

## WACHSTUM VON POPULATIONEN

- I Exponentielles Wachstum
- II Logistisches Wachstum

Bei ausreichenden Ressourcen und fehlender Einwirkung durch natürliche Feinde oder sonstiger Einflußgrößen, die das Wachstum beschränken, kommt es in Populationen zu fortgesetztem Anstieg der Zahl der Individuen. Verschiedene Modelle versuchen die zeitliche Entwicklung quantitativ zu erfassen. Das einfachste Modell bei unbegrenzten Ressourcen ist das exponentielle Wachstum.

### I Exponentielles Wachstum

Charakteristisch für das exponentielle Wachstum ist die Eigenschaft, dass der Zuwachs immer proportional zur vorhandenen Population erfolgt. Mathematisch lässt sich dieses Wachstum auch als eine geometrische Reihe beschreiben, wenn es sich dabei um diskrete Schritte handelt, oder durch eine Exponentialfunktion im kontinuierlichen Fall bzw. bei genügend großer Anzahl von Individuen. Der kontinuierliche Fall ist mathematisch einfacher zu handhaben als der diskrete Fall.

Das mathematische Modell des exponentiellen Wachstums ist, wie die meisten Modelle, natürlich nur eine Idealisierung, die in dieser vereinfachten Art in der Natur so nicht verwirklicht ist. Exponentielles Wachstum setzt voraus, dass es keine Begrenzung durch Ressourcen und Raum gibt. Diese Forderung ist in der Natur natürlich im Allgemeinen nicht erfüllt, zumindest nicht über längere Zeiträume hinweg. Wesentlich allerdings ist, dass jede Population das Potential für exponentielles Wachstum hat, daher ist dieses Modell auch so wichtig! Exponentielles Bevölkerungswachstum ist ein wichtiger Schlüsselfaktor in der Evolution, in dem es über die Selektion zu evolutionären Veränderungen kommt. Über kurze Zeiträume kann die Ressourcenfrage allerdings sehr wohl unerheblich sein und dann ist über diesen Abschnitt hinweg exponentielles Wachstum tatsächlich möglich. Das Wachstum von Bakterien, Insektenplagen (Heuschrecken), wucherndes Unkraut und nicht zuletzt das Bevölkerungswachstum von homo sapiens sind dafür beispielhaft. Für EW müssen folgende Modellannahmen erfüllt sein:

1. Abgeschlossene Population, kein Austausch mit anderen Populationen und keine Wanderungsbewegungen.
2. Konstante Geburten- und Sterberate, unbegrenzte Ressourcen.
3. Keine genetische Struktur. Die Nachkommen sind wie die Vorfahren, **alle Individuen** vermehren sich in der gleichen Weise.
4. Keine Altersstruktur und keine Größenstruktur.
5. Kontinuierliches Wachstum ohne Zeitlücken- aus einem Individuum geht in einer bestimmten Zeitspanne ein weiteres Individuum mit gleichen Eigenschaften hervor, aus diesem wiederum ein weiteres in einer ebenso langen Zeitspanne usw.

**Beispiel 1.** Bakterienpopulation  $N(t)$  als geometrische Reihe; Aus einer Bakterie geht innerhalb von 1 Stunde durch Zellteilung eine weitere Bakterie hervor. Wie groß ist die Anzahl von Bakterien nach 24 Stunden, wenn wir von einer einzigen Bakterie zu Beginn ausgehen?

$$\begin{aligned}
 N(0) &= 1 = 2^0 \\
 N(1) &= 2 = 2^1 \\
 N(2) &= 4 = 2^2 \\
 &\dots \\
 N(23) &= \dots 2^{23} = 8.388.608 \text{ Bakterien.} \\
 N(24) &= \dots 2^{24} = 16.777.216 \\
 N(t) &= N(0) 2^t \quad )
 \end{aligned}$$

Zu berücksichtigen ist bei allen diesen Beispielen, wie gezählt und wie die Indizierung verwendet wird:  $N(0)$  steht für die Anzahl der Bakterien zu Beginn des betrachteten Zeitraumes, also zur Zeit  $t = 0$  in diesem Beispiel bzw. zu Beginn der ersten Stunde.  $N(1)$  heißt nach der vollen ersten Stunde bzw. zu Beginn der zweiten Stunde,  $N(2)$  nach der vollen zweiten Stunde usw.  $N(23)$  heißt demnach nach Ablauf der vollen 23. Stunde, also zu Beginn der 24. Stunde. Im allgemeinen Sprachgebrauch bedeutet nach 1 Stunde daher nach Ablauf der ersten vollen Stunde usw. Die Antwort lautet daher: Nach 24 Stunden (= Zu Beginn der 25. Stunde) sind  $N(24) = 16.777.216$  Bakterien vorhanden.

Zur Schreibweise:  $N(t), N_{(t)}, N_t, X(t), X_{(t)}, X_t, X$  steht für die Anzahl Individuen zur Zeit  $t$

**Beispiel 2.** Bakterienpopulation; Aus 1 Bakterie geht innerhalb von 3 Stunden eine weitere Bakterie hervor. Wie groß ist ihre Anzahl nach 1 Tag, wenn von 10 Bakterien zur Zeit  $t = 0$  ausgegangen wird ?

$N(0) = 10$	$10 \cdot 2^0$
$N(3) = 20$ (2 x 10)	$10 \cdot 2^1$
$N(6) = 40$ (2 x 20)	$10 \cdot 2^2$
$\dots$	
$N(24) = 2560$	$10 \cdot 2^8$

$$\text{Allgemein: } N(t) = 10 \cdot 2^{t/3}, \tag{1}$$

..wenn von Verdoppelungszeiten ausgegangen und  $t$  in Stunden angegeben wird. Der Exponent  $t/3$  berücksichtigt, dass die Verdoppelungsschritte nur alle 3 Stunden erfolgen.

Die angeführten Gleichungen können als Exponentialfunktion geschrieben werden, in dem die Basis 2 durch die Basis e ersetzt wird:

$$2 = e^{\ln(2)}; \quad 2 = e^{0,693}$$

$$N(t) = 10 \cdot e^{0,693 \cdot t/3}, \text{ bzw.}$$

$$N(t) = N(0) \cdot e^{0,693 \cdot t/3}$$

$$\text{Allgemeine Form: } N(t) = N(0) \cdot e^{r \cdot t} \tag{2}$$

In halblogarithmischer Darstellung ist die Exponentialfunktion eine Gerade:

$$\ln N(t) = \ln N(0) + r \cdot t \quad (3)$$

### Intrinsische Wachstumsrate $r$

Der Parameter  $r$  wird als die intrinsische Wachstumsrate bezeichnet, seine Einheit ist  $[t^{-1}]$ , die anschauliche Bedeutung ist die einer Änderungsrate pro Individuum (Zuwachs in der Zeiteinheit pro Individuum). Es handelt sich dabei einfach um die Ableitung der Funktion (3) nach der Zeit:

$$\frac{d \ln N(t)}{dt} = r$$

Nach der Kettenregel ist:  $\frac{d \ln x}{dt} = \frac{d \ln x}{dx} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$

Auf die Wachstumsrate angewendet:

$$\begin{aligned} \frac{d \ln N(t)}{dt} &= r \\ \frac{1}{N(t)} \frac{dN}{dt} &= r \\ \frac{dN}{dt} &= N(t) r \end{aligned} \quad (4)$$

Gleichung (4) ist eine Differentialgleichung und Gleichung (2) ist die zugehörige integrierte Form.

### Verdoppelungszeit $t_D$ :

Nach der Verdoppelungszeit  $t_D$  ist die zur Zeit  $t=0$  vorhandene Population auf das Doppelte angewachsen:

$$\begin{aligned} N(t_D) &= N(0)e^{r t_D} \\ N(t_D) &= 2 N(0) \\ 2N(0) &= N(0)e^{r t_D} \\ t_D &= \frac{\ln(2)}{r} \end{aligned} \quad (5)$$

### Replikationsrate $R$

$R = e^r$ , (Anzahl der Nachkommen + 1) pro Tag, bzw. allgemein pro Zeiteinheit; 1 steht für das Individuum aus denen die Nachkommen hervorgehen.  
Replikation = Vervielfältigung.

$R = e^{r \cdot t}$ ; Vorsicht bei den Einheiten,  $r$  und  $t$  müssen einheitenkompatibel sein !!

Ist z.B.  $r = 0,69 \text{ d}^{-1}$ , dann ist die Replikationsrate  $R = e^{0,69 \cdot 1}$ , d.h.  $R = 2$  pro Tag, aus einem Individuum geht ein weiteres hervor, in Summe sind also nach einem Tag 2 Individuen vorhanden.

Zur Übung

**Beispiel 3.** In einer Bakterienkultur verdoppelt sich im Zeitabstand von 5 Stunden die Anzahl der Individuen. Wie groß ist die Wachstumsrate  $r$ , in  $[\text{h}^{-1}]$ , in  $[\text{d}^{-1}]$  ?

**Beispiel 4.** Nach 5,5 Tagen werden in einer Bakterienkultur 1520 Individuen gezählt. Zu Beginn der Beobachtung waren nur 65 Individuen in der Schale. Welchen Wert hat die Verdoppelungszeit?

**Tab.1: Schätzwerte für  $r$  und Verdoppelungszeiten unterschiedlicher Organismen (Gotelli, 2001)**

Spezies	Gewöhnlicher Name	$r = [dN/N \cdot dt]$ [Tage]	Verdoppelungszeit
T-Phage	Virus	300,0	3,3 min
Escherichia coli	Bakterium	58,7	17 min
Paramecium caudatum	Protozoe	1,59	10,5 Std
Tribolium castaneum	Mehlkäfer	0,101	6,9 Tage
Rattus norvegicus	Braune Ratte	0,0148	46,8 Tage
Bos taurus	Rind	0,001	1,9 Jahre
Avicennia marina	Mangrove	0,00055	3,5 Jahre

Das einfache Modell des exponentiellen Wachstums mit der Wachstumsrate  $r$  als Parameter hat den Nachteil, dass es in dieser Art in der Natur nicht existiert. Organismen werden geboren, leben eine gewisse Zeitspanne, in der sie sich vermehren (oder auch nicht), um abschließend zu sterben. Realitätsnähere Modelle müssen daher Geburtsraten und Todesraten berücksichtigen. In einer Population ist die Änderungsrate  $r$  der Anzahl der Individuen maßgeblich. Mit Geburtenrate und Sterberate steht  $r$  in einem einfachen Zusammenhang:  $r$  ist die Differenz aus Geburtenrate – Sterberate:

$$\frac{1}{N(t)} \frac{d N(t)}{dt} = b + d \tag{6}$$

$$r = b + d$$

- $b$  Geburtenrate
- $d$  Sterberate, im allgemeinen ist  $d < 0$ , daher
- $r$  Wachstumsrate (intrinsic rate of increase);  $r = b + d$ . In der Literatur findet man häufig  $r = b - d$ ; diese Schreibweise ist angebracht, wenn von einer positiven Sterberate ausgegangen wird, was mathematisch natürlich nicht ganz korrekt ist.

Eigentlich ändert sich nicht allzu viel, die Population als Einheit betrachtet hat für den Beobachter eine Wachstumsrate, die sich linear aus der Geburtenrate und der Sterberate zusammensetzt.

**Beispiel 5.** Paramecium teilt sich unter günstigen Bedingungen in 11 Stunden. Ein einzelnes Individuum bekommt also 3 Babies in 22 Stunden - im Sinne einer Geburtenrate anstelle einer Replikationsrate. Zu berechnen sind Wachstumsrate, Geburtenrate und Sterberate unter der Annahme:

- a) kein Individuum stirbt
- b) 50% der Individuen sterben bei der Teilung
- c) 10% der Individuen sterben bei der Teilung

ad a)

Nach 22 Stunden sind aus einem Paramecium 4 hervorgegangen. Einheitenkonforme Angabe in Tagen:  $22h = 0,917d$

$$N(t) = N(0) \cdot e^{r \cdot 0,917}$$

$$4 = 1 \cdot e^{r \cdot 0,9167}$$

$$r = \ln(4)/0,9167$$

$$\mathbf{r = 1,5123 d^{-1}}$$

$$\text{Replikationsrate } R = e^{r \cdot 1}; R = 4,537 \text{ Individuen pro Tag}$$

Die Wachstumsrate beträgt 1,512 Individuen pro Tag und pro Individuum (vgl. Gl. 4). In diesem speziellen Fall ohne Todesfälle ist die Wachstumsrate gleich der Geburtenrate!

Es ist unerheblich für die Bestimmung von r, b und d in welchen Zeiträumen gerechnet wird. Im vorliegenden Fall wurde die Situation nach 2 Teilungszyklen als Zeitraum gewählt, genauso gut kann nur ein Teilungszyklus oder beliebig viele Teilungszyklen betrachtet werden.

ad b)

Aus 2 Individuen gehen 2 Individuen hervor. Die Wachstumsrate beträgt r daher  $r = 0$ . Die Geburtenrate bleibt gleich  $b = 1,512 d$ , die Sterberate d ist gleich hoch wie die Geburtenrate  $d = 1,512$

ad c)

Gehen wir von 10 Bakterien aus, so stirbt eines vor oder bei der Teilung, aus den restlichen 9 gehen 18 Bakterien aus einem Teilungszyklus hervor.

Wir betrachten dazu nur den Zustand nach der ersten Teilung, d.h. nach 11 Stunden bzw. 0,4583 Tagen:

$$N(0,4583) = N(0) \cdot e^{r \cdot 0,4583}$$

$$18 = 10 \cdot e^{r \cdot 0,4583}$$

$$r = \ln(18/10)/0,4583$$

$$\mathbf{r = 1,2825 d^{-1}}$$

Nun setzt sich die Wachstumsrate additiv aus Geburtenrate plus Sterberate zusammen. Betrachten wir zunächst nur Geburten, dann gehen aus 10 Bakterien 20 hervor, wie bereits oben berechnet:  $b = 1,5123$

Betrachten wir nur Sterbefälle, dann bleiben von 10 Bakterien 9 übrig. Damit kann nun die Sterberate berechnet werden:

$$N(0,4583) = N(0) \cdot e^{d \cdot 0,4583}$$

$$9 = 10 \cdot e^{r \cdot 0,4583}$$

$$d = \ln(9/10)/0,4583$$

$$\mathbf{d = -0.2298}$$

Zu beachten ist, das die Sterberate negativ ist !!

$$r = b + d$$

$$r = 1,5123 - 0,2299$$

$$\mathbf{r = 1,2824}$$

also exakt das Ergebnis, das die vorherige Rechnung ergab.

Der Beweis lässt sich durch Nachrechnen auch noch anders zeigen:

$$r = b + d$$

Nach einem Teilungszyklus:

$$\ln(18/10)/0,4583 = \ln(20/10)/0,4583 + \ln(9/10)/0,4583$$

$$\ln(18/10) = \ln(20/10) + \ln(9/10)$$

Auflösen der Logarithmen:

$$\ln(18) - \ln(10) = \ln(20) - \ln(10) + \ln(9) - \ln(10)$$

$$\ln(18) = \ln(20) + \ln(9) - \ln(10)$$

$$\ln(18) = \ln(20 \cdot 9/10) = \ln(18) \quad \text{q.e.d.}$$

## Variationen des einfachen exponentiellen Wachstumsmodells

### a) Kontinuierliches vs. diskretes Bevölkerungswachstum

Die Populationszahl  $N_t$  kann als geometrische Reihe angeschrieben werden, mit einem jährlichen Zuwachs, der diskreten Wachstumsrate  $r_d$  (beachte den Unterschied zur intrinsischen Wachstumsrate)

$$N_{t+1} = N_t(1 + r_d)$$

$$\lambda = 1 + r_d$$

$$N_{t+1} = N_t \lambda$$

Allgemein:

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

$$N_t = N_0 e^{\ln(\lambda)t}$$

Geburten und Todesfälle treten in Populationen meistens nicht gleich verteilt über die Zeit auf. Häufig sind Geburten zu bestimmten Zeiten gepulst, während Todesfälle eher gleichmäßig über das Jahr verteilt auftreten. Insgesamt kann zwar über einen längeren Zeitraum hinweg eine exponentielle Entwicklung der Population beobachtet werden, der zeitliche Verlauf im Detail ist aber gekennzeichnet durch Spitzen während der Häufung der Geburten und kontinuierliche Abnahme während eines Jahres gefolgt von einer weiteren Spitze größer als die vorhergehende. Die Zeitfunktion sieht in der graphischen Darstellung dadurch wie ein Sägeblatt aus (Abb.1, nach Gotelli).

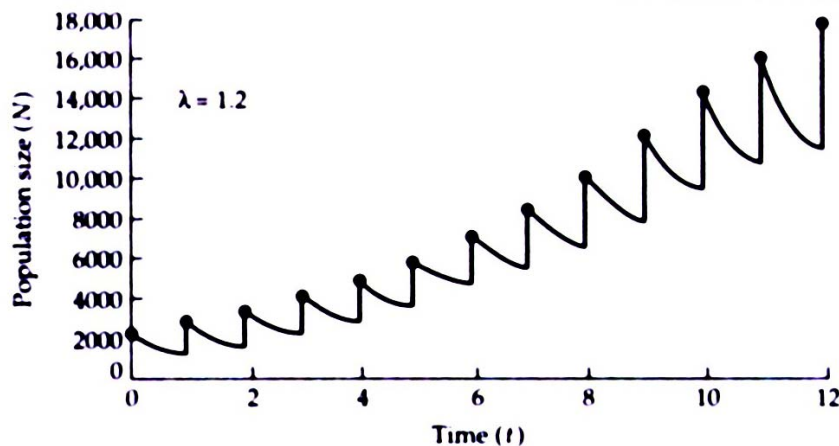


Abb: Diskretes Populationswachstum. Geburtenpuls zu Beginn eines Jahres gefolgt von gleich bleibender Sterberate während des Jahres.

b) Umweltstochastizität (Zufällige Umwelteinflüsse, Environmental stochasticity)

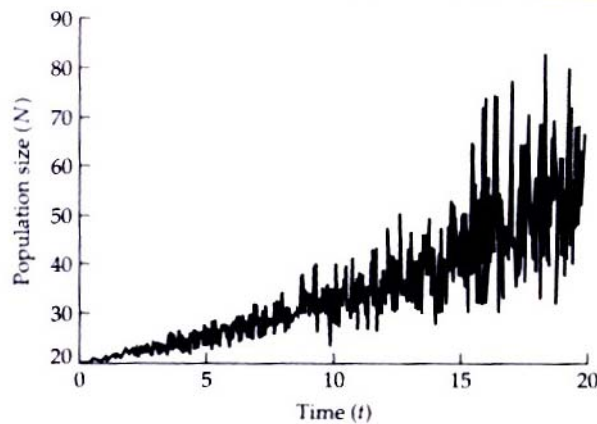
Für große Populationen und zeitlich konstante Geburtenraten und Sterberaten ist das kontinuierliche Modell unter Umständen eine gute Näherung. Dieses Modell ist deterministisch, das Ergebnis hängt nur von den Eingangsgrößen ab, es gibt keine statistischen Schwankungen. In der Natur sind Geburtenrate und Sterberate aber statistischen Schwankungen unterworfen, die nicht vorhersagbar sind. Diese Variabilität, die mit der Variabilität von Umweltparametern zusammenhängt (z.B. gute und schlechte Jahre), wird daher als Umwelt-Stochastizität (Umweltrauschen) bezeichnet.

$$\bar{N}_t = N_0 e^{\bar{r}t} \tag{7}$$

Zur Vorhersage von  $N_t$  wird für  $r$  ein Durchschnittswert  $\bar{r}$  verwendet.  $\bar{N}_t$  ist daher aufgrund der Fehlerfortpflanzung mit beträchtlichen Unsicherheiten behaftet. Die Varianz von  $N_t$  ist gegeben durch:

$$\sigma_{N_t}^2 = N_0^2 e^{2\bar{r}t} (e^{\sigma_r^2 t} - 1) \tag{8}$$

Die Varianz von  $N_t$  als quantitatives Maß für die Unsicherheit der Vorhersage nimmt mit der Zeit zu. Ähnlich wie bei Wettervorhersagen werden auch Vorhersagen in der Ökologie immer unsicherer je weiter sie in die Zukunft reichen (Abb.2., nach Gotelli).



**Abb.2: Exponentielles Wachstum moduliert durch zufällige Umwelteinflüsse. In diesem Beispiel schwankt die Wachstumsrate zufällig während der Zeit.  $N_0 = 20$ ;  $r = 0.05$ ;  $\sigma_r^2 = 0.0001$**

### c) Demographische Stochastizität

In einer Population sind Geburt und Tod nicht kontinuierliche sondern diskrete Ereignisse, die sequentiell aufeinander folgen. Die Reihenfolge ist aber keinesfalls festgelegt, sondern irgendwie verteilt. So kann in einer Population im Durchschnitt auf 2 Geburten (G) 1 Todesfall (T) kommen. Die „perfekte“ (=deterministische) Reihenfolge würde dann so aussehen: ....GGTGGTGGTGGTGGT....In der Realität ist die Reihenfolge von G und T aber sehr variabel, z.B. können zufällig 3 Todesfälle hintereinander auftreten, etwa GTTTGTGGGGTTGGTGGTGT...Im Modell der demographischen Stochastizität hängt die Wahrscheinlichkeit von Geburt oder Tod von den relativen Größen von G und T ab:

$$p(\text{Geburt}) = b/(b+d);$$

$$p(\text{Tod}) = d/(b+d);$$

In einer Schimpansenpopulation sei  $b = 0.55$  und  $d = 0.50$ ,  $r = 0.05$ , die Verdoppelungszeit = 13.86 Jahre.

$p(b) = 0.524$ ;  $p(d) = 0.476$  (zu beachten  $p(b) + p(d) = 1$ ). Die Wahrscheinlichkeit einer Geburt ist nur leicht höher als die Wahrscheinlichkeit eines Todesfalls, die Population nimmt also im Durchschnitt zu. Bei kleinen Populationen ist nun die Vorhersage der Populationsentwicklung sehr unsicher. Auch bei positivem  $r$  besteht ein Risiko auszusterben, vor allem bei kleinen Populationen. Die Wahrscheinlichkeit auszusterben hängt sehr von der Größe der noch vorhandenen Restpopulation ab:



$P(\text{Aussterben}) = (d/b)^{N(0)}$ ; Im Beispiel der Schimpansen ist für  $N(0) = 50$  die Aussterbe-Wahrscheinlichkeit 0,9%, bei 10 Schimpansen aber bereits 38,6% !!

## II Logistisches Wachstum

Das soeben behandelte Modell des exponentiellen Wachstums berücksichtigt nicht die Rückkoppelung der Bevölkerungsdichte auf das weitere Wachstum, wie es aber in der Natur praktisch überall der Fall ist. In der Ökologie gab es zu dieser Frage zwei Denkschulen:

Eine Schule (Andrewartha & Birch, 1954) propagierte im Prinzip ein exponentielles Wachstumsmodell, das in mehr oder weniger unregelmäßigen Abständen immer wieder durch katastrophale Ereignisse abrupt beendet wird. Nach dem erfolgten Massensterben beginnt dann ein erneuter Zyklus mit exponentiellem Wachstum. Wesentlich in dieser Vorstellung ist, dass der Auslöser des katastrophalen Ereignisses, das zum Ende des exponentiellen Wachstums führt, **von der Populationsdichte unabhängig** ist. Es gibt also keine Rückkoppelung.

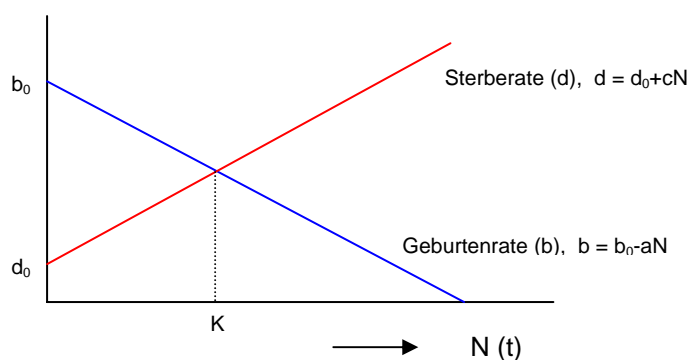
Die zweite, inzwischen allgemein akzeptierte, Denkschule sieht in der zunehmenden Populationsdichte eine negative Rückkoppelung auf die Wachstumsrate durch Reduzierung der Geburtenrate oder Erhöhung der Sterberate oder eine Kombination davon.

### Annahmen für logistisches Wachstum:

1. Abgeschlossene Population, kein Austausch mit anderen Populationen und keine Wanderungsbewegungen.
2. Keine genetische Struktur. Die Nachkommen sind wie die Vorfahren, alle Individuen vermehren sich in der gleichen Weise.
3. Keine Altersstruktur und keine Größenstruktur.
4. Kontinuierliches Wachstum ohne Zeitlücken- aus einem Individuum geht in einer bestimmten Zeitspanne ein weiteres Individuum mit gleichen Eigenschaften hervor, aus diesem wiederum ein weiteres in einer ebenso langen Zeitspanne usw.
5. Konstante Umweltkapazität (Carrying capacity). Die Verfügbarkeit der Ressourcen ist zeitlich konstant.
6. Lineare Dichteabhängigkeit: Die Geburten- und Sterberate, bzw. die Wachstumsrate, nehmen linear mit der Dichte (Anzahl der Individuen) ab

Annahmen (1) bis (4) sind gleich wie bei exponentiellem Wachstum.

**Abb: Lineare Abhängigkeit der Geburtenrate und Sterberate von N. K = Umweltkapazität**



$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

$$b = b_0 - aN$$

$$d = d_0 + cN$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_0 - aN - d_0 - cN)N$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_0 - d_0 - (a + c)N)N$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_0 - d_0)N \left( 1 - \frac{a + c}{b_0 - d_0} N \right)$$

$$r = b_0 - d_0$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{a + c}{b_0 - d_0} N \right) \quad (9)$$

### Umweltkapazität, carrying capacity

$$K = \frac{b_0 - d_0}{a + c} \quad (10)$$

K heißt Umweltkapazität. Nachdem  $a, b_0, c, d_0$  jeweils Konstante sind, ist auch K konstant. K ist die maximale Populationsgröße, die in einer Umgebung stabil existieren kann. Alle limitierenden Faktoren sind darunter subsumiert. K eingesetzt in (9) ergibt die logistische Wachstumsgleichung.

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (11)$$

Das erste Mal (soweit bekannt) wurde diese Gleichung von Verhulst 1838 aufgestellt. Der Term  $(1 - N/K)$  ist der nicht genutzte Anteil der Umweltkapazität.

Lösung der logistischen Gleichung mittels Partialbruchzerlegung:

Die allgemeine Form der Gleichung ist:  $\frac{dN}{dt} = -\frac{r}{K}N^2 + rN$

Die quadratische Gleichung  $-\frac{rN^2}{K} + rN$  hat die Lösungen  $N_1=0$  und  $N_2=K$

$$-\frac{rN^2}{K} + rN = -\frac{r}{K}(N)(N-K) \quad (N \neq K)$$

$$\text{daher ist } \frac{dN}{dt} = -\frac{r}{K}(N)(N-K) \quad (N \neq K)$$

Lösung mit Trennung der Variablen:

$$\frac{dN}{(N)(N-K)} = -\frac{r}{K} dt$$

Partialbruchzerlegung:

$$\frac{1}{(N)(N-K)} = \frac{1}{K} \left( \frac{1}{N-K} - \frac{1}{N} \right)$$

$$\left( \frac{1}{N-K} - \frac{1}{N} \right) dN = -rdt$$

Die Integration liefert:

$$\ln|N-K| - \ln|N| = -rt + c$$

$$\ln \left| \frac{N-K}{N} \right| = -rt + c$$

$$\left| \frac{N-K}{N} \right| = Ce^{-rt} = Ce^{-rt}; C = e^c$$

$$\frac{N-K}{N} = Ce^{-rt}$$

$$N_t = \frac{K}{1 - Ce^{-rt}} \quad (13)$$

Bestimmung von C aus der Randbedingung für  $t = 0$ ,  $N_{(t=0)} = N_0$  führt zur Lösung

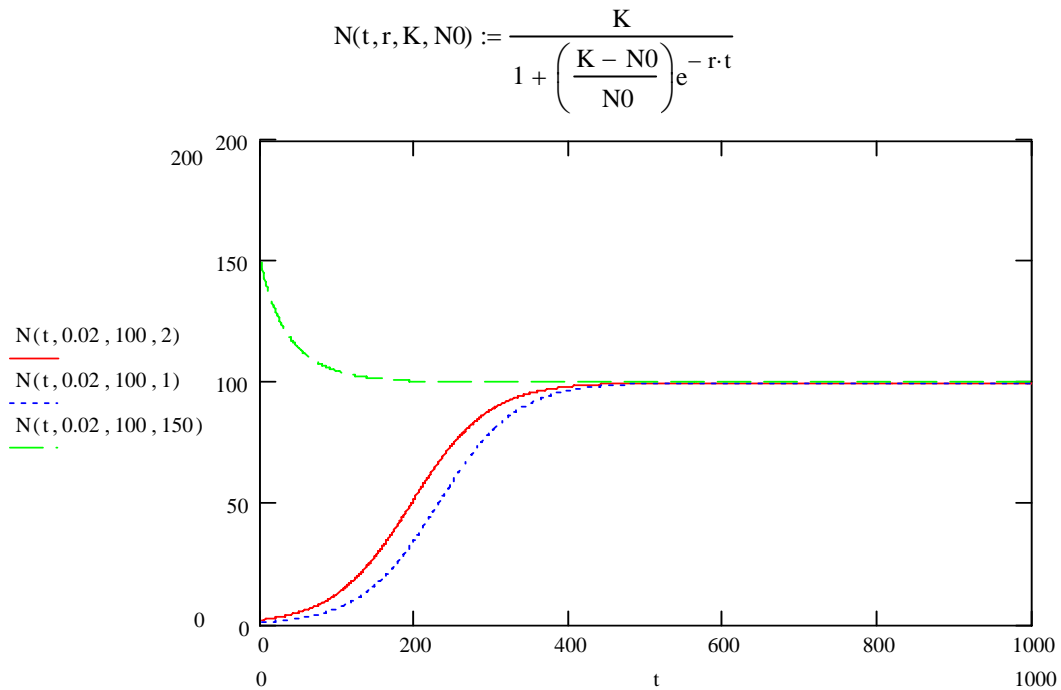
$$C = \frac{N_0 - K}{N_0}$$

Einsetzen in (13)

$$N_t = \frac{K}{1 - [(N_0 - K)/N_0]e^{-rt}}, \text{ bzw.} \quad (14)$$

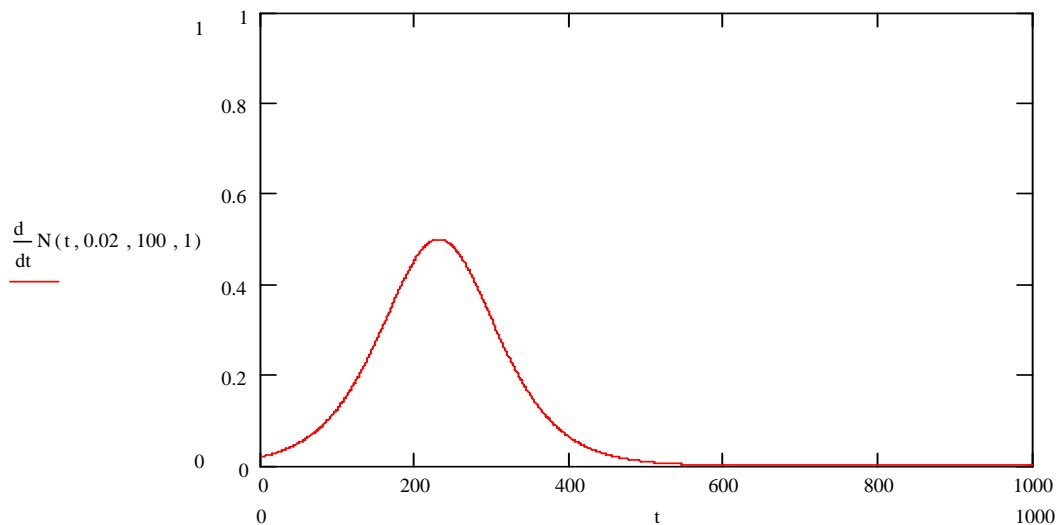
$$N_t = \frac{K}{1 + [(K - N_0)/N_0]e^{-rt}}$$

**Abb: Berechnungsbeispiele für unterschiedliche Werte von r, N<sub>0</sub> und K**



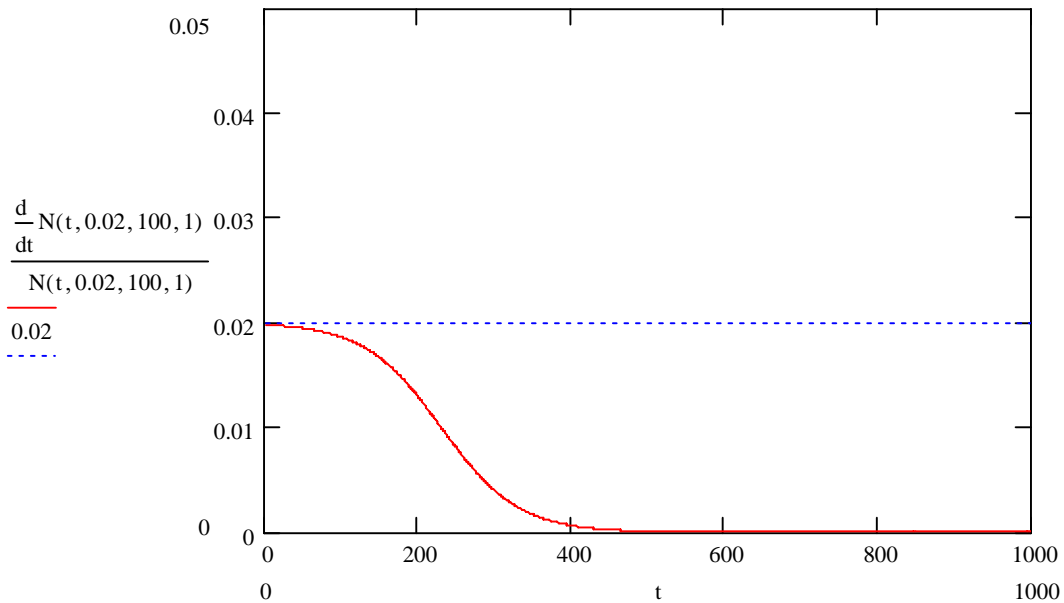
Unabhängig von den Anfangsbedingungen wird immer der stabile Endzustand mit  $N(\infty) = K$  erreicht. Bei kleinen Anfangspopulationen ist der untere Teil der Kurve durch vorwiegend exponentielles Wachstum bestimmt. Je kleiner die anfängliche Kopfzahl der Population umso mehr ist die Wachstumskurve entlang der Zeitachse nach rechts verschoben, ohne Änderung der Kurvenform abgesehen vom kleineren Startpunkt. Bei Ausgangspopulationen  $> K$  nimmt zu Beginn die Population ab und nähert sich für große  $t$  der Umweltkapazität. Dieser Fall ist in dieser Form in der Natur nicht gegeben, ist aber eine Population bereits bei ihrer Umweltkapazität angelangt, dann führt eine Verringerung der Umweltkapazität zu einer Abnahme der Population in der dargestellten Weise.

**Abb: Abhängigkeit der Wachstumsrate von der Zeit**



Das Populationswachstum  $dN/dt$  erreicht das Maximum bei  $K/2$ , für Werte von  $N_t > K/2$  geht das Wachstum in weiterer Folge asymptotisch gegen Null.

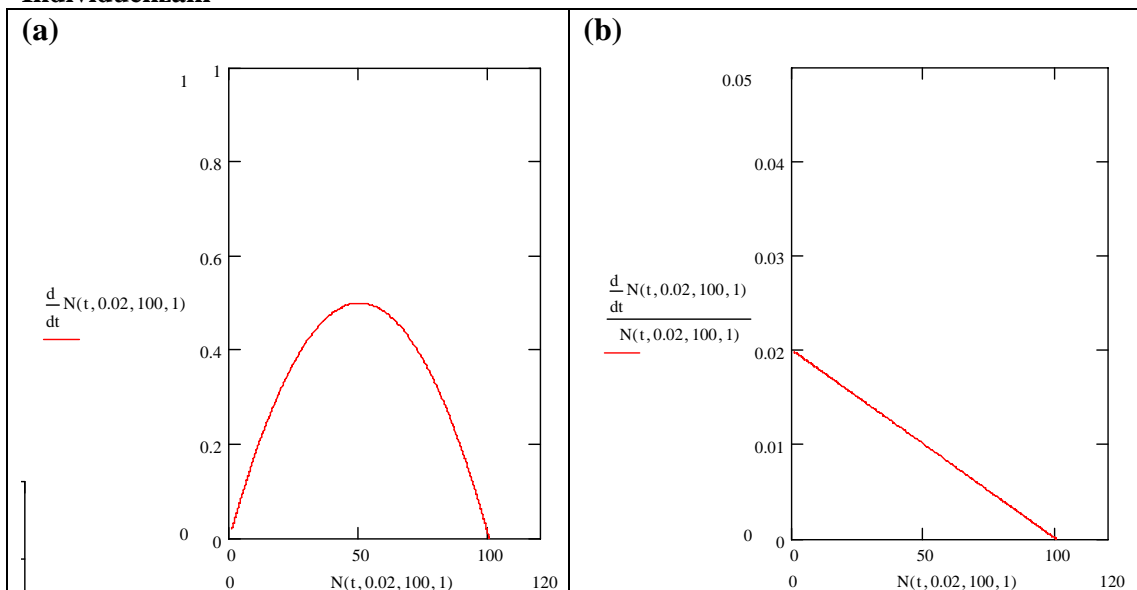
**Abb: Abhängigkeit der Wachstumsrate pro Individuum von der Zeit t**



Für kleine Populationen ( $N_t \ll K$ ) ist zu Beginn der zeitlichen Entwicklung die Wachstumsrate pro Individuum annähernd konstant, im dargestellten Beispiel annähernd bei 0.02. Diese, gewissermaßen normierte Wachstumsrate, geht mit zunehmender Population auf Null zurück. Damit kommt das weitere Wachstum zum Erliegen. Im Falle eines exponentiellen Wachstums bleibt diese Wachstumsrate zeitlich konstant. In der Abbildung ist dieses durch die strichlierte blaue Linie bei  $r = 0.02$  dargestellt.

Das Wachstum pro Individuum ( $1/N \cdot dN/dt$ ) hängt linear von der Individuenzahl ab:

**Abb: (a) Abhängigkeit des Populationswachstums von der Populationsgröße und (b) lineare Abhängigkeit des Populationswachstums pro Individuum ( $1/N \cdot dN/dt$ ) von der Individuenzahl**



## Variationen des logistischen Wachstums

### Zeitverzögerung (Time lag)

Das Modell nimmt eine unmittelbare Rückkoppelung des Zuwachses auf die Wachstumsrate an, siehe Dgl (11). In der Natur ist aber die Rückkoppelung fast immer zeitverzögert zum Zuwachs: Eine Vogelpopulation nimmt in einer Brutperiode zu, in der nächsten Brutperiode aber wirkt sich erst die höhere Populationsdichte aus usw.

Zeitverzögerung  $\tau$ :

$$\frac{d N_t}{dt} = r N_{t-\tau} \left( 1 - \frac{N_{t-\tau}}{K} \right) \quad (14)$$

Verhalten dieser zeitverzögerten Differentialgleichung wird bestimmt durch  $r \cdot \tau$

- (1) - Zeitverzögerung  $\tau$
- (2) -  $1/r$ , die Antwortzeit der Population

Fallunterscheidung:

- (1)  $0 < r\tau < 0.368$       langsamer Anstieg bis zu K
- (2)  $0.368 < r\tau < 1.57$       gedämpftes Überschwingen
- (3)  $r\tau > 1.57$       Überschwingen mit stabiler Periodizität um K ohne Einstellung eines stabilen Gleichgewichtspunktes

Die Amplitude nimmt mit  $r \cdot \tau$  zu, unter Umständen kann bei sehr großen Amplituden durch das Unterschwingen auch Aussterben eintreten.

Periodenzyklus ist immer ungefähr  $4\tau$ , unabhängig von  $r$ .

## Diskretes Bevölkerungswachstum

$$N_{(t+1)} = N_{(t)} + r_d \cdot N_{(t)} (1 - N_{(t)}/K)$$

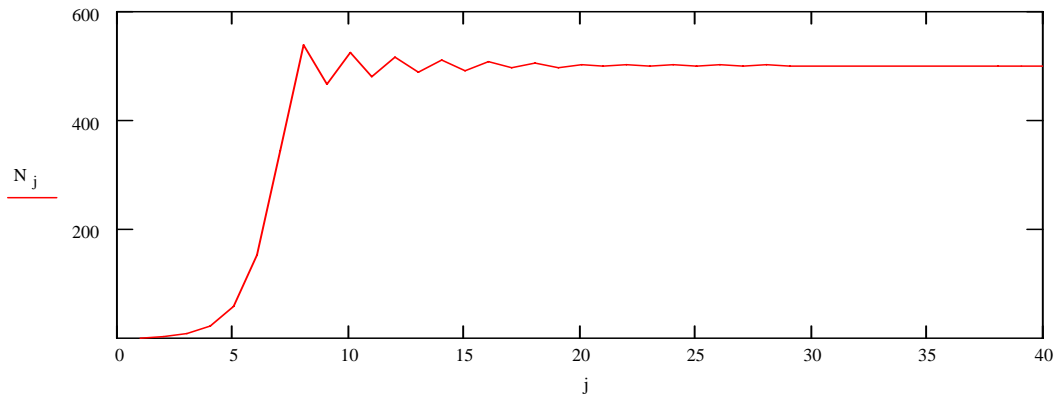
$r_d$  = diskretes Wachstumsrate, z.B. x% pro Jahr

Die inhärente Zeitverzögerung  $\tau = 1$ ,  $r_d$  bestimmt die Dynamik des Systems:

- (1)  $r_d < 2.000$       gedämpftes Einschwingen auf K
- (2)  $2.000 < r_d < 2.449$       Stabile Periodizität um K
- (3)  $2.449 < r_d < 2.57$       Komplexe Periodizität
- (4)  $r_d > 2.570$       Aperiodisches = chaotisches Zeitverhalten

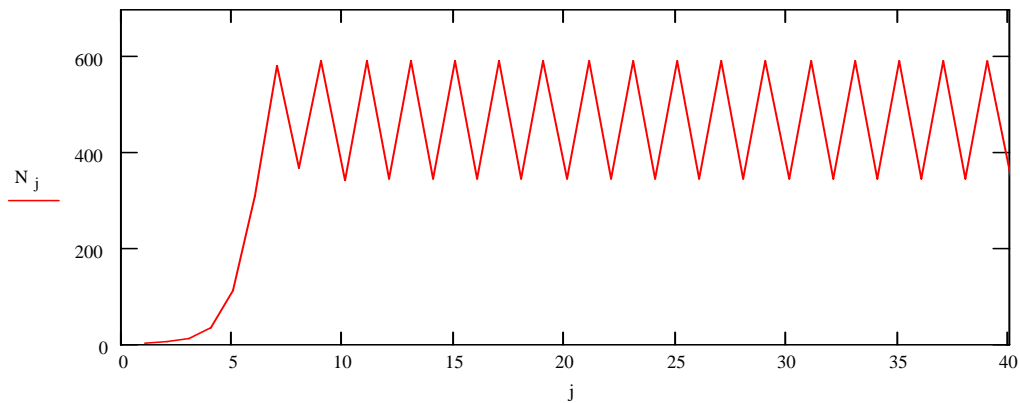
**Abb: Diskretes logistisches Wachstum;  $r < 2.000$ : Gedämpftes Einschwingen auf Umweltkapazität  $K$**

$$N_{j+1} := N_j + r \cdot N_j \cdot \left(1 - \frac{N_j}{K}\right) \quad \begin{array}{l} N_1=1 \\ K=500 \\ r=1.8 \end{array}$$



**Abb: Diskretes logistisches Wachstum;  $2.000 < r < 2.449$ : Stabile Periodizität um die Umweltkapazität  $K$**

$$r := 2.3 \quad N_{j+1} := N_j + r \cdot N_j \cdot \left(1 - \frac{N_j}{K}\right)$$



**Abb: Diskretes logistisches Wachstum;  $r > 2.57$ : Aperiodisches, chaotisches zeitliches Verhalten der Populationsdynamik..**

$$r := 3.0 \quad N_{j+1} := N_j + r \cdot N_j \cdot \left(1 - \frac{N_j}{K}\right)$$

