

Kapitel 8

DIFFERENTIALGLEICHUNGEN

Fassung vom 13. Februar 2006

8.1 Modellbildung durch Differentialgleichungen

Eine der wichtigsten Methoden zur Aufstellung mathematischer Modelle für Naturvorgänge beruht darauf, daß der Vorgang häufig mit Hilfe einer Größe, dessen Wert zur Zeit t mit $f(t)$ bezeichnet wird, und der aktuellen Veränderungsrate dieser gesuchten Funktion f beschreibbar ist. Das Zeitintervall wird mit I bezeichnet.

BEISPIEL 1 So ist bei exponentiellem Wachstum die momentane Wachstumsrate $f'(t)$ proportional zur Größe $f(t)$ (vgl. Beispiel 6.2.7), d.h. es gilt

$$f'(t) = a \cdot f(t) \quad \text{für alle } t \in I \quad (*)$$

für eine Konstante $a \in \mathbb{R}$, oder die relative momentane Wachstumsrate $\frac{f'(t)}{f(t)}$ ist konstant, d.h. es gilt

$$\frac{f'(t)}{f(t)} = a \quad \text{für alle } t \in I.$$

BEISPIEL 2 Ein anderes Beispiel für diese Methode hatten wir bei der Herleitung des Gesetzes von Weber-Fechner kennengelernt (vgl. die Beispiel 6.1.1 und 6.2.8):

$$R'(I) = \frac{a}{I}. \quad (**)$$

Da

$$]0, \infty[\longrightarrow \mathbb{R} : I \longmapsto a \cdot \ln I$$

eine Stammfunktion von

$$]0, \infty[\longrightarrow \mathbb{R} : I \longmapsto \frac{a}{I}$$

ist, folgt mit Hilfe von Satz 7.2, daß jede Lösung R von $(**)$ die Gestalt

$$R(I) = a \cdot \ln I + c$$

für ein $c \in \mathbb{R}$ hat. Ist I_0 die Reizschwelle, so ergibt sich, wie in Beispiel 6.2.8 hergeleitet:

$$R(I) = a \cdot \ln I - a \cdot \ln I_0 = a \cdot \ln \frac{I}{I_0}.$$

Damit ist die Herleitung des Gesetzes von Weber-Fechner vervollständigt.

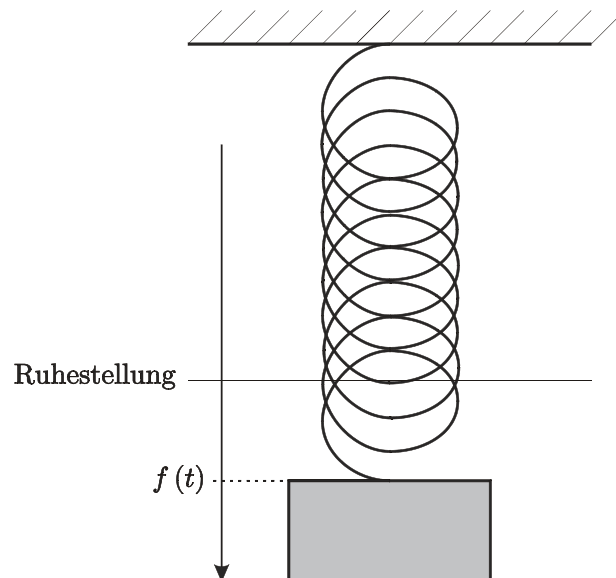
BEISPIEL 3 Als drittes Beispiel erwähnen wir die Ausgangsgleichung für die harmonische Schwingung, z.B. eines Federpendels. Die Rücktreibende Kraft K ist proportional zur Auslenkung $f(t)$, d.h. $K = -D \cdot f(t)$, wobei D eine Materialkonstante ist. Da nach dem Newtonschen

Gesetz gilt

Masse · Beschleunigung = Kraft ,

folgt

$$m \cdot f''(t) = -D \cdot f(t) . \quad (***)$$



Man prüft durch zweimaliges Differenzieren nach, daß

$$f(t) = A \cdot \cos \omega (t - \tau)$$

für $\omega := \sqrt{\frac{D}{m}}$ diese Gleichung (***) erfüllt.

DEFINITION Eine Gleichung, in der die Ableitung der gesuchten Funktion auftritt, nennen wir eine *Differentialgleichung* .

Im folgenden werden weitere Differentialgleichungsmodelle aufgestellt, sowie Methoden zur mathematischen Behandlung spezieller Typen von Differentialgleichungen angegeben.

8.2 Die lineare Differentialgleichung

In vielen Wachstumsmodellen kann man nicht annehmen, daß die momentane Wachstumsrate konstant ist. Äußere zeitabhängige Einflüsse können diese Wachstumsrate verändern. Die Differentialgleichung 8.1.(*) muß dann in

$$f'(t) = a(t) \cdot f(t) \quad \text{für alle } t \in I$$

umgewandelt werden, wobei $a : I \rightarrow \mathbb{R} : t \mapsto a(t)$ eine bekannte Funktion ist. Allgemeiner :

DEFINITION Sei I ein Intervall in \mathbb{R} und $a, b : I \rightarrow \mathbb{R}$ stetige Funktionen. Dann heißt

$$f'(t) = a(t) \cdot f(t) + b(t)$$

eine *lineare Differentialgleichung*. Die Differentialgleichung heißt *homogen*, wenn $b(t) = 0$ für alle $t \in I$, ansonsten *inhomogen*. Ist $\tau \in I$ gegeben, so nennt man

$$f(\tau) = c$$

für ein $c \in \mathbb{R}$ eine *Anfangsbedingung*. Man spricht dann von einem *Anfangswertproblem*.

BEMERKUNG Für die spezielle homogene Differentialgleichung 8.1.(*), also wenn a konstant ist, ist $t \mapsto e^{a \cdot t}$ eine Lösung (vgl. Beispiel 6.2.7).

Allgemeiner, wenn a nicht konstant ist, sei für $c \in \mathbb{R}$

$$g_c(t) := c \cdot \exp\left(\int_{\tau}^t a(s) ds\right).$$

Aus der Kettenregel und dem Hauptsatz 7.2.ii folgt dann

$$g'_c(t) = c \cdot \exp\left(\int_{\tau}^t a(s) ds\right) \cdot \left(\int_{\tau}^t a(s) ds\right)' = c \cdot \exp\left(\int_{\tau}^t a(s) ds\right) \cdot a(t) = a(t) \cdot g_c(t),$$

d.h. g_c ist Lösung der homogenen linearen Differentialgleichung, und alle Lösungen sind von dieser Gestalt. Es gilt noch

$$g_c(\tau) = c \cdot \exp\left(\int_{\tau}^{\tau} a(s) ds\right) = c \cdot e^0 = c.$$

Der folgende Satz schließt auch die inhomogene Differentialgleichung ein. Er besagt überdies, daß die Lösung durch Vorgabe des *Anfangswertes* c in einem Punkt τ eindeutig festgelegt ist.

HAUPTSATZ (Lösungsformel für die lineare Differentialgleichung)

Ist $g := g_1 : t \mapsto \exp\left(\int_{\tau}^t a(s) ds\right)$ und

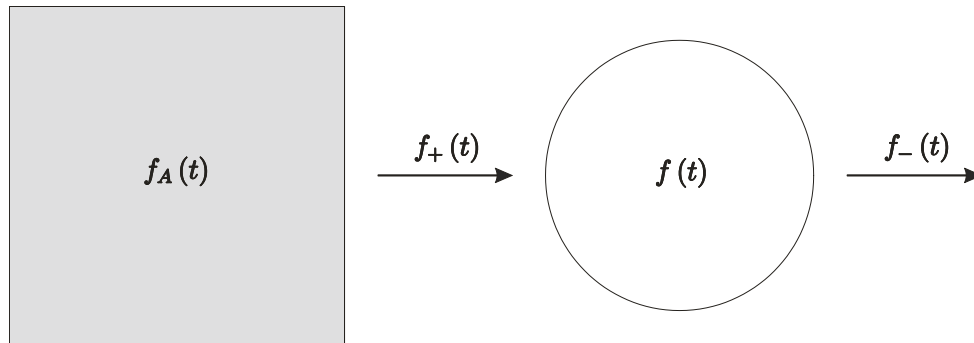
$$f(t) := g(t) \cdot \left(c + \int_{\tau}^t \frac{b(s)}{g(s)} ds\right),$$

so ist $f : I \rightarrow \mathbb{R} : t \mapsto f(t)$ die *einzigste Lösung des Anfangswertproblem*

$$f'(t) = a(t) \cdot f(t) + b(t) \quad \text{für alle } t \in I \quad \text{und} \quad f(\tau) = c.$$

8.3 Modell für Chemikalientransport

Ein Organismus (oder ein einzelnes Organ) nehme von außen (durch die Umwelt oder von einem anderen Organ) Chemikalien auf und scheidet gleichzeitig einen Teil davon wieder aus.



Die Konzentration $f(t)$ im Organismus zur Zeit t ergibt sich als Differenz der Aufnahme $f_+(t)$ und Ausscheidung $f_-(t)$:

$$f(t) = f_+(t) - f_-(t) .$$

Für nicht zu hohe Konzentrationen sind folgende Hypothesen plausibel :

Die momentane Änderungsrate von f_+ ist proportional zur Konzentration f_A :

$$f'_+(t) = \mu \cdot f_A(t)$$

mit $\mu > 0$, die momentane Änderungsrate von f_- ist proportional zu f :

$$f'_-(t) = \lambda \cdot f(t)$$

mit $\lambda > 0$. Da $f'(t) = f'_+(t) - f'_-(t)$, folgt

$$f'(t) = \mu \cdot f_A(t) - \lambda \cdot f(t) .$$

Dies ist eine lineare Differentialgleichung mit $a := -\lambda$ und $b(t) := \mu \cdot f_A(t)$.

Wir betrachten zwei Spezialfälle.

BEISPIEL 1 Sei f_A konstant, d.h. in Definition 8.2 ist $b(t) = b \in \mathbb{R}$, und $f(0) = 0$. Das Anfangswertproblem nimmt somit die Form

$$f'(t) = -\lambda \cdot f(t) + b \quad \text{und} \quad f(0) = 0 \quad (*)$$

an.

Mit den Bezeichnungen der Lösungsformel 8.2 ist dann

$$g(t) = \exp \left(\int_0^t (-\lambda) ds \right) = \exp \left([-\lambda \cdot s]_0^t \right) = e^{-\lambda t} ,$$

also

$$\begin{aligned} f(t) &= e^{-\lambda t} \cdot \left(\int_0^t \frac{b}{e^{-\lambda \cdot s}} ds \right) = e^{-\lambda t} \cdot \left(\int_0^t b \cdot e^{\lambda \cdot s} ds \right) = e^{-\lambda t} \cdot \left(\left[\frac{b}{\lambda} \cdot e^{\lambda \cdot s} \right]_0^t \right) = \\ &= e^{-\lambda t} \cdot \frac{b}{\lambda} \cdot (e^{\lambda t} - 1) = \frac{b}{\lambda} \cdot (1 - e^{-\lambda t}) , \end{aligned}$$

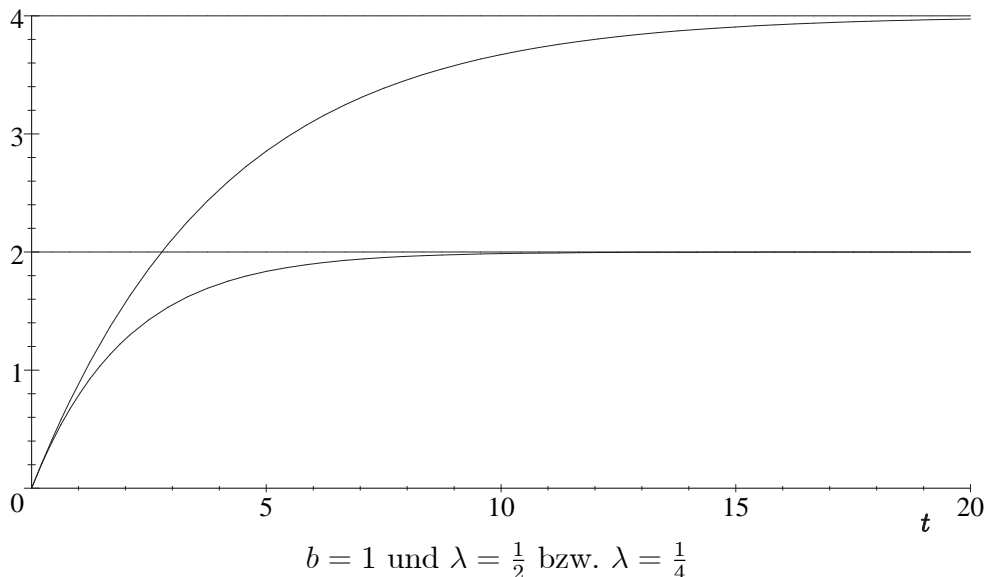
da $c = f(0) = 0$ ist. Damit ist die einzige Lösung von (*)

$$f(t) = \frac{b}{\lambda} \cdot (1 - e^{-\lambda \cdot t}) .$$

Nach Satz 5.3, i, ii und v, mit der Variablenänderung $u = -\lambda \cdot t$, sowie Beispiel 5.2.8 ist

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} f(t) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{b}{\lambda} \cdot (1 - e^{-\lambda \cdot t}) = \frac{b}{\lambda} \cdot (\lim_{t \rightarrow \infty} 1 - \lim_{t \rightarrow \infty} e^{-\lambda \cdot t}) = \\ &= \frac{b}{\lambda} \cdot (1 - \lim_{u \rightarrow -\infty} e^u) = \frac{b}{\lambda} , \end{aligned}$$

da $\lim_{t \rightarrow \infty} (-\lambda \cdot t) = -\infty$. Wir erhalten also ein dynamisches Gleichgewicht $\frac{b}{\lambda}$, das proportional zur äußeren Konzentration und umgekehrt proportional zur relativen Abbaugeschwindigkeit λ ist (vgl. dazu auch das Diffusionsmodell 1.6). Wie aus der Interpretation zu vermuten ist, ist der Gleichgewichtszustand $\frac{b}{\lambda}$ selbst auch eine (konstante) Lösung von (*) .



BEISPIEL 2 Sei jetzt $f_A(t) = c \cdot e^{-a \cdot t}$. Dies beschreibt z.B. den Konzentrationabfall einer Chemikalie in einem Muskel nach einer Injektion. Dann ist $f(t)$ die Konzentration dieser Chemikalie im Blut zur Zeit t . Man beachte, daß f_A Lösung von

$$f'_A(t) = -a \cdot f_A(t) \quad \text{und} \quad f_A(0) = c$$

ist. Wir nehmen an, daß die Chemikalie direkt und vollständig in die Blutbahn gelangt, d.h.

$$f_+(t+h) - f_+(t) = -[f_A(t+h) - f_A(t)] \quad \text{für alle } h ,$$

und demzufolge

$$f'_+(t) = -f'_A(t) = c \cdot a \cdot e^{-a \cdot t} = a \cdot f_A(t) .$$

Also ist $\mu = a$ und das Anfangswertproblem nimmt die Form

$$f'(t) = -\lambda \cdot f(t) + a \cdot c \cdot e^{-a \cdot t} \quad \text{und} \quad f(0) = 0 \quad (**)$$

an.

Unter der Voraussetzung $a \neq \lambda$ erhalten wir wieder aus Hauptsatz 8.2

$$g(t) = e^{-\lambda \cdot t}$$

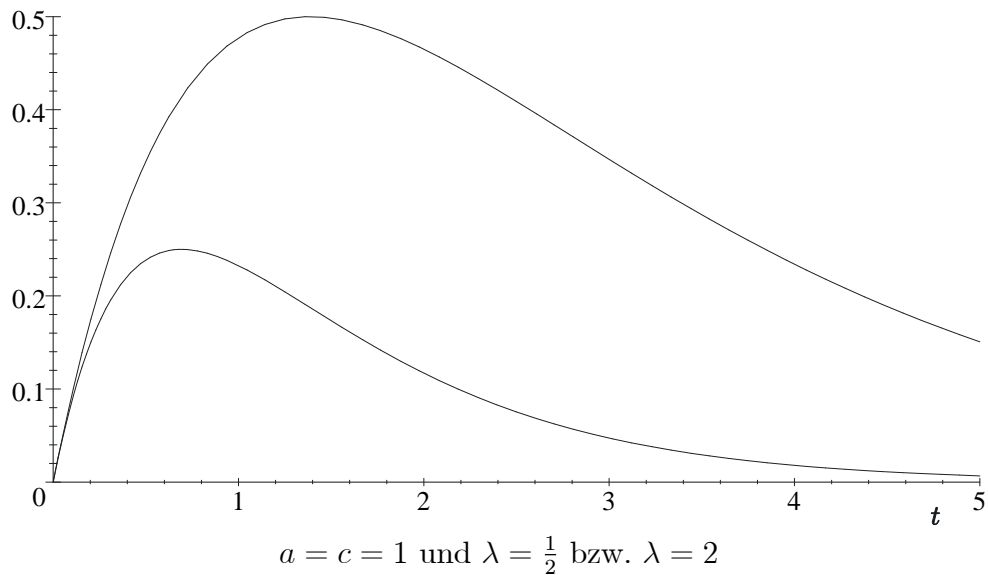
wie vorher, und dann

$$\begin{aligned} f(t) &= e^{-\lambda \cdot t} \cdot \left(\int_0^t e^{\lambda \cdot s} \cdot a \cdot c \cdot e^{-a \cdot s} ds \right) = a \cdot c \cdot e^{-\lambda \cdot t} \cdot \left(\int_0^t e^{(\lambda-a) \cdot s} ds \right) = \\ &= a \cdot c \cdot e^{-\lambda \cdot t} \cdot \left(\frac{1}{\lambda-a} \cdot e^{(\lambda-a) \cdot s} \Big|_0^t \right) = \frac{a \cdot c \cdot e^{-\lambda \cdot t}}{\lambda-a} \cdot (e^{(\lambda-a) \cdot t} - 1) = \frac{a \cdot c}{\lambda-a} \cdot (e^{-a \cdot t} - e^{-\lambda \cdot t}) . \end{aligned}$$

Damit ist

$$f(t) = \frac{a \cdot c}{\lambda-a} \cdot (e^{-a \cdot t} - e^{-\lambda \cdot t})$$

die einzige Lösung von (**). Diese Funktion ist bereits in Beispiel 6.4 behandelt worden.



8.4 Die autonome Differentialgleichung

Wir beginnen mit einem Populationsmodell. Das Wachstum einer Population f wird in der ersten Wachstumsphase durch $f'(t) = a \cdot f(t)$ für eine $a \in \mathbb{R}$ beschrieben. Dabei ist nicht berücksichtigt, daß bei großer Populationsdichte durch Nahrungs- oder Platzmangel eine Verringerung der Wachstumsrate eintritt. Diese Verringerung ist nach einem Ansatz von Verhulst (1837) proportional zur Begegnungshäufigkeit der Individuen, also zu $f(t)^2$. Man erhält demnach

$$f'(t) = a \cdot f(t) - b \cdot f(t)^2 \quad \text{und} \quad f(0) = c \quad (*)$$

mit positivem a , b und c . Ist f eine konstante Lösung, also $f(t) = c$ für alle t , so ist $f'(t) = 0$. Aus (*) folgt

$$0 = a \cdot c - b \cdot c^2 = c \cdot (a - b \cdot c),$$

d.h.

$$c = 0 \quad \text{oder} \quad c = \frac{a}{b}.$$

HAUPTSATZ (Lösungsformel für die autonome Differentialgleichung)

Sei J ein Intervall in \mathbb{R} , $h : J \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Funktion mit $h(s) \neq 0$ für alle $s \in J$ und $c \in J$. Dann gilt für die Lösung $f : I \rightarrow \mathbb{R}$ des Anfangswertproblem

$$f'(t) = h(f(t)) \quad \text{für alle } t \in I \quad \text{und} \quad f(\tau) = c$$

die Formel

$$t - \tau = \int_c^{f(t)} \frac{1}{h(s)} ds \quad \text{für alle } t \in I.$$

Ist f Lösung der autonome Differentialgleichung, so gilt

$$1 = \frac{f'(u)}{h(f(u))} \quad \text{für alle } u \in I,$$

also

$$t - \tau = \int_\tau^t 1 du = \int_\tau^t \frac{f'(u)}{h(f(u))} du = \int_{f(\tau)}^{f(t)} \frac{1}{h(s)} ds = \int_c^{f(t)} \frac{1}{h(s)} ds$$

mit Hilfe der Substitution $s = f(t)$, d.h. $ds = f'(u) du$ (Hauptsatz 7.4).

BEISPIEL Wir wenden diese Lösungsformel auf die Differentialgleichung (*) an. Dazu sei

$$h :]0, \frac{a}{b}[\rightarrow \mathbb{R} : s \mapsto a \cdot s - b \cdot s^2 = -b \cdot s \cdot \left(s - \frac{a}{b}\right).$$

Es gilt also

$$\begin{aligned} t &= \int_c^{f(t)} \frac{1}{a \cdot s - b \cdot s^2} ds = -\frac{1}{b} \cdot \int_c^{f(t)} \frac{1}{s \cdot \left(s - \frac{a}{b}\right)} ds = \\ &= -\frac{1}{b} \cdot \frac{1}{\frac{a}{b}} \ln \frac{c \cdot \left(f(t) - \frac{a}{b}\right)}{f(t) \cdot \left(c - \frac{a}{b}\right)} = -\frac{1}{a} \cdot \ln \frac{c \cdot \left(f(t) - \frac{a}{b}\right)}{f(t) \cdot \left(c - \frac{a}{b}\right)}, \end{aligned}$$

nach Beispiel 7.5 und durch weitere Umformung

$$e^{-a \cdot t} = \frac{c \cdot \left(f(t) - \frac{a}{b}\right)}{f(t) \cdot \left(c - \frac{a}{b}\right)},$$

$$f(t) \cdot \left(c - \frac{a}{b}\right) \cdot e^{-a \cdot t} = c \cdot \left(f(t) - \frac{a}{b}\right),$$

$$\left[c - \left(c - \frac{a}{b}\right) \cdot e^{-a \cdot t}\right] \cdot f(t) = \frac{a \cdot c}{b},$$

$$\left[b - \left(b - \frac{a}{c}\right) \cdot e^{-a \cdot t}\right] \cdot f(t) = a.$$

Damit ist die einzige Lösung von (*) gegeben durch $f(t) = \frac{a}{b + \left(\frac{a}{c} - b\right) \cdot e^{-a \cdot t}}$.

DEFINITION Die Funktion

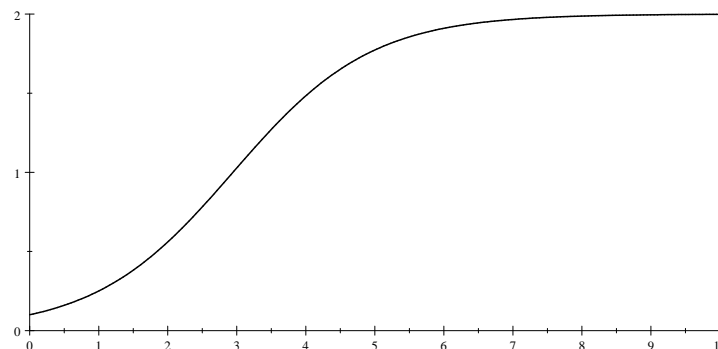
$$f : t \mapsto \frac{1}{\frac{b}{a} + \left(\frac{1}{c} - \frac{b}{a}\right) \cdot e^{-a \cdot t}} :]0, \infty[\rightarrow \mathbb{R}$$

wird als *logistische Funktion* bezeichnet.

Es gilt

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f(t) = \frac{a}{b + \left(\frac{a}{c} - b\right) \cdot \lim_{t \rightarrow \infty} e^{-a \cdot t}} = \frac{a}{b},$$

d.h. $f(t)$ strebt gegen $f_\infty = \frac{a}{b}$, den schon zu Beginn dieses Abschnitts als konstante Lösung berechneten Gleichgewichtszustand. Er ist von $c > 0$ unabhängig.



$$f : t \mapsto \frac{1}{\frac{1}{2} + \left(\frac{1}{10} - \frac{1}{2}\right) \cdot e^{-t}}$$

$$a = 1, \quad b = \frac{1}{2} \quad \text{und} \quad c = \frac{1}{10}$$

Die logistische Funktion beschreibt in guter Näherung das Wachstum in *großen* Zeitintervallen von Populationen, den Holzzuwachs eines Waldes, aber auch das Wachstum einzelner Tiere oder Pflanzen.

Erstaunlich ist, daß auch die langfristige Entwicklung menschlicher Populationen trotz starker äußerer Einflüsse (Schwankungen des Ernteertrages, Kriege, Wirtschaftskrisen) sich sehr gut durch logistische Funktionen beschreiben lassen: Gegenüber den in zehnjährigem Abstand vorliegenden Zahlen über die Bevölkerung der Vereinigten Staaten im Zeitraum 1790 bis 1950 weist das mathematische Modell nur einen maximalen relativen Fehler von 3.8% auf.

Die Vermehrung von Hefezellen

In den Beispielen 2.1.1 und 3.4.3 wurde dies schon betrachtet.

Ist $g := \frac{a}{b}$ der Gleichgewichtszustand und beachtet man, daß $c = V(0) = 1$ ist, so gilt

$$V(t) = \frac{1}{\frac{1}{g} + \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t}} = \frac{1}{\frac{1}{g} \cdot (1 - e^{-a \cdot t}) + e^{-a \cdot t}} \simeq e^{a \cdot t}$$

für die Zeiten wo $\frac{1}{g} \cdot (1 - e^{-a \cdot t})$ gegenüber $e^{-a \cdot t}$ vernachlässigbar ist. Damit kann man den Parameter a schätzen wie in Beispiel 3.4.3. Für die Zeiten zwischen 0 und 5 Stunden bekamen wir $a \simeq 0.50$. Nach dem Bild sieht man aber ganz klar, daß die Dämpfung schon angesetzt hat. Mit Hilfe des neuen Modells kann man vermuten, daß a größer ausfallen wird. Soll man die größt mögliche Steigung 0.59 wählen? Sie ist aber auch mit Experimentierfehlern behaftet.

Wie sollen wir also a schätzen? Die Gleichung

$$V = \frac{1}{\frac{1}{g} + \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t}}$$

ist zu $\frac{1}{V} - \frac{1}{g} = \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t}$, also zu $\ln\left(\frac{1}{V} - \frac{1}{g}\right) = \ln\left(1 - \frac{1}{g}\right) - a \cdot t$ und somit zu

$$\ln\left(\frac{1}{V} - \frac{1}{g}\right) - \ln\left(1 - \frac{1}{g}\right) = -a \cdot t$$

äquivalent. Wir müssen dabei g geschickt wählen und zwar unter der Bedingung $g > V(t)$ für alle t . Durch die Variablenänderung $v = \ln\left(\frac{1}{V} - \frac{1}{g}\right) - \ln\left(1 - \frac{1}{g}\right)$ erhalten wir dann einen linearen Zusammenhang zwischen v und t

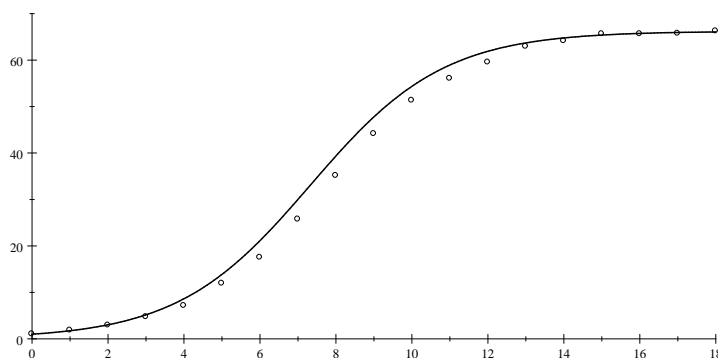
$$v = -a \cdot t.$$

Wählt man $g = 66.21$ (die kleinst mögliche Wahl von g), so erhält man folgende Tabelle

t	V	v
0	1	0
1	1.8	-0.60
2	2.9	-1.09
3	4.7	-1.60
4	7.1	-2.06
5	11.9	-2.66
6	17.5	-3.15
7	25.7	-3.72
8	35.1	-4.30
9	44.1	-4.87
10	51.3	-5.41
11	56.0	-5.88
12	59.5	-6.36
13	62.9	-7.12
14	64.1	-7.59
15	65.6	-8.86
16	65.6	-8.87
17	65.7	-9.04
18	66.2	-12.98

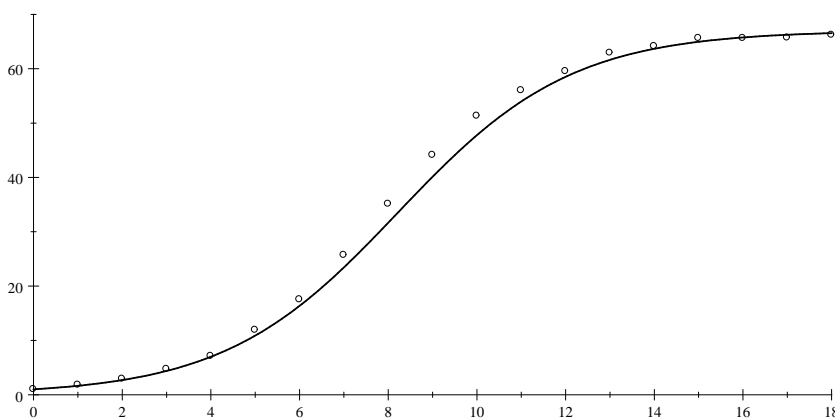
und dann $v = -0.57 \cdot t$. Damit ist $a \simeq 0.57$. Das Bild zeigt, daß a zu groß ist. Das liegt daran,

daß g zu klein gewählt wurde.



$$g = 0.621 \quad , \quad a = 0.57$$

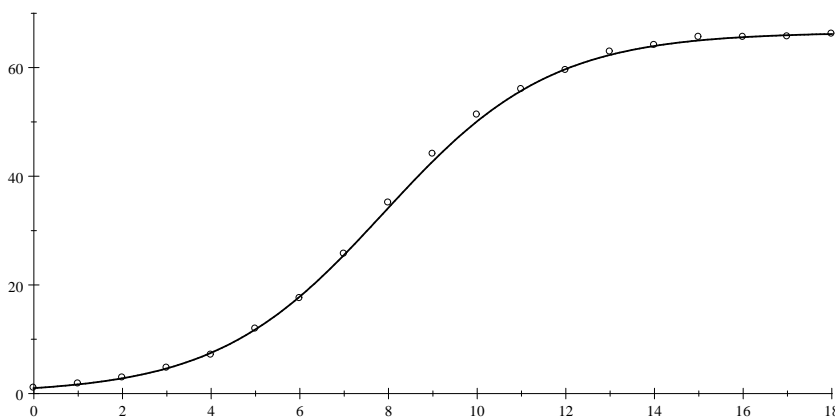
Wählt man $g = 67$, so bekommt man $a \simeq 0.51$ und folgendes Bild



$$g = 67 \quad , \quad a = 0.51$$

Dies zeigt, daß wir jetzt g zu groß gewählt haben.

Probiert man alle Zwischenwerte aus, so ist $g = 66.5$ das Beste und man erhält $a \simeq 0.53$, sowie



$$g = 66.5 \quad , \quad a = 0.53$$

Dies ist vernünftig; es ist aber zu kompliziert. Ist es möglich eine Methode zu finden, so daß g nicht gewählt werden muß ?

In der Gleichung

$$\frac{1}{V(t)} = \frac{1}{g} + \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t}$$

sieht man, daß der konstante Term $\frac{1}{g}$ eine Linearisierung dieser Gleichung durch Logarithmieren verhindert. Bildet man die Ableitung, so verschwindet er und man bekommt

$$\left(\frac{1}{V(t)}\right)' = -a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t} .$$

Da $a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right) \cdot e^{-a \cdot t} > 0$, folgt

$$\ln \left(- \left(\frac{1}{V(t)}\right)' \right) = \ln \left(a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right) \right) - a \cdot t .$$

Durch die Variablenänderung $w = \ln \left(- \left(\frac{1}{V(t)}\right)' \right)$ erhalten wir dann einen linearen Zusammenhang zwischen w und t

$$w = \ln \left(a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right) \right) - a \cdot t .$$

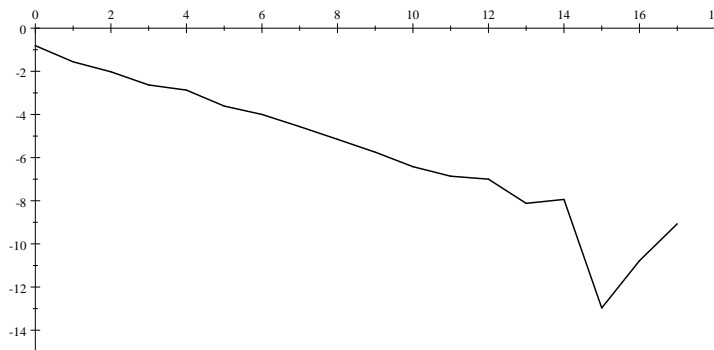
Wir approximieren

$$\ln \left(- \left(\frac{1}{V(t)}\right)' \right) \simeq \ln \left(- \frac{\frac{1}{V(t+1)} - \frac{1}{V(t)}}{1} \right) = \ln \left(\frac{1}{V(t)} - \frac{1}{V(t+1)} \right) .$$

Die numerische Bestimmung von $\ln \left(- \left(\frac{1}{V(t)}\right)' \right)$ ist aber nicht sehr genau, da die Zeitintervallen sehr groß sind. Wir erhalten damit die folgende Tabelle

t	V	$\ln \left(\frac{1}{V(t)} - \frac{1}{V(t+1)} \right)$
0	1	-0.81
1	1.8	-1.56
2	2.9	-2.02
3	4.7	-2.63
4	7.1	-2.87
5	11.9	-3.61
6	17.5	-4.00
7	25.7	-4.56
8	35.1	-5.15
9	44.1	-5.75
10	51.3	-6.42
11	56.0	-6.86
12	59.5	-7.00
13	62.9	-8.12
14	64.1	-7.94
15	65.6	-12.97
16	65.6	-10.78
17	65.7	-9.07

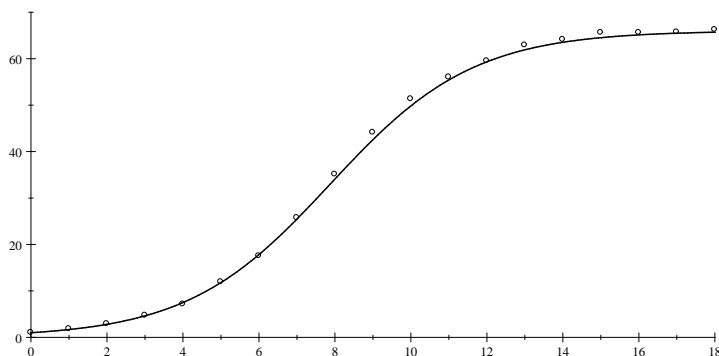
Die Ungenauigkeiten wachsen mit t . Schätzt man a und g für t zwischen 0 und 14 Stunden, so bekommt man $a \simeq 0.53$ und $\ln \left(a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right) \right) \simeq -0.94$, d.h. $g \simeq \frac{1}{1 - \frac{e^{-0.94}}{0.53}} \simeq 3.8$.



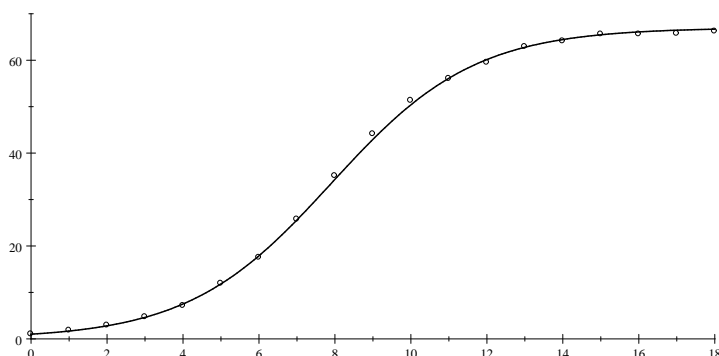
Dieses Verfahren liefert eine gute Schätzung von a ; es ist aber katastrophal für g , da $g \gg 1$ ist und somit g von dem Abszissenabschnitt sehr sensitiv abhängt. Um ungefähr den vorigen geschätzten Wert 66.5 von g zu bekommen, hätte man als Abszissenabschnitt $\ln\left(a \cdot \left(1 - \frac{1}{g}\right)\right)$ die Zahl -0.65003 ermitteln sollen; die Sensitivität ist klar ersichtlich, da

$$\frac{1}{1 - \frac{e^{-0.65003}}{0.53}} \simeq 66.50 \quad \text{und} \quad \frac{1}{1 - \frac{e^{-0.65}}{0.53}} \simeq 66.63 .$$

Die Anpassung des Modells für nicht zu große Zeiten hängt glücklicherweise nicht sensitiv von g ab, wie die folgenden Bilder zeigen.



$a = 0.53$, $g = 66$



$a = 0.53$, $g = 67$

Damit können wir a verlässlich abschätzen. Für g wählt man die gerundete kleinst mögliche obere Schranke der Werte $V(t)$: 67 !

8.5 Das Räuber-Beute Modell von Lotka-Volterra

Bei Untersuchungen über die Fischpopulation des Mittelmeers hat der italienische Biologe d'Ancona den Anteil von Raubfischen (Haie, Rochen, u.a.) an der gesamten Fischpopulation ermittelt; dies geschah durch Auszählen der einzelnen Fischarten beim Schleppnetzfang. Die folgende Tabelle gibt den prozentualen Raubfischanteil der Fangergebnisse im Hafen von Rijeka während der Jahre 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%

Auffallend ist der starke Anstieg des Raubfischanteils während der Kriegsjahre 1914 bis 1918. D'Ancona vermutete, daß dies durch den reduzierten Fischereibetrieb während des Krieges verursacht sein könnte, fand jedoch selbst keine Erklärung für das Phänomen. Diese lieferten um 1925 Lotka und Volterra durch Aufstellen eines mathematischen Modells.

Sei $B(t)$ zur Zeit t der Anteil der Beutefische, $R(t)$ der Anteil der Raubfische in einer Fischpopulation, sowie $B'_+(t)$ und $B'_-(t)$ die Geburts- und Sterberate der Beutefische, $R'_+(t)$ und $R'_-(t)$ die Geburts- und Sterberate der Raubfische. Bei nicht hohem Fischbestand sind folgenden Annahmen plausibel :

$B'_+(t)$ ist proportional zu $B(t)$, d.h.

$$B'_+(t) = b_+ \cdot B(t) ,$$

$B'_-(t)$ ist proportional zur Begegnungshäufigkeit von Raub- und Beutefische, d.h.

$$B'_-(t) = b_- \cdot B(t) \cdot R(t) ,$$

$R'_+(t)$ ist proportional zur Begegnungshäufigkeit von Raub- und Beutefische, d.h.

$$R'_+(t) = r_+ \cdot B(t) \cdot R(t)$$

und

$R'_-(t)$ ist proportional zu $R(t)$, d.h.

$$R'_-(t) = r_- \cdot R(t) .$$

Zusammenfassend erhalten wir das das Räuber-Beute Modell von Lotka-Volterra

$$\begin{aligned} B'(t) &= b_+ \cdot B(t) - b_- \cdot B(t) \cdot R(t) \\ R'(t) &= r_+ \cdot B(t) \cdot R(t) - r_- \cdot R(t) \end{aligned} \quad (*)$$

wobei b_+ , b_- , r_+ und r_- positive Konstanten sind.

Wir berechnen zunächst die Gleichgewichtszustände B_G und R_G der Lotka-Volterra-Differentialgleichung, also konstante Lösungen, wobei hier nur positive Lösungen von Interesse sind. Aus

$$0 = B'(t) = b_+ \cdot B_G - b_- \cdot B_G \cdot R_G$$

und

$$0 = R'(t) = r_+ \cdot B_G \cdot R_G - r_- \cdot R_G$$

folgt demnach

$$B_G = \frac{r_-}{r_+} \quad \text{und} \quad R_G = \frac{b_+}{b_-} .$$

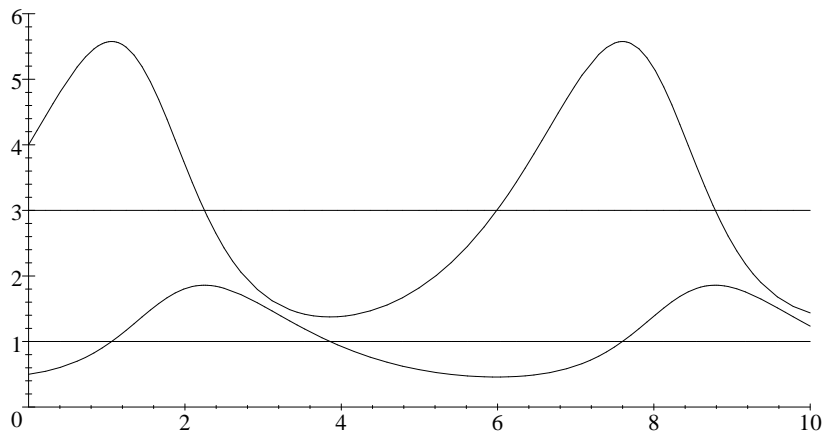
Die allgemeinen Lösungen von (*) sind nicht in einem geschlossenen Ausdruck darstellbar. Man kann jedoch zeigen, daß die Lösungsfunktionen B und R positive periodische Funktionen mit der selben Periode T sind und daß für die Mittelwerte gilt :

$$\frac{1}{T} \cdot \int_0^T B(s) ds = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \cdot \int_0^t B(s) ds = B_G$$

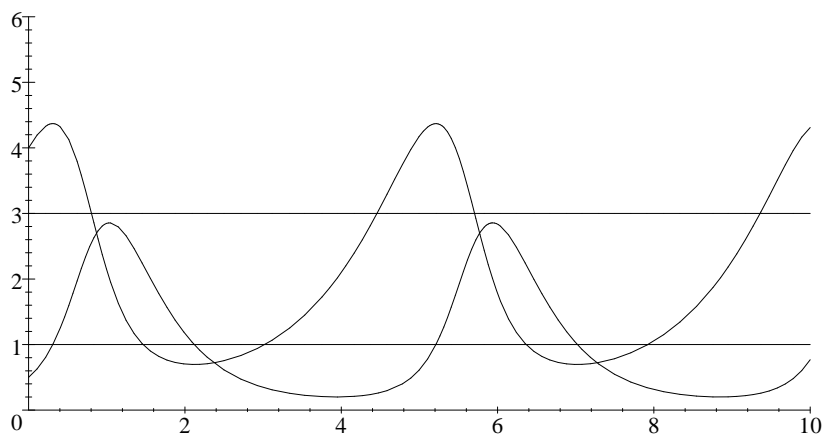
und

$$\frac{1}{T} \cdot \int_0^T R(s) ds = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \cdot \int_0^t R(s) ds = R_G .$$

Die Skizzen zeigen den mit Näherungsmethoden berechneten Verlauf der Lösungen B und R für verschiedene Konstanten.



$$b_+ = b_- = 1 \quad , \quad r_+ = \frac{1}{3} \quad , \quad r_- = 1 \quad , \quad B(0) = 4 \quad , \quad R(0) = \frac{1}{2}$$



$$b_+ = b_- = 1 \quad , \quad r_+ = \frac{1}{2} \quad , \quad r_- = 2 \quad , \quad B(0) = 4 \quad , \quad R(0) = \frac{1}{2}$$

Wir kommen nun auf die eingangs gestellte Frage nach dem Einfluß des Abfischens zurück : Dieses vermindert Beute- und Raubfische um den gleichen Prozentsatz, im Modell ist demnach eine zusätzliche Sterberate $a \cdot B(t)$ bei den Beutfischen und $a \cdot R(t)$ bei den Raubfischen zu berücksichtigen, wobei $a \geq 0$ die Intensität des Fischens wiedergibt. Das Modell (*) ist also

folgendermaßen zu modifizieren :

$$\begin{aligned} B'(t) &= (b_+ - a) \cdot B(t) - b_- \cdot B(t) \cdot R(t) \\ R'(t) &= r_+ \cdot B(t) \cdot R(t) - (r_- + a) \cdot R(t) \end{aligned} \quad (**)$$

Für $a < b_+$ stimmen die modifizierten Differentialgleichungen (**) bis auf Änderung der Konstanten mit den Differentialgleichungen (*) überein. Wir erhalten also für die modifizierten Mittelwerte

$$B_G^m = \frac{r_- + a}{r_+} \quad \text{und} \quad R_G^m = \frac{b_+ - a}{b_-} .$$

Mit wachsendem a (für $a < b_+$) wächst im Durchschnitt die Population der Beutefische, im Gegensatz zur Population der Räuberfische, d.h. mäßiges Abfischen begünstigt die Beutefische !

Ein entsprechendes Phänomen tritt bei der Schädlingsbekämpfung mit einem nicht art-spezifisches Mittel ein, z.B. bei der Insektenbekämpfung durch DDT. Die Schadinsekten als Pflanzenfresser entsprechen im Lotka-Volterra-Modell den Beutefischen, der Einsatz des nicht-spezifischen Mittels entpricht dem Abfischen, verschiebt also das Verhältnis von Schad- und Raubinsekten zugunsten der Schadinsekten; ein Resultat, das auch praktisch bestätigt wurde.