

# MODELLBILDUNG UND SIMULATION ÖKOLOGISCHER SYSTEME IM UNTERRICHT

Günther Karigl

Technische Universität Wien  
1040 Wien, Wiedner Hauptstr. 8-10

Im Gegensatz zur mathematischen Physik sind in der theoretischen Ökologie nur wenige allgemeingültige Prinzipien und Gesetze bekannt. Ökosysteme sind häufig sehr komplex, sodaß mit exakten Methoden nur bescheidene Ergebnisse erzielt werden können. Das gilt im besonderen Maß für die Behandlung solcher Modelle im Schulunterricht. Hier bietet sich die Simulation als idealer Ausweg an. Im folgenden werden verschiedene Ansätze zur Modellbildung sowie einfache Simulationsmethoden vorgestellt und an Hand von konkreten Beispielen illustriert. Als Ergänzung zu nachstehender Darstellung ist eine Programmdiskette mit Computerprogrammen zu sämtlichen besprochenen Beispielen vom Autor erhältlich.

## 1. Einleitung

Ein ökologisches System, kurz Ökosystem, besteht aus zwei Komponenten, einem Lebensraum (Biotop) und einer Lebensgemeinschaft (Biozönose). Beide Komponenten sind aufeinander angewiesen und bilden eine Einheit. Die hierin auftretenden Wechselwirkungen zwischen den zur Lebensgemeinschaft zählenden Populationen und ihrer Umwelt sind Gegenstand der Ökologie. Unter einer Population versteht man dabei die Gesamtheit aller Individuen einer Art, welche denselben Lebensraum bewohnen und sich untereinander fortpflanzen. Wir stellen die Beschreibung des (zeitlichen und territorialen) Verhaltens von Populationen in den Mittelpunkt unserer Betrachtungen.

Die Entwicklung einer Population wird von mehreren Faktoren bestimmt. Dazu zählen einerseits Umwelteinflüsse wie Raum, Klima, Nahrungsangebot, die Existenz von Räubern oder konkurrierenden Arten, andererseits individuelle Einflüsse wie Ernährung, Fortbewegung oder Fortpflanzung. Der Entwicklungsprozeß wird in der Regel durch die Populationsgröße, d.h. die Individuenanzahl, aber auch durch die Altersstruktur, eventuell auch durch die genetische oder soziale Struktur der Population beschrieben (siehe Abb. 1).

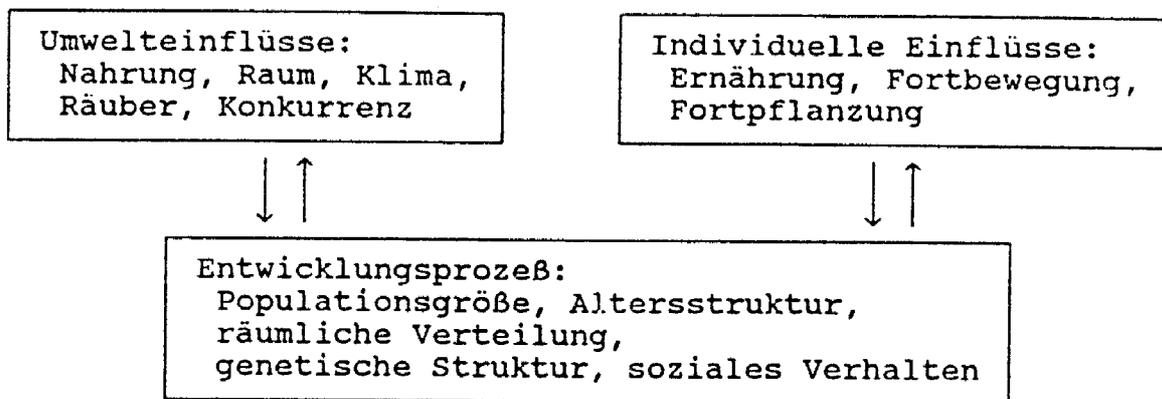


Abb. 1. Entwicklung einer Population

Da in der theoretischen Ökologie häufig allgemeingültige Prinzipien und Gesetze fehlen, zugleich aber unzählige Abhängigkeiten und Wechselwirkungen berücksichtigt werden müssen, sind Ökosysteme zumeist außerordentlich komplex. Zur Beschreibung bzw. Untersuchung von Ökosystemen werden im folgenden mathematische Modelle herangezogen, die natürlich - wie alle Modelle - stets nur einen Ausschnitt der Wirklichkeit darstellen können. Die Kunst des Modellbildens liegt darin, Vereinfachungen zu treffen, ohne dabei solche Komponenten zu opfern, welche für die vorgegebene Fragestellung wesentlich sind. Bei der Erstellung eines mathematischen Modells sind stets zwei Gesichtspunkte im Auge zu behalten: (1) Welcher Zweck soll mit dem Modell verfolgt werden und (2) welche mathematischen Methoden stehen zur Verfügung? Das nachstehende Schema soll den Vorgang des Modellbildens verdeutlichen.

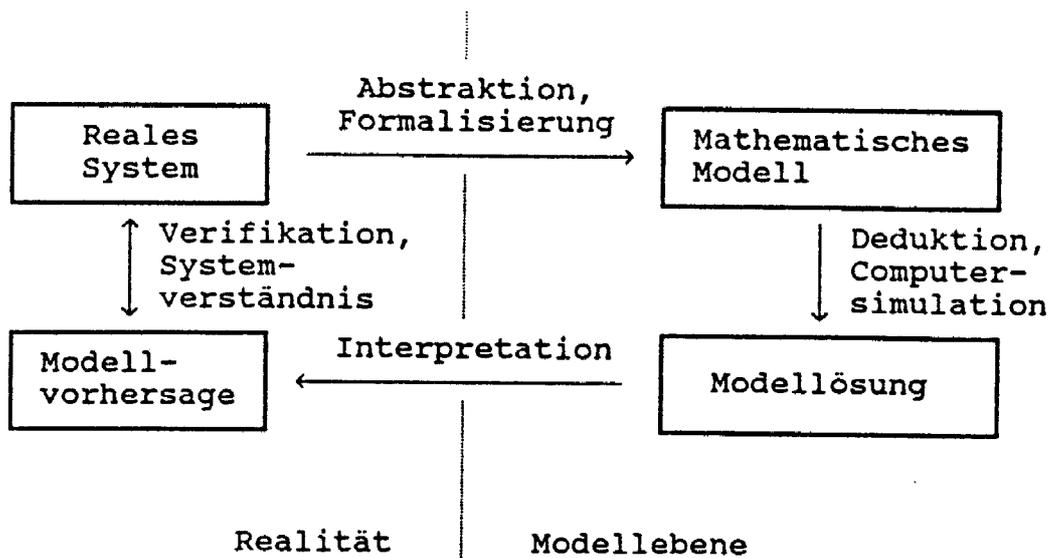


Abb. 2. Zum Begriff des mathematischen Modells

Von der mathematischen Darstellung bzw. von den verwendeten Methoden her gesehen kann man zwischen statischen und dynamischen, diskreten und stetigen, deterministischen und stochastischen, oder zwischen beschreibenden und erklärenden Modellen unterscheiden. In den folgenden Abschnitten werden einzelne dieser Typen näher beschrieben. Zur Modelllösung können mathematische Methoden auf drei Ebenen eingesetzt werden:

- (1) In der quantitativen Theorie geht es um das Auffinden der exakten oder näherungsweise Lösung(en) eines Problems, insbesondere um die explizite Bestimmung der Zustandsgrößen aus den Modellgleichungen.
- (2) Zur qualitativen Theorie dagegen zählen Aussagen über das Verhalten der Modelllösungen ohne Kenntnis deren expliziter Gestalt, also insbesondere die Bestimmung von Gleichgewichtslagen und deren Stabilitätsverhalten.
- (3) Computersimulationen schließlich eignen sich für komplexe Modelle, die einer analytischen Behandlung nicht oder nur mit unerwünscht großem Aufwand zugänglich sind.

## 2. Diskrete Modelle

In einem diskreten Ökosystem werden die Zustandsgrößen, d.s. in der Regel Populationsgrößen oder -dichten  $x_t, y_t, z_t$  usw., nur zu diskreten Zeitpunkten  $t = 0, 1, 2, \dots$  (z.B. alle Stunden, Tage oder Jahre) betrachtet. Die Modellgleichungen sind dann im einfachsten Fall gegeben durch Differenzgleichungen bzw. Differenzgleichungssysteme erster Ordnung, d.h. Rekursionen der Form

$$x_{t+1} = f(t, x_t, y_t, z_t, \dots), \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

und analog für  $y_{t+1}, z_{t+1}$  usw. Simulation bedeutet in diesem Fall nichts anderes als die numerische Berechnung einer Lösungsfolge zu vorgegebenen Anfangswerten.

### Beispiel A: Wachstum bei Selbstvergiftung

Man untersuche eine Population, deren Lebensraum durch Abfallprodukte verseucht wird. Für die Individuenzahl  $N_t$  bzw. die Abfallmenge  $A_t$  zum Zeitpunkt  $t = 0, 1, 2, \dots$  gelte

$$N_{t+1} = (1 + \alpha - \beta A_t) N_t$$

$$A_{t+1} = (1 - \gamma) A_t + \delta N_t$$

mit  $\alpha, \beta, \gamma, \delta \geq 0$ . Man interpretiere den Modellansatz und untersuche den Verlauf der Populationsgröße  $N_t$  in Abhängigkeit von den Parametern  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$  für die Anfangswerte  $N_0 = 100$  und  $A_0 = 0$ .

Wie aus den Modellgleichungen hervorgeht, bezeichnet  $\alpha$  eine konstante Wachstumsrate (Populationszuwachs pro Individuum und Zeiteinheit),  $\beta$  eine Vergiftungsrate (Anzahl der Vergiftungsfälle pro Individuum, Abfalleinheit und Zeiteinheit),  $\gamma$  eine Abfallabbaurate und  $\delta$  eine Abfallproduktionsrate. Während die Zeit  $t$  nur ganzzahlige, also diskrete Werte durchlaufen kann, sind im Modell für  $N_t$  und  $A_t$  beliebige positive reelle Werte möglich. Wir untersuchen folgende Fragen: Unter welchen Umständen wird die Population aussterben, wann wird sie überleben? Kann sie unbeschränkt wachsen

oder wird sie einem Gleichgewichtswert zustreben? Wie nähert sie sich gegebenenfalls diesem Gleichgewicht?

Die Simulation in Abb. 3 zeigt, daß nach anfänglichem Populationszuwachs die Individuenzahl stark abfällt, während die Abfallmenge deutlich zunimmt; nach starken Oszillationen konvergiert das System gegen eine innere Gleichgewichtslage. Tatsächlich führt eine qualitative Analyse für  $\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0$  auf den inneren Gleichgewichtspunkt  $(N^*, A^*) = ((\alpha\gamma)/(\beta\delta), \alpha/\beta)$ , in welchem sowohl Populationszuwachs und -abgang wie auch Abfallproduktion und -abbau einander ausgleichen (siehe Abb. 4). Für  $\gamma = 0$  wird der Abfall jedoch nicht mehr abgebaut - was z.B. bei bestimmten Kunststoffprodukten plausibel ist - und die Population stirbt bei steigender Abfallmenge im Lauf der Zeit aus.

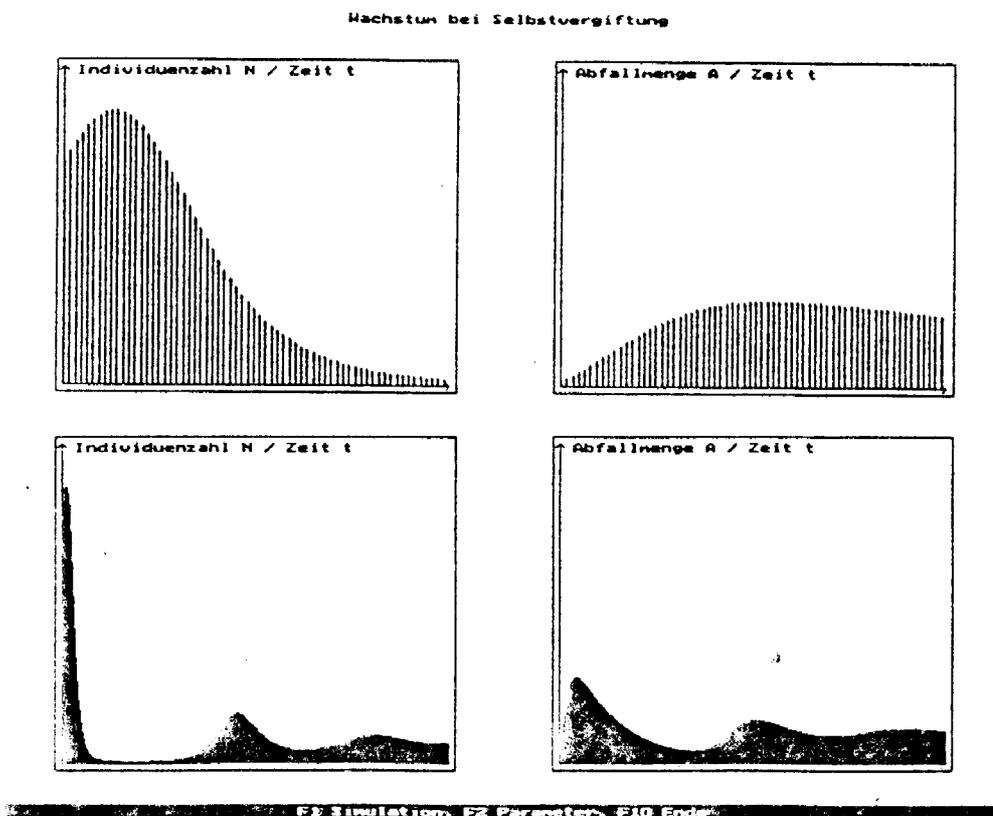


Abb. 3. Simulation zu Beispiel A

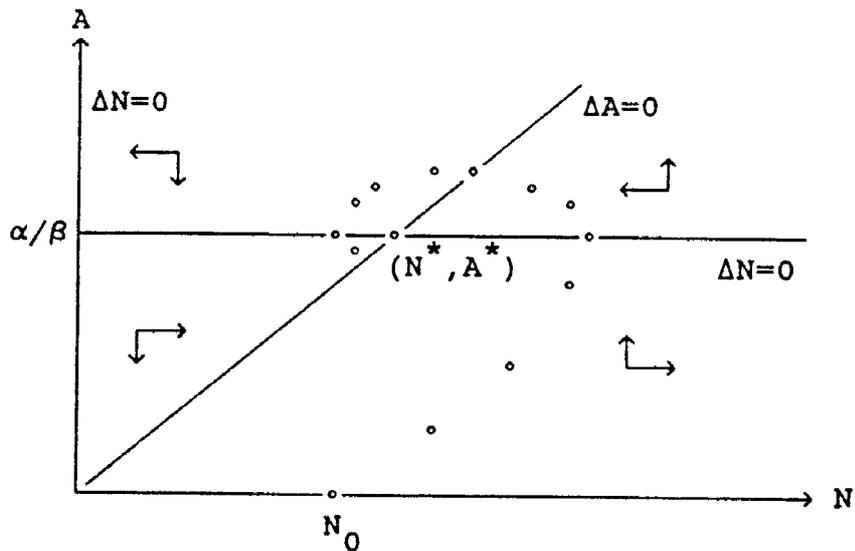


Abb. 4. Phasendiagramm zu Beispiel A

### 3. Differentialgleichungsmodelle

Die überwiegende Mehrzahl aller Modelle in der mathematischen Ökologie, darunter die klassischen Ansätze von Verhulst, Lotka und Volterra, sind mit Hilfe von Differentialgleichungen beschrieben (vgl. etwa Nöbauer u. Timischl (1979)). Dabei werden die Populationsgrößen  $x(t)$ ,  $y(t)$ ,  $z(t)$  usw. als nach der Zeit  $t$  differenzierbare Funktionen angenommen, deren Ableitungen als Wachstumsgeschwindigkeiten interpretiert und entsprechende Differentialgleichungen aufgestellt. Betrachtet man nur eine einzige Population, führt dieser Ansatz auf ein Anfangswertproblem der Form

$$(*) \quad \frac{dx}{dt} = f(t, x), \quad x(t_0) = x_0,$$

wobei die Lösungskurve  $x = x(t)$  in einem vorgegebenen Integrationsintervall  $[a, b]$  mit  $a = t_0$  gesucht ist. Im folgenden werden drei einfache numerische Verfahren zur Lösung dieses Problems angegeben. (Gleichungen höherer Ordnung sind auf Systeme erster Ordnung rückführbar, welche dann analog behandelt werden können.)

Wir wählen zunächst eine Intervallteilung  $a = t_0, t_1, t_2, \dots, t_n = b$  von  $[a, b]$  in  $n$  Teilintervalle mit den Gitterpunkten  $t_i = t_0 + ih$

(für  $i = 0, 1, \dots, n$ ) und der Schrittweite  $h = (b-a)/n$ . Aus (\*) folgt durch Integration nach  $t$  in den Grenzen  $t_0$  und  $t_0+h$

$$(**) \quad x(t_0+h) = x_0 + \int_{t_0}^{t_0+h} f(t, x(t)) dt.$$

Diese Gleichung bildet den Ausgangspunkt für die nachstehenden Lösungsverfahren. Ersetzt man nämlich das Integral in (\*\*) durch eine Näherungsformel, so erhält man zunächst einen Näherungswert  $x_1$  für  $x(t_1)$ . Sodann löst man dieselbe Differentialgleichung zur Anfangsbedingung  $x(t_1) = x_1$  und erhält eine Näherung  $x_2$  usw., bis sich letztlich  $x_n$  als Näherung für  $x(t_n)$  ergibt. Das numerische Verfahren liefert somit die Näherungswerte  $x_i$  für die unbekanntenen Funktionswerte  $x(t_i)$ , d.h. wir erhalten die Lösung in Form einer Wertetabelle mit den Wertepaaren  $(t_i, x_i)$  für alle  $i$ .

#### (1) Das Eulersche Polygonzugverfahren

Im einfachsten Fall berechnet man das Integral in (\*\*) nach der Rechteckformel

$$\int_{t_0}^{t_0+h} f(t, x(t)) dt = hf(t_0, x_0)$$

und erhält die Näherung  $x_1 = x_0 + hf(t_0, x_0)$  bzw. allgemein

$$(E) \quad x_{i+1} = x_i + hf(t_i, x_i) \quad \text{für } i = 0, 1, \dots, n-1.$$

Dieses Verfahren kann auch auf einfache Weise geometrisch interpretiert werden (siehe Abb. 5): Der Übergang von  $t_i$  zu  $t_{i+1}$  ent-

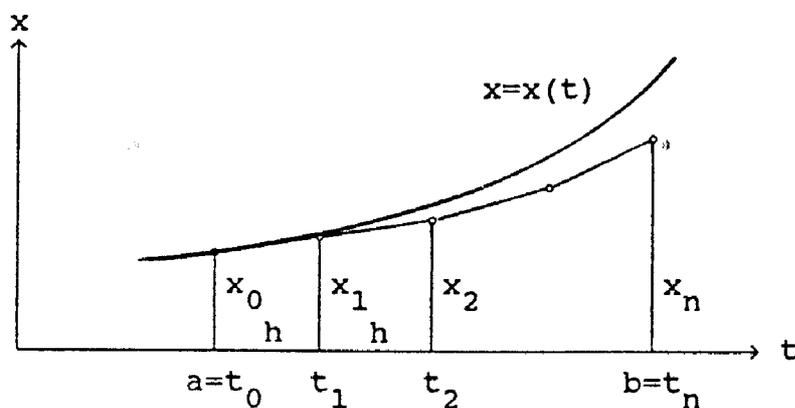


Abb. 5. Eulersches Polygonzugverfahren

spricht für jedes  $i$  dem Fortschreiten entlang der Tangente an die Lösungskurve der Differentialgleichung im Punkt  $(t_i, x_i)$  bis zum Punkt  $(t_{i+1}, x_{i+1})$ , wodurch insgesamt ein Streckenzug (Polygonzug) entsteht.

(2) Verbessertes Eulersches Polygonzugverfahren

Verwendet man zur Integration in (\*\*) die Sehnentrapezformel, so erhält man im  $i$ -ten Schritt die Gleichung

$$x_{i+1} = x_i + \int_{t_i}^{t_i+h} f(t, x(t)) dt = x_i + \frac{h}{2} [f(t_i, x_i) + f(t_{i+1}, x_{i+1})],$$

in welcher der Näherungswert  $x_{i+1}$  für  $x(t_{i+1})$  implizit vorkommt. Ersetzen wir den unbekanntem Wert  $x_{i+1}$  auf der rechten Seite der Gleichung durch die Näherung  $x_{i+1} = x_i + hf(t_i, x_i)$  gemäß (E), so folgt

$$(VE) \quad \begin{cases} x_{i+1} = x_i + \frac{1}{2}(k_1+k_2) \\ \text{mit } k_1 = hf(t_i, x_i) \\ \quad k_2 = hf(t_i+h, x_i+k_1) \end{cases} .$$

Im Gegensatz zum einfachen Eulerschen Verfahren werden in (VE) die Änderungsraten  $k_1$  zu Beginn jedes Simulationsschritts und eine mittels Euler-Verfahren näherungsweise bestimmte Änderungsrate  $k_2$  am Ende des Simulationsintervalls gemittelt (siehe Abb. 6).

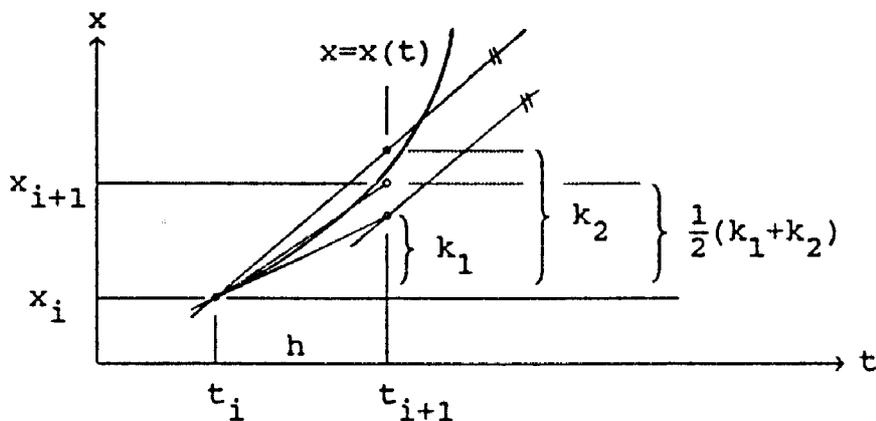


Abb. 6. Verbessertes Eulersches Polygonzugverfahren

(3) Klassisches Runge-Kutta-Verfahren

Eine weitere Verbesserung gegenüber (VE) basiert auf der Anwendung der Keplerschen Faßregel auf das in (\*\*) auftretende Integral und führt auf das Lösungsverfahren

$$(RK) \quad \left\{ \begin{array}{l} x_{i+1} = x_i + \frac{1}{6}(k_1+2k_2+2k_3+k_4) \\ \text{mit } k_1 = hf(t_i, x_i) \\ k_2 = hf(t_i+h/2, x_i+k_1/2) \\ k_3 = hf(t_i+h/2, x_i+k_2/2) \\ k_4 = hf(t_i+h, x_i+k_3) \end{array} \right.$$

Der in (RK) angegebene Algorithmus repräsentiert ein sogenanntes Verfahren 4. Ordnung, d.h., eine Halbierung der Schrittweite  $h$  hat eine Verringerung des Verfahrensfehlers auf etwa  $1/16$  zur Folge. Dieser erhöhten Genauigkeit steht jedoch ein größerer Rechenaufwand gegenüber, da für jeden Einzelschritt vier Funktionsauswertungen von  $f$  erforderlich sind.

In jedem Fall kann die Simulation des Anfangswertproblems (\*) bzw. eines mehrdimensionalen Analogons nach dem folgenden Schema ablaufen:

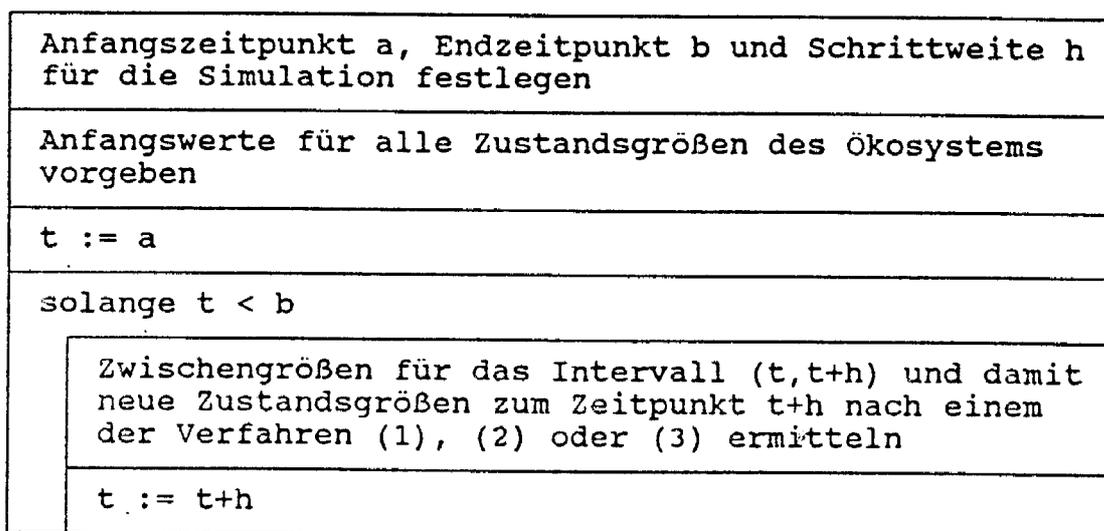


Abb. 7. Struktogramm zum Simulationsablauf bei Differentialgleichungsmodellen

Beispiel B: Schädlingsbekämpfung mittels SIT (sterile insect technique)

Das folgende Modell beschreibt die Entwicklung einer Insektenpopulation, die durch Aussetzen steriler Männchen bekämpft wird. Zudem wird dem Einfluß einer beschränkten Umweltkapazität durch eine dichteabhängige Geburten- bzw. Sterberate Rechnung getragen. Die Modellgleichung lautet

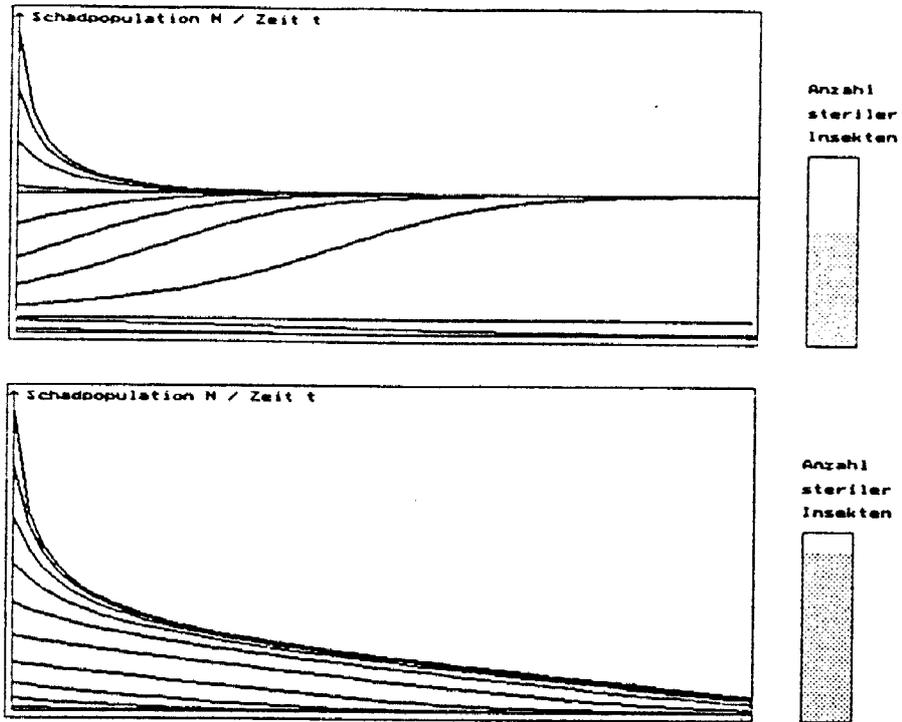
$$\frac{dN}{dt} = \left( b \frac{N}{N+S} - d(N+S) \right) N$$

( $N(t)$  Größe der Schadinsektenpopulation,  $S$  konstante Zahl der pro Zeiteinheit ausgesetzten sterilen Insekten,  $b, d > 0$  Parameter). Man simuliere den Populationsverlauf für  $b = 25$ ,  $d = 0.001$  und verschiedene Startwerte  $N_0$  mit  $0 \leq N_0 \leq 30000$ . Insbesondere untersuche man den Einfluß der Rate  $S$  (im Intervall  $0 \leq S \leq 10000$ ) auf das Modellverhalten.

Die Freilassung steriler (bzw. sterilisierter) Insekten, wie sie in der Praxis beispielsweise zur Bekämpfung von Tsetsefliegen angewendet wird, führt zu einer zweifachen Konkurrenzsituation mit den Tieren der Freilandpopulation: Durch den Term  $bN/(N+S)$  in der Modellgleichung wird das Konkurrenzverhalten bei der Paarung beschrieben, während die Konkurrenz um den Lebensraum und die Nahrungsquellen im Term  $d(N+S)$  zum Ausdruck kommt (vgl. Hasibeder (1981)).

Die Simulationsläufe in Abb. 8 zeigen für kleine Werte von  $S$  die Existenz eines inneren stabilen Gleichgewichtspunktes  $N_1^*$  und eines stabilen Randgleichgewichtspunktes  $N_3^*$ ; die Einzugsbereiche beider Gleichgewichtslagen sind durch einen instabilen Gleichgewichtspunkt  $N_2^*$  getrennt. Mit zunehmender Freilassungsrate  $S$  verringert sich die Umweltkapazität  $N_1^*$  der Schädlinge, bis schließlich ab einem kritischen Wert  $S^*$  die Ausrottung der Insektenpopulation im Prinzip von jedem Niveau aus möglich wird. Eine anwachsende Schadpopulation kann also durch Anwendung der SIT stets gebremst bzw. zurückgedrängt werden, falls die Anzahl  $S$  der freigelassenen sterilen Tiere groß genug ist.

Schädlingsbekämpfung mittels SIT (sterile insect technique)



F1 Simulation. Cursor auf/ab SIT +/-, F10 Ende

Abb. 8. Simulation zu Beispiel B

Die Gleichgewichtslagen  $N_1^*$ ,  $N_2^*$  und  $N_3^*$ , welche aus  $dN/dt = 0$ , d.h.  $(bN - d(N+S)^2)N = 0$  berechnet werden, sind in Abb. 9 in Abhängigkeit von  $S$  dargestellt.

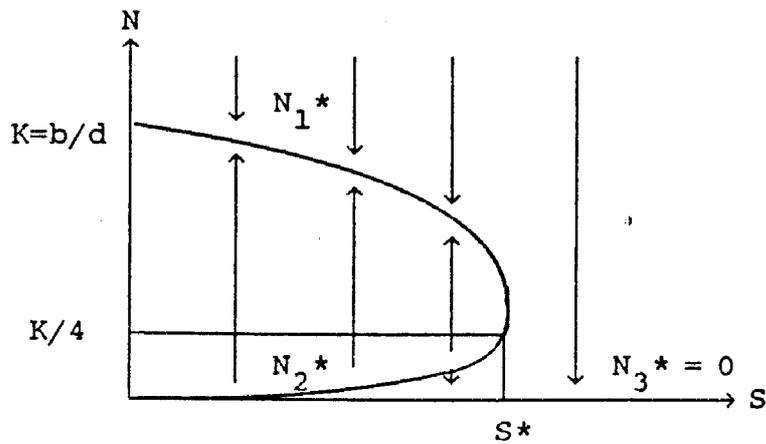


Abb. 9. Gleichgewichtslagen in Beispiel B und deren Stabilitätsverhalten

Beispiel C: Räuber-Beute-System bei begrenzter Weidekapazität

Man simuliere das folgende Ökosystem mit zwei Populationen verschiedener Arten, die denselben Lebensraum bewohnen und in einem Räuber-Beute-Verhältnis zueinander stehen. Es bezeichne  $x(t)$  die Größe der Beutepopulation,  $y(t)$  jene der Räuberpopulation, und es gelte

$$\frac{dx}{dt} = (\lambda_1(1 - \frac{x}{K}) - \mu_1 y) x$$
$$\frac{dy}{dt} = (\lambda_2 x - \mu_2) y .$$

Dabei wird angenommen, daß die Beutepopulation in Abwesenheit der Räuber durch die Weidekapazität  $K$  beschränkt ist;  $\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2 > 0$  sind Parameter. Man simuliere das Räuber-Beute-Verhalten für ein System von anfänglich  $x(0) = 200$  Hasen und  $y(0) = 20$  Füchsen mit den Parameterwerten  $\lambda_1 = 0.08$ ,  $\mu_1 = 0.002$ ,  $\lambda_2 = 0.0004$ ,  $\mu_2 = 0.2$  und untersuche den Einfluß von  $K$  im Intervall  $300 \leq K \leq 3000$  auf das Systemverhalten.

Im Fall hoher Werte für die Weidekapazität  $K$  zeigt sich das von den klassischen Räuber-Beute-Modellen her bekannte oszillierende Verhalten: Ein Anwachsen der Beutepopulation hat einen zeitlich verschobenen Anstieg der Räuber zur Folge, wodurch die Beute infolge der erhöhten Konkurrenz abnimmt. Damit verschlechtern sich jedoch die Lebensbedingungen für die Räuber, deren Zahl in der Folge ebenfalls fällt, und der Zyklus kann erneut beginnen (vgl. Nöbauer u. Timischl (1979)).

Durch die Begrenzung des Lebensraums für die Beute kommt es allerdings zu gedämpften Schwingungen, und das System strebt langsam einem Gleichgewichtspunkt zu (siehe Abb. 10). Eine Reduktion der Weidekapazität  $K$  für die Beutepopulation wirkt sich nicht - wie man vielleicht erwarten könnte - zu deren Nachteil aus. Tatsächlich bleibt bei fallendem Wert von  $K$  der Gleichgewichtswert für die Beute  $x^* = 500$  unverändert (solange  $K \geq 500$ ), während sich die Räuber nur auf dem niedrigeren Niveau  $y^* = 40(1-500/K)$  halten können, bis sie schließlich für  $K \leq 500$  zum Aussterben verurteilt sind.

Räuber-Beute-System bei begrenzter Weidekapazität

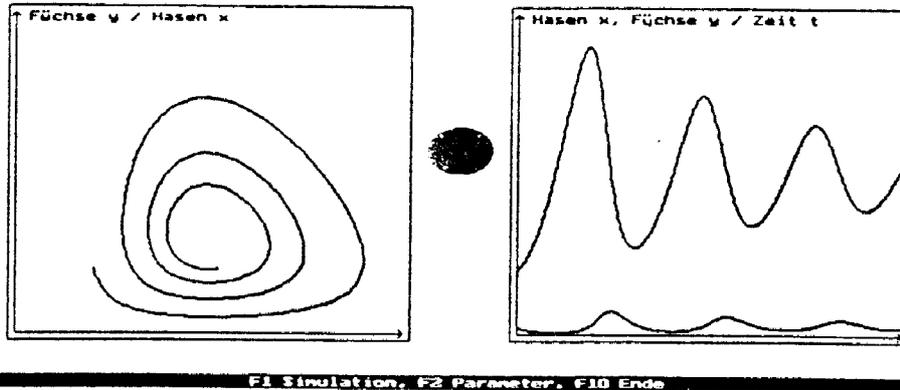


Abb. 10. Simulation zu Beispiel C

Das nachstehend beschriebene Modell spiegelt die katastrophalen Folgen eines menschlichen Eingriffs in ein natürliches Ökosystem in Australien wider.

Beispiel D: Wald-Grasland-Vögel-Schadinsekten-System

Um größere Weideflächen für Schafe zu schaffen, wurden in Australien Eukalyptuswälder gelichtet. Die Blätter dieser Bäume waren zum Teil von Schadinsekten befallen, andererseits boten die Bäume Nistplätze für eine Vogelpopulation, welche wiederum als natürliche Räuber der Insekten auftrat. Diese Dynamik werde durch folgendes Modell aus den Komponenten Eukalyptusbäume E, Vögel V und Schadinsekten S beschrieben:

$$\frac{dE}{dt} = \left[ r_E \left( 1 - \frac{R+E}{K_E} \right) - m_S \frac{S}{E+L_S} - u \right] E$$

$$\frac{dV}{dt} = r_V \left( 1 - \frac{V}{K_V(E,S)} \right) V \quad \text{mit} \quad K_V(E,S) = \delta (R+E) S$$

$$\frac{dS}{dt} = \left[ r_S \left( 1 - \frac{S}{K_S(E)} \right) - m_V \frac{V}{S+L_V} \right] S$$

$$\text{mit} \quad K_S(E) = \alpha (E + \beta) (K_E - R - E + \gamma) .$$

Man zeige unter Benutzung des nachstehend angeführten Datensatzes, daß mit zunehmender Ernterate u ein sprunghaftes Anwachsen der Schadinsektenpopulation und schließlich das Aussterben des restlichen Baumbestandes verbunden ist.

Parameter:  $R = 5,$   
 $r_E = 0.09, \quad r_V = 1.1, \quad r_S = 1.6, \quad K_E = 100,$   
 $m_V = 29.2, \quad m_S = 365, \quad L_V = 6 \cdot 10^{-4}, \quad L_S = 1,$   
 $\alpha = 8 \cdot 10^{-6}, \quad \beta = 10^{-4}, \quad \gamma = 70, \quad \delta = 5 \cdot 10^{-3},$   
 $0 \leq u \leq 0.5$

Anfangswerte:  $E_0 = 80, \quad V_0 = 2 \cdot 10^{-5}, \quad S_0 = 5 \cdot 10^{-5}$

Die Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Komponenten dieses Ökosystems sind im folgenden Wirkungsdiagramm (Abb. 11) dargestellt, welches auch die Grundlage für die Herleitung der drei Modellgleichungen bildet (vgl. Richter (1985)).

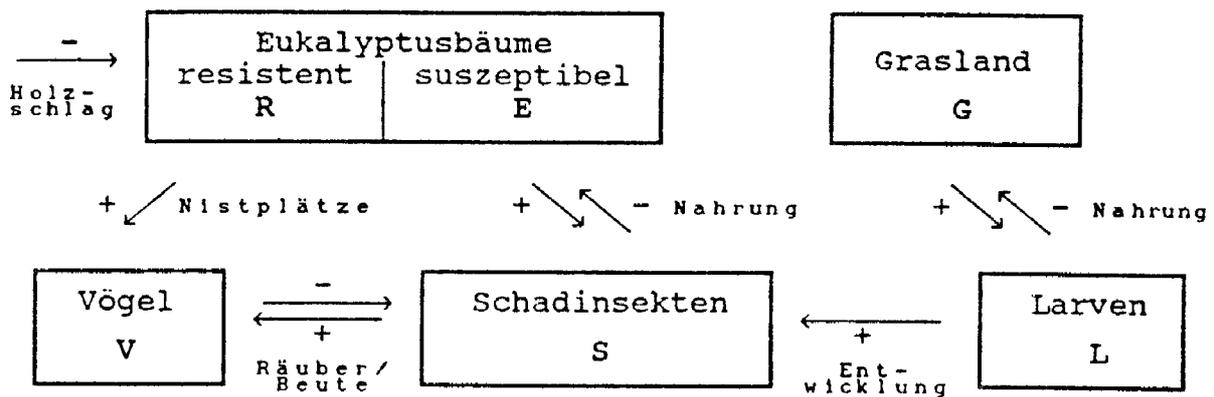


Abb. 11. Wirkungsdiagramm zu Beispiel D

Zur Simulation wurde angenommen, daß zunächst über einen bestimmten Zeitraum hinweg ein Holzschlag mit konstanter Rate  $u$  erfolgt, und anschließend das System ohne Eingriff von außen sich selbst überlassen bleibt. Dabei zeigt sich, daß für kleine Einschlagraten  $u$  zwar die Dichte der Eukalyptusbäume abnimmt, während die Schadinsektenpopulation anwächst, nach Aussetzen des Holzschlags tritt jedoch eine Regeneration des Systems ein. Bei hohen Raten  $u$  kommt es allerdings zur Katastrophe: Wenn der Bestand der Eukalyptuswälder unter eine kritische Grenze gesunken ist, wächst die Schadinsektenpopulation steil an, und die restlichen Eukalyptusbäume gehen zugrunde.

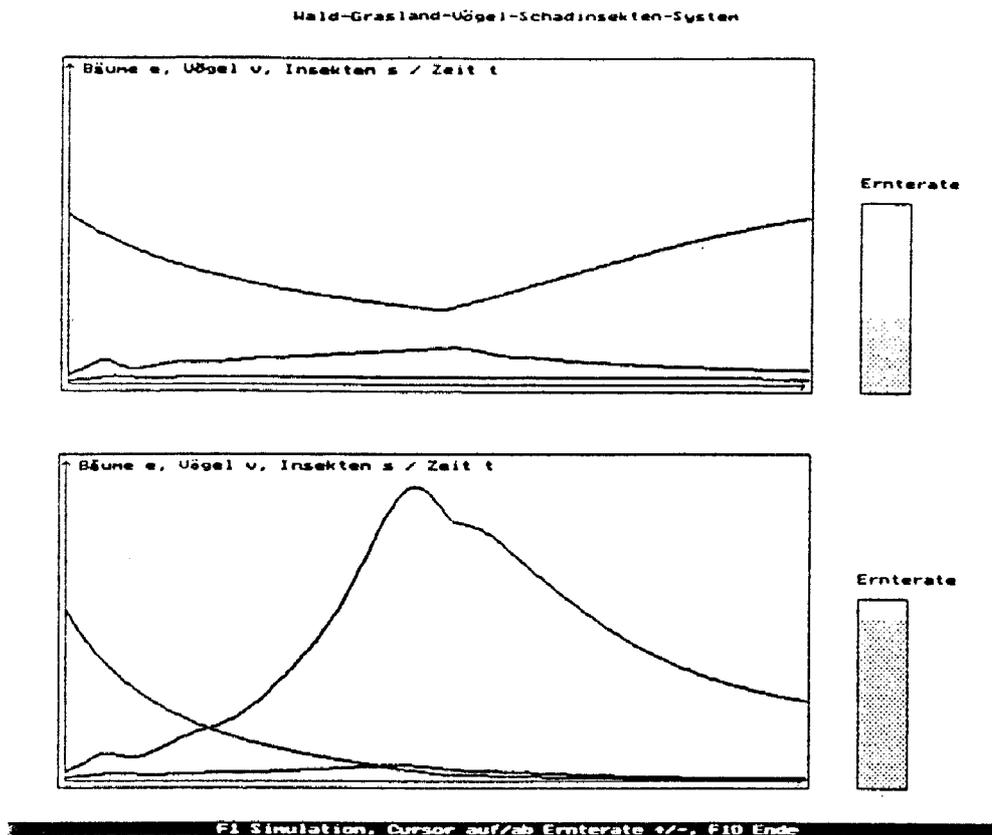


Abb. 12. Simulation zu Beispiel D

#### 4. Stochastische Modelle

Deterministische Modelle sind dann nicht mehr adäquat, wenn es um das Wachstum von kleinen Populationen geht, wo ja einzelne Geburten und Sterbefälle nicht vorherbestimmbar sind. Dementsprechend werden im stochastischen Modellansatz die betrachteten Populationsgrößen durch Zufallsvariable  $X(t)$ ,  $Y(t)$ ,  $Z(t)$  usw. repräsentiert. Wir fassen einen solchen stochastischen Prozeß nun als Gesamtheit seiner Realisierungen, d.h. aller möglichen Folgen durchlaufener Zustände auf. Unter Simulation im engeren Sinn oder Monte-Carlo-Simulation versteht man die Erzeugung derartiger Zustandsfolgen mit Hilfe von Zufallszahlen (bzw. eines Zufallszahlengenerators). Selbstverständlich kann man sich in der Praxis nicht mit einer einzelnen Simulation begnügen. Erst die Durchführung einer großen Anzahl von Simulationsläufen erlaubt genauere Aussagen über das Verhalten eines Ökosystems.

**Beispiel E: Räuber-Beute-System (Monte-Carlo-Simulation)**

Man simuliere das Räuber-Beute-System mit begrenzter Weidekapazität aus Beispiel C als Zufallsprozeß.

Anleitung: Es seien vier Einzelereignisse möglich, deren Wahrscheinlichkeiten betragen

$$P(E_1: X \rightarrow X+1, Y \rightarrow Y) = \lambda_1(1-X/K)X/A$$

$$P(E_2: X \rightarrow X-1, Y \rightarrow Y) = (\mu_1 - \lambda_2)XY/A$$

$$P(E_3: X \rightarrow X-1, Y \rightarrow Y+1) = \lambda_2XY/A$$

$$P(E_4: X \rightarrow X, Y \rightarrow Y-1) = \mu_2Y/A$$

mit  $A = \lambda_1(1-X/K)X + \mu_1XY + \mu_2Y$ . Die Verteilungsfunktion der Zeitdauer  $Z$  zwischen zwei aufeinanderfolgenden Einzelereignissen ist gegeben durch  $P(Z \leq \tau) = 1 - e^{-A\tau}$ .

Jede mögliche Realisierung des Prozesses entsteht durch eine Abfolge der Einzelereignisse  $E_1, E_2, E_3$  und  $E_4$  zu bestimmten Zeitpunkten und liefert eine Zustandsfolge der Form

$$(0, X_0, Y_0) \rightarrow (t_1, X_1, Y_1) \rightarrow (t_2, X_2, Y_2) \rightarrow \dots$$

Zur Simulation sind in jedem Schritt zwei Zufallsexperimente notwendig: Einerseits muß eine Entscheidung darüber getroffen werden, welches der Ereignisse  $E_i$  eintritt, andererseits muß die Zeitdauer zwischen zwei derartigen Ereignissen, welche selbst wieder eine Zufallsgröße ist, bestimmt werden.

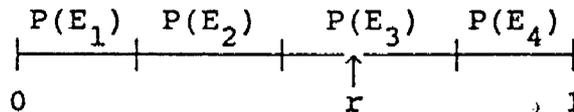


Abb. 13. Simulation des Zufallsexperiments E

Um das Zufallsereignis  $E$  zu simulieren, d.h. zwischen den Ereignissen  $E_1, E_2, E_3$  und  $E_4$  zu entscheiden, wählen wir eine in  $(0, 1)$  gleichverteilte Zufallszahl  $r$  (d.h. Realisierung einer  $(0, 1)$ -gleichverteilten Zufallsvariablen  $R$ ) und entscheiden für  $E_i$ , wenn  $P(E_1) + \dots + P(E_{i-1}) \leq r < P(E_1) + \dots + P(E_i)$  gilt (siehe Abb. 13). Im

zweiten Fall stellt sich die Aufgabe, die stetige Zufallsgröße  $Z$  mit bekannter Verteilungsfunktion  $F(\tau) = P(Z \leq \tau)$  zu simulieren. Wie verwenden dazu wieder eine Zufallszahl  $s$  zwischen 0 und 1 und bestimmen  $\tau$  als Lösung der Gleichung  $F(\tau) = s$  (vgl. Karigl u. Timischl (1981)).

Ein typischer Simulationsverlauf ist in Abb. 14 dargestellt und zeigt ein ähnliches Bild wie in Beispiel C. Allerdings besteht für beide Populationen auch die Gefahr auszusterben. Stirbt die Beutepopulation zuerst aus, sind damit auch die Räuber zum Aussterben verurteilt. Sterben jedoch alle Räuber, wird die Beute um die Weidekapazität  $K$  schwanken.

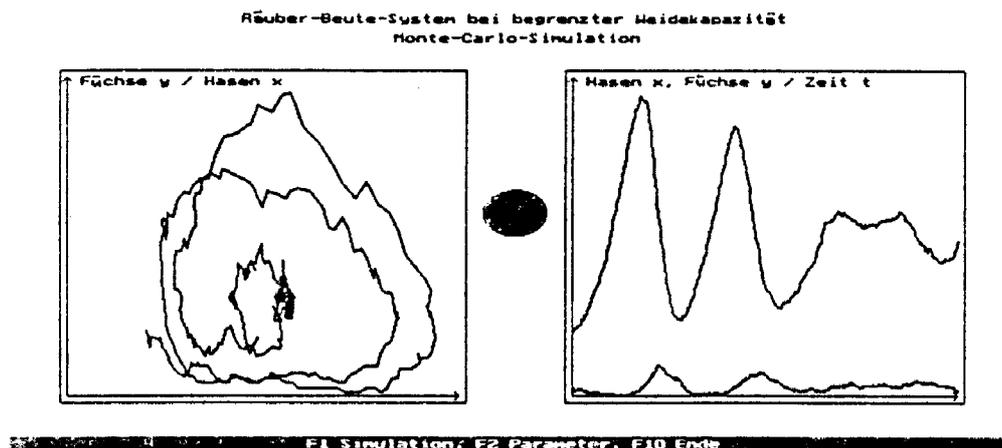


Abb. 14. Simulation zu Beispiel E

## 5. Simulationsmodelle

Dynamische Systeme mit einer großen Zahl von Komponenten werden häufig durch Wirkungs- oder Simulationsdiagramme dargestellt, die den qualitativen bzw. quantitativen Zusammenhang zwischen den Modellgrößen beschreiben. Mit Hilfe spezieller Simulationssprachen können komplexe Modelle direkt als Computerprogramm formuliert und simuliert werden (vgl. etwa Bossel (1989) oder Ossimitz (1990)).

Beispiel F: Entwicklung eines Baumes unter Schadstoffbelastung

Das Modell BAUMTOD von H. Bossel (1985) beschreibt das Baumsterben als Systemzusammenbruch bei Überlastung an Nadeln oder Wurzeln durch Umweltschadstoffe. Man simuliere das durch nachstehendes Wirkungsdiagramm (Abb. 15) bzw. nachstehende Systemgleichungen beschriebene Modell und studiere mögliche Szenarien der Zusammenbruchsdynamik.

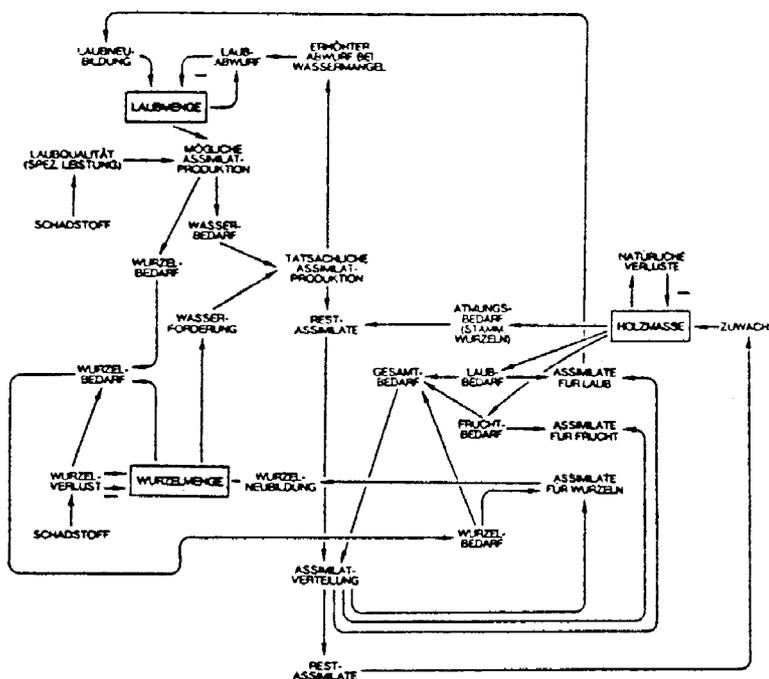


Abb. 15. Wirkungsdiagramm zum Modell BAUMTOD

Parameter und Anfangswerte

eff	{ Blatteffizienz ≤1 (Eingabe) }
wschad	{ Wurzelschädigung ≥1 (Eingabe) }
nwab:=1;	{ Normwert Wurzelverlust }
nad:=8;	{ Nadeljahrgänge }
nbab:=0.01;	{ Normwert Totholzverlust }
laub:=1; wurz:=1; biom:=1;	{ Anfangswerte }

Modellgleichungen

mprod:=laub*eff;	{ max. Assimilatproduktion }
if mprod<wurz then prod:=mprod else prod:=wurz;	{ tatsächl. Assimilatproduktion }
bdam:=biom*0.3;	{ Wurzelatmung }
assi:=prod-bdam;	{ Restass. nach Wurzelatmung }

```
if assi<0 then
  begin laub:=0; wurz:=0; biom:=0; bzu:=0 end
else
  begin
    blaub:=biom*0.15;           {Ass.bedarf Laubbildung}
    bfru:=biom*0.085;          {Ass.bedarf Fruchtbildung}
    wweg:=wurz*wschad*nwab;     {Wurzerverlust}
    bswu:=wweg*(mprod/wurz)*0.065;
                                {Ass.bedarf Wurzelbildung}
    bedrf:=blaub+bfru+bswu;     {Ass.bedarf ohne Wurzelatmung}

    if assi>bedrf then
      begin
        cass:=1;                {Ass.verteilungsfaktor}
        abiom:=assi-bedrf;      {Restass. für Biomassezuwachs}
      end
    else
      begin
        cass:=assi/bedrf;
        abiom:=0;
      end;

    alaub:=blaub*cass;         {Assimilate Laubbildung}
    afru:=bfru*cass;           {Assimilate Fruchtbildung}
    awurz:=bswu*cass;          {Assimilate Wurzelbildung}

    lzu:=alaub*1/nad*6.67;     {Laubaustrieb}
    if mprod<1.2*wurz then
      lweg:=laub/nad           {Laubabwurf}
    else
      lweg:=laub*(1/nad+1-wurz/mprod);
                                {erhöhter Abwurf bei Wassermangel}
    laub:=laub+(lzu-lweg)*dt; if laub<0 then laub:=0;
                                {Laubmenge}

    wzu:=awurz*15.4;           {Wurzelaufbau}
    wurz:=wurz+(wzu-wweg)*dt; if wurz<0 then wurz:=0;
                                {Wurzelmenge}

    bzu:=abiom*0.075;          {Holzzuwachs}
    bab:=biom*nbab;            {Totholzverlust}
    biom:=biom+(bzu-bab)*dt; if biom<0 then biom:=0;
                                {holzige Biomasse}
  end;
end;
```

Das Modell besitzt drei Zustandsgrößen (Nadelmenge, Wurzelmenge, Biomasse) und etwa 30 weitere Hilfsgrößen. Trotz seiner Komplexität ist es jedoch nur zu qualitativen Untersuchungen der möglichen Verhaltensdynamik und nicht für quantitative Vorhersagen geeignet. Eine detaillierte Modellbeschreibung kann bei Bossel (1985) nachgelesen werden. In Abb. 16 ist der Wachstumsverlauf anhand der Nadelmenge (obere Kurve) und des Zuwachses an holziger Biomasse

(untere Kurve) bei unterschiedlicher Schadstoffbelastung dargestellt. Die Simulation zeigt, daß Belastungen durch Schadstoffe über die Nadeln (Blattpfad) oder die Wurzeln (Wurzelpfad) zu qualitativ gleicher Beeinträchtigung der Funktion des Baumes führen. Konstante chronische Belastungen können - unter Umständen erst nach Jahren - zum plötzlichen Zusammenbruch führen. Dieses Simulationsergebnis bestätigt die Beobachtung, daß dem plötzlichen Auftreten des Waldsterbens keine entsprechende abrupte Zunahme der

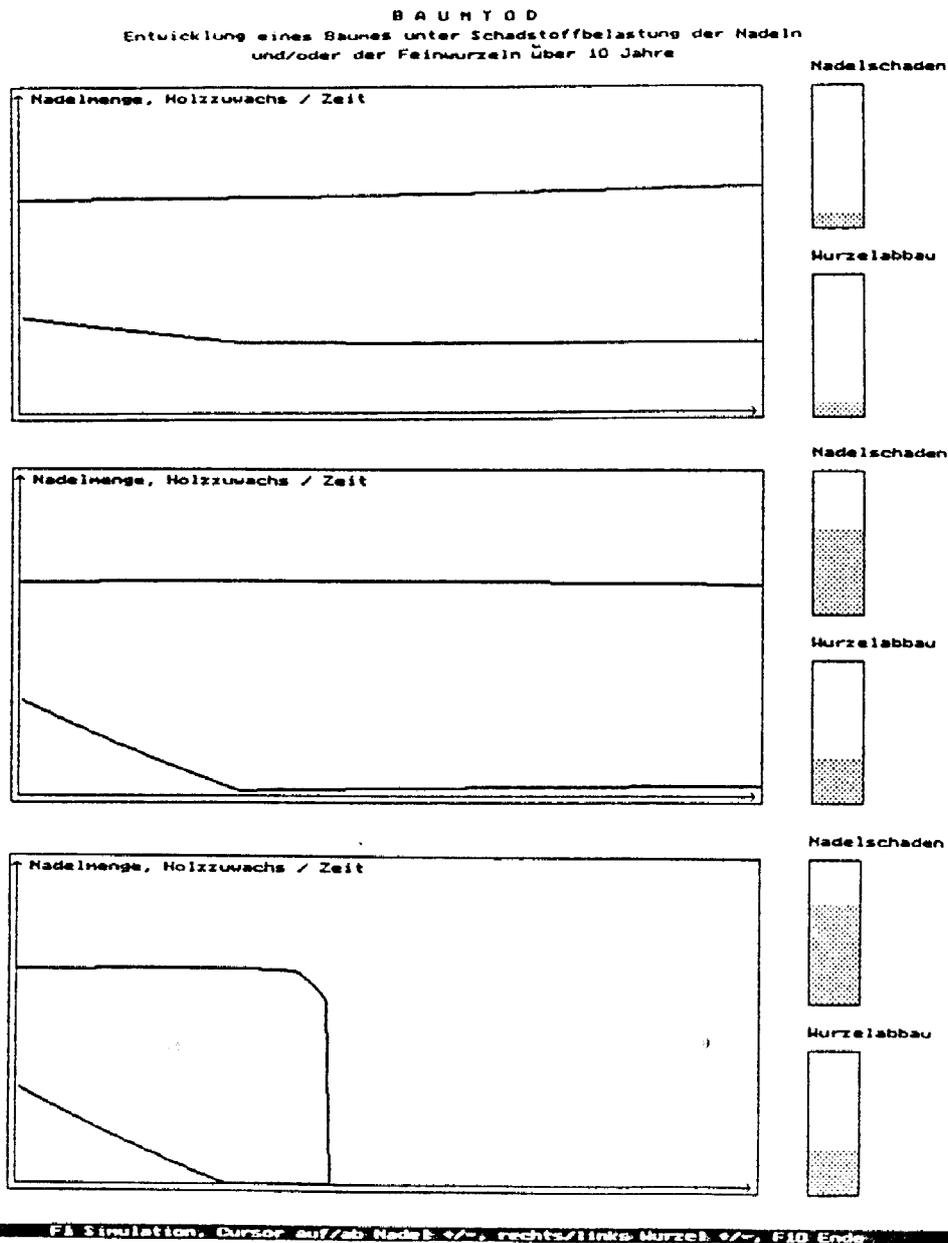


Abb. 16. Simulation zu Beispiel F:  
normales Wachstum (oben), unterkritische Schadstoff-  
belastung (Mitte) und überkritische Belastung (unten)

Schadstoffemissionen gegenübersteht. Die Bilder lassen anfangs praktisch keine Veränderung der Nadelmenge erkennen, d.h., der Baum erscheint äußerlich noch lebensfähig, auch wenn der Zusammenbruch intern bereits begonnen hat. Ein dramatischer Abfall der Nadelmenge ist erst kurz vor dem endgültigen Ende zu beobachten, wohingegen innere Anzeichen, insbesondere die Verringerung des Biomassezuwachses, weit früher auf den bevorstehenden Zusammenbruch hindeuten.

### Literaturhinweise

- Bossel H. (1985): Umweltdynamik. 30 Programme für kybernetische Umwelterfahrungen auf jedem BASIC-Rechner. te-wi Verlag, München.
- Bossel H. (1989): Simulation dynamischer Systeme. Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden.
- Hasibeder G. (1981): Mathematische Modelle der biologischen Schädlingsbekämpfung. Dissertation, TU Wien.
- Karigl G. u. W. Timischl (1981): Simulation biologischer Vorgänge. Anregungen für den anwendungsorientierten mathematischen Unterricht. Math. Semesterberichte 28, 139-151.
- Nöbauer W. u. W. Timischl (1979): Mathematische Modelle in der Biologie. Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden.
- Ossimitz G. (1990): Materialien zur Systemdynamik. Hölder-Pichler-Tempsky, Wien, und Teubner, Stuttgart.
- Richter O. (1985): Simulation des Verhaltens ökologischer Systeme. Mathematische Methoden und Modelle. VCH Verlag, Weinheim.