

WECHSELWIRKUNG VON POPULATIONEN
IN EINEM BEGRENZTEN LEBENSRAUM
MODELLIERUNG, SIMULATION UND
MATHEMATISCHE ANALYSE IM UNTERRICHT

VON DER FAKULTÄT FÜR MATHEMATIK, INFORMATIK UND NATURWISSENSCHAFTEN DER
RHEINISCH-WESTFÄLISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE AACHEN
ZUR ERLANGUNG DES AKADEMISCHEN GRADES EINER DOKTORIN
DER NATURWISSENSCHAFTEN GENEHMIGTE DISSERTATION

VORGELEGT VON

DIPLOM-GYMNASIALLEHRERIN CHRISTINA ROECKERATH
AUS AACHEN

Berichter: Universitätsprofessor Dr. Sebastian Walcher
Universitätsprofessor Dr. Volkmar Liebscher
Universitätsprofessor Dr. Uwe Michelsen

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Dezember 2010

Diese Dissertation ist auf den Internetseiten der Hochschulbibliothek online verfügbar.

Kurzfassung der Dissertation

Mathematik hat aufgrund ihrer praktischen Nutzbarkeit für viele Wissenschaften eine wesentliche Bedeutung. Durch mathematische Modellierung und Simulation lassen sich kostengünstige und effiziente Lösungen erzielen. Darüber hinaus können geeignete mathematische Modelle anwendungsbezogenes und sinnstiftendes Unterrichtsmaterial darstellen, welches Fachwissen und Realität in Zusammenhang setzt. Man ist sich daher in der fachdidaktischen Diskussion einig darüber, dass die Behandlung von Modellen einen festen Platz im Unterricht einnehmen sollte. Zu Recht hat das Thema Einzug in deutsche Lehrpläne gehalten. So ist Modellieren in Nordrhein-Westfalen als eine von vier prozessbezogenen Kompetenzen, die Schüler der Sekundarstufe I beherrschen sollten, im Kernlehrplan Mathematik verankert. Trotz dieser didaktischen und curricularen Forderungen gibt es bislang wenig Unterrichtsmaterial, welches sich mit authentischen Modellen befasst und somit ein realistisches Bild von Modellierung vermitteln könnte.

Im Rahmen der Arbeit wird ein authentisches Modell der Theoretischen Biologie, welches auf aktuellen Forschungsergebnissen von Johansson und Sumpter (2003) beruht, vorgestellt. Es handelt sich um ein einfaches, stochastisches Konzeptmodell, in dem die Entwicklung von Systemen zweier Populationen unter Einbeziehung verschiedener intra- und interspezifischer Wechselbeziehungen, wie Interferenz- und Ausbeutungskonkurrenz, Räuber-Beute, Symbiose oder Parasitismus, abgebildet wird. Ziel der Dissertation ist es, einen Zugang für Schüler und Studenten ausgehend von den mathematischen Inhalten des (nordrhein-westfälischen) Abiturs zu entwickeln. Dazu wurde das Modell didaktisch aufgearbeitet und für eine komfortable Nutzung in einer Simulationssoftware umgesetzt. Die Software erlaubt Simulationen der Populationsentwicklungen und stellt diese über Generationen hinweg anschaulich dar. Darüber hinaus wird ein Werkzeug angeboten, welches die Herleitung von Differenzgleichungen zur mathematischen Beschreibung der erwarteten Populationsentwicklungen mit elementaren Mitteln ermöglicht. Dabei wird das in der Simulationssoftware umgesetzte stochastische Modell mit einem gewissen Informationsverlust in ein deterministisches Modell in Form von Differenzgleichungen überführt. Sowohl durch Simulationen anhand der Software als auch durch mathematische Analysen an den Differenzgleichungen können diverse bekannte, ökologische Phänomene, wie zum Beispiel die Koexistenz zweier Populationen, das Konkurrenz-Ausschluss Prinzip oder der Allee-Effekt, entdeckt werden.

Die Arbeit richtet sich in erster Linie an mathematisch oder biologisch interessierte Schüler bzw. Studenten wie auch an Lehrer von Schule und Hochschule, die die Vermittlung eines

realistischen und authentischen Bildes von Modellierung anstreben.

Der erste Teil der Arbeit wurde für Lehrer geschrieben und dient der Vermittlung von Überblicks- und Hintergrundwissen zum Thema. Neben einer Vorstellung des behandelten Modells und der Simulationssoftware, liefert er eine didaktische Einbettung und beleuchtet biologische und mathematische Hintergründe zu den Materialien.

Im zweiten Teil soll Schülern ermöglicht werden, das Modell eigenständig im Selbststudium kennen zu lernen und mit ihm entdeckend und kreativ zu arbeiten. Es wird anhand von Aufgaben, Experimentieranleitungen und exemplarischen Lösungen zur aktiven Auseinandersetzung mit der Thematik aufgefordert. Auf diese Weise werden die Schüler angeregt, sowohl mit der Software Simulationen durchzuführen als auch Differenzgleichungen zur Beschreibung der Populationsentwicklungen herzuleiten.

Der Teil III stellt eine Fortführung des zweiten Teils dar und richtet sich ebenfalls in erster Linie an Schüler. Wieder werden sie anhand von konkreten Aufgabenstellungen und exemplarischen Lösungen durch die Thematik geführt. Dabei werden sie zur Untersuchung einiger der hergeleiteten Differenzgleichungen mit klassischen Methoden der Schulmathematik, wie zum Beispiel Kurvendiskussionen und Termumformungen, aufgefordert. Eine biologische Interpretation der erzielten Ergebnisse führt zur Entdeckung von bekannten ökologischen Phänomenen.

Teile der im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Unterrichtsmaterialien wurden mit Oberstufenschülern getestet. Die Erprobung geschah im Rahmen einer Sommerschule an der RWTH Aachen und einer Modellierungswoche des Felix-Klein-Zentrums für Mathematik. Im vierten Teil dieser Arbeit, der sich somit wieder vornehmlich an Lehrer richtet, werden die Erfahrungen aus diesen Unterrichtseinsätzen und die Rückmeldungen aus den Schülergruppen vorgestellt.

Danksagung

Bei der Entwicklung der vorliegenden Arbeit haben mich viele Personen auf unterschiedlichste Art unterstützt und begleitet. Hiermit möchte ich diesen Menschen herzlich danken.

Zunächst danke ich meinem Doktorvater Professor Dr. Sebastian Walcher für das Thema meiner Arbeit, seine fachliche Unterstützung, seine nicht enden wollende Geduld, aufmunternde Worte in schlechten Zeiten, eine offene und heitere Arbeitsatmosphäre und vieles mehr. Eine bessere Förderung hätte ich mir nicht vorstellen können.

Weiter möchte ich mich bei den beiden Referenten, Professor Dr. Volkmar Liebscher und Professor Dr. Uwe Michelsen, für ihr Interesse und ihren fachlichen Rat bedanken. Ich danke Professorin Dr. Julia Hartmann, Professor Dr. Aloys Krieg und Professor Dr. Wolfgang Thomas, dass sie bereit waren, mich im Rahmen des Promotionsverfahrens zu prüfen. Professor Dr. Aloys Krieg möchte ich außerdem für die Anstellung am Lehrstuhl A für Mathematik und sein besonderes Engagement bei meiner Bewerbung für ein Promotionsstipendium danken. Dem Vorsitzenden der Prüfungskommission Professor Dr. Arnold Reusken danke ich für die Durchführung des Promotionsverfahrens.

Ein besonderer Dank für eine produktive und freundliche Arbeitsatmosphäre und eine fröhliche Kaffeerrunde am Montag gilt auch meinen Kollegen am Lehrstuhl, die mir bei Fragen und Problemen stets hilfreich zur Seite standen. Insbesondere danke ich Dr. Marc Ensenbach, Barbara Giese, Dr. Bernd Gotzen, Corinna Hänisch, Dr. Thorsten Heck, Dr. Johanna Heitzer, Andreas Henn, Dr. Michael Hentschel, Dr. Wencke Jakobs, Dr. Sebastian Mayer, Birgit Morton, Dr. Lena Nöthen, Andrea Schmitz und Anne Schüller.

Dank gilt auch Professor Dr. Jaume Llibre und Dr. Chara Pantazi für eine sowohl fachlich als auch persönlich bereichernde Zeit in Barcelona.

Ich danke der Deutschen Telekom Stiftung für die finanzielle Unterstützung und das ausgewählte Angebot an Seminaren und Veranstaltungen zur weiteren Qualifikation, an denen ich stets gerne teilgenommen habe. Weiter danke ich meinem von der Deutschen Telekom Stiftung zur Seite gestellten Mentor Dr. Volker Pyrtek.

Zu guter Letzt danke ich denen, die mir am allerwichtigsten sind, meiner kleinen Familie: meinem Freund Pascal Richter, der mich stets bedingungslos unterstützt und dabei häufig seine eigenen Belange zurückstellt, und unserem Strahlemann und Sohn Leo.

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	ix
I Fundamentales für Lehrer	1
1 Einleitung	2
2 Didaktischer Hintergrund	4
3 Biologische Grundlagen	7
3.1 Populationsökologie	7
3.1.1 Populationsstruktur	8
3.1.2 Populationsdynamik	10
3.1.3 Intraspezifische Wechselbeziehungen	11
3.2 Synökologie	12
3.2.1 Interspezifische Wechselbeziehungen	13
4 Modellierung	15
4.1 Spezifikation der zu modellierenden Systeme	16
4.2 Idealisierungen	17
4.3 Kästchenmodell	19
4.3.1 Lebensraum und Individuen	19
4.3.2 Reproduktionsbedingungen	21
4.3.3 Der Generationenwechsel als stochastischer Prozess	23
4.4 Anwendbarkeit und Grenzen des Modells	24
5 Simulation	27
5.1 Das Basistool	27
5.2 Das Langzeittool	30
5.3 Das Reproduktionstool	34

5.4	Simulationen ohne Computer	37
6	Mathematisierung	42
6.1	Vom stochastischen zum deterministischen Modell	42
6.2	Informationsverlust	44
6.3	Herleitung der Gleichungen	44
6.4	Populationsdichten	48
6.5	Authentizität	49
II	Material für Schüler	53
1	Einleitung	54
2	Sinn von Modellierung und Simulation	56
3	Biologische Grundlagen und Modellierungsgegenstand	58
3.1	Idealisierte Sichtweise einer Population	58
3.2	Intraspezifische Interaktionen	60
3.3	Interspezifische Interaktionen	61
4	Modellierung und Simulation	64
4.1	Vorstellung des Kästchenmodells	64
4.1.1	Modellierung intraspezifischer Wechselbeziehungen	66
4.1.2	Modellierung interspezifischer Wechselbeziehungen	67
4.2	Anwendbarkeit und Grenzen des Kästchenmodells	68
4.3	Simulationssoftware	69
4.3.1	Umgang mit dem Basistool	69
4.3.2	Umgang mit dem Langzeittool	72
5	Experimentieren und Beobachten	75
5.1	Intraspezifische Konkurrenz - eine Population	76
5.1.1	Ausbeutungskonkurrenz	76
5.1.2	Interferenzkonkurrenz	83
5.2	Interspezifische Konkurrenz - zwei Populationen	86
5.2.1	Interspezifische Ausbeutungskonkurrenz	88
5.2.2	Interspezifische Interferenzkonkurrenz	90
5.2.3	Koexistenz und Exklusion	91

5.3	Räuber-Beute-Systeme	92
5.4	Mittelwerte mehrerer Simulationen und seltene Ereignisse	95
6	Elementare Wege zu deterministischen Gleichungen	103
6.1	Vom stochastischen zum deterministischen Modell	106
6.2	Das Reproduktionstool	109
6.2.1	Der Bearbeitungsmodus	116
6.2.2	Das Fit-Verfahren	117
6.3	Herleitung der Differenzgleichungen	123
6.3.1	Systeme mit einer Population	123
6.3.1.1	Ausbeutungskonkurrenz	123
6.3.1.2	Interferenzkonkurrenz	128
6.3.2	System mit zwei konkurrierenden Populationen	132
6.3.2.1	Reproduktionsfunktion der Spezies 1	132
6.3.2.2	Reproduktionsfunktion der Spezies 2	136
6.3.3	Systeme mit beliebigem Reproduktionsmodell	138
6.3.3.1	Ausbeutungskonkurrenz bei interspezifischen Einflüssen	138
6.3.3.2	Interferenzkonkurrenz bei interspezifischen Einflüssen	146
6.3.3.3	Gleichungen für die Populationsgrößen	150
6.3.3.4	Gleichungen für die Populationsdichten	150
6.4	Eignung der deterministischen Näherungen	151
6.4.1	Stochastisches versus deterministisches Modell	152
6.4.1.1	Abweichung der qualitativen Ergebnisse	152
6.4.1.2	Überlebenschancen	153
6.4.2	Problematik von kleinen Kästchenanzahlen	154
III	Weitergehende Fragestellungen und Probleme	155
1	Einleitung	156
2	Schulmathematik in sinnvollen Anwendungen	158
2.1	Intraspezifische Konkurrenz	159
2.1.1	Bestimmung eines Populationsgleichgewichts - Lösen von Gleichungen	160
2.1.2	Untersuchung mit Methoden der Analysis	161
2.1.2.1	Wofür braucht man Kurvendiskussionen?	161
2.1.2.2	Was nützen Monotonieuntersuchungen?	164

2.1.2.3	Warum Termumformungen wichtig sind	166
2.1.3	Populationsentwicklung	168
2.2	Gleichgewichtszustände in Räuber-Beute-Systemen	171
2.2.1	Hinweise auf Gleichgewichtszustände	171
2.2.2	Populationsentwicklung im deterministischen Modell	174
2.2.3	Populationsentwicklung im stochastischen Modell	175
2.3	Konkurrenz-Ausschlussprinzip	177
2.3.1	Exklusion	178
2.3.2	Koexistenz	180
3	Prognosen und ihr Test	183
3.1	Analyse des deterministischen Modells	184
3.2	Prognosen aus dem deterministischen Modell	187
3.3	Populationsentwicklungen im stochastischen Modell	187
4	Strategien	189
4.1	Entwicklung von Strategien anhand des stochastischen Modells	190
4.2	Entwicklung von Strategien anhand des deterministischen Modells	191
4.2.1	Überlebensstrategie	193
4.2.2	Strategie zur Erhöhung der Populationsdichte	194
4.3	Anwendung der Strategien aus dem deterministischen Modell im stochastischen Modell	195
IV	Zur Umsetzung	197
1	Einleitung	198
2	Sommerschule MINT Mathe-Camp	199
2.1	Konzept für einen kurzen Zeitrahmen	199
2.2	Ablauf	200
2.3	Auswertung	200
2.4	Resonanz	201
3	Modellierungswoche	203
3.1	Konzept für einen großzügigen Zeitrahmen	203
3.2	Ablauf	203
3.3	Auswertung	205

3.4 Resonanz	206
Anhang	207
A Grenzen der Anpassung mit Simulationen	208
B Analyse	217
B.1 Vorüberlegungen	217
B.2 Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -	219
B.3 Intra 1 & Inter 0 / Intra 2 & Inter -	220
C Material und Rückmeldung	222
C.1 Sommerschule MINT Mathe-Camp	222
C.1.1 Arbeitsbuch	222
C.1.2 Evaluation	252
C.2 Modellierungswoche	254
C.2.1 Aufgabenstellung	254
C.2.2 Material	255
C.2.3 Protokoll	264
C.2.4 Evaluation	285

Vorwort

Ziel der Arbeit

Mathematik hat in vielen Bereichen wie Wissenschaft und Wirtschaft eine wesentliche Bedeutung. Dies lässt sich vor allem durch ihre praktische Nutzbarkeit begründen: Geometrische Modelle werden bei der Planung von Gebäuden benötigt, stochastische Modelle helfen Meteorologen bei der Vorhersage des Wetters, Populationsmodelle lassen Prognosen zu, wie sich bestimmte Populationen unter vorgegebenen Umständen entwickeln. Mathematische Modellierung und Simulation erlauben kostengünstige und effiziente Lösungen für eine Vielzahl von Problemen aus Forschung und Industrie. Sie haben sich allerdings nicht nur dort als wertvolle Mittel erwiesen, sondern zu Recht auch Einzug in die Lehrpläne des deutschen Schulsystems gehalten. Schließlich stellen sie anwendungsbezogene und sinnstiftende Unterrichtsmaterialien dar, die den Zusammenhang zwischen Fachwissen und Realität erfahrbar machen. In der fachdidaktischen Diskussion der letzten Jahre bestand daher stets Einigkeit darüber, dass Modellierung ein fester Bestandteil des mathematisch-naturwissenschaftlichen Unterrichts sein muss. So gehört in Nordrhein-Westfalen Modellieren zu einer von vier prozessbezogenen Kompetenzen des Kernlehrplans Mathematik [37]. Dennoch gibt es bisher wenig authentisches Unterrichtsmaterial, welches ein realistisches Bild von Modellierung vermitteln könnte. Um dieses zu erreichen, müssen Modelle behandelt werden, die aus Wissenschaft oder Industrie stammen, wobei ein besonderes Augenmerk auf den Modellbildungsprozess gelegt werden sollte. Gerade hier erscheint es notwendig, entsprechendes Material zu entwickeln.

Im Rahmen eines fachdidaktischen Projekts am Lehrstuhl A für Mathematik der RWTH Aachen werden Unterrichtsmaterialien entwickelt, die mathematische Modellierung von Phänomenen aus Natur- und Ingenieurwissenschaften behandeln. Es sollen Wege aufgezeigt werden, wie ausgehend von Beobachtungen in der Realität über Simulationen und deren Analyse mathematische Modelle entwickelt werden können. Es werden Dissertationen, Staatsexamensarbeiten und Zeitschriftenpublikationen im Kontext dieses Projekts verfasst. Die vorliegende Arbeit führt die Dissertation von Gotzen [19] weiter und widmet sich einem

Modell, welches die Entwicklung von Systemen zweier Populationen unter Einbeziehung von intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen abbildet. Dabei basiert das Modell auf aktuellen Forschungsergebnissen von Johansson und Sumpter [28]. Es werden also authentische, aktuelle Inhalte der Theoretischen Biologie betrachtet. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Unterrichtsmaterial zu entwickeln, welches Personen mit mathematischen Kenntnissen auf (nordrhein-westfälischem) Abiturniveau, wie zum Beispiel Oberstufenschülern oder Biologie-Studenten, einen Zugang zu diesen Inhalten verschafft. Dazu wurde das Modell didaktisch aufgearbeitet und, um eine komfortable Nutzung zu ermöglichen, in einer Simulationssoftware umgesetzt. Die Software steht auf der Modellierungshomepage des Lehrstuhls A für Mathematik zur Nutzung zur Verfügung [30].

Adressaten und Aufbau

Die vorliegende Arbeit richtet sich in erster Line an zwei Personengruppen. Zu der ersten Personengruppe gehören Lehrer an Schule und Hochschule aus dem Bereich der Mathematik oder der Biologie, die an der Vermittlung eines realistischen und authentischen Bildes von (mathematischer) Modellierung interessiert sind. Der zweite Personenkreis umfasst mathematisch und / oder biologisch interessierte Schüler oder Studenten, die über eine mathematische Bildung im Rahmen des nordrhein-westfälischen Abiturwissens verfügen. Die Arbeit ist in vier Teile untergliedert, die jeweils schwerpunktmäßig für eine der beiden Hauptadressatengruppen konzipiert wurden.

Der Teil I richtet sich an Lehrpersonen, die sich einen Überblick zum Thema verschaffen wollen. Nach einer didaktischen Einbettung und einer Darstellung von biologischem Hintergrundwissen, wird eine Herleitung des Modells und eine knapp gehaltene Beschreibung der Simulationssoftware vorgestellt. Für eine ausführliche Behandlung der Arbeit mit der Simulationssoftware wird auf den Teil II verwiesen. Im letzten Kapitel des ersten Teils wird der mathematische Hintergrund des Modells diskutiert. Dies geschieht von einem höheren Standpunkt aus und geht somit in der dargestellten Form über die Schulmathematik hinaus. Eine Auseinandersetzung auf Schulniveau erfolgt in Teil II.

Der zweite Teil kann unabhängig vom ersten Teil gelesen bzw. bearbeitet werden. Er wurde explizit für die „Lerner“-Gruppe konzipiert. Lehrern liefert er mehr oder weniger konkretes Material zum Einsatz im Unterricht. Dabei ist in der Schule weniger an einen Einsatz im regulären Unterricht als im Rahmen von Projektunterricht, Facharbeiten oder Arbeitsgemeinschaften zu denken. In Bezug auf die verwendete Mathematik wird an den Kenntnisstand

der (nordrhein-westfälischen) gymnasialen Oberstufe angeknüpft. Es wird eine selbstständige Auseinandersetzung in Form von entdeckender und kreativer Arbeit angeregt. Dazu werden alle notwendigen Informationen ausführlich dargestellt sowie Arbeitsaufträge und Experimentieranleitungen gegeben. Die Schwerpunkte des zweiten Teils liegen auf einer ausführlichen Herleitung des Modells, der Arbeit mit der Simulationssoftware und der Entwicklung von mathematischen Beschreibungen für die Populationsentwicklungen auf Schulniveau.

Teil III stellt eine Fortführung des zweiten Teils dar lässt sich aber auch problemlos nach einer Lektüre des ersten Teils verstehen. Er richtet sich ebenfalls in erster Linie an Schüler bzw. Studenten. Wieder wird der Leser durch ausführliche Erklärungen und Aufgaben durch das Thema geleitet und zur aktiven Auseinandersetzung angeregt. Lehrern soll dieser Teil vor allem als Anregung für Unterrichtsprojekte dienen. Anhand der in Teil II hergeleiteten Differenzgleichungen werden exemplarisch einige Systeme, z.B. Räuber-Beute-, Konkurrenz- und Symbiose-Systeme, untersucht. Dazu finden klassische Methoden der Schulmathematik, wie zum Beispiel Kurvendiskussionen, Termumformungen und das Lösen von Gleichungen, Anwendung. Außerdem werden Ergebnisse einer mathematischen Veröffentlichung zu dem Thema von Llibre, Pantazi, Roeckerath und Walcher [31] herangezogen. Einige dieser Ergebnisse werden auf Schulniveau begründet, und gestützt auf diese Resultate werden weitere analytische Untersuchungen durchgeführt, welche zur Entdeckung bekannter biologischer Phänomene, wie dem Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip oder dem Allee-Effekt, führen.

Im vierten Teil wird über den Einsatz der entwickelten Unterrichtsmaterialien im Rahmen einer Sommerschule an der RWTH Aachen und einer Modellierungswoche des Felix-Klein-Zentrums für Mathematik berichtet. Es handelt sich bei den Ausführungen in Teil IV nicht um systematische Untersuchungen zur Umsetzung im Unterricht sondern um Erfahrungsberichte und Zusammenfassungen von Rückmeldungen aus den Schülergruppen. Damit richtet sich dieser Teil der Arbeit in erster Linie an Lehrpersonen, die sich beispielsweise im Rahmen eines geplanten Unterrichtseinsatzes über Erfahrungen diesbezüglich informieren wollen.

Teil I

Fundamentales für Lehrer

Einleitung

Dieser Teil der Arbeit soll Lehrern Überblickswissen zum Thema verschaffen. Darüber hinaus liefert er eine didaktische Einbettung und beleuchtet biologische und mathematische Hintergründe zu den Materialien. Zur tiefer gehenden Einarbeitung in die Thematik, zum Beispiel vor einem Unterrichtseinsatz, wird zumindest die Lektüre des zweiten Teils und ggf. auch der Teile III und IV empfohlen.

Das im Rahmen dieser Arbeit entwickelte Unterrichtsmaterial behandelt ein Modell, welches die Entwicklung von Systemen zweier Populationen unter Einbeziehung von intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen abbildet und auf aktuellen Forschungsergebnissen der theoretischen Biologie beruht (vgl. Johansson und Sumpter [28]). Wie im Vorwort dieser Arbeit gefordert, wird mit dem Unterrichtsmaterial folglich ein authentisches Modell behandelt. Es ermöglicht die Beschreibung und Untersuchung diverser Systeme zum Beispiel mit Symbiose-, Konkurrenz-, oder Räuber-Beute-Beziehungen. Das Modell wird im Folgenden als Kästchenmodell bezeichnet, weil es den Lebensraum der Populationen durch ein Feld, bestehend aus Kästchen, abbildet.

Dieser Teil der Arbeit ist wie folgt aufgebaut: Nach einer Vorstellung des didaktischen Hintergrunds in Kapitel 2 wird in den folgenden Kapiteln der Modellbildungsprozess beschrieben (vgl. Abbildung 1.1). In Kapitel 3 wird allgemeines ökologisches Hintergrundwissen zum Verständnis der Struktur und Dynamik von Populationen vorgestellt. Die für die Entwicklung von Populationen relevanten Mechanismen und Phänomene werden dann als Vorbereitung für die Modellierung zu Beginn von Kapitel 4 geordnet, zusammengefasst und idealisiert, so dass sie sich anschließend anhand eines stochastischen Konzeptmodells, dem Kästchenmodell, abbilden lassen. Das Kästchenmodell beschreibt also keine konkreten, natürlichen sondern idealisierte Populationen mit natürlichen Eigenschaften. Es wird in Form einer Simulationssoftware, die in Kapitel 5 beschrieben ist, umgesetzt und in Kapitel 6 zu einem deterministischen Modell in Form von Differenzgleichungen reduziert.

Anhand des Kästchenmodells und der Differenzgleichungen können Prognosen bezüglich

der Entwicklung des modellierten Systems getroffen werden. In Kapitel 5 aus Teil II werden diese mit Hilfe von Simulationen anhand der Software und in Teil III anhand von mathematischen Analysen an den Differenzgleichungen erzielt.

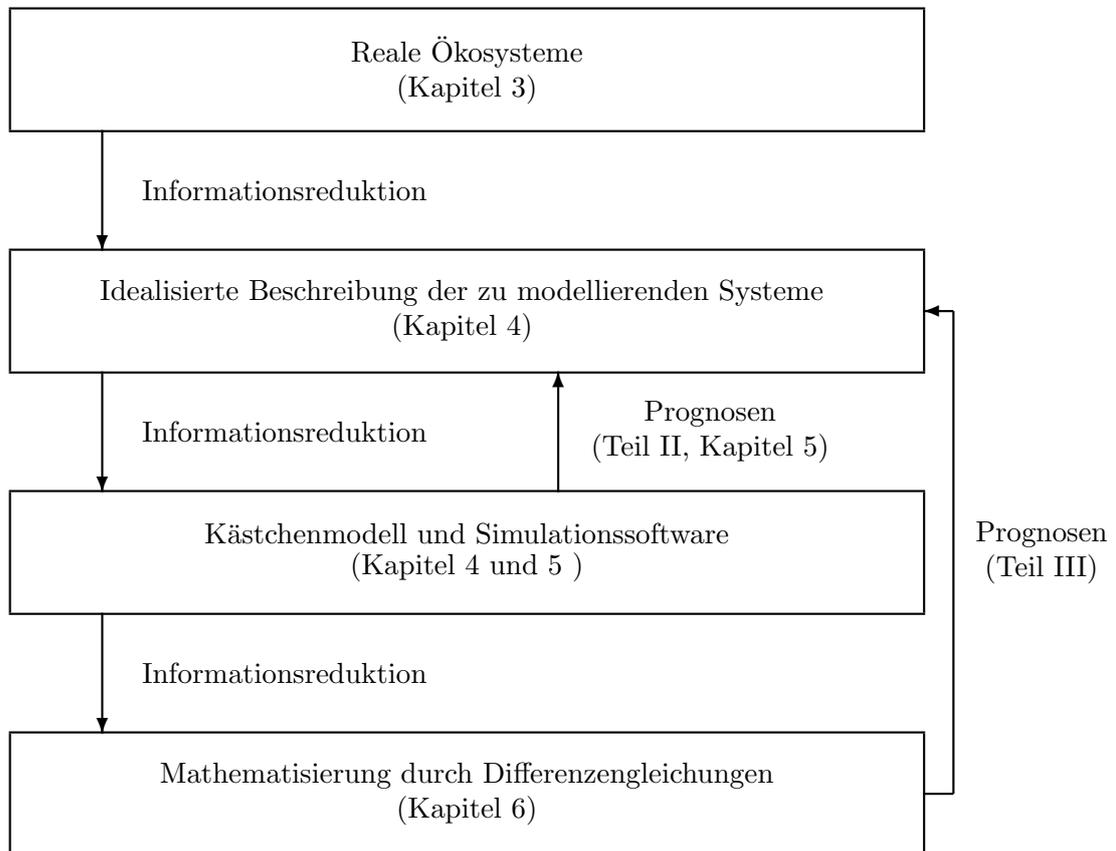


Abbildung 1.1: Modellbildungsprozess und Prognosen

Didaktischer Hintergrund

Der Lernpsychologe Bruner (vgl. Wittmann [51]¹) unterscheidet drei für den Prozess der Begriffsbildung wesentliche Darstellungsformen: den enaktiven (d.h. Darstellung durch eine Handlung), den ikonischen (d.h. Darstellung durch bildliche Mittel) und den symbolischen (d.h. Darstellung durch Zeichen und Sprache) Repräsentationsmodus. Die im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Unterrichtsmaterialien zum Kästchenmodell berücksichtigen und verknüpfen die drei Repräsentationsmodi und tragen daher gemäß Bruner in besonderem Maße zur erfolgreichen Begriffsbildung bei.

Im enaktiven Repräsentationsmodus werden Lernprozesse durch Handlungen vollzogen. Laut Piaget und Aebli [41] sind Handlungen die Grundlage für Intelligenzentwicklung, aus der weitere Formen der Wirklichkeitserkenntnis hervor gehen können. Bei der Entwicklung neuer Themen muss nach Bruner von „konkreten Handlungen an realen Objekten“ ausgegangen werden. Der ikonische Repräsentationsmodus umfasst die bildhafte Darstellung von Begriffen, Aussagen oder Handlungsabläufen. Die Symbolik und Struktur der Darstellung sollte dabei bestmöglich der Bedeutung und Struktur des dargestellten Objektes entsprechen. Die auch als formal oder abstrakt bezeichnete symbolische Form bezieht sich auf die Darstellung durch Symbole. Dabei kommt es nicht auf das einzelne Symbol, sondern auf die Vereinigung von Symbolen zu Symbolsystemen an. Der symbolische Repräsentationsmodus beinhaltet folglich die korrekte Benutzung von Zeichen und Symbolen innerhalb von logisch verknüpften Symbolsystemen bzw. Sprachen insbesondere der mathematischen Symbolsprache. Damit ist diese Form zugleich die abstrakteste wie auch die leistungsstärkste Form. Anhand einer Formel können beispielsweise mit endlich vielen Zeichen unendlich viele Einzelfälle beschrieben werden. Darüber hinaus können mit Hilfe der mathematischen Sprache auch semantische Aussagen getroffen werden, die über die offensichtlich vorhandenen Informationen zu einem beschriebenen Objekt hinausgehen. Es ist allgemein anerkannt, dass für erfolgreichen Unter-

¹S.81

richt Anwendung und Verknüpfung der drei Modi notwendig ist.

Der ikonische Repräsentationsmodus wird in besonderem Maße bei der Arbeit mit dem Kästchenmodell berücksichtigt. Die für die Entwicklung der Population relevanten Eigenschaften des Lebensraumes und der Individuen werden im Kästchenmodell abgebildet. Dazu wird der Lebensraum der Populationen, wie oben bereits erwähnt, durch ein Feld aus Kästchen beschrieben und die Individuen der beiden Populationen durch je nach Art gefärbte Punkte in den Kästchen dargestellt. Ein Kästchen bildet dabei mehrere Aspekte der Realität ab. Es steht zum Beispiel für einen gewissen Ressourcenvorrat und für räumliche Nähe von Individuen, die sich im Kästchen befinden. Auf dem Feld wird das Zusammenleben der Individuen nach bestimmten, der Realität nachempfundenen Regeln, nachgespielt, woraus sich die Entwicklung der Populationen ergibt. Diese Art der Modellierung nennt man „bottom-up“ Modellierung². Es werden also Begriffe und Handlungsabläufe bildhaft dargestellt und die Bedeutung und Struktur des realen Systems durch die Symbolik und die Struktur des Kästchenmodells mit dem Ziel abgebildet, die Entwicklung der Populationen zu beschreiben. Damit erfüllt das Kästchenmodell Wittmans Anspruch an eine bezüglich des Lernprozesses erfolgreiche Darstellung im ikonischen Repräsentationsmodus

„Besonders wertvoll sind stilisierte oder schematisierte bildliche Darstellungen, welche auf die Struktur des Mitzuteilenden zugeschnitten sind.“ (Wittmann [51]³),

denn das Kästchenmodell ist auf die Struktur der Populationsentwicklungen zugeschnitten.

Weiter wird durch die Arbeit mit dem Kästchenmodell die enaktive Repräsentationsform genutzt. Das Modell bietet Schülern die Möglichkeit, das Zusammenleben von Populationen nachzustellen und somit durch Handlungen Informationen über ihre Entwicklung zu erzielen. Zur vereinfachten Durchführung dieser Untersuchungen wurde die Simulationssoftware entwickelt, die die dynamischen Prozesse des Kästchenmodells umsetzt. Die Arbeit mit der Software bietet Raum zum Experimentieren, Beobachten und Erforschen. Schüler können eigenständig und aktiv die Entwicklung einer Vielzahl von Populationen in Abhängigkeit bestimmter relevanter Größen (wie Interaktionsmechanismen oder Reproduktionsfaktoren) untersuchen und ökologische Phänomene, wie Fließgleichgewicht, Exklusion oder Allee-Effekt entdecken. Dennoch kann man hier nicht von einem rein enaktiven Repräsentationsmodus

²Mehr Informationen zu „bottom-up“ Modellen und eine Erläuterung zu den Vorteilen gegenüber den häufig im Schulunterricht verwendeten, „top-down“ Modellen geben Sumpter und Broomhead [48].

³S.81

sprechen, da nicht „konkrete Handlungen an realen Objekten“ sondern eher „konkrete Handlungen an einem Modell“ durchgeführt werden. Die Arbeit mit der Software kann als Handeln auf der ikonischen Ebene angesehen werden und enthält folglich sowohl enaktive als auch ikonische Darstellungselemente. Die Simulationen können allerdings auch ohne Computereinsatz mit Hilfe von „konkreten Handlungen an realen Objekten“, nämlich einem Schachbrett, Spielsteinen und Würfeln, erfolgen (vgl. Kapitel 5.4). Diese Form der Auseinandersetzung mit dem Thema ist, obwohl sie aufgrund des Modellcharakters immer noch ikonisch geprägt ist, eher dem enaktiven Repräsentationsmodus zuzuschreiben. Eine rein enaktive Behandlung des Themas wäre die Untersuchung der Entwicklung realer Bissysteme zum Beispiel zweier Pflanzenarten in einem gemeinsamen Setzkasten. Für den Einsatz im Unterricht ist diese allerdings aus unterschiedlichen Gründen nicht vorgesehen.

Wesentlicher Inhalt des entwickelten Unterrichtsmaterials ist der Übergang vom ikonischen zum symbolischen Reproduktionsmodus, bei dem auf Basis des Kästchenmodells Differenzgleichungen zur Beschreibung der Populationsentwicklungen hergeleitet werden. Dabei werden viele Größen aus dem ikonischen Kästchenmodell durch Variablen beschrieben. Anhand von Analysen der Differenzgleichungen werden in Teil III Prognosen für die Entwicklung der modellierten Systeme hergeleitet. An dieser Stelle zeigt sich die besondere Leistungsstärke der symbolischen bzw. in diesem Falle der mathematischen Repräsentationsform, denn bei den Prognosen handelt es sich um Informationen, die über die bekannten Eigenschaften der untersuchten Populationen hinausgehen.

„Die Regelhaftigkeit gewöhnlicher und formaler (insbesondere „mathematischer“) Sprachen prädestiniert Sprachen in einzigartiger Weise zur Erfassung von Beziehungen in der Wirklichkeit und zur Informationsgewinnung über gegebene Daten hinaus.

Beispiel:

Sachaufgabe $\xrightarrow{\text{mathematisieren}}$ Gleichung $\xrightarrow{\text{Anwendung syntaktischer Regeln}}$ Lösung der Gleichung $\xrightarrow{\text{Interpretation}}$ Lösung der Sachaufgabe“ (Wittmann [51]⁴)

⁴S.82

Biologische Grundlagen

Modellierungsziel des Kästchenmodells ist die Beschreibung der Entwicklung von interagierenden Populationen über längere Zeiträume hinweg. Untersuchungen dieser Art sind Teil der Ökologie. Die Ökologie ist eine wissenschaftliche Disziplin der Biologie, die sich mit den Wechselbeziehungen von Organismen untereinander und gegenüber ihrer Umwelt beschäftigt. Ökologische Phänomene werden stets auf drei Ebenen untersucht. Dabei handelt es sich um die Wechselbeziehungen des Einzelorganismus mit seiner Umwelt (Autökologie), die Wechselbeziehungen tierischer und pflanzlicher Fortpflanzungsgemeinschaften innerhalb der Art und mit ihrer Umwelt (Populationsökologie) und schließlich die Wechselbeziehungen innerhalb biologischer Systeme mit mehreren Arten (Synökologie).

Bei der in Kapitel 4 beschriebenen Modellierung der Systeme zweier interagierender Arten werden Aspekte der Populationsökologie und der Synökologie berücksichtigt. Die folgenden Ausführungen dienen der Vermittlung allgemeinen Hintergrundwissens bezüglich dieser Teilgebiete der Ökologie. Nur einige der im Folgenden erläuterten Aspekte werden bei der Modellierung in Kapitel 4 berücksichtigt. Eine detaillierte Beschreibung der zu modellierenden Systeme wird zu Beginn von Kapitel 4 vorgestellt. Bei den folgenden Ausführungen handelt es sich um eine Zusammenfassung der Kapitel 15 und 16 aus Munk [38].

3.1 Populationsökologie

In der Populationsökologie (Demökologie) befasst man sich mit den Beziehungen einer Population zur Umwelt und untersucht sie dabei bezüglich Struktur, Dynamik und Genetik. Eine Population besteht aus einer bestimmten Anzahl von Individuen einer Art. Dabei können sich Eigenschaften der Individuen, wie Gewicht, Alter oder Verteilung im Lebensraum, unterscheiden. Als Populationsstruktur bezeichnet man eine Momentaufnahme der Zusammensetzung einer Population bezüglich dieser Eigenschaften. Die Populationsdynamik beschreibt die zeitliche Veränderung der Populationsstruktur und das Populationswachstum.

Durch mathematische Modelle zum Populationswachstum und seinen Grenzen erhält man wichtige Informationen über Themen wie Wachstumskontrolle, Bevölkerungsprognosen und Naturschutz.

In der Populationsgenetik untersucht man die auf eine Population wirkenden Evolutionsfaktoren und die Veränderung von Genotyphäufigkeit in den aufeinander folgenden Generationen. In der Populationsökologie werden überwiegend mathematische Methoden verwendet, um die strukturellen, dynamischen und genetischen Merkmale zu analysieren.

3.1.1 Populationsstruktur

Eine Population ist eine Gruppe von Individuen der gleichen Art, die in einem bestimmten Areal leben. Jede Population entsteht aus einer gewissen Anzahl artgleicher Individuen verschieden Gewichts, Geschlechts und Alters, die in charakteristischer Weise im Lebensraum verteilt sind. Die Gesamtheit dieser variablen Eigenschaften (Parameter) einer Population wird, wie oben bereits erwähnt, als Populationsstruktur bezeichnet. Wichtige Strukturparameter sind Dichte, Biomasse, Präsenz, Frequenz, Dispersion und Alterstruktur. Zur Beschreibung von Populationsstrukturen werden mathematische Formeln (Maße) verwendet, die einen Strukturparameter auf eine Maßzahl (Index) zurückführen. Wie genau die reale Struktur modelliert wird, hängt von der Wahl der mathematischen Formel ab. Es ist zu beachten, dass es sich bei der Wiedergabe von Parametern durch mathematische Formeln stets um Vereinfachungen handelt, die aber die ökologisch wesentliche Struktur erfassen müssen. Als Dichte oder Abundanz einer Population bezeichnet man die Anzahl der Individuen pro Flächen- bzw. Raumeinheit. Eine Raumeinheit kann für Planktonpflanzen ein definiertes Wasservolumen, für Wiesenpflanzen eine bestimmte Bodenfläche oder für Pflanzen fressende Insekten eine gewisse Blattmasse sein. Die Dichte wird durch Gegebenheiten, wie Klima, Jahreszeit, vorhandene Nahrung, Wohn- und Versteckplätze und den Interaktionen der Individuen untereinander beeinflusst. Laut Munk [38] gibt es eine maximale Dichte, die so genannte Umweltkapazität, mit der ein Lebensraum besiedelt werden kann. Bei Überbevölkerung kommen häufig Mechanismen wie Reduzierung der Fruchtbarkeit und Lebensdauer zum Tragen. Die aktuelle Dichte wirkt sich also auf Sterberate, Geburtenrate, Immigration und Emigration aus und bestimmt somit die zukünftige Dichte.

Je nach Population sind die Individuen nach unterschiedlichen Mustern, die sich im zeitlichen Verlauf mehr oder weniger verändern, in ihrem Lebensraum verteilt. Diese räumliche Verteilung wird als Dispersion bezeichnet. Mehrjährige Pflanzen und sessile¹ Tiere weisen eine weitgehend gleich bleibende Verteilung auf. Bei freibeweglichen Tieren ändert sich die

¹lat. sessilis „festsitzend“

Dispersion abhängig von Aktivität, Tages- und Jahreszeit häufig. Man unterscheidet zufällige, reguläre und aggregierte Dispersion (vgl. Abbildung 3.1). Bei der zufälligen Dispersion sind die Individuen ohne ersichtliche Gesetzmäßigkeit im Lebensraum verteilt. Eine zufällige Verteilung liegt häufig in homogenen Lebensräumen oder bei nicht selektivem Verhalten vor (z.B. vereinzelt Arthropoden im Boden oder Mehlwürmer in ihrem Substrat). Sind die Individuen regulär verteilt, dann ist der Abstand zwischen benachbarten Individuen ungefähr gleich groß. Das lässt häufig auf negative Wechselbeziehungen zwischen den Individuen schließen, wie Konkurrenz um Ressourcen. Reguläre Dispersion lässt sich bei Waldbäumen oder bei Tieren mit Revierverhalten beobachten. Die aggregierte Dispersion ist die häufigste Verteilung. Der Lebensraum enthält individuenarme und individuenreiche Gebiete. Die Klumpungen sind häufig auf eine Inhomogenität des Lebensraumes zurückzuführen. Zum Beispiel konzentrieren sich Asseln im Schutz von Steinen. Auch reproduktionsbiologische Ursachen oder ein bestimmtes Sozialverhalten, wie bei Ameisenhaufen oder Fischschwärmen, können zu einer aggregierten Dispersion führen.

Unterschiedliche Populationen können unterschiedliche Altersstrukturen haben. Es gibt Po-

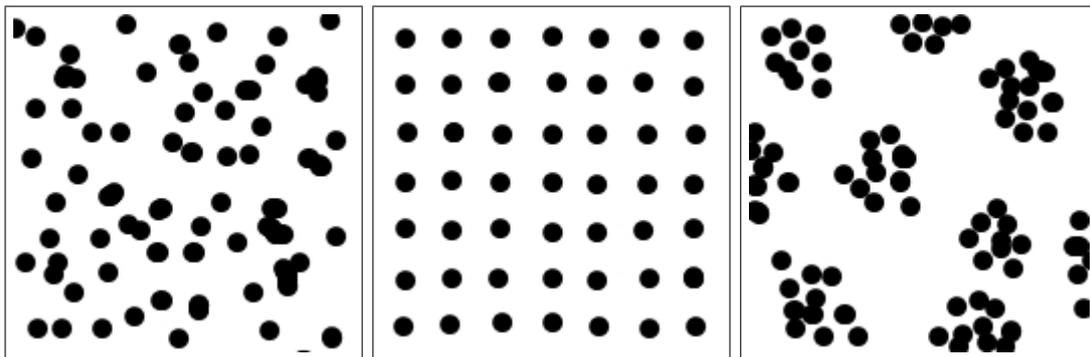


Abbildung 3.1: zufällige (l.), reguläre (m.) und aggregierte (r.) Dispersion

pulationen bei denen alle Individuen gleich alt sind. Insekten schlüpfen im Frühjahr, reifen im Laufe des Sommers und legen im Herbst Eier und sterben danach. Ein ähnlicher Lebensablauf zeigt sich bei einjährigen Pflanzen. Arten, bei denen sich die Individuen zu Lebzeiten mehrmals oder nicht zu festen Jahreszeiten reproduzieren, weisen mehrere Altersgruppen mit verschiedenen Häufigkeiten auf. Man unterscheidet präreproduktive, reproduktive und postreproduktive Altersphasen.

3.1.2 Populationsdynamik

Bei populationsdynamischen Untersuchungen befasst man sich mit der zeitlichen Änderung einer Populationsstruktur, dem Populationswachstum und dem Phänomen der Dichteregulation. Untersuchungen werden im Rahmen von Felduntersuchungen, Laborexperimenten oder durch mathematische Modelle durchgeführt. Die Modelle beschreiben die Populationsdynamik als Funktion in Abhängigkeit von der Zeit. Zusätzlich bieten sie die Möglichkeit Prognosen über die Entwicklung der Population abzugeben. Wachstumsmodelle sind erste Annäherungen, die trotz erheblicher Vereinfachungen Aufschluss über dynamische Abläufe geben können.

Populationen wachsen erfahrungsgemäß nicht unbegrenzt. Häufig nehmen sie über eine längere Zeit eine mehr oder weniger konstante Dichte an. Dabei finden allerdings weiterhin populationsdynamische Prozesse statt. Geburtenrate, Sterberate, Immigration und Emigration bleiben aber in einem Fließgleichgewicht. Sie erreichen also ein dynamisches Gleichgewicht. Wird eine Differenzgleichung zur Beschreibung der Populationsentwicklung herangezogen, so entspricht dieses Phänomen einer Lösung, die einen Gleichgewichtspunkt anstrebt. Grund für das Erreichen eines solchen Gleichgewichtszustandes sind die so genannten dichteabhängigen Faktoren. Diese wirken sich bei hoher Populationsdichte negativ und bei geringer Populationsdichte kaum aus. Dichteabhängige Faktoren können Konkurrenz, Nahrungsmangel oder Räuberdruck sein. Die Zuwachsrate ist dichteabhängig. Bei großen Populationen treten mehr Sterbefälle und weniger Geburten pro Individuum auf, denn mit wachsenden Populationen verknappen die Ressourcen, Krankheiten können sich besser ausbreiten, Ausscheidungen verschlechtern die Umweltbedingungen, Enge führt zu sozialem Stress oder Räuber machen leichter Beute. Folglich sind Geburten- und Sterberate dichteabhängig.

Neben dem Erreichen eines Gleichgewichts können auch mehr oder weniger starke Schwankungen der Populationsdichte auftreten. In manchen Fällen werden dabei Dichtemaxima in regelmäßigen Zeitabständen erreicht, z.B. beim drei- bis vierjahres Zyklus bei Kleinsäugetieren (Lemming, Feldmaus). Schwache, regelmäßige Schwankungen nennt man Oszillationen, starke unvorhersehbare Schwankungen nennt man Fluktuationen oder Massenwechsel.

Bei Populationen, deren Individuen sich alle gleichzeitig reproduzieren und anschließend sterben, sind die Generationen zeitlich vollkommen voneinander getrennt. Das gilt zum Beispiel für einjährige Pflanzen und viele Kleinarthropoden. Zur Beschreibung des Populationswachstums bieten sich laut Munk [38] in diesem Fall Differenzgleichungen an.

3.1.3 Intraspezifische Wechselbeziehungen

Unter intraspezifischen Wechselbeziehungen oder intraspezifischer Konkurrenz versteht man den Wettbewerb zwischen Individuen der gleichen Art um vorhandene Ressourcen. Dabei ist die Konkurrenz umso größer je mehr sich die Individuen einer Art ähneln bzw. ihre so genannten ökologischen Nischen übereinstimmen. Es kann auch vorkommen, dass Altersstadien, Generationen und Geschlechter einer Art so sehr voneinander abweichen, dass sie vollkommen unterschiedliche Nischen bilden.

Laut Munk [38] begrenzt die intraspezifische Konkurrenz die Populationsdichte schon bevor die äußerste Aufnahmefähigkeit des Lebensraumes erreicht ist. Diese dichteabhängige Regulation könne also ein Überschreiten der Umweltkapazität wirksam verhindern und so letzten Endes zur dauerhaften Erhaltung der Populationen beitragen. Intraspezifische Konkurrenz kann sich in verschiedenen Formen äußern:

- **Gedrängefaktor:** Das Wachstum der Individuen einer Art wird durch räumliche Enge vermindert. Zum Beispiel stoppt Beschattung das Pflanzenwachstum, Keimlinge von Pflanzen zeigen Selbstverdünnung oder Stress führt bei Säugetieren zu Unfruchtbarkeit.
- **Nahrungsverknappung:** Ein Mangel an Nahrungsressourcen führt zu geringerer Konkurrenzfähigkeit, verminderter Fruchtbarkeit, größerer Wintersterblichkeit oder zum Hungertod.
- **Kannibalismus:** Artgenossen werden zum Beispiel im Falle von Stress oder Nahrungsmangel gefressen.
- **Anreicherung von Stoffwechselendprodukten²:** Stoffwechselendprodukte können das Milieu verschlechtern oder zu Vergiftungen führen. Zum Beispiel geben im Falle von intraspezifischer Allelopathie adulte Organismen chemische Signalstoffe (Pheromone) ab, wodurch die Entwicklung der Nachkommen behindert wird.
- **Emigration:** Überzählige Individuen einer Population wandern aus. Dies kann in Massenvermehrungsphasen, wie sie im Falle von günstigen Witterungs- und gutem Nahrungsangebot bei vielen Insektenarten, Lemmingsen oder Feldmäusen vorkommen, geschehen.
- **Territorialität:** Durch Verteidigung eines Territoriums werden Artgenossen gezwungen, weniger günstige Lebensräume zu besiedeln. Revierverhalten führt zum Beispiel bei

²Substanzen, die bei Lebewesen über die entsprechenden Organe den geschlossenen Kreislauf des Körpers verlassen.

Vögeln, Säugetieren, Libellen und vielen anderen Insektenarten zur Einhaltung von Abständen untereinander und somit zu regelmäßiger Dispersion (vgl. Kapitel 3.1.1).

Unterscheidet man intraspezifische Konkurrenztypen anhand des Mechanismus bei dem Konkurrenz auftritt, kann man zwischen indirekter und direkter Konkurrenz, bei Nicholson [40] „scramble“ und „contest“, unterscheiden. Ausbeutungskonkurrenz tritt indirekt durch Konkurrenz um begrenzte Ressourcen auf (zum Beispiel Gedränge oder Nahrungsverknappung). Die Konkurrenten interagieren also indirekt über die gemeinsame Ressource miteinander. Im Falle der Interferenzkonkurrenz hingegen findet eine direkte Auseinandersetzung mit dem Konkurrenten statt, indem er aktiv von gemeinsamen Ressourcen fern gehalten wird. Ökologische Beispiele für den intraspezifischen Fall sind Kainismus³, Kannibalismus, Territorialität und Allelopathie. Ausbeutungskonkurrenz und Interferenzkonkurrenz kommen auch bei interspezifischer Konkurrenz vor.

3.2 Synökologie

Unter natürlichen Bedingungen werden Individuen einer Population auch durch Individuen anderer Arten beeinflusst, wie zum Beispiel von Beutetieren, Räubern, Konkurrenten, Parasiten oder Symbionten. Diese Form der Interaktion bezeichnet man als interspezifische Wechselbeziehungen.

In der Synökologie beschäftigt man sich mit den Wechselbeziehungen innerhalb einer Lebensgemeinschaft (Biozönose) und mit der Abhängigkeit zwischen Lebensraum (Biotop) und Lebensgemeinschaft. Zunächst wird von einfachen Systemen mit nur zwei Arten (Bisysteme) ausgegangen, deren Individuen sich gegenseitig beeinflussen. Solche Systeme lassen sich experimentell verfolgen, simulieren oder als mathematisches Modell beschreiben. Modelle tragen dazu bei, die Struktur und Dynamik von Lebensgemeinschaften besser zu verstehen. Die modellhafte Einheit von Lebensgemeinschaft und Lebensraum wird als Ökosystem bezeichnet. Populationen wachsen nicht unbegrenzt. Dies liegt neben den in Kapitel 3.1.3 beschriebenen innerartlichen Wechselbeziehungen und den abiotischen⁴ Faktoren an Wechselbeziehungen mit anderen Arten. Dabei kann sich der Dichtezuwachs der einen Art förderlich (+), hinderlich (-) oder neutral auf die andere Art auswirken.

³Vogeljunge töten sich gegenseitig, bis nur noch das stärkste Junge übrig ist.

⁴Als abiotisch werden alle Umweltfaktoren zusammengefasst, an denen Lebewesen nicht erkennbar beteiligt sind. Sie umfassen unter anderem Klima, Atmosphäre, Wasser, Wärme, Temperatur, Licht, Strömung, Konzentration an Nährsalzen und anderen chemischen Stoffen.

3.2.1 Interspezifische Wechselbeziehungen

Es gibt eine Vielzahl an ökologischen Beispielen für die unterschiedlichen Formen des Zusammenlebens zweier Arten. Die Menge aller Zwei-Arten-Systeme lässt sich in Probiosen, Antibiosen und Neutralismus unterteilen. Bei einer Probiose (+,0), (+,+) hat mindestens eine der beiden beteiligten Arten einen Vorteil durch das Zusammenleben, ohne dabei der anderen zu schaden. Im Falle einer Antibiose (-,-), (-,0), (-,+) wirkt sich die Wechselbeziehung für mindestens einen der Beteiligten negativ aus. Haben zwei Arten eine neutralistische Beziehung zueinander, dann ergibt sich aus dem Zusammenleben für beide Arten weder ein Vor- noch ein Nachteil. **Neutralismus** (0,0) kommt aber in der Realität kaum vor.

In Probiosen zieht einer der Beteiligten einen Vorteil aus dem Zusammenleben, ohne dabei den anderen zu schaden. Vertreter der Probiosen sind Symbiose (+,+) und Parabiose (+,0). Im Falle einer **Symbiose** (+,+) unterstützen sich die Partner gegenseitig. Als **Parabiose** (+,0) wird jene Form des Zusammenlebens bezeichnet, bei der ein Partner vom anderen Partner profitiert ihn jedoch nicht beeinflusst. Beispiele sind Pflanzen, die Vögel oder das Fell anderer Tiere nutzen zur Verbreitung ihrer Samen oder Fische, die sich an schnellere Fische heften.

Eine Beziehung, die für einen der Beteiligten Nachteile mit sich bringt, nennt man **Antibiose**. Stehen zwei Individuen in einer antibiotischen Beziehung führt dies zur Schädigung oder gar Vernichtung mindestens eines der Individuen. **Konkurrenz** (-,-/0) tritt zwischen zwei Arten auf, wenn sie um dieselbe Ressource konkurrieren. Konkurrenz kann als Gegenstück zur Symbiose aufgefasst werden. Wie im intraspezifischen Fall unterscheidet man Ausbeutungskonkurrenz und Interferenzkonkurrenz (vgl. Kapitel 3.1.3). Mit **Amensalismus** (-,0) bezeichnet man ein Zusammenleben, bei dem sich für die eine Art ein Nachteil ergibt während die andere Art weder Vor- noch Nachteile hat. Beispielsweise leiden Moose im Buchenwald unter Lichtmangel, da sie von dem schwer zersetzbaaren Laub der Buche bedeckt werden. Eine dem Amensalismus ähnliche Beziehung ist eine extreme Form der interspezifischen Interferenzkonkurrenz, bei der sich stets derselbe Partner durchsetzt.

Zu den **Prädations**-Systemen gehören Phytophagie und Räuber-Beute-Beziehungen. Im Falle der Phytophagie (-,+) werden lebende Pflanzenteile von Tieren gefressen. In einer Räuber-Beute-Beziehung, Epitismus (-,+), wird die in der Regel kleinere Beute vom Räuber verzehrt. Wird eine zumeist größere Beute nur zum Teil verzehrt und dadurch zunächst nur geschwächt, so nennt man das **Parasitismus** (-,+). Parasiten leben oft auf oder in der Beute.

Wirkung v. A auf B	Wirkung v. B auf A	Sammelbegriff	Beziehungen
Neutralismus			
0	0	Neutralismus	
Probiosen			
+	+	Symbiose	Allianz, Mutualismus, Eusymbiose
+	0	Parabiose	Parökie, Entökie, Phoresie, Synökie, Epökie, Kommensalismus, Metabiose
Antibiosen			
-	- / 0	Konkurrenz	Exploitation, Interferenz
-	0	Amensalismus	
-	+	Prädation	Räuber-Beute, Phytophagie
-	+	Parasitismus	Mikroparasitismus, Makro- parasitismus, Raubparasitismus

Tabelle 3.1: Schematische Wechselbeziehungen in Bisystemen

Modellierung

Im Folgenden wird das Kästchenmodell zur Beschreibung der Entwicklung zweier interagierender Populationen vorgestellt. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, sind die Wechselbeziehungen durch Modellparameter spezifizierbar, wodurch die Abbildung unterschiedlicher Systeme möglich ist.

Beim Kästchenmodell handelt es sich um ein Konzeptmodell. Konzeptmodelle beschreiben die Realität (teilweise sehr) vereinfacht, haben aber den Anspruch bestimmte Phänomene möglichst zuverlässig abzubilden. Häufig stellen sie nur noch Karikaturen (engl. „cartoon model“) der zugrunde liegenden realen Systeme dar. Dies hat allerdings den Vorteil, dass sie übersichtlich und leicht handhabbar sind. Weiter ist das Kästchenmodell dynamisch, was bedeutet, dass es eine Entwicklung beschreibt. Die für die Entwicklung der Populationen relevanten Eigenschaften der Individuen und des Lebensraums werden abgebildet und das Zusammenleben über mehrere Generationen hinweg simuliert. Daraus ergibt sich die Dynamik des Modells, die Prognosen für die Entwicklung der Populationen liefert. Diese Art der Modellierung nennt man „bottom-up“ Modellierung. Darüber hinaus hängt die Dynamik des Kästchenmodells vom Zufall ab. Das hat zur Konsequenz, dass bei der gleichen Belegung der Modellparameter für verschiedene Simulationsdurchläufe unterschiedliche Ergebnisse auftreten können. Ein Modell mit diesen Eigenschaften bezeichnet man als stochastisch. Das Kästchenmodell wurde in Form einer Simulationssoftware (siehe Abbildung 4.1) umgesetzt, welche in Kapitel 5 präsentiert wird.

Im Folgenden wird der Modellbildungsprozess des Kästchenmodells vorgestellt. Dazu werden im ersten Abschnitt die zu modellierenden Bisysteme genau spezifiziert. Dabei werden Phänomene der Populationsökologie, wie Dichte, Dispersion, Alterstruktur und intraspezifische Konkurrenz (vgl. Kapitel 3.1) und der Synökologie, wie die möglichen interspezifischen Wechselbeziehungen (vgl. Kapitel 3.2), berücksichtigt. Vor der Modellierung der spezifizierten Systeme, werden im zweiten Abschnitt einige Idealisierungen vorgenommen, um die Komplexität der Systeme zu reduzieren. Die idealisierten Systeme werden dann im dritten Abschnitt

4.1 Spezifikation der zu modellierenden Systeme

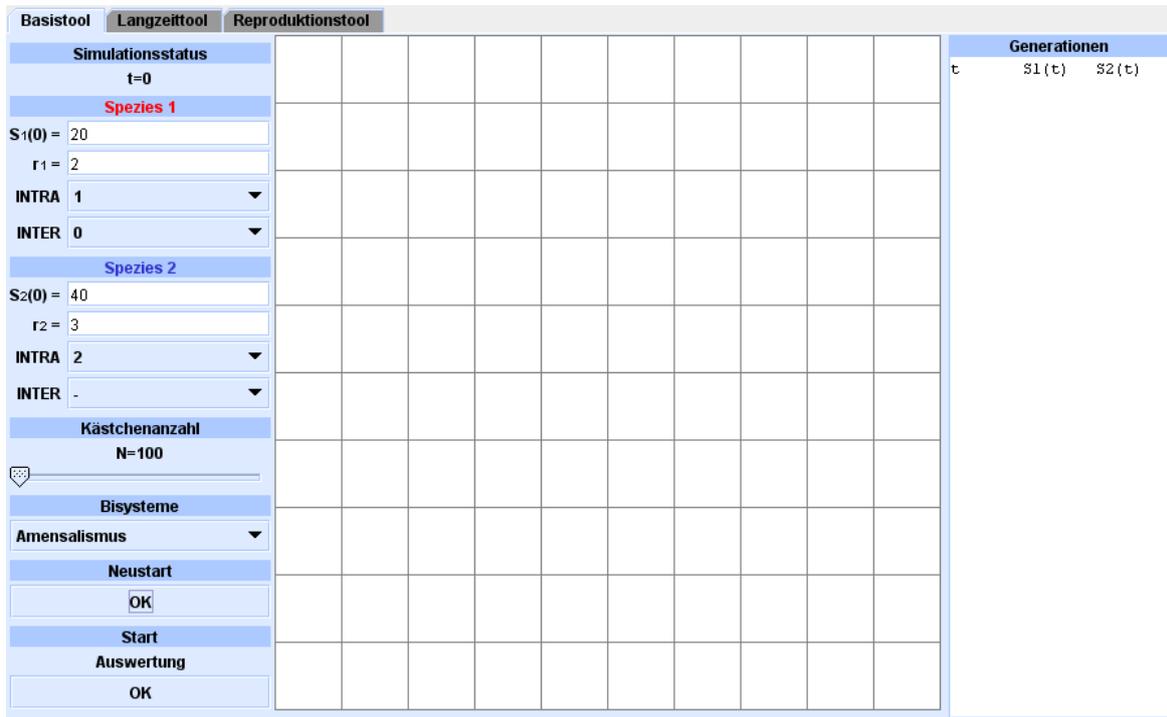


Abbildung 4.1: Die Simulationssoftware

durch das Kästchenmodell abgebildet. Dazu werden zunächst die Abbildung des Lebensraums und die Lebenszyklen der Individuen thematisiert und anschließend die Wechselbeziehungen der Populationen in Form von Interaktionen zwischen den Individuen beschrieben. Zuletzt wird der Generationenwechsel in Form eines stochastischen Prozesses vorgestellt.

4.1 Spezifikation der zu modellierenden Systeme

In diesem Kapitel werden die zu modellierenden Systeme detailliert beschrieben. Es handelt sich dabei nicht um konkrete in der Realität vorkommende Populationen. Vielmehr werden Verhaltensmuster und Mechanismen, die bei natürlichen Populationen vorkommen, beschrieben und zu fiktiven Systemen kombiniert. Obwohl diese Systeme nicht real sind, besitzen sie folglich eine starke biologische Fundierung.

Die beiden Populationen des abzubildenden Systems sollen einen gemeinsamen Lebensraum mit beschränkten Ressourcen bewohnen. Für die Modellierung werden die Entwicklungsstadien der Individuen beider Arten in zwei Phasen zusammengefasst. Die Interaktionsphase umfasst den Zeitraum von der Erzeugung bis zur Reproduktionsreife der Individuen, also die präreproduktive Altersphase. In dieser Phase sind die Individuen in gewisser Weise immobil,

wie es bei abgelegten Eiern, ins Erdreich gelangten Samen oder Parasiten in einem Wirt der Fall ist. Die intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen äußern sich darin, dass die heranwachsenden Individuen mit Individuen beider Arten interagieren. Dabei findet aufgrund der Immobilität die Interaktion nur mit Individuen aus der unmittelbaren Nähe statt. Je höher die Populationsdichte ist, umso mehr Interaktionen finden folglich statt. Während der Interaktionsphase entscheidet sich, ob ein Individuum die Reproduktionsreife erlangt. In der Reproduktionsphase, die die reproduktive und postreproduktive Altersphase umfasst, reproduzieren sich die Individuen, die während der Interaktionsphase die Reproduktionsfähigkeit erlangt haben. Der Nachwuchs wird zufällig im Lebensraum verteilt (zufällige Dispersion), wie es beim Samenflug des Löwenzahns oder weitgehend zufälliger Eiablage durch Insekten der Fall ist.

Im Laufe der beiden Entwicklungsphasen sterben alle Individuen der Elterngeneration, zum Beispiel aufgrund ihrer Interaktionen oder ihres Alters. Daraus ergibt sich eine nicht überlappende Generationenabfolge, wie es bei Insekten oder einjährigen Pflanzen der Fall ist (vgl. Kapitel 3.1.1 und 3.1.2 jeweils letzter Absatz).

Das Modell soll unterschiedliche Arten von Wechselbeziehungen berücksichtigen. Im Folgenden werden die abzubildenden Ausprägungen festgehalten. Im Modell werden zwei Formen von intraspezifischen Wechselbeziehungen einbezogen: Ausbeutungskonkurrenz (exploitative Konkurrenz) und Interferenzkonkurrenz (vgl. Kapitel 3.1.3). Ausbeutungskonkurrenz tritt indirekt durch Konkurrenz um begrenzte Ressourcen auf (zum Beispiel Gedränge oder Nahrungsverknappung). Eine hohe Populationsdichte wirkt sich daher negativ auf die einzelnen Individuen aus. Bei Interferenzkonkurrenz findet eine direkte Auseinandersetzung mit dem Konkurrenten statt, indem dieser aktiv von gemeinsamen Ressourcen fern gehalten wird. Bei einer hohen Populationsdichte gibt es folglich einzelne Individuen, die sich beim Kampf um Ressourcen durchsetzen. Die abzubildenden interspezifischen Wechselbeziehungen werden entsprechend ihrer Wirkung in Kategorien eingeteilt. Bei den zu modellierenden Populationen können sich die Wechselbeziehungen zu einer anderen Population negativ, weniger negativ, positiv oder überhaupt nicht auswirken (vgl. Kapitel 3.2.1).

4.2 Idealisierungen

Natürliche Systeme sind ausgesprochen komplex. In einem Modell können nicht alle beobachtbaren Eigenschaften abgebildet werden. Startpunkt einer Modellierung ist daher eine idealisierte Erfassung einzelner, relevanter Aspekte. Bei der Trennung der relevanten von den irrelevanten Aspekten bietet das Modellierungsziel Orientierung. Im Falle der hier zu

modellierenden Systeme sind vor allem die Mechanismen und Verhaltensmuster interessant, die sich auf die Entwicklung der Populationen auswirken. Eigenschaften die darauf weniger Einfluss haben, können im Konzeptmodell folglich vernachlässigt werden.

Für die zu modellierenden Systeme werden daher folgende Idealisierungen vorgenommen: Es wird angenommen, dass Umwelteinflüsse, wie zum Beispiel Klima, Jahreszeit oder vorhandene Nahrungsressourcen (abgesehen von dem Fall, dass eine der Populationen Wirt oder Beute ist) konstant sind und, dass keine Beeinflussung durch weitere Populationen besteht. Weiter wird nicht zwischen den Geschlechtern der Individuen unterschieden und jedes Individuum kann unter gegebenen Umständen Nachkommen hervorbringen. Dabei wird für jede Population eine feste Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion, also ein fester Reproduktionsfaktor, angenommen. Es wird vereinfachend davon ausgegangen, dass lediglich die Interaktionen während der Interaktionsphase über die Reproduktionsfähigkeit der Individuen entscheiden. Ein nicht durch Interaktionen bedingtes Unfruchtbar werden oder Versterben vor der Reproduktion (zum Beispiel durch Krankheit) wird nicht mit einbezogen. Aufgrund dieser Annahme und der nicht überlappenden Generationenfolge reicht es für die Beschreibung der Populationsentwicklungen aus, die Wirkung der Interaktionen auf die Reproduktionsfähigkeit der Individuen im Modell abzubilden. Die Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz lassen sich daher wie folgt idealisiert darstellen:

Phänomen 1

Herrscht unter den Mitgliedern einer Population Ausbeutungskonkurrenz, so wirkt sich eine intraspezifische Interaktion negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen 2

Herrscht unter den Mitgliedern einer Population Interferenzkonkurrenz, so gibt es im Falle einer intraspezifischen Interaktion ein dominantes Individuum, welches die Reproduktionsfähigkeit erreicht. Individuen, die mit diesem dominanten Individuum interagieren, erreichen hingegen die Reproduktionsreife nicht.

Die vier Kategorien von interspezifischen Wechselbeziehungen sollen folgendermaßen idealisiert dargestellt werden:

Phänomen 0

Die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums ist unabhängig von interspezifischen Interaktionen.

Phänomen +

Interspezifische Interaktion wirken sich positiv auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen -

Interspezifische Interaktionen wirken sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen - -

Eine interspezifische Interaktion mit genau einem Individuum beeinträchtigt die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums noch nicht. Mehrere interspezifische Interaktionen dagegen wirken sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus. (Der Befall von nur einem Parasit beeinträchtigt den Wirt noch nicht.)

In Tabelle 3.1 sind einige Beispiele für Bisysteme aufgeführt, die sich mit den spezifizierten interspezifischen Phänomenen beschreiben lassen. Unter Hinzunahme von den in Phänomen 1 und 2 festgehaltenen intraspezifischen Interaktionsarten kann eine große Bandbreite von idealisierten Systemen zweier Arten mit intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen beschrieben werden.

4.3 Kästchenmodell

In diesem Abschnitt wird das Konzeptmodell der im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen idealisierten Bisysteme hergeleitet. Dabei werden weitere Idealisierungen nötig.

4.3.1 Lebensraum und Individuen

Die beiden zu modellierenden Populationen seien mit Spezies s und Spezies \bar{s} für $s, \bar{s} \in \{1, 2\}, s \neq \bar{s}$ bezeichnet. Aufgrund der diskreten Generationenabfolge lässt sich die Populationsentwicklung von Generation zu Generation, also in diskreten Zeitschritten $t \in \mathbb{N}_0$, beschreiben. Der Lebensraum wird idealisiert als Feld von N Kästchen mit $N \in \mathbb{N}$ dargestellt. Ein Kästchen hat mehrere Bedeutungen. Zunächst einmal steht es für einen bestimmten Bereich des Lebensraumes. Die Individuen eines jeden Bereichs werden durch einen Punkt in dem zugehörigen Kästchen dargestellt (siehe Abbildung 4.2). Um die Arten unterscheiden zu können, werden die Punkte unterschiedlich gefärbt. Weiter soll ein Kästchen für einen gewissen Ressourcenvorrat stehen. Es wird vereinfachend davon ausgegangen, dass die in einem Bereich enthaltenen Ressourcen höchstens für die Reproduktion von maximal einem Individuum je Art reichen. Dieser Sachverhalt wird bei der Modellierung der Interaktionsphänomene

aus Kapitel 4.2 genauer erläutert. Außerdem wird davon ausgegangen, dass nur Individuen, die sich in einem gemeinsamen Bereich befinden, in Interaktion treten. Damit bildet ein Kästchen auch räumliche Nähe als Voraussetzung für Interaktion ab. Da die Individuen, wie in Kapitel 4.1 beschrieben, während der Interaktionsphase räumlich gebunden sind, findet die Interaktion zwingend statt und kann nicht, zum Beispiel durch Flucht, verhindert werden. Es lässt sich also durch die Kästchen die beschränkte Reichweite der Individuen während der Interaktionsphase ausdrücken. Zur Vereinfachung werden mögliche Interaktionen zwischen Individuen unterschiedlicher Bereiche nicht im Modell mit einbezogen.

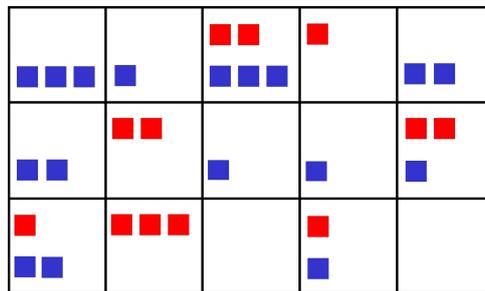


Abbildung 4.2: Das Kästchenmodell

Aufgrund der diskreten Generationenabfolge ist es für die Modellierung der Populationsentwicklung lediglich interessant, wie viele Individuen während der Interaktionsphase die Reproduktionsreife erlangen. Ob sich ein Individuum reproduzieren kann, hängt von den Interaktionen mit Individuen der eigenen Art und Individuen der anderen Art ab. Sowohl die intraspezifischen als auch die interspezifischen Interaktionen müssen eine Reproduktion zulassen. Abhängig von der Spezies, der ein Individuum angehört, können also Bedingungen für das Erlangen der Reproduktionsreife formuliert werden. Eine Reproduktionsbedingung kann als „Bedingung für genau eine Reproduktion der Spezies s im Kästchen b “ mit $b \in \{1, \dots, N\}$ formuliert werden, da sich maximal ein Individuum pro Kästchen reproduzieren kann. Dazu bezeichne k die Anzahl der Individuen von Spezies s in Kästchen b . Die in Kapitel 4.2 beschriebenen Interaktionsarten Phänomen i mit $i \in \{1, 2\}$ und Phänomen j mit $j \in \{0, +, -, --\}$ sollen nun durch Formulierung von solchen Reproduktionsbedingungen modelliert werden. Es wird, je nachdem ob es sich um intra- oder um interspezifischen Interaktionen handelt, zwischen „intra-“ und „interspezifischen Reproduktionsbedingungen“ unterschieden.

4.3.2 Reproduktionsbedingungen

Die in Phänomen 1 beschriebene, idealisierte Form der Ausbeutungskonkurrenz (von Nicholson [40] als „scramble“ bezeichnet) lässt sich wie folgt modellieren: Voraussetzung für das Erreichen der Reproduktionsreife eines Individuums ist, dass sich kein anderes Individuum seiner Art im selben Kästchen befindet, da sich eine Interaktion negativ auf die Reproduktionsfähigkeit auswirken würde. Damit kann es, wie bereits erwähnt, pro Kästchen nur maximal eine Reproduktion der Spezies s geben. Als intraspezifische Bedingung für die Reproduktion der Spezies s in einem beliebigen Kästchen b lässt sich somit Intra 1 formulieren.

Intra 1

Das Kästchen b ist mit genau einem Individuum der Spezies s besetzt.

Das bedeutet für die Spezies s ist Intra 1 in Kästchen b erfüllt, falls $k = 1$ gilt.

Die in Phänomen 2 beschriebene Art der Interferenzkonkurrenz (von Nicholson [40] als „contest“ bezeichnet) kann folgendermaßen mit dem Kästchenmodell abgebildet werden: Befinden sich mehrere Individuen derselben Art in einem Kästchen, so kann höchstens eines der Individuen die Reproduktionsreife erreichen. Das bedeutet, auch im Falle der Interferenzkonkurrenz kann es maximal eine Reproduktion der Spezies s pro Kästchen geben. Es ergibt sich Intra 2 als intraspezifische Bedingung für eine Reproduktion der Spezies s im Kästchen n .

Intra 2

Das Kästchen b ist mit mindestens einem Individuum der Spezies s besetzt.

Folglich ist für die Spezies s Intra 2 in Kästchen b erfüllt, falls $k > 0$ gilt.

Damit ein Individuum die Reproduktionsreife erreicht, müssen neben den intraspezifischen Reproduktionsbedingungen auch die interspezifischen Reproduktionsbedingungen im Kästchen erfüllt sein. Bereits aufgrund des intraspezifischen Interaktionsverhaltens kann maximal ein Individuum jeder Art pro Kästchen die Reproduktionsreife erreichen. Daher kann auch im Falle der in Phänomen j mit $j \in \{0, +, -, --\}$ beschriebenen interspezifischen Interaktionsart die Reproduktionsbedingung als „Bedingung für genau eine Reproduktion der Spezies s im Kästchen n “ formuliert werden. Dazu bezeichne \bar{k} die Anzahl der Individuen der anderen Art, also der Spezies \bar{s} , in Kästchen b .

Phänomen 0 lässt sich mit folgender Regel beschreiben: Ein Individuum der Spezies s erreicht die Reproduktionsreife unabhängig davon, ob sich Individuen der Spezies \bar{s} im selben Kästchen befinden.

Inter 0

Das Kästchen b ist mit einer beliebigen Anzahl an Individuen der Spezies \bar{s} besetzt.

Somit ist für $\bar{k} \geq 0$ Inter 0 für die Spezies s in Kästchen b erfüllt.

Voraussetzung, dass ein Individuum der Spezies s die Reproduktionsreife im Falle vom Phänomen + erreicht, ist, dass sich mindestens ein Individuum der Spezies \bar{s} im selben Kästchen befindet, da nur so eine Interaktion stattfinden kann.

Inter +

Das Kästchen n ist mit mindestens einem Individuum der Spezies \bar{s} besetzt.

Damit ist Inter + für die Spezies s in Kästchen b erfüllt, falls $\bar{k} > 0$ gilt.

Für Phänomen - gilt, dass ein Individuum der Spezies s nur dann reproduktionsfähig werden kann, wenn sich kein Individuum der Spezies \bar{s} im selben Kästchen befindet, da in diesem Falle keine interspezifische Interaktion stattfindet.

Inter -

Das Kästchen b ist mit keinem Individuum der Spezies \bar{s} besetzt.

So ist Inter - für die Spezies s in Kästchen b erfüllt, falls $\bar{k} = 0$ gilt.

Bei der Modellierung von Phänomen - -, legen wir fest, dass als Voraussetzung für das Erreichen der Reproduktionsreife eines Individuums der Spezies s höchstens ein Individuum der Spezies \bar{s} im selben Kästchen sein darf, da nur eine Interaktion mit genau einem Individuum der anderen Art die Reproduktionsreife nicht beeinträchtigt.

Inter - -

Das Kästchen b ist mit höchstens einem Individuum der Spezies \bar{s} besetzt.

Folglich ist im Falle von $\bar{k} < 2$ für die Spezies s Inter - - in Kästchen b erfüllt.

Zur Vereinfachung wird angenommen, dass jedes reproduktionsfähige Individuum der Spezies s genau $r_s \in \mathbb{N}$ Nachkommen produziert. Die Größe r_s kann folglich als mittlere Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion verstanden werden. Damit lässt sich nun ein Reproduktionsmodell für die Spezies s formulieren.

Reproduktionsmodell

Das Interaktionsverhalten der Spezies s wird idealisiert durch Phänomen i und Phänomen j mit $i \in \{1, 2\}$ und $j \in \{0, +, -, --\}$ beschrieben.

Ist in einem Kästchen n das Reproduktionsmodell **Intra i & Inter j** für die Spezies s erfüllt, dann bringt dieses Kästchen genau ein reproduktionsfähiges Individuum der Spezies s hervor, welches genau r_s Nachfolger produziert. Wir bezeichnen **Intra i & Inter j** in Zukunft als Reproduktionsmodell einer Spezies s .

Zur Bestimmung der Anzahl der Reproduktionen, muss für jedes Kästchen ausgewertet werden, ob es ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringt, oder nicht. Abbildung 4.3 zeigt eine solche Auswertung mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** für Spezies 1 (rot) und **Intra 2 & Inter -** für Spezies 2 (blau). Die Einfärbung eines Kästchens in rosa bzw. hellblau zeigt eine Reproduktion für die rote bzw. die blaue Art im Kästchen an. Da reproduktionsfähige Individuen ihre Nachkommen während der Reproduktionsphase zufällig im Lebensraum verteilen, wird für die nächste Generation die entsprechende Anzahl an Punkten zufällig über das Feld verteilt. Die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Individuum belegt zu werden, soll dabei für jedes Kästchen gleich groß sein. Es liegt folglich eine Gleichverteilung vor. Das Konzeptmodell bildet die Entwicklung der Arten Generation für Generation ab.

4.3.3 Der Generationenwechsel als stochastischer Prozess

Da die Belegung der Kästchen durch Individuen zufällig mittels einer Gleichverteilung geschieht, hängt die Entwicklung des Modells vom Zufall ab. Das Konzeptmodell ist folglich ein stochastisches Modell. In Abbildung 4.4 wird die Modellierung des Generationenwechsels als stochastischer Prozess schematisch dargestellt. Es sei $t \in \mathbb{N}_0$, $S_1(t)$ bzw. $S_2(t) \in \mathbb{N}$ bezeichne die Populationsgröße der Spezies 1 bzw. 2 in der Generation t und $R_1(t)$ bzw. $R_2(t) \in \mathbb{N}$ sei die Anzahl der Individuen in der Generation t , die die Reproduktionsreife erreichen. Im Folgenden werden die in Abbildung 4.4 dargestellten Schritte (a) bis (e) erklärt.

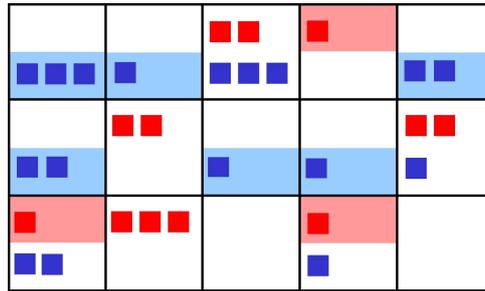


Abbildung 4.3: Auswertung mit den Reproduktionsbedingungen **Intra 1 & Inter 0** für Spezies 1 (rot) und **Intra 2 & Inter -** für Spezies 2 (blau)

Generation 0

- (a) Es wird mit einer Startpopulation $S_1(0)$ und $S_2(0)$ von Individuen begonnen.

Generation t

- (b) Die $S_1(t)$ und $S_2(t)$ Individuen werden zufällig über die N Kästchen verteilt. Dabei ist die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Individuum belegt zu werden, für alle Kästchen gleich groß.
- (c) Das Feld wird gemäß den Reproduktionsmodellen beider Arten kästchenweise ausgewertet.
- (d) Die Auswertung liefert die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen $R_1(t)$ und $R_2(t)$ der Generation t .
- (e) Die reproduktionsfähigen Individuen der Generation t produzieren $S_1(t + 1) = r_1 \cdot R_1(t)$ Nachkommen für die Spezies 1 und $S_2(t + 1) = r_2 \cdot R_2(t)$ Nachkommen für die Spezies 2.

4.4 Anwendbarkeit und Grenzen des Modells

Wie bereits zu Beginn des Kapitels 4.1 erwähnt, dient das Kästchenmodell nicht primär der Beschreibung realer Systeme, sondern der Abbildung fiktiver Populationen mit natürlichen Eigenschaften. Dennoch kann man zumindest angeben zur Beschreibung welcher realen Populationen sich das Modell am ehesten eignet. In Kapitel 4.1 wurde festgelegt, dass die Populationen eine diskrete Generationenfolge haben sollen und sich während ihres Lebens nur einmal reproduzieren. Damit lassen sich zum Beispiel Säugetiere, Vögel und alle mehrjährigen Pflanzenarten nicht anhand dieses Modells beschreiben. Weiter wurde gefordert,

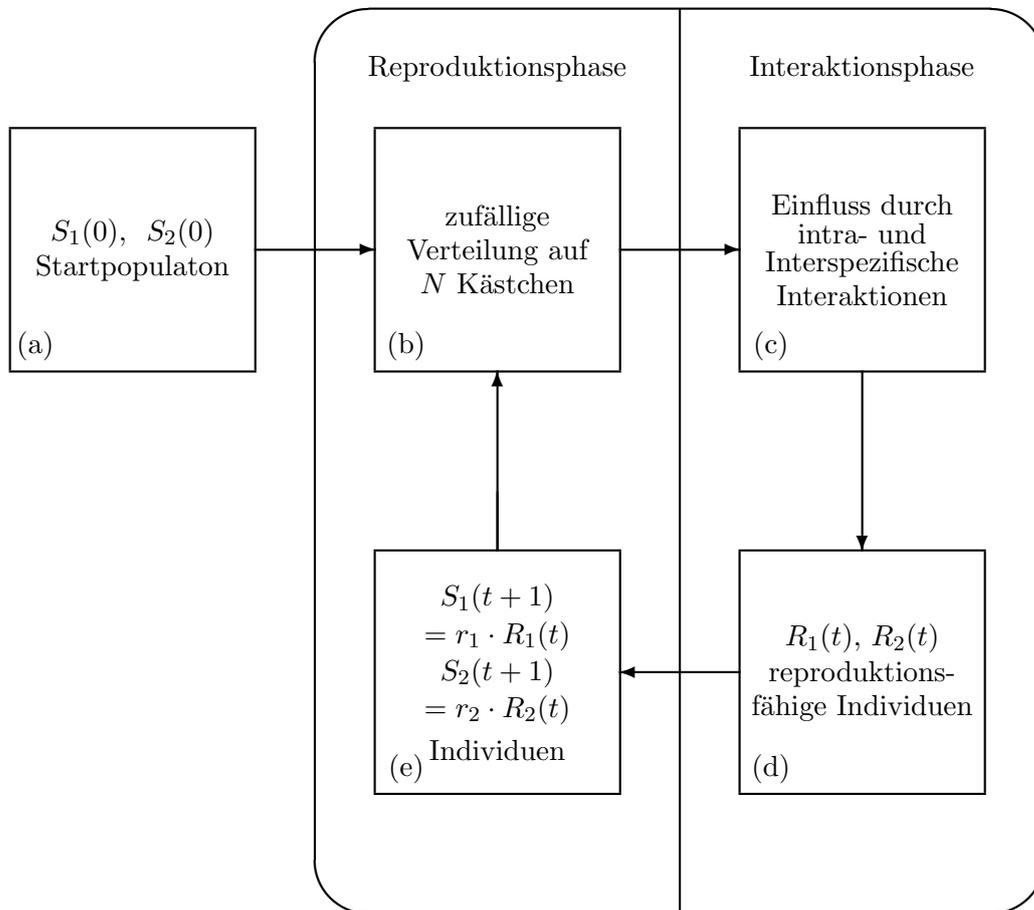


Abbildung 4.4: Diagramm zur Darstellung des Generationenwechsels

dass die abzubildenden Populationen in der präreproduktiven Altersphase räumlich gebunden sind. Damit könnte das Modell zum Beispiel zur Beschreibung einjährige Pflanzenarten mit zufälliger Samenverteilung (z.B. durch Samenflug oder Ausbreitung durch Tiere) dienen oder Insektenarten mit weitgehend zufälliger Eiablage beschreiben.

Es lassen sich vereinzelt auch reale Systeme finden, die anhand des Kästchenmodells abgebildet werden können. Sumpter und Broomhead [48] beschreiben die Entwicklung einer realen Population anhand eines Modells („site-based models with discrete resource sites“), welches weitgehend mit dem Kästchenmodell übereinstimmt. Bei der modellierten Population handelt es sich um einen Bienen-Parasiten, der Milbe *Varroa Jacobsoni*. Die Kästchen in diesem Modell stehen für Bienenwaben, in denen die Milbe brütet. Es handelt sich hier also

sogar um „reale“ Kästchen. Weiter herrscht unter den Milben Ausbeutungskonkurrenz: Sie werden mit der Bienenlarve in einer Bienenwabe eingeschlossen. Befindet sich nur eine Milbe mit in der Wabe, so reifen Bienenlarve und Nachkommen der Milbe in der Wabe heran. Die jungen Milben heften sich an die Bienenlarve und verlassen die Wabe gemeinsam mit der ausgewachsenen Biene. Befinden sich mehrere Milben in der Wabe, so stirbt die Bienenlarve, die Wabe bleibt geschlossen und die Milben sterben ebenfalls.

Simulation

Das Kästchenmodell bietet die Basis, um Simulationen der modellierten Bisysteme durchzuführen. Die Simulationen können mit Hilfe eines Spielbretts, Spielfiguren und Würfeln (vgl. Kapitel 5.4) oder mit Unterstützung durch einen Computer stattfinden. Im Rahmen dieser Arbeit wurde eine Software entwickelt, die neben Simulationen auf Basis des Kästchenmodells auch eine Herleitung von mathematischen Beschreibungen auf Schulniveau ermöglicht. Die Software besteht aus drei Tools: Das Basistool setzt den in Kapitel 4.3.3 beschriebenen stochastischen Prozess anschaulich um, das Langzeittool stellt die Entwicklung der Populationen über einen längeren Zeitraum hinweg in einem Koordinatensystem dar und das Reproduktionstool dient der Herleitung einer mathematischen Beschreibung für die Populationsentwicklungen.

5.1 Das Basistool

Das Basistool ermöglicht die anschauliche Simulation der Populationsentwicklung von Generation zu Generation entsprechend der Schritte (a) bis (e) aus Kapitel 4.3.3.

In Abbildung 5.1 ist die graphische Oberfläche des Tools dargestellt. Im linken Teil der Benutzeroberfläche können diverse Einstellungen gemacht werden (vgl. Abbildung 5.2). Der Lebensraum wird in der Mitte des Tools durch ein Feld mit einer festen Anzahl von N Kästchen dargestellt. Rechts werden für jede Generation t die aus der Simulation resultierenden Populationsgrößen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ festgehalten.

Unter *Simulationsstatus* werden während der Simulation die aktuell simulierte Generation t und die Individuenanzahlen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ dieser Generation angegeben. Vom Benutzer können vor dem Simulationsstart einige Einstellungen vorgenommen werden: Unter *Spezies 1* bzw. *Spezies 2* können die Größe der Startpopulation $S_1(0)$ bzw. $S_2(0)$ gemäß des Schrittes (a), der Reproduktionsfaktor r_1 bzw. r_2 und das Reproduktionsmodell beider Spezies

5.1 Das Basistool

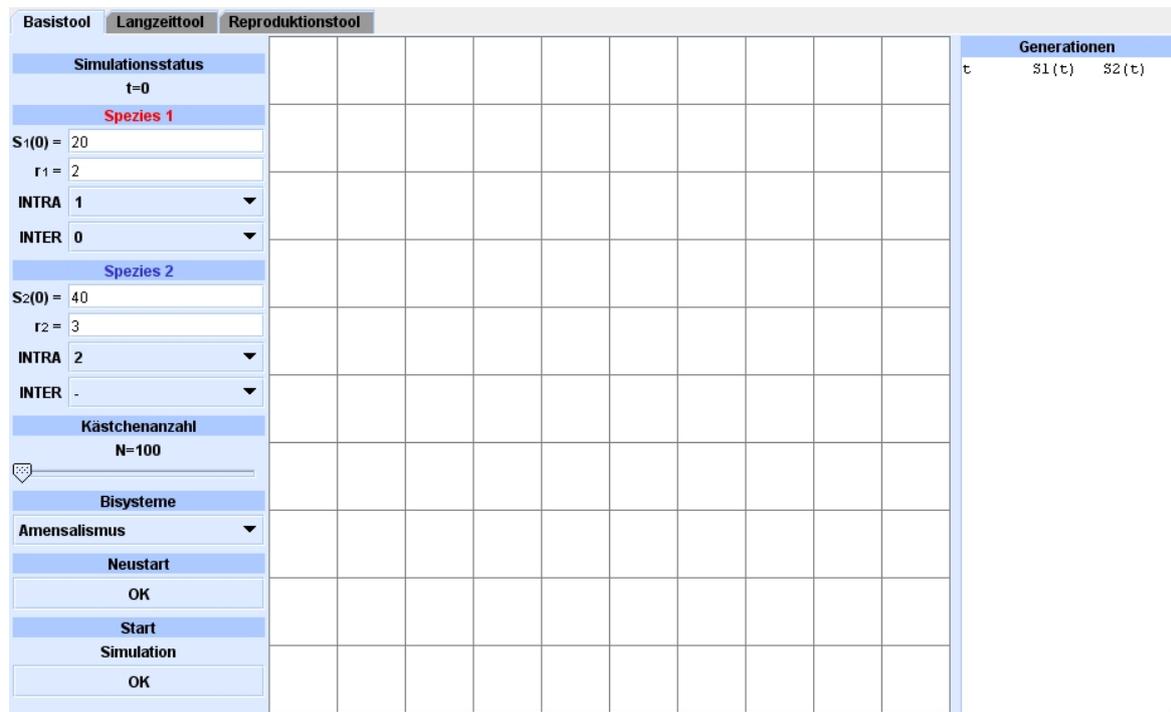


Abbildung 5.1: Das Basistool

eingegeben werden. Die Anzahl der Kästchen N , die den Lebensraum einteilen, wird unter *Kästchen* eingestellt. Unter dem Punkt *Bisysteme* kann zwischen einigen voreingestellten Reproduktionsmodellen gewählt werden. Die Betätigung des *OK*-Buttons unter *Simulation* bewirkt die zufällige Gleichverteilung der Individuen beider Arten auf dem Feld entsprechend des Schrittes (b) und das *Simulations*-Label wird zum *Auswertungs*-Label (siehe Abbildung 5.3). Durch erneute Benutzung des *OK*-Buttons werden die Schritte (c) und (d) angestoßen: Es wird eine Auswertung der Situation auf dem Feld gemäß des gewählten Reproduktionsmodells durchgeführt (siehe Abbildung 5.4) und somit die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen $R_1(t)$ bzw. $R_2(t)$ der aktuellen Generation bestimmt. Durch erneute Betätigung des *OK*-Buttons wird die Simulation der nächsten Generation mit der Durchführung der Schritte (e) und (b) begonnen: Die Individuenanzahlen $S_1(t+1) = r_1 \cdot R_1(t)$ und $S_2(t+1) = r_2 \cdot R_2(t)$ der nächsten Generation werden bestimmt und entsprechend viele Individuen beider Arten zufällig auf dem Feld verteilt.

Durch Betätigung des *OK*-Buttons unter *Neustart* kann eine neue Simulation mit geänderten Einstellungen gestartet werden.

Simulationsstatus	
t = 1, S₁(1) = 40, S₂(1) = 120	
Spezies 1	
S ₁ (0) =	<input type="text" value="20"/>
r ₁ =	<input type="text" value="2"/>
INTRA	<input type="text" value="1"/>
INTER	<input type="text" value="0"/>
Spezies 2	
S ₂ (0) =	<input type="text" value="40"/>
r ₂ =	<input type="text" value="3"/>
INTRA	<input type="text" value="2"/>
INTER	<input type="text" value="-"/>
Kästchenanzahl	
N=100	
<input type="text"/>	
Bisysteme	
<input type="text" value="Amensalismus"/>	
Neustart	
<input type="text" value="OK"/>	
Start	
Simulation	
<input type="text" value="OK"/>	

Abbildung 5.2: Das Basistool - Einstellungen

5.2 Das Langzeittool

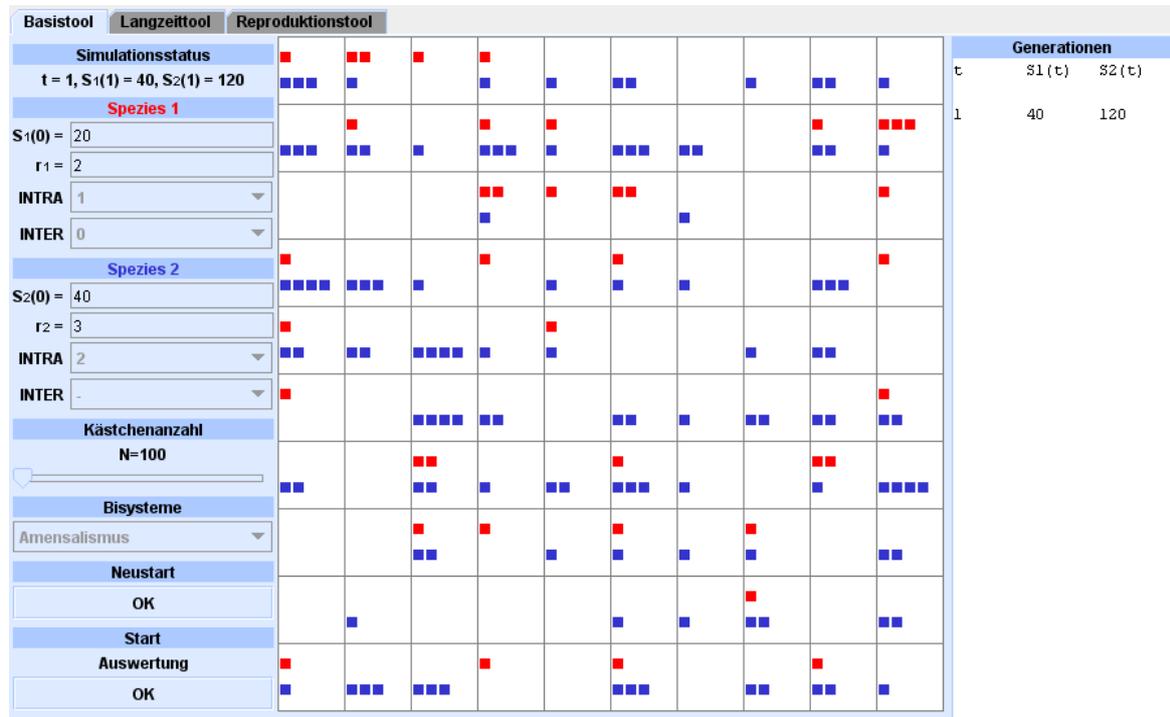


Abbildung 5.3: Zufällige Verteilung der Individuen auf dem Feld

5.2 Das Langzeittool

Das Langzeittool stellt die Entwicklung eines Systems zweier Arten als Graphen im Koordinatensystem dar. Im linken Teil der in Abbildung 5.5 dargestellten graphischen Benutzeroberfläche des Tools können wie beim Basistool Benutzereingaben zur Spezifikation der zu simulierenden Systeme gemacht werden (vgl. Abbildung 5.6). In dem im rechten Teil des Tools dargestellten Koordinatensystem wird die Anzahl der Individuen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ in der Generation t durch Punkte dargestellt.

Wie beim Basistool können die Größe der Startpopulationen $S_1(0)$ und $S_2(0)$, die Reproduktionsfaktoren r_1 und r_2 , die Reproduktionsmodelle beider Arten und die Feldgröße N eingegeben werden. Zusätzlich kann dies für die Anzahl der zu simulierenden Generationen t_{max} und die Anzahl der pro Generation durchzuführenden Simulationen sim geschehen. Außerdem kann der Benutzer wählen, ob die Ergebnisse aller Simulationen je Generation einzeln (*alle Simulationen*) oder ihr Mittelwert (*Mittelwerte*) im Koordinatensystem eingetragen werden soll. Um eine Simulation zu starten, muss der *OK*-Button unter *Start* betätigt werden. Dies liefert eine anschauliche Darstellung der Langzeitentwicklung der beiden Arten.

5.2 Das Langzeittool

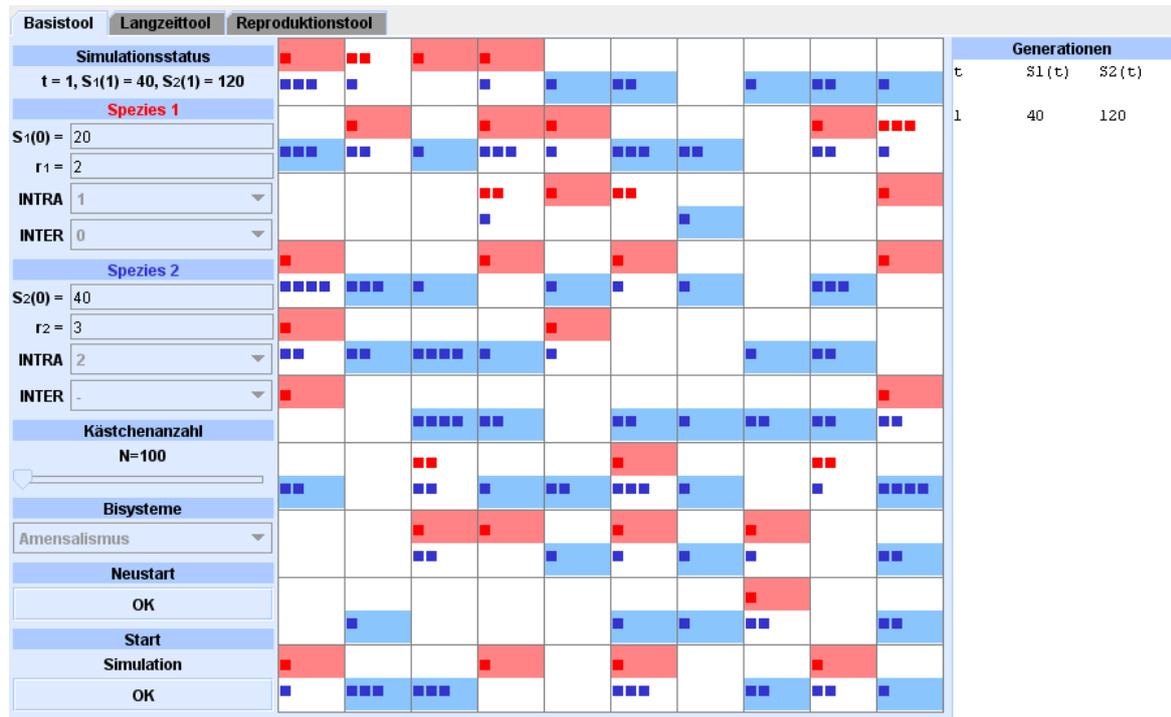


Abbildung 5.4: Auswertung der Kästchen gemäß der Reproduktionsbedingungen

Anhand der Software können nun Prognosen für die modellierten Systeme getroffen werden. Viele Systeme erreichen über diverse Zwischenstadien hinweg ein dynamisches Gleichgewicht, bei dem sich die Populationsgrößen nicht mehr wesentlich ändern (vgl. Kapitel 3.1.2). Es kann auch zyklisches oder chaotisches Langzeitverhalten auftreten. Schüler können anhand der Software erforschen, wie sich die Wahl der Reproduktionsfaktoren r_1, r_2 oder der Startwerte $S_1(0), S_2(0)$ auf das Systemverhalten auswirken. Anhand dieser Vorhersagen können Schüler folglich die ökologische Bedeutung der Parameter entdecken.

5.2 Das Langzeittool

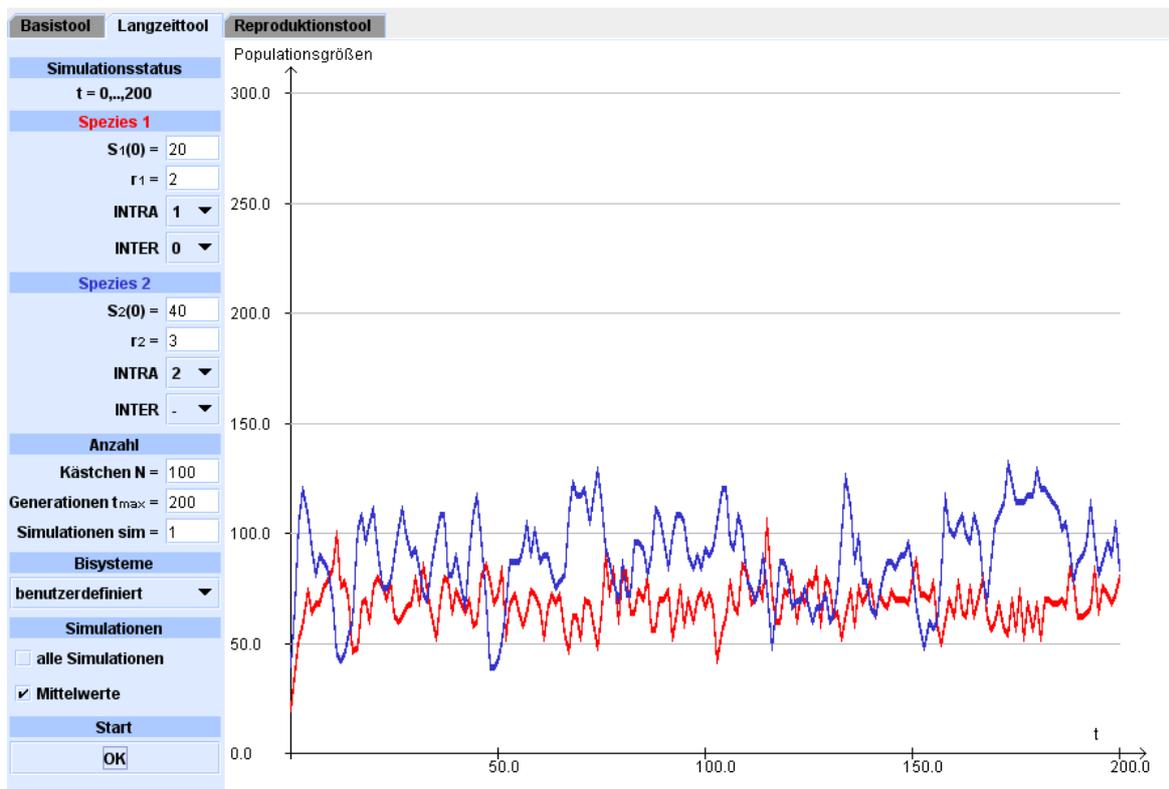


Abbildung 5.5: Das Langzeittool

Basistool	Langzeittool
Simulationsstatus	
t = 0,...,200	
Spezies 1	
S ₁ (0) =	<input type="text" value="20"/>
r ₁ =	<input type="text" value="2"/>
INTRA	1 ▼
INTER	+ ▼
Spezies 2	
S ₂ (0) =	<input type="text" value="40"/>
r ₂ =	<input type="text" value="3"/>
INTRA	2 ▼
INTER	- ▼
Anzahl	
Kästchen N =	<input type="text" value="100"/>
Generationen t _{max} =	<input type="text" value="200"/>
Simulationen sim =	<input type="text" value="2"/>
Bisysteme	
Räuber Beute	▼
Simulationen	
<input checked="" type="checkbox"/> alle Simulationen	
<input checked="" type="checkbox"/> Mittelwerte	
Start	
<input type="button" value="OK"/>	

Abbildung 5.6: Das Langzeittool - Einstellungen

5.3 Das Reproduktionstool

Das Reproduktionstool dient der Bestimmung einer Näherung für die so genannte Reproduktionsfunktion $R : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ mittels Simulationen auf Basis des Kästchenmodells. $R(N, S, S')$ beschreibt den Erwartungswert für die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen einer Spezies s , wenn S Individuen der Spezies s und S' Individuen der Spezies s' auf einem Feld der Größe N im Kästchenmodell verteilt werden. Das Reproduktionstool liefert Näherungswerte für $R(N, S, S')$.

Bevor die Funktionsweise des Reproduktionstools genauer erläutert werden kann, muss geklärt werden, wie man Näherungswerte für die Erwartungswerte erzielen kann. Bei der Bestimmung der Anzahl an reproduktionsfähigen Individuen einer Spezies s werden im Basis- und Langzeittool stets S Individuen von der Spezies s und S' Individuen von der Spezies s' auf einem Feld der Größe N zufällig verteilt. Die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Individuum belegt zu werden, ist dabei für jedes Kästchen gleich groß. Die resultierende Anzahl an reproduktionsfähigen Individuen wird gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell bestimmt. Eine solche Simulation kann als Zufallsexperiment aufgefasst werden. Die Ergebnismenge ist $\Omega = \{0, 1, 2, \dots, N\}$, da maximal alle N Kästchen ein reproduktionsfähiges Individuum der Spezies s hervorbringen. Führt man dieses Zufallsexperiment m mal durch, so kann man die absolute und die relative Häufigkeit $H_m(E_i)$ bzw. $h_m(E_i)$ für das Ergebnis E_i „Die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen ist i “ mit $i \in \Omega$ bestimmen.

Das empirische Gesetz der großen Zahlen besagt, dass sich die relative Häufigkeit $h_m(E)$ eines beobachteten Ereignisses E bei wachsender Versuchszahl m nahe der Wahrscheinlichkeit $P(E)$ des Ereignisses „stabilisiert“ (vgl. Büchter und Henn [9]¹). Stabilisiert bedeutet dabei allerdings nicht, dass die relative Häufigkeit für wachsendes m gegen die Wahrscheinlichkeit konvergiert, sondern, dass sie mit einer hohen Wahrscheinlichkeit nahe bei $P(E)$ liegt². Wir wollen im Folgenden die aus vielen Simulationen gewonnenen relativen Häufigkeiten $h_m(E_i)$ als Schätzwerte für die Wahrscheinlichkeiten $P(E_i)$ nehmen.

Es seien nun \tilde{R}_m die mittlere Anzahl an Reproduktionen im Falle von m Simulationen und

¹Kapitel 3.7

²Bernoulli'sches Gesetz der großen Zahlen

R der Erwartungswert für die Anzahl an Reproduktionen. Dann gilt

$$\begin{aligned}
 \tilde{R}_m &= \frac{\sum_{i=1}^N H_m(E_i) i}{m} \\
 &= \sum_{i=1}^N \frac{H_m(E_i)}{m} i \\
 &= \sum_{i=1}^N h_m(E_i) i \\
 &\approx \sum_{i=1}^N P(E_i) i \\
 &= R
 \end{aligned}
 \tag{5.1}$$

für große m . Die mittlere Reproduktionsanzahl \tilde{R}_m liefert folglich im Falle von vielen Wiederholungen m einen Näherungswert für den Erwartungswert R der Reproduktionsanzahl. Diese Eigenschaft wird im Reproduktionstool ausgenutzt. Es erlaubt die Durchführung mehrerer Durchläufe des beschriebenen Zufallsexperiment und die Bestimmung des arithmetischen Mittels \tilde{R}_m . Auf diese Weise liefert es im Falle einer großen Simulationsanzahl m gemäß (5.1) eine Näherung für den Erwartungswert $E(R)$.

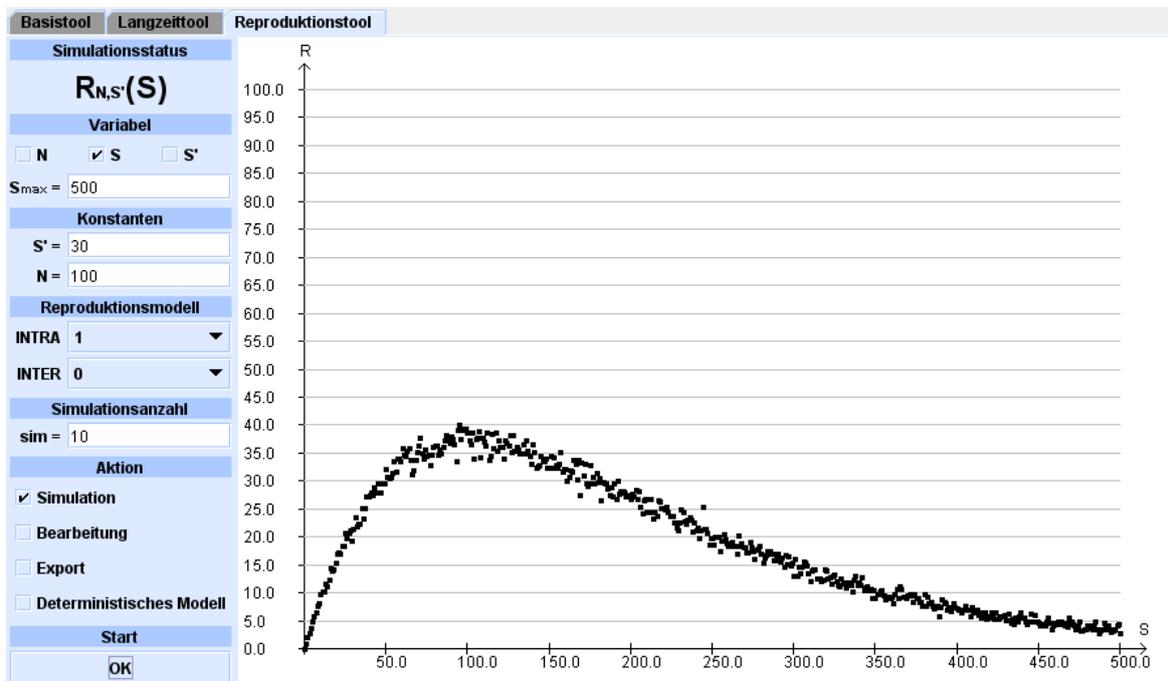


Abbildung 5.7: Das Reproduktionstool

Das Reproduktionstool liefert Näherungswerte für die Funktionswerte der Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von einer der drei Variablen S , S' oder N , wobei die anderen beiden Variablen fest gewählt sind. Es handelt sich folglich um Näherungen für $R_{N,S'}(S)$, $R_{N,S}(S')$ oder $R_{S,S'}(N)$.

In Abbildung 5.7 ist die graphische Benutzeroberfläche des Reproduktionstools dargestellt. Im linken Bereich können wie bei den anderen beiden Tools Benutzereingaben zur Spezifikation der zu simulierenden Systeme gemacht werden (vgl. Abbildung 5.8). Durch Anklicken der entsprechenden Checkbox unter *Variabel* wird eine der Größen N , S oder S' als variable Größe ausgewählt und ein Maximalwert N_{max} , S_{max} oder S'_{max} für diese Größe angegeben. Für die beiden anderen damit fest gewählten Größen wird unter *Konstanten* je einen konstanter Wert eingegeben. Das Reproduktionsmodell wird unter *Reproduktionsmodell* und die Anzahl der Simulationen *sim* unter *Simulationsanzahl* eingestellt.

Durch Betätigung des OK-Buttons unter *Start* führt das Tool die gewünschte Simulation durch. Im Falle von $R_{N,S'}(S)$ bedeutet dies Folgendes: Für alle $S \in \{0, 1, \dots, S_{max}\}$ werden wie beim Basistool S Individuen der Spezies und S' Individuen der anderen Spezies zufällig auf einem Feld der Größe N verteilt. Anschließend wird gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell die resultierende Anzahl der Reproduktionen bestimmt. Diese beiden Schritte geschehen programmintern und werden nicht an der graphischen Oberfläche des Tools dargestellt. Die Simulation wird entsprechend der *Simulationsanzahl* *sim* oft wiederholt und der Mittelwert aus den resultierenden Reproduktionsanzahlen gebildet. Dieser Mittelwert wird durch einen Punkt im Koordinatensystem eingezeichnet. Für eine große Simulationsanzahl *sim* erhält man somit aus den oben beschriebenen Gründen eine Näherung für $R_{N,S'}(S)$ ³. Eine Simulation für $R_{N,S}(S')$ läuft analog. Zur Simulation von $R_{S,S'}(N)$ werden programmintern für alle $N \in \{1, \dots, N_{max}\}$ immer die selben Individuenanzahlen S und S' zufällig auf einem Feld der Größe N verteilt, die resultierende Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen wird wie üblich bestimmt und in ein Koordinatensystem in Abhängigkeit von N eingetragen. Die durch die Simulationen entstehenden Graphen nähern folglich die Reproduktionsfunktionen $R_{S',N}(S)$, $R_{S,N}(S')$ bzw. $R_{S,S'}(N)$ an (vgl. Abbildung 5.9).

Um anhand des Tools Funktionsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen zu finden, bietet das Tool zwei für Schüler praktikable Möglichkeiten. Mit *Export* unter *Aktion* können die Simulationswerte in Form einer Tabelle exportiert werden und anhand von Tabellenkalkulationssystemen Funktionsvorschriften gefunden werden.

Außerdem besteht die Möglichkeit, die Simulationswerte zu bearbeiten und die bearbeiteten Werte in einem Koordinatensystem darzustellen (vgl. Abbildung 5.10). Um diesen Bear-

³Beachte $m = sim$.

beitungsmodus zu starten, muss unter *Aktion* die Checkbox *Bearbeitung* aktiviert werden. Im Bearbeitungsmodus erscheint auf der rechten Seite eine Schaltfläche, die die Darstellung von Graphen für Funktionsvorschriften in Abhängigkeit der Größen S , S' , N und der Simulationswerte für die Reproduktionsfunktionen ermöglicht. Als Operationen können die Grundrechenarten, das Potenzieren, die Exponentialfunktion und der natürliche Logarithmus genutzt werden. In das Textfeld unter *Berechnung* kann die Funktionsvorschrift für den darzustellenden Graphen in der folgenden Form eingegeben werden: Funktionsvorschriften werden aus Termen zusammengesetzt. Terme sind $R(N)$, $R(S)$, $R(S')$, N , S , S' , Konstanten (z.B. 3.5) wie auch durch die zur Verfügung stehenden Operationen zusammengesetzte Terme ($Term$), $Term+Term$, $Term-Term$, $Term*Term$, $Term/Term$, $exp(Term)$, $ln(Term)$ und $hoch(Term, Term)$. Durch Betätigung des *OK* - Buttons unter *Plot* wird der Graph einer unter *Berechnung* eingegebenen Funktionsvorschrift im Koordinatensystem angezeigt (siehe Abbildung 5.10). Eine detaillierte Beschreibung, wie Schüler mit Hilfe des Reproduktionstools, Funktionsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen finden können, wird in Teil II, Kapitel 6 gegeben.

5.4 Simulationen ohne Computer

Alle anhand der Software durchführbaren Simulationen können auch ohne Computereinsatz stattfinden. Benötigt werden dazu ein Spielbrett in Form eines Feldes mit nummerierten Kästchen, welches den Lebensraum darstellt, Spielsteine in zwei verschiedenen Farben, die für die Individuen der beiden Arten stehen und Würfel in verschiedenen Farben. Anhand dieser Materialien kann entsprechend des in Kapitel 4.3.3 beschriebenen Generationenwechsels eine Simulationen der Populationsentwicklungen durchgeführt werden. Durch Auswürfeln werden die Spielsteine zufällig auf dem Feld gleichverteilt. Je eine geordnete Kombination von Augenzahlen zum Beispiel (Augenzahl roter Würfel, Augenzahl grüner Würfel) steht dann für ein bestimmtes Kästchen (z.B. (1,5) steht für das 5. Kästchen). Auf diese Weise wird jedes Kästchen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit ausgewürfelt. Eine andere Variante wäre die Verwendung einer Urne mit einer entsprechenden Anzahl an durchnummerierten Kugeln. Die Auswertung gemäß den gewählten Reproduktionsbedingungen muss von den Schülern selbst anstatt vom Computer durchgeführt werden. Auch die Simulationen des Reproduktionstools zur Bestimmung einer Näherung für die Reproduktionsfunktion, lassen sich auf diese Weise bestimmen.

Sinnvoll erscheint diese nicht-digitale Version der Simulation für den Einsatz in unteren Jahrgangsstufen, um dort den Zugang zum Basistool zu erleichtern. Dennoch handelt es sich hier um langwierige, elementare Handlungen, die durch den Einsatz der Software wegfallen. An

5.4 Simulationen ohne Computer

dieser Stelle wird ausdrücklich darauf hingewiesen, dass unabhängig davon, ob für die Herleitung der mathematischen Beschreibung die Software eingesetzt wird oder nicht, stets die gleiche Denkarbeit geleistet werden muss. Die Software liefert keine zusätzlichen Informationen über eine passende mathematische Beschreibung.

Basistool	Langzeitool	
Simulationsstatus		
$R_{N,S'}(S)$		
Variabel		
<input type="checkbox"/> N	<input checked="" type="checkbox"/> S	<input type="checkbox"/> S'
S _{max} = 500		
Konstanten		
S' = 30		
N = 100		
Reproduktionsmodell		
INTRA	1	
INTER	--	
Simulationsanzahl		
sim = 10		
Aktion		
<input checked="" type="checkbox"/> Simulation		
<input type="checkbox"/> Bearbeitung		
<input type="checkbox"/> Export		
<input type="checkbox"/> Deterministisches Modell		
Start		
OK		

Abbildung 5.8: Das Reproduktionstool - Einstellungen

5.4 Simulationen ohne Computer

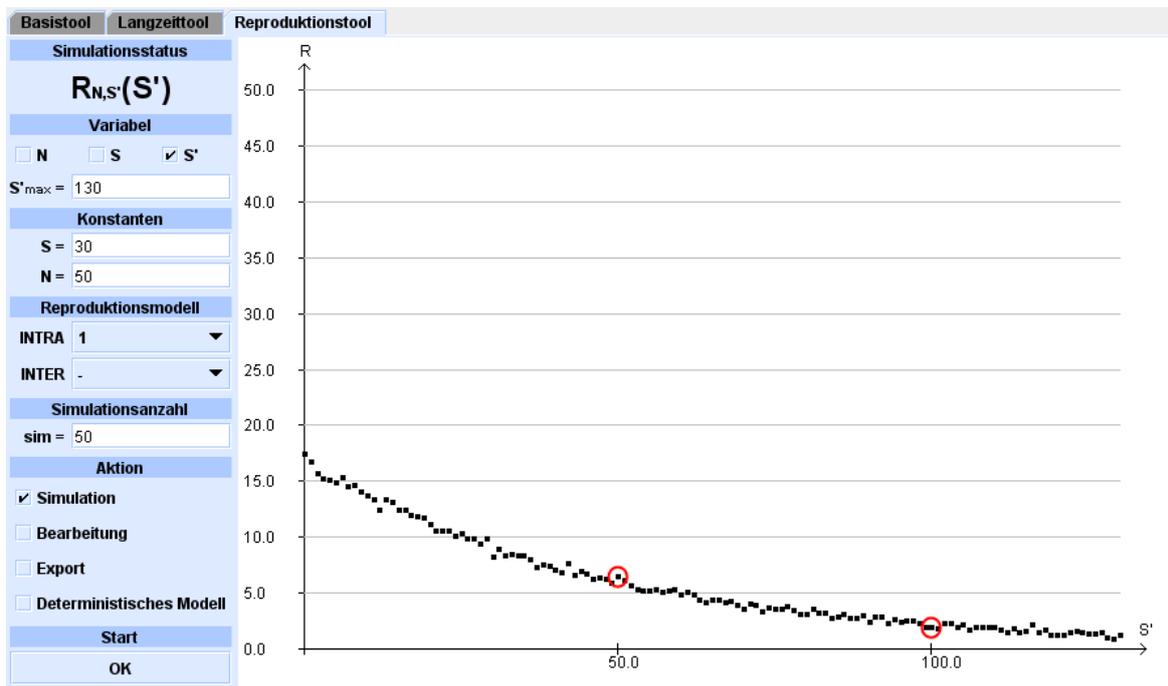


Abbildung 5.9: Simulation von $R_{S=30,N=50}(S')$: Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen, wenn 30 Individuen der eigenen Spezies und S' Individuen der anderen Spezies zufällig auf einem Feld mit 50 Kästchen verteilt werden. Die Werte für $R_{S=30,N=50}(50) \approx 6$ und $R_{S=30,N=50}(100) \approx 2$ sind jeweils mit einem roten Kreis markiert.

5.4 Simulationen ohne Computer

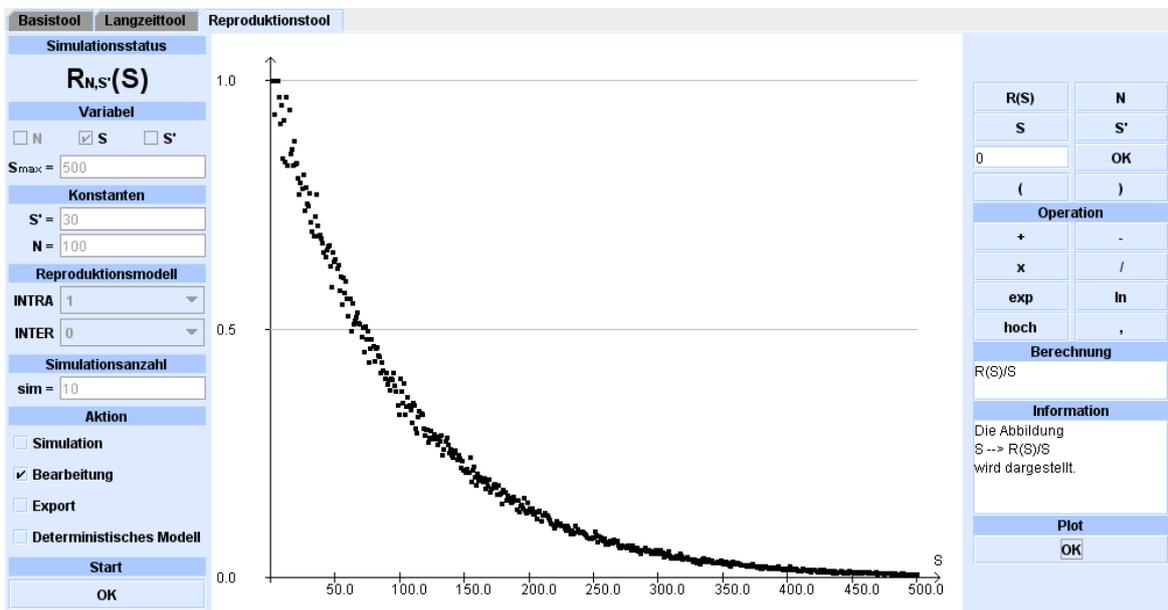


Abbildung 5.10: Bearbeitungsmodus: Plot von $\frac{R_{N,S'}(S)}{S}$ durch Eingabe von $R(S)/S$ unter *Berechnung*

Mathematisierung

Simulationen können stets nur für konkrete Parameter durchgeführt werden. Steht eine mathematische Beschreibung zum Beispiel in Form einer Differential- oder Differenzgleichung zur Verfügung, so lassen sich mathematische Analysen durchführen, die für alle Parameter Informationen über das modellierte System liefern können. Daher werden in diesem Kapitel auf der Basis des in Kapitel 4 vorgestellten stochastischen Prozesses Differenzgleichungen zur Beschreibung der Populationsentwicklungen hergeleitet. Es wird also ein Übergang von einem stochastischen zu einem deterministischen Modell vollzogen. Dabei ergibt sich ein Informationsverlust, den man bewusst in Kauf nimmt, um die Vorteile mathematischer Beschreibungen nutzen zu können. In Teil III werden exemplarisch einige Systeme anhand mathematischer Analysen der hergeleiteten Differenzgleichungen untersucht.

6.1 Vom stochastischen zum deterministischen Modell

Das Modell aus Kapitel 4 ist ein stochastisches Modell. Für eine Spezies s ergibt sich, je nachdem, wie die zufällige Gleichverteilung der Individuen der Spezies s und s' auf dem Feld ausfällt, in der Regel trotz gleich bleibender Parameter eine unterschiedliche Anzahl an Reproduktionen. Ein konkretes Beispiel für diesen Sachverhalt ist in Abbildung 6.1 dargestellt. Daher resultieren, wie in Abbildung 6.2 exemplarisch dargestellt, aus unterschiedlichen Durchläufen des stochastischen Prozesses bei gleichen Startbedingungen $S(0)$ für Spezies s , $S'(0)$ für Spezies s' und gleichen sonstigen Parametern verschiedene Entwicklungen. Die Unterschiede können je nach System mehr oder weniger ausgeprägt sein.

Im stochastischen Modell wurde die Anzahl der Individuen in der Generation $t + 1$ anhand des Reproduktionsfaktors r und der Anzahl an Reproduktionen $R(t)$ in der Generation t bestimmt: $S(t + 1) = r \cdot R(t)$. Um nun eine mathematische Beschreibung durch eine Differenzgleichung zu erlangen, liegt es nahe, für die Anzahl der Reproduktionen eine Funktionsvorschrift aufzustellen. Die Anzahl an Reproduktionen $R(t)$ in der Generation t hängt

6.1 Vom stochastischen zum deterministischen Modell

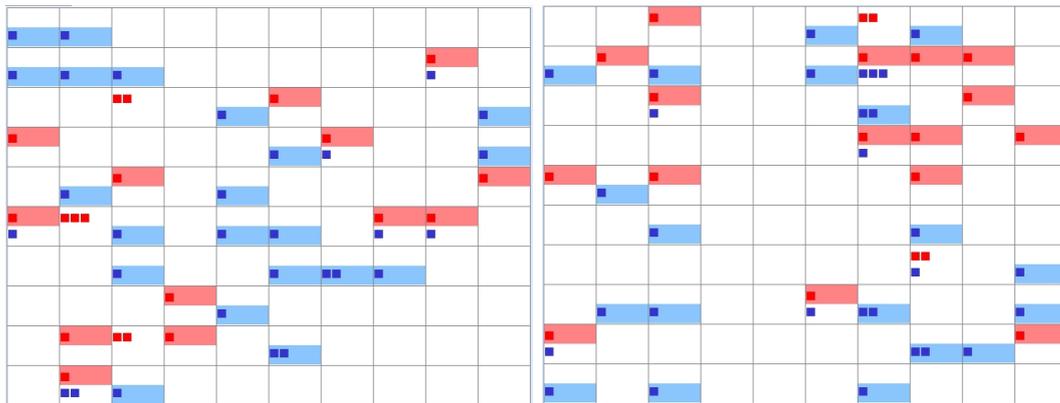


Abbildung 6.1: Zufällige Gleichverteilung von $S_1(t+1) = 20$ und $S_2(t+1) = 30$ Individuen auf einem Feld der Größe $N = 100$ und Auswertung bezüglich der Reproduktionsbedingungen **Intra 1 & Inter 0** für Spezies 1 (rot) und **Intra 2 & Inter -** für Spezies 2 (blau): Im links abgebildeten Feld ergeben sich $R_1(t+1) = 13$ und $R_2(t+1) = 21$ und im rechts abgebildeten Feld $R_1(t+1) = 16$ und $R_2(t+1) = 19$ reproduktionsfähige Individuen in der Generation $t+1$.

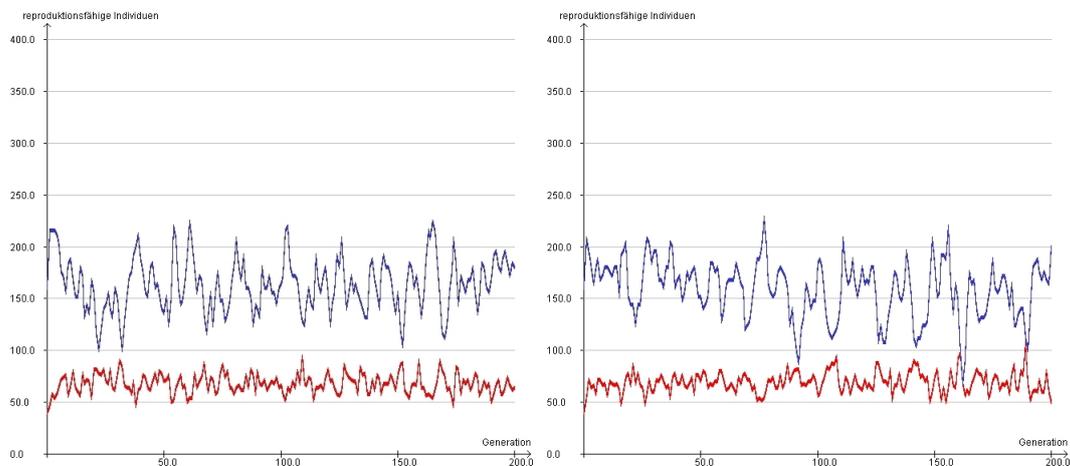


Abbildung 6.2: Simulationsdurchläufe mit **Intra 1 & Inter 0**, $R_1(0) = 20$, $r_1 = 2$, für Spezies 1 (rot) und **Intra 2 & Inter -**, $R_2(0) = 40$, $r_2 = 4$, für Spezies 2 (blau) und $N = 100$

allerdings vom Zufall ab und lässt sich somit nicht durch eine Funktion abbilden. Aus diesem Grund wird zur Herleitung der mathematischen Beschreibung der Erwartungswert für die Anzahl an Reproduktionen genutzt und somit das Modell auf einen Teilaspekt reduziert. Der Erwartungswert ist bei einer festen Kästchenanzahl und festen Populationsgrößen

immer gleich. Es kann folglich für die mathematische Beschreibung der Reproduktion eine Funktionsvorschrift angegeben werden. Damit erhält man ein deterministisches Modell, da bei gleicher Parameterwahl stets das gleiche Ergebnis eintritt. Im mathematischen Modell bestimmt damit ein Zustand eindeutig seinen Nachfolgezustand.

6.2 Informationsverlust

An dieser Stelle ist noch einmal zu betonen, dass man beim Übergang vom stochastischen zum deterministischen Modell bewusst einen Informationsverlust in Kauf nimmt. Durch die Verwendung des Erwartungswerts für die Anzahl der Reproduktionen wird nur noch ein Teilproblem betrachtet. Dies ist allerdings eine legitime Strategie, um anhand des auf diese Weise erhaltenen deterministischen Modells einen Überblick bzw. Einblick in mögliche Populationsentwicklungen zu erlangen. Wichtig ist, dass Ergebnisse, die durch Analysen am deterministischen Modell erzielt wurden, stets anhand des stochastischen Modells überprüft werden.

6.3 Herleitung der Gleichungen

Die folgende Herleitung basiert auf der direkten Ermittlung von Erwartungswerten. Sie ist als Hintergrundinformation für Lehrkräfte gedacht und eignet sich weniger für den Einsatz im Schulunterricht, da Inhalte der Stochastik Anwendung finden, die in der Regel nicht behandelt werden. Eine Herleitung auf Schulniveau mit Hilfe des Reproduktionstools wird in Teil II¹ vorgestellt.

Es soll nun die Herleitung einer Differenzgleichungen zur Beschreibung der Entwicklung einer Spezies s vorgestellt werden. Angenommen das Reproduktionsverhalten der Spezies s lasse sich mit den Bedingungen Intra i und Inter j , $i \in \{1, 2\}$ beschreiben und $j \in \{0, +, -, --\}$ und es werden S Individuen der Spezies s und S' Individuen Spezies s' zufällig auf dem Feld mit N Kästchen verteilt, wobei jedes Kästchen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit von einem bestimmten Individuum belegt wird. Die Reproduktionsfunktion $R : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ ordnet N , S und S' den Erwartungswert für die Anzahl der Reproduktionen der Spezies s zu. Mit R und dem Reproduktionsfaktor r lässt sich nun die auf den Erwartungswerten für die Reproduktionen beruhende Differenzgleichung

$$S(t+1) = r \cdot R(N, S(t), S'(t)) \tag{6.1}$$

zur Beschreibung der Entwicklung der Spezies angeben. Eine Herleitung von Differenzgleichungen für derartige Systeme mit einer einzelnen Population haben Gotzen u. a. [20]

¹Kapitel 6

6.3 Herleitung der Gleichungen

vorgelegt.

Um diese Gleichung zu komplettieren, muss die Reproduktionsfunktion $R(N, S, S')$ bestimmt werden. Für eine zufällige Gleichverteilung von S Individuen der Spezies s über N Kästchen gebe die Zufallsvariable κ die Anzahl der Individuen in einem bestimmten Kästchen b an. Da für das betrachtete Kästchen ein Bernoulli-Experiment vorliegt, ist κ binomialverteilt mit den Parametern S (Anzahl Versuche) und $p = \frac{1}{N}$ (Trefferwahrscheinlichkeit für Kästchen b) und

$$P(\kappa = k) = \binom{S}{k} \left(\frac{1}{N}\right)^k \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S-k} \quad (6.2)$$

ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich k Individuen der Spezies s in Kästchen b befinden. Sei α_i^b eine Zufallsvariable, die angibt, ob die Reproduktionsbedingung Intra i in Kästchen b für Spezies s erfüllt ist. In Kapitel 4.3.2 wurde festgelegt, dass in Kästchen b Intra 1 erfüllt ist, falls $k = 1$ und Intra 2 falls $k > 0$. Damit ergeben sich die folgenden Wahrscheinlichkeiten für Intra 1 und Intra 2

$$P(\alpha_1^b = 1) = P(\kappa = 1) = \frac{S}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S-1} \quad \text{und} \quad (6.3)$$

$$P(\alpha_2^b = 1) = P(\kappa > 0) = 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^S. \quad (6.4)$$

Für $i \in \{1, 2\}$ sei $f_i : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1]$, $(N, S) \mapsto P(\alpha_i^b = 1)$ eine Funktion, die in Abhängigkeit von der Anzahl der zufällig verteilten Individuen S die Wahrscheinlichkeit, dass Intra i für Spezies s in Kästchen b erfüllt ist, angibt. Es gilt folglich

$$f_1 : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S) \mapsto \frac{S}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{(S-1)} \quad \text{und} \quad (6.5)$$

$$f_2 : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S) \mapsto 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^S. \quad (6.6)$$

Es sei β_j^b eine Zufallsvariable, die angibt, ob Inter j in Kästchen b für die Spezies s erfüllt ist. Dafür muss entsprechend der interspezifischen Bedingungen in Kapitel 4.3.2 überprüft werden, wie viele Individuen k' der Spezies s' , im Kästchen b vorhanden sind. Demnach muss $k' > 1$ für Inter $+$, $k' = 0$ für Inter $-$, $k' < 2$ für Inter $--$ und $k' \geq 0$ für Inter 0 gelten. Mit (6.2) erhält man die folgenden Wahrscheinlichkeiten für die interspezifischen Reproduktionsbedingungen

$$P_{S'}(\beta_0^b = 1) = P_{S'}(\kappa \geq 0) = 1, \quad (6.7)$$

$$P_{S'}(\beta_+^b = 1) = P_{S'}(\kappa > 0) = 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'}, \quad (6.8)$$

$$P_{S'}(\beta_-^b = 1) = P_{S'}(\kappa = 0) = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'} \quad \text{und} \quad (6.9)$$

$$P_{S'}(\beta_{--}^b = 1) = P_{S'}(\kappa < 2) = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'} + \frac{S'}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'-1}. \quad (6.10)$$

6.3 Herleitung der Gleichungen

Für $j \in \{0, +, -, --\}$ sei $g_j : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$, $(N, S') \mapsto P_{S'}(\beta_j^b = 1)$ eine Funktion, die die Anzahl der zufällig verteilten Individuen S' der Spezies s' auf die Wahrscheinlichkeit, dass Inter j in Kästchen b erfüllt ist, abbildet. Somit erhält man

$$g_0 : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S') \mapsto 1, \quad (6.11)$$

$$g_+ : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S') \mapsto 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'}, \quad (6.12)$$

$$g_- : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S') \mapsto \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'} \text{ und} \quad (6.13)$$

$$g_{--} : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow [0, 1] \quad , \quad (N, S') \mapsto \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'} + \frac{S'}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{S'-1}. \quad (6.14)$$

Sei $\gamma_{i,j}^b$ eine Zufallsvariable für die Reproduktion von Spezies s in Kästchen b , dann gilt

$$P_{S,S'}(\gamma_{i,j}^b = 1) = P(\alpha_i^b = 1) \cdot P_{S'}(\beta_j^b = 1). \quad (6.15)$$

Die Gesamtanzahl von Reproduktionen der Spezies s ist $\sum_{b=1}^N \gamma_{i,j}^b$ und hat den Erwartungswert

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left(\sum_{b=1}^N \gamma_{i,j}^b\right) &= \sum_{b=1}^N \mathbb{E}(\gamma_{i,j}^b) \\ &= \sum_{b=1}^N P_{S,S'}(\gamma_{i,j} = 1) \\ &= N \cdot P_{S,S'}(\gamma_{i,j} = 1) \\ &= N \cdot P(\alpha_i = 1) \cdot P_{S'}(\beta_j = 1). \end{aligned} \quad (6.16)$$

Damit ordnet die Funktion

$$R : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, \quad (N, S, S') \mapsto N \cdot f_i(N, S) \cdot g_j(N, S') \quad (6.17)$$

den Werten N , S und S' den Erwartungswert für die Anzahl an Reproduktionen von Spezies s zu.

Lässt sich das Reproduktionsverhalten von Spezies 1 mit **Intra \mathbf{i}_1 & Inter \mathbf{j}_1** und das von Spezies 2 mit **Intra \mathbf{i}_2 & Inter \mathbf{j}_2** beschreiben, dann gilt

$$\begin{aligned} S_1(t+1) &= r_1 N f_{i_1}(N, S_1(t)) g_{j_1}(N, S_2(t)) \\ S_2(t+1) &= r_2 N f_{i_2}(N, S_2(t)) g_{j_2}(N, S_1(t)). \end{aligned} \quad (6.18)$$

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse ist in Tabelle 6.1 zu finden.

Populationsgrößen			
Intra i_1 und Inter j_1 für Spezies 1 Intra i_2 und Inter j_2 für Spezies 2 mit $i_1, i_2 \in \{1, 2\}$ und $j_1, j_2 \in \{0, +, -, --\}$			
$S_1(t+1) = r_1 N f_{i_1}(N, S_1(t)) g_{j_1}(N, S_2(t))$ $S_2(t+1) = r_2 N f_{i_2}(N, S_2(t)) g_{j_2}(N, S_1(t))$			
i	$f_i(N, S)$	j	$g_j(N, S)$
1	$\frac{S}{N} (1 - \frac{1}{N})^{S-1}$	0	1
2	$1 - (1 - \frac{1}{N})^S$	+	$1 - (1 - \frac{1}{N})^{S'}$
		-	$(1 - \frac{1}{N})^{S'}$
		--	$(1 - \frac{1}{N})^{S'} + \frac{S'}{N} (1 - \frac{1}{N})^{S'-1}$

Tabelle 6.1: Differenzgleichungen für die Entwicklung der Populationsgrößen

6.4 Populationsdichten

In den Gleichungen für das Populationswachstum aus Kapitel 6.3 kommt die Größe N zur Beschreibung der Kästchenanzahl vor. Die Kästchen wurden im Modell zur vereinfachten Abbildung von Phänomenen, wie dichteabhängigen Effekten und Interaktionen von Individuen, eingeführt. In den realen Systemen, die modelliert werden sollen, sind derartige abgegrenzte Areale in der Regel² nicht zu finden. Im Folgenden soll eine Beschreibung hergeleitet werden, die ohne die Kästchen auskommt. Dazu werden zunächst die Größen $\bar{S} := \frac{S}{N}$ und $\bar{S}' := \frac{S'}{N}$ eingeführt, die die Dichte der Populationen beschreiben. Für das Reproduktionsmodell **Intra i₁ & Inter j₁ / Intra i₂ & Inter j₂**, lassen sich zur Beschreibung der Entwicklung der Populationsdichten folglich folgende Differenzgleichungen angeben:

$$\begin{aligned}\bar{S}_1(t+1) &= \frac{S_1(t+1)}{N} = r_1 \bar{f}_{i_1}(N, \bar{S}_1(t)) \bar{g}_{j_1}(N, \bar{S}_2(t)) \\ \bar{S}_2(t+1) &= \frac{S_2(t+1)}{N} = r_2 \bar{f}_{i_2}(N, \bar{S}_2(t)) \bar{g}_{j_2}(N, \bar{S}_1(t))\end{aligned}\quad (6.19)$$

mit

$$\bar{f}_1(N, \bar{S}) = \bar{S} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N(\bar{S}-1)}, \quad (6.20)$$

$$\bar{f}_2(N, \bar{S}) = 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N\bar{S}}, \quad (6.21)$$

$$\bar{g}_0(N, S') = 1, \quad (6.22)$$

$$\bar{g}_+(N, \bar{S}') = 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N\bar{S}'}, \quad (6.23)$$

$$\bar{g}_-(N, \bar{S}') = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N\bar{S}'} \text{ und} \quad (6.24)$$

$$g_{--}(N, S') = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N\bar{S}'} + \bar{S}' \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{N\bar{S}'}. \quad (6.25)$$

Um nun die Kästchenanzahl N innerhalb der Gleichungen zu eliminieren, betrachtet man den Grenzfall großer Kästchenanzahlen bei konstant gehaltenen Dichten $X := \bar{S}$ und $Y := \bar{S}'$. Dazu werden $\bar{f}_i(N, X)$ und $\bar{g}_j(N, Y)$ für $N \rightarrow \infty$ betrachtet, also

$$F_i(X) := \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ X \text{ const.}}} \bar{f}_i(N, X) \text{ bzw.} \quad (6.26)$$

$$G_j(Y) := \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ const.}}} \bar{g}_j(N, Y). \quad (6.27)$$

²Ausnahmen sind tatsächlich diskretisierte Lebensräume, wie Brutplätze oder Waben eines Bienenstocks.

Damit erhält man für $i \in \{1, 2\}$ und $j \in \{+, -, --, 0\}$ die folgenden Funktionen:

$$\begin{aligned} F_1(X) &:= \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ X \text{ konst.}}} \bar{f}_1(N, X) = \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ X \text{ konst.}}} \frac{X(1 - \frac{1}{N})^{N X}}{1 - \frac{1}{N}} \\ &= X e^{-X}, \end{aligned} \tag{6.28}$$

$$\begin{aligned} F_2(X) &:= \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ X \text{ konst.}}} \bar{f}_2(N, X) = \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ X \text{ konst.}}} 1 - (1 - \frac{1}{N})^{N X} \\ &= 1 - e^{-X}, \end{aligned} \tag{6.29}$$

$$G_0(Y) := \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} \bar{g}_0(N, Y) = 1, \tag{6.30}$$

$$\begin{aligned} G_+(Y) &:= \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} \bar{g}_+(N, Y) = \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} 1 - (1 - \frac{1}{N})^{N Y} \\ &= 1 - e^{-Y}, \end{aligned} \tag{6.31}$$

$$\begin{aligned} G_-(Y) &:= \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} \bar{g}_-(N, Y) = \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} (1 - \frac{1}{N})^{N Y} \\ &= e^{-Y} \text{ und} \end{aligned} \tag{6.32}$$

$$\begin{aligned} G_{--}(Y) &:= \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} \bar{g}_{--}(N, Y) = \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ Y \text{ konst.}}} (1 - \frac{1}{N})^{N Y} + Y(1 - \frac{1}{N})^{N Y} \\ &= e^{-Y} + Y e^{-Y}. \end{aligned} \tag{6.33}$$

Damit ist

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 F_{i_1}(X(t)) G_{j_1}(Y(t)) \\ Y(t+1) &= r_2 F_{i_2}(Y(t)) G_{j_2}(X(t)) \end{aligned} \tag{6.34}$$

ein deterministisches Modell für die Entwicklung der Populationsdichten im Grenzfall großer Kästchenanzahlen, falls sich das Reproduktionsverhalten von Spezies 1 mit Intra i_1 , Inter j_1 und das von Spezies 2 mit Intra i_2 , Inter j_2 beschreiben lässt. In Tabelle 6.2 werden diese Ergebnisse zusammenfassend dargestellt.

6.5 Authentizität

Das im Rahmen der vorliegenden Arbeit betrachtete Kästchenmodell basiert, wie bereits in der Einleitung erwähnt, auf einem aktuellen Modell der Ökologie, welches Johansson und

**Populationsdichten im Grenzfall
großer Kästchenanzahlen**

Intra i_1 und Inter j_1 für Spezies 1
 Intra i_2 und Inter j_2 für Spezies 2
 mit $i_1, i_2 \in \{1, 2\}$ und $j_1, j_2 \in \{0, +, -, --\}$

$$X(t+1) = r_1 F_{i_1}(X(t)) G_{j_1}(Y(t))$$

$$Y(t+1) = r_2 F_{i_2}(Y(t)) G_{j_2}(X(t))$$

i	$F_i(X)$	j	$G_j(Y)$
1	$X e^{-X}$	0	1
2	$1 - e^{-X}$	+	$1 - e^{-Y}$
		-	e^{-Y}
		--	$e^{-Y} + Y e^{-Y}$

Tabelle 6.2: Differenzgleichungen für die Entwicklung der Populationsdichten

Sumpter [28] entwickelt haben. Johanssons und Sumpters Ansatz umfasst eine größere Klasse von Populationsmodellen. Das Kästchenmodell stellt folglich eine konkrete Ausprägung dieses Ansatzes dar. Im Folgenden wird das Modell von Johansson und Sumpter in groben Zügen erläutert und der Zusammenhang mit dem Kästchenmodell dargestellt.

Das Modell von Johansson und Sumpter bildet Systeme mit beliebig vielen Spezies ab, die wie im Kästchenmodell eine diskrete, nicht-überlappende Generationenfolge haben. Der Lebensraum besteht, wie im Kästchenmodell, aus endlich vielen Ressourcen-Standorten. Es handelt sich also auch hier um einen Lebensraum mit beschränkten Ressourcen. Weiter sind die Individuen ebenfalls während einer kritischen Phase ihres Lebens räumlich an die Standorte gebunden. Interaktionen zwischen oder innerhalb der Spezies finden nur in den Standorten statt. Stochastische Effekte treten an zwei Stellen auf: Die Individuen werden zu einem bestimmten Zeitpunkt, wie im Kästchenmodell, zufällig über die Standorte verteilt, wobei die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Individuum getroffen zu werden, für jeden Standort gleich groß ist. Darüber hinaus definieren Johansson und Sumpter eine Wahrscheinlichkeitsverteilung zur Bestimmung der Anzahl der Nachkommen eines Standorts in Abhängigkeit von seinem „Inhalt“.

Der Ansatz von Johansson und Sumpter führt wie folgt zum Kästchenmodell: Es werden zwei Spezies betrachtet und es wird die vereinfachende Annahme gemacht, dass ein erfolgreiches Individuum der Spezies s genau r_s Nachkommen hat. Weiter kann pro Standort maximal ein Individuum die Reproduktionsreife erreichen. Die Wahrscheinlichkeitsverteilung zu dem Standortinhalt (k_1, k_2) nimmt für genau ein (f_1^*, f_2^*) mit $f_s^* \in \{0, r_s\}$ den Wert 1 und sonst 0 an. Die Interaktionen werden in die aus dem Kästchenmodell bekannten intra- und interspezifischen Interaktionen unterteilt. Die Reproduktion der Spezies s in einem Standort mit dem Inhalt (k_1, k_2) kann folglich durch eine Zahl $a_j(k_1, k_2) \in \{0, 1\}$ beschrieben werden. Falls es keine Nachkommen dieser Spezies in dem Standort gibt, ist $a_j(k_1, k_2) = 0$ und sonst, also wenn es r_j Nachkommen gibt, ist $a_j(k_1, k_2) = 1$. Das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter +** lässt sich folglich durch $a_1(k_1, k_2) = 1$ genau dann, wenn $k_1 = 1$ und $k_2 \geq 1$ realisieren.

Das folgende Ergebnis für den deterministischen Grenzfall lässt sich auf Johansson und Sumpter [28]³ zurückführen. Da die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum einen bestimmten Standort belegt, immer gleich groß ist, folgt die Verteilung der Individuen innerhalb eines bestimmten Standorts einer Binomialverteilung. Diese Tatsache nutzen Johansson und Sumpter und nehmen für eine große Zahl von Ressourcen-Standorten eine Poisson-Verteilung⁴ an. Auf diese Weise kommen sie zu folgendem Ergebnis: Im Grenzfall vieler Ressourcen-

³Proposition 1 und Beweis

⁴Dieses entspricht im Prinzip der Vorgehensweise in Kapitel 6.4.

Standorte lassen sich die erwarteten Populationsdichten X und Y durch die Differenzgleichungen

$$\begin{pmatrix} X(t+1) \\ Y(t+1) \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} X(t) \\ Y(t) \end{pmatrix} \quad (6.35)$$

mit

$$F \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} = F_{r_1, r_2} \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_1 e^{-X} e^{-Y} \sum_{k_1, k_2} \frac{X^{k_1}}{k_1!} \frac{Y^{k_2}}{k_2!} \cdot a_1(k_1, k_2) \\ r_2 e^{-X} e^{-Y} \sum_{k_1, k_2} \frac{X^{k_1}}{k_1!} \frac{Y^{k_2}}{k_2!} \cdot a_2(k_1, k_2) \end{pmatrix} \quad (6.36)$$

beschreiben. Liegen die Reproduktionsmodelle **Intra i** & **Inter j** aus dem Kästchenmodell vor, so können die $a_j(k_1, k_2)$ als Produkte geschrieben werden:

$$a_j(k_1, k_2) = A_{j,1}(k_1) \cdot A_{j,2}(k_2). \quad (6.37)$$

Dies impliziert eine Produktdarstellung der Funktionen in den Komponenten von F . Es gilt speziell

$$e^{-X} e^{-Y} \sum_{k_1, k_2} \frac{X^{k_1}}{k_1!} \frac{Y^{k_2}}{k_2!} \cdot a_1(k_1, k_2) = g_{1,1}(X) \cdot g_{1,2}(Y) \quad (6.38)$$

mit

$$\begin{aligned} g_{1,1}(X) &= X e^{-X} && \text{(Intra 1) oder} \\ g_{1,1}(X) &= 1 - e^{-X} && \text{(Intra 2)} \end{aligned} \quad (6.39)$$

bestimmt durch intraspezifische Konkurrenz und

$$\begin{aligned} g_{1,2}(Y) &= 1 && \text{(Inter 0),} \\ g_{1,2}(Y) &= 1 - e^{-Y} && \text{(Inter +),} \\ g_{1,2}(Y) &= e^{-Y} && \text{(Inter -) oder} \\ g_{1,2}(Y) &= e^{-Y} + Y e^{-Y} && \text{(Inter - -).} \end{aligned} \quad (6.40)$$

bestimmt durch die Wechselbeziehungen mit der Spezies 2. Analoges gilt für den zweiten Eintrag von F .

Teil II

Material für Schüler

Einleitung

Dieser Teil der Arbeit richtet sich explizit an Schüler. Er soll ihnen ermöglichen, ein Modell zur Beschreibung und Simulation von Populationsentwicklungen eigenständig im Selbststudium kennen zu lernen und damit entdeckend und kreativ zu arbeiten. Es werden alle notwendigen Informationen ausführlich dargestellt, sowie Arbeitsaufträge und Experimentieranleitungen gegeben. Die Simulationssoftware findet sich auf der Modellierungshomepage des Lehrstuhls A für Mathematik [30].

Das Modell, mit dem wir uns im Folgenden befassen werden, ist der Populationsökologie zuzuordnen und dient der Beschreibung und Prognose von Entwicklungen zweier interagierender Populationen. Es beruht auf einem authentischen Modell, welches von den Ökologen Johansson und Sumpter [28] entwickelt wurde. Es wird somit im Folgenden ein Einblick in aktuelle Forschung der Theoretischen Biologie geboten. Das Modell ist dabei auf der einen Seite genau genug, um Erklärungsansätze für ökologische Phänomene zu liefern, aber auf der anderen Seite auch einfach genug, um einen komfortablen Umgang zu gewährleisten. Es handelt sich bei dem Modell nicht um eine direkte Abbildung real existierender Populationen, sondern eher um eine Erfassung einer Klasse von idealisierten Systemen mit unterschiedlichen, häufig in der Natur beobachtbaren Eigenschaften. Die für die Entwicklung der Populationen relevanten Eigenschaften werden abgebildet und so das Zusammenleben der Individuen über mehrere Generationen hinweg nachgespielt. Diese Art der Modellierung nennt man „**bottom-up**“ **Modellierung**. Zur Simulation wurde im Rahmen dieser Arbeit eine auf dem Modell beruhende Software entwickelt. Sie ermöglicht die Simulation einer Vielzahl von unterschiedlichen Populationen und die Herleitung von mathematischen Beschreibungen für ihre Entwicklung. Mit Unterstützung der Software wollen wir uns folgenden Fragen widmen:

- Wie lässt sich die Entwicklung einer Population mit bestimmten Eigenschaften und bestimmten Einflussfaktoren modellieren? Wie wird sie sich über einen längeren Zeitraum

hinweg entwickeln? Wie entwickeln sich zwei interagierende Populationen in diesem Fall?

- Unter welchen Umständen können Populationen dauerhaft überleben? Wächst eine Population unbegrenzt oder schwankt sie stark? In welchem Fall sterben Populationen aus?
- Wie lassen sich mathematische Beschreibungen für die Systeme finden? Wie können wir die Simulationssoftware bei der Suche einsetzen?

Dieser Teil der Arbeit ist wie folgt aufgebaut: Im zweiten Kapitel wird darauf eingegangen, aus welchem Grund Modelle aufgestellt werden und welche Bedeutung sie in der Wissenschaft haben. Dabei wird auf die besondere Bedeutung von Simulationen und mathematischen Analysen zur Herleitung von Vorhersagen eingegangen. Im dritten Kapitel wenden wir uns dem Modellierungsgegenstand zu, mit dem wir uns befassen wollen. Es werden die biologischen Hintergründe vorgestellt und genauer spezifiziert, welche Eigenschaften die Populationen haben, deren Entwicklung modelliert werden soll. Darauf aufbauend wird im vierten Kapitel ein so genanntes **Konzeptmodell** der Populationen aufgestellt. Dabei handelt es sich um ein einfaches Modell, welches lediglich die für die Entwicklung der Population relevanten Eigenschaften abbildet und somit Simulationen ihrer Entwicklung zulässt. Das Modell wird als Kästchenmodell bezeichnet, da es den Lebensraum durch ein Feld bestehend aus Kästchen darstellt. Die im Rahmen dieser Arbeit entwickelte Simulationssoftware basiert auf dem Kästchenmodell und ermöglicht Vorhersagen für die Entwicklung der Populationen. Die Software und ihre Handhabung wird vorgestellt. Im fünften Kapitel wird zum Experimentieren und Beobachten anhand der Simulationssoftware aufgefordert. Es werden Populationen mit unterschiedlichen Eigenschaften modelliert, ihre Entwicklung simuliert und Erklärungen für ihre Entwicklung erarbeitet. Das letzte Kapitel dient der Herleitung von mathematischen Beschreibungen für die modellierten Populationen. Mathematische Beschreibungen erlauben eine Untersuchung der Populationsentwicklungen ohne Simulationen anhand des Konzeptmodells und haben somit einen wichtigen Stellenwert in der Populationsökologie.

Sinn von Modellierung und Simulation

Mathematische Modellierung hat in vielerlei Hinsicht eine wesentliche Bedeutung in vielen Wissenschaften. In vielen Bereichen, zum Beispiel bei der Realisierung größerer Projekte, ist es nicht nur sinnvoll sondern notwendig Modelle aufzustellen (vgl. dazu auch Gotzen [19]). Zum Beispiel bei der Planung und dem Bau eines Gebäudes ist die Anfertigung diverser Modelle notwendig: Architekten entwickeln Grundrisse, um die Raumaufteilung zu planen und eine Vorgabe für den Bau zu liefern. Gegebenenfalls erstellen sie dreidimensionale Modelle, um eine bessere Vorstellung der Optik des Gebäudes zu erlangen. Bauingenieure erstellen Bauzeichnungen zur Berechnung der Statik des Gebäudes. Es werden mathematische Modelle für die Berechnung der anfallenden Kosten benötigt. All diese Punkte lassen den Bau eines Gebäudes ohne den Einsatz von Modellen unmöglich erscheinen. Gute Modelle erleichtern die Realisierung eines Projektes, verringern das Auftreten von Fehlern und reduzieren die Kosten.

Besonders häufig ist man an Informationen über die zukünftige Entwicklung eines bestehenden Systems interessiert. Dazu werden die bekannten Eigenschaften und Einflüsse des Systems modelliert, um somit seine zukünftige Entwicklung nachspielen zu können. Solche Modelle nennt man **dynamische Modelle**. Häufig nutzt man in diesem Zusammenhang Computer, um die Entwicklung anhand des dynamischen Modells zu simulieren. Auch mit mathematischen Mitteln können dynamische Modelle aufgestellt werden. Dazu verwendet man oft so genannte Differenzen- oder Differentialgleichungen.

Die bekannteste Anwendung dynamischer Modelle ist sicherlich die Wettervorhersage. Meteorologen nutzen über Jahrzehnte ausgefeilte Modelle, um anhand des aktuellen Wetterzustandes eine Prognose für die zukünftige Entwicklung herzuleiten.

In Industrie und Wirtschaft spielen dynamische Modelle eine fundamentale Rolle. Zum Bei-

spiel bei der Planung von Kraftwerksanlagen, wird der komplette Kraftwerkskreislauf zunächst in einem Modell erfasst. Anhand von Simulationen des Kraftwerksbetriebs kann beispielsweise ermittelt werden, welche Bauteile verwendet werden sollten oder welcher Kraftwerksstandort (z.B. bei solarthermischen Kraftwerken) gewählt werden sollte, um die optimale Leistung zu erzielen. Der Bau eines Kraftwerks ohne Modellierungen dieser Art ist in vielerlei Hinsicht undenkbar.

In der Wissenschaft, vor allem in den Naturwissenschaften, werden seit jeher Modelle als nützliche Werkzeuge verwendet. Dynamische Modelle werden genutzt, um die Entwicklung von chemischen, physikalischen und biologischen Prozessen zu erklären. Wir befassen uns, wie bereits erwähnt, im Folgenden mit einem aktuellen, dynamischen Modell der Theoretischen Biologie (vgl. Johansson und Sumpter [28]) zur Beschreibung der Entwicklung von interagierenden Populationen.

Biologische Grundlagen und Modellierungsgegenstand

Im Folgenden sollen die zu modellierende Systeme genauer spezifiziert werden. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, handelt es sich nicht um reale sondern um idealisierte Systeme zweier Spezies, die allerdings Eigenschaften und Verhaltensmuster aufweisen, die häufig in der Natur beobachtet werden können. Aufgrund der hohen Komplexität realer Systeme können bei der Modellierung nicht alle beobachtbaren Eigenschaften einbezogen werden. Daher ist es wichtig, Vereinfachungen zu machen und sinnvolle Annahmen zu treffen. Als ersten Schritt zum Modell werden wir folglich einzelne, relevante Eigenschaften von Populationen in idealisierter Form festhalten. Modellierungsziel ist die Beschreibung der Entwicklung beider Spezies. An diesem Ziel orientieren wir uns bei der Entscheidung, welche Eigenschaften relevant und welche irrelevant sind. Bei den hier zu modellierenden Systemen sind vor allem die Mechanismen und Verhaltensmuster interessant, die auf die Entwicklung der Population Einfluss nehmen. Weiter soll die Art, wie Individuen beider Spezies miteinander interagieren, im Modell wählbar sein, sodass verschiedene Formen, wie zum Beispiel Räuber-Beute-, Konkurrenz-, Symbiose- oder Parasitismusbeziehungen, abgebildet werden können. Das Modell beschreibt also eine Klasse von idealisierten Systemen.

3.1 Idealisierte Sichtweise einer Population

Modelliert werden **zwei Populationen**, die einen gemeinsamen **Lebensraum mit beschränkten Ressourcen** bewohnen. Vereinfachend wird davon ausgegangen, dass äußere Umwelteinflüsse, wie Klima, Jahreszeit und Nahrung¹ konstant sind. Bei den Individuen beider Arten wird nicht zwischen den Geschlechtern unterschieden, so dass jedes Individuum

¹Abgesehen von dem Fall, wo die eine Population die Nahrungsquelle der anderen darstellt, wie bei Wirts- oder Beutepopulationen.

Nachkommen hervorbringen kann. Weiter durchlaufen die Individuen innerhalb ihres Lebens zwei Phasen, die Interaktions- und die Reproduktionsphase.

Die **Interaktionsphase** beinhaltet den Zeitraum von der Erzeugung bis zur Reproduktionsreife der Individuen. Diese Phase ist durch eine gewisse **Immobilität der Individuen** gekennzeichnet, wie es bei abgelegten Eiern, ins Erdreich gelangten Samen oder Parasiten in bzw. auf einem Wirt der Fall ist. Die heranwachsenden Individuen treten mit Individuen in ihrer unmittelbaren Nähe in Interaktion. Dabei unterscheidet man **intraspezifische und interspezifische Interaktionen**. Bei einer intraspezifischen Interaktion tritt ein Individuum mit einem Individuum seiner eigenen Art (z.B. Konkurrenz um Nahrung, Lebensraum, Licht) und bei einer interspezifischen Interaktion mit einem Individuum einer anderen Art (z.B. Räuber-Beute oder symbiotisches Verhalten) in Wechselbeziehung. Vereinfachend wird davon ausgegangen, dass nur diese Interaktionen über die Reproduktionsfähigkeit der Individuen entscheiden. Dass ein Individuum aus anderen Gründen, wie zum Beispiel Krankheit oder Unfruchtbarkeit, vor seiner Reproduktion sterben könnte, wird nicht mit einbezogen.

In der **Reproduktionsphase** reproduzieren sich die Individuen, die während der Interaktionsphase die Reproduktionsfähigkeit erlangt haben. Dabei wird idealisiert davon ausgegangen, dass sie stets eine **feste Anzahl von Nachkommen** erzeugen. Weiter wird die Annahme gemacht, dass der **Nachwuchs zufällig über den Lebensraum verteilt** wird. Eine solche Annahme ist zum Beispiel im Falle von Samenflug beim Löwenzahn oder weitgehend zufälliger Ablage von Eiern bei Insekten gerechtfertigt.

Im Laufe der beiden Entwicklungsphasen sterben alle Individuen der Elterngeneration. Wir betrachten also eine **diskrete, nicht überlappende Generationenfolge**, wie es bei Insekten oder einjährigen Pflanzen der Fall ist.

Wie oben beschrieben, gehen wir davon aus, dass die Individuen beider Spezies sowohl intra- als auch interspezifisch interagieren. Im Modell sollen unterschiedliche Ausprägungen beider Interaktionsformen berücksichtigt werden. Dabei muss, da gemäß des Modellierungsziels die Entwicklung der Populationen abgebildet werden soll, aufgrund der diskreten, nicht überlappenden Generationenabfolge nur die Auswirkung der Interaktionen auf die Reproduktionsfähigkeit der Individuen erfasst werden. Im Folgenden werden unterschiedliche in der Ökologie beobachtbare Interaktionsphänomene beschrieben und als ersten Schritt zum Modell idealisiert dargestellt.

3.2 Intraspezifische Interaktionen

Intraspezifische Interaktionen treten meistens als Konkurrenz um Ressourcen, wie Nahrung, Lebensraum oder Sonnenlicht auf. Die Verfügbarkeit dieser Ressourcen ist wesentlich dafür verantwortlich, ob ein Individuum die Reproduktionsreife erreicht. Es sollen zwei Ausprägungen von intraspezifischer Konkurrenz einbezogen werden: Ausbeutungskonkurrenz und Interferenzkonkurrenz, welche in der englischen Fachliteratur auch als „scramble“ und „contest“ bezeichnet werden (vgl. Nicholson [40]).

Ausbeutungskonkurrenz (auch exploitative Konkurrenz oder scramble genannt) kann auftreten, wenn Individuen eine beschränkte Menge an Ressourcen teilen müssen. In diesem Fall bewirkt eine hohe Populationsdichte einen Mangel an Ressourcen, der sich negativ auf ihre Reproduktionsfähigkeit auswirkt. Der Mangel an Ressourcen kann sich auf die Verfügbarkeit von Nahrung oder von Brutplätzen beziehen. Beispielsweise nimmt bei der Kohlmeise (*Parus major*) die Anzahl der gelegten Eier bei zunehmender Populationsdichte aufgrund der geringeren Nährstoffverfügbarkeit ab. Die Maissorte *Zea mays* produziert bei zunehmender Organismendichte pro Kolben weniger Samen. Basstölpel (*Sula bassana*) nisten auf Felsen, die eine begrenzte Anzahl an Brutplätzen bieten. Bei einer hohen Populationsdichte konkurrieren die Individuen innerhalb der Kolonie um die Brutplätze (vgl. Campbell und Reece [11]²).

Die exploitative Konkurrenz wird als Vorbereitung zur Modellierung wie folgt vereinfacht dargestellt:

Phänomen 1

Herrscht unter den Mitgliedern einer Population exploitative Konkurrenz, so wirkt sich eine intraspezifische Interaktion negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Die **Interferenzkonkurrenz** (auch contest genannt) ist eine aktive Form des Kampfes um Ressourcen. Bei einer hohen Populationsdichte setzt sich ein dominantes Individuum durch. Ökologische Beispiele dafür sind Kainismus oder Allelopathie. Beim Kainismus töten sich Junge gegenseitig, bis nur noch das stärkste Junge übrig ist. Dies ist bei vielen Raubvögeln, wie dem Steinadler oder der Rohrweihe der Fall (vgl. [10]). Im Falle von Allelopathie setzen Pflanzen Gift ein, um anderen Pflanzen zu schaden. Zum Beispiel geben Apfelbäume über ihre Wurzeln Stoffe in den Boden, die andere Apfelbaumkerne am Keimen hindern.

Die Interferenzkonkurrenz wollen wir folgendermaßen vereinfacht darstellen:

Phänomen 2

²S. 1208 ff.

Herrscht unter den Mitgliedern einer Population Interferenzkonkurrenz, so gibt es im Falle einer intraspezifischen Interaktion ein dominantes Individuum, welches die Reproduktionsfähigkeit erreicht. Individuen, die mit diesem dominanten Individuum interagieren, erreichen hingegen die Reproduktionsreife nicht.

3.3 Interspezifische Interaktionen

In der Natur lässt sich eine scheinbar unbegrenzte Anzahl an unterschiedlichen Formen des Zusammenlebens verschiedener Arten und somit von interspezifischen Interaktionen beobachten.

Das Zusammenleben von Räuber und Beute oder Parasit und Wirt bezeichnet man als Antibiose. Der Räuber braucht die Beute. Eine erfolgreiche Interaktion, also das Erlegen eines Beutetiers, wirkt sich positiv für den Räuber und negativ für das Beutetier aus. Ihnen sind sicherlich eine Vielzahl an Beispielen für Räuber-Beute-Beziehungen, wie Katze und Maus, Frosch und Fliege oder Fuchs und Hase bekannt. Auch im Falle von Parasitismus wirkt sich das Zusammenleben für einen Partner, den so genannten Wirt, negativ und für den anderen Partner, den Parasit, positiv aus. Bekannte Beispiele sind Säugetier und Zecke oder Insekt und Milbe.

Eine andere Form des Zusammenlebens ist die Parabiose (vgl. Munk [38]³). Hier wirkt sich die Interaktion für einen der beiden Partner positiv aus. Der andere Partner wird jedoch nicht beeinflusst. Beispiele sind Tiere, die sich von Nahrungsresten anderer Tiere ernähren, wie zum Beispiel Lotsenfische, die Raubfische begleiten. Ein weiteres Beispiel für Parabiose-Beziehungen sind Pflanzen, die Tiere als Transportmittel zur Samenverteilung nutzen. Zum Beispiel verhaken sich Klettfrüchte im Fell von Säugetieren.

Als Gegenstück zur Parabiose kann der Amensalismus, bei dem sich die Interaktion auf einen der beiden Partner negativ auswirkt, gesehen werden. Der andere Partner wird wie bei der Parabiose nicht beeinflusst. Beispielsweise leiden Moose im Buchenwald unter Lichtmangel, da sie von dem schwer zersetzbaaren Laub der Buche bedeckt werden. Einen nachweisbaren Einfluss auf die Buchen haben die Moose hingegen nicht.

Eine andere Form der Interaktion zwischen zwei verschiedenen Arten ist die Konkurrenz zweier Arten um dieselbe Ressource. Diese wirkt sich negativ auf beide Arten aus. Dabei kann es sich um unterschiedliche Ressourcen, wie Nahrung oder Tageslicht handeln. Bei Aasfressern ist beispielsweise häufig Nahrungskonkurrenz zu beobachten: Hyänen und Geier konkurrieren um Kadaver. Wenn eine Pflanze ideale physische Bedingungen vorfindet, wie zum Beispiel optimale Licht-, Wärme-, Wasser- und Bodenverhältnisse, so nennt man dieses

³Kapitel 16.1

physiologisches Optimum. Arten, die ein ähnliches physiologisches Optimum haben, treten innerhalb eines gemeinsamen Lebensraums in eine interspezifische Konkurrenzbeziehung um die vorhandenen Ressourcen. Bei den Wiesengrasarten *Alopecurus*, *Arrhenaterum* und *Bromus* setzt sich beispielsweise bei für alle drei Arten optimaler Wässerung *Arrhenaterum* durch (vgl. Walter [50]).

Als Gegenstück zur interspezifischen Konkurrenz kann die Symbiose, bei der sich die Partner gegenseitig unterstützen, aufgefasst werden. Beispiel für eine Symbiose ist das Zusammenleben von Ameisen und Blattläusen. Die Ameisen beschützen die Blattläuse, wobei sie im Gegenzug von diesen Zuckerwasser erhalten (vgl. Freude u. a. [16]). Ein weiteres Beispiel ist die Bestäubung von Blütenpflanzen durch Insekten, wobei die Insekten Nektar als Nahrung erhalten (vgl. Munk [38]⁴).

Auch wenn die Vielfalt der unterschiedlichen Lebensgemeinschaften ausgesprochen groß ist, lässt sich für alle Formen des Zusammenlebens eine Gemeinsamkeit feststellen: Für ein Individuum wirkt sich die Interaktion mit einem Individuum einer anderen Art entweder **positiv**, **negativ** oder **überhaupt nicht** aus. Dabei kann das Ausmaß der Auswirkung variieren. Diese Beobachtung soll von unserem Modell abgebildet werden. Modelliert werden sollen interspezifische Interaktionen, die sich, wie in Phänomen 0, +, - und - - vereinfacht zusammengefasst, auf die Individuen einer Population auswirken.

Phänomen 0

Interaktionen mit Individuen der anderen Spezies wirken sich nicht auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen +

Interaktionen mit Individuen der anderen Spezies wirken sich positiv auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen -

Interaktionen mit Individuen der anderen Spezies wirken sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen - -

Interaktionen mit genau einem Individuum der anderen Spezies beeinträchtigt die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums noch nicht. Interaktionen mit mehreren Individuen der anderen Spezies dagegen wirken sich negativ auf die Re-

⁴Kapitel 16.1

3.3 Interspezifische Interaktionen

produktionsfähigkeit eines Individuums aus. (Der Befall von nur einem Parasit beeinträchtigt den Wirt noch nicht.)

Modellierung und Simulation

Im Folgenden wird ein einfaches dynamisches Modell für die im vorangegangenen Kapitel beschriebenen, idealisierten Systeme vorgestellt. Das Modell wird als Kästchenmodell bezeichnet, da es den Lebensraum durch ein Feld bestehend aus Kästchen darstellt. Anhand des Kästchenmodells kann das Zusammenleben der Spezies simuliert werden. Um derartige Simulationen mit geringem Aufwand durchführen zu können, wurde eine Software entwickelt, die ebenfalls vorgestellt wird.

4.1 Vorstellung des Kästchenmodells

Das Kästchenmodell bildet das im vorangegangenen Kapitel beschriebene, idealisierte System ab. Dazu werden bei der Herleitung des Modells, wie im Folgenden dargestellt wird, noch weitere Vereinfachungen und Annahmen notwendig.

1. Der Lebensraum wird in Bereiche eingeteilt, die im Modell durch Kästchen abgebildet werden. Die Kästchen haben im Rahmen des Modells mehrere Funktionen, die im Folgenden deutlich werden. (vgl. Abbildung 4.1 (a)).
2. Den beiden Arten werden zur Unterscheidung im Modell die Farben rot und blau zugeordnet (vgl. Abbildung 4.1 (b)).
3. Für jeden Bereich des Lebensraumes werden die sich darin befindenden Individuen im Modell durch einen je nach Art gefärbten Punkt im entsprechenden Kästchen dargestellt (vgl. Abbildung 4.1 (c)).
4. Interaktionsphase: Wir nehmen an, dass die Individuen, die sich gemeinsam innerhalb eines Kästchens befinden, miteinander interagieren. Diese Annahme ist sinnvoll, da Interaktionen von Individuen räumliche Nähe voraussetzen. Weiter gehen wir vereinfachend davon aus, dass keine Interaktionen zwischen Individuen verschiedener Kästchen

stattfinden können. Da die Individuen, wie im vorangegangenen Kapitel beschrieben, während der Interaktionsphase räumlich gebunden sind, findet die Interaktion zwischen Individuen eines Kästchens zwingend statt und kann nicht, zum Beispiel durch Flucht, verhindert werden. Es wird kästchenweise entschieden, wie sich die Interaktionen der Individuen auf ihre Reproduktionsfähigkeit auswirken. Eine rosafarbene Einfärbung eines Kästchens bedeutet Reproduktion für die rote Population und eine hellblaue Einfärbung für die blaue Population (vgl. Abbildung 4.1 (d)). Es wird vereinfachend davon ausgegangen, dass in einem Kästchen höchstens so viele Ressourcen vorhanden sind, dass sich je Spezies maximal ein Individuum reproduzieren kann. Ein Kästchen steht folglich auch für einen gewissen Ressourcenvorrat. Womit die Eigenschaft abgebildet wird, dass der Lebensraum des Systems über eine beschränkte Menge an Ressourcen verfügt.

5. Reproduktionsphase (Teil 1): Die Größe der Nachfolgegeneration lässt sich aus der in der Interaktionsphase ermittelten Anzahl an Reproduktionen und den Reproduktionsfaktoren bestimmen. Der Reproduktionsfaktor gibt je Spezies die Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion an. Im vorangegangenen Kapitel haben wir vereinfachend angenommen, dass der Reproduktionsfaktor konstant ist.

rot: 3 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 3 ergeben 9 Nachkommen

blau: 6 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 2 ergeben 12 Nachkommen

6. Reproduktionsphase (Teil 2): Aufgrund der separierten Generationenfolge, leben in der nächsten Generation keine Individuen der aktuellen Generation mehr. Deshalb werden alle Punkte vom Feld gelöscht. Die im vorangegangenen Kapitel beschriebene zufällige Verteilung der Nachkommen im Lebensraum wird folgendermaßen realisiert: Es wird eine entsprechende Anzahl an Punkten stellvertretend für die Nachkommen zufällig auf die Kästchen verteilt. Dabei wird eine Gleichverteilung zu Grunde gelegt. Das bedeutet, dass es für jedes Kästchen gleich wahrscheinlich ist, von einem bestimmten Nachkommen belegt zu werden. Diese Eigenschaft lässt sich zum Beispiel wie folgt realisieren: Die Kästchen werden durchnummeriert. Für die Auswahl eines Kästchens bei der Ablage eines Nachkommens kann, wie beim Lotto, blind aus einer Urne mit einer entsprechenden Anzahl an durchnummerierten Kugeln gezogen werden. Die Nummer der gezogenen Kugel bestimmt dann das Kästchen.

7. Wiederholung der Schritte 4-7

Die Art der Interaktion einer zu modellierenden Population lässt sich vereinfacht durch je eines der im vorangegangenen Kapitel angeführten intra- bzw. interspezifischen Interak-

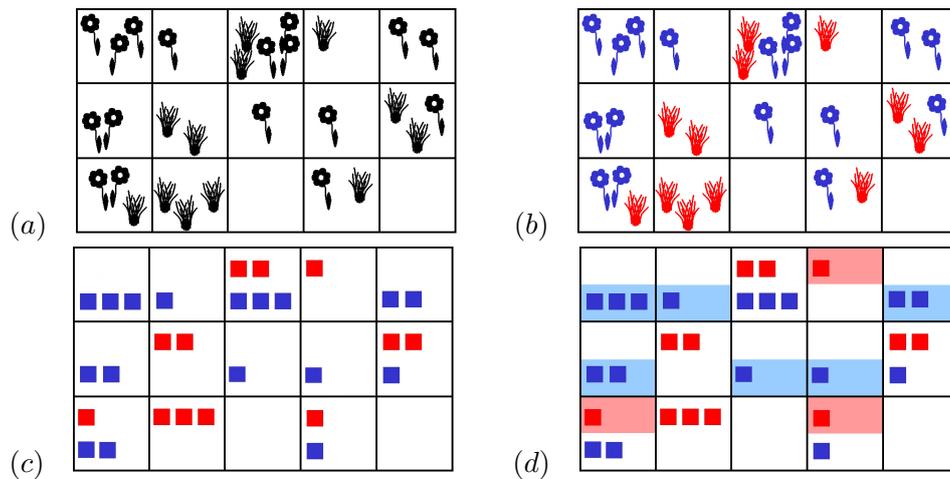


Abbildung 4.1: Modellierungsschritte

tionsphänomene beschreiben. Sowohl die intra- als auch die interspezifischen Interaktionen eines Individuums entscheiden darüber, ob es die Reproduktionsreife erreicht. Bei der Modellierung der Interaktionsphase haben wir festgelegt, dass es je Spezies pro Kästchen maximal eine Reproduktion geben kann. Damit aus einem Kästchen ein reproduktionsfähiges Individuum hervorgehen kann, müssen folglich zwei Bedingungen erfüllt sein. Eine Bedingung bezieht sich auf die Anzahl der Individuen der eigenen Art und die andere Bedingung bezieht sich auf die Anwesenheit von Individuen der anderen Art im Kästchen. Wir haben also eine intraspezifische Bedingung und eine interspezifische Bedingung, die beide erfüllt sein müssen, damit eine Reproduktion in einem Kästchen stattfinden kann. Im Folgenden nennen wir die intraspezifische Bedingung *Intra* und die interspezifische Bedingung *Inter*.

Zusammenfassend kann man festhalten, dass eine Reproduktion einer Spezies in einem Kästchen nur dann stattfindet, wenn *Intra* und *Inter* erfüllt sind.

Reproduktionsmodell

Sind in einem Kästchen *Intra* und *Inter* für die Reproduktion einer Spezies erfüllt, dann bringt es genau ein reproduktionsfähiges Individuum dieser Spezies hervor.

Reproduktion nur, wenn *Intra* und *Inter* erfüllt!

4.1.1 Modellierung intraspezifischer Wechselbeziehungen

Gemäß Kapitel 3.2 sollen zwei Arten von *Intra* modelliert werden: Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz.

Ausbeutungskonkurrenz

Bei der in Phänomen 1 beschriebenen Ausbeutungskonkurrenz wirkt sich eine hohe Populationsdichte negativ auf die Reproduktionsfähigkeit aus.

Intra 1

Nur ein durch die eigene Spezies einfach besetztes Kästchen (genau ein Individuum der eigenen Spezies) kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.

Interferenzkonkurrenz

Bei der Interferenzkonkurrenz, wie sie in Phänomen 2 beschrieben ist, wirkt sich eine hohe Populationsdichte nicht negativ aus, weil es Individuen gibt, die sich aktiv gegen ihre Konkurrenten wehren und somit eine Reproduktion ermöglichen. Bei einer hohen Dichte setzt sich ein Individuum durch.

Intra 2

Nur ein mindestens einfach durch die eigene Spezies besetztes Kästchen kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.

4.1.2 Modellierung interspezifischer Wechselbeziehungen

Im Folgenden werden fünf verschiedene Bedingungen für die Reproduktion einer Spezies in Abhängigkeit ihrer interspezifischen Wechselbeziehungen definiert.

keine Auswirkung

Wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies im Kästchen nicht aus, so ist die Spezies unabhängig von der anderen Spezies. Dieser in Phänomen 0 beschriebene Zusammenhang lässt sich durch Inter 0 modellieren.

Inter 0

Die Reproduktion der Spezies ist in jedem Kästchen unabhängig von der Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen.

positive Auswirkung

In Phänomen + wurde der Fall beschrieben, dass die Spezies von einer anderen Spezies abhängig ist. Dann wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies im Kästchen positiv auf die Reproduktion aus. Im Modell lässt sich dieses Verhältnis durch Inter + abbilden.

Inter +

Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn mindestens ein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.

negative Auswirkung

In Phänomen – wurde der Fall beschrieben, dass eine Spezies durch die andere Spezies beeinträchtigt wird. In diesem Fall wirkt sich die Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen negativ auf die Reproduktion aus. Dieses lässt sich mit Inter - beschreiben.

Inter -

Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn kein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.

schwach negative Auswirkung

Wenn eine geringere Beeinträchtigung durch die andere Spezies, wie in Phänomen - - beschrieben besteht, dann lässt sich das durch Inter - - modellieren.

Inter - -

Die Anwesenheit von höchstens einem Individuum der anderen Spezies im Kästchen beeinträchtigt die Reproduktion noch nicht. Befindet sich mehr als ein Individuum der andern Spezies im Kästchen, so kommt es nicht zur Reproduktion.

Anhand der Interaktionsbedingungen kann nun ein Reproduktionsmodell für eine Population festgelegt werden. Zum Beispiel kann mit **Intra 2 & Inter +** das Reproduktionsmodell einer Räuberpopulation, die intraspezifisch Interferenzkonkurrenz unterhält, beschrieben werden.

4.2 Anwendbarkeit und Grenzen des Kästchenmodells

Im Kästchenmodell werden idealisierte Populationen mit Eigenschaften, die bei realen Populationen beobachtet werden können, abgebildet. Es stellt sich folglich die Frage, welche realen Populationen am ehesten anhand des Kästchenmodells beschrieben werden können? Aufgrund der diskreten, nicht überlappenden Generationenfolge der idealisierten Populationen und der Tatsache, dass sich ihre Individuen während ihres Lebens nur einmal vermehren, sind Säugetiere, Vögel und alle mehrjährigen Pflanzenarten nicht anhand des Kästchenmodells beschreibbar. Weiter sind die Populationen im Modell in der präreproduktiven Altersphase räumlich gebunden. Damit könnte das Kästchenmodell zum Beispiel zur Beschreibung einjähriger Pflanzenarten mit zufälliger Samenverteilung (z.B. durch Samenflug oder Ausbreitung durch Tiere) dienen oder Insektenarten mit weitgehend zufälliger Eiablage dienen.

Eine Abbildung einzelner realer Systeme anhand des Kästchenmodells ist allerdings auch denkbar. Sumpter und Broomhead [48] beschreiben die Entwicklung einer Milben-Population der Milbe *Varroa Jacobsoni* mit intraspezifischer Ausbeutungskonkurrenz anhand eines dem Kästchenmodell sehr ähnlichen Modells (vgl. Kapitel 4.4, Teil I).

4.3 Simulationssoftware

Im Folgenden soll die bereits erwähnte Simulationssoftware vorgestellt werden. Sie besteht aus drei Tools: Dem Basis-, dem Langzeit und dem Reproduktionstool. Das Reproduktionstool dient der Herleitung einer mathematischen Beschreibung der Populationsentwicklungen und wird in Kapitel 6 vorgestellt.

4.3.1 Umgang mit dem Basistool

Das Basistool setzt den im Kästchenmodell beschriebenen Prozess entsprechend der Schritte 4 - 7 um und ermöglicht so eine komfortable Simulation der einzelnen Generationen.¹ Das Tool soll nun vorgestellt werden (siehe Abbildung 4.2). Außerdem werden wir beginnen, das zu modellierende System durch mathematische Größen zu erfassen.

Im linken Teil der Benutzeroberfläche können diverse Einstellungen (vgl. Abbildung 4.3) gemacht werden. Der Lebensraum wird in der Mitte des Tools wie im Konzeptmodell beschrieben durch ein Feld mit einer festen Anzahl von Kästchen dargestellt. Rechts wird über die Individuenanzahlen $S_1(t)$ bzw. $S_2(t)$ der bereits simulierten Generationen buchgeführt. Unter *Simulationsstatus* wird während der Simulation die aktuell simulierte Generation t und die Individuenanzahlen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ dieser Generation angegeben. Folgende Einstellungen können vor dem Simulationsstart vom Benutzer vorgenommen werden: Unter *Spezies 1* bzw. *Spezies 2* wird die Größe der Startpopulation $S_1(0)$ bzw. $S_2(0)$, der Reproduktionsfaktor (Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion) r_1 bzw. r_2 und das Reproduktionsmodell beider Spezies eingegeben. Die Anzahl der Kästchen N , die den Lebensraum einteilen, wird unter *Kästchenanzahl* eingestellt. Unter dem Punkt *Bisysteme* kann zwischen einigen vor-eingestellten Reproduktionsmodellen gewählt werden.

Die Betätigung des *OK*-Buttons unter *Simulation* bewirkt die Simulation der ersten Generation: Die Individuen werden zufällig auf die Kästchen verteilt, wobei für jedes Kästchen die Wahrscheinlichkeit, von einem bestimmten Individuum getroffen zu werden, gleich groß ist. Das *Simulations*-Label wird zum *Auswertungs*-Label. Durch erneute Benutzung des *OK*-

¹Simulationen mit dem Kästchenmodell können natürlich auch ohne Computer durchgeführt werden. In Kapitel 5.4 aus Teil I wird erläutert, wie sich solche Simulationen anhand eines Schachbretts, Spielsteinen und Würfeln oder einer Urne mit durchnummerierten Kugeln realisieren lassen.

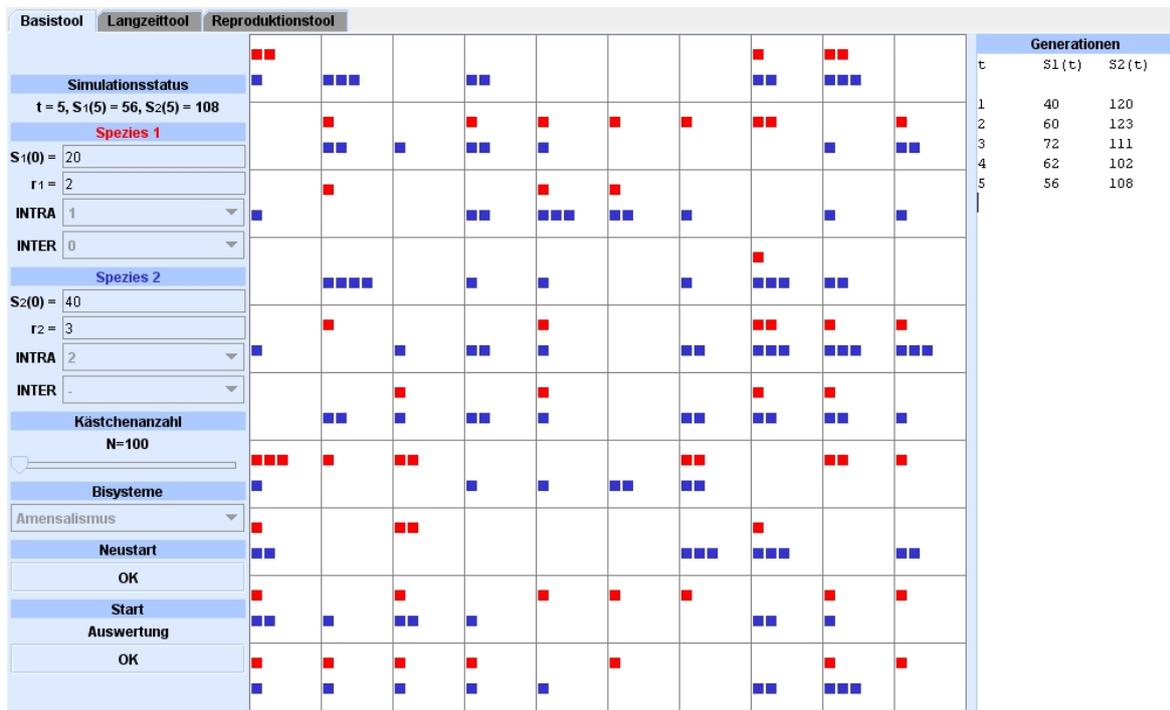


Abbildung 4.2: Das Basistool: Simulation der Generation $t = 5$, Verteilung von $S_1(5) = 56$ Individuen der Spezies 1 (Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0**) und $S_2(5) = 108$ Individuen der Spezies 2 (Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter -**) auf einem Feld mit $N = 100$ Kästchen.

Simulationsstatus	
t = 1, S ₁ (1) = 40, S ₂ (1) = 120	
Spezies 1	
S ₁ (0) =	<input type="text" value="20"/>
r ₁ =	<input type="text" value="2"/>
INTRA	<input type="text" value="1"/> ▼
INTER	<input type="text" value="0"/> ▼
Spezies 2	
S ₂ (0) =	<input type="text" value="40"/>
r ₂ =	<input type="text" value="3"/>
INTRA	<input type="text" value="2"/> ▼
INTER	<input type="text" value="-"/> ▼
Kästchenanzahl	
N=100	
<input type="range" value="100"/>	
Bisysteme	
<input type="text" value="Amensalismus"/> ▼	
Neustart	
<input type="button" value="OK"/>	
Start	
<input type="button" value="Simulation"/>	
<input type="button" value="OK"/>	

Abbildung 4.3: Einstellungsmöglichkeiten beim Basistool

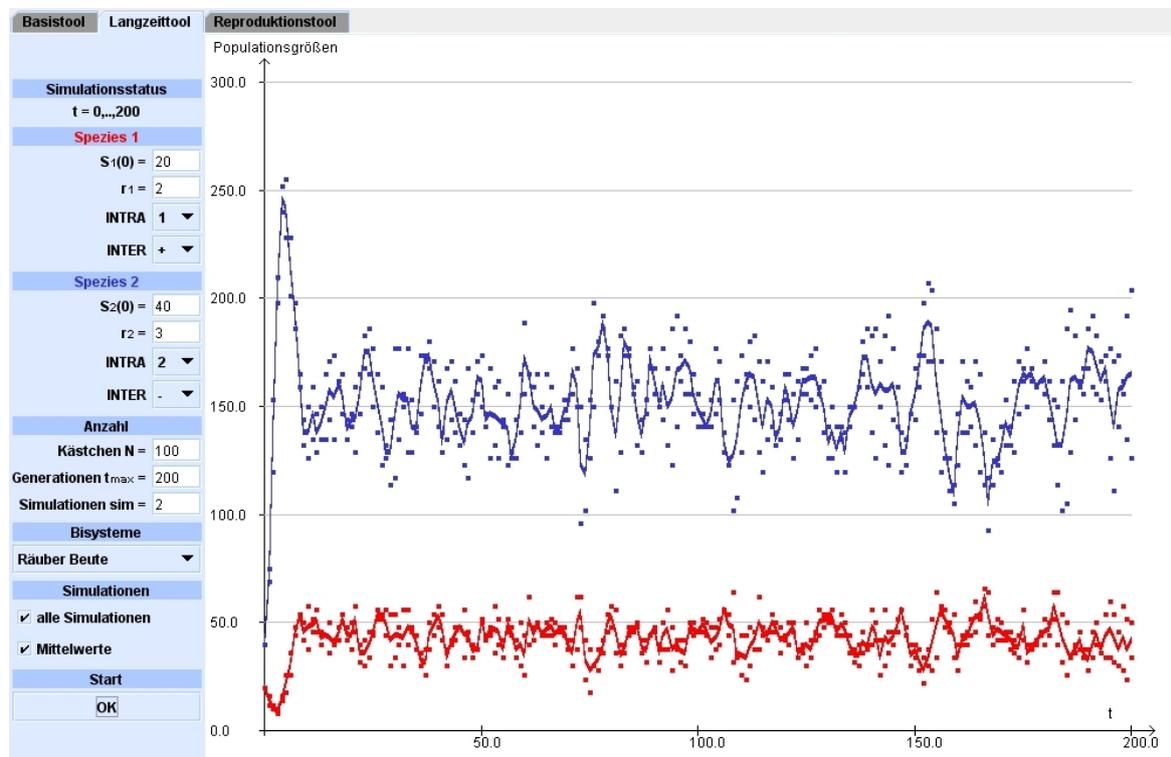


Abbildung 4.4: Das Langzeittool: Simulation von $t_{max} = 200$ Generationen für die Spezies 1 (Reproduktionsfaktor $r_1 = 2$, Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter +**) und Spezies 2 (Reproduktionsfaktor $r_2 = 3$, Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter -**) auf einem Feld mit $N = 100$ Kästchen, Darstellung der einzelnen Simulationen (Punkte) und der Mittlung aus $sim = 2$ Simulationen (durchgezeichneter Graph)

Buttons wird eine Auswertung der Situation auf dem Feld gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell (vgl. Schritt 4 des Kästchenmodells) ausgelöst und das *Auswertungs*-Label wird wieder zum *Simulations*-Label. Die Simulationen der nächsten Generationen lassen sich auf dieselbe Weise anstoßen.

Durch Betätigung des *OK*-Buttons unter *Neustart* kann eine neue Simulation mit geänderten Einstellungen gestartet werden.

4.3.2 Umgang mit dem Langzeittool

Im Langzeittool werden zur besseren Anschauung der Populationsentwicklung die Simulationenwerte für die Populationsgrößen in Abhängigkeit der Generationen t in ein Koordinatensystem eingezeichnet (vgl. Abbildung 4.4 und 4.5).

Basistool	Langzeittool
Simulationsstatus	
t = 0,...,200	
Spezies 1	
S ₁ (0) =	<input type="text" value="20"/>
r ₁ =	<input type="text" value="2"/>
INTRA	<input type="text" value="1"/> ▼
INTER	<input type="text" value="+"/> ▼
Spezies 2	
S ₂ (0) =	<input type="text" value="40"/>
r ₂ =	<input type="text" value="3"/>
INTRA	<input type="text" value="2"/> ▼
INTER	<input type="text" value="-"/> ▼
Anzahl	
Kästchen N =	<input type="text" value="100"/>
Generationen t _{max} =	<input type="text" value="200"/>
Simulationen sim =	<input type="text" value="2"/>
Bisysteme	
Räuber Beute	▼
Simulationen	
<input checked="" type="checkbox"/> alle Simulationen	
<input checked="" type="checkbox"/> Mittelwerte	
Start	
<input type="button" value="OK"/>	

Abbildung 4.5: Einstellungen im Langzeittool

Wie beim Basistool kann der Benutzer die Größe der Startpopulationen $S_1(0)$ und $S_2(0)$, die Reproduktionsfaktoren r_1 und r_2 , die Reproduktionsmodelle beider Arten und die Feldgröße N übergeben. Zusätzlich können die Anzahl der zu simulierenden Generationen t_{max} und die Anzahl der pro Generation durchzuführenden Simulationen sim angegeben werden. Der Benutzer kann wählen, ob die Ergebnisse aller Simulationen je Generation einzeln (*alle Simulationen*) oder ihr Mittelwert (*Mittelwerte*) im Koordinatensystem eingetragen werden soll.

Experimentieren und Beobachten

In diesem Kapitel sollen Sie selbständig anhand der Simulationssoftware experimentieren und Erklärungen für ihre Beobachtungen herleiten. Sie werden unterschiedliche Systeme in Abhängigkeit von den Reproduktionsfaktoren, den Startpopulationen oder der Feldgröße simulieren und Erklärungen für ihre Entwicklung erarbeiten. Im Rahmen der folgenden Untersuchungen betrachten wir die anhand des Basis- und Langzeittools untersuchten Systeme als natürliche Systeme. Die Simulationsergebnisse ersetzen hier also Daten aus Felduntersuchungen von realen Systemen. Wenn wir von Populationen und ihrer Entwicklung sprechen, dann beziehen wir uns also auf die Entwicklungen in den Simulationen.

Zu Ihrer Unterstützung werden im Folgenden konkrete Aufgaben gestellt. Eine exemplarische Beantwortung dieser Aufgaben wird gegeben. Diese stellt allerdings nur eine mögliche Lösung der Aufgaben dar. Eine Abweichung ist folglich nicht unbedingt eine fehlerhafte Bearbeitung der Aufgabe.

Wir werden im Folgenden stets nur Simulationen für Reproduktionsfaktoren, die größer sind als eins betrachten. Simulationen mit $r = 0$ und $r = 1$ sind uninteressante Fälle, da diese Reproduktionsfaktoren unabhängig vom gewählten Reproduktionsmodell stets nur eine Dezimierung der Populationsgröße zulassen. Im Falle von $r = 0$ stirbt die Population direkt aus, da es keine Nachkommen geben kann. Für $r = 1$ kann sich die Population nicht vergrößern, da jedes Individuum maximal einen Nachkommen haben kann. Darüber hinaus verringert sich die Population stets, wenn mehrere Individuen einer Art in ein Kästchen fallen. Da sich pro Kästchen höchstens ein Individuum reproduzieren kann, kommt auf mehrere Individuen nur maximal ein Nachkomme. Damit wird die Population früher oder später aussterben bzw. eine Populationsgröße von eins annehmen, was ebenfalls als Aussterben angesehen werden kann.

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population

Aufgabe

Betrachten Sie Systeme mit nur einer Spezies unter Ausbeutungs- und unter Interferenzkonkurrenz! Führen Sie Simulationen für verschiedene Reproduktionsfaktoren und Startpopulationen durch! Inwiefern hängt die Entwicklung von den Reproduktionsfaktoren und den Startwerten ab? In welchen Fällen kann die Population langfristig überleben und in welchen Fällen stirbt sie aus? Versuchen Sie, Erklärungen dafür zu finden und diese auf das modellierte biologische System zu übertragen. Informieren Sie sich dazu über die Begriffe „dichteabhängige Populationsregulation“ und „Umweltkapazität“ !

5.1.1 Ausbeutungskonkurrenz

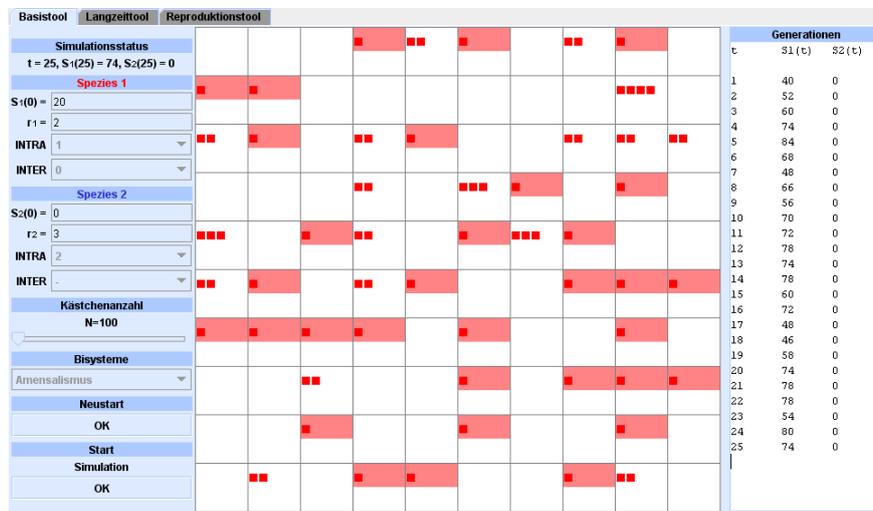
Wir wollen zunächst mit Ausbeutungskonkurrenz beginnen. Anhand des Kästchenmodells lässt sich eine einzelne Population, die intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz verfolgt, durch das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** beschreiben. Wir wollen uns im Folgenden mit der Änderung von Reproduktionsfaktor und Startpopulation befassen.

Experimente

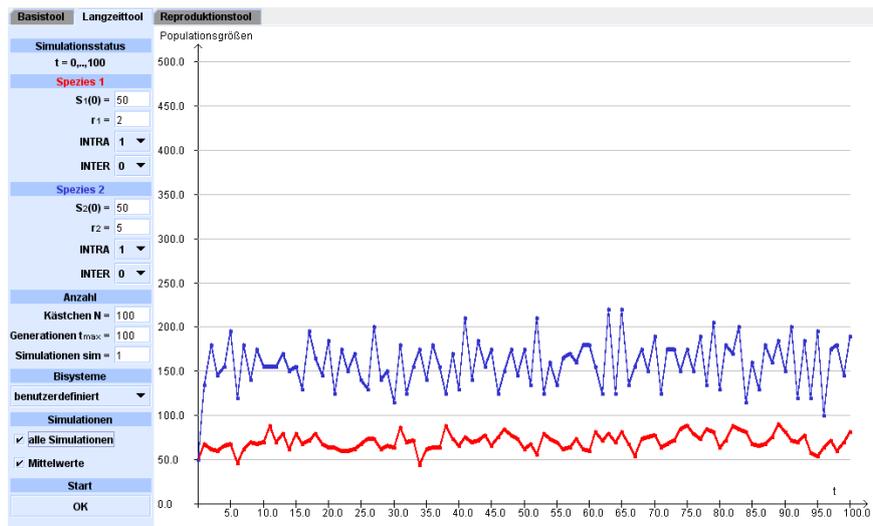
Untersuchungen anhand des Basis- und des Langzeittools führen zu folgenden Ergebnissen: Die Individuenanzahl bleibt für kleinere Reproduktionsfaktoren nach einiger Zeit nahe einem bestimmten positiven Wert K (vgl. Abbildung 5.1). Dieser Wert K wächst für größer werdende Reproduktionsfaktoren. Mit wachsendem Reproduktionsfaktor schwankt die Populationsgröße immer stärker abwechselnd zwischen hohen und niedrigen Zahlen (vgl. Abbildung 5.2 und 5.3). Bei ausreichend hohen Reproduktionsfaktoren können diese Schwankungen so stark werden, dass die Individuenanzahl 0 angenommen wird und somit die Population ausstirbt (vgl. Abbildung 5.3). Je höher der Reproduktionsfaktor ist, umso früher stirbt die Population im Laufe ihrer Entwicklung aus.

Ein weiteres interessantes Phänomen wird in den Abbildungen 5.4 dargestellt. Bei gleich bleibender Feldgröße hängt der Wert K nicht von der Größe der Startpopulation $S(0)$ sondern nur vom Reproduktionsfaktor r ab. Unabhängig davon, wie groß die Startpopulation gewählt wurde, schwankt die Populationsgröße nach einigen Generationen immer um denselben konstanten Wert K . Eine Ausnahme bilden natürlich derart große Startpopulationen, die ein direktes Aussterben aufgrund von Ressourcenmangel bewirken (Testen Sie z.B. $N = 50$, $S(0) = 1000!$). Dies ist der Fall, wenn im Kästchenmodell alle Kästchen mehr als einfach besetzt sind.

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



(a)



(b)

Abbildung 5.1: Simulationen mit dem Basis- und dem Langzeittool für Populationen mit **Intra 1 & Inter 0** im Falle kleiner Reproduktionsfaktoren ($N = 100$): (a) $r = 2$: Nach einigen Generationen bleibt die Individuenanzahl nahe bei 65 (d.h meist 65 ± 15 Individuen). In der Generation $t = 25$ werden $S(25) = 74$ Individuen auf dem Feld verteilt. Die Auswertung gemäß dem Reproduktionsmodell ergibt 33 Reproduktionen. Damit hat die nächste Generation $S(26) = 66$ Individuen. (b) Die Individuenanzahlen schwanken um $K \approx 65$ im Falle von $r = 2$ (Spezies 1, rot) bzw. um $K \approx 160$ im Falle von $r = 5$ (Spezies 2, blau).

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



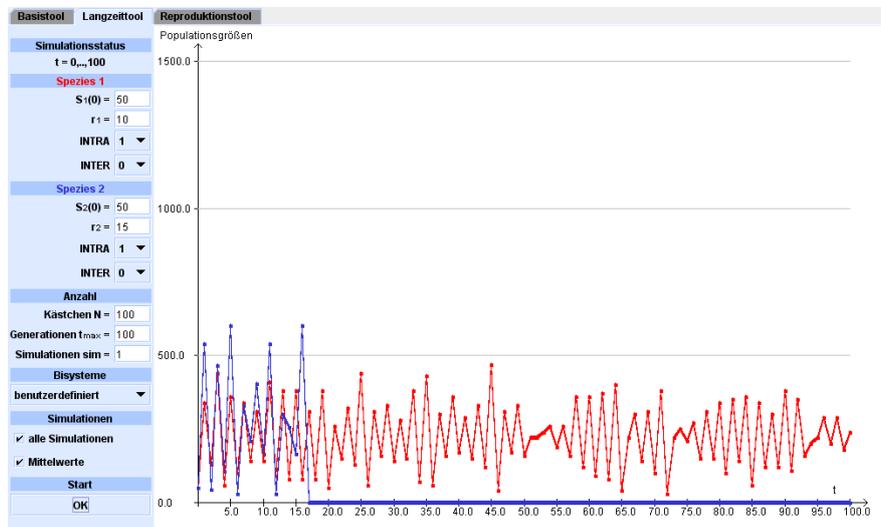
(a)



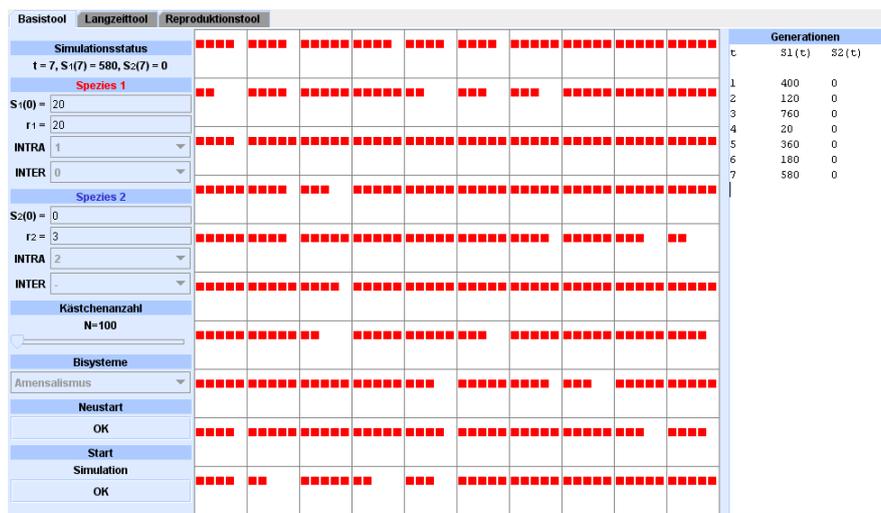
(b)

Abbildung 5.2: Simulation mit dem Basistool für Populationen mit **Intra 1 & Inter 0** und $r = 10$ ($N = 100$): Die Populationsgröße schwankt nach einigen Generationen stark zwischen hohen und niedrigen Zahlen. (a) Die Generation $t = 21$ ist mit $S(21) = 340$ bezüglich der Feldgröße groß. Es gibt nur wenig einfach belegte Kästchen, so dass es nach einer Auswertung anhand des Reproduktionsmodells nur zu 8 Reproduktionen kommt. Die nächste Generation ist somit mit $S(22) = 80$ im Verhältnis zu $S(21) = 340$ klein. (b) Die Generation $t = 22$ ist mit $S(22) = 80$ bezüglich der Feldgröße klein. Es gibt viele einfach belegte Kästchen, so dass es zu 38 Reproduktionen kommt. Die nächste Generation ist somit mit $S(23) = 380$ im Verhältnis zu $S(22) = 80$ groß.

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



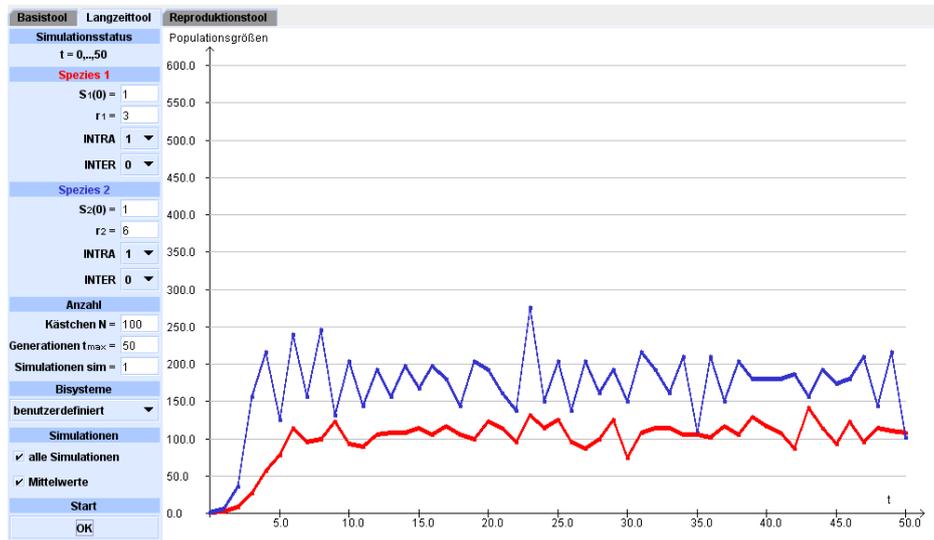
(a)



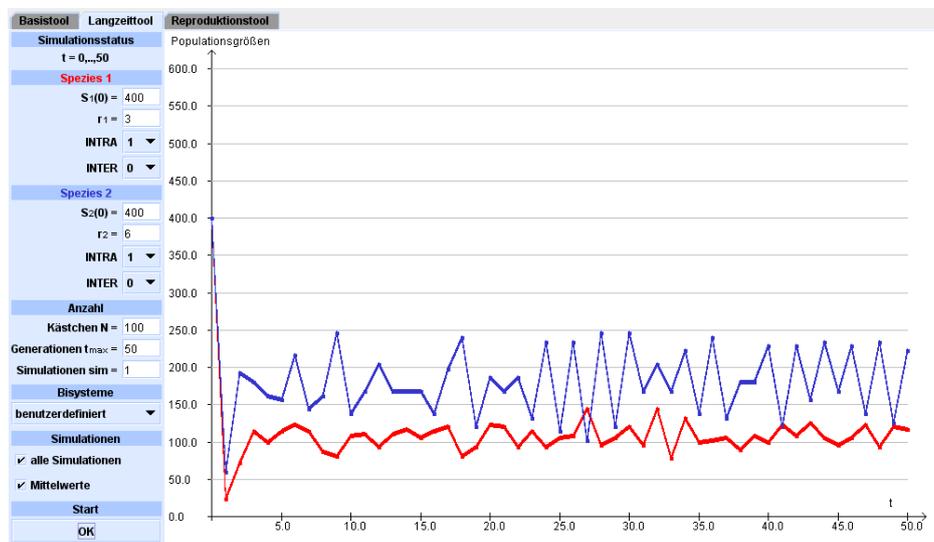
(b)

Abbildung 5.3: Simulationen mit dem Langzeit- und dem Basistool für Populationen mit **Intra 1 & Inter 0** ($N = 100$): (a) $r = 10$ (Spezies 1, rot): Es kommt es zu starken Schwankungen um $K \approx 250$; $r = 15$ (Spezies 2, blau): Die Schwankungen werden so stark, dass die Population ausstirbt. (b) $r = 20$: In der Generation $t = 7$ ist die Population mit $S_1(7) = 580$ bezüglich der Feldgröße $N = 100$ sehr groß. Es gibt kein einfach belegtes Kästchen mehr. Nach der Auswertung gemäß dem Reproduktionsmodell finden keine Reproduktionen statt und die Population stirbt aus.

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



(a) $S_1(0) = S_2(0) = 1$



(b) $S_1(0) = S_2(0) = 400$

Abbildung 5.4: Simulationen mit dem Langzeittool für Populationen mit **Intra 1 & Inter 0** ($N = 100$): Unabhängig vom Startwert ergibt sich $K \approx 110$ für $r = 3$ (Spezies 1, rot) und $K \approx 180$ für $r = 6$ (Spezies 2, blau).

Erklärungen

Wir wollen nun die beobachteten Phänomene erklären. Bevor wir damit beginnen, wollen wir diskutieren, ob die oben durchgeführten und in den Abbildungen dargestellten Simulationen bei einer Wiederholung grundsätzlich die gleichen Ergebnisse bezüglich Aussterben und Überleben liefern würden. Können Populationen im Falle nicht zu großer Startpopulationen bei Reproduktionsfaktoren $r = 2$ oder $r = 3$ auch aussterben? Kann es zum Beispiel auch Simulationsdurchläufe geben, bei denen eine Population für die Parameter $r = 2$, $N = 100$ und $S(0) < N$ (vgl. Abbildung 5.1) ausstirbt? Die Antwort auf diese Fragen ist: Ja! Allerdings ist dieser Fall sehr selten. Man müsste eine sehr große Anzahl an Simulationen durchführen, damit er eintritt. Es kommt zum Aussterben, wenn in allen belegten Kästchen mehrere Individuen vorhanden sind, es also kein einfach besetztes Kästchen gibt (vgl. z.B. Abbildung 5.3 (b)). Dies ist für den Fall $r = 2$ und $N = 100$ zwar extrem selten, aber nicht unmöglich. Bei einer Feldgröße $N = 100$ und einem Reproduktionsfaktor $r = 2$ kann es stets nur maximal 200 Nachkommen geben. Wird diese Anzahl an Individuen auf einem Feld von 100 Kästchen verteilt, dann ergeben sich fast immer einfach belegte Kästchen (vgl. Abbildung 5.5). Aus diesen Gründen müssen wir im Folgenden bei der Interpretation der Simulationsergebnisse sehr sorgfältig sein und uns anhand des Kästchenmodells immer überlegen, ob das in einer Simulation gezeigte Verhalten Allgemeingültigkeit hat oder nur häufig zutrifft.

Bei den Simulationen zur Ausbeutungskonkurrenz zeigt sich das Phänomen der **dichteabhängigen Populationsregulation**. Laut Munk [38]¹ wirken sich dichteabhängige Faktoren, wie in unserem Fall die Konkurrenz um Nahrungsressourcen, stärker auf große als auf kleine Populationen aus. Dies führt bei vielen Populationen dazu, dass sich mit steigender Populationsgröße das Wachstum verlangsamt und eine mehr oder weniger konstante Dichte angenommen wird. Dabei handelt es sich um die Umweltkapazität. Die Umweltkapazität (oder Tragekapazität) ist laut Munk [38]² die maximale Zahl von Individuen einer Population, die in einem bestimmten Lebensraum auf Dauer existieren kann. Unter bestimmten Bedingungen treten auch Schwankungen auf, so genannte Oszillationen bzw. Fluktuationen, bei denen die Dichtemaxima in regelmäßigen Abständen vorkommen. Steigt dabei eine Populationsgröße zu rasch über die Umweltkapazität hinaus, so kann es laut Munk [38]³ zum Zusammenbruch der Population kommen.

Die von Munk beschriebenen Phänomene zeigen sich im Kästchenmodell wie folgt: Im Falle der Ausbeutungskonkurrenz schwanken die Populationsgrößen um den Wert K , der mit

¹S.15-7 und S.15-8

²S.15-2

³S.15-8



Abbildung 5.5: Nach einer Verteilung von 200 Individuen auf einem Feld mit 100 Kästchen ergeben sich, wie hier zu sehen, in der Regel einfach belegte Kästchen. Im Falle einer Population mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** bringen diese Kästchen reproduktionsfähige Individuen hervor und die Population kann fortbestehen.

wachsendem Reproduktionsfaktor ebenfalls wächst. Auf eine ausreichend starke Abweichung von K folgt eine Korrektur in die entgegen gesetzte Richtung. Bei einer Individuenanzahl kleiner K sind Ressourcen übrig (viele Kästchen sind einfach oder gar nicht durch Individuen belegt, vgl. Abbildung 5.2 (b)) und die Population wächst in der Regel weiter. Bei Individuenanzahlen größer als K werden die Ressourcen knapp (viele Kästchen sind mehrfach belegt, vgl. Abbildung 5.2 (a)) und die Population wird innerhalb der nächsten Generationen wieder zu schrumpfen beginnen. Somit erklärt sich auch, warum die Populationen unabhängig von der Startgröße nach einigen Generationen um diesen Wert K schwanken. Die Stärke der Schwankungen hängt von den Reproduktionsfaktoren ab. Bei kleinen Reproduktionsfaktoren liegen schwache Schwankungen vor und K kann als Umweltkapazität angesehen werden. Ein hoher Reproduktionsfaktor bewirkt nach einigen Generationen eine deutliche Überschreitung von K , die wiederum eine starke Dezimierung der Population zur Folge hat, usw. Es kommt also wie von Munk [38] beschrieben zu Oszillationen bzw. Fluktuationen oder bei ausreichend starker Überschreitung der Umweltkapazität zum Aussterben (alle Kästchen sind mehrfach belegt, vgl. Abbildung 5.3 (b)).

Für Ausbeutungskonkurrenz zeigt sich also, dass eine geringere Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion in der Regel zu Populationsgrößen nahe K und somit zum langfristigen Überleben der Population führt.

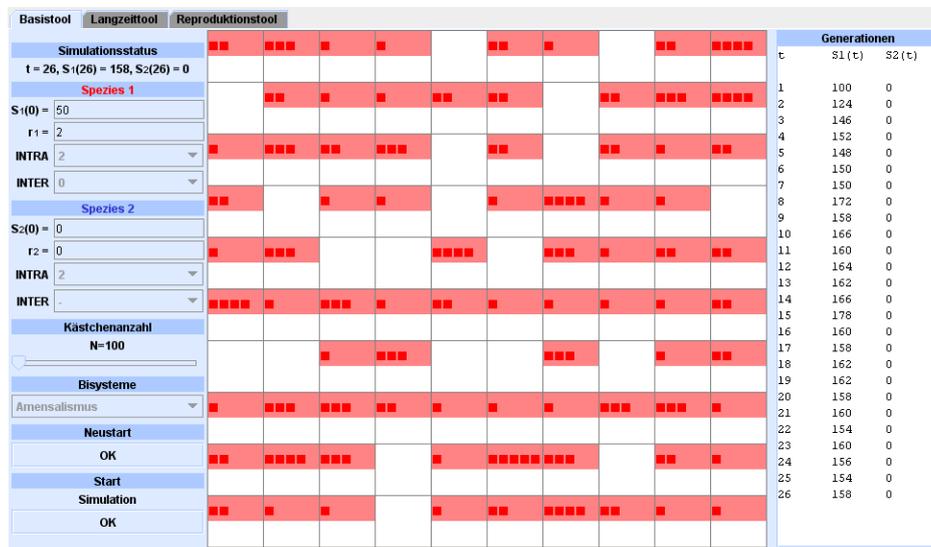
5.1.2 Interferenzkonkurrenz

Nun wollen wir uns Ein-Spezies-Systemen mit Interferenzkonkurrenz zuwenden. Diese lassen sich im Kästchenmodell mit dem Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter 0** beschreiben.

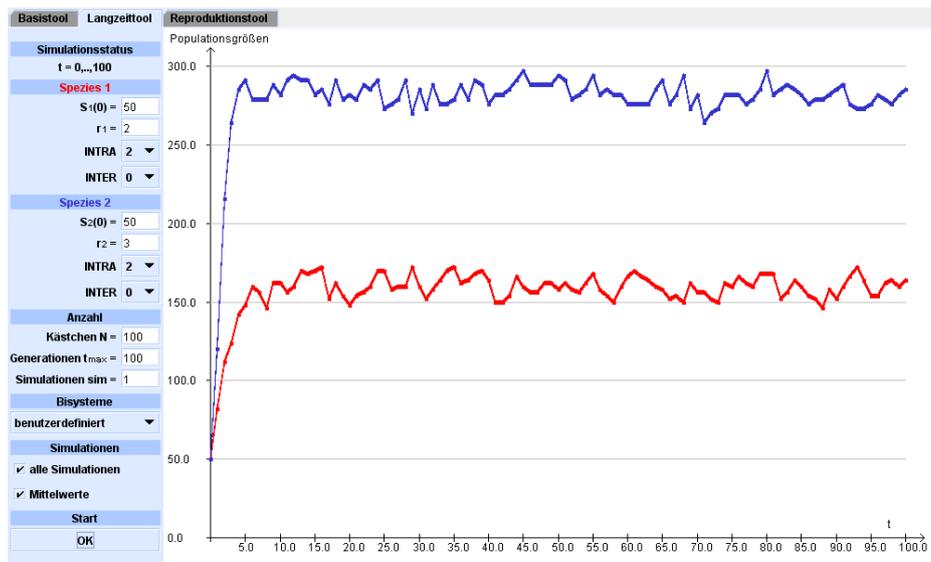
Experimente

Simulationen mit dem Basis- und dem Langzeittool führen zu den folgenden Ergebnissen: Für alle Reproduktionsfaktoren größer eins bleibt die Individuenanzahl nach einiger Zeit nahe einem bestimmten positiven Wert K (vgl. Abbildung 5.6 und 5.7). Folglich überlebt die Population für Reproduktionsfaktoren größer als eins. Je größer die Reproduktionsfaktor ist, umso größer wird auch K . Mit wachsendem Reproduktionsfaktor nähert sich K immer mehr $K_{max} = N \cdot r$ an (vgl. Abbildung 5.6 (b) und 5.7 (a)). Eine Population nimmt die Größe K_{max} an, wenn aus allen Kästchen ein reproduktionsfähiges Individuum hervorgeht. Wie im Falle der Ausbeutungskonkurrenz lässt sich auch hier beobachten (vgl. Abbildung 5.7 (b)), dass K nicht von der Größe der Startpopulation $S(0)$ abhängt.

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



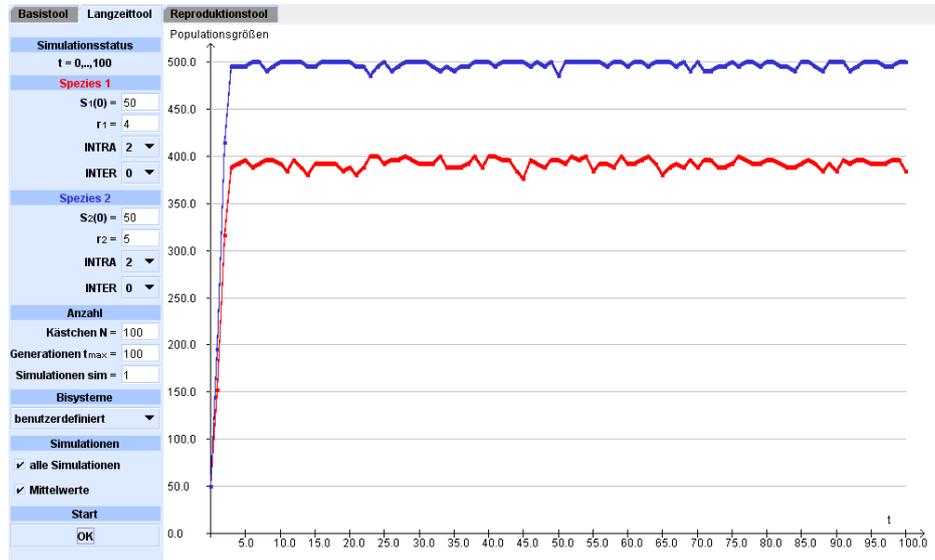
(a)



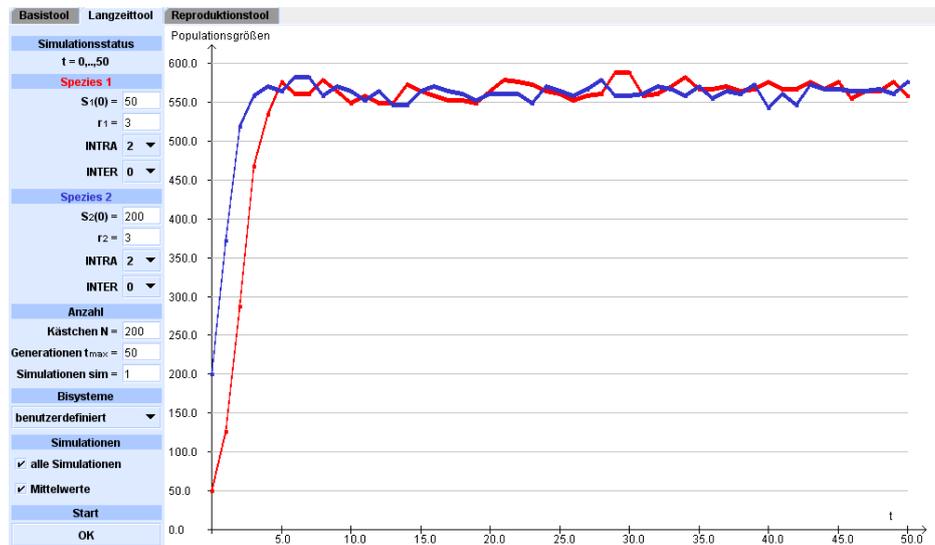
(b)

Abbildung 5.6: Simulationen mit dem Basis- und dem Langzeittool für Populationen mit **Intra 2 & Inter 0** ($N = 100$): (a) $r = 2$: Nach einigen Generationen bleibt die Individuenanzahl nahe bei 160 (d.h. meist 160 ± 5 Individuen). In der Generation $t = 26$ werden $S(26) = 158$ Individuen auf dem Feld verteilt. Die Auswertung gemäß dem Reproduktionsmodell ergibt 80 Reproduktionen. Damit hat die nächste Generation $S(27) = 160$ Individuen. (b) Die Individuenanzahlen schwanken um $K \approx 160$ im Falle von $r = 2$ (Spezies 1, rot) bzw. um $K \approx 280$ im Falle von $r = 3$ (Spezies 2, blau).

5.1 Intraspezifische Konkurrenz - eine Population



(a)



(b)

Abbildung 5.7: Simulationen mit dem Langzeittool für Populationen mit **Intra 2 & Inter 0** ($N = 100$): (a) Die Individuenanzahlen schwanken um $K \approx 390$ im Falle von $r = 4$ (Spezies 1, rot) bzw. um $K \approx 495$ im Falle von $r = 5$ (Spezies 2, blau). (b) Unabhängig von den Startwerten $S(0) = 50$ (Spezies 1, rot) bzw. $S(0) = 200$ (Spezies 2, blau) ergibt sich $K \approx 570$ für $r = 3$.

Erklärungen

Wieder wollen wir zunächst klären, wie repräsentativ die oben durchgeführten Simulationen sind. Bei unserem Modell der Interferenzkonkurrenz kann es tatsächlich im Falle von $r \geq 2$ nicht zum Aussterben kommen, da es immer Individuen gibt, die sich im Konkurrenzkampf durchsetzen. Jedes besetzte Kästchen bringt ein reproduktionsfähiges Individuum hervor (vgl. Abbildung 5.6 (a)). Daher sind die betrachteten Simulationen qualitativ aussagekräftig. Damit ist gemeint, dass sie allgemeingültige Einsichten über Aussterben und Überleben ermöglichen.

Bei den hier betrachteten Populationen, lässt sich wie im Falle der Ausbeutungskonkurrenz, das Phänomen der **dichteabhängigen Populationsregulation** beobachten. Dabei stellt sich die Interferenzkonkurrenz allerdings als bessere Überlebensstrategie für eine Population heraus. Im Falle der Ausbeutungskonkurrenz nimmt die Überlebenschance und somit der Erfolg der Dichteregulation mit wachsendem Reproduktionsfaktor ab. Die Populationsgrößen schwanken immer stärker. Bei genügend hohem Reproduktionsfaktor sterben sie letztendlich aus. Im Falle der Interferenzkonkurrenz wird nach einigen Generationen stets eine mehr oder weniger konstante Populationsgröße K angenommen, die wieder als Umweltkapazität aufgefasst werden kann. Populationen, die kleiner als die Umweltkapazität sind, nutzen die Ressourcen des Lebensraumes nicht optimal aus und können noch weiter wachsen. Nach einiger Zeit erreichen sie die Umweltkapazität. Im Gegensatz zur Ausbeutungskonkurrenz überschreiten sie diese allerdings nie wesentlich. Das liegt daran, dass die Ressourcen durch die aktive Auseinandersetzung innerhalb der Population bestmöglich verteilt werden. Bei der Ausbeutungskonkurrenz hingegen kann es bei einer hohen Populationsgröße zu einer geringen Anzahl an Reproduktionen kommen, da sich die Individuen gegenseitig die Ressourcen rauben. Im Unterschied zur Ausbeutungskonkurrenz überleben die Populationen unabhängig vom Reproduktionsfaktor.⁴ Je größer die Reproduktionsfaktoren sind, umso größer werden auch die Populationen.

Für Interferenzkonkurrenz zeigt sich also, dass die Populationen immer überleben und eine hohe Anzahl an Nachkommen pro Reproduktion zu größeren Populationsgrößen (näher an $K_{max} = N \cdot r$) führt.

5.2 Interspezifische Konkurrenz - zwei Populationen

Wie bei der intraspezifischen Konkurrenz lassen sich auch bei der interspezifischen Konkurrenz unterschiedliche Ausprägungen unterscheiden.

⁴ $r > 1$

- Informieren Sie sich über diese unterschiedliche Arten der interspezifischen Konkurrenz (z.B. bei Munk [38]⁵)! Wie lassen sie sich mit dem Kästchenmodell modellieren? Führen Sie für beide Konkurrenztypen Simulationen durch! Variieren Sie dabei Startwerte, Reproduktionsfaktoren und intraspezifische Konkurrenztypen! Wie wirken sich die Variationen auf die Entwicklung der Systeme aus? Wovon hängt die Überlebenschance einer Art ab? Finden Sie Erklärungen für die Entwicklung der unterschiedlichen Systeme!
- Informieren Sie sich über das Konkurrenz-Ausschlussprinzip! Finden Sie heraus, in welchen Fällen es anwendbar ist und wann Koexistenz möglich ist. Spiegelt es sich in Ihren Simulationen wieder? Können Sie Systeme mit interspezifischer Konkurrenz modellieren, bei denen sich eine Koexistenz einstellt? Können Sie ihre Simulationsergebnisse mit ihrem Wissen über Exklusion und Koexistenz bei interspezifischer Konkurrenz erklären!

Unter interspezifischer Konkurrenz versteht man den Wettbewerb zweier Arten um Nahrung, Raum oder andere Ressourcen. Dabei lassen sich, wie bei der intraspezifischen Konkurrenz Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz beobachten. Bei der Ausbeutungskonkurrenz werden Ressourcen von beiden Arten genutzt, was die Erschöpfung der Vorräte beschleunigt und somit indirekt zu einem beschränkten Wachstum der beiden Arten führt. Bei der Interferenzkonkurrenz werden Konkurrenten aktiv von gemeinsamen Ressourcen fern gehalten (z.B. Wachstumshemmung durch Allelopathie oder Verteidigung von Territorien).

Wie lassen sich nun diese beiden Typen von Konkurrenz mit dem Kästchenmodell abbilden? Im Falle der Ausbeutungskonkurrenz rauben sich Individuen der unterschiedlichen Arten gegenseitig die nötigen Ressourcen. Eine Interaktion wirkt sich also negativ auf beide Arten aus. Dies lässt sich im Kästchenmodell durch ein Reproduktionsmodell mit Inter - für beide Arten ausdrücken. Bei der Interferenzkonkurrenz hingegen gibt es einen stärkeren Konkurrenten, der sich im Falle einer Interaktion durchsetzt und dem unterlegenen Konkurrenten die benötigte Ressource streitig macht. Somit ergibt sich eine negative Auswirkung auf den unterlegenen Konkurrenten. Für den überlegenen Konkurrenten macht es allerdings keinen Unterschied, ob eine Interaktion mit der anderen Art stattfindet oder nicht, da er die vorhandenen Ressourcen in beiden Fällen für sich gewinnt. Dieses Phänomen lässt sich durch ein Reproduktionsmodell mit Inter - für die unterlegene und Inter 0 für die dominante Spezies beschreiben.

⁵Kapitel 16.1

Es lassen sich viele verschiedene Systeme mit den unterschiedlichen intra- und interspezifischen Konkurrenztypen untersuchen. Wir wollen hier nur einige exemplarisch betrachten.

5.2.1 Interspezifische Ausbeutungskonkurrenz

Zunächst wollen wir uns Systemen zweier Arten zuwenden, die beide interspezifisch Ausbeutungskonkurrenz (Inter -) betreiben. Dabei wollen wir im Folgenden von Startwerten ausgehen, die nicht grundsätzlich schon in der ersten Generation zum Aussterben einer der beiden Arten führt.

Experimente

Die Durchführung mehrerer Simulationen für diese Systeme legt den Schluss nahe, dass immer mindestens eine der beiden Arten auf lange Sicht ausstirbt. Dies können Sie leicht anhand einiger Simulationen nachvollziehen.

Erklärungen

Für die Koexistenz beider Arten sind bei interspezifischer Ausbeutungskonkurrenz folglich nicht genügend Ressourcen vorhanden oder werden nicht günstig verteilt. Dies führt dazu, dass entweder eine oder beide Arten aussterben. Eine Spezies schafft es dann zu überleben, wenn es ihr als erstes gelingt, ihre eigene Populationsgröße ausreichend anzuheben und die der anderen Art ausreichend zu minimieren. Dies hängt, wie wir im Folgenden sehen werden, von vielen Größen, wie Reproduktionsfaktor, intraspezifischer Konkurrenz aber häufig auch vom Zufall ab.

Den Fall, dass beide Arten intraspezifisch ebenfalls Ausbeutungskonkurrenz unterhalten, also Systeme mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -**, wollen wir uns nun genauer ansehen:

Experimente

Simulationen zeigen, dass falls eine der beiden Populationen einen sehr hohen Reproduktionsfaktor hat, fast immer beide aussterben (Simuliere z.B. $r_1 = 15$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100!$). Ist dies nicht der Fall, dann überlebt in der Regel die Art mit dem höheren Reproduktionsfaktor (Simuliere z.B. $r_1 = 6$ und $r_2 = 4$ bei $N = S_1(0) = S_2(0) = 100!$). Hat die Population mit dem geringeren Reproduktionsfaktor einen erheblich höheren Startwert, als die andere Population, so kann in wenigen Fällen auch sie sich durchsetzen (Simuliere z.B. $r_1 = 5$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100$, $S_1(0) = 20$, $S_2(0) = 150$ mehrmals!). Sind die Reproduktionsfaktoren gleich groß, stirbt bei mehreren Simulationen mal die eine und mal die andere Population

aus. Die Population mit dem größeren Startwert scheint dabei eine etwas höhere Überlebenschance zu haben (Simuliere z.B. $r_1 = 4$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100$, mit unterschiedlichen Startpopulationen!).

Erklärungen

Wie lassen sich die anhand der Simulationen getroffenen Beobachtungen erklären? Hat eine Art einen sehr hohen Reproduktionsfaktor, so kann dieses dazu führen, dass in der nächsten Generation alle Kästchen mehrfach mit Individuen dieser Art belegt sind. Dieses bewirkt folglich das Aussterben dieser Art aufgrund von Intra 1 und ebenfalls das Aussterben der anderen Art aufgrund von Inter -.

Wir haben aus den Simulationen geschlossen, dass die Überlebenschance einer Art mit einem höheren Reproduktionsfaktor größer ist. Dies erscheint logisch, da sie aufgrund des größeren Reproduktionsfaktors bessere Voraussetzungen als die andere Art hat, schnell zu wachsen. Außerdem beansprucht ein verstärktes Wachstum der Art mehr Ressourcen und führt somit zur Wachstumshemmung der anderen Art.

Sind Reproduktionsfaktoren und Startpopulationen gleich groß, dann haben beide Arten die gleichen Überlebenschancen. Welche der beiden Arten überlebt, hängt nur davon ab, wie die zufällige Verteilung der Individuen auf dem Feld ausfällt.

Ein höherer Startwert stellt im Falle von gleich großen Reproduktionsfaktoren einen Startvorteil dar, da er zur Auslöschung der anderen Art führen kann, bevor diese dafür zu groß wird. Das hängt allerdings vom Zufall, also der Verteilung der Individuen auf dem Feld ab. Zusammenfassend kann man festhalten, dass die Überlebenschance einer Art in einem System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -** im Wesentlichen von dem Verhältnis ihres Reproduktionsfaktors zum Reproduktionsfaktor der anderen Art aber auch vom Verhältnis der Startwerte und vom Zufall abhängt.

Nun wollen wir überprüfen, wie sich die Änderung des intraspezifischen Konkurrenztyps auswirkt. Dazu betrachten wir Systeme mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 2 & Inter -**.

Experimente

Die Unterlegenheit einer Art mit einem nur geringfügig niedrigeren Reproduktionsfaktor in einem System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -** kann durch Änderung der intraspezifischen Konkurrenz aufgebrochen werden. Unterhält die Spezies mit niedrigerem Reproduktionsfaktor intraspezifisch Interferenz- statt Ausbeutungs-

konkurrenz, so kann sie sich in der Regel gegen die andere Art durchsetzen, während diese ausstirbt (Simuliere für das System **Intra 1 & Inter - / Intra 2 & Inter -** - z.B. $r_1 = 5$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100!$). Wächst die Differenz der beiden Reproduktionsfaktoren allerdings, so erhöht sich die Überlebenschance der Art mit dem höherem Reproduktionsfaktor wieder (Simuliere für das System **Intra 1 & Inter - / Intra 2 & Inter -** - z.B. $r_1 = 8$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100!$)

Erklärungen

Intraspezifische Interferenzkonkurrenz erhöht die Überlebenschance, da sie höhere Populationsdichten erlaubt, als die interspezifische Ausbeutungskonkurrenz (vgl. Kapitel 6.3.1). Dieser Vorteil kann durch einen erhöhten Reproduktionsfaktor bei der anderen Art wieder aufgehoben werden, da dieser wiederum ein schnelleres und stärkeres Wachstum begünstigt. Festhalten kann man, dass es die Überlebenschance einer Art erhöht, wenn sie intraspezifisch Interferenz- statt Ausbeutungskonkurrenz betreibt.

Für die interspezifische Ausbeutungskonkurrenz können noch viele weitere Untersuchungen durchgeführt werden, was wir an dieser Stelle aber nicht fortführen wollen.

5.2.2 Interspezifische Interferenzkonkurrenz

Nun wollen wir uns Systemen mit interspezifischer Interferenzkonkurrenz zuwenden, bei denen eine im Konkurrenzkampf überlegene Art (Inter 0) und eine unterlegene Art (Inter -) existiert. An dieser Stelle können wir einige Ergebnisse aus Kapitel 5.1 übernehmen, da für die überlegene Spezies Inter 0 vorliegt. Je nach ihrem intraspezifischen Konkurrenztyp (Intra 1 oder Intra 2) verhält sie sich wie das entsprechende System aus Kapitel 5.1.

Experimente

Simulationen lassen vermuten, dass in der Regel beide Arten aussterben, wenn die überlegene Art ausstirbt (Simuliere z.B. für das System **Intra 1 & Inter 0 / Intra 2 & Inter -**, $r_1 = 15$ und $r_2 = 4$ bei $N = 100!$).

Überlebt die dominierende Art, so scheint die unterlegene nur dann ebenfalls überleben zu können, wenn der Reproduktionsfaktor der überlegenen Art sehr klein und der der unterlegenen Art entsprechend größer ist. „Entsprechend größer“ bedeutet „sehr viel größer“ für den Fall, dass die überlegene Spezies Intra 2 hat (Simuliere z.B. für das System **Intra 1 &**

Inter 0 / Intra 1 oder 2 & Inter -, $r_1 = 2$ und $r_2 = 3$ bei $N = 100$, für das System **Intra 2 & Inter 0 / Intra 1 oder 2 & Inter -**, $r_1 = 2$ und $r_2 = 15$ bei $N = 100!$).

Erklärungen

Die überlegene Art (Inter 0) stirbt nach Kapitel 5.1 nur im Falle von Intra 1 und einem sehr hohen Reproduktionsfaktor (vgl. Kapitel 5.1) aus. Es kommt zum Aussterben, weil es kein Kästchen mehr gibt, welches nur einfach durch Individuen der überlegenen Art belegt ist. In diesem Falle stirbt die unterlegene Art (Inter -) fast immer ebenfalls aus. Es sind auch Szenarien möglich, wo es der unterlegenen Art gelingen könnte zu überleben, obwohl die dominierende Art ausstirbt. Dazu muss mindestens ein Individuum der unterlegenen Art in ein freies Kästchen fallen. Freie Kästchen gibt es allerdings in der Regel nur sehr wenige, wenn derart viele Individuen der überlegenen Art auf dem Feld verteilt wurden, so dass es keine einfach belegten Kästchen mehr gibt. Dieser Fall tritt folglich sehr selten auf.

Die Simulationen zeigen, dass im Falle der interspezifischen Interferenzkonkurrenz Koexistenz möglich ist, wenn die überlegene Art die zur Verfügung stehenden Ressourcen nicht gänzlich ausschöpft und die unterlegene Spezies mit diesen auskommt. Dies muss sie durch vorteilhafte intraspezifische Konkurrenz (Intra 2 statt Intra 1) oder / und durch einen hohen Reproduktionsfaktor bewerkstelligen. Bei interspezifischer Ausbeutungskonkurrenz würde das Überleben der einen Art unweigerlich zum Aussterben der anderen Art führen. Bei der interspezifischen Interferenzkonkurrenz kann die überlegene Art nicht von der unterlegenen ausgelöscht werden, da sie nicht von ihr abhängt. Da die unterlegene Art der überlegenen nicht schaden kann, muss sie es bewerkstelligen, mit den übrig gelassenen Ressourcen auszukommen.

5.2.3 Koexistenz und Exklusion

Laut Munk [38]⁶, besagt das Konkurrenz-Ausschlussprinzip von G.F. Gause (1934), dass zwei Arten nicht auf Dauer im gleichen Lebensraum überleben können, wenn sie exakt die gleichen Ressourcen nutzen. Daraus ergeben sich zwei mögliche Folgen für die beiden konkurrierenden Arten. Entweder eine der beiden Arten stirbt aus (Exklusion), oder sie vollzieht eine räumlich, zeitlich oder funktionelle Einnischung (z.B. Nutzung der benötigten Ressourcen zu unterschiedlichen Tageszeiten), was zu einem Überleben beider Arten mit verminderter Dichte führt (Koexistenz). Auch eine hohe intraspezifische Konkurrenz bei geringer interspezifischer Konkurrenz kann zu einer Koexistenz mit einer konkurrierenden Art führen.

⁶Kapitel 16.1

Im Rahmen unseres Modells haben wir herausgefunden, dass im Falle von interspezifischer Ausbeutungskonkurrenz das Konkurrenz-Ausschlussprinzip zutrifft. Welche der beiden Arten verdrängt wird, hängt von den intraspezifischen Wechselbeziehungen, dem Reproduktionsfaktor und den Startwerten ab. Im Falle der interspezifischen Interferenzkonkurrenz ist Koexistenz in unserem Modell allerdings möglich.

5.3 Räuber-Beute-Systeme

Aufgabe

Kann sich bei einem Räuber-Beute-System eine Erhöhung der Nachkommensanzahl pro Reproduktion bei der Räuberpopulation positiv auf die Entwicklung der Beute-Population auswirken? Betrachten Sie zur Untersuchung dieser Fragestellung Systeme mit Populationen, die intraspezifisch Interferenzkonkurrenz betreiben.

- Versuchen Sie zunächst Populationen zu finden, die in Koexistenz leben können! Erhöhen Sie dann den Reproduktionsfaktor der Räuberpopulation.
- Finden Sie Erklärungen für Ihre Beobachtungen! Dabei kann es helfen, zunächst den Verlauf der Populationskurven für Systeme zu betrachten, die zumindest über einen gewissen Zeitraum in Koexistenz leben konnten. Fallen wiederkehrende Entwicklungsphasen auf? Informieren Sie sich ggf. auch über typische Entwicklungen von Räuber-Beute-Systemen! Wie ändern sich die Entwicklungskurven bei unseren Simulationen, wenn der Reproduktionsfaktor der Räuberpopulation größer gewählt wird? Warum ändern sie sich in dieser Weise?

Wir wollen uns also mit der Frage beschäftigen, ob sich bei einem Räuber-Beute-System eine Erhöhung des Reproduktionsfaktors der Räuberpopulation positiv auf die Entwicklung der Beute-Population auswirken kann. Obwohl dieser Fall zunächst unwahrscheinlich erscheint, ist er dennoch häufig zu beobachten. Intuitiv würde man denken, dass ein hoher Reproduktionsfaktor für die Räuber dauerhaft zu einer großen Räuberpopulation und somit zu einer reduzierten Beutepopulation führt. Dies ist allerdings nicht unbedingt der Fall. Es können Situationen auftreten, wo ein erhöhter Reproduktionsfaktor der Räuber zum Aussterben der Räuber- aber nicht der Beutepopulation führt und somit die Beutepopulation ungehindert von der Räuberpopulation wachsen kann. Dieses Phänomen wollen wir uns nun genauer ansehen.

Experimente

Als Beispiel betrachten wir ein System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter +** für die Räuber- und **Intra 2 & Inter -** für die Beutepopulation. In Abbildung 5.8 sind unterschiedliche Simulationen für den Fall $N = 200$ und $S_1(0) = S_2(0) = 100$ dargestellt. Simulationen für $r_1 = r_2 = 2$ zeigen, dass die beiden Populationen in Koexistenz leben. Dabei schwankt die Populationsgröße der Beute um ca. 170 Individuen (vgl. Abbildung 5.8 (a)). Erhöht man nun den Reproduktionsfaktor r_1 auf 4, so stirbt die Räuberpopulation bei den meisten Simulationen aus und die Beutepopulation nimmt eine Populationsgröße von ca. 320 an (vgl. Abbildung 5.8 (b)). In diesem Fall hat sich ein erhöhter Reproduktionsfaktor der Räuberpopulation in sofern positiv auf die Entwicklung der Beutepopulation ausgewirkt, als dass er zum Aussterben der Räuberpopulation und somit zum ungehinderten Wachstum der Beutepopulation geführt hat.

Erklärungen

Nun müssen wir uns die Frage stellen, wie so etwas passieren kann. Zunächst halten wir fest, dass die betrachteten Räuber-Beute-Systeme wiederkehrende Entwicklungsphasen (vgl. Abbildung 5.9) aufweisen:

Phase	Räuberpopulation	Beutepopulation	Räuberpopulation	Beutepopulation
A		maximal	wächst	sinkt
B	maximal		sinkt	sinkt
C		minimal	sinkt	wächst
D	minimal		wächst	wächst

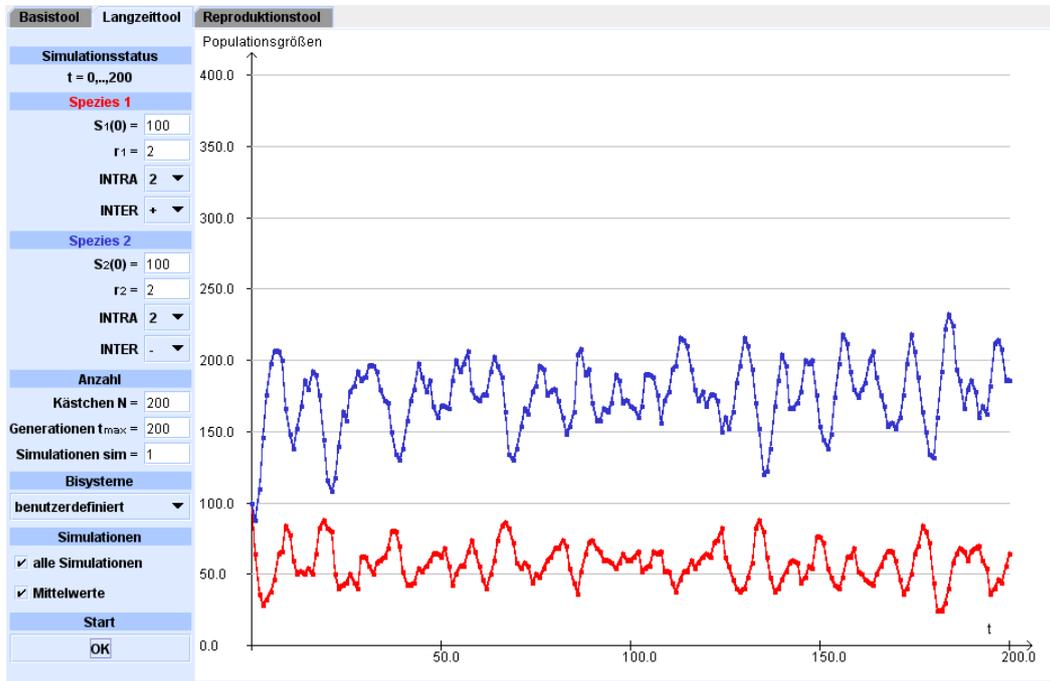
Phase A: Sind viele Beutetiere vorhanden, so fallen viele der Räuber mit einem Beutetier in ein Kästchen. Dies bewirkt ein Anwachsen der Räuberpopulation und somit gleichzeitig eine Reduzierung der Beutepopulation.

Phase B: Nach einigen Generationen ist die Beutepopulation derart dezimiert, dass weniger Räuber- mit Beutetieren in ein Kästchen fallen können. Ab diesem Zeitpunkt sinkt folglich die Räuberpopulation wieder.

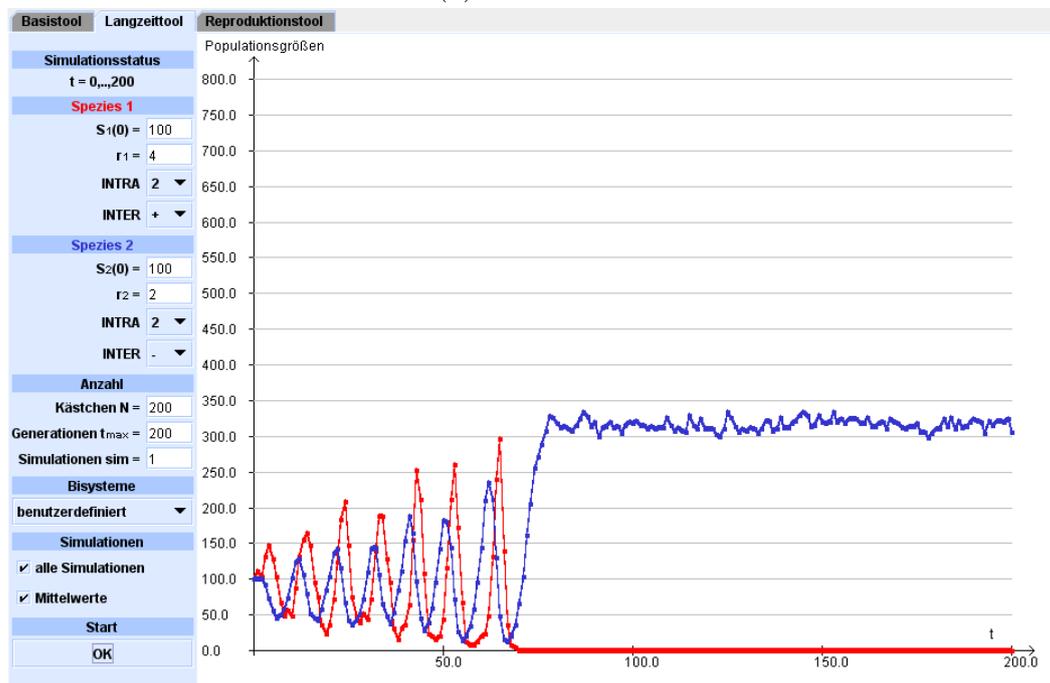
Phase C: Ist die Räuberpopulation klein genug, so fallen nur noch wenige Beutetiere mit Räubern in ein Kästchen. So kann sich die Beutepopulation wieder erholen während die Räuberpopulation zunächst noch weiter sinkt.

Phase D: Ab einem bestimmten Zeitpunkt sind wieder genug Beutetiere vorhanden, sodass auch die Räuberpopulation wieder wachen kann.

5.3 Räuber-Beute-Systeme



(a) $r_1 = r_2 = 2$



(b) $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$

Abbildung 5.8: Langzeitsimulationen für Räuber- (rot) und Beutepopulationen (blau): Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter + / Intra 2 & Inter -**, $N = 200$, $S_1(0) = S_2(0) = 100$

Phase A: Zu einem bestimmten Zeitpunkt ist die Räuberpopulation dann wieder so groß, dass viele Beutetiere mit Räubern in ein Kästchen fallen und dies wieder zu einer Reduzierung der Beutepopulation führt.

Phase B: usw.

Die Populationen entwickeln sich folglich wellenförmig mit zeitlich versetzten Extrema, wobei die Kurve der Räuberpopulation der Beutepopulation nachläuft. Zum Beispiel folgt auf ein Maximum der Beutepopulation ein Maximum der Räuberpopulation. Dies ist ein sehr bekanntes Phänomen von vielen Räuber-Beute Systemen und wird in der so genannten ersten Lotka-Volterra Regel beschrieben.

Wieso kommt es aber nun für hohe Reproduktionsfaktoren der Räuberpopulationen zum Aussterben der Räuberpopulation? Höhere Reproduktionsfaktoren der Räuberpopulation führen zu größeren Maxima (vgl. Abbildung 5.8 (a) und (b)) also zu mehr Räubern auf dem Feld am Ende der Phase A. Dies führt allerdings ebenfalls zu einer stärkeren Dezimierung der Beutepopulation während der Phasen A und B und somit ebenfalls zu einer stärkeren Dezimierung der Räuberpopulation. Dabei kann der Fall auftreten, dass am Ende der Phase B nur noch so wenige Individuen beider Arten vorhanden sind, dass keine Beute- und Räubertiere in ein gemeinsames Kästchen fallen. Damit stirbt die Räuberpopulation in dieser Generation aus und die Beutepopulation kann sich in den kommenden Generationen wieder erholen. Dabei ist sie nun ungestört von der Räuberpopulation und entwickelt eine deutlich größere Populationsgröße als sie bisher je angenommen hat. Der hohe Reproduktionsfaktor der Räuber hat sich also positiv auf die Beutepopulation ausgewirkt.

5.4 Mittelwerte mehrerer Simulationen und seltene Ereignisse

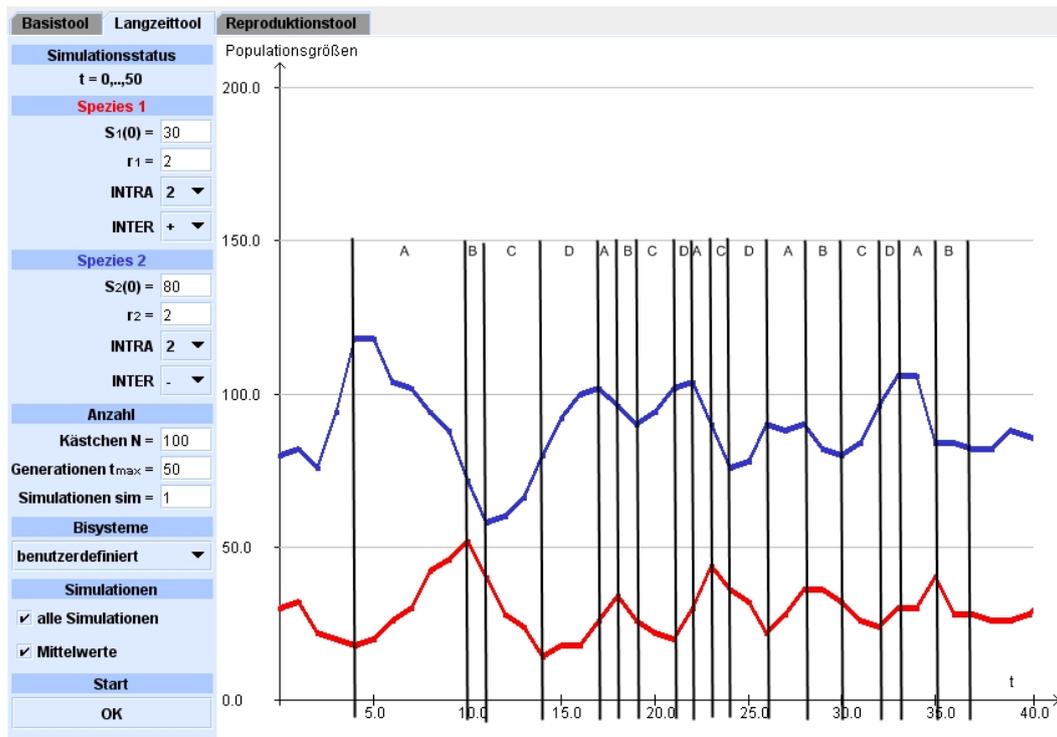
Im Langzeittool gibt es die Möglichkeit, mehrere Simulationen gleichzeitig durchführen zu können, und sich die darüber gebildeten Mittelwerte im Koordinatensystem anzeigen zu lassen.

Aufgabe

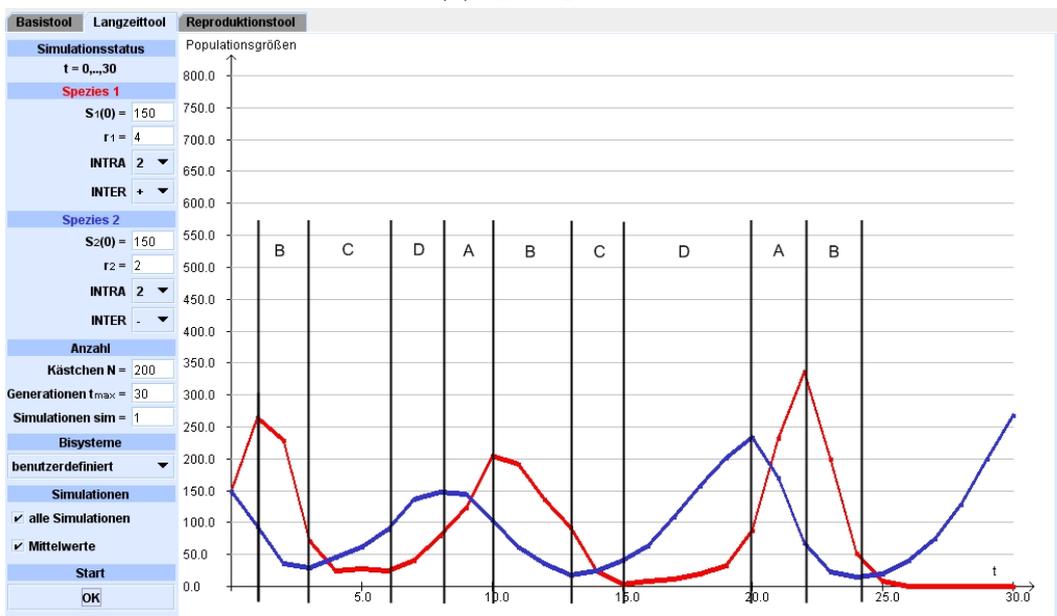
Wann ist es sinnvoll, Mittelwerte mehrerer Simulationen zu betrachten? Wann ist es nicht sinnvoll? Welche Vorteile und Nachteile können Mittelwerte bieten?

Ein Hauptproblem bei der Bildung von Mittelwerten ist der damit einhergehende Informationsverlust. Es ist nicht mehr zu erkennen, wie stark die einzelnen Simulationen um den Mittelwert streuen (vgl. Abbildung 5.10). Weist eine Simulation zyklisches Verhalten auf, so kann diese Information durch die Mittelwertbildung z.B. aufgrund von zufallsbedingtem

5.4 Mittelwerte mehrerer Simulationen und seltene Ereignisse



(a) $r_1 = r_2 = 2$



(b) $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$

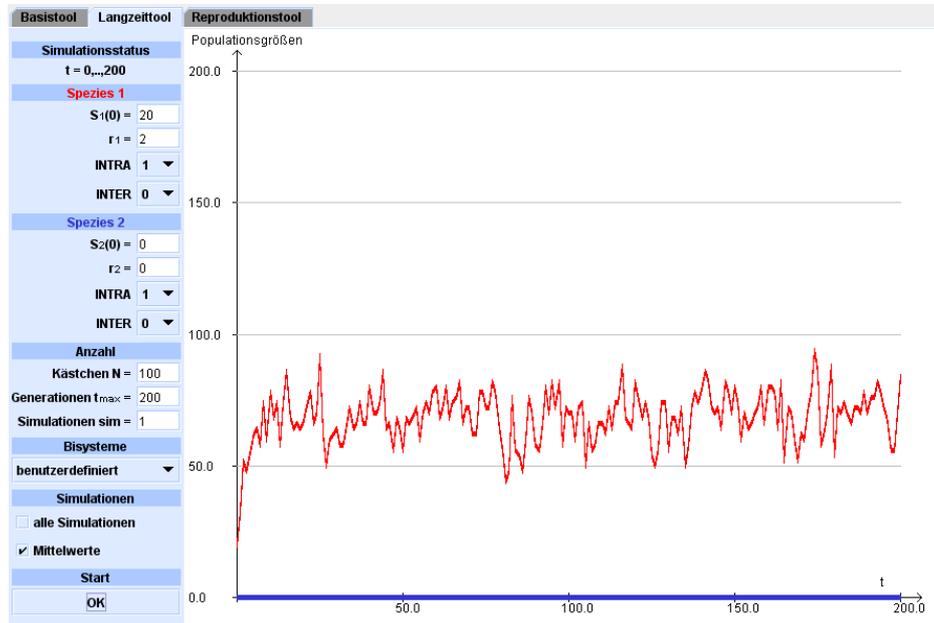
Abbildung 5.9: Entwicklungsphasen von Räuber-Beute-Systemen.

Phasenverschiebungen geschwächt werden (vgl. Abbildung 5.11). Ein vom Zufall abhängiges Aussterben einer Population führt durch Mittelwertbildung vieler Simulationen zu einem Graph, der auf grundsätzliches Überleben schließen lässt (vgl. Abbildung 5.12).

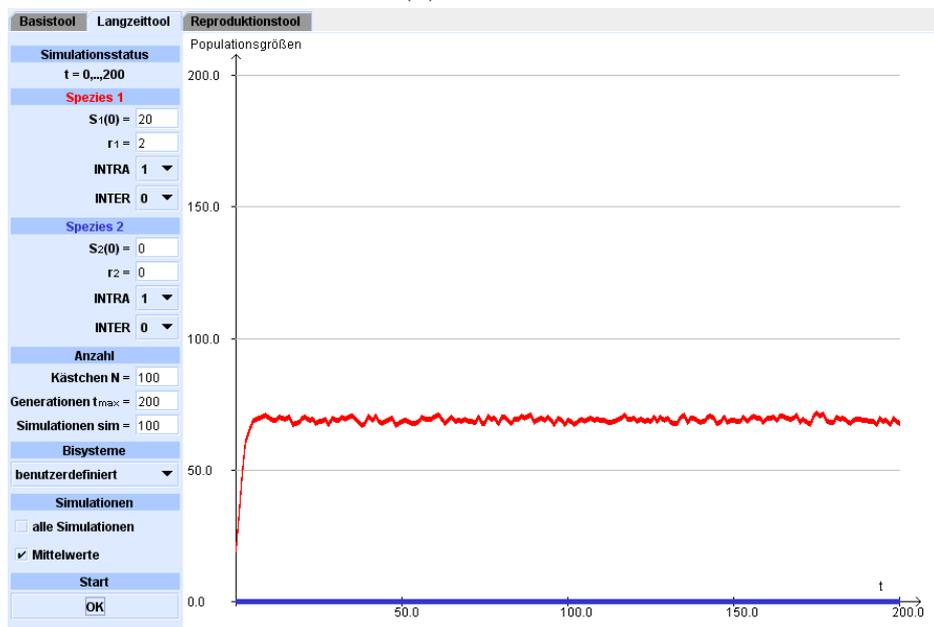
Die Nutzung von Mittelwerten zur Herleitung von Aussagen zu Populationsentwicklungen scheint folglich sehr viele Quellen für Fehlinterpretationen zu bedeuten. Wozu können Mittelwerte denn nun dienen?

Mittelwerte können bei richtiger Interpretation viele Informationen liefern. Wichtig ist es hier, nicht unbedacht von dem Verlauf eines aus vielen Simulationen erzielten Mittelwert-Graphen auf die Entwicklung einer Population zu schließen. Um zum Beispiel die Stärke der Streuung einschätzen zu können, ist es hilfreich, die einzelnen Simulationsergebnisse (durch Aktivierung der Checkbox „alle Simulationen“) ebenfalls anzeigen zu lassen (vgl. Abbildung 5.13). Hängt das Überleben einer Art nicht oder fast nicht vom Zufall ab, dann können Mittelwerte z.B. dazu dienen, einen möglichst zutreffenden Wert für die Umweltkapazität zu ermitteln (vgl. Abbildung 5.13). Einen Eindruck für die Streuung um diesen Wert kann man wiederum erhalten, indem man sich alle Simulationen anzeigen lässt. Vermutet man, dass eine Art bei nur sehr wenigen Simulationen überlebt, also eine sehr geringe aber vorhandene Überlebenschance hat, kann man dies überprüfen, indem man den Mittelwert sehr vieler Simulationen betrachtet. Streben die Simulationsergebnisse gegen einen Grenzwert größer 0, so muss es auch Simulationen gegeben haben, bei denen die Art überlebt hat (vgl. Abbildung 5.14). Je häufiger dies der Fall ist, umso weiter ist der Grenzwert von Null entfernt. So kann man testen, wie Veränderungen der Parameter, wie Startpopulation oder Reproduktionsfaktor, auf die Überlebenschance wirken.

5.4 Mittelwerte mehrerer Simulationen und seltene Ereignisse



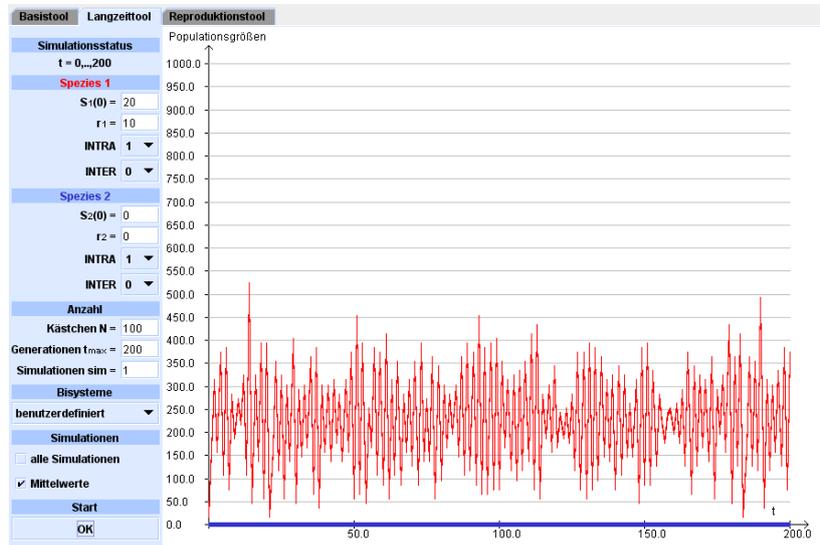
(a) $sim = 1$



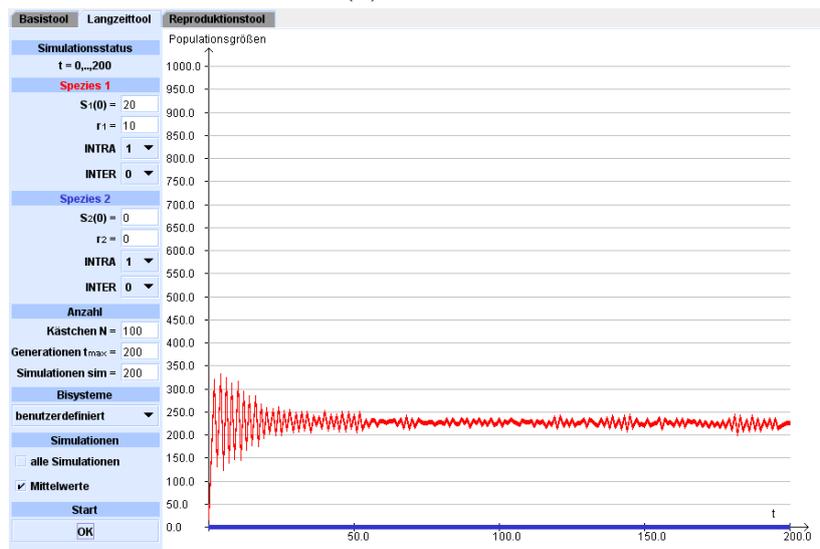
(b) $sim = 100$

Abbildung 5.10: Simulationen für System mit **Intra 1 & Inter 0**: Durch die Mittelwertbildung aus vielen Simulationen gehen Informationen über die Stärke der Streuung verloren.

5.4 Mittelwerte mehrerer Simulationen und seltene Ereignisse



(a) $sim = 1$



(b) $sim = 100$

Abbildung 5.11: Simulationen für ein System mit **Intra 1 & Inter 0**: Der durch Mittelwertbildung aus vielen Simulationen erzielte Graph in (b) lässt darauf schließen, dass sich die Populationsgröße eines solchen Systems nach einiger Zeit bei der Umweltkapazität einpendelt. Der Graph in (a) zeigt, dass dies allerdings nicht der Fall ist (vgl. dazu auch die Ergebnisse aus Kapitel 5.1). Die Abschwächung der Zyklen kommt bei der Mittelwertbildung durch zufallsbedingte Phasenverschiebungen zu Stande.

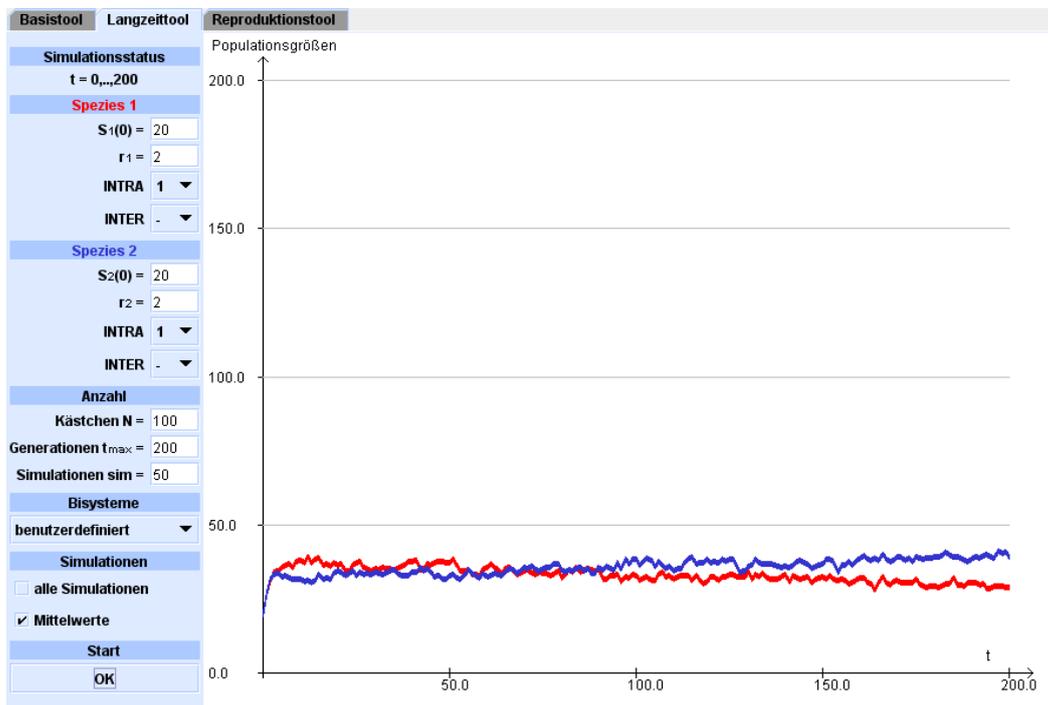


Abbildung 5.12: Mittelwertbildung ($sim = 50$) aus Simulationen für ein System mit **Intra 1 & Inter -** / **Intra 1 & Inter -**, $r_1 = r_2$, $S_1(0) = S_2(0)$: Die Graphen vermitteln den Eindruck, dass beide Populationen in Koexistenz leben können. Aus Kapitel 5.2 ist allerdings bekannt, dass immer nur eine der beiden Populationen überlebt. Die Überlebenschance der Arten ist dabei bei gleichen Reproduktionsfaktoren und Startwerten gleich groß.

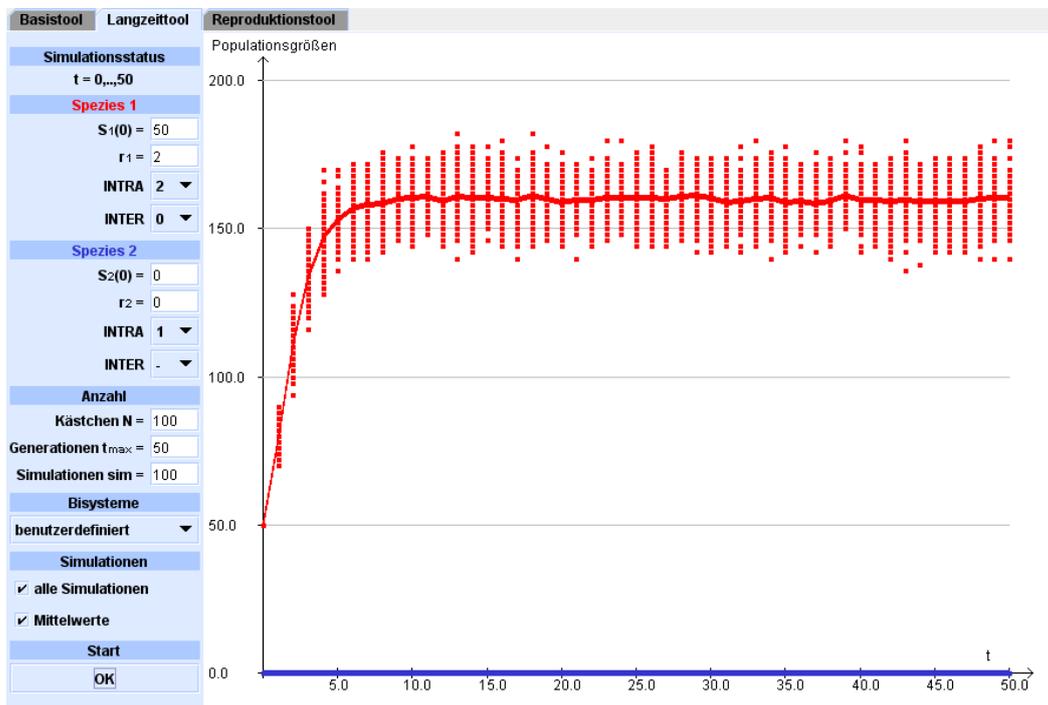


Abbildung 5.13: Mittelwerte von Simulationen ($sim = 100$) für ein System mit **Intra 2 & Inter 0**: Aus Kapitel 5.2 ist bekannt, dass sich die Populationsgröße nahe der Umweltkapazität einpendelt. Durch Bildung der Mittelwerte lässt sich die Umweltkapazität komfortabel ablesen. Durch Aktivierung der Checkbox „alle Simulationen“ lässt sich ein Eindruck davon gewinnen, wie stark die Populationsgröße um die Umweltkapazität streut.

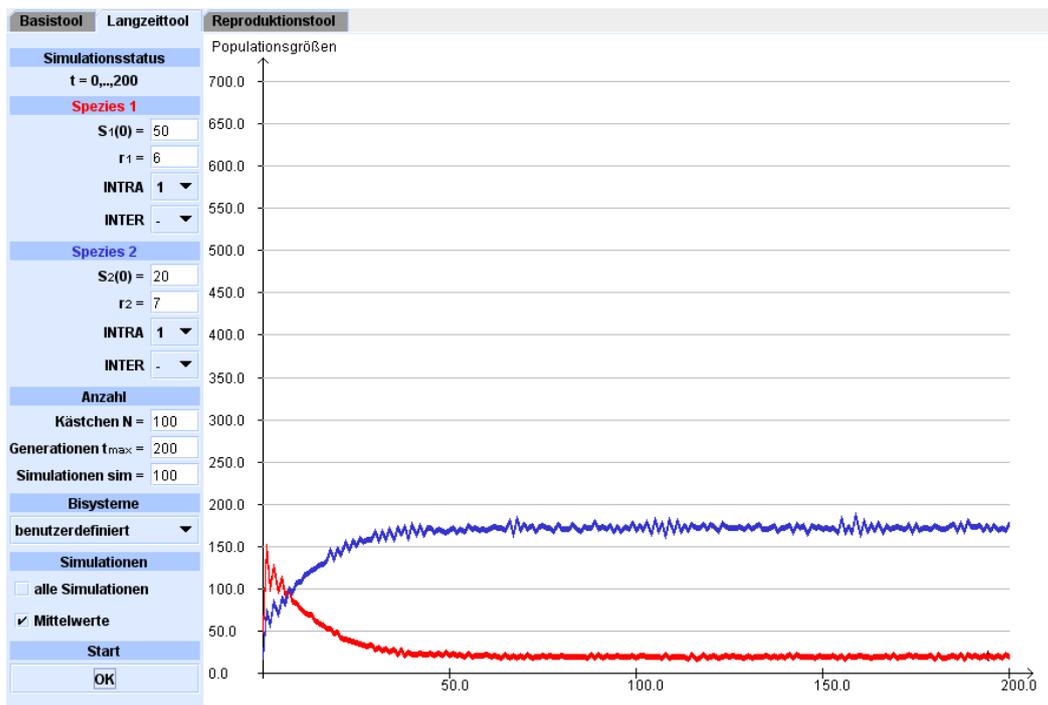


Abbildung 5.14: Mittelwerte von Simulationen ($sim = 100$) für ein System mit **Intra 1 & Inter -** / **Intra 1 & Inter -**, $r_1 = 6, r_2 = 7, S_1(0) = 50, S_2(0) = 20$: Aus Kapitel 5.2 ist bekannt, dass in seltenen Fällen die Art mit dem geringeren Reproduktionsfaktor überleben kann, falls sie eine größere Startpopulation hat. Die Mittelwertbildung aus vielen Simulationen bestätigt dies, da der Graph für diese Art gegen einen Grenzwert größer Null strebt.

Elementare Wege zu deterministischen Gleichungen

In diesem Kapitel wollen wir mathematische Beschreibungen für die Entwicklung unserer Systeme herleiten. Dabei stellt sich zunächst die Frage, wozu wir überhaupt solche mathematische Beschreibungen brauchen. Schließlich können stets Simulationen zur Untersuchung der Systeme anhand der Software durchgeführt werden.

Die mathematischen Beschreibungen bieten mehrere Vorteile gegenüber der Simulationen anhand des Kästchenmodells. Zum Beispiel braucht man für eine komfortable Durchführung der Simulationen einen Rechner. Simulationen von Hand, wie in Kapitel 5.4 aus Teil I beschrieben, sind mit einem großen Zeitaufwand verbunden. Darüber hinaus dürfte, die Vielzahl der stets gleichen Handlungen bei dieser Art der Simulation auf Dauer recht eintönig sein. Ein weiterer Vorteil der mathematischen Beschreibungen ist die Möglichkeit, durch Analysen Aussagen für ganze Parameterbereiche, z.B. für alle möglichen Reproduktionsfaktoren, zu erzielen. Simulationen anhand der Software hingegen können stets nur Informationen für konkrete Parameterwerte, z.B. einem Reproduktionsfaktor von 2, liefern. Weiter lassen sich für die mathematische Analyse die umfangreichen über Jahrhunderte entwickelten Werkzeuge der Mathematik einsetzen.

Mathematik ist daher ein wichtiges Werkzeug der Populationsökologie. Sie dient der Beschreibung von Prozessen und der Herleitung von umfangreichen Informationen über ihre Entwicklung in Abhängigkeit unterschiedlicher Einflussgrößen (wie zum Beispiel in unserem Fall in Abhängigkeit des Reproduktionsfaktors oder der Größe der Startpopulation). In diesem Kapitel wollen wir erarbeiten, wie so genannte Differenzgleichungen zur mathematischen Beschreibung der von uns betrachteten Systeme hergeleitet werden können.

Wir werden im Folgenden sehen, dass wir den anhand des Kästchenmodells beschriebenen

6 Elementare Wege zu deterministischen Gleichungen

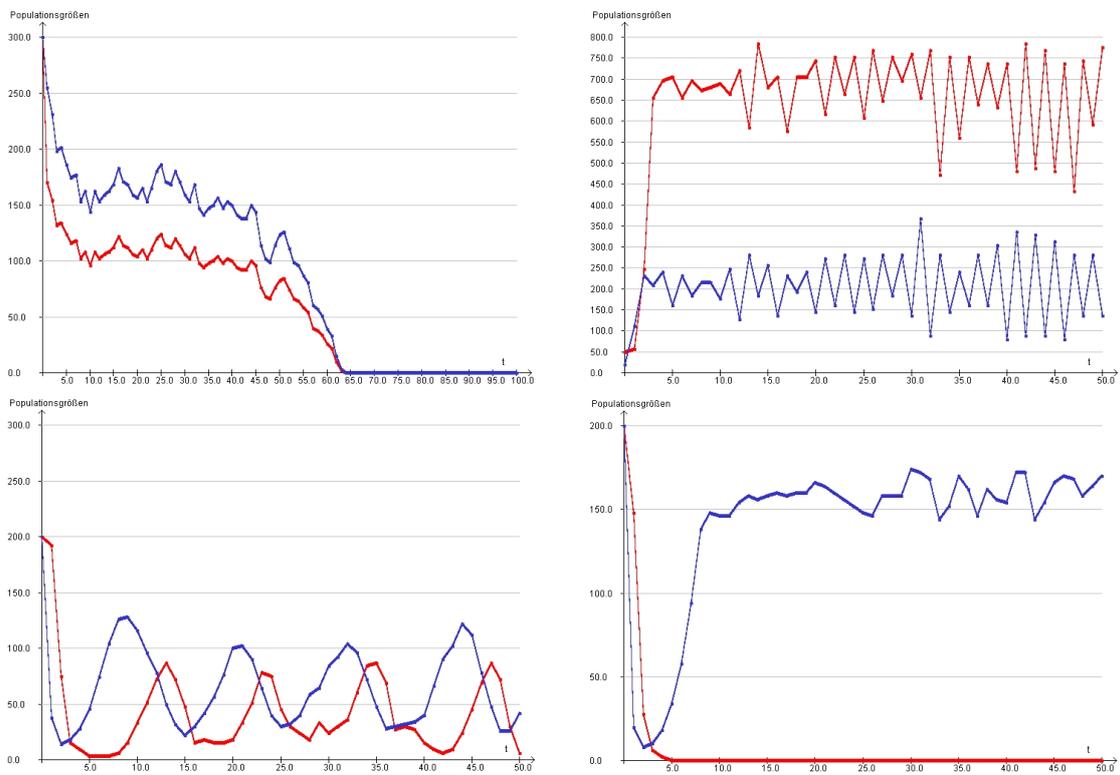


Abbildung 6.1: Verschiedene Populationsentwicklungen

Prozess nicht ohne Informationsverlust durch die mathematischen Beschreibungen abbilden können. Dies nehmen wir allerdings aufgrund der oben beschriebenen Vorteile in Kauf.

Bei der Arbeit mit dem Langzeittool haben wir bereits viele Graphen für Populationsentwicklungen gesehen. Diese können viele verschiedene Verläufe haben (vgl. Abbildung 6.1). Betrachtet man, wie unterschiedlich die einzelnen Graphen sind und wie viele Schwankungen sie aufweisen, so erscheint es schwierig, dafür direkt eine beschreibende Funktionsvorschrift zu finden. Deshalb soll ein anderer Ansatz gewählt werden.

Wir rufen uns zunächst ins Gedächtnis, was uns über die Ermittlung der Populationsgrößen schon durch den Umgang mit der Simulationssoftware bekannt ist: $S_1(t)$ und $S_2(t)$ beschreiben jeweils die Anzahl der Individuen der Spezies 1 und der Spezies 2 in der Generation t . Für die Beschreibung der Populationsentwicklung ist es wesentlich zu wissen, wie sich eine Population von einer zur nächsten Generation ändert, was natürlich vom gewählten Reproduktionsmodell abhängt. Für die folgenden Überlegungen setzten wir ein fest gewähltes Reproduktionsmodell voraus.

Aufgabe

Wie bestimmt das Basistool die Populationsgrößen $S_1(t+1)$ und $S_2(t+1)$ in der Auswertungsphase der Generation t ?

Aufgrund der separierten Generationenabfolge ist die Anzahl der Individuen in der Generation $t+1$ gleich der Anzahl der Nachkommen in der Generation t . Die Anzahl der Nachkommen einer Spezies s ist das Produkt der Reproduktionsanzahl $R_s(t)$ mit dem Reproduktionsfaktor r_s . Die Anzahl der Reproduktionen $R_s(t)$ ist die Anzahl der Kästchen in der Generation t , in denen ein Individuum die Reproduktionsreife erreicht, also die Anzahl der Kästchen, die in der Auswertungsphase im Basistool eingefärbt werden. Der Reproduktionsfaktor r_s ist die Anzahl der Nachkommen der Spezies s pro Reproduktion. Die Populationsgrößen $S_1(t+1)$ und $S_2(t+1)$ lassen sich also wie folgt bestimmen:

$$\begin{aligned} S_1(t+1) &= r_1 R_1(t) \\ S_2(t+1) &= r_2 R_2(t). \end{aligned} \tag{6.1}$$

Dazu müssen natürlich $R_1(t)$ und $R_2(t)$ bekannt sein. Bisher können wir diese nur anhand von Simulationen bestimmen. Wir suchen also eine mathematische Beschreibung für die Anzahl der Reproduktionen in der Generation t .

6.1 Vom stochastischen zum deterministischen Modell

Es liegt nahe, zu diesem Zweck Funktionsvorschriften aufstellen zu wollen. Aber eignet sich eine Funktionsvorschrift überhaupt dazu, die Anzahl der Reproduktionen einer Generation t zu bestimmen? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir uns Gedanken über den Funktionsbegriff im Allgemeinen machen. Eine Funktion ordnet einem Wert immer genau einen Funktionswert zu. Für eine Funktion f kann also nicht $f(2) = 5$ und $f(2) = 3$ gelten.

Aufgabe

Wie ist das bei der Auswertung im Basistool? Ergibt sich immer die gleiche Anzahl an Reproduktionen, wenn man bei gleicher Feldgröße und gleicher Individuenanzahl Simulationen durchführt? Testen Sie Ihre Vermutung anhand des Basistools!

Im Kästchenmodell werden die Individuen zufällig auf dem Feld verteilt. Ob in einem Kästchen eine Reproduktion stattfindet, hängt vom Zufall ab. Das bedeutet, dass je nachdem, wie die zufällige Verteilung der Individuen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ auf dem Feld ausfällt, trotz gleich bleibender Werte für die Feldgröße N und gleichem Reproduktionsmodell, eine unterschiedliche Anzahl an Reproduktionen $R_1(t)$ bzw. $R_2(t)$ resultiert. Die Anzahl der Reproduktionen und somit auch die gesamte Entwicklung der Population können also bei unterschiedlichen Durchläufen mit gleicher Parameterwahl verschieden ausfallen. Ein Modell, bei dem dies der Fall ist, nennt man **stochastisches Modell**.

Da eine Funktion zu den gleichen Eingabewerten immer nur genau einen Funktionswert zulässt, eignet sie sich nicht dazu, die Reproduktion aus unserem Modell abzubilden. Wir wollen diese allerdings trotzdem anhand einer Funktion beschreiben. Dabei nehmen wir also in Kauf, dass die Beschreibung nicht mehr exakt den Ergebnissen einer Simulation entsprechen kann. Durch die mathematische Beschreibung wird folglich nur noch ein Teilproblem abgebildet werden.

Die Verteilung der Individuen auf dem Feld und die anschließende Auswertung kann man als Zufallsexperiment auffassen. Die Anzahl der resultierenden Reproduktionen lässt sich folglich durch eine Zufallsvariable beschreiben. Für diese Zufallsvariable kann ein „mittlerer Wert“ angegeben werden, der so genannte **Erwartungswert** (vgl. Krengel [29]¹), der mit einer hohen Wahrscheinlichkeit bei oftmaligem Wiederholen des Experiments nahe dem arithmetischen Mittel der Ergebnisse liegt.² In unserem Fall ergibt sich daraus, dass der Erwartungswert für die Anzahl an Reproduktionen ziemlich sicher nahe dem arithmetischen

¹S.46

²Grund dafür ist das Bernoulli'sche Gesetz der großen Zahlen. Eine ausführliche Begründung findet sich in Kapitel 5.3 aus Teil I.

Mittel aus sehr vielen Simulationen liegt. Deshalb werden wir im Folgenden so arbeiten, dass wir dieses als Näherung für den Erwartungswert nehmen. Da wir den Erwartungswert über Mittelwerte annähern, ergeben sich Werte aus \mathbb{R}_+ für die Anzahl der Reproduktionen. Durch den Übergang zum Erwartungswert erhalten wir ein so genanntes **deterministisches Modell**, welches für ein gegebenes Reproduktionsmodell und gegebene Größen, wie Kästchenanzahl und Reproduktionsbedingungen, immer dieselbe Reproduktionsanzahl angibt.

Wir wollen uns an dieser Stelle noch einmal bewusst machen, dass wir durch den Übergang vom stochastischen zum deterministischen Modell einen Informationsverlust in Kauf nehmen. Durch die Verwendung des Erwartungswerts wird nur noch ein Teilproblem abgebildet. Diese Strategie ist dennoch legitim, da man anhand von Analysen an den deterministischen Modellen einen Überblick der möglichen Populationsentwicklungen im stochastischen Modell erlangen kann. Die mit dem deterministischen Modell erzielten Ergebnisse müssen allerdings stets anhand des stochastischen Modells überprüft werden.

Es werden nun Funktionsvorschriften, die die Erwartungswerte für die Anzahl der Reproduktionen der Spezies 1 bzw. 2 angeben, gesucht. Diese sollen im Folgenden als **Reproduktionsfunktionen** bezeichnet werden.

Wir müssen uns zunächst klarmachen, von welchen Größen, wie z.B. der Kästchenanzahl etc., die Anzahl der Reproduktionen abhängt. Dazu wird die Interaktionsphase betrachtet, in der, abhängig von der Situation auf dem Feld und dem gewählten Reproduktionsmodell, entschieden wird, wie viele Nachkommen beide Arten haben werden (siehe Abbildung 6.2).

Aufgabe

Von welchen der Größen N , S_1 und S_2 hängt die Anzahl der Reproduktionen bei einem fest gewählten Reproduktionsmodell ab? Überlegen Sie dazu, wie es sich auf die Anzahl der Reproduktionen auswirkt, wenn Sie eine der Größen variieren. Hat es beispielsweise eine Auswirkung auf die Anzahl der Reproduktionen, wenn man dieselbe Anzahl an Individuen auf einem kleineren Feld verteilt? Führen Sie dazu Simulationen mit dem Basistool durch!

Ihnen ist anhand der Simulationen sicherlich klar geworden, dass die Anzahl der Kästchen mit Reproduktion R_1 bzw. R_2 neben dem gewählten Reproduktionsmodell von der Anzahl der Individuen S_1 und S_2 auf dem Feld und von der Anzahl der Kästchen N abhängt. Die gesuchte Funktionsvorschrift muss für ein fest gewähltes Reproduktionsmodell also von der Form $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw. $R_2(N, S_2, S_1)$ sein³. Die Reproduktionsfunktionen $R_1(N, S_1, S_2)$ und $R_2(N, S_2, S_1)$ geben folglich den Erwartungswert für die Anzahl der Reproduktionen

³Abhängigkeit von der Kästchenanzahl, der Individuenanzahl der eigenen Art und der Individuenanzahl der anderen Art

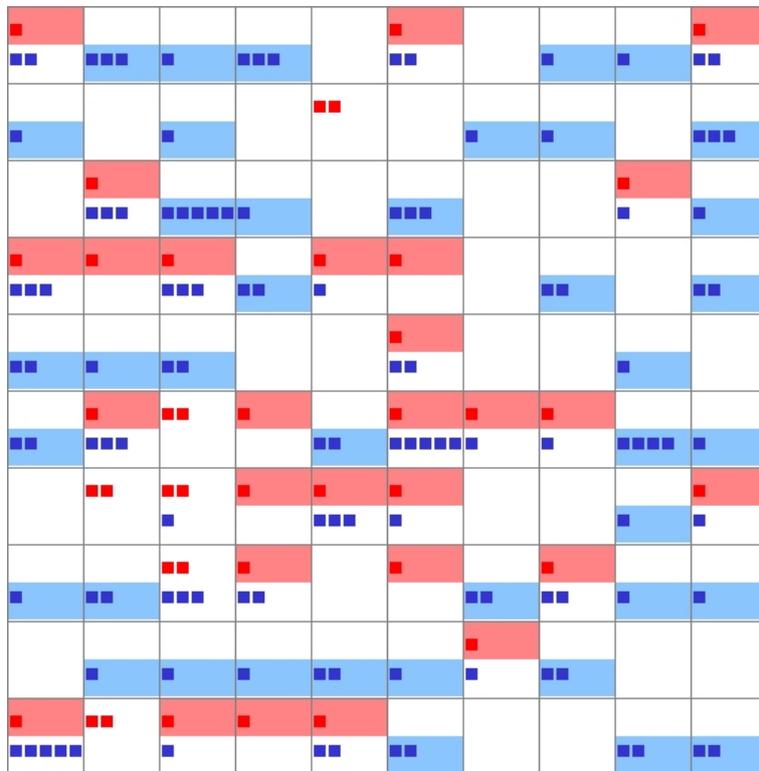


Abbildung 6.2: Auswertung einer Feldbelegung für des Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0 / Intra 2 & Inter -** (Spezies 2)

von Spezies 1 bzw. Spezies 2 an, wenn S_1 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 zufällig auf dem Feld verteilt werden.

Aufgabe

Stellen Sie nun mit Hilfe von (6.1), $R_1(N, S_1, S_2)$ und $R_2(N, S_2, S_1)$ eine mathematische Beschreibung für $S_1(t+1)$ und $S_2(t+1)$ auf!

Im Folgenden meinen wir, wenn wir von Populationsgrößen sprechen, ihre Erwartungswerte. Die Beschreibung der Populationsgrößen $S_1(t+1)$ und $S_2(t+1)$ der Generation $t+1$ lassen sich wie folgt anhand der Populationsgrößen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ der vorherigen Generation t bestimmen:

$$\begin{aligned} S_1(t+1) &= r_1 R_1(N, S_1(t), S_2(t)) \\ S_2(t+1) &= r_2 R_2(N, S_2(t), S_1(t)). \end{aligned} \tag{6.2}$$

Ein solches Gleichungssystem nennt man **Differenzgleichung**. Die Funktionswerte von R_1 und R_2 sind nicht mehr wie im stochastischen Modell ganzzahlig, da es sich um Mittelwerte handelt. Aus dem gleichen Grund können sie ebenfalls nicht negativ sein. Folglich liegen sie in \mathbb{R}_+ .⁴ Somit sind auch die Individuenanzahlen $S_1(t)$ und $S_2(t)$ für alle t aus \mathbb{R}_+ . Wir legen zusätzlich noch $N \in \mathbb{R}_+$ und $r_1, r_2 \in \mathbb{R}_+$ fest. Es gilt also für die Reproduktionsfunktionen $R_1, R_2 : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$. Sind die Größen der Startpopulationen $S_1(0)$ und $S_2(0)$ aus \mathbb{R}_+ gegeben, so lassen sich die Populationsgrößen aller kommenden Generationen bestimmen. Die so für jedes t bestimmten Werte von $S_1(t)$ und $S_2(t)$ bezeichnet man als **Lösung des Differenzgleichungssystems** zu den Startwerten $S_1(0)$ und $S_2(0)$. Eine Lösung von (6.2) beschreibt also die Entwicklung einer Population für bestimmte Startwerte.

Um mit (6.2) die Populationsentwicklung zu beschreiben, müssen also Funktionsvorschriften für $R_1(N, S_1, S_2)$ und $R_2(N, S_2, S_1)$ gefunden werden! Zu diesem Zweck wurde das Reproduktionstool entwickelt.

6.2 Das Reproduktionstool

Das in Abbildung 6.5 dargestellte Reproduktionstool wurde zur Herleitung einer Funktionsvorschrift für die Reproduktionsfunktion $R(N, S, S')$ einer Spezies s entwickelt. Mit diesem Tool können für feste Werte von N, S und S' mittels Simulation Näherungswerte für $R(N, S, S')$ bestimmt werden. Grundlage des Reproduktionstools ist die folgende Simulation:

⁴Auf einen Beweis anhand der im Folgenden bestimmten Funktionsvorschriften von R_1 und R_2 wird verzichtet.

Es werden S Individuen der Spezies s und S' Individuen der mit Spezies s interagierenden Spezies s' auf einem Feld der Größe N verteilt. Wie im Basistool ist es dabei für jedes Kästchen gleich wahrscheinlich, von einem bestimmten Individuum belegt zu werden. Anschließend werden, wie bei der Auswertungsphase des Basistools, die Anzahl der Reproduktionen gemäß dem Reproduktionsmodell der Spezies s bestimmt.

Aus dem vorangegangenen Abschnitt wissen wir, dass sich aus solchen Simulationen für die selben Werte von N , S und S' in der Regel unterschiedliche Reproduktionsanzahlen ergeben. Deshalb hatten wir festgelegt, dass der Erwartungswert für die Anzahl der Reproduktionen zur mathematischen Beschreibung genutzt werden soll.

Aufgabe

Über welche Funktion sollte das Reproduktionstool verfügen, damit es zur Bestimmung eines Näherungswerts für den Erwartungswert dienen kann?

Im vorangegangenen Abschnitt haben wir festgestellt, dass das arithmetische Mittel aus vielen der oben beschriebenen Simulationen als Näherungswert für den durch $R(N, S, S')$ beschriebenen Erwartungswert geeignet ist. Daher bietet das Reproduktionstool eine Funktion an, die die Bestimmung des arithmetischen Mittels von Ergebnissen mehrerer solcher Simulationen ermöglicht.

Nun stellt sich die Frage, wie wir anhand der Simulationsergebnisse einen Ansatz für die Funktionsvorschrift von $R(N, S, S')$ finden können. Eine übliche Methode ist die Darstellung von Simulationsergebnissen in einem Koordinatensystem, um so auf eine Funktion zu kommen, die die Simulationswerte annähern könnte (vgl. Abbildung 6.3). Da $R(N, S, S')$ von drei Größen abhängt, stellt die Darstellung der Simulationsergebnisse in einem Koordinatensystem allerdings ein Problem dar. Funktions- oder Simulationsergebnisse, die von einer Größe abhängen, werden in einem Koordinatensystem mit zwei Achsen dargestellt. Hängen sie von zwei Größen ab, so lassen sie sich noch recht gut in einem Koordinatensystem mit drei Achsen darstellen (vgl. Abbildung 6.4).

Aufgabe

Kann man Funktionen, die von mehr als zwei Größen abhängen, auch in einem Koordinatensystem darstellen? Wie geht man mit solchen Funktionen um?

Koordinatensysteme können maximal drei Achsen haben. Daher eignen sie sich nur für Funktionen mit maximal zwei Variablen (vgl. Abbildung 6.4). Wir wissen allerdings bereits, dass es nützlich ist Simulationsergebnisse in einem Koordinatensystem darzustellen, um einen Ansatz für eine beschreibende Funktionsvorschrift zu finden (vgl. Abbildung 6.3). Daher wollen

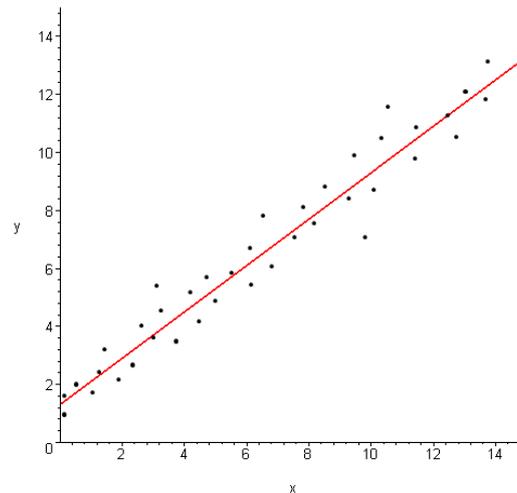
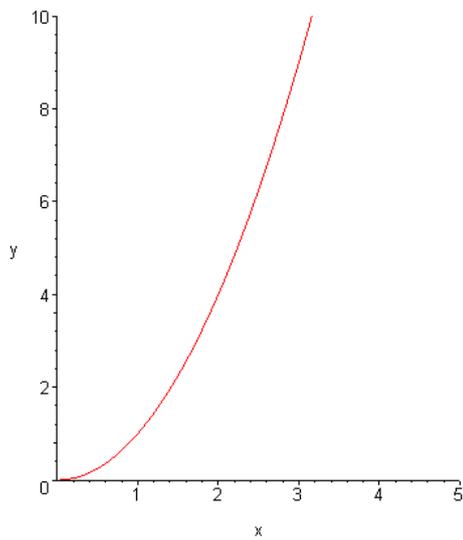


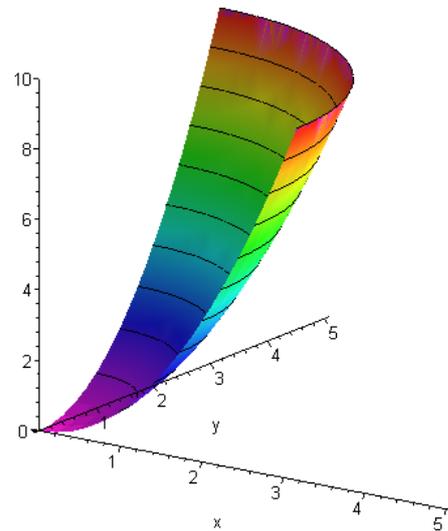
Abbildung 6.3: Zur Annäherung der dargestellten Simulationsergebnisse bietet sich offenbar eine Funktionsvorschrift der Art $x \rightarrow ax + b$ mit geeigneten Werten für a und b an.

wir uns mit einer Ersatzlösung bei der Suche nach einer Funktionsvorschrift für $R(N, S, S')$ behelfen: Es werden zwei der drei Größen fest gewählt und die Simulationsergebnisse in Abhängigkeit von der dritten Größe in einem Koordinatensystem dargestellt. Damit erhält man eine graphische Darstellung in Abhängigkeit von einer der drei Größen. Zur Angabe welche der Größen fest gewählt sind, werden diese im Folgenden in den Index von R geschrieben. Es bezeichnet also zum Beispiel $R_{N,S'}(S)$ die Reproduktionsfunktion der Spezies s in Abhängigkeit von S für feste Werte (z.B. $N = 100$ und $S' = 50$) von N und S' . Findet man eine Funktionsvorschrift, die die Simulationsergebnisse für $R_{N,S'}(S)$ in Abhängigkeit von S annähert, so weiß man bereits, wie die Funktionsvorschrift $R(N, S, S')$ von S abhängt. Wie man dann zur Funktionsvorschrift in Abhängigkeit aller drei Größen gelangt, wird später in Kapitel 6.3 ausführlich thematisiert.

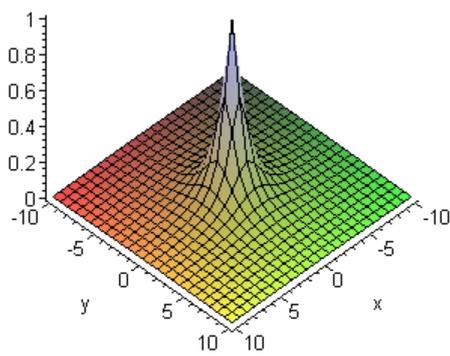
Im Folgenden wird beschrieben, wie man anhand des Reproduktionstools Näherungswerte für $R_{N,S'}(S)$, $R_{N,S}(S')$ oder $R_{S,S'}(N)$ bestimmen und darstellen lassen kann. Wir wollen diese aus Simulationen gewonnenen Werte mit $\tilde{}$ kennzeichnen. Das Reproduktionstool erzeugt folglich Simulationsergebnisse $\tilde{R}_{N,S'}(S)$, $\tilde{R}_{N,S}(S')$ oder $\tilde{R}_{S,S'}(N)$. Durch Anklicken der entsprechenden Checkbox unter *Variabel* wird eine der Größen N , S oder S' als variable Größe ausgewählt und ein Maximalwert N_{max} , S_{max} oder S'_{max} für diese Größe angegeben (vgl. Abbildung 6.6). Für die beiden anderen damit fest gewählten Größen wird unter *Konstanten* je einen konstanter Wert eingegeben. Das Reproduktionsmodell wird unter *Reproduktionsmodell* und die Anzahl der Simulationen *sim* unter *Simulationsanzahl* eingestellt. Durch



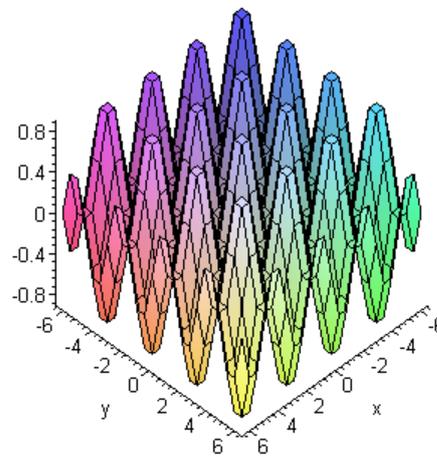
(a)



(b)



(c)



(d)

Abbildung 6.4: (a) Graph von $f(x) = x^2$, (b) Graph von $f(x,y) = x^2 + y^2$, (c) Graph von $f(x,y) = \frac{1}{1+x^2+y^2}$ und (d) Graph von $f(x,y) = \sin(x+y) \cdot \cos(x-y)$

6.2 Das Reproduktionstool

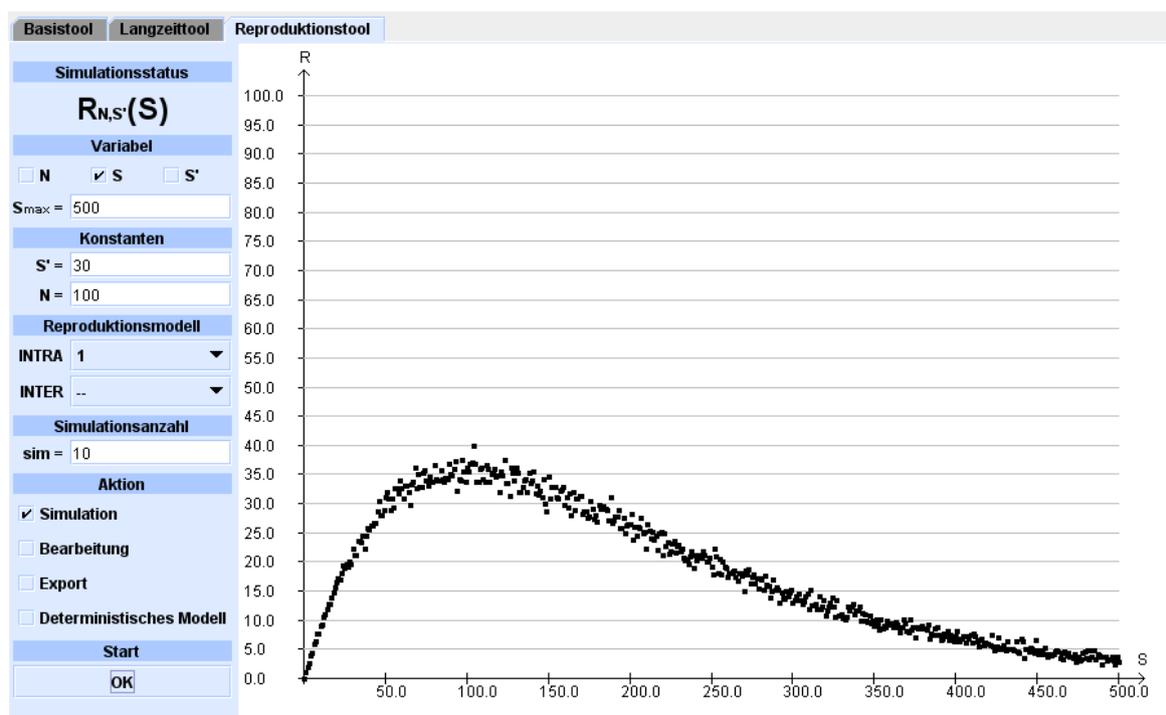


Abbildung 6.5: Das Reproduktionstool: mit Simulation für $R_{N,S'}(S)$ ($N=100$, $S'=20$, **Intra 1 & Inter 0**, Mittlung aus 10 Simulationen).

Basistool **Langzeitool**

Simulationsstatus

$R_{N,S'}(S)$

Variabel

N S S'

S_{max} = 500

Konstanten

S' = 30

N = 100

Reproduktionsmodell

INTRA 1 ▼

INTER -- ▼

Simulationsanzahl

sim = 10

Aktion

Simulation

Bearbeitung

Export

Deterministisches Modell

Start

OK

Abbildung 6.6: Einstellungsmöglichkeiten beim Reproduktionstool

6.2 Das Reproduktionstool

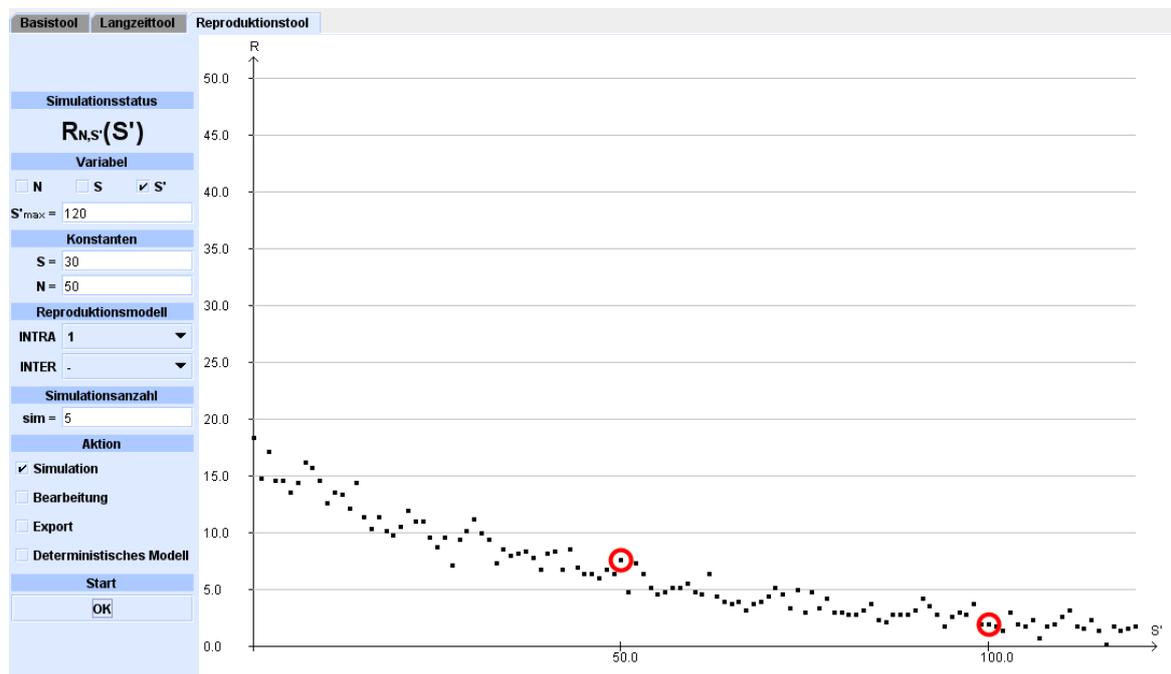


Abbildung 6.7: Simulation für $R_{N,S}(S')$; Markierung für $R_{N,S}(50)$ und $R_{N,S}(100)$

Betätigung des OK-Buttons unter *Start* führt das Tool die gewünschte Simulation durch. Im Falle von $R_{N,S'}(S)$ bedeutet dies Folgendes: Für alle $S \in \{0, 1, \dots, S_{max}\}$ werden, wie beim Basistool, S Individuen der Spezies s und S' Individuen der anderen Spezies zufällig auf einem Feld der Größe N verteilt. Anschließend wird gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell die resultierende Anzahl der Reproduktionen bestimmt. Um das Simulationsergebnis dem Erwartungswert anzunähern, wird diese Simulation entsprechend der *Simulationsanzahl* sim oft wiederholt und der arithmetische Mittelwert aus den resultierenden Reproduktionsanzahlen gebildet. Dieser Mittelwert wird durch einen Punkt im Koordinatensystem eingezeichnet. In der Abbildung 6.7 wird eine Simulation von $R_{N,S}(S')$ für eine Spezies s mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter -** vorgestellt: Dabei wurde $N = 50$, $S = 30$ und $sim = 5$ gewählt. Der Graph gibt also die Mittelwerte aus fünf Simulationen für die Anzahl der Reproduktionen an, bei denen 30 Individuen der Spezies s und S' Individuen der anderen Spezies zufällig auf einem Feld mit 50 Kästchen verteilt wurden. Die Werte $R_{N,S}(50)$ und $R_{N,S}(100)$ sind durch rote Kreise markiert.

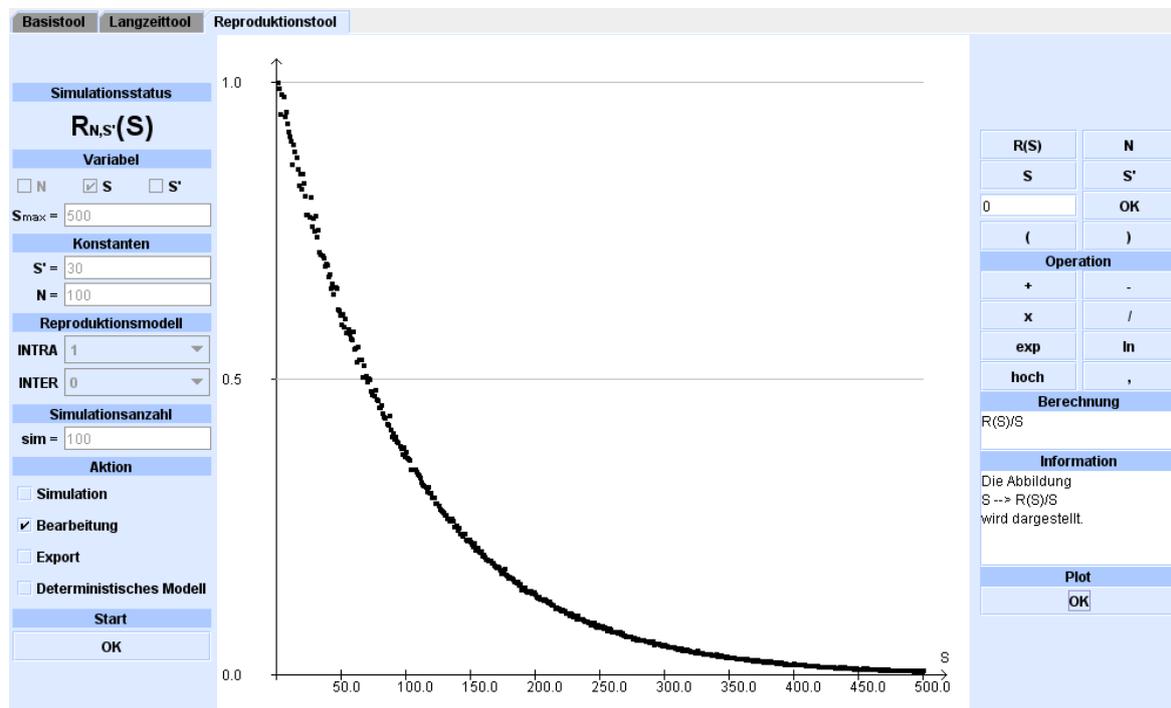


Abbildung 6.8: Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools mit Simulationenwerten für $\frac{R_{N,S'}(S)}{S}$ ($S'=30$, $N=100$, **Intra 1 & Inter 0**, Mittelung aus 100 Simulationen).

6.2.1 Der Bearbeitungsmodus

Das Reproduktionstool bietet die Möglichkeit, die Simulationenwerte zu bearbeiten und die bearbeiteten Werte in einem Koordinatensystem darzustellen (vgl. Abbildung 6.8). Um diesen Bearbeitungsmodus zu starten, muss unter *Aktion* die Checkbox *Bearbeitung* aktiviert werden. Durch die Aktivierung erscheint auf der rechten Seite ein Feld mit diversen Schaltflächen und Eingabefeldern. Anhand dieser Steuerungselemente können die folgenden Operationen vorgenommen werden: Die Grundrechenarten, das Potenzieren, die Exponentialfunktion und der natürliche Logarithmus. Dabei können alle im Rahmen des Kästchenmodells relevanten Größen verwendet werden: die Simulationenwerte $\tilde{R}_{N,S'}(S)$ (bzw. $\tilde{R}_{N,S}(S')$ oder $\tilde{R}_{S,S'}(N)$), S , S' , N und beliebige Konstanten. Durch Betätigung der entsprechenden Schaltflächen oder anhand des Textfelds unter *Berechnung* kann die durchzuführende Berechnung in Form von Termen eingegeben werden. Terme sind

$$R(S) \text{ für } \tilde{R}_{N,S'}(S) \text{ (bzw. } R(S') \text{ für } \tilde{R}_{N,S}(S') \text{ oder } R(N) \text{ für } \tilde{R}_{S,S'}(N))$$

$$N$$

$$S$$

S'

Konstanten (z.B. 3.5)

wie auch durch die zur Verfügung stehenden Operationen zusammengesetzte Terme

(Term)

Term+Term

Term-Term

Term*Term

Term/Term

exp(Term)

ln(Term)

hoch(Term,Term).

Nach Eingabe der durchzuführenden Berechnung, zum Beispiel $R(S)/S$ für $\frac{\tilde{R}(S)}{S}$ und anschließende Betätigung des OK-Buttons unter *Plot*⁵, werden die bearbeiteten Simulationswerte $\frac{\tilde{R}(S)}{S}$ im Koordinatensystem dargestellt (vgl. Abbildung 6.8).

6.2.2 Das Fit-Verfahren

Im Folgenden wollen wir erarbeiten, wie man im Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools anhand von Simulationswerten $\tilde{R}_{N,S'}(S)$, $\tilde{R}_{N,S}(S')$ bzw. $\tilde{R}_{S,S'}(N)$ Funktionsvorschriften für $R_{N,S'}(S)$, $R_{N,S}(S')$ bzw. $R_{S,S'}(N)$ bestimmen kann.

Aufgabe

Haben Sie eine Idee, wie man den Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools nutzen kann, um eine Funktionsvorschrift für $R_{N,S'}(S)$, $R_{N,S}(S')$ oder für $R_{S,S'}(N)$ zu finden?

Zur Bewältigung dieser Aufgabe wurde das Fit-Verfahren entwickelt. Für die Suche nach der Funktionsvorschrift von $R_{N,S'}(S)$ lautet es:

Fit-Verfahren für $R_{N,S'}(S)$

1. Lassen Sie sich anhand des Reproduktionstools Simulationswerte $\tilde{R}_{N,S'}(S)$ in einem Koordinatensystem anzeigen.
2. Zunächst wird eine Funktionsklasse gesucht, der die Funktionsvorschrift von $R_{N,S'}(S)$ angehören könnte. Mit Funktionsklassen sind Funktionen gemeint, in denen neben den

⁵Plot ist ein englischer Ausdruck der in einem mathematischen Kontext „in ein Koordinatensystem eintragen“ bedeutet.

Variablen noch Konstanten vorkommen z.B $x \rightarrow ax + b$, $x \rightarrow ax^2$, $x \rightarrow a\sqrt{x}$, oder $x \rightarrow ae^{bx}$ für $a, b \in \mathbb{R}$. Finden Sie eine Funktionsklasse $f(S)$, die Ihnen passend erscheint! Versuchen Sie konkrete Werte für alle bis auf eine Konstante, die im Folgenden mit a bezeichnet wird, aus den dargestellten Simulationsergebnissen abzulesen!

3. Lösen Sie $R_{N,S'}(S) = f(S)$ nach $a = g(R_{N,S'}(S))$ auf!
4. Setzen Sie die Simulationsergebnisse $\tilde{R}_{N,S'}(S)$ für $R_{N,S'}(S)$ in g ein und plotten Sie die resultierenden Werte!
5. Wenn sich diese Werte durch eine Konstante annähern lassen, dann war der Ansatz $R_{N,S'}(S) = f(S)$ gut gewählt und $a \approx g(\tilde{R}_{N,S'}(S))$. Dabei kommt es häufig vor, dass die bearbeiteten Simulationsergebnisse $g(\tilde{R}_{N,S'}(S))$ auf bestimmten Intervallen (zum Beispiel für kleine oder sehr große S) stärker streuen, auf speziellen Kurven liegen oder gar nicht existieren (vgl. Abbildung 6.9). Diese Phänomene treten aus verschiedenen Gründen auf, die wir nicht an dieser Stelle sondern im Anhang A diskutieren wollen. Für uns ist im Folgenden wichtig, dass diese Phänomene (in der Regel) nicht auf einen falschen Ansatz hinweisen.

Lassen sich die bearbeiteten Simulationsergebnisse $g(\tilde{R}_{N,S'}(S))$ nicht durch eine Konstante annähern, so müssen Sie die Schritte 2 bis 5 für einen anderen Ansatz wiederholen.

Das Fit-Verfahren lässt sich in analoger Weise bei der Suche nach $R_{N,S}(S')$, $R_{S,S'}(N)$ anwenden.

Im Folgenden wird das Fit-Verfahren an einem Beispiel vorgeführt.

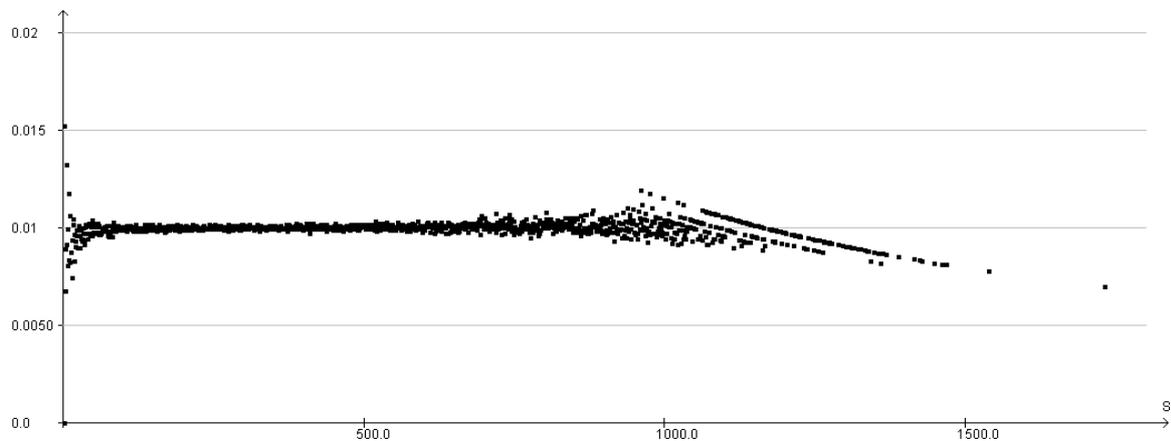


Abbildung 6.9: Beispiel für mögliche auftretende Phänomene bei der Bearbeitung von Simulationswerten gemäß Schritt 4 des Fit-Verfahrens: Die dargestellten Werte nähern die Konstante $a = 0.01$ an. Für S ungefähr zwischen 100 und 800 streuen sie wenig. Für andere Werte von S können sie stärker von $a = 0.01$ abweichen. Ab ungefähr 1000 gruppieren sich die Simulationswerte auf mehreren ähnlich verlaufenden Kurven. Ab Werten für S von circa 1400 werden zunehmend keine Simulationswerte mehr dargestellt.

Beispiel⁶ – Suche nach der Funktionsvorschrift von $R(S)$

1. Angenommen eine Simulation ergibt die in Abbildung 6.10 (a) dargestellten Simulationswerte $\tilde{R}(S)$.
2. Die Simulationswerte $\tilde{R}(S)$ lassen sich möglicherweise durch eine Funktionsvorschrift der Funktionsklasse $x \rightarrow \frac{1}{ax+b}$ für $a, b > 0$ annähern (vgl. Abbildung 6.11 (a)). Angenommen es gilt $R(S) = \frac{1}{aS+b}$. An den Simulationswerten lässt sich $\tilde{R}(0) \approx 50$ ablesen (vgl. Abbildung 6.10 (a)). Damit folgt $b \approx 0.02$, da $R(0) = \frac{1}{b} \approx 50$. Daraus ergibt sich der Ansatz $R(S) = \frac{1}{aS+0.02}$.
3. Auflösen von $R(S) = \frac{1}{aS+0.02}$ nach a ergibt: $a = \frac{\frac{1}{R(S)} - 0.02}{S}$.
4. Plotte $\frac{\frac{1}{R(S)} - 0.02}{S}$ anhand des Ausdrucks $(1/R(S)-0.02)/S$ im Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools (siehe Abbildung 6.10 (b)).
5. Die bearbeiteten Simulationswerte $\frac{\frac{1}{R(S)} - 0.02}{S}$ lassen sich offensichtlich nicht durch eine Konstante annähern (vgl. Abbildung 6.10 (b)). Folglich ist der Ansatz $R(S) = \frac{1}{aS+b}$

⁶Der Einfachheit halber lassen wir in diesem Beispiel die Indizes N und S' weg.

falsch! Es muss ein neuer Ansatz gefunden und getestet werden.

- 2.' Ein neuer Ansatz für eine Funktion, die die Simulationswerte $\tilde{R}(S)$ aus Abbildung 6.10 (a) annähert, könnte aus der Funktionsklasse $x \rightarrow ae^{-bx}$, $a, b > 0$ stammen (vgl. Abbildung 6.11 (b-d)). Angenommen es gilt $R(S) = ae^{-bS}$. An den Simulationswerten lässt sich $\tilde{R}(0) \approx 50$ ablesen (vgl. Abbildung 6.10 (a)). Damit folgt $a \approx 50$, da $R(0) = a \approx 50$. Daraus ergibt sich der Ansatz $R(S) = 50e^{-bS}$.
- 3.' Auflösen von $R(S) = 50e^{-bS}$ nach b ergibt: $b = -\frac{\ln(\frac{R(S)}{50})}{S}$.
- 4.' Plotte $-\frac{\ln(\frac{R(S)}{50})}{S}$ anhand des Ausdrucks $-\ln(R(S)/50)/S$ im Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools (siehe Abbildung 6.10 (c)).
- 5.' Die bearbeiteten Simulationswerte $-\frac{\ln(\frac{R(S)}{50})}{S}$ lassen sich durch die Konstante $b = 0.01$ annähern (vgl. Abbildung 6.10 (c)). Hier zeigt sich eines der Phänomene, die bei der Vorstellung des Fit-Verfahrens erwähnt wurden: Die Streuung um b ist für $S < N$ stärker als im restlichen Teil der dargestellten Werte. Dies ist, wie bereits bei der Vorstellung des Fit-Verfahrens erwähnt, kein Zeichen für einen falsch gewählten Ansatz. Es gilt also

$$R(S) = 50e^{-0.01S}.$$

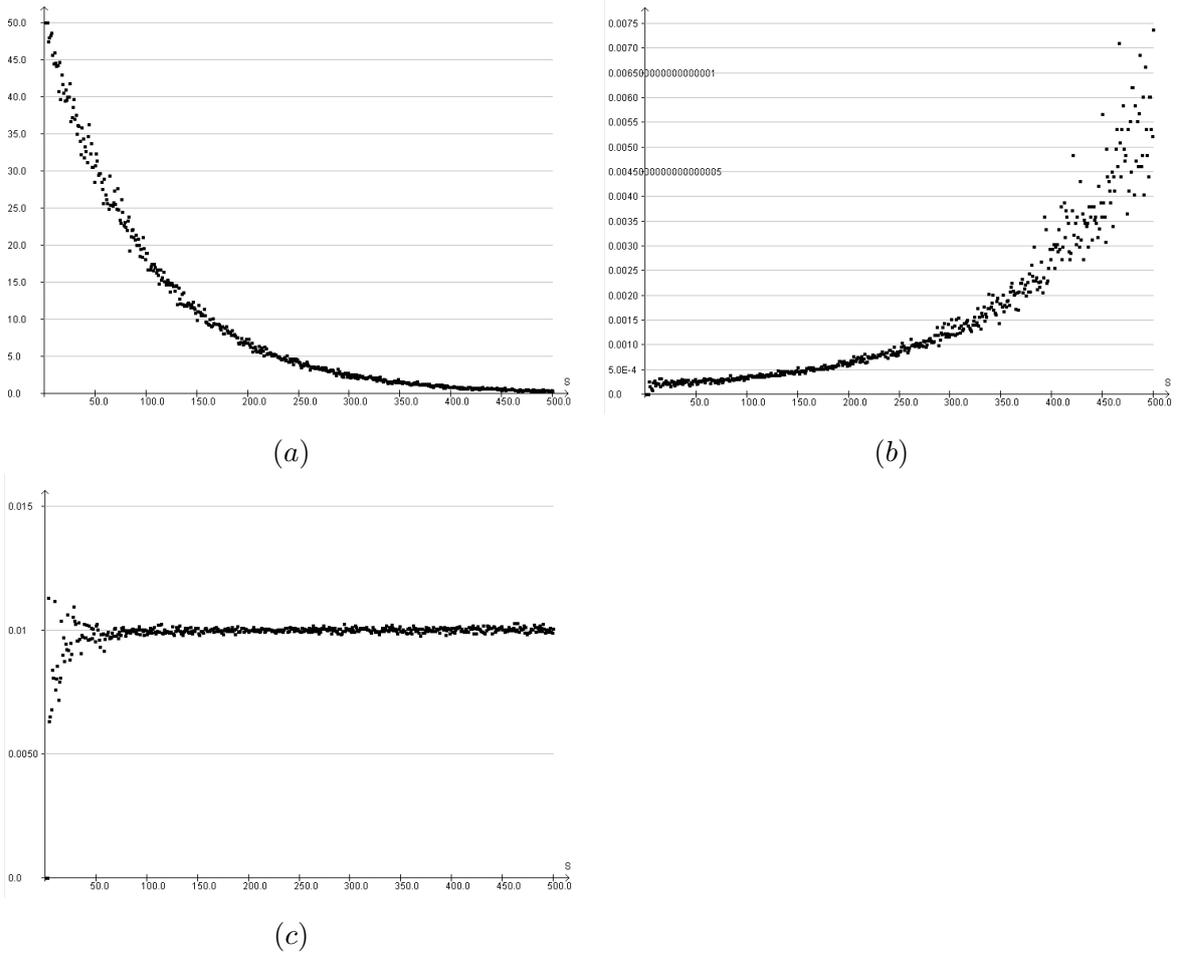
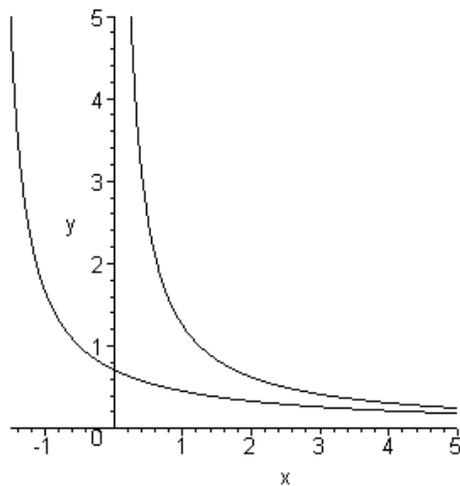
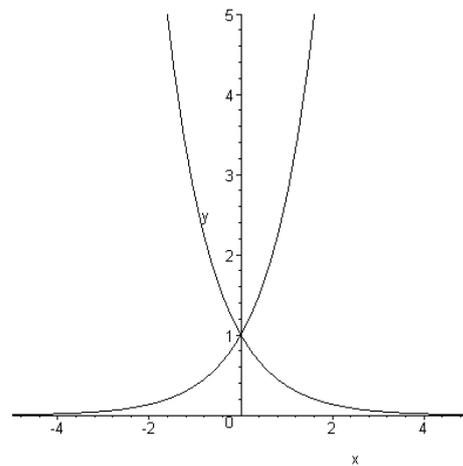


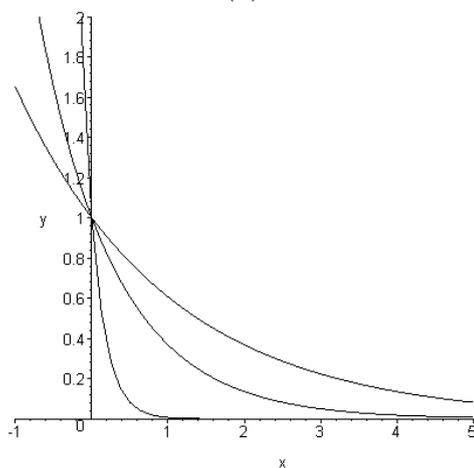
Abbildung 6.10: (a) Beispiel für mögliche Simulationenwerte $\tilde{R}(S)$ (b) Plotte $a = (1/\tilde{R}(S) - 0.02)/S$. Das Resultat lässt sich offensichtlich nicht durch eine Konstante annähern, (c) Plotte $b = -\ln(\tilde{R}(S)/50)/S$. b lässt sich durch eine Konstante annähern.



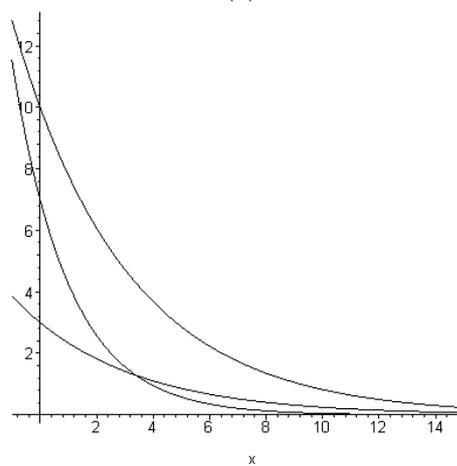
(a)



(b)



(c)



(d)

Abbildung 6.11: (a) Der rechte Graph stammt aus der Funktionsklasse $x \rightarrow \frac{1}{ax}$. Horizontales Verschieben führt zum linken Graph. Dieser stammt damit aus der Funktionsklasse $x \rightarrow \frac{1}{ax+c}$, (b) $x \rightarrow e^x$ und $x \rightarrow e^{-x}$, (c) Funktionen der Klasse $x \rightarrow e^{-bx}$: Durch Variation von b lässt sich die Krümmung des Graphs ändern, (d) Funktionen der Klasse $x \rightarrow ae^{-bx}$: Durch Variation von a lässt sich der Schnittpunkt mit der y -Achse und durch Variation von b die Krümmung des Graphs ändern.

6.3 Herleitung der Differenzgleichungen

Im Folgenden sollen Differenzgleichungen für Systeme mit verschiedenen Reproduktionsmodellen in Abhängigkeit aller drei Größen S , S' und N mit Hilfe des Reproduktionstools hergeleitet werden.

6.3.1 Systeme mit einer Population

Für Systeme mit nur einer Population existiert bereits computergestütztes Unterrichtsmaterial, welches Gotzen [19] im Rahmen seiner Dissertation entwickelt hat. Gotzens Tools erlauben weitgehend dieselben Simulationen, wie die, die mit unserer Software für Systeme mit einer Population also für die Reproduktionsmodelle **Intra 1 & Inter 0** und **Intra 2 & Inter 0** möglich sind. Abgesehen davon, dass Gotzens Reproduktionstool nur Simulationen für Ein-Spezies-Systeme erlaubt, stellt es keine Bearbeitung der Simulationsergebnisse zur Verfügung, so dass diese zur Herleitung einer mathematischen Beschreibung in ein Tabellenkalkulationssystem exportiert werden müssen. Darüber hinaus erlauben die Tools keine Simulationen in Abhängigkeit der Feldgröße.

Nun wollen wir anhand unseres Reproduktionstools mathematische Beschreibungen für die Systeme mit nur einer Spezies herleiten. Da die Spezies keine interspezifischen Wechselbeziehungen unterhält, hängt ihre Reproduktionsfunktion $R(N, S)$ nicht von der Individuenanzahl einer weiteren Spezies S' ab.

Aufgabe

Geben Sie anhand von $R(N, S)$ wie in (6.2) eine Differenzgleichung zur mathematischen Beschreibung einer einzelnen Population an!

Es sei r der Reproduktionsfaktor der zu modellierenden Population. Dann beschreibt

$$S(t+1) = r R(N, S(t)) \quad (6.3)$$

die Entwicklung eines Systems mit nur einer Population.

6.3.1.1 Ausbeutungskonkurrenz

Zunächst soll eine Population untersucht werden, die intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz verfolgt. Das Reproduktionsmodell der Spezies ist also **Intra 1 & Inter 0**.

Aufgabe

Erzeugen Sie Simulationsergebnisse $\tilde{R}_N(S)$! Haben Sie eine Idee für eine Funktionsvorschrift zur Beschreibung des Graphen?

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

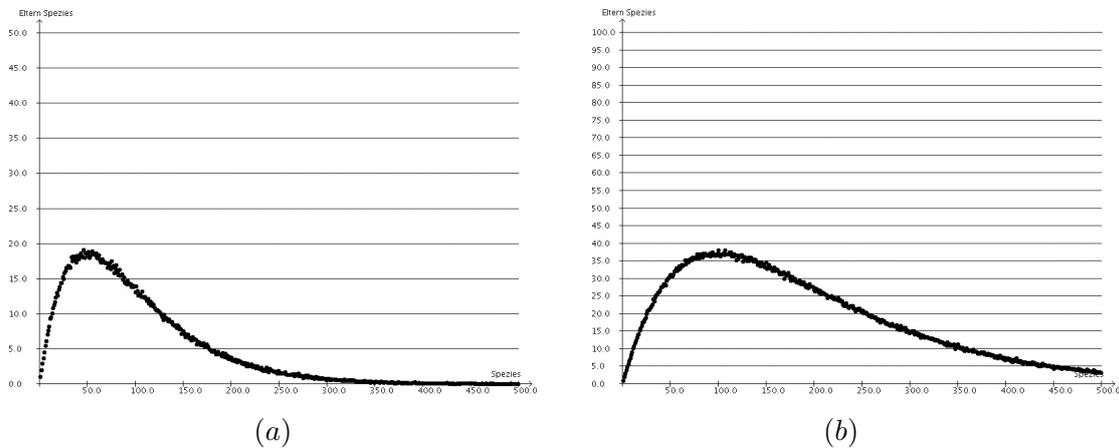


Abbildung 6.12: (a) $\tilde{R}_{N=50}(S)$ und (b) $\tilde{R}_{N=100}(S)$ ($sim = 100$)

In der Abbildung (6.12) sind Simulationsergebnisse dargestellt, die mit dem Reproduktionstool erzielt wurden. Eine Funktion $R_N(S)$, die $\tilde{R}_N(S)$ annähern soll, muss für große S gegen Null streben. Die Funktionen der Klasse $x \rightarrow e^{-ax}$ mit $a > 0$ streben für große x gegen 0 (vgl. Abbildung 6.11 c). Weiter muss $R_N(S)$ eine Nullstelle bei 0 haben. Daher multiplizieren wir den Funktionsterm e^{-ax} mit x und erhalten somit die Funktionsklasse $x \rightarrow x \cdot e^{-ax}$ mit $a > 0$. Funktionen dieser Klasse haben stets eine Nullstelle bei 0 und streben ebenfalls für große x gegen 0. Eine letzte Forderung an $R_N(S)$ ist, dass sie genau ein Maximum besitzen muss. Funktionen der Klasse $x \rightarrow x e^{-ax}$ haben genau ein Maximum bei $x = 1/a$. Damit scheint sich diese Funktionsklasse als Ansatz für $R_N(S)$ zu eignen. Ein Plot einiger der Funktionen dieser Klasse stützt die Vermutung (vgl. Abbildung 6.13). Daher wählen wir den Ansatz

$$R_N(S) = S e^{-LS} \quad (6.4)$$

mit einer Konstanten $L > 0$, schliessen.

Aufgabe

Verifizieren Sie den Ansatz aus (6.4) anhand des Fit-Verfahrens für $N = 100!$

Die Schritte 1 und 2 des Fit-Verfahrens sind bereits erledigt.

3. Auflösen von (6.4) nach L ergibt $L = \frac{-\ln(\frac{R_N(S)}{S})}{S}$.

4. Wir starten den Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools und plotten

$$\frac{-\ln(\frac{\tilde{R}_N(S)}{S})}{S} \quad (6.5)$$

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

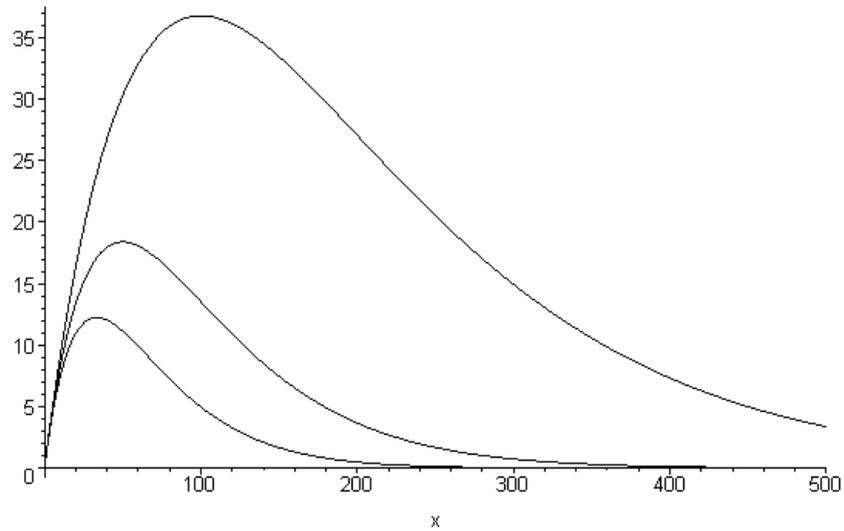


Abbildung 6.13: Graphen aus der Funktionsklasse $x \rightarrow xe^{-ax}$ mit $a > 0$

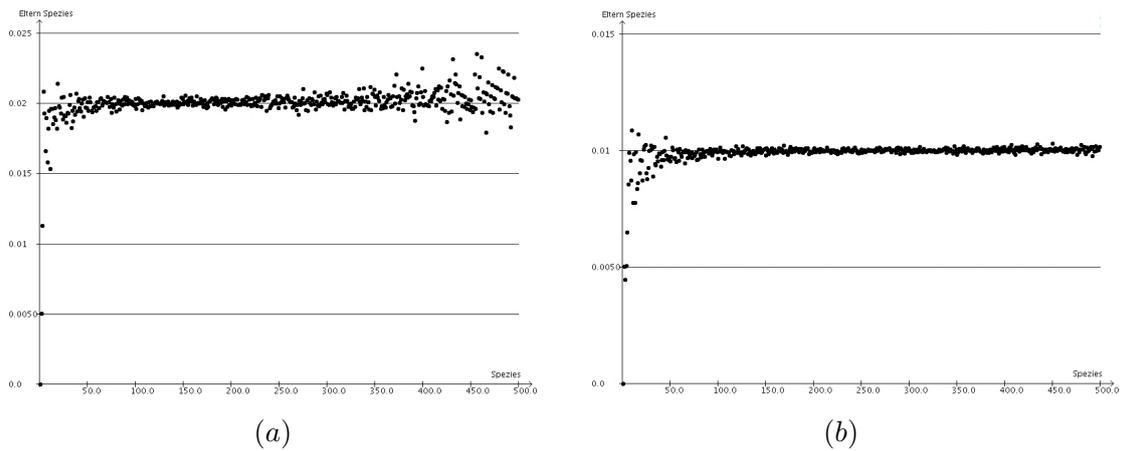


Abbildung 6.14: (a) $\tilde{L}(N = 50)$ und (b) $\tilde{L}(N = 100)$ ($sim = 100$)

durch Eingabe des Terms $-\ln(R(S)/S)/S$. Das Resultat ist in Abbildung 6.14 (b) dargestellt.

- Die bearbeiteten Simulationenwerte nähern die Konstante $L = 0.01$ an. Daher war der Ansatz korrekt gewählt. Es gilt $R_{N=100}(S) = S e^{-0.01S}$.

Nun haben wir eine Funktionsvorschrift für die Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von S . Ziel ist es eine Funktionsvorschrift in Abhängigkeit von S und N zu erhalten. Dazu muss überprüft werden, ob und wie L von N abhängt.

Aufgabe

Überprüfen Sie anhand von unterschiedlichen Simulationen, ob L von N abhängt!

In Abbildung (6.14) sind anhand des Fit-Verfahrens erzielte Simulationenwerte für die Konstante L dargestellt.⁷ Sie zeigen, dass L von N abhängig ist, da $\tilde{L} \approx 0.01$ für $N = 100$ ist und $\tilde{L} \approx 0.02$ für $N = 50$ ist. Damit gilt

$$R(N, S) = S e^{-L(N)S}. \quad (6.6)$$

Aufgabe

Wie könnte man mit Hilfe des Bearbeitungsmodus Simulationenwerte für L in Abhängigkeit von N erzielen?

Mit dem Reproduktionstool lassen sich Simulationen für $R_S(N)$ durchführen und mit (6.6) erhält man

$$L(N) = \frac{-\ln\left(\frac{R_S(N)}{S}\right)}{S}. \quad (6.7)$$

Setzt man anhand des Bearbeitungsmodus diese Simulationsergebnisse $\tilde{R}_S(N)$ in die rechte Seite der Gleichung (6.7) ein, so nähern die resultierenden Werte $L(N)$ an. Folglich kann man mit dem Reproduktionstool Simulationenwerte $\tilde{L}(N)$ für $L(N)$ generieren. Anhand des Fit-Verfahrens haben wir gezeigt, dass L bezüglich S konstant ist. Daher wählen wir ein beliebiges S für die Simulation von $L(N)$.

Aufgabe

Führen Sie eine Simulation für $L(N)$ durch! Finden Sie anhand des Fit-Verfahrens eine Funktionsvorschrift für $L(N)$.

⁷Bezüglich der Streuung um L zeigen sich wieder einige der Phänomene, die bei der Vorstellung des Fit-Verfahrens erwähnt wurden: Stärkere Streuung für kleine bzw. große S und Gruppierung auf Kurven. Im Folgenden werden wir diese Phänomene nicht mehr explizit erwähnen, wenn sie auftreten.

6.3 Herleitung der Differenzgleichungen

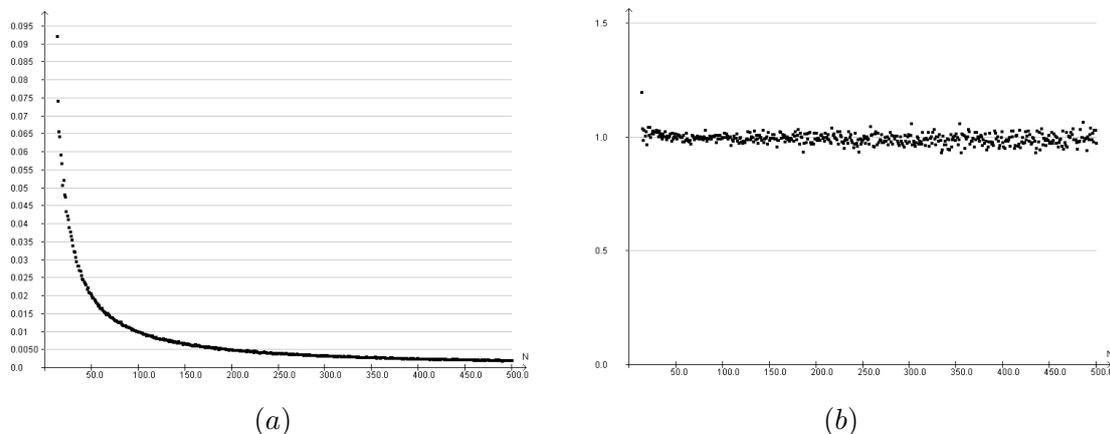


Abbildung 6.15: (a) $\tilde{L}(N)$ und (b) $\tilde{L}(N) \cdot N$ ($S = 100$, $sim = 100$)

In Abbildung 6.15 (a) werden Simulationsergebnisse $\tilde{L}(N)$ für $S = 100$ dargestellt. Multipliziert man die Simulationsergebnisse für $L(N)$ mit N , dann liegen die resultierenden Werte etwa bei eins, wie in Abbildung 6.15 (b) dargestellt ist. Damit erhält man $L(N) = \frac{1}{N}$.

Wählt man für $\tilde{R}_S(N)$ ein kleines S , so kommt es bei der Bearbeitung zu einer stärkeren Fehlerfortpflanzung und die Streuung um eins kann sehr groß werden (vgl. Anhang A). Dies ist ein Nachteil des Verfahrens. Deshalb soll nun ein weiterer Zugang für die Bestimmung von $L(N)$ vorgestellt werden.

Eine andere Möglichkeit Simulationsergebnisse $\tilde{L}(N)$ für $L(N)$ zu ermitteln, ist es, wie oben bei der Verifizierung des Ansatzes, $\tilde{L} = \frac{-\ln(\frac{\tilde{R}_N(S)}{S})}{S}$ für unterschiedliche N zu bestimmen. In Tabelle 6.1 sind auf diese Weise erzielte Simulationsergebnisse dargestellt. Die in ein Koordinatensystem eingetragenen Ergebnisse (vgl. Abbildung 6.16 (a)) lassen dann ebenfalls auf den Ansatz $L(N) = \frac{1}{N}$ schließen. Eine Multiplikation der Simulationsergebnisse mit N bestätigt die Vermutung (vgl. Abbildung 6.16 (b)).

Ein Vorteil dieser Herangehensweise ist, dass bei der Überprüfung des Ansatzes $L(N) = \frac{1}{N}$ keine durch Fehlerfortpflanzung bedingten starken Streuungen auftreten.⁸ Allerdings nimmt dieses Verfahren mehr Zeit in Anspruch, da viele Simulationen durchgeführt werden müssen. Außerdem werden aus diesem Grund in der Regel nur für einige wenige N Simulationsergebnisse für $L(N)$ erzeugt. Die Herleitung der Funktionsvorschrift stützt sich damit folglich nur auf wenige Simulationsergebnisse. Die andere Herangehensweise hingegen ermöglicht im Rahmen einer einzigen Simulation die Bestimmung von Simulationsergebnissen für beliebige N . Diese

⁸Das liegt daran, dass hier schon beim Ablesen von \tilde{L} approximiert wird und somit bei der Anwendung von $x \rightarrow x \cdot N$ auf die Simulationsergebnisse die ansonsten starke Fehlerfortpflanzung nicht zum Tragen kommt (vgl. Anhang A).

N	\tilde{L}
10	0,1
30	0,034
50	0,02
100	0,01
150	0,007
200	0,005
250	0,004
300	0,0034

Tabelle 6.1: \tilde{L} abhängig von N

Vorgehensweise ist folglich mit einem erheblich geringeren Zeitaufwand verbunden und stützt sich dabei auf viel mehr Simulationswerte. Beide Verfahren haben also ihre Vor- und Nachteile. Im Folgenden werden wir aufgrund der praktischen und zeiteffizienten Handhabung stets das erste Verfahren verwenden. Dabei nehmen wir in Kauf, dass je nach Wahl der Parameter mehr oder weniger starke Streuungen bei den bearbeiteten Simulationsergebnissen auftreten können. Es gilt also

$$R(N, S) = S e^{-\frac{S}{N}} \quad (6.8)$$

Die Entwicklung des Systems lässt sich folglich mit

$$S(t+1) = r S(t) e^{-\frac{S(t)}{N}} \quad (6.9)$$

beschreiben. Die Gleichung (6.9) ist ein klassisches diskretes Populationsmodell, welches von Ricker [42] im Zusammenhang mit Untersuchungen zur Fischerei entwickelt wurde. Sie wird in der Populationsökologie häufig zur Beschreibung von Populationsentwicklungen bei begrenzten Ressourcen verwendet und ist sowohl von Biologen als auch von Mathematikern vielfach untersucht worden.

6.3.1.2 Interferenzkonkurrenz

Nun soll eine Population mit dem Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter 0** betrachtet werden.

Aufgabe

Versuchen Sie eigenständig die Reproduktionsfunktion $R(N, S)$ herzuleiten. Orientieren Sie sich dabei am vorangegangenen Abschnitt.

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

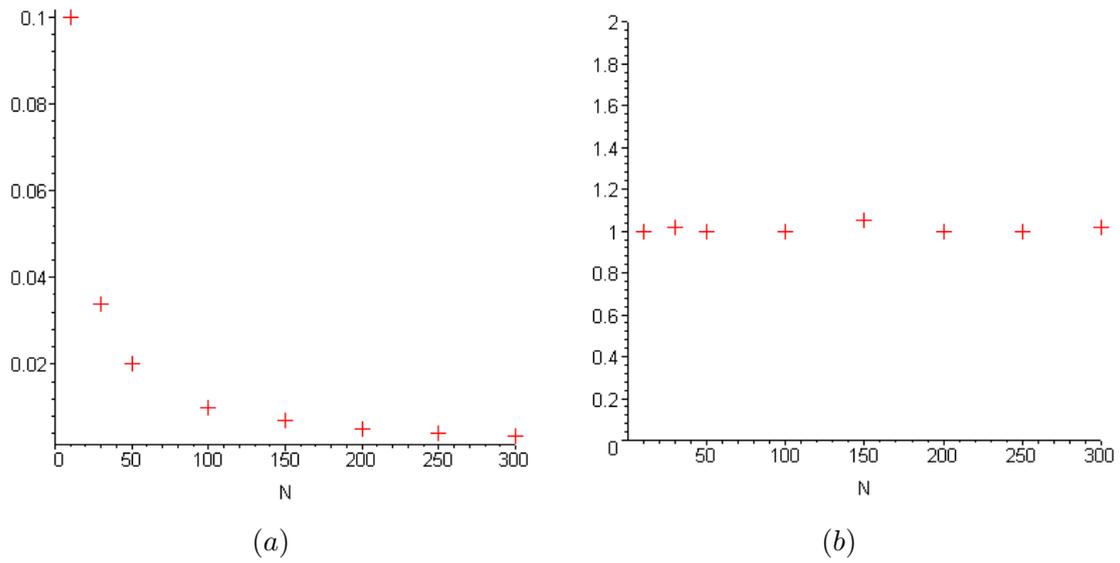


Abbildung 6.16: Alternativer Zugang für die Bestimmung von $L(N)$: (a) $\tilde{L}(N)$ und (b) $\tilde{L}(N) \cdot N$

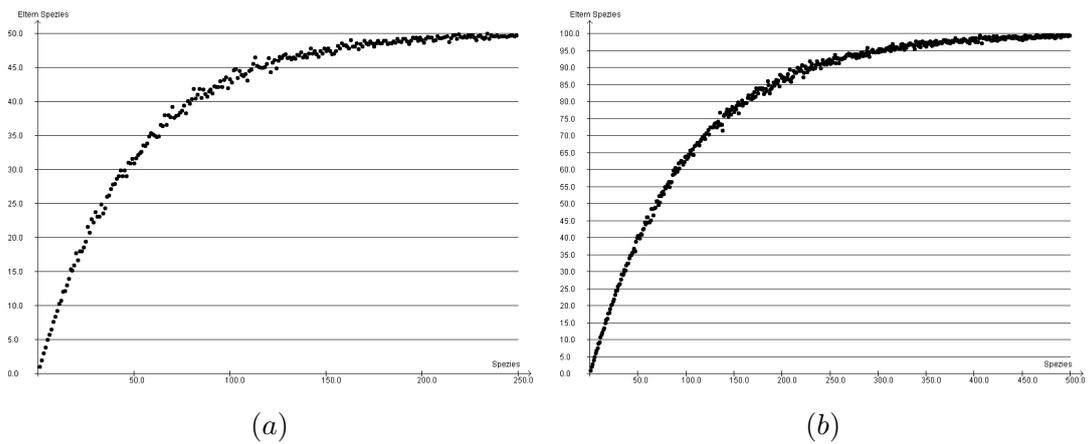


Abbildung 6.17: (a) $\tilde{R}_{N=50}(S)$ und (b) $\tilde{R}_{N=100}(S)$ ($sim = 10$)

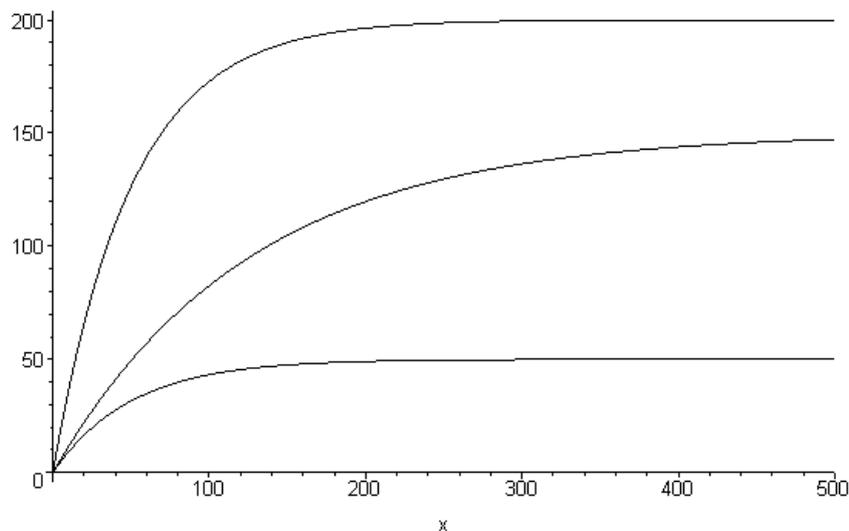


Abbildung 6.18: Graphen aus der Funktionsklasse $x \rightarrow b(1 - e^{-ax})$ mit $a, b > 0$

In der Abbildung 6.17 sind Simulationsergebnisse dargestellt, die mit dem Reproduktionstool erzielt wurden. Eine Funktion $R_N(S)$, die $\tilde{R}_N(S)$ annähern soll, muss demnach monoton steigen, für große S gegen einen Grenzwert streben und durch den Ursprung gehen. Die Funktionen der Klasse $x \rightarrow e^{-ax}$ mit $a > 0$ sind monoton fallend, streben für große x gegen 0 und schneiden die y-Achse bei 1 (vgl. Abbildung 6.11 c). Durch Änderung der Vorzeichens des Funktionsterms e^{-ax} , also durch Spiegelung an der x-Achse, erhält man die Funktionsklasse $x \rightarrow -e^{-ax}$ mit $a > 0$. Funktionen dieser Klasse sind monoton steigend, streben für große x gegen einen Grenzwert, nämlich 0, und schneiden die y-Achse bei -1 . Durch Addition von 1 und anschließender Multiplikation mit einer positiven Konstante b erhält man die Funktionsklasse $x \rightarrow b(1 - e^{-ax})$ mit $a, b > 0$. Funktionen dieser Klasse gehen durch den Ursprung, sind monoton steigend und streben gegen den Grenzwert b . Damit stellt diese Funktionsklasse einen sinnvollen Ansatz für $R_N(S)$ dar. Ein Plot einiger Funktionen dieser Klasse stützt diese Aussage (vgl. Abbildung 6.18). Folglich soll nun der Ansatz

$$R_N(S) = K (1 - e^{-LS}) \quad (6.10)$$

mit den Konstanten $K, L > 0$ untersucht werden. Da K den Grenzwert $\lim_{S \rightarrow \infty} R_N(S)$ beschreibt, kann in Abbildung 6.17 ein Wert für \tilde{K} abgelesen und anschließend der Ansatz (6.10) mit dem Fit-Verfahren bestätigt werden. Der resultierende Graph für die Konstante L wird für den Fall $N = 50$ und $N = 100$ in Abbildung 6.19 dargestellt. Bei einer festen Feldgröße N und ausreichend vielen Individuen S auf dem Feld sind alle Kästchen mit Individuen belegt. Bei Intra 2 bringen in diesem Fall alle N Kästchen ein reproduktionsfähiges

6.3 Herleitung der Differenzgleichungen

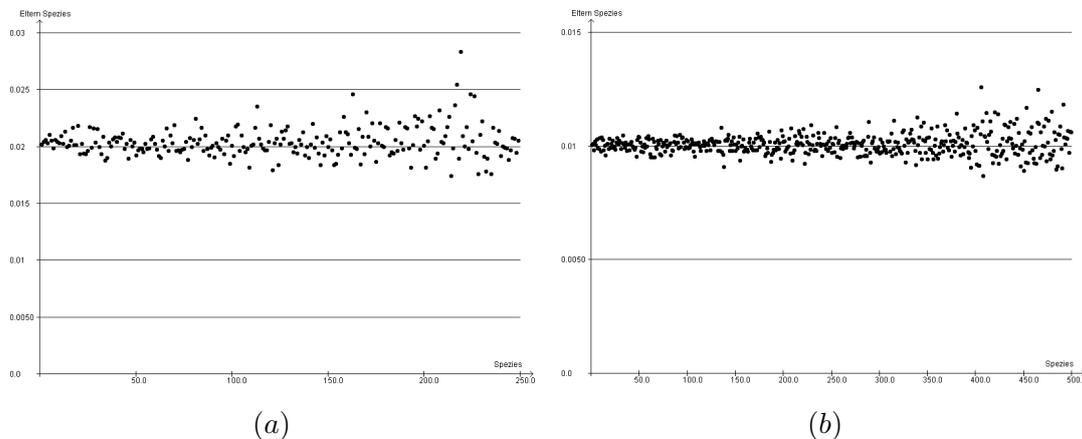


Abbildung 6.19: (a) $\tilde{L}(N = 50)$ und (b) $\tilde{L}(N = 100)$ ($sim = 10$)

Individuum hervor. Wegen $K = \lim_{S \rightarrow \infty} R_N(S)$ gilt daher $K = N$. Weiter zeigen die Graphen in Abbildung 6.19, dass L von N abhängig ist, da $L = 0.02$ für $N = 50$ und $L = 0.01$ für $N = 100$ ist. Damit gilt

$$R(N, S) = N (1 - e^{-L(N)S}) \quad (6.11)$$

Durch Auflösen nach $L(N)$ erhält man

$$L(N) = \frac{-\ln(1 - \frac{R_S(N)}{N})}{S}. \quad (6.12)$$

Setzt man Simulationsergebnisse $\tilde{R}_S(N)$ für $R_S(N)$ in die rechte Seite der Gleichung (6.12) ein, so nähern die resultierenden Werte $L(N)$ an. Mit der Bestätigung des Ansatzes (6.10) anhand des Fit-Verfahrens, wurde gezeigt, dass L nicht von S abhängt. Daher wählen wir nun ein beliebiges S für die Simulation. Multipliziert man die Simulationsergebnisse für $L(N)$ mit N , dann liegen die resultierenden Werte etwa bei 1. In Abbildung 6.20 wurde dieses Verfahren für $S = 20$ durchgeführt. Damit erhält man $L(N) = \frac{1}{N}$. Es gilt also

$$R(N, S) = N (1 - e^{-\frac{S}{N}}) \quad (6.13)$$

und damit

$$S(t+1) = r N (1 - e^{-\frac{S(t)}{N}}). \quad (6.14)$$

Bei dieser Gleichung handelt es sich, wie im Falle des Ricker-Modells, um ein bekanntes Populationsmodell, welches von Skellam [45] entwickelt wurde.

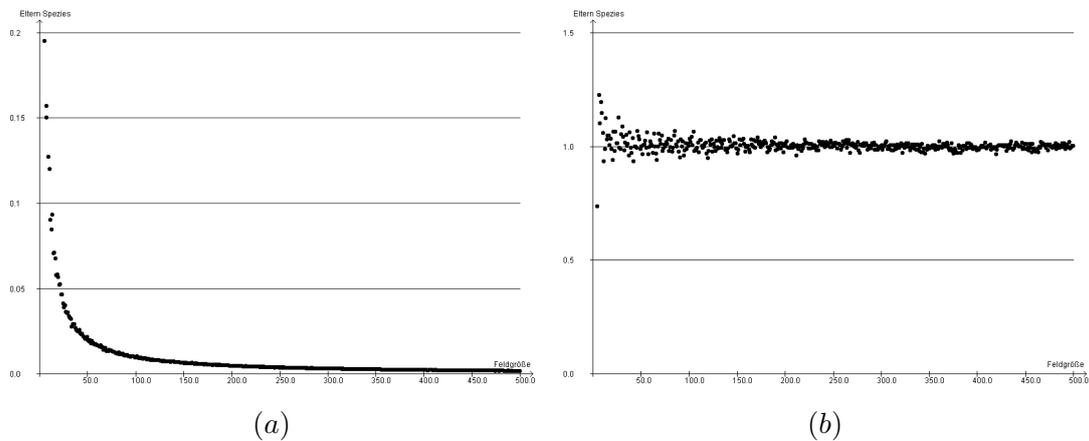


Abbildung 6.20: (a) $\tilde{L}(N)$ und (b) $\tilde{L}(N) \cdot N$ ($S = 20$, $sim = 10$)

6.3.2 System mit zwei konkurrierenden Populationen

Wir betrachten zwei Populationen, die interspezifisch Ausbeutungskonkurrenz betreiben. Bei den interspezifischen Wechselbeziehungen betreibt die eine Art Ausbeutungskonkurrenz und die andere Interferenzkonkurrenz. Es liegt also das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter -** für die Spezies 1 und **Intra 2 & Inter -** für die Spezies 2 vor. In (6.2) wurde festgehalten, dass eine mathematische Beschreibung für die von uns simulierten Systeme die folgende Form hat: Es seien r_1 bzw. r_2 die Reproduktionsfaktoren und $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw. $R_2(N, S_2, S_1)$ die Reproduktionsfunktionen der Spezies 1 bzw. 2. Dann beschreiben

$$\begin{aligned} S_1(t+1) &= r_1 R_1(N, S_1(t), S_2(t)), \\ S_2(t+1) &= r_2 R_2(N, S_2(t), S_1(t)) \end{aligned} \quad (6.15)$$

die Größe der Spezies 1 bzw. 2 in der Generation t . Im vorangegangenen Abschnitt haben wir gesehen, wie man die Reproduktionsfunktion $R(N, S)$ für eine Population finden kann, die von keiner weiteren Population, also nur von ihrer Individuenanzahl S und der Feldgröße N abhängt. Im Falle von zwei Populationen, die zueinander in Wechselbeziehungen stehen, stellt sich die Frage, wie man mit Hilfe des Reproduktionstools die Reproduktionsfunktion $R(N, S, S')$ in Abhängigkeit von allen drei Größen N, S, S' finden kann.

6.3.2.1 Reproduktionsfunktion der Spezies 1

Dazu wollen wir zunächst die Spezies 1 betrachten. Diese hat das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter -**.

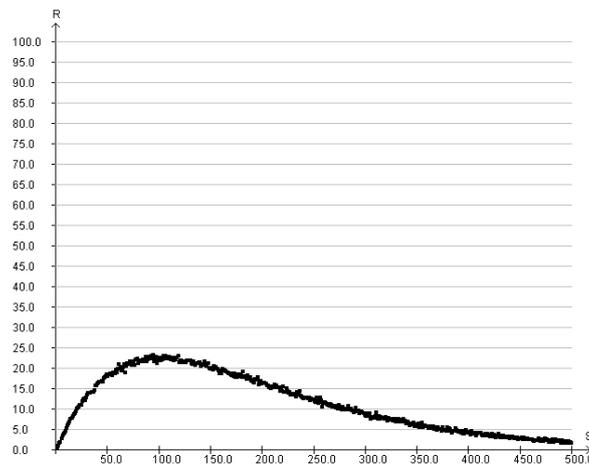


Abbildung 6.21: $\tilde{R}_{1,N=100,S_2=50}(S_1)$, $sim = 50$

Ansatz für $R_{1,N,S_2}(S_1)$

Aufgabe

Führen Sie verschiedene Simulationen für $R_{1,N,S_2}(S_1)$, $R_{1,N,S_1}(S_2)$ und $R_{1,S_1,S_2}(N)$ durch! Haben Sie Ideen für geeignete passende Funktionsvorschriften? Versuchen Sie, diese anhand des Fit-Verfahrens zu verifizieren.

Die in Abbildung 6.21 dargestellten Simulationsergebnisse $\tilde{R}_{1,N,S_2}(S_1)$ lassen auf den Ansatz

$$R_{1,N,S_2}(S_1) = K_1 S_1 e^{-L_1 S_1} \tag{6.16}$$

mit $K_1, L_1 > 0$ schließen.

Aufgabe

Um den Ansatz nun anhand des Fit-Verfahrens zu bestätigen, muss man den Wert einer der beiden Konstanten kennen. Wie kann man an den Wert von einer der Konstanten gelangen?

Teilt man im Bearbeitungsmodus die Simulationsergebnisse $\tilde{R}_{1,N,S_2}(S_1)$ durch S_1 , dann erhält man eine Simulation für $\frac{R_{1,N,S_2}(S_1)}{S_1} = K_1 e^{-L_1 S_1}$ (vgl. Abbildung 6.22) und K_1 lässt sich anhand des Schnittpunktes mit der y-Achse ablesen. Mit Hilfe des Fit-Verfahrens lässt sich dann der Ansatz (6.16) bestätigen.

Abhängigkeiten der Konstanten

Aufgabe

K_1 und L_1 sind bezüglich S_1 konstant. Es stellt sich allerdings die Frage, ob sie

6.3 Herleitung der Differenzgleichungen

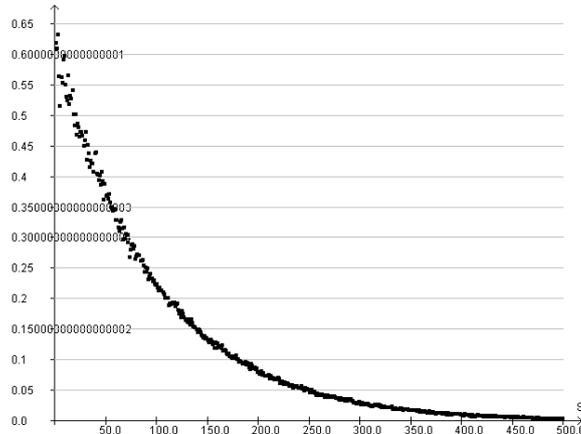


Abbildung 6.22: $\frac{\tilde{R}_{1,N=100,S_2=50}(S_1)}{S_1}$, $sim = 50$

von N und S_2 abhängen. Mit dem Wissen, wie die Konstanten von N und S_2 abhängen hätten wir unser Ziel erreicht. Überprüfen Sie anhand von unterschiedlichen Simulationen, ob K_1 und L_1 von N und S_2 abhängen!

In Tabelle 6.2 werden anhand des Fit-Verfahrens ermittelte Simulationsergebnisse von K_1 und L_1 für unterschiedliche Werte von S_2 und N angegeben. Es lassen sich folgende Ergebnisse

S_2	N	\tilde{K}_1	\tilde{L}_1
100	100	0,37	0,001
100	150	0,55	0,007
50	200	0,81	0,005
100	200	0,62	0,005
150	200	0,48	0,005
200	200	0,38	0,005
250	200	0,28	0,005
300	200	0,24	0,005

Tabelle 6.2: \tilde{K} und \tilde{L} abhängig von S_2 und N

ablesen: K_1 hängt stets von S_2 und N ab. L_1 hingegen scheint lediglich von N abzuhängen. Folglich erhält man

$$R_1(N, S_1, S_2) = K_1(S_2, N) S_1 e^{-L_1(N)S_1} \quad (6.17)$$

wobei $K_1(S_2, N)$ nicht von S_2 und $L_1(N)$ nicht von S_1 und S_2 abhängt.

Funktionsgleichung für $L_1(N)$ **Aufgabe**

Nun müssen Funktionsvorschriften für $K_1(S_2, N)$ und $L_1(N)$ gefunden werden. Wir beginnen mit $L_1(N)$. An dieser Stelle macht es Sinn, die in Kapitel 6.3.1.1 erzielten Ergebnisse für ein System mit nur einer Population einzubeziehen. Überlegen Sie, in welchem Fall sich eine Population mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter** - wie eine Population mit **Intra 1 & Inter 0** verhält!

Beim Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter** - darf ein Kästchen kein Individuum der anderen Art enthalten, damit es ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen kann. Die Reproduktion verhält sich also im Falle von $S_2 = 0$ genau wie für Populationen ohne interspezifische Einflüsse. Folglich kann man hier auf die Reproduktionsfunktion für das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** zurückgreifen. Mit (6.17) gilt also $R_1(N, S_1, 0) = K_1(0, N) S_1 e^{-L_1(N)S_1} = S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}$ und somit $K_1(0, N) = 1$ und $L_1(N) = \frac{1}{N}$. Wir erhalten

$$R_1(N, S_1, S_2) = K_1(S_2, N) S_1 e^{-\frac{S_1}{N}} \quad (6.18)$$

wobei $K_1(S_2, N)$ nicht von S_1 abhängt.

Funktionsgleichung für $K_1(S_2, N)$ **Aufgabe**

Im nächsten Schritt suchen wir eine Funktionsgleichung für $K_1(S_2, N)$. Mit (6.18) erhält man

$$K_1(S_2, N) = \frac{R_1(N, S_1, S_2)}{S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}}. \quad (6.19)$$

Zunächst soll die Abhängigkeit von S_2 untersucht werden. Wie könnte man mit dem Reproduktionstool eine Simulation für $K_{1,N}(S_2)$ durchführen?

Mit (6.18) gilt

$$K_{1,N}(S_2) = \frac{R_{1,N,S_1}(S_2)}{S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}}. \quad (6.20)$$

Mit dem Reproduktionstool lassen sich Simulationen für $R_{1,N,S_1}(S_2)$ bestimmen und anhand des Bearbeitungsmodus zu Simulationen für $K_{1,N}(S_2)$ umformen (vgl. Abbildung 6.23).

Aufgabe

Finden Sie anhand des Fit-Verfahrens eine Funktionsvorschrift für $K_{1,N}(S_2)$!

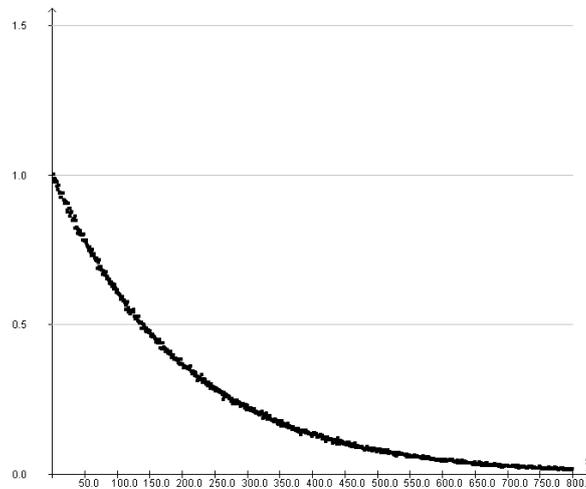


Abbildung 6.23: $\tilde{K}_{1N=200}(S_2)$ bei Ausbeutungskonkurrenz mit negativem interspezifischen Einfluss (**Intra 1 & Inter -**, $sim = 100$)

Die in Abbildung 6.23 dargestellten Simulationsergebnisse lassen sich durch einen Ansatz der Form $K_{1,N}(S_2) = e^{-M_1 S_2}$ mit $M_1 > 0$ beschreiben. Da bei allen bisher hergeleiteten Reproduktionsfunktionen $-\frac{S}{N}$ (bzw. $-\frac{S_1}{N}$) im Exponenten von e stand, nehmen wir hier an, dass $M_1 = \frac{1}{N}$ ist. Damit ergibt sich der Ansatz

$$K_1(N, S_2) = e^{-\frac{S_2}{N}}. \tag{6.21}$$

Mit (6.18) folgt $K_1(N, S_2) = \frac{R_{1,S_1}(N, S_2)}{S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}}$ bzw. $K_{1,N}(S_2) = \frac{R_{1,S_1,N}(S_2)}{S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}}$ und $K_{1,S_2}(N) = \frac{R_{1,S_1,S_2}(N)}{S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}}$. Mit Simulationsergebnissen für $K_{1,N}(S_2)$ und $K_{1,S_2}(N)$ lässt sich der Ansatz (6.21) anhand des Fit-Verfahrens bestätigen.

Funktionsgleichung für $R_1(N, S_1, S_2)$

Aufgabe

Stellen Sie die Funktionsgleichung für $R_1(N, S_1, S_2)$ auf!

Wir erhalten

$$R_1(N, S_1, S_2) = e^{-\frac{S_2}{N}} S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}. \tag{6.22}$$

6.3.2.2 Reproduktionsfunktion der Spezies 2

Bevor wir beginnen nach einer Reproduktionsfunktion für Spezies 2 zu suchen, schauen wir uns die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 noch einmal genauer an.

Aufgabe

In welchem Teil der Funktionsvorschrift von $R_1(N, S_1, S_2)$ finden die interspezifischen und in welchem die intraspezifischen Wechselbeziehungen Ausdruck?

Die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 setzt sich zusammen aus dem Produkt der Funktionsterme $S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}$ und $e^{-\frac{S_2}{N}}$. Da der erste Term von S_1 und der zweite von S_2 abhängt, drücken sich die intraspezifischen Wechselbeziehungen der Spezies 1 in $S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}$ und die interspezifischen Wechselbeziehungen in $e^{-\frac{S_2}{N}}$ aus. Zur Erinnerung: Spezies 1 hat das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter -**. Es fällt daher auf, dass der „intraspezifische“ Term $S_1 e^{-\frac{S_1}{N}}$ genau der in Kapitel 6.3.1.1 hergeleiteten Reproduktionsfunktion für eine Population mit Ausbeutungskonkurrenz ohne interspezifische Einflüsse, also für **Intra 1 & Inter 0**, entspricht.

Aufgabe

Die Spezies 2 hat das Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter -**. Haben Sie aufgrund der vorangegangenen Analyse von $R_1(N, S_1, S_2)$ und unter Zuhilfenahme der Ergebnisse aus Kapitel 6.3.1 eine Idee für die Reproduktionsvorschrift $R_2(N, S_2, S_1)$?

Gehen wir für die Reproduktionsfunktion der Spezies 2, wie bei der Spezies 1, von einer Produktdarstellung zweier Terme, wovon einer von S_1 und einer von S_2 abhängt, aus, so beschreibt der eine die intraspezifischen und der andere die interspezifischen Wechselbeziehungen. Im Folgenden sollen diese mit Intra- bzw. Inter-Term bezeichnet werden. Da im Falle der Spezies 1 der Intra-Term der Reproduktionsfunktion für **Intra 1 & Inter 0** entspricht, setzen wir für $R_2(N, S_2, S_1)$ mit der analogen Annahme an, dass hier der Intra-Term der Reproduktionsfunktion für **Intra 2 & Inter 0** entspricht. Damit erhalten wir mit (6.13) den Intra-Term $N (1 - e^{-\frac{S_2}{N}})$. Spezies 1 und Spezies 2 haben beide die interspezifische Reproduktionsbedingung Inter -. Somit haben sie möglicherweise auch denselben Inter-Term. Für Spezies 2 wäre das folglich $e^{-\frac{S_1}{N}}$. Somit erhalten wir

$$R_2(N, S_2, S_1) = N (1 - e^{-\frac{S_2}{N}}) e^{-\frac{S_1}{N}} \tag{6.23}$$

als Ansatz für die Reproduktionsfunktion der Spezies 2.

Aufgabe

Wie kann der Ansatz für die Reproduktionsfunktion der Spezies 2 anhand des Reproduktionstools bestätigt werden?

Mit dem Reproduktionstool können Simulationen für $R_{2,N,S_2}(S_1)$, $R_{2,N,S_1}(S_2)$ und $R_{2,S_1,S_2}(N)$ durchgeführt werden. (6.23) liefert Ansätze für die zugehörigen Funktionsvorschriften. Anhand des Fit-Verfahrens können diese bestätigt werden. Dies gelingt in allen drei Fällen.

Damit ist (6.23) als Reproduktionsfunktion von Spezies 2 bestätigt. Mit (6.2), (6.22) und (6.23) erhalten wir das Differenzgleichungssystem

$$\begin{aligned} S_1(t+1) &= r_1 e^{-\frac{S_2(t)}{N}} S_1 e^{-\frac{S_1(t)}{N}} \\ S_2(t+1) &= r_2 N (1 - e^{-\frac{S_2(t)}{N}}) e^{-\frac{S_1(t)}{N}} \end{aligned}$$

zur Beschreibung der Populationsentwicklung beider Arten.

6.3.3 Systeme mit beliebigem Reproduktionsmodell

Nachdem wir in den vorangegangenen Abschnitten Differenzgleichungen zur Beschreibung der Populationsentwicklung hergeleitet haben, soll dieses nun systematisch für alle Reproduktionsmodelle **Intra i & Inter j** mit $i \in \{1, 2\}$ und $j \in \{0, +, -, --\}$ geschehen. Dabei werden folglich die Reproduktionsmodelle aus den letzten beiden Abschnitten (**Intra 1 & Inter 0**, **Intra 2 & Inter 0**, **Intra 1 & Inter -** und **Intra 2 & Inter -**) ein weiteres Mal betrachtet. Die zugehörigen Differenzgleichungen werden allerdings teilweise auf anderem Wege hergeleitet.

Zunächst werden Populationen betrachtet, die intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz (Intra 1) unterhalten und die Auswirkungen verschiedener interspezifischer Wechselbeziehungen untersucht. Anschließend werden die gleichen Untersuchungen im Falle von intraspezifischer Interferenzkonkurrenz (Inter 2) durchgeführt.

6.3.3.1 Ausbeutungskonkurrenz bei interspezifischen Einflüssen

Wir betrachten also Arten mit einem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter j** mit $j \in \{0, +, -, --\}$.

Ansatz

Aufgabe

Führen Sie Simulationen der Reproduktion $R_{S',N}(S)$ in Abhängigkeit der eigenen Individuenanzahl S für alle Reproduktionsmodelle **Intra 1 & Inter j** mit $j \in \{0, +, -, --\}$ durch. Was fällt auf? Finden Sie Erklärungen für Ihre Beobachtungen!

In Abbildung 6.24 sind Simulationen für die Reproduktionsfunktionen $R_{S',N}(S)$ von Populationen (a) ohne interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter 0**), (b) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter +**), (c) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter -**) und (d) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss **Intra 1 &**

Inter - - dargestellt. Dabei wurde die Reproduktion der Spezies in Abhängigkeit der eigenen Individuenanzahl S für eine feste Individuenanzahl der anderen Spezies ($S' = 50$) und eine feste Feldgröße ($N = 100$) simuliert. Es fällt auf, dass alle Graphen denselben Verlauf haben. Dies liegt daran, dass in allen Fällen für das Reproduktionsmodell intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz, also Intra 1, gewählt wurde und die Reproduktion in Abhängigkeit von der eigenen Individuenanzahl simuliert wurde. Die Graphen lassen, wie in Kapitel 6.3.2.1 auf den Ansatz

$$R_{S',N}(S) = K S e^{-LS} \tag{6.24}$$

für $K, L > 0$ schließen. Teilt man die Simulationsergebnisse $\tilde{R}_{S',N}(S)$ durch S , dann erhält man eine Simulation für $\frac{R_N(S)}{S} = K e^{-LS}$ und K lässt sich anhand des Schnittpunktes mit der y-Achse ablesen. Mit Hilfe des Fit-Verfahrens lässt sich der Ansatz (6.24) bestätigen.

Abhängigkeiten der Konstanten

Aufgabe

Untersuchen Sie, ob und wie die Konstanten K und L von S' und N abhängen!

Für unterschiedliche Werte von S' und N werden anhand des Fit-Verfahrens Simulationswerte \tilde{K} und \tilde{L} für K und L bestimmt (vgl. Tabelle 6.3).

		Intra 1							
		Inter 0		Inter +		Inter -		Inter - -	
S'	N	\tilde{K}	\tilde{L}	\tilde{K}	\tilde{L}	\tilde{K}	\tilde{L}	\tilde{K}	\tilde{L}
100	100	1	0,01	0,65	0,01	0,37	0,01	0,75	0,01
100	150	1	0,007	0,5	0,007	0,55	0,007	0,875	0,007
50	200	1	0,005	0,24	0,005	0,77	0,005	0,99	0,005
100	200	1	0,005	0,39	0,005	0,62	0,005	0,91	0,005
150	200	1	0,005	0,54	0,005	0,48	0,005	0,83	0,005
200	200	1	0,005	0,64	0,005	0,38	0,005	0,74	0,005
250	200	1	0,005	0,75	0,005	0,30	0,005	0,66	0,005
300	200	1	0,005	0,81	0,005	0,23	0,005	0,56	0,005

Tabelle 6.3: \tilde{K} und \tilde{L} abhängig von S' und N für unterschiedliche Reproduktionsmodelle mit Ausbeutungskonkurrenz

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

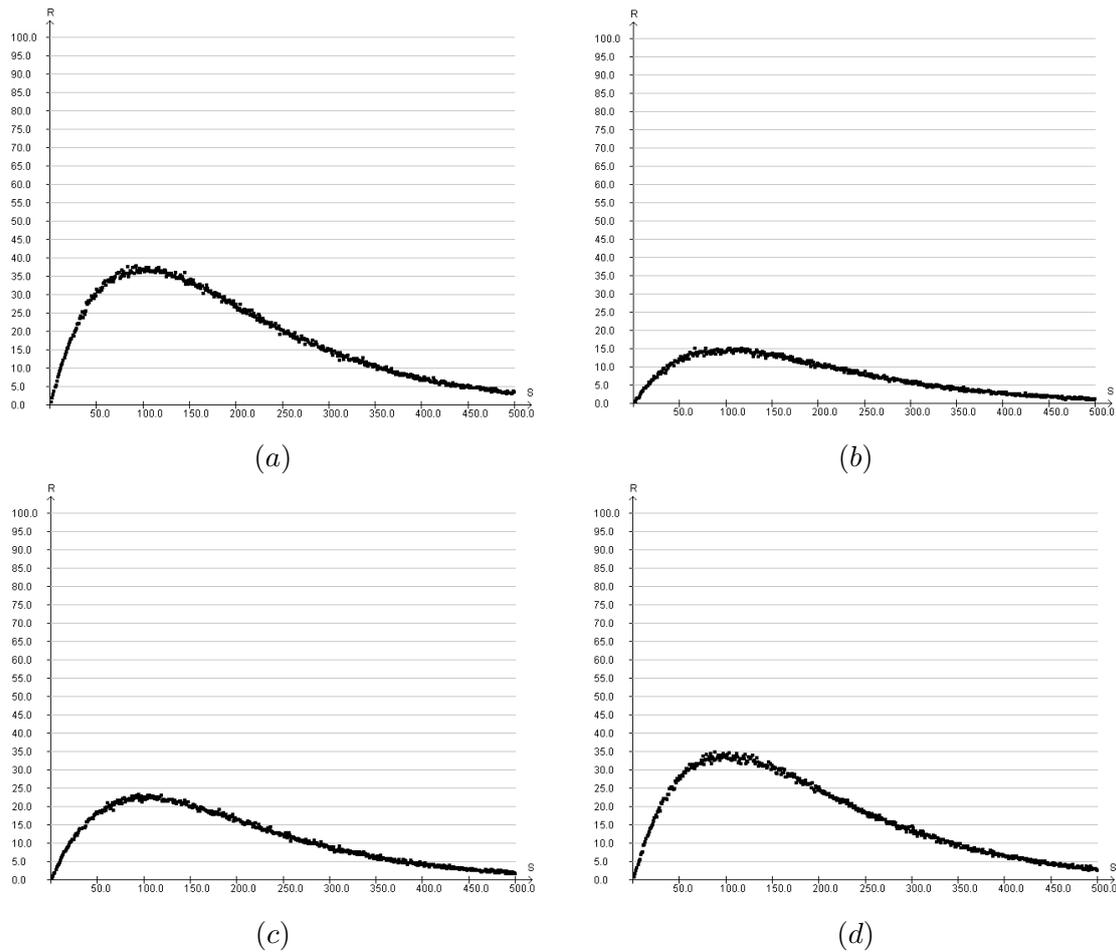


Abbildung 6.24: $\tilde{R}_{S'=50, N=100}(S)$ bei Ausbeutungskonkurrenz, $sim = 50$: (a) ohne interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter 0**), (b) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter +**), (c) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter -**) und (d) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter - -**)

Für den Fall, dass keine interspezifischen Einflüsse bestehen (Inter 0), hängt die Reproduktion natürlich nicht von S' ab. Dieses zeigt sich ebenfalls in der Tabelle: Die beiden Konstanten bleiben für verschiedene S' konstant. Weiter lässt sich anhand der Tabelle schließen, dass K stets den Wert 1 annimmt und L von N abhängt. Damit ergibt sich für **Intra 1 & Inter 0**

$$R(N, S) = S e^{-L(N)S}, \quad (6.25)$$

wobei $L(N)$ nicht von S abhängt.

Für die Reproduktionsmodelle mit interspezifischen Wechselwirkungen (Inter +, -, - -) lassen sich der Tabelle folgende Ergebnisse entnehmen: K hängt stets von S' und N ab. L hingegen scheint lediglich von N abzuhängen. Folglich erhält man im Falle der Reproduktionsmodelle Inter 1 + Inter + bzw. (-, --)

$$R(N, S, S') = K(S', N) S e^{-L(N)S}, \quad (6.26)$$

wobei $K(S', N)$ nicht von S abhängt und $L(N)$ nicht von S und S' abhängen.

Funktionsgleichung für $L(N)$

Aufgabe

Finden Sie eine Funktionsgleichung für $L(N)$!

Im Falle von Inter 0 gilt mit (6.25)

$$L(N) = \frac{-\log\left(\frac{R(N,S)}{S}\right)}{S}. \quad (6.27)$$

In Abbildung 6.25 werden links anhand von (6.27) erzielte Simulationsergebnisse $\tilde{L}(N)$ dargestellt. Multipliziert man diese Werte mit N , dann liegen die resultierenden Werte etwa bei 1, wie rechts in Abbildung 6.25 dargestellt ist. Damit erhält man $L(N) = \frac{1}{N}$. Diese Vorgehensweise kennen wir bereits aus Kapitel 6.3.1.1. Es gilt also ebenfalls

$$R(N, S) = S e^{-\frac{S}{N}} \quad (6.28)$$

im Falle des Reproduktionsmodells **Intra 1 & Inter 0**.

Nun soll die Funktionsvorschrift von $L(N)$ im Falle intraspezifischer Ausbeutungskonkurrenz und interspezifischen Einflüssen bestimmt werden. Dazu wird folgendermaßen auf das Ergebnis für Populationen ohne interspezifische Wechselbeziehungen zurückgegriffen.

Im Falle von Inter + bedarf es der Anwesenheit von mindestens einem Individuum der anderen Spezies in einem Kästchen, damit es zur Reproduktion kommen kann. Für eine

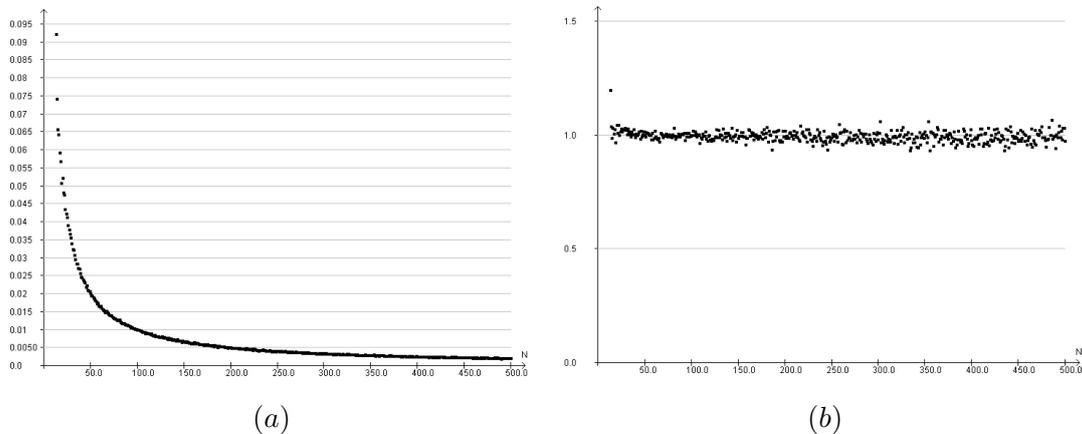


Abbildung 6.25: (a) $\tilde{L}(N)$ und (b) $\tilde{L}(N) \cdot N$ ($S = 100$, $sim = 100$)

ausreichend große Anzahl an Individuen der anderen Art \bar{S}' kann davon ausgegangen werden, dass jedes Kästchen mit mindestens einem solchen Individuum belegt ist. In diesem Fall verhält sich die Reproduktion, genau so, wie wenn keine interspezifischen Einflüsse vorliegen. Mit (6.26) und (6.28) gilt also $R(N, S, \bar{S}') = K(\bar{S}', N) S e^{-L(N)S} = S e^{-\frac{S}{N}}$. Damit gilt folglich $K(\bar{S}', N) = 1$ und $L(N) = \frac{1}{N}$.

Ähnliche Argumente können im Falle von Inter – und Inter – – genutzt werden. Bedingung für eine Reproduktion im Kästchen ist, dass es kein Individuum der anderen Art enthält. Die Reproduktion verhält sich also im Falle von $S' = 0$ genau wie für Populationen ohne interspezifische Einflüsse. Folglich gilt $R(N, 0, S) = K(0, N) S e^{-L(N)S} = S e^{-\frac{S}{N}}$ und somit $K(0, N) = 1$ und ebenfalls $L(N) = \frac{1}{N}$.

Für Inter +, – und – – gilt daher

$$R(N, S, S') = K(S', N) S e^{-\frac{S}{N}}, \quad (6.29)$$

wobei $K(S', N)$ nicht von S abhängt.

Funktionsgleichung für $K(S', N)$

Aufgabe

Suchen Sie eine Funktionsvorschrift für $K(S', N)$! Untersuchen Sie zuerst die Abhängigkeit von S' und dann von N .

Mit (6.29) erhält man $K(S', N) = \frac{R(N, S, S')}{S e^{-\frac{S}{N}}}$. Zunächst soll die Abhängigkeit von S' untersucht werden. Es wird also

$$K_N(S') = \frac{R_{N,S}(S')}{S e^{-\frac{S}{N}}} \quad (6.30)$$

6.3 Herleitung der Differenzgleichungen

betrachtet. Bei $K_N(S')$ handelt es sich also um die Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von S' geteilt durch einen bezüglich S' konstanten Faktor. Mit dem Reproduktionstool lassen sich Simulationswerte für $R_{N,S}(S')$ bestimmen und anhand des Bearbeitungsmodus zu Simulationswerten für $K_N(S')$ umformen (vgl. Abbildung 6.26).

Die in Abbildung 6.26 dargestellten Simulationswerte lassen im Falle von (a) auf einen Ansatz der Form

$$K_N(S') = 1 - e^{-M S'} \quad (6.31)$$

mit $M > 0$ und im Falle von (b) auf einen Ansatz der Form

$$K_N(S') = e^{-M S'} \quad (6.32)$$

mit $M > 0$ schließen. Im Falle von (c) erscheint es schwieriger einen geeigneten Ansatz zu finden. Um an dieser Stelle zu einer Lösung zu kommen, lohnt sich eine genauere Untersuchung des Reproduktionsmodells. Inter -- ist in einem Kästchen erfüllt, wenn es nicht oder genau einmal mit einem Individuum der anderen Spezies belegt ist. Unter Zuhilfenahme der Reproduktionsfunktionen für die Reproduktionsmodelle **Intra 1 & Inter 0** und **Intra 2 & Inter 0** erhalten wir folgendes Ergebnis: Werden S' Individuen einer Spezies zufällig auf dem Feld verteilt, dann sind $N(1 - e^{-\frac{S'}{N}})$ Kästchen durch mindestens ein Individuum (**Intra 2 & Inter 0**), $S' e^{-\frac{S'}{N}}$ durch genau ein Individuum (**Intra 1 & Inter 0**) und $N - N(1 - e^{-\frac{S'}{N}}) = N e^{-\frac{S'}{N}}$ nicht belegt (Anzahl aller Kästchen abzüglich der Anzahl der belegten Kästchen). Damit ist zu erwarten, dass Inter -- folglich im Schnitt in $(S' + N) e^{-\frac{S'}{N}}$ Kästchen erfüllt ist. Da für Reproduktion in einem Kästchen sowohl Intra als auch Inter erfüllt sein muss, entspricht die Anzahl der Reproduktionen nur einem Anteil von $(S' + N) e^{-\frac{S'}{N}}$. Es gilt also $R_{N,S}(S') = P_{N,S} \cdot (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}}$ für ein von S' unabhängiges $P_{N,S}$. Mit (6.30) folgt daraus $K_N(S') = \frac{P_{N,S} \cdot (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}}}{S e^{-\frac{S'}{N}}}$. Da $K_N(S')$ nicht von S abhängt, hängt auch $M := \frac{P_{N,S}}{S e^{-\frac{S'}{N}}}$ nicht von S aber ggf. von N ab. Wir erhalten folglich den Ansatz

$$K_N(S') = M (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}} \quad (6.33)$$

mit M unabhängig von S .

Anhand des Fit-Verfahrens lassen sich alle drei Ansätze bestätigen. Weiter zeigen Simulationen von M für unterschiedliche Werte von N , dass M von N abhängt. Es gilt also im Falle von (a)

$$K(N, S') = 1 - e^{-M(N) S'} \quad (6.34)$$

im Falle von (b)

$$K(N, S') = e^{-M(N) S'} \quad (6.35)$$

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

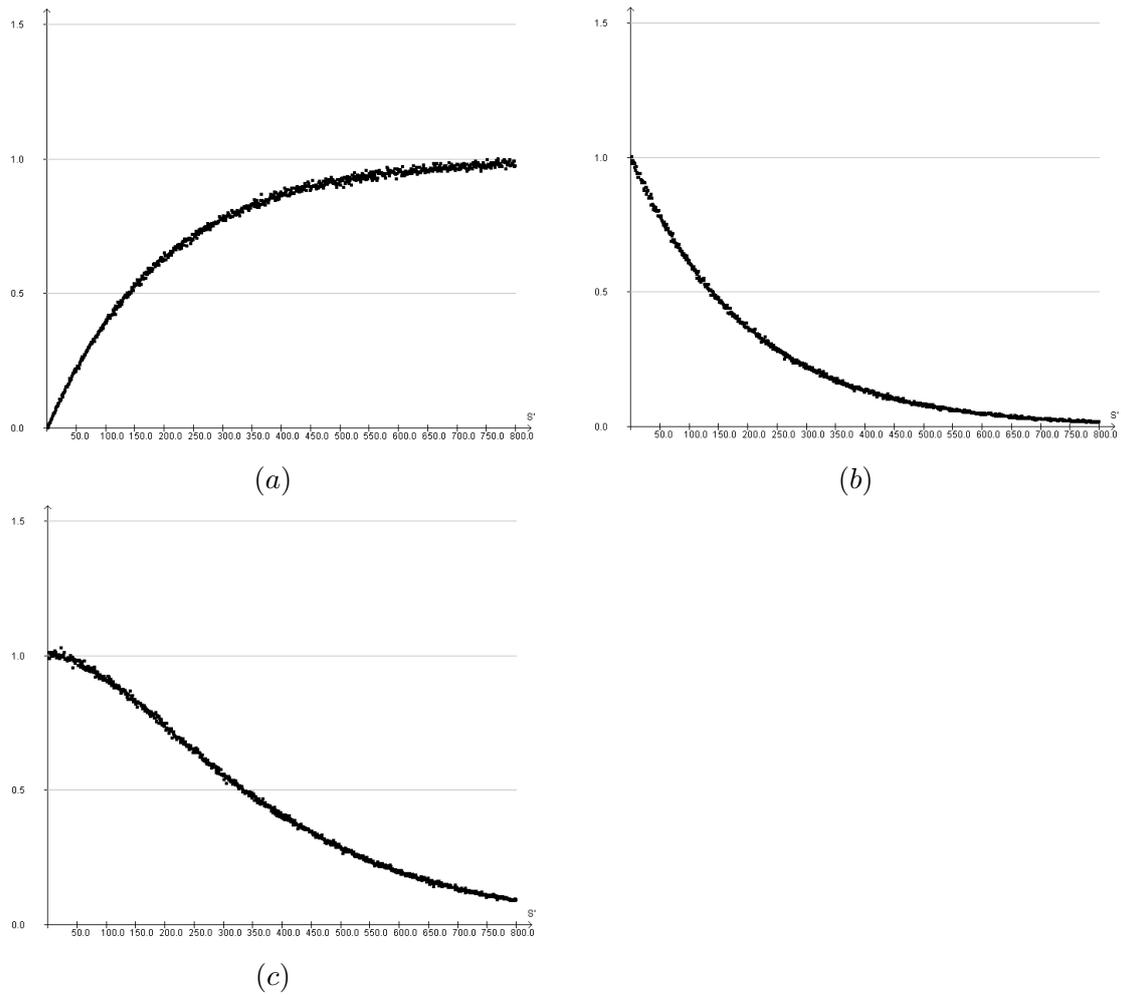


Abbildung 6.26: $\tilde{K}_{N=200}(S')$ bei Ausbeutungskonkurrenz, $sim = 100$: (a) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter +**), (b) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter -**) und (c) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 1 & Inter - -**)

und im Falle von (c)

$$K(N, S') = M(N) (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}}. \quad (6.36)$$

Funktionsgleichung für $M(N)$

Aufgabe

Finden Sie eine Funktionsvorschrift für $M(N)$!

Mit (6.29) folgt $K_{S'}(N) = \frac{R_{S',S}(N)}{S e^{-\frac{S}{N}}}$. Aus (6.34), (6.35) und (6.36) erhält man also

$$M(N) = -\frac{\log(1 - K_{S'}(N))}{S'} = -\frac{\log\left(1 - \frac{R_{S',S}(N)}{S e^{-\frac{S}{N}}}\right)}{S'} \quad (6.37)$$

im Falle von (a),

$$M(N) = -\frac{\log(K_{S'}(N))}{S'} = -\frac{\log\left(\frac{R_{S',S}(N)}{S e^{-\frac{S}{N}}}\right)}{S'} \quad (6.38)$$

im Falle von (b) und

$$M(N) = \frac{K_{S'}(N)}{(S' + N)e^{-\frac{S'}{N}}} = \frac{\frac{R_{S',S}(N)}{S e^{-\frac{S}{N}}}}{(S' + N)e^{-\frac{S'}{N}}} \quad (6.39)$$

im Falle von (c). Die Funktionsgleichungen für $M(N)$ lassen sich nun in analoger Weise, zu denen für $L(N)$ herleiten. So erhält man $M(N) = \frac{1}{N}$ in allen drei Fällen.

Funktionsgleichung für $R(N, S, S')$

Aufgabe

Stellen Sie nun eine Funktionsvorschrift für $R(N, S, S')$ auf!

Damit erhält man im Falle von (a)

$$R(N, S, S') = (1 - e^{-\frac{S'}{N}}) S e^{-\frac{S}{N}} \quad (6.40)$$

im Falle von (b)

$$R(N, S, S') = e^{-\frac{S'}{N}} S e^{-\frac{S}{N}} \quad (6.41)$$

und im Falle von (c)

$$R(N, S, S') = \frac{S}{N} (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}} e^{-\frac{S}{N}}. \quad (6.42)$$

6.3.3.2 Interferenzkonkurrenz bei interspezifischen Einflüssen

Im kommenden Abschnitt betrachten wir Arten, die innerartlich Interferenzkonkurrenz unterhalten, also ein Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter j** mit $j \in \{0, +, -, --\}$ besitzen.

Aufgabe

Leiten Sie die Funktionsvorschrift für $R(N, S, S')$ her! Orientieren Sie sich am vorangegangenen Abschnitt!

Ansatz

Abbildung 6.27 zeigt Simulationen für die Reproduktionsfunktionen $R_{S',N}(S)$ von Populationen (a) ohne interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter 0**), (b) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter +**), (c) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter -**) und (d) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss **Intra 2 & Inter - -**. Wieder wurde die Reproduktion der Spezies in Abhängigkeit der eigenen Individuenanzahl S für eine feste Individuenanzahl der anderen Spezies ($S' = 50$) und eine feste Feldgröße ($N = 100$) simuliert. Die Darstellungen lassen in allen Fällen auf den Ansatz

$$R_{S',N}(S) = K (1 - e^{-LS}) \quad (6.43)$$

für $K, L > N$ schließen. Dabei ist K der Grenzwert der Funktion für $S \rightarrow \infty$ und lässt sich im Koordinatensystem ablesen. Mit Hilfe des Fit-Verfahrens lässt sich der Ansatz (6.43) bestätigen.

Abhängigkeiten der Konstanten

Untersucht man, wie in Kapitel 6.3.3.1, die Konstanten K und L auf ihre Abhängigkeit von den Parametern S' und N , so erhält man die folgenden Ergebnisse: Im Fall, dass keine interspezifischen Einflüsse bestehen (Inter 0), hängen K und L nur von N ab. In den restlichen Fällen (Inter +, - und - -) hängt K von S' und N , L allerdings nur von N ab.

Betrachtet man die Reproduktionsbedingung Intra 2 genauer, kann man für (a) sogar $K = N$ feststellen: Werden genügend Individuen auf dem Feld verteilt, so sind alle N Kästchen belegt und somit bringt im Falle von Inter 0 jedes Kästchen ein reproduktionsfähiges Individuum hervor. Daraus ergibt sich für (a)

$$R(N, S) = N (1 - e^{-L(N)S}), \quad (6.44)$$

wobei $L(N)$ nicht von S abhängt. Für die restlichen Fälle erhalten wir

$$R(N, S, S') = K(S', N) (1 - e^{-L(N)S}), \quad (6.45)$$

wobei $K(S', N)$ nicht von S und $L(N)$ nicht von S und S' abhängt.

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

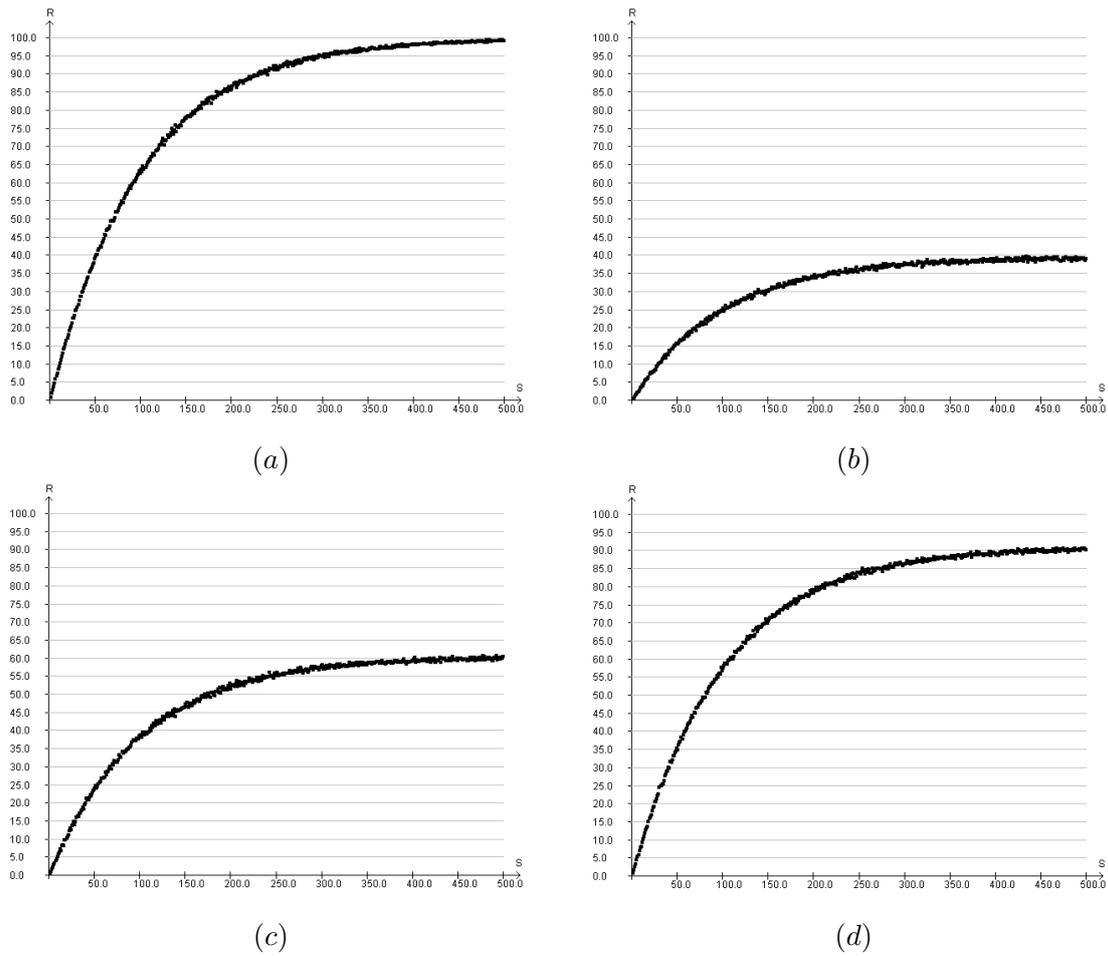


Abbildung 6.27: $\tilde{R}_{S'=50, N=100}(S)$ bei Interferenzkonkurrenz, $sim = 50$: (a) ohne interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter 0**), (b) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter +**), (c) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter -**) und (d) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter - -**)

Funktionsgleichung für $L(N)$

Wieder soll im nächsten Schritt eine Funktionsgleichung für $L(N)$ gefunden werden. Im Falle von Inter 0 gilt mit (6.44)

$$L(N) = \frac{-\log(1 - \frac{R(N,S)}{N})}{S} \tag{6.46}$$

und in den restlichen Fällen gilt mit Ansatz (6.45)

$$L(N) = \frac{-\log(1 - \frac{R(N,S)}{K(S',N)})}{S}. \tag{6.47}$$

Mit der üblichen Vorgehensweise (vgl. Kapitel 6.3.3.1) wird stets $L(N) = \frac{1}{N}$ gefunden.

Funktionsgleichung für $K(S', N)$

Mit dem Reproduktionstool lassen sich, wie in Kapitel 6.3.3.1, Simulationenwerte für $K_N(S')$ bestimmen (siehe Abbildung 6.28).

Vergleicht man diese mit den Simulationen für $K_N(S')$ im Falle von Intra 1 (vgl. Abbildung 6.26), dann erkennt man ähnliche Verläufe. Allerdings liegt im Falle von (a) der Grenzwert und im Falle von (b) und (c) der Schnittpunkt mit der y-Achse nicht bei 1 sondern offenbar bei N . Anhand mehrerer Simulationen für unterschiedliche N lässt sich dies bestätigen. Somit erhält man die Ansätze

$$K_N(S') = N (1 - e^{-M S'}) \tag{6.48}$$

mit $M > 0$ im Falle von (a),

$$K_N(S') = N e^{-M S'} \tag{6.49}$$

mit $M > 0$ im Falle von (b) und

$$K_N(S') = M N(S' + N) e^{-\frac{S'}{N}} \tag{6.50}$$

mit $M > 0$ und M unabhängig von S im Falle von (c).

Verfährt man nun bei allen weiteren Schritten analog zu der Vorgehensweise in Kapitel 6.3.3.1, so erhält man in allen drei Fällen, $M = M(N) = \frac{1}{N}$.

Funktionsgleichung für $R(N, S, S')$

Damit erhält man im Falle von (a)

$$R(N, S, S') = N (1 - e^{-\frac{S'}{N}}) (1 - e^{-\frac{S}{N}}), \tag{6.51}$$

6.3 Herleitung der Differenzengleichungen

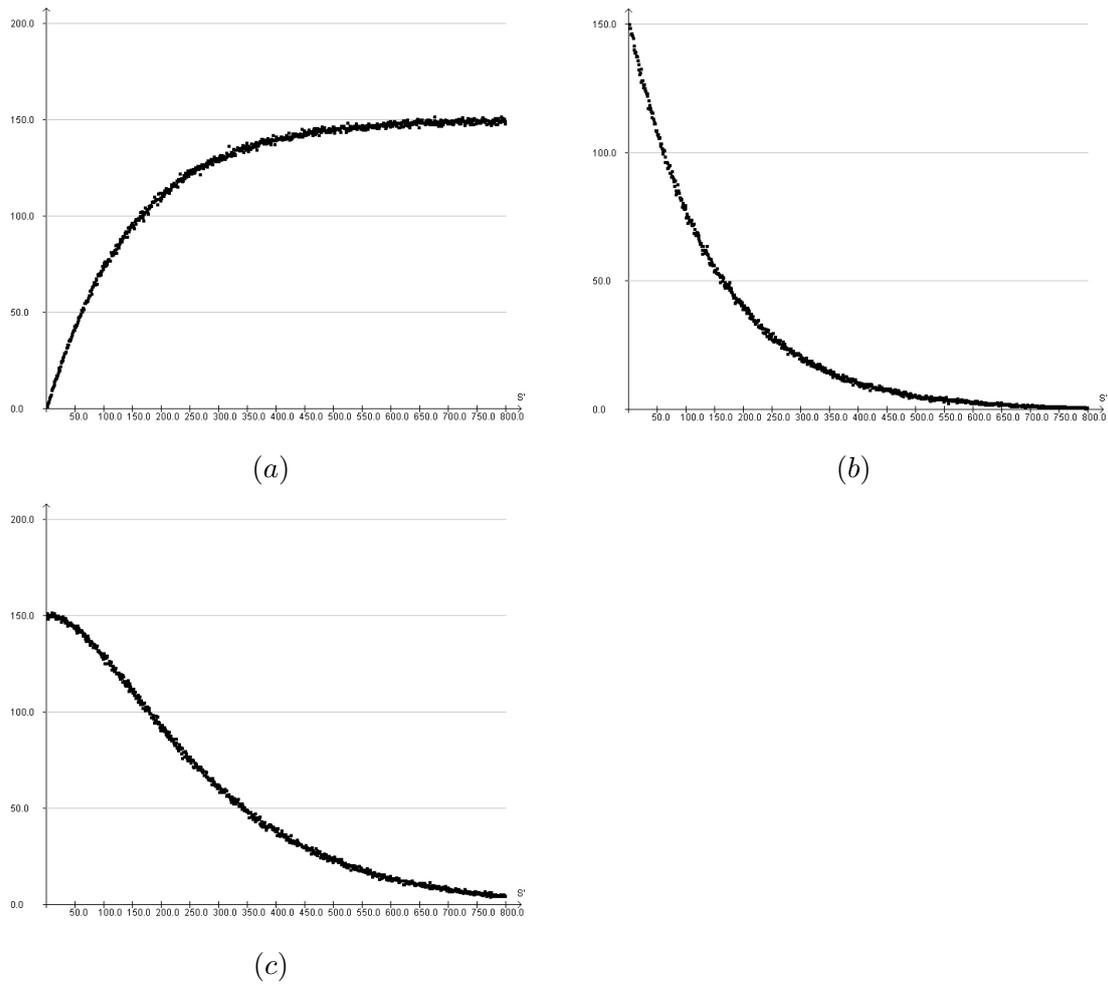


Abbildung 6.28: $\tilde{K}_{N=150}(S')$ bei Interferenzkonkurrenz, $sim = 50$: (a) mit positivem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter +**), (b) mit negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter -**) und (c) mit schwach negativem interspezifischem Einfluss (**Intra 2 & Inter - -**)

im Falle von (b)

$$R(N, S, S') = N e^{-\frac{S'}{N}} (1 - e^{-\frac{S}{N}}) \quad (6.52)$$

und im Falle von (c)

$$R(N, S, S') = (S' + N) e^{-\frac{S'}{N}} (1 - e^{-\frac{S}{N}}). \quad (6.53)$$

6.3.3.3 Gleichungen für die Populationsgrößen

An dieser Stelle ist eine wichtige Anmerkung zu machen: Die im Rahmen dieses Kapitels hergeleiteten Funktionsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen stellen nur für große Kästchenanzahlen N gute Näherungen für den Erwartungswert dar. Die Gründe dafür werden in Kapitel 6.4.2 genauer erläutert.

Mit den erzielten Ergebnissen der beiden vorangegangenen Abschnitte können wir nun für ein System zweier interagierender Spezies im Falle einer großen Kästchenanzahl N folgendes Differenzgleichungssystem angeben: Es seien r_1 und $r_2 \in \mathbb{R}_+$. Für $i_1, i_2 \in \{1, 2\}$ und $j_1, j_2 \in \{0, +, -, --\}$ sei **Intra i_1 & Inter j_1** das Reproduktionsmodell der Spezies 1 und **Intra i_2 & Inter j_2** das Reproduktionsmodell der Spezies 2, dann ist

$$S_1(t+1) = r_1 f_{i_1}(S_1(t)) g_{j_1}(S_2(t)), \quad (6.54)$$

$$S_2(t+1) = r_2 f_{i_2}(S_2(t)) g_{j_2}(S_1(t)) \quad (6.55)$$

mit

$$f_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, S \mapsto \begin{cases} S e^{-\frac{S}{N}}, & \text{falls } i = 1 \\ N(1 - e^{-\frac{S}{N}}), & \text{falls } i = 2 \end{cases} \quad (6.56)$$

und

$$g_j : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, S' \mapsto \begin{cases} 1, & \text{falls } j = 0 \\ 1 - e^{-\frac{S'}{N}}, & \text{falls } j = + \\ e^{-\frac{S'}{N}}, & \text{falls } j = - \\ e^{-\frac{S'}{N}} + \frac{S'}{N} e^{-\frac{S'}{N}}, & \text{falls } j = --. \end{cases} \quad (6.57)$$

6.3.3.4 Gleichungen für die Populationsdichten

In den Differenzgleichungen (6.55) für die Populationsgrößen kommt die Größe N vor, die für die Anzahl der Kästchen steht. Im Kästchenmodell dienen diese Kästchen der Abbildung

von Phänomenen, wie dichteabhängigen Effekten und Interaktionen von Individuen. In realen Systemen sind derartige abgegrenzte Areale hingegen in der Regel⁹ nicht zu finden. Im Folgenden soll daher eine mathematische Beschreibung hergeleitet werden, die ohne Kästchen auskommt.

Die Dichte einer Population, welche die durchschnittliche Individuenanzahl pro Flächeneinheit des Lebensraums beschreibt, ist eine natürliche Größe, die sich auch in realen Systemen bestimmen lässt. Die Gleichungen aus (6.55) lassen sich zu Gleichungen für die Populationsdichten umschreiben. Die durchschnittliche Populationsdichte der Spezies im Lebensraum lässt sich durch die Größen $X := \frac{S}{N}$ und $Y := \frac{S'}{N}$, also der Individuenanzahl, die im Schnitt auf ein Kästchen kommt, beschreiben. Daraus ergeben sich mit (6.55) die folgenden Gleichungen: Es seien r_1 und $r_2 \in \mathbb{R}_+$. Für $i_1, i_2 \in \{1, 2\}$ und $j_1, j_2 \in \{0, +, -, --\}$ sei **Intra i_1 & Inter j_1** das Reproduktionsmodell der Spezies 1 und **Intra i_2 & Inter j_2** das Reproduktionsmodell der Spezies 2, dann ist

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 F_{i_1}(X) G_{j_1}(Y) \\ Y(t+1) &= r_2 F_{i_2}(Y) G_{j_2}(X) \end{aligned} \tag{6.58}$$

mit

$$F_i : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, X \mapsto \begin{cases} X e^{-X}, & \text{falls } i = 1 \\ 1 - e^{-X}, & \text{falls } i = 2 \end{cases} \tag{6.59}$$

und

$$G_j : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+, X \mapsto \begin{cases} 1, & \text{falls } j = 0 \\ 1 - e^{-Y}, & \text{falls } j = + \\ e^{-Y}, & \text{falls } j = - \\ e^{-Y} + Y e^{-Y}, & \text{falls } j = --. \end{cases} \tag{6.60}$$

6.4 Eignung der deterministischen Näherungen

Bei den Differenzgleichungen handelt es sich um deterministische Näherungen der stochastischen Prozesse im Kästchenmodell. Die damit einhergehenden Einschränkungen wollen wir in diesem Abschnitt beleuchten. Wir werden dabei auf die Auswirkungen des Informationsverlusts, der sich aus dem Übergang zu Erwartungswerten ergibt, eingehen. Weiter werden wir eine zusätzliche Einschränkung diskutieren, die bei der Bestimmung der Erwartungswerte anhand des Reproduktionstools, auftritt.

⁹Ausnahmen sind tatsächlich diskretisierte Lebensräume, wie Brutplätze oder Waben eines Bienenstocks.

6.4.1 Stochastisches versus deterministisches Modell

In Kapitel 6.1 haben wir bereits festgestellt, dass die auf Erwartungswerten beruhenden Differenzgleichungen die Simulationen nur bedingt beschreiben können, da es sich bei ihnen um deterministische Modelle handelt. Die auf dem stochastischen Kästchenmodell basierenden Simulationen sind **stochastische Prozesse**. Für einen stochastischen Prozess gibt es trotz gleicher Startbedingungen viele Entwicklungsmöglichkeiten. Dabei sind einige Entwicklungen mehr und andere weniger wahrscheinlich. Bei einem deterministischen Modell gibt es dagegen nur eine mögliche Entwicklung für eine feste Startbedingung. Ein deterministisches kann ein stochastisches Modell folglich nicht vollständig beschreiben sondern nur ein Teilproblem abbilden. Für uns ist es daher wichtig die deterministischen Modelle genau daraufhin zu prüfen, wie gut sie das entsprechende stochastische Modell abbilden. Im Folgenden diskutieren wir anhand einiger Beispiele inwiefern sich die Ergebnisse von stochastischem und deterministischem Modell unterscheiden können.

Dazu wollen wir zwei Ergebnisarten unterscheiden. Ein **quantitatives** Ergebnis gibt die konkreten Populationsgrößen pro Generation an. Im Gegensatz dazu steht ein **qualitatives** Ergebnis, welches sich auf die Entwicklung der Art bezüglich Überleben oder Aussterben bezieht. Dabei ist hier mit Überleben „Überleben über einen längeren Zeitraum“ gemeint. Im stochastischen Modell stirbt beispielsweise de facto jede Art mit Intra 1 irgendwann aus, da bei sehr vielen Simulationen irgendwann der Fall eintreffen wird, bei dem kein Kästchen von nur einem Individuum belegt ist. Trotzdem tritt dies für nicht allzu große Reproduktionsfaktoren bei den von uns durchgeführten Simulationen nur sehr selten auf, da die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens bei ausreichend kleinen Reproduktionsfaktoren in jeder einzelnen Generation sehr gering ist und wir in der Regel nur weniger als 1000 Generationen simulieren.

Wir wissen bereits, dass aufgrund der Unterschiede zwischen stochastischen und deterministischen Modellen die Ergebnisse der beiden Modellarten quantitativ nicht übereinstimmen können. Daher beschränken wir uns auf den Vergleich der qualitativen Ergebnisse: Je häufiger die Ergebnisse des deterministischen Modells mit denen des stochastischen Modells qualitativ übereinstimmen, umso besser eignet das deterministische Modell sich zur Beschreibung des stochastischen Modells.

6.4.1.1 Abweichung der qualitativen Ergebnisse

Im Folgenden betrachten wir ein Beispiel bei dem das qualitative Ergebnis von deterministischem und stochastischem Modell nicht übereinstimmen.

Aufgabe

Untersuchen Sie die Entwicklung des Systems mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -** für die Reproduktionsfaktoren $r_1 = 4$ und $r_2 = 6$ anhand der Simulationssoftware und der Differenzgleichungen. Stellen Sie dazu die durch die Differenzgleichungen beschriebene Populationsentwicklung mit Hilfe eines Tabellenkalkulationsprogramms in einem Koordinatensystem dar! Vergleichen Sie diese mit Simulationsergebnissen anhand der Simulationssoftware! Erklären Sie Ihre Beobachtungen!

Es zeigt sich, dass es bei den Simulationen anhand der Software zum Aussterben kommt, bei den Differenzgleichungen allerdings nicht. Die qualitativen Ergebnisse der beiden Modellarten stimmen bei diesem System folglich nicht überein. Der Grund dafür ist folgender: Das deterministische Modell beschreibt den Erwartungswert für die Populationsgröße jeder Generation. Dieser ist für beide Generationen stets größer als Null. Bei den Simulationen kommt es aufgrund der Abhängigkeit vom Zufall zu unterschiedlich starken Streuungen um diesen Erwartungswert. Tritt eine ausreichend starke Abweichung nach unten auf, so wird die Populationsdichte Null angenommen und die Art stirbt aus. Ein solches Phänomen bezeichnet man als stochastischen Effekt.

6.4.1.2 Überlebenschancen

Wir haben in Kapitel 5 aus Teil II bereits Systeme kennen gelernt, bei denen für verschiedene Simulationsdurchläufe zu den gleichen Einstellungen, also gleichen Reproduktionsfaktoren und gleichen Startwerten, unterschiedliche qualitative Ergebnisse erzielt wurden.

Beispielsweise im Falle bestimmter Systeme, bei denen es zur Exklusion kommt, besteht für beide Arten eine gewisse Überlebenschance, die weder null noch hundert Prozent beträgt (vgl. Kapitel 5.2). Dabei kann diese Überlebenschance für die eine Art größer als für die andere sein. Dementsprechend wird eine Art bei wiederholten Simulationen häufiger als die andere überleben.

Eine Differenzgleichung kann den Umstand, dass eine Art nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit überlebt, nicht abbilden. In einem deterministischen Modell gibt es nur Überlebenschancen von hundert oder null Prozent. Für gleiche Parameter wird die Entwicklung der Population hier immer gleich ausfallen.

Aufgabe

In Kapitel 5.2.1 aus Teil II haben wir festgestellt, dass im Falle des Reproduktionsmodells **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -** bei gleichen Reproduktionsfaktoren und gleichen Startwerten Exklusion stattfindet, wobei beide Arten die

gleiche Überlebenschance haben. Das bedeutet, dass bei mehreren Simulationen beide Arten ungefähr gleich oft sterben bzw. überleben. Stellen Sie Vermutungen dazu an, wie die Entwicklung der beiden Arten aussieht, wenn sie anhand der entsprechenden Differenzgleichungen beschrieben wird.

Da die Differenzgleichungen immer den Erwartungswert für die Populationsdichten angeben, wird sich eine Entwicklung zeigen, bei der beide Arten überleben. Es gibt ungefähr so viele Simulationen, bei denen eine Art ausstirbt, wie solche, bei denen diese Art überlebt und somit eine positive Populationsdichte hat. Damit ergibt sich ein positiver Erwartungswert. Darüber hinaus wird die Populationsentwicklung beider Arten für die Differenzgleichung sogar identisch sein, da für beide Arten alle Parameter gleich sind.

Dies ist ein extremes Beispiel für den Fall, dass sich das deterministische Modell schlecht zur Beschreibung des stochastischen Modells eignet.

6.4.2 Problematik von kleinen Kästchenanzahlen

Eine weitere Einschränkung beim Übergang vom deterministischen zum stochastischen Modell ergibt sich bei der Bestimmung der Erwartungswerte für die Anzahl der Reproduktionen anhand von Simulationen. Die anhand des Reproduktionstools hergeleiteten Funktionsvorschriften beschreiben die Erwartungswerte für die mittels Simulation erzielten Graphen nur dann zutreffend, wenn die Feldgröße N ausreichend groß gewählt wurde. Eine Erklärung für dieses Phänomen kann auf Schulniveau nicht gegeben werden. Der Vollständigkeit halber soll an dieser Stelle trotzdem eine Begründung erfolgen: Eine stets zutreffende mathematische Beschreibung für die Erwartungswerte der Individuenanzahlen, wurde in Kapitel 6.3 (Gleichung (6.18)) mit Mitteln der Stochastik hergeleitet. Dabei wurde ausgenutzt, dass die Anzahl der Individuen, die bei der zufälligen Verteilung (Gleichverteilung, da jedes Kästchen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit von einem bestimmten Individuum besetzt wird.) der Individuen auf dem Feld in ein bestimmtes Kästchen fallen, binomialverteilt ist. Im Falle großer Kästchenanzahlen kann die Binomialverteilung durch eine Poissonverteilung angenähert werden. In (6.55) sind die mit dem Reproduktionstool hergeleiteten Gleichungen dargestellt. Eine Herleitung der Reproduktionsfunktion mittels Stochastik, bei der statt der Binomialverteilung eine Poissonverteilung angenommen wird, führt ebenfalls zu den Gleichungen (6.55). Eine Poissonverteilung lässt sich allerdings bei einer kleinen Kästchenanzahl nicht annehmen. Daher stellen die Gleichungen nur im Falle einer großen Kästchenanzahl eine gute Näherung dar.

Teil III

Weitergehende Fragestellungen und Probleme

Einleitung

Dieser Teil der Arbeit stellt eine Fortführung des Teils II dar und richtet sich ebenfalls in erster Linie an Schüler. Darüber hinaus sollen die folgenden Inhalte Lehrern als Anregung für Projekte anhand des bereitgestellten Unterrichtsmaterials dienen.

In Teil II haben wir mathematische Beschreibungen für die unterschiedlichen im Rahmen dieser Arbeit betrachteten Systeme hergeleitet. Dabei handelte es sich um Differenzgleichungen, deren Lösungen zu bestimmten Startwerten für jede Generation die Populationsgröße bzw. -dichte angeben. Wie in Teil II¹ bereits erwähnt, bietet die Arbeit mit den Differenzgleichungen mehrere Vorteile gegenüber den Simulationen anhand des Kästchenmodells. Zum Beispiel können durch mathematische Analysen der Gleichungen Aussagen für ganze Parameterbereiche erzielt werden. Simulationen anhand der Software hingegen können nur für konkrete Parameterwerte durchgeführt werden. Weiter geben Simulationen immer nur für eine beschränkte Anzahl an Generationen Auskunft, Prognosen die das Überleben einer Art vorhersagen, stützen sich bei den Simulationen stets nur auf eine beschränkte Anzahl an Generationen. Im Rahmen von Grenzwertbetrachtungen können wir anhand der Gleichungen hingegen Aussagen bezüglich aller Generationen herleiten. Somit eignen sich die mathematischen Analysen auch dazu, Prognosen aus den Simulationen anhand der Software zu stützen.

Im Folgenden werden einige der hergeleiteten Differenzgleichungen mit analytischen Methoden untersucht. Dabei werden wir exemplarisch nur einige wenige Systeme unter ausgewählten Gesichtspunkten betrachten. Das Modell bietet Material für Untersuchungen, die weit über die im Folgenden vorgestellten Inhalte hinausgehen. So könnten viele verschiedene Systeme mit ein oder zwei Populationen anhand diverser Fragestellungen analysiert werden. Bei den folgenden Untersuchungen werden wir sehen, dass ihre Ergebnisse auf bekann-

¹am Anfang des Kapitels 6

te biologische Phänomene, wie die dichteabhängige Populationsregulation, das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip oder den Allee-Effekt hinweisen.

Aus dem Kapitel 6.4 von Teil II wissen wir, dass das deterministische Modell eine Vereinfachung des stochastischen Modells darstellt und somit auch die Ergebnisse der Modelle voneinander abweichen können. Daher wollen wir im Folgenden die anhand der Differenzgleichungen erzielten Ergebnisse stets mit Simulationen vergleichen.

Weiter werden wir uns auf Untersuchungen für Reproduktionsfaktoren größer eins beschränken, da es sich bei kleineren Reproduktionsfaktoren, wie zu Beginn von Kapitel 5 aus Teil II erwähnt, um biologisch uninteressante Fälle handelt.²

Zunächst führen wir im zweiten Kapitel selbst mathematische Analysen, die im Rahmen der Schulmathematik möglich sind, durch. Wir untersuchen die Entwicklung von Populationen unter intraspezifischer Konkurrenz, Räuber-Beute Systeme auf Gleichgewichtszustände und weitere Systeme bezüglich des Konkurrenz-Ausschluss-Prinzips.

Im folgenden Kapitel wollen wir uns Analysen zuwenden, die sich teilweise nicht mehr auf Schulniveau durchführen lassen. Die anhand des Kästchenmodells hergeleiteten Differenzgleichungen werden von Llibre, Pantazi, Roeckerath und Walcher [31] in einer fachwissenschaftlichen Veröffentlichung untersucht. Wir werden uns den Ergebnissen dieser Arbeit bezüglich eines bestimmten symbiotischen Systems zuwenden. Zunächst werden wir, dort wo es die Mittel der Schulmathematik zulassen, mathematische Begründungen für die Ergebnisse der Veröffentlichung entwickeln. Anschließend werden wir ebenfalls auf Schulniveau im Rahmen weiterführender mathematischer Analysen Prognosen für die Entwicklung des Systems herleiten.

Im letzten Kapitel befassen wir uns mit Erfolgsstrategien für Arten, die durch eine andere Art geschwächt werden. Wir wollen herausfinden, welche Veränderungen zu einer verbesserten Situation für die unterlegene Art führen könnten. Dazu werden wir Simulationen mit der Software durchführen und wie im vorangegangenen Kapitel Ergebnisse heranziehen, die aus Analysen an den Differenzgleichungen anhand von fortgeschrittenen mathematischen Methoden stammen.

²Auf eine mathematische Begründung dieser Aussage wird an dieser Stelle verzichtet.

Schulmathematik in sinnvollen Anwendungen

Im Mathematikunterricht der Oberstufe spielen Kurvendiskussionen eine zentrale Rolle. Es werden Nullstellen bestimmt, Extremwerte ausgerechnet, Monotonieuntersuchungen durchgeführt, Grenzwerte bestimmt, usw. Häufig wird die durchzuführende Kurvendiskussion in einen Sachzusammenhang gestellt (vgl. zum Beispiel die Aufgaben im Zentralabitur NRW [44]). Dabei handelt es sich allerdings nicht selten um eingekleidete Aufgaben, bei denen der Sachzusammenhang erfunden wurde, um ein bestimmtes mathematisches Problem bearbeiten zu lassen.

In diesem Kapitel wollen wir die im Rahmen dieser Arbeit betrachteten Systeme bezüglich ihrer Entwicklung untersuchen. Dazu verwenden wir die im vorangegangenen Teil hergeleiteten Differenzgleichungen. Für diese Untersuchungen werden Kurvendiskussionen durchzuführen sein. Die Notwendigkeit ihrer Durchführung ergibt sich hier also aus der biologischen Fragestellung, anstatt dass die Kurvendiskussion lediglich in einen biologischen Kontext eingekleidet auftaucht.

Bei den Simulationen aus Teil II haben wir gesehen, dass sich die Populationsgrößen häufig nach einigen Generationen einem festen Wert nähern. Man sagt dazu, dass die Systeme einen **Gleichgewichtszustand** anstreben. Im Folgenden werden wir uns mit Systemen mit nur einer Spezies, mit Räuber-Beute-Beziehung und mit Konkurrenz-Beziehung befassen und anhand ihrer Differenzgleichungen untersuchen, in welchen Fällen sie Gleichgewichtszustände anstreben.

2.1 Intraspezifische Konkurrenz

In Teil I¹ wurde intraspezifische Konkurrenz und ihre Wirkung auf das Wachstum einer Population vorgestellt. Intraspezifische Konkurrenz kann durch Regulation der Populationsdichte zum Erhalt einer Population beitragen. Dabei kann sie in unterschiedlichen Ausprägungen zum Beispiel indirekt in Form von Ausbeutungskonkurrenz oder direkt in Form von Interferenzkonkurrenz auftreten.

Im folgenden Abschnitt wollen wir uns mit intraspezifischer Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz bei Populationen ohne interspezifische Einflüsse befassen. Anhand des Kästchenmodells lässt sich eine solche Population mit Ausbeutungskonkurrenz durch das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** und eine Population mit Interferenzkonkurrenz durch das Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter 0** beschreiben.

In Teil II² wurden Simulationen für Systeme mit diesen beiden intraspezifischen Konkurrenztypen durchgeführt. Dabei konnten wir in beiden Fällen eine dichteabhängige Populationsregulation feststellen. Für kleine Reproduktionsfaktoren kam es meist nach einigen Generationen zu einer Annäherung an einen konstanten Wert. Im Falle der Ausbeutungskonkurrenz kam es bei steigendem Reproduktionsfaktor zu immer stärker werdenden Schwankungen. Bei ausreichend großem Reproduktionsfaktor starb die Population aus. Bei Interferenzkonkurrenz wurde grundsätzlich nach einiger Zeit ein nahezu konstanter Wert erreicht. Zum Aussterben kam es folglich nie.

Im Folgenden soll untersucht werden, ob sich das in den Simulationen gezeigte Verhalten auch bei den deterministischen Modellen der oben genannten Systeme widerspiegelt. In Teil II³ wurden Differenzgleichungen zur Beschreibung der Populationen mit den oben angegebenen Reproduktionsmodellen hergeleitet. Sie lassen sich anhand von (6.58) aus Teil II angeben: Die Gleichung

$$X(t+1) = r X(t) e^{-X(t)} \quad (2.1)$$

mit $r > 1$ beschreibt die Entwicklung einer Population mit Ausbeutungskonkurrenz und die Gleichung

$$X(t+1) = r (1 - e^{-X(t)}) \quad (2.2)$$

¹Kapitel 3.1.3

²Kapitel 5.1

³Kapitel 6.3.1

mit $r > 1$ die Entwicklung einer Population mit Interferenzkonkurrenz.

Nun wollen wir anhand von mathematischen Analysen Informationen darüber erlangen, ob die deterministischen Modelle ebenfalls die ökologischen Phänomene abbilden. Dazu werden wir also die beiden Gleichungen (2.1) und (2.2) untersuchen. Wir werden sehen, dass uns dabei vor allem die aus dem Schulunterricht wohl bekannte Kurvendiskussion nützen wird.

2.1.1 Bestimmung eines Populationsgleichgewichts - Lösen von Gleichungen

Unter idealisierter Betrachtung ist eine Population im Gleichgewicht oder im Gleichgewichtszustand, wenn sich ihre Individuenanzahl nicht mehr ändert.⁴ Liegt eine Differenzgleichung $X(t+1) = f(X(t))$ zur Beschreibung eines Systems vor, so äußert sich ein Gleichgewichtszustand demnach dadurch, dass $X(t+1) = X(t)$ für alle Generationen t gilt. Um die Gleichgewichtszustände der beiden Systeme zu bestimmen, müssen wir also die Gleichungen

$$X = r X e^{-X} \quad (2.3)$$

und

$$X = r (1 - e^{-X}) \quad (2.4)$$

lösen.

Eine Lösung einer solchen Gleichungen wird als **Fix-** oder **Gleichgewichtspunkt** der zugehörigen Differenzgleichung bezeichnet. Je nach Art der Differenzgleichung kann die Ermittlung von Gleichgewichtspunkten schwierig sein.

Für Gleichung (2.1) lassen sie sich einfach durch Auflösen der Gleichung (2.3) nach X bestimmen:

$$\begin{aligned} X &= r X e^{-X} \\ \Leftrightarrow 0 &= X(r e^{-X} - 1) \\ \Leftrightarrow X &= 0 \text{ oder } X = \ln(r). \end{aligned} \quad (2.5)$$

Für die Population mit Ausbeutungskonkurrenz gibt es also zwei mögliche Gleichgewichte $X_0 = 0$ und $X_1 = \ln(r)$. Da die Gleichgewichtspunkte Populationsdichten beschreiben, dürfen sie nicht negativ sein. Dies ist für $X_1 = \ln(r)$ der Fall, da $r > 1$ ist.

Im Falle der Differenzgleichung (2.2) lassen sich die Gleichgewichtspunkte nicht auf diese Art bestimmen. Hier kann das Anfertigen einer Zeichnung von Hand oder mit Hilfe eines Computeralgebrasystems helfen. Gezeichnet werden müssen die durch die linke und die rechte

⁴Eine solche Situation tritt bei realen Populationen nur näherungsweise, in der Form, dass sich Populationsgrößen kaum ändern, auf. Eine Ausnahme stellt das Aussterben einer Population dar.

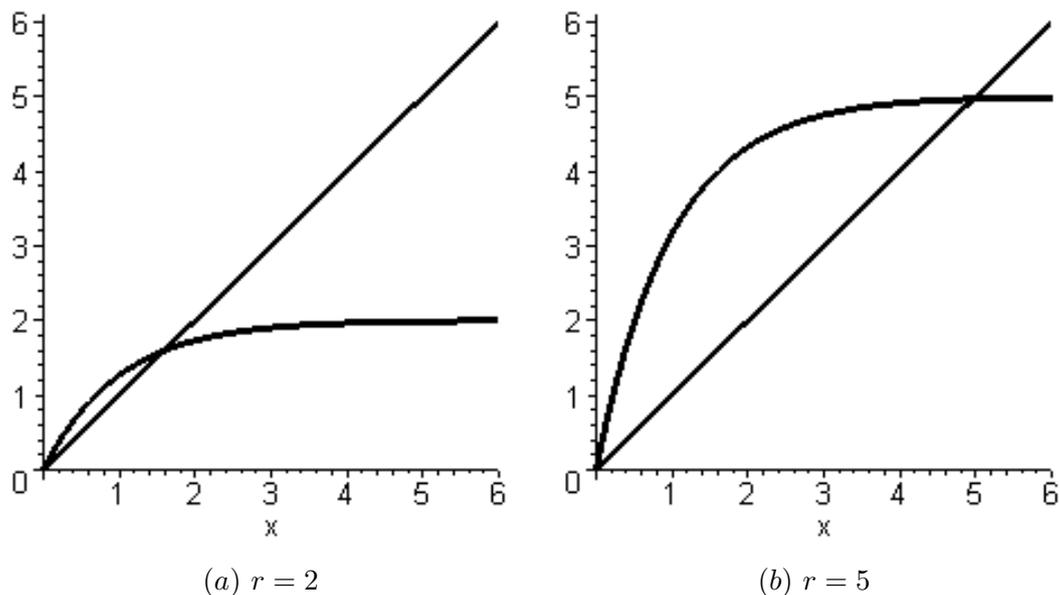


Abbildung 2.1: Bestimmung der Gleichgewichtspunkte von (2.2) für verschiedene r

Seite der Gleichung (2.4) definierten Funktionsgraphen $x \mapsto x$ und $x \mapsto r(1 - e^{-x})$ (vgl. Abbildung 2.1). Dort wo sich die beiden Graphen schneiden, ist die Gleichung (2.4) erfüllt. Die Abbildung 2.1 zeigt, dass es im Falle von $r = 2$ bzw. $r = 5$ den Gleichgewichtspunkt $X_0 = 0$ und einen weiteren positiven Gleichgewichtspunkt X_1 gibt.

2.1.2 Untersuchung mit Methoden der Analysis

Anhand einer Zeichnung kann man die Differenzgleichung (2.2) nur für konkrete Werte von r auf Gleichgewichtspunkte untersuchen, da mit r auch der Graph von $x \mapsto r(1 - e^{-x})$ variiert.

Um zu überprüfen, ob $X_1 > 0$ für alle $r > 1$ existieren, muss man die Gleichung (2.4) auf anderem Wege bezüglich ihrer Lösungen untersuchen. Wenn man zeigen kann, dass es mindestens ein positives X gibt, welches die Gleichung löst, dann wurde damit bereits nachgewiesen, dass das Erreichen eines positiven Gleichgewichtszustandes für die Population möglich ist. Dieses Ziel wollen wir nun verfolgen. Bei der folgenden Untersuchung hilft die aus dem Schulunterricht wohlbekannte Kurvendiskussion.

2.1.2.1 Wofür braucht man Kurvendiskussionen?

Zunächst halten wir fest, dass $X = r(1 - e^{-X})$ genau dann erfüllt ist, wenn $0 = r(1 - e^{-X}) - X$ erfüllt ist. Die Lösungen der Gleichung $X = r(1 - e^{-X})$ sind daher die Nullstellen der

Funktion

$$G : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, x \mapsto r(1 - e^{-x}) - x \quad (2.6)$$

für $r \in (1, \infty)$.

Man kann also nachweisen, dass eine Gleichung $f(x) = 0$ bzw. $f(x) = c$ lösbar ist, indem man die Funktion f auf Nullstellen bzw. c -Stellen⁵ untersucht. Eine Untersuchung der Funktion f anhand einer Kurvendiskussion kann Informationen über mögliche Null- oder c -Stellen liefern. Daher kann eine Kurvendiskussion folglich beim Lösen von Gleichungen helfen.

Um nun (2.6) auf Nullstellen zu untersuchen, machen wir uns den so genannten **Zwischenwertsatz** zunutze.

Zwischenwertsatz

Eine Funktion f , die auf einem Intervall $[a, b]$ stetig ist, nimmt auf diesem Intervall jeden Wert zwischen $f(a)$ und $f(b)$ mindestens einmal an. Ist die Funktion f auf dem Intervall $[a, \infty)$ stetig und es existiert $c = \lim_{x \rightarrow \infty} f(x)$, so nimmt f auf diesem Intervall jeden Wert zwischen $f(a)$ und c mindestens einmal an.

Die Aussage des Zwischenwertsatzes ist von der Anschauung her plausibel (vgl. Abbildung 2.2). Bigalke und Köhler [5]⁶ stellen eine anschauliche Beweisidee vor. Ein formaler Beweis, wie er in Mathematik-Vorlesungen an der Universität durchgeführt wird, ist nicht einfach und wird an dieser Stelle ausgelassen (siehe dazu Barner und Flohr [2]).

Aufgabe

Versuchen Sie, mit Hilfe des Zwischenwertsatzes die Existenz einer positiven Nullstelle nachzuweisen! Welche Funktionswerte werden angenommen? Ist die Null einer dieser Funktionswerte?

Einsetzen von $X_0 = 0$ in G zeigt, dass X_0 eine Nullstelle von G ist. Um herauszufinden, ob G eine weitere Nullstelle besitzt, werden wir nun mit Hilfe des Zwischenwertsatzes bestimmen, welche Funktionswerte von G angenommen werden und überprüfen, ob die Null darunter ist. Um den Zwischenwertsatz anwenden zu können, müssen wir zunächst klären, ob G stetig ist. Es ist bekannt, dass $x \rightarrow x$ und $x \rightarrow e^{-x}$ auf \mathbb{R} stetige Funktionen sind. G ist eine aus $x \rightarrow x$ und $x \rightarrow e^{-x}$ anhand der Grundrechenarten zusammengesetzte Funktion, und damit ebenfalls stetig auf \mathbb{R} (vgl. Bigalke und Köhler [5]⁷). Um nun anhand des Zwischenwertsatzes herauszufinden, welche Funktionswerte angenommen werden, überprüfen wir, ob es

⁵Eine Funktion hat eine c -Stelle, wenn mindestens ein a existiert für das $f(a) = c$ gilt.

⁶S. 29

⁷S. 27

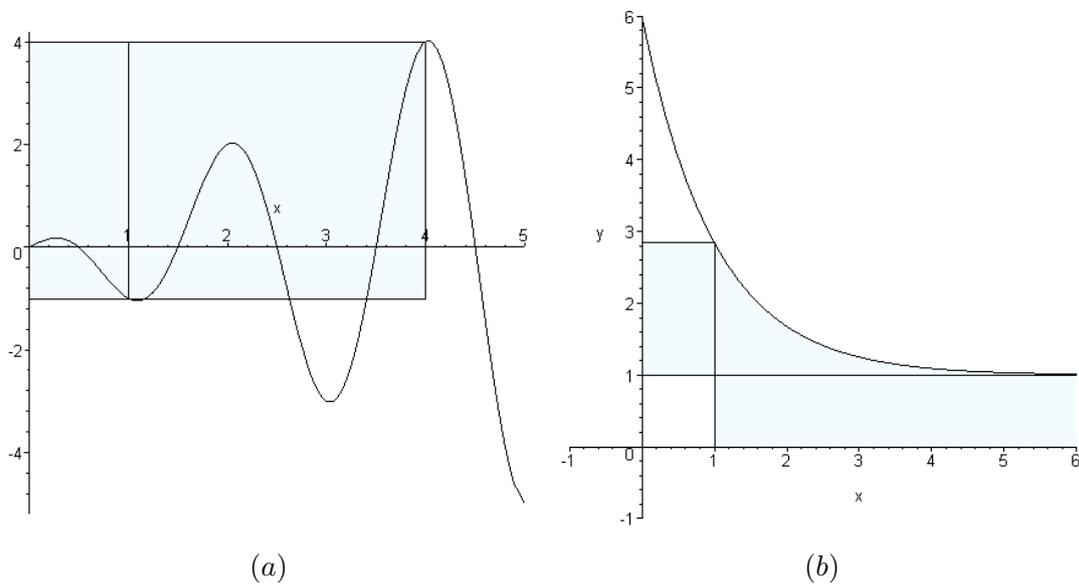
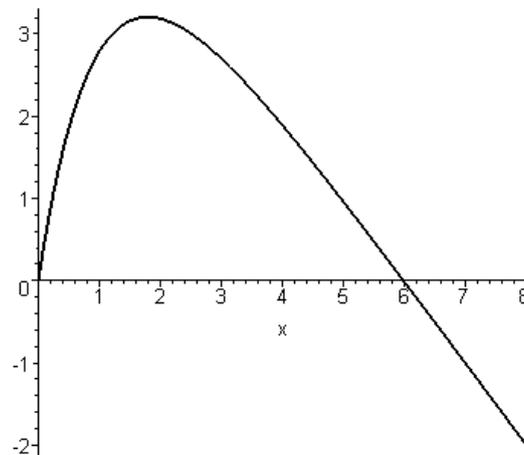


Abbildung 2.2: Beispiele zum Zwischenwertsatz: (a) $f(x) = \cos(x \cdot \pi)x$ ist auf dem Intervall $[1, 4]$ stetig und nimmt auf diesem Intervall jeden Wert zwischen $f(1) = -1$ und $f(4) = 4$ mindestens ein mal an. (b) $f(x) = 1 + 5e^{-x}$ ist auf dem Intervall $[1, \infty)$ stetig und es gilt $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x) = 1$. Daher nimmt f jeden Wert zwischen 1 und $f(1) \approx 2.84$ mindestens ein mal an.

Abbildung 2.3: Graph der Funktion G für $r = 6$

eine kleinste obere bzw. eine größte untere Schranke gibt bzw., ob die Funktion gegen $\pm\infty$ strebt. Dazu untersuchen wir sie auf lokale Extremstellen und ihr Verhalten für $x \rightarrow \infty$. Die erste Ableitung ist $G'(x) = re^{-x} - 1$. Die einzige Nullstelle von G' ist $x = \ln(r)$. Weiter gilt $G'(x) > 0$ für $x < \ln(r_1)$ und $G'(x) < 0$ für $\ln(r_1) < x$. Daher ist G streng monoton steigend für $x < \ln(r_1)$, streng monoton fallend für $\ln(r_1) < x$ und besitzt ein globales Maximum bei $x = \ln(r)$ mit dem Funktionswert $G(\ln(r)) = r - 1 - \ln(r)$. Dabei ist $G(\ln(r)) = r - 1 - \ln(r)$ positiv, da G eine Nullstelle bei $x = 0 < \ln(r)$ besitzt und auf $(-\infty, \ln(r))$ streng monoton steigt. Weiter gilt $\lim_{x \rightarrow \infty} G(x) = \lim_{x \rightarrow \infty} r(1 - e^{-x}) - x = -\infty$. Damit nimmt G laut Zwischenwertsatz alle Funktionswerte zwischen $-\infty$ und $r - 1 - \ln(r) > 0$ und somit auch den Funktionswert 0 an.

Damit ist gezeigt, dass die Gleichung (2.2) neben X_0 noch einen positiven Gleichgewichtspunkt $X_1 \in (a, b)$ hat. Wir haben also die **Existenz** der Gleichgewichtspunkte X_0 und X_1 nachgewiesen. Haben wir auch Informationen bezüglich der **Eindeutigkeit** der Gleichgewichtspunkte erzielt? Eindeutigkeit bedeutet in diesem Zusammenhang, dass es keine weiteren positiven Gleichgewichtspunkte neben X_0 und X_1 gibt.

2.1.2.2 Was nützen Monotonieuntersuchungen?

Wir haben oben festgestellt, dass wir Informationen über die Lösungen einer Gleichung erhalten können, indem wir eine bestimmte Funktion auf ihre Nullstellen oder c-Stellen untersuchen. Durch die Untersuchung dieser Funktion auf die Anzahl ihrer Nullstellen, erhalten wir also auch Informationen über die Anzahl der Lösungen der Gleichung. Die Anzahl der

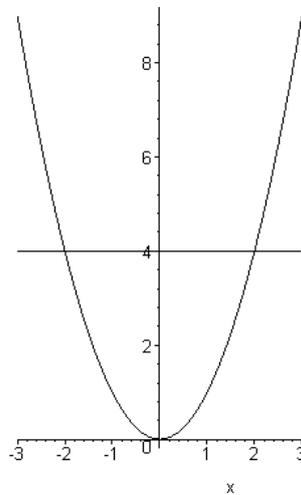


Abbildung 2.4: Beispiel strenge Monotonie und c -Stellen: $f(x) = x^2$ ist auf $(-\infty, 0)$ streng monoton fallend und nimmt den Wert $c = 4$ genau einmal an. f ist auf $(0, \infty)$ streng monoton steigend und nimmt den Wert $c = 4$ genau einmal an.

Lösungen von (2.4) entsprechen folglich der Anzahl der Nullstellen von (2.6).

Aufgabe

Kann die Populationsdichte noch ein anderes Gleichgewicht als X_0 oder X_1 anstreben? Steckt in der oben durchgeführten Untersuchung zu der Existenz der Gleichgewichtspunkte auch eine Information bezüglich ihrer Eindeutigkeit?

Wir haben oben gezeigt, dass G streng monoton steigend für $x \in (-\infty, \ln(r))$ und streng monoton fallend für $x \in (\ln(r), \infty)$ ist. Im Falle strenger Monotonie gilt folgender Satz:

Strenge Monotonie und c -Stellen

Ist eine Funktion f auf einem Intervall streng monoton, so hat sie auf diesem Intervall höchstens eine c -Stelle.

Dieser Satz ist von der Anschauung her einleuchtend (vgl. Abbildung 2.4) und wird an dieser Stelle nicht bewiesen.

Da G auf $(-\infty, \ln(r))$ streng monoton steigend ist, ist $X_0 = 0$ die einzige Nullstelle in $(-\infty, \ln(r))$ und, da G auf $(\ln(r), \infty)$ streng monoton fallend ist, ist X_1 die einzige Nullstelle in $[\ln(r), \infty)$. Folglich sind X_0 und X_1 tatsächlich die einzigen Gleichgewichtspunkte der Differenzgleichung (2.2). Hier hilft uns also der Monotoniebegriff, um die Eindeutigkeit

von Gleichgewichtspunkten nachzuweisen. Wir wissen nun, dass, wenn die Populationsdichte ein Gleichgewicht anstrebt, es sich dabei nur um X_0 oder X_1 handeln kann.

2.1.2.3 Warum Termumformungen wichtig sind

Zur Bestimmung der Gleichgewichtspunkte haben wir in den vorangegangenen Abschnitten die Lösungen der Gleichung (2.4) bestimmt, indem wir die Funktion $G : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, x \mapsto r(1 - e^{-x}) - x$ mit $r \in (1, \infty)$ auf Nullstellen untersucht haben. Nun wollen wir einen anderen Zugang für die Bestimmung der Gleichgewichtspunkte betrachten. Um möglicherweise ein leichter zugängliches Problem zu erhalten, formulieren wir das Problem anhand der Äquivalenzumformung

$$X = r(1 - e^{-X}) \Leftrightarrow r = \frac{X}{1 - e^{-X}} \text{ für } X \neq 0. \quad (2.7)$$

um.

Aufgabe

Untersuchen Sie die Differenzgleichung (2.2) anhand der durch die Äquivalenzumformung in (2.7) erzielten Gleichung auf Gleichgewichtspunkte!

Dass $X_0 = 0$ ein Gleichgewichtspunkt von (2.2) ist, lässt sich direkt durch Einsetzen in (2.4) zeigen. Um weitere Gleichgewichtspunkte von (2.2) zu erlangen, muss eine Lösung von

$$r = \frac{X}{1 - e^{-X}} \quad (2.8)$$

bestimmt werden. Auch an dieser Stelle helfen die Mittel der Kurvendiskussion. Dieses Mal müssen wir die Funktion

$$K : (0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}, x \mapsto \frac{x}{1 - e^{-x}} \quad (2.9)$$

(vgl. Abbildung 2.5) auf r -Stellen untersuchen, denn für $X > 0$ gilt $r = \frac{X}{1 - e^{-X}} \Leftrightarrow K(X) = 0$. Die Frage ist nun, ob und wie häufig K den Funktionswert r annimmt.

Es gilt $K'(x) = \frac{1 - e^{-x} + xe^{-x}}{(1 - e^{-x})^2} > 0$, da $0 < e^{-x} < 1$ für alle $x \in (0, \infty)$. Damit ist K streng monoton wachsend auf $(0, \infty)$. Außerdem gilt $\lim_{x \rightarrow \infty} K(x) = \lim_{x \rightarrow \infty} \frac{x}{1 - e^{-x}} = \infty$, da der Zähler gegen ∞ und der Nenner gegen eins strebt. Nun bleibt die Frage, welchen Wert K für $x \downarrow 0$ annimmt. Der Grenzwert $\lim_{x \downarrow 0} K(x) = \lim_{x \downarrow 0} \frac{x}{1 - e^{-x}}$ lässt sich nicht ohne weiteres bestimmen, da Zähler und Nenner beide gegen Null streben. An dieser Stelle hilft der

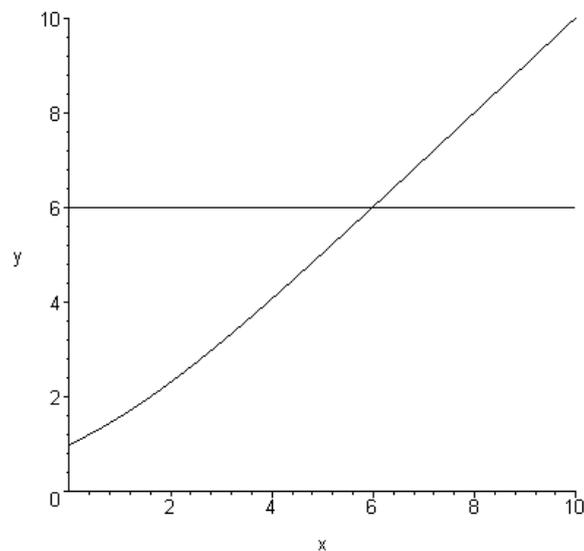


Abbildung 2.5: Graphen der Funktionen $x \rightarrow \frac{x}{1-e^{-x}}$ und $x \rightarrow r$ für $r = 6$

Satz von L'Hospital.

Es gilt

$$\lim_{x \rightarrow x_0} \frac{f(x)}{g(x)} = \lim_{x \rightarrow x_0} \frac{f'(x)}{g'(x)},$$

falls $\lim_{x \rightarrow x_0} f(x) = 0$, $\lim_{x \rightarrow x_0} g(x) = 0$ und $\lim_{x \rightarrow x_0} \frac{f'(x)}{g'(x)}$ existiert.

Dieser Satz ist nicht Standardstoff der gymnasialen Oberstufe. In einigen Schulbüchern wird er allerdings thematisiert (vgl. Jahnke und Wuttke [27]⁸).

Mit dem Satz von L'Hospital erhalten wir $\lim_{x \downarrow 0} K(x) = \lim_{x \downarrow 0} \frac{1}{e^{-x}} = 1$.

Da K als Kombination stetiger Funktionen stetig ist (vgl. Bigalke und Köhler [5]⁹), lässt sich der Zwischenwertsatz anwenden. Daher nimmt K im Intervall $(0, \infty)$ alle Werte aus $(1, \infty)$ mindestens ein mal an. Zusätzlich gilt, dass K auf $(0, \infty)$ streng monoton wachsend ist. Somit kann für jedes $r \in (1, \infty)$ nur genau ein $X_1 \in (0, \infty)$ mit $K(X_1) = r$ existieren. Damit ist gezeigt, dass die Differenzgleichung (2.2) neben $X_0 = 0$ genau einen weiteren Gleichgewichtspunkt hat.

Hier wurde durch die Umformulierung des Problems mit Hilfe der Äquivalenzumformung (2.7) ein einfacher zugängliches Problem erzeugt. Unter der Voraussetzung, dass der Satz von L'Hospital bekannt ist, lässt es sich in wenigen Schritten bearbeiten. Die Äquivalenzumformung liefert somit eine Arbeitserleichterung.

⁸S. 402ff.

⁹S. 27

2.1.3 Populationsentwicklung

Nun wissen wir, wie man Gleichgewichtspunkte bestimmen bzw. ihre Existenz und Eindeutigkeit nachweisen kann. Aber welche Bedeutung hat ein Gleichgewichtspunkt? Wenn im deterministischen Modell die Größe der Startpopulation gleich dem Gleichgewichtspunkt ist, dann wird sich die Populationsgröße nie ändern. In diesem Falle ist die Populationsentwicklung von Anfang an im Gleichgewicht. Was passiert aber, wenn man eine andere Startpopulation hat? Dieses lässt sich für die Gleichungen (2.1) und (2.2) mit so genannten „Treppen-“ oder auch „Spinnenwebendiagrammen“ überprüfen (vgl. Elaydi [14]). In solchen Diagrammen lässt sich die Entwicklung einer Population in Bezug auf ihre Gleichgewichte ablesen. Es wird nun anhand der Differenzgleichung (2.2) für den Reproduktionsfaktor $r = 5$ die Erstellung eines Spinnenwebendiagramms vorgestellt. Somit erhalten wir Informationen über die Entwicklung einer Population mit Interferenzkonkurrenz.

Treppen- bzw. Spinnenwebendiagramm

Angenommen wir wollen die Entwicklung einer Population mit der Differenzgleichung $X(t + 1) = f(X(t))$ für einen bestimmten Startwert $X(0)$ untersuchen. Wir suchen also die Lösung der Differenzgleichung $X(t + 1) = f(X(t))$ für den Startwert $X(0)$. Zunächst müssen der Funktionsgraph $X \mapsto f(X)$, der durch die rechte Seite der Differenzgleichung bestimmt ist, und die Winkelhalbierende also der Graph von $X \mapsto X$ in ein Koordinatensystem eingetragen werden (vgl. Abbildung 2.6). Gestartet wird mit dem Punkt $(X(0), 0)$. Dabei ist $X(0)$ bekanntlich die Dichte der Startpopulation (in Abbildung 2.6 ist $X(0)=1$).

1. Die vertikale Strecke zwischen den Punkten $(X(0), 0)$ und $(X(0), f(X(0)))$ wird eingetragen. Damit erhält man wegen $X(1) = f(X(0))$ bereits die Populationsdichte der ersten Generation. Es gilt also $(X(0), f(X(0))) = (X(0), X(1))$ (vgl. Abbildung 2.6, Schritt 1).
2. Im nächsten Schritt wird von dem Punkt $(X(0), X(1))$ die horizontale Strecke bis zum Schnitt mit der Winkelhalbierenden also bis zum Punkt $(X(1), X(1))$ eingetragen (vgl. Abbildung 2.6, Schritt 2).
3. Anschließend wiederholt sich die Prozedur (ab 1.), indem vom Punkt $(X(1), X(1))$ die vertikale Strecke bis zum Punkt $(X(1), f(X(1)))$ eingezeichnet wird (vgl. Abbildung 2.6, Schritt 3). Damit erhält man wegen $X(2) = f(X(1))$ die Populationsdichte der zweiten Generation. Es gilt also $(X(1), f(X(1))) = (X(1), X(2))$.

Was können wir nun an dem Diagramm ablesen? Wir wissen bereits, dass die Gleichgewichtspunkte einer Differenzgleichung an den Schnittpunkten des Graphen mit der Winkelhalbierenden liegen.

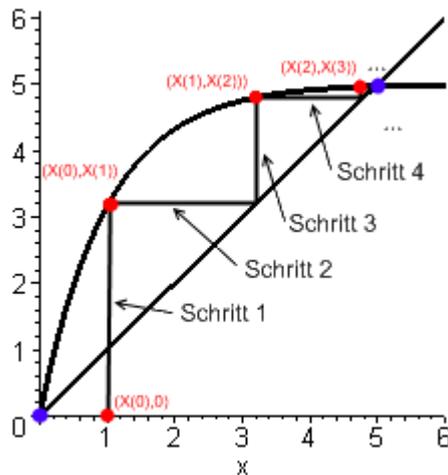


Abbildung 2.6: Spinnenwebendiagramm für eine Population mit Interferenzkonkurrenz und einem Reproduktionsfaktor von $r = 5$ (Differenzgleichung (2.2)).

bierenden im Spinnenwebendiagramm abgelesen werden können. In Abbildung 2.6 gibt es zwei Gleichgewichtspunkte $X_0 = 0$ und $X_1 > 0$ (markiert durch blaue Punkte). Weiter lässt sich erkennen, dass sich die Populationsdichte von Generation zu Generation immer mehr dem positiven Gleichgewichtspunkt nähert. Für den Startwert $X(0) = 1$ strebt die Populationsdichte folglich gegen ein Gleichgewicht, dessen Wert durch den Gleichgewichtspunkt angegeben werden kann. Für $X(0) = 1$ gilt somit $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = X_1$.

Aufgabe

Wie entwickelt sich eine Population mit Interferenzkonkurrenz im Falle von $r = 5$ für andere Startwerte? Wie entwickelt sich die Population im Falle von anderen Reproduktionsfaktoren? Vergleichen Sie Ihre Beobachtungen mit den oben beschriebenen Simulationsergebnissen!

Weitere Untersuchungen ergeben, dass im Falle von $r > 1$ die Population für alle positiven Startwerte gegen den positiven Gleichgewichtspunkt X_1 strebt. Einen Gleichgewichtspunkt gegen den alle Lösungen mit Startwerten aus der Nähe des Punktes streben, bezeichnen wir im Folgenden als **anziehend**. Wir bezeichnen einen Gleichgewichtspunkt als **abstoßend**, wenn er von keiner der Lösungen, die ihren Startwert in der Nähe des Punktes haben (abgesehen vom Gleichgewichtspunkt selbst), angestrebt wird. Unabhängig davon, wie nahe der Startwert an einem abstoßenden Gleichgewichtspunkt liegt, strebt die Lösung also stets von

dem Gleichgewichtspunkt weg.¹⁰ Nach diesen Definitionen ist X_1 folglich anziehend und X_0 abstoßend. Für positive Startwerte nähert sich die Populationsdichte folglich einem positiven Gleichgewichtszustand. Dieses Ergebnis stimmt mit dem Ergebnis aus den Simulationen überein.

Nun wollen wir die Populationsentwicklung im Falle von Ausbeutungskonkurrenz untersuchen. In Abbildung 2.7 sind Spinnenwebendiagramme für die Populationsentwicklung im Falle von $r = 6$ und $r = 10$ dargestellt. Wie wir bereits erarbeitet haben, gibt es im Falle von $r > 1$ zwei Gleichgewichtspunkte $X_0 = 0$ und $X_1 = \ln(r)$.

Im Diagramm für $r = 6$ lässt sich $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = X_1$ für $X(0) = 1$ ablesen. Die Population strebt folglich ein Gleichgewicht an. Es lässt sich leicht überprüfen, dass auch für andere Startwerte $X(0) \neq 0$ die Lösung den Gleichgewichtspunkt $X_1 = \ln(r)$ anstrebt. Es handelt sich also um einen anziehenden Gleichgewichtspunkt. Da X_0 von keinen Lösungen für Startwerte mit $X(0) \neq X_0$ angestrebt wird, ist er abstoßend.

Für $r = 10$ und $X(0) = 1,5$ schwankt die Population nach einigen Generationen zwischen einem großen und einem kleinen Wert hin und her (im Diagramm grün markiert). Ausprobieren verschiedener positiver Startwerte zeigt, dass dieses Verhalten für fast alle Lösungen zutrifft. Damit ist es egal, wie nahe man bei X_0 bzw. bei X_1 mit $X(0) \neq X_0$ bzw. X_1 startet, die zugehörige Lösung strebt stets von X_0 bzw. X_1 weg. Folglich sind X_0 und X_1 abstoßend.

Aufgabe

Vergleichen Sie die bereits anhand der Differenzgleichungen erzielten Ergebnisse mit den zu Beginn dieses Kapitels beschriebenen, anhand von Simulationen erzielten Ergebnissen. Führen sie weitere Untersuchungen anhand der Differenzgleichungen durch! Lassen sich die durch Simulation erzielten Ergebnisse anhand der Gleichungen bestätigen? Wo gibt es Unterschiede?

Anhand der Differenzgleichungen lässt sich ebenfalls zeigen, dass bei kleineren Reproduktionsfaktoren die Populationsentwicklung ebenfalls annähernd einen positiven Gleichgewichtszustand annimmt und sich bei steigendem Reproduktionsfaktor immer stärker werdende

¹⁰Für eindimensionale Differenzgleichungen gilt: Ein Gleichgewichtspunkt heißt stabil, wenn für jeden beliebig kleinen Korridor um den Gleichgewichtspunkt alle Lösungen mit Startwerten in der Nähe des Punktes stets innerhalb des Korridors verbleiben. Ein anziehender Gleichgewichtspunkt ist folglich stabil. Zusätzlich wird er von allen Lösungen angestrebt, deren Startwerte in seiner Nähe liegen. Ein Gleichgewichtspunkt, der nicht stabil ist, heißt instabil. In diesem Falle gibt es Lösungen, die von dem Gleichgewichtspunkt abgestoßen werden, obwohl ihre Startwerte beliebig nahe am Gleichgewichtspunkt liegen. Ein abstoßender Gleichgewichtspunkt ist demnach instabil, wobei er alle Lösungen mit Startwerten aus seiner Nähe abstößt.

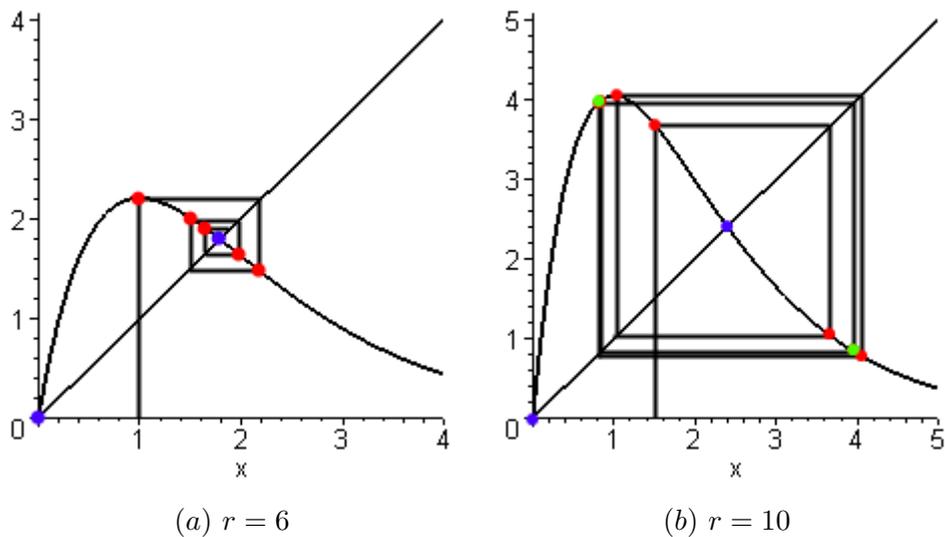


Abbildung 2.7: Spinnenwebendiagramme für eine Population mit Ausbeutungskonkurrenz.

Populationsschwankungen ergeben. Beim deterministischen Modell stirbt die Population allerdings bei sehr hohen Reproduktionsfaktoren nicht aus, sondern es ergeben sich nur sehr kleine Populationsdichten. Unter biologischen Gesichtspunkten kann man allerdings sehr kleine Werte als Aussterben werten und somit stimmen die Ergebnisse beider Modellarten wieder überein. Wir erhalten folglich auch im Falle der Ausbeutungskonkurrenz mit dem deterministischen und dem stochastischen Modell qualitativ ähnliche Ergebnisse für das Gesamtsystem.

2.2 Gleichgewichtszustände in Räuber-Beute-Systemen

Wir haben im vorangegangenen Kapitel gesehen, dass Gleichgewichtspunkte Informationen darüber liefern, welche Gleichgewichtszustände ein System zweier interagierender Populationen unter Umständen anstreben kann. Im Folgenden wollen wir die Gleichgewichtspunkte eines Räuber-Beute-Systems bestimmen. Wir werden untersuchen, welche Informationen sie uns über die mögliche Entwicklung der Populationen liefern und diese anhand von Simulationen mit der Software testen.

2.2.1 Hinweise auf Gleichgewichtszustände

Aufgabe

Untersuchen Sie das Räuber-Beute-System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter + / Intra 1 & Inter -** auf mögliche Gleichgewichtszustände für $r_1, r_2 > 1!$

Für das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter + / Intra 1 & Inter -** ergibt sich mit (6.58) aus Teil II das folgende deterministische Modell:

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 X(t) e^{-X(t)} (1 - e^{-Y(t)}), \\ Y(t+1) &= r_2 Y(t) e^{-Y(t)} e^{-X(t)}. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Wir untersuchen also (2.10) für $r_1, r_2 \in (1, \infty)$. Das System ist im Gleichgewicht, wenn sich die Populationsdichten von einer zur nächsten Generation nicht ändern: $X(t+1) = X(t)$ und $Y(t+1) = Y(t)$. Gesucht sind also Lösungen des nichtlinearen Gleichungssystems

$$\begin{aligned} X &= r_1 X e^{-X} (1 - e^{-Y}), \\ Y &= r_2 Y e^{-Y} e^{-X}. \end{aligned} \quad (2.11)$$

Dieses System unterscheidet sich vermutlich von den Gleichungssystemen, die Sie aus dem Mathematikunterricht kennen. Dort werden in der Regel ausschließlich lineare Gleichungssysteme behandelt, die sich mit dem Gauß-Algorithmus lösen lassen. Dabei führt die Anwendung des Algorithmus automatisch zu den Lösungen des Systems. Für unser nichtlineares Gleichungssystem (2.11) gibt es keinen derartigen Algorithmus. Hier müssen Lösungen durch geschickte Anwendung verschiedener Strategien bestimmt werden. Dabei können allerdings einige aus dem Gauß-Algorithmus bekannte Vorgehensweisen verwendet werden. Zum Beispiel kann eine Variable eliminiert werden, indem eine der Gleichungen nach dieser Variablen aufgelöst und in die andere Gleichung eingesetzt wird. Auch das aus dem Gauß-Algorithmus bekannte Kombinieren von Gleichungen (Addition und Subtraktion zweier Gleichungen, Multiplikation einer Gleichung mit einer reellen Zahl) kann zum Erfolg führen. Eine neue Strategie zur Elimination von Variablen, die wir im Folgenden auch anwenden werden, ist die Kombinationen von Gleichungen durch Multiplikation oder Division.

Aufgabe

Lösen Sie das Gleichungssystem (2.11)!

$X = 0$ ist offensichtlich eine Lösung der ersten Gleichung. Setzt man $X = 0$ in die zweite Gleichung ein, so ergibt sich die Gleichung $Y = r_2 Y e^{-Y}$. Es gilt $Y = r_2 Y e^{-Y} \Leftrightarrow 0 = Y(r_2 e^{-Y} - 1) \Leftrightarrow Y = 0$ oder $Y = \ln(r_2)$. Damit erhält man die Gleichgewichtspunkte $P_0 = (0, 0)$ und $P_1 = (0, \ln(r_2))$.

Weiter ist $Y = 0$ offensichtlich eine Lösung der zweiten Gleichung. Setzt man $Y = 0$ in die erste Gleichung ein, so ergibt sich $X = 0$. Damit erhalten wir wieder den Gleichgewichtspunkt P_0 .

Nun wollen wir überprüfen, ob es einen Gleichgewichtspunkt gibt, dessen Koordinaten beide

positiv sind. Wir betrachten also (2.11) für $X \neq 0 \neq Y$. Wir teilen die erste Gleichung durch X und die zweite Gleichung durch Y und erhalten

$$\begin{aligned} 1 &= r_1 e^{-X} (1 - e^{-Y}) \\ 1 &= r_2 e^{-Y} e^{-X}. \end{aligned} \quad (2.12)$$

Dies ist erlaubt, da $X \neq 0 \neq Y$.

Nun wollen wir Y eliminieren. Dazu lösen wir die zweite Gleichung nach Y auf, wodurch wir

$$Y = \ln(r_2) - X \quad (2.13)$$

erhalten und setzen dieses in die erste Gleichung von (2.12) ein. Wir erhalten $1 = r_1 e^{-X} (1 - \frac{e^X}{r_2})$. Auflösen dieser Gleichung nach X liefert die Lösung $X = -\ln(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2})$. Durch Einsetzen in (2.13) erhalten wir $Y = \ln(1 + \frac{r_2}{r_1})$. Es gibt folglich noch einen weiteren Gleichgewichtspunkt $P_2 = (-\ln(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}), \ln(1 + \frac{r_2}{r_1}))$.

Durch Division der ersten Gleichung aus (2.12) durch die zweite lässt P_2 sich auf noch einfacherem Wege bestimmen. Die Division bewirkt eine Elimination von X und führt zu der Gleichung

$$1 = \frac{r_1}{r_2} \frac{1 - e^{-Y}}{e^{-Y}}. \quad (2.14)$$

Auflösen nach Y ergibt $Y = \ln(1 + \frac{r_2}{r_1})$. Einsetzen von Y in die erste oder zweite Gleichung von (2.12) und Auflösen nach X führt zu $X = -\ln(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2})$.

Aufgabe

In welchem Fall haben Gleichgewichtspunkte keine biologische Relevanz? Geben Sie die genauen Bedingungen dafür an!

Da mit den Gleichgewichtspunkten Populationsdichten beschrieben werden, dürfen ihre Koordinaten nicht negativ sein. P_1 ist also nur biologisch interpretierbar, falls $\ln(r_2) > 0$ ist¹¹. Dies ist stets der Fall, da $r_2 > 1$.

Für P_2 muss $-\ln(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}) > 0$ und $\ln(1 + \frac{r_2}{r_1}) > 0$ gelten¹². Es gilt $-\ln(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}) > 0$ genau dann, wenn $0 < \frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2} < 1$ gilt. Dies ist genau dann der Fall, wenn $\frac{r_1}{r_1-1} < r_2$. Weiter gilt $\ln(1 + \frac{r_2}{r_1}) \geq 0$ genau dann, wenn $1 + \frac{r_2}{r_1} \geq 1$ gilt. Dies ist stets der Fall, da $r_1, r_2 > 1$ sind.

Aufgabe

Welche Informationen liefern die Gleichgewichtspunkte über das modellierte System?

¹¹Im Falle $\ln(r_2) = 0$ gilt $P_1 = P_0$

¹²Wäre die erste Koordinate von P_2 gleich 0, so wäre $P_2 = P_1$. Die zweite Koordinate kann nicht Null werden, da $1 + \frac{r_2}{r_1} > 1$ ist.

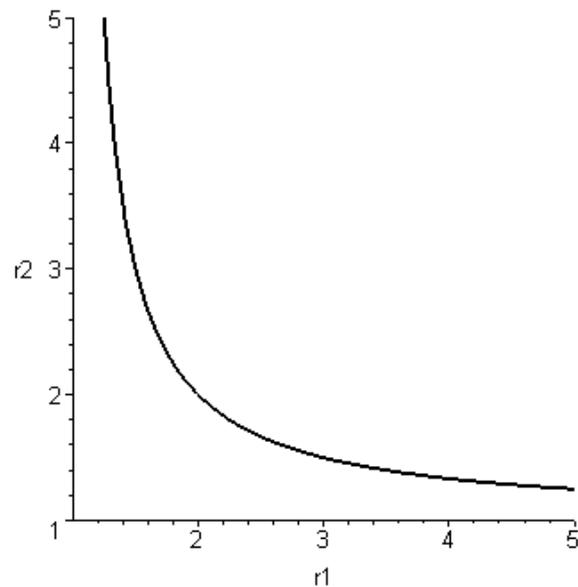


Abbildung 2.8: Für Wertepaare (r_1, r_2) aus dem Bereich oberhalb des Graphen gilt $\frac{r_1}{r_1-1} < r_2$ und es gibt einen Gleichgewichtspunkt P_2 , der auf ein mögliches dauerhaftes Zusammenleben von Räuber und Beutepopulation hinweist.

Strebt eine Lösung den Gleichgewichtspunkt P_0 an, dann bedeutet das Aussterben für Räuber- und Beute-Population. Einen Gleichgewichtspunkt $P = (a, 0)$ mit $a > 0$, bei dem die Räuber-Population ohne die Beute-Population lebt, gibt es nicht. Dies macht biologisch Sinn, da die Räuber auf Beutetiere als Nahrung angewiesen sind. Wird P_1 angestrebt, so überlebt nur die Beutepopulation. Strebt eine Lösung dem Gleichgewichtspunkt P_2 entgegen, so können Räuber und Beute auf lange Sicht zusammenleben, wobei P_2 nur existiert, wenn für Reproduktionsfaktoren $\frac{r_1}{r_1-1} < r_2$ gilt (vgl. Abbildung 2.8). Daher prognostizieren wir in den Simulationen keine Koexistenz für den Fall, dass beide Reproduktionsfaktoren gleich zwei sind. Ist $\frac{r_1}{r_1-1} < r_2$ erfüllt, so liefert dies allerdings keine Garantie für die Koexistenz.

2.2.2 Populationsentwicklung im deterministischen Modell

An dieser Stelle haben wir noch keine Informationen darüber, welche der Gleichgewichtspunkte tatsächlich von Lösungen angestrebt werden.¹³ Dies wollen wir nun überprüfen, indem wir Lösungen von (2.10) zu konkreten Startwerten ausrechnen.

¹³Eine Ausnahme stellen die Gleichgewichtspunkte selbst dar, da es sich bei diesen ebenfalls um Lösungen handelt.

Aufgabe

Nutzen Sie ein Tabellenkalkulationsprogramm, um Lösungen von (2.10) in einem Koordinatensystem darzustellen.

Wählen Sie zunächst feste Reproduktionsfaktoren und testen Sie für unterschiedliche Startwerte (also für unterschiedliche Lösungen), ob bzw. welche Gleichgewichtspunkte angestrebt werden! (Beachten Sie dabei, dass $X(t)$ und $Y(t)$ für $t > 0$ stets zwischen 0 und r_1 bzw. r_2 liegen. Dieses können Sie sich selbst leicht klar machen. Sinnvollerweise sollten Startwerte daher ebenfalls ungefähr in dieser Größenordnung liegen.) Stellen Sie eine Vermutung auf, für welche Startwerte welche Gleichgewichtspunkte angestrebt werden! Führen Sie dieselben Schritte für andere Reproduktionsfaktoren durch! Wird jeder Gleichgewichtspunkt von Lösungen angestrebt?

Bei der Bearbeitung dieser Aufgabe dürften sich die folgenden Phänomene für positive¹⁴ Startwerte gezeigt haben: Wird ein Gleichgewichtspunkt von einer Lösung angestrebt, so streben auch fast alle anderen Lösungen gegen diesen Gleichgewichtspunkt. Es handelt sich also um einen anziehenden Gleichgewichtspunkt.

Gilt $r_1 = r_2 = 2$, so zieht P_1 alle Lösungen mit positiven Startwerten an. Es überlebt also nur die Beute-Population. Mit wachsenden r_1 und r_2 ¹⁵ wird P_1 abstoßend und P_2 zieht alle Lösungen an. Das bedeutet, dass die Populationen in Koexistenz leben können. Werden r_1 und r_2 ausreichend groß, kommt es für alle Lösungen zu dauerhaften Schwankungen. Es wird also kein Gleichgewicht mehr angestrebt. Die Populationen können folglich ebenfalls in Koexistenz leben, wobei ihre Dichte sich nicht bei einem festen Wert einpendelt sondern stets schwankt. Bei ausreichend großen Reproduktionsfaktoren treten sehr kleine Populationsdichten auf, die aus biologischer Sicht als Aussterben der Population gewertet werden können.

2.2.3 Populationsentwicklung im stochastischen Modell

Wir wollen nun überprüfen, ob die anhand des deterministischen Modells erzielten Ergebnisse auch für das stochastische Modell zutreffen.

Aufgabe

Zeigen sich bei den Simulationen anhand der Software die gemäß der Simulationen anhand der Differenzgleichungen zu erwartenden Entwicklungen? Wählen Sie

¹⁴Analysen für Startwerte gleich Null werden hier nicht diskutiert.

¹⁵ $r_1 \geq 2$ und $r_2 > 2$ bzw. $r_1 > 2$ und $r_2 \geq 2$

die Feldgröße $N = 1000$.¹⁶

Ein wesentlicher Unterschied, der bei den Simulationen direkt auffällt, ist die Tatsache, dass für die gleichen Startwerte und Reproduktionsfaktoren qualitativ unterschiedliche Simulationsergebnisse auftreten. Dieses Phänomen wurde bereits in Teil II¹⁷ thematisiert. Stirbt eine Art im stochastischen Modell aus, wohingegen sie im deterministischen Modell überlebt¹⁸, so wollen wir dies als **Aussterben durch stochastische Effekte** bezeichnen. Je nach Situation kann es unterschiedliche zum Teil komplexe Erklärungen für ein Aussterben durch stochastische Effekte geben. Verursacht wird es allerdings stets dadurch, dass die Simulationsergebnisse von ihren Erwartungswerten abweichen. Häufig kommt Aussterben durch stochastische Effekte zustande, wenn laut deterministischem Modell eine kleine Populationsgröße vorliegt und sich bei der stochastischen Simulation eine entsprechend starke Abweichung von dieser nach unten ergibt. Für das stochastische Modell können daher auch qualitativ keine absolut sicheren Vorhersagen anhand des deterministischen Modells getroffen werden. Dennoch liefern die Ergebnisse aus dem deterministischen Modell Anhaltspunkte für die Entwicklungen im stochastischen Modell.

Im stochastischen Modell des Räuber-Beutesystems gelingt es nicht, Werte für r_1 und r_2 zu finden, so dass die Räuber- ohne die Beutepopulation leben kann. Auf diesen Sachverhalt weist das Ergebnis aus der mathematischen Analyse hin, dass kein Gleichgewichtspunkt $P_1 = (a, 0)$ mit $a > 0$ existiert.

Gilt $r_1 = r_2 = 2$, so prognostiziert die mathematische Analyse das Aussterben für die Räuberpopulation und einen (positiven) Gleichgewichtszustand für die Beutepopulation. Diese Entwicklung stellt sich in der Regel ein. Es tritt allerdings, abhängig von den Startwerten und den Reproduktionsfaktoren, auch Aussterben durch stochastische Effekte für die Beutepopulation auf.

Im Falle nicht zu großer r_1 und r_2 streben laut deterministischem Modell alle Populationsentwicklungen mit positiven Startwerten ein Gleichgewicht an, bei dem die Arten in Koexistenz

¹⁶Wir wählen eine große Kästchenanzahl, da es in diesem Falle in der Regel seltener zu Aussterben aufgrund von stochastischen Effekten kommt. Woran das liegt, wird an dieser Stelle nicht diskutiert. Sie können die Aussage allerdings überprüfen, indem Sie Ergebnisse aus dem deterministischen Modell auch mit Simulationen auf einem kleinen Feld vergleichen. Ausgeschlossen ist das Aussterben durch stochastische Effekte aber auch für große Kästchenzahlen nicht. Es kann zum Beispiel im Falle von kleinen Startwerten für die Beutepopulation auftreten.

¹⁷Kapitel 6.4

¹⁸Überleben bedeutet im deterministischen Modell, dass die Populationsdichte einen gewissen positiven Wert nicht unterschreitet. Wird die Populationsdichte Null bzw. dauerhaft sehr klein (Limes inferior), so interpretieren wir dieses beim deterministischen Modell als Aussterben.

2.3 Konkurrenz-Ausschlussprinzip

leben können. Dies trifft im stochastischen Modell ebenfalls in der Regel zu. Wachsen r_1 und r_2 über bestimmte Werte hinaus, so kommt es wie beim deterministischen Modell zu dauerhaften Schwankungen, und bei ausreichend großen Reproduktionsfaktoren führen diese ebenfalls zum Aussterben der Population. Stimmen die qualitativen Ergebnisse der beiden Modellarten nicht überein, dann liegt dies am Aussterben aufgrund von stochastischen Effekten. Dabei nimmt das Auftreten dieses Phänomens mit wachsenden r_1 und r_2 zu.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Populationen im stochastischen Modell folglich eine Überlebenschance, allerdings keine Überlebensgarantie haben, wenn das deterministische Modell Überleben prognostiziert. Umgekehrt scheint ein Aussterben im deterministischen Modell auch ein Aussterben im stochastischen Modell zu bedeuten.

Aufgabe

Untersuchen Sie das Räuber-Beute-System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Intra + / Intra 2 & Intra -** auf mögliche Gleichgewichtszustände! Sie können dabei auf die Ergebnisse der Ein-Spezies-Systeme zurückgreifen. Führen Sie Simulationen für dieses System durch! Versuchen Sie Werte von r_1 und r_2 zu finden, so dass die Gleichgewichtszustände, die laut Ihrer mathematischen Analyse vorkommen könnten, angestrebt werden.

Die Bearbeitung dieser Aufgabe bleibt dem Leser überlassen.

2.3 Konkurrenz-Ausschlussprinzip

In Teil II¹⁹ haben wir das Konkurrenz-Ausschlussprinzip von G.F. Gause kennen gelernt. Es besagt, dass zwei Arten nicht auf Dauer im gleichen Lebensraum überleben können, wenn sie exakt die gleichen Ressourcen nutzen. Eine Population stirbt aus, während die andere in der Regel überleben kann. Laut Munk [38] ist eine Koexistenz zweier konkurrierender Arten allerdings unter gewissen Umständen möglich, zum Beispiel falls eine ausreichend hohe intraspezifische Konkurrenz und eine entsprechend niedrige interspezifische Konkurrenz vorliegen.

In Teil II²⁰ wurden unterschiedliche Systeme zweier konkurrierender Populationen anhand von Simulationen untersucht. Dabei wurden zwei interspezifische Konkurrenztypen unterschieden: Die Ausbeutungs- und die Interferenzkonkurrenz. Die Ausbeutungskonkurrenz wird durch ein Reproduktionsmodell mit Inter - für beide Arten abgebildet. Bei der Interferenz-

¹⁹Kapitel 5.2.3

²⁰Kapitel 5.2

konkurrenz hat eine Art Inter 0 und die andere Art Inter -. Als Ergebnis konnten wir festhalten, dass im Falle der Ausbeutungskonkurrenz tatsächlich das Konkurrenz-Ausschlussprinzip zutrifft. Im Falle der Interferenzkonkurrenz kann für bestimmte Parameter allerdings auch Koexistenz erreicht werden.

Im Folgenden wollen wir durch mathematische Analysen untersuchen, ob sich dieses Verhalten auch bei den gemäß (6.58) aus Teil II zugehörigen Differenzgleichungen nachweisen lässt.

2.3.1 Exklusion

Zur Untersuchung eines Systems mit interspezifischer Ausbeutungskonkurrenz ziehen wir das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -** heran. Bei Simulationen ergibt sich für beliebige Reproduktionsfaktoren in diesem Falle stets, dass eine Spezies überlebt und eine ausstirbt.

Die beschreibende Differenzgleichung lautet nach (6.58) aus Teil II

$$\begin{aligned}X(t+1) &= r_1 X(t) e^{-X(t)} e^{-Y(t)} \\Y(t+1) &= r_2 Y(t) e^{-Y(t)} e^{-X(t)}.\end{aligned}\tag{2.15}$$

Wir betrachten also (2.15) für $r_1, r_2 > 1$. Wie im vorangegangenen Abschnitt wollen wir auch hier Gleichgewichtspunkte bestimmen.

Aufgabe

Bestimmen Sie die Gleichgewichtspunkte des Systems!

Zur Bestimmung der Gleichgewichtspunkte muss das nichtlineare Gleichungssystem

$$\begin{aligned}X &= r_1 X e^{-X} e^{-Y} \\Y &= r_2 Y e^{-Y} e^{-X}\end{aligned}\tag{2.16}$$

gelöst werden. Dazu drücken wir wie im vorangegangenen Abschnitt zunächst eine Variable durch die andere aus: Die erste Gleichung ist erfüllt, falls $X = 0$ oder $X = \ln(r_1) - Y$. Durch Einsetzen von X in die zweite Gleichung erhält man eine Gleichung mit nur einer Unbekannten: Löst man diese im Falle von $X = 0$ nach Y auf, so erhält man $Y = 0$ oder $Y = \ln(r_2)$. Wiederholt man dies für $X = \ln(r_1) - Y$, dann erhält man $Y = 0$ und die Aussage $\ln(r_2) - \ln(r_1) = 0$. Diese ist nur gültig für $r_1 = r_2$. Gleiche Reproduktionsfaktoren sind aus biologischer Sicht uninteressant, da bei zwei realen Populationen kaum exakt gleiche (mittlere) Nachkommenanzahlen pro Reproduktion auftreten. Es gilt $\ln(r_1), \ln(r_2) > 0$, da $r_1, r_2 > 1$. Damit erhalten wir drei aus biologischer Sicht relevante Gleichgewichtspunkte:

2.3 Konkurrenz-Ausschlussprinzip

$P_0 = (0, 0)$, $P_1 = (\ln(r_1), 0)$ und $P_2 = (0, \ln(r_2))$. Es gibt folglich keinen aus biologischer Sicht relevanten Gleichgewichtspunkt, bei dem beide Populationen überleben. Koexistenz, in der Form, dass ein Gleichgewichtszustand angestrebt wird, ist also für dieses System, wie wir bereits in den Simulationen gesehen haben nicht möglich.²¹ Wenn ein Gleichgewicht erreicht wird, ist stets mindestens eine der beiden Arten ausgestorben. Eine der beiden Spezies strebt stets gegen Null. Die qualitativen Ergebnisse von stochastischem und deterministischem Modell stimmen hier folglich gut überein.

Die gerade erzielten Ergebnisse bezüglich des Konkurrenz-Ausschlussprinzip beziehen sich ausschließlich auf Gleichgewichtszustände. Wie bereits erwähnt, ist noch nicht ausgeschlossen, dass Populationen in Koexistenz leben und dabei zum Beispiel zyklische Schwankungen der Populationsdichte auftreten. Daher wollen wir nun das System noch auf alternativem Wege bezüglich des Konkurrenz-Ausschlussprinzips untersuchen: Es gilt $xe^{-x} \leq \frac{1}{e}$ für $x \geq 0$ und $e^{-y} \leq 1$ für $y \geq 0$.²² Damit folgt

$$\begin{aligned} X(t) &= r_1 \overbrace{X(t-1)e^{-X(t-1)}}^{\leq \frac{1}{e}} \overbrace{e^{-Y(t-1)}}^{\leq 1} \leq \frac{r_1}{e} \quad \text{und} \\ Y(t) &= r_2 \overbrace{Y(t-1)e^{-Y(t-1)}}^{\leq \frac{1}{e}} \overbrace{e^{-X(t-1)}}^{\leq 1} \leq \frac{r_2}{e}. \end{aligned} \quad (2.17)$$

Die Populationen können folglich nicht über einen bestimmten, festen Wert hinaus wachsen. Der Fall $r_1 = r_2$ ist, wie oben beschrieben, biologisch irrelevant. Wir betrachten zunächst den Fall $r_1 < r_2$. Durch Teilen der ersten Gleichung durch die zweite Gleichung aus (2.15) erhalten wir

$$\frac{X(t+1)}{Y(t+1)} = \frac{r_1 X(t)}{r_2 Y(t)}. \quad (2.18)$$

Damit gilt auch

$$\frac{X(t)}{Y(t)} = \frac{r_1 X(t-1)}{r_2 Y(t-1)}, \quad (2.19)$$

$$\frac{X(t-1)}{Y(t-1)} = \frac{r_1 X(t-2)}{r_2 Y(t-2)}, \quad (2.20)$$

$$\frac{X(t-2)}{Y(t-2)} = \frac{r_1 X(t-3)}{r_2 Y(t-3)}, \quad (2.21)$$

²¹Es könnte allerdings prinzipiell eine Koexistenz geben, bei der die Populationsentwicklungen zyklisch schwanken.

²²Diese Aussagen können Sie anhand von Kurvendiskussionen selbst beweisen.

2.3 Konkurrenz-Ausschlussprinzip

usw., für ein ausreichend großes t . Einsetzen von (2.20) in die rechte Seite von (2.19) ergibt

$$\frac{X(t)}{Y(t)} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^2 \frac{X(t-2)}{Y(t-2)}. \quad (2.22)$$

Einsetzen von (2.21) in die rechte Seite von (2.22) ergibt

$$\frac{X(t)}{Y(t)} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^3 \frac{X(t-3)}{Y(t-3)}. \quad (2.23)$$

Fährt man auf diese Weise fort, so erhält man

$$\frac{X(t)}{Y(t)} = \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^t \frac{X(0)}{Y(0)}. \quad (2.24)$$

Wir definieren nun $r = \frac{r_2}{r_1}$. Damit gilt

$$\left(\frac{r_1}{r_2}\right)^t = \frac{1}{r^t}. \quad (2.25)$$

Da $\frac{r_1}{r_2} < 1$ ist, gilt $r > 1$. Multipliziert man eine Zahl, die größer ist als eins wiederholt mit sich selbst, so wächst das Produkt über alle Schranken. Für große t wird der Nenner von $\frac{1}{r^t}$ folglich sehr groß und $\frac{1}{r^t}$ strebt somit gegen 0. Mit (2.24) und (2.25) folgt daraus

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{X(t)}{Y(t)} = \lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{r_1}{r_2}\right)^t \frac{X(0)}{Y(0)} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{r^t} \frac{X(0)}{Y(0)} = 0. \quad (2.26)$$

Nun stellt sich die Frage, wie sich $X(t)$ und $Y(t)$ verhalten, wenn t gegen unendlich strebt. Laut (2.17) bleiben beide Lösungen stets kleiner als ein bestimmter fester Wert und können demnach auch nicht unendlich groß werden. Wegen (2.26) muss daher $X(t)$ gegen 0 streben. Es gilt also $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = 0$.

Im Falle von $r_2 < r_1$ teilen wir die zweite Gleichung durch die erste Gleichung aus (2.15) und erhalten $\lim_{t \rightarrow \infty} Y(t) = 0$ analog zu der Argumentation für Fall $r_1 < r_2$. Eine der beiden Spezies stirbt folglich stets aus. Damit zeigt sich auch hier das Konkurrenz-Ausschlussprinzip.

2.3.2 Koexistenz

Nun untersuchen wir für ein konkretes System mit interspezifischer Interferenzkonkurrenz, ob beide Arten dauerhaft gemeinsam überleben können. Ein solches Zusammenleben bezeichnet man als Koexistenz. Koexistenz liegt zum Beispiel vor, wenn eine Lösung gegen einen Gleichgewichtspunkt strebt, der nur positive Koordinaten hat. Wir wählen das Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -** und Reproduktionsfaktoren $r_1, r_2 > 1$. Untersucht man dieses System anhand von Simulationen, so zeigt sich, dass für eine geeignete Wahl der Reproduktionsfaktoren beide Arten in Koexistenz leben können.

Mit (6.58) aus Teil II erhalten wir

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 X(t) e^{-X(t)} \\ Y(t+1) &= r_2 Y(t) e^{-Y(t)} e^{-X(t)}. \end{aligned} \quad (2.27)$$

Aufgabe

Bestimmen Sie die Gleichgewichtspunkte des Systems!

Zur Bestimmung der Gleichgewichtspunkte muss das Gleichungssystem

$$\begin{aligned} X &= r_1 X e^{-X}, \\ Y &= r_2 Y e^{-Y} e^{-X} \end{aligned} \quad (2.28)$$

gelöst werden. Die erste Gleichung ist erfüllt, falls $X = 0$ oder $X = \ln(r_1)$. Durch Einsetzen von $X = 0$ in die zweite Gleichung und Auflösen nach Y erhält man $Y = 0$ oder $Y = \ln(r_2)$. Für $X = \ln(r_1)$ ergibt dasselbe Vorgehen $Y = 0$ und $Y = \ln(\frac{r_2}{r_1})$. Damit bekommen wir die Gleichgewichtspunkte $P_0 = (0, 0)$, $P_1 = (\ln(r_1), 0)$, $P_2 = (0, \ln(r_2))$, und $P_3 = (\ln(r_1), \ln(\frac{r_2}{r_1}))$. Damit diese biologisch relevant sind, dürfen ihre Koordinaten nicht negativ sein. Dies ist für P_0 und P_1 stets der Fall, da $r_1, r_2 > 1$ gilt. Für P_3 muss zusätzlich $\frac{r_2}{r_1} > 1$, also $r_2 > r_1$, gelten.

Falls der Gleichgewichtspunkt P_3 anziehend ist, prognostiziert er, dass es konkurrierende Populationen gibt, die in Koexistenz leben können. Wir müssen also untersuchen, ob der Gleichgewichtspunkt von allen Lösungen, die in seiner Nähe starten, angestrebt wird. Da wir im Folgenden wieder mit Spinnenwebendiagrammen arbeiten werden, müssen wir das System für feste Reproduktionsfaktoren betrachten. Wir beschränken uns also auf den Fall $r_1 = 2$ und $r_2 = 5$.

Wir betrachten zunächst nur die erste Gleichung. Da die erste Spezies die im Rahmen der Interferenzkonkurrenz dominante Art ist, hängt sie nicht von der anderen Art ab. Dies lässt sich auch daran erkennen, dass $Y(t)$ nicht in der ersten Gleichung vorkommt.

Aufgabe

Versuchen Sie, wie in Kapitel 2.1.3 mit Hilfe einer mathematischen Analyse Aussagen zur Entwicklung der Populationen herzuleiten!

Da $r_2 > r_1$ ist, existiert P_3 für diese Reproduktionsfaktoren. In Kapitel 2.1.3 haben wir die erste Gleichung für $r = 6$ untersucht. Anhand eines Spinnenwebendiagramms erhalten wir für den Fall $r = 2$, dass $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = \ln(2)$, falls $X(0) > 0$. Einsetzen von $X(t) = \ln(2)$ in die zweite Gleichung ergibt eine neue Differenzengleichung

$$\tilde{Y}(t+1) = \frac{5}{2} \tilde{Y}(t) e^{-\tilde{Y}(t)}. \quad (2.29)$$

2.3 Konkurrenz-Ausschlussprinzip

Wegen $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = \ln(2)$, strebt $Y(t)$ für wachsende t gegen $\tilde{Y}(t)$.²³ Für $\tilde{Y}(t)$ können wir wiederum anhand eines Spinnenwebendiagramms $\lim_{t \rightarrow \infty} \tilde{Y}(t) = \ln(\frac{5}{2})$, falls $\tilde{Y}(0) > 0$, feststellen. Damit erhält man $\lim_{t \rightarrow \infty} Y(t) = \ln(\frac{5}{2})$ falls $Y(0) > 0$. Folglich gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} (X(t), Y(t)) = (\ln(2), \ln(\frac{5}{2}))$, falls $X(0), Y(0) > 0$.

Die mathematische Analyse ergibt, dass die Populationen für das untersuchte System in Koexistenz leben können. Das deterministische Modell bestätigt somit die Prognose des stochastischen Modells, dass Koexistenz im Falle von interspezifischer Interferenzkonkurrenz möglich ist.

²³Diese Aussage erscheint plausibel. Sie formal zu beweisen, ist allerdings nicht einfach und lässt sich auch nicht auf Schulniveau durchführen: Ein Beweis im Rahmen fortgeschrittener analytischer Methoden wird im Anhang B.1 vorgestellt.

Prognosen und ihr Test

Mathematische Analysen an den im Rahmen dieser Arbeit hergeleiteten Differenzgleichungen lassen sich meist nicht, wie im vorangegangenen Kapitel, mit Mitteln der Schulmathematik durchführen. In der Arbeit von Llibre, Pantazi, Roeckerath und Walcher [31] wurden die Differenzgleichungen anhand von mathematischen Methoden, die über den Schulstoff hinausgehen, analysiert. Solche mathematischen Analysen können Aussagen über das Gesamtverhalten des Systems liefern. Mit Gesamtverhalten ist dabei das Verhalten aller möglichen Systeme mit demselben Reproduktionsmodell gemeint. Simulationen anhand des stochastischen Modells können im Gegensatz dazu nur für fest gewählte Reproduktionsfaktoren und Startwerte durchgeführt werden. Wir wollen uns in diesem Kapitel mit der Frage beschäftigen, wie man mit den Ergebnissen solcher mathematischer Analysen umgeht und welche Informationen sie uns über die biologischen Systeme liefern. Dazu betrachten wir ein symbiotisches System. Als Ergebnis der Analyse werden wir auf den Allee-Effekt stoßen. Dabei handelt es sich um ein bekanntes ökologisches Phänomen. Aus Teil II¹ wissen wir, dass das deterministische Modell als Vereinfachung des stochastischen Modells nur Hinweise auf die mögliche Entwicklung des stochastischen Systems liefern kann. Daher wollen wir die im Folgenden diskutierten Ergebnisse stets mit Simulationen anhand der Software vergleichen.

Wir betrachten das symbiotische System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 2 & Inter +** / **Intra 2 & Inter +**. Anhand von (6.58) aus Teil II lässt sich das zugehörige Differenzgleichungssystem aufstellen. Wir betrachten also

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 (1 - e^{-X(t)}) (1 - e^{-Y(t)}) \\ Y(t+1) &= r_2 (1 - e^{-Y(t)}) (1 - e^{-X(t)}) \end{aligned} \quad (3.1)$$

für $r_1, r_2 > 1$.

¹Kapitel 6.4

3.1 Analyse des deterministischen Modells

Der Artikel von Llibre u. a. [31] liefert folgende Analyse für das deterministische Modell dieses Systems:

(i) Für alle $t \geq 0$ gilt

$$\frac{Y(t+1)}{X(t+1)} = \frac{r_2}{r_1}. \quad (3.2)$$

Eine Lösung wird ab $t = 1$ durch die eindimensionale Gleichung

$$X(t+1) = r_1(1 - e^{-X(t)})(1 - e^{-\frac{r_2}{r_1}X(t)}) \quad (3.3)$$

bestimmt. Für $t = 0$ gilt

$$X(1) = r_1(1 - e^{-X(0)})(1 - e^{Y(0)}). \quad (3.4)$$

- (ii) $P_0 = (0, 0)$ ist stets ein Gleichgewichtspunkt des Systems.
- (iii) Es gibt keinen Gleichgewichtspunkt $(a, 0)$ mit $a > 0$ auf der positiven X-Achse oder $(0, b)$ mit $b > 0$ auf der positiven Y-Achse.
- (iv) Es gibt höchstens zwei Gleichgewichtspunkte $P_1 = (c, d)$ und $P_2 = (e, f)$ mit positiven Koordinaten $c, d, e, f > 0$. Für eine geeignete Wahl von r_1 und r_2 gibt es genau zwei Gleichgewichtspunkte $P_1 = (c, d)$ und $P_2 = (e, f)$ mit positiven Koordinaten $c, d, e, f > 0$.
- (v) Für beliebige Startwerte konvergiert $(X(t), Y(t))$ gegen einen Gleichgewichtspunkt.

Aufgabe

Welche der Aussagen (i-v) können Sie begründen?

Teilt man die zweite durch die erste Gleichung aus (3.1), so erhält man (3.2). Für $t \geq 1$ gilt also $Y(t) = \frac{r_2}{r_1}X(t)$. Einsetzen von $Y(t)$ in die erste Gleichung von (3.1) ergibt (3.3). Einsetzen von $X(0)$ und $Y(0)$ in die erste Gleichung von (3.1) ergibt (3.4). Zur Bestimmung von Gleichgewichtspunkten muss das Gleichungssystem

$$\begin{aligned} X &= r_1(1 - e^{-X})(1 - e^{-Y}), \\ Y &= r_2(1 - e^{-Y})(1 - e^{-X}) \end{aligned} \quad (3.5)$$

untersucht werden. $X = 0$ ist eine Lösung der ersten Gleichung. Einsetzen von $X = 0$ in die zweite Gleichung ergibt $Y = 0$. Daher ist P_0 ein Gleichgewichtspunkt und es gibt

keinen Gleichgewichtspunkt $(0, b)$ mit $b > 0$ auf der positiven Y-Achse. Einsetzen von $Y = 0$ in die erste Gleichung ergibt $X = 0$. Daher kann es auch keinen Gleichgewichtspunkt $(a, 0)$ mit $a > 0$ auf der positiven X-Achse geben. Die beiden Aussagen (iv-v) können mit Methoden der Schulmathematik nicht begründet werden. Für feste Reproduktionsfaktoren besteht allerdings auch im Rahmen der Schulmathematik die Möglichkeit, die Aussagen zu untersuchen. Daher betrachten wir im Folgenden ein System mit den Reproduktionsfaktoren $r_1 = 3$ und $r_2 = 4$.

Aufgabe

Laut (iv) hat das System höchstens zwei Gleichgewichtspunkte mit positiven Koordinaten. Finden Sie mit Hilfe von (i) heraus, wie viele Gleichgewichtspunkte das System für $r_1 = 3$ und $r_2 = 4$ genau hat. Was können Sie sonst noch über die Gleichgewichtspunkte aussagen?

Wegen (i) stimmt die Anzahl der Gleichgewichtspunkte für das System mit der Anzahl der Gleichgewichtspunkte von (3.3) überein. Folglich muss die Anzahl der Gleichgewichtspunkte von (3.3) für $r_1 = 3$ und $r_2 = 4$ bestimmt werden. An dieser Stelle geben wir uns mit einer graphischen Lösung des Problems zufrieden². Die Abbildung 3.1 zeigt, dass es genau drei Gleichgewichtspunkte $X_0 = 0 < X_1 < X_2$ gibt. Damit hat das Symbiose-System für $r_1 = 3$ und $r_2 = 4$ wegen (3.2) genau die Gleichgewichtspunkte $P_0 = (0, 0)$, $P_1 = (\frac{4}{3}X_1, X_1)$ und $P_2 = (\frac{4}{3}X_2, X_2)$.

Aufgabe

Laut (v) konvergiert jedes $(X(t), Y(t))$ für beliebige Startwerte gegen einen Gleichgewichtspunkt. Für welche Startwerte strebt das System gegen welche Gleichgewichtspunkte? Nutzen Sie ein Spinnenwebendiagramm zur Beantwortung dieser Frage!

Anhand des Spinnenwebendiagramms aus Abbildung 3.1 erkennen wir, dass bei (3.3) $X(t)$ für alle Startwerte $X(1) < X_1$ gegen X_0 und für alle Startwerte $X(1) > X_1$ gegen X_2 konvergiert. X_0 zieht also alle Lösungen mit Startwerten kleiner X_1 und X_2 alle Lösungen mit Startwerten größer X_1 an. X_1 ist abstoßend. Damit strebt $(X(t), Y(t))$ aufgrund von (3.2) für alle $X(1) < X_1$ gegen P_0 und für alle $X(1) > X_1$ gegen P_2 .

²Eine analytische Behandlung der Gleichung ist selbst mit fortgeschrittenen mathematischen Methoden schwierig.

3.1 Analyse des deterministischen Modells

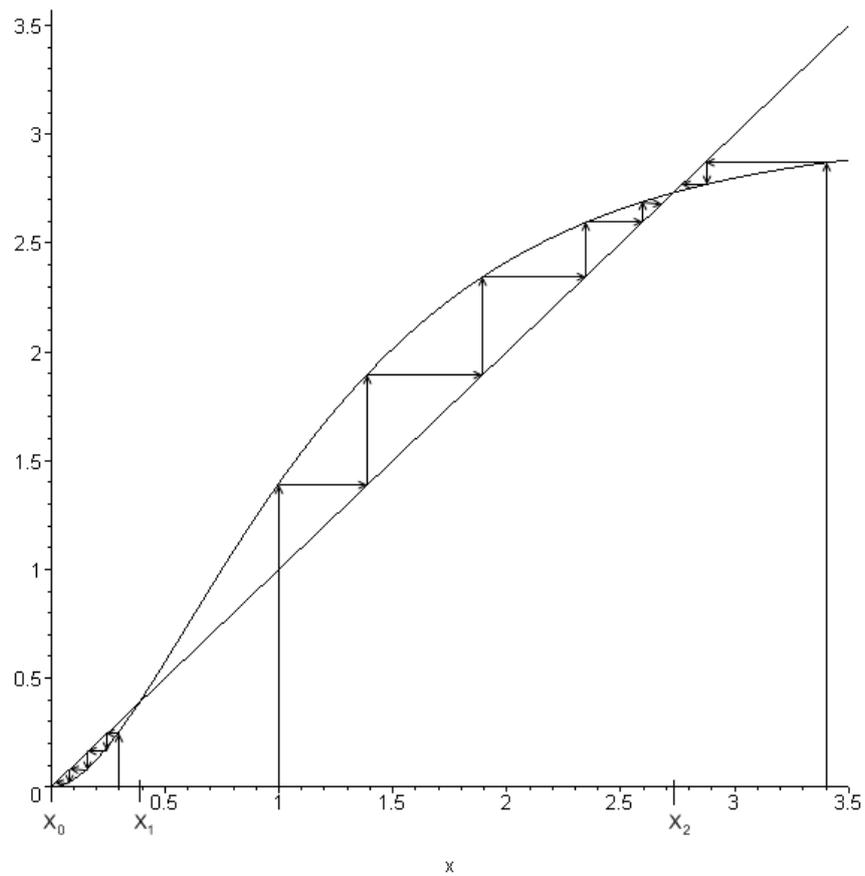


Abbildung 3.1: Für $X(t+1) = 3(1 - e^{-X(t)})(1 - e^{-\frac{4}{3}X(t)})$ existieren genau drei Gleichgewichtspunkte $X_0 = 0$, $X_1 \approx 0,39$ und $X_2 \approx 2,73$. Dabei sind X_0 und X_2 anziehend und X_1 ist abstoßend.

Es bleibt die Frage für welche Startwerte die Lösungen von P_0 und für welche Startwerte die Lösungen von P_2 angezogen werden. Es gilt $X(1) = r_1(1 - e^{-X(0)})(1 - e^{Y(0)})$. Eine Lösung strebt daher gegen P_0 , falls $X(0)$ und $Y(0)$ so gewählt sind, dass $X(1) = r_1(1 - e^{-X(0)})(1 - e^{Y(0)}) < X_1$. Da $1 - e^{-X}$ monoton steigt, ist dies der Fall, falls $X(0)$ und $Y(0)$ ausreichend klein gewählt sind. Gegen P_2 strebt das System folglich, falls $X(0)$ und $Y(0)$ ausreichend groß gewählt wurden.

3.2 Prognosen aus dem deterministischen Modell

Aufgabe

Treffen Sie anhand der erarbeiteten Ergebnisse Prognosen für die Entwicklung der Populationen!

Wir haben festgestellt, dass das System lediglich den Gleichgewichtspunkt $P_0 = (0, 0)$ und Gleichgewichtspunkte bei denen beide Koordinaten positiv sind besitzt. Gemeinsam mit der Aussage aus (v), dass alle Lösungen einen Gleichgewichtspunkt anstreben, bedeutet das, dass die Populationen entweder beide aussterben oder beide dauerhaft überleben können. Die beiden Populationen stehen folglich in einer lebensnotwendigen Abhängigkeit zueinander. Eine solches Zusammenleben bezeichnet man als **Eusymbiose**.

Die mathematische Analyse liefert, dass die beiden Populationen bei geringer Dichte ($X(0)$ und $Y(0)$ ausreichend klein) auf Dauer aussterben, da in diesem Fall $(X(t), Y(t))$ gegen P_0 strebt. Bei ausreichend hoher Dichte ($X(0)$ und $Y(0)$ ausreichend groß) strebt $(X(t), Y(t))$ gegen P_2 . Das bedeutet, dass beide Populationen dauerhaft überleben. Hier zeigt sich der aus der Biologie bekannte **starke Allee-Effekt** (vgl. Allee [1]): Bei ausreichend kleinen Populationsdichten, nimmt die Populationsdichte weiter ab und bei ausreichend großen Populationsdichten, steigt sie weiter an.

3.3 Populationsentwicklungen im stochastischen Modell

Im Folgenden wird getestet, ob die anhand des deterministischen Modells erzielten Ergebnisse auch für das stochastische Modell zutreffen.

Aufgabe

Testen Sie die mit der mathematischen Analyse erzielten Ergebnisse anhand von Simulationen auf einem Feld der Größe $N = 1000$ auf ihre Gültigkeit. Diskutieren Sie inwiefern sich die Differenzgleichungen eignen, um das stochastische Modell zu beschreiben?

Simulationen zeigen, dass tatsächlich stets entweder beide Populationen überleben oder beide aussterben. Dies entspricht dem Ergebnis, dass alle Lösungen entweder den Gleichgewichtspunkt $P_0 = (0, 0)$ oder einen Gleichgewichtspunkt mit ausschließlich positiven Koordinaten anstreben.

Bei Simulationen mit ausreichend hohen Startwerten können die beiden Populationen überleben. Für hinreichend kleine Startpopulationen sterben sie aus. Dies entspricht soweit den Ergebnissen der mathematischen Analyse. Allerdings gibt es auch den Fall, dass bei verschiedenen Simulationsdurchläufen für dieselben Startwerte die Populationen entweder aussterben oder überleben. In diesen Fällen besteht also eine gewisse Überlebenschance. Dieses Phänomen kann vom deterministischen Modell nicht abgebildet werden. Beide Modelle zeigen allerdings den Allee-Effekt und das eusymbiotische Verhalten.

Strategien

Es gibt Systeme, bei denen eine Population durch das Zusammenleben mit einer anderen Population negativ beeinflusst und somit geschwächt wird. Beispiele dafür sind Systeme mit interspezifischer Interferenzkonkurrenz (Inter 0 / Inter -) oder Räuber-Beute-Systeme (Inter + / Inter -). Bei diesen Systemen liegt jeweils für die Art mit Inter - eine Schwächung durch die andere Art vor.

In diesem Kapitel wollen wir uns damit beschäftigen, welche „Strategieänderung“ zu einer verbesserten Situation für die unterlegene Art in einem System mit interspezifischer Interferenzkonkurrenz führen würde. An dieser Stelle ist anzumerken, dass eine Population natürlich nicht bewusst eine Strategie verfolgt. Sie ist nicht in der Lage dazu, Eigenschaften wie Nachkommenanzahl pro Geburt oder intraspezifische Konkurrenz unmittelbar zu ändern, um Vorteile für ihre Entwicklung zu erzielen. Solche Veränderungen sind nur durch langwierige evolutionäre Prozesse möglich. Daher ist die folgende „Suche nach besten Strategien“ eher als Spiel zu sehen. Wir werden versuchen, anhand von Simulationen und durch mathematische Analysen erfolgreiche Strategien zu entwickeln. Zuletzt werden wir überprüfen, in wiefern die anhand der mathematischen Analyse erzielten Strategien Gültigkeit für konkrete Simulationen haben.

Wir betrachten das System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter-**. Das beschreibende Differenzgleichungssystem gemäß (6.58) aus Teil II lautet

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 X(t) e^{-X(t)}, \\ Y(t+1) &= r_2 Y(t) e^{-Y(t)} e^{-X(t)} \end{aligned} \quad (4.1)$$

für $r_1, r_2 > 1$. Die Spezies 2 ist damit die unterlegene Art.

Eine Strategieänderung der unterlegenen Art könnte darin bestehen, ihren Reproduktionsfaktor oder ihre intraspezifische Konkurrenz zu ändern. Um abschätzen zu können, wie sich derartige Änderungen auswirken könnten, rufen wir uns zunächst die Eigenschaften von

Populationen ohne interspezifische Einflüsse ins Gedächtnis¹: Liegt bei einer Population intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz (**Intra 1 & Inter 0**) vor, so ergeben sich in der Regel folgende Entwicklungen: Die Populationsgröße strebt für kleine Reproduktionsfaktoren einen positiven Gleichgewichtszustand an. Dabei steigt die Populationsgröße mit dem Reproduktionsfaktor. Wird ein gewisser Wert überschritten, so kommt es zu deutlichen Populationschwankungen, die mit wachsendem Reproduktionsfaktor immer stärker werden. Bei sehr großem Reproduktionsfaktor führen sie zum Aussterben der Spezies.

Liegt bei der Art hingegen intraspezifisch Interferenz- statt Ausbeutungskonkurrenz (**Intra 2 & Inter 0**) vor, dann ergeben sich für kleine Reproduktionsfaktoren meist ähnliche Entwicklungen wie bei der Ausbeutungskonkurrenz. Für größere Reproduktionsfaktoren bleibt es allerdings im Gegensatz zur Ausbeutungskonkurrenz dabei, dass ein Gleichgewichtszustand angenähert wird. Die Population nimmt bei größerem Reproduktionsfaktor dauerhaft eine höhere Populationsgröße an. Außerdem sind die Populationsgrößen im Falle gleicher Reproduktionsfaktoren bei der Interferenzkonkurrenz auf Dauer höher als bei der Ausbeutungskonkurrenz.

Hier liegt bei der unterlegenen Spezies intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz vor. Weiter müssen wir in unsere Überlegungen mit einbeziehen, dass die unterlegene Spezies durch die andere Spezies geschwächt wird. Daraus ergibt sich je nach Größe der anderen Spezies eine mehr oder weniger starke Absenkung der Individuenanzahl.

4.1 Entwicklung von Strategien anhand des stochastischen Modells

Nun führen wir die Simulationen durch und versuchen, auf der Basis unseres Wissens über die unterlegene Art Strategien zur Verbesserung ihrer Situation zu entwickeln.

Aufgabe

Führen Sie für die Systeme mit den Reproduktionsfaktoren

1. $r_1 = 4$ und $r_2 = 6$,
2. $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$,
3. $r_1 = 4$ und $r_2 = 50$

Simulationen anhand des Langzeittools durch! Wählen Sie dabei die Feldgröße $N = 1000$! Welche Situation ergibt sich für die unterlegene Art? Worin würde eine Verbesserung ihrer Lage bestehen? Welche Strategieänderung könnte eine Verbesserung bewirken? Begründen Sie, warum diese Strategie erfolgreich sein könnte! Testen Sie Ihre Strategie anhand von Simulationen!

¹Vgl. Kapitel 5.1 aus Teil II

Im Falle von $r_1 = 4$ und $r_2 = 6$ ergibt sich in den Simulationen in der Regel für beliebige positive Startwerte ein Gleichgewichtszustand bei dem die Arten in Koexistenz leben. Eine Verbesserung für die unterlegene Art wäre folglich eine Vergrößerung ihrer Individuenanzahl. Wir wissen, dass aufgrund der intraspezifischen Ausbeutungskonkurrenz eine gewisse allerdings nicht zu starke Vergrößerung des Reproduktionsfaktors eine Anhebung der Individuenanzahl bringen kann. So kommt es fast immer zu einer erhöhten Individuenanzahl, wenn man in den Simulationen r_2 z.B. auf 10 erhöht.

Wir wissen, dass im Falle von intraspezifischer Interferenzkonkurrenz höhere Individuenanzahlen erzielt werden können. Ein Wechsel der intraspezifischen Konkurrenz führt in den meisten Simulationen folglich ebenfalls zu einer erhöhten Populationsgröße.

Für $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$ stirbt die unterlegene Art in den Simulationen fast immer aus. Das Ziel der Strategieänderung besteht hier also darin, Überleben für die unterlegene Art zu erreichen. Erwartungsgemäß hilft eine gewisse aber nicht zu starke Erhöhung des Reproduktionsfaktors r_2 z.B. auf 5. So wird der Schwächung durch die überlegene Art mit erhöhten Nachkommenzahlen pro Generation entgegengewirkt. Der Reproduktionsfaktor darf dabei allerdings nicht zu groß gewählt sein, damit sich die unterlegene Art aufgrund der intraspezifischen Ausbeutungskonkurrenz nicht selbst schadet. Eine Änderung der intraspezifischen Konkurrenz zur Interferenzkonkurrenz reicht bei der Simulation nicht aus, um zum Überleben zu führen. Es zeigt sich zwar kurzzeitig eine höhere Individuenanzahl, es kommt aber dennoch fast immer nach einigen Generationen zum Aussterben.

Auch für $r_1 = 4$ und $r_2 = 50$ stirbt die unterlegene Art in den Simulationen meist aus. Hier liegt ein großer Reproduktionsfaktor für die unterlegene Art vor. Es ist zu vermuten, dass sich die Art aufgrund der intraspezifischen Ausbeutungskonkurrenz selbst schadet. Folglich dürfte eine Absenkung des Reproduktionsfaktors (z.B. auf $r_2 = 20$) oder eine Änderung der intraspezifischen Konkurrenz in den meisten Fällen zum Überleben führen. Entsprechende Simulationen bestätigen diese Vermutung.

4.2 Entwicklung von Strategien anhand des deterministischen Modells

Nachdem wir im vorangegangenen Abschnitt die Simulationssoftware bei unserer Suche nach Erfolgsstrategien eingesetzt haben, wollen wir nun auf mathematische Analysen anhand der Differenzgleichung (4.1) zurückgreifen. Folgende Ergebnisse wurden bei einer Analyse der Gleichung (4.1) erzielt:

Für $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_1 < r_2 < e^2 r_1$ streben alle Lösungen mit positiven Startwerten gegen den Gleichgewichtspunkt $P_3 = (\ln(r_1), \ln(\frac{r_2}{r_1}))$ des Systems (Vgl. Abbildung 4.1 (b)).

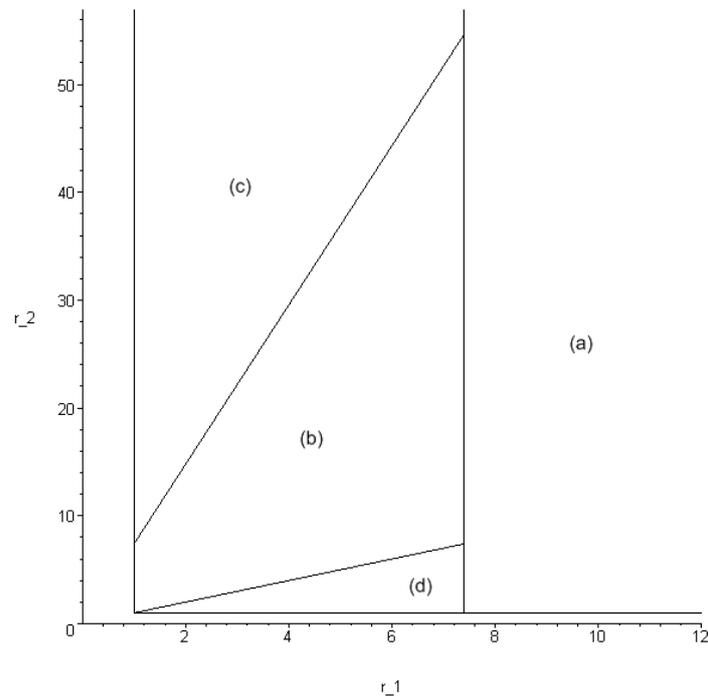


Abbildung 4.1: Parameterbereiche für die Reproduktionsfaktoren r_1 und r_2 , in denen sich das qualitative Verhalten des Systems ändert: (a) $r_1 > e^2$, (b) $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_1 < r_2 < e^2 r_1$, (c) $1 < r_1 < e^2$, $r_2 > e^2 r_1 > 1$ und (d) $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_2 < r_1$

Ein Begründung dieser Aussage kann im Rahmen der Schulmathematik nicht geliefert werden. Ein Beweis mit fortgeschrittenen Methoden findet sich im Anhang B.2.

Biologisch interpretiert bedeutet das, dass die unterlegene Art unter folgenden Bedingungen dauerhaft überleben kann²: Der Reproduktionsfaktor r_1 der dominanten Art darf nicht zu groß sein ($1 < r_1 < e^2$), denn in diesem Fall bleibt ihre Populationsdichte klein genug, so dass die unterlegene Art ebenfalls überleben kann. Der Reproduktionsfaktor der unterlegenen Art muss größer als der Reproduktionsfaktor der überlegenen Art sein, da so die Schwächung durch die überlegene Art mit einer stärkeren Reproduktion ausgeglichen wird. Allerdings darf r_2 bezüglich r_1 auch nicht zu groß ($1 < r_2 < e^2 r_1$) sein, damit sie sich nicht aufgrund zu hoher intraspezifischer Konkurrenz (Intra 1) selbst schwächt.

²Das bedeutet nicht, dass die unterlegene Art nur für diese Werte von r_1 und r_2 überleben kann. Die vorliegende mathematische Analyse liefert lediglich keine Ergebnisse für andere Werte.

4.2.1 Überlebensstrategie

Aufgabe

Angenommen, die unterlegene Art stirbt aus, welche Veränderungen könnten das Aussterben verhindern? Nutzen sie das Ergebnis der mathematischen Analyse bei der Beantwortung dieser Frage! Versuchen Sie Erklärungen aus biologischer Sicht zu finden, warum die Strategieänderungen erfolgreich sind!

Je nachdem, was der Grund für das Aussterben der Art ist, kann unter Umständen eine Änderung des Reproduktionsfaktors oder ein Wechsel der intraspezifischen Konkurrenz zum Überleben der Art führen.

Zunächst untersuchen wir, inwiefern die Änderung des Reproduktionsfaktors r_2 zu einer Verbesserung führen kann. Falls $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_2 < r_1$, dann liegt eine starke Schwächung durch hohe Populationsdichten der überlegenen Art vor. Durch eine gewisse Erhöhung von r_2 kann dieser Schwächung entgegengewirkt werden, und es kommt zum Überleben der Spezies 2 (Übergang von (d) zu (b) in Abbildung 4.1). Falls $1 < r_1 < e^2$, $r_2 > r_1 e^2 > 1$ ist, lässt sich das Aussterben damit begründen, dass die unterlegene Art sich aufgrund der intraspezifischen Ausbeutungskonkurrenz selbst schwächt. Eine entsprechende Verkleinerung von r_2 führt folglich zum Überleben der Spezies 2 (Übergang von (c) zu (b) in Abbildung 4.1). Ist allerdings $r_1 > e^2$, dann können wir aus rein mathematischer Sicht keine Aussage dazu treffen, ob die Änderung des Reproduktionsfaktors r_2 zu einer Verbesserung führt (Verbleiben in (a) in Abbildung 4.1).

Nun untersuchen wir, ob die Änderung der intraspezifischen Ausbeutungs- zur intraspezifischen Interferenzkonkurrenz eine Verbesserung erbringt. Wir erhalten also ein System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0 / Intra 2 & Inter-**. Das zugehörige Differenzgleichungssystem lautet gemäß (6.58) aus Teil II

$$\begin{aligned} X(t+1) &= r_1 X(t) e^{-X(t)}, \\ Y(t+1) &= r_2 (1 - e^{-Y(t)}) e^{-X(t)} \end{aligned} \quad (4.2)$$

für $r_1, r_2 > 1$. In Anhang B.3 findet sich eine mathematische Analyse dieser Gleichung (auf Universitätsniveau), die das folgende Resultat liefert:

Falls $1 < r_1 < e^2$, $r_1 > r_2 > 1$ ist, streben alle Lösungen mit positiven Startwerten gegen den Gleichgewichtspunkt $P_1 = (\ln(r_1), 0)$ (Vgl. Abbildung 4.1 (d)).

Falls $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_1 < r_2$ ist, streben alle Lösungen mit positiven Startwerten gegen den Gleichgewichtspunkt $P_2 = (\ln(r_1), n)$ mit $n = \frac{r_2}{r_1}(1 - e^{-n})$ und $n > 0$ (Vgl. Abbildung 4.1 (b) und (c)).

Folglich können wir bei einem Wechsel der intraspezifischen Konkurrenz für die unterlegene Spezies im Falle von $1 < r_1 < e^2$, $r_2 > r_1 > 1$ Überleben (Bereich (b) und (c) in Abbildung 4.1) und im Falle von $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_2 < r_1$ (Bereich (d) in Abbildung 4.1) Aussterben vorhersagen. Für $r_1 > e^2$ gibt es keine Ergebnisse aus dieser mathematischen Analyse.

Die quantitativen Ergebnisse für die beiden Konkurrenztypen unterscheiden sich folglich nur für $1 < r_1 < e^2$, $r_2 > r_1 e^2 > 1$ (Bereich (c) in Abbildung 4.1) ist. Stirbt die Art bei intraspezifischer Ausbeutungskonkurrenz innerhalb dieses Parameterbereichs aus, so liegt dies daran, dass sie sich aufgrund der intraspezifischen Ausbeutungskonkurrenz selbst schadet. Daher hilft in diesem Falle der Wechsel zur intraspezifischen Interferenzkonkurrenz.

4.2.2 Strategie zur Erhöhung der Populationsdichte

Nun wollen wir anhand des deterministischen Modells Strategien, die die Populationsdichte erhöhen können, entwickeln.

Aufgabe

Angenommen die beiden Arten streben einen Gleichgewichtszustand an, bei dem die unterlegene Art dauerhaft überleben kann, welche Veränderung würde zur Erhöhung ihrer Populationsdichte führen?

Laut unseren Erkenntnissen aus den Simulationen müsste sich die Populationsdichte durch eine angemessene Anhebung des Reproduktionsfaktors oder durch Änderung der intraspezifischen Konkurrenz steigern lassen.

Wenn die Spezies 2 überlebt, dann strebt jede Lösung gegen P_2 und somit $Y(t)$ gegen $Y = \ln\left(\frac{r_2}{r_1}\right)$. Die Funktion $r_2 \mapsto \ln\left(\frac{r_2}{r_1}\right)$ ist streng monoton wachsend. Somit erhöht sich die Populationsgröße durch eine Erhöhung des Reproduktionsfaktors r_2 solange $1 < r_2 < e^2 r_1$ bleibt. Für den Fall $r_2 > e^2 r_1 > 1$ haben wir keine Ergebnisse aus der mathematischen Analyse. Bei einer Änderung der intraspezifischen Wechselbeziehung der unterlegenen Spezies von Intra 1 zu Intra 2 ergibt sich der Gleichgewichtspunkt $P_2 = (\ln(r_1), n)$, wobei $n = \frac{r_2}{r_1}(1 - e^{-n}) > 0$. Es gilt $n < \frac{n}{1 - e^{-n}} = \frac{r_2}{r_1}$, denn wegen $n > 0$ gilt $0 < 1 - e^{-n} < 1$ und, da $\ln(x) < x - 1$ gilt³, folgt $\ln\left(\frac{r_2}{r_1}\right) < \frac{r_2}{r_1} - 1 < n$. Also erhöht sich die Populationsgröße durch die Änderung der intraspezifischen Wechselbeziehung.

³Auf einen Beweis dieser Aussage wird an dieser Stelle verzichtet.

4.3 Anwendung der Strategien aus dem deterministischen Modell im stochastischen Modell

Wir wollen nun für die zu Beginn des Kapitels bereits simulierten Systeme überprüfen, ob die anhand der mathematischen Analyse erarbeiteten Strategien für die unterlegene Art auch bei den Simulationen erfolgreich sind.

Aufgabe

Führen Sie wie zu Beginn des Kapitels für die Systeme mit den Reproduktionsfaktoren

1. $r_1 = 4$ und $r_2 = 6$
2. $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$
3. $r_1 = 4$ und $r_2 = 50$

Simulationen durch! Wählen Sie dabei die Feldgröße $N = 1000$.

Testen Sie die anhand der mathematischen Analyse entwickelten Erfolgsstrategien für die unterlegene Art anhand der Simulationen!

Im Falle von $r_1 = 4$ und $r_2 = 6$ (Bereich (b) in Abbildung 4.1) ergibt sich in den Simulationen meist Koexistenz. Laut der mathematischen Analyse, kann sich die Populationsdichte der unterlegenen Art durch eine Erhöhung des Reproduktionsfaktors r_2 innerhalb des Intervalls $(4, 4e^2)$ oder durch Änderung der intraspezifischen Wechselbeziehung zu Interferenzkonkurrenz erhöhen.⁴ Dies lässt sich durch Simulationen bestätigen, solange kein Aussterben durch stochastische Effekte (z.B. für r_2 nahe bei $4e^2$ und $S_1(0)$ sehr klein) bei der unterlegenen Art auftritt.

Für $r_1 = 4$ und $r_2 = 2$ (Bereich (d) in Abbildung 4.1) stirbt die unterlegene Art bei Simulationen fast immer aus. Wie durch die mathematischen Analyse prognostiziert, hilft hier (abgesehen von den Fällen, wo Aussterben durch stochastische Effekte auftritt) eine Erhöhung des Reproduktionsfaktors r_2 , wobei $r_2 \in (4, 4e^2)$ gelten muss, aber eine Änderung der intraspezifischen Konkurrenz nicht.

Auch für $r_1 = 4$ und $r_2 = 50$ (Bereich (c) in Abbildung 4.1) stirbt die unterlegene Art in den Simulationen in der Regel aus. Laut mathematischer Analyse hilft in diesem Falle eine Absenkung des Reproduktionsfaktors, so dass $r_2 \in (4, 4e^2)$ oder der Wechsel der intraspezifischen Konkurrenz. Dies lässt sich anhand der Simulationen (abgesehen vom Aussterben durch stochastische Effekte) bestätigen.

⁴Es gilt $4e^2 \approx 29,55$.

4.3 Anwendung der Strategien aus dem deterministischen Modell im stochastischen Modell

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die anhand der mathematischen Analyse erarbeiteten Erfolgsstrategien, solange die unterlegene Art nicht aufgrund von stochastischen Effekten ausstirbt, auch im stochastischen Modell erfolgreich sind. Darüber hinaus gelten sie für ganze Parameterbereiche von r_1 und r_2 , welche man anhand von Simulationen nur sehr mühsam durch Ausprobieren hätte bestimmen können.

Teil IV

Zur Umsetzung

Einleitung

Das Hauptgewicht dieser Arbeit lag auf der Entwicklung der in den Teilen I-III vorgestellten Unterrichtsmaterialien. Eine systematische Untersuchung zur Umsetzung im Unterricht hat nicht stattgefunden. Dennoch wurden Teile der Materialien an Lerngruppen getestet. Dazu musste zuerst geklärt werden, in welchem Rahmen man überhaupt an eine Umsetzung denken konnte. Aus zeitlichen Gründen wurde von einem Einsatz im regulären Schulunterricht abgesehen und eine Erprobung mit Oberstufenschülern im Rahmen einer Sommerschule an der RWTH Aachen und einer Modellierungswoche des Felix-Klein-Zentrums für Mathematik durchgeführt. Bei beiden Lerngruppen handelte es sich (mehr oder weniger) um leistungsstarke und mathematisch interessierte Schüler. Neben diesem Einsatzgebiet im Übergang zwischen Schule und Universität wäre für den schulischen Kontext ein Einsatz im Projektunterricht, als Facharbeitsthema oder in einer Arbeitsgemeinschaft denkbar gewesen. Für Studenten der Mathematik oder Biologie hätte man die Bearbeitung in Vorlesungen oder Proseminaren des Grundstudiums erproben können.

Im Folgenden werden die Erfahrungen aus der Sommerschule und der Modellierungswoche vorgestellt.

Sommerschule MINT Mathe-Camp

Vom 17. bis zum 20.09.2008 fand an der RWTH Aachen eine Sommerschule mit unterschiedlichen mathematischen Workshops statt. Es nahmen 26 Schüler der Oberstufe teil. Dabei handelte es sich größtenteils um mathematisch besonders interessierte und leistungsstarke Schüler. Es standen acht Stunden für den Workshop „Populationsmodelle“, in dem Teile der entwickelten Unterrichtsmaterialien erprobt werden sollten, zur Verfügung. Damit stellte sich also die Frage, wie im Rahmen dieses verhältnismäßig kurzen Bearbeitungszeitraums ein sinnvoller Einsatz stattfinden kann.

2.1 Konzept für einen kurzen Zeitrahmen

Für den Workshop wurde ein Arbeitsbuch (vgl. Anhang C.1.1) entwickelt, welches eine relativ enge Führung vorgab und auf eine achtstündige Bearbeitungszeit hin ausgelegt war. Es enthielt Texte zur Stoffvermittlung, Aufgaben, Experimentieranleitungen und Musterlösungen und war so angelegt, dass Schüler selbstständig und im eigenen Tempo damit arbeiten konnten. Konzeptionell war es nahezu identisch zu einem Leitprogramm (vgl. Frey und Frey-Eiling [17]), enthielt allerdings keinen obligatorischen Test im Anschluss an jedes Kapitel. Diese für ein Leitprogramm wesentliche Komponente wurde im Hinblick auf den Einsatz während der Sommerschule weggelassen, da den Teilnehmern ein ausreichend starkes Verantwortungsgefühl für den eigenen Lernprozess unterstellt wurde.

Das Arbeitsbuch bestand aus drei Teilen. Im ersten Teil wurden die Schüler aufgefordert, selbstständig die biologischen Grundlagen zu erarbeiten. Dann wurde das Kästchenmodell vorgestellt und in den Umgang mit der Software eingeführt. Die Schüler lernten, Prognosen für die Populationsentwicklungen anhand des Basis- und des Langzeittools zu erstellen und mit Hilfe des Reproduktionstools Abbildungsvorschriften für Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit von einer Variablen herzuleiten. Thema des zweiten Kapitels war die Herleitung

einer mathematischen Beschreibung für ein System mit Amensalismus (**Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -**). Dazu mussten die Reproduktionsfunktionen der Arten in Abhängigkeit der Populationsgrößen und der Kästchenanzahl anhand des Reproduktionstools bestimmt werden. Das Kapitel bestand aus vielen Einzelaufgaben, die zunächst Schritt für Schritt zu einer mathematischen Beschreibung für die erste Spezies führten. Bei der Bearbeitung entwickelten die Schüler diese also unter starker Führung selbst, ohne zuvor eine Herleitung an einem Beispiel nachvollzogen zu haben. Für die zweite Spezies geschah dieses ohne Hilfestellung. Im letzten Teil sollte frei gearbeitet werden. Die Schüler wurden aufgefordert sich ein System auszudenken, welches anhand des Kästchenmodells beschrieben werden kann. Anschließend sollten sie anhand der Simulationssoftware Prognosen für die Entwicklung des Systems aufstellen und eine mathematische Beschreibung für die Populationsentwicklungen herleiten.

2.2 Ablauf

Für die Erprobung der Unterrichtsmaterialien im Rahmen der Sommerschule stand ein Zeitrahmen von acht Stunden zur Verfügung. Zu Beginn der Einheit, wurde den Schülern der Umgang mit dem Arbeitsbuch erläutert. Die restliche Zeit arbeiteten sie einzeln oder in Zweiergruppen (insgesamt 14 Gruppen), eigenständig mit dem Buch und der Simulationssoftware. Es standen zwei Betreuungspersonen zur Verfügung, die den einzelnen Gruppen bei Schwierigkeiten helfen konnten.

2.3 Auswertung

Es sollte während der Sommerschule an einer Schülergruppe getestet werden, in wieweit die entwickelten fachlichen Inhalte¹ von Schülern der Oberstufe verstanden und angewendet werden können. Weiter sollten das zu diesem Zweck verfasste Arbeitsbuch und der veranschlagte zeitliche Rahmen überprüft werden. Um Aussagen bezüglich dieser Punkte erzielen zu können, wurden die Gruppen aufgefordert, ihre Ergebnisse stets schriftlich festzuhalten. Durch eine Analyse dieser Ergebnisse konnte natürlich nur eingeschränkt auf den tatsächlich erzielten Kenntnisstand geschlossen werden, da Lösungshinweise zur Verfügung standen, die sicherlich mehr oder weniger in die Aufzeichnungen einfließen. Bei einer genaueren Analyse der Schüleraufzeichnungen ließ sich allerdings in der Regel erkennen, inwiefern es sich um eigenständig erzielte Ergebnisse handelt.

¹Teil II dieser Arbeit

Den Aufzeichnungen ist zu entnehmen, dass der erste Teil des Arbeitsbuches von allen vierzehn Gruppen vollständig und erfolgreich bearbeitet wurde. Es ist also weitgehend davon auszugehen, dass die Schüler die Software einsetzen konnten, um Prognosen für Populationsentwicklungen geeigneter biologischer Systeme zu erstellen und Abbildungsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit von einer Variablen herleiten konnten.

Zwölf Gruppen leiteten im Rahmen des zweiten Kapitels, also mit Hilfe einer engen Führung, eine mathematische Beschreibung für die Populationsentwicklung der ersten Spezies des Systems her. Elf Gruppen gelang die darauf folgende selbstständige Herleitung der Populationsentwicklung der zweiten Spezies.

Zehn Gruppen bearbeiteten den dritten Teil. Alle zehn Gruppen definierten ein zu untersuchendes System und leiteten Prognosen für die Entwicklung anhand der Simulationssoftware her. An der selbstständigen Herleitung der mathematischen Beschreibungen versuchten sich noch acht Gruppen. Ein vollständiges Ergebnis erreichte dabei keine der Gruppen. Die meisten Ansätze waren allerdings viel versprechend und zwei Gruppen gelang es immerhin, eine mathematische Beschreibung für eine der beiden Arten ihres Systems zu bestimmen. Daher ist davon auszugehen, dass hier eher Zeitmangel als fehlendes Verständnis Grund dafür war, dass die letzte Aufgabe nicht mehr vollständig bearbeitet wurde.

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Schüler erfolgreich mit den entwickelten Unterrichtsmaterialien arbeiten konnten. Dabei sind die einzelnen Gruppen zum Teil sehr unterschiedlich weit gekommen, was darauf hinweist, dass die Schüler unterschiedlich leistungsstark waren. Der Einsatz des Arbeitsbuches war hier folglich sinnvoll, da es jedem Schüler die Bearbeitung in seinem persönlichen Tempo ermöglicht hat. So wurde keiner der Schüler „abgehängt“ und keiner „gebremst“. Nachteil der Methode war, dass die Ergebnissicherung den Schülern selbst überlassen blieb. Dabei bestand, wie bereits erwähnt, die Möglichkeit, dass bei Problemen schnell in der Musterlösung nachgesehen wurde anstatt eigenständig eine Lösung zu finden. Insgesamt, war die zu Verfügung stehende Zeit zu knapp bemessen, da auch die schnelleren Schüler nicht mehr dazu kamen, eigenständig eine mathematische Beschreibung für ihr gewähltes System herzuleiten. Für den Biologieteil war weniger Zeit eingeplant, als die Schüler benötigt haben. Hier wäre eine Reduzierung der Arbeitszeit durch eine enger gefasste Aufgabenstellung möglich gewesen.

2.4 Resonanz

Nach dem Workshop gaben zwanzig Schüler anhand eines anonymen Fragebogens Rückmeldung. Es folgt eine zusammenfassende Auswertung. Im Anhang C.1.2 findet sich eine

Zusammenstellung aller Rückmeldungen.

Die Evaluation ergab, dass der Workshop fast allen Schülern Spaß gemacht hat. Er wurde im Schnitt mit der Note „gut“ bewertet.

Das Verfahren mit dem Arbeitsbuch zu arbeiten, wurde mehrfach explizit gelobt und die meisten Schüler gaben an, dass ihnen diese Art der Arbeit zumindest weitgehend Spaß gemacht habe. Besonders die individuelle Zeiteinteilung und das selbstständige Arbeiten traf auf die Zustimmung der Schüler. Ein Schüler merkte an, dass ihm das Vorhandensein von Musterlösungen geholfen habe. Ein weiterer Schüler bedauerte, dass die Ergebnisse nicht gemeinsam besprochen wurden. Die Erklärungen und Anweisungen im Arbeitsbuch wurden als weitgehend verständlich bewertet. Einige Schüler empfanden allerdings die Formulierungen einiger Aufgaben als ungenau oder missverständlich. Diese Kritik wurde bei der Überarbeitung des Arbeitsbuchs berücksichtigt. Weiter wurde von einigen Schülern Zeitmangel zum Ende der Einheit hin beklagt. Gerade für die letzte Aufgabe, auf die man hingearbeitet hat, sei zu wenig Zeit geblieben.

Weiter wurde mehrfach kritisiert, dass die Aufgaben zum biologischen Hintergrund teilweise überflüssig und zu zeitaufwendig gewesen seien. Fast alle gaben an, dass sie gerne mit den Tools gearbeitet und ihre Handhabung nicht als schwierig empfunden haben. Die Suche nach den mathematischen Beschreibungen hat den meisten Schülern gefallen. Zwei gaben an, dass dies eher nicht der Fall war. Besonders gelobt wurde der Realitätsbezug der Materialien. Ein Schüler erklärte, er „konnte gut erkennen, wie viel Mathematik in unserem täglichen Leben steckt und wie man das nutzen kann“. Es sei „ein sehr guter Einblick in angewandte Mathematik [gewesen], bei dem nicht das Erlernen vieler mathematischer Grundlagen im Vordergrund stand [...], sondern vor allem die Methodik angewandter Mathematik vermittelt wurde“.

Der Stoff wurde von den meisten Schülern zwar als anspruchsvoll aber nicht als zu schwierig eingestuft. Vier Schüler empfanden die Einheit allerdings als etwas zu schwierig. Die meisten Schüler hatten das Gefühl, viel gelernt zu haben. Fünf Schüler waren eher nicht dieser Meinung.

Modellierungswoche

Seit 1993 findet einmal jährlich eine mathematische Modellierungswoche für Schüler und Lehrer in der Pfalzakademie Lambrecht statt. Seit 2008 wird diese vom Felix-Klein-Zentrum für Mathematik in Kooperation mit Universitäten und Fachhochschulen ausgerichtet. Während der 17. Modellierungswoche vom 28.06 bis zum 03.07.2009 arbeitete eine Gruppe von fünf mathematisch besonders leistungsstarken Oberstufenschülern und zwei Lehrern mit den im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Materialien.

3.1 Konzept für einen großzügigen Zeitrahmen

Die Gruppe konnte 4 Tage an dem Thema arbeiten. Es stand folglich ein besonders großzügiger Zeitrahmen zur Verfügung. Daher erhielt die Gruppe eine offene Aufgabenstellung, bei der es unter anderem darum ging, Prognosen für die Entwicklung von Pflanzenpopulationen anhand der Software zu erstellen und ihre Entwicklung mathematisch zu beschreiben (vgl. Anhang C.2.1). Für die Bearbeitung der Aufgabe wurde Material (vgl. Anhang C.2.2) zur Verfügung gestellt, worin lediglich das Kästchenmodell und die Software beschrieben wurden. Eine umfassende Anleitung, wie anhand der Software mathematische Beschreibungen für die Entwicklung der betrachteten Systeme hergeleitet werden können, enthielt das Material nicht. Die Gruppe sollte die Aufgabe mit Hilfe des Materials so eigenständig wie möglich lösen. Weitere Hilfestellung wurde während der Bearbeitung daher nur sehr selten gegeben. Darüber hinaus gab es keinerlei zeitliche Vorgaben oder Empfehlungen.

3.2 Ablauf

Fünf Tage lang befasste sich die Gruppe mit der Aufgabe. Es folgt eine ergebnisorientierte Zusammenfassung ihrer Arbeit. Ein detailliertes Protokoll findet sich im Anhang C.2.3. Zu Beginn arbeitete sich die Gruppe mit Hilfe des Materials in das Kästchenmodell und den

Umgang mit der Software ein. Anschließend erstellte sie einen Plan, der die Arbeit der folgenden Tage strukturieren sollte. Dann stiegen die Schüler in die eigentliche Arbeit ein und begannen, mit der Untersuchung von Systemen mit nur einer Population. Sie führten Simulationen durch und diskutierten, in welchen Fällen die Arten einen Gleichgewichtszustand annehmen, aussterben oder starken Schwankungen unterliegen. Zum Beispiel untersuchten sie den Zusammenhang zwischen Gleichgewichtswert und Reproduktionsfaktor. Während ihrer Arbeit kamen unterschiedliche, interessante Fragen auf, beispielsweise welche Bedeutung die Mittelung vieler Simulationen hat, oder ob unbegrenztes Wachstum möglich ist.

Dann gingen sie zur Herleitung mathematischer Beschreibungen für die Systeme mit nur einer Population über. Dazu mussten sie mit Hilfe des Reproduktionstools Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit von zwei Variablen bestimmen. Die Herleitung gelang ihnen nahezu eigenständig. Dabei diskutierten sie unterschiedliche Ansätze (zum Beispiel eine lineare Funktion und eine Wurzelfunktion). Sie stellten eigenständig eine mathematische Beschreibung der Populationsentwicklung anhand der Reproduktionsfunktion auf. Dabei ergab sich eine Differenzgleichung. Dieses mathematische Konzept war den Schülern bis zu diesem Zeitpunkt nicht bekannt. Sie entdeckten es folglich anstatt es erklärt zu bekommen.

Mit Hilfe eines Tabellenkalkulationsprogramms führte die Gruppe nun Simulationen anhand der Differenzgleichungen durch und verglich sie mit den Simulationen anhand der Software. Dabei erkannte sie, dass es Fälle geben kann, wo die Ergebnisse qualitativ voneinander abweichen und diskutierte mögliche Gründe dafür.

Anschließend befassten die Schüler sich mit der Modellierung zweier Pflanzenarten. Sie entschieden sich dafür, dass eine Konkurrenzbeziehung am besten das Zusammenleben zweier Pflanzenarten beschreiben könne und untersuchten zunächst ein System mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -**. Im Rahmen einiger Simulationen mit der Software stellten sie fest, dass für dieses System stets nur eine der beiden Arten überleben kann. Bei der Herleitung einer mathematischen Beschreibung musste eine Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von drei Variablen gefunden werden. Nachdem sie die Differenzgleichung für die erste Spezies bestimmt hatten, erkannten sie, dass diese sich mit angepassten Variablen und Parametern aufgrund des übereinstimmenden Reproduktionsmodells auch für die zweite Spezies einsetzen lässt. Wieder verglichen sie Simulationen anhand der Differenzgleichung und anhand der Software. Während der Beschäftigung mit dem System **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -** ergaben sich am Rande diverse Entdeckungen, die von den Schülern diskutiert wurden. Zum Beispiel stellten sie einen Zusammenhang zwischen der Entwicklung des Systems mit beiden Populationen und der Entwicklung einer einzelnen Population (Intra 1 & Inter 0) her oder diskutierten die Eignung der Differenzgleichung im Falle von gleichen Reproduktionsfaktoren.

Bis zum Ende der Modellierungswoche leiteten die Schüler mathematische Beschreibungen für diverse weitere Systeme her.

3.3 Auswertung

Für die Modellierungswoche wurde eine offene Aufgabenstellung gewählt und nur ein Minimum an Informationen zu dem Kästchenmodell und der Software in Form des Materials geliefert. Ziel war es zu überprüfen, wie weit die Schüler ohne Führung in die Materie eindringen können. Sind sie in der Lage, die Software zur Untersuchung verschiedener Systeme sinnvoll einzusetzen? Finden sie einen Weg anhand der Tools mathematische Beschreibungen herzuleiten? Werden sie die Unterschiede zwischen Simulation und mathematischer Beschreibung entdecken?

Dem Protokoll ist zu entnehmen, dass sich alle diese Fragen mit ja beantworten lassen. Die Schüler arbeiteten sich zügig in das Kästchenmodell und den Umgang mit der Software ein. Für das gegebene idealisierte System zweier Pflanzenpopulationen fanden sie umgehend ein passendes Reproduktionsmodell und entwickelten Prognosen anhand von Simulationen in Abhängigkeit verschiedener Einflussfaktoren. Die Anwendung des Kästchenmodells und der Umgang mit den einzelnen Simulationstools erwiesen sich folglich als unproblematisch.

Bei der Suche nach passenden mathematischen Beschreibungen entdeckten sie recht zügig, dass sie dazu eine Funktionsvorschrift für die Reproduktionen finden müssen. Die Suche von Ansätzen für die Reproduktionsfunktion forderte die Schüler heraus und führte zu intensiven Diskussionen in der Gruppe. Sie waren weitgehend selbstständig in der Lage, die Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit aller Variablen zu bestimmen, obwohl der Umgang mit Funktionen mehrerer Variablen für sie ungewohnt war. Besonders beachtenswert war die selbstständige Entdeckung von Differenzgleichungen zur mathematischen Beschreibung der Populationsentwicklungen.

Nach der Herleitung der mathematischen Beschreibung stellte sich bei der Gruppe das Bedürfnis ein, diese auf ihre Gültigkeit für das stochastische Modell hin zu überprüfen. Anhand der durchgeführten Vergleiche entwickelte sich von selbst eine Diskussion über die Unterschiede zwischen dem deterministischen und dem stochastischen Modell. Dabei erkannten die Schüler, dass sich die deterministische Beschreibung in manchen Fällen nicht eignet, um die Simulationen zu beschreiben. Eine intensivere Diskussion der Gründe dafür fand allerdings nicht statt.

Allgemein ist festzuhalten, dass diese Gruppe besonders motiviert war. Es handelte sich um ein sehr freies Arbeiten mit nur wenig Hilfestellungen von außen, auch bei falschen Annahmen

oder Schlussfolgerungen. Diese Arbeitsweise konnte natürlich nur durch den außergewöhnlich großzügigen Zeitrahmen und die Auswahl von begabten Schülern ermöglicht werden.

3.4 Resonanz

Im Anschluss an die Modellierungswoche wurden die Teilnehmer anhand eines Fragebogens um Rückmeldung zu ihren Erfahrungen während der Bearbeitung der Aufgabe gebeten. Fünf der sieben Teilnehmer gaben ein detailliertes Feedback ab. Teile davon werden im Folgenden zusammenfassend dargelegt. Eine vollständige Zusammenstellung des Feedbacks findet sich im Anhang C.2.4.

Die Bearbeitung der Aufgabe hat den Rückmeldungen zur Folge allen Teilnehmern sehr gut gefallen. Mehrmals wurden die Arbeitsatmosphäre und die besonders gut funktionierende Teamarbeit gelobt. Es sei wichtig gewesen, dass alles relativ locker und nicht unter erhöhtem Druck stattgefunden hat, denn so sei eine produktive Atmosphäre, in der das Arbeiten leicht fiel und so gute Ergebnisse erzielt werden konnten, entstanden. Allerdings wurde von einem Teilnehmer negativ angemerkt, dass sich in seinen Augen (hauptsächlich anfangs) eine Art „Gruppenhierarchie“ herausbildete, bei der manche dem Tempo nicht vollkommen folgen konnten.

Der Umgang mit der Software wurde von den Teilnehmern im Wesentlichen als einfach zu erlernen empfunden. Ein Teilnehmer gab an, dass er den Umgang zu Beginn etwas kompliziert fand. Ein weiterer Teilnehmer erklärte, dass die Software eine große Hilfe war, allerdings auch zum sinnlosen „Rumprobieren“ verführt hätte. Das Material wurde weitgehend als gut empfunden. Ein Teilnehmer schlug zur Verbesserung des Materials vor, das Fit-Verfahren in einem gesonderten Dokument zu erklären.

Auf die Frage hin, was den Teilnehmern besonders gut gefallen hat, hoben sie das selbständige Herleiten der Formeln hervor und dass nur dann zusätzliche Unterstützung gegeben wurde, wenn die Gruppe nicht mehr weiter wusste. Vor allem das „Knobeln“ habe ihnen Freude gemacht. Zwei Teilnehmer gaben an, dass sie es spannend fanden, den Zusammenhang von Mathematik und Natur zu untersuchen, da dieser ihnen in diesem Ausmaß bisher nicht bewusst gewesen sei. Weiter wurde es begrüßt, dass ein Einblick in ein aktuelles Forschungsgebiet vermittelt wurde.

Zwei Teilnehmer kritisierten die Art des Einstiegs in die Modellierung. Sie bedauerten, dass sehr zügig mit der Software gearbeitet wurde und dadurch der Zusammenhang zur Biologie zu schnell in den Hintergrund rückte. Sie hätten es bevorzugt, sich zunächst stärker eigenständig Gedanken über die biologischen Grundlagen zu machen (z.B. bzgl. verschiede-

ner Strategien), anstatt direkt ins Material und ins Programm einzusteigen. Es wurde der Verbesserungsvorschlag gemacht, die verschiedenen Fälle (z.B. nur eine Pflanze kommt vor, Kopplung zweier Pflanzen, usw.) die Teilnehmer selbst herleiten zu lassen.

Die Teilnehmer hatten vor allem das Gefühl, mathematisch etwas gelernt zu haben. Weiter wurden folgende Punkte, die den Teilnehmern gefallen haben, genannt: Das Herleiten von Formeln, problemorientiertes Arbeiten in kleineren Gruppen, intensive Beschäftigung mit einem komplexen mathematischen Problem, der Umgang mit Programmen (Maple, LaTeX) und das Entwickeln von Lösungsstrategien. Ein Teilnehmer gab an, dass er im Bereich der Biologie zum Beispiel bezüglich verschiedener Fortpflanzungsmöglichkeiten von Pflanzenarten dazugelernt hat.

Der Schwierigkeitsgrad wurde von der Gruppe als angemessen empfunden. Sie hätten zwar ab und zu Hilfestellungen gebraucht, aber ansonsten eigenständig die Aufgaben lösen können. Ein Teilnehmer gab an, dass die Aufgabe „durch die gewisse, im alltäglichen Unterricht ungewöhnliche Schwierigkeit umso interessanter und spannender“ wurde.

Insgesamt bewerteten die Teilnehmer das Projekt als gut bis sehr gut.

Grenzen der Anpassung mit Simulationen

Im Rahmen der Suche nach den Reproduktionsfunktionen $R(S)$, $R(S')$ oder $R(N)$, also den Funktionen, die die zu erwartende Reproduktionsanzahl in Abhängigkeit der Individuenanzahlen S bzw. S' oder der Feldgröße N angeben, wurde in Teil II¹ das Fit-Verfahren vorgestellt. Das Reproduktionstool stellt Simulationswerte $\tilde{R}(S)$, $\tilde{R}(S')$ oder $\tilde{R}(N)$ für die entsprechenden Reproduktionsfunktionen zur Verfügung. Im Rahmen des Fit-Verfahrens werden durch Anwendung bestimmter Funktionen auf diese Simulationswerte, also durch Transformation der Simulationswerte, Parameter der Reproduktionsfunktionen bestimmt. Ziel des Fit-Verfahrens ist es also, eine Transformationen zu finden, so dass die transformierten Simulationswerte eine konstante Funktion annähern, die den Wert des gesuchten Parameters angibt. Eine solche Transformation wollen wir im Folgenden als korrekt bezeichnen.

Bei der Verwendung dieses Verfahrens sind wir in Teil II² auf drei Probleme gestoßen, die trotz korrekter Transformationen auftraten.

Problem 1

Bei der Anwendung einer korrekten Transformation werden in manchen Bereichen aus kleinen Streuungen verhältnismäßig große Streuungen. Genauer ist damit gemeint, dass die relativen Abweichungen der transformierten Simulationswerte von der konstanten Funktion im Vergleich zu den relativen Abweichungen der Simulationswerte von der Reproduktionsfunktion groß sind. Dieses Phänomen nennt man Fehlerfortpflanzung bzw. Fehlerverstärkung (vgl. Deuffhard und Hohmann [13]). Das Ablesen des gesuchten Parameterwertes ist in diesem Falle mitunter schwierig. Bei den in Abbildung A.2 (a) dargestellten Werten handelt es sich

¹Kapitel 6

²Kapitel 6

um Transformationen von den in Abbildung A.1 (a) dargestellten Simulationswerten $\tilde{R}(S)$. Dort tritt das Problem für große und kleine S auf. Bei der in Abbildung A.4 (a) dargestellten Transformation von den in Simulationswerten $\tilde{R}(N)$ aus Abbildung A.3 (a) zeigt sich sogar für nahezu alle N eine vergleichsweise starke Streuung.

Problem 2

Bei der Anwendung einer korrekten Transformation gruppieren sich resultierende Werte auf mehreren bestimmten Kurven oder Geraden, die die konstante Funktion schneiden. Bei den in Abbildung A.2 (a) dargestellten Werten tritt dieses Problem für große S und bei denen aus Abbildung A.4 (a) für große N auf.

Problem 3

Bei der Anwendung einer korrekten Transformation gibt es zu den Simulationswerten in einigen Bereichen gehäuft keine transformierten Werte. Die Simulationswerte „verschwinden“ also im Zuge der Transformation. Dieses Problem zeigt sich bei den transformierten Werten aus Abbildung A.2 (a) für sehr große S und bei denen aus Abbildung A.4 (b)³ für kleine N .

Wir wollen nun untersuchen, wie es zu diesen Problemen kommt. Wir nähern uns der Beantwortung dieser Fragestellung indem wir uns die zur Vorstellung der drei Probleme herangezogenen Simulationsergebnisse und deren Transformationen genauer ansehen:

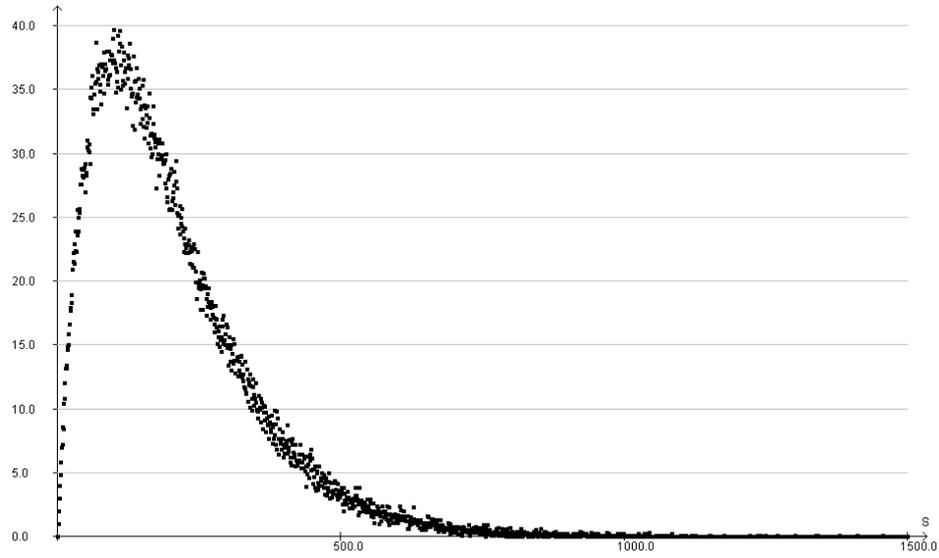
Beispiel 1

Bei den in Abbildung A.1 (a) dargestellten Werten $\tilde{R}(S)$ handelt es sich um Mittelwerte aus $sim = 10$ einzelnen Simulationen auf einem Feld der Größe $N = 100$ für eine Spezies mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0**. Bei der Anwendung des Fit-Verfahrens treten, wie wir bereits bei der Suche der Reproduktionsfunktion dieser Spezies in Teil II ⁴ erkennen konnten, alle drei Probleme auf: Die resultierenden Werte streuen für S ungefähr zwischen 100 und 500 wenig und für kleinere und größere S stark um die konstante Funktion. Weiter lässt sich für große S erkennen, dass sich die transformierten Simulationswerte auf Kurven gruppieren und für sehr große S „verschwinden“ (vgl. Abbildung A.2 (a)).

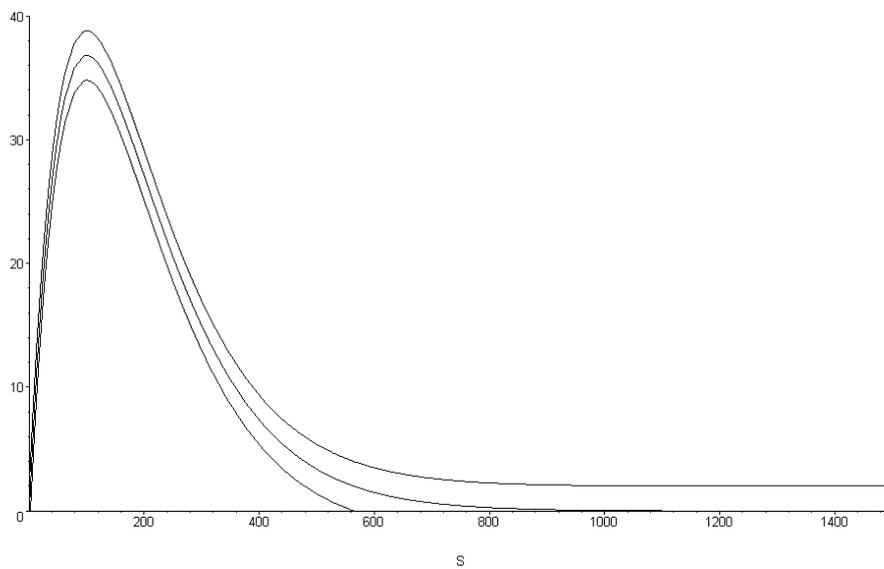
Um die Gründe für diese Probleme zu bestimmen, betrachten wir zunächst die bei der Erzeugung der dargestellten Werte verwendete Transformation. Zur Überprüfung des Ansatzes

³Die zugehörigen Simulationswerte $\tilde{R}(N)$ sind in A.3 (b) dargestellt.

⁴Kapitel 6.3.1.1



(a)



(b)

Abbildung A.1: (a) $\tilde{R}(S)$ mit $sim = 10$ (b) $S \mapsto R(S) - d$, $S \mapsto R(S)$ und $S \mapsto R(S) + d$ für $R(S) = Se^{-\frac{S}{100}}$ und $d = 2$

$R(S) = Se^{-LS}$ für die Reproduktionsfunktion soll mit dem Fit-Verfahren der Parameter L bestimmt werden. Dazu werden bei einer korrekten Transformation S und $\tilde{R}(S)$ für jedes $S \in \{0, \dots, S_{max}\}$ in die Funktion

$$f(x, y) = -\frac{\ln(\frac{y}{x})}{x} \quad (\text{A.1})$$

eingesetzt und das Resultat $f(S, \tilde{R}(S))$, wie in Abbildung A.2 (a) dargestellt, in Abhängigkeit von S in das Koordinatensystem eingetragen.

Gründe für Problem 1

Wir beginnen bei der Untersuchung des Problems 1. Es gilt $L = 0.01$. Die zugehörige Reproduktionsfunktion lautet also $R(S) = Se^{-\frac{S}{100}}$. Es lässt sich ein gewisser Maximalabstand d bestimmen, mit dem die Simulationswerte $\tilde{R}(S)$ um $R(S)$ streuen (vgl. Abbildung A.1 (b)).⁵ Es gilt also

$$R(S) - d \leq \tilde{R}(S) \leq R(S) + d. \quad (\text{A.2})$$

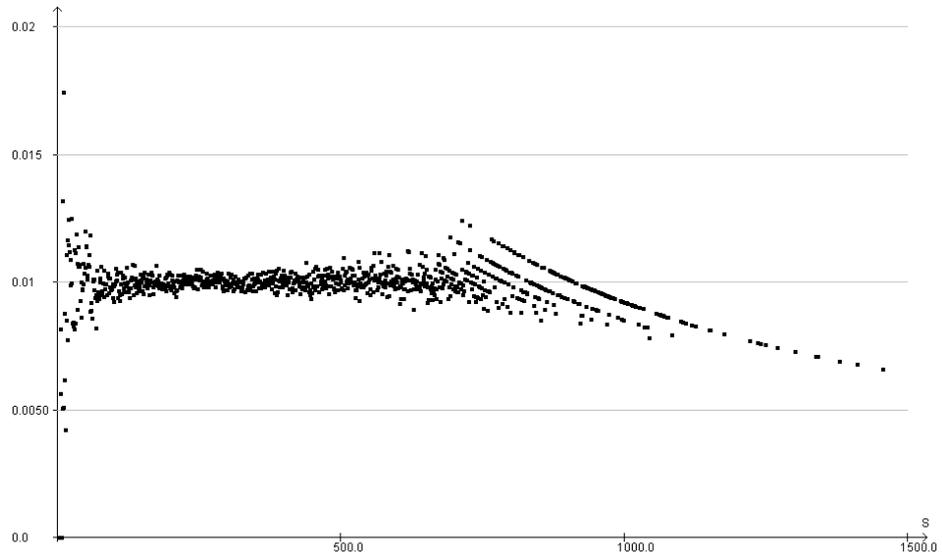
In unserem Beispiel werden die Simulationswerte anhand der Funktion $f(x, y) = -\frac{\ln(\frac{y}{x})}{x}$ transformiert: $f(S, \tilde{R}(S))$ liegt also zwischen $f(S, R(S) - d)$ und $f(S, R(S) + d)$. Die Graphen von $f(S, R(S) - d)$ und $f(S, R(S) + d)$ bestimmen damit einen Bereich um die Konstante $K = f(S, R(S))$ herum, indem die transformierten Simulationswerte $f(S, \tilde{R}(S))$ liegen. Die Abbildung A.2 (b) zeigt, dass dieser Bereich für S ungefähr zwischen 100 und 500 schmal und sonst verhältnismäßig breit ist.

Gründe für Problem 2 und 3

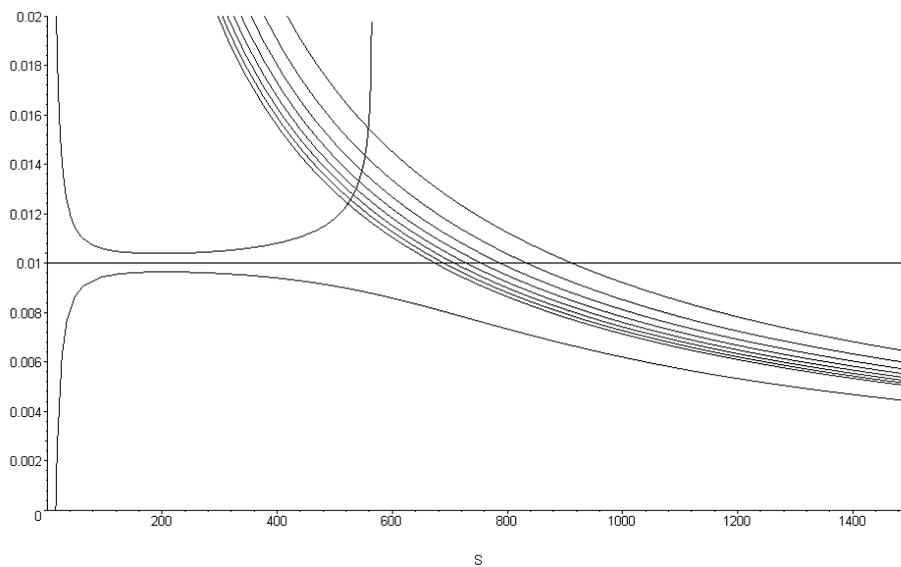
Nun wollen wir untersuchen, warum sich in Abbildung A.2 (a) die bearbeiteten Simulationswerte $f(S, \tilde{R}(S))$ für große S auf Kurven gruppieren bzw. „verschwinden“. Bei den Simulationswerten $\tilde{R}(S)$ handelt es sich um Mittelwerte aus $sim = 10$ Simulationen, bei denen jeweils nur ganzzahlige Simulationsergebnisse auftreten. Daher gilt $R(S) \in \{\frac{n}{sim} \mid n \in \mathbb{N}_0\}$ für alle S . Damit gilt $f(S, \tilde{R}(S)) \in \{f(S, \frac{n}{sim}) \mid n \in \mathbb{N}, S \in \mathbb{N}_0\}$ und $f(S, \frac{0}{sim}) = -\frac{\ln(\frac{0}{S})}{S}$ ist nicht definiert für alle S . Alle transformierten Werte $f(S, \tilde{R}(S))$ liegen folglich auf den Graphen der Funktionen $S \mapsto f(S, \frac{n}{sim})$ mit $n \in \mathbb{N}$. Im Falle von $\tilde{R}(S) = 0$ sind sie nicht definiert. In Abbildung A.2 (b) sind diese Graphen für $n \in \{1, \dots, 8\}$ eingezeichnet.

Nun stellt sich noch die Frage, warum diese Phänomene in der Abbildung A.2 (a) scheinbar

⁵Dabei bezieht sich d nur auf die hier dargestellten Simulationsergebnisse. Da den Simulationen ein stochastisches Modell zugrunde liegt, ergibt sich unter gleichen Voraussetzungen bei einem anderen Simulationsdurchlauf in der Regel ein anderer Wert für d .



(a)



(b)

Abbildung A.2: Transformation der Simulationswerte mit $f(x, y) = -\frac{\ln(\frac{y}{x})}{x}$: (a) $S \mapsto f(S, \tilde{R}(S))$ mit $sim = 10$ (b) $S \mapsto f(S, R(S) - d)$, $S \mapsto f(S, R(S))$, $S \mapsto f(S, R(S) + d)$ für $R(S) = Se^{-\frac{S}{100}}$ mit $d = 2$, $S \mapsto f(S, \frac{n}{sim})$ mit $n \in \{1, \dots, 8\}$ und $sim = 10$

nur für große S auftreten. Für große S ergibt sich bei dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** für einen einzelnen Simulationsdurchlauf ($sim = 1$) fast immer keine oder nur eine Reproduktion. Die Mittelung aus $sim = 10$ einzelnen Simulationen ergibt demnach ab einer gewissen Größe von S fast immer die kleinen Simulationswerte $0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{10}{10}$. Eine Transformation von 0 mit f ist, wie oben bereits beschrieben, nicht möglich. Dies erklärt, warum bei der Transformation im Falle von sehr großen S viele Simulationswerte „verschwinden“ (Problem 3). Da für große S die kleinen Simulationswerte $0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{10}{10}$ sehr häufig auftreten, liegen nach der Transformation besonders viele Simulationswerte auf den zugehörigen oben beschriebenen Kurven. Bei kleineren S sind es weniger, da sich bei Simulationen für unterschiedliche S meist auch unterschiedliche Reproduktionsanzahlen ergeben (vgl. Abbildung A.1 (a) für $S < 500$). Außerdem liegen die Graphen, auf denen sich die transformierten Werte gruppieren, für kleiner werdende S immer näher beieinander, wie sich in Abbildung A.2 (b) zeigt. Aus diesen Gründen lässt sich Problem 2 für große S deutlicher erkennen, als für kleinere S .

Hier zeigt sich, dass im Falle einer großen Individuenanzahl S die Reproduktionsfunktion keine gute Approximation für die Ergebnisse aus den Simulationen liefert. Während es in einzelnen Simulationen fast immer und somit auch bei den Mittelwerten aus mehreren Simulationen häufig für große Individuenanzahlen aufgrund von stochastischen Effekten zu Null Reproduktionen kommt, liefert die Reproduktionsfunktion einen sehr kleinen positiven Wert. Dieses ist qualitativ allerdings ein großer Unterschied, da der erste Fall Aussterben und der zweite Fall Überleben für die Spezies bedeutet. Das „Verschwinden“ der Werte bei der Transformation von $\tilde{R}(S) = 0$ weist auf diese schlechte Eignung hin.

Beispiel 2

Bei den in Abbildung A.3 dargestellten Werten $\tilde{R}_S(N)$ handelt es sich wieder um Mittelwerte aus $sim = 10$ einzelnen Simulationen, wobei in Abbildung (a) $S = 30$ und in Abbildung (b) $S = 200$ ist. Bei den in den Abbildungen A.4 (a) und (b) dargestellten, transformierten Werten fällt auf, dass diese für $S = 30$ sehr viel stärker streuen als für $S = 200$. Hier tritt also Problem 1 abhängig von S in unterschiedlicher Intensität auf. Bei den transformierten Werten für $S = 200$ zeigt sich zudem für kleine N das Problem 3.⁶

Zur Erklärung dieser Phänomene betrachten wir zunächst wieder, die vorgenommene Trans-

⁶Auch die Gruppierung von transformierten Werten auf Geraden (Problem 2) ist erkennbar und lässt sich mit ähnlichen Argumenten, wie das Auftreten von Problem 2 im vorangegangenen Beispiel erklären, worauf wir an dieser Stelle allerdings verzichten wollen.

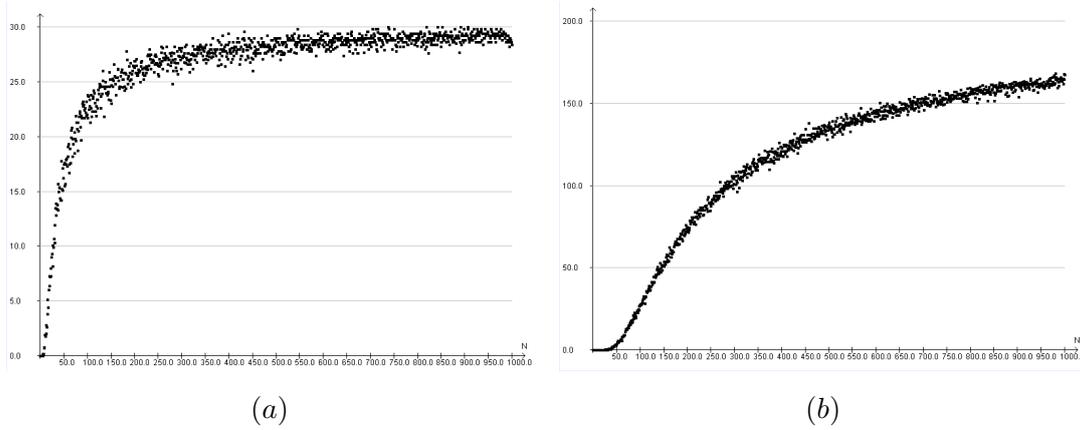


Abbildung A.3: $\tilde{R}_S(N)$ mit $sim = 10$ (a) $S = 30$ (b) $S = 200$

formation. Die gesuchte Reproduktionsfunktion lautet $R_S(N) = S e^{-\frac{S}{N}}$. Also werden bei einer korrekten Transformation S , N und die Simulationswerte $R_S(N)$ für jedes $N \in \{1, \dots, N_{max}\}$ in die Funktion

$$g(x, y, z) = -\frac{\ln\left(\frac{z}{x}\right)}{x} y \quad (\text{A.3})$$

eingesetzt und das Resultat $g(S, N, \tilde{R}_S(N))$, wie in den Abbildungen A.4 (a) und (b) dargestellt, in Abhängigkeit von N in ein Koordinatensystem eingetragen.

Gründe für Problem 1

Nun wollen wir klären, warum es abhängig von S zu unterschiedlich starken relativen Abweichungen kommt. Für ein geeignet gewähltes d liegen die Simulationswerte in einem d -Schlauch um $R_S(N)$:

$$R_S(N) - d \leq \tilde{R}_S(N) \leq R_S(N) + d. \quad (\text{A.4})$$

In unserem Beispiel werden die Simulationswerte anhand der Funktion $g(x, y, z)$ transformiert:

$g(S, N, \tilde{R}_S(N))$ liegt also zwischen $g(S, N, R_S(N) - d)$ und $g(S, N, R_S(N) + d)$. Die Abbildungen A.4 (c) und (d) zeigen, dass die Größe dieses durch $g(S, N, R_S(N) - d)$ und $g(S, N, R_S(N) + d)$ bestimmten Bereichs um $1 = g(S, N, R_S(N))$ von S abhängt.

Gründe für Problem 3

Für eine Spezies mit dem Reproduktionsmodell **Intra 1 & Inter 0** ergibt sich im Falle von kleinen Kästchenanzahlen und verhältnismäßig vielen Individuen, wie im Falle von $S = 100$,

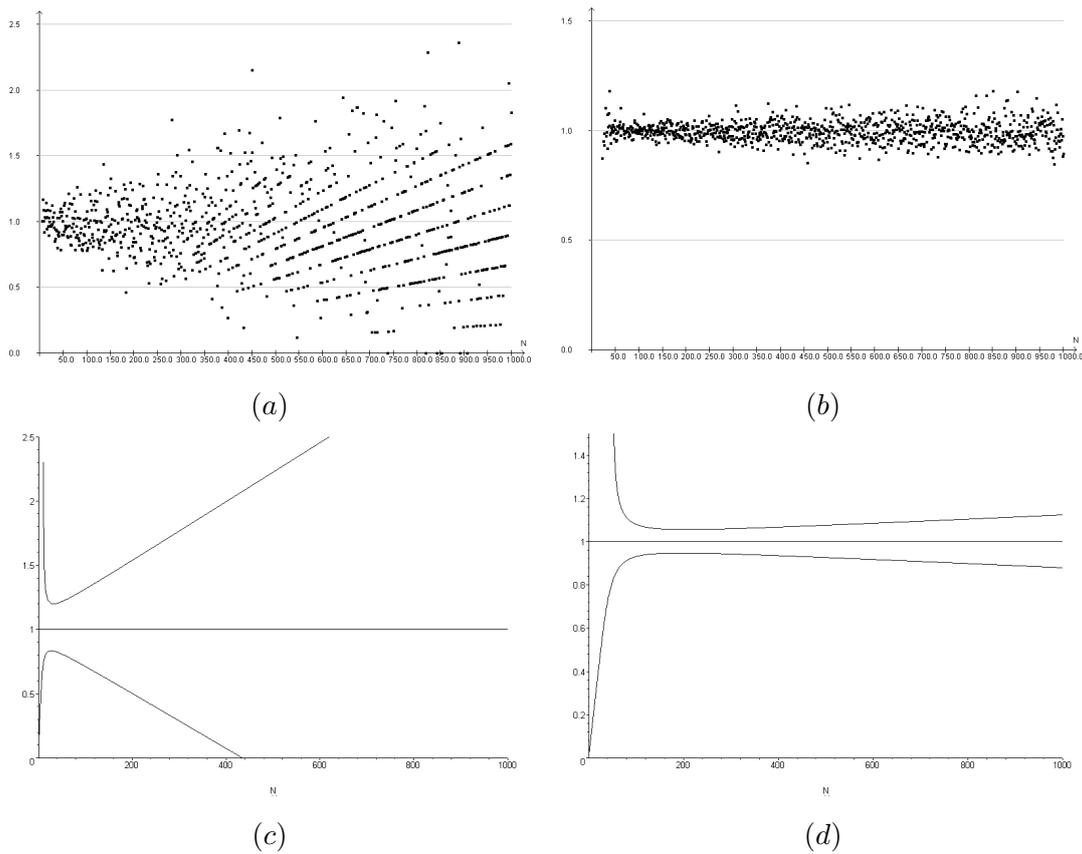


Abbildung A.4: Transformation der Simulationswerte mit $g(x, y, z) = -\frac{\ln(\frac{z}{x})}{x}y$: (a) $N \mapsto g(30, N, \tilde{R}_S(N))$ (b) $N \mapsto g(200, N, \tilde{R}_S(N))$ (c) $S \mapsto g(30, N, R_S(N) - d)$, $S \mapsto g(30, N, R_S(N))$, $S \mapsto g(30, N, R_S(N) + d)$ (d) $S \mapsto g(200, N, R_S(N) - d)$, $S \mapsto g(200, N, R_S(N))$, $S \mapsto g(200, N, R_S(N) + d)$

bei einzelnen Simulationen aufgrund von stochastischen Effekten meist keine Reproduktion, so dass auch der Mittelwert aus mehreren einzelnen Simulationen folglich häufig Null ist. Bei wenigen Individuen, wie bei $S = 30$, hingegen kommt es in der Regel auch bei kleinen Kästchenanzahlen zu Reproduktionen und bei einer Mittlung aus mehreren Simulationen ergeben sich positive Werte. Dies wird durch die Abbildungen A.3 (a) und (b) bestätigt. Die auf Erwartungswerten beruhende Reproduktionsfunktion $R_S(N)$ für $S = 100$ wird im Falle von kleinen N sehr klein aber nicht Null und stellt in diesem Bereich somit, wie im vorangegangenen Beispiel bereits diskutiert, keine gute Näherung für die Simulationsergebnisse dar. Dies zeigt sich bei der Transformation: $g(x, y, z)$ ist für $z = 0$ nicht definiert und eine Transformation von $\tilde{R}(N) = 0$ daher nicht möglich, womit das „Verschwinden“ der Werte erklärt ist.

Fazit

Eine tiefer gehende Untersuchung der Probleme, die bei der Anwendung des Fit-Verfahrens auftreten können, erfordert mehr mathematische Theorie und wird an dieser Stelle nicht verfolgt. Festhalten kann man Folgendes: Die drei beschriebenen Probleme zeigen, dass das Fit-Verfahren nicht immer gute Ergebnisse liefert. Mit dem Wissen über die mögliche Fehlerverstärkung (Problem 1) bei der Anwendung einer korrekten Transformation, kann man die Bereiche, in denen die resultierenden Werte „liegen dürfen“, zumindest im nachhinein plotten und somit überprüfen, ob bei der Konstantenbestimmung aufgetretene starke Streuungen auf eine Fehlerverstärkung zurückzuführen sind. Wenn Problem 2 und 3 und die Gründe für ihr Auftreten bekannt sind, können die Bereiche, in denen sie sich zeigen, für die Konstantenbestimmung ignoriert werden und stattdessen die Bereiche, wo sie nicht auftreten, herangezogen werden. Außerdem kann das Auftreten der Probleme durch eine erhöhte Simulationszahl vermindert werden.

Das Fit-Verfahren ist folglich unter Berücksichtigung dieser Einschränkungen verwendbar. Ohne dieses theoretische Hintergrundwissen oder zumindest das Wissen, dass Probleme der oben beschriebenen Art auftauchen können, ist die Verwendung allerdings problematisch.

Analyse

B.1 Vorüberlegungen

Lemma 1. Es sei $D \subset \mathbb{R}^2$, $f : D \rightarrow \mathbb{R}^2$ eine stetige Funktion und für

$$x(t+1) = f(x(t)) \tag{B.1}$$

gelten die folgenden Voraussetzungen: Es gibt eine Menge $S \subset D$ und eine positiv invariante Menge $M \subset S$ mit der Eigenschaft:

- (i) Zu jedem Anfangswert $z \in S$ existiert ein $t_0 \geq 0$ mit $f^t(z) \in M$ für alle $t \geq t_0$.

Weiter gibt es eine kompakte Menge $Y \subset M$ mit den folgenden Eigenschaften:

- (ii) Es gilt $\omega(z) \cap Y \neq \emptyset$ für alle $z \in M$. Dabei bezeichne $\omega(z)$ die ω -Limesmenge von z .
- (iii) Es gibt einen asymptotisch stabilen stationären Punkt $P \in Y$.
- (iv) Es gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(y) = P$ für alle $y \in Y$.

Dann gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(y) = P$ für alle $y \in S$.

Beweis. Für $\epsilon > 0$ bezeichne im Folgenden $U_\epsilon(z) = \{x \in \mathbb{R}^2 \mid \|x - z\| < \epsilon\}$ eine offene ϵ -Umgebung von $z \in D$.

Wegen (iii) existiert $\delta > 0$, so dass

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(x) = P \tag{B.2}$$

für alle $x \in U_\delta(P)$ gilt. Außerdem existiert wegen (iv) zu jedem $y \in Y$ ein $m = m(y)$ so, dass $f^m(y) \in U_\delta(P)$. Aufgrund der Stetigkeit von f^m existiert auch ein $\epsilon = \epsilon(y)$, so dass $f^m(v) \in U_\delta(P)$ für alle $v \in U_\epsilon(y)$.

Y ist kompakt. Daher lassen sich endlich viele y_1, \dots, y_l aus Y wählen, so dass

$$U = \bigcup_{1 \leq i \leq l} U_{\epsilon(y_i)}(y_i) \tag{B.3}$$

eine offene Überdeckung von Y bildet. Wähle $n = \max\{m(y_1), \dots, m(y_l)\}$. Dann ist $\|f^n(v) - P\| < \delta$ für alle $v \in U$. Aufgrund von (i) sei ohne Einschränkung der Anfangswert $z \in M$. Wegen (ii) gibt es zu jedem $z \in M$ ein $q = q(z)$, so dass $f^q(z) \in U$. Es folgt $f^{q+n}(z) \in U_\delta(P)$. Mit (B.2) gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(z) = P$. \square

Lemma 2. Für $f : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+, x \mapsto r(1 - e^{-x})$ mit $r > 0$ hat die Differenzengleichung

$$x(t+1) = r f(x(t)) \tag{B.4}$$

die folgenden Eigenschaften:

- (i) Für $0 < r < 1$ ist $X_0 = 0$ der einzige Gleichgewichtspunkt und alle Lösungen mit positiven Startwerten streben gegen $X_0 = 0$.
- (ii) Für $r > 1$ sind $X_0 = 0$ und $X_1 > 0$ die einzigen Gleichgewichtspunkte und alle Lösungen mit positiven Startwerten streben gegen X_1 .

Beweis. Gleichgewichtspunkte: Einsetzen in (B.4) zeigt, dass es sich bei $X_0 = 0$ um einen Gleichgewichtspunkt handelt. Weiter gilt

$$x = f(x) \Leftrightarrow r = \frac{x}{1 - e^{-x}} \text{ für } x \neq 0. \tag{B.5}$$

Für

$$K : (0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}, x \mapsto \frac{x}{1 - e^{-x}} \tag{B.6}$$

Mit dem Satz von L'Hospital gilt $\lim_{x \downarrow 0} K(x) = \lim_{x \downarrow 0} \frac{1}{e^{-x}} = 1$. Außerdem gilt

$$\lim_{x \rightarrow \infty} K(x) = \lim_{x \rightarrow \infty} \frac{x}{1 - e^{-x}} = \infty. \tag{B.7}$$

Es gilt $K(0, \infty) = (1, \infty)$. Weiter ist $K'(x) = \frac{1 - e^{-x} - x e^{-x}}{(1 - e^{-x})^2} > 0$ für alle $x \in (0, \infty)$. Damit ist K streng monoton wachsend auf $(0, \infty)$. Somit existiert im Falle von $r < 1$ kein und im Falle von $r \in (1, \infty)$ genau ein $X_1 \in (0, \infty)$ mit $K(X_1) = r$. Damit gilt wegen (B.5) folgendes für (B.4): Im Falle von $0 < r < 1$ ist $X_0 = 0$ der einzige Gleichgewichtspunkt und im Falle von $r > 1$ sind $X_0 = 0$ und $X_1 > 0$ die einzigen Gleichgewichtspunkte.

Verhalten von Lösungen: Sei $r > 1$. Es gilt $f'(x) = r e^{-x}$ und $f'(X_0) = r > 1$. Damit folgt

$$x < f(x) \text{ für } X_0 < x < X_1 \text{ und} \tag{B.8}$$

$$x > f(x) \text{ für } X_1 < x, \tag{B.9}$$

B.2 Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -

da f stetig ist und $f(x) = x \Leftrightarrow x \in \{X_0, X_1\}$ gilt. Weiter ist f wegen $f'(x) = re^{-x} > 0$ für alle $x \in \mathbb{R}^+$ streng monoton steigend.

Sei nun $X_0 < z < X_1$. Für die Lösung $X(t)$ mit dem Startwert z gilt $X(t) = f^t(z)$. Da f streng monoton steigend ist, gilt $f(z) < f(X_1) = X_1$ und wegen (B.8) gilt $z < f(z)$. Damit erhält man

$$z < f(z) < X_1. \quad (\text{B.10})$$

Mit der Monotonie von f und Induktion folgt

$$f^t(z) < f^{t+1}(z) < f^t(X_1) = X_1. \quad (\text{B.11})$$

Demnach ist die Folge $f^t(z)$ monoton steigend und beschränkt. Aufgrund des Monotoniekriteriums konvergiert $f^t(z)$ gegen einen Grenzwert V . Es gilt also

$$V = \lim_{t \rightarrow \infty} f^t(z) = \lim_{t \rightarrow \infty} f^{t+1}(z) = f(\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(z)) = f(V). \quad (\text{B.12})$$

Somit ist V ein Gleichgewichtspunkt von (B.4). Da $f^t(z)$ monoton steigend ist, gilt $V = X_1$. Damit gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = X_1$ für $X_0 < z < X_1$.

Mit ähnlichen Argumenten lässt sich $\lim_{t \rightarrow \infty} X(t) = X_1$ für $X_1 < z$ zeigen. Damit folgt die Behauptung (ii). Die Behauptung (i) lässt sich ebenfalls ähnlich wie die Behauptung (ii) zeigen. \square

B.2 Intra 1 & Inter 0 / Intra 1 & Inter -

Proposition 3. Es sei $D = \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ und $S = (0, \infty) \times (0, \infty)$. Weiter sei

$$x(t+1) = f(x(t)) \quad (\text{B.13})$$

definiert durch

$$f : D \rightarrow \mathbb{R}^2, \quad x \mapsto \begin{pmatrix} r_1 x_1 e^{-x_1} \\ r_2 x_2 e^{-x_2} e^{-x_1} \end{pmatrix}. \quad (\text{B.14})$$

Im Falle von $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_1 < r_2 < e^2 r_1$ streben alle Lösungen mit Startwerten aus S gegen den Fixpunkt $P = (\ln(r_1), \ln(\frac{r_2}{r_1}))$.

Beweis. f ist stetig auf D . Weiter hat f_1 ein globales Maximum bei $x_1 = 1$. Damit gilt $0 \leq f_1(x_1) \leq \frac{r_1}{e}$ und $0 < f_2(x_1, x_2) < \frac{r_2}{e}$. Setze $M = (0, \frac{r_1}{e}] \times (0, \frac{r_2}{e}]$. Damit folgt $M \subset S$,

$f(S) \subset M$ und insbesondere $f(M) \subset M$. Es gilt somit die Voraussetzung (i) von Lemma 1. Bei der ersten Gleichung von (B.13) handelt es sich um das Ricker-Modell. Die folgende Eigenschaft ist für dieses Modell bekannt (vgl. z.B. Elaydi und Sacker [15]¹): Im Falle von $1 < r_1 < e^2$ gilt

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f_1^t(z_1) = \ln(r_1) \quad (\text{B.15})$$

für alle Startwerte $z_1 \in (0, \infty)$.

$Q = (\ln(r_1), 0)$ ist wegen $f(Q) = Q$ ein weiterer Fixpunkt von (B.13). $Df(Q)$ hat die Eigenwerte $\lambda_1 = 1 - \ln(r_1)$ und $\lambda_2 = \frac{r_2}{r_1}$ und es gilt $|\lambda_1| < 1$ und $|\lambda_2| > 1$ für $1 < r_1 < e^2$ und $1 < r_1 < r_2 < e^2 r_1$. Daher ist Q ein hyperbolischer stationärer Punkt.

Laut dem Satz von den stabilen und instabilen Mannigfaltigkeiten (vgl. Hartman [22]²) existiert damit eine Umgebung U um Q und eine eindeutig bestimmte Untermannigfaltigkeit N von U , so dass für $y \in U$ gilt: Falls $f^t(y) \in U$ für alle $t > 0$, dann gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(y) = Q$ genau dann, wenn $y \in N$. Für alle $x \in X = (0, \infty) \times \{0\}$ konvergiert $f^t(x)$ wegen (B.15) gegen Q . Wegen der Eindeutigkeit von N gilt damit $X \cap U = N$. Sei nun $z \notin N$ dann existiert ein $t_0 > 0$, so dass

$$f^{t_0}(z) \notin U. \quad (\text{B.16})$$

Sei nun $Y = (\{\ln(r_1)\} \times [0, \frac{r_2}{e}]) \setminus U \subset M$. Y ist kompakt und positiv invariant.

Für $z \in M$ gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} f_1^t(z_1) = \ln(r_1)$. Damit gilt $\omega(z) \cap Y \neq \emptyset$ für alle $z \in M$ wegen (B.16). Y erfüllt folglich die Voraussetzung (ii) von Lemma 1.

P ist Gleichgewichtspunkt von (B.13), da $f(P) = P$ gilt. Die Jacobimatrix $Df(P)$ hat die Eigenwerte $\lambda_1 = 1 - \ln(r_1)$ und $\lambda_2 = 1 - \ln(\frac{r_2}{r_1})$. Es gilt $|\lambda_1| < 1$ und $|\lambda_2| < 1$ für $1 < r_1 < e^2$ und $1 < r_1 < r_2 < e^2 r_1$. Damit ist P asymptotisch stabil. $f^t(z)$ konvergiert für $z \in Y$ wegen (B.15) gegen P . Damit sind die Voraussetzungen (iii) und (iv) von Lemma 1 erfüllt und es gilt die Behauptung. \square

B.3 Intra 1 & Inter 0 / Intra 2 & Inter -

Proposition 4. Es sei $D = \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ und $S = (0, \infty) \times (0, \infty)$. Weiter sei

$$x(t+1) = f(x(t)) \quad (\text{B.17})$$

¹Einleitung

²Lemma 5.1, Kapitel IX

definiert durch

$$f : D \rightarrow \mathbb{R}^2, x \mapsto \begin{pmatrix} r_1 x_1 e^{-x_1} \\ r_2 (1 - e^{-x_2}) e^{-x_1} \end{pmatrix}. \quad (\text{B.18})$$

Es gilt:

- (i) Falls $1 < r_1 < e^2$, $r_1 > r_2 > 1$ ist, streben alle Lösungen mit Startwerten aus S gegen den Gleichgewichtspunkt $P_1 = (\ln(r_1), 0)$.
- (ii) Falls $1 < r_1 < e^2$, $1 < r_1 < r_2$ ist, streben alle Lösungen mit Startwerten aus S gegen den Gleichgewichtspunkt $P_2 = (\ln(r_1), n)$ mit $n = \frac{r_2}{r_1}(1 - e^{-n})$ und $n > 0$.

Beweis. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse aus Lemma 2 lässt sich der Beweis mit ähnlichen Argumenten wie der Beweis von Proposition 3 führen. □

Material und Rückmeldung

Hinweis: Die Simulationssoftware und das im Folgenden vorgestellte Unterrichtsmaterial wurden seit der jeweiligen Entstehung weiterentwickelt. Die im Folgenden abgebildeten Versionen des Unterrichtsmaterials entsprechen dem Stand zum Zeitpunkt ihres jeweiligen Einsatzes. Darüber hinaus stammen die dargestellten Screenshots der graphischen Oberfläche von älteren Versionen der Software und unterscheiden sich daher von denen, die in Teil I bzw. Teil II abgebildet sind.

C.1 Sommerschule MINT Mathe-Camp

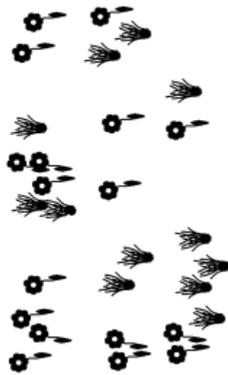
C.1.1 Arbeitsbuch

Stand 17.09.2008

1

MINT – Mathe – Camp an der RWTH Aachen
17. – 20. September 2008

Populationsmodelle



von
Christina Roeckerath

INHALT

TEIL I: Konzeptmodell und Simulationstools

Kapitel 1	Biologische Grundlagen	4
Kapitel 2	Das Konzeptmodell	6
Kapitel 3	Das Basistool	15
Kapitel 4	Das Langzeitool	18
Kapitel 5	Das Reproduktionstool	21
Musterlösungen zu den Kapiteln 1 - 5		34

TEIL II Fallbeispiel „Amensalismus“

Kapitel 6	Erarbeitung einer mathematischen Beschreibung	41
-----------	---	----

TEIL III Modellierung eines beliebigen Systems

Kapitel 7	Aufgabenblatt	54
-----------	---------------	----

I von 58

Ziel des Workshops

Im Rahmen dieses Workshops wird die **Entwicklung von zwei Populationen**, die gemeinsam einen Lebensraum bewohnen und sich gegenseitig beeinflussen, untersucht. Von Phänomenen, wie Revierverhalten, Symbiose, Nahrungskonkurrenz oder Parasitismus haben Sie sicherlich schon einmal gehört.

Wir wollen Fragen der folgenden Art beantworten: Stirbt eine Population aus oder kann sie auf lange Sicht überleben? Unter welchen Bedingungen kann sie überleben? Wie können zwei zusammenlebende Arten auf lange Sicht gemeinsam überleben? Wir wollen also Prognosen für die Entwicklung der Populationen herleiten.

Für unsere Untersuchungen werden wir keine Messdaten analysieren oder die Entwicklung von real existierenden Populationen beobachten, sondern wir wollen ein so genanntes **Konzeptmodell** herleiten, welches von Zufallsereignissen abhängt. Es beschreibt die Arten und ihr Zusammenleben und lässt sich weiterentwickeln zu einem **Computermodell**, mit dem man Simulationen durchführen kann und zu einer **mathematischen Beschreibung**, mit der man mathematische Analysen durchführen kann. Durch die Untersuchung der Entwicklung der Modelle, können wir dann Rückschlüsse auf die Entwicklung des realen Systems ziehen.

Modellierung und Simulation zur Herleitung von Prognosen ist eine moderne Vorgehensweise, die sich in vielen Wissenschaften durchgesetzt hat.

In diesem Workshop lernen Sie folglich,

- unterschiedliche Systeme von zwei Populationen zu modellieren,
- anhand der Simulationstools Prognosen für die Populationsentwicklung zu treffen und
- die mathematischen Beschreibungen für die simulierten Systeme herzuleiten.

2 von 58

<p>Arbeitsanleitung</p> <p>Dieses Arbeitsheft ist für das selbstständige Durcharbeiten gedacht. Die Kapitel bestehen aus unterschiedlichen Teilen, die Sie an den folgenden Symbolen erkennen können:</p> <p> Theorie Lesen Sie diesen Teil sorgfältig durch! Er vermittelt Ihnen wichtiges Grundlagenwissen, um das Lernziel zu erreichen.</p> <p> Erarbeitungsphase In diesem Teil werden Sie aktiv Wissen erarbeiten, welches Sie im Folgenden benötigen.</p> <p> Sicherungsphase Bearbeiten Sie diese Übungsaufgabe! Sie dient der Sicherung des bereits Erlernten.</p> <p> Arbeit mit dem Computer Zur Bearbeitung dieses Teils können oder müssen Sie den Computer oder andere Medien benutzen. Vielleicht hilft auch das zur Verfügung stehende Zusatzmaterial.</p> <p>Die im Rahmen diese Workshops verwendeten Tools können Sie auf der Internetseite www.matha.rwth-aachen.de/modellierung unter dem Menüpunkt „Interaktion“ starten.</p> <p> Musterlösung Nachdem Sie eine Aufgabe bearbeitet haben, können Sie Ihre Lösungen mit der Musterlösung vergleichen.</p>	<p>TEIL I: Konzeptmodell und Simulationstools</p> <p>Kapitel 1 Biologische Grundlagen</p> <p>Übersicht</p> <p>In diesem Kapitel werden Sie sich die notwendigen biologischen Grundlagen erarbeiten. Sie werden die Einflussfaktoren auf die Entwicklung von Populationen herausarbeiten, um so die Grundlage für ein gutes Modell zur Beschreibung der Populationsentwicklung zu schaffen.</p> <p>Aufgabe 1 – wichtige Begriffe</p> <p>Beschreiben Sie jeweils in einem Satz, was man unter den folgenden Begriffen versteht!</p> <ol style="list-style-type: none"> Ökosystem Population¹ Populationsdichte Populationsdynamik, -entwicklung Koexistenz Interferenzkonkurrenz (engl. interference competition) Ausbeutungskonkurrenz (engl. exploitation competition) intraspezifische Beziehungen interspezifische Beziehungen Reproduktion eines Individuums separierte Generationenabfolge <p>Aufgabe 2 – wichtige Begriffe</p> <ol style="list-style-type: none"> Recherchieren Sie, welche Arten von intraspezifischen Wechselbeziehungen es gibt! Recherchieren Sie, welche Arten von interspezifischen Wechselbeziehungen es gibt! Inwiefern nehmen die intraspezifischen und interspezifischen Beziehungen auf die Entwicklung der Populationen Einfluss? Geben Sie Beispiele aus der Tier- und Pflanzenwelt an, die eine separierte Generationenabfolge haben! <p>Aufgabe 3</p> <p>Zur Vereinfachung wollen wir uns bei unseren Untersuchungen auf Populationen mit separierter Generationenabfolge beschränken. Wir wollen also die langfristige Entwicklung von zwei interagierenden</p> <p>1 Synonyme für Population: Art oder Spezies</p>
<p>3 von 58</p>	<p>4 von 58</p>

Populationen mit einer **separierten Generationsabfolge** betrachten.
 a) In welchem Falle wächst bzw. verringert sich eine solche Population?
 b) Wovon hängt folglich die Entwicklung solcher Populationen ab?

Kapitel 2 Das Konzeptmodell

Übersicht

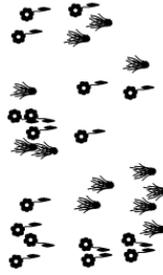
In diesem Kapitel wird ein Konzeptmodell für das Zusammenleben von Populationen auf Basis der in Kapitel 2 erarbeiteten relevanten Einflussgrößen entwickelt. Auf der Basis dieses Konzeptmodells kann dann die Populationsentwicklung anhand eines Computerprogramms simuliert werden.

Reale Systeme sind in ihren Wirkungsstrukturen überaus komplex. Modelle bilden nur die wesentlichsten Strukturen ab und ermöglichen so eine Vereinfachung des Umgangs mit den Systemen. Bei der Entwicklung des Konzeptmodells müssen wir ebenso einige Idealisierungen vornehmen.



Das Konzeptmodell Reales System

Zwei Arten mit einer separierten Generationsabfolge teilen sich einem gemeinsamen Lebensraum.



Reproduktionsfähige Individuen legen ihren Nachwuchs (z.B. Samen oder Eier) zufällig im Lebensraum ab und sterben, bevor der Nachwuchs reproduktionsfähig wird. Die durchschnittliche Anzahl an Nachkommen pro reproduktionsfähiges Individuum wird als **Reproduktionsfaktor** bezeichnet.

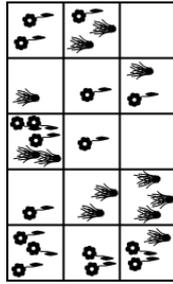
Reproduktionsfaktoren
 $\uparrow = 3$ und $\downarrow = 2$

Das Zusammenleben der Individuen beider Arten wird durch intraspezifische und interspezifische Wechselbeziehungen bestimmt, die sich auf die Reproduktionsfähigkeit auswirken.

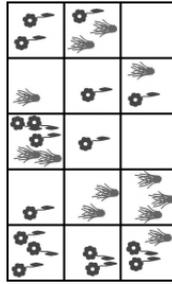
Modellzweck
 Vorhersage der Entwicklung der Arten (Angabe der Individuenanzahl jeder Generation).

Konzeptmodell

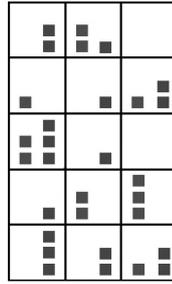
1. Willkürliche Einteilung des Lebensraumes in Bereiche. Wir nehmen an, dass Individuen, die sich gemeinsam innerhalb eines Bereichs befinden, miteinander interagieren. Diese Annahme ist sinnvoll, da Interaktion von Individuen räumlichen Nähe voraussetzt. Jeder Bereich des Lebensraumes wird durch ein Kästchen im Modell abgebildet.



2. Den beiden Arten werden zur Unterscheidung im Modell die Farben blau und grün zugeordnet.



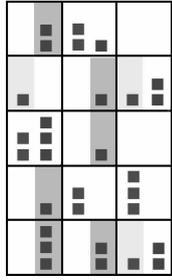
3. Für jeden Bereich des Lebensraumes werden die sich darin befindenden Individuen im Modell durch einen je nach Art gefärbten Punkt im entsprechenden Kästchen dargestellt.²



4. Für die Individuen innerhalb eines Kästchens wird entschieden, wie sich ihre Wechselbeziehungen auf ihre Reproduktionsfähigkeit auswirken. Hellblau bedeutet Reproduktion für die blaue Population

² Falls Ihnen dieses Arbeitsheft in schwarz/weiß vorliegt, können Sie die Arten im Modell folgendermaßen unterscheiden: Individuen der grünen Spezies (Spezies 1) werden durch Punkte **oben** und Individuen der blauen Spezies (Spezies 2) durch Punkte **unten** im Kästchen dargestellt.
7 von 58

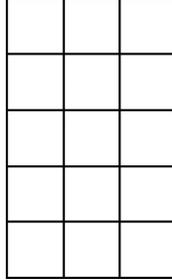
und hellgrün für die grüne Population. Wir nehmen an, dass in einem Kästchen nur so viele Ressourcen vorhanden sind, dass sich je Art maximal ein Individuum reproduziert.



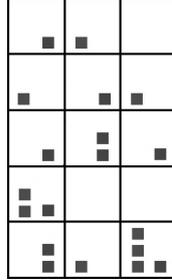
5. Die Größe der Nachfolgegeneration lässt sich aus der Anzahl der Reproduktionen und den Reproduktionsfaktoren bestimmen.

grün: 3 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 3 ergibt 9 Nachkommen
blau: 5 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 2 ergibt 10 Nachkommen

6. Aufgrund der separierten Generationenabfolge, leben in der nächsten Generation keine Individuen der aktuellen Generation mehr. Deshalb werden alle Punkte vom Feld gelöscht.



7. Da die reproduktionsfähigen Individuen, wie oben beschrieben, den Nachwuchs zufällig im Lebensraum ablegen, werden Punkte stellvertretend für die Nachkommen zufällig auf dem Feld verteilt.



8. Schritte 4-8

<p>INTRA 1 Nur ein durch die eigene Spezies einfach besetztes Kästchen (genau ein Individuum der eigenen Spezies), kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.</p> <p>Interferenzkonkurrenz Bei der Interferenzkonkurrenz wirkt sich eine hohe Populationsdichte nicht negativ aus, weil es Individuen gibt, die sich aktiv gegen ihre Konkurrenten wehren und somit eine Reproduktion ermöglichen. Bei einer hohen Dichte setzt sich ein Individuum durch.</p> <p>INTRA 2 Nur ein mindestens einfach durch die eigene Spezies besetztes Kästchen, kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.</p> <p>Modellierung interspezifischer Wechselbeziehungen Im Folgenden werden fünf verschiedene Bedingungen für die Reproduktion einer Spezies in Abhängigkeit ihrer interspezifischen Wechselbeziehungen definiert.</p> <p>keine Auswirkung Wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies nicht aus, so ist die Spezies unabhängig von der anderen Spezies. Dieser Zusammenhang lässt sich das durch INTER 0 modellieren.</p> <p>INTRA 0 Die Reproduktion der Spezies ist unabhängig von der Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen.</p> <p>negative Auswirkung Wird die Spezies durch die andere Spezies beeinträchtigt, so wirkt sich die Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen negativ auf die Reproduktion aus. In diesem Fall lässt sich INTER - zur Modellierung der Situation anwenden.</p> <p>INTRA - Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn kein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.</p> <p>Abhängigkeit</p>	<p>Wenn die Spezies von der anderen Spezies abhängig ist, dann wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies positiv auf die Reproduktion aus. Im Modell lässt sich dieses Verhältnis durch INTER + abbilden.</p> <p>INTER + Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn mindestens ein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.</p> <p>Die folgenden interspezifischen Bedingungen für die Reproduktion beziehen neben dem Aspekt der Anwesenheit der anderen Spezies auch ihre Dichte mit ein.</p> <p>schwach negative Auswirkung Wenn eine geringere Beeinträchtigung durch die andere Spezies als in dem Fall, der durch INTER- beschrieben wurde, besteht, dann lässt sich das durch INTER -- modellieren.</p> <p>INTER -- Die Anwesenheit von höchstens einem Individuum der anderen Spezies im Kästchen beeinträchtigt die Reproduktion nicht. Dieser Fall liegt zum Beispiel bei Parasitismus vor.</p> <p>starke Abhängigkeit Besteht eine starke Abhängigkeit von der anderen Spezies, so lässt sich im Konzeptmodell INTER ++ verwenden.</p> <p>INTER ++ Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn mehrere Individuen der anderen Spezies im Kästchen sind.</p> <p>Aufgabe 2 Modellieren Sie die folgenden Systeme! Welche bekannten Systeme erkennen Sie bezüglich der interspezifischen Wechselbeziehungen (z.B. Symbiose, Parasitismus)?</p> <p>a) In einem trockenen Gebiet konkurrieren eine Blumen- und eine Graspopulation um Wasser. Sowohl intraspezifisch als auch interspezifisch herrscht Ausbeutungskonkurrenz. Bei zu dichtem Vorkommen der Pflanzen reicht das Wasser nicht für die Samenbildung der Pflanzen aus.</p>
<p>INTRA 1 Nur ein durch die eigene Spezies einfach besetztes Kästchen (genau ein Individuum der eigenen Spezies), kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.</p> <p>Interferenzkonkurrenz Bei der Interferenzkonkurrenz wirkt sich eine hohe Populationsdichte nicht negativ aus, weil es Individuen gibt, die sich aktiv gegen ihre Konkurrenten wehren und somit eine Reproduktion ermöglichen. Bei einer hohen Dichte setzt sich ein Individuum durch.</p> <p>INTRA 2 Nur ein mindestens einfach durch die eigene Spezies besetztes Kästchen, kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.</p> <p>Modellierung interspezifischer Wechselbeziehungen Im Folgenden werden fünf verschiedene Bedingungen für die Reproduktion einer Spezies in Abhängigkeit ihrer interspezifischen Wechselbeziehungen definiert.</p> <p>keine Auswirkung Wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies nicht aus, so ist die Spezies unabhängig von der anderen Spezies. Dieser Zusammenhang lässt sich das durch INTER 0 modellieren.</p> <p>INTRA 0 Die Reproduktion der Spezies ist unabhängig von der Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen.</p> <p>negative Auswirkung Wird die Spezies durch die andere Spezies beeinträchtigt, so wirkt sich die Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen negativ auf die Reproduktion aus. In diesem Fall lässt sich INTER - zur Modellierung der Situation anwenden.</p> <p>INTRA - Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn kein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.</p> <p>Abhängigkeit</p>	<p>Wenn die Spezies von der anderen Spezies abhängig ist, dann wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies positiv auf die Reproduktion aus. Im Modell lässt sich dieses Verhältnis durch INTER + abbilden.</p> <p>INTER + Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn mindestens ein Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.</p> <p>Die folgenden interspezifischen Bedingungen für die Reproduktion beziehen neben dem Aspekt der Anwesenheit der anderen Spezies auch ihre Dichte mit ein.</p> <p>schwach negative Auswirkung Wenn eine geringere Beeinträchtigung durch die andere Spezies als in dem Fall, der durch INTER- beschrieben wurde, besteht, dann lässt sich das durch INTER -- modellieren.</p> <p>INTER -- Die Anwesenheit von höchstens einem Individuum der anderen Spezies im Kästchen beeinträchtigt die Reproduktion nicht. Dieser Fall liegt zum Beispiel bei Parasitismus vor.</p> <p>starke Abhängigkeit Besteht eine starke Abhängigkeit von der anderen Spezies, so lässt sich im Konzeptmodell INTER ++ verwenden.</p> <p>INTER ++ Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn mehrere Individuen der anderen Spezies im Kästchen sind.</p> <p>Aufgabe 2 Modellieren Sie die folgenden Systeme! Welche bekannten Systeme erkennen Sie bezüglich der interspezifischen Wechselbeziehungen (z.B. Symbiose, Parasitismus)?</p> <p>a) In einem trockenen Gebiet konkurrieren eine Blumen- und eine Graspopulation um Wasser. Sowohl intraspezifisch als auch interspezifisch herrscht Ausbeutungskonkurrenz. Bei zu dichtem Vorkommen der Pflanzen reicht das Wasser nicht für die Samenbildung der Pflanzen aus.</p>

RM	INTRA	INTER
Blumen		
Gräser		

- l) Zwei Buschpopulationen wachsen in einem gemeinsamen Gebiet. Befindet sich eine Pflanze der ersten Buschart auf engem Raum mit Pflanzen der zweiten Buschart, dann nimmt sie sich ausreichend Licht und Nährstoff, um sich zu reproduzieren. Diese Ressourcen fehlen dann den Pflanzen der zweiten Art, so dass diese nicht genügend Energie zur Samenbildung haben. Stehen mehrere Pflanzen der ersten Buschpopulation auf engem Raum, dann reichen die Ressourcen nicht für deren Samenbildung aus. Sind sich hingegen Pflanzen der zweiten Art räumlich sehr nah, so entzieht die am schnellsten wachsende Pflanze den anderen Licht und Nahrungsressourcen und bildet als einzige Samen für die nächste Generation.

RM	INTRA	INTER
Buschart 1		
Buschart 2		

- b) Die Bienen eines Bienenstocks legen ihre Eier in Brutzellen zusammen mit ausreichend Nahrung ab und verschließen die Brutzelle anschließend. Wenn die jungen Bienen schlüpfen, dann öffnen sie die Brutzelle. Die Bienenart ist durch eine Milbenart befallen. Die Milben leben von den Eiern der Bienen, werden mit in den Waben eingeschlossen und vermehren sich dort. Ist ein Ei durch nur eine Milbe befallen, so schlüpft die Biene und befreit damit sich und den Nachwuchs der Milbe. Ist sie aber durch mehrere Milben befallen, dann stirbt die junge Biene in der Wabe. Die Nahrungszufuhr durch ein Bienenrei reicht dennoch nur für eine Milbe aus. Müssen sich mehrere Milben von einem Ei ernähren, dann kann sich keine von ihnen reproduzieren. Unter den Milben herrscht also Ausbeutungskonkurrenz.

RM	INTRA	INTER
Milben		
Bienen		

- m) Eine Schmetterlingsart ernährt sich während des Raupenstadiums von einer Pflanzenart. Die Raupe ist relativ immobil. Während ihrer

Raupenphase kann sie nur wenige direkt benachbarte Pflanzen erreichen. Ist eine Pflanze von einer Raupe befallen, so wird sie von dieser so stark beschädigt, dass sie sich nicht reproduziert. Die Raupe braucht wiederum die Pflanze als Nahrungsressource, um zu einem Schmetterling werden zu können. Wird die Raupendichte zu hoch, dann reicht der Nahrungsvorrat nicht aus, damit die Raupen zu Schmetterlingen werden können. Bei einer hohen Pflanzendichte, nimmt die am schnellsten wachsende Pflanze den anderen Licht und Nahrungsressourcen und bildet als einzige Samen für die nächste Generation.

RM	INTRA	INTER
Raupe		
Pflanze		

Kapitel 3 Das Basistool

Übersicht

In diesem Kapitel werden Sie den Umgang mit dem Basistool erlernen. Das Basistool setzt das in Kapitel 2 beschriebene Konzeptmodell für die Populationsentwicklung in einem Simulationsprogramm um.



Was ist das Basistool?

Das Basistool ermöglicht die Simulation der einzelnen Generationen entsprechend der Schritte 4 - 8. Das Tool soll nun vorgestellt werden. Außerdem werden wir bereits beginnen, das zu modellierende System durch mathematische Größen zu erfassen.

The screenshot shows the 'Basistool' interface with two main sections: 'Einstellungen' (Settings) on the left and 'Buchführung' (Accounting) on the right.

Einstellungen (Settings):

- Spezies 1:** Eltern: 20, Reproduktion: 2, Spezies 2: 40, Reproduktion: 3, Feldgröße: 100.
- Modellauswahl:** Spezies 1: INTRA, INTRA; Spezies 2: INTRA, INTRA.
- Modelle:** Konkurrenz, vorgestelltes Reproduktionsmodell, Simulation, Neustart.

Buchführung (Table):

Spezies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
2	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
3	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
4	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
5	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
6	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
7	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
8	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
9	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
10	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
11	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
12	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
13	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
14	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
15	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
16	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140
17	40	120	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140	140

Im linken Teil der Benutzeroberfläche können diverse Einstellungen gemacht werden. Der Lebensraum wird in der Mitte des Tools wie im Konzeptmodell beschrieben durch ein Feld mit einer festen Anzahl von Kästchen dargestellt. Rechts wird über die Größe der simulierten Generationen buchgeführt. Dabei kommen die folgenden Größen vor:

- $S_1(t)$ ist die Anzahl der Individuen der Spezies 1 in der Generation t
- $S_2(t)$ ist die Anzahl der Individuen der Spezies 2 in der Generation t

The screenshot shows the 'Basistool' interface with arrows pointing to various settings:

- Spezies 1:** Eltern: 20, Reproduktion: 2, Spezies 2: 40, Reproduktion: 3, Feldgröße: 100.
- Modellauswahl:** Spezies 1: INTRA, INTRA; Spezies 2: INTRA, INTRA.
- Modelle:** Konkurrenz, vorgestelltes Reproduktionsmodell, Simulation, Neustart.

Vor dem Simulationsstart kann der Benutzer die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen (**Eltern**) beim Start und den Reproduktionsfaktoren (**Reproduktion**) übergeben.

- r_1 Reproduktionsfaktor Spezies 1
- r_2 Reproduktionsfaktor Spezies 2

Die Größe der Startpopulationen $S_1(1)$ und $S_2(1)$ ist folglich das Produkt der Anzahl der Eltern und des Reproduktionsfaktors.

Unter **Feldgröße** kann der Benutzer die Anzahl der Kästchen, die den Lebensraum einteilen, angeben.

N Anzahl der Kästchen

Unter dem Punkt **Modellauswahl** kann das Reproduktionsmodell eingestellt werden.

Unter dem Punkt **Modelle** kann man zwischen einigen vorgestellten Reproduktionsmodellen wählen.

Unter **Generation** wird die aktuell simulierte Generation t angegeben.

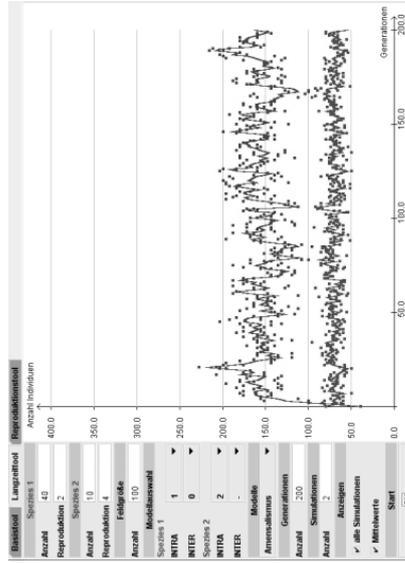
Kapitel 4 Das Langzeittool

Übersicht
 In diesem Kapitel wird das Langzeittool vorgestellt. Das Langzeittool dient der besseren Anschauung der Populationsentwicklung



Theorie – Was ist das Langzeittool?

Bei der Bearbeitung der Aufgabe 2, Kapitel 3 haben Sie sicherlich bemerkt, dass die Untersuchung von Populationsentwicklungen mit dem Basisool etwas unständig ist, da jede einzelne Generation im Feld dargestellt und bezüglich der Reproduktion ausgewertet wird. Zur besseren Anschauung der Populationsentwicklung werden die Simulationswerte für die Populationsgrößen in Abhängigkeit der Zeit, also den Generationen, in ein Koordinatensystem eingezeichnet.



r Generation

Die Betätigung des **Start-Buttons** bewirkt die zufällige Verteilung der Individuen auf dem Feld und der Start-Button wird zum **Auswertungs-Button**. Mit der Benutzung des Auswertungsbuttons wird eine Auswertung der Situation auf dem Feld gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell (vgl. Schritt 4 im Konzeptmodell, Kapitel 2) ausgelöst.

Durch Betätigung des **Neustart-Buttons** kann eine neue Simulation mit geänderten Einstellungen gestartet werden.

Aufgabe 1 – Parasitismus



- Starten Sie das Basisool!
- Führen Sie eine Simulation des folgenden Systems durch!
 - Parasitismus
 - $r_1 = 2, r_2 = 3$
 - $S_1(1) = 100$ und $S_2(1) = 60$
 - $N = 196$
- Welchen Wert erhalten Sie für $s_1(30)$?
- Welchen Wert erhalten Sie für $S_2(40)$?
- Wie viele reproduktionsfähige Individuen der Spezies 2 gab es in der Generation $t = 39$ (Das sind die Eltern der Individuen der Generation $t = 40$)?
- Welche der beiden Arten ist die Wirtspopulation und welche ist die Parasitenpopulation? Betrachten Sie dazu eine Auswertung beim Basisool.
- Was für eine Prognose können Sie für die Entwicklung der beiden Populationen abgeben?

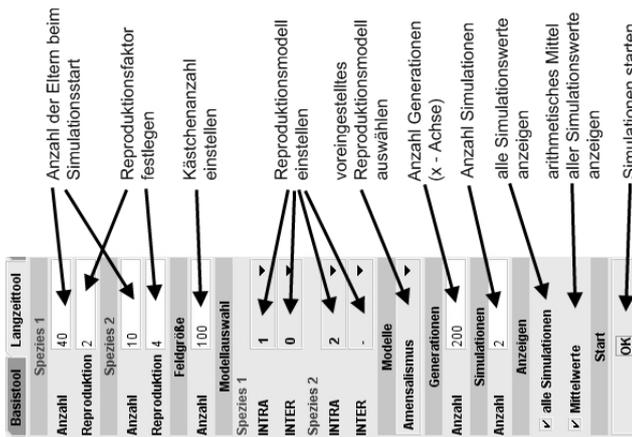
Aufgabe 2 – Simulationen



- Simulieren Sie die in Aufgabe 3 aus Kapitel 2 beschriebenen Systeme!
- $r_1 = 3, r_2 = 2$
 - $S_1(1) = 60, S_2(1) = 20$
 - $N = 196$

Welche Prognosen können Sie für die Entwicklung der einzelnen Systeme bei diesen Einstellungen machen?

anzeigen!
 a) Was ändert sich an den Mittelwerten der Simulationsergebnisse durch die Wahl einer höheren Simulationsanzahl?
 b) Bestätigen sich Ihre Prognosen aus Aufgabe 2 im Kapitel 3?



Wie beim Basisstool kann der Benutzer die Anzahl der Eltern beim Simulationsstart, die Reproduktionsfaktoren und die Feldgröße übergeben, wie auch ein Reproduktionsmodell einstellen.

Zusätzlich kann er angeben, wie viele Generationen simuliert und wie viele Simulationen durchgeführt werden sollen. Weiter kann er wählen, ob die Ergebnisse für die unterschiedlichen Simulationen gemittelt im Koordinatensystem dargestellt werden sollen, oder ob alle Werte einzeln eingetragen werden sollen.



Aufgabe 1 –Simulationen

Führen Sie Ihre Simulationen aus Aufgabe 2 im Kapitel 3 anhand des Langzeittools durch! Wählen Sie zunächst die Simulationsanzahl 1! Erhöhen Sie die Simulationsanzahl und lassen Sie sich die Mittelwerte

Kapitel 5 Das Reproduktionstool

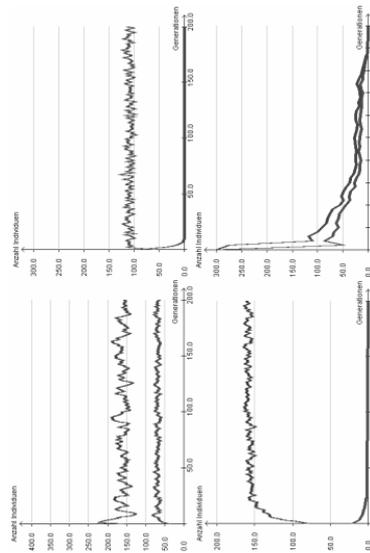
Übersicht

In diesem Kapitel werden wir das Reproduktionstool kennen lernen, welches uns die Entwicklung von Formeln zur Beschreibung der Populationsentwicklung ermöglicht. Solche Formeln beschreiben, wie das Basis- und Langzeittool, die Entwicklung eines realen Systems. Allerdings kann man die Formeln auch ohne den Computer nutzen.



Wie erhalten wir eine mathematische Beschreibung?

Wir haben anhand des Langzeittools schon viele Graphen für die Populationsentwicklungen gesehen. Diese hatten viele verschiedene Verläufe.

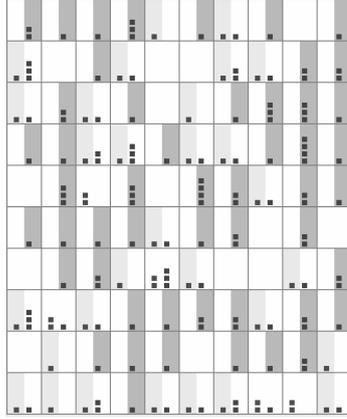


Für diese Graphen die Funktionsvorschriften zu finden, erscheint schwierig. Deshalb wählen wir einen anderen Ansatz. Zunächst rufen wir uns ins Gedächtnis, was wir über die Populationsentwicklung schon wissen:

$S_1(t)$ und $S_2(t)$ beschreiben die Anzahl der Individuen der Spezies 1 bzw. Spezies 2 in der Generation t . Für die Populationsentwicklung ist es wesentlich zu wissen, wie sich eine Population von einer zur nächsten Generation ändert. Mathematisch ausgedrückt ist dies die Fragestellung: Wie können wir die Werte von $S_1(t+1)$ und $S_2(t+1)$ bestimmen, wenn wir $S_1(t)$ und $S_2(t)$ kennen?

Da wir eine separierte Generationenabfolge haben, wissen wir, dass die

Anzahl der Individuen in der Generation $t+1$ gleich der Anzahl der Nachkommen der Generation t ist. Die Anzahl der Nachkommen der Spezies 1 bzw. Spezies 2 ist das Produkt aus der Anzahl der Reproduktionen R_1 bzw. R_2 in der Generation t und dem Reproduktionsfaktor r_1 und r_2 . Aber wovon hängen R_1 bzw. R_2 ab? Dazu betrachten wir die Auswertungsphase im Basisool, in der abhängig von der Situation auf dem Feld entschieden wird, wie viele Nachkommen beide Arten haben werden.



Die Anzahl der Kästchen mit Reproduktion R_1 bzw. R_2 hängt neben dem gewählten Reproduktionsmodell von der Anzahl der Individuen S_1 und S_2 auf dem Feld und von der Anzahl der Kästchen N ab.

$$R_1(N, S_1(t), S_2(t)) \text{ bzw. } R_2(N, S_1(t), S_2(t))$$

Wir bezeichnen R_1 und R_2 im Folgenden als Reproduktionsfunktionen.

Die **Reproduktionsfunktionen** $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw. $R_2(N, S_1, S_2)$ geben die erwartete Anzahl der Reproduktionen der Spezies 1 bzw. 2 an, wenn sich S_1 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 auf einem Feld der Größe N befinden.

Mit den Reproduktionsfunktionen erhalten wir folgende Formel für die Populationsentwicklungen:

Es seien r_1 bzw. r_2 die Reproduktionsfaktoren und $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw.

$R_1(N_1, S_1, S_2)$ die Reproduktionsfunktionen der Spezies 1 bzw. 2.
 Dann beschreiben
 $S_1(t+1) = r_1 \cdot R_1(N_1, S_1(t), S_2(t))$
 $S_2(t+1) = r_2 \cdot R_2(N_1, S_1(t), S_2(t))$
 die erwarteten Größen der Spezies 1 bzw. 2 in der Generation $t+1$.
 Um die Formel für die Populationsentwicklung zu erhalten, müssen wir also $R_1(N_1, S_1, S_2)$ und $R_2(N_1, S_1, S_2)$ finden!
 Dazu wurde das Reproduktionstool entwickelt.



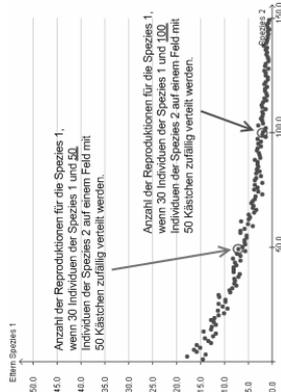
Umgang mit dem Reproduktionstool

Zur Herleitung der Reproduktionsfunktionen $R_1(N_1, S_1, S_2)$ und $R_2(N_1, S_1, S_2)$ wurde das Reproduktionstool entwickelt. Die Grundfunktion des Tools besteht darin, dass für eine Art und bestimmte Werte von N_1 , S_1 und S_2 mittels Simulation die Anzahl der Reproduktionen bestimmt wird.

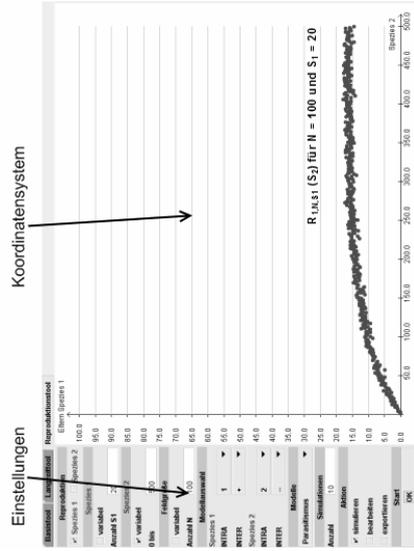
Um die Funktionsvorschriften zu finden, überprüfen wir schrittweise, wie die Reproduktionsfunktion von den einzelnen Größen N_1 , S_1 und S_2 abhängt. Dazu wählen wir für zwei der drei Größen feste Werte und untersuchen die Abhängigkeit von der dritten Größe. Die fest gewählten Größen schreiben wir in den Index. Es bezeichnet also zum Beispiel $R_{1,N_1,S_2}(S_1)$ die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 für feste Werte von N_1 und S_2 .

Mit dem Reproduktionstool kann nun ein durch Simulation erzielter Graph für die Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von nur einer Größe, zum Beispiel für $R_{1,N_1,S_2}(S_1)$, geplottet werden.

Beispiel - $R_{1,N_1,S_2}(S_1)$ mit $N_1 = 50$ und $S_2 = 30$
 $R_{1,N_1,S_2}(S_1)$ mit $N_1 = 50$ und $S_2 = 30$ gibt die Anzahl der Reproduktionen der Spezies 1 an, wenn 30 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 zufällig auf einem Feld mit 50 Kästchen verteilt werden.



In der Abbildung werden die Werte $R_{1,N_1,S_2}(50)$ und $R_{1,N_1,S_2}(100)$ für $N_1 = 50$ und $S_2 = 30$ markiert.



Der Benutzer wählt im Tool eine der drei Größen N_1 , S_1 und S_2 als variable Größe und übergibt für diese Größe einen Maximalwert. Für die beiden anderen damit fest gewählten Größen übergibt er je einen festen Wert.



Aufgabe 1 – Umgang mit dem Reproduktionstool

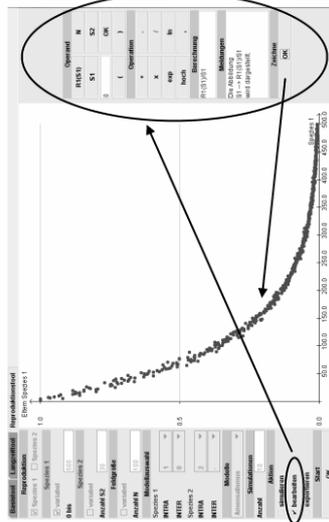
Starten Sie das Reproduktionstool und wählen Sie das Reproduktionsmodell Konkurrenz!

- a) Führen Sie folgende Simulationen durch, wobei der Maximalwert für die variable Größe immer 400 sein soll und aus 20 Simulationen gemittelt werden soll:
- $R_{1,NS}(S_2)$ für $N = 100, S_1 = 30$
 - $R_{1,NS}(S_1)$ für $N = 100, S_2 = 50$
 - $R_{2,NS}(S_2)$ für $N = 200, S_1 = 100$
 - $R_{2,NS}(S_1)$ für $N = 100, S_2 = 200$
 - $R_{1,NS}(X)$ für $S_1 = 30, S_2 = 30$
- b) Was passiert mit den Werten für $R_{1,NS}(S_2)$ für große Werte von S_2 ?
- c) Warum geht jede Reproduktionsfunktion für die Spezies 1 in Abhängigkeit von S_2 durch den Nullpunkt?

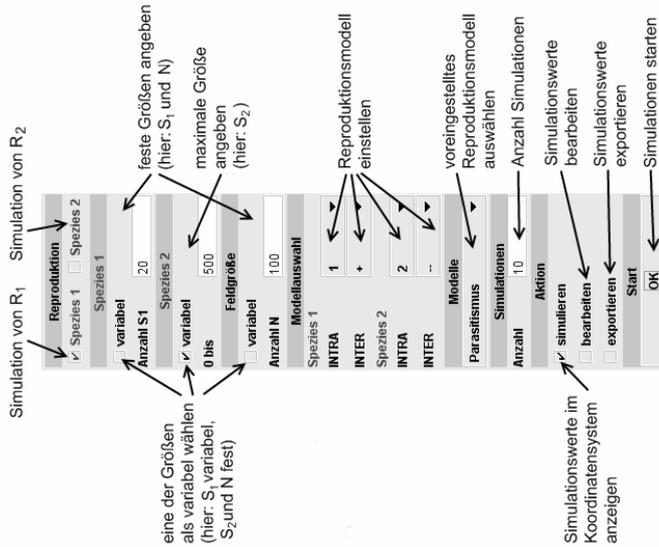


Theorie – Umgang mit dem Reproduktionstool: Bearbeitungsmodus

Das Reproduktionstool bietet die Möglichkeit, die Simulationswerte zu bearbeiten und die bearbeiteten Werte in einem Koordinatensystem darzustellen. Um diesen Bearbeitungsmodus zu starten, muss unter Aktion die Checkbox bearbeiten aktiviert werden.



Im Bearbeitungsmodus erscheint auf der rechten Seite eine Schattfläche, die die Darstellung von Graphen in einem Koordinatensystem erlaubt. Dies nennt man plotten. In den Funktionsvorschriften der Graphen können alle im Rahmen des Modells vorkommenden Größen vorkommen: die Simulationswerte für die Reproduktionsfunktion, S_1, S_2, N und beliebige



Durch Betätigung des Start-Buttons führt das Tool für jeden Wert von S_2 eine Simulation für $R_{1,NS}(S_2)$ mit festen Werten für N und S_1 durch und trägt das Ergebnis in das Koordinatensystem ein. Im Hintergrund werden also, wie beim Basisstool, S_1 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 zufällig auf einem Feld der Größe N verteilt, die Situation auf dem Feld wird bezüglich des gewählten Reproduktionsmodells ausgewertet und die Anzahl der Reproduktionen wird durch einen Punkt im Koordinatensystem eingezeichnet. Wählt man die Simulationsanzahl größer als eins, so werden die aus allen Simulationen gemittelten Werte angezeigt.

Konstanten. Als Operationen können die Grundrechenarten, das Potenzieren, die Exponentialfunktion und der natürliche Logarithmus genutzt werden. In das Textfeld unter *Berechnung* kann die zu plottende Funktionsvorschrift in der folgenden Form eingegeben werden:

Funktionsvorschriften werden aus Termen zusammengesetzt. Terme sind

$$R1(S1) \text{ (oder } R1(S2) \text{ oder } R2(S2) \text{ oder } R2(S1)),$$

$$N,$$

$$S1,$$

$$S2,$$

konstanten (z.B. 3.5),
wie auch durch die zur Verfügung stehenden Operationen zusammengesetzte Terme

- (Term),
- Term+Term,
- Term-Term,
- Term*Term,
- Term/Term,
- exp(Term),
- ln(Term),
- hoch(Term,Term).

Beispiel - Plot der Funktion $S_1 \rightarrow R_{N,S_1}(S_1) + e^{0.001 \cdot S_1}$

Zunächst muss man eine Simulation für $R_{N,S_1}(S_1)$ durchführen und dann in den Bearbeitungsmodus wechseln. Um nun die Funktion $S_1 \rightarrow R_1(S_1) + e^{0.001 \cdot S_1}$ zu plotten, muss man den Term $R1(S1)+exp(0.01*S1)$ in das Berechnungstextfeld eingeben.



Aufgabe 2 – Plotten mit dem Reproduktionstool

In dieser Aufgabe sollen Sie lernen, Funktionen mit dem Reproduktionstool zu plotten. Die zu plottenden Funktionen haben für die Modellierung keine Bedeutung sondern dienen nur der Übung.

Führen Sie mit dem Reproduktionsmodell Konkurrenz eine Simulation für die Reproduktionsfunktion der Spezies 2 in Abhängigkeit von S_1 (Maximalwert 500 für S_1) und für $N = 100$ und $S_2 = 90$ durch.

Plotten Sie die folgenden Funktionen!

- a) $S_1 \rightarrow S_1$
- b) $S_1 \rightarrow S_2$
- c) $S_1 \rightarrow 10(1 - e^{-0.001 \cdot S_1})$
- d) $S_1 \rightarrow R_2(S_1)$

- e) $S_1 \rightarrow -\frac{\ln\left(\frac{R_2(S_1)}{36}\right)}{S_1}$
- f) $S_1 \rightarrow \left(\frac{S_1}{100}\right)^2 - 10$
- g) $S_1 \rightarrow e^{0.001 \cdot S_1}$
- h) $S_1 \rightarrow S_1 e^{-0.001 \cdot S_1}$



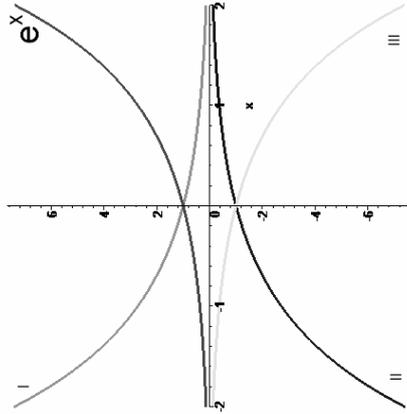
Aufgabe 3 – Funktionen

Um nun Funktionsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen zu finden, müssen wir nach geeigneten Funktionen suchen.

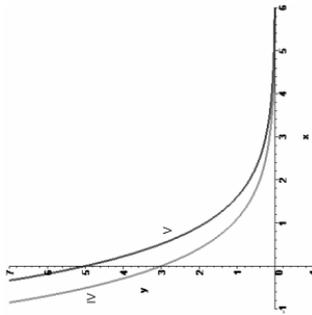
Zunächst betrachten wir die Exponentialfunktion.

$$x \rightarrow e^x$$

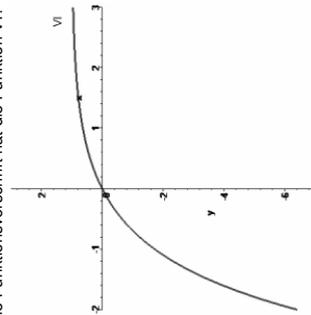
In der folgenden Zeichnung ist die Exponentialfunktion in rot eingezeichnet.



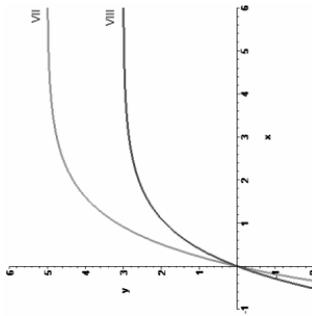
- a) Was gilt für sehr große Werte für x bei der Exponentialfunktion?
- b) Was gilt für sehr kleine negative Werte (negative Werte mit sehr großem Betrag) für x bei der Exponentialfunktion?
- c) $e^0 = ?$
- d) Welche Funktionsvorschriften haben die anderen drei Graphen?
- e) Vergleichen Sie die Funktionen IV und V mit der Funktion I in der Abbildung oben. Welche Funktionsvorschrift haben die Funktionen IV und V?



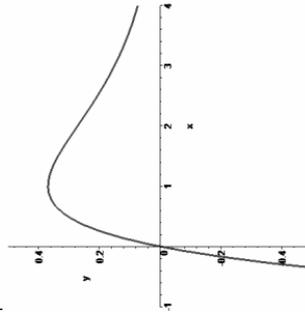
f) Vergleichen Sie die Funktion VI mit der Funktion II in der Abbildung oben. Welche Funktionsvorschrift hat die Funktion VI?



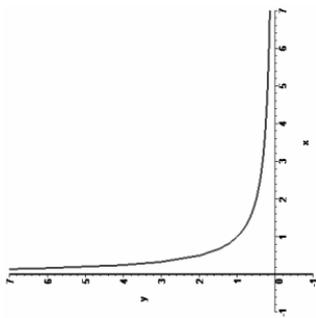
g) Vergleichen Sie die Funktion VII und VIII mit der Funktion VI! Welche Funktionsvorschrift haben die Funktionen VII und VIII?



h) Welche Funktionsvorschrift könnte diese Funktion haben? Tipp: Die Exponentialfunktion kommt vor.



i) Welche Funktionsvorschrift hat dieser Graph? Tipp: Hier hat es nichts mit der Exponentialfunktion zu tun!



j) Lösen Sie $e^x = 5$ nach x auf!



Theorie – Finden von Funktionsvorschriften mit dem Fit-Verfahren

Wie kann man nun das Reproduktionstool nutzen, um eine Funktionsvorschrift für die geplopten Funktionen zu finden? Dazu wurde das Fit-Verfahren entwickelt. Für die Suche nach der Funktionsvorschrift von $R_{1,NS}(S_2)$ lautet er:

Fit-Verfahren für $R_{1,NS}(S_2)$

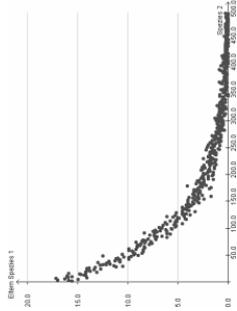
1. Führen Sie eine Simulation für $R_{1,NS}(S_2)$ durch!
2. Wählen Sie einen Ansatz $f(S_2)$ für die Funktionsvorschrift von $R_{1,NS}(S_2)$!
3. Lösen Sie $R_{1,NS}(S_2) = f(S_2)$ nach einer Konstanten $K = g(R_{1,NS}(S_2))$ auf!
4. Setzen Sie die Simulationsergebnisse für $R_{1,NS}(S_2)$ in g ein und plotten Sie den resultierenden Graphen!

5. Wenn der resultierende Graph keine Konstante darstellt, dann wiederholen Sie die Schritte 2 bis 5 für einen anderen Ansatz. Stellt der resultierende Graph jedoch eine Konstante dar, dann war der Ansatz $R_{1,NS}(S_2) = f(S_2) = g(R_{1,NS}(S_2))$ korrekt gewählt und $K = g(R_{1,NS}(S_2))$.

Das Fit-Verfahren lässt sich in analoger Weise bei der Suche nach $R_{1,NS}(S_1)$, $R_{1,NS}(N)$, $R_{2,NS}(S_2)$, usw. anwenden.

Beispiel – Suche nach der Funktionsvorschrift von $R_{1,NS}(S_2)$

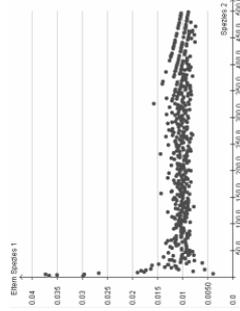
1. Simulation für $R_{1,NS}(S_2)$:



2. Ansatz: $R_{1,NS}(S_2) = 17 e^{-K \cdot S_2}$ für eine positive Konstante K .

3. Nach K auflösen: $K = -\frac{\ln\left(\frac{R_{1,NS}(S_2)}{17}\right)}{S_2}$.

4. Plote K : $-\ln(R1(S2)/17)/S2$.



5. Der Graph in 4 nähert die Konstante $K = 0.01$ an. Also $R_{1,NS}(S_2) = 17 e^{-0.01 \cdot S_2}$.

2



Musterlösungen zu den Kapiteln 1 - 5

RM	INTRA	INTER
Spezies 1	1	0
Spezies 2	2	-

Aufgabe 4 – Finden von Funktionsvorschriften

Bestimmen Sie die folgenden Reproduktionsfunktionen für das Reproduktionsmodell „Amensalismus“:



- a) $R_{2,N,S_1}(S_1)$ mit $N = 100$ und $S_2 = 50$
- b) $R_{2,N,S_1}(S_2)$ mit $N = 100$ und $S_1 = 50$
- c) $R_{1,N,S_1}(S_2)$ mit $N = 100$ und $S_1 = 50$
- d) $R_{1,N,S_1}(S_1)$ mit $N = 100$ und $S_2 = 50$

Kapitel 1 Biologische Grundlagen

zu Aufgabe 1

- a) Ein Ökosystem ist ein biologisches System, das einen Lebensraum und die Gesamtheit der darin lebenden und interagierenden Lebewesen umfasst.
- b) Eine Population ist eine Gruppe von Individuen der gleichen Art, die eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden und zur gleichen Zeit in einem Lebensraum zu finden sind.
- c) Die Populationsdichte beschreibt die Größe einer Population in Bezug auf den betrachteten Raum oder die betrachtete Fläche (z.B. Individuen pro Quadratmeter, Anzahl Bäume auf einer Waldfläche).
- d) Die Populationsdynamik einer oder mehrere interagierender biologischer Populationen ist deren Individuenanzahl im Laufe der Zeit.
- e) Koexistenz beschreibt das gleichzeitige Vorhandensein verschiedener Populationen.
- f) Interferenzkonkurrenz (contest, interference competition) tritt direkt zwischen Individuen zum Beispiel durch Aggression auf, wenn Individuen sich gegenseitig bei der Nahrungssuche, beim Überleben oder der Reproduktion beeinträchtigen oder wenn sie die physische Entwicklung untereinander aktiv behindern.
- g) Ausbeutungskonkurrenz (scramble, exploitation competition, exploitative Konkurrenz) tritt indirekt auf, indem um eine gemeinsame begrenzte Ressource, wie Nahrung und Lebensraum konkurriert wird.
- h) Intraspezifische Beziehungen sind Beziehungen zwischen Individuen derselben Population.
- i) Interspezifische Beziehungen sind Beziehungen zwischen Individuen unterschiedlicher Populationen, die sich häufig hemmend oder fördernd auf die einzelnen Populationen auswirken.
- j) Unter der Reproduktion eines Individuums versteht man seine Fortpflanzung.
- k) Bei einer separierten Generationsabfolge lebt immer nur eine Generation zu selben Zeit.

zu Aufgabe 2

- a) Ausbeutungskonkurrenz (Wettbewerb um Lebensraum und Ressourcen wie Licht, Wasser, Nährstoffe und Lebensraum) oder Interferenzkonkurrenz (unmittelbare Einwirkung von Individuen aufeinander). Bei Pflanzen z.B. durch Abgabe von Wirkstoffen, welche Wachstum oder Keimen anderer Pflanzen unterbindet oder bei Tieren durch Aggressivität)
- b) **Problemen:** Einer der Beteiligten zieht einen Vorteil aus dem Zusammenleben, ohne dabei den anderen zu schaden. Vertreter der Problelosen sind

Kommensalismus(+,0) und Symbiose(+,+) Eine Beziehung, die für einen der Beteiligten Nachteile mit sich bringt, nennt man **Antibiose**. Stehen zwei Individuen in einer antibiotischen Beziehung führt dies zur Schädigung oder gar Vernichtung mindestens eines der Individuen. Im Falle der **Phytophagie** (-,+) werden lebende Pflanzenteile von Tieren gefressen. In einer Räuber-Beute-Beziehung, **Episitismus** (-,+), wird die in der Regel kleinere Beute vom Räuber verzehrt. Wird eine zumeist größere Beute nur z.T. verzehrt und dadurch zunächst nur geschwächt, so nennt man das **Parasitismus** (-,+). Parasiten leben oft auf oder in der Beute. Mit **Amensalismus** (-,0) bezeichnet man ein Zusammenleben, bei dem sich für die eine Art ein Nachteil ergibt, während die andere Art weder Vor- noch Nachteile hat. Beispielsweise leiden Moose im Buchenwald unter Lichtmangel, da sie von dem schwer zersetzbaren Laub der Buche bedeckt werden. **Allelopathie** (-,0) ist die Eigenschaft von Pflanzen, organische Verbindungen auszuschleiden, um das Wachstum anderer Pflanzen zu unterdrücken.

c) Die Überlebenschancen und damit die Reproduktionsfähigkeit einzelner Individuen werden durch die intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen beeinflusst.
d) Insekten und einjährige Pflanzen haben eine separate Generationsabfolge.

zu Aufgabe 3

- a) Eine Population mit separierter Generationsabfolge wächst, wenn mehr Nachkommen als Eltern erzeugt werden bzw. verringert sich, wenn die Anzahl der Nachkommen kleiner als die Anzahl der Eltern ist.
- b) Die Entwicklung der Populationen hängt nur von der Anzahl der Nachkommen pro Generation ab.

Kapitel 2 Das Konzeptmodell

zu Aufgabe 1

- a) $\square 1$ = „genau ein“, $\square 2$ = „kein“, $\square 3$ = „kein“, $\square 4$ = „genau ein“
- b) In diesem Modell äußert sich eine hohe Dichte dadurch, dass mehr als ein Individuum in einem Kästchen ist.

zu Aufgabe 2

a) Ausbeutungskonkurrenz

RM	INTRA	INTER
Blumen	1	-
Gräser	1	-

b) Amensalismus

RM	INTRA	INTER
Buschart 1	1	0
Buschart 2	2	-

c) Parasitismus

RM	INTRA	INTER
Milben	1	+
Bienen	2	-

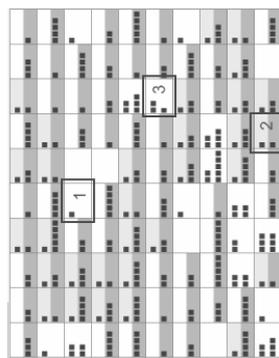
d) Episitismus

RM	INTRA	INTER
Raupe	1	+
Pflanze	2	-

Kapitel 3 Das Basistool

zu Aufgabe 1

- c) $60 < S_1(30) < 170$
- d) $400 < S_1(40) < 540$
- e) Ihr Wert für $S_1(40)$ geteilt durch den Reproduktionsfaktor $r_1 = 3$: $\frac{S_1(40)}{3}$
- f)



Die Spezies 1 (grün bzw. in den Kästchen oben) ist die Parasitenpopulation. Ein Parasit braucht den Wirt, um überleben zu können. Deshalb gibt es in den Kästchen in denen Individuen der Spezies 1 aber keine Individuen der Spezies 2 vorhanden sind keine Reproduktion für die Spezies 1 (vgl. 1). Damit ist die Spezies 2 (blau bzw. unten in den Kästchen) die Wirtspopulation. Den Befall durch nur einen Parasiten kann ein Wirt verkraften (vgl. 2) nicht aber den Befall durch mehrere (vgl. 3).

g) Beide Arten können in Koexistenz leben. Keine der beiden Populationen stirbt aus.

zu Aufgabe 2

a) Ausbeutungskonkurrenz

RM	INTRA	INTER
----	-------	-------

Blumen	1	-
Gräser	1	-

Meist überlebt die Blumenpopulation und die Gräserpopulation stirbt aus.

b) Amensalismus

RM	INTRA	INTER
Buschart 1	1	0
Buschart 2	2	-

Meist überlebt die Buschart 1 und die Buschart 2 stirbt aus.

c) Parasitismus

RM	INTRA	INTER
Milben	1	+
Bienen	2	--

Die beiden Arten leben meist in Koexistenz.

d) Parasitismus ähnlich Räuber/Beute

RM	INTRA	INTER
Kuckucksbienen	1	+
Bienen	2	-

In den meisten Fällen können die beiden Arten in Koexistenz leben. Manchmal stirbt allerdings die Kuckucksbienenart aus.

e) Symbiose

RM	INTRA	INTER
Bienen	1	+
Blumen	2	+

Beide Arten sterben fast immer aus.

Kapitel 4 Das Langzeittool

zu Aufgabe 1

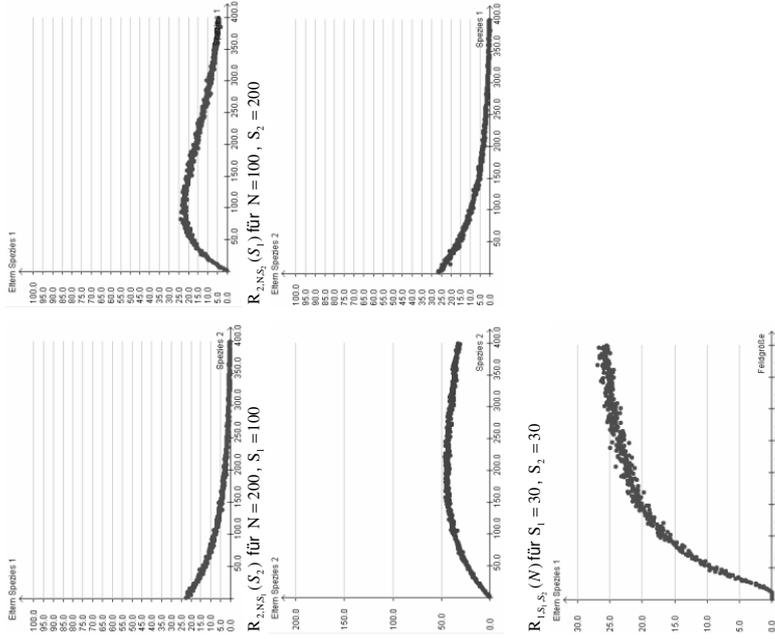
- a) Durch die Wahl einer höheren Simulationsanzahl nähert sich der resultierende Graph einem Graphen, der die durchschnittliche Individuenanzahl in Abhängigkeit der Generation darstellt.
- b) vgl. Musterübung Kapitel 3 Aufgabe 2

Kapitel 5 Das Reproduktionstool

zu Aufgabe 1 - Umgang mit dem Reproduktionstool

- a) $R_{1,NS}(S_2)$ für $N = 100, S_1 = 30$ $R_{1,NS}(S_1)$ für $N = 100, S_2 = 50$

37 von 58



- b) Die Werte für $R_{1,NS}(S_2)$ streben für große Werte von S_2 gegen 0?
- c) Jede Reproduktionsfunktion für die Spezies 1 in Abhängigkeit von S_2 geht durch den Nullpunkt, da $S_1 = 0$ bedeutet, dass sich keine Individuen der Spezies 1 auf dem Feld befinden und somit auch keine Reproduktion für die Spezies 1 stattfinden kann.

38 von 58

zu Aufgabe 2

a) S_1

b) S_2

c) $10^{(1-\exp(-0.02 \cdot S_1))}$

e) $-\ln(R_2(S_1)/36)/S_1$

d) $\exp(0.005 \cdot S_1)$

f) $S_1 \cdot \exp(-0.01 \cdot S_1)$

g) $\ln(\exp(S_1/100,2)-10)$

zu Aufgabe 3

a) Für sehr große Werte von x geht die Exponentialfunktion gegen unendlich (wird sie sehr groß).

b) Für sehr große negative Werte von x geht die Exponentialfunktion gegen 0.

c) $e^0 = 1$

d) I: $x \rightarrow e^x$, II: $x \rightarrow -e^x$ und III: $x \rightarrow -e^{-x}$

e) IV: $x \rightarrow 3e^{-x}$ und V: $x \rightarrow 5e^{-x}$

f) VI: $x \rightarrow 1 - e^{-x}$

g) VII: $x \rightarrow 5(1 - e^{-x})$ und VIII: $x \rightarrow 3(1 - e^{-x})$

h) $x \rightarrow xe^{-x}$

i) $x \rightarrow \frac{1}{x}$

j) $e^x = 5 \Leftrightarrow x = \ln(5)$

zu Aufgabe 4

a) $R_{2,N,S_1}(S_1) \approx 40 \cdot e^{-0.005S_1}$ für $N = 100$ und $S_2 = 50$

b) $R_{2,N,S_1}(S_2) \approx 61(1 - e^{-0.005S_2})$ für $N = 100$ und $S_1 = 50$

c) $R_{1,N,S_1}(S_2) \approx 30$ für $N = 100$ und $S_1 = 50$

d) $R_{1,N,S_1}(S_1) \approx S_1 \cdot e^{-0.005S_1}$ für $N = 100$ und $S_2 = 50$

3

TEIL II: Fallbeispiel „Amensalismus“

Kapitel 6 Erarbeitung einer mathematischen Beschreibung

Einleitung

In Kapitel 5 haben wir bereits festgestellt, dass eine mathematische Beschreibung der erwarteten Populationsgrößen für die von uns simulierten Systeme die folgende Form haben kann:

Es seien r_1 bzw. r_2 die Reproduktionsfaktoren der Spezies 1 bzw. 2 und $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw. $R_2(N, S_1, S_2)$ die Reproduktionsfunktionen, welche die erwartete Anzahl der Nachkommen der Spezies 1 bzw. 2, wenn sich S_1 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 auf einem Feld der Größe N befinden, angeben.

Dann beschreiben

$$S_1(t+1) = r_1 \cdot R_1(N, S_1(t), S_2(t))$$

$$S_2(t+1) = r_2 \cdot R_2(N, S_1(t), S_2(t))$$

die Größe der Spezies 1 bzw. 2 in der Generation $t+1$.

Anhand des Reproduktionstools können wir bereits Funktionsvorschriften von Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit von nur einer der drei Größen N , S_1 und S_2 bestimmen. Beispielsweise können wir für ein beliebiges Reproduktionsmodell die Funktionsvorschrift für $R_{2,N,S_1}(S_2)$ bestimmen. $R_{2,N,S_1}(S_2)$ ist die Reproduktionsfunktion der Spezies 2 für feste Werte von N und S_1 in Abhängigkeit von S_2 . In diesem Kapitel wollen wir am Beispiel des Reproduktionsmodells für „Amensalismus“

RM	INTRA	INTER
Spezies 1	1	0
Spezies 2	2	-

erarbeiten, wie man mit Hilfe des Reproduktionstools Funktionsvorschriften für die Reproduktionsfunktionen in Abhängigkeit von allen relevanten Größen herleiten kann: $R_1(N, S_1, S_2)$ und $R_2(N, S_1, S_2)$



Aufgabe 1 – $R_{2,N,S_1}(S_2)$ Reproduktionsfunktion der Spezies 2

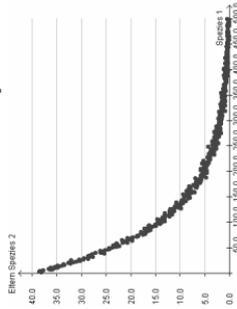
Bestimmen Sie $R_{2,N,S_1}(S_2)$ für

- a) $N = 100$ und $S_2 = 50$.
- b) $N = 80$ und $S_2 = 50$.
- c) $N = 100$ und $S_2 = 100$.
- d) $N = 100$ und $S_2 = 300$.
- e) Stellen Sie eine Funktionsvorschrift, wo anstelle von konkreten Zahlen für die Konstanten Parameter eingesetzt werden, für $R_{2,N,S_1}(S_2)$ auf!
Wählen Sie dabei für die Konstante, die den maximalen Wert des Graphen beschreibt, die Bezeichnung G und für die positive Konstante im Exponent die Bezeichnung K !
- f) Von welchen der Größen S_1 , S_2 und N hängt G ab und von welchen nicht? Begründen Sie Ihre Antwort!
- g) Von welchen der Größen S_1 , S_2 und N hängt die Konstante K im Exponent ab und von welchen nicht? Begründen Sie Ihre Antwort!

4

Musterlösung zu Aufgabe 1

a) $R_{2,N,S_1}(S_1) \approx 40 \cdot e^{-0.01S_1}$ für $N = 100$ und $S_2 = 50$



b) $R_{2,N,S_2}(S_1) \approx 37 \cdot e^{-0.0125S_1}$ für $N = 80$ und $S_2 = 50$

c) $R_{2,N,S_2}(S_1) \approx 64 \cdot e^{-0.01S_1}$ für $N = 100$ und $S_2 = 100$

d) $R_{2,N,S_2}(S_1) \approx 94 \cdot e^{-0.01S_1}$ für $N = 100$ und $S_2 = 300$

e) $R_{2,N,S_2}(S_1) = G \cdot e^{-k \cdot S_1}$

- f) G hängt von S_1 ab, da sich der Grenzwert ändert, wenn man nur S_2 ändert (vgl. a, c und d). G hängt von N ab, da sich der Grenzwert ändert, wenn man nur N ändert (vgl. a und b). G hängt nicht von S_1 ab, da G in $R_{2,N,S_2}(S_1)$ konstant ist.
- g) K hängt von N ab, da sich K ändert, wenn man N ändert (vgl. a und b). K hängt aber nicht von S_1 ab, da es sich nicht ändert, wenn man S_2 ändert aber N gleich bleibt (vgl. a, c und d). K hängt nicht von S_1 ab, da K in $R_{2,N,S_2}(S_1)$ konstant ist.



Aufgabe 2 – Die Konstanten K und G

Welche der Funktionsvorschriften erscheint Ihnen in Anbetracht der Ergebnisse aus den Aufgaben 1 f) und 1 g) als zutreffend?

- 1) $R_2(N, S_1, S_2) = G(N) \cdot e^{K(N)S_1}$
- 2) $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N, S_2)S_1}$
- 3) $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N)S_1}$
- 4) $R_2(N, S_1, S_2) = G(S_2) \cdot e^{K(S_2)S_1}$
- 5) $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_1) \cdot e^{K(N)S_1}$
- 6) $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N, S_2)S_1}$

5



Musterlösung zu Aufgabe 2

Da G ausschließlich von S_2 und N sowie K ausschließlich von N abhängt, ist

$$R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N)S_1}$$

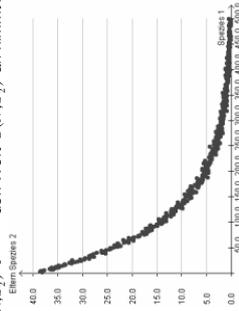
aus Punkt 3) die passende Funktionsvorschrift.



Aufgabe 3 – Funktionsvorschrift von $G(N, S_2)$

Wie können wir nun die Funktionsvorschriften von $G(N, S_2)$ und $K(N)$ in $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N)S_1}$ finden?

Zunächst wollen wir die Funktionsvorschrift von $G(N, S_2)$ in $R_2(N, S_1, S_2)$ bestimmen. Dazu stellen wir uns die Frage, für welchen Wert von S_1 $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N)S_1}$ den Wert $G(N, S_2)$ an nimmt?



Im Plot sieht man, dass $R_2(N, S_1, S_2) = G$ für $S_1 = 0$ gibt. Setzt man $S_1 = 0$ in

$$R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{K(N)S_1} \text{ ein, dann erhält man } R_2(N, 0, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^0 = G(N, S_2).$$

Damit gilt auch

$$R_{2,N,S_1}(S_2) = G_N(S_2) \text{ mit } S_1 = 0.$$

$R_{2,N,S_1}(S_2)$ mit $S_1 = 0$ können wir mit dem Reproduktionstool ermitteln.

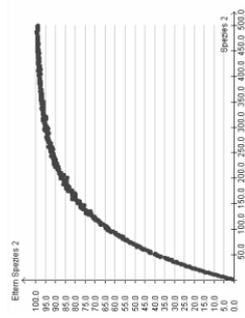
Im Folgenden schreiben wir statt $R_{2,N,S_1}(S_2)$ mit $S_1 = 0$ auch $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$.

- a) Bestimmen Sie $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$ mit $N = 100$ für das angegebene Reproduktionsmodell
- b) In $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$ kommen zwei Konstanten vor. Wir bezeichnen den Grenzwert der Funktion mit H und die Konstante im Exponent mit L . Stellen Sie wie in Aufgabe 1 e) eine Funktionsvorschrift für $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$ auf, indem Sie anstelle von konkreten Werten die Konstanten H und L einsetzen!
- c) Geben Sie an, von welchen Größen H und L abhängen und schreiben Sie sie in der Form $H(?, ?)$ und $L(?, ?)$ auf!
- d) Geben Sie $R_2(N, 0, S_2)$ an, indem Sie H und L in $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$ durch die in c) bestimmten Ausdrücke ersetzen.
- e) Geben Sie $G(N, S_2)$ an!

6

Musterlösung zu Aufgabe 3

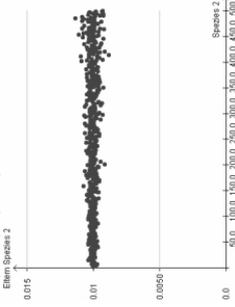
- a) Fitverfahren für $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$
 1. Simulation von $R_{2,N,S_1=0}(S_2)$.



2. Ansatz: $R_{2,N,S_1=0}(S_2) = 100(1 - e^{-LS_2})$ für eine positive Konstante L .

3. Nach L auflösen: $L = -\frac{\ln\left(1 - \frac{R_{2,N=100,S_1=0}(S_2)}{100}\right)}{S_2}$.

4. Plote L : $-\ln(1 - R_2(S_2)/100)/S_2$.



5. Der Graph in 4 nähert die Konstante $L = 0.01$ an. Also: $R_{2,N,S_1=0}(S_2) = 100(1 - e^{-0.01S_2})$ mit $N = 100$

- b) $R_{2,N,S_1=0}(S_2) = H(1 - e^{-LS_2})$
 c) Die Konstanten H und L hängen beide von N ab: $H(N)$ und $L(N)$
 d) $R_2(N, 0, S_2) = H(N)(1 - e^{-L(N)S_2})$
 e) $G(N, S_2) = H(N)(1 - e^{-L(N)S_2})$



Aufgabe 4 – Funktionsvorschrift von $H(N)$

Nun wollen wir die Funktionsvorschrift von $H(N)$ in $R_2(N, 0, S_2) = H(N)(1 - e^{-L(N)S_2})$ finden!

Leiten Sie die Funktionsvorschrift für $H(N)$ ohne Reproduktionstool her.

- Nutzen Sie dazu diese Fakten:
- H ist der Grenzwert der Reproduktionsfunktion der Spezies 2. H gibt also die Anzahl der Reproduktionen an, wenn jedes Kästchen des Feldes mit Individuen der Spezies 2 besetzt ist.
 - Wegen $S_1 = 0$ kann die Spezies 1 keinen Einfluss auf die Reproduktion nehmen.
 - Für die Reproduktion der Spezies 2 liegt INTRA 2 vor.

7

Musterlösung zu Aufgabe 4

Da H der Grenzwert der Reproduktionsfunktion der Spezies 2 ist, ist jedes Kästchen des Feldes mit Individuen der Spezies 2 besetzt. Die Spezies 1 kann keinen Einfluss auf die Reproduktion der Spezies 2 nehmen, da keine Individuen der Spezies 1 vorhanden sind. Damit findet in jedem Kästchen eine Reproduktion für die Spezies 2 statt, da bei INTRA 2 in jedem besetzten Kästchen Reproduktion stattfindet. Folglich gilt:

$$H(N) = N$$



Aufgabe 5 – Funktionsvorschrift von $L(N)$

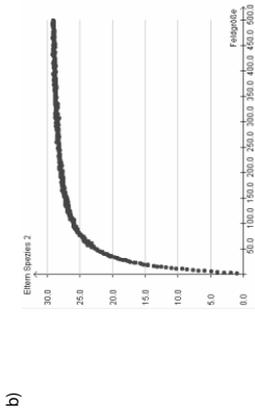
Nun wollen wir die Funktionsvorschrift von $L(N)$ in $R_2(N, 0, S_2) = N(1 - e^{-L(N)S_2})$ finden!

- a) Lösen Sie $R_2(N, 0, S_2) = N(1 - e^{-L(N)S_2})$ nach $L(N)$ auf!
- b) Führen Sie eine Simulation für $R_{2,3,1=0,5,2}(N)$ durch! Bitte nutzen Sie eine hohe Anzahl an Simulationen (z.B. 100), um möglichst genaue Ergebnisse zu bekommen.
- c) Plotten Sie mit $R_{2,3,1=0,5,2}(N)$ Ihre Lösung aus a) für $L(N)$!
- d) Bestimmen Sie $L(N)$! Orientieren Sie sich dabei am Fit-Verfahren! Tipp: In der Funktionsvorschrift kommt nicht die Exponentialfunktion vor.
- e) Geben Sie $G(N, S_2)$ an, indem Sie $H(N)$ und $L(N)$ durch die gefundenen Funktionsvorschriften ersetzen.
- f) Geben Sie $R_2(N, 1, S_2)$ an, indem Sie $G(N, S_2)$ durch die in Aufgabe 2 gefundene Funktionsvorschrift ersetzen.

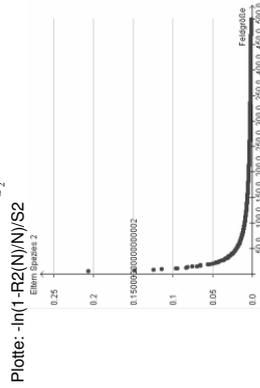
8

Musterlösung zu Aufgabe 5

$$a) L(N) = \frac{-\ln\left(1 - \frac{R_2(N, 0, S_2)}{N}\right)}{S_2}$$



c) Mit a) gilt $L(N) = \frac{-\ln\left(1 - \frac{R_{2,3,1=0,5,2}(N)}{N}\right)}{S_2}$.



d) Fit-Verfahren zur Bestimmung von $L(N)$

1. Siehe c)
2. Ansatz: $L(N) = \frac{1}{N}$
3. Wenn der Ansatz stimmt, dann muss $1 = L(N) \cdot N = \frac{-\ln\left(1 - \frac{R_{2,3,1=0,5,2}(N)}{N}\right)}{S_2} \cdot N$ gelten.

9

Musterlösung zu Aufgabe 6

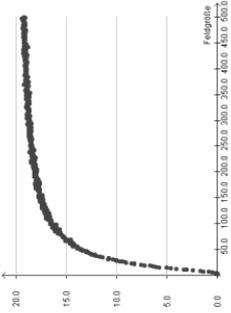
a) Löse $R_2(N, S_1, S_2) = N(1 - e^{-\frac{S_1}{N}}) \cdot e^{-\frac{S_2}{N}}$ nach $K(N)$ auf:

$$K(N) = \frac{-\ln\left(\frac{R_2(N, S_1, S_2)}{N(1 - e^{-\frac{S_1}{N}})}\right)}{S_1}$$

Also gilt auch

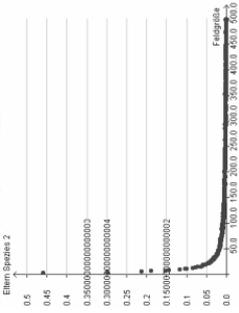
$$K(N) = \frac{-\ln\left(\frac{R_{2,S_1,S_2}(N)}{N(1 - e^{-\frac{S_1}{N}})}\right)}{S_1}$$

Plotte z.B. $R_{2,S_1=10,S_2=20}(N)$:



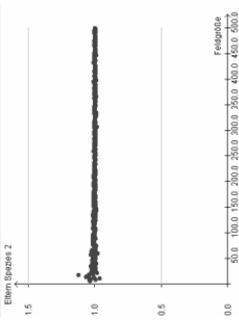
Fit-Verfahren zur Bestimmung von $K(N)$:

1. Potte $-\ln(R_2(N)/(N*(1-\exp(-S_2/N))))/S_1$



52 von 58

4. Plotte: $-\ln(1 - R_2(N)/N)/S_2 \cdot N$.



5. Der Werte in 4 nähern die Konstante 1 an. Also gilt tatsächlich

$$L(N) = \frac{1}{N}$$

e) Nach Aufgabe 3 e) gilt $G(N, S_2) = H(N)(1 - e^{-\frac{S_2}{N}})$. Nach Aufgabe 4 gilt $H(N) = N$. Also gilt

$$G(N, S_2) = N(1 - e^{-\frac{S_2}{N}})$$

f) Nach Aufgabe 2 gilt $R_2(N, S_1, S_2) = G(N, S_2) \cdot e^{-\frac{S_1}{N}}$. Damit folgt

$$R_2(N, S_1, S_2) = N(1 - e^{-\frac{S_2}{N}}) \cdot e^{-\frac{S_1}{N}}$$



Aufgabe 6 – Funktionsvorschrift von $K(N)$

Nun wollen wir die Funktionsvorschrift von $K(N)$ in $R_2(N, S_1, S_2) = N(1 - e^{-\frac{S_1}{N}}) \cdot e^{-\frac{S_2}{N}}$ finden!

a) Überlegen Sie selbst, wie Sie an die gesuchte Funktionsvorschrift kommen könnten. Orientieren Sie sich an der Bestimmung von $L(N)$ in Aufgabenblatt 4.

b) Geben Sie die vollständige Funktionsvorschrift für $R_2(N, S_1, S_2)$ an!

51 von 58

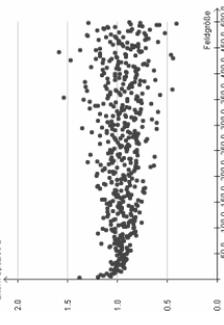
10



- 2. Ansatz: $K(N) = \frac{1}{N}$
- 3. Wenn der Ansatz stimmt, dann muss

$$1 = K(N) \cdot N = \frac{1}{N} \left(\frac{R_{1,2,3}(N)}{N(1-e^{-\frac{1}{N}})} \right) \cdot N \text{ gelten.}$$

- 4. Plote: $-\ln(R_2(N)/(N \cdot (1 - \exp(-S_2/N)))) / S_1 \cdot N$



- 5. Der Werte in 4 nähern die Konstante 1 an. Also gilt tatsächlich $K(N) = \frac{1}{N}$
- Hinweis: Durch Erhöhung der Simulationsanzahl, kann eine geringere Streuung um den Wert 1 erzielt werden.

b) $R_2(N, S_1, S_2) = N(1 - e^{-\frac{1}{N}}) \cdot e^{-\frac{1}{N}}$



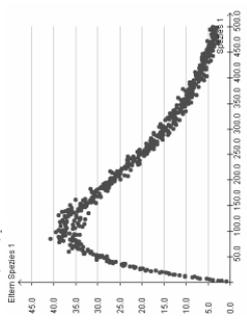
Aufgabe 7 – $R_1(N, S_1, S_2)$ Reproduktionsfunktion der Spezies 1

Versuchen Sie selbstständig, die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 $R_1(N, S_1, S_2)$ zu finden! Orientieren Sie sich an der Bestimmung der Reproduktionsfunktion $R_2(N, S_1, S_2)$ der Spezies 2!

Beginnen Sie, indem Sie die Reproduktion in Abhängigkeit von S_1 betrachten!

Musterlösung zu Aufgabe 7

Plote zum Beispiel: $R_{1,N=100,S_1=20}(S_1)$:



Fit-Verfahren zur Bestimmung von $R_{1,N=100,S_1=20}(S_1)$ liefert:

$$R_{1,N,S_1}(S_1) = S_1 \cdot e^{-K \cdot S_1}$$

Hängt K von S_2 ab?
 Nein, da schon $R_{1,N,S_1}(S_1)$ nicht von S_2 abhängt. Bei Simulationen für verschiedene Werte für S_2 , ergibt sich immer der gleiche Graph. Der Grund dafür ist, dass im Reproduktionsmodell für die Spezies 1 INTER 0 gewählt wurde, die Spezies 2 also keine Auswirkung auf die Reproduktion der Spezies 1 hat.

Hängt K von N und N ab?

$$R_{1,N=100,S_1=20}(S_1) \approx S_1 \cdot e^{-0.01 \cdot S_1}$$

$$R_{1,N=150,S_1=100}(S_1) \approx S_1 \cdot e^{-0.0125 \cdot S_1}$$

Ja! $K(N)$

Also gilt:

$$R_1(S_1, S_2, N) = S_1 \cdot e^{-K(N) \cdot S_1}$$

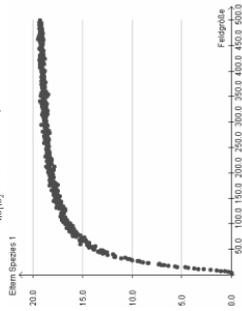
Löse $R_1(S_1, S_2, N) = S_1 \cdot e^{-K(N) \cdot S_1}$ nach $K(N)$ auf:

$$K(N) = \frac{-\ln\left(\frac{R_1(S_1, S_2, N)}{S_1}\right)}{S_1}$$

Damit gilt auch

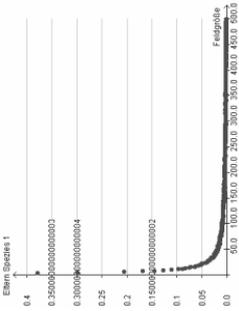
$$K(N) = \frac{-\ln\left(\frac{R_{1,S_1,S_2}(N)}{S_1}\right)}{S_1}$$

Führe eine Simulation von $R_{1,S_1,S_2}(N)$ durch (Simulationsanzahl 100):



Fit-Verfahren zur Bestimmung der Funktionsvorschrift von $K(N)$:

1. Plote $-\ln(R_1(N)/S_1)/S_1$

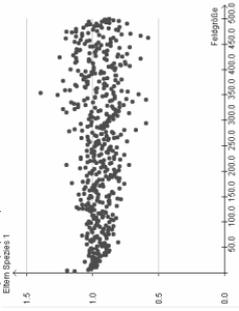


2. Ansatz: $K(N) = \frac{1}{N}$

3. Wenn der Ansatz stimmt, dann muss

$$1 = K(N) \cdot N = \frac{S_1}{S_1} \cdot N \text{ gelten.}$$

4. Plote: $-\ln(R_1(N)/S_1)/S_1 \cdot N$



55 von 58

5. Der Werte in 4 nähern die Konstante 1 an. Also gilt tatsächlich

$$K(N) = \frac{1}{N}$$

Hinweis: Durch Erhöhung der Simulationsanzahl, kann eine geringere Streuung um den Wert 1 erzielt werden.

Damit erhalten wir:

$$R_1(S_1, S_2, N) = S_1 \cdot e^{-K(N) \cdot S_1} = S_1 \cdot e^{-\frac{S_1}{N}}$$



Aufgabe 8 – Mathematische Beschreibung

Geben Sie die mathematische Beschreibung für das Fallbeispiel „Amensalismus“ an!

$$S_1(t+1) =$$

$$S_2(t+1) =$$

56 von 58

11



Musterlösung zu Aufgabe 8

$$S_1(t+1) = r_1 \cdot S_1(t) \cdot e^{-\frac{S_1(t)}{N}}$$

$$S_2(t+1) = r_2 \cdot N \cdot \left(1 - e^{-\frac{S_2(t)}{N}}\right) \cdot e^{-\frac{S_2(t)}{N}}$$

TEIL III Modellierung eines beliebigen Systems

Kapitel 7 Aufgabenblatt



Aufgabe 1

Überlegen Sie sich ein reales System, welches Sie modellieren wollen. Entwickeln Sie ein geeignetes Reproduktionsmodell!



Aufgabe 2

Treffen Sie anhand des Langzeittools einige Prognosen für die Populationsentwicklung Ihres Systems. Wie ändern sich die Prognosen, wenn man die Startpopulationen oder die Reproduktionsfaktoren ändert?



Aufgabe 3

Leiten Sie eine mathematische Beschreibung für Ihr System her!

Tip:

Bei den Konstanten lohnt es sich häufig zu überlegen, welche Bedeutung sie haben. Manchmal ist es möglich Simulationen für die Werte der Konstanten in Abhängigkeit einer der zuvor festgehaltenen Größen durchzuführen (vgl. Herleitung der Funktionsvorschrift für G in Aufgabe 3, Kapitel 6). So kann dann anhand des Fit-Verfahrens eine Funktionsvorschrift für die Konstante in Abhängigkeit der zuvor festgehaltenen Größe bestimmt werden.

C.1.2 Evaluation

MINT – Mathe – Camp an der RWTH Aachen, 17. – 20. September 2008

Auswertung der Evaluation
Populationsmodelle
(20 Bewertungen)

von Christina Roeckerath

	1 stimmt	2 stimmt weitgehend	3 stimmt eher nicht	4 nein
Ich habe gerne mit dem Arbeitsheft gearbeitet. (1,75)	6	13	1	
Die Erklärungen und Anweisungen im Arbeitsheft waren gut verständlich. (1,45)	11	9		
Ich habe gerne mit den Tools gearbeitet. (1,6)	10	8	2	
Der Umgang mit den Tools war schwierig zu erlernen. (3,1)		1	12	6
Die Suche nach den mathematischen Beschreibungen hat mir gut gefallen. (1,95)	5	14	2	
Die Einheit war inhaltlich zu schwierig. (3,1)		4	10	6
Frau Roeckerath war freundlich. (1,2)	17	2	1	
Frau Roeckerath war kompetent. (1,3)	16	2	2	
Ich habe das Gefühl, viel gelernt zu haben. (2)	5	10	5	
Die Einheit hat mir insgesamt Spaß gemacht.(1,7)	7	12	1	

Ich gebe der Einheit „Populationsmodelle“ die Note:

1.3	1.7	2.0	2.3	2.7	3.0	3.3	3.7
2	3	10	3		1		1

<p>Kritik, Lob und weitere Anmerkungen:</p> <p>zu viel Bio</p> <ul style="list-style-type: none"> • Ein bisschen zu lange / ausführliche biologische Einführung → Der erste Block hat sich sehr lang gezogen • Die Erklärung von den Begriffen usw. fand ich teilweise überflüssig • Ein wenig zu viele Fachbegriffe am Anfang, die man später dann nicht mehr wirklich benötigt hat • Aufgabenstellungen zum biologischen Hintergrund waren zu zeitaufwendig <p>Zeit</p> <ul style="list-style-type: none"> • Für die letzte Aufgabe, auf die man hingearbeitet hat, war zu wenig Zeit eingeplant. Dafür hätte man an anderer Stelle (vor allem am ersten Tag, an dem ich den mathematischen Anteil vermisst habe), sparen können. • Ich fand, dass man das Thema bzw. die Aufgaben auf mehrere Tage hätte aufteilen können, da nach 8 Stunden die Konzentration nachlässt. ansonsten fand ich das Thema sehr spannend. • Es ist nicht ganz klar, wie die Zeiteinteilung funktioniert. • Die Zeit war etwas zu knapp, es war immer ein Wettlauf mit der Zeit. <p>Fehler</p> <ul style="list-style-type: none"> • Fehler im Arbeitsheft sind zwar störend, aber menschlich und wurden schnell korrigiert. • genaue Überprüfung der Aufgaben-/Musterlösungen <p>Aufgabenstellung und Formulierung</p> <ul style="list-style-type: none"> • einige Antworten ungenau • Manche Aufgaben waren noch zu ungenau, sodass man manchmal nicht den Anforderungsbereich erkannt
--

hat

- Einige Formulierungen missverständlich
- Die Aufgaben im Arbeitsheft waren teilweise etwas verwirrend durch die verschiedenen Schreibweisen der Formeln.

Methode / Leitprogramm

- Das Verfahren war genial, aber das Thema hat mich nicht allzu sehr interessiert, obwohl es immer besser wurde.
- Es war gut, dass jeder sein eigenes Tempo machen konnte
- Schade war, dass man am Ende Ergebnisse nicht gemeinsam besprochen hat.
- Vor allem hat mir das selbstständige Arbeiten gefallen. Dadurch konnte man alles sehr gut nachvollziehen und gegebenenfalls auch noch einmal nachlesen. Im Gegensatz zu einem strikt durchgezogenen Vortrag, bei dem man eventuell nicht folgen kann.
- Ich fand die Aufteilung in Pakete sehr sinnvoll, da hatte man schnell das Gefühl, auch voran zu kommen.
- Das Heft hat ein eigenständiges Arbeiten sehr gut möglich gemacht.
- Paketbezeichnungen waren irritierend. Wenn man das erste Modul mit den knapp 30 Seiten macht, macht man sich Gedanken, wie man mit allem fertig werden soll.
- Dass ich nicht viel gelernt habe lag daran, dass ich noch nicht daran gewöhnt bin einen ganzen Tag konzentriert eigenständig an einem Thema zu arbeiten. Aber ich denke, dass das Material für Studenten optimal ist. ☺
- ausschließliche Arbeit am Computer: etwas anstrengend
- Es war gut, Lösungen zu haben, dass man nach manchen Teilaufgaben auch mit den richtigen Lösungen weiterarbeiten konnte.

Schwierigkeitsgrad

- Meiner Meinung nach war es eine anspruchsvolle aber machbare Arbeit. Ich würde es auf jeden Fall weiterempfehlen.
- Für meinen Geschmack waren die Aufgaben für Schüler ein bisschen zu schwierig. Man hätte die Herleitungen der mathematischen Beschreibungen zwischendurch vielleicht in kleinere Schritte aufteilen sollen und dafür unwichtige Teile weglassen sollen.

Anwendung

- sehr gute Realitätsbezüge → Modelle gut verständlich und anwendbar
- Insgesamt ein sehr guter Einblick in angewandte Mathematik, bei dem nicht das Erlernen vieler mathematischer Grundlagen im Vordergrund stand (gut!), sondern vor allem die Methodik angewandter Mathematik vermittelt wurde!
- Das Thema war insgesamt sehr interessant, obwohl es mich normalerweise kaum anspricht. Man konnte gut erkennen, wie viel Mathematik in unserem täglichen Leben steckt und wie man das nutzen kann!

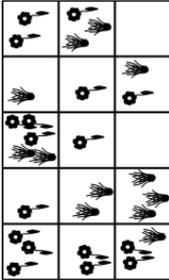
Sonstiges.

- Hat viel Spaß gemacht.
- War interessant.
- Viel Erfolg! ☺
- Ihr habt einen tollen Job gemacht!

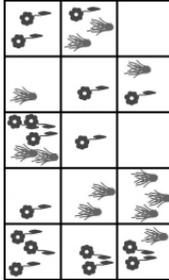
Interaktionen.

Das Konzeptmodell

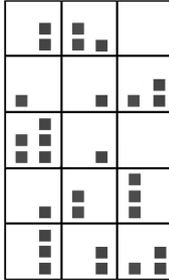
- Der Lebensraum wird in Bereiche eingeteilt. Wir nehmen an, dass Individuen, die sich gemeinsam innerhalb eines Bereichs befinden, miteinander interagieren. Diese Annahme ist sinnvoll, da Interaktion von Individuen räumliche Nähe voraussetzt. Jeder Bereich des Lebensraumes wird durch ein Kästchen im Modell abgebildet.



- Den beiden Arten werden zur Unterscheidung im Modell die Farben blau und grün zugeordnet.



- Für jeden Bereich des Lebensraumes werden die sich darin befindenden Individuen im Modell durch einen je nach Art gefärbten Punkt im entsprechenden Kästchen dargestellt.¹



- Für die Individuen innerhalb eines Kästchens wird entschieden, wie sich ihre Wechselbeziehungen auf ihre Reproduktionsfähigkeit auswirken. Hellblau bedeutet

Die Interferenzkonkurrenz ist eine aktive Form des Kampfes um Ressourcen. Bei einer hohen Populationsdichte setzt sich ein dominantes Individuum durch und erhält somit ausreichend Ressourcen, um eine Reproduktionsreife zu erlangen. Ökologische Beispiele dafür sind Kainismus, wo Junge sich gegenseitig töten, bis nur noch das stärkste Junge übrig ist, oder Allelopathie, wo Pflanzen Gift in den Boden geben, um andere Pflanzen am Wachsen zu hindern. Bei den Populationen, die modelliert werden sollen, wirkt sich die Interferenzkonkurrenz folgendermaßen auf die Individuen aus:

Phänomen 2
Herrscht unter den Mitgliedern einer Population Interferenzkonkurrenz, so gibt es im Falle bei einer intraspezifischen Interaktionen ein dominantes Individuum, welches die Reproduktionsfähigkeit erreicht. Individuen, die mit diesem dominanten Individuum interagieren, erreichen hingegen die Reproduktionsreife nicht.

Interspezifische Interaktionen

Für ein Individuum kann sich die Interaktion mit einer anderen Art positiv, negativ oder überhaupt nicht auswirken. Es gibt eine Vielzahl an ökologischen Beispielen für die unterschiedlichen Formen des Zusammenlebens. Das Zusammenleben von Räuber und Beute ist eine Antibiose. Der Räuber braucht die Beute. Eine Interaktion mit einem Beutetier trägt also positiv zu seiner Reproduktionsfähigkeit und negativ zu der des Beutetiers bei. Ein Beutetier wird nur die Reproduktionsreife erreichen, wenn es nicht zuvor von einem Räuber getötet wird. Ein weiteres Beispiel ist der Kampf zweier Arten um dieselbe Ressource. Dieser wirkt sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit beider Arten aus. Auch im Falle von Parasitismus wirkt sich das Zusammenleben für einen Partner, den Wirt, negativ und für den anderen Partner, den Parasit, positiv aus. Weiter gibt es in Ökosystemen Populationen, die mit einer anderen Art interagieren ihre Entwicklung aber nicht durch diese beeinflusst ist. Eine große Pflanze, die einer kleinen Pflanze das Sonnenlicht nimmt, interagiert mit ihr, ist aber u. U. nicht durch sie beeinflusst. Modelliert werden sollen interspezifische Interaktionen, die sich, wie in Phänomen +, -, - und 0 beschreiben, auf die Individuen einer Population auswirken.

Phänomen +
Interspezifische Interaktion wirken sich positiv auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen -
Interspezifische Interaktionen wirken sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus.

Phänomen - -
Eine interspezifische Interaktion mit genau einem Individuum beeinträchtigt die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums noch nicht. Mehrere interspezifische Interaktionen dagegen wirken sich negativ auf die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums aus. (Der Befall von nur einem Parasit beeinträchtigt den Wirt noch nicht.)

Phänomen 0
Die Reproduktionsfähigkeit eines Individuums ist unabhängig von interspezifischen

¹ Falls Ihnen dieses Arbeitshilfe in schwarz/weiß vorliegt, können Sie die Arten im Modell folgendermaßen unterscheiden: Individuen der grünen Spezies (1) werden durch Punkte **oben** und Individuen der blauen Spezies (Spezies 2) durch Punkte **unten** im Kästchen dargestellt.

4 von 17

Reproduktion für die blaue Population und hellgrün für die grüne Population. Wir nehmen an, dass in einem Kästchen nur so viel Energie vorhanden ist, dass sich je Art maximal ein Individuum reproduziert.

5. Die Größe der Nachfolgegeneration lässt sich aus der Anzahl der Reproduktionen und den Reproduktionsfaktoren bestimmen.

grün: 3 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 3 ergibt 9 Nachkommen
blau: 6 Reproduktionen und Reproduktionsfaktor 2 ergibt 12 Nachkommen

6. Aufgrund der separierten Generationsabfolge, leben in der nächsten Generation keine Individuen der aktuellen Generation mehr. Deshalb werden alle Punkte vom Feld gelöscht. Da die reproduktionsfähigen Individuen, wie oben beschrieben, den Nachwuchs zufällig im Lebensraum ablegen, werden Punkte stellvertretend für die Nachkommen, zufällig auf dem Feld verteilt.

Reproduktionsmodell

Sind in einem Kästchen **INTRA** und **INTER** für die Reproduktion einer Spezies erfüllt, dann bringt es genau ein reproduktionsfähiges Individuum dieser Spezies hervor.

Reproduktion nur, wenn INTRA und INTER erfüllt!

Modellierung intraspezifischer Wechselbeziehungen

Wir wollen zwei Arten von INTRA modellieren: Ausbeutungs- und Interferenzkonkurrenz.

Ausbeutungskonkurrenz
 Bei der in Phänomen 1 beschriebenen Ausbeutungskonkurrenz wirkt sich eine hohe Populationsdichte negativ auf die Reproduktionsfähigkeit aus.

INTRA 1

Nur ein durch die eigene Spezies **einfach** besetztes Kästchen (genau ein Individuum der eigenen Spezies), kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.

Interferenzkonkurrenz
 Bei der Interferenzkonkurrenz, wie sie in Phänomen 2 beschrieben ist, wirkt sich eine hohe Populationsdichte nicht negativ aus, weil es Individuen gibt, die sich aktiv gegen ihre Konkurrenten wehren und somit eine Reproduktion ermöglichen. Bei einer hohen Dichte setzt sich ein Individuum durch.

INTRA 2

Nur ein **mindestens einfach** durch die eigene Spezies besetztes Kästchen, kann ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringen.

Modellierung interspezifischer Wechselbeziehungen

Im Folgenden werden fünf verschiedene Bedingungen für die Reproduktion einer Spezies in Abhängigkeit ihrer interspezifischen Wechselbeziehungen definiert.

keine Auswirkung
 Wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies nicht aus, so ist die Spezies unabhängig von der anderen Spezies. Dieser in Phänomen 0 beschriebene Zusammenhang lässt sich durch INTER 0 modellieren.

INTER 0

Die Reproduktion der Spezies ist in jedem Kästchen **unabhängig** von der Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen.

7. Schritte 4-7

Um Systeme mit ihren intra- und interspezifischen Wechselbeziehungen zu modellieren, müssen wir dazu passende Reproduktionsmodelle entwickeln.

Damit Reproduktion stattfinden kann, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein. Eine Bedingung bezieht sich auf die Anzahl der Individuen der eigenen Art im Kästchen und die andere Bedingung bezieht sich auf die Anzahl der Individuen der anderen Art im Kästchen. Wir haben also eine intraspezifische Bedingung und eine interspezifische Bedingung, die beide erfüllt sein müssen, damit Reproduktion stattfinden kann. Im Folgenden nennen wir die intraspezifische Bedingung **INTRA** und die interspezifische Bedingung **INTER**.

Sind also INTRA und INTER in einem Kästchen erfüllt, dann findet Reproduktion statt.

5 von 17

negative Auswirkung

in Phänomen – wurde der Fall beschrieben, dass eine Spezies durch die andere Spezies beeinträchtigt wird. In diesem Fall wirkt sich die Anwesenheit von Individuen der anderen Spezies im Kästchen negativ auf die Reproduktion aus. In diesem Fall lässt sich INTER - zur Modellierung der Situation anwenden.

INTER -

Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn **kein** Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.

positive Auswirkung

in Phänomen + wurde der Fall beschrieben, dass die Spezies von der anderen Spezies abhängig ist. Dann wirkt sich die Anwesenheit der anderen Spezies positiv auf die Reproduktion aus. Im Modell lässt sich dieses Verhältnis durch INTER + abbilden.

INTER +

Die Spezies kann sich nur reproduzieren, wenn **mindestens ein** Individuum der anderen Spezies im Kästchen vorhanden ist.

Die folgende interspezifische Bedingung für die Reproduktion bezieht neben dem Aspekt der Anwesenheit der anderen Spezies auch ihre Dichte mit ein.

schwach negative Auswirkung

Wenn eine geringere Beeinträchtigung durch die andere Spezies als in dem Fall, der durch INTER - beschrieben wurde, besteht, dann lässt sich das durch INTER -- modellieren (Vgl. Phänomen --).

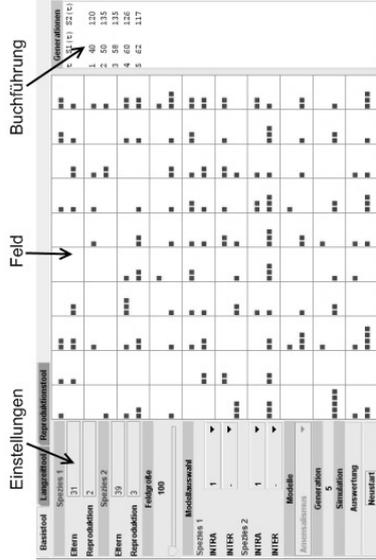
INTER --

Die Anwesenheit von **höchstens einem** Individuum der anderen Spezies im Kästchen beeinträchtigt die Reproduktion nicht.

Dieser Fall liegt zum Beispiel bei Parasitismus vor.

Das Basistool

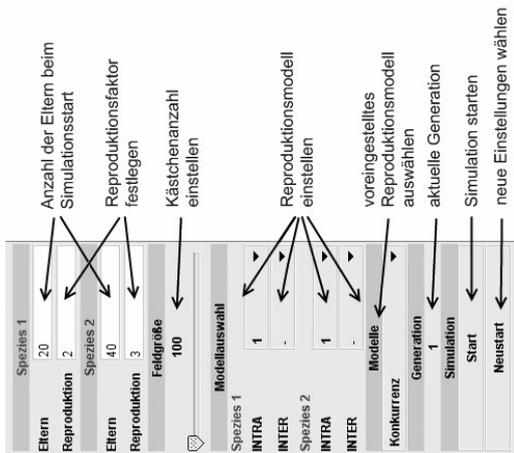
Das Basistool ermöglicht die Simulation der einzelnen Generationen entsprechend der Schritte 4 - 7. Das Tool soll nun vorgestellt werden. Außerdem werden wir bereits beginnen, das zu modellierende System durch mathematische Größen zu erfassen.



Im linken Teil der Benutzeroberfläche können diverse Einstellungen gemacht werden. Der Lebensraum wird in der Mitte des Tools, wie im Konzeptmodell beschrieben, durch ein Feld mit einer festen Anzahl von Kästchen dargestellt. Rechts wird über die Größe der simulierten Generationen buchgeführt. Dabei kommen die folgenden Größen vor:

$S_1(t)$ ist die Anzahl der Individuen der Spezies 1 in der Generation t

$S_2(t)$ ist die Anzahl der Individuen der Spezies 2 in der Generation t



Vor dem Simulationsstart kann der Benutzer die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen (**Eltern**) beim Start und den Reproduktionsfaktoren (**Reproduktion**) übergeben.

- r_1 Reproduktionsfaktor Spezies 1
- r_2 Reproduktionsfaktor Spezies 2

Die Größe der Startpopulationen $S_1(1)$ und $S_2(1)$ ist folglich das Produkt der Anzahl der Eltern und dem Reproduktionsfaktor.

Unter **Feldgröße** kann der Benutzer die Anzahl der Kästchen, die den Lebensraum einteilen, angeben.

N Anzahl der Kästchen

Unter dem Punkt **Modellauswahl** kann das Reproduktionsmodell eingestellt werden.

Unter dem Punkt **Modelle** kann man zwischen einigen vorgeestellten Reproduktionsmodellen wählen.

Unter **Generation** wird die aktuell simulierte Generation t angegeben.

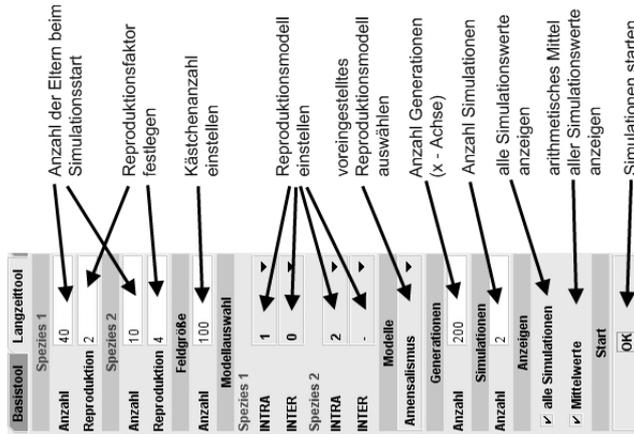
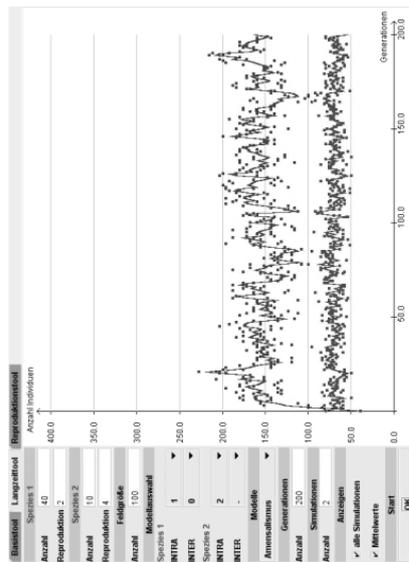
t **Generation**
9 von 17

Die Betätigung des **Start-Buttons** bewirkt die zufällige Verteilung der Individuen auf dem Feld und der Start-Button wird zum **Auswertungs-Button**. Mit der Benutzung des Auswertungsbuttons wird eine Auswertung der Situation auf dem Feld gemäß dem gewählten Reproduktionsmodell (vgl. Schritt 4 im Konzeptmodell, Kapitel 2) ausgelöst.

Durch Betätigung des **Neustart-Buttons** kann eine neue Simulation mit geänderten Einstellungen gestartet werden.

Das Langzeittool

Zur besseren Anschauung der Populationsentwicklung werden die Simulationswerte für die Populationsgrößen in Abhängigkeit der Zeit, also den Generationen, in ein Koordinatensystem eingezeichnet.



Wie beim Basistool kann der Benutzer die Anzahl der Eltern beim Simulationsstart, die Reproduktionsfaktoren und die Feldgröße übergeben, wie auch ein Reproduktionsmodell einstellen.

Zusätzlich kann er angeben wie viele Generationen simuliert und wie viele Simulationen durchgeführt werden sollen. Weiter kann er wählen, ob die Ergebnisse für die unterschiedlichen Simulationen gemittelt im Koordinatensystem dargestellt werden sollen, oder ob alle Werte einzeln eingetragen werden sollen.

Das Reproduktionstool

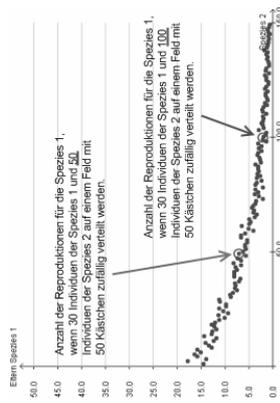
Die Grundfunktion des Tools besteht darin, dass für eine Art und bestimmte Werte von N , S_1 und S_2 mittels Simulation die mittlere Anzahl der Reproduktionen $R_1(N, S_1, S_2)$ und $R_2(N, S_1, S_2)$ bestimmt wird.

Um eine Funktionsvorschrift für $R_1(N, S_1, S_2)$ bzw. $R_2(N, S_1, S_2)$ zu finden, kann schrittweise überprüft werden, wie die Anzahl der Reproduktionen von den einzelnen Größen N , S_1 und S_2 abhängt. Dazu werden für zwei der drei Größen feste Werte gewählt und die Abhängigkeit von der dritten Größe untersucht. Die fest gewählten Größen werden in den Index geschrieben. Es bezeichnet also zum Beispiel $R_{1,N,S_1}(S_2)$ die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 in Abhängigkeit von S_2 für feste Werte von N und S_1 .

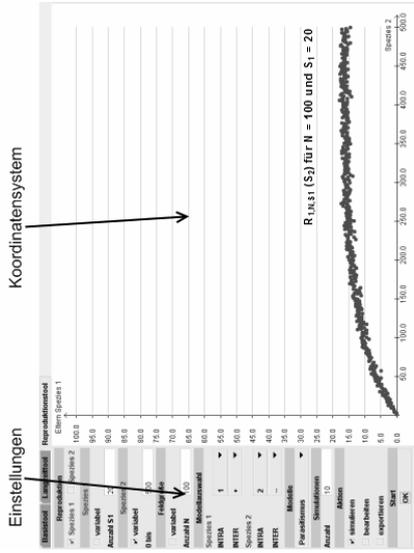
Mit dem Reproduktionstool kann nun ein durch Simulation erzielter Graph für die Reproduktionsfunktion in Abhängigkeit von nur einer Größe, zum Beispiel für $R_{1,N,S_1}(S_2)$, geplottet werden.

Beispiel - $R_{1,N,S_1}(S_2)$ mit $N = 50$ und $S_1 = 30$

$R_{1,N,S_1}(S_2)$ mit $N = 50$ und $S_1 = 30$ gibt die Anzahl der Reproduktionen der Spezies 1 an, wenn 30 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 zufällig auf einem Feld mit 50 Kästchen verteilt werden.



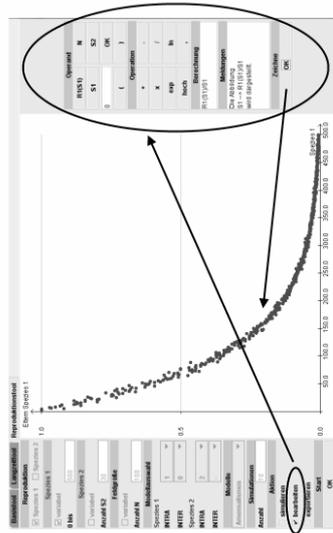
In der Abbildung werden die Werte $R_{1,N,S_1}(50)$ und $R_{1,N,S_1}(100)$ für $N = 50$ und $S_1 = 30$ markiert.



Der Benutzer wählt im Tool eine der drei Größen N , S_1 und S_2 als variable Größe und übergibt für diese Größe einen Maximalwert. Für die beiden anderen damit fest gewählten Größen übergibt er je einen festen Wert.

Der Bearbeitungsmodus

Das Reproduktionsstool bietet die Möglichkeit, die Simulationen zu bearbeiten und die bearbeiteten Werte in einem Koordinatensystem darzustellen. Um diesen Bearbeitungsmodus zu starten, muss unter **Aktion** die **Checkbox bearbeiten** aktiviert werden.



Im Bearbeitungsmodus erscheint auf der rechten Seite eine Schaltfläche, die die Darstellung von Graphen in einem Koordinatensystem erlaubt. Dies nennt man plotten. In den Funktionsvorschriften der Graphen können alle im Rahmen des Modells auftauchenden Größen vorkommen: die Simulationenwerte für die Reproduktionsfunktion, S_1 , S_2 , N und beliebige Konstanten. Als Operationen können die Grundrechenarten, das Potenzieren, die Exponentialfunktion und der natürliche Logarithmus genutzt werden. In das Textfeld unter **Berechnung** kann die zu plottende Funktionsvorschrift in der folgenden Form eingegeben werden:

Funktionsvorschriften werden aus Termen zusammengesetzt. Terme sind

$$R1(S1) \text{ (oder } R1(S2) \text{) oder } R2(S2) \text{ (oder } R2(S2))$$

$$\frac{N}{S1} \quad \frac{N}{S2}$$

Konstanten (z.B. 3, 5)

wie auch durch die zur Verfügung stehenden Operationen zusammengesetzte Terme

$$(Term)$$

$$Term + Term$$

$$Term - Term$$

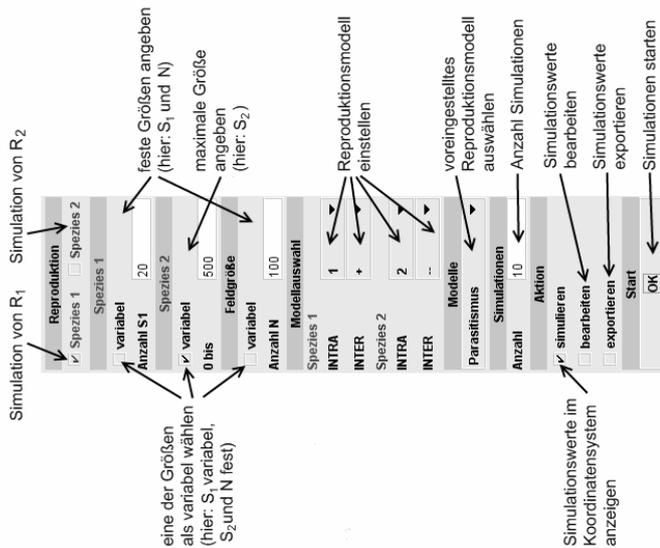
$$Term * Term$$

$$Term / Term$$

$$\exp(Term)$$

$$\ln(Term)$$

$$16 \text{ von } 17$$



Durch Betätigung des Start-Buttons führt das Tool für jeden Wert von S_2 eine Simulation für $R_{N,S_1}(S_2)$ mit den festen Werten für N und S_1 durch und trägt das Ergebnis in das Koordinatensystem ein. Im Hintergrund werden also wie beim Basisstool S_1 Individuen der Spezies 1 und S_2 Individuen der Spezies 2 zufällig auf einem Feld der Größe N verteilt, die Situation auf dem Feld wird bezüglich des gewählten Reproduktionsmodells ausgewertet und die Anzahl der Reproduktionen wird durch einen Punkt im Koordinatensystem eingezeichnet. Wählt man die Simulationsanzahl größer als eins, so werden die aus allen Simulationen gemittelten Werte angezeigt.

hoch(Term, Term).

Beispiel - Plot der Funktion $S_1 \rightarrow R_{1,N,S_1}(S_1) + e^{(0.01*S_1)}$

Zunächst muss man eine Simulation für $R_{1,N,S_1}(S_1)$ durchführen und dann in den Bearbeitungsmodus wechseln. Um nun die Funktion $S_1 \rightarrow R_1(S_1) + e^{(0.01*S_1)}$ zu Plotten, muss man den Term $R1(S1)+exp(0.01*S1)$ in das Berechnungstextfeld eingeben.

Finden von Funktionsvorschriften mit dem Fit-Verfahren

Mit dem Fit-Verfahren kann man anhand des Reproduktionstools eine Funktionsvorschrift für die geplopten Funktionen finden? Für die Suche nach der Funktionsvorschrift von $R_{1,N,S_1}(S_2)$ lautet es:

Fit-Verfahren für $R_{1,N,S_1}(S_2)$

1. Führen Sie eine Simulation für $R_{1,N,S_1}(S_2)$ durch!
2. Wählen Sie einen Ansatz $f(S_2)$ für die Funktionsvorschrift von $R_{1,N,S_1}(S_2)$!
3. Lösen Sie $R_{1,N,S_1}(S_2) = f(S_2)$ nach einer Konstanten $K = g(R_{1,N,S_1}(S_2))$ auf!
4. Setzen Sie die Simulationsergebnisse für $R_{1,N,S_1}(S_2)$ in g ein und plotten Sie den resultierenden Graphen!
5. Wenn der resultierende Graph keine Konstante darstellt, dann wiederholen Sie die Schritte 2 bis 5 für einen anderen Ansatz. Stellt der resultierende Graph jedoch eine Konstante dar, dann war der Ansatz $R_{1,N,S_1}(S_2) = f(S_2)$ korrekt gewählt und $K \approx g(R_{1,N,S_1}(S_2))$.

Das Fit-Verfahren lässt sich in analoger Weise bei der Suche nach $R_{1,N,S_1}(S_1)$, $R_{1,N,S_1}(N)$, $R_{2,N,S_1}(S_2)$, usw. anwenden.

C.2.3 Protokoll

Die Gruppe, die das Thema „Wie modellieren Populationsökologen“ (vgl. Anhang C.2.1) bearbeitete, bestand aus den Schülern Klara (Stufe 12), Denise (Stufe 12), Moritz (Stufe 11), Paul (Stufe 12) und Martin (Stufe 12) einer Lehrerin (Mathe, Physik, Informatik) und einer Referendarin (Mathe, Französisch).¹ Es folgt ein detailliertes Beobachtungsprotokoll ihrer Arbeit.

Montag 29. Juni 2009, 9:00 - 10:30 Uhr

- Einarbeitung mit dem Material und der Software

Auf einem USB-Stick werden der Gruppe das Material und die Software übergeben. Die Gruppenmitglieder entscheiden sich, in den Rechnerraum zu gehen, um sich einzuarbeiten. Im Rechnerraum kopieren sie das Material und die Software auf drei Laptops und drucken das Material aus. In Einzel- und Partnerarbeit arbeiten sie sich in das Konzeptmodell und den Umgang mit der Software ein.

Gegen Ende der Arbeitsphase entscheiden sie, dass nach der Pause im Arbeitsraum der Gruppe weiter gearbeitet werden soll. Dort soll ein Beamer genutzt werden, sodass alle sieben Gruppenteilnehmer gemeinsam arbeiten können. Die Schüler besorgen sich vom Organisationssteam einen Beamer.

Montag 29. Juni 2009, 11:00 - 12:30 Uhr

- Anfertigung eines gemeinsamen Arbeitsplans
- Simulationen mit dem Basis- und dem Langzeittool: Systeme mit **Intra 1 & Inter 0** und **Intra 2 & Inter 0**

Die Schüler strukturieren und planen zunächst die zukünftige Arbeit. Moritz schreibt den in Abbildung C.1 dargestellten Plan an das Whiteboard.

Die Gruppe beginnt damit, Systeme mit nur einer Spezies zu untersuchen. Es werden verschiedene Simulationen für **Intra 1 & Inter 0** und **Intra 2 & Inter 0** durchgeführt. Die Gruppe erkennt, dass die Populationen bei **Intra 1 & Inter 0** aussterben können und bei **Intra 2 & Inter 0** nicht. Im Falle von $r = 1$ bleibt für Intra 2 allerdings nur ein Individuum übrig². Die Teilnehmer kommen zu dem Schluss, dass dieses als Aussterben betrachtet werden kann, da sich aus nur einem Individuum bei $r = 1$ nie wieder eine größere Population

¹Die Namen der Schüler wurden geändert.

²Dieses gilt für $r = 1$ auch bei Intra 1. Diese Punkte wurden von den Schülern allerdings nicht thematisiert.

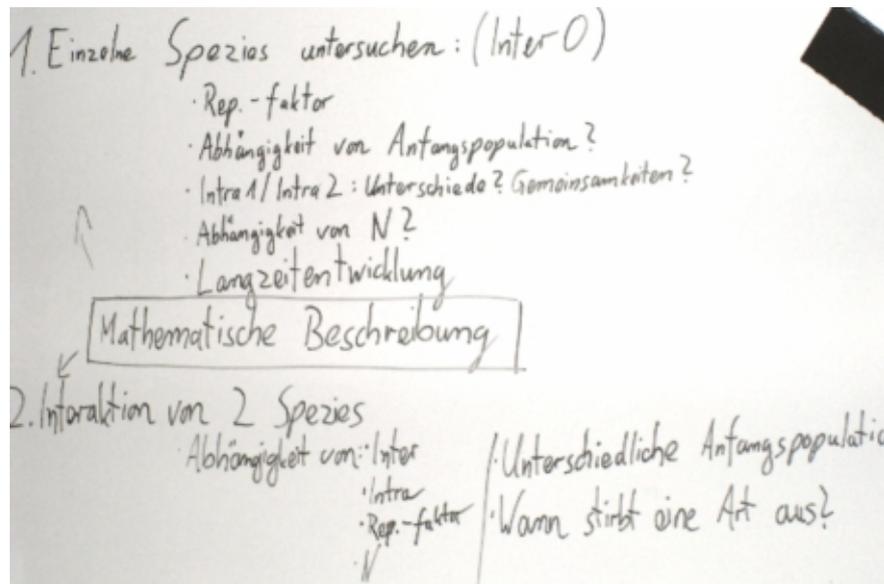


Abbildung C.1: Plan der zukünftigen Arbeit

entwickeln kann.

Die Schüler führen für eine Population mit Interferenzkonkurrenz (Intra 2) mit dem Langzeit-tool Simulationen für die Reproduktionsfaktoren $r = 1, \dots, 8$ durch, wobei sie die Feldgröße N und die Anfangspopulation $s(0)$ konstant wählen und sich die Mittelwerte aus 100 Simulationen anzeigen lassen. Sie halten ihre Ergebnisse in Screenshots fest und erkennen, dass alle Graphen sich bei einem festen Wert, im Folgenden als Gleichgewichtswert bezeichnet, einpendeln. Dieselbe Untersuchung führen sie für Intra 1 durch. Dabei bemerken sie, dass die Populationen auch hier um einen Gleichgewichtswert schwanken, die Schwankungen allerdings stärker sind (vgl. Abbildung C.2.3). Die Simulationen halten die Schüler ebenfalls in Screenshots fest.

Die Teilnehmer beschließen die Gruppe aufzuteilen. Moritz, Denise und Klara wollen die Abhängigkeit des Gleichgewichtswerts vom Reproduktionsfaktor für Intra 2 und Paul und Martin für Intra 1 untersuchen. Sie nutzen das Basistool, um die genauen Simulationswerte einer Populationsentwicklung exportieren zu können. Die Ergebnisse werden auf zwei Laptops in Excel-Tabellen eingetragen und später zu einem Excel-Dokument zusammengefügt. Für Intra 2 bestimmen sie einen ungefähren Gleichgewichtswert anhand der Excel-Tabellen und markieren den ersten Wert, der ungefähr diesem Gleichgewichtswert entspricht. Sie kommen zu dem Schluss, dass mit wachsendem Reproduktionsfaktor der Gleichgewichtswert schneller erreicht wird. Für jede Simulation ermitteln sie den Mittelwert aller Simulationen. Sie argumentieren, dass dieser Mittelwert ungefähr dem Gleichgewichtswert entspricht,

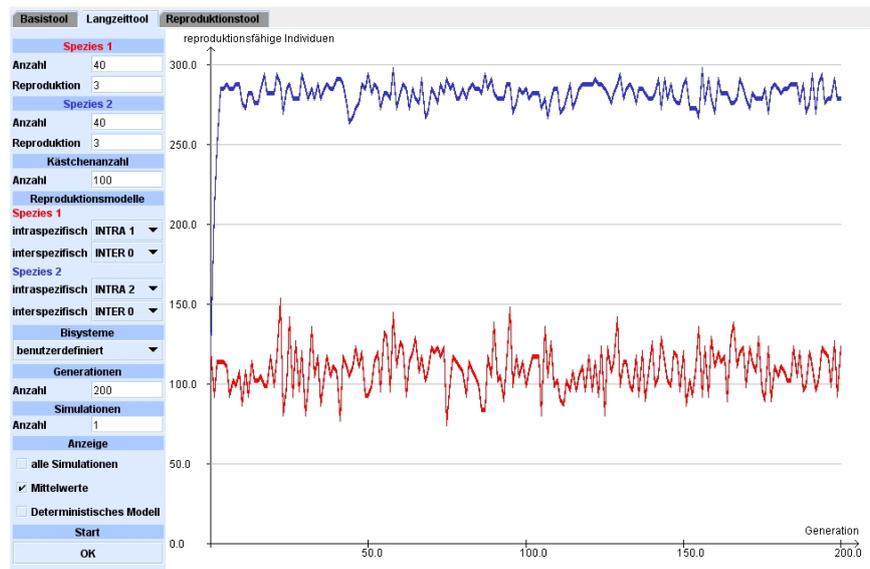


Abbildung C.2: Simulationen mit dem Langzeittool ($N = 100$); unterer Graph: $S_1(t)$ für **Intra 1 & Inter 0**, $S_1(0) = 40$ und $r_1 = 3$; oberer Graph: $S_2(t)$ für **Intra 2 & Inter 0**, $S_2(0) = 40$ und $r_1 = 3$

wenn man über sehr viele Generationen mittelt.

Bei der Untersuchung von Intra 1 fällt auf, dass die Populationen bei hohen Reproduktionsraten manchmal aussterben und manchmal überleben. Die Schüler halten fest, dass die Populationen bei $r = 11$ immer aussterben, bei kleineren Reproduktionsfaktoren allerdings sowohl aussterben als auch überleben können.

Dabei fällt auf, dass es sinnvoll ist, sich bei den Langzeitsimulationen auch einzelne Simulationen und nicht nur die Mittlung von vielen Simulationsdurchläufen anzusehen. Die Schüler erkennen, dass, wenn eine Population bei einer Simulation sowohl aussterben als auch überleben kann, der Mittelwert (zumindest für wenige Generationen) fälschlicherweise vermuten lässt, dass die Population überlebt. Zwischendurch kommt die Frage auf, ob die Populationen unbegrenzt wachsen können. Nach einiger Diskussion einigt man sich darauf, dass dies sowohl für Intra 1 als auch Intra 2 nicht gehen kann, da sich pro Kästchen nur maximal ein Individuum reproduzieren kann. Als Rückschluss auf reale Pflanzenpopulationen, stellt die Gruppe fest, dass Populationen nicht unbegrenzt wachsen können, da die Menge an vorhandenen Nahrungsressourcen beschränkt ist.

Bevor die Gruppe zum Mittagessen geht, halten sie fest, dass sie sich nach der Mittagspause mit der Frage beschäftigen wollen, wann die Populationen im Falle von Intra 1 aussterben.

Montag 29. Juni 2009, 14:30 - 18:30 Uhr

- Simulation: **Intra 1 & Inter 0**
- Mathematische Beschreibung: **Intra 2 & Inter 0**

Um die Abhängigkeit des Aussterbens vom Reproduktionsfaktor im Falle von Intra 1 herzuleiten, führen die Schüler Simulationen mit dem Langzeittool durch. Sie erkennen, dass selbst wenn die Population nur manchmal ausstirbt, bei der Mittelung von vielen Simulationen nicht mehr ein konstanter Grenzwert erreicht wird, sondern eine fallende Gerade angenähert wird (vgl. Abbildung C.3). Da die Gerade unter Umständen nur leicht fällt, lässt sich dies nur erkennen, wenn viele Generationen betrachtet werden. Deshalb simulieren die Schüler 2000 Generationen. Nähern die Ergebnisse der Simulation eine solche fallende Gerade an, dann werden die Schüler das als Kriterium dafür, dass die Populationen auch aussterben können³. Mit diesem Kriterium kommen die Schüler zu dem Ergebnis, dass die Populationen ab $r = 10$ aussterben können. An dieser Stelle entscheiden die Schüler sich, ihre Ergebnisse in einer Word-Datei festzuhalten.

Nebenbei kommt zur Sprache, dass N nicht der Gleichgewichtswert der Populationsentwicklung ist, sondern lediglich eine obere Schranke.

Im nächsten Schritt wollen die Schüler eine Formel für die Populationsentwicklung einer Art mit **Intra 2 & Inter 0** herleiten. Dazu diskutieren sie zunächst die Funktionalität des Reproduktionstools. Sie erkennen, dass die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen im Falle von $N = 100$ nicht mehr als 100 wird. Sie begründen dies damit, dass jedes Kästchen nur maximal ein reproduktionsfähiges Individuum hervorbringt. Im nächsten Schritt möchte die Gruppe einen Ansatz für eine Funktionsvorschrift finden. Dazu führen sie anhand des Reproduktionstools eine Simulation für $R(s)$ durch (Siehe Abbildung C.4). Aufgrund der Simulationen vermuten die Schüler, dass N der Grenzwert der Reproduktionsfunktion sein könnte. Sie diskutieren mögliche Gründe dafür und kommen zu folgendem Schluss: Ab einer ausreichend hohen Anzahl an Individuen, die auf einem Feld verteilt werden, ist jedes Käst-

³Die Schüler haben hier intuitiv und ohne es zu benennen, stochastische Effekte kennen gelernt. Der leicht fallende Graph kommt zustande, da bei einigen Simulationen in irgendeiner Generation alle Kästchen mehrfach belegt sind und die Art im Falle von Intra 1 ausstirbt. Wann dies passiert, hängt vom Zufall ab. Dieses Aussterben zu einem zufälligen Zeitpunkt ist ein stochastischer Effekt, der bei einem deterministischen Modell nicht vorkommen kann, weil dort die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen durch die Anzahl der auf dem Feld verteilten Individuen eindeutig festgelegt ist. Falls eine Population ausstirbt, geschieht dies beim deterministischen Modell zu einem eindeutig bestimmten Zeitpunkt.

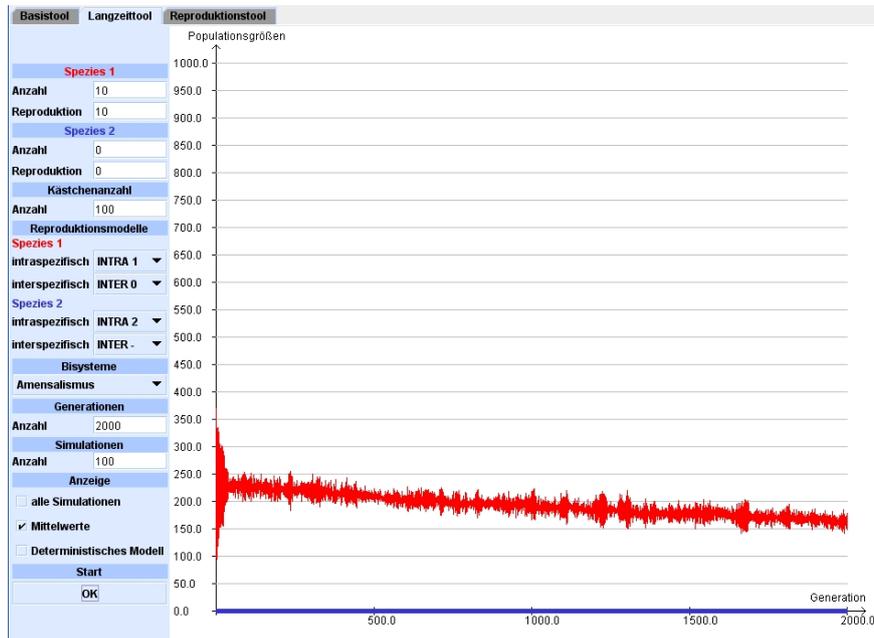


Abbildung C.3: Intra 1, $r=10$, $N=100$, 100 Simulationen, 2000 Generationen

chen durch mindestens ein Individuum belegt. In diesem Fall bringen im Falle von Intra 2 alle Kästchen ein reproduktionsfähiges Individuum hervor. Damit erklärt sich, dass N der Grenzwert von $R(s)$ sein muss.

Die Lehrerin schlägt den Ansatz $s \rightarrow N(1 - e^{-As})$ vor⁴. Anhand des Fit-Verfahrens finden die Schüler die Reproduktionsvorschrift $R(s) = N - N \cdot e^{-\frac{s}{100}}$.⁵

Moritz hat die Idee, dass sich die Populationsgrößen generationenweise errechnen lassen. Im Informatikunterricht hat er rekursives Programmieren gelernt und denkt, dass sich die zugrunde liegende Idee auch hier anwenden lässt. Er schreibt seine Idee an die Tafel (vgl. Abbildung C.5).⁶

⁴An dieser Stelle wird von der Betreuungsperson an der Tafel noch einmal kurz erklärt, wie man das im Material beschriebene Fit-Verfahren nutzen kann, um Funktionsvorschriften in Abhängigkeit von einer Variablen mit dem Reproduktionstool zu finden.

⁵Die hier gefundene Funktionsvorschrift trifft nur für den Fall $N = 100$ zu. Dies bemerken die Schüler erst bei der Herleitung der Reproduktionsfunktion für den Fall **Intra 2 & Inter -** (vgl. Kapitel C.2.3).

⁶An dieser Stelle haben die Schüler das mathematische Konstrukt der Differenzengleichung eigenständig entdeckt. Die Betreuungsperson weist die Schüler darauf hin und teilt ihnen mit, dass man dieses in der Mathematik als Differenzengleichung bezeichnet.

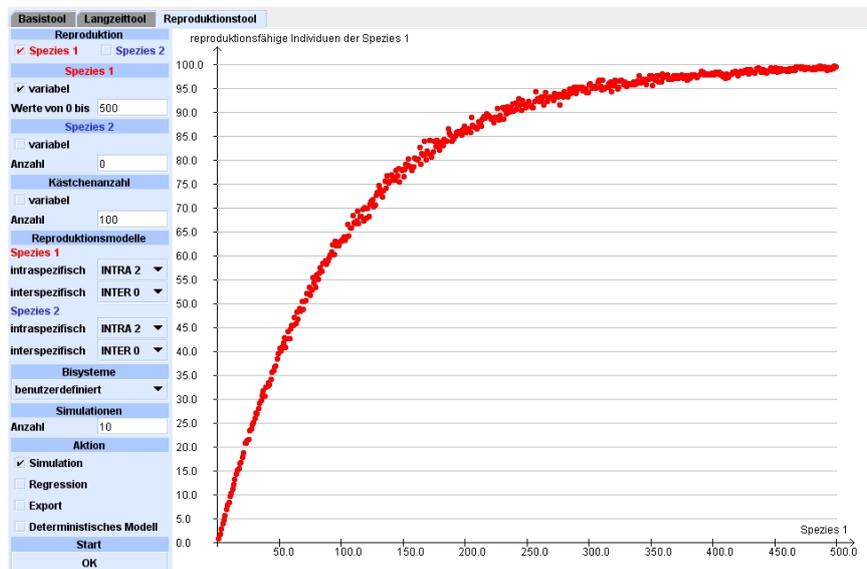


Abbildung C.4: Simulation für $R(s)$, Intra 2, $N=100$, $\max(s)=500$

Die Schüler wollen nun die gefundene mathematische Beschreibung

$$s(t) = \left(N - N \cdot e^{-\frac{s(t-1)}{100}} \right) \cdot r \quad (C.1)$$

mit den Langzeitsimulationen vergleichen. Dazu berechnen sie in einer Excel-Tabelle mit der gefundenen mathematischen Beschreibung konkrete Werte für $s(t)$ und lassen sie sich in einem Koordinatensystem anzeigen. Den resultierenden Graphen vergleichen sie mit Simulationen des Langzeittools und erkennen, dass ihre mathematische Beschreibung den Graphen aus der Simulation gut approximiert (Siehe Abbildung C.2.3). Die erzielten Ergebnisse hält die Gruppe in ihrer Ergebnis-Word-Datei fest.

$$\begin{aligned}
 S_t &= R \cdot r \\
 S_{t-1} &= \left(N - N \cdot e^{-\frac{1}{100} \cdot S_{t-1}} \right) \cdot r \\
 S_t &= R(S_{t-1}) \cdot r \\
 S_{t-1} &= R(S_{t-2}) \cdot r \\
 &\vdots \\
 S_2 &= R(S_1) \cdot r
 \end{aligned}$$

Abbildung C.5: Mathematische Beschreibung **Intra 2 & Inter 0**

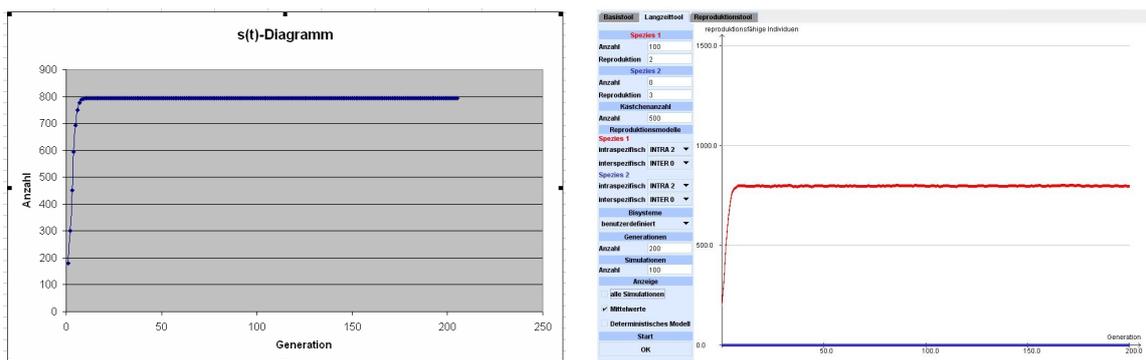


Abbildung C.6: $s(t)$, Intra 2, $N=500$, $r=2$, $s(0)=100$: links Plot nach Formel und rechts Simulation (Mittelwerte aus 100 Simulationen)

Montag 29. Juni 2009, 20:00 - 22:45 Uhr

- Mathematische Beschreibung: **Intra 1 & Inter 0**

Nun haben sich die Schüler zum Ziel gesetzt, eine mathematische Beschreibung für eine einzelne Spezies unter Intra 1 zu finden. Erste Plots (vgl. Abbildung C.7) mit dem Reproduktionstool lassen vermuten, dass $R(s)$ eine Gerade ist. Dann fällt den Schülern aber auf, dass sie ein sehr großes Feld N und nur einen niedrigen Maximalwert $\max(s)$ für s gewählt haben. Weitere Plots für $N = \max(s)$ zeigen, dass der Graph nur für kleine Werte von s

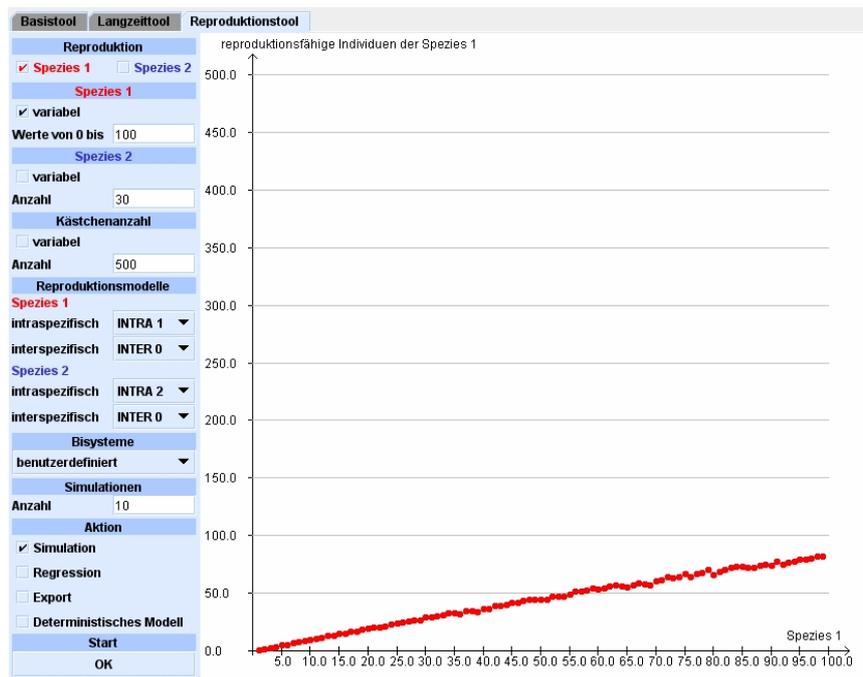
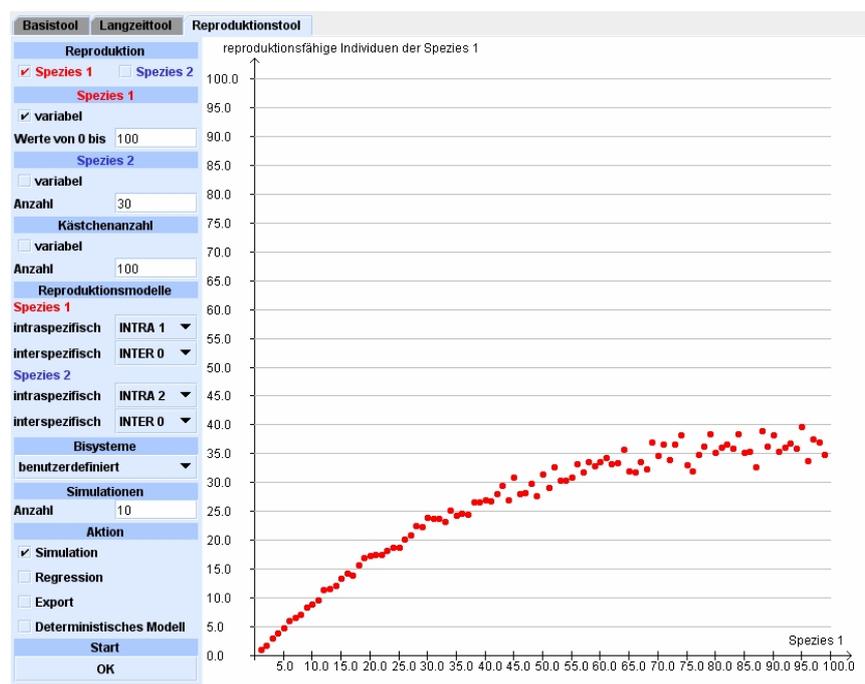


Abbildung C.7: Simulation für $R(s)$, Intra 1, $N=500$, $\max(s)=100$

eine Gerade zu beschreiben scheint. Die neuen Plots werfen eine Diskussion über die Eignung der Wurzelfunktion zur Beschreibung auf (vgl. Abbildung C.8). Die Schüler entdecken allerdings, dass die Anzahl der reproduktionsfähigen Individuen $R(s)$ die Kästchenanzahl N nicht überschreiten kann, da es pro Kästchen nur maximal ein reproduktionsfähiges Individuum geben kann. Da die Wurzelfunktion unbeschränkt ist, schließen sie diese als passende Beschreibung aus. Auf einen Tip der Betreuungsperson hin, erkennen die Schüler, dass sie, um den vollständigen Verlauf der Reproduktionskurve erfassen zu können, das Feld mit Individuen „überfluten“, also im Verhältnis zur Feldgröße N einen hohen Maximalwert $\max(s)$ für die Anzahl der Individuen auf dem Feld wählen müssen.

Entsprechende Simulationen für $R(s)$ (vgl. Abbildung C.9) werfen die Frage auf, warum

Abbildung C.8: Simulation für $R(s)$, Intra 1, $N=\max(s)=100$

die Population ausstirbt, wenn das Feld mit Individuen überflutet wird. Die Schüler überlegen sich, dass pro Kästchen nur ausreichende Ressourcen für die Reproduktion genau eines Individuums vorhanden sind. Im Falle von Intra 1 bedeutet das, dass nur ein einfach besetztes Kästchen reproduktionsfähige Individuen hervorbringen kann und somit ein ausreichend stark bevölkertes Feld zum Aussterben der Population führt. Moritz kommt auf mysteriöse Weise auf die Idee, dass das Maximum der Funktion bei $\frac{N}{e}$ liegen könnte⁷. Das Nachrechnen anhand einiger Simulationenwerte stützt die Vermutung. Die Schüler halten $M = (N, \frac{e}{N})$ als Maximum fest.

Denise stößt im Schülerduden Mathematik auf einen Graphen, dessen Funktionsvorschrift passen könnte: $x \rightarrow x \cdot e^{-x}$. Für die Funktionsvorschrift der Reproduktionsfunktion wird folgender Ansatz aufgestellt $R(s) = \frac{s}{e^{\frac{s}{N}}}$. Durch Umformen nach N erhalten die Schüler $N = \frac{s}{\ln(\frac{s}{R(s)})}$. An dieser Stelle muss die Betreuungsperson darauf hinweisen, dass man das Reproduktionstool auch zur Simulation von N in Abhängigkeit von s nutzen kann. Mit diesem Tip, kommen die Schüler selbst darauf, dass sie die Simulationenwerte für $R(s)$ in $N(s) = \frac{s}{\ln(\frac{s}{R(s)})}$ für unterschiedliche Werte von N einsetzen müssen. Auf diese Weise bestätigt sich der Ansatz (vgl. Abbildung C.10).

⁷Er berichtet von einem Rätsel, dass mit Paketen und Geschenken zu tun hat, bei dem die Lösung das $\frac{N}{e}$ -te Paket ist.

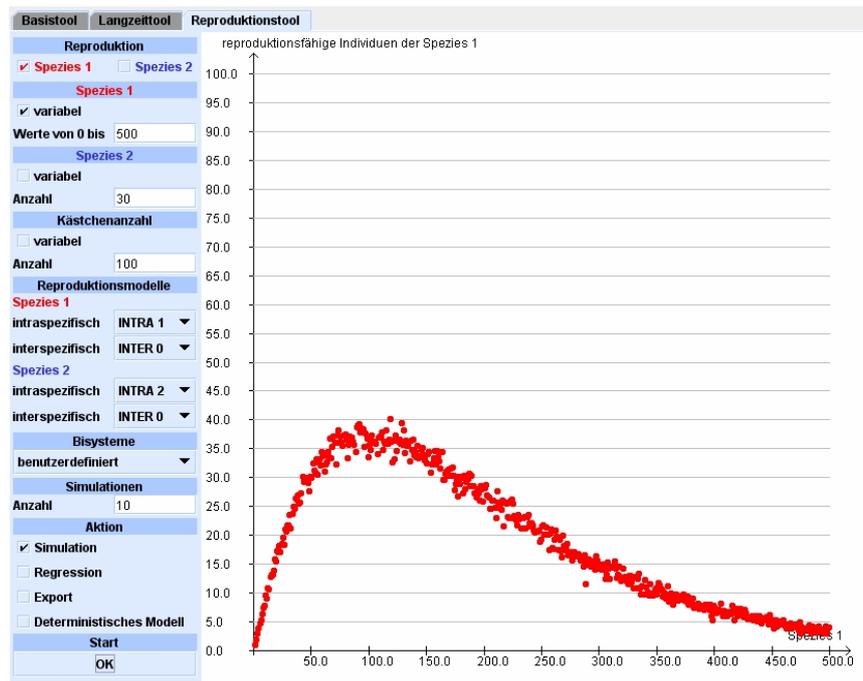


Abbildung C.9: Simulation für $R(s)$, Intra 1, $N=100$, $\max(s)=500$

Damit erhalten die Schüler die mathematische Beschreibung

$$s(t) = r \cdot \frac{s(t-1)}{e^{\frac{s(t-1)}{N}}} \quad (C.2)$$

Wieder sie die gefundene mathematische Beschreibung mit den Langzeitsimulationen vergleichen. Dazu berechnen sie in einer Excel-Tabelle mit der gefundenen mathematischen Beschreibung konkrete Werte für $s(t)$ und lassen sie sich in einem Koordinatensystem anzeigen. Den resultierenden Graphen vergleichen sie mit Simulationen des Langzeittools und erkennen, dass im Falle der mathematischen Beschreibung die Populationen nicht aussterben, wenn sie es in der Simulation allerdings tun. Nach einiger Diskussion kommen sie zu dem Schluss, dass es daran liegen könnte, dass die Formel mit reellen Zahlen rechnet, in einzelnen Simulationen allerdings ausschließlich natürliche Zahlen verwendet werden.⁸ Sie versuchen die Formel der Simulation besser anzupassen, indem sie in der Formel nur mit ganzen Zahlen rechnen und runden die Ergebnisse für $R(s)$ stets ab. Mit der neuen Excel-Tabelle werden Graphen dargestellt, die die Simulationenwerte in den Augen der Schüler zufriedenstellend beschreiben (vgl. Abbildung C.11).

⁸Hier irren die Schüler sich. Der tatsächliche Grund ist, dass bei den Simulationen stochastische Effekte auftreten, die zum Aussterben führen.

C.2 Modellierungswoche

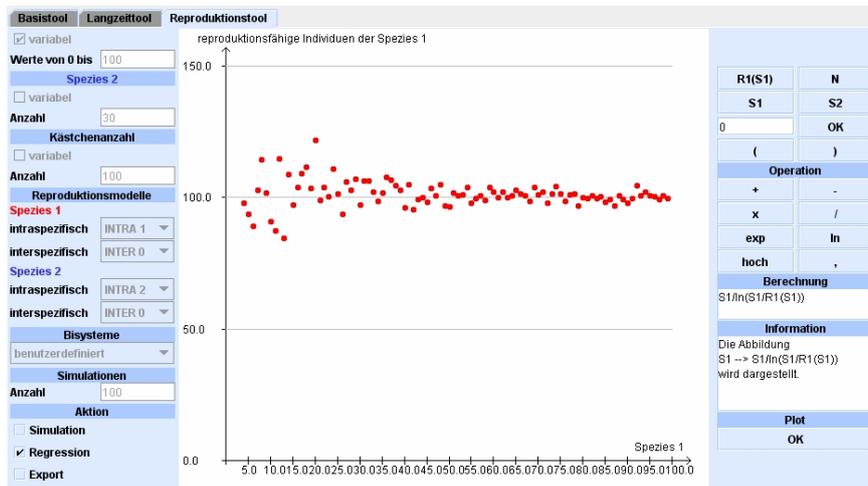


Abbildung C.10: Simulation von $N(s)$, Intra 1, $N=100$, $\max(s)=500$

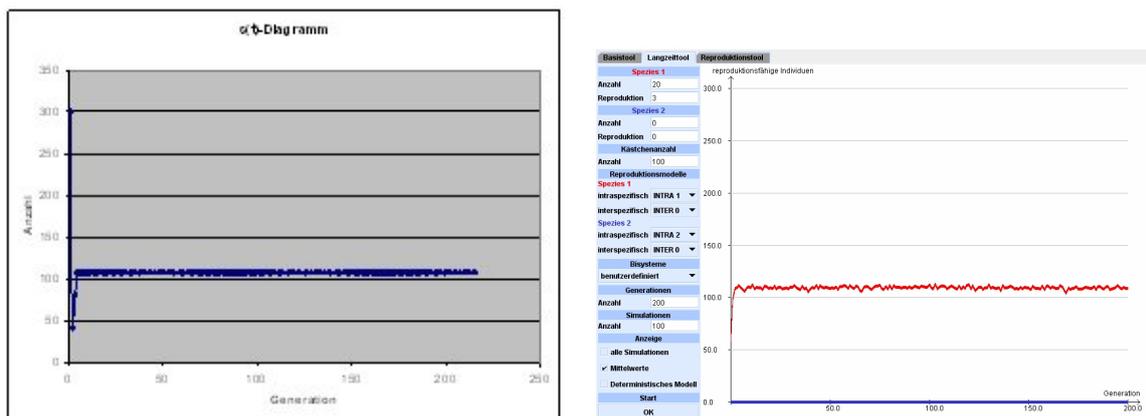


Abbildung C.11: $s(t)$, Intra 1, $N=100$, $r=3$, $s(0)=20$: links Plot nach Formel und rechts Simulation (Mittelwerte aus 100 Simulationen)

Dienstag 30. Juni 2009, 9:00 - 12:00 Uhr

- Festhalten der bisherigen Ergebnisse im Bericht

Die erzielten Ergebnisse für Intra 1 werden festgehalten. Da viele Formeln verwendet werden, wollen die Schüler ihre bisher in einem Word-Dokument festgehaltenen Ergebnisse mit Hilfe von Latex (Endversion des Ergebnisberichts) festhalten. Keiner der Schüler ist zu diesem Zeitpunkt mit Latex vertraut. Sie lernen den Umgang im Folgenden nebenher.

Dienstag 30. Juni 2009, 20:00 - 22:30 Uhr

- Mathematische Beschreibung: **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -**

Nun will die Gruppe Systeme zweier Arten betrachten. Nach einiger Diskussion kommen sie zu dem Schluss, dass für zwei Pflanzenarten eine Konkurrenzbeziehung Sinn macht. Zunächst sollen zwei konkurrierende Arten bei denen in beiden Fällen exploitative Konkurrenz innerhalb der Art herrscht (**Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -**) betrachtet werden. Es werden einige Simulationen mit dem Langzeittool bei gleichem Reproduktionsfaktor durchgeführt. In den Simulationen stirbt immer eine Population aus und eine überlebt. Dabei scheint es vom Zufall abzuhängen, welche Art überlebt und welche ausstirbt. Die Schüler entdecken, dass der Verlauf des Graphen für die überlebende Art, sobald die andere ausgestorben ist, ähnlich wie der einer einzelnen Art im Falle von Intra 1 ist (vgl. Abbildung C.12).

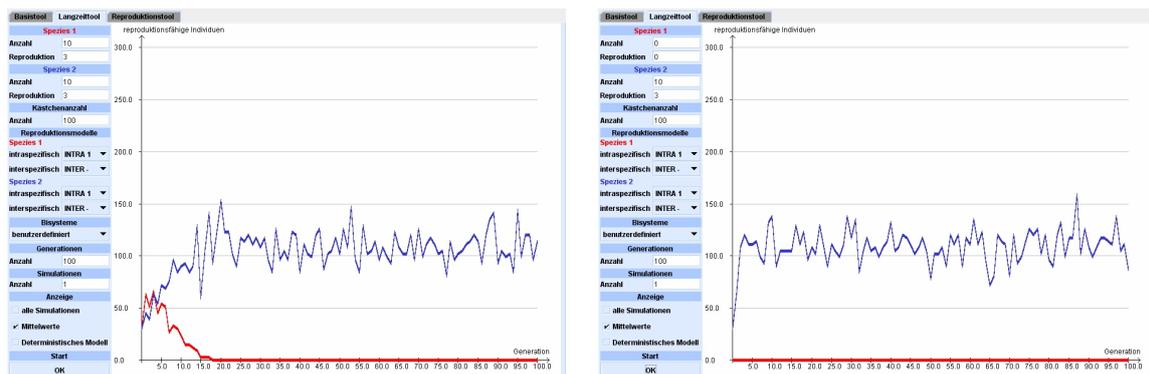


Abbildung C.12: links: $S_1(t)$ mit **Intra 1 & Inter -** und $S_2(t)$ mit **Intra 1 & Inter -**; rechts: $S_1(t) = 0$ und $S_2(t)$ mit **Intra 1 & Inter 0**

Weitere Simulationen (z.B. mit unterschiedlichen Reproduktionsfaktoren) stellt die Gruppe zurück, um nun direkt eine mathematische Beschreibung zu finden. Die Schüler führen mit

dem Reproduktionstool Simulationen für $R_1(S_1)$, also für die Reproduktionsfunktion der Spezies 1 in Abhängigkeit von sich selbst durch (vgl. Abbildung C.13).

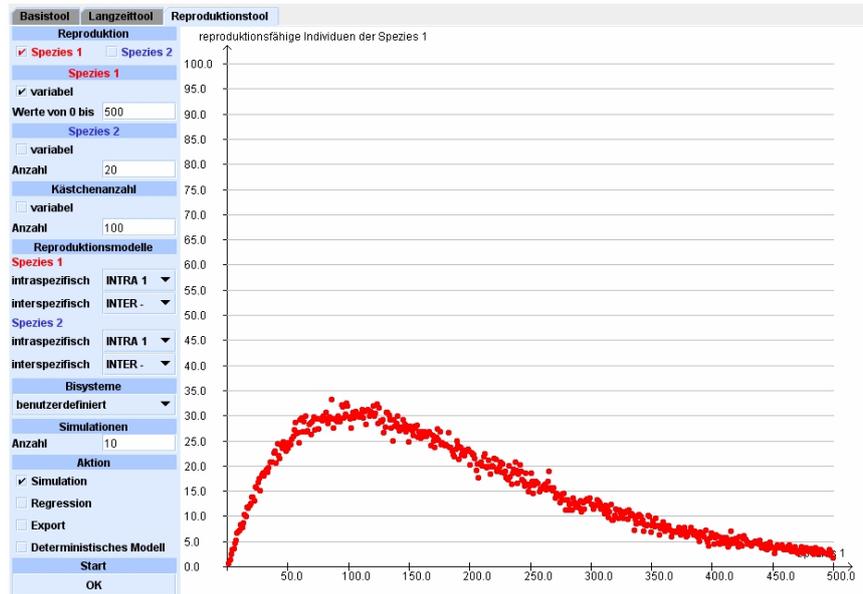
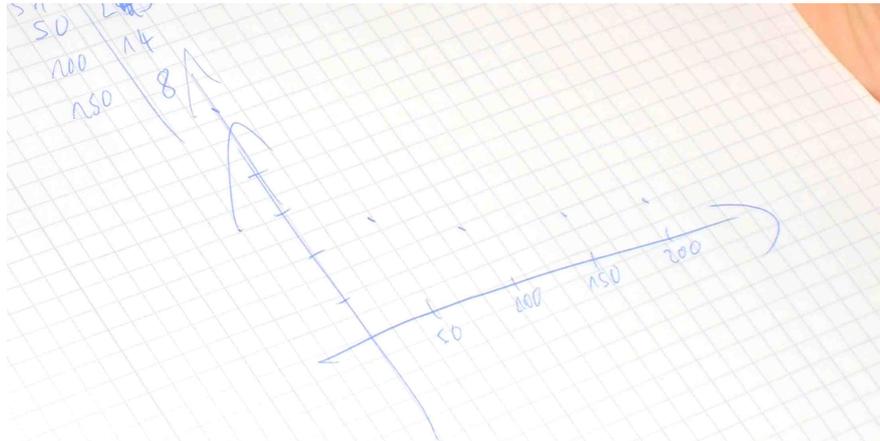


Abbildung C.13: Simulation für $R_1(S_1)$, System mit **Intra 1 & Inter - / Intra 1 & Inter -**, $S_2 = 20$

Durch Variation der Individuenanzahl der konkurrierenden Art S_1 erkennen sie, dass das Maximum der Reproduktionskurve von der Anzahl der Konkurrenten abhängt. Das Maximum des Graphen geht gegen 0, wenn die Anzahl der Konkurrenten zu hoch wird. Das bedeutet, dass es keine Reproduktion mehr gibt und die Art ausstirbt. Wenn keine Konkurrenten vorhanden sind, dann entspricht die Reproduktionsfunktion der einer einzelnen Art, deren Individuen in Form von exploitativer Konkurrenz miteinander interagieren (**Intra 1 & Inter 0**).

Die Gruppe will nun eine Funktionsvorschrift für das Maximum M von $R_1(S_1)$ in Abhängigkeit von S_2 , also $M(S_2)$, finden. Dazu werden Simulationen von $R_1(S_1)$ für unterschiedliche Werte von S_2 durchgeführt und die Wertepaare $(S_2, M(S_2))$ in einem Koordinatensystem (vgl. Abbildung C.14) abgetragen. Die Schüler versuchen ohne Erfolg mithilfe des Taschenrechners und mit Excel eine passende Funktionsvorschrift für $M(S_2)$ zu finden. Sie verwerfen einen quadratischen Ansatz und $S_2 \rightarrow A + \frac{B}{S_2}$.

Abbildung C.14: Messwerte für $M(S_2)$

Die Schüler entscheiden sich, das Fit-Verfahren zu verwenden⁹ und erarbeiten den Ansatz $R_1(S_1) = A \cdot \frac{S_1}{e^B}$. Die Frage, wie man nun die Konstanten bestimmen kann wird aufgeworfen. Teilen der Simulationsergebnisse von $R_1(S_1)$ durch S_1 ergibt Simulationsergebnisse für $\frac{A}{e^B}$. An dieser Stelle mussten die Schüler etwas unterstützt werden. Die Betreuungsperson fordert die Schüler auf, den Schnittpunkt mit der Y-Achse in ihre Überlegungen einzubeziehen. Für den Fall $S_1 = 0$ kann ein konkreter Wert A' für die Konstante A abgelesen werden. Die Schüler formen $R_1(S_1) = A' \cdot \frac{S_1}{e^B}$ nach B um und erhalten $B = \frac{S_1}{\ln(A' \cdot \frac{S_1}{R_1(S_1)})}$. Durch Einsetzen der Simulationsergebnisse von $R_1(S_1)$ mit Hilfe des Reproduktionstools erhalten sie einen konkreten Wert B' für die Konstante B . Damit haben sie verifiziert, dass der gewählte Ansatz den Graph der Simulation gut beschreibt. Anhand von mehreren Durchläufen dieses Verfahrens für unterschiedliche Werte von N kommen sie zu dem Schluss, dass $B = N$ ist. Um nun für A die Abhängigkeit von S_2 und N zu ermitteln, lösen die Schüler $R_1(S_1) = A \cdot \frac{S_1}{e^N}$ nach A auf und erhalten $A = R_1(S_1) \cdot \frac{e^N}{S_1}$ ¹⁰. Zunächst simulieren die Schüler $A(N)$ mit dem Bearbeitungsmodus des Reproduktionstools. Für den resultierenden Graphen finden sie keinen Ansatz. Anschließend simulieren sie $A(S_2)$ (vgl. Abbildung C.15). Sie stellen den Ansatz $A(S_2) = \frac{1}{e^C \cdot S_2}$ auf. Mit Hilfe des Reproduktionstools und dem üblichen Verfahren erhalten sie $C = \frac{1}{N}$. Also gilt: $A(S_2, N) = \frac{1}{e^{\frac{1}{N}} \cdot S_2}$

⁹Hier hat die Betreuungsperson den Tip gegeben, Konstanten, die Einfluss auf R_1 haben, nicht durch konkrete Zahlen sondern zunächst durch Unbekannte in den Ansatz mit aufzunehmen.

¹⁰Hier wurde der folgende Tip gegeben: Simulation von R_1 in Abhängigkeit von S_2 oder N und Einsetzen in $A = R_1 \cdot \frac{e^N}{S_1}$ ergibt eine Simulation für $A(S_2)$ bzw. $A(N)$.

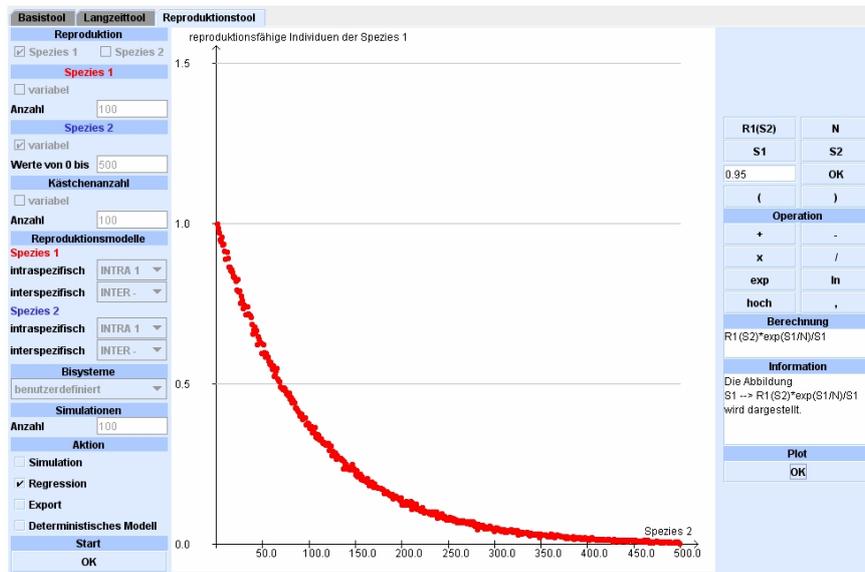


Abbildung C.15: Simulation von $A(S_2)$

Damit erhalten sie die Reproduktionsvorschrift $R_1(S_1, S_2, N) = \frac{S_1}{e^{\frac{S_1+S_2}{N}}}$ und die mathematische Beschreibung

$$S_1(t) = \frac{S_1(t-1)}{e^{\frac{S_1(t-1)+S_2(t-1)}{N}}} \cdot r_1. \quad (C.3)$$

Bei der Suche nach einer Funktionsvorschrift für $A(N, S_2)$ kommen die Schüler auf die Idee, dass $A = \frac{1}{e}$ für $S_2 = N$ sein könnte. Einsetzen von $S_2 = N$ in $A(S_2, N)$ ergibt $A(N, N) = \frac{1}{e}$.

Nun fragen die Schüler sich, wie die Reproduktionsfunktion für die zweite Spezies aussehen könnte. Sie kommen zu dem Ergebnis, dass lediglich S_1 und S_2 vertauscht werden müssen, da die beiden Spezies denselben Reproduktionsbedingungen unterliegen. Damit erhalten sie

$R_2(S_2, S_1, N) = \frac{S_2}{e^{\frac{S_1+S_2}{N}}}$ und die mathematische Beschreibung

$$S_2(t) = \frac{S_2(t-1)}{e^{\frac{S_1(t-1)+S_2(t-1)}{N}}} \cdot r_2. \quad (C.4)$$

Die Schüler hatten im Vorfeld schon festgestellt, dass sich eine Art, wenn die andere ausstirbt, wie eine einzelne Art unter Intra 1 entwickelt. Sie erkennen, dass sich diese Vermutung bestätigt, wenn man $S_2(t) = 0$ in die gefundene Formel für $S_1(t)$ einsetzt: $S_1(t) = \frac{S_1(t-1)}{e^{\frac{S_1(t-1)}{N}}} \cdot r_1$.

Die Schüler stellen fest, dass die Mittelwerte und somit auch die mathematische Beschreibung im Falle von $r_1 = r_2$ die Simulationen nicht gut widerspiegeln können, da in den Simulationen zu gleichen Teilen die eine oder die andere Art ausstirbt, die Mittelwerte für viele Simulationen und die mathematische Beschreibung aber Überleben für beide Arten prognostizieren. Weiter diskutieren sie dieses Phänomen nicht.

Die Schüler planen, mit welchen Aufgaben sie sich am nächsten Morgen befassen wollen: Festhalten der Ergebnisse, Plots zur gefundenen mathematischen Beschreibung im Falle von **Intra 1 & Inter** - mit Excel, Untersuchung weiterer Systeme.

Mittwoch 01.Juli 2009, 9:00 - 12:30 Uhr

- Festhalten der bisherigen Ergebnisse im Bericht

Zunächst fassen die Schüler die Ergebnisse des gestrigen Tages mündlich zusammen. Dann entscheiden sie sich, die Ergebnisse im Bericht festzuhalten. Dazu wollen sie die gefundene mathematische Beschreibung mit den Langzeitsimulationen vergleichen. Sie berechnen in einer Excel-Tabelle mit der gefundenen mathematischen Beschreibung konkrete Werte für $S_1(t)$ und $S_2(t)$ und lassen sie sich in einem Koordinatensystem anzeigen. Die resultierenden Graphen vergleichen sie mit Simulationen des Langzeittools¹¹ (Vgl. Abbildung C.16).

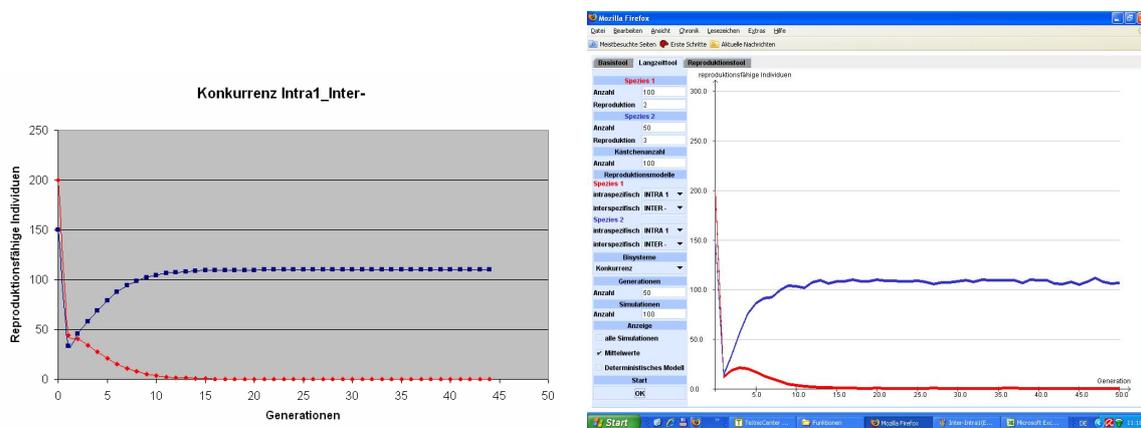


Abbildung C.16: links: Plot nach Formel für $S_1(t)$ und $S_2(t)$ mit jeweils **Intra 1 & Inter** - (Mittelwerte aus 100 Simulationen)

¹¹ Allerdings für Mittelwerte aus vielen Simulationen

Mittwoch 01.Juli 2009, 15:00 - 18:30 Uhr

- Mathematische Beschreibung: **Intra 2 & Inter - / Intra 2 & Inter -**
- Mathematische Beschreibung: **Intra 1 & Inter - / Intra 2 & Inter -**

Als nächsten Schritt wollen die Schüler eine mathematische Beschreibung für zwei konkurrierende Arten mit intraspezifischer Interferenzkonkurrenz finden. Beide Arten haben also die Reproduktionsbedingungen **Intra 2 & Inter -**.

Es werden Simulationen für $R_1(S_1)$ durchgeführt. Die Schüler wählen den Ansatz $R_1(S_1) = A(1 - e^{-B \cdot S_1})$. Anhand des Grenzwertes der Funktion können sie einen konkreten Wert A' für A ablesen. Durch Auflösen von $R_1(S_1) = A'(1 - e^{-B \cdot S_1})$ nach B und Einsetzen der Simulationenwerte von $R_1(S_1)$ anhand des Reproduktionstools erhalten sie einen konkreten Wert B' für die Konstante B . Mehrmaliges Wiederholen dieser Vorgehensweise für unterschiedliche Werte von N lässt darauf schließen, dass $B = \frac{1}{N}$ ist.

Damit ist $S_1 \rightarrow A(1 - e^{-\frac{S_1}{N}})$ eine passende Funktionsvorschrift für $R(S_1)$. Um die Konstante A in Abhängigkeit von S_2 und N zu bestimmen, lösen die Schüler $R_1(S_1)$ nach A auf und simulieren A mit dem Reproduktionstool in Abhängigkeit von S_2 (vgl. Abbildung C.17).

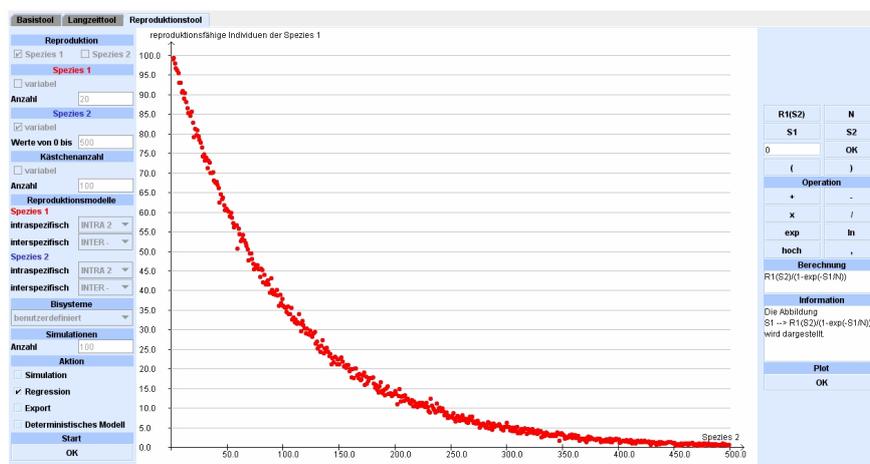


Abbildung C.17: Simulation von $R_1(S_1)$

Die Schüler wählen den Ansatz $A(S_2) = \frac{C}{e^{S_2 \cdot D}}$. Anhand von konkreten Werten für C und D weisen sie mit dem Fit-Verfahren die Eignung des Ansatzes zur Beschreibung von $A(S_2)$ nach. Es gilt $A(S_2 = 0) = C$. Durch mehrer Simulationen von $A(S_2)$ kommen die Schüler zu dem Schluss, dass $C = N$ sein muss. Damit erhalten sie $A(S_2) = \frac{N}{e^{S_2 \cdot D}}$. Sie simulieren wie gewohnt D in Abhängigkeit von N und erhalten $D = \frac{1}{N}$. Damit gilt $A(S_2, N) = \frac{N}{e^{\frac{S_2}{N}}}$.

$$R_1(S_1, S_2, N) = \frac{N(1 - e^{-\frac{S_1}{N}})}{e^{\frac{S_2}{N}}} \text{ und}$$

$$S_1(t) = \frac{N(1 - e^{-\frac{S_1(t-1)}{N}})}{e^{\frac{S_2(t-1)}{N}}} \cdot r_1, \tag{C.5}$$

$$S_2(t) = \frac{N(1 - e^{-\frac{S_2(t-1)}{N}})}{e^{\frac{S_1(t-1)}{N}}} \cdot r_2. \tag{C.6}$$

Die Schüler bemerken, dass sie evtl. in der Reproduktionsfunktion $R_1(S_1) = N - N \cdot e^{-\frac{S_1}{100}}$ zu **Intra 1 & Inter 0** einen Fehler haben (vgl. Kapitel C.2.3). In der Simulation die sie genutzt haben, um $R_1(S_1)$ herzuleiten, war $N = 100$. Nun vermuten sie, dass N statt 100 in der Reproduktionsfunktion stehen muss. Klara macht sich an die Arbeit, diese Vermutung zu überprüfen.

Parallel dazu möchte die Gruppe ihre Ergebnisse zu dem System mit **Intra 2 & Inter - / Intra 2 & Inter -** dokumentieren und mit Material belegen. Paul und Martin schreiben die Ergebnisse im Latex-Dokument nieder. Moritz und Denise erstellen Graphen zu den mathematischen Beschreibungen in einem Excel-Dokument. Wieder werden Vergleiche zwischen Simulation und Graphen der mathematischen Beschreibung durchgeführt (vgl. Abbildung C.18).

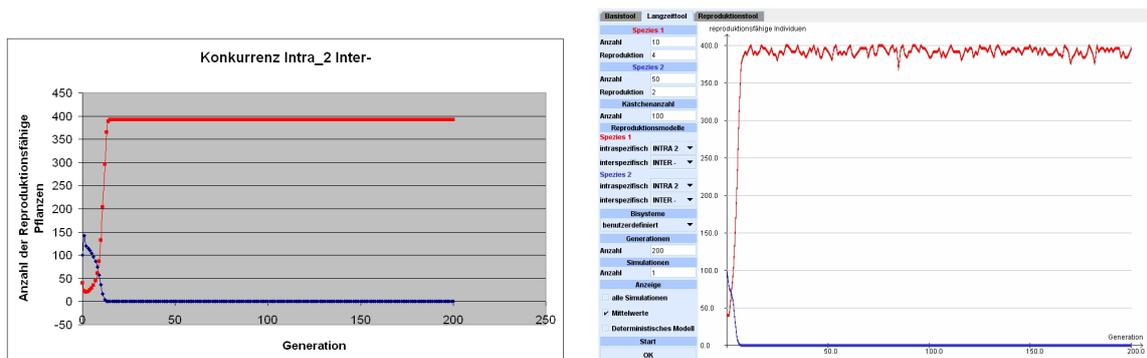


Abbildung C.18: links: Plot nach Formel für $S_1(t)$ und $S_2(t)$ mit jeweils **Intra 2 & Inter -**; rechts: Simulation von $S_1(t)$ und $S_2(t)$ mit jeweils **Intra 2 & Inter -** (eine Simulation)

Im Anschluss will die Gruppe eine mathematische Beschreibung für zwei konkurrierende Arten herleiten, wobei eine Art intraspezifisch der Interferenzkonkurrenz unterliegt und die andere Art intraspezifisch Ausbeutungskonkurrenz betreibt. Die Reproduktionsbedingung

C.2 Modellierungswoche

der Art 1 sei also **Intra 2 & Inter -** und der Art 2 **Intra 1 & Inter -**. Die Schüler erkennen direkt, dass sie die bereits erzielten Formeln für die Fälle **Intra 2 & Inter -** und **Intra 1 & Inter -** verwenden können. Sie entschließen sich, dies anhand eines Vergleichs von Simulationen und Graphen der entsprechenden mathematischen Beschreibungen zu untersuchen (vgl. Abb C.19).

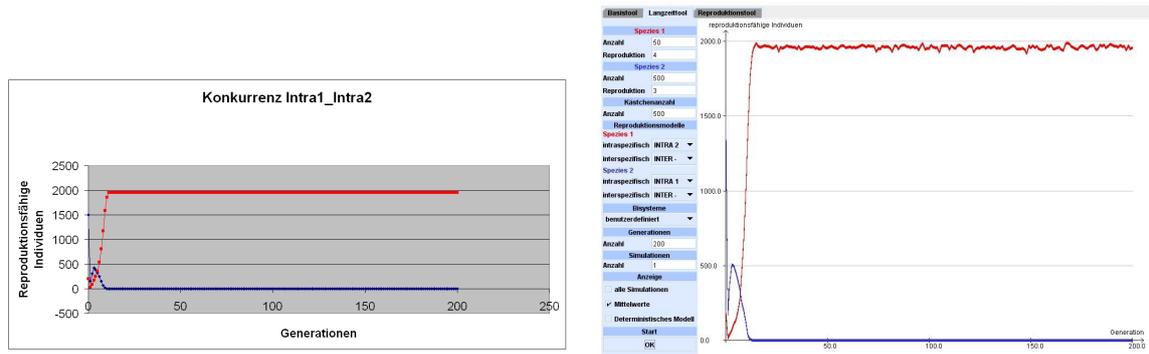


Abbildung C.19: Spezies 1 mit **Intra 2 & Inter -** und Spezies 2 mit **Intra 1 & Inter -**; links: Plot nach Formel für $S_1(t)$ und $S_2(t)$; rechts: Simulation für $S_1(t)$ und $S_2(t)$ (eine Simulation)

Mittwoch 01.Juli 2009, 20:00 - 22:30 Uhr

- Pascal Programm: **Intra 1 & Inter 0**
- Mathematische Beschreibung: **Intra 1 & Inter +** bzw. **Intra 2 & Inter +**

Moritz möchte gerne ein rekursives Pascal-Programm schreiben, das auf Basis der gefundenen mathematischen Beschreibungen zu einer zuvor spezifizierten Art die Größe der Population in einer bestimmten Generation angibt. Er realisiert dieses Programm für Systeme einer Art mit exploitativer Konkurrenz und Interferenzkonkurrenz.

Die Schüler wollen gerne noch die mathematischen Beschreibungen für die Fälle **Intra 1 & Inter +** und **Intra 2 & Inter +** finden. Sie überlegen sich zunächst eine mögliche biologische Anwendung von **Inter +** bei Interaktionen zwischen Pflanzenarten. Sie kommen auf die Idee, dass eine Pflanzenart Schädlinge einer anderen Pflanzenart fernhalten kann. Auf die übliche Art und Weise leiten sie die mathematischen Beschreibungen her und vergleichen sie mit Langzeitsimulationen.

Donnerstag 02. Juli 2009, 9:00 - 12:30 Uhr, 14:00 Uhr - spät in die Nacht

- Bericht
- Vorbereitung Präsentation

Der Donnerstag wird bis spät in die Nacht genutzt, den Bericht und die Präsentation fertig zu stellen. Gegen Abend hält die Gruppe einen Probevortrag vor den Organisatoren. Die Gruppe ist mit dem Probevortrag nicht zufrieden und nutzt den restlichen Abend, um weiter zu üben.

Freitag 03. Juli 2009, 9:00 - 12:30 Uhr

- Präsentation

Im Abschlussplenum wird der ausgearbeitete Vortrag gehalten. Die Gruppe ist mit ihrer Leistung zufrieden.

C.2.4 Evaluation

Zusammenstellung von fünf anonymen Rückmeldungen bezüglich der im Folgenden aufgeführten Fragen:

Hat dir die Arbeit während der Modellierungswoche Spaß gemacht?

- Ja, es war sehr toll.
- Ja, die Arbeit hat mir auf jeden Fall viel Spaß gemacht. Wir waren aber auch eine sehr nette Gruppe, in der alle gut zusammengearbeitet haben.
- Ja, sehr!
- Ja, sehr sogar. Es herrschte eine gute Atmosphäre und so hat das Arbeiten auch Spaß gemacht.
- Ich hatte sehr viel Spaß bei der Arbeit in der Gruppe, vor allem durch die sehr produktive Atmosphäre und den guten Kontakt zwischen Schülern und Lehrern.

Was hat dir besonders an der Arbeit gefallen? Was hat dir weniger gefallen?

- Ich war fasziniert darüber, wie man die Natur mit der Mathematik verbinden kann. Das hätte ich mir sonst nie so richtig vorstellen können. Aber die Vorbereitung auf die Präsentation war sehr stressig.

- sich mit der Anwendung von Mathematik beschäftigen können / Einblick in ein aktuelles Forschungsgebiet bekommen / knobeln, um die richtigen Formeln herauszufinden / die gute Arbeit in der Gruppe
- Sehr gut hat mir das Suchen der Formeln für die Graphen gefallen; weniger das Schreiben des Protokolls und die Vorbereitung auf die Präsentation.
- Die Arbeit als Team war toll, es hätte nur öfters mal kurze Pausen (ca. 10 min.) geben sollen, um zwischendurch mal durchzuschlafen.
- Positiv fand ich vor allem das freie Arbeitsumfeld, also die Möglichkeit für die Schüler, die exakte Umsetzung der Fragestellung (z.B. bei dem Herangehen und Lösen des Problems, der Verarbeitung der Ergebnisse mit Hilfe von Latex, der Schwerpunktsetzung etc.) selbstständig zu bestimmen. Problematisch dabei ist allerdings, dass sich (hauptsächlich anfangs) eine Art „Gruppenhierarchie“ herausbildete, bei der manche dem Tempo nicht vollkommen folgen konnten. Dies wurde jedoch von Christina gut gelöst, weil für Angleichung des Kenntnisstandes gesorgt wurde. Außerdem konnte durch die Nachbereitung am Donnerstag von allen ein umfassendes Verständnis für die Thematik entwickelt werden. / Ein weiterer Punkt, der mir zwar sehr viel Spaß machte, der aber an sich mathematisch nicht sehr „sauber“ war, ist das Herausfinden der Formeln durch „Probieren“ und das teilweise wenig stringente Vorgehen. Dies führte zu großen Schwierigkeiten in der Nachbereitung (Also Zusammenfassung des Lösungsweges in Latex). Hier müssten vielleicht von Anfang an deutlichere Impulse an die Gruppe gegeben werden, dass jemand die Herangehensweise direkt festhält oder dass Zwischenergebnisse gezogen werden. Dies scheiterte bei uns oft an der dynamischen Arbeitsweise (d.h. wenn es einmal läuft, konnten wir nicht mehr aufhören, bis wir am Ziel waren).

Was hätte die Aufgabenstellerin (Christina) besser machen können (bzgl. Material, mehr oder weniger Unterstützung, etc.)?

- Aus meiner Sicht war es alles gut vorbereitet und durchdacht.
- Die Unterstützung fand ich auf jeden Fall sinnvoll, zumal Christina nur dann half, wenn wir selbst nicht mehr weiter kamen. Ein Nachteil ist, dass wir sofort mit der Software gearbeitet haben. Dadurch mussten wir das biologische Problem überhaupt nicht mehr betrachten. Es wäre vielleicht besser gewesen, wenn wir die verschiedenen Fälle (z.B. nur eine Pflanze kommt vor, wir koppeln zwei Pflanzen usw.) selbst hergeleitet hätten.
- Vielleicht hätte sie uns anfangs ein bisschen weniger unterstützen können, sodass wir

kurz selbst überlegen, auf welche Arten Pflanzen wachsen können usw.; und uns dann erst die Software vorstellen.

- Zu verbessern wäre der Einstieg in die Modellierung. Wie hätten uns zunächst wirklich Gedanken über die Natur machen sollen, zum Beispiel, dass es verschiedene Strategien gibt und wie diese aussehen könnten, anstatt direkt ins Material und ins Programm einzusteigen.
- Insgesamt bin ich mit Christinas Aufgabenstellung sehr zufrieden, insbesondere ihre Anfangspräsentation (also die Einführung Sonntagabends) fand ich sehr ansprechend. / Eine kleine Schwierigkeit, die vor allem von den Lehrern am Donnerstagabend (leider in Christinas Abwesenheit) kritisiert wurde, war die sehr große Menge an Material und die direkte Einführung in das virtuelle Labor, durch die man von vorneherein auf einer abstrakten Ebene dachte und nicht mit „Löwenzahn und Gänseblümchen“. Ich persönlich fand das überhaupt nicht problematisch, aber da es sich um eine Modellierungswoche handelt, wäre eine etwas mehr auf die Wirklichkeit bezogene Anfangsfragestellung möglicherweise näher am gewünschten Modell. / Die Unterstützung während der Arbeit fand ich angemessen, vor allem die Einführung einiger Programme hat mir persönlich sehr viel an Erfahrung und Fähigkeiten gebracht.

Wie haben dir das Material und die Arbeit mit der Software gefallen?

- Am Anfang wusste ich nicht recht was wir eigentlich machen sollten. Aber mit der Zeit wurde mir das immer klarer. Und schließlich und endlich konnten wir uns ja auch über die hervorragenden Ergebnisse freuen.
- Die Software was sehr leicht zu bedienen. Bei Fragen konnte das Skript weiterhelfen. Das Material war sehr gut.
- Gut, zuerst war die Software ein bisschen kompliziert und schwer zu verstehen, aber nach den ersten Tagen habe ich mich dann damit ausgekannt.
- Das Material war ausführlich und zum Großteil schon nach dem ersten Lesen klar. Auch in die Software hatten wir uns zügig eingearbeitet. Sie war eine große Hilfe, auch wenn sie teilweise zum sinnlosen Rumprobieren (in der ersten Phase) verleitet hat. Das Material war gut, aber die Erklärung des Fit-Verfahrens hätte man vielleicht nicht direkt am Anfang geben sollen, weil dadurch mehr verwirrt als geholfen wurde. Es wäre vielleicht sinnvoll gewesen, das Verfahren in einem gesonderten Dokument zu erklären, das einem sagt, für welchen Fall (nämlich fitten einer Variablen) man es

braucht. Die Software an sich wurde aber verständlich erklärt und war gut zu bedienen.
/ Wünschenswert wäre beim Langzeittool eine Wertetabelle für 2 Spezies mit den Mittelwerten, wir mussten uns die Datensätze immer über den „Export“ verschaffen.

Hast du das Gefühl, etwas gelernt zu haben? In welchem Bereich (Bio, Mathe, Sonstiges)?

- Mathe
- Im Bereich Mathe auf jeden Fall (Formeln; Lösungsstrategien, Programme...). In Bio auch, z.B. habe ich verschiedene Fortpflanzungsmöglichkeiten von Pflanzenarten kennengelernt.
- Ja, auf jeden Fall! Vor allem in Mathe, aber auch das Vortragen war eine gute Übung und die Zusammenarbeit!
- Wie schon geschrieben, ist mir die (reale) Biologie zu kurz gekommen. In Sachen Herangehensweise an mathematische Probleme habe ich einiges mitnehmen können. Auch der Vortrag am Ende, für den noch einmal alles rekapituliert und leicht verständlich komprimiert werden musste, war wichtig und hilfreich.
- Bereich Mathematik:
 - Problemorientiertes Arbeiten in kleineren Gruppen
 - Intensive Beschäftigung mit einem komplexen mathematischen Problem
 - Umgang mit Programmen, die man sonst erst im Studium kennen lernt, und die einem vor allem in Mathematik helfen können (Maple, Latex)
 - Kontakt zu vielen Mathematikern, weswegen man einen guten Einblick in Studium und spätere Tätigkeiten erhält
- Bereich Informatik:
 - Übertragung der Lösung in ein Programm.
- Allgemein:
 - Selbstständiges Arbeiten und selbstständige Arbeitsteilung
 - Neue Erfahrungen mit Powerpoint
 - Vortrag halten und Vorbereiten
 - Insgesamt also sehr interessant, ich wäre sofort wieder dabei =)

Wie hast du den Schwierigkeitsgrad der Aufgabe empfunden?

- Für unsere Gruppe war der Schwierigkeitsgrad angemessen. Wir brauchten zwar manchmal die Hilfe von Christina, konnten aber ansonsten eigenständig die Aufgaben lösen.
- Angemessen!
- Verglichen mit den anderen Themen war unseres bezüglich des Schwierigkeitsgrads im Mittelfeld. Es gab schwere, z.B. Badminton und GPS, aber auch leichtere, z.B. Wahlen, Solar
- Für unsere Gruppe durchaus lösbar und angemessen, aber manchmal war eine kleine Hilfestellung von Christina sehr notwendig, um weiterzukommen. Trotzdem gerade durch die gewisse, im alltäglichen Unterricht ungewöhnliche Schwierigkeit der Aufgabe umso interessanter und spannender.

Welche Gesamtbewertung würdest du dem Projekt geben? (1=sehr gut, 2=gut, 3=mittelmäßig, 4=schlecht, 5=sehr schlecht)?

- 1
- 2+
- 1
- 2
- 1

Sonstige Anmerkungen, Kritik, Lob, etc.:

- Einfach super
- interessantes Thema – ich bin froh, dass ich in der Gruppe war!
- Die Woche hat mir echt gut gefallen!
- Es war wichtig, dass alles relativ locker und nicht unter erhöhtem Druck stattgefunden hat, denn so entstand eine produktive Atmosphäre in der das Arbeiten leicht viel und so gute Ergebnisse erzielt werden konnten. Selbst nach dem ersten Probevortrag, an dem kein gutes Haar gelassen wurde, blieb die Stimmung gut und so war die Vorbereitung für Durchlauf 2 sehr amüsan, was uns sicherlich für die Präsentation auch locker werden ließ.
- Dir noch viel Spaß an der Doktorarbeit, die ich mir hoffentlich bald zu Gemüte führen darf!

Literaturverzeichnis

- [1] ALLEE, WC: Animal aggregations: a study in general sociology. In: *Univ. Chi. Press, Chicago* (1931)
- [2] BARNER, M. ; FLOHR, F.: *Analysis I*. Walter de Gruyter, 1991
- [3] BERRYMAN, A.A.: *Principles of Population Dynamics and their Application*. Cheltenham, UK : Stanley Thornes, 1999
- [4] BEVERTON, R.J.H ; HOLT, S.J.: 2. Bd. 19: *On the dynamics of exploited fish populations*. Her Majesty's Stationary Office, London : Fisheries investment, 1981
- [5] BIGALKE, A. ; KÖHLER, N.: *Mathematik Analysis*. Bd. 1. Cornelsen, 2008
- [6] BOSSEL, H.: *Systeme, Dynamik, Simulation. Modellbildung, Analyse und Simulation komplexer Systeme*. Norderstedt : Books on Demand GmbH, 2004
- [7] BRÄNNSTRÖM, Å. ; SUMPTER, D. J. T.: The role of competition and clustering in population dynamics. In: *Proc.Roy.Soc.Lond. Ser.B* 272 (2005), S. 2065–2072
- [8] BRÄNNSTRÖM, Å. ; SUMPTER, D. J. T.: Stochastic analogues of deterministic single-species population models. In: *Theor. Popul. Biol.* 69 (2006), Nr. 4, S. 442–451
- [9] BÜCHTER, A. ; HENN, H.W.: *Elementare Stochastik: Eine Einführung in die Mathematik der Daten und des Zufalls*. Springer, 2005
- [10] BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ: *Greifvögel*. 2010. – URL <http://www.bfn.de>. – Zugriffsdatum: 02.01.2010
- [11] CAMPBELL, N.A. ; REECE, JB: *Biologie. Spektrum*. 1997
- [12] CULL, P.: Local and global stability for population models. In: *Biol. Cybernet.* 54 (1986), Nr. 3, S. 141–149
- [13] DEUFLHARD, P. ; HOHMANN, A.: *Numerische Mathematik I: eine algorithmisch orientierte Einführung*. Walter de Gruyter, 2002

- [14] ELAYDI, S.: *An introduction to difference equations*. Springer Verlag, 2005
- [15] ELAYDI, S. ; SACKER, R.: Basin of attraction of periodic orbits of maps on the real line. In: *J. Difference Equ. Appl.* 10 (2004), Nr. 10, S. 881–888
- [16] FREUDE, H. ; HARDE, K.W. ; LOHSE, G.A.: *Die Käfer Mitteleuropas*. Goecke & Evers, 1964
- [17] FREY, K. ; FREY-EILING, A.: *Allgemeine Didaktik. 5.* 1992
- [18] GERITZ, S. A. H. ; KISDI, É.: On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with complex dynamics. In: *J. Theoret. Biol.* 228 (2004), Nr. 2, S. 261–269
- [19] GOTZEN, B.: *Elementare Wege zur mathematischen Modellbildung: Fallbeispiele aus Biowissenschaften und Chemie*, RWTH Aachen, Dissertation, 2006
- [20] GOTZEN, B. ; LIEBSCHER, V. ; WALCHER, S.: Populationsmodelle. Mathematische Modellierung an einem Fallbeispiel. In: *Math. Semesterber.* 55 (2008), Nr. 2, S. 161–179
- [21] GUCKENHEIMER, J.: On the bifurcation of maps of the interval. In: *Invent. Math.* 39 (1977), Nr. 2, S. 165–178
- [22] HARTMAN, P. ; WILEY, John (Hrsg.): *Ordinary Differential Equations*. New York, 1964
- [23] HASSELL, M. P. ; COMINS, H. N.: Discrete time models for two-species competition. In: *Theor. Popul. Biol.* 9 (1976), Nr. 2, S. 202–221
- [24] HASSELL, M.P.: Density-dependence in single-species populations. In: *J. Anim. Ecol.* 45 (1975), S. 283–296
- [25] HIRSCH, M. W. ; SMITH, H.: Monotone dynamical systems. In: *Handbook of differential equations: ordinary differential equations* Bd. 2. Elsevier B. V., Amsterdam, 2005, S. 239–357
- [26] HIRSCH, M. W. ; SMITH, H.: Monotone maps: a review. In: *J. Difference Equ. Appl.* 11 (2005), Nr. 4-5, S. 379–398
- [27] JAHNKE, Th. ; WUTTKE, H.: *Mathematik Analysis*. Cornelsen, 2002
- [28] JOHANSSON, A. ; SUMPTER, D.J.T.: From local interactions to population dynamics in site-based models of ecology. In: *Theor. Popul. Biol.* 64 (2003), S. 497–517
- [29] KRENGEL, U.: *Einführung in die Wahrscheinlichkeitstheorie und Statistik*. Vieweg + Teubner Verlag, 2005

- [30] LEHRSTUHL A FÜR MATHEMATIK, RWTH AACHEN: *Elementare Wege zur mathematischen Modellbildung*. 2009. – URL <http://www.matha.rwth-aachen.de/modellierung>. – Zugriffsdatum: 11.04.2009
- [31] LLIBRE, J. ; PANTAZI, C. ; ROECKERATH, C. ; WALCHER, S.: *Simple deterministic two-species models with stochastic foundation*. 2010. – preprint
- [32] MAY, R. ; MCLEAN, A.: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 3rd. Oxford University Press, 2007
- [33] MAY, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. In: *Nature* 261 (1976), Nr. 5560, S. 459–467
- [34] MAY, R.M. ; OSTER, G.F.: Bifurcation and dynamic complexity in simple ecological models. In: *Amer.Natur.* 110 (1976), S. 573–599
- [35] MEYBERG, K. ; VACHENAUER, P.: *Höhere Mathematik 1: Differential-und Integralrechnung. Vektor- und Matrizenrechnung*. Springer, 2001
- [36] MINISTERIUM FÜR SCHULE UND WEITERBILDUNG DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN: *Richtlinien und Lehrpläne für die Sekundarstufe II - Gymnasium/Gesamtschule in Nordrhein-Westfalen: Mathematik*. 1. Aufl. Frechen : Ritterbach, 1999
- [37] MINISTERIUM FÜR SCHULE UND WEITERBILDUNG DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN: *Kernlehrplan für das Gymnasium - Sekundarstufe I (G8) in Nordrhein-Westfalen: Mathematik*. 1. Aufl. Frechen : Ritterbach, 2007
- [38] MUNK, K.: *Grundstudium Biologie. Biochemie, Zellbiologie, Ökologie, Evolution*. Spektrum Verlag, 2000
- [39] MURRAY, J. D.: *Mathematical Biology I*. Springer, 2002
- [40] NICHOLSON, A.J.: An outline of the dynamics of natural populations. In: *Aust. J. Zool* 2 (1954), S. 9–65
- [41] PIAGET, J. ; AEBLI, H.: *Psychologie der Intelligenz*. Rascher, 1948
- [42] RICKER, W.E.: Stock and Recruitment. In: *Jour. Fisheries Res. Board Can.* 11 (1954), Nr. 5, S. 559–622
- [43] ROYAMA, T.: *Analytical Population Dynamics*. London, UK : Chapman & Hall, 1992

- [44] SCHULMINISTERIUM NRW: *Aufgaben im Zentralabitur NRW*. 2009. – URL <http://www.standardsicherung.nrw.de/abitur-gost/fach.php?fach=2>. – Zugriffsdatum: 17.05.2010
- [45] SKELLAM, J. G.: Random dispersal in theoretical populations. In: *Biometrika* 38 (1951), S. 196–218
- [46] SMITH, H.: Planar competitive and cooperative difference equations. In: *J. Differ. Equations Appl.* 3 (1998), Nr. 5-6, S. 335–357
- [47] SOLE, R.V. ; GAMARRA, J.G.P. ; GINOVART, M. ; LOPEZ, D.: Controlling Chaos in Ecology: From Deterministic to Individual-based Models. In: *Bull. Math. Biol.* 61 (1999), S. 1187–1207
- [48] SUMPTER, D.J.T. ; BROOMHEAD, D.S.: Relating individual behaviour to population dynamics. In: *Proc.R.Soc.Lond. Ser.B* 268 (2001), S. 925–932
- [49] TURCHIN, P.: *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton : Princeton University Press, 2003 (Monographs in Population Biology)
- [50] WALTER, H.: *Einführung in die Phytologie. Bd. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung, 1. Teil: Standortslehre*. 1960
- [51] WITTMANN, E.C.: *Grundfragen des Mathematikunterrichts*. 5. Auflage. Braunschweig : Vieweg, 1978

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name Roeckerath
Vorname Christina Carina
Geburtsdatum 21.09.1981
Geburtsort Aachen
Nationalität deutsch
Familienstand ledig, Mutter von Leo (geb. 12.02.2010)

Qualifikationen:

08.1993 – 06.2000 Gymnasium an der Schweizer Allee in Dortmund
Abschluss: Abitur
09.2000 – 09.2006 Studium des Lehramts für Gymnasien und Gesamtschulen
mit der Fächerkombination Mathematik und Informatik
Abschluss: Erstes Staatsexamen
ab 10.2006 Beginn des Promotionsstudiums

Berufstätigkeit & Stipendium:

10.2003 – 02.2006 Studentische Hilfskraft an verschiedenen Lehrstühlen der
RWTH, Leitung von Übungsgruppen für Lehrveranstaltungen
der Mathematik und Informatik
02.2006 – 01.2007 Vertretungslehrerin am Inda-Gymnasium Aachen in den Fä-
chern Mathematik und Informatik
ab 10.2006 Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Lehrstuhl A für Mathe-
matik der RWTH
12.2007 – 12.2010 Promotionsstipendium der Deutschen Telekom Stiftung