bezeichnet. Bekanntlich hat das obige DGL-System eine periodische Lösung. Unser Ziel ist es, die Länge der Periode dieser Lösung zu ermitteln. Zunächst berechnen wir die Lösung des obigen Systems. Dazu schreiben wir es wie folgt um:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta * y) * x \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta * x) * y \end{aligned}$$

Bei dieser Schreibweise haben die DGL fast die Form der linearen Differential-Gleichungen

$$\frac{dz}{dt} = \varepsilon * z,$$

welche die Lösung $z(t) = c * e^{\varepsilon * z}$ hat. Wir machen daher den Ansatz

$$x(t) = e^{u(t)} \quad \text{und} \quad y(t) = e^{v(t)}.$$

Daraus folgt sofort

$$\frac{dx}{dt} = \frac{du}{dt} * e^{u(t)} = \frac{du}{dt} * x \quad \text{und} \quad \frac{dy}{dt} = \frac{dv}{dt} * e^{v(t)} = \frac{dv}{dt} * y.$$

Setzen wir dies in die obige DGL ein, so erhalten wir:

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} * x &= (\alpha - \beta * e^{v(t)}) * x \\ \frac{dv}{dt} * y &= (-\gamma + \delta * e^{u(t)}) * y \end{aligned}$$

Kürzen wir bei der ersten dieser Gleichungen das x und bei der zweiten das y, so bleibt

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \alpha - \beta * e^{v(t)} \\ \frac{dv}{dt} &= -\gamma + \delta * e^{u(t)} \end{aligned}$$

Wir bilden den Differential-Quotienten $\frac{du}{dv}$:

$$\frac{dv}{du} = \frac{\frac{dv}{dt}}{\frac{du}{dt}} = \frac{-\gamma + \delta * e^u}{\alpha - \beta * e^v}.$$

Dies formen wir um zu

$$(\alpha - \beta * e^v) * dv = (-\gamma + \delta * e^u) * du.$$

Damit haben wir eine DGL mit getrennten Veränderlichen. Wir integrieren also beide Seiten dieser Gleichung und erhalten

$$\alpha * v - \beta * e^v + c_1 = -\gamma * u + \delta * e^u + c_2.$$

Dabei sind c_1 und c_2 Integrations-Konstanten. Wir definieren $c := c_1 - c_2$ und finden dann

$$c = \delta * e^u + \beta * e^v - \gamma * u - \alpha * v.$$

Damit haben wir eine Invariante der DGL gefunden. Wir versuchen nun, diese Gleichung nach v aufzulösen. Dazu stellen wir diese Gleichung um:

$$\alpha * v - \beta * e^v = \delta * e^u - \gamma * u - c$$

Multiplikation mit $\dfrac{1}{\alpha}$ liefert:

$$v - \frac{\beta}{\alpha} * e^v = \frac{\delta * e^u - \gamma * u - c}{\alpha}$$

Nun wenden wir auf beiden Seiten dieser Gleichung die Exponential-Funktion an und berücksichtigen gleichzeitig, dass $e^v = y$ gilt:

$$y * \exp\left(-\frac{\beta}{\alpha} * y\right) = \exp\left(\frac{\delta * e^u - \gamma * u - c}{\alpha}\right).$$

Wir multiplizieren beide Seiten dieser Gleichung mit $\left(-\frac{\beta}{\alpha}\right)$ und erhalten

$$-\frac{\beta}{\alpha} * y * \exp\left(-\frac{\beta}{\alpha} * y\right) = -\frac{\beta}{\alpha} * \exp\left(\frac{\delta * e^u - \gamma * u - c}{\alpha}\right). \tag{2}$$

An dieser Stelle erinnern wir uns an die Lambertsche W-Funktion, die die Umkehrfunktion der Funktion $a \mapsto a * e^a$ ist, es gilt also $a = W(a * e^a)$. Für negative Werte von b hat die Gleichung $b = a * e^a$ entweder keine, eine oder zwei Lösungen. In dem uns interessierenden Fall gibt es zwei Lösungen. Die beiden Lösungen werden mit den Funktionen W_0 und W_{-1} bezeichnet. Für negative Werte von y gilt dabei $W_{-1}(y) \leq W_0(y)$. Wenden wir eine dieser Funktionen auf beide Seiten der Gleichung (2) an, so finden wir

$$-\frac{\beta}{\alpha} * y = W_i\left(-\frac{\beta}{\alpha} * \exp\left(\frac{\delta * e^u - \gamma * u - c}{\alpha}\right)\right) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}$$

Nach Multiplikation dieser Gleichung mit $\left(-\frac{\alpha}{\beta}\right)$ finden wir

$$y = -\frac{\alpha}{\beta} * W_i\left(-\frac{\beta}{\alpha} * \exp\left(\frac{\delta * e^u - \gamma * u - c}{\alpha}\right)\right) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}.$$

In dieser Gleichung ersetzen wir e^u noch durch x und haben dann die beiden geschlossenen Lösungen:

$$y_i(x) = -\frac{\alpha}{\beta} * W_i\left(-\frac{\beta}{\alpha} * \exp\left(\frac{\delta * x - \gamma * \ln(x) - c}{\alpha}\right)\right) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}.$$

Zur Vereinfachung setzen wir $\alpha := \beta := \gamma := \delta := 1$. Dann haben wir

$$y_i(x) = -W_i\big(-\exp(x - \ln(x) - c)\big) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}.$$

Berücksichtigen wir $-\ln(x) = \ln\left(\frac{1}{x}\right)$, so können wir dies wie folgt vereinfachen:

$$y_i(x) = -W_i\left(-\frac{\exp(x - c)}{x}\right) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}. \tag{3}$$

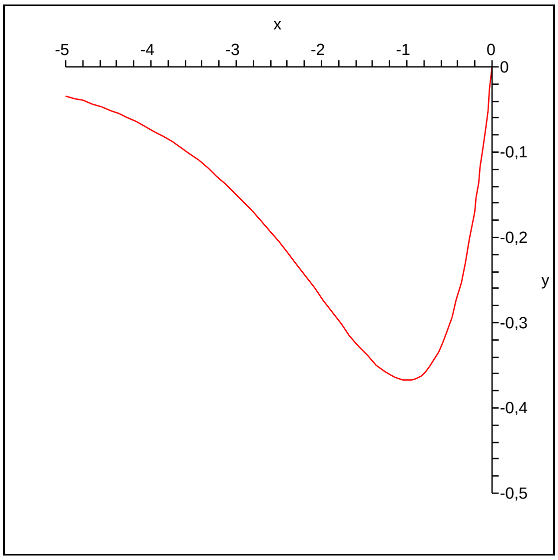

Abbildung 1: Die Funktion $a \mapsto a * e^a$.

Um die in Gleichung (3) ermittelten Lösungen zeichnen zu können, müssen wir wissen, für welche Werte von x die Lösungen überhaupt definiert sind. Dazu betrachten wir die Funktion $a \mapsto a * e^a$ für negative Werte. Abbildung 1 auf Seiten 3 zeigt diese Funktion. Um zu sehen, welche Werte diese Funktion überhaupt annimmt, berechnen wir das Minimum dieser Funktion. Dazu setzen wir die Ableitung der Funktion $a * e^a$ gleich 0:

$$0 = 1 * e^a + a * e^a = (1 + a) * e^a.$$

Also tritt das Minimum an der Stelle $a = -1$ auf. Dort nimmt die Funktion den Wert $-1 * e^{-1} = -\frac{1}{e}$ an. Folglich ist die Lambertsche W-Funktion nur für Werte definiert, die größer als $-\frac{1}{e} \approx -0.3678794412$ sind. Wir untersuchen daher, wann das Argument der Lambertschen W-Funktion in Gleichung (3) den Wert $-\frac{1}{e} = \exp(-1)$ annimmt. Das führt auf die Gleichung

$$-\exp(-1) = -\exp\bigl(x - \ln(x) - c\bigr).$$

Daraus folgt sofort

$$-1 = x - \ln(x) - c.$$

Wir bringen c auf die linke Seite und multiplizieren mit -1:

$$1 - c = \ln(x) - x.$$

Nun wenden wir auf beide Seiten die Exponential-Funktion an:

$$\exp(1 - c) = x * \exp(-x).$$

Wir multiplizieren ein weiters Mal mit -1 und erhalten

$$-\exp(1 - c) = -x * \exp(-x).$$

Jetzt können wir auf beide Seiten die Lambertsche W-Funktion anwenden und erhalten auf diese Weise den maximalen und den mininmalen Wert, der für x möglich ist:

$$x_{\text{min}} = -W_0\bigl(-\exp(1 - c)\bigr) \quad \text{und} \quad x_{\text{max}} = -W_{-1}\bigl(-\exp(1 - c)\bigr). \tag{4}$$

Als nächstes überlegen wir uns, welche Werte für c möglich sind. Wir hatten oben gesehen, dass das Argument der W-Funktion größer als $-e^{-1}$ sein muß. Also muß gelten

$$-\exp(1 - c) \geq -\exp(-1).$$

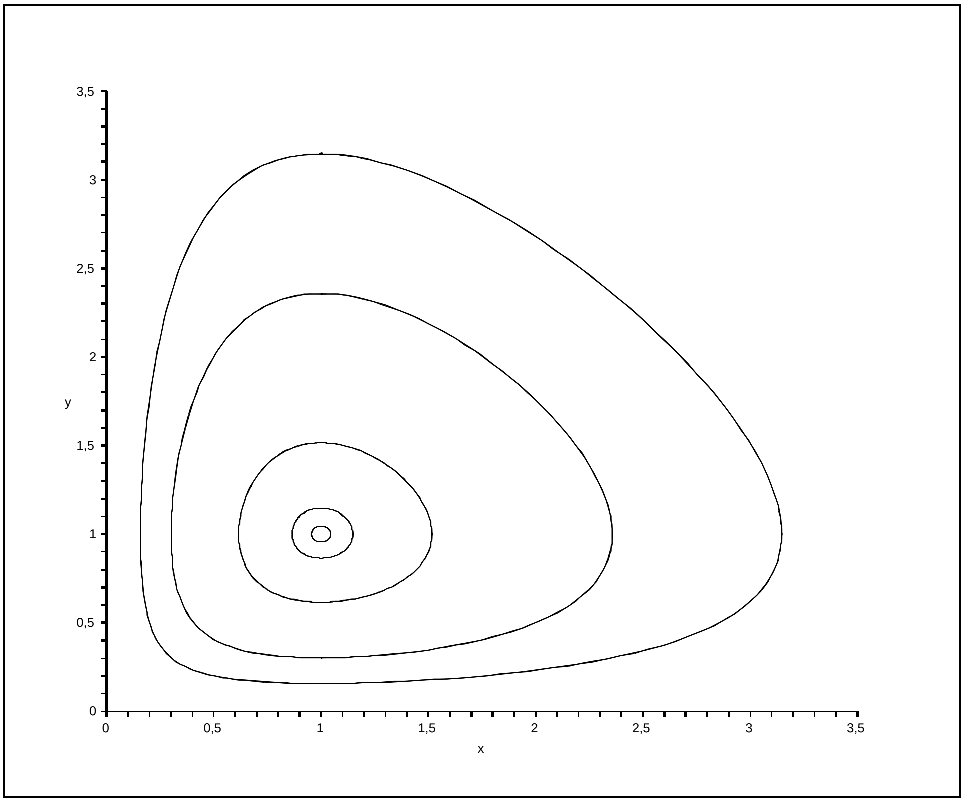

Abbildung 2: Phasen-Diagramm der DGL für die Werte $c = 2.001$, 2.01, 2.1, 2.5 und 3.0.

Durch Multiplikation mit -1 und anschließender Logarithmierung folgt daraus $1 - c \leq -1$, und damit haben wir die Bedingung $c \geq 2$ gefunden. Damit können wir jetzt das Phasen-Diagramm der DGL 1 plotten. In Abbildung 2 auf Seite 4 haben wir das Phasen-Diagramm für die Werte $c = 2.001, 2.01, 2.1, 2.5$ und 3.0 gezeichnet. Dabei entspricht die innerste Kurve dem Wert $c = 2.001$ und die äußerste Kurve entspricht dem Wert $c = 3.0$.

Zum Abschluß wollen wir die Zeit berechen, die für einen Umlauf der DGL im Phasen-Diagramm benötigt wird. Ein erster Versuch startet damit, dass wir die erste der beiden Gleichungen in Gleichung (1) nach der Zeit auflösen und für y den in Gleichung (3) gefundenen Wert einsetzen, wobei wir zur Vereinfachung wieder $\alpha := \beta := \gamma := \delta := 1$ setzen. Das liefert

$$dt = \frac{dx}{\left(1 + W_i\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x} \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}. \tag{5}$$

Damit erhalten wir für die Periode T die folgende Summe

$$T = \int\limits_{x_{\min}}^{x_{\max}} \frac{dx}{\left(1 + W_0\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x} + \int\limits_{x_{\max}}^{x_{\min}} \frac{dx}{\left(1 + W_{-1}\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x} \tag{6}$$

Dieser Ansatz hat allerdings ein Problem: Setzen wir in den Ausdruck

$$\left(1 + W_0\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x$$

für x den Wert $x_{\min}$ oder $x_{\max}$ ein, so erhalten wir als Ergebnis 0, denn dieser Ausdruck gibt gerade die Ableitung von x nach der Zeit an und diese Ableitung verschwindet natürlich für die beiden Extremwerte $x_{\min}$ und $x_{\max}$. Damit handelt es sich in Gleichung (6) um zwei uneigentliche Intergrale. Diese Intergrale existieren zwar, ihre numerische Berechnung ist aber sehr aufwendig. Wir lösen das Problem, in dem wir die Zeit unter Benutzung beider Gleichungen aus (1) berechnen. Dazu definieren wir

$$\begin{aligned} a_1 &:= 1 - \frac{1}{2}(1 - x_{\min}) \\ a_2 &:= 1 + \frac{1}{2}(x_{\max} - 1) \\ b_1 &:= y_0(a_1) \\ b_2 &:= y_0(a_2) \\ d_1 &:= y_{-1}(a_1) \\ d_2 &:= y_{-1}(a_2) \end{aligned} \tag{7}$$

In dem Intervall $[a_1, a_2]$ können wir dt nach Gleichung (5) berechnen, denn in diesem Intervall ist der Nenner dieser Gleichung sicher von 0 verschieden. Für die anderen Fälle benutzen wir die Gleichung

$$dt = \frac{dy}{(-1+x) * y} \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}. \tag{8}$$

Um diese Gleichung integrieren zu können, müssen wir x als Funktion von y auffassen. Eine zur Ableitung von Gleichung 3 analoge Rechnung liefert

$$x(y) = -W_i\left(-\frac{\exp(y-c)}{y}\right) \quad \text{mit } i \in \{-1, 0\}. \tag{9}$$

Dann können wir die Dauer der Periode berechnen, indem wir das gesamte Phasen-Diagramm in vier Teile aufspalten und jeweils mittels der Gleichung (5) bzw. Gleichung (8) integrieren:

$$\begin{aligned} T &= \int_{a_1}^{a_2} \frac{dx}{\left(1 + W_0\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x} \\ &+ \int_{b_2}^{d_2} \frac{dy}{-\left(1 + W_{-1}\left(-\frac{\exp(y-c)}{y}\right)\right) * y} \\ &+ \int_{a_2}^{a_1} \frac{dx}{\left(1 + W_{-1}\left(-\frac{\exp(x-c)}{x}\right)\right) * x} \\ &+ \int_{d_1}^{b_1} \frac{dy}{-\left(1 + W_0\left(-\frac{\exp(y-c)}{y}\right)\right) * y} \end{aligned} \tag{10}$$

Diese Integrale lassen sich mühelos numerisch ermitteln. Setzen wir beispielsweise $c = 3$, so ergibt sich für die Dauer T der Periode der Wert

$$T = 7.368852434.$$