

Zeitschrift: Elemente der Mathematik
Herausgeber: Schweizerische Mathematische Gesellschaft
Band: 51 (1996)

Artikel: Ein dauerhaftes Zusammenleben zweier Populationen
Autor: Steiner, Antonio / Gander, Martin J.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-46957>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 16.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ein dauerhaftes Zusammenleben zweier Populationen

Antonio Steiner und Martin J. Gander

Antonio Steiner wurde 1927 in Zürich geboren. Er studierte Mathematik an der Universität Zürich, wo er 1951 bei Rolf Nevanlinna doktorierte. Von 1961 bis 1991 war er als Mathematiklehrer an der Kantonsschule Solothurn tätig. Neben seiner Tätigkeit am Gymnasium habilitierte er sich 1968 an der Universität Zürich; 1977 wurde er dort zum Titularprofessor ernannt. Nach seinem Rücktritt als Lehrer gründete Antonio Steiner zusammen mit ehemaligen Studenten die mathematische Zeitschrift "Il Volterriano".

Martin Gander wurde 1967 geboren. Sein Studium in Informatik an der ETH Zürich schloss er 1992 mit dem Diplom ab. Kürzere Tätigkeiten in verschiedenen Stellungen in der Industrie und an Hochschulinstituten folgten. Seit 1989 hat er eine Teilzeitstelle als Lehrer an der Kantonsschule Solothurn. Er kehrte 1993 an die Hochschule zurück, um seine wissenschaftliche Forschungsarbeit intensiv fortzusetzen; gegenwärtig arbeitet er an der Stanford University in Kalifornien an seiner Dissertation.

Reale Situationen, sei es in der Physik, in der Biologie oder in der Ökonomie, werden oft durch eine endliche Anzahl von Zustandsgrößen beschrieben, welche sich im konkreten Fall auf ganz bestimmte Art gegenseitig beeinflussen. Die Tatsache, dass sich im allgemeinen die Beziehungen zwischen den Zustandsgrößen mathematisch mit Hilfe eines Differentialgleichungssystems erfassen lassen, ist wohl einer der wesentlichsten Gründe für die zentrale Rolle der Mathematik in der Naturbeschreibung. Dieses Differentialgleichungssystem bildet dann ein *mathematisches Modell* der realen Situation, das man an der Wirklichkeit testen und das man gemäss den Testresultaten schrittweise verbessern kann. Die Methode ist in einem sehr hohen Masse anpassungsfähig, denn es lässt sich damit fast jedes beliebige Verhalten der Zustandsgrößen beschreiben. Sie ist ferner im Prinzip auch dann anwendbar, wenn die Theorie des Gebietes noch nicht weit fortgeschritten und über die Natur der gegenseitigen Beeinflussung der Zustandsgrößen nur wenig bekannt ist. Für den Test des Modells an der realen Situation benötigt man natürlich genaue Aussagen über das Verhalten der Lösungen. Gerade in diesem Punkt lag bis vor kurzem eine der Schwierigkeiten, denn die Aufgabe, auf theoretischem Weg Informationen über die Lösungen zu gewinnen, ist im allgemeinen sehr kompliziert. Seit einigen Jahren hat sich die Situation wesentlich verändert: Mit Hilfe von schnellen Computern ist es heute möglich, auch grosse Differentialgleichungssysteme mit vernünftigem Zeitaufwand numerisch zu behandeln und die Lösungen graphisch darzustellen. Auch wenn das Verhalten damit natürlich nicht

vollständig aufgeklärt werden kann, so lässt es sich doch bildmässig studieren. In vielen Fällen hat dieses Vorgehen zu einem durchaus befriedigenden Modell geführt, und zwar auch in Gebieten, in denen die theoretischen Grundlagen noch nicht vollständig beherrscht werden. – Im vorliegenden Beitrag gelangen Antonio Steiner und Martin J. Gander zu einem Differentialgleichungssystem, welches das Zusammenleben zweier Populationen modelliert. Das Beispiel, allein für sich genommen schon reizvoll und interessant, lässt darüber hinaus auch erahnen, ein wie starkes mathematisches Hilfsmittel die Differentialgleichungssysteme im Verein mit schnellen Computern heute geworden sind. *ust*

1 Einleitung

Die mathematische Modellierung stellt ein kräftiges Instrument dar, mit dem der menschliche Geist die verschiedensten Disziplinen erfolgreich angegangen hat. Ein frühes Beispiel von Tragweite ist Euklids Methode, die elementare Geometrie zu erfassen. Sie führte über Hilberts “Grundlagen der Geometrie” [1] zu moderneren Darstellungen, etwa zu [2]. Des Weiteren sei an die Himmelsmechanik erinnert, aus der die grossartigen Konstrukte der Lagrange- und Hamiltonmechanik erwachsen. Ein wichtiger Vertreter der in den 20er Jahren aufkommenden mathematischen Populationsdynamik ist V. Volterra, man denke nur an sein Ausschliessungsprinzip [3] und die Räuber-Beute Gleichungen, die von ihm erstmals 1927 aufgestellt wurden [4]. Alle genannten Modelle stellen Artefakte dar, sie sind wohl der uns umgebenden Welt abgelauscht, sind aber nicht “Realität” – diese ist zugleich reicher als auch verschwommener – sondern gleichsam Neuschöpfungen, präzise, durchschaubar und dadurch “fast schöner” als die reale Welt. Als man Lagrange vorwarf, die Planeten folgten nicht ganz genau den errechneten Bahnen, gab er lakonisch zur Antwort:

“tant pis pour les planètes”.

Dass vielmehr oft eine ganz erstaunliche Übereinstimmung zwischen den Prädiktionen eines mathematischen Modells und der Beobachtung stattfindet, ist das wahrhaft Erstaunliche. Als beeindruckendes Beispiel hierfür diene die Beschreibung des Anwachsens der Bevölkerung der USA [5] mittels der einfachen logistischen Differentialgleichung

$$\dot{x} = x(a - bx).$$

Qualitativ ändert sich am Resultat nichts, wenn man den “Bremsterm” durch $-b \ln x$ ersetzt

$$\dot{x} = x(a - b \ln x),$$

indessen ist jetzt die Differentialgleichung durch die Substitution

$$\xi := \ln x$$

auf eine lineare Differentialgleichung zurückgeführt, was für ihre explizite Lösbarkeit dann von Belang sein wird, wenn man die Wachstumsrate nicht mehr als konstant

annimmt, sondern periodischen Schwankungen unterwirft [6]. Die Lösung weist dann grenzzyklisches Verhalten auf.

Als natürliche Verallgemeinerung der logistischen Differentialgleichung auf den Fall zweier Populationen x_1, x_2 bietet sich folgendes System an:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - (b_{11}x_1 + b_{12}x_2)] \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - (b_{21}x_1 + b_{22}x_2)] \end{aligned} \quad (b_{ik} > 0).$$

Für

$$\Delta := b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} = 0$$

ist dieses System auf die Volterraschen Konkurrenzgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - \gamma_1(h_1x_1 + h_2x_2)] \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - \gamma_2(h_1x_1 + h_2x_2)] \end{aligned}$$

[4] zurückführbar; man setze einfach bei beliebig gewähltem $\gamma_1 > 0$

$$h_1 = \frac{b_{11}}{\gamma_1}, \quad h_2 = \frac{b_{12}}{\gamma_1}, \quad \gamma_2 = \gamma_1 \frac{b_{21}}{b_{11}}.$$

Wie jüngst dargelegt [7], enthält dieses Modell die Eigensche Theorie Darwinscher Selektion zwischen zwei Populationen als Spezialfall: Die "selektiven Werte" der beiden Populationen betragen

$$\frac{a_1}{\gamma_1}, \quad \frac{a_2}{\gamma_2}.$$

Diejenige Population mit dem grösseren selektiven Wert verdrängt mit der Zeit die andere vollständig, wie in Abbildung 1 für $\frac{a_2}{\gamma_2} > \frac{a_1}{\gamma_1}$ dargestellt. Auf Dauer werden zwei

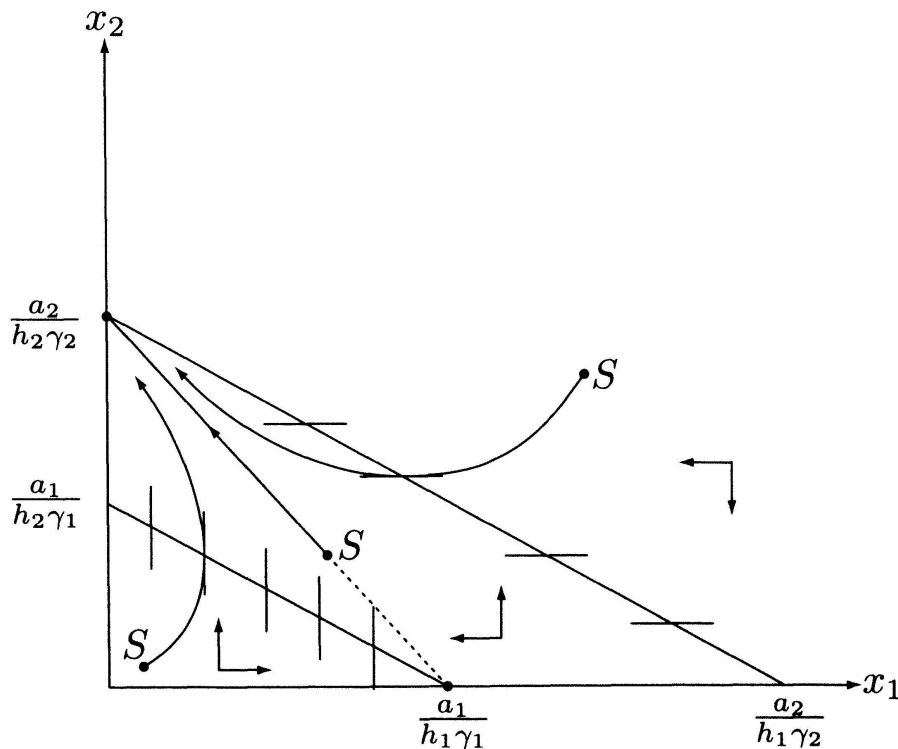


Fig. 1 Die Population mit dem grösseren "selektiven Wert" verdrängt die andere mit der Zeit vollständig

Populationen nach unserem Modell, das auf jegliche mechanistische Deutung verzichtet, dann und nur dann nebeneinander bestehen können, wenn die Bedingung

$$\Delta > 0 \iff \frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}, \quad \frac{a_2}{b_{22}} < \frac{a_1}{b_{12}}$$

erfüllt ist. Das System strebt bei beliebigen Startwerten denselben Gleichgewichtspunkt G an, wie in Abbildung 2 dargestellt. Dies ist in bester Übereinstimmung mit einem

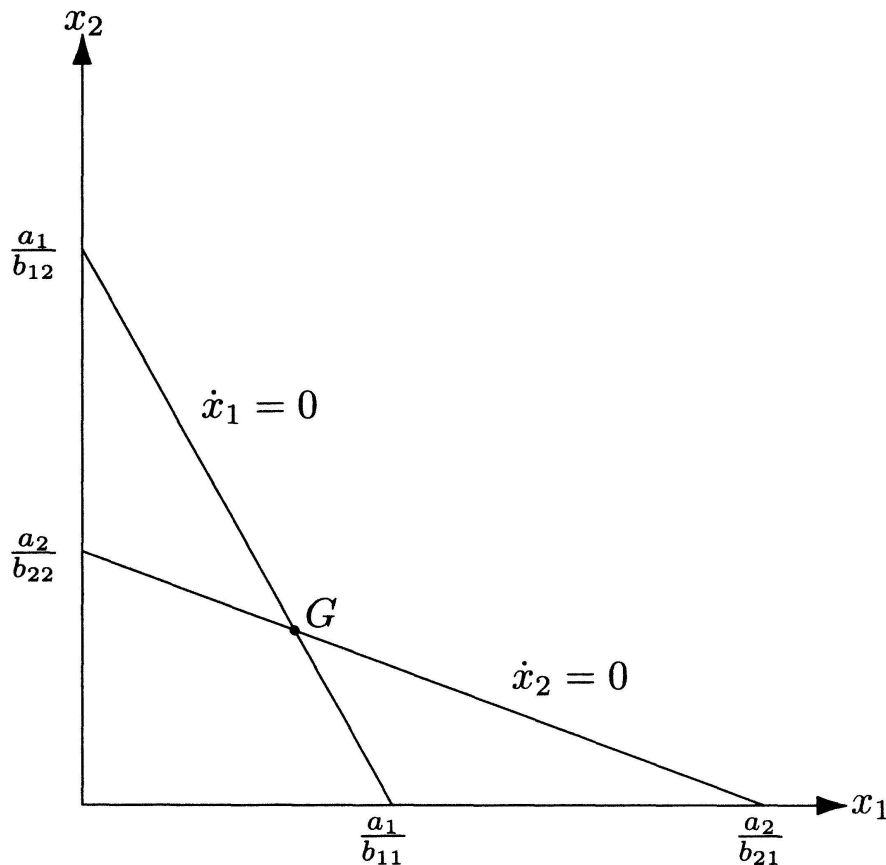


Fig. 2 Das System strebt bei beliebigen Startwerten denselben Gleichgewichtspunkt G an

geometrischen Kriterium [8], wonach der Gleichgewichtspunkt G dann und nur dann stabil sein wird, wenn die Gerade $\dot{x}_1 = 0$ "steiler" verläuft als $\dot{x}_2 = 0$, d.h. wenn

$$\frac{a_1}{b_{12}} : \frac{a_1}{b_{11}} > \frac{a_2}{b_{22}} : \frac{a_2}{b_{21}} \iff \Delta > 0.$$

An dem angegebenen Kriterium für ein dauerhaftes Zusammenleben ändert sich nichts, wenn man logarithmische Kopplungsterme statt der klassischen einführt, was geschehen ist, um eine explizite Auflösung des dynamischen Systems auch dann noch zu ermöglichen, wenn man statt konstanter Wachstumsraten periodisch schwankendes Wachstum ins Auge fasst. Es ergeben sich interessante Formen des Zusammenlebens, gekennzeichnet durch das Auftreten von Trajektorien unendlicher Länge. Die Attraktoren des beschriebenen Modells sind zwar quasiperiodisch, indessen *nicht chaotisch*, denn die Trajektorien laufen nicht auseinander bei geringfügigen Änderungen der Startwerte, wie etwa beim

Lorenzattraktor. Das System ist darauf nicht empfindlich. Wohl aber ist es sehr sensitiv auf Änderung der Anregungsfrequenz, welche die Form des Attraktors bei geringfügiger Störung völlig verändert. Dieses *neue Phänomen* wurde erstmals in [13] ausführlich dargelegt, nachdem in [9], [10], [11] und [12] Vorarbeit geleistet wurde.

2 Modell mit logarithmischen Kopplungstermen

Die Anwesenheit einer gewissen Anzahl Individuen x_1, x_2 beider Arten in gegebenem Habitat bedeute für beide Species ein Alarmzeichen, dem sie durch artenspezifische Herabsetzung ihrer intrinsischen Wachstumsrate $a_i > 0$ um den Betrag $b_{i1} \ln x_1 + b_{i2} \ln x_2$ begegnen mögen, wobei $b_{ik} > 0$. Wir gelangen so zum dynamischen System

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 [a_1 - (b_{11} \ln x_1 + b_{12} \ln x_2)]; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &= x_2 [a_2 - (b_{21} \ln x_1 + b_{22} \ln x_2)]; & x_2^0 \end{aligned} \quad (1)$$

Es handelt sich bei diesen nichtlinearen Differentialgleichungen gewissermassen um "Schafe im Wolfspelz", deren Maskerade



durch die Variablentransformation

$$y_i := \ln x_i \quad (2)$$

sofort aufgedeckt wird:

$$\begin{aligned} \dot{y}_1 &= -b_{11}y_1 - b_{12}y_2 + a_1 \\ \dot{y}_2 &= -b_{21}y_1 - b_{22}y_2 + a_2 . \end{aligned} \quad (3)$$

Wann besitzt dieses lineare Differentialgleichungssystem einen stabilen Gleichgewichtspunkt G im ersten Quadranten ?

3 Lösung

Wir bestimmen zuerst die Eigenwerte des zu (3) gehörigen homogenen Systems als die Lösungen der charakteristischen Gleichung

$$\begin{vmatrix} -b_{11} - \omega & -b_{12} \\ -b_{21} & -b_{22} - \omega \end{vmatrix} = \omega^2 + \omega(b_{11} + b_{22}) + (b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21}) = 0.$$

Man erhält

$$\omega_{1,2} = \frac{1}{2} \left[-(b_{11} + b_{22}) \pm \sqrt{(b_{11} - b_{22})^2 + 4b_{12}b_{21}} \right] \quad (4)$$

und mit ihnen die allgemeine Lösung des homogenen Systems

$$\begin{aligned} y_1 &= C_1 e^{\omega_1 t} + C_2 e^{\omega_2 t} \\ y_2 &= -\frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} C_1 e^{\omega_1 t} - \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} C_2 e^{\omega_2 t}. \end{aligned} \quad (5)$$

Um zur Lösung des inhomogenen Differentialgleichungssystems (3) aufzusteigen, genügt es, hierin die Konstanten C_i durch geeignet gewählte Zeitfunktionen $C_i(t)$ zu ersetzen. Die Bedingungen zu ihrer Bestimmung lauten

$$\begin{aligned} \dot{C}_1 e^{\omega_1 t} + \dot{C}_2 e^{\omega_2 t} &= a_1 \\ \frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} \dot{C}_1 e^{\omega_1 t} + \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} \dot{C}_2 e^{\omega_2 t} &= -a_2, \end{aligned}$$

aufgelöst also

$$\begin{aligned} \dot{C}_1 &= \frac{1}{\omega_2 - \omega_1} e^{-\omega_1 t} [a_1(b_{11} + \omega_2) + a_2 b_{12}] \\ \dot{C}_2 &= \frac{-1}{\omega_2 - \omega_1} e^{-\omega_2 t} [a_1(b_{11} + \omega_1) + a_2 b_{12}]. \end{aligned}$$

Die allgemeine Lösung von (3) ergibt sich durch Einsetzen der Integrale $C_i(t)$ in (5), wobei ein dauerhaftes Zusammenleben der Populationen nur dann möglich ist, wenn beide Eigenwerte ω_i negativ sind, nach (4) daher nur unter der Annahme, dass

$$\omega_i < 0 \iff \Delta := b_{11} b_{22} - b_{12} b_{21} > 0.$$

Man wird zudem noch verlangen, dass der Gleichgewichtspunkt G in den ersten Quadranten zu liegen komme. Beides ist dann und nur dann der Fall, wenn die Bedingungen

$$\frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}, \quad \frac{a_1}{b_{12}} > \frac{a_2}{b_{22}} \quad (6)$$

erfüllt sind. In der Tat ist dann

$$\frac{a_2}{b_{22}} : \frac{a_2}{b_{21}} < \frac{a_1}{b_{12}} : \frac{a_1}{b_{11}},$$

d.h. $\Delta > 0$, und die Koordinaten von

$$G = (y_{1G}, y_{2G}) = \left(\frac{a_1 b_{22} - a_2 b_{12}}{\Delta}, \frac{a_2 b_{11} - a_1 b_{21}}{\Delta} \right) \quad (7)$$

sind beide positiv. Unter Verwendung der 0-Isoklinen $\dot{y}_1 = 0$ und $\dot{y}_2 = 0$ des Systems (3) wurde in der Abbildung 3 der qualitative Verlauf der Trajektorien zu verschiedenen Startwerten $S = (y_1^0, y_2^0)$ skizziert. Zur Bestätigung benutzen wir die allgemeine Lösung von (3)

$$\begin{aligned} y_1 &= y_{1G} + K_1 e^{\omega_1 t} + K_2 e^{\omega_2 t} \\ y_2 &= y_{2G} - \frac{b_{11} + \omega_1}{b_{12}} K_1 e^{\omega_1 t} - \frac{b_{11} + \omega_2}{b_{12}} K_2 e^{\omega_2 t}, \end{aligned} \quad (8)$$

worin die Integrationskonstanten K_1, K_2 den jeweiligen Startwerten anzupassen sind. In Abbildung 4 haben wir folgendes Zahlenbeispiel behandelt:

$$b_{11} = 2, \quad b_{12} = 1, \quad b_{21} = 1, \quad b_{22} = 3 \quad \text{und} \quad a_1 = 1, \quad a_2 = 1.$$

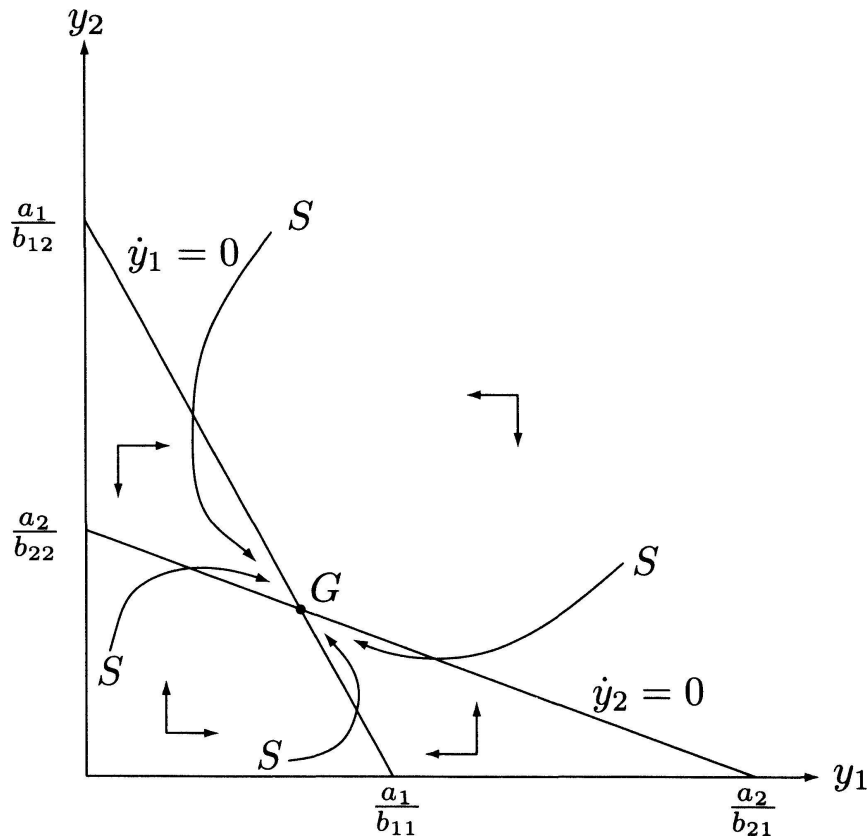


Fig. 3 Qualitativer Verlauf der Trajektorien

4 Fluktuierendes Wachstum

Zu neuen interessanten Verhaltensweisen des Systems stösst man vor, wenn man annimmt, die Wachstumsraten der beiden Populationen seien saisonalen Schwankungen unterworfen, was ganz natürlich erscheint. Wir beschränken uns hier darauf, im Zahlenbeispiel, das auf die Abbildung 4 geführt hat, dem Glied $a_1 = 1$ den Term $\cos t$ beizufügen, unter Belassung aller übrigen Zahlenwerte:

$$a_1 = 1 \longrightarrow a_1 = 1 + \cos t;$$

als Startpunkt wählen wir $S = (0, 0)$. Die entsprechende Trajektorie ist in Abbildung 5 ersichtlich: sie nähert sich asymptotisch einer geschlossenen Kurve, die G umschliesst. Mittels (2) sind wir in Abbildung 6 wieder zum realen Raum der x_i aufgestiegen.

5 Flächendeckende Trajektorie

Lässt man unter Beibehaltung der Werte

$$b_{11} = 2, \quad b_{12} = 1, \quad b_{21} = 1, \quad b_{22} = 3$$

beide Wachstumsraten fluktuieren:

$$a_1 = 1 + \cos t, \quad a_2 = 1 + \cos t,$$

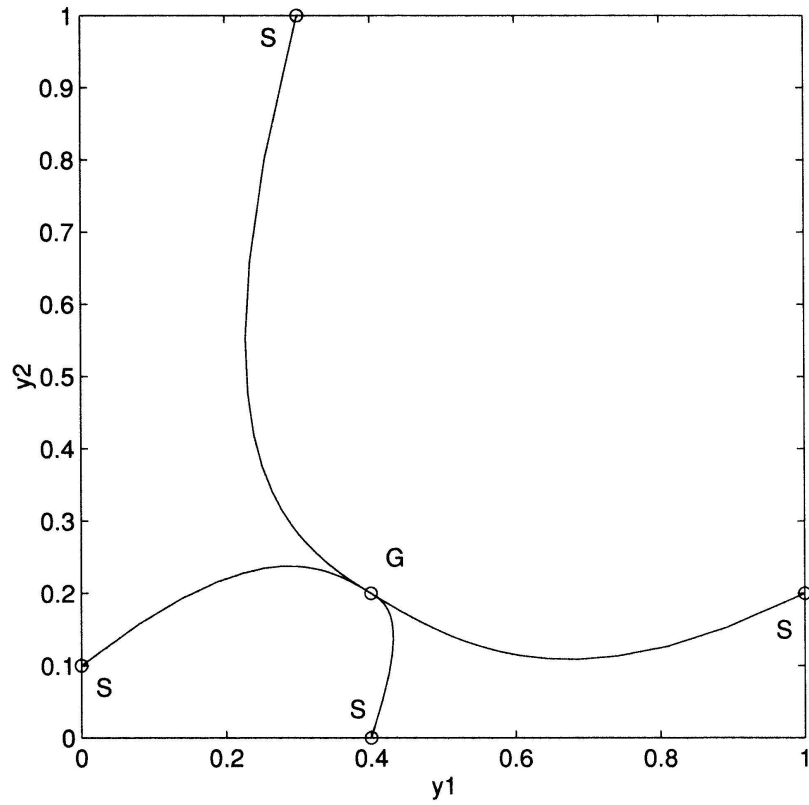


Fig. 4 Lösung für verschiedene Startwerte

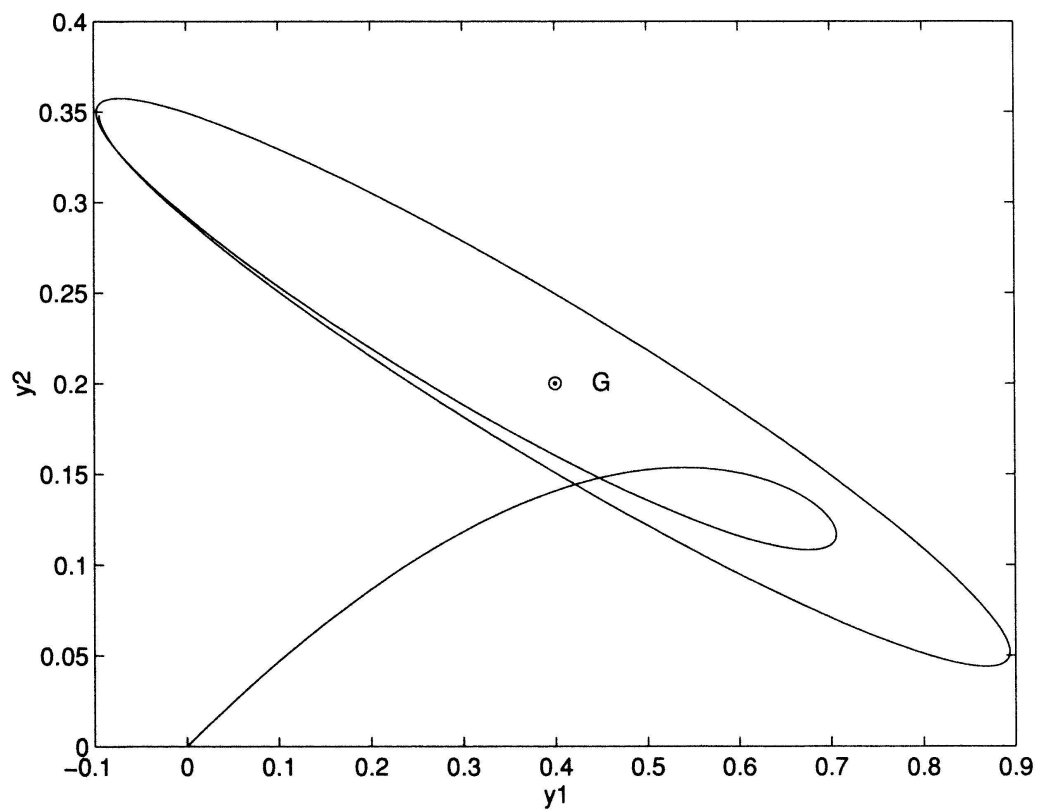


Fig. 5 Lösung bei saisonaler Schwankung einer Wachstumsrate

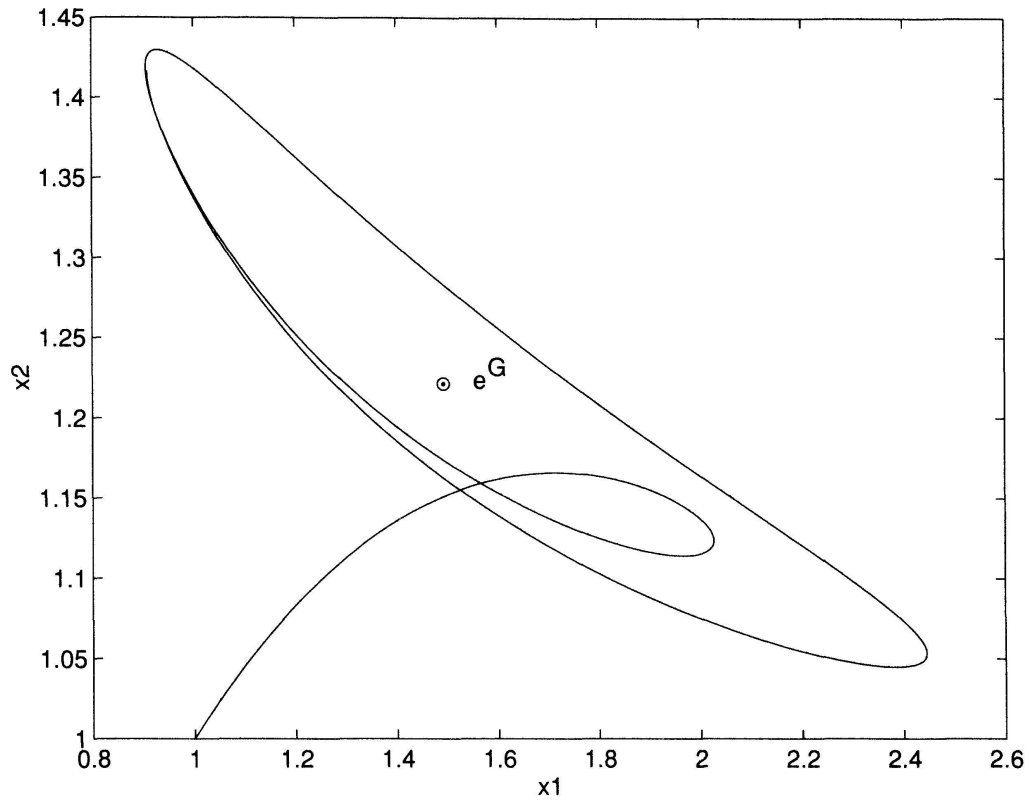


Fig. 6 Lösung im realen Raum

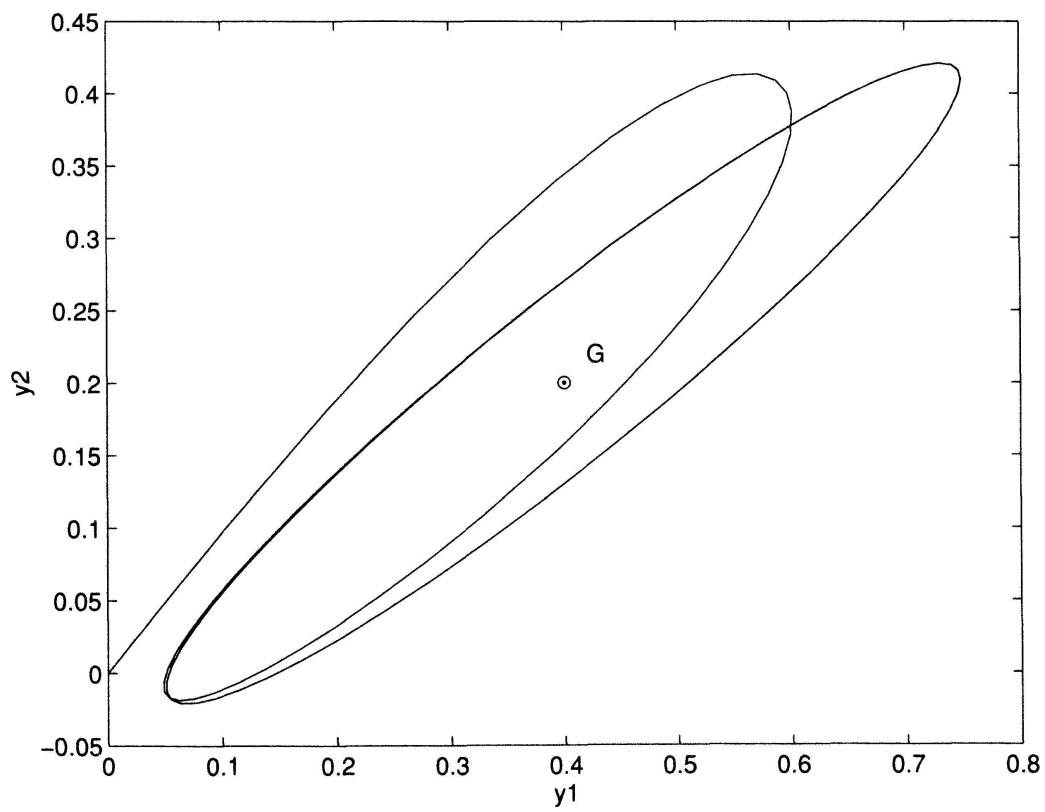


Fig. 7 Lösung bei saisonaler Schwankung beider Wachstumsraten

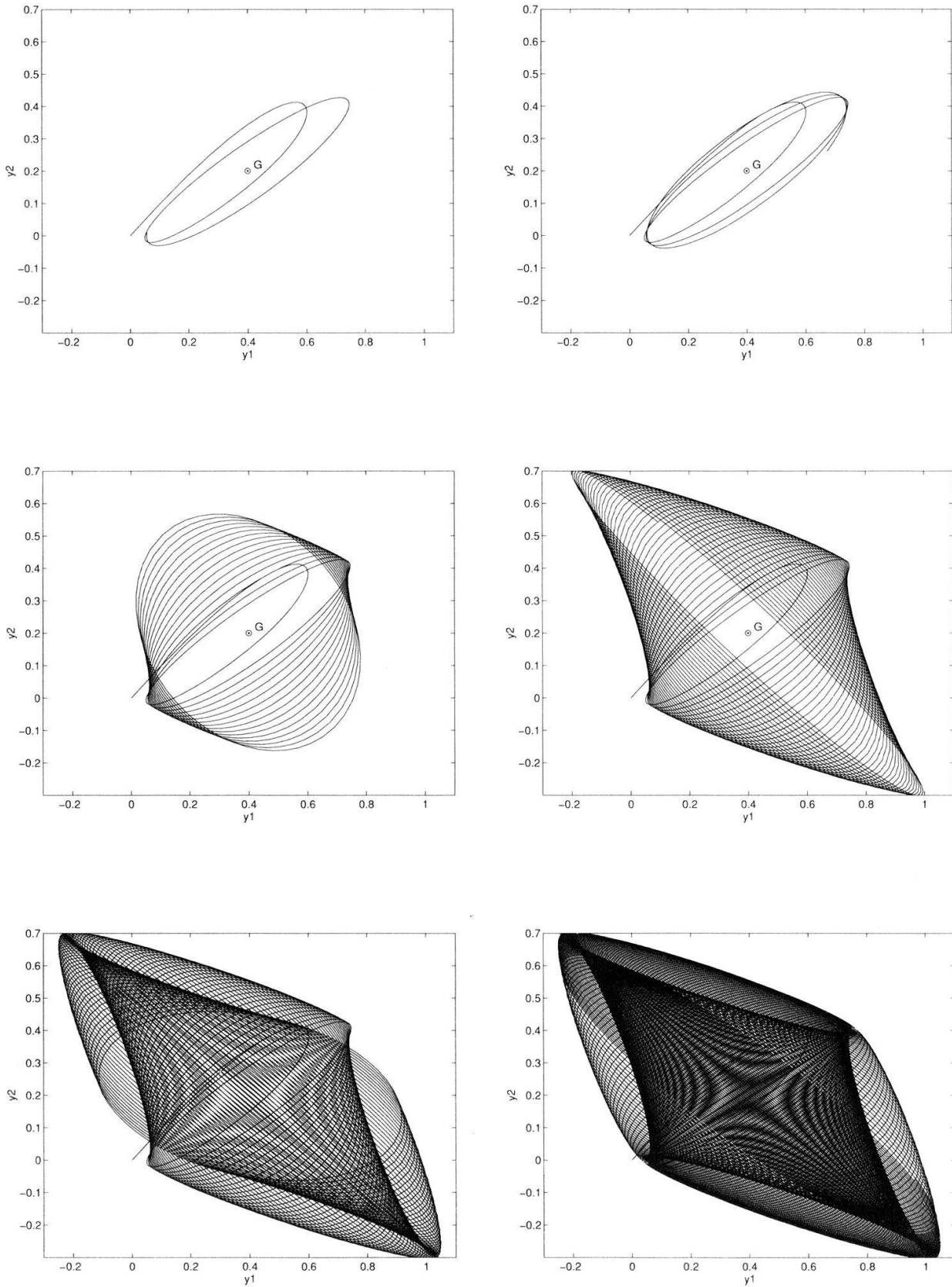


Fig. 8 Entstehung einer Grenzfläche

so ergibt sich der Grenzyklus von Abbildung 7. Bei nur geringfügiger Änderung:

$$a_1 = 1 + \cos t, \quad a_2 = 1 + \cos \frac{\sqrt{2}}{1.4} t$$

zeigt die entsprechende Abbildung 8 das Auftauchen einer neuen Ordnung in der Populationsdynamik, nämlich die Annäherung der Trajektorie an eine Kurve, welche für $t \rightarrow \infty$ allmählich ein ganzes Flächenstück dicht überdeckt.

8 Verallgemeinerung

Lässt man auch negative b_{ik} zu, so sind rein imaginäre Eigenwerte möglich. Das System erhält dadurch eine Eigenfrequenz, welche mit den fluktuierenden Wachstumsraten interferiert. Es können wiederum Grenzflächen entstehen, diesmal sogar, wenn nur eine der Wachstumsraten fluktuert, wie das folgende Beispiel zeigt. Für

$$b_{11} = 1, \quad b_{12} = 1, \quad b_{21} = -5, \quad \text{und} \quad b_{22} = -1$$

erhält man die rein imaginären Eigenwerte

$$\omega_1 = 2i, \quad \omega_2 = -2i.$$

Damit erhalten wir einen Grenzyklus für die Wachstumsraten

$$a_1 = 1 + \cos t, \quad a_2 = 1,$$

wie in Abbildung 9 dargestellt, während für die leicht geänderte Fluktuation

$$a_1 = 1 + \cos \frac{\sqrt{2}}{1.4} t$$

wiederum eine Grenzfläche entsteht (Abbildung 10).

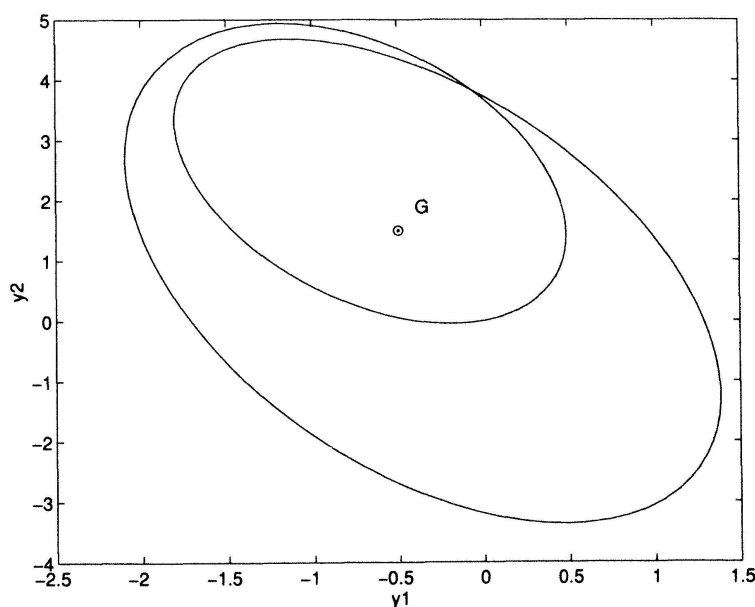


Fig. 9 Grenzyklus bei rein imaginären Eigenwerten

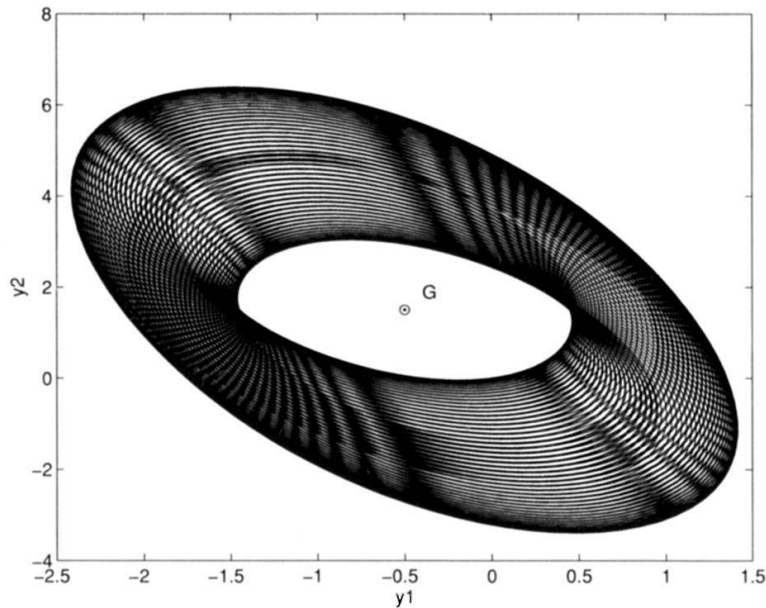


Fig. 10 Grenzfläche bei rein imaginären Eigenwerten

Literatur

- [1] D. Hilbert: "Grundlagen der Geometrie", B.G. Teubner, Stuttgart, 1903.
- [2] R. Nevanlinna, P. E. Kustaanheimo: "Grundlagen der Geometrie", Birkhäuser, Basel, 1976.
- [3] M. Arrigoni, A. Steiner: "Das Volterrasche Konkurrenzmodell und die Selektionsgleichungen von Manfred Eigen", *Studia Biophysica*, Vol.118, 1987.
- [4] V. Volterra: "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi", R. Comitato Talassografico Italiano, Memoria CXXXI, Venezia, 1927.
- [5] M. Braun: "Differentialgleichungen und ihre Anwendung", pgg. 33–41, Springer-Verlag, New York, 1979.
- [6] M. Arrigoni, A. Steiner: "Logistisches Wachstum in fluktuierender Umwelt", *J. Math. Biology* 1985.
- [7] A. Steiner: "Passi verso un Evoluzionismo moderno – un Rendiconto", *Il Volterriano* no. 4, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1995.
- [8] H. R. Schwarz: "Systemanalyse", Skriptum Biomathematik Vorlesung, Universität Zürich, 1979.
- [9] A. Steiner, M. Gander: "Perchè la natura non perirà", *Il Volterriano*, no. 2, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1992.
- [10] A. Steiner, M. Gander: "Autolimitazione quale naturale principio di convivenza", *Il Volterriano* no. 3, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1993.
- [11] M. Gander: "Autolimitazione fievole", *Il Volterriano* no. 3, Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale di Mendrisio, 1993.
- [12] A. Steiner, M. Gander: "Convivenza fra popolazioni autolimitate in disputa o collaboranti", *Bollettino dei docenti di matematica*, no. 28, Bellinzona 1994.
- [13] A. Steiner, M. Gander: "Sistemi eccitati", *Bollettino dei docenti di matematica*, no. 29, Bellinzona 1994.

Antonio Steiner
 Von Sury-Weg 18
 CH-4500 Solothurn

Martin J. Gander
 Barnes 2D, Escondido Village
 Stanford, CA 94305, USA