

**Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück**

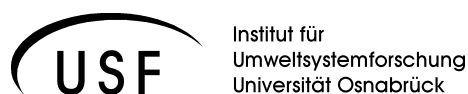
Herausgeber: Prof. Dr. Michael Matthies

Beitrag Nr. 37

**Irreguläre Oszillationen in drei- und
vierkomponentigen populationsdynamischen
Modellen**

Tobias Ceglarek

September 2006



ISSN-Nr. 1433-3805

**Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück**

ISSN 1433-3805

Herausgeber

Prof. Dr. Michael Matthies
Universität Osnabrück
Institut für Umweltsystemforschung
Artilleriestr. 34

D-49069 Osnabrück

Tel. 0541/969-2575
Fax. 0541/969-2599

E-Mail: matthies@uos.de
<http://www.usf.uni-osnabrueck.de>

© USF – Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	6
Einleitung	7
1 Nichtlineare Systeme	9
1.1 Systemtheorie	9
1.2 Das eingeschränkte Dreikörperproblem als Beispiel für ein konservatives nichtlineares System	10
1.3 Das Lorenz-Modell als Beispiel für ein dissipatives nichtlineares System	13
1.4 Identifikation typischer Merkmale nichtlinearer Systeme mit Methoden der Zeitreihenanalyse	14
1.4.1 Attraktorrekonstruktion	14
1.4.2 Der maximale Lyapunov-Exponent	18
1.4.3 Wiederkehrabbildungen	20
1.4.4 Powerspektrum	20
1.5 Übergangsverhalten	21
2 Nichtlineare Populationsökologie	23
2.1 Irreguläre Oszillationen in der Ökologie	23
2.2 Populationen mit nicht überlappenden Generationen	24
2.3 Die Lotka-Volterra-Gleichungen	26
2.4 Koexistenz konkurrierender Beutespezies	27
3 Experimentelle Indizien für die Relevanz nichtlinearer Modelle in der Populationsökologie	31
3.1 Reismehlkäfer	31
3.1.1 Übersicht	31
3.1.2 Das LPA-Modell	32
3.1.3 Das stochastische LPA-Modell und Maximum-Likelihood-Parameterschätzer	33
3.1.4 Bifurkationen des deterministischen LPA-Modells	34

3.1.5	Experimente	36
3.1.6	Verknüpfung von Modell und Daten	37
3.2	Mikrobielles Chaos	37
3.2.1	Bakterien und Wimperntierchen	37
3.2.2	Versuchsbeschreibung	39
3.2.3	Ergebnisse	40
4 Modellansatz für ein Räuber-Beute-Nahrungsnetz mit zwei konkurrierenden Beutepopulationen in einem Chemostat		
4.1	Chemostat-Modell	43
4.2	Irreguläre Oszillationen in einer Räuber-Beute-Nahrungskette	45
4.3	Modellansatz für ein Räuber-Beute-Nahrungsnetz mit zwei konkurrierenden Beutepopulationen	47
4.4	Vergleich der Simulationsergebnisse mit experimentellen Daten	51
Literaturverzeichnis		52
WWW-Quellen		55
Quellcode		56
Software		61
Versicherung		62

Abbildungsverzeichnis

1.1	Proportionale und überproportionale Wirkungsbeziehung	9
1.2	Planetenbahnen eines Dreikörper-Systems	12
1.3	Bénard-Experiment	13
1.4	Trajektorien des Lorenz-Modells	15
1.5	Delay-Einbettung der Y-Komponente des Lorenz-Modells	17
1.6	Schätzung des maximalen Lyapunov-Exponenten für das Lorenz- Modell mit $r = 24$	19
1.7	Nächste Maxima für das chaotische Lorenz-Modell (Z-Komponente)	20
1.8	Berechnung der nächsten Maxima mit AWK	21
1.9	Powerspektren für das Lorenz-Modell	22
2.1	Lord Robert May of Oxford und ein Bifurkationsdiagramm der logistischen Abbildung	25
2.2	Einfache Räuber-Beute-Dynamik	26
2.3	Nullklinen eines Lotka-Volterra-Modells für Konkurrenz zweier Arten	28
2.4	Räuber-Beute-Modell mit zwei konkurrierenden Beute-Arten	29
2.5	Nächste-Maxima-Abbildung eines dreikomponentigen Lotka-Volterra- Modells	30
3.1	Lebenszyklus des rotbraunen Reismehlkäfers	32
3.2	Die linke und rechte Seite der Gleichung (3.10)	36
3.3	Bifurkationsdiagramme des deterministischen LPA-Modells	37
3.4	Zwei Bakterien und ein Wimperntierchen	38
3.5	Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus	39
3.6	Ergebnisse aus den Chemostat-Experimenten	41
4.1	Bifurkationsdiagramm und Zeitplot eines RBS-Modells	46
4.2	Bifurkationsdiagramm eines RBBS-Modells	49
4.3	Simulationsergebnisse	50

Zusammenfassung

Die Relevanz nichtlinearer Modelle für die Betrachtung ökologischer Systeme steht seit den Arbeiten von May [25, 26] in den 70er Jahren des 20. Jahrhunderts zur Debatte. Insbesondere Populationen weisen häufig irreguläre Oszillationen auf [29], die entweder durch stochastische Prozesse, einfache mechanistische Modelle oder eine Mischung von beidem erklärt werden können [10, 16]. In der Biologie werden zufällig erscheinende Beobachtungsreihen traditionell durch äußere Störungen gedeutet. Deterministische Modelle werden häufig aufgrund der angenommenen inneren Komplexität und vielfältigen äußeren Einflüsse ausgeschlossen.

Es ist bisher erst einmal anhand von Insektenpopulationen gelungen zu zeigen, dass Nichtlinearität die Ursache für irreguläre Oszillationen in experimentellen Daten sein kann [6, 7, 8]. Ausgehend von Chemostatversuchen mit einem System von drei Mikroorganismen haben Becks et al. 2005 [1] mit Methoden der Zeitreihenanalyse einen weiteren vielversprechenden Beleg für deterministisches Chaos geliefert.

In meiner Diplomarbeit wird die gedankliche Vorarbeit für ein vierkomponentiges populationsdynamisches Modell, das die Ergebnisse von Becks et al. unterstützen soll, geleistet und ein erster Ansatz [39] vorgestellt. Die Problemstellung wird in den historischen, wissenschaftlichen Kontext gestellt und die praktische Anwendung von Methoden der Zeitreihenanalyse für die Identifikation typischer Merkmale nichtlinearer Systeme werden erläutert. Um den Leser für die Schwierigkeiten, die mit der Modellierung eines vorhersagekräftigen Modells verbunden sind, zu sensibilisieren, werden das von Becks et al. untersuchte System, die Experimente und Ergebnisse vorgestellt. Des Weiteren werden niederdimensionale, populationsdynamische Modelle mit besonderem Blick auf irreguläre Oszillationen sukzessive hin zu einem in der Literatur bekannten Modellansatz aufgebaut.

Das deterministische Modell gleicht den experimentellen Ergebnissen in dem möglichen Auftreten von irregulären Oszillationen, periodischen Schwingungen und Gleichgewichtszuständen. Da die beobachtete Sequenz von Bifurkationen nicht mit den Vorhersagen übereinstimmt, reicht das in dieser Arbeit beschriebene Modell noch nicht aus, um die Ergebnisse von Becks et al. zu erklären.

Einleitung

„Die Relativitätstheorie beendete die Newtonsche Illusion von Zeit und Raum als absoluten Kategorien; die Quantentheorie setzte den Newtonschen Traum von einem exakt kontrollierbaren Messprozess ein Ende; und nun erledigt die Chaostheorie Laplaces Utopie deterministischer Voraussagbarkeit.“ [14, S.15]

Die Newtonsche Mechanik vermittelte lange Zeit den Eindruck, dass die Phänomene unserer Welt berechenbar wären, wenn nur die Anfangsbedingungen der beteiligten Objekte und deren Wechselwirkungen untereinander bekannt wären. Anlässlich eines von Oskar II.¹ ausgeschriebenen Preises zeigte Poincaré anhand des Dreikörperproblems, dass auch rein deterministische Systeme nicht in jedem Fall exakt berechenbar sind. Damit hat der französische Mathematiker den Grundstein für die in der Mitte des 20. Jahrhunderts aufflammende Chaostheorie gelegt.

In den 1960er Jahren entwickelte der Meteorologe Edward N. Lorenz ein einfaches Wettermodell, das trotz der eingeschränkten Möglichkeiten damaliger Computer die Charakteristik des Wettergeschehens abbildete. Die entscheidende Beobachtung war, dass die Trajektorien nach kurzer Zeit weit auseinander drifteten, wenn Lorenz die Anfangsbedingungen verglichen mit einer vorherigen Berechnung nur marginal veränderte. Dieses reproduzierbare Phänomen ließ darauf schließen, dass für eine Vorhersage der Dynamik exakte Kenntnis über die Anfangsbedingungen notwendig gewesen wäre. In der Praxis ist dies niemals der Fall.

Lorenz machte die empfindliche Abhängigkeit einer Vorhersage von den Anfangsbedingungen an einem Beispiel deutlich. Demnach könnte schon der von den Berechnungen unbeachtete Flügelschlag einer Möwe die Vorhersage völlig verfälschen. Lorenz' Metapher wird heutzutage oft wie folgt zitiert:

„Der Flügelschlag eines Schmetterlings im Amazonas-Urwald kann

¹Oskar II. war von 1872-1907 König von Schweden. Er lebte von 1829 bis zum Ende seiner Regentschaft.

einen Orkan in Europa auslösen.“ (aus Wikipedia: Schmetterlingseffekt)

James A. Yorke erkannte die Bedeutung der Arbeiten von Lorenz und initiierte Steven Smale dazu Lorenz' Aufsatz „Deterministic Nonperiodic Flow“ [22] zu lesen und weiterzugeben. Ein paar Jahre später schrieb Yorke zusammen mit seinem Schüler Tien-Yien Li einen Artikel für die Fachzeitschrift „American Mathematical Monthly“ [42], um die Nachricht vom deterministischen Chaos endgültig in das Bewusstsein der Physiker zu bringen (vgl. [14, S.100ff]).

In den 1970er Jahren hat mit den Arbeiten von Sir Robert May of Oxford [25, 26] die Idee der irregulären Oszillationen, des deterministischen Chaos, in die Populationsökologie Einzug gehalten. May wies darauf hin, dass einfache deterministische Modelle von Populationen mit nicht überlappenden Generationen chaotisches Verhalten aufweisen können.

1 Nichtlineare Systeme

1.1 Systemtheorie

Die Untersuchung von „Objekte(n) in unserer Erfahrungsumwelt“ [2, S.16] erfordert die Reduktion der betrachteten Ganzheiten in die für die Fragestellung wesentlichen Teile. Diese Komponenten werden in einem Modell zusammengefasst. Das Modellverhalten wird durch die Wirkungsbeziehungen zwischen den Modellkomponenten bestimmt. Ein System ist die minimale Menge aller Komponenten und Wirkungsbeziehungen, die für die Fragestellung, dem Modellzweck, notwendig sind. Die Komponenten, die zu dieser minimalen Menge gehören, heißen Systemelemente.

Ein System ist nichtlinear, wenn die Wirkungsbeziehungen Überproportionalitäten enthalten. In Abbildung 1.1 sind die Wirkungsgraphen eines linearen und eines nichtlinearen Systems gegenübergestellt.

In der Systemtheorie wird zwischen abgeschlossenen und offenen Systemen unterschieden. Abgeschlossene Systeme sind völlig unabhängig von ihrer Umgebung. Es gibt keinen Austausch von Energie, Materie, Information oder Entropie. Im Gegensatz dazu stehen „offene Systeme [...] in regem Austausch von Energie und Materie mit ihrer Umgebung“ [15, S.50].

In der Himmelsmechanik werden traditionell vereinfachende Annahmen (z.B.

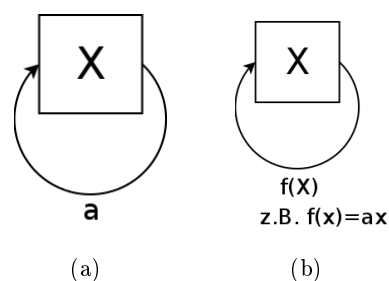


Abbildung 1.1: **Proportionale und überproportionale Wirkungsbeziehung.**

keine Reibung) getroffen, so dass sich die betrachteten Objekte (z.B. das Sonnensystem) auf abgeschlossene Systeme zurückführen lassen. Die Bewegungsgleichungen für die Himmelskörper werden mit den Mitteln der klassischen Mechanik formuliert und lassen sich aufgrund der Vereinfachungen als Hamiltonsche Systeme auffassen. Solche Systeme weisen spezielle Eigenschaften auf. Dazu zählen die Erhaltung des Phasenraumvolumens, Reversibilität der Prozesse und die Unabhängigkeit der geleisteten Arbeit vom gewählten Weg.

Insbesondere biologische Systeme sind offen. Die Aufrechterhaltung der inneren Strukturen kann nur durch einen Abtransport von Entropie erfolgen. Offene Systeme, die sich fern vom thermodynamischen Gleichgewicht befinden, heißen dissipative Systeme.

1.2 Das eingeschränkte Dreikörperproblem als Beispiel für ein konservatives nichtlineares System

Die Herausforderung, Bewegungsbahnen von drei wechselwirkenden Körpern zu berechnen, wird Dreikörperproblem genannt. Im eingeschränkten Dreikörperproblem bewegen sich die Körper lediglich auf einer zweidimensionalen Ebene. Die Bewegung eines Satelliten unter Einfluß zweier Planeten wäre ein mögliches Szenario.

Dabei wird angenommen, dass die Masse des Satelliten, m_0 , viel kleiner ist als die Massen der Planeten, m_1, m_2 , so dass der Einfluß des Satelliten auf die beiden großen Himmelskörper zu vernachlässigen ist. Des Weiteren haben die Körper in dem Modell keine räumliche Ausdehnung. Zusammenstöße sind nicht möglich.

In dem gewählten Koordinatensystem haben die beiden Hauptkörper eine feste Koordinate.

Die Bewegungsgleichungen lauten

$$\dot{x} = v_x \tag{1.1}$$

$$\dot{y} = v_y \tag{1.2}$$

$$\dot{v}_x = x + 2v_y - (1 - \mu) \frac{x + \mu}{r_1^3} - \mu \frac{x - 1 + \mu}{r_2^3} \tag{1.3}$$

$$\dot{v}_y = y - 2v_x - (1 - \mu) \frac{y}{r_1^3} - \mu \frac{y}{r_2^3} \tag{1.4}$$

mit $r_1 := \sqrt{(x + \mu)^2 + y^2}$ und $r_2 := \sqrt{(x - 1 + \mu)^2 + y^2}$. μ ist das Massenverhältnis $\frac{m_1}{m_1 + m_2}$.

Da die Hamiltonfunktion, H , nicht explizit von der Zeit abhängt, ist die totale Energie, E , des Systems eine Konstante der Bewegung:

$$E \equiv \frac{1}{2}(v_x^2 + v_y^2) - \frac{1 - \mu}{r_1} - \frac{\mu}{r_2} - \frac{1}{2}(x^2 + y^2) = T + V = H(x, \dot{y}, x, \dot{y}) \quad (1.5)$$

Die totale Energie setzt sich zusammen aus der kinetischen Energie, T , und der potentiellen Energie, V .

Mit Hilfe der Transformationen $d\tau = dt(r_1 r_2)^{-3/2}$, $u = v_x \sqrt{r_1 r_2}$, $v = v_y \sqrt{r_1 r_2}$ [30] ergibt sich ein System von Gleichungen, das bei der numerischen Lösung weniger Schwierigkeiten macht:

$$\frac{dx}{d\tau} = r_1 r_2 u \quad (1.6)$$

$$\frac{dy}{d\tau} = r_1 r_2 v \quad (1.7)$$

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} = & -(1 - \mu)r_2^2 \frac{x + \mu}{r_1} - \mu r_1^2 \frac{x - 1 + \mu}{r_2} + 2v(r_1 r_2)^{\frac{3}{2}} + x r_1^2 r_2^2 \\ & + \frac{u}{2} \left\{ \frac{r_2}{r_1} ((x + \mu)u + yv) + \frac{r_1}{r_2} ((x - 1 + \mu)u + yu) \right\} \end{aligned} \quad (1.8)$$

$$\begin{aligned} \frac{dv}{d\tau} = & -(1 - \mu)r_2^2 \frac{y}{r_1} - \mu r_1^2 \frac{y}{r_2} - 2u(r_1 r_2)^{\frac{3}{2}} + y r_1^2 r_2^2 \\ & + \frac{v}{2} \left\{ \frac{r_2}{r_1} ((x + \mu)u + yv) + \frac{r_1}{r_2} ((x - 1 + \mu)u + yu) \right\} \end{aligned} \quad (1.9)$$

Ein periodischer Orbit des Satelliten ergibt sich für die Anfangswerte $(x, y, v_x, v_y) = (1.2, 0, 0, -1.4935750983)$, und einem Massenverhältnis von $\mu = 1/82.45$ [30]. Die totale Energie des Systems in diesem Anfangszustand ist $E \approx -1.041589$.

Mit den Bedingungen $(x, u) = (-0.14188346, 0)$, $y = 0$, $\dot{y} > 0$ und $\mu = 0.5$ ergibt sich aus (1.5) eine weitere Anfangsbedingung mit $u = 0$ und $v \approx 0.44730938$. Die daraus entstehende Satellitenbewegung ist chaotisch [30].

Die periodische und die chaotische Lösung schließen sich nicht gegenseitig aus. Sie sind zwei mögliche „Gesichter“ ein und desselben Systems. In einer dreiteiligen SPIEGEL-Serie [4] ist zu Unrecht behauptet worden, dass der chaotische Orbit ein Artefakt des Computers sei. Daraus entwickelte sich ein wissenschaftlicher Disput, der auf der einen Seite von Karlsruher und auf der anderen,

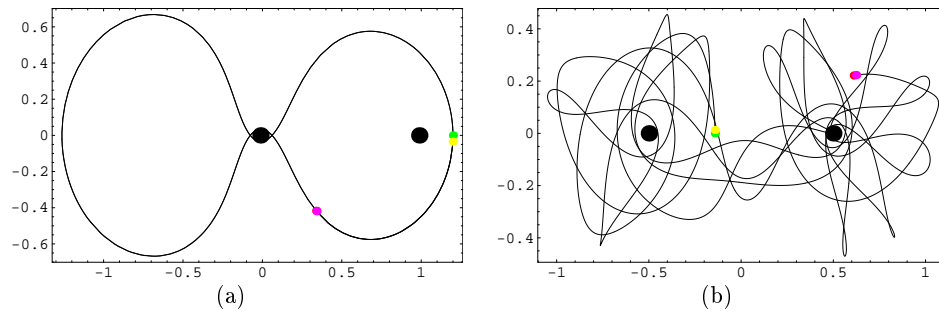


Abbildung 1.2: **Planetenbahnen eines Dreikörper-Systems.** Für die numerische Lösung des Problems ist das Autoschritt-Fehlberg-Verfahren verwendet worden. [3] (a) Karlsruhe Trajektorie (b) Bremer Trajektorie (Berechnungen und Bilder mit Mathematica)

chaotischen Seite, von Bremer Wissenschaftlern repräsentiert worden ist [30]. Dementsprechend sind die Trajektorien in Abbildung 1.2 benannt.

Ohne die Hilfe von Computersimulationen zeigte Jules Henry Poincaré anhand des Dreikörperproblems, dass die Newtonsche Vorstellung von der Berechenbarkeit des Sonnensystems zu überdenken ist. Damit begründete er schon am Ende des 19. Jahrhunderts die Wissenschaft nichtlinearer Systeme („Chaosforschung“):

„Eine sehr kleine Ursache, die unserer Aufmerksamkeit entgeht, ruft eine sehr große Wirkung hervor, die wir unmöglich übersehen können. Dann aber sagen wir, dieser Effekt sei ein Resultat des Zufalls. Wenn wir die Naturgesetze wie auch die Situation des Universums zum ursprünglichen Zeitpunkt exakt beschreiben könnten, so könnten wir auch die Situation dieses Universums in einem beliebigen späteren Augenblick vorhersagen. Doch selbst gesetzt den Fall, dass die Naturgesetze keinerlei Geheimnisse vor uns verbergen würden, könnten wir die Situation nur näherungsweise erfassen. Sollte uns das in den Stand setzen, die folgende Situation mit derselben Näherung vorauszusagen, so ist das alles wonach wir verlangen, und wir dürfen behaupten, das Phänomen war voraussagbar, es gehorcht den Naturgesetzen. Aber es verhält sich keineswegs immer so; mitunter kann es geschehen, dass kleine Abweichungen in den Anfangsbedingungen sehr große in den resultierenden Phänomenen hervorrufen. Ein kleiner Fehler in jenem bewirkt einen riesigen Fehler in diesem. Eine Vorhersage wird somit unmöglich...“ Jules Henri

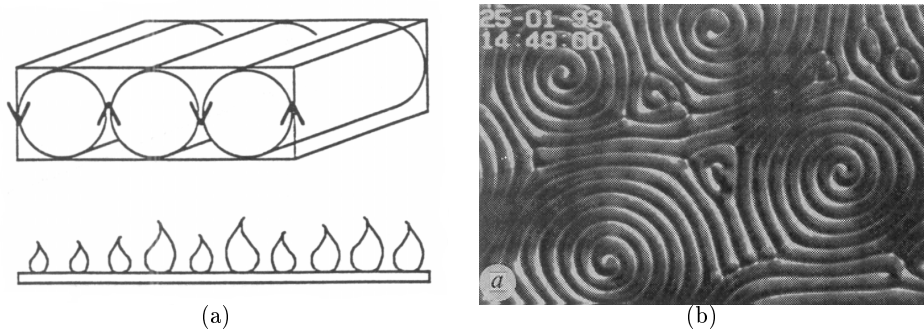


Abbildung 1.3: **Bénard-Experiment.** (a) Schematische Darstellung des Experiments. Quelle: [15, S.267] (b) Die Flüssigkeit von oben. [WWW-Quelle]

Poincaré (Übersetzung aus [14, S.52])

Das Dreikörperproblem ist ein konservatives System. Damit unterscheidet es sich zu dissipativen Systemen, indem es Phasenraumvolumina erhält. Das Dreikörperproblem läßt sich allgemein wie folgt schreiben:

$$\dot{\vec{x}} = \vec{F}(\vec{x}), \quad \vec{x} = (x_1, x_2, \dots, x_d) \quad (1.10)$$

Die Änderung eines Volumenelements, V , ist wie folgt über die Spur der Jacobi-Matrix definiert [34, S.91]:

$$\frac{dV}{dt} = \int_V d^d x \left(\sum_{i=1}^d \frac{\partial F_i}{\partial x_i} \right) \quad (1.11)$$

Aus der besonderen Gestalt des Dreikörperproblems (vgl. (1.1)-(1.4)) ergibt sich

$$\frac{dV}{dt} = 0. \quad (1.12)$$

1.3 Das Lorenz-Modell als Beispiel für ein dissipatives nichtlineares System

In dem so genannten Bénard-Experiment wird eine dünne, zähe, homogene Flüssigkeit gleichmäßig von unten erhitzt. Der entscheidende Parameter des Systems ist die Temperaturdifferenz, ΔT , zwischen Unter- und Oberfläche der Flüssigkeit. Aufgrund der Zähigkeit wird dem thermischen Ungleichgewicht zunächst

durch Wärmeleitung entgegengewirkt. Dabei bleibt die Flüssigkeit in Ruhe. Erst wenn ΔT groß genug ist, beginnt Konvektion. Dieses Experiment wird häufig als Beispiel für Selbstorganisation herangezogen, da sich bei dem Wärmetransport regelmäßige Strukturen, Konvektionszellen, ausbilden (vgl. Abbildung 1.3 (a)). Bei weiterer Erhöhung von ΔT werden die regelmäßigen Strukturen durch irreguläre Muster ersetzt (vgl. Abbildung 1.3 (b)). Solange der Wärmeausgleich durch Konvektion betrieben wird, befindet sich das System in einem chaotischen Zustand. Überschreitet ΔT einen weiteren Grenzwert werden die Strukturen durch turbulente Strömungen ersetzt.

Edward Norton Lorenz hat aus den Gleichungen, die das Bénard-Experiment beschreiben, ein einfach erscheinendes Modell abgeleitet, das Lorenz-Modell:

$$\dot{X} = -\sigma X + \sigma Y \quad (1.13)$$

$$\dot{Y} = -XZ + rX - Y \quad (1.14)$$

$$\dot{Z} = XY - bZ \quad (1.15)$$

Dabei entspricht der Parameter r der angesprochenen Temperaturdifferenz.

Im Gegensatz zum Dreikörperproblem handelt es sich hierbei um ein System fern ab vom thermodynamischen Gleichgewicht. Das Lorenz-Modell ist dissipativ. Phasenraumvolumina kontrahieren:

$$\frac{dV}{dt} = -(\sigma + 1 + b)V < 0; \quad (\sigma > 0, b > 0) \quad (1.16)$$

Abbildung 1.4 zeigt abhängig von r vier verschiedene Systemdynamiken, die in den folgenden Abschnitten genauer untersucht werden.

1.4 Identifikation typischer Merkmale nichtlinearer Systeme mit Methoden der Zeitreihenanalyse

1.4.1 Attraktorrekonstruktion

Für Vorhersagen, die Bestimmung des Lyapunov-Exponenten, Rauschunterdrückung und Chaos-Kontrolle ist es wichtig ein System im Phasenraum zu betrachten [18, S.30ff]. Da Experimente häufig nur univariate oder zumindest niederdimensionale Zeitreihen ergeben, ist die Rekonstruktion der Phasenraumdynamik eine Voraussetzung für die Analyse nichtlinearer dynamischer Systeme.

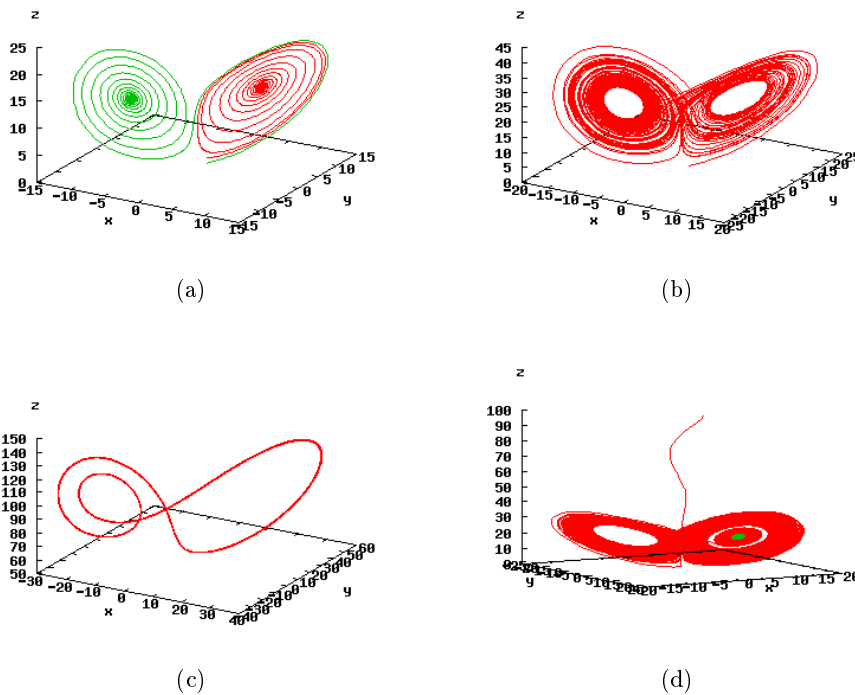


Abbildung 1.4: **Trajektorien des Lorenz-Modells.** Für die numerische Integration ist das klassische Rungekuttaverfahren mit einer Schrittweite von $h = 0.01$ angewendet worden. Für Teilabbildungen (a-c) gilt $\sigma = 10$, $b = 8/3$ und $(X_0, Y_0, Z_0) = (1, 1, 1)$. In Teilabbildung (a) sind zwei Trajektorien eingezeichnet. Für die zweite gilt $(X_0, Y_0, Z_0) = (1, 1, 2)$. Der Steuerparameter ist hier $r = 15$. Für (b) gilt $r = 24$. Teilabbildung (c) zeigt die Systemdynamik bei $r = 100$ ohne die anfängliche Einschwingphase. Teilabbildung (d) zeigt transientes Chaos mit $r = 23.05$, $\sigma = 10$, $b = 8/3$ und $(X_0, Y_0, Z_0) = (2, 5, 100)$.

Die vielleicht bekannteste Methode ist die Verwendung von Verzögerungskor-dinaten.

Angenommen die gemessene Zeitreihe bestünde aus einer Menge skalarer Grö-ßen, s_n , dann sähe eine Einbettung, \vec{s}_n , in einen m -dimensionalen Raum wie folgt aus [18, S.35]:

$$\vec{s}_n = (s_{n-(m-1)\tau}, s_{n-(m-2)\tau}, \dots, s_{n-\tau}, s_n) \quad (1.17)$$

Dabei ist τ die so genannte Verzögerung (*delay* oder *lag*). D.h. von einer Koordi-nate zur anderen innerhalb eines Vektors der Einbettung werden $\tau - 1$ Elemente der Zeitreihe ausgelassen. Die mathematische Grundlage für Einbettungen die-ser Art bilden die Theoreme von Takens [36] und Sauer [32].

Für eine erfolgreiche Rekonstruktion der Dynamik ist die Wahl der Einbettungs-dimension, m , und der Verzögerung, τ , entscheidend. Einen ersten Hinweis auf eine sinnvolle Einbettungsdimension gibt die Methode der falschen nächsten Nachbarn (*false nearest neighbors*).

Dabei werden alle Nachbarn eines Punktes im m -dimensionalen Raum in einer bestimmten Umgebung betrachtet. Für jeden Nachbarn wird die Distanz zu diesem Punkt berechnet. Ein Nachbar ist falsch, wenn das Verhältnis der Distanz im $m + 1$ -dimensionalen Raum zu der Distanz im m -dimensionalen Raum einen bestimmten Schwellwert, f , überschreitet [18, S.37f].

Ein Schätzer für eine sinnvolle Einbettungsdimension ist der kleinste Wert von m , für den die Zahl der falschen Nachbarn auf nahezu 0 fällt. Abbildung 1.5 (a) zeigt die Zahl der falschen Nachbarn für verschiedene Werte von m abhängig von f für die Y -Komponente des Lorenz-Modells mit $r = 24$ (vgl. Abschnitt 1.3).

Ein guter Schätzer für die Verzögerung, τ , ist das erste Minimum der *mutual information function*. [18, S.150f] Die *mutual information* ist ein Maß für die Information über $s_{n+\tau}$, wenn s_n bekannt ist. Das erste Minimum der *mutual information function* gibt an, wann $s_{n+\tau}$ besonders viel Information zu der bereits bekannten Information hinzufügt. Abbildung 1.5 (b) zeigt die *mutual information function* für das Lorenz-Modell.

Abbildung 1.5 (c) zeigt beispielhaft eine Delay-Einbettung für das Lorenz-Modell mit einer Einbettungsdimension und einer Verzögerung, die sich aus den hier vor-gestellten Methoden ergeben. Auch für $m = 2$ ist die für seltsame Attraktoren typische Faltung gut zu erkennen.

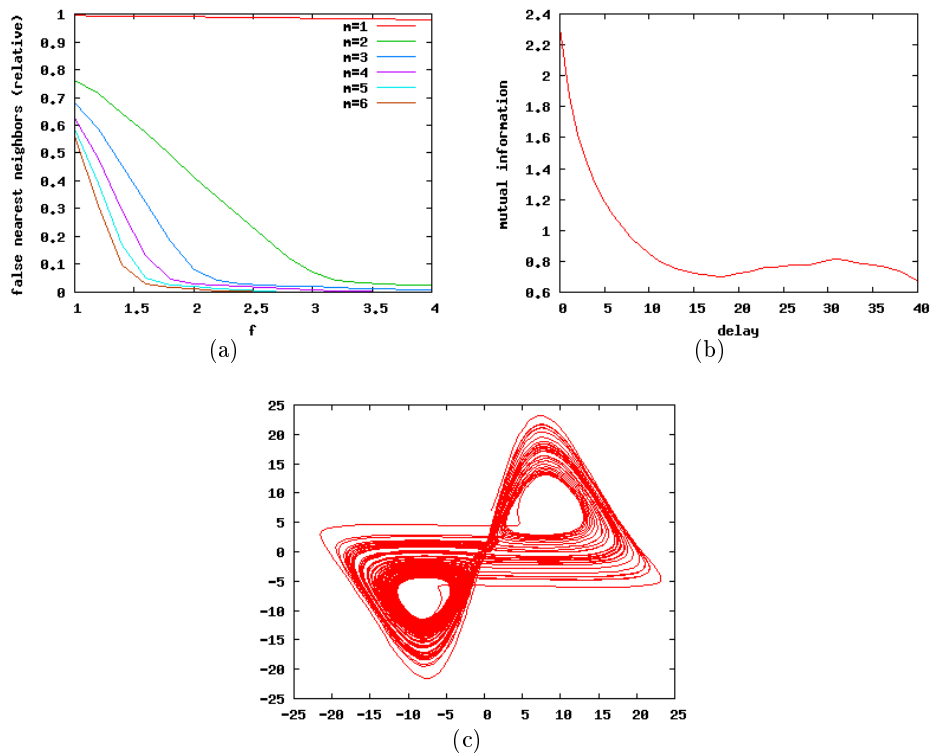


Abbildung 1.5: **Delay-Einbettung der Y-Komponente des Lorenz-Modells.** Es gilt $r = 24$. (a) Falsche nächste Nachbarn für $m = 1, 2, \dots, 5, 6$ in Abhängigkeit von f . (TISEAN) (b) *mutual information function* (TISEAN) (c) Delay-Einbettung des Lorenz-Modells mit $m = 2$ und $\tau = 16$.

1.4.2 Der maximale Lyapunov-Exponent

Ein mögliches Merkmal deterministischer, nichtlinearer Systeme sind irreguläre Oszillationen, die oberflächlich betrachtet dem zeitlichen Verhalten stochastischer Systeme ähnlich sind. Die Dynamik stochastischer Systeme wird durch unbekannte Faktoren beeinflusst. Solche Systeme entziehen sich exakter Vorhersagbarkeit durch eine unsichere Umwelt. Da eine unsichere Umwelt bei deterministischen Systemen ausgeschlossen ist, handelt es sich um grundlegend verschiedene Phänomene. Eine Quelle für irreguläre Oszillationen in deterministischen Systemen ist deterministisches Chaos.

„Chaos ist die aperiodische beschränkte Dynamik eines deterministischen Systems mit starker Empfindlichkeit gegen die Wahl der Anfangsbedingungen.“ [24]

Die sensitive Abhängigkeit von den Anfangsbedingungen bedeutet, dass sich zwei benachbarte Trajektorien mit der Zeit exponentiell voneinander entfernen. In Abbildung 1.6 (a) sind zwei Trajektorien zu sehen, die nahe dem Punkt S starten, eine Zeit lang nebeneinander her laufen und bei D zwei völlig verschiedene Wege einschlagen. Die plötzliche Entzweigung läßt sich geometrisch durch eine „Faltung“ des Attraktors erklären. Diese geometrische Eigenschaft ist typisch für so genannte seltsame Attraktoren.¹ Da sich die Trajektorien auch im chaotischen Fall unter dem Regime eines [seltsamen] Attraktors befinden, der sich auf einen Bereich des Zustandsraums beschränkt (vgl. Abbildung 1.4 (b)), ist die Entfernung der Trajektorien nach oben hin beschränkt.

Angenommen \vec{s}_{n1} und \vec{s}_{n2} sind zwei Punkte im Zustandsraum mit einem Abstand von $\|\vec{s}_{n1} - \vec{s}_{n2}\| = \delta_0 \ll 1$, und $\delta_{\Delta n} = \|\vec{s}_{n1+\Delta n} - \vec{s}_{n2+\Delta n}\|$ ist der Abstand nach einer gewissen Zeit Δn der beiden Trajektorien, die in \vec{s}_{n1} bzw. \vec{s}_{n2} starten. Dann gilt bei sensitiver Abhängigkeit von den Anfangsbedingungen [18, S.67]:

$$\delta_{\Delta n} \simeq \delta_0 e^{\lambda \Delta n}, \quad \delta_{\Delta n} \ll 1, \quad \Delta n \gg 1 \quad (1.18)$$

Der Exponent λ heißt maximaler Lyapunov-Exponent. Ein positiver Exponent ist ein starker Hinweis auf deterministisches Chaos. Ein negativer Exponent weist auf einen Punktattraktor und ein Exponent von [nahezu] 0 auf periodische Oszillationen hin. Stochastische Prozesse haben einen Lyapunov-Exponenten von ∞ [18, S.67f].

Holger Kantz [17] hat aufbauend auf den Algorithmen von Wolf *et al.* [41] und

¹Der Rössler-Attraktor [31] ist nach dem Beispiel einer Bonbonmassen-Mischmaschine konstruiert worden. Die wesentlichen Prinzipien zur Vermischung der Bonbonzutaten sind Falten und Dehnen. [WWW-Quelle]

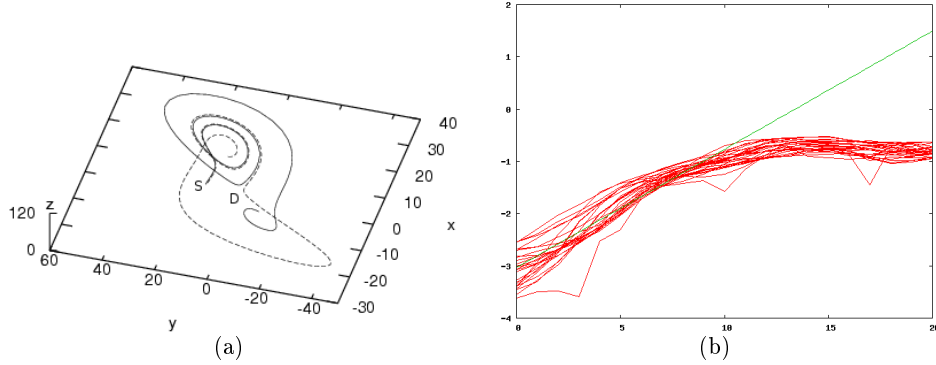


Abbildung 1.6: **Schätzung des maximalen Lyapunov-Exponenten für das Lorenz-Modell mit $r = 24$.** (a) Zwei divergierende Trajektorien im Phasenraum. (b) Der maximale Lyapunov-Exponent als Steigung des linearen Anstiegs im logarithmisierten Divergenzplot (mit TISEAN und Gnuplot berechnet).

Rosenstein *et al.* [31] einen Algorithmus für die Schätzung von λ entwickelt, der auch für kurze Zeitreihen gute Ergebnisse liefert. Für einen Punkt \vec{s}_{n0} der eingebetteten Zeitreihe werden alle Nachbarn \vec{s}_n in einer Umgebung $U(\vec{s}_{n0})$ mit dem Diameter ϵ betrachtet. Die Abstände nach einer Zeitspanne Δn der Trajektorien, die in \vec{s}_n starten, zu der Trajektorie, die in \vec{s}_{n0} startet, werden aufsummiert. Diese Schritte werden für alle Punkte der Zeitreihe und für viele Δn wie folgt durchgeführt [18, S.70]:

$$S(\Delta n) = \frac{1}{N} \sum_{n0=1}^N \ln\left(\frac{1}{|U(\vec{s}_{n0})|} \sum_{\vec{s}_n \in U(\vec{s}_{n0})} |\vec{s}_{n0+\Delta n} - \vec{s}_{n+\Delta n}|\right) \quad (1.19)$$

In Abbildung 1.6 (b) ist $S(\Delta n)$ für $\epsilon \in [9.715926 \cdot 10^{-1}, 3.922336]$ und $m = \{4, 5, 6, 7, 8\}$ dargestellt. Als Schätzer für λ dient die Steigung des anfänglichen linearen Anstiegs von $S(\Delta n)$. Für eine zuverlässige Schätzung ist es wichtig, darauf zu achten, dass der Schätzer robust gegen die Wahl von ϵ und m ist. Erfahrungsgemäß wird der Schätzer erst für hinreichend hohe Einbettungsdimensionen robust. Die Schätzung zu Abbildung 1.6 (b) wird ab $m \approx 4$ robust. Für eine Verzögerung von $\tau = 1$ ergibt sich $\lambda \approx 0.21$. τ entspricht zwar nicht dem geschätzten Wert (vgl. 1.4.1), aber an dieser Stelle erschien dem Autor eine kurze Verzögerung angemessen, da die Zeitreihen in der Praxis oftmals für sehr lange Verzögerungen zu klein sind.

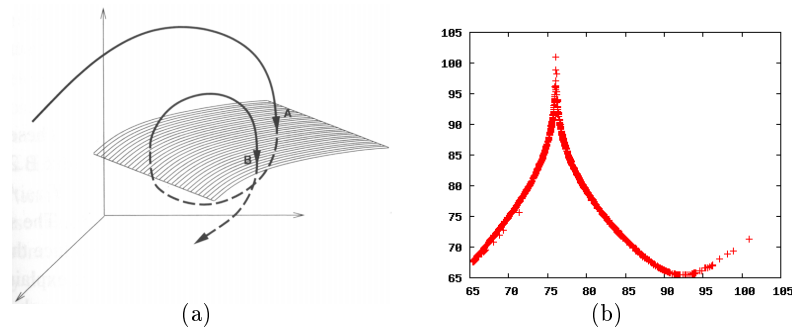


Abbildung 1.7: **Nächste Maxima für das chaotische Lorenz-Modell (Z-Komponente)**. (a) Quelle: [18]

1.4.3 Wiederkehrabbildungen

Neben der Bestimmung von Kennzahlen wie dem maximalen Lyapunov-Exponenten, spielt die visuelle Inspektion von Daten eine wichtige Rolle für die Analyse nichtlinearer Systeme. Dabei macht eine Aufbereitung der Daten besondere Eigenschaften oftmals erst sichtbar.

Eine Methode zur visuellen Identifikation nichtlinearer Merkmale ist die Betrachtung der Schnittpunkte der Trajektorie mit einer Ebene oder Fläche im Phasenraum (vgl. Abbildung 1.7 (a)), einer so genannten Poincaré-Ebene. [18, S.41f] Die Projektion der Poincaré-Ebene in ein zweidimensionales Koordinatensystem kann Aufschluss über die Art der Dynamik geben. So werden periodische Orbits als einzelne Punkte, aperiodische Oszillationen (Torusoszillationen) als geschlossene Kurve und deterministisches Chaos als nicht geschlossene, kompliziertere Kurven wiedergegeben. Dabei ist zu beachten, dass die Länge der Zeitreihe und Rauschen das Ergebnis stark verfälschen können.

Eine spezielle Poincaré-Ebene ist durch die Nullstellen der numerischen ersten Ableitung der Zeitreihe gegeben. In Abbildung 1.8 ist ein kleines AWK-Skript zu sehen, das als Ausgabe alle Maxima einer Zeitreihe hat. Die Zeitreihe muss als Text-Datei vorliegen. Dabei entspricht die Variable COMP der Spalte mit den Werten, die in die Berechnung eingehen sollen. In Abbildung 1.7 (b) sind die nächsten Maxima der Z-Komponente des chaotischen Lorenz-Modells zu sehen.

1.4.4 Powerspektrum

Eine weitere Perspektive auf eine Zeitreihe eines Systems ergibt sich aus der Fouriertransformation. Die Fouriertransformation stellt eine Zeitreihe als Kom-


```

{
  if(FNR>1)
    d2 = $(COMP+1) -z

  if(FNR>2) {
    if( d1>0 && d2<0 ) {
      n++
      if(n>1) {
        print zalt,z
      }
      zalt = z
    }
  }

  z = $(COMP+1)
  d1 = d2
}

```

Abbildung 1.8: **Berechnung der nächsten Maxima mit AWK.**

position aus Sinusfunktionen mit verschiedenen Frequenzen und Amplituden dar. Im so genannten Powerspektrum werden die Amplituden zum Quadrat, mit denen die einzelnen Frequenzen zum Signal, der Zeitreihe, beitragen, dargestellt [18, S.20f].

Besteht ein Powerspektrum aus mehreren, äquidistanten, alleinstehenden scharfen Spitzen (vgl. 1.9 (a)), dann läßt sich die Zeitreihe als Summe von phasenverschobenen Sinusfunktionen darstellen. Die zugrunde liegende Dynamik ist wahrscheinlich periodisch.

Gibt es viele alleinstehende, scharfe Spitzen, die unterschiedlich voneinander entfernt sind, könnte eine quasiperiodische Dynamik die Ursache sein.

Ein verraushtes Spektrum mit breitbandigen Spitzen (vgl. 1.9 (b)), könnte auf deterministisches Chaos wie auch auf ein rauschbehaftetes, periodisches Signal hinweisen. Das Powerspektrum ist nicht dazu geeignet, diese beiden Möglichkeiten zu unterscheiden [18, S.21].

1.5 Übergangsverhalten

Gleichgewichtspunkte, periodische Orbits und andere Attraktoren nichtlinearer Systeme werden abhängig von den gewählten Anfangsbedingungen erst nach einer gewissen Zeit erreicht. Das Übergangsverhalten (*transients*) spielt bei der Analyse von Modellgleichungen häufig eine untergeordnete Rolle. Der Schwerpunkt wird gewöhnlich auf das asymptotische Verhalten gelegt. Besonders bei der Interpretation kurzer Zeitreihen aus Experimenten darf der mögliche Einfluß koexistierender Attraktoren nicht vernachlässigt werden.

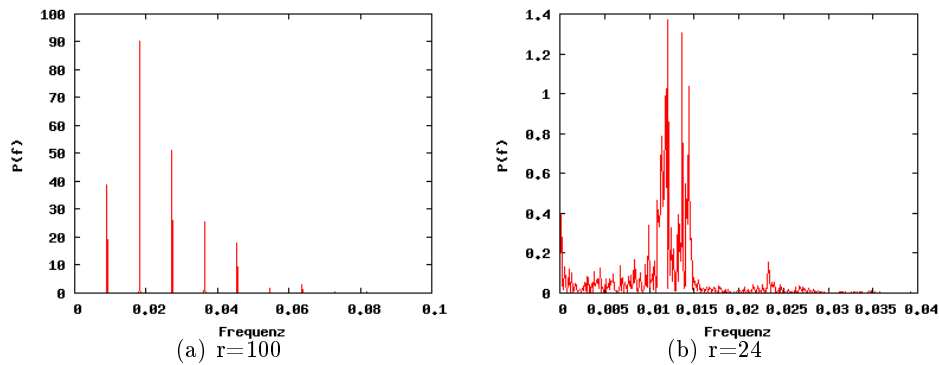


Abbildung 1.9: **Powerspektren des Lorenz-Modell.** (Berechnungen mit TISEAN)

Schon im einfachsten Fall von zwei koexistierenden Fixpunkten kann das Übergangsverhalten nicht alleine durch den Attraktor erklärt werden, der letztendlich vom System angelaufen wird. Als Beispiel dient wiederum das Lorenz-Modell. In Abbildung 1.4 (a) läuft die grüne Trajektorie nicht direkt den linken Fixpunkt an. Stattdessen wird ihr Weg stark von dem zweiten Fixpunkt auf der rechten Seite beeinflusst.

Übergangsverhalten kann auch durch instabile Attraktoren beeinflusst werden. Es gibt sogar instabile chaotische Attraktoren, wie sich am Lorenz-Modell zeigen lässt. In Abbildung 1.4 (d) erreicht das System erst nach einer chaotischen Phase (rot) den Gleichgewichtspunkt (grüne Spirale).

Reale Systeme werden ständig von äußeren Einflüssen gestört, die mit stochastischen Thermen modelliert werden können. Das führt dazu, dass so ein System immer wieder aus dem Gleichgewicht geraten kann und im Extremfall von transientem Verhalten dominiert wird.

Bei der Verknüpfung eines Modells mit realen Systemen ist deshalb darauf zu achten, dass die Datenbasis endlich ist und Übergangsverhalten möglicherweise die asymptotische Dynamik verzögert.

2 Nichtlineare Populationsökologie

2.1 Irreguläre Oszillationen in der Ökologie

Für das Verständnis ökologischer Systeme ist die Beobachtung als wissenschaftliche Methode unerlässlich. Wie in anderen Wissenschaften auch sind aus der Beobachtung gewonnene Messwerte stets mit einem gewissen Fehler behaftet, so dass eine Messreihe durch Unregelmäßigkeiten gekennzeichnet ist. Eine weitere Ursache für unregelmäßig erscheinende Messreihen sind exogene Störungen. Ökosysteme sind in übergeordnete Systeme eingebettet und somit niemals frei von zufällig erscheinenden äußeren Einflüssen. Abhängig vom betrachteten System spielt die Umwelt eine mehr oder weniger wichtige Rolle. Eine Population in einem arktischen Biotop wird in der Regel weniger gestört als eine Population in einem Biotop, das in einer tropischen Klimazone angesiedelt ist. Des Weiteren können exogene Störungen unter Laborbedingungen minimiert werden. Dabei stellt sich die Frage, in wie fern im Labor gewonnene Ergebnisse auf natürliche Systeme übertragbar sind. Als dritte mögliche Ursache für irreguläre Oszillationen in ökologischen Systemen steht deterministisches Chaos zur Diskussion.

Ausgehend von den Arbeiten von May (vgl. 2.2, 2.4) ist anhand von Modellen gezeigt worden, dass irreguläre Oszillationen in populationsdynamischen Modellen durch einfache Gesetzmäßigkeiten erklärt werden können. Da es sich dabei um eher abstrakte Modelle handelt, deren Parameter keine unmittelbare biologische Bedeutung haben, ist die Relevanz nichtlinearer Modelle für die Betrachtung ökologischer Systeme damit nicht bewiesen.

Da diese „strategischen Modelle“ [16] eine wichtige Rolle für die Verbreitung der Theorie nichtlinearer Systeme in der Ökologie spielen, werden in den folgenden Abschnitten eine Auswahl solcher Modelle mit populationsdynamischem Hintergrund vorgestellt.

Angeregt durch die neue Sichtweise auf komplexe Phänomene sind viele Anstrengungen unternommen worden, nichtlineare Merkmale, insbesondere deterministisches Chaos, in populationsdynamischen Zeitreihen nachzuweisen. (einen guten Überblick geben [10, 16]) Am meisten überzeugen die Untersuchungen

von Zeitreihen aus epidemiologischen Daten. Dazu zählen Zeitreihen über die populationsdynamische Entwicklung von Masernviren [37].

Ein näheres Verständnis für die Mechanismen, die den beobachteten, chaotischen, ökologischen Systemen innewohnen, ist erst mit der Verknüpfung von Daten mit biologisch relevanten Modellen möglich (vgl. 3.1).

2.2 Populationen mit nicht überlappenden Generationen

Ein einfaches mathematisches Modell für eine Population mit nicht überlappenden Generationen ist die logistische Abbildung:

$$X_{t+1} = rX_t(1 - X_t) \tag{2.1}$$

May (siehe Abbildung 2.1 (a)) hat darauf hingewiesen, dass die logistische Abbildung und andere einfache Gesetzmäßigkeiten zu kompliziertem Verhalten führen können, das sich von den Annahmen eines linearen Weltbildes stark unterscheidet [25, 26].

Gleichung (2.1) hat ihren Ursprung in dem einfachen exponentiellen Wachstumsgesetz von Thomas Robert Malthus, der im Jahre 1798 in dem Buch „Principle of Population“ dargestellt hat, dass bei ungebremstem Bevölkerungswachstum und nur linearer Steigerung der Nahrungsmittelproduktion die Erde bald überbevölkert wäre. Benjamin Gompertz hat 1825 das exponentielle Wachstumsgesetz durch eine Kapazitätsgrenze erweitert und Pierre-François Verhulst schlug 1845 die kontinuierliche logistische Gleichung als Modell des Bevölkerungswachstums vor:

$$N'(t) = aN(t)(1 - N(t)) \tag{2.2}$$

Die logistische Abbildung ist die Diskretisierung dieser Differentialgleichung. Nach dem Eulerschen Integrationsverfahren gilt

$$N(t + h) = N(t) + hN'(t) \tag{2.3}$$

Mit den Substitutionen $h = 1$, $N(t) = \frac{a+1}{a}X_t$ und $a = r - 1$ folgt Gleichung (2.1).

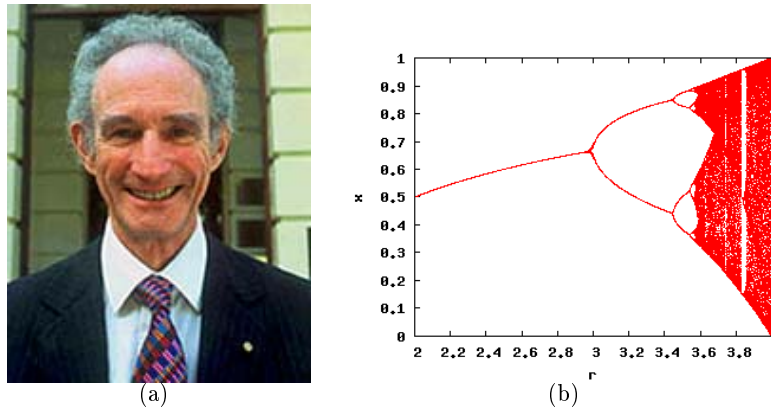


Abbildung 2.1: **Lord Robert May of Oxford und ein Bifurkationsdiagramm der logistischen Abbildung.** (a) [WWW-Quelle] (b) Über Periodenverdopplungen ins Chaos

Für stabile Fixpunkte, x^* , gilt $x^* = f(x^*)$ mit $f(x) = rx(1-x)$ und $-1 < \lambda < 1$ mit $\lambda = f'(x)$. Periodische Lösungen mit einer Periode von k sind Fixpunkte der k -ten Iterierten, f^k :

$$f^k(x^*) = \underbrace{f(f(\dots f(x^*)))}_{k\text{-mal}} \tag{2.4}$$

Die logistische Abbildung zeigt abhängig von r verschiedene Attraktortypen. In Abbildung 2.1 (b) sind die asymptotischen Zustände für $2 < r < 4$ eingetragen. Das System durchläuft eine Folge von Periodenverdopplungen bis in einen chaotischen Bereich, der immer wieder durch periodische und aperiodische Lösungen unterbrochen wird.

Für die Bifurkationspunkte, in denen eine Lösung mit doppelter Periode entsteht, gilt neben der Bedingung $f^{2k}(x^*) = x^*$ auch $\lambda^{2k} = -1$. (vgl. auch [26]) Damit lassen sich die aufeinander folgenden Bifurkationspunkte sukzessive berechnen¹. Die Intervalle mit Länge δ_k , in denen eine Lösung mit einer Periode k auftritt, werden immer kleiner. Mitchell Jay Feigenbaum hat darin eine besondere Gesetzmäßigkeit festgestellt [11]:

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{\delta_k}{\delta_{k+1}} = 4.6692016\dots \tag{2.5}$$

Dieser Grenzwert wird Feigenbaum-Konstante genannt.

¹Es handelt sich hier um ein zweidimensionales nichtlineares Gleichungssystem mit zwei Unbekannten, welches mit numerischen Verfahren gelöst werden kann.

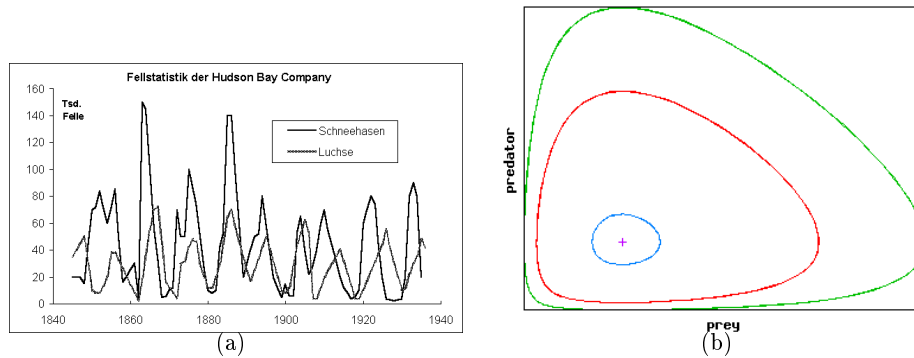


Abbildung 2.2: **Einfache Räuber-Beute Dynamik.** (a) Fellstatistik der Hudson Bay Company. [WWW-Quelle] (b) Phasenraum des Lotka-Volterra-Modells für verschiedene Anfangsbedingungen

2.3 Die Lotka-Volterra-Gleichungen

Alfred James Lotka und Vito Volterra formulierten 1925 und 1926 unabhängig voneinander die heute als Lotka-Volterra-Gleichungen bekannten Gesetze für ein einfaches Räuber-Beute-System [23, 40]:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (a_1 - b_{12}y)x \\ \dot{y} &= (a_2 - b_{21}x)y \end{aligned} \quad (2.6)$$

mit $a_1, b_{12} > 0$ und $a_2, b_{21} < 0$

Volterra hat versucht, periodische Schwankungen in Fischbeständen der Adria zu erklären. Lotka bezog sich auf Aufzeichnungen der Hudson's Bay Company, ein amerikanisches Unternehmen, das zu der Zeit mit Fellen handelte. Die Zahlen der angelieferten Felle von Schneehasen und Luchsen schwankten phasenverschoben mit einer Periode von ca. 7-10 Jahren (vgl. Abbildung 2.2 (a)). Da angenommen worden ist, dass die Anzahl Felle direkt mit den Populationsgrößen zusammenhing, stellte sich die Frage, wie diese Schwankungen zustande kamen. Die Lotka-Volterra-Gleichungen versuchen dieses Phänomen mit exponentiellem Wachstum der Beute, exponentiellem Aussterben des Räubers und einer Räuber-Beute Wechselwirkung mit konstanten Raten zu erklären.

Eine lineare Stabilitätsanalyse für die beiden Fixpunkte $(0, 0)$ und $(a_2/b_{21}, a_1/b_{12})$ ergibt für den trivialen Fixpunkt zwei reelle Eigenwerte mit unterschiedlichem Vorzeichen und für den nicht trivialen rein imaginäre Eigenwerte. Demnach

handelt es sich um eine instabile (Sattelpunkt) und eine strukturell instabile (Wirbel) Lösung (vgl. Abbildung 2.2 (b)).

Die für n interagierende Populationen verallgemeinerten Lotka-Volterra-Gleichungen sehen wie folgt aus:

$$\dot{x}_i = a_i x_i - \sum_{j=1}^n b_{ij} x_i x_j \quad (2.7)$$

2.4 Koexistenz konkurrierender Beutespezies

In Ökosystemen konkurrieren die verschiedenen Arten um die vorhandenen Ressourcen. Dieser Konkurrenzdruck ist für die evolutionäre Entwicklung spezieller Fähigkeiten mit verantwortlich, so dass die Arten ökologische Nischen einnehmen und ein Geflecht unterschiedlichster Beziehungen ausbilden.

Nach dem Gesetz von Gause [12] können zwei völlig gleich angepasste Arten nicht koexistieren. Koexistenz zweier Arten ist nur möglich, wenn die Arten unterschiedliche Nischen besetzen, in denen sie Vorteile gegenüber der anderen Art besitzen.

Dieses Prinzip läßt sich mathematisch anhand eines Lotka-Volterra-Modells zeigen. Mit $n = 2$, $a_i, b_{ij} > 0$ folgt aus Gleichung (2.6) ein Modell für zwei konkurrierende Spezies. Aus $\dot{x}_i = 0$ ergeben sich zwei charakteristische Geraden im Phasenraum, die Nullklinen. Die Nullkline der ersten Art schneidet die Achsen des Phasenraums bei $(\frac{a_1}{b_{11}}, 0)$ und $(0, \frac{a_1}{b_{12}})$. Die Nullkline der zweiten Art bei $(\frac{a_2}{b_{21}}, 0)$ und $(0, \frac{a_2}{b_{22}})$. Es gibt fünf qualitativ verschiedene Szenarien, die durch die Lage der Nullklinen zueinander bestimmt sind.

Im ersten Fall sind die Nullklinen echt parallel. Es gilt entweder $\frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}$ und $\frac{a_1}{b_{12}} < \frac{a_2}{b_{22}}$ oder umgekehrt $\frac{a_1}{b_{11}} > \frac{a_2}{b_{21}}$ und $\frac{a_1}{b_{12}} > \frac{a_2}{b_{22}}$ (letzte Variante vgl. Abbildung 2.3 (a)). Somit gibt es keinen gemeinsamen Gleichgewichtspunkt und Koexistenz ist nicht möglich.

Im zweiten Fall sind die Nullklinen identisch und es gilt $\frac{a_1}{b_{11}} = \frac{a_2}{b_{21}}$ und $\frac{a_1}{b_{12}} = \frac{a_2}{b_{22}}$ (vgl. Abbildung 2.3 (b)). Alle Punkte auf der Geraden sind Gleichgewichtspunkte, die abhängig von den Anfangsbedingungen angelaufen werden. Wenn das System von außen gestört wird, so dass es immer wieder den aktuellen Gleichgewichtspunkt verlässt, wird eine Art früher oder später aussterben. Damit wäre Koexistenz nur zufällig möglich und auf lange Sicht unrealistisch.

Im dritten Fall schneiden sich die Nullklinen genau in einem Punkt, der auf einer der beiden Achsen liegt (vgl. Abbildung 2.3 (c)). Somit beschreibt der

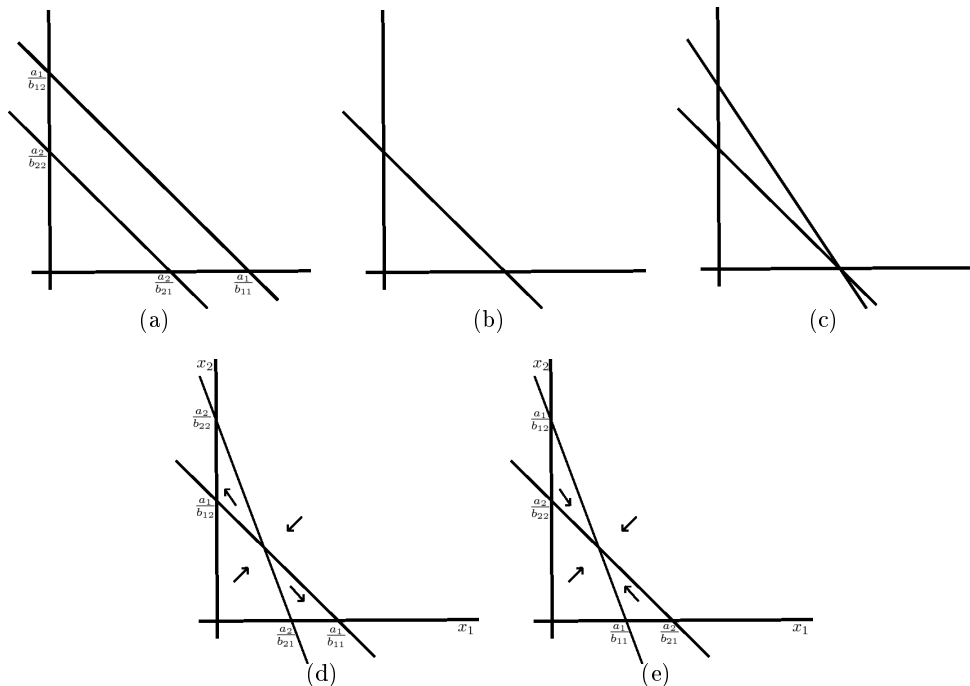


Abbildung 2.3: Nullklinen eines Lotka-Volterra-Modells für Konkurrenz zweier Arten.

einziges Gleichgewichtspunkt einen Zustand, in dem die eine Art ausstirbt und die überlebende Art ihre Kapazität $K_i := \frac{a_i}{b_{ii}}$ erreicht.

Im vierten Fall gibt es genau einen Fixpunkt mit $\frac{a_1}{b_{11}} > \frac{a_2}{b_{21}}$ und $\frac{a_1}{b_{12}} < \frac{a_2}{b_{22}}$. Da es sich hierbei um einen Sattelpunkt handelt, ist wiederum praktisch keine Koexistenz möglich. In Abbildung 2.3 (d) ist das Vektorfeld angedeutet. Daraus wird deutlich, dass die Art überleben wird, die zu Beginn überwiegt.

Im letzten Fall gibt es einen stabilen Gleichgewichtspunkt (Abbildung 2.3 (e)). Es gilt $\frac{a_1}{b_{11}} < \frac{a_2}{b_{21}}$ und $\frac{a_1}{b_{12}} > \frac{a_2}{b_{22}}$. Der Schnittpunkt der Nullklinen liegt bei $x_1 = \frac{a_1 b_{22} - a_2 b_{12}}{b_{11} b_{22} - b_{12} b_{21}}$ und $x_2 = \frac{a_2 b_{11} - a_1 b_{21}}{b_{11} b_{22} - b_{12} b_{21}}$. Damit der Gleichgewichtspunkt innerhalb des positiven Quadranten des Phasenraums liegt, muss gelten $b_{11} b_{22} > b_{12} b_{21}$. Diese Voraussetzung ist aber gerade dann erfüllt, wenn die intraspezifische Konkurrenz der Arten größer ist als die interspezifische Konkurrenz. Aus populationsbiologischer Sicht ist dies genau dann der Fall, wenn die Arten verschiedene Nischen besetzen und damit der interspezifischen Konkurrenz ausweichen (Überschneidung der Nischen nicht ausgeschlossen).

Die Einführung eines Räubers, der sich von den beiden Konkurrenten ernährt führt zu einem dreikomponentigen System, das sich wie folgt durch ein Lotka-Volterra-Modell beschreiben lässt [38]:

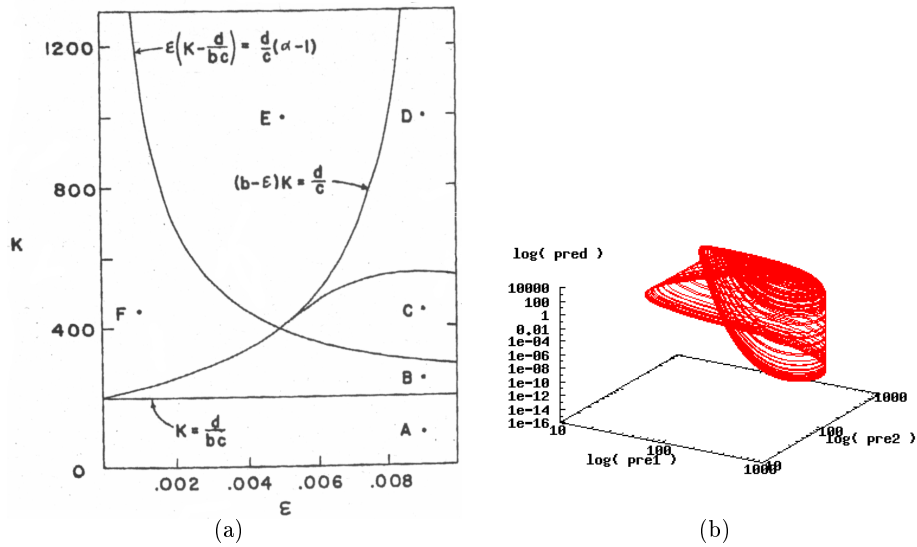


Abbildung 2.4: **Räuber-Beute-Modell mit zwei konkurrierenden Beute-Arten.** (a) Bifurkationsdiagramm Quelle: [38] (b) Chaotischer Attraktor mit $r = 1$, $K = 1000$, $b = 0.01$, $\alpha = 1.5$, $\epsilon = 0.009$, $c = -0.5$ und $d = 0$.

$$\dot{N}_1 = N_1 \left(r - \frac{r}{K} N_1 - \frac{r}{K} N_2 - bP \right) \quad (2.8)$$

$$\dot{N}_2 = N_2 \left(r - \frac{r}{K} \alpha N_1 - \frac{r}{K} N_2 - (b - \epsilon)P \right) \quad (2.9)$$

$$\dot{P} = P (cbN_1 + c(b - \epsilon)N_2 - d) \quad (2.10)$$

Beide Beute-Arten haben einen Vorteil gegenüber der anderen Art. Mit $\alpha > 1$ ist N_1 der bessere Konkurrent. Gleichzeitig ist N_1 die bevorzugte Beute. $\epsilon > 0$ ist ein Maß für diesen Nachteil gegenüber N_2 .

Abbildung 2.4 (a) zeigt ein von K und ϵ abhängiges Bifurkationsdiagramm für dieses System. In dem mit A gekennzeichneten Bereich ist die Kapazität, K , so gering, dass der Räuber ausstirbt. Ohne den Räuber ist der Vorteil von N_2 dahin und N_1 überlebt als einzige Population. Wenn die Kapazität noch nicht allzu hoch ist aber größer $\frac{d}{bc}$ (B), überlebt der Räuber nur mit geringer Dichte, so dass der Nachteil von N_1 weniger ins Gewicht fällt als der Vorteil und somit wieder nur N_1 überlebt. Im Gegensatz dazu überwiegt bei sehr hoher Kapazität (E) der Vorteil von N_2 , so dass N_1 ausstirbt. In Bereich F überlebt immer nur eine Beute-Spezies und der Räuber abhängig von den Anfangsbedingungen. In C halten sich die besonderen Eigenschaften der Beute-Spezies die Waage und alle

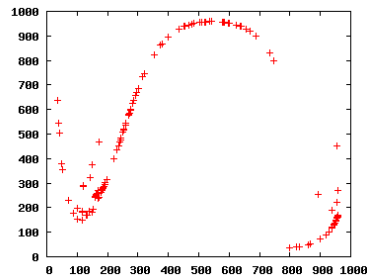


Abbildung 2.5: Nächste-Maxima-Abbildung eines dreikomponentigen Lotka-Volterra-Modells.

drei Populationen koexistieren in einem stabilen Gleichgewichtspunkt. Wird die Kapazität nun erhöht (D) fängt das System an, scheinbar irregulär zu oszillieren. (vgl. [38])

In jedem Fall können die Beute-Arten nur unter dem Einfluß des Räubers koexistieren. Somit wird das Gesetz von Gause eingehalten.

Die irregulären Oszillationen bei hohen Werten von K und ϵ sind eine besondere Eigenschaft des Systems. In Abbildung 2.4 (b) ist der zugehörige Attraktor zu sehen. Nächste-Maxima-Abbildungen (s. Abbildung 2.5) und ein positiver Lyapunov-Exponent bestätigen Michael E. Gilpin, der 1979 darauf hinwies, dass es sich hierbei um so genanntes Spiralartiges Chaos (*spiral chaos*) handelt [13]. Es ist gut die für seltsame Attraktoren typische Faltung zu erkennen, die in diesem Fall dem Rössler-Attraktor sehr ähnlich ist.

3 Experimentelle Indizien für die Relevanz nichtlinearer Modelle in der Populationsökologie

3.1 Reismehlkäfer

3.1.1 Übersicht

1997 hat ein interdisziplinäres Forscherteam zum ersten Mal experimentell die Relevanz nichtlinearer Modelle in der Populationsökologie untermauert [6, 8]. Das Team bestand aus zwei Populationsbiologen (Robert F. Costantino und Robert A. Desharnais), zwei Mathematikern (Jim Cushing und Shandelle Henson) und einem Statistiker (Brian Dennis).

Das Forschungsobjekt der „Beetles“ [WWW-Quelle] war *Tribolium castaneum*, der rotbraune Reismehlkäfer, aus der Familie der Schwarzkäfer. Es handelt sich hierbei um eine Art, die sich von Pflanzen und Faulstoffen ernährt und als Vorratsschädling bekannt ist [33]. In der Wissenschaft dient *Tribolium castaneum* als Modellorganismus¹, da die notwendigen Laborbedingungen leicht herzustellen und den natürlichen Lebensbedingungen sehr ähnlich sind.



Das Ziel der Arbeiten von Costantino *et al.* war weniger die Erforschung von *Tribolium castaneum* als die Beschreibung und Untersuchung nichtlinearer Phänomene in einem natürlichen System. Die Durchführung der Experimente fand auf der Basis eines mathematischen Modells statt. Aufgrund von Bifurkationsanalysen konnten die Laborbedingungen so eingestellt werden, dass die verschiedenen, von dem Modell vorhergesagten nichtlinearen Dynamiken experimentell bestätigt worden sind.

¹Im August 2005 fand an der Universität Göttingen ein internationales Treffen der *Tribolium*-Forscher statt. [WWW-Quelle]

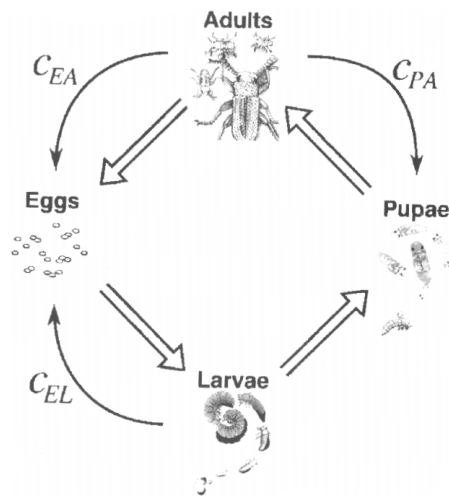


Abbildung 3.1: Lebenszyklus des rotbraunen Reismehlkäfers. Quelle: [7, S.38]

3.1.2 Das LPA-Modell

„The goal is to build as 'simple' a model as possible that 'works'.“
[7, S. 27]

Bei *Tribolium castaneum* handelt es sich um eine eierlegende Art. Die aus den Eiern schlüpfenden Tiere durchlaufen eine Metamorphose vom Larvenstadium über ein Puppenstadium zum erwachsenen Käfer. Ausschließlich die adulten Tiere sind geschlechtsreif und zur Fortpflanzung fähig. In Abbildung 3.1 ist der Lebenszyklus des Käfers dargestellt.

Da die Zählung der Eier in einem Experiment relativ zeitaufwendig wäre, werden nur die drei letzten Entwicklungsstadien im Modell berücksichtigt. Daraus ergibt sich der Name des Modells. LPA-Modell steht für Larvae-Pupae-Aadult-Modell.

Die erwachsenen Käfer und ihre Larven leben kannibalisch. Erwachsene Tiere fressen Eier, Puppen, Larven und unreife erwachsene Tiere. Larven fressen Eier, kleine Larven, Puppen und unreife erwachsene Tiere. In das Modell gehen nur die dominanten kannibalischen Beziehungen ein (vgl. Abbildung 3.1).

Das nichtlineare, demographische, deterministische LPA-Modell besteht aus drei Differenzgleichungen:

$$L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{el}L_t - c_{ea}A_t) \quad (3.1)$$

$$P_{t+1} = (1 - \mu_l)L_t \quad (3.2)$$

$$A_{t+1} = P_t \exp(-c_{pa}A_t) + (1 - \mu_a)A_t \quad (3.3)$$

L_t , P_t und A_t sind die Konzentrationen der Larven, der Puppen und der Erwachsenen zu einem festen Zeitpunkt t . Die beiden Exponentialausdrücke in (3.1) und (3.3) ergeben sich aus den Wahrscheinlichkeiten, dass ein Ei bzw. eine Larve unter dem kannibalischen Einfluss der anderen Entwicklungsstadien einen Zeitschritt überlebt [7, S. 33ff]. Für die Puppen gibt es keine Sterblichkeitsrate μ_p , da ohne Kannibalismus so gut wie alle Puppen überleben [7, S. 35].

Der Kannibalismus wird als alleiniger Beitrag zur Nichtlinearität angenommen. Ohne die Berücksichtigung der kannibalischen Lebensweise bliebe das Modell rein linear.

Die zeitliche Entwicklung der Konzentrationen in den drei Entwicklungsstadien ist durch die deterministischen Gleichungen eindeutig festgelegt. Die asymptotische Dynamik hängt von der Wahl der Parameter ab.

Die Wahl der Parameter ist in einem hochdimensionalen Parameterraum besonders schwierig. Eine intuitive Einschätzung der relevanten Bereiche ist zumeist nicht möglich und würde die biologische Relevanz der Analysen in Frage stellen. Da die Analyse von nichtlinearen Systemen nicht völlig automatisiert werden kann, ist eine visuelle Analyse oft nicht zu umgehen und eine systematische Analyse vieler Parameterkonstellationen aufgrund des hohen Zeit- aber auch Rechenaufwands ebenfalls keine Lösung.

Costantino *et al.* haben die Parameter für eine erste Analyse des LPA-Modells gewählt, indem sie eine stochastische Version des Modells an Daten aus vorherigen Experimenten [9] angepasst („gefittet“) haben.

3.1.3 Das stochastische LPA-Modell und Maximum-Likelihood-Parameterschätzer

Da ein deterministisches Modell ein natürliches System niemals vollständig beschreiben kann, ist die Einbeziehung von stochastischen Prozessen in das Modell eine Voraussetzung für realistische Ergebnisse. Die Unsicherheit des Modells wird von extrinsischen und intrinsischen Faktoren verursacht.

Bei Systemen aus dem Bereich der Ökologie und somit der Populationsökologie handelt es sich ausnahmslos um offene Systeme. Deshalb gibt es immer eine Umwelt, die von außen auf das System einwirkt. Da die deterministische Modellierung dieser extrinsischen Faktoren praktisch unmöglich ist, haben Costantino *et al.* die Gleichungen (3.1), (3.2) und (3.3) um stochastische Terme erweitert:

$$L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{el}L_t - c_{ea}A_t) \exp(E_{1t}) \quad (3.4)$$

$$P_{t+1} = (1 - \mu_l)L_t \exp(E_{2t}) \quad (3.5)$$

$$A_{t+1} = [P_t \exp(-c_{pa}A_t) + (1 - \mu_a)A_t] \exp(E_{3t}) \quad (3.6)$$

E_{1t} , E_{2t} und E_{3t} sind Zufallsvariablen aus einer $(0, \Sigma)$ -Normalverteilung. Costantino *et al.* haben die Parameter $\theta = \{b, c_{el}, c_{ea}, \mu_l, c_{pa}, \mu_a\}$ und die Parameter aus der Kovarianz-Matrix Σ mit Hilfe des Maximum-Likelihood-Verfahrens als erstes mit dem Datensatz von Desharnais (1979) geschätzt. Ausgehend von diesen Parameterschätzern haben sie in benachbarten Bereichen des Parameterraumes nach qualitativen Änderungen in der Dynamik des deterministischen LPA-Modells gesucht, um Parameterkonstellationen für weitere Experimente festzulegen.²

Intrinsische Faktoren für die Unsicherheit deterministischer Modelle sind in der individuellen Variabilität von demographischen Parametern zu suchen. Dazu zählen z.B. die Sterblichkeitsraten μ_l und μ_a , die nicht für jedes Individuum für alle Zeiten gleich sein werden. Deshalb müssen vor allem für kleine Populationen intrinsische Faktoren berücksichtigt werden. Costantino *et al.* haben auch diese Quelle der Unsicherheit modelliert. An dieser Stelle sei lediglich auf den Abschnitt „Demographic Variability“ in [7] hingewiesen.

Für die Verknüpfung von Modell und Daten wäre die Einbeziehung möglicher Messfehler in das Modell notwendig. In den Experimenten von Costantino *et al.* sind Fehler dieser Art zu vernachlässigen [7, S. 24].

3.1.4 Bifurkationen des deterministischen LPA-Modells

Die Fixpunkte des LPA-Modells erfüllen die folgenden Gleichungen:

²Die daraus entstandenen Datensätze weisen sehr ähnliche ML-Schätzer auf wie der Datensatz von Desharnais.

	b	c_{el}	c_{ea}	μ_l	c_{pa}	μ_a
ML-Schätzer	7.876	0.01385	0.01114	0.1613	0.004348	0.004210

Tabelle 3.1: **ML-Parameterschätzer für das LPA-Modell.** Quelle : [7, S. 86]

$$L = bAexp(-c_{el}L - c_{ea}A) \quad (3.7)$$

$$P = (1 - \mu_l)L \quad (3.8)$$

$$A = Pexp(-c_{pa}A) + (1 - \mu_a)A \quad (3.9)$$

Eine triviale Lösung dieses Gleichungssystems ist der Nullpunkt. Weitere Lösungen finden sich durch Umstellen des Gleichungssystems. Aus (3.9) folgt $P = \mu_a A exp(c_{pa}A)$. Durch Einsetzen in (3.8) folgt $L = -\frac{\mu_a A exp(c_{pa}A)}{\mu_l - 1}$ und damit durch Einsetzen in (3.7)

$$-\frac{\mu_a A exp(c_{pa}A)}{\mu_l - 1} = bAexp(-c_{ea}A + \frac{c_{el}\mu_a A exp(c_{pa}A)}{\mu_l - 1}) \quad (3.10)$$

Damit läßt sich für den Parametersatz aus Tabelle 3.1 mit dem Verfahren von Newton [35, S. 256ff] numerisch eine weitere Lösung ermitteln:

$$(L^*, P^*, A^*)^t \approx (17.05, 14.30, 459.85)^t \quad (3.11)$$

Die Nichtexistenz einer dritten Lösung soll hier lediglich visuell angedeutet werden. (vgl. 3.2) Ein Beweis bleibt aus.

Auf diese Weise können die Fixpunkte abhängig von den Modell-Parametern berechnet werden. Die Dynamik des Systems hängt von der Stabilität der Fixpunkte ab, die wiederum von den Eigenwerten der Jacobi-Matrix

$$\begin{pmatrix} -c_{el}bAexp(-c_{el}L - c_{ea}A) & 0 & b(1 - c_{ea}A)exp(-c_{el}L - c_{ea}A) \\ 1 - \mu_l & 0 & 0 \\ 0 & exp(-c_{pa}A) & -c_{pa}Pexp(-c_{pa}A) + 1 - \mu_a \end{pmatrix}$$

abhängig ist. Bifurkationen können bei Vorzeichenwechsel der Eigenwerte auf-

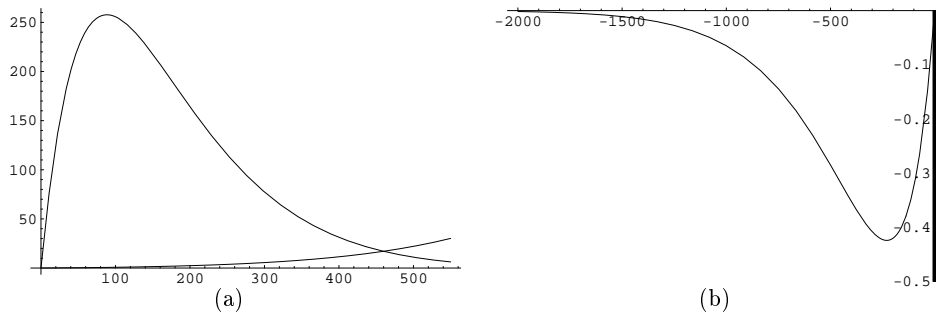


Abbildung 3.2: **Die linke und rechte Seite der Gleichung (3.10).** Die Teilabbildung (a) zeigt die beiden Seiten der Gleichung als Funktionen von A im positiven Quadranten. Teilabbildung (b) zeigt die beiden Seiten der Gleichung für negative Werte von A . Die rechte Seite ist verdickt gezeichnet, da sie sonst wegen des steilen Anstiegs in diesem Plot nicht zu erkennen gewesen wäre. (Mathematica)

treten oder wenn einer der Eigenwerte den Wert -1 annimmt [7, S. 44f].

Mit diesem Wissen lassen sich Bifurkationen sich im diskretisierten Parameter-raum kennzeichnen. Teilabbildung 3.3 (a) zeigt durch Bifurkationen getrennte Bereiche unterschiedlicher Attraktor-Typen des deterministischen LPA-Modells. μ_a und c_{pa} sind fest, die weiteren Parameter entsprechen den ML-Schätzern aus Tabelle 3.1. Teilabbildung 3.3 (b) zeigt, welche verschiedenen Attraktor-Typen bei relativ hohen Werten von μ_a abhängig von c_{pa} auftreten können.

3.1.5 Experimente

Die Experimente sind bei 32°C und einer relativen Feuchtigkeit von 55% durchgeführt worden. Unter diesen Bedingungen schlüpfen die Larven nach 2-4 Tagen aus den Eiern, verpuppen sich nach durchschnittlich 14 Tagen und verbleiben in dem Puppenstadium weitere 14 Tage. Deshalb haben Costantino *et al.* den Abstand zwischen den Zählungen der Individuenzahlen in den drei Entwicklungsstadien auf 14 Tage gesetzt.

Das Ziel der Experimente war, die durch die Bifurkationsanalysen vorausgesagten Dynamiken zu bestätigen. Dazu haben Costantino *et al.* die Sterblichkeitsrate der ausgewachsenen Käfer μ_a und die Rate c_{pa} , die die Anzahl der zum dritten Entwicklungsstadium hinzukommenden jungen Erwachsenen beeinflusst, künstlich den Werten aus der Bifurkationsanalyse angepasst, indem sie jedes Mal nach Ablauf von 14 Tagen entsprechend Individuen hinzugegeben

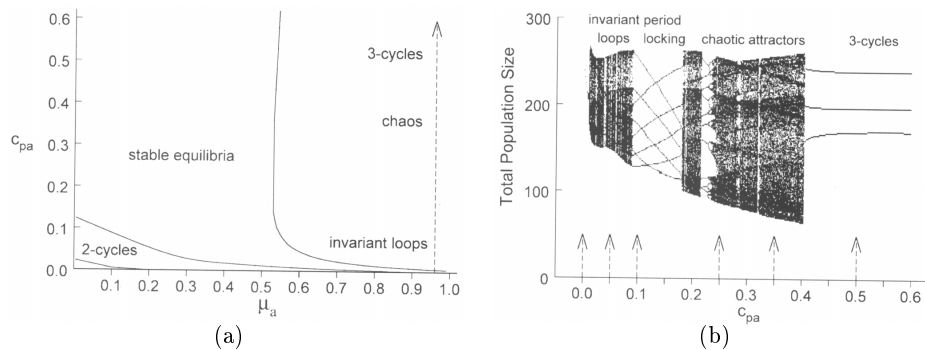


Abbildung 3.3: **Bifurkationsdiagramme des deterministischen LPA-Modells in Parameterbereichen mit irregulären Oszillationen.** Quelle: [7, S. 104]

oder herausgenommen haben.

3.1.6 Verknüpfung von Modell und Daten

Der Vergleich der Simulationen mit den Daten hat eine sehr gute Übereinstimmung ergeben [6, 8]. Die Bifurkationen in dem Modell-System konnten durch die Experimente bestätigt werden. Da die Daten nicht nur qualitativ sondern auch quantitativ gut mit den Vorhersagen übereinstimmen, läßt sich schlussfolgern, dass die Populationsdynamik von *Tribolium castaneum* unter Laborbedingungen durch nichtlineare Wechselwirkungen innerhalb des Systems bestimmt wird. Die komplexe Dynamik kann durch einfache Gesetze beschrieben werden. Fluktuationen sind nicht ausschließlich in einer unsicheren Umwelt zu suchen.

3.2 Mikrobielles Chaos

3.2.1 Bakterien und Wimperntierchen

Der Räuber des von Becks et al. [1] untersuchten Nahrungsnetzes heißt *Tetrahymena pyriformis* (s. Abbildung 3.4 (c)). Dabei handelt es sich um ein Wimperntierchen das im Durchschnitt $85 \mu\text{m}$ lang und $22 \mu\text{m}$ breit ist. Nach der klassischen Klassifizierung der Lebewesen werden diese Einzeller aufgrund ihrer Morphologie dem Reich der Protisten zugeordnet. Protisten sind Eukaryoten, die nicht zum Reich der Tiere, Pflanzen oder Pilze gehören. Die phylogenetische Klassifizierung hebt diese strikte Differenzierung auf und zeigt die evolutionäre, gemeinsame Abstammung der Arten. Wimperntierchen können

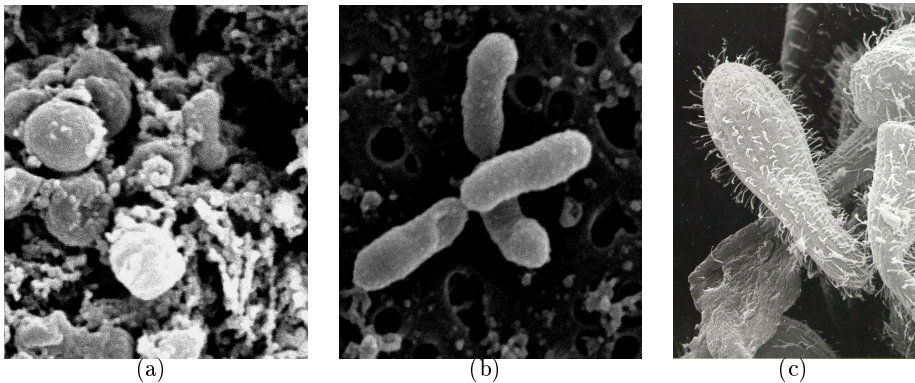


Abbildung 3.4: **Zwei Bakterien und ein Wimperntierchen.** Die Größenverhältnisse stimmen nicht überein - siehe Text. (a) *Brevundimonas* (b) *Pedobacter* (c) *Tetrahymena pyriformis* [WWW-Quelle]

sich asexuell durch Mitose und Cytokinese vermehren. Da diese ungeschlechtliche Vervielfältigung ihrer Erbinformationen ziemlich fehlerhaft ist, tauschen Wimperntierchen spätestens nach ca. 200 Generationen [WWW-Quelle] Erbmaterial mit Artgenossen aus. Bei diesem Prozess, der Konjugation genannt wird, werden lediglich Informationen ausgetauscht, es kommt nicht unmittelbar zur Vermehrung. Die Außenmembran ist mit kleinen, beweglichen Zellfortsätzen, Cilien, bedeckt. Diese dienen der Fortbewegung und dem Herbeistrudeln von Nahrungsteilchen. Wimperntierchen ernähren sich von kleineren Organismen, wie z.B. von Bakterien und Algen, und von totem organischem Material (Detritus).

Bei den Beute-Spezies handelt es sich um die Bakterienarten *Pedobacter* und *Brevundimonas* (s. Abbildung 3.4 (a) und (b)). *Pedobacter* ist ein stäbchenförmiges Bakterium (Bazillus) vom Stamm *Cytophaga-Flexibacter*, $2\ \mu\text{m}$ lang und $1\ \mu\text{m}$ breit. *Brevundimonas* ist kugelförmig (Kokkus) mit einem Durchmesser von $2.5\ \mu\text{m}$ und gehört zu dem Stamm α -Proteobacteria. Beide Arten sind chemoheterotroph; d.h. Energie- und Kohlenstoffquelle für das Zellwachstum bilden organische Moleküle. Bakterien gehören zu den Prokaryoten. Die Erbinformationen liegen nicht wie bei den Eukaryoten in einem Zellkern vor sondern sind „als ein Gewirr von Fasern in der Nucleotidregion konzentriert“ [5, S. 632]. Sie sind Einzeller und vermehren sich ausschließlich durch Zweiteilung.

Es wird angenommen, dass *Pedobacter* auf der einen Seite aufgrund einer besseren Fitness der überlegene Konkurrent, auf der anderen Seite die bevorzugte Beute ist [1]. Der Räuber kann bei hohen Verdünnungsraten (siehe 3.2.2) ohne Beute nicht überleben [1].

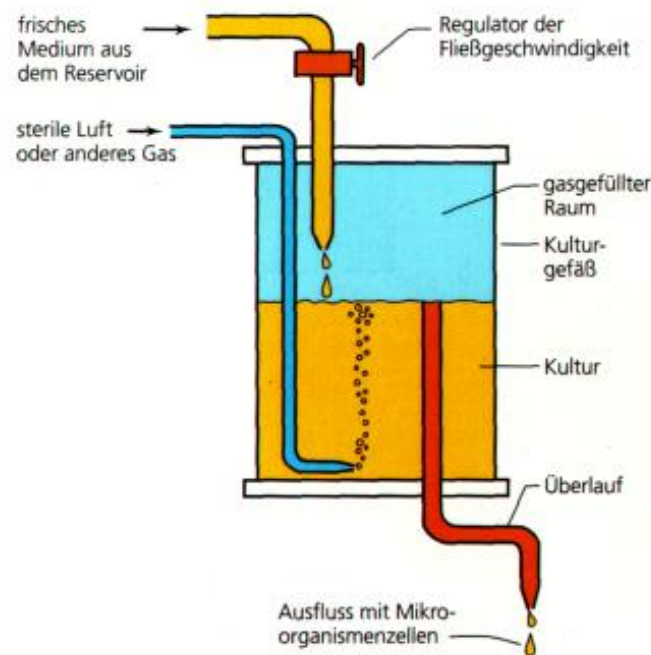


Abbildung 3.5: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus. [WWW-Quelle]

3.2.2 Versuchsbeschreibung

Becks et al. [1] haben die Populationsdynamik eines aus Mikroorganismen bestehenden Räuber-Beute-Systems experimentell untersucht. Dabei sind *Pedobacter*, *Brevundimonas* und *Tetrahymena pyriformis* in einem Chemostat ständig mit einem Nährstoffgemisch aus Hefeextrakt und Proteose Peptone versorgt worden.

In Abbildung 3.5 ist der Versuchsaufbau schematisch dargestellt. Im Gegensatz zum batch-Verfahren, bei dem Mikroorganismen auf einem Nährboden kultiviert werden, handelt es sich bei dem hier angewendeten Verfahren um eine kontinuierliche Kultur. Die Mikroorganismen befinden sich in einem Kulturgefäß, das mit einer nährstoffhaltigen Flüssigkeit und einem sterilen Gas gefüllt ist. Die Zufuhr von weiterem Gas unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche bewirkt die Durchmischung der Kultur. Des Weiteren wird dem System kontinuierlich frische, sterile Nährflüssigkeit zugeführt. Die Fließgeschwindigkeit wird Verdünnungsrate, D , genannt und üblicherweise mit einer Pumpe reguliert. Ein Überlauf sorgt für ein konstantes Volumen der Kultur, so dass die Zulaufmenge der Ablaufmenge entspricht. Der Versuchsaufbau wird Chemostat genannt.

Der beschriebene Versuch ist mit verschiedenen Verdünnungsraten (siehe Ab-

bildung 3.6) durchgeführt worden. Es sind täglich mit sterilen Spritzen aus der Mitte des Kulturgefäßes Proben entnommen worden. Die Länge der Messreihen ist durch Kontamination und anderen technischen Problemen beschränkt. Das System unterliegt wegen der schnellen Fortpflanzung der Organismen (ca. 8 Generationen pro Tag) evolutionären Effekten, die berücksichtigt werden müssen, wenn stationäre Daten produziert werden sollen [1].

3.2.3 Ergebnisse

Die Versuche von Becks et al. [1] sind für $D = 0.90, 0.75, 0.50$ und $0.45 d^{-1}$ durchgeführt worden. Die Ergebnisse sind in Abbildung 3.6 (a)-(i) zu sehen. In einem Fall ist nach dreißig Tagen von einer Verdünnungsrate von $0.50 d^{-1}$ auf einen Wert von $0.75 d^{-1}$ umgeschaltet worden (s. Teilabbildung (c)).

Das System verhält sich abhängig von der Verdünnungsrate ganz unterschiedlich. Bei einer hohen Verdünnungsrate von $0.90 d^{-1}$ stirbt der unterlegene Konkurrent, *Brevundimonas*, nach wenigen Tagen aus. *Pedobacter* und *Tetrahymena pyriformis* erreichen eine stabile Gleichgewichtslage. Da aufgrund der hohen Verdünnungsrate die Konzentration der Räuberpopulation etwas niedriger als in den übrigen Fällen ist, kann *Brevundimonas* möglicherweise den Vorteil gegenüber *Pedobacter* nicht ausspielen und die bessere Fitness von *Pedobacter* überwiegt.

Bei einer Verdünnungsrate von $0.75 d^{-1}$ halten sich die Vor- und Nachteile der Bakterien die Waage und es kommt zur Koexistenz aller drei Spezies in einer stabilen Gleichgewichtslage. Mit einer anfänglichen Rate von $0.50 d^{-1}$ wird nach kurzem Übergangverhalten ebenfalls eine Gleichgewichtslage erreicht, sobald die Rate nach dreißig Tagen auf $0.75 d^{-1}$ umgestellt wird. Diese unterscheidet sich quantitativ, indem der Räuber eine höhere Konzentration erreicht und die Beute-Spezies eine niedrigere erreichen als in dem vorherigen Versuch. Becks et al. erklären diesen Unterschied mit einer möglichen evolutionären Verschiebung [1].

Mit $D = 0.50 d^{-1}$ läuft das System keinen einfachen Gleichgewichtspunkt an. Stattdessen sind irreguläre Oszillationen zu beobachten.

Aus einer noch niedrigeren Verdünnungsrate von $0.45 d^{-1}$ ergeben sich reguläre Oszillationen (s. Abbildung 3.6 (h) und (i)). In beiden Versuchen ergibt sich eine Periode von ca. 4 Tagen. Das Niveau ist in beiden Fällen sehr ähnlich: Der Mittelwert ist gleich 334722 bzw. 338365 und die Standardabweichung beträgt 252993 bzw. 228871.

EXPERIMENTELLE INDIZIEN FÜR DIE RELEVANZ NICHTLINEARER MODELLE
IN DER POPULATIONSDÖKOLOGIE

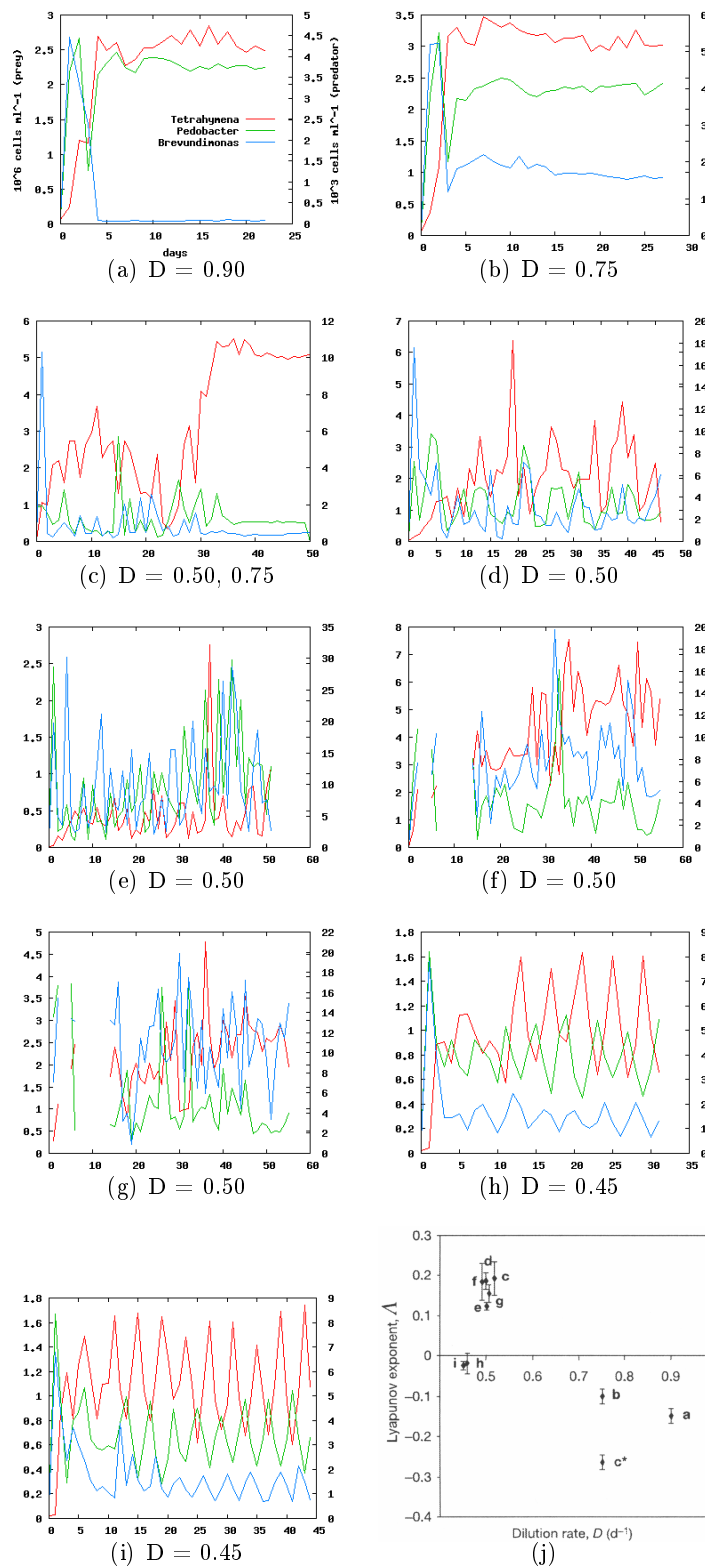


Abbildung 3.6: **Ergebnisse aus den Chemostat-Experimenten.** Die Skalierung und Legende von Teilabbildung (a) gilt für die Teilabbildungen (b)-(i) gleichermaßen. (j) Quelle: [1]

Die maximalen Lyapunov-Exponenten bestätigen die intuitive Interpretation der Ergebnisse [1]. Für $0.90 d^{-1}$ und $0.75 d^{-1}$ ergeben sich negative Exponenten. Dies deutet auf exponentielle Konvergenz hin. Der Lyapunov-Exponent für $D = 0.45 d^{-1}$ ist nahe Null. Das entspricht der Vorstellung vom Verhalten benachbarter Trajektorien im Einflussbereich eines periodischen Orbits.

Der Lyapunov-Exponent für eine Verdünnungsrate von $0.50 d^{-1}$ ist positiv. Dies ist ein starker Hinweis auf deterministisches Chaos in dem untersuchten Räuber-Beute-System.

Die Lyapunov-Exponenten sind in Abbildung 3.6 (j) abhängig von D zusammengefasst.

Bei der Interpretation der Ergebnisse ist die geringe Länge der Zeitreihen nicht zu vernachlässigen. Im nächsten Kapitel soll der Versuch unternommen werden, die Daten mit einem Modell zu verknüpfen, dass die Ergebnisse wenn möglich nicht nur quantitativ bestätigt. Insbesondere das chaotische Verhalten bei mittleren Verdünnungsraten ließe sich erst mit einem vorhersagefähigem Modell von stochastischen Prozessen oder Übergangsverhalten unterscheiden.

4 Modellansatz für ein Räuber-Beute-Nahrungsnetz mit zwei konkurrierenden Beutepopulationen in einem Chemostat

4.1 Chemostat-Modell

An dieser Stelle soll ein Chemostat-Modell für die Kultivierung einer einzigen Bakterien-Population vorgestellt werden. Da sich Bakterien durch Zweiteilung vermehren und die Größe der Population in einem Chemostat durch das Substrat als limitierenden Faktor nach oben hin beschränkt ist, liegt die kontinuierliche logistische Gleichung als Wachstumsgesetz nahe. Da die Parameter dieser Gleichung, die intrinsische Wachstumsrate und die Kapazität, für eine bestimmte Spezies nicht bestimmbar sind [28, S.26], ist für die quantitative Analyse und Vorhersage ein Modell mit biologisch relevanten Parametern notwendig. Jacques Lucien Monod hat 1950 ein solches Modell eingeführt [28, S.27]:

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{x}{Y}\mu(s) \quad (4.1)$$

$$\frac{dx}{dt} = x\mu(s) - Dx \quad (4.2)$$

Dabei ist s die Substratkonzentration im Chemostat und s_0 die Konzentration im Nährstoffreservoir. Die zeitabhängige Änderung der Bakterien-Dichte x wird durch die zweite Gleichung beschrieben. Der Verlust an Substrat und Bakterien ist abhängig von der Verdünnungsrate D und den momentanen Konzentrationen. Dem System wird kontinuierlich abhängig von s_0 und D Substrat hinzugefügt. Die Wachstumsfunktion $\mu(s)$ geht mit einer Effektivitätsrate Y in die

erste Gleichung ein. Y gibt an, wie viel Biomasse pro Einheit aufgenommenen Substrats aufgebaut wird.

Die Wachstumsfunktion entspricht der Michaelis-Menten-Kinetik, ist aber unabhängig von den Arbeiten von Michaelis und Menten von Monod in Folge vieler Versuche entwickelt worden [28, S.23ff] und wird in diesem Zusammenhang auch Monod-Kinetik genannt:

$$\mu(s) = \frac{\mu_s s}{K_s + s} \quad (4.3)$$

μ_s ist die maximale Wachstumsrate und K_s die Substratkonzentration, bei der die halbe maximale Wachstumsrate erreicht wird.

Die Verdünnungsrate und die Nährstoffkonzentration im Reservoir sind Parameter, die durch den Versuchsaufbau festgelegt werden. Die Variation dieser Steuerparameter eignet sich dazu, verschiedene Umweltbedingungen zu simulieren.

Y , μ_s und K_s sind interne Systemparameter, die in erster Linie von der untersuchten Bakterienart abhängen. Zumindest Y ist auch abhängig von D [28, S.33ff] und somit keine konstante Eigenschaft der kultivierten Art.

Aus den Substitutionen $t =: \tau \hat{t}$, $s =: \varsigma \hat{s}$, $x =: \chi \hat{x}$, $D =: \frac{1}{\hat{t}}$, $K_s =: \hat{s}$, $Y =: \frac{\alpha_1 \hat{x}}{\hat{s}}$, $\mu_s =: \frac{\alpha_1}{\hat{t}}$ und $s_0 =: \alpha_2 \hat{s}$ ergibt sich die dimensionslose Form der Gleichungen (4.1) und (4.2):

$$\frac{d\varsigma}{d\tau} = \alpha_2 - \varsigma - \frac{\varsigma\chi}{1 + \varsigma} \quad (4.4)$$

$$\frac{d\chi}{d\tau} = \alpha_1 \frac{\varsigma\chi}{1 + \varsigma} - \chi \quad (4.5)$$

Es gibt zwei stationäre Lösungen: $(\varsigma_1^*, \chi_1^*) = (\alpha_2, 0)$ und $(\varsigma_2^*, \chi_2^*) = (\frac{1}{\alpha_1 - 1}, \alpha_1(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}))$. Daraus ergeben sich die Bedingungen $\alpha_1 > 1$ und $\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1} \Leftrightarrow \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1 + \alpha_2} > 1$ für eine sinnvolle Wahl der Parameter. Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix für den trivialen Fall sind $(-1, \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1 + \alpha_2} - 1)$. Da $\frac{\alpha_1 \alpha_2}{1 + \alpha_2} - 1 > 0$, ist $(\varsigma_1^*, \chi_1^*)$ nicht stabil. Das Hurwitz-Kriterium [24] gibt Aufschluss über die Stabilität der nicht trivialen Lösung: Die Determinante der Jacobi-Matrix ist in diesem Fall gleich $\frac{\chi_2^*}{(\varsigma_2^* - 1)^2} > 0$ und die Spur der Matrix ist $-\frac{\chi_2^*}{(\varsigma_2^* - 1)^2} - 1 < 0$. Des Weiteren gilt $\frac{1}{4}(-\frac{\chi_2^*}{(\varsigma_2^* - 1)^2} - 1)^2 - \frac{\chi_2^*}{(\varsigma_2^* - 1)^2} = (\frac{\chi_2^*}{(\varsigma_2^* - 1)^2} - 1)^2 > 0$. Daraus folgt, dass $(\varsigma_2^*, \chi_2^*)$ ein stabiler Knoten ist.

Dieses einfache Verhalten einer einzelnen Population in einem Chemostat kann ausgenutzt werden, um möglichst effektiv (χ_1^* maximal) und mit konstanter Erntrate (abhängig von D) einen Mikroorganismus oder dessen Nebenprodukte herzustellen.

4.2 Irreguläre Oszillationen in einer Räuber-Beute-Nahrungskette

Der nächste Schritt hin zu einem Chemostat-Modell für ein Räuber-Beute-System mit zwei konkurrierenden Beute-Spezies ist die Erweiterung des Chemostat-Modells von Monod um eine weitere Differentialgleichung:

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{b}{Y}\mu(s) \quad (4.6)$$

$$\frac{db}{dt} = b\mu(s) - Db - \phi(b)r \quad (4.7)$$

$$\frac{dr}{dt} = E\phi(b)r - Dr \quad (4.8)$$

r sei hier der Räuber und b die Beute. Die Fangrate $\phi(b)$ sei vom Holling-Typ II:

$$\phi(b) = \frac{\mu_b b}{K_b + b} \quad (4.9)$$

E ist analog zu Y eine Effektivitätsrate, die angibt, wie viel Biomasse pro Einheit verzehrter Beute vom Räuber aufgebaut wird. Wegen $s = s_0 - \frac{b}{Y} - \frac{r}{YE}$ läßt sich Gleichung (4.6) eliminieren, so dass das System auf zwei gewöhnliche Differentialgleichungen reduziert wird. Da zweidimensionale, autonome Systeme gewöhnlicher Differentialgleichungen nach dem Theorem von Poincaré-Bendixson kein deterministisches Chaos aufweisen können, sind nur einfache Attraktoren zu erwarten. Des Weiteren entspricht die Systemdynamik abhängig von D und s_0 nicht den aus Experimenten gewonnenen Erwartungen (s. [27]).

Die Einführung von Sterberaten für r und b führt dazu, dass das System nicht mehr reduziert werden kann:

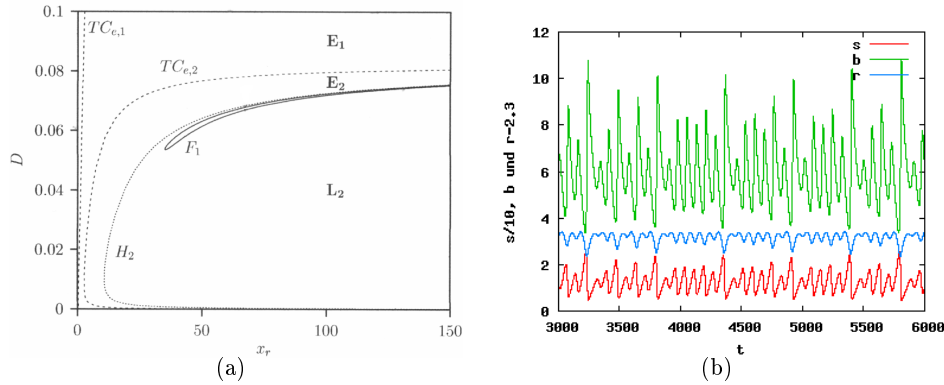


Abbildung 4.1: Bifurkationsdiagramm und Zeitplot eines RBS-Modells. (a) Quelle: [19]

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{b}{Y}\mu(s) \quad (4.10)$$

$$\frac{db}{dt} = \mu(s) - Db - \phi(b)r - M_1b \quad (4.11)$$

$$\frac{dr}{dt} = E\phi(b)r - Dr - M_2r \quad (4.12)$$

Mit $M_1, M_2 > 0$ wird die Effizienz des Räubers bei kleiner Beutepopulation verringert [27]. Das System weist in Abhängigkeit von D und s_0 komplexe Verhaltensweisen auf. In Abbildung 4.1 (a) ist ein entsprechendes Bifurkationsdiagramm zu sehen. Zwischen den Kurven $TC_{e,1}$ und $TC_{e,2}$ überlebt nur die Beute. Rechts von $TC_{e,2}$ kommt es zur Koexistenz. Zwischen $TC_{e,2}$ und H_2 gibt es ein stabiles Gleichgewicht. Rechts von H_2 bestimmt ein stabiler Grenzzyklus die Dynamik. Innerhalb von F_1 kommt es über Periodenverdopplungen zu deterministischem Chaos [19].

Abbildung 4.1 (b) zeigt den Zeitverlauf des Systems mit Parametern innerhalb des chaotischen Bereichs des Bifurkationsdiagramms ($s_0 = 75 \text{ mg dm}^{-3}$, $D = 0.06905 \text{ h}^{-1}$, $Y = 0.4$, $E = 0.36$, $\mu_s = 0.5 \text{ h}^{-1}$, $\mu_b = 0.25 \text{ h}^{-1}$, $K_s = 8 \text{ mg dm}^{-3}$, $K_b = 1 \text{ mg dm}^{-3}$, $M_1 = 0.025 \text{ h}^{-1}$, $M_2 = 0.0075 \text{ h}^{-1}$). Mit einer Verzögerung von 1 und einer Einbettungsdimension zwischen 4–6 ergibt sich für die Simulationsdaten von Abbildung 4.1 (b) ein Lyapunov-Exponent von ungefähr $1 > 0$. Dies bestätigt die Annahme, dass es sich um deterministische Chaos handelt.

4.3 Modellansatz für ein Räuber-Beute-Nahrungsnetz mit zwei konkurrierenden Beutepopulationen

Es gibt verschiedene Möglichkeiten aus dem im vorherigen Abschnitt beschriebenen Modell einen Modellansatz für ein Räuber-Beute-Nahrungsnetz mit zwei konkurrierenden Beutepopulationen zu entwickeln. Vayenas et al. [39] haben folgende Variante vorgeschlagen:

$$\nu(b_1, b_2) = \frac{\mu_b(E_1 b_1 + E_2 b_2)}{L + E_1 b_1 + E_2 b_2} \quad (4.13)$$

Die spezifische Wachstumsrate des Räubers hängt von einer gewichteten Summe der Beute-Spezies ab. Das besondere an dieser Formulierung ist, dass die Sättigungskonstanten, K_{b_1} und K_{b_2} , von den Effektivitätsraten, E_i , abhängen:

$$K_{b_i} = \frac{L - E_j b_j}{E_i} \quad \text{mit } i, j \in \{1, 2\} \quad \text{und } i \neq j \quad (4.14)$$

Wenn die Sättigungskonstanten in Experimenten mit jeweils einer Beute-Art bestimmt worden sind, ist der Parameter L so zu wählen, dass die Bedingung $K_{b_i} = \frac{L}{E_i}$ erfüllt wird. Es ist jedoch zweifelhaft, ob in realen Systemen $E_1 K_{b_1} = E_2 K_{b_2}$ gilt. Für eine mathematische Analyse des Systems ist diese Vereinfachung jedoch von Vorteil.

Das gesamte System ergibt sich aus (4.13) wie folgt:

$$\frac{ds}{dt} = D(s_0 - s) - \frac{b_1}{Y_1} \mu_1(s) - \frac{b_2}{Y_2} \mu_2(s) \quad (4.15)$$

$$\frac{db_1}{dt} = b_1 \mu_1(s) - D b_1 - \phi_1(b_1, b_2) r \quad (4.16)$$

$$\frac{db_2}{dt} = b_2 \mu_2(s) - D b_2 - \phi_2(b_1, b_2) r \quad (4.17)$$

$$\frac{dr}{dt} = \nu(b_1, b_2) r - D r \quad (4.18)$$

Die Wachstumsfunktionen der Beute-Spezies sind wieder vom Monod-Typ:

$$\mu_i = \frac{\mu_{s_i} s}{K_{s_i} + s} \quad (4.19)$$

Aus der Bedingung $\nu(b_1, b_2) = E_1 \phi_1(b_1, b_2) + E_2 \phi_2(b_1, b_2)$ ergeben sich die spezifischen Fressraten:

$$\phi_i = \frac{v_m b_i}{L + E_1 b_1 + E_2 b_2} \quad (4.20)$$

Dieses Differentialgleichungssystem hat zehn Parameter. Davon sind D und s_0 Kontrollparameter, die durch die künstliche Umwelt, dem Chemostat, festgelegt werden. Drei Parameter lassen sich eliminieren, indem die Gleichungen in eine dimensionslose Form gebracht werden: [39]

$$\frac{d\varsigma}{d\tau} = u(\varsigma_0 - \varsigma) - f_1(\varsigma)\chi_1 - f_2(\varsigma)\chi_2 \quad (4.21)$$

$$\frac{d\chi_1}{d\tau} = f_1(\varsigma) - u\chi_1 - h_1(\chi_1, \chi_2)\xi \quad (4.22)$$

$$\frac{d\chi_2}{d\tau} = f_2(\varsigma) - u\chi_2 - h_2(\chi_1, \chi_2)\xi \quad (4.23)$$

$$\frac{d\xi}{d\tau} = h_1(\chi_1, \chi_2)\xi + \gamma h_2(\chi_1, \chi_2)\xi \quad (4.24)$$

Die dimensionslosen Wachstumsfunktionen und Fressraten sehen wie folgt aus:

$$f_1(\varsigma) = \frac{\varsigma}{1 + \varsigma} \quad (4.25)$$

$$f_2(\varsigma) = \frac{\alpha_x \varsigma}{\beta_x + \varsigma} \quad (4.26)$$

$$h_i(\chi_1, \chi_2) = \frac{\alpha_y \chi_i}{\beta_y + \chi_1 + \chi_2} \quad (4.27)$$

Die dimensionslosen Größen sind wie folgt definiert:

$$\tau = t\mu_{s1}, \chi_i = \frac{b_i}{Y_i K_{s1}}, \xi = \frac{r}{E_1 Y_1 K_{s1}}, \varsigma = \frac{s}{K_{s1}}, \varsigma_0 = \frac{s_0}{K_{s1}}, \quad (4.28)$$

$$u = \frac{D}{\mu_{s1}}, \alpha_x = \frac{\mu_{s2}}{\mu_{s1}}, \alpha_y = \frac{v_m}{\mu_{s1}}, \beta_x = \frac{K_{s2}}{K_{s1}}, \beta_y = \frac{L}{E_1 Y_1 K_{s1}}, \gamma = \frac{E_2 Y_2}{E_1 Y_1}$$

In Abbildung 4.2 ist ein von u und ς_0 abhängiges Bifurkationsdiagramm zu sehen. An dieser Stelle soll lediglich auf die für die Fragestellung wesentlichen Bereiche eingegangen werden. Für eine detaillierte Beschreibung siehe [39]. Das Bifurkationsdiagramm gilt für folgende Parameter:

α_x	α_y	β_x	β_y	γ
0.7	2.8	0.3	17.8	20.3

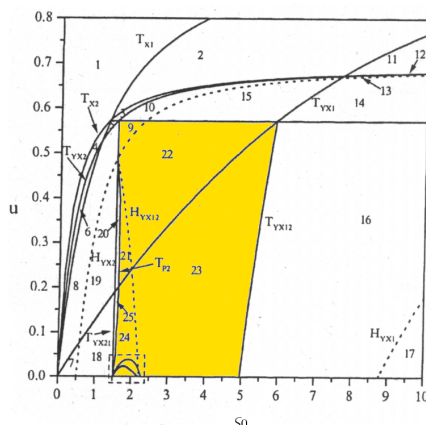


Abbildung 4.2: **Bifurkationsdiagramm eines RBBS-Modells.** Quelle: [39]

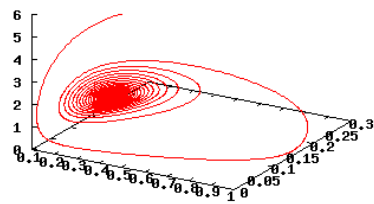
In den gelb markierten Bereichen ist Koexistenz aller drei Arten möglich. In den Bereichen 9, 22 und 23 gibt es stabile Fixpunkte (s. Abbildung 4.3 (a)). Auf der Linie H_{YX12} findet eine Hopfbifurkation statt. In den Bereichen 21 und 24 gibt es stabile periodische Lösungen (s. Abbildung 4.3 (b)-(e)). Die obere Begrenzungslinie der Markierung ist der einzige Bereich in dem stationäre Koexistenz der Beute-Spezies ohne den Räuber möglich ist. Die Bifurkationen am linken Rand der markierten Bereiche sind transkritisch. Links daneben gibt es stabile periodische Lösungen mit jeweils einer Beute-Art und dem Räuber. Auf der Linie TP_2 findet eine transkritische Bifurkation statt. Links vom markierten Bereich gibt es bis zur jeweils nächsten Bifurkation stabile periodische Lösungen ohne Räuber. Die rechte Begrenzung ist ebenfalls transkritisch. In Bereich 16 gibt es eine stabile stationäre Lösung, in der χ_1 und ξ koexistieren. Des Weiteren geht das System im Bereich 24 mit abnehmenden Werten von u über Periodenverdopplungen in chaotisches Verhalten über [39] (s. Abbildung 4.3 (f)).

Das Bifurkationsdiagramm ist stark abhängig von den Parametern. Vayenas et al. [39] haben gezeigt, dass für die Parameter folgende Bedingungen gelten müssen, um deterministisches Chaos zu ermöglichen:

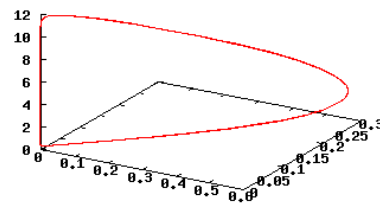
$$\begin{aligned} 0.695 < \alpha_x < 0.71, \quad 0.281 < \beta_x < 0.302, \quad 2.15 < \alpha_y < 2.92, \\ 10 < \beta_y < 35, \quad 12.5 < \gamma < 48 \end{aligned} \quad (4.29)$$

Diese Intervalle gelten für den Fall, dass jeweils nur ein Parameter verändert wird. Wenn mehrere Parameter gleichzeitig modifiziert werden, sind diese Intervalle nicht mehr gültig.

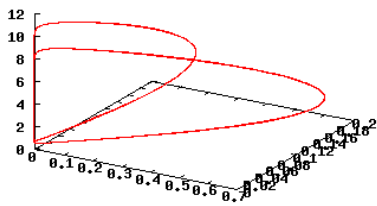
MODELLANSATZ FÜR EIN RÄUBER-BEUTE-NAHRUNGSNETZ MIT ZWEI
 KONKURRIERENDEN BEUTEPOPULATIONEN IN EINEM CHEMOSTAT



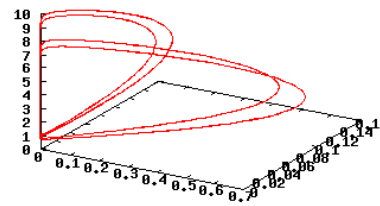
(a) $u=0.4$



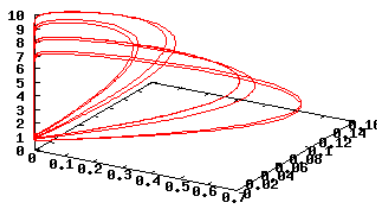
(b) $u=0.04$



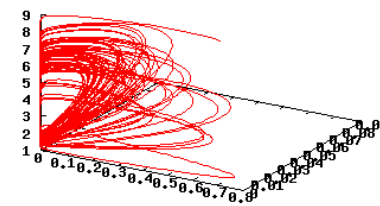
(c) $u=0.03$



(d) $u=0.0225$



(e) $u=0.021$



(f) $u=0.01$

Abbildung 4.3: Simulationsergebnisse. $\zeta_0 = 1.85$

4.4 Vergleich der Simulationsergebnisse mit experimentellen Daten

Das Modell wie auch die Experimente aus Abschnitt 3.2 weisen sowohl stabile stationäre Zustände, periodische Lösungen als auch deterministisches Chaos auf. Die Kontrollparameter sind die Verdünnungsrate und die Nährstoffkonzentration im Nährstoffreservoir des Chemostats. In den Experimenten durchläuft das System mit sinkender Verdünnungsrate und konstanter Nährstoffkonzentration Bifurkationen in einer vom Modell verschiedenen Reihenfolge. Auf der einen Seite kann es nicht ausgeschlossen werden, dass in weiteren Experimenten bei einer Verdünnungsrate kleiner 0.75 und größer 0.50, d.h. zwischen dem stabilen stationären und dem chaotischen Zustand, periodische Lösungen gefunden werden könnten. Auf der anderen Seite fehlen im Modell die periodischen Oszillationen bei niedrigen Verdünnungsraten.

Des Weiteren erreichen die Beutepopulationen im Modell unrealistisch kleine Werte, wenn sich das System chaotisch verhält. Das Modell müsste hinsichtlich der Effizienz des Räubers bei niedrigen Beutepopulationen modifiziert werden. Zwei mögliche Erweiterungen wären die Einführung von Sterblichkeitsraten und eines Offsets [27].

Die wesentliche Schwierigkeit bei der Modellierung eines vorhersagefähigen Modells ist die Wahl der Parameter. Das Bifurkationsdiagramm hängt stark davon ab und somit auch die möglichen Zustände des Systems. Deshalb wäre eine ähnliche Schätzmethode für die Systemparameter wie in den Arbeiten von Costantino *et al.* (vgl. Abschnitt 3.1) erstrebenswert.

Der hier vorgestellte Modellansatz ist über die Formulierung der Wachstumsrate des Räubers entwickelt worden. Ein ähnliches, allgemeineres Modell, das auf ein Modell von Kretzschmar *et al.* [21] für ein System von Zooplankton und zwei Algenpopulationen basiert, ist von Kooi *et al.* [20] untersucht worden. Mit den dort gewählten Parametern (vgl. [27]) ist für dieses Modell noch kein deterministisches Chaos entdeckt worden. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die Bifurkationen des Systems auch in diesem Fall stark von der Wahl der Parameter abhängig sind.

Literaturverzeichnis

- [1] BECKS, L., HILKER, F. M., MALCHOW, M., KLAUS, J., AND ARNDT, H. Experimental demonstration of chaos in a microbial food web. *Nature* 435 (2005), 1226–1229.
- [2] BOSSEL, H. *Modellbildung und Simulation*. Braunschweig/Wiesbaden, 1994.
- [3] BRAUER, K. Skript zur Vorlesung Numerische Behandlung gewöhnlicher Differentialgleichungen an der Universität Osnabrück im SS 2004.
- [4] BRÜGGE, P. Der Kult um das Chaos. *DER SPIEGEL*, 39-41 (1993).
- [5] CAMPBELL, N. A., AND REECE, J. B. *Biologie*. Heidelberg/Berlin, 2003.
- [6] COSTANTINO, R. F., DESHARNAIS, A., CUSHING, J. M., AND DENNIS, B. Chaotic Dynamics in an Insect Population. *Science* 275 (1997), 389–391.
- [7] CUSHING, J. M., COSTANTINO, R. F., DENNIS, B., DESHARNAIS, R. A., AND HENSON, S. M. *Chaos in Ecology. Experimental Nonlinear Dynamics*, vol. 1 of *Theoretical Ecology Series*. Academic Press, 2003.
- [8] DENNIS, B., DESHARNAIS, A., CUSHING, J. M., AND COSTANTINO, R. F. Transitions in population dynamics: equilibria to periodic cycles to aperiodic cycles. *Journal of Animal Ecology* 66 (1997), 704–729.
- [9] DESHARNAIS, R. A. *Tribolium castaneum: Response to demographic and genetic perturbations*. Master of science in zoology, University of Rhode Island, Rhode Island, 1979.
- [10] ELLNER, S., AND TURCHIN, P. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *The American Naturalist* 145, 3 (1995), 343–375.
- [11] FEIGENBAUM, M. J. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations. *Journal of Statistical Physics* 19, 25 (1978).

- [12] GAUSE, G. F. *The struggle for existence*. Baltimore, 1934.
- [13] GILPIN, M. E. Spiral chaos in a predator-prey model. *Nature* 113 (1979), 306–308.
- [14] GLEICK, J. *Chaos - die Ordnung des Universums. Vorstoß in Grenzbereiche der modernen Physik*. München, 1988.
- [15] HAKEN, H., AND WUNDERLIN, A. *Die Selbststrukturierung der Materie. Die Synergetik in der unbelebten Welt*. Braunschweig, 1991.
- [16] HASTINGS, A., HOM, C. L., ELLNER, S., TURCHIN, P., AND GODFRAY, H. C. J. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24 (1993), 1–33.
- [17] KANTZ, H. A robust method to estimate the maximal Lyapunov exponent of a time series. *Physics Letters A* 185, 77 (1994).
- [18] KANTZ, H., AND SCHREIBER, T. *Nonlinear Time Series Analysis*. Cambridge, 2005.
- [19] KOOI, B. W., AND BOER, M. P. Chaotic behaviour of a predator-prey system in the chemostat. *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems. Series B: Applications and Algorithms* 10, 2 (2003), 259–272.
- [20] KOOI, B. W., AND KOOIJMAN, S. A. L. M. Invading species can stabilize simple trophic systems. *Ecological Modelling* 133 (2000), 57–72.
- [21] KRETZSCHMAR, M., AND NISBET, R. M. A Predator-Prey Model for Zooplankton Grazing on Competing Algal Populations. *Theoretical Population Biology* 44 (1993), 32–66.
- [22] LORENZ, E. Deterministic Nonperiodic Flow. *Journal of the Atmospheric Sciences* 20 (1963), 130–141.
- [23] LOTKA, A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore, 1925.
- [24] MALCHOW, H. Skript zur Vorlesung Systemwissenschaft II an der Universität Osnabrück im SS 2003.
- [25] MAY, R. M. Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos. *Science* 186 (1974), 645–647.
- [26] MAY, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261 (1976), 459–467.

- [27] NISBET, R. M., CUNNINGHAM, A., AND GURNEY, W. S. C. Endogenous Metabolism and the Stability of Microbial Prey-Predator Systems. *Biotechnology and Bioengineering* 25 (1983), 301–306.
- [28] PANIKOV, N. S. *Microbial Growth Kinetics*. London, 1995.
- [29] PERRY, J. N., SMITH, R. H., WOIWOOD, I. P., AND MORSE, D. R., Eds. *Chaos in real data. The analysis of non-linear dynamics from short ecological time series*. Kluwer Academic Publishers, 2000.
- [30] RICHTER, P. H., DULLIN, H., AND PEITGEN, H.-O. Der SPIEGEL, das Chaos und die Wahrheit. *Physikalische Blätter* 50, 4 (1994), 355–359.
- [31] RÖSSLER, O. E. An equation for hyperchaos. *Physics Letters A* 71, 155 (1979).
- [32] SAUER, T., YORKE, J. A., AND CASDAGLI, M. Embedology. *Journal of Statistical Physics* 65, 579 (1991).
- [33] SCHAEFER, M. *Fauna von Deutschland*. Wiebelsheim, 2000.
- [34] SCHUSTER, H. G. *Deterministic Chaos. An Introduction*. Weinheim, 1984.
- [35] SCHWARZ, H. R. *Numerische Mathematik*. B. G. Teubner, Stuttgart, 1997.
- [36] TAKENS, F. Detecting Strange Attractors in Turbulence. *Lecture Notes in Mathematics* 898 (1981).
- [37] TURCHIN, P., AND ELLNER, S. P. *Chaos in real data. The analysis of non-linear dynamics from short ecological time series*. Kluwer Academic Publishers, 2000, ch. 2, pp. 33–48.
- [38] VANCE, R. R. Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. *The American Naturalist* 112, 987 (1978), 797–813.
- [39] VAYENAS, D. V., AND PAVLOU, S. Chaotic dynamics of a food web in a chemostat. *Mathematical Biosciences* 162 (1999), 69–84.
- [40] VOLTERRA, V. Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei. Ser. VI* 2 (1926).
- [41] WOLF, A., SWIFT, J. B., SWINNEY, H. L., AND VASTANO, J. A. Determining Lyapunov exponents from a time series. *Physica D* 16, 285 (1985).
- [42] YORKE, J. A., AND LI, T. Y. Period Three Implies Chaos. *American Mathematical Monthly* 82 (1975), 985–992.

WWW-Quellen

- Abbildung 1.3 (b) <http://www.uni-magdeburg.de/abp/picturegallery.htm>
(21.05.2006)
- Abbildung 2.1 (b) <http://www.terradaily.com/news/climate-05zzzzzzl.html>
(03.06.2006)
- Abbildung 2.2 (a) http://php.learnline.de/angebote/blickpunktmatnat/autoren/kohorst_portscheller_goldkuhle/sequenz_modellbildung_simulation/modsim/t13/history.htm (04.06.2006)
- Abbildung 31 <http://caldera.calstatela.edu/nonlin/beetleteam.html>
(26.04.2006)
- Abbildung 3.4 (c) <http://www.ulb.ac.be/sciences/biodic/ImProto0002.html>
(15.06.2006)
- Abbildung 3.5 <http://www.iswa.uni-stuttgart.de/alr/sso/Kap4/kap4c.html>
(15.06.2006)
- Fußnote S. 18 <http://de.wikipedia.org/wiki/Falten> (26.05.2006)
- Fußnote S. 31 <http://idw-online.de/pages/de/news122997> (26.04.2006)
- Zitat S. 3.1.1 <http://caldera.calstatela.edu/nonlin/beetleteam.html>
(26.04.2006)
- indirektes Zitat S. 38 <http://en.wikipedia.org/wiki/Ciliate> (15.06.2006)

Quellcode

Folgender Quellcode ist in verschiedenen Varianten immer wieder während der Bearbeitung meiner Diplomarbeit zum Einsatz gekommen. Es handelt sich um ein C-Programm zur numerischen Lösung von Differentialgleichungssystemen, das leicht an verschiedene Systeme angepasst werden kann (s. `f(double, double *)`). Des Weiteren ist es möglich das numerische Integrationsverfahren mit Hilfe des Butcher-Schemas zu verändern (s. `next(double, double *, double)`).

Quellcode zur numerischen Lösung des Modellansatzes in Abschnitt 4.3

```
/*
 * author: Tobias Ceglarek
 * date: 25.06.2006
 *
 * population dynamics of microscopic organisms in chemostat (with chaotic
 * behavior)
 * with dilution rate and explicit nutrient modelling
 * method: rungekutta 4. order
 * parameter: nisbet et al. [27] modified to agree to the terms of vayenas et al. [39]
 *
 */
#include <stdlib.h>
#include <stdio.h>
#include <math.h>
#define DBLVEC(dim) ( (double *)malloc( (dim)*sizeof(double) ) )
#define DIM 4
#define OUT stdout
double s0;
double D;
/*
 * diferencial equations
 */
double *
f(double t, double * y)
{
    double * v = DBLVEC(DIM);
    double s = y[0];
    double b1 = y[1];
    double b2 = y[2];
    double r = y[3];

    double Y1,Y2,E1,E2,mus1,mus2,mub,Ks1,Ks2,Kb,mu1,mu2,fi1,fi2;
```

```

Y1 = 0.4;
Y2 = 0.4;
E1 = 0.6;
E2 = 0.6+11.58;
mus1 = 0.5+0.2141;
mus2 = 0.5;
mub = 0.2+1.8;
Ks1 = 8.0+18.6;
Ks2 = 8.0;
Kb = 9.0+104.64;
mu1 = mus1*s/(Ks1+s);
mu2 = mus2*s/(Ks2+s);
fi1 = mub*b1/(Kb+E1*b1+E2*b2);
fi2 = mub*b2/(Kb+E1*b1+E2*b2);
v[0] = D*(s0-s)-mu1*b1/Y1-mu2*b2/Y2;
v[1] = -D*b1+mu1*b1-fi1*r;
v[2] = -D*b2+mu2*b2-fi2*r;
v[3] = -D*r+E1*fi1*r+E2*fi2*r;

return v;
}
/*
 * multiply scalar with vector
 */
void
smult(double s, double * v, double * result)
{
    int i;
    for(i=0; i<DIM; i++)
        result[i] = s*v[i];
}
/*
 * sum vectors
 */
void
vplus(double * v1, double * v2, double * result)
{
    int i;
    for(i=0; i<DIM; i++)
        result[i] = v1[i]+v2[i];
}
/*
 * set vector to nullvector
 */
void
clear(double * v)
{
    int i;
    for(i=0; i<DIM; i++)
        v[i] = 0.0;
}
/*
 * explizites p-stellen rungekutta-verfahren
 * C, W, A, p aus butcher-schema
 */

```

```

double *
explizit
(
    double t,
    double * y,
    double h,
    double * C,
    double * W,
    double * A,
    int p
)
{
    int i,j;
    double sum[DIM];
    double prod[DIM];
    double k[p][DIM];
    double * dy;
    double ymod[DIM];
    int a = 0;
    double * yneu = DBLVEC(DIM);

    for(i=0; i<p; i++)
    {
        clear(sum);
        for(j=0; j<i; j++)
        {
            smult(A[a++],k[j],prod);
            vplus(sum,prod,sum);
        }
        vplus(y,sum,ymod);
        dy = f(t+C[i]*h,ymod);
        smult(h,dy,k[i]);
        free(dy);
    }
    clear(sum);
    for(i=0; i<p; i++)
    {
        smult(W[i],k[i],prod);
        vplus(sum,prod,sum);
    }

    vplus(y,sum,yneu);

    return yneu;
}
/*
 * aufruf eines speziellen expliziten p-Stellen rungekutta-verfahrens
 */
double *
next(double t, double * y, double h)
{
    double C[] = {0.0,0.5,0.5,1.0};
    double W[] = {1.0/6.0,1.0/3.0,1.0/3.0,1.0/6.0};
    double A[] = {0.5,0.0,0.5,0.0,0.0,1.0};
    int p = 4;

```

```

    return explizit(t,y,h,C,W,A,p);
}
/*
 * print vector
 */
void
vprint(FILE * stream, double * v)
{
    int i;
    for(i=0; i<(DIM-1); i++) fprintf(stream,"%e ",v[i]);
    fprintf(stream,"%e\n",v[DIM-1]);
}
/*
 * print coordinate
 */
void
output(double t, double * y)
{
    int i;
    fprintf(OUT,"%e ",t);
    vprint(OUT,y);
}
/*
 * integration
 */
void
integrate(double t0, double tend, double h, double * y0)
{
    double t;
    double *yalt, *yneu;
    int i;

    output(t0,y0);

    yalt = DBLVEC(DIM);
    t = t0;
    for(i=0; i<DIM; i++)
        yalt[i] = y0[i];

    while(t<tend)
    {
        yneu = next(t,yalt,h);
        t += h;
        output(t,yneu);
        free(yalt);
        yalt = yneu;
    }
    free(yalt);
}
int
main(int argc, char ** argv)
{
    double t0, tend, h;
    double y0[DIM];
    int i;

```

```
if(argc<( 1+3+DIM+1 ))
{
    fprintf(stderr,"not enough arguments: vayenas <t0> <tend> <h> <s0> <b10>\
<b20> <r0> <D>\n");
    return 1;
}

if(argc>( 1+3+DIM+1 ))
{
    fprintf(stderr,"too much arguments: vayenas <t0> <tend> <h> <s0> <b10>\
<b20> <r0> <D>\n");
    return 1;
}

t0 = atof(argv[1]);
tend = atof(argv[2]);
h = atof(argv[3]);
for(i=0; i<DIM; i++)
    y0[i] = atof(argv[4+i]);
s0 = y0[0];
D = atof(argv[4+DIM]);

integrate(t0,tend,h,y0);

return 0;
}
```


Software

Diese Arbeit ist bis auf eine Ausnahme ausschließlich mit freier Software erstellt worden.¹

Als Betriebssystem diente die Linux-Distribution Ubuntu in der Version Breezy Badger und später Dapper Drake.²

Die überwiegende Zahl der hier verwendeten Programme, sind Teil von Ubuntu. Dazu zählen Gnuplot, Gcc, Awk, Bash, Vim, Latex, Lyx, Gimp, Dia, Firefox, Evolution und viele mehr.

Für manche Berechnungen ist TISEAN verwendet worden. TISEAN ist ein freies Softwareprojekt für die Analyse von Zeitreihen mit Methoden, die auf die Theorie nichtlinearer, deterministischer, dynamischer Systeme beruhen.³

Ich möchte hiermit ausdrücklich allen Entwicklern danken, die Ihren Beitrag zu den bis jetzt aufgeführten Programmen geleistet haben.

Für einige Berechnungen und Grafiken ist die proprietäre Software Mathematica verwendet worden.⁴

¹<http://www.deshalbfrei.org> (29.05.2006)

²<http://www.ubuntuusers.de> (29.05.2006)

³<http://www.mpipks-dresden.mpg.de/~tisean/> (23.05.2006)

⁴<http://www.wolfram.com> (29.05.2006)

Versicherung

Ich versichere, dass ich die vorstehende Arbeit selbständig angefertigt habe.

Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß veröffentlichtem oder nicht veröffentlichtem Schrifttum entnommen sind, habe ich als solche kenntlich gemacht.

Osnabrück, den 7.7.2006

Tobias Ceglarek

Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung der Universität Osnabrück

1. Eberhard Umbach: Umweltverträgliches Wirtschaftssystem in den Bereichen Abfall und Emissionen. März 1997.
 2. Stefan Trapp, Bernhard Reiter, Michael Matthies: Überprüfung und Fortentwicklung der Bodenwerte für den Boden-Pflanze-Pfad - Teilprojekt Transferfaktoren Boden-Pflanze. August 1997.
 3. Michael Matthies (Hrsg.): Stoffstromanalyse und Bewertung. September 1997.
 4. Dirk Melcher: Quantifizierung, Klassifizierung und Modellierung der Phytotoxizität organischer Chemikalien. Oktober 1997.
 5. Stefan Schwartz: Organische Schadstoffe in der Nahrungskette - Vorstudie zur Validierung von Expositionsmodellen. November 1997.
 6. Volker Berding: Private Hausbrunnen - Vergleichende Bewertung von Maßnahmen zur Verbesserung der Trinkwasserqualität. Oktober 1997.
 7. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften I. Januar 1998.
 8. Birgit Radtke: Bifurkationen in einem Modell mariner Planktodynamik. Januar 1998.
 9. Werner Berens: Konzeption eines Umweltinformationssystems für die Universität Osnabrück. Juni 1998.
 10. Michael Matthies (Hrsg.): Studienprojekte 1998. September 1998.
 11. Michael Matthies (Hrsg.): Globaler Wandel. September 1998.
 12. Klaus Brauer (Hrsg.): Institutsbericht. September 1998.
 13. Klaus Brauer, Horst Malchow, Michael Matthies, Eberhard Umbach (Hrsg.): Materialien des Arbeitstreffens Systemwissenschaft in der Lehre, Universität Osnabrück, 29./30.9.1998. Dezember 1998.
 14. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften II. Dezember 1998.
 15. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften III. August 1999.
 16. Michael Matthies (Hrsg.): Regionale Nachhaltigkeit. September 2000.
 17. Markus Klein: Langjähriger Wasserhaushalt von Gras- und Waldbeständen. Entwicklung, Kalibrierung und Anwendung des Modells LYFE am Groß-Lysimeter St. Arnold. Juni 2000.
-

-
18. Markus Brune: Multimediale Umweltmodellierung mit Fuzzy-Mengen. Juli 2000.
 19. Michael Matthies (Hrsg.): Fraktale in Hydrologie und Biologie. Oktober 2000.
 20. Stefan Fuest (Dissertation): Regionale Grundwassergefährdung durch Nitrat. Dezember 2000.
 21. Carsten Schulze (Dissertation): Modelling and evaluating the aquatic fate of detergents. Januar 2001.

Die Beiträge können gegen einen Selbstkostenpreis (ca. 10 € pro Exemplar) beim Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück, 49069 Osnabrück bestellt werden.

Alle folgenden Beiträge sind herunterzuladen unter <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/>.

22. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften IV. Januar 2001.
 23. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften V. August 2001.
 24. Kai Leßmann (Diplomarbeit): Probabilistic Exposure Assessment. Parameter Uncertainties and their Effects on Model Output. November 2002.
 25. Frank M. Hilker (Diplomarbeit): Parametrisierung von Metapopulationsmodellen. März 2003.
 26. Nadja Rüger(Diplomarbeit): Habitat suitability for *Populus euphratica* in the Northern Amudarya delta - a fuzzy approach. Juni 2003.
 27. Claudia Pahl-Wostl, Eva Ebenhöf (Hrsg.): Komplexe Adaptive Systeme. Juli 2003.
 28. Horst Malchow (Hrsg.): Chaos und Ordnung in Natur und Gesellschaft. Dezember 2004.
 29. Andreas Focks (Diplomarbeit): Modeling the transfer of antibiotic drug resistance genes between *E. coli* strains. Juni 2005.
 30. Christiane Zarfl (Diplomarbeit): Modellierung von Arsen in der Mulde. Juni 2005.
 31. Sven Lautenbach (Dissertation): Modellintegration zur Entscheidungsunterstützung für die Gewässergütebewirtschaftung im Einzugsgebiet der Elbe. November 2005.
 32. Frank M. Hilker and Frank H. Westerhoff: Control of chaotic population dynamics: Ecological and economic considerations. November 2005.
 33. Harold Fellermann (Diplomarbeit): Micelles as containers for protocells. Dezember 2005.
 34. Jens Newig, Oliver Fritsch (Hrsg.): Effektivität von Entscheidungsprozessen. Mai 2006.
 35. Ba Kien Tran (Diplomarbeit): Modellierung biologischer Invasionen mit Reaktions-Diffusionsgleichungen. Juli 2006.
-

-
36. Ivo Siekmann (Diplomarbeit): Agentenbasierte Modellierung von Persönlichkeitsunterschieden auf der Grundlage der PSI-Theorie. Juli 2006.
 37. Tobias Ceglarek (Diplomarbeit): Irreguläre Oszillationen in drei- und vierkomponentigen populationsdynamischen Modellen. September 2006.