



Sebastian, Heise, Umweltmodellierung

Matrikelnummer: 5038537

sebastian.heise@uni-oldenburg.de

mar800 - Kontaktpraktikum/Forschungsprojekt

Anna Vanselow

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung	1
1. Einleitung.....	2
2. Theorie	4
2.1. Grundlagen.....	4
2.1. Migration.....	7
3. Modellbeschreibung.....	9
4. Methodik	12
5. Ergebnisse	13
5.1. Kollaps mit alten Parametern.....	13
5.2. Stabilität durch d	15
5.3. Weitere Habitate	17
6. Diskussion.....	20
7. Fazit	21
Verweise	22
Abbildungsverzeichnis.....	24
Anhang	25

Kurzfassung

Diese Arbeit steht im Zusammenhang mit der Arbeit „When very slow is too fast - collapse of a predator-prey system“ (Vanselow A. Wieczorek, 2019). In der Arbeit wurde aufgezeigt, dass Regime-Shifts oder auch kritische Übergänge nicht nur durch gefährliche Änderung eines Parameters des Systems, sondern auch durch gefährliche Raten der Änderung induziert werden können. Regime-Shifts sind Zustandsänderungen eines Systems durch kritische Veränderung eines Systemparameters. Grundlage war das Räuber-Beute-Modell von Rosenzweig-MacArthur. In diesem kam es durch eine Minderungsrate der Habitatsqualität zu einem Populationskollaps. In folgender Arbeit wird das Modell erweitert durch mehr Habitate und den Faktor Migration. In der Arbeit „When very slow is too fast...“ wird folgendes im Bezug auf das Rosenzweig-MacArthur Modell vermutet: „The incorporation of space into the predator-prey system might prevent the collapse of the prey population (Anna Vanselow, 2019).“ Die Forschungsfrage dieser Arbeit ist, inwiefern sich Migration auf einen rateninduzierten Übergang auswirkt. Es wird dokumentiert, dass schon bei wenigen Migrationsmöglichkeiten für Räuber und Beute kein Kollaps mehr eintritt. Zusätzlich werden Erkenntnisse über Ausbreitungsmuster erhalten.

1. Einleitung

Der Verlust und die Fragmentierung von Lebensräumen gehören zu den wichtigsten Faktoren, die zur indirekten Bedrohung durch den Klimawandel beitragen (C. J. Ellis, 2011, S. 472 ; Selwood K. E, 2014). In vielen Teilen der Welt wird der Lebensraum mit alarmierender Geschwindigkeit zerstört. Viele wichtige Ökosysteme haben mehr als die Hälfte ihrer ursprünglichen Fläche verloren (Reid, 2005). Diese Prozesse werden häufiger und weitreichender durch die geänderte Landnutzung der wachsenden Humanbevölkerung (Goldewijk, 2011). Es treten Änderungen in Migrationsmustern bei Tieren auf (Fink, 2017).

Das Phänomen der Migration ist jeden Tag in den Nachrichten. Ob es die Notlage der Flüchtlinge in Syrien ist oder der Ausbruch des Zika-Virus in Lateinamerika. Die moderne Welt ist grundlegend geprägt von grenzüberschreitender Bewegung. Es ist eines der wichtigsten Themen unserer Zeit (Knolle, 2020).

Die Untersuchung biologischer Populationen ist eines der ältesten und erfolgreichsten Gebiete in der mathematischen Biologie. Sie ist mindestens ein Jahrhundert zurück verfolgbar. In der Tat gibt es noch frühere Beispiele für die Verwendung von Mathematik in der Bevölkerungsbiologie, insbesondere in der Demographie und im Bevölkerungswachstum. Die ersten großen Anwendungen in räumlicher Populationsbiologie kamen in den 1930ern auf (Lewis, Maini, & Petrovskii, 2013, S. v). Als dieses Gebiet Beweise lieferte und Probleme bei der Verbreitung löste, zogen die räumliche Ökologie und Bewegung noch mehr Aufmerksamkeit von Mathematikern auf sich und wuchs weiter an ökologischer Bedeutung (D. Tilman, 1997). Die Naturschutzbiologie hat viele neue Probleme aufgeworfen, einschließlich derer, die verbunden sind mit dem Design von Naturschutzgebieten. Das faszinierende Thema der kollektiven Bewegung hat die Aufmerksamkeit von Biologen, Mathematikern und Physikern angezogen (Couzin, 2005).

Kritische Übergänge zwischen alternativen stabilen Zuständen waren ein Schwerpunkt der ökologischen Forschung in den letzten Jahrzehnten. Solche Übergänge wurden unter verschiedenen Bedingungen als kontinuierlich oder abrupt klassifiziert unter Variation äußerer Umgebungsbedingungen (Scheffer M., 2003). Solche kritischen Übergänge von einem stabilen Ökosystemzustand in einen instabilen werden als „Regimeshifts“ in der Ökologie bezeichnet (Scheffer M. B., (2009)). Ähnliche Übergänge werden in der Klimawissenschaft als "Tippingphänomene" bezeichnet (Lenton, 2008). Es wird

unterschieden zwischen bifurkation-induzierten (B-)Tipping, „Noise“ Fluktuationen (N-)Tipping schnellen Änderungen von Parametern (R-)Tipping. Letzteres bedeutet, dass ein System kollabiert in Abhängigkeit der Rate der Änderung eines Parameters (H. Alkhayuon, 2019). Unerwartet kann dies u.a. zu dramatischen ökologischen Konsequenzen führen.

2. Theorie

2.1. Grundlagen

Bei einem kritischen Übergang führen Veränderungen der äußeren Bedingungen zu plötzlichen Änderungen des Systemzustandes. Dieser Regime-shift mündet wie Hysterese in einem kritischen Zustand des Systems (Scheffer M. a., 2003). Abrupte (b) und sprunghafte (c) Änderungen sind mit Instabilitäten des Systems verknüpft, die an Schwellwerten sog. Tipping-points auftreten.

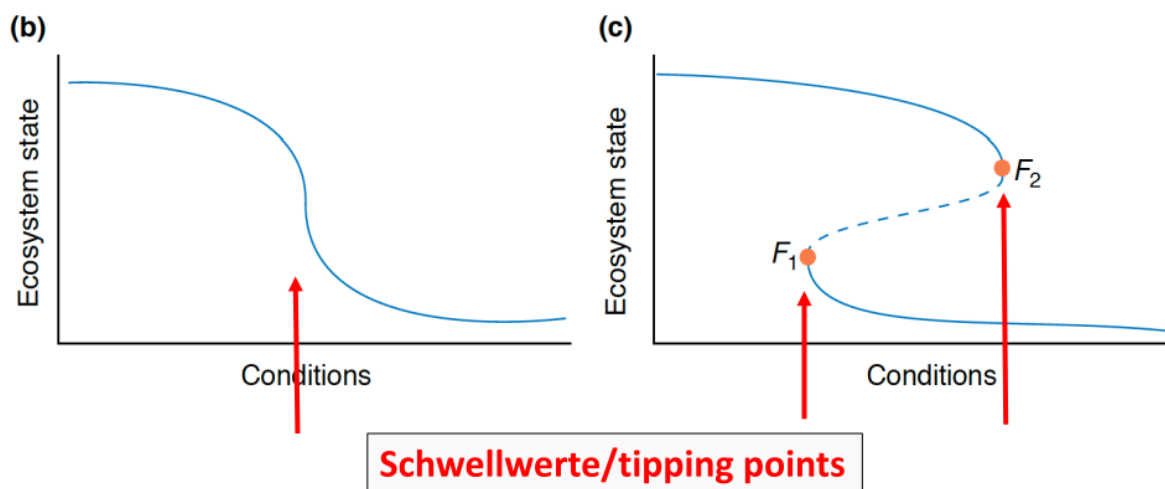


Abbildung 1. Tipping Points (Scheffer M. a., 2003).

Zur Analyse dieser Systeme kann die lineare Stabilitätsanalyse angewendet werden. Ein System $f(x)$ wird durch eine kleine Störung dx aus dem Gleichgewicht gebracht. Daraufhin wird analysiert, ob das System zurück zum Gleichgewicht läuft oder ob es sich davon entfernt. Diese Frage kann quantitativ beantwortet werden, indem man die Eigenwerte λ_i des i -dimensionalen Systems berechnet. In einem eindimensionalen System gibt das Vorzeichen des Eigenwertes an, ob das System sich zurück zum Gleichgewicht bewegt (-) oder sich weiter davon entfernt (+). Der Betrag des Eigenwerts bestimmt die Geschwindigkeit.

Im vorherigen Abschnitt wird angenommen, dass der Parameter sich nicht verändert in der Zeit, bis das System im Gleichgewicht ist. Aber in der Natur sind Veränderungen und Störungen zu jeder Zeit vorhanden. Die Idee des raten-induzierten Übergangs ist oft realistischer, weil externe Parameter sich verändern in der (Zwischen-)Zeit.

Das Rosenzweig-MacArthur-Räuber-Beutemodell ist eines der am meisten diskutierten Paradigmen in der Ökologie (Berryman, 1992). Es beschreibt die biologischen

Wechselwirkungen zwischen Räubern y und ihrer Beute x unter Verwendung des logistischen Wachstums der Beute, Holling Typ-II funktionelle Reaktion und lineare Mortalität der Räuber. Das logistische Wachstum wird durch das maximale Pro-Kopf-Wachstum der Beute a bestimmt und die Aufnahmefähigkeit K , die die maximale Populationsdichte der Beute im Gleichgewicht bestimmt, wenn der Räuber abwesend ist (Anna Vanselow, 2019, S. 66).

$$\frac{dx}{d\tau} = ax\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha xy}{1 + \beta x}$$

$$\frac{dy}{d\tau} = \gamma \frac{\alpha xy}{1 + \beta x} - cy.$$

Abbildung 2. Rosenzweig-MacArthur Modell (Vanselow A. Wieczorek, 2019; Rosenzweig, 1963)

Dieses Modell wurde in (Vanselow A. Wieczorek, 2019) modifiziert durch neue Variablen, um ein zeitskaliertes Modell zu erhalten. κ quantifiziert die zeitliche Trennung zwischen Beute und Raubtierlebenszeit. In der Natur entsprechen Raubtier und Beute oft unterschiedlichen trophischen Ebenen, bei denen sie unterschiedliche Lebenszeiten besitzen, z.B. ist das Leben der Insekten (Beute) viel kürzer als der Vögel (Raubtier). Durch die Diskrepanz zwischen Räuber- bzw. Beutelebenszeit entsteht ein Modell mit einer sich schnell entwickelnden Beutepopulation und sich langsam reproduzierenden Räuberpopulation (Vanselow A. Wieczorek, 2019). κ ist eine kleine positive Zahl, die den Unterschied in den Zeitskalen zwischen dem Beute- und Raubtierarten repräsentiert. Dies soll explizit kennzeichnen, dass die Prozesse der Beutepopulation auf einer schnelleren Zeitskala ablaufen als die Raubtierprozesse. Lösungen für ein schnell-langsam System (s.u. B) verhalten sich auf eine Weise, die sich qualitativ von Modellen ohne eine Trennung der Zeitskalen (s.u. A) unterscheidet. Lösungen eines solchen Systems sind fast die ganze Zeit in der Nähe eines Objekt genannt „critical manifold“ und springen ansonsten zwischen verschiedenen Teilen der critical manifold (Michael H. Cortez, 2010, S. 111f). Im Allgemeinen kann die Dynamik zeitskalierter Systeme als schnell-langsam beschrieben werden, weil sie aus langen Perioden langsamer Änderung bestehen, die gelegentlich unterbrochen werden durch kurze Episoden schneller Änderung.

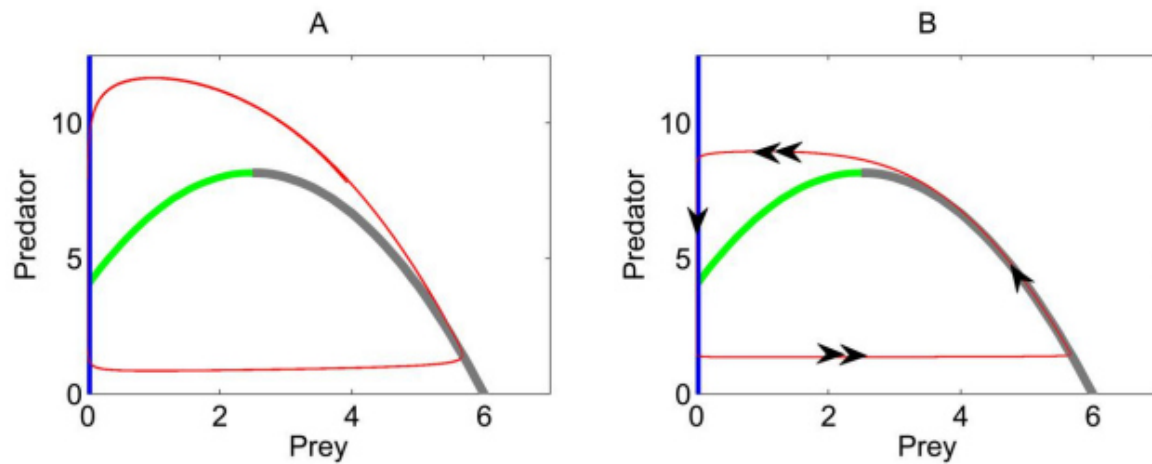


Abbildung 3. Standard u. zeitskaliertes Modell. Unterschiedliches Systemverhalten ist zu sehen (Michael H. Cortez, 2010).

Im Rosenzweig-MacArthur Modell können Räuber,- und Beutepopulationen auf Änderungen von Umweltbedingungen reagieren durch Anpassung ihrer Populationsdichten. In der Natur sind Populationen auch fähig, auf andere Weise zu reagieren. Einige Studien zeigen, dass Populationen zu geeigneteren Habitaten migrieren, wenn sie nicht zurechtkommen mit bestimmten Umweltänderungen (Parmesan C, 1999; Thomas, 1999).

2.1. Migration

Migration wird allgemein als ein Mechanismus angesehen, bei dem Organismen versuchen, unpassende Umgebungen zu vermeiden und Günstigere zu erschließen. Migration kann die saisonale Bewegung von Organismen von Ort zu Ort sein oder eine permanente Verbreitung von einer Region in eine andere. Dabei geben die Änderungen von Umweltbedingungen den Anstoß zur Migration (Elewa, 2005, S. 1).

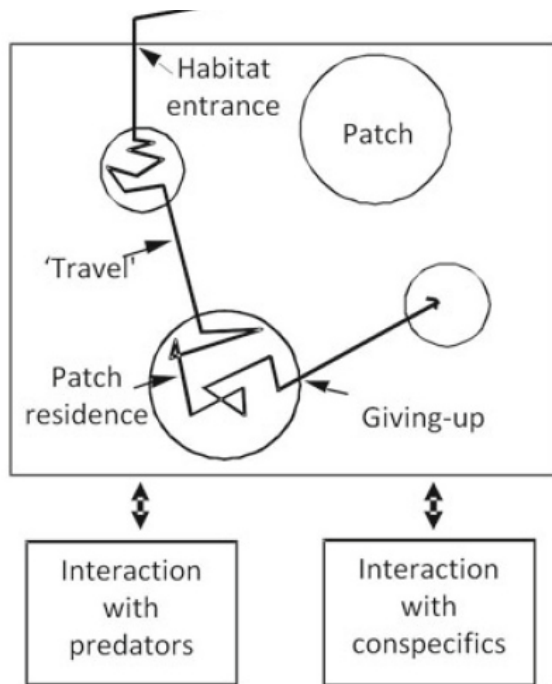


Abbildung 4. Habitatauswahl nach Cassini (Cassini, 2013, S. 10).

Bewegung, Ausbreitung und Migration sind Begriffe, die sich auf die räumliche Dynamik von Lebewesen beziehen und Änderungen an Orten meinen, welche die Verteilungsmuster bestimmen. Wie für andere Begriffe in der Ökologie gibt es auch hier keine universelle Definition dafür. Bewegung wird hauptsächlich angewendet bezüglich Einzelpersonen. Die Verbreitung gilt für Einzelpersonen, ist aber auch anwendbar auf die Bevölkerung als Ganzes. Die Migration beinhaltet Standortwechsel in Gruppen und einen großen Teil einer Population. Bewegungen können in jede Richtung erfolgen. Ausbreitung meint die Ausbreitung von Individuen weg von anderen, während Migration eine notwendige Massenrichtungsbewegung ist. Die Verbreitung kann aktiv oder passiv sein. Letzteres hängt von aktiven Tieren, Wind, Schwerkraft, oder aktuellen Bedingungen ab (Cassini, 2013, S. 11). Die passive Verteilung ist im Allgemeinen dichteunabhängig, während die aktive

Verteilung normalerweise dichteabhängig ist. Die Migration erfolgt normalerweise zyklisch und tritt saisonal oder jährlich auf (Cassini, 2013, S. 11). In folgender Abbildung sind die Level von Organisationen und Modelle bzw. Theorien veranschaulicht, die sich mit den Organisationsleveln beschäftigen. Das Modell dieser Arbeit kann vor allem dem Populationslevel zugeordnet werden.

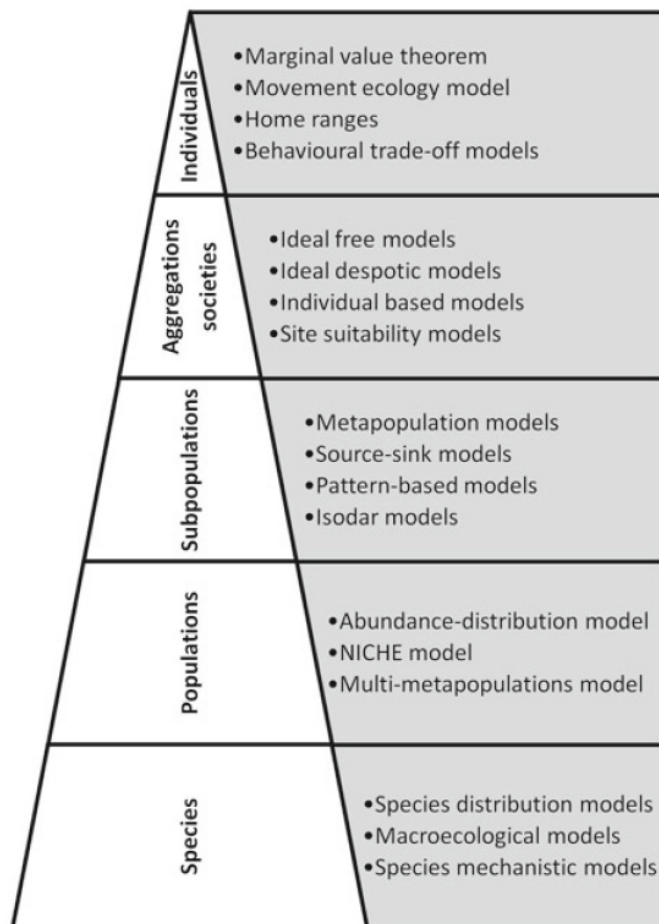


Abbildung 5. Level von Organisationen, Modelle und Theorien (Cassini, 2013, S. 9).

3. Modellbeschreibung

Die wichtigsten Parameter werden im Folgenden kurz erläutert:

- d: Migrationsmöglichkeit zwischen Habitaten (Durchlässigkeit)
- Φ : Überlebensdruck auf Beute
- r: Steigerungsrate von Φ
- u_0 : Anfangspopulation Beute
- v_0 : Anfangspopulation Räuber
- η : Bearbeitungszeit der Räuber
- κ : Geschwindigkeit des Beutezyklus

Das dreidimensionale Modell besteht aus einer sich schnell entwickelnden Beutepopulation u , einer langsamen Fortpflanzung der Raubtierpopulation v und einer sich langsam ändernden Umwelt Φ .

$$(1) \kappa \frac{du}{dt} = u(1 - \Phi u) - \frac{uv}{1} + \eta u$$

$$(2) \frac{dv}{dt} = \left(\frac{uv}{1} + \eta u \right) - v$$

$$(3) \frac{d\Phi}{dt} = r \text{ if } \Phi_{\min} < \Phi < \Phi_{\max}; 0 \text{ sonst}$$

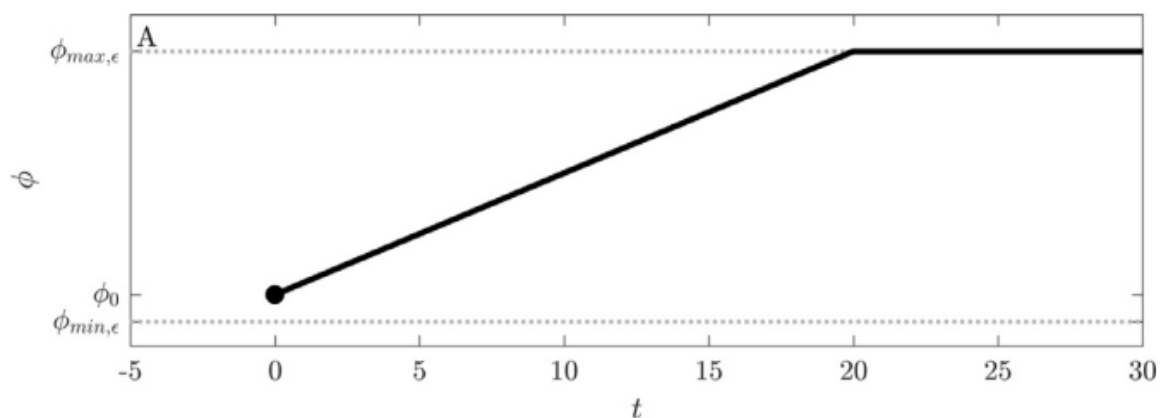


Abbildung 6. Steigerung von Φ (Anna Vanselow, 2019, S. 67).

Im basisgebenden Modell wurde die Verschlechterung der Habitatsqualität modelliert durch einen linearen Anstieg des Parameters Φ in der Zeit mit der Wachstumsrate r zwischen den Limits $\Phi_{\min}$ und $\Phi_{\max}$. Dies könnte z.B. aufgrund einer Landnutzungsänderung hinführend zu weniger Nahrung für die Beutepopulation oder eine zunehmende Fragmentierung der

Landschaft sein, die den Zugang zu bestimmten Ressourcen beeinträchtigen würde. Dies passierte in einem Habitat, in welchem die Populationen nicht das Habitat verlassen konnten durch Barrieren (Berge, Flüsse, etc.). Im Folgenden wird nun der Fall betrachtet, in dem Populationen das Habitat verlassen können, wenn sich die Habitatsqualität verschlechtert.

<u>Die 17 Habitate</u>						
			17			
			16			
			15			
		12	13	14		
5	6	7	8	9	10	11
		2	3	4		
			1			

Abbildung 7. Erweiterte Habitatanordnung.

In der Abbildung 7 ist die erweiterte Anordnung der Habitate zu sehen. Migration ist nur über direkte Grenzen möglich. Habitat 8 hat eine direkte Grenze zu den Habitaten 3, 7, 9 und 13. Die Anordnung der Habitate wurde derart gewählt, um zusätzlich Erkenntnisse über Ausbreitungsmuster zu erhalten - insbesondere die Frage nach Unterschieden zwischen entlegenen und gut zugänglichen Gebieten. Habitat 17 ist das entlegenste. Es hat Richtung Zentrum (Habitat 8) zwei Habitate zwischengelagert, welche jeweils nur eine weitere Grenze haben.

Das erweiterte Modell bindet Migrationsraten mit ein. Die Migrationsraten hängen ab vom Populationsstand in einem Habitat und dem Migrationsparameter d . Der Migrationsparameter zeigt die mögliche Migration an. Die maximale Emigrationsrate in einem Zeitschritt soll auf 1 festgesetzt sein. Sie besagt, welcher Anteil einer Habitatpopulation in einem Zeitschritt migriert. Das bedeutet, dass d in diesem Modell maximal 0,25 sein darf, weil die maximale Anzahl an Nachbarhabitaten vier ist. Somit ist sichergestellt, dass innerhalb eines Zeitschritts nicht mehr als eine Habitat-Population migriert.

Der Migrationsteil der Habitate wird folgendermaßen modelliert und zu den Differentialgleichungen der Habitate addiert. Als Beispiel wird das Habitat 8 genommen:

$[d*u_3+d*u_7+d*u_9+d*u_{13}-d/0.25*u_8] + (1)...$ für die Beutepopulation,

$[d*v_3+d*v_7+d*v_9+d*v_{13}-d/0.25*v_8] + (2)...$ für die Räuberpopulation.

Die Indices kennzeichnen die Habitatsnummern (siehe Abb. 7). Durch den Migrationsteil entsteht keine Mortalität oder Reproduktion von Räubern oder Beute. Gemeint ist, Habitat 8 gewinnt Population aus den 4 direkt angrenzenden Habitaten in Höhe von d *jeweiliger Zustandsgröße ($u(t)$; $v(t)$) und verliert Population in Höhe von $d/0,25*(u(t)$; $v(t))$ im Habitat ($u(t)$, $v(t)$). Letzterer Term wird vervierfacht da dieser Populationsanteil jeweils zu einem Viertel in die Habitate 3, 7, 9 und 13 migriert. Es kann geschlussfolgert werden, dass zwischen unterschiedlichen Habitatspopulationen immer ein Angleichungseffekt eintritt, weil Verlust bzw. Gewinn in Relation zu den Populationsständen zu einem Zeitpunkt t stehen.

Für das Habitat 8 ergeben sich somit folgende Modellgleichungen:

$$\kappa*du_8/dt = [d*u_3+d*u_7+d*u_9+d*u_{13}-d/0.25u_8] + u_8(1-\Phi_8u_8)-u_8v_8/l+\eta u_8$$

$$dv_8/dt = [d*v_3+d*v_7+d*v_9+d*v_{13}-d/0.25v_8] + (u_8v_8/l+\eta u_8)-v_8$$

$$d\Phi_8/dt = r_8 \text{ if } \Phi_{8min} < \Phi_8 < \Phi_{8max}; 0 \text{ sonst}$$

Alle anderen Habitate sind analog modelliert. Es ändert sich dabei nur der Migrationsteil der Gleichungen bezüglich der direkt benachbarten Habitate.

4. Methodik

Ein Literatur-Review ist eine Methode um Wissen, das bereits in Bezug auf eine bestimmtes Thema oder Problem besteht, zu sammeln. Es wird ein Einblick in bereits bestehende Kenntnisse und Theorien in Bezug auf das Thema verschafft. Ziel ist es, die relevantesten Ideen und Informationen kritisch zu diskutieren (Krul, 2020).

Matlab ist ein Softwarepaket für numerische Mathematik. Der Name ist abgeleitet von „Matrix Laboratory“. Seine Stärke liegt in der Vektor,- und Matrizenrechnung. Es stellt, für unterschiedlichste Anwendungsgebiete, ein geeignetes Werkzeug zur simulativen Lösung der auftretenden Problemstellung dar (Angermann, Beuschel, Rau, & Wohlfarth, 2017, S. 1). MATLAB kombiniert eine Desktop-Umgebung für iterative Analysen und Entwicklungsprozesse mit einer Programmiersprache, in der Matrix-basierte Mathematik direkt formuliert werden kann (mathworks.com, 2020).

Eine wesentliche Fähigkeit von Matlab ist die Lösung von Differentialgleichungen. Die in Matlab enthaltenen Lösungsalgorithmen entsprechen dem heutigen Stand der Forschung in der numerischen Mathematik (Angermann, Beuschel, Rau, & Wohlfarth, 2017, S. 77). Bei der Wahl des Iterationsverfahrens ist der Solver ode45 für sehr viele Systeme geeignet. Dabei kommt das Runge-Kuttaverfahren zum Einsatz (Angermann, Beuschel, Rau, & Wohlfarth, 2017, S. 78f.). Alle MATLAB ODE-Solver können Gleichungssysteme der Form $y' = f(t, y)$ lösen. Der Syntax ist: `[t, y] = ode45(odefun, tspan, y0)`. Der Syntax `tspan = [t0 tf]` integriert das Differentialgleichungssystem von t_0 bis t_f mit Anfangsbedingungen y_0 . Jede Zeile im Lösungsarray `y` korrespondiert zu einem im Spaltenvektor `t` zurückgegebenen Wert (mathworks.com, 2020).

5. Ergebnisse

5.1. Kollaps mit alten Parametern

Wir lockern die Annahme, dass die Umweltbedingungen bestehen bleiben, bis das System sein stabiles Gleichgewicht erreicht, und setzen die Beutepopulation einem kontinuierlichen Rückgang der Ressourcen aus. Das Erhöhen von Φ entspricht dem Verringern der aufnahmefähigen Kapazität K und daher der Reduzierung der verfügbaren Ressourcen innerhalb des Habitats (Vanselow A. Wieczorek, 2019).

Parameter in folgenden Abbildungen: $d = 0$; $r = 0,006$ für alle Habitats; $\Phi_0 = 0,1$ für alle Habitats; $\kappa = 0,01$; $\eta = 0,8$; $u_0 = (1 - \eta)^{-1}$; $v_0 = (1 - \Phi_0 u_0)(1 + \eta u_0)$; Populationsquelle ist Habitat 8; alle anderen Habitats sind anfangs populationsfrei.

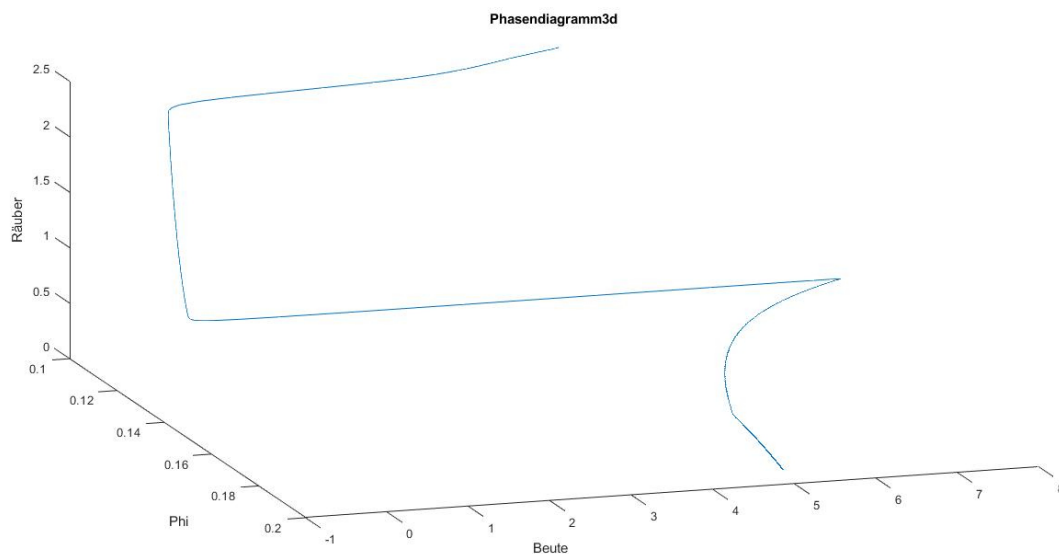


Abbildung 8. Phasendiagramm des Habitats 8 in 3d. Kollaps des Räuber-Beutesystems dokumentiert mit steigendem Φ .

Wie erwartet kommt es mit $d=0$ zum Populationskollaps des dimensionslosen Modells von Rosenzweig-MacArthur. Der kontinuierliche Rückgang der Ressourcen der Beute Φ führt zu einem Aussterben der Beute. Siehe hierzu Abbildung 8 und 9 unten.

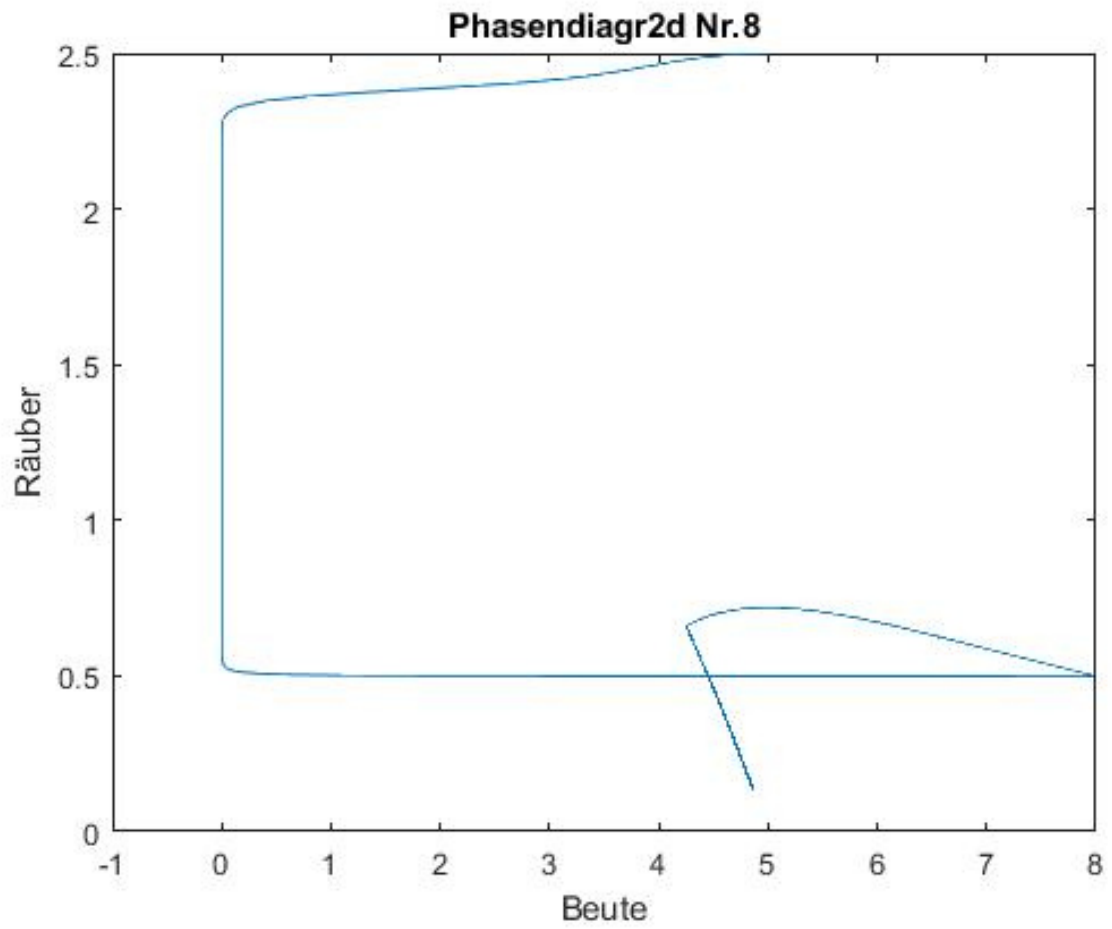


Abbildung 9. Phasendiagramm des Habitats 8 in 2d. Am Anfang der Simulation kollabiert das System. Die Beute stirbt aus. Die blaue Linie wandert auf der Abszisse gen 0.

5.2. Stabilität durch d

Durch die Einführung des Parameters d ergibt sich für Räuber und Beute die Möglichkeit, in andere Habitate zu migrieren. Die Forschungsfrage ist, inwiefern sich Migration auf einen rateninduzierten Übergang auswirkt.

Parameter in folgenden Abbildungen: $d = 0,01$; $r = 0,006$ für alle Habitate; $\Phi_0 = 0,1$ für alle Habitate; $\kappa = 0,01$; $\eta = 0,8$; $u_0 = (1 - \eta)^{-1}$; $v_0 = (1 - \Phi_0 u_0)(1 + \eta u_0)$; Populationsquelle ist Habitat 8; alle anderen Habitate sind anfangs populationsfrei.

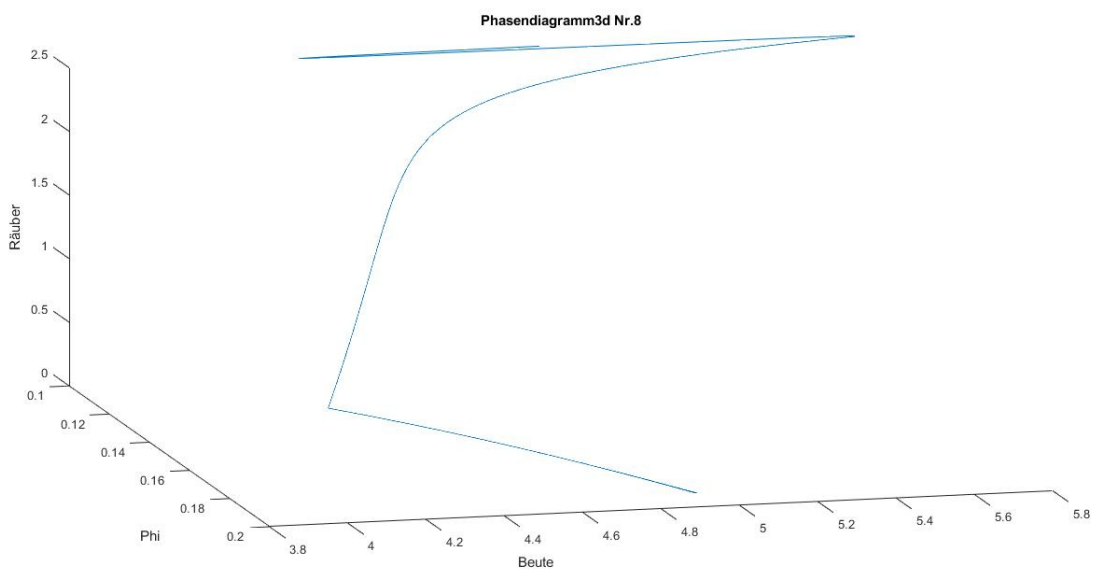


Abbildung 10. Habitat 8 Phasendiagramm 3d. Die Stabilität des Systems ist dokumentiert in Abhängigkeit von Φ .

Wenn $d=0.01$ ist, kommt es nicht mehr zum Kollaps. Siehe hierzu Abbildung 10 und 11. Die Beutepopulation steigt zu Beginn der Simulation an. Danach sinkt sie langsam zu dem Wert Vier. Sie stirbt während der gesamten Simulation nicht aus. Die Räuberpopulation nimmt während der gesamten Population ab, stirbt aber nicht aus.

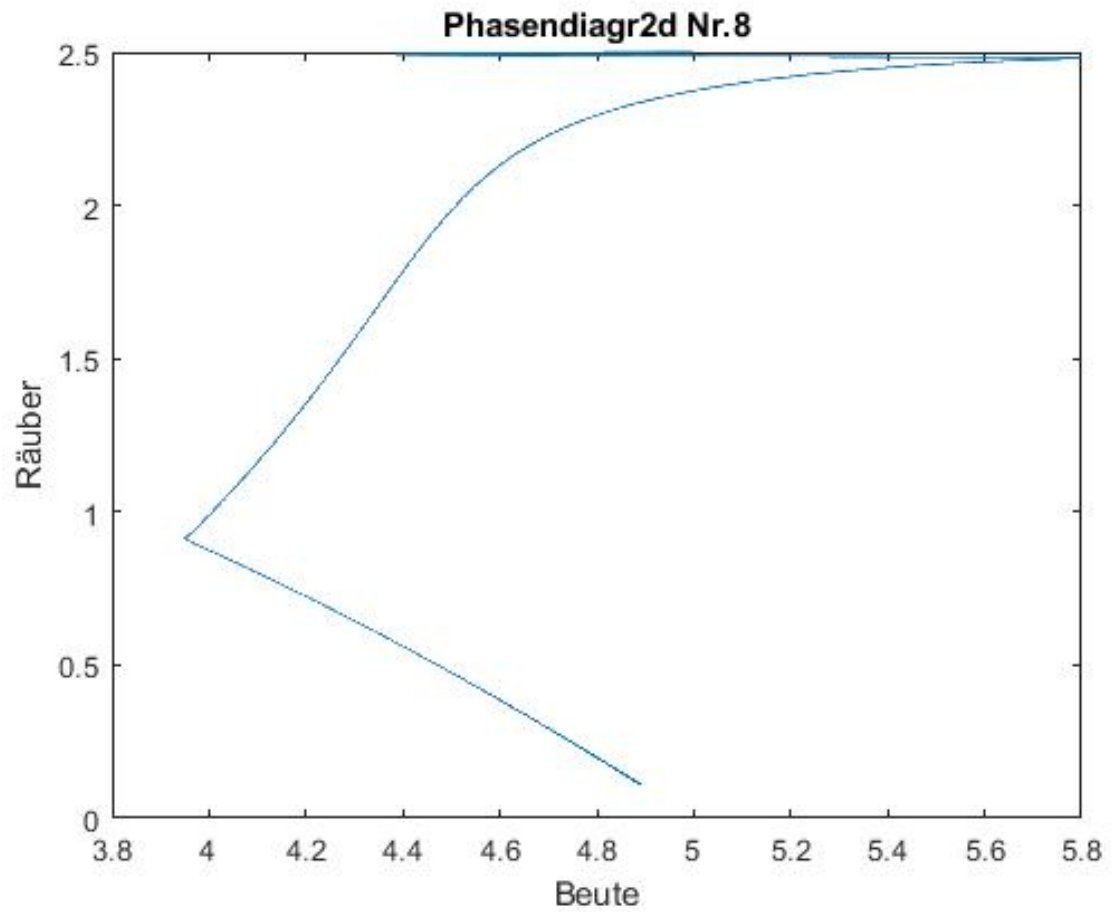


Abbildung 11. Habitat 8 Phasendiagramm. Am Anfang der Simulation stabilisiert sich das System. Die Beutepopulation wächst an. Die blaue Linie wandert nach rechts.

5.3. Weitere Habitate

Die Habitatanordnung wurde derart gewählt, um Erkenntnisse über die weiteren Ausbreitungsmuster zu erlangen. Insbesondere das abgelegene Habitat 17 wird beleuchtet. Auch in den weiteren Habitaten stellt sich Stabilität ein trotz $r=0,006$ und $\Phi_0=0.1$ jeweils. Siehe hierzu Abbildung 12 – 14.

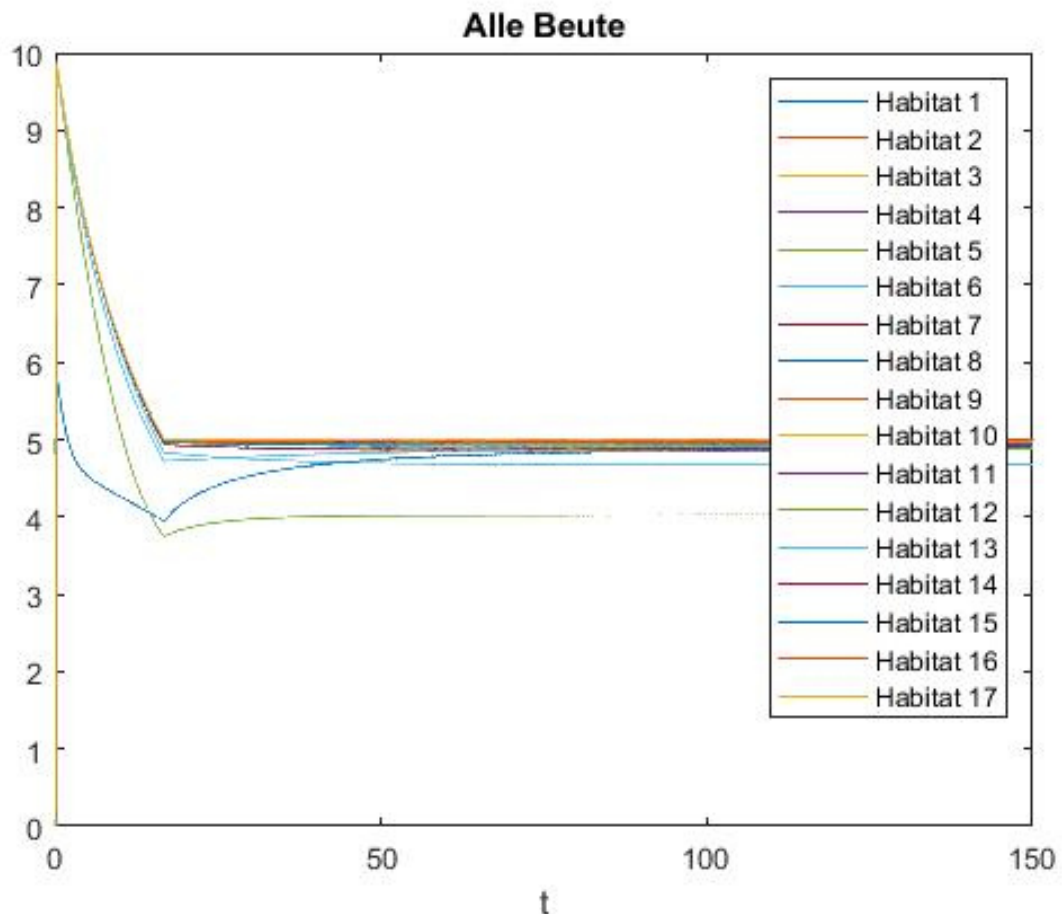


Abbildung 12. Beutepopulationen in Abhängigkeit von t . Eine stabile Beutepopulation stellt sich in allen Habitaten ein.

Durch die Migration kommt es zu Austauschprozessen zwischen den Habitaten. Zu Anfang sind schnelle, starke Anstiege vieler Populationen dokumentiert. Die Populationen steigen teilweise von Null auf zehn in kürzester Zeit (siehe Ordinate). Danach pendeln sich in allen Habitaten feste Beutepopulationen ein.

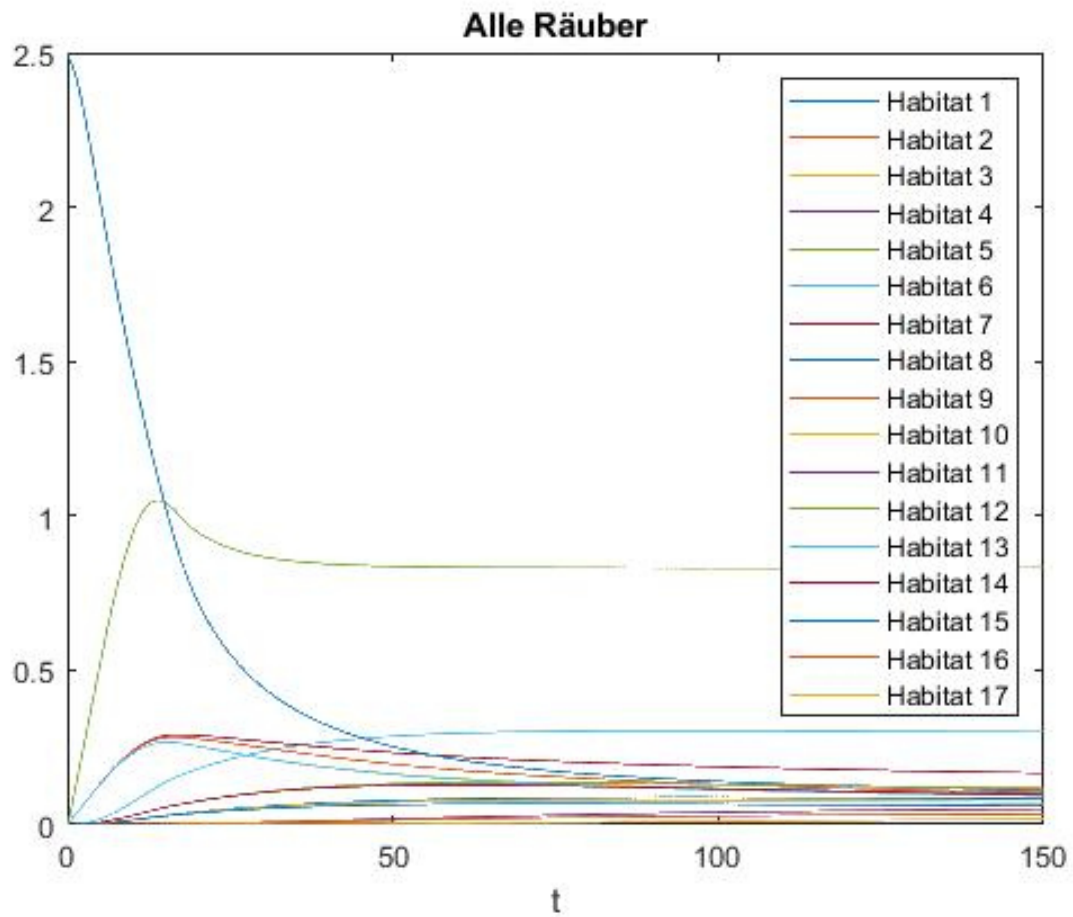


Abbildung 13. Räuberpopulationen in Abhängigkeit von t . Eine stabile Räuberpopulation stellt sich in allen Habitaten ein. In Habitat 17 ist sie allerdings kaum vorhanden (siehe Abb. 14).

Durch die Migration kommt es am Anfang zu Austauschprozessen zwischen den Habitaten. In den weiteren Habitaten wachsen die Räuberpopulationen langsamer an als die der Beute. Danach pendeln sich in allen Habitaten feste Räuberpopulationen ein. In Habitat 17 ist sie allerdings kaum vorhanden (siehe Abb. 14).

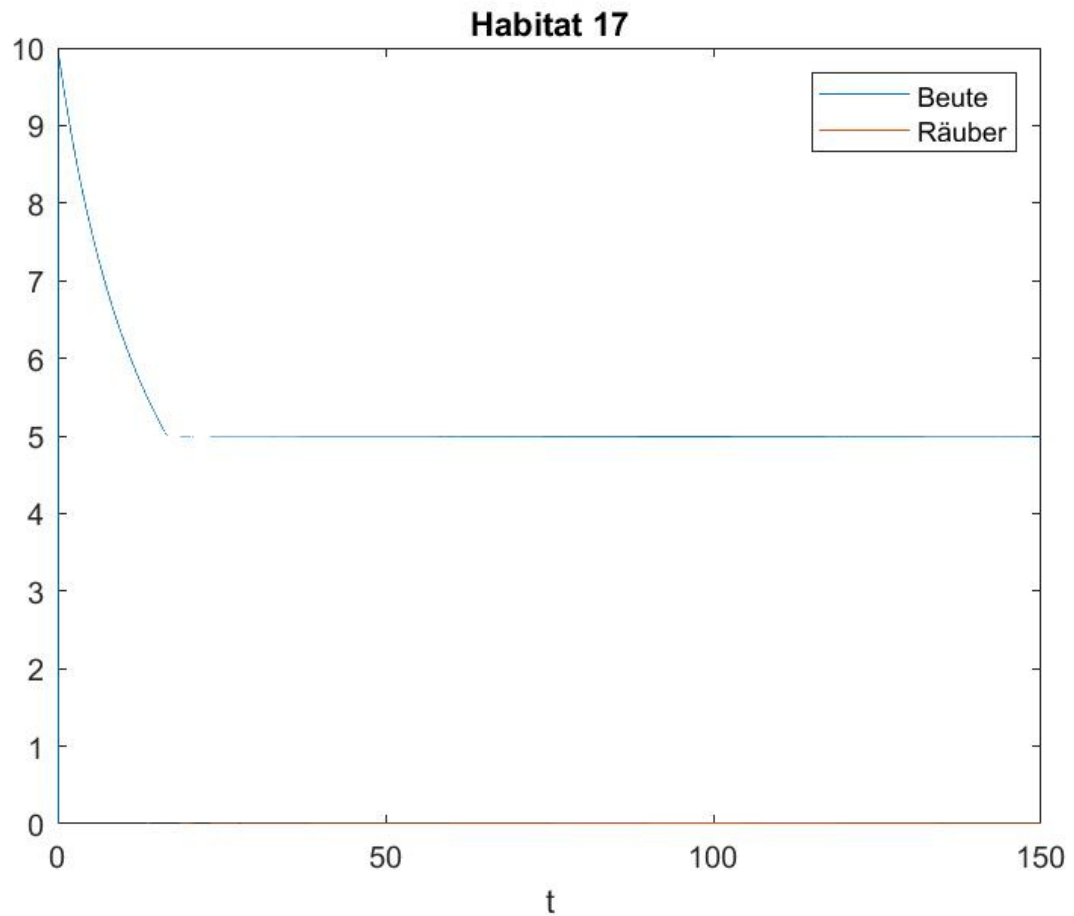


Abbildung 14. Habitat 17. Die Räuberpopulation (rote Linie auf Abszisse) ist kaum vorhanden $V_{17}(150)=0,0182$. Die Migrationswirkung ist zu schwach (zum Vergleich siehe Anhang).

$V_{17}(150)=0,0182$, man könnte dies sich z.B. vorstellen, als dass die Räuber dieses Habitat nur besuchen. Die Beutepopulation lebt (fast) ohne Druck der Räuber. Die hohe Population wird durch die reduzierte Habitatsqualität fast hälftig zunichte gemacht. Dies bleibt jedoch im Habitat 17 der einzige Druck auf die Beute.

6. Diskussion

Wir haben geschwindigkeitsinduzierte kritische Übergänge im bekannten Rosenzweig-MacArthur-Räuber-Beutesystem untersucht unter Verwendung von Techniken der Fast-Slow-Systemtheorie. Durch Einführung des Faktors Migration d wurde eine Aufrechterhaltung der Stabilität im Habitat dokumentiert. Auch in allen anderen Habitaten stellten sich stabile Gleichgewichte ein. Mögliche Gründe für Stabilität durch d sind:

1. Sowohl Räuber als auch Beute sind flexibler und können Druck ausweichen. Gemeint sind für die Beute der Druck durch reduzierte Habitatsqualität und durch hohe Räuberpopulation. Für die Räuber besteht Druck durch niedrige Beutepopulation.
2. Grundsätzlich entsteht durch die Migration eine Verteilung des Drucks auf mehrere Habitate, welche flexibel sind durch Austauschprozesse. Dies macht das System stabiler (siehe 5.2.).
3. Die Beuteprozesse verlaufen auf einer wesentlich schnelleren Zeitskala. Dies führt zu einer schnelleren Ausbreitung und Vermehrung der Beute (siehe Abb. 12). Der Druck durch die Räuber steigt langsamer (siehe Abb. 13). Die Beute kann sich besser vermehren und den höheren Druck im Ausgangshabitat (Habitat 8) durch Remigration ausgleichen.
4. Durch die viel schnellere Beutevermehrung in den Folgehabitaten hat sie einen Vorsprung gegenüber der Beutepopulation in diesen Habitaten. Sie kann sich fast ohne Beutedruck vermehren. Das bedeutet, dass der später addierte Druck aus reduzierter Habitatsqualität und Räuberpopulation auf eine stabilere Beutepopulation trifft.

Räumliche Verbreitung kann auf viele verschiedene Weisen modelliert werden, zu vielen verschiedenen Zwecken (Murray, 2008). Ein anderes Beispiel hierfür ist die Verbreitung eines Virus in Diffusionswellen. Wichtig ist es, Mechanismen zu finden, die räumliche Muster und Formen erzeugen können und die als mögliche Vorlage vorgeschlagen wurden in einer Vielzahl von Entwicklungssituationen. (Murray, 2008, S. 661ff.).

7. Fazit:

Im Angesicht des Klimawandels übertreffen die Geschwindigkeiten von Umweltänderungen zuvor erfasste Erkenntnisse (Steven J. Smith, 2015). Daher sind einige Ökosysteme nicht in der Lage, sich anzupassen, dies führt zu unerwarteten Übergängen ihres Systemzustands. Sie können nicht mit den in der Ökologie am häufigsten verwendeten Methoden untersucht werden, nämlich Lineare Stabilitätsanalyse und Bifurkationstheorie. Diese Theorien setzen eine konstante Umgebung voraus, bis das System im Gleichgewicht ist (Anna Vanselow, 2019, S. 70).

Mit den vorliegenden Kenntnissen kann die aufgeworfene Frage beantwortet werden, inwiefern sich Migration auf einen rateninduzierten Übergang auswirkt. Es wird dokumentiert, dass schon bei wenig Migrationsmöglichkeiten ($d=0,01$) für Räuber und Beute kein Kollaps mehr eintritt. In der Arbeit „When very slow is too fast...“ wird folgendes im Bezug auf das Rosenzweig-MacArthur Modell vermutet. „*The incorporation of space into the predator-prey system might prevent the collapse of the prey population* (Vanselow A. Wieczorek, 2019).“ Die Vermutung wird durch diese Modellierung bestätigt.

Vergleichbares wurde bereits in der Natur beobachtet. Ein Beispiel dafür ist die Verbreitung von Vögeln und Schmetterlingen polwärts durch die Erwärmung ihrer ursprünglichen Habitate (Parmesan C, 1999). Selbst wenn die Populationen aufgrund von Barrieren wie Berge, Seen oder Straßen oder mangels Mobilität (z. B. Pflanzen) nicht migrieren können, können sie sich möglicherweise evolutionär anpassen (Yoshida, 2003).

Die Thesen dieser Arbeit treffen auf die Robben bereits zu. Auf der ganzen Welt sind sie infolge des Klimawandels und der anthropomorphen Aktivität vom Verlust ihres Lebensraums betroffen. Neben der physischen Reduzierung des verfügbaren Lebensraums sind sie betroffen durch sekundäre Auswirkungen wie Veränderungen der Beute-Verfügbarkeit. Potenzielle Auswirkungen auf das Wohlbefinden treten auf als Änderungen in der Verteilung und der Migrationsmuster (Fink, 2017). Unerwartet kann dies u.a. zu dramatischen ökologischen Konsequenzen führen.

Verweise

(06. 05 2020). Von mathworks.com: <https://de.mathworks.com/products/matlab.html> abgerufen

(06. 05 2020). Von mathworks.com: <https://de.mathworks.com/help/matlab/ref/ode45.html> abgerufen

Alkhayouon H, e. a. (2019). Basin bifurcations, oscillatory instability and rate-induced thresholds for AMOC in a global oceanic box model. *Proceedings of the royal Society A Volume 475 Issue 2225*.

Angermann, A., Beuschel, M., Rau, M., & Wohlfarth, U. (2017). *MATLAB - Simulink - Stateflow*. Berlin, Boston: De Gruyter Oldenbourg.

Berryman, A. A. (01. 10 1992). The Orgins and Evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology*.

C. J. Ellis, R. Y. (2011). An interdisciplinary review of climate change trends and uncertainties: lichen biodiversity, arctic–alpine ecosystems and habitat loss . In Trevor R. Hodgkinson, *Climate Change, Ecology and Systematics* (S. 457 ff.). Dublin: Cambridge University Press.

Cassini, M. H. (2013). *Distribution Ecology*. New York, NY: Springer.

Couzin, I. K. (2005). Effective leadership and decision making in. *Nature* 433, S. 513–516.

D. Tilman, P. K. (1997). *Spatial Ecology*. Princeton University Press.

Elewa. (2005). *Migration of organisms*. Berlin: Springer-Verlag.

Fink, S. (2017). Loss of Habitat: Impacts on Pinnipeds and Their Welfare. In A. Butterworth, *Marine Mammal Welfare* (S. 241-252). Cham; s.l.: Springer International Publishing.

Goldewijk, K. B. (2011). The HYDE 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, S. 73–86.

Knolle, J. P. (2020). In J. P. Knolle, *Migration*. Cambridge University Press.

Krul, A. (13. 05 2020). Von scribbr.de: <https://www.scribbr.de/aufbau-und-gliederung/wie-fuehrt-man-einen-literatur-review-durch/> abgerufen

Kurz, P. (11. 03 2020). *wz.de*. Von https://www.wz.de/politik/der-sinn-von-viren-ist-das-coronavirus-wirklich-nur-boese_aid-49505057 abgerufen

Lenton, T. M. (12. 02 2008). Tipping elements in the Earth's climate system. *PNAS*.

Lewis, M. A., Maini, P. K., & Petrovskii, S. V. (2013). *Dispersal, Individual Movement and Spatial Ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Michael H. Cortez, S. P. (11 2010). Understanding Rapid Evolution in Predator-Prey Interactions. *the american naturalist*, S. 111f.

Murray, J. D. (2008). *Spatial models and biomedical applications*. New York, NY: Springer.

Parmesan C, R. N. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, S. 579–583.

Passenheim, A. (31. 03 2020). *tagesschau.de*. Von <https://www.tagesschau.de/ausland/guterres-corona-101.html> abgerufen

- Reid, W. V. (2005). *Ecosystems and human well-being*. Washington, DC: Island Press.
- Rosenzweig, M. L. (Jul. - Aug 1963). Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. *The american Naturalist* Volume 97, Number 895.
- Scheffer M., C. S. (12 2003). Catastrophic regime shifts in. *TRENDS in Ecology and Evolution*, S. 648-656.
- Scheffer, M. a. (2003). Catastrophic shifts in ecosystems: linking theory to observations. *TRENDS in ecology and evolution* 18.
- Scheffer, M. B. (03. 09 (2009)). Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, S. 53–59 .
- Selwood K. E, M. M. (25. 08 2014). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biological Reviews* Volume 90, Issue 3.
- Steven J. Smith, J. E. (09. 03 2015). Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature Climate Change* volume 5, S. 333-336.
- Sturmer, D. M. (12. 05 2020). *afrika.info*. Von <https://afrika.info/corona/> abgerufen
- Thomas, C. . (1999). Birds extent their ranges northwards. *Nature* 399, S. 213.
- Vanselow A. Wieczorek, S. U. (11. July 2019). When very slow is too fast - collapse of a predator-prey system. *Journal of Theoretical Biology*.
- Yoshida, T. . (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in predator prey system. *Nature* 424, S. 303-306.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Tipping Points (Scheffer M. a., 2003).....	4
Abbildung 2. Rosenzweig-MacArthur Modell (Vanselow A. Wieczorek, 2019; Rosenzweig, 1963).....	5
Abbildung 3. Standard u. zeitskaliertes Modell. Unterschiedliches Systemverhalten ist zu sehen (Michael H. Cortez, 2010).....	6
Abbildung 4. Habitatauswahl nach Cassini (Cassini, 2013, S. 10).....	7
Abbildung 5. Level von Organisationen, Modelle und Theorien (Cassini, 2013, S. 9).	8
Abbildung 6. Steigerung von Φ (Anna Vanselow, 2019, S. 67).	9
Abbildung 7. Erweiterte Habitatanordnung	10
Abbildung 8. Phasendiagramm des Habitats 8 in 3d. Kollaps des Räuber-Beutesystems dokumentiert mit steigendem Φ	13
Abbildung 9. Phasendiagramm des Habitats 8 in 2d. Am Anfang der Simulation kollabiert das System. Die Beute stirbt aus. Die blaue Linie wandert auf der Abszisse gen 0.....	14
Abbildung 10. Habitat 8 Phasendiagramm 3d. Die Stabilität des Systems ist dokumentiert in Abhängigkeit von Φ	15
Abbildung 11. Habitat 8 Phasendiagramm. Am Anfang der Simulation stabilisiert sich das System. Die Beutepopulation wächst an. Die blaue Linie wandert nach rechts.....	16
Abbildung 12. Beutepopulationen in Abhängigkeit von t. Eine stabile Beutepopulation stellt sich in allen Habitaten ein.	17
Abbildung 13. Räuberpopulationen in Abhängigkeit von t. Eine stabile Räuberpopulation stellt sich in allen Habitaten ein. In Habitat 17 ist sie allerdings kaum vorhanden (siehe Abb. 14).....	18
Abbildung 14. Habitat 17. Die Räuberpopulation (rote Linie auf Abszisse) ist kaum vorhanden $V_{17}(150)=0,0182$. Die Migrationswirkung ist zu schwach (zum Vergleich siehe Anhang).....	19
Abbildung 15. Habitat 17 bei $d=0.1$; $r=0.006$ für alle Habitats, $\Phi_0 = 0,1$ für alle Habitats; $\kappa = 0,01$; $\eta = 0,8$; $u_0 = (1 - \eta)^{-1}$; $v_0 = (1 - \Phi_0 u_0)(1 + \eta u_0)$; Populationsquelle Habitat 8; alle anderen Habitats sind anfangs populationsfrei. Die Migrationswirkung ist stärker. Die Räuberpopulation ist größer.	25

Anhang

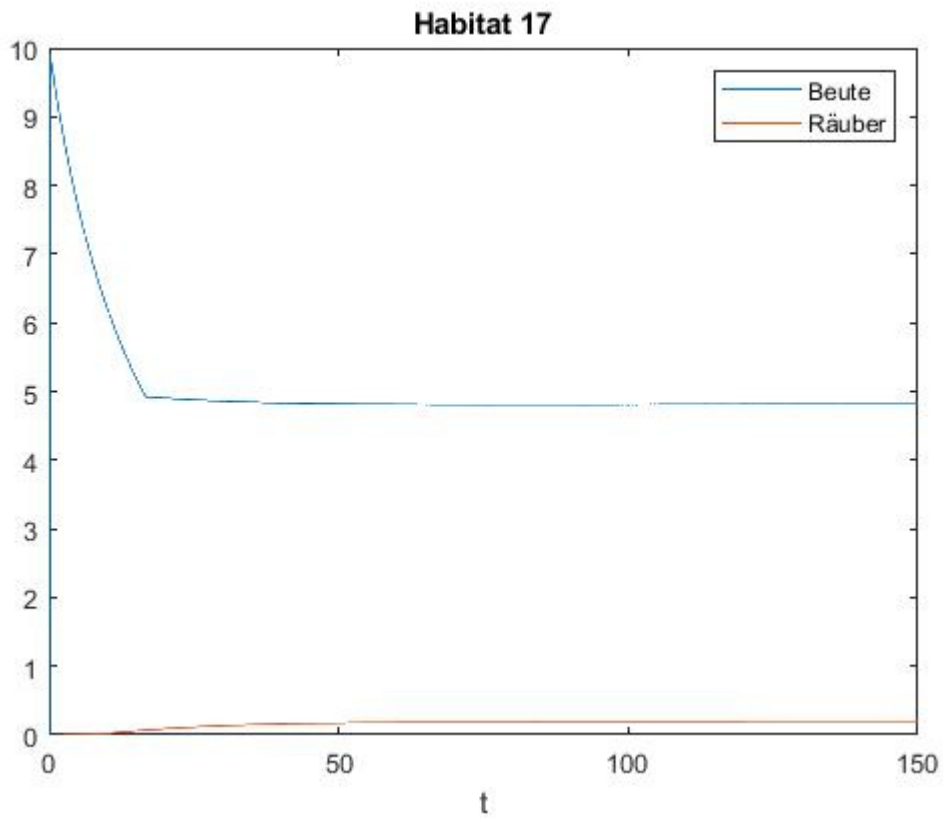


Abbildung 15. Habitat 17 bei $d=0.1$; $r=0.006$ für alle Habitate, $\Phi_0=0,1$ für alle Habitate; $\kappa=0,01$; $\eta=0,8$; $u_0=(1-\eta)^{-1}$; $v_0=(1-\Phi_0 u_0)(1+\eta u_0)$; Populationsquelle Habitat 8; alle anderen Habitate sind anfangs populationsfrei. Die Migrationswirkung ist stärker. Die Räuberpopulation ist größer.