

Universität Leipzig
Fakultät für Physik und Geowissenschaften
Bereich Didaktik der Physik

29. August 2006

„Mache die Dinge so einfach wie möglich – aber nicht einfacher.“
Albert Einstein

Nichtlineare Dynamik in biologischen Systemen

Erster Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Oehme, Universität Leipzig

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Josef Käs, Universität Leipzig

Wissenschaftliche Arbeit im Fach Physik
zur Erlangung des ersten Staatsexamens,
vorgelegt von Volker Rust, Matrikelnummer 8969245, am 31.08.2006

Inhalt:**1. Einleitung****2. Die Verhulst-Dynamik****2.1. Die logistische Gleichung****2.2. Der Weg in das Chaos**

2.2.1. Darstellung der Iteration

2.2.2. Fixpunktanalyse

3. Räuber-Beute-Systeme**3.1. Lotka-Volterra-Modelle**

3.1.1. Weidesysteme 1

3.1.2. Allgemeines Räuber-Beute-System

3.1.3. Einfaches Lotka-Volterra-Modell

3.1.4. Probleme, Fragen, Anschaulichkeit

3.1.5. Erweitertes Lotka-Volterra-Modell

3.1.6. Weidesysteme 2

3.1.7. Erweiterung um mehrere Spezies

3.2. Diffusion und Simulationen**4. Dictyostelium discoideum****4.1. Beschreibung****4.2. Präparation im Labor****4.3. Beobachtung der Wellenpropagation****5. Zusammenfassung und Unterrichtsbezug****5.1. Räuber-Beute-Systeme im Unterricht****5.2. Dictyostelium in der Schule****Literaturverzeichnis****Bildverzeichnis****Anhang 1. Protokolle für die Dictyostelium-Anzucht****Anhang 2. CD mit Simulationen, Filmen und Bildmaterial**

3. Räuber-Beute-Systeme

3.1. Lotka-Volterra-Modelle

3.1.1. Weidesysteme 1

Nachdem der Weg ins Chaos, welchen die logistische Gleichung für laufende Parameter a beschreibt, aufgezeigt wurde, besteht die Möglichkeit, Systeme mit mehreren Einflussfaktoren auf ähnliche Weise wie die Verhulst-Dynamik zu bearbeiten. Zu überprüfen bleibt auch hier, welche Wahl der Parameter mathematisch und biologisch sinnvoll ist.

Analog der Verhulst-Dynamik ist es möglich, Konvergenz und Attraktorwerte für unterschiedliche Parameter zu untersuchen. Für diese komplizierteren Systeme gelten die Überlegungen zur Verhulst-Dynamik entsprechend. Die Darstellung des Phasenraumes, der für steigende Parameteranzahl immer höherdimensional wird, ist natürlich auf dem zweidimensionalen Blatt Papier nicht so einfach. Es bleibt die Aufgabe, schon bei der Untersuchung zu entscheiden, welche Parameter sinnvoll zu betrachten sind.

Analog zur Verhulst-Dynamik ist es möglich, für die Entwicklung von Räuber-Beute-Systemen (RBS) ein Differenzialgleichungssystem aufzustellen.

Es gibt viele Räuber-Beute-Systeme, Weidesysteme gehören zu den einfachsten [Ort97]. Trotzdem gibt es eine Vielzahl von Überlegungen, die zu neuen mathematischen Ansätzen führen, welche dann wieder an der Wirklichkeit getestet und überprüft werden müssen. Viele mathematische Ansätze sind sogar aus gegensätzlichen Überlegungen entstanden und können für einzelne Spezialfälle ein System gut beschreiben. Andere mathematische Überlegungen haben für bestimmte Situationen gute Ergebnisse geliefert, mussten dann aber an andere Anforderungen und die Wirklichkeit angepasst und weiterentwickelt werden.

Bei der Betrachtung der Wachstumsphasen von Gras wird schnell klar, dass diese nicht in Generationen eingeteilt werden können. Daher ist es sinnvoll von der diskreten zu einer kontinuierlichen Beschreibung des Systems überzugehen.

Mit der Annahme, dass die Biomasse eine konstante Wachstumsrate $a > 0$ aufweist, erhält man die Differentialgleichung

der Lösungsmenge der Differentialgleichungen sind allerdings alle, dem Ansatz nach sinnvollen ganzzahligen Lösungen, vorhanden.

Das Lösen der Differentialgleichungen ist kompliziert und analytisch oft nicht möglich. Durch verschiedene numerische Verfahren können die Lösungen bewerkstelligt werden. Die Lösungsverfahren sind allerdings unterschiedlich gut. Der Einfluss gerundeter, ganzzahliger Änderungsraten in der Lotka-Volterra-Gleichungen auf die Dynamik der Populationen im Vergleich zum kontinuierlichen Modell wurde von Rüdiger Hohmann und Christian Klukas untersucht [Hoh02]. Wenn jeder reellen Lösung die nächstkleinere ganze Anzahl zugeordnet wird, ist dies für große Populationen ein guter Ansatz.

3.1.3. Einfaches Lotka-Volterra-Modell

Um ein Verständnis für die Terme der Differentialgleichung zu entwickeln, ist die Betrachtung des einfachsten Gleichungssystems mit $\lambda = 0$ und $\mu = 0$ angebracht. Zu beachten ist an dieser Stelle, dass dadurch keine Maximalpopulation bzw. Kapazitätsgrenze für die einzelnen Populationen explizit festgelegt werden kann, aber auch nicht muss. Das Differentialgleichungssystem hat dann die Form

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a \cdot x - b \cdot x \cdot y \\ \dot{y} &= c \cdot x \cdot y - d \cdot y\end{aligned}$$

Zur Untersuchung der DGL seien alle Parameter positive reelle Zahlen. Um ein Verständnis für diesen Ansatz zu entwickeln, ist es notwendig, die Bedeutung der einzelnen Parameter zu erläutern [Mos06].

Parameter a und d:

Der Parameter a ist ein Wert für das natürliche Wachstum der Beute. Durch Ausblenden der anderen Variablen entsteht die Differentialgleichung

$$\dot{x} = a \cdot x$$

mit der Lösung

$$x(t) = x_0 \cdot e^{a \cdot t}$$

was exponentielles Wachstum für die Beutepopulation bedeutet (siehe Abb. 20).

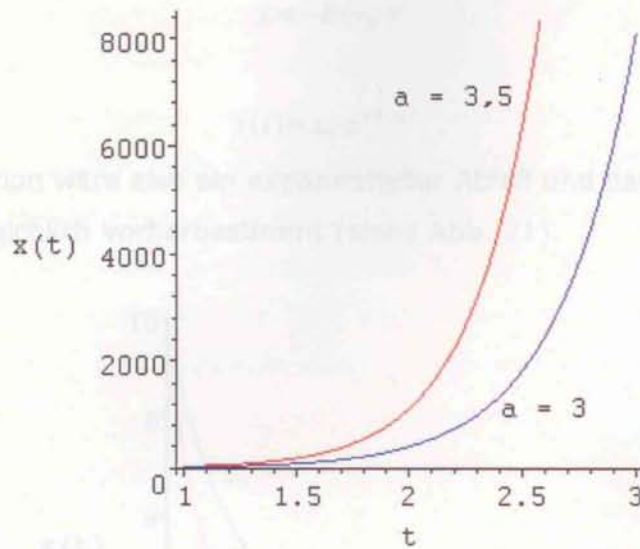


Abb. 20: Populationsentwicklung der Beute für zwei Werte von $a \neq 0$, $x_0 = x(0) = 2$, $b = c = d = 0$.

Dementsprechend ist der Parameter d eine Art Sterberate der Räuberpopulation. Sie gibt an, wie schnell die Räuber aussterben, wenn keine Beute/Nahrung vorhanden ist. Betrachtet man wieder nur diesen Term und setzt alle anderen Null, so ergibt sich für die Gleichung

$$\dot{y} = -d \cdot y$$

die Lösung

$$y(t) = y_0 \cdot e^{-d \cdot t} \quad (\text{vgl. Abb. 21 mit } d \text{ entspricht } b \cdot y_0).$$

Die Bedeutung der Parameter a und d ist völlig klar. Sie haben die Dimension Zeit^{-1} . Ohne Räuber wächst die Beute x exponentiell mit der Rate a , ohne Beute sterben die Räuber y exponentiell mit der Rate d . Verdoppelungszeit bzw. Halbwertszeit ergeben sich dann zu:

$$t_D = \frac{\ln(2)}{a}, \quad t_H = \frac{\ln(2)}{d} \quad [\text{Ebe04, S. 128}].$$

Parameter b und c :

Der Parameter b bestimmt, wie stark die Auswirkungen der Räuberpopulation auf die Beute ist. Es ist also eine Art Fressfaktor, wobei das Produkt $x \cdot y$ eine Rate der Begegnungen angibt [vgl. Mos06].

Wären alle Parameter außer b gleich Null und die Population der Räuber konstant

y_0 , so hätte die Differentialgleichung

$$\dot{x} = -b \cdot y_0 \cdot x$$

die Lösung

$$x(t) = x_0 \cdot e^{-b \cdot y_0 t}.$$

Der Beutepopulation wäre also ein exponentieller Abfall und das spätere Ende der Existenz unausweichlich vorherbestimmt (siehe Abb. 21).

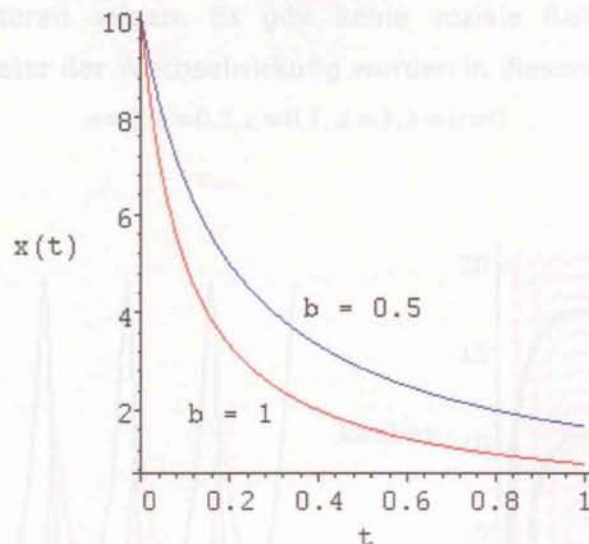


Abb. 21: Populationsentwicklung der Beute für 2 Werte von $b \neq 0$, $x_0 = x(0) = 10$, $a = c = d = 0$.

Wäre die Population der Beute konstant x_0 und wären alle Parameter außer c gleich 0, so ergäbe sich für

$$\dot{y} = c \cdot x_0 \cdot y$$

die Lösung der Differentialgleichung

$$y(t) = y_0 \cdot e^{c \cdot x_0 t} \quad (\text{vgl. Abb. 20 mit } a \text{ entspricht } c \cdot x_0).$$

Die Wachstumsrate der Räuberpopulation ist also proportional zur Begegnungsrates der Spezies $x \cdot y$ und der Parameter c ist der Wachstumsfaktor dieser Population. Dieser Wachstumsfaktor ist natürlich von komplexen Wechselwirkungen abhängig und wie der Parameter a nicht dimensionslos. Überlegungen zu zwei Tierpopulationen zeigen die Komplexität.

Gesamtsystem:

Ist der Räuber allein beim Jagen, so braucht er nicht viele Begegnungen mit

Beutetieren, um für längere Zeit seinen Bedarf zu decken. Ist ein großes Rudel zu ernähren, werden mehr Begegnungen nötig. Wählt man eine konstante Begegnungsrate, wird der Wachstumsfaktor c der Räuberpopulation zu variieren sein. Sind die Individuen der Beutepopulation klein, werden zum Überleben der Räuberpopulation natürlich mehr Begegnungen pro Zeiteinheit notwendig. Bleibt die Begegnungsrate konstant, so kann sich nur der Wachstumsfaktor ändern.

Die folgenden Grafiken sollen die gemeinsame Wirkung und das Zusammenspiel der einzelnen Faktoren zeigen. Es gibt keine soziale Reibung innerhalb der Spezies. Als Parameter der Wechselwirkung wurden in diesem Fall angenommen:

$$a=1, b=0.2, c=0.1, d=1, \lambda=\mu=0 .$$

3.1.4. Probleme, Fragen, Anschaulichkeit

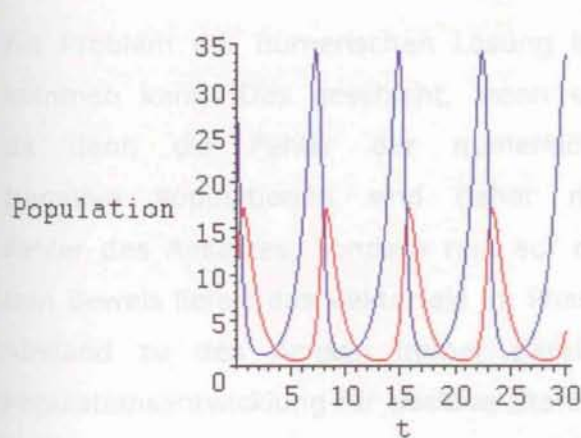


Abb. 22: Zeitliche Entwicklung der Räuberpopulation ($y_0 = 10$) (rot) und der Beutepopulation ($x_0 = 30$) (blau).

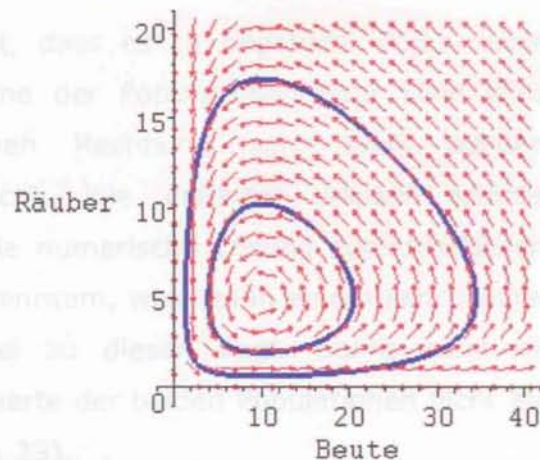


Abb. 23: Phasendiagramm des Räuber-Beute-Systems.

Äußere Kurve: $x_0 = 30, y_0 = 10$.
Innere Kurve: $x_0 = 20, y_0 = 4$.

Die Parameter der sozialen Reibung λ und μ , zum Eindämmen der Maximalpopulation sind in diesem einfachen Modell nicht notwendig, da die Bahnen der Populationsentwicklung einfach geschlossen sind. Ein exponentielles Ausbrechen einer der Populationen ist im kontinuierlichen System nicht möglich, da das Aussterben der anderen Population nicht möglich ist. Berechnet man die Lösung des Differentialgleichungssystems mit $\lambda = \mu = 0$, so kann dies bewiesen werden, indem gezeigt wird, dass die Divergenz des zugrunde liegenden Potentials null ist.

Die Lösungsmenge besteht aus geschlossenen, periodischen Bahnen im Phasenraum. Durch minimale Modifikationen der Gleichungen, zum Beispiel durch das Anfügen des Terms der sozialen Reibung, werden aus den