1. Entwicklung einer Population

Jürgen Zumdick

Nach: Günter Stein, Die Entwicklung von Populationen im computerorientierten Mathematikunterricht, MU 1/77, S.59 ff

Im ersten Teil geht es um die Entwicklung einer Anzahl gleichartiger Individuen unter verschiedenen Lebensbedingungen. Als Population eignen sich zum Beispiel Bakterien in Nährlösung, Krankheitserreger im Blutkreislauf, Pantoffeltierchen in einem Heuaufguss, Wasserflöhe in einem Aquarium oder Mehlkäfer in einem Gefäß mit Weizenkleie. Die Angabe eines geschlossenen Lebensraumes soll die Möglichkeit der Zu- und Abwanderung von Individuen ausschließen. Das Wachstum solcher Fortpflan-zungsgemeinschaften kann verschiedenen Einflüssen unterliegen, die zu ganz unterschiedlichen Entwicklungen führen — je nachdem welche Faktoren berücksichtigt werden.

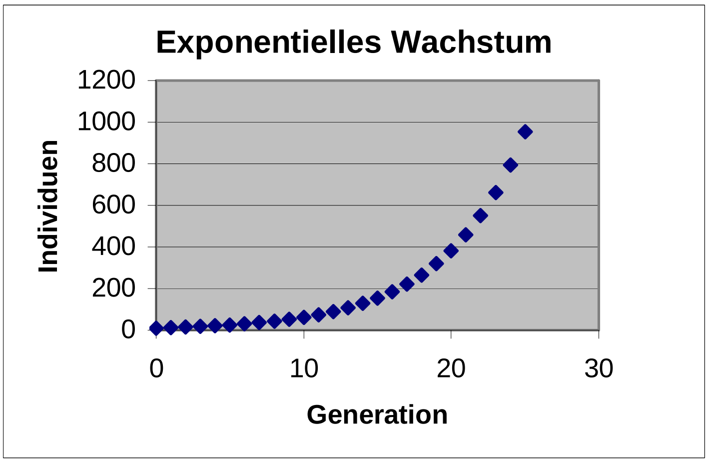
1.1 Exponentielles Wachstum

Zu Beginn der Beobachtung gebe es x_0 Individuen. Diese Anzahl wird sich durch Geburt und Tod verändern. In einem gewissen Zeitabschnitt vermehrt sich die Population um 25 % im gleichen Zeitraum sterben 5% der Tiere. Damit ergibt sich in dem betrachteten Zeitabschnitt - beispielsweise einer Generation - eine Zuwachsrate von 20 %. In der (n+1)-ten Generation leben dann

$$x_{n+1} = x_n + 0{,}25 \cdot x_n - 0{,}05 \cdot x_n = 1{,}2x_n$$

Individuen.

Generation	Individuen	Generation	Individuen
0	10	13	107
1	12	14	128
2	14	15	154
3	17	16	185
4	21	17	222
5	25	18	266
6	30	19	319
7	36	20	383
8	43	21	460
9	52	22	552
10	62	23	662
11	74	24	795
12	89	25	954



Im Anschluss an die graphische Darstellung dieses exponentiellen Wachstums kann untersucht werden, wie der Funktionsverlauf sich bei verschiedenen Zuwachsraten ändert, in besondere wenn die Mortalität größer als die Geburtenrate ist, zum Beispiel beim Absterben von Bakterien in einem Desinfektor. Betrachtet man nur eine Tierart, so lassen sich unterschiedliche Nachkommenzahlen beispielsweise durch Änderung der Temperatur (Klimawechsel) begründen. Von diesem Populationswachstum ausgehend, kann auch die Theorie der Exponentialfunktion erarbeitet werden.
Exponentielles Wachstum ist bei freilebenden Populationen selten zu beobachten; allenfalls zur ungefähren

Voraussage über die Entwicklung bestimmter Schädlingspopulationen könnte die Kenntnis dieses Wachstumsmodells nützlich werden. Auch im Experiment mit Wasserflöhen oder Pantoffeltierchen im Aquarium wird man trotz ausreichender Nahrungszufuhr und Wasserwechsel kein ungehemmtes Wachstum über längere Zeiträume beobachten. Die mathematische Beschreibung ist daher noch nicht „realistisch“ sie muss durch weitere Annahmen modifiziert werden.

1.2 Wachstum bei Behinderungen

Beim Anwachsen einer Population beeinträchtigen sich die Individuen in ihren Lebensfunktionen. Es kommt zu Konkurrenzkämpfen, zu Kannibalismus oder zu gegenseitige psychischer Beunruhigung durch das Gedränge. Dabei unterliegen die Organismen einem starken Stress, der sie anfälliger für Krankheiten macht. Die Folge ist steigende Mortalität so dass die Sterberate nicht konstant bleibt, sondern mit wachsender Anzahl der Individuen ansteigt. Bezeichnen wir die Geburtsrate mit g und die Sterberate mit s, so ist die Anzahl der Individuen in der (n+1)-ten Generation

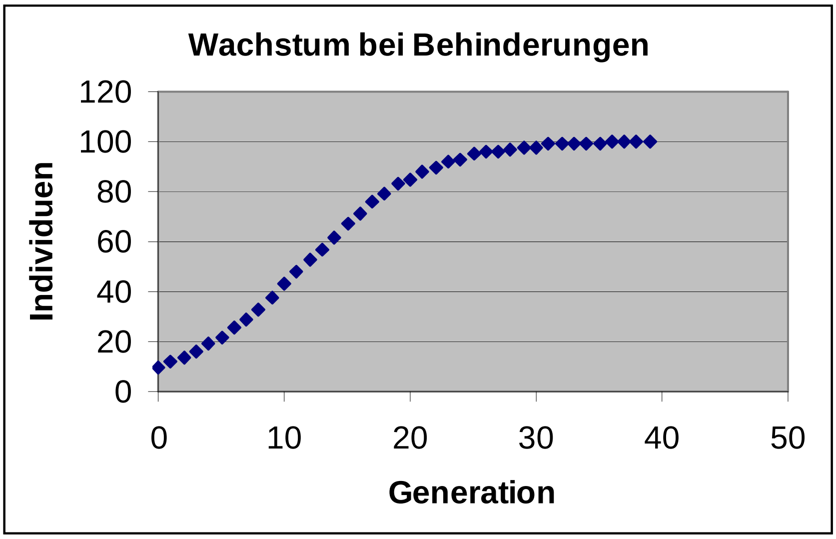
$$x_{n+1} = x_n + (g - s)\cdot x_n.$$

Im einfachsten Fall wird s proportional zu x_n sein: $s = b \cdot x_n$, mit dem Behinderungs- oder Gedrängefaktor b. Somit ergibt sich:

$$x_{n+1} = x_n + (g - b \cdot x_n) \cdot x_n.$$

Die Tabelle zeigt die Entwicklung für g = 20% und b = 0,002.

Generation	Individuen	Generation	Individuen	Generation	Individuen	Generation	Individuen
0	10	10	43	20	85	30	98
1	12	11	48	21	88	31	99
2	14	12	53	22	90	32	99
3	16	13	57	23	92	33	99
4	19	14	62	24	93	34	99
5	22	15	67	25	95	35	99
6	26	16	71	26	96	36	100
7	29	17	76	27	96	37	100
8	33	18	79	28	97	38	100
9	38	19	83	29	98	39	100



Bei dieser Entwicklung verläuft das Wachstum zuerst fast exponentiell. Nach dieser Phase schwächt sich das Wachstum ab, da sich die Lebensbedingungen verschlechtern und die Todesfälle ansteigen, um dann bei einem Bestand von 100 Individuen zu stagnieren. Geburten und Todesfälle gleichen sich aus, die Individuenzahl bleibt konstant.
Dieser S-förmige Verlauf der Entwicklung konnte in Laboratoriumsversuchen mit Hefepilzen und Wimperntieren beobachtet werden. Auch fand man dieses Modell für die Entwicklung von Fruchtfliegenpopulationen bestätigt. Trotzdem trifft dieses Wachstum nur bei einigen einfach gebauten Organismen zu. Für viele Arten ist dieses Modell zu stark vereinfacht. Vor allem das im Modell eintretende Gleichgewicht nach anfänglichem Wachstum ist in der Natur selten zu beobachten, dort finden meist regelmäßige Schwankungen um die Gleichgewichtslage statt (siehe EXCEL-Datei Populationen).

1.3 Wachstum bei Selbstvergiftung

Beobachtet man im Aquarium eine Wasserflohpopulation, der kein frisches Wasser zugeführt wird, so stellt man trotz ausreichender Nahrungszufuhr fest, dass nach anfänglicher Vermehrung die Anzahl der Individuen wieder abnimmt. Der Grund ist darin zu suchen, dass im Laufe der Zeit Stoffwechselabfälle produziert werden, die den abgeschlossenen Lebensraum verseuchen. Jedes Individuum produziert pro Generation eine bestimmte Menge Abfall. Diese Umweltverschmutzung vererbt sich den nachfolgenden Generationen als ständig wirkendes Gift. In der Beziehung

$$x_{n+1} = x_n + (g - s)\cdot x_n.$$

wächst die Todesrate s proportional mit dem giftigen Abfall A, der sich im Laufe der Generation anhäuft:

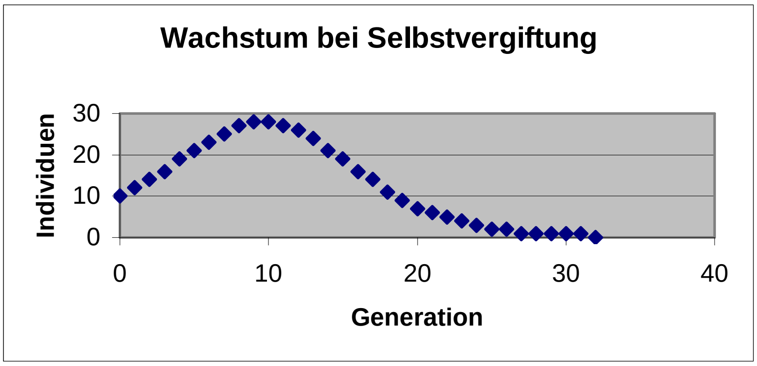
$$s = v \cdot A,$$

mit der Vergiftungskonstanten v. Somit ist die Anzahl der Individuen in der nächsten Generation

$$x_{n+1} = x_n + (g - v\cdot A)\cdot x_n.$$

Zur Berechnung wurde eine Geburtenrate von 20 % und v = 0,001 gewählt. Die Abfallprodukte A werden durch die Summe der in jeder Generation lebenden Individuen gemessen ($A = \sum_{i=0}^{n} x_i$).

Generation	Individuen	Generation	Individuen	Generation	Individuen	Generation	Individuen
0	10	9	28	18	11	27	1
1	12	10	28	19	9	28	1
2	14	11	27	20	7	29	1
3	16	12	26	21	6	30	1
4	19	13	24	22	5	31	1
5	21	14	21	23	4	32	0
6	23	15	19	24	3		
7	25	16	16	25	2		
8	27	17	14	26	2		



Bei dieser Entwicklung wächst die Anzahl der Individuen zuerst an, erreicht in der 9. und 10. Generation ein Maximum und fällt dann ab. In der 32. Generation ist die Population ausgestorben.

Modellanpassung:
Abbau des Abfalls (z.B. durch Bakterien): $A_{i+1} = A_i - c \cdot A_i + b \cdot x_i$, c: Abfallabbaurate; b: Abfallproduktionsrate (Im vorstehenden Modell gilt c = 0 und b = 1).

Weitere Modellanpassung:
Die Gleichung $x_{n+1} = x_n + (g - s)\cdot x_n$ geht von einem exponentiellen Wachstum aus. Dies könnte besser durch logistisches Wachstum ersetzt werden (s.o. Beschränktes Wachstum oder im Paper Exponentialfunktionen und Wachstumsmodelle)

1.4 Explosives Wachstum

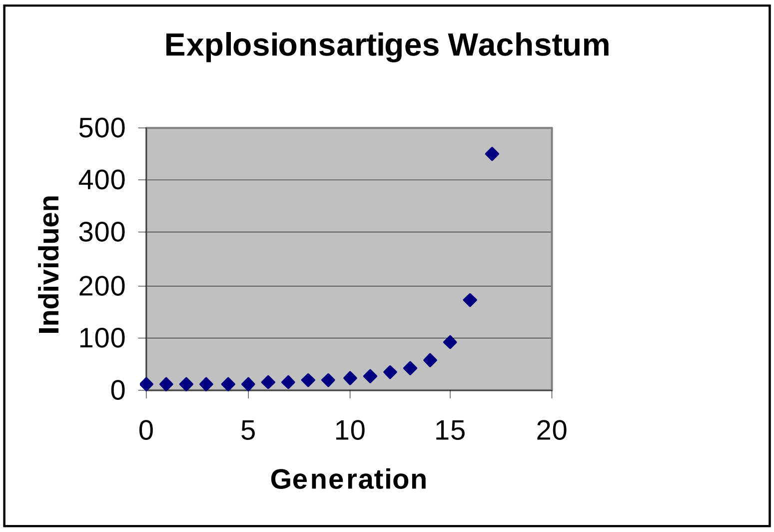
Einen ganz anderen Verlauf nimmt das Wachstum einer Population, bei der sich die Individuen weder vergiften noch behindern, sondern ohne Nahrungssorgen in glücklicher Promiskuität leben. Die Anzahl der Neugeborenen steigt dabei mit der Anzahl der möglichen Begegnungen zwischen männlichen und weiblichen Individuen. Bei x_n Tieren sind $\frac{x_n}{2} \cdot \frac{x_n}{2}$ Begegnungen möglich. In der Beziehung

Neue Population = Alte Population + Geburten - Todesfälle

soll die Anzahl der Neugeborenen proportional zu $\left(\frac{x_n}{2}\right)^2$ wachsen, und zwar seien 4 % aller möglichen Begegnungen fruchtbar, sterben sollen im selben Zeitraum 5 % der Population:

$$x_{n+1} = x_n + 0{,}04\left(\frac{x_n}{2}\right)^2 - 0{,}05 \cdot x_n.$$

Generation	Individuen	Generation	Individuen	Generation	Individuen
0	10	6	15	12	33
1	11	7	16	13	43
2	11	8	18	14	59
3	12	9	20	15	91
4	13	10	23	16	170
5	13	11	27	17	452



Dieses Modell des explosionsartigen Anwachsens ist zwar in der Biologie wenig realistisch, bei der Behandlung von Kernspaltungsprozessen im Physikunterricht aber von großer Bedeutung.

2. Populationsentwicklung in einem Räuber-Beute-System

Im folgenden geht es um zwei Arten von Individuen, die eine Art (Raubtiere) jagt und ernährt sich von der anderen Art (Beutetiere). Dies können zum Beispiel sein: Wölfe und Schafe, Füchse und Hasen, Katzen und Mäuse, Hechte und Karpfen oder auch parasitär lebende Tiere wie Schlupfwespen und ihre Wirtslarven. Dabei wird vorausgesetzt, dass für die verfolgte Art genügend Nahrung vorhanden ist. Damit die beiden Arten nicht durch Zu- oder Abwanderung oder durch andere Populationen beeinflusst werden, nimmt man weiterhin an, dass dieses Räuber-Beute-System möglichst isoliert von äußeren Einflüssen ist. So kann man je nach Population eine unbewohnte Insel, eine einsame Oase, einen ruhigen Teich oder - etwa bei den Pantoffel-tierchen und den räuberischen Wimperntierchen Didinium - ein Aquarium wählen.

Betrachten wir ein großes, abgeschlossenes Naturschutzgebiet mit Rehen, Wölfen und beliebig vielem Gras. Die Rehe fressen Gras, die Wölfe fressen Rehe. Die Anzahl der Rehe sei r, die der Wölfe w. Würden Räuber und Beute getrennt leben, so würden sich die Rehe in einem bestimmten Zeitabschnitt um 40 % vermehren. Im gleichen Zeitraum würden aufgrund von Nahrungsmangel 30 % der Wölfe sterben. Bezeichnen r' und w' die Anzahl von Beute- bzw. Raubtieren im nächsten Zeitabschnitt, so würde
$r' = 1{,}40 \cdot r$ und $w' = 0{,}70 \cdot w$ gelten. Die Anzahl der Rehe würde exponentiell zunehmen, die der Wölfe abnehmen. Leben nun aber Räuber und Beute nicht getrennt, so wird der Rehwildbestand dezimiert und die Wölfe haben Überlebenschancen. Die Zahl der möglichen Begegnungen zwischen Rehen und Wölfen ist $r \cdot w$, denn

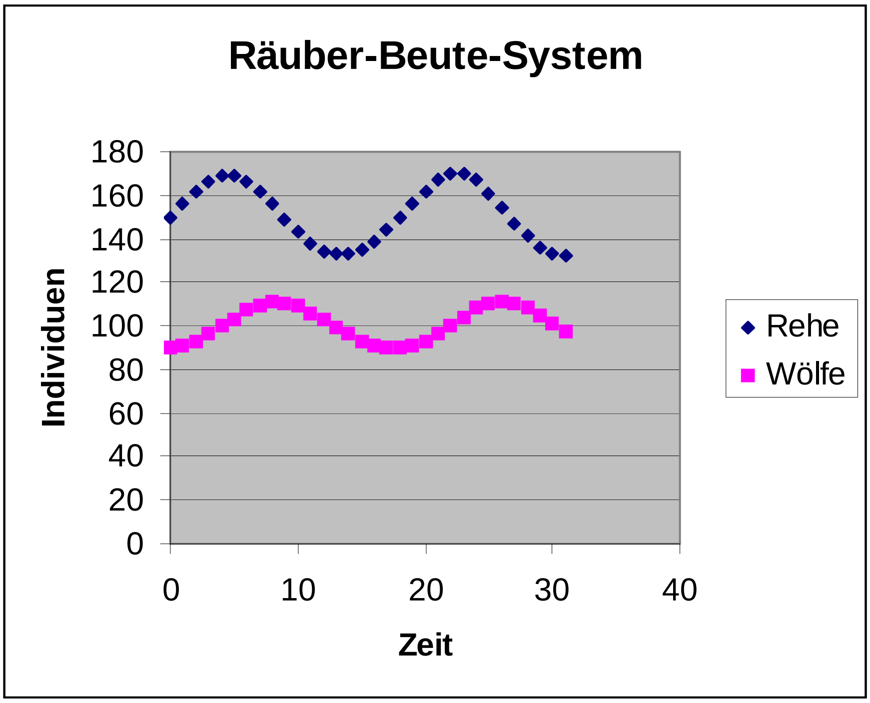
jedes Reh kann jedem Wolf über den Weg laufen. Da den Rehen oft die Flucht gelingt, lässt nur bei jeder 250. möglichen Begegnung ein Reh sein Leben. Verläuft die Begegnung für den Wolf günstig, so verhungert er nicht und kann sich vermehren. Der dadurch bedingte Zuwachs bei den Wölfen beträgt $\frac{1}{500}$ aller möglichen Begegnungen. In der nächsten Generation (Zeitabschnitt) hat man daher folgenden Tierbestand:

$$r' = 1{,}40 \cdot r - \frac{r \cdot w}{250}$$

$$w' = 0{,}70 \cdot w + \frac{r \cdot w}{500}$$

Diese Formeln besagen, dass die Zahl der Rehe von der Populationszunahme ohne Wölfe minus der Reduktion der Rehe durch eine bestimmte Anzahl von Wölfen abhängt, und dass die Anzahl der Wölfe von deren Profit auf Kosten der Rehe und dem Grad ihrer Gefährdung durch Beuteknappheit bestimmt wird.
Bevor man den Computer rechnen lässt, kann man die Schüler Vermutungen über die Entwicklung der Population anstellen lassen.

Zeit	Rehe	Wölfe	Zeit	Rehe	Wölfe
0	150	90	16	139	91
1	156	91	17	144	90
2	162	93	18	150	90
3	166	96	19	156	91
4	169	100	20	162	93
5	169	103	21	167	96
6	166	107	22	170	100
7	162	109	23	170	104
8	156	111	24	167	108
9	149	110	25	161	110
10	143	109	26	154	111
11	138	106	27	147	110
12	134	103	28	141	108
13	133	99	29	136	105
14	133	96	30	133	101
15	135	93	31	132	97



Nach anfänglicher Zunahme der Beute erfolgt eine Reduzierung der Beute durch die Räuber. Jedoch wird die Beute dabei nicht ausgerottet, denn bei der daraufhin wachsenden Räuberpopulation kommt es zu Nahrungsmangel und Hungertod, d.h.

zum Rückgang der Räuber. Dann aber erholt sich die Beute und nach ihr die Population der Räuber und die Entwicklung beginnt in gleicher Weise von neuem. Obwohl sich beide Arten in ihrer Vermehrung begrenzen, bleiben beide über längere Zeit am Leben.
Diese aus Beobachtungen an Populationen bekannten regelmäßigen phasenverschobenen Schwingungen hat man früher durch Sonnenflecken und Klimabeeinflussung zu erklären versucht. Das Modell zeigt, dass Oszillationen allein durch wechselseitige Wirkung zwischen Räuber- und Beutepopulation möglich sind. Diese oben berechnete Punktfolge approximiert zwar sehr gut die Lösung des zum kontinuierlichen Problem gehörenden Systems nichtlinearer Differentialgleichungen; die Werte ergaben sich aber aufgrund einer Differenzenapproximation, die nicht zu der Begründung der Rekursionsformeln passte: Die neuen w-Werte wurden nicht mit den alten r-Werten berechnet, sondern mit den r-Werten der neuen Generation. Das Produkt $r \cdot w$ muss aber aufgrund der Herleitung („Zahl der möglichen Begegnungen") in beiden Formeln gleich sein. Berechnet man die w-Werte mit den alten r-Werten, so sterben eine bzw. beide Populationen nach einiger Zeit aus.

Modellanpassung:
Statt der exponentiellen Zunahme ($r' = 1{,}4r$) kann logistisches Wachstum bei der Beute vorausgesetzt werden (begrenzte Weidekapazität).