

# Räuber-Beute Beziehung

## 1 Information

### 1.1 Historisches

Im Raum um die Hudson Bay betrieb die Hudson's Bay Company einen einträglichen Handel mit Fellen u.a. von Luchsen und Schneehasen. Doch wie die akribischen Aufzeichnungen der Company zeigen, schwankten die Erträge nicht unerheblich:

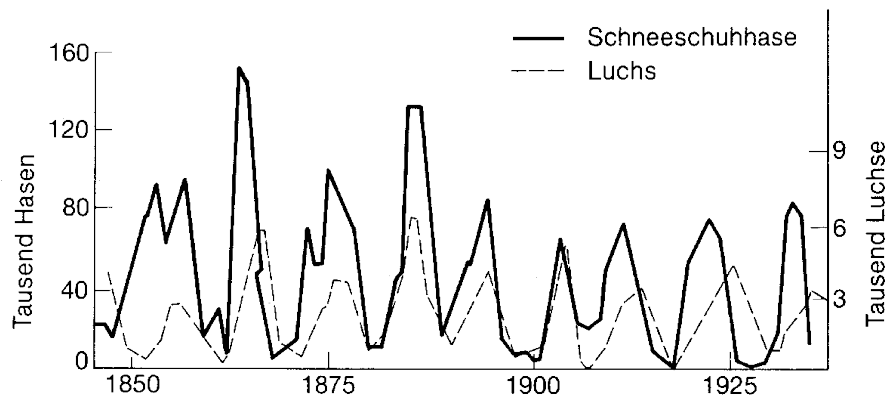


Abbildung 1: Daten der Hudson's Bay Company

Erstaunlich ist an diesen Aufzeichnungen, insbesondere wenn man von den angelieferten Fellen auf die Populationsgrößen zurückschließt, vor allem die erkennbare Regelmäßigkeit der charakteristisch zeitverschobenen Schwankungen mit einer Periode von ca. 7-10 Jahren.

Ähnliche periodische Schwankungen konnten auch bei Fischbeständen in der Adria nachgewiesen werden, wobei die Maxima der „Räuberpopulation“ stets mit einer gewissen Zeitverzögerung den Maxima der „Beutepopulation“ nachfolgten.

Diese Phänomene erweckten das Interesse sowohl des italienischen Mathematikers Vito Volterra als auch des amerikanischen Biophysikers Alfred Lotka: Sie wollten diesen Regelmäßigkeiten auf die Spur kommen.

Auf der Suche nach Gründen für die gegeneinander verschobenen Periodizitäten schlossen sie besondere Verhaltensweisen von Einzeltieren ebenso aus wie in der sozialen Organisation der Gattungen liegende Ursachen.

Ein Grund für diese Periodizität kann weder im Einzeltier, noch in der sozialen Organisation der Gattung gefunden werden. Erst, wenn die in dieser Gegend lebenden Schneehasen in das System einbezogen werden, können diese Zyklen erklärt werden. Da die Luchse hauptsächlich von Schneehasen leben und diese

kaum einen anderen Feind haben als die Luchse, zeigt sich in diesen Zyklen der Zusammenhang der beiden Populationen. Eine Vermehrung der Luchse führt dazu, daß sie sich ihrer eigenen Lebensgrundlage berauben und ihre Zahl abnimmt, bis sich die Schneehasenzahl wieder erholt hat. Deshalb hegte Lotka den Verdacht, die Ursache läge in spezifischen Räuber-Beute-Beziehungen der jeweils beteiligten Tier-Populationen.

<sup>1</sup>  
Ähnliche Überlegungen stellte auch Volterra bzgl. der adriatischen Fischbestände an.

Schließlich veröffentlichten beide unabhängig voneinander - Volterra 1925 und Lotka 1926 - ein mathematisches Modell zur Beschreibung der Dynamik von Räuber-Beute-Systemen, das von Hartmut Bossel 1985 in seinem Buch „Umweltdynamik“ in abgewandelter Form erneut veröffentlicht wurde.

## 1.2 Grundlagen des Modells

Je mehr Beutetiere vorhanden sind, desto mehr Räuber finden Nahrung. Die Population der Räuber nimmt verschoben zur Population der Beutetiere zu. Durch die Vernichtung der Beutetiere sinkt auf Grund der fehlenden Nahrung die Anzahl der Räuber. Zwischen Räuber und Beutetier entwickelt sich ein biologisches Gleichgewicht, das die Populationsdichten der betreffenden Arten in Grenzen hält.

Zahlreiche Faktoren beeinflussen die Struktur dieser Räuber-Beute-Beziehungen, beispielsweise: Nahrungsangebot, Raumkonkurrenz, Krankheitserreger, Stress, andere Räuber, Parasiten. Diese Parameter sind alle von der Populationsdichte der Tiere abhängig. Dagegen ist die Einflussgröße Klima von der Dichte unabhängig) (siehe auch Populationsdynamik<sup>2</sup>).

Einige quantitative Aspekte der Räuber-Beute-Beziehung haben 1925 und 1926 der österreichische Mathematiker Alfred James Lotka und der italienische Mathematiker und Physiker Vito Volterra in Gesetze (bekannt als Volterra-Gesetze) gefasst. Sie haben damit erstmals Aspekte der Populationsentwicklung unter interspezifischer Konkurrenz quantitativ formuliert:

- **Erstes Volterra-Gesetz (periodische Schwankung der Populationen):**  
Die Individuenzahlen von Räuber und Beute schwanken bei ansonsten konstanten Bedingungen periodisch und gegeneinander zeitlich versetzt.
- **Zweites Volterra-Gesetz (Konstanz der Mittelwerte):**  
Die durchschnittliche Größe einer Population ist konstant.
- **Drittes Volterra-Gesetz (schnelleres Wachstum der Beutepopulation):**  
Wird eine Räuber-Beute-Beziehung zeitlich begrenzt gestört, so erholt sich die Beutepopulation schneller als die Räuberpopulation.

Diese Gesetze sind streng allerdings nur dann anwendbar, wenn eine Beziehung nur zwischen zwei Arten besteht. Sie können allerdings auch bei komplexeren Nahrungsbeziehungen (mehrere Beutearten, mehrere Räuber, die in

---

<sup>1</sup><http://www.uni-klu.ac.at/gossimit/sdyn/lkom.htm>

<sup>2</sup><http://de.wikipedia.org/wiki/Populationsdynamik>

Nahrungskonkurrenz bezüglich der Beutearten stehen) zur groben Abschätzung verwendet werden.

Insbesondere das dritte Volterragesetz kann zur Abschätzung von Schädlingsbefall und Folgen einer Schädlingsbekämpfung in landwirtschaftlichen Monokulturen angewendet werden. So führten wenig artspezifische Insektizide häufig nach Beendigung des Spritzens zu einer Verschlimmerung des Schädlingsbefalls. Ursache war, dass neben den Pflanzenschädlingen vor allem auch Tiere geschädigt wurden, die von den Pflanzenschädlingen lebten. Wenn nun die Insektizidgabe beendet wurde, so konnten sich die Schädlinge mangels Feinden erheblich schneller vermehren. So führte die Schädlingsbekämpfung letztlich zu noch größeren Ernteeinbußen.

Eine sehr gute Computersimulation, welche die Räuber-Beute-Beziehung anschaulich macht, ist die Simulation Wator<sup>3</sup> von Alexander K. Dewdney.<sup>4</sup>

### 1.3 Ökofaktoren

Untersuchungen, die der US-amerikanische Zoologe und Ökologe Paul Errington für die Räuber-Beute-Beziehung zwischen Bismarratten und Minks durchgeführt hat, zeigen allerdings, dass es Ausnahmen von den Lotka-Volterra-Regeln gibt. So ist der Mink zwar der wichtigste Räuber der Bismarratte, die Populationsgröße der Bismarratte wird jedoch weniger durch die Zahl ihrer Räuber beeinflusst als durch die Besatzdichte des Territoriums. Die Populationsgröße der Beute wird in diesem Fall also nicht durch den Ökofaktor RRäuber sondern durch die Ökofaktoren „Nahrung“ und „Raum zur Anlage von Bauen“ begrenzt. Dies liegt daran, dass der Mink nur Jungtiere ohne geeigneten Bau erbeuten kann.<sup>5</sup>

## 2 Modellierung

Wir werden versuchen, dies mit einer Tabelle zu modellieren.

Wir nehmen an, dass zu einem Zeitpunkt  $t_0$  auf einer großen Insel die Anzahl der Schneehasen  $H_0$  ist und die der Luchse  $L_0$ . Wir nehmen an, dass Nahrungs- und Raumangebot die Zahl der Hasen nicht begrenzt, und dass nur jeweils diese eine Räuber- bzw. Beutepopulation existiert.

### 2.1 Hasen

Im nächsten Zeitabschnitt  $\Delta t$  wird sich die Zahl  $H$  der Hasen durch Fortpflanzung (vermindert um den natürlichen Abgang) um den Faktor  $f_{zuH}$  erhöhen. Ohne weitere Einschränkungen (begrenzte Nahrung, Raum, Feinde) wäre der Zuwachs (die Änderung) der Hasenzahl  $\Delta H = f_{zuH} \cdot H$ ; die Anzahl der Hasen würde exponentiell wachsen.

Nun untersuchen wir den Einfluß der Luchse: Im Zeitraum  $t_0$  fressen die Luchse einen Teil der Hasen. Wie viele das sind hängt von mehreren Faktoren ab. Wir erklären es über die Anzahl möglicher Begegnungen. Je häufiger sich die beiden Tierarten „über den Weg laufen“, desto mehr Hasen werden gefressen. Bei  $H$  Hasen und  $L$  Luchsen sind aber gerade  $H \cdot L$  Begegnungen möglich -

<sup>3</sup><http://de.wikipedia.org/wiki/Wator>

<sup>4</sup><http://www.leinweb.com/snackbar/wator/>

<sup>5</sup><http://de.wikipedia.org/wiki/Räuber-Beute-Beziehung>

die aber nicht alle stattfinden. Es scheint sinnvoll, dass die tatsächlich stattfindenden Begegnungen zu  $H \cdot L$  proportional sind. Also verringert sich die Anzahl der Hasen im Zeitraum  $\Delta t$  um  $f_{abH} \cdot H \cdot L$ .

Für die Änderung der Hasenanzahl gilt also im Zeitintervall  $\Delta t$ :

$$\Delta H = f_{zuH} \cdot H - f_{abH} \cdot H \cdot L \quad (1)$$

Nach dem Zeitintervall gilt dann für die Anzahl der Hasen:

$$H_{neu} = H_{alt} + \Delta H \quad (2)$$

$$= H_{alt} + f_{zuH} \cdot H_{alt} - f_{abH} \cdot H_{alt} \cdot L_{alt} \quad (3)$$

## 2.2 Luchse

Auch die Zahl der Luchse ändert sich: Der Zuwachs der Luchse hängt aber nicht nur von Geburten- und Sterberate ab, sondern auch sehr stark vom Nahrungsangebot, d.h. der Zahl der Hasen. Wir nehmen einmal an, dass die Zuwachsrate der Luchse zur Hasenanzahl  $H$  proportional ist. Sie ist natürlich auch zur Anzahl  $L$  der Luchse und damit zum Produkt  $H \cdot L$  proportional.

Da die Luchse keine natürlichen Feinde haben ist die Sterberate nur von der Zahl der Luchse abhängig. Damit erhalten wir für die Gesamt-Änderung im Zeitintervall  $\Delta t$ :

$$\Delta L = f_{zuL} \cdot H \cdot L - f_{abL} \cdot L \quad (4)$$

und für die Zahl der Luchse nach dem Zeitintervall  $\Delta t$ :

$$L_{neu} = L_{alt} + \Delta L \quad (5)$$

$$= L_{alt} + f_{zuL} \cdot H_{alt} \cdot L_{alt} - f_{abL} \cdot L_{alt} \quad (6)$$

## 2.3 Kopplung

Die Entwicklung der beiden Populationen wird durch die beiden Gleichungen (3) und (6) beschrieben. Diese beiden Gleichungen sind durch den Term  $L \cdot H$  gekoppelt. Ohne diese Kopplung würde die Hasenzahl exponentiell steigen, die Zahl der Luchse exponentiell sinken.

## 3 Tabelle

Wir haben es hier also mit mehreren Konstanten zu tun. Diese vermerken wir im Kopf der Tabelle:

Feld	Bezeichner	Startwert	Bedeutung
B5	$H_0$	120	Hasenanzahl zu Beginn
E5	$L_0$	15	Luchs-Anzahl zu Beginn
B6	$f_{zuH}$	0,27	Zunahmefaktor für die Hasen
B6	$f_{zuL}$	0,0015	Zunahmefaktor für die Luchse
B6	$f_{abH}$	0,018	Abnahmefaktor für die Hasen
B6	$f_{abL}$	0,27	Abnahmefaktor für die Luchse

*Beachte: Du musst wahrscheinlich hier im Zellenformat andere Nachkommastellen einstellen*

Erstelle eine Tabelle mit den Spaltenköpfen

- Zeitintervall
- Änderung Hasen
- Hasen
- Änderung Luchse
- Luchse

Prüfe genau, welche Formelbezüge absolut und welche relativ zu adressieren sind.

Im folgenden siehst Du die ersten zehn Zeilen dieser Tabelle

<b>H0</b>	<b>120</b>	<b>Lo</b>	<b>15</b>
<b>H+</b>	<b>0,2700</b>	<b>L+</b>	<b>0,00150</b>
<b>H-</b>	<b>0,0180</b>	<b>L-</b>	<b>0,27000</b>

Zeit- Intervall	Änderung Hasen	Hasen	Änderung Luchse	Luchse
0	-	120	-	15
1	0	120	-1,35	13,65
2	2,92	122,92	-1,23	12,42
3	5,7	128,62	-1,06	11,36
4	8,43	137,05	-0,88	10,48
5	11,14	148,2	-0,68	9,81
6	13,85	162,05	-0,47	9,34
7	16,51	178,56	-0,25	9,09
8	19	197,56	-0,02	9,07
9	21,09	218,66	0,24	9,31
10	22,41	241,06	0,54	9,85

Abbildung 2: Tabelle

*Bei mir stehen die Parameter in den Feldern B5 bis B7 und E5 bis E7; die eigentliche Tabelle beginnt in Zeile 15 mit den Spaltenüberschriften*

### 3.1 Graph

Stelle das Ergebnis (bis zum 60. Zeitintervall) als xy-Diagramm dar!

## 4 Varianten des Graphen

Am obigen Graphen sieht man die Verschiebung zwischen den Bestandskurven nicht sehr deutlich.

Deshalb erzeugen wir eine neue Tabelle. Die ursprüngliche Tabelle benennen wir in **ori** um, die neue in **Graph**.

In Zelle A 1 geben wir folgende Formel ein:

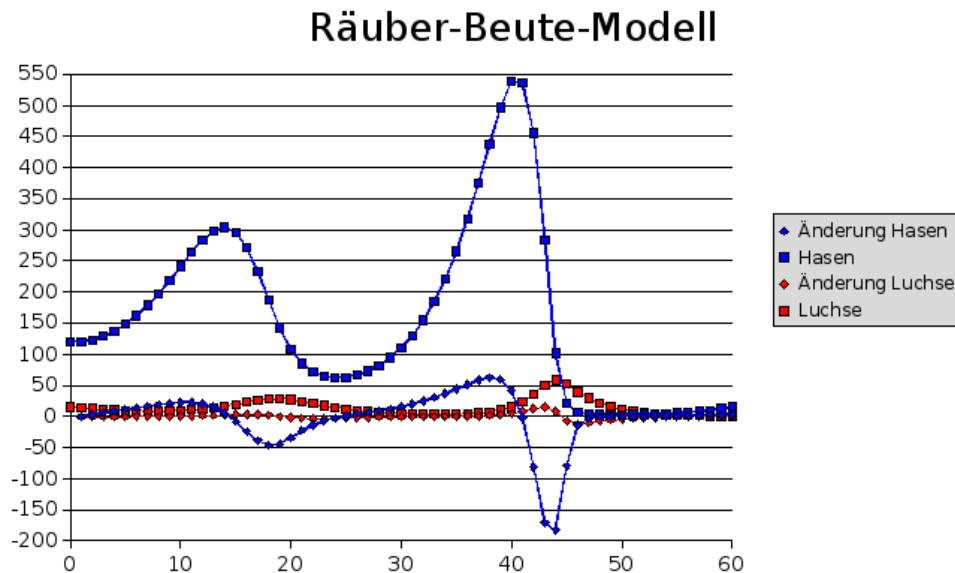


Abbildung 3: Graph1

=WENN(ori.A1<>““;ori.A1;““)

und kopieren diese auf den bisherigen Bereich.

#### 4.1

Unter den Hasen bricht eine Krankheit aus, die Ihre Zahl auf 50 Tiere reduziert. Wir nehmen an, dass diese gegen die Krankheit immun sind.

Untersuche, wie sich die Populationen entwickeln, wenn zu diesem Zeitpunkt 25; 11 bzw. 5 Luchse leben.

#### 4.2

Das Modell lässt negative Bestadzzahlen zu. Dies ist nicht realistisch. Kopiere die Tabelle und behebe diesen Fehler!

(Hinweis: WENN..DANN)

#### 4.3

Alle zehn Zeitabschnitte wird eine Treibjagd auf die Hasen veranstaltet. Wir nehmen an, dass dabei etwa 25% der Hasen geschossen werden, Untersuche hier die Auswirkungen.

(Hinweis: Überlege, wie du die Funktion REST nutzen kannst; Dann ist es sogar möglich, festzulegen, od die Treibjagd alle 10 Zyklen oder in anderen Zyklen veranstaltet wird.

## 5 stabile Verhältnisse

Es ist die Situation denkbar, dass sich weder die Zahl der Hasen, noch die der Luchse ändert. Wir prüfen, ob dies möglich ist.

Wir setzen also in den beiden Gleichungen (1) und (4) die linke Seite der Gleichung Null:

$$0 = f_{zuH} \cdot H - f_{abH} \cdot H \cdot L \quad (A) \quad (7)$$

$$0 = f_{zuL} \cdot H \cdot L - f_{abL} \cdot L \quad (B) \quad (8)$$

umgeformt:

$$f_{abH} \cdot H \cdot L = f_{zuH} \cdot H \quad (A1) \quad (9)$$

$$f_{abL} \cdot L = f_{zuL} \cdot H \cdot L \quad (B1) \quad (10)$$

In der ersten Gleichung können wir auf beiden Seite durch  $H$ , in der zweiten durch  $L$  dividieren und erhalten:

$$f_{abH} \cdot L = f_{zuH} \quad (A2) \quad (11)$$

$$f_{abL} = f_{zuL} \cdot H \quad (B2) \quad (12)$$

Wir lösen noch nach  $L$  bzw.  $H$  auf:

$$L = \frac{f_{zuH}}{f_{abH}} \quad (13)$$

$$H = \frac{f_{abL}}{f_{zuL}} \quad (14)$$

Für unser erstes Beispiel: ( $f_{zuH} = 0,3$ ;  $f_{abH} = 0,025$ ;  $f_{zuL} = 0,0015$ ;  $f_{abL} = 0,2$ ) folgt dann:

$$L = 12 \quad (15)$$

$$H = \frac{400}{3} = 133, \bar{3} \quad (16)$$

Prüfe diese Start-Werte, sowie Werte, die mal weniger, mal mehr davon abweichen!

## 6 Begrenzte Nahrung für die Hasen

Bisher sind wir davon ausgegangen, dass die Hasen über unbegrenzte Nahrungs-Ressourcen verfügen. Dies wird in der Realität meist nicht so sein.

Ohne die Luchse würde sich die Hasenpopulation nach den Regeln des logistischen Wachstums entwickeln.

Für den Zuwachs der Hasenpopulation bei logistischem Wachstum gilt die Verhulst-Gleichung:

$$\Delta H = f_{zuH} \cdot H_{alt} \cdot \left(1 - \frac{H}{S}\right) \quad (17)$$

Mit der Sättigungsgrenze  $S$

Durch diesen Term muss der Term  $f_{zuH} \cdot H_{alt}$  in 3 ersetzt werden.

## 6.1

Die Gleichungen lauten also:

$$H_{neu} = H_{alt} + f_{zuH} \cdot H_{alt} \cdot \left(1 - \frac{H}{S}\right) - f_{abH} \cdot H_{alt} \cdot L_{alt} \quad (18)$$

$$L_{neu} = L_{alt} + f_{zuL} \cdot H_{alt} \cdot L_{alt} - f_{abL} \cdot L_{alt} \quad (19)$$

Untersuche dies in einer neuen Tabelle mit den Parametern:

$$H_0 = 50 \quad f_{zuH} = 0,3 \quad f_{abH} = 0,025$$

$$L_0 = 8 \quad f_{zuL} = 0,0015 \quad f_{abL} = 0,2$$

$$H_0 = 150 \quad f_{zuH} = 0,3 \quad f_{abH} = 0,025$$

$$L_0 = 12 \quad f_{zuL} = 0,0015 \quad f_{abL} = 0,2$$

für die Sättigungsgrenzen

S = 1000; 804; 750; 500; 450; 400; 350 ; 300; 250; 200; 150; 100; 50!

## 7 Literatur

Leider gibt es nur wenig Literatur, die mathematisch nicht über das, was Ihr schon könnt, hinausgeht. Wenn ihr aber  $\frac{dN}{dt}$  als  $\Delta N$  lest und  $N(t), N_1(t)$  usw. als  $N_{alt}$ , solltet ihr einiges verstehen.

<http://home.arcor.de/sun-j/downloads/fhgm/AusarbeitungRaeuberBeuteSysteme.pdf>