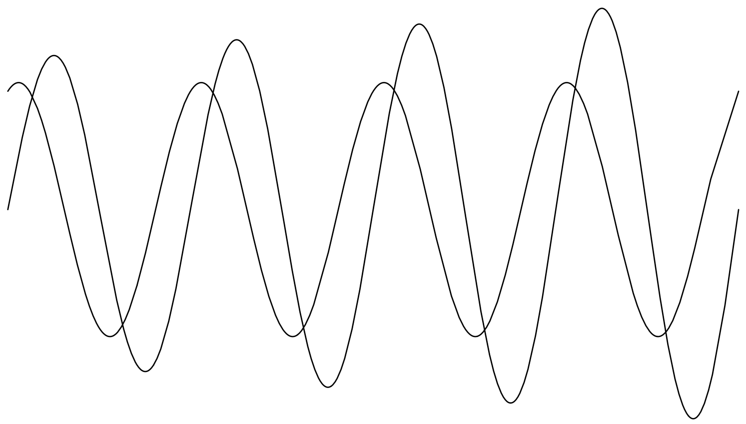
Computersimulation dynamischer Systeme dargestellt am Beispiel der Räuber-Beute-Systeme und anderer Wachstumsmodelle aus der Ökologie

K. Pommerening

März 1987



Zusammenfassung

Mathematische Modelle spielen in allen Zweigen der Wissenschaft und ihren Anwendungen eine wachsende Rolle. Dies liegt vor allem an ihrer leichten rechnerischen *Auswertbarkeit* auf einem Computer, zunehmend aber auch an den Möglichkeiten, die Ergebnisse mit Hilfe des Computers schnell und mit geringem Aufwand in verständlicher und leicht interpretierbarer Form *darzustellen*, etwa durch Grafiken und Tabellen.

Die mathematische Auswertung ist dabei meistens trivial oder beruht auf altbekannten numerischen Methoden. Der Computer bietet zunächst die Möglichkeit, ohne großen Zeitaufwand verschiedene Parametersätze auszuprobieren, also mit dem Modell zu experimentieren. Dadurch wird es in der Regel erst möglich, aus dem Modell gewonnene Aussagen sinnvoll in die Wirklichkeit zu übertragen. Zusätzlich bietet der gegenwärtige Stand der Software-Technik die Möglichkeit, alles dies auf eine komfortable und fehlervermeidende Art zu tun, mit Programmen, die leicht überprüfbar und ebenso leicht an ähnliche Aufgabenstellungen anpaßbar sind.

Damit bleibt als eigentliches Problem das Finden eines geeigneten mathematischen Modells für das zu untersuchende Stück Wirklichkeit, und hier muß der Fachmann seine ganze Kunst beweisen.

Als Beispiel sollen hier Wachstumsmodelle aus der Ökologie behandelt werden; dies sind die sogenannten Räuber-Beute-Systeme. Die gleichen Modelle mit anderen Namen für die Systemgrößen werden auch in der Ökonomie gebraucht (freier Markt mit Konkurrenz, Ressourcen-Ausnutzung eines Projekts); ganz ähnliche Modelle werden in Physik (Flüssigkeitsmechanik), Chemie (Reaktionskinetik), Technik (Regelsysteme) untersucht, auch militärische Anwendungen kommen vor.

Mathematisch führen diese Modelle auf Systeme gewöhnlicher Differential- oder Differenzengleichungen, die man oft als dynamische Systeme bezeichnet. Diese Bezeichnung wird auch für die realen Systeme verwendet, die auf solche mathematischen Modelle führen.

1 Empirische Beobachtungen

Die erste Abbildung gibt die Aufzeichnungen der Hudson Bay Company über den Eingang der Felle von Luchsen und Schneehasen wieder. Man beobachtet starke und regelmäßige Schwankungen mit einer Periode von knapp zehn Jahren, wobei die Kurve für die Luchse deutlich ein wenig retardiert verläuft. Unter der Annahme, daß die Größe des Fangs dem Bestand der jeweiligen Tierart proportional ist, drängt sich die Vermutung auf, daß die Bestände von Luchsen und Schneehasen einer geheimnisvollen mathematischen Gesetzmäßigkeit folgen, die sich nicht aus dem Rhythmus der Jahreszeiten erklären läßt.

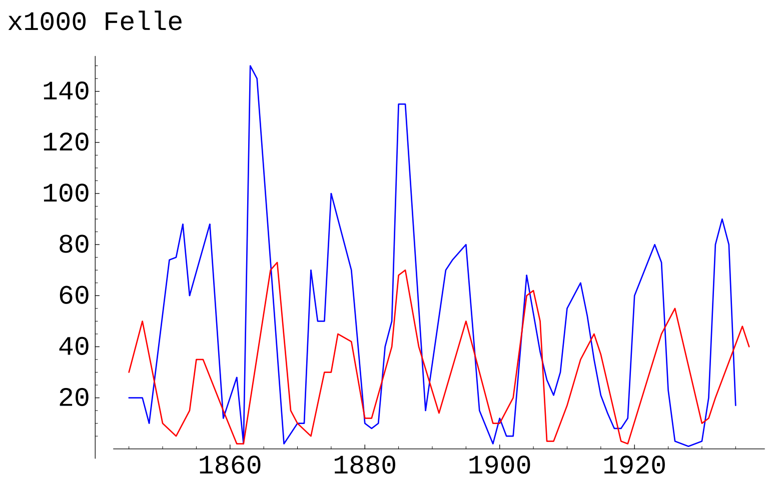


Abbildung 1: Aufzeichnungen der Hudson-Bay-Company über den Eingang von Fellen von Luchsen (rot) und Schneehasen (blau) [nach 4]

Die zweite Abbildung zeigt die (geschätzte) Anzahl von Weißwedelhirschen auf dem Kaibab-Plateau; dieses liegt im Norden des Grand Canyon in Arizona und umfaßt etwa 3000 qkm. Was ist dort passiert? Innerhalb von 20 Jahren wurden aufgrund von Abschußprämien Pumas, Wölfe und Koyoten so gut wie ausgerottet. Infolgedessen stieg die Hirsch-Population steil an. Aber warum blieb sie nicht auf der erreichten Größe? Wurden die Hirsche von einer Seuche dahingerafft? Nein – sie entzogen sich selbst durch Überweidung die Nahrungsgrundlage, was zu einer dauerhaften Zerstörung des Pflanzenwuchses und Wüstenbildung führte. Läßt sich diese Katastrophe des Zusammenbruchs der Vegetation als Folge der Ausrottung von Raubtieren(!) durch ein mathematisches Modell beschreiben? Das würde der Beobachtung in diesem Einzelfall die Bedeutung eines allgemeinen Naturgesetzes geben.

Beide Abbildungen stammen übrigens aus [1].

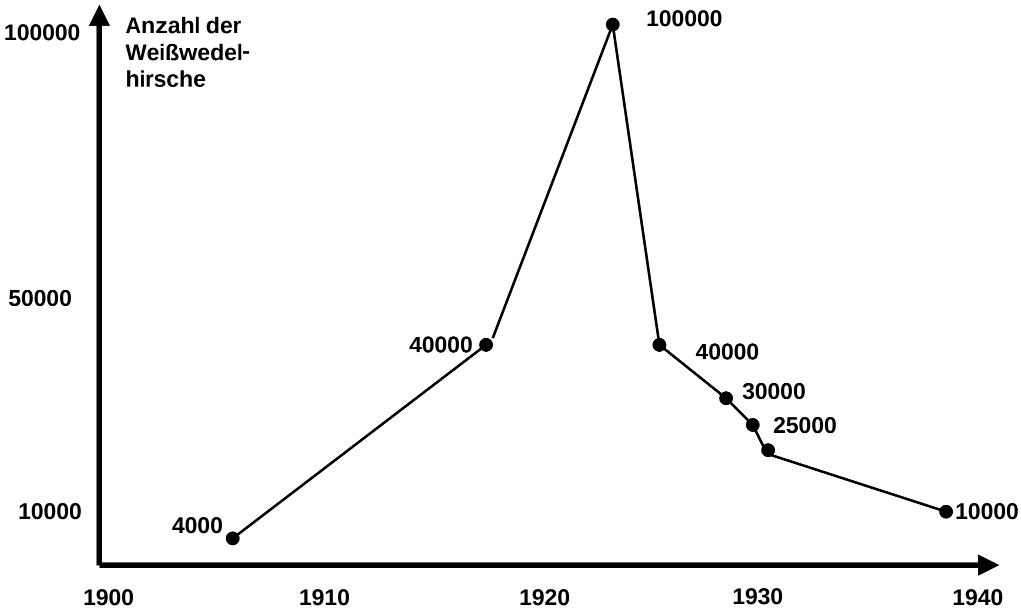


Abbildung 2: Historischer Verlauf des Zusammenbruchs der Hirschpopulation auf dem Kaibab-Plateau [nach 4]

2 Einfache Wachstumsmodelle

Wir betrachten eine Population – eine Ansammlung von Individuen einer Art. Die Größe der Population wird mit x bezeichnet; für die Frage, welche Größe am besten geeignet ist, hat LOTKA 1925 verschiedene Vorschläge gemacht. Am einfachsten und anschaulichsten ist es natürlich, für x die Anzahl der Individuen zu nehmen. Eine andere Möglichkeit ist die Dichte der Individuen. Manchmal ist die Deutung als in der Population gespeicherte Energie sinnvoll oder als eine bestimmte darin enthaltene Substanz, z. B. Stickstoff oder Wasserstoff bei Ackerbau-Modellen.

Die Änderung der Populationsgröße x wird durch die Wachstumsrate ρ beschrieben. Ihre Deutung hängt davon ab, ob man ein diskretes oder kontinuierliches Modell will.

Im *diskreten Modell* wird x als Funktion

$$x\colon \mathbb{N} \longrightarrow \mathbb{R}_+ = [0, \infty[\quad (\text{oder } x\colon \mathbb{N} \longrightarrow \mathbb{N})$$

aufgefaßt; d. h., $x(t)$ ist die Populationsgröße zum Zeitpunkt $t = 0, 1, 2, 3, \ldots$. Der Zuwachs zwischen den Zeitpunkten t und $t + 1$ wird durch die Differenzenfunktion

$$\Delta x\colon \mathbb{N} \longrightarrow \mathbb{R} \quad \text{mit } \Delta x(t) = x(t + 1) - x(t)$$

beschrieben. Die Wachstumsrate $\rho(t)$ zum Zeitpunkt t ist der Differenzenquotient $\Delta x(t)$ geteilt durch den Bestand $x(t)$,

$$\rho = \frac{\Delta x}{x}\colon \mathbb{N} \longrightarrow \bar{\mathbb{R}} = [-\infty, \infty].$$

Im *kontinuierlichen Modell* faßt man x als Funktion $x\colon \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}_+$ auf ($\mathbb{N}$ als Wertebereich ist hierfür mathematisch sinnlos) und ersetzt auf die übliche Weise, die hier nicht diskutiert werden soll, den Differenzenquotienten durch die Ableitung

$$\dot{x} = \lim_{u \to 0} \frac{x(t + u) - x(t)}{u}\,;$$

die Wachstumsrate ist dann durch die Funktion $\rho\colon \mathbb{R}_+ \longrightarrow \bar{\mathbb{R}}$,

$$\rho = \frac{\dot{x}}{x}\,,$$

gegeben. Kontinuierliche Modelle sind Idealisierungen, die aber fast immer zu rechtfertigen und mathematisch leichter zu handhaben sind. Dafür sind sie begrifflich schwieriger, und man muß mathematische Annahmen machen, deren Sinn für das zu modellierende System oft nicht zu erkennen ist – hier etwa die Differenzierbarkeit der Funktion x; auch sind Existenz- und Eindeutigkeitssätze schwerer zu beweisen. Und: Bei der numerischen Behandlung wird in aller Regel das kontinuierliche Modell wieder diskretisiert. So ist die Entscheidung zwischen diskretem und kontinuierlichem Modell meist nur von oberflächlicher Bedeutung, der Übergang vom einen zum anderen ist unproblematisch, und die Ergebnisse unterscheiden sich für die praktische Anwendung nicht. Daher wird in den folgenden Beispielen stets das kontinuierliche Modell beschrieben, für die programmtechnische Auswertung später dann das diskrete gewählt; das bedeutet im wesentlichen nur, daß rein formal überall $\dot{x}$ durch Δx ersetzt wird. Der Übergang zum nächsten Zeitpunkt wird dann im Programm einfach durch die Zuweisung

$$x := x + \rho x$$

erledigt.

Trotzdem muß man immer die Gefahr im Auge haben, daß ein diskretes Modell doch ein wesentlich anderes Verhalten zeigt als das entsprechende kontinuierliche; mehr dazu siehe später in Anmerkung 2 zu Beispiel 2. Die grundsätzlichen Probleme der Modellbildung – Sinn und Unsinn der angegebenen Modelle – werden zunächst ausgeklammert und später, in Abschnitt 6, aufgegriffen.

Beispiel 1, exponentielles Wachstum.

Malthus formulierte 1798 die Regel, daß eine Population, die von äußeren Einflüssen ungestört ist, eine konstante Wachstumsrate hat. Setzt man demzufolge $\rho = r \in \mathbb{R}$ konstant, so gehorcht die Populationsgröße der Differentialgleichung

$$\dot{x} = rx. \tag{1}$$

Je nach Modell ist es oft sinnvoll, die Wachstumsrate noch zu zerlegen in

$$r = b - a \quad \text{mit} \quad \begin{aligned} a &= \text{Abgangs- (oder Sterbe-)rate}, \\ b &= \text{Zuwachs- (oder Geburten-)rate}. \end{aligned}$$

Die explizite Lösung ist wohlbekannt und leicht zu finden:

$$x(t) = c \cdot e^{rt} \text{ mit dem Anfangswert } c = x(0) \geq 0.$$

Das ist das berühmte (berüchtigte) exponentielle Wachstum, von dem Politiker träumen („jährliche Steigerungsrate 3%“), siehe Abbildung 3.

Beispiel 2, logistisches Wachstum.

In einem beschränkten System ist exponentielles Wachstum nur ganz kurze Zeit möglich. Ein realistisches Modell muß diese Tatsache berücksichtigen. Am einfachsten beschreibt man die Beschränkung durch die Kapazitätsgrenze M für die Populationsgröße x, sinnvollerweise $M > 0$. Der Ansatz von Verhulst 1838 ist, die Wachstumsrate als proportional zur Zahl

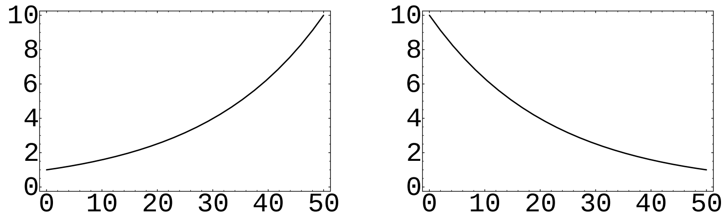


Abbildung 3: Exponentielle Wachstumsverläufe – links positive, rechts negative Wachstumsrate

$M - x$ der freien Plätze anzunehmen; bei Überschreitung von M bedeutet das: Abnahme („Minuswachstum“ im Politiker-Jargon). Also

$$\rho = r \cdot \frac{M - x}{M} = r \cdot (1 - \frac{x}{M}),$$

wobei $r \in \mathbb{R}$ die ungestörte Wachstumsrate ist, siehe Abbildung 4.

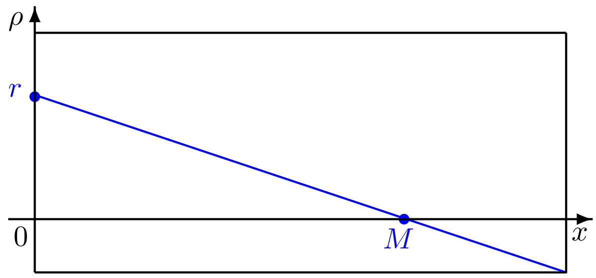


Abbildung 4: Schwellenwert beim logistischen Wachstum

Die Populationsgröße entwickelt sich dann nach der Differentialgleichung

$$\dot{x} = rx \cdot (1 - \frac{x}{M}). \tag{2}$$

Auch diese Differentialgleichung läßt sich explizit lösen:

$$x = M \cdot \frac{ce^{rt}}{M - c + ce^{rt}} \quad \text{mit Anfangswert} \quad c = x(0).$$

(Unter der sinnvollen Annahme $c \geq 0$, $r \geq 0$ wird der Nenner niemals 0.) Die linke Kurve entspricht dem Fall $x(0) < M$ und wird als Kurve des logistischen Wachstums bezeichnet, siehe Abbildung 5.

Anmerkung 1. Die logistische Differentialgleichung (2) ist ein Spezialfall der RICCATTI-Differentialgleichung

$$\dot{x} = px^2 + qx + r \quad \text{mit} \quad p, q, r : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}\,;$$

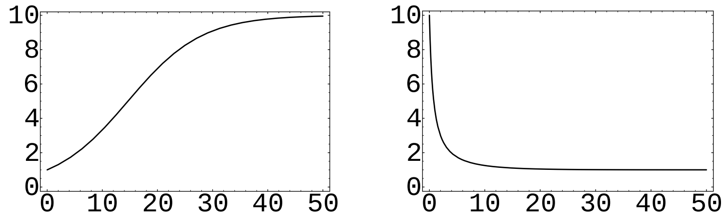


Abbildung 5: Logistische Wachstumsverläufe – links $x(0) < M$, rechts $x(0) > M$

sie hat die spezielle Lösung $x = M$ konstant und wird daher mit dem Ansatz $x = M + 1/u$ allgemein gelöst.

Anmerkung 2. Die diskrete logistische Gleichung ist eines der Standard-Beispiele für chaotisches Verhalten. Setzen wir der Einfachheit halber $r = a - 1$ mit $a > 1$ und $M = 1 - 1/a$ (was man durch Umnormieren von x immer erreichen kann), so heißt die Rekursionsformel

$$x(t+1) = a \cdot x(t) \cdot [1 - x(t)].$$

Sie zeigt für a zwischen 1 und 3 ein Verhalten analog zum kontinuierlichen System. Ab 3 bis 3.570... treten immer wildere Schwingungen auf, siehe Abbildung 6, darüber bis 4 chaotisches Verhalten. Zur numerischen Behandlung der logistischen Differentialgleichung muß man hier die Schrittweite deutlich kleiner wählen.

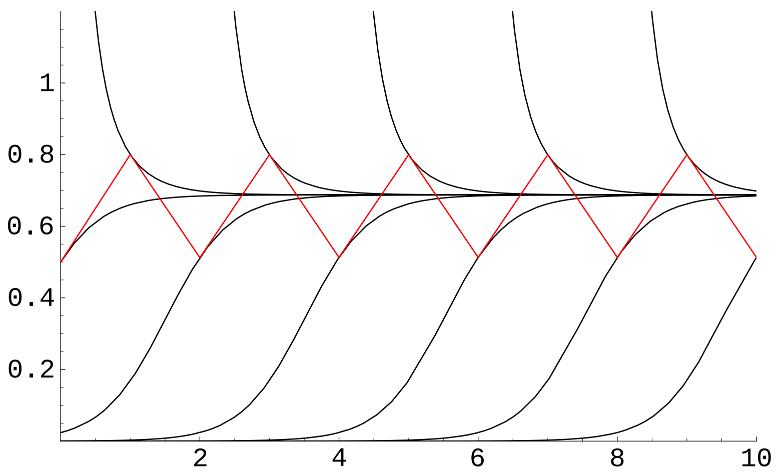


Abbildung 6: Chaotisches Verhalten der diskreten logistischen Gleichung

Eine Variante des logistischen Wachstums erhält man in dem Fall, daß nur die Zuwachsrate b, nicht aber die Abgangsrate a von den freien Plätzen abhängt:

$$\dot{x} = bx \cdot (1 - \frac{x}{M}) - ax. \tag{3}$$

Eine andere Deutung des logistischen Wachstums (2) ist die Ausbreitung von Infektionen in einer Population. Dann ist M die Gesamtzahl der Individuen, x die Zahl der Infizierten, r das Produkt aus Kontakthäufigkeit und Ansteckungswahrscheinlichkeit; bei (3) ist a die Gesundungsrate.

Beispiel 3, Erosion.

Von Erosion spricht man (bei Wachstumsmodellen), wenn eine Population bei Unterschreitung einer bestimmten Größe beschleunigt schrumpft. Ein einfaches Modell hierfür erhält man, wenn man statt einer konstanten Abgangsrate a wie in (3) eine variable $a \cdot (m - x)/m$ einführt, wobei m die Erosionsgrenze ist – sofern x kleiner als m ist. Für $x > m$ soll die Abgangsrate konstant 0 bleiben wie in der ersten Skizze von Abbildung 7.

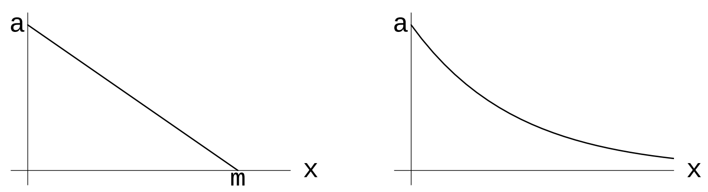


Abbildung 7: Erosionskurven

Natürlich wäre auch eine Erosionskurve wie in der zweiten Skizze sinnvoll, aber bleiben wir bei der ersten. Zur Beschreibung ist die Indikator-Funktion

$$\chi_m : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}, \quad \chi_m(x) = \begin{cases} 1, & \text{falls } x \leq m, \\ 0 & \text{sonst}, \end{cases}$$

nützlich. Das Wachstum verläuft nach der Differentialgleichung

$$\dot{x} = bx \cdot (1 - \frac{x}{M}) - ax \cdot (1 - \frac{x}{m}) \cdot \chi_m. \tag{4}$$

Beispiel 4, Wachstum mit Selbstvergiftung.

Hier existiert eine Giftmenge u, deren Zuwachs $\dot{u} = px$ proportional zur Größe x der Population ist. Die Wachstumsrate von x wird um einen Anteil verringert, der proportional zur Giftmenge ist: $\rho = r \cdot (1 - qu)$; die Konstante q heißt Vergiftungsfaktor. Das Wachstum wird also durch ein System von zwei Differentialgleichungen geregelt:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= px, \\ \dot{x} &= rx \cdot (1 - qu). \end{aligned} \tag{5}$$

Wenn man will, kann man hier u eliminieren und erhält dann eine Differentialgleichung 2. Ordnung für x; das ist aber für das folgende ohne Bedeutung.

Beispiel 5, Wachstum mit Selbstvergiftung und Giftabbau.

Zusätzlich wird angenommen, daß sich das Gift mit einer konstanten Rate a abbaut (z. B. durch radioaktiven Zerfall). Das Differentialgleichungssystem wird dann zu

$$\begin{aligned} \dot{u} &= px - au, \\ \dot{x} &= rx \cdot (1 - qu). \end{aligned} \tag{6}$$

Beispiel 6, Altersgruppen.

In den bisherigen Beispielen wurde stillschweigend angenommen, daß die Zuwachsrate homogen über die Population verteilt ist. Das kann oft zulässig sein, oft aber ist es doch eine krasse Vereinfachung, z. B. beim Menschen. Betrachten wir also ein etwas komplizierteres Modell, das drei Altersgruppen umfaßt:

- Kinder, die noch nicht vermehrungsfähig sind, Anzahl x,
- Erwachsene im vermehrungsfähigen Alter, Anzahl y,
- Alte, die sich nicht mehr vermehren, Anzahl z.

Das Wachstum wird dann durch ein lineares Differentialgleichungssystem beschrieben:

$$\begin{array}{rcrcrcr} \dot{x} &=& -(a_0 + a_1) \cdot x &+& r \cdot y, && \\ \dot{y} &=& a_1 \cdot x &-& (b_0 + b_1) \cdot y, && \\ \dot{z} &=& && b_1 \cdot y &-& c \cdot z, \end{array} \tag{7}$$

wobei die Koeffizienten folgendes bedeuten:

a_0, b_0, c: Sterberate der Kinder, Erwachsenen, Alten,
a_1, b_1 : Übergangsrate Kinder zu Erwachsenen bzw. Erwachsene zu Alten,
r : Geburtenrate.

Die gesamte Populationsgröße ist $u = x + y + z$.

3 Wechselwirkungen mehrerer Arten

Mehrere Populationen können sich gegenseitig im Wachstum beeinflussen. Betrachten wir zwei Populationen, deren Größen durch x und y gegeben sind. Eine erste Klassifikation ergibt folgende Muster:

Symbiose: Die Anwesenheit jeder der Populationen fördert das Wachstum der anderen.

Konkurrenz: Die Anwesenheit jeder der Populationen behindert das Wachstum der anderen.

Ausbeutung: Die Koexistenz behindert die eine Population und fördert die andere, z. B. indem die eine der anderen als Nahrung dient.

Im dritten Fall stehen die Arten also in einem Räuber-Beute-Verhältnis. Typische solche sind die in Abschnitt 1 vorgestellten zwischen Schneehasen und Luchsen oder zwischen Pflanzenwuchs und Hirschen; man kann auch an Parasiten und Wirtstiere denken. Unabhängig voneinander gaben LOTKA 1925 und VOLTERRA 1926 dafür die folgenden Modellgleichungen an:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x - b_1 xy, \\ \dot{y} &= -a_2 y + b_2 xy, \end{aligned} \tag{8}$$

die daher als LOTKA-VOLTERRA-Differentialgleichungen bezeichnet werden. Sie bedeuten folgendes: x ist die Größe der Beutepopulation (sagen wir: Schafe), y die der Räuberpopulation (sagen wir: Wölfe). Die ungestörte Wachstumsrate der Schafe ist $a_1 \geq 0$ (Gras ist genug da), die Wölfe sterben ohne Beute mit der Rate $a_2 \geq 0$. Die Zahl der Begegnungen zwischen Wölfen und Schafen ist zu beiden Populationsgrößen proportional, also zum Produkt xy, ebenso die Zahl der momentanen Opfer, $b_1 \cdot xy$, und die daraus resultierende Zunahme der Wölfe, $b_2 \cdot xy$, mit $b_1, b_2 \geq 0$. In diesem Zusammenhang ist die Deutung der Größen x und y als in den jeweiligen Populationen gespeicherten Energie oder „Biomasse“ durchaus sinnvoll. Die Produktterme xy entsprechen dem Massenwirkungsgesetz in der chemischen Reaktionskinetik.

Die einfachsten Modellgleichungen für Symbiose und Konkurrenz sehen übrigens genauso wie (8) aus, nur mit geänderten Vorzeichen. Hier ist es allerdings für ein sinnvolles Modell unbedingt nötig, Kapazitätsbegrenzungen für die einzelnen Arten analog zum Beispiel 2 einzuführen. Aber auch das Räuber-Beute-System kann durch Kapazitätsbegrenzung an Realitätsnähe gewinnen; üblich ist eine Kapazitätsgrenze für die Beute, während die Kapazität der Räuber dann indirekt über die Beute begrenzt wird. Das modifizierte Differentialgleichungssystem für das Räuber-Beute-Verhältnis ist:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 \cdot x(1 - \tfrac{x}{M}) &&- b_1 xy, \\ \dot{y} &= -a_2 \cdot y &&+ b_2 xy. \end{aligned} \tag{9}$$

Für manche Situationen ist dieses Modell aber vielleicht doch immer noch zu speziell gewählt; es berücksichtigt z. B. folgende Aspekte nicht:

- Die Nahrungsaufnahme eines Räubers ist nur selten proportional zum Nahrungsangebot; ist der Räuber satt, läßt ihn die Beute völlig kalt.
- Für die Beute kann Deckung zur Verfügung stehen, d. h., ein sicherer Platz, zu dem die Räuber keinen Zugang haben.
- Die Kapazität der Beute kann variabel sein, z. B. durch jahreszeitliche Einflüsse, Dürre, menschliche Eingriffe oder sonstige Ursachen von außerhalb des Systems, möglicherweise unkontrollierbar oder zufällig.
- Die Vermehrung der Räuber kann verzögert sein, z. B. durch Trage- und Heranwachszeiten.
- Es können weitere Arten auftreten, z. B. könnten die Räuber ihrerseits als Beute für „Superräuber“ dienen.
- Das System kann durch räumliche Veränderungen, wie Wanderungsbewegungen, beeinflußt werden.

Die ersten beiden der angeführten Mängel sind in dem allgemeinen Räuber-Beute-Modell von Rosenzweig/MacArthur 1963 behoben:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \rho(x) - \psi(x,y), \\ \dot{y} &= -ay + k \cdot \psi(x,y). \end{aligned} \tag{10}$$

Dabei bedeuten:

$\rho(x)$: das Wachstum der Beute in Abwesenheit von Räubern,
a : die Sterberate der Räuber ohne Beute,
$\psi(x,y)$: die Abnahme der Beute durch Raub,
k : den Wirkungsgrad des Raubes (Effizienz der Umwandlung von Beute in Räuber).

Als Annahme bleibt, implizit in der zweiten Gleichung, bestehen, daß die Zahl der Räuber nur durch die Größe der Beutepopulation begrenzt ist.

Den dritten der obigen Mängel kann man beheben, indem man noch $\rho(x)$ durch $\rho(x,t)$ ersetzt, den vierten, indem man in der zweiten Gleichung die Retardierung um die Zeit T durch Einführung von $\psi(x(t-T), y(t-T))$ statt $\psi(x,y)$ berücksichtigt.

Die sehr allgemeine Form dieser Gleichungen, in der viel Kompliziertheit stecken kann, braucht uns nicht zu schrecken, da wir sie ja nicht explizit, sondern nur numerisch lösen wollen, und das heißt iterativ im diskreten Modell, wie in Abschnitt 2 beschrieben. Allerdings erhöht sich der Aufwand für die Benutzerführung in einem entsprechenden Programm.

In den obigen Beispielen war $\rho(x) = rx$ oder $= rx \cdot (1 - \frac{x}{M})$ und $\psi(x,y) = b_1 xy$. Weitere Beispiele sind:

- $\psi(x,y) = b_1 y$, das bedeutet konstante Nahrungsaufnahme der Räuber,
- $\psi(x,y) = b_1 y \cdot (x - N)$, das heißt, eine konstante Anzahl N von Beutetieren entzieht sich den Räubern durch Deckung.

Eine vereinfachte Variante des Rosenzweig-MacArthur-Modells erscheint immer noch hinreichend allgemein; auf jeden Fall umfaßt sie die aufgeführten Beispiele und behebt immer noch die gleichen der oben aufgeführten Mängel. Angenommen wird

$$\psi(x,y) = y \cdot \varphi(x), \tag{11}$$

wobei $\varphi(x)$ die Beuterate pro Räuber ist, die nur von der Beutezahl (oder Beutedichte) abhängt. Typische Formen der Funktion φ sind in Abbildung 8 wiedergegeben.

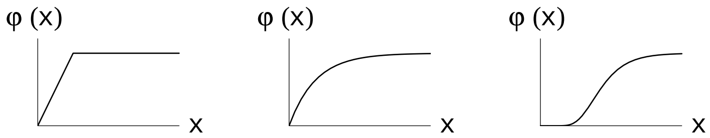


Abbildung 8: Drei Typen des funktionellen Einflusses eines Räubers auf die Beutedichte nach Holling 1965.

In allen Fällen steigt die tatsächliche Nahrungsaufnahme nur bis zu einer Grenze an, im ersten Fall linear, in den anderen asymptotisch. Nach Holling [2, § 2F, S. 31] ist der erste Typ in der Natur äußerst selten, der zweite häufig; der dritte entspricht einem Phänomen, das jeder Katzenbesitzer kennt: Futter, das selten im Angebot ist, wird verschmäht.

4 Weitere Varianten von Räuber-Beute-Systemen

a) Zeitabhängige Wachstumsrate der Beutepopulation, z. B.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \alpha x \cdot (1 - \tfrac{x}{M}) &&- b_1 xy, \\ \dot{y} &= -ay &&+ b_2 xy \end{aligned} \tag{12}$$

mit $\alpha : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}$.

b) Zeitabhängige Kapazität der Beute:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x \cdot (1 - \tfrac{x}{\mu}) &&- b_1 xy, \\ \dot{y} &= -a_2 y &&+ b_2 xy \end{aligned} \tag{13}$$

mit $\mu : \mathbb{R}_+ \longrightarrow \mathbb{R}_+$; z. B. Weidehalbierung durch menschliche Eingriffe oder Dürre:

$$\mu(t) = \begin{cases} M & \text{für } 0 \le t \le T, \\ M/2 & \text{für } T < t. \end{cases}$$

c) Das Räuber-Beute-Modell von Leslie **1945:**

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x \cdot (1 - \frac{x}{M}) - b_1 xy, \\ \dot{y} &= y \cdot (a_2 - b_2 \frac{y}{x}). \end{aligned}$$

Deutung: a_2 ist die konstante Geburtsrate der Räuber; ihre Sterberate ist proportional zum Verhältnis Räuber pro Beute.

d) **Ein Räuber-Beute-Modell von** Pavlidis **[3]:**

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x \cdot (1 - c \cdot (x-p)^2) &&- b_1 xy, \\ \dot{y} &= -a_2 y &&+ b_2 xy. \end{aligned}$$

Deutung: Der Term $c \cdot (x-p)^2$ drückt die Effekte von Übervölkerung und die Schwierigkeit der Vermehrung bei kleiner Population aus.

e) Nahrungsketten: Exemplarisch seien 4 Populationen gegeben; jede ernährt sich von der vorhergehenden. Man kann sie sich etwa denken als Wasserpflanzen, pflanzenfressende Fische, Raubfische, Fischreiher.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_1 x \cdot (1 - \tfrac{x}{M}) &&- b_1 xy, \\ \dot{y} &= -a_2 y &&+ b_2 xy &&- c_1 yz, \\ \dot{z} &= -a_3 z &&&&+ c_2 yz &&- d_1 zw, \\ \dot{w} &= -a_4 w &&&&&&+ d_2 zw. \end{aligned} \tag{14}$$

Das Verhalten des Systems wird also beschrieben durch

- die ungestörten Wachstums-/Sterberaten a_1, a_2, a_3, a_4
- und die „Freßmatrix“

	x	y	z	w
x	$*$	$-b_1$	0	0
y	b_2	$*$	$-c_1$	0
z	0	c_2	$*$	$-d_1$
w	0	0	d_2	$*$

Natürlich kann man weitere Terme für kompliziertere Räuber-Beute-Beziehungen einfügen (z. B. fressen Fischreiher auch pflanzenfressende Fische) und die Nahrungskette beliebig verlängern.

f) Wachstum mit Vergiftung: In den Beispielen 4 und 5 aus Abschnitt 2 kann man das Gift auch als Räuberpopulation deuten, die sich von x ernährt.

g) Kaibab: In [1] findet man ein Modell, das den Zusammenbruch der Vegetation auf dem Kaibab-Plateau, siehe Abschnitt 1, sehr genau modelliert. Es geht auf M. R. Goodman und D. H. Meadows zurück. Die Hilfsfunktionen, die in das Modell eingehen, sind etwas undurchsichtig und machen den Eindruck, ad hoc gefittet zu sein. Das Modell ist jedoch dem vereinfachten Rosenzweig-MacArthur-Modell (10), (11) ähnlich. Die Vegetation bildet die Beutepopulation, die Hirsche sind die Räuber. Da der Raubtierbestand durch menschlichen Eingriff künstlich geregelt wird, wird seine Größe u als Steuerfunktion aufgefaßt. Damit ergeben sich die Differentialgleichungen

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx \cdot (1 - \tfrac{x}{M}) &&- \; y \cdot \varphi(x), \\ \dot{y} &= [-a + k\varphi(x)] \cdot y &&- \; u \cdot \psi(y). \end{aligned} \tag{15}$$

Dabei ist φ die Funktion, die das Freßverhalten der Hirsche in Abhängigkeit vom Futterangebot beschreibt; analog drückt ψ das Freßverhalten der Raubtiere in Abhängigkeit vom Angebot an Hirschen aus, etwa in der Form von Abbildung 9.

Solche Funktionen kann man zur Verwendung in der Simulation analytisch beschreiben oder als sogenannte Tabellenfunktionen: Gegeben ist eine Wertetabelle mit genügend kleiner Schrittweite; dazwischen wird die Funktion linear interpoliert.

Der Term $u \cdot \psi(x)$ in der zweiten Gleichung stellt die Steuerung des Systems durch Regulierung des Raubtierbestandes dar. Die historisch beobachtete Entwicklung entspricht einer im wesentlichen linearen Abnahme der Größe u auf 0 innerhalb von 20 Jahren.

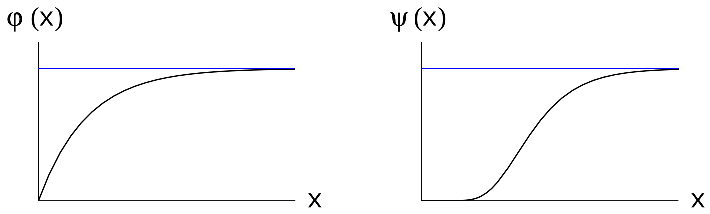


Abbildung 9: Freßverhalten in Abhängigkeit vom Angebot

5 Dynamische Systeme, mathematisch betrachtet

Ein dynamisches System ist ein System gewöhnlicher Differentialgleichungen. In ziemlich allgemeiner Form sieht es so aus (wenn man nicht noch allgemeiner differenzierbare Mannigfaltigkeiten als Definitionsbereiche zugrundelegen will):

> **Gegeben** ist eine offene Menge $U \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ und eine stetige Funktion $f: U \longrightarrow \mathbb{R}^n$, dazu ein Anfangswert $c \in \mathbb{R}^n$. **Gesucht** ist ein Intervall $T \subseteq \mathbb{R}$ (bevorzugt $T = \mathbb{R}_+$ oder $T = \mathbb{R}$, gedeutet als Zeitachse) und eine stetig differenzierbare Funktion $x: T \longrightarrow \mathbb{R}^n$ mit $0 \in T$, $(t, x(t)) \in U$ für alle $t \in T$, $x(0) = c$ und
>
> $$\dot{x}(t) = f(t, x(t)) \text{ für alle } t \in T. \tag{16}$$

Die vektorwertige Funktion x faßt dabei n zeitabhängige Größen $x_1, \ldots, x_n$ zusammen; $x_i(t)$ ist der Wert der i-ten Größe zum „Zeitpunkt“ t. Die Differentialgleichung (16), kurz aber nicht ganz korrekt als

$$\dot{x} = f(t, x)$$

geschrieben, gibt die Regel an, nach der sich die Größen zeitlich verändern; die momentane Änderung $\dot{x}_i(t)$ der i-ten Größe zum Zeitpunkt t hängt ab von t, von x_i selbst, aber auch von den übrigen Größen x_j, $j \neq i$.

In der Regel kann man die Differentialgleichung (16) nicht explizit lösen, d.h., für die Lösungsfunktion x einen geschlossenen Ausdruck angeben. Statt dessen wendet man numerische Methoden an, und dazu ersetzt man das kontinuierliche Modell durch ein diskretes mit hinreichend kleinen Zeitschritten. Die Details sollen hier nicht ausgebreitet werden; wichtig ist zu wissen, daß die Differentialgleichung (16) dieses Vorgehen fast immer gutmütig hinnimmt – es entstehen nur geringe Abweichungen in den Lösungen. Auf gewisse Gefahren wurde schon in Abschnitt 2 hingewiesen.

Im diskreten Modell wird die Zeitachse $\mathbb{R}$ bzw. die „Zeithalbachse“ $\mathbb{R}_+$ durch $\mathbb{Z}$ bzw. $\mathbb{N}$ ersetzt; das bedeutet, daß die Schrittweite zu 1 normiert ist. Das diskrete dynamische System sieht also etwa so aus:

> **Gegeben** ist eine Menge $U \subseteq \mathbb{N} \times \mathbb{R}^n$ und eine Funktion $f: U \longrightarrow \mathbb{R}^n$, dazu ein Anfangswert $c \in \mathbb{R}^n$. **Gesucht** ist eine Funktion $x: \mathbb{N} \longrightarrow \mathbb{R}^n$ mit $(t, x(t)) \in U$ für alle $t \in \mathbb{N}$, $x(0) = c$ und
>
> $$\Delta x(t) = f(t, x(t)) \text{ für alle } t \in \mathbb{N}. \tag{17}$$

Dabei ist $\Delta x: \mathbb{N} \longrightarrow \mathbb{R}^n$, $\Delta x(t) = x(t+1) - x(t)$, die Differenzenfunktion von x. Da $(t + 1) - t = 1$, kann man Δx auch als Differenzenquotienten ansehen.

Die Eindeutigkeit der Lösung x der Differenzengleichung (17) beweist man ohne Probleme durch vollständige Induktion; die Existenz hängt von der Lage des Anfangswerts c und der Gestalt von U ab – für $U = \mathbb{N} \times \mathbb{R}^n$ jedenfalls beweist man sie, indem man (17) als rekursive Konstruktionsvorschrift auffaßt.

Anmerkung. Der mathematisch Gebildete sieht sofort, daß man im diskreten dynamischen System den Körper $\mathbb{R}$ durch viel allgemeinere Strukturen ersetzen kann. Man muß nur subtrahieren können, und dafür reicht eine (additiv geschriebene) abelsche Gruppe. Bemerkenswert ist also, daß die Differenzengleichung zunächst keine Konzepte der Analysis benötigt.

Welche Hilfsarbeiten soll oder kann nun der Computer für uns verrichten?

a) Die Berechnung der Werte $x_i(0), x_i(1), x_i(2), \ldots$ für jede der n Größen x_i (die die Komponenten der vektorwertigen Funktion x sind), mit Ausgabe in Form einer Wertetabelle oder

b) Ausgabe in Form einer graphischen Darstellung. Wählt man den Maßstab der Zeitachse so, daß die Zeiteinheit vom Monitor (oder Drucker) nicht aufgelöst wird, so erscheint die Darstellung als Kurve, und man kann die Illusion pflegen, man habe das kontinuierliche Modell in Behandlung.

c) Von Interesse ist auch die Deutung von x als Kurve im $\mathbb{R}^n$, die sogenannte Trajektorie. Graphisch darstellen kann man davon die x_i-x_j-Ebene für jeweils zwei beliebige Indizes i, j. Ein typisches Bild ist Abbildung 10.

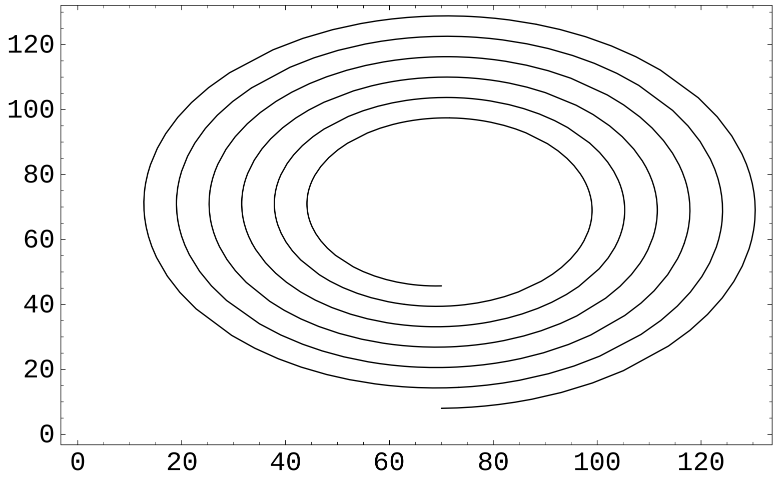


Abbildung 10: Typische zweidimensionale Trajektorie

Solche „Phasenbilder“ können viel über die sogenannten Stabilitätseigenschaften von Lösungen aussagen. Im Bild schmiegt sich die Trajektorie an einen „Grenzkreis“, und das bedeutet, daß sich die Größen x_i und x_j in einem periodisch schwankenden Gleichgewichtszustand befinden. Hier stoßen wir an die globale Theorie der dynamischen Systeme, die in Büchern über Differentialgleichungen, etwa [5], mit Kapiteln über Stabilität beginnt.

d) Die Einflußnahme von außen ist möglich durch verschiedene Wahl von Parametern, die in der Funktion f oder in den Anfangswerten c stecken, eventuell sogar deren Änderung während des Ablaufs. Darin liegt der eigentliche Wert der Computersimulation dynamischer Systeme – ohne Computer wäre der Rechenaufwand schon für einen einzigen Parametersatz oft kaum zu bewältigen. Durch Parameteränderungen kann man die Einflüsse von „Umweltveränderungen“ auf stabile Systeme simulieren; das ist nicht nur in der Ökologie ein äußerst wichtiger Untersuchungsgegenstand.

6 Was sind und was sollen mathematische Modelle?

Bisher haben wir die Frage unterdrückt, was die ganze Rechnerei denn nun über die Wirklichkeit aussagt. Die Gefahr ist groß, Modell und Wirklichkeit durcheinanderzubringen, besonders wenn sich das Geschehen auf dem Bildschirm mit augenfälliger Überzeugungskraft abspielt. Aber auch die perfektesten Modelle befreien nicht vom Blick in die Wirklichkeit. Die kritische Distanz zum Modell darf nicht von der Faszination des Mediums überschwemmt werden. Das Argument, die Wirklichkeit sei zu komplex, um von einem mathematischen Modell erfaßt und im Computer simuliert zu werden, ist nie ganz zu widerlegen. Am ungefährlichsten sind in dieser Hinsicht noch die Anwendungen in der Technik: Hier werden die Apparate so konstruiert, daß sie dem Modell ziemlich exakt entsprechen. Völlig anders ist es in biologischen, wirtschafts- oder sozialwissenschaftlichen Anwendungen. Hier sind oft schon die zugrundeliegenden Größen ungenau und umstritten, die Beziehungen und Wirkungen äußerst kompliziert und unübersichtlich. Wie soll man da aus einem, notwendigerweise stark vereinfachten, Modell noch zuverlässige Aussagen herleiten? Ist es überhaupt wissenschaftstheoretisch ein zulässiger Ansatz, lebende Systeme durch tote, technische, beschränkte, streng deterministische, logische Modelle und Maschinen nachbilden zu wollen? Diese und viele ähnliche Fragen werden in [6] diskutiert.

Das grundsätzliche Verfahren der mathematischen Modellierung sieht so aus wie in Abbildung 11.

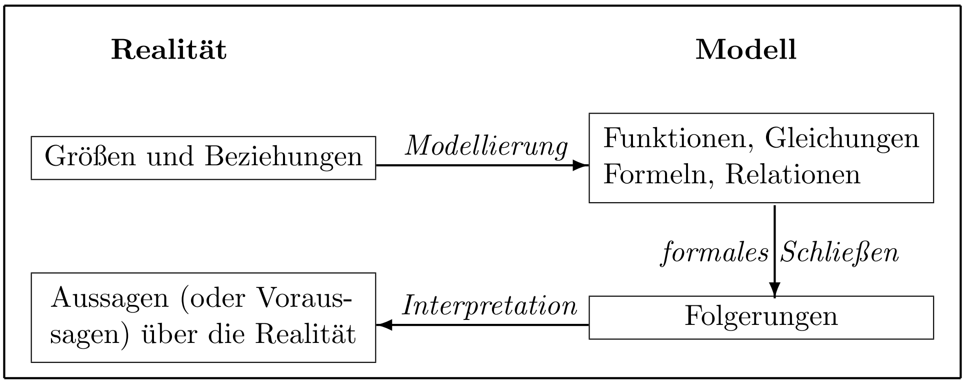


Abbildung 11: Mathematische Modellierung

Für die mathematische Modellierung gibt es durchaus verschiedene Ansätze: deterministische, stochastische, spieltheoretische, ..., nur keine perfekten. Unser Ansatz, dynamische Systeme/Differentialgleichungen, ist streng deterministisch: Der Zustand des Modells zu einem Zeitpunkt bestimmt alle zukünftigen Zustände eindeutig.

Aber das ist nicht die einzige grobe Vereinfachung der Wirklichkeit. Sehen wir uns unsere Räuber-Beute-Modelle kritisch an! Wir haben dort etwa, wenn auch nicht ganz stillschweigend, zur Vereinfachung angenommen:

- Die Anzahl (oder Dichte) der Population ist durch eine Größe beschreibbar – Altersstruktur, Geschlechts- oder sonstige Unterschiede und räumliche Verteilung werden vernachlässigt.
- Äußere Einflüsse werden nur in geringem Umfang berücksichtigt.
- Wechselwirkungen erleiden keine Zeitverzögerung und sind völlig gleichmäßig über die Populationen verteilt.

Kann man da überhaupt noch von einem sinnvollen Modell sprechen?

Die Rechtfertigung für ein Modell kann letzlich immer nur der Erfolg sein, d. h., daß seine Aussagen mit der Wirklichkeit übereinstimmen. Selbst in der Physik, wo die Modelle oft überwältigend genau sind, kann man nicht darauf verzichten, die Theorie durch Experimente zu überprüfen. Aber auch in „ungenauen" Situationen passen selbst grob vereinfachte Modelle oft verblüffend genau – wenn man realistische Ansprüche an sie stellt. Für solche Ansprüche gibt es verschiedene Stufen:

- Verständnis eines Vorgangs durch Nachvollziehen,
- Extraktion allgemeiner Gesetzmäßigkeiten,
- qualitative („weiche") Prognosen,
- quantitative („harte") Prognosen.

Erst bei den letzten beiden Stufen kann man von Simulation reden. Die letzte Stufe wird wohl nur in Physik und Technik erreicht, z. B. sind in der Raumfahrt äußerst genaue Voraussagen ferner Landepunkte üblich. Aber auch schon die erste Stufe ist sinnvoll: Selbst wenn man ein Modell mit miserablem theoretischen Hintergrund so fittet, daß es einer Beobachtung entspricht, kann man schon durch Parameteränderung Antwort auf die Frage bekommen: Was wäre gewesen, wenn ...?

Wissenschaftlich akzeptabel ist freilich erst die zweite Stufe. Modellbildung durch Abstraktion und Suche nach allgemeinen Gesetzmäßigkeiten sind die wissenschaftlichen Tätigkeiten schlechthin. Hier können gerade einfache Modelle deutlich machen, wie grundlegende „Naturgesetze" aussehen, und so zur Theoriebildung beitragen – besser als verfeinerte Modelle und auch besser als experimentelle Fallstudien, wo die allgemeinen Gesetze unter einem Wust von Details versteckt liegen. Der Computer hilft, die logischen Konsequenzen solcher hypothetischen Naturgesetze durchzuspielen und dient somit als Testmedium. Auf diese Weise lassen sich zum Beispiel ansonsten rätselhafte biologische Rhythmen ganz einfach erklären.

Qualitative Prognosen, unsere dritte Anspruchskategorie, sind in allen „nichtexakten" Wissenschaften das beste, was man erreichen kann. (Auch wenn sich manche Politiker einbilden, daß durch Volkszählungen quantitative Prognosen möglich werden.) So kann man beim Kaibab-Modell in Abschnitt 4 sicher nicht sagen, daß der Systemzusammenbruch unausweichlich ist, wenn man die Zahl der Raubtiere auf (sagen wir) 60 verringert. Man kann aber glaubhaft belegen, daß die Hirschpopulation wächst, wenn man die Raubtiere vermindert, bis zu einem „Katastrophenpunkt", wo das System zusammenbricht und sich auf einem niedrigeren Niveau bei einem neuen Gleichgewicht einpendelt. Mit etwas Zurückhaltung kann man noch schätzen, daß dieser Katastrophenpunkt irgendwo zwischen (sagen wir) 50 und 100 Raubtieren liegt. Auf jeden Fall drückt die Aussage, daß die Vegetation durch Abschuß von Raubtieren zusammenbrechen kann, eine wissenschaftliche Erkenntnis von praktischer Bedeutung aus, die durch Computersimulation untermauert und in ihrem qualitativen Verlauf verdeutlicht werden kann. (Die Hypothese eines Schädlingsbefalls etwa kann als Erklärungsmodell beiseite gelegt werden.)

Solche qualitativen Beschreibungen sind vielleicht nur grobe Näherungen der Wirklichkeit, aber doch erheblich genauer als rein verbale Beschreibungen, und sie lassen den Einfluß verschiedener Größen ziemlich deutlich werden. Für qualitative Aussagen (z. B. über Stabilität und Gleichgewichte) ist die Tatsache wichtig, daß dynamische Systeme in ihrem globalen Verhalten ziemlich unempfindlich gegen Ungenauigkeiten von Parametern oder Zufallseffekte sind. So sind auch die Bedingungen für stabile Gleichgewichtslagen bei einem nicht-deterministischen Ansatz kaum anders, wenn die Zufallseinflüsse nicht zu groß sind. Diese Unempfindlichkeit ist durch Experimente mit verschiedenen Parametern leicht nachprüfbar; ebenso findet man Katastrophenpunkte, deren genaue Lage man allerdings nicht überbewerten darf. Und *Achtung*: Extrapolationen sind immer viel „wackliger" als Interpolationen.

Hier noch in Form von Thesen einige Argumente zur Frage, wie kompliziert man Modelle machen soll:

- Ein Modell soll so einfach wie möglich und nur so kompliziert wie für ausreichende Genauigkeit nötig sein.
- Allgemeine Gesetzmäßigkeiten sollten sich in einfachen Modellen ausdrücken.
- Einfache Modelle sind ökonomischer (weniger Entwicklungsaufwand).
- Einfache Modelle sind weniger anfällig für Fehler; alte Ingenieurs-Weisheit: Jede Formel, die länger als 5 cm ist, ist falsch.

- In einem einfachen Modell läßt sich die Auswirkung eines einzelnen Parameters klarer erkennen als in einem komplizierten, auch wenn das quantitative Verhalten noch relativ weit von der Realität entfernt ist.

- Einfache Modelle sind transparenter, implizite Annahmen sind besser erkennbar.

- Was nützt ein kompliziertes Modell, wenn wichtige Parameter nur sehr ungenau bekannt sind! Ein Beispiel sind die Zahlen, die den Voraussagen über die Verbreitung von AIDS zugrunde liegen: Wer mit wievielen wie oft?

Demgegenüber steht unwiderlegbar das Argument, daß die Beschreibung eines komplizierten Systems durch ein einfaches Modell notwendigerweise viel zu ungenau ist und einige wesentliche Gesichtspunkte außer Acht läßt.

Für die Entwicklung mathematischer Modelle empfiehlt sich daher folgende Strategie:

1. *Schritt:* Aufbau eines einfachen Modells, das nur die wesentlichen Größen und Einflüsse berücksichtigt und grundlegende Gesetzmäßigkeiten wiederspiegelt.

2. *Schritt:* Sukzessive Berücksichtigung weiterer Größen, Einflüße, Parameter so lange, bis das Modell ein Verhalten zeigt, das der Realität nahekommt.

3. *Schritt:* Falls genaue quantitative Ergebnisse gebraucht werden (und überhaupt erwartet werden können), kann man dann noch durch Anpassen (Fitten) von Parametern eine möglichst perfekte Übereinstimmung mit der Wirklichkeit herzustellen versuchen.

Dabei ist eine unnötige Aufblähung des Modells zu vermeiden, denn jede neue Beziehung kann auch wieder neue Fehler erzeugen. Bringt eine neue Größe keine Gewinn für die Realitätsnähe des Modells, so ist sie für das Modell überflüssig.

Für die Erstellung von mathematischen Modellen gibt es übrigens Spezifikationshilfen wie

- die System-Dynamics-Methode von FORRESTER, die vor einiger Zeit in den Wirtschaftswissenschaften groß in Mode war,

- die Allgemeine Simulationssprache (ASS) von HUDETZ, die meiner Meinung nach vorzuziehen ist;

für beides siehe [1].

Der Mathematiker oder Informatiker, der mit der Erstellung von Modellen beauftragt ist, hat schwierige, sich widersprechende Aufgaben zu erfüllen:

- Einerseits soll er ein aussagefähiges Modell erstellen, dessen Ergebnisse als nützlich akzeptiert werden. Dabei soll er unbedingt darauf achten, die Ergebnisse möglichst überzeugend darzustellen, zum Beispiel durch Grafiken, die auch Nicht-Mathematiker ansprechen.
- Andererseits soll er Überinterpretationen verhindern; Laien neigen ja oft dazu, Ergebnisse, die sich in Zahlen oder auf dem Computer-Bildschirm präsentieren, als völlig exakt mißzuverstehen.

Schwarz-Weiß-Denken ist hier völlig unangebracht; es muß eine Balance zwischen kritischer Distanz und vorsichtiger Akzeptanz hergestellt werden.

7 Projekt

Die folgende Variante des Räuber-Beute-Modells von ROSENZWEIG/ MACARTHUR soll ausgewertet werden:

$$\begin{aligned}\Delta x &= \alpha x \cdot (1 - \frac{x}{\mu}) - y \cdot \varphi(x), \\ \Delta y &= -ay + ky_T \cdot \varphi(x_T) - u \cdot \psi(y),\end{aligned}$$

wobei $x_T(t) = x(t-T)$ und $y_T(t) = y(t-T)$. Dabei sollen die folgenden Parameter interaktiv vom Anwender bestimmt werden können:

a) Konstanten:

a = die Sterberate der Räuber,
k = die Effektivitätsrate der Räuberei,
T = die Zeitverzögerung zwischen Nahrungsaufnahme und Vermehrung bei den Räubern,
x_0 = die Anfangszahl der Beute,
y_0 = die Anfangszahl der Räuber.

b) Funktionen:

α = die Vermehrungsrate der Beute,
μ = die Kapazitätsgrenze der Beute,
φ = die Freßverhaltensfunktion der Räuber,
u = die Größe einer weiteren Population, die die Räuberanzahl reguliert,
ψ = die Freßverhaltensfunktion dieser weiteren Population.

Der aktuelle Parametersatz soll editiert, ausgedruckt, gespeichert, geladen werden können. Der zeitliche Verlauf der Populationsgrößen soll über einen festen Zeitraum berechnet und graphisch dargestellt werden können (wenn möglich auch ausgedruckt) und ebenso das Phasenbild.

Weitere wünschenswerte Möglichkeiten:

- Parameteränderungen während der laufenden Berechnung,
- nach Ende der Berechnung auf Wunsch Weiterrechnen über den nächsten Zeitabschnitt.

Mit dem fertigen Programm sollte es möglich sein, die Modelle (1), (2), (8), (9), (12), (13) zu behandeln und den historischen Verlauf des Ökosystems Kaibab mit Modell (15) nachzuvollziehen.

Literatur

Hinweis: Die englischen Fachausdrücke für Räuber und Beute sind 'predator' und 'prey'.

Zwei neuere Bücher behandeln die hier vorgestellten oder ähnliche Modelle bis hin zu lauffertigen Programmen:

[1] H. Bossel:
Umweltdynamik – 30 Programme für kybernetische
Umwelterfahrungen auf jedem BASIC-Rechner.
te-wi-Verlag, München 1985.

H. Rauch:
Modelle der Wirklichkeit – Simulation dynamischer Systeme
mit dem Mikrocomputer.
Heise-Verlag, Hannover 1985.

Das erste verwendet BASIC als Programmiersprache und ist daher vom softwaretechnischen Gesichtspunkt unbefriedigend, ist aber fachlich sehr kompetent und verständlich geschrieben. Das zweite gibt Programme in (Turbo-) Pascal und enthält weniger Modelle. In beiden Büchern werden die mathematischen Aspekte der Modelle kaum behandelt. Diese findet man in:

J. Maynard Smith:
Mathematical Ideas in Biology.
Cambridge University Press 1968.

[2] J. Maynard Smith:
Models in Ecology.
Cambridge University Press 1975.

R. Rosen:
Dynamical System Theory in Biology, Vol.I.
Wiley-Interscience, New York 1970.

[3] Th. Pavlidis:
Biological Oscillators: Their Mathematical Analysis.
Academic Press, New York 1973.

[4] Kormondy:
Concepts of Ecology.
Englewood Cliffs, N.J. 1976.

J. G. Andrews/ R. R. McLone (ed.):
Mathematical Modelling.
Butterworths, Londen etc. 1976.

Das Kaibab-Modell wird behandelt in

M. R. Goodman:
Study Notes in System Dynamics.
Wright-Allen Press, Cambridge Mass. 1974.

Die spektakulärsten Anwendungen der Computersimulation ökologischer Systeme waren die Weltmodelle des Club of Rome. Hierzu siehe:

D. Meadows:
Dynamics of Growth in a Finite World.
Cambridge 1974.

D. Meadows:
Das globale Gleichgewicht.
Reinbek 1976.

Global 2000:
Der Bericht an den Präsidenten.
2001-Verlag, Frankfurt 1980.

Vorläufer dieser Modelle finden sich in den Werken von Forrester, der auch die System-Dynamics-Methode, ein Spezifikationssystem für mathematische Modelle, entwickelt hat:

J. W. Forrester:
Industrial Dynamics.
MIT Press, Cambridge Mass. 1961.

J. W. Forrester:
Principles of Systems.
Wright Allen Press, Cambridge Mass. 1968.
[Deutsch: *Grundzüge einer Systemtheorie.*
Gabler, Wiesbaden 1972.]

J. W. Forrester:
World Dynamics.
Wright Allen Press, Cambridge 1971.
[Deutsch: *Der teuflische Regelkreis.*
DVA, Stuttgart 1971.]

In die mathematische Theorie der dynamischen Systeme kann man – bei entsprechender Vorbildung – mit

[5] E. A. Coddington/ N. Levinson:
Theory of Ordinary Differential Equations.
McGraw-Hill, New York 1955.

einsteigen. Für mathematische Probleme mit quadratischen Differentialgleichungen, die ja bei Räuber-Beute-Systemen bevorzugt auftreten, gibt es den Übersichtsartikel

W. A. Coppel:
A survey of quadratic systems.
Journal of Differential Equations 2 (1966), 293–304.

Für die Modelle zur Ausbreitung von Infektionen ist ein guter Startpunkt:

J. Gani:
Mathematical models of epidemics.
The Mathematical Intelligencer 3 (1980), 41–43.

Viele grundsätzliche Fragen des Computereinsatzes werden von verschiedenen Standpunkten aus diskutiert in:

[6] H. Bossel/ K.-H. Simon:
Computer und Ökologie. Eine problematische Beziehung.
Verlag C. F. Müller, Karlsruhe 1986.

Historische Arbeiten:

T. R. Malthus:
An Essay on the Principles of Population.
London 1798.

P. E. Verhulst:
Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement.
Corresp. Math. Phys. 10 (1838), 113–

W. R. Thompson:
La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hazard.
Ann. Fac. Sc. Marseille 2 (1924), 69–

A. J. Lotka:
Elements of Physical Biology.
Williams and Wilkins, Baltimore 1925.
(reprint: Elements of Mathematical Biology. Dover, New York 1957.)

R. Pearl:
The Growth of Populations.
Quart. Rev. Biol. 2 (1927), 532–

V. Volterra:
Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi.
Mem. R. Accad. Naz. Lincei VI,2a (1926).

V. Volterra:
Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie.
Gauthiers-Villars, Paris 1931.

V. Volterra:
Principes de biologie mathématique.
Acta Biometrica 3 (1937), 1–36.

G. F. Gause:
The Struggle for Existence.
Williams and Wilkins, Baltimore 1934.

G. F. Gause:
Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie.
Hermann, Paris 1935.

P. H. Leslie:
The use of matrices in certain population mathematics.
Biometrika 33 (1945), 183–212.

P. H. Leslie:
Some further notes on the use of matrices in population mathematics.
Biometrika 35 (1948), 213–245.

P. J. Wangersky/ W. J. Cunningham:
Time lag in prey-predator population models.
Ecology 38 (1957), 136–139.

M. L. Rosenzweig/ R. H .MacArthur:
Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions.
Amer. Natur. 97 (1963), 209–223.

C. S. Holling:
The functional response of predators to prey density and its role in and population regulation.
Mem. Ent. Soc. Can. 45 (1965), 1–60.