

Der Apfel fällt nicht weit vom Stamm

H.R. Schneebeili

Version vom 1. Februar 2016

Zusammenfassung

Es werden zwei Populationsmodelle für Monokulturen von Bäumen auf einer beschränkten Fläche betrachtet. Die Annahmen über die Verbreitung der Samen unterscheiden die Modelle inhaltlich.

Der *Apfelbaum* dient als Metapher für eine Baumart, deren Samen *lokal* ausgebreitet werden. Die Dynamik einer Modellpopulation wird mit Monte-Carlo-Simulation untersucht. Dabei interessiert, wie die Geometrie des Lebensraumes sich auf die Entwicklung auswirkt. Es zeigt sich, dass geometrische Eigenschaften des Lebensraumes sich auf die Bestandesentwicklung der Apfelbäume auswirken und zwar umso deutlicher, je geringer sich die zufällige Selektion bemerkbar macht. Zwei extreme Szenarien für die Selektion werden betrachtet:

1. In jedem Zeitschritt erfolgt die Selektion der Bäume vor der Versamung.
2. In jedem Zeitschritt erfolgt die Versamung vor der Selektion der Bäume.

Als Kontrast wird die entsprechende Fragestellung für eine Baumart untersucht, welche die Samen *grossräumig* verteilt. Der *Ahornbaum* mit seinen Flugsamen bietet sich als Metapher an. Im Extremfall eines Laplacemodells spielt die Geometrie des Lebensraumes keine Rolle mehr, es zählt bloss die Zahl der verfügbaren Standorte. Es wird ein formales Modell für den Erwartungswert der Populationsgrösse als Funktion der Zeit entwickelt.

Das Thema ist geeignet, um in die *Modellbildung* einzuführen. Verschiedene Entwicklungsbedingungen lassen sich mit der Monte-Carlo-Methode bereits mit einfachen Mitteln simulieren. Analytische Näherungen bieten eine andere Möglichkeit. Die Beschränkung auf einfache Beispiele ist zwar durch die Rechenleistung der Geräte bedingt. Allerdings ist diese Einfachheit didaktisch sinnvoll. Sie grenzt die Modelle deutlich gegen die Erfahrung der Wirklichkeit ab und erleichtert die kritische Auseinandersetzung mit den Methoden.

1 Einleitung

Wir betrachten eine Population in diskreten Zeitschritten und in einem Lebensraum mit diskret verteilten ‘Standorten’. Wer sich etwas Konkretes ausdenken möchte, sollte an eine Monokultur von Bäumen denken. Der Lebensraum lässt sich durch einen Graphen darstellen. Seine Knoten können durch die Individuen der Population besetzt werden. Jeder Knoten befindet sich in genau einem der beiden Zustände ‘frei’ oder ‘besetzt’. Die Geometrie des Lebensraumes wird durch die Kanten des Graphen dargestellt. Die Population kann sich bei der Vermehrung nur längs Kantenwegen ausbreiten. Mit gerichteten und gewichteten Graphen liessen sich bei Bedarf Flüsse in der Ausbreitung der Samen zwischen den verschiedenen Standorten beschreiben.

Die Populationsdynamik wird reduziert auf

- die Überlebenswahrscheinlichkeit eines Baumes oder eines Keimlings von einem Zeitschritt zum nächsten.

- die Verbreitung der Samen: ihre Anzahl und die Art der Verbreitung.
- Bedingungen für das Keimen der Samen am Zielstandort.

Beispielsweise lassen wir Samen nur auf die unmittelbaren Nachbarknoten des Abstammungsstandortes fallen, wenn wir ausdrücken wollen, dass der ‘Apfel nicht weit vom Stamm fällt’. Oder im anderen Extremfall könnten Flugsamen jeden Standort des Lebensraumes erreichen. An jedem Zielstandort wird genau ein Samen keimen, falls dieser Standort vor der Verbreitung der Samen frei war, sonst steht dort ein Baum, der diesen Standort beansprucht. Als einfachste Annahme gilt, dass nach einem Zeitschritt der Keimling zu einem Baum geworden ist, der bereits Samen produzieren kann. Daraus ergibt sich die Folge, dass für die meisten Baumarten ein Zeitschritt eine Größenordnung von 10 bis 20 Jahren umfassen könnte. Andernfalls könnten kürzere Schritte verbunden mit einer Zeitverzögerung bis zum Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit im Modell vorgesehen werden. Diese Option ist für die einfacheren Modelle nicht geeignet.

Die Entwicklung der Modelle wurde angeregt durch die Frage, ob das logistische Wachstum für Populationsmodelle mit Wachstumsbeschränkung eine Art universelles Muster bildet, das in vielen Fällen wenigstens angenähert wird. Es zeigt sich, dass diese Vermutung nicht zutrifft. Die Modellbildung selbst wurde durch [1] angeregt.

Zwei Arten der Ausbreitung: kleinräumig oder grossflächig Bei manchen Populationsmodellen wird die Entwicklung bestimmt durch die Grösse der Population, die Fruchtbarkeit und die Fitness oder die Überlebenschancen. Oft steckt eine implizite Annahme in den Modellen: Die Population ist hoch beweglich und sie mischt sich nach Belieben. Diese Annahme wird hier in Frage gestellt. Wir vergleichen zwei prototypische Modellpopulationen von Bäumen mit unterschiedlichen Ausstattung der Früchte. Der Einfachheit halber sprechen wir von Apfelbäumen und von Ahorn. In beiden Fällen wird eine Monokultur angenommen. Die Äpfel fallen bekanntlich nicht weit vom Stamm, während der Wind die Ahornsamen weit herumtragen kann. Die Modellannahmen formulieren die Bedingungen über die Ausbreitung der Samen und die Überlebenschancen von Bäumen und Samen in jedem Zeitschritt. In jedem Zeitschritt wird jeder Baum seine Früchte abgeben. Die im Modell angenommene Zahl beschreibt einen angenommenen Modellwert für die mittlere Zahl überlebender Samen, die im nächsten Zeitschritt in die Kategorie der Bäume übertreten werden. Ferner wird jeder Baum in jedem Zeitschritt einer zufälligen Selektion mit konstanter Überlebensrate unterworfen. Es wird sich zeigen, dass die Reihenfolge der Prozesse innerhalb eines diskreten Zeitschrittes die Populationsentwicklung erheblich mitbestimmen kann. Ferner wird erkennbar, dass die Geometrie des Lebensraumes die Populationsentwicklung der Apfelbäume mitbestimmt, während sie sich beim Ahornmodell wegen der Mobilität der Samen auf die Anzahl der möglichen Standorte reduziert.

2 Lokale Ausbreitung der Samen: Apfelbäume

Wie können Geometrie und Selektion die Entwicklung der Modellpopulation der ‘Apfelbäume’ beeinflussen? Wenn die Selektion ausgeblendet wird, lässt sich das typische Wachstumsmuster erahnen. Das Beispiel wird zeigen, dass bei gegebener Zahl der Früchte pro Baum das Wachstum durch die Dimension des Lebensraumes bestimmt wird.

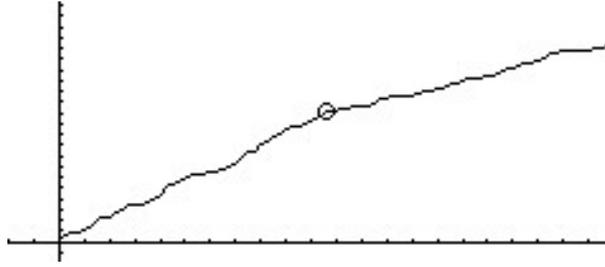


Abbildung 1: Ausbreitung der Apfelbäume in $[0, 100]$, 160 Zeitschritte, $p = 1$

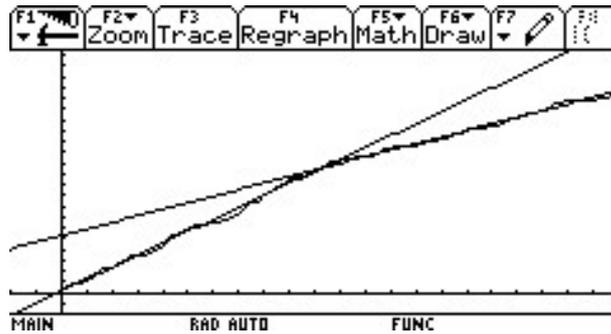


Abbildung 2: Abschnittsweise lineare Regression mit Daten von Abb.1

2.1 Wachstum ohne Selektion

Ein Apfelbaum steht in \mathbb{Z} auf x . Er überlebt jeden Zeitschritt mit Chance p . Falls er überlebt, reift ein Apfel. Jeder Apfel fällt vom Zufall bestimmt mit gleicher Chance auf einen der Nachbarstandorte $x \pm 1$ und keimt dort nur, falls der Standort frei ist. Mit $p = 1$ wächst pro Zeitschritt im Mittel ein neuer Baum. Die Population wächst bis auf zufallsbedingte Schwankungen linear.

Für Simulationen muss der Lebensraum begrenzt werden, zum Beispiel auf den Bereich $[0, 100] \subset \mathbb{Z}$. Ausgehend vom ersten Baum wachsen die Nachkommen auf beide Seiten der Baumreihe. Die Wachstumsrate wird halbiert, sobald der erste Baum einen Randpunkt des Lebensraumes erreicht. Sättigung tritt ein, wenn 100 Bäume ihren Standort besetzen. Abbildungen 1,2 zeigen das Ergebnis einer Simulation über 160 Zeitschritte mit $p = 1$. Bei der Marke \circ wird die Wachstumsrate halbiert.

2.2 Wachstum mit Selektion

Es ist plausibel anzunehmen, dass Samen einen Zeitschritt überleben können und im nächsten Schritt in der Zählung als Bäume gelten. Wenn also ein Baum Samen abwirft und den folgenden Winter nicht überlebt, sollen die Samen keimen können, falls sie auf einen freien Standort gelangt sind. Wenn aber der Baum im Sommer verdorrt oder vom Blitz getroffen wird, kann er keine Samen abwerfen, aber im nächsten Zeitschritt wird sein Standort für allenfalls eintreffende Samen frei sein. Jede der beiden Annahmen ist vertretbar in ihrem Kontext. Wir werden die beiden Fälle getrennt untersuchen. Ihre Einfachheit ist gewollt, sie soll die zu erwartenden Effekte möglichst deutlich hervortreten lassen. In einem realistischeren Modell sollte man die Varianten neben einander durch Zufall gesteuert einsetzen.

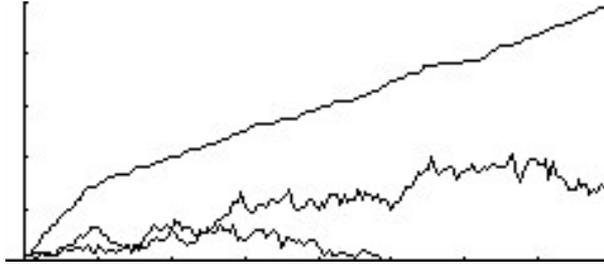


Abbildung 3: Ausbreitung der Apfelbäume in $[0, 100] \subset \mathbb{Z}$, 160 Schritte, 3 Einzelfälle mit $p_1 = 1, p_2 = 0.8, p_3 = 0.7$

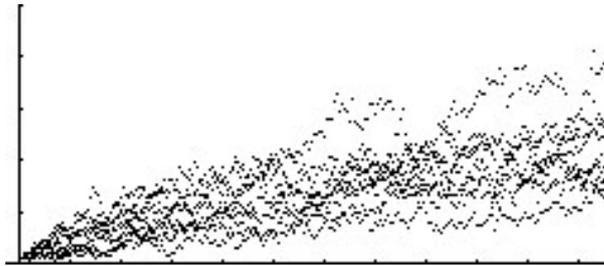


Abbildung 4: Selektion vor Versammlung der Apfelbäume, 230 Schritte, 9 Simulationen je mit $p = 0.8$

Selektion der Bäume vor der Versammlung

Die Simulation von Abbildung 3 zeigt das Populationswachstum, wenn p die Chance beschreibt, dass ein Baum einen Zeitschritt überlebt und sich versamt. Erwartungsgemäss zeigt Abbildung 3, dass eine geringere Überlebenschance für jeden einzelnen Baum eine kleinere mittlere Wachstumsrate des Gesamtbestandes nach sich zieht. Bei der Überlebenschance $p = 0.7$ tritt ein Beispiel auf für eine Population, die zufällig frühzeitig zusammenbricht und ausstirbt. Die gewählte Simulation der Populationsentwicklung beruht auf einem Monte-Carlo-Verfahren. Damit werden Pseudozufallszahlen benutzt, um einen stochastischen Prozess zu imitieren. Bei wiederholter Simulation des Wachstumsvorganges werden verschiedene Datensätze erzeugt. Die Abbildung 4 zeigt die Ergebnisse von 9 Simulationen über 230 Zeitschritte bei einer Überlebensrate von $p = 0.8$. Es wird klar, dass die Betrachtung einzelner Simulationsergebnisse keine Einsichten liefert, die sich leicht verallgemeinern lassen. Bemerkenswert ist die grosse Streuung. Verallgemeinern lassen sich Simulationsergebnisse, die durch statistische Verfahren robust gemacht wurden. Einzelfälle können aber auch von Interesse sein, jedoch eher als singuläre Beispiele, wie Extremereignisse oder das gelegentlich beobachtete Zusammenbrechen einer Population nach kurzer Zeit. Wer Abbildung 4 betrachtet, wird im Zusammenhang mit dem Wachstumstyp eine Sättigung unterhalb des Maximalbestandes von 100 Bäumen feststellen. Auch in der Anfangsphase verläuft der Prozess sehr unregelmässig, vom *angenähert linearem Wachstum* aus Abbildung 1 bleibt kaum ein Schatten übrig.

Versamung vor der Selektion der Bäume

Die Abbildung 5, zeigt, dass die nachgezogene Selektion der Bäume der Population eine grössere Robustheit gibt. Die Wachstumskurven der drei Modellpopulationen sind ebenfalls monoton nach der Grössenbeziehung der Überlebenschancen geordnet. Gewitzt von der

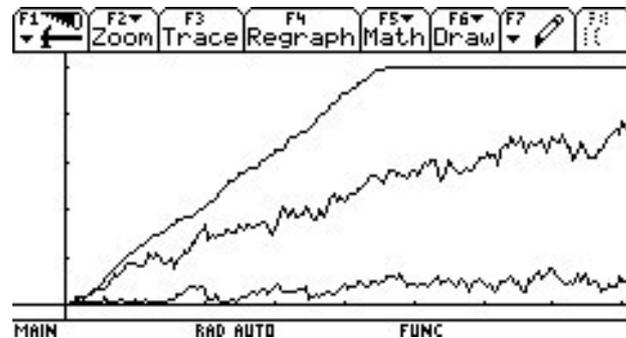


Abbildung 5: Apfelbäume, versamt vor Selektion, Populationswachstum in $[0, 100] \subset \mathbb{Z}$, je 160 Schritte, 3 Einzelfälle $p_1 = 1, p_2 = 0.8, p_3 = 0.333$

früheren Erfahrung ist klar, dass eine ganze Schar von Beispielen zu betrachten ist, um nicht der Laune eines Einzelfalles ein vorschnelles Fehlurteil zu entlocken. In der Tat zeigt das Streubild einen ganz anderen Charakter als in Abbildung 4. Insbesondere findet die Sättigung viel deutlicher statt. Der obere Rand des Streubildes zeichnet klar den Verlauf des Wachstums in Abwesenheit der Selektion von Abbildung 1 nach. Die Population ist bei gleicher Überlebensrate deutlich robuster.

Doch der Schein trügt. Das überraschende Ergebnis der Abbildung 7 ist oft zu beobachten: Langfristig überholt eine Population bei einer Überlebensrate $p = 0.25$ die Referenzpopulation deren Überlebensrate $q = 0.333$ grösser ist.

Noch deutlicher sind die Unterschiede in der Regel für die Wahl $p = 0.3$ und $q = 0.333$ wie im Beispiel von Abbildung 8



Abbildung 6: Apfelbäume: Versamung vor Selektion, 230 Schritte, 9 Simulationen je mit $p = 0.8$

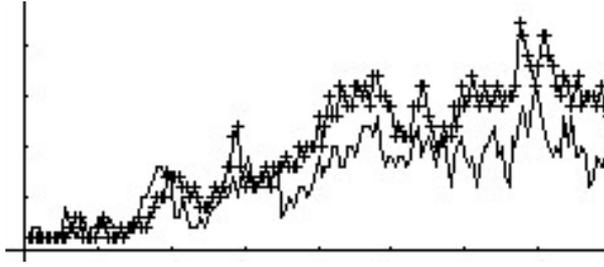


Abbildung 7: Ausbreitung der Apfelbäume, 160 Schritte, $p = 0.25$ - + -, $q = 0.333$ --

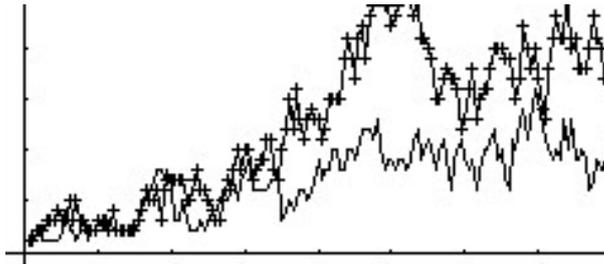


Abbildung 8: Vergleich der Bestände je nach Überlebenschance $q = 0.333$, -- gegenüber $p = 0.3$ - + -

2.3 Apfelbäume auf dem Gitter $\mathbb{Z} \times \mathbb{Z}$

Ein Apfelbaum steht in $\mathbb{Z} \times \mathbb{Z}$ in (x, y) . Seine Äpfel fallen auf einen der Standorte $(x \pm 1, y \pm 1)$. Wenn $p = 1$ angenommen wird, wächst die Population angenähert quadratisch.

3 Ausbreitung einer Ahornpopulation

Der Ahorn soll als Metapher dienen für eine Pflanzenart, die ihre Samen weit streut. Die folgenden Annahmen enthalten bereits einige Idealisierungen. Sie sind nützlich bei der analytischen Beschreibung der Besiedlung des Lebensraumes mit Ahornbäumen. Allerdings wird sich zeigen, dass die Geometrie oder die Dimension des Lebensraumes keine Rolle mehr spielen wird. Wegen der Laplace-Eigenschaft sind beim Ausbreiten der Samen alle freien Standorte gleichberechtigt, deren Anordnung und somit die Geometrie spielen keine Rolle mehr.

3.1 Modellannahmen

Ein Ahorn steht im $n \times n$ -Gitter in (a, b) . Seine r Samen erreichen jeden der $N = n^2$ Standorte mit gleicher Wahrscheinlichkeit. Daher spielt nur die maximale Anzahl N der Standorte für dieses Modell eine Rolle, ihre geometrische Anordnung ist belanglos. Auf jedem neu besetzten Standort keimt genau ein Samen. Jeder Baum überlebt mit Chance p den nächsten Zeitschritt, jeder Keimling wird im nächsten Schritt mit Wahrscheinlichkeit p_b zum Baum. Der Baumbestand zur Zeit t wird von nun an mit $n(t)$ bezeichnet. Die folgenden Überlegungen führen auf ein etwas vereinfachtes analytisches Modell für die Besiedlung des Lebensraumes mit Ahornbäumen.

3.2 Entwicklung des analytischen Modells

Ein besetzter Standort wird im Zeitschritt von t nach $t + 1$ mit Chance $n(t)/N$ von einem gewissen Samen getroffen. Es gibt $f(t) = N - n(t)$ freie Standorte und $s(t) = n(t) \cdot r$ Samen. Jeder Same erreicht einen beliebigen Standort x mit Chance $1/N$ und er trifft x nicht mit Chance $(1 - 1/N)$. Von den neuen Samen trifft keiner x mit Chance $(1 - 1/N)^{s(t)}$. Die beiden Ereignisse ‘Standort x ist frei’ und ‘Standort x wird von keinem Samen getroffen’ sind unabhängig, also ist $(1 - 1/N)^{s(t)}$ auch die Chance, dass ein leerer Standort im betrachteten Zeitschritt leer bleibt. Der Erwartungswert für die Zahl der leeren Felder nach der Versamung ist also $f(t)(1 - 1/N)^{s(t)}$. Die erwartete Zahl der überlebenden Keimlinge zur Zeit $t + 1$ ist

$$p_b \cdot f(t) \left(1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{s(t)}\right)$$

Da beim Übergang von t nach $t + 1$ auch noch eine Selektion aller Individuen mit Überlebenschance p stattfindet, folgt die Entwicklungsgleichung

$$n(t + 1) = p \cdot n(t) + p_b \cdot f(t) \left(1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{s(t)}\right) \quad \text{mit } f(t) = N - n(t) \text{ und } s(t) = r \cdot n(t) \quad (1)$$

3.3 Näherungen

In der Entwicklungsgleichung (1) lässt sich der Term $(1 - \frac{1}{N})^{s(t)}$ wie folgt angenähert berechnen, falls N gross ist.

$$\left(1 - \frac{1}{N}\right)^{s(t)} \approx \exp(-s(t)/N) \quad (2)$$

$$\approx 1 - s(t)/N \quad (3)$$

Die Näherung (3) stellt eine grobe Vereinfachung dar und wird nur benutzt, um das bekannteste logistische Wachstumsmodell ins Spiel zu bringen. Im derart erzwungenen logistischen Modell verwenden wir die Notation $m : t \mapsto m(t)$ für die Populationsgrösse zur Zeit t als Unterscheidung zum Baumbestand $n(t)$. Es gilt dann

$$m(t + 1) = p \cdot m(t) + p_b(N - m(t)) \frac{m(t) \cdot r}{N} = (p + p_b \cdot r)m(t) - m(t)^2 \cdot \frac{p_b \cdot r}{N} \quad (4)$$

Sättigung tritt im diskreten logistischen Wachstum gemäss (4) ein, wenn $m_{t+1} \approx m_t$ gilt. Aus der logistischen Näherung ergibt sich für die Kapazität des Lebensraumes die Abschätzung

$$m_\infty = \frac{p + p_b \cdot r - 1}{p_b \cdot r} N$$

Die Bedingung $m_\infty \leq N$ ist erfüllt, wenn $p + p_b \cdot r - 1 \leq p_b \cdot r$ gilt. Sinnvoll sind die gewählten Parameter zudem nur, wenn $0 < p + p_b r - 1$ ist. Die logistische Näherung sagt den Grenzwert bei $m_\infty = 97.9(59)$ voraus. Die numerische Simulation zeigt nach rund 40 Schritten eine Sättigung und zwar

- im analytischen Modell nach Gleichung (1) und (2) ab $n_{40} \approx 95$
- in der logistischen Näherung unter Verwendung von (3) bei $m_{40} \approx 98$

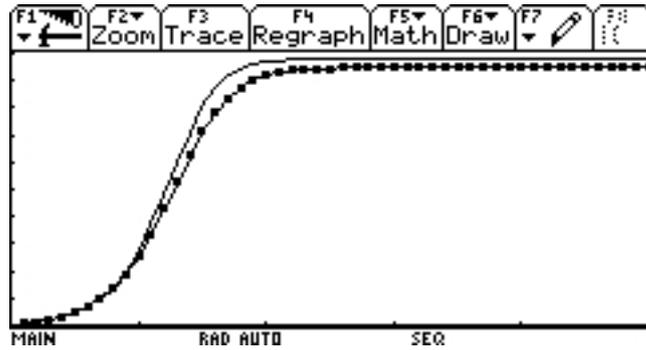


Abbildung 9: Vergleich der drei Modelle: ■ Modell (1), -- Modelle (2),(3), Beispiel für eine Simulation: $p = p_b = 0.98$, $r = 1/2$, $N = 100$, $m_0 = n_0 = 1$

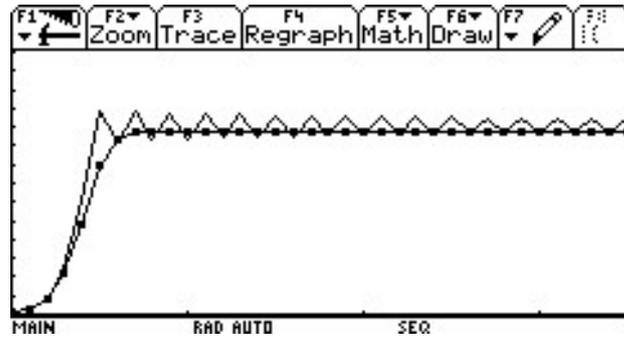


Abbildung 10: Das logistische Wachstum (3) überschreitet N und zeigt zyklische Schwankungen

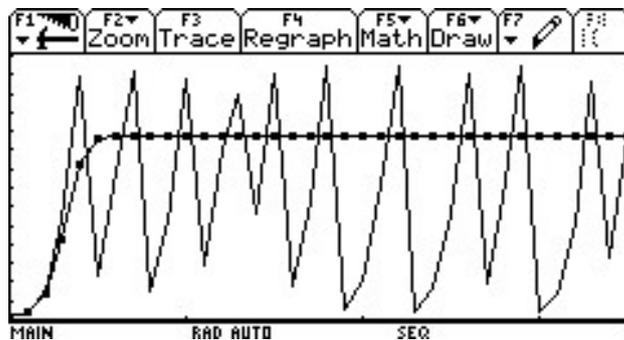


Abbildung 11: Das diskrete logistische Wachstum (3) schwankt stark und unregelmässig. Die Modelle (1),(2) verhalten sich stabil

Es ist anschaulich klar, dass die Obergrenze von $N = 100$ im Beispiel nicht erreicht wird, da vor dem Zeitschritt noch die Zufallsselektion mit dem Faktor $p = 0.98$ stattfindet. Naiv würde man als asymptotischen Grenzwert etwa 98 Bäume erwarten.

3.4 Weitere Kommentare

1. Die beiden Modelle (1) und (2) führen im betrachteten Beispiel praktisch auf identische Ergebnisse.
2. Beim Übergang von der Näherung (2) zur Näherung (3) wird $\exp(-x) \approx 1 - x$ benutzt, um das bekannte diskrete logistische Wachstum als Näherung ins Spiel zu bringen. Im Beispiel ist unter den getroffenen Annahmen die Übereinstimmung des logistischen Wachstums mit dem komplexeren Modell nach Gleichung (1) im asymptotischen Verhalten gut. Aber zwischendurch, nach etwa 15 Zeitschritten, übertrifft der Baumbestand nach dem logistischen Modell jenen des exakteren Modells um rund 12%. Wie gut ist das exaktere Modell überhaupt? Es wäre noch zu untersuchen, wie genau die Modellparameter in biologischen Anwendungen bekannt sind und ob sie über die betrachtete Zeitspanne als konstant betrachtet werden dürfen. Ferner stellt sich die Frage, ob die Modellierung des Lebensraumes und der Samenausbreitung nicht selbst Modellfehler verursachen, so dass die beobachtete Abweichung möglicherweise akzeptabel wird, weil man vom Modell nicht zu viel erwarten darf. Vielleicht beantwortet eine stochastische Simulation einen Teil dieser Fragen.
3. Es ist bekannt, dass das diskrete logistische Wachstum die Kapazitätsgrenze (im Beispiel $\leq N$) bei gewissen Wahlen der Parameterwerte übertreffen und zu einem Pendeln der Werte um die Obergrenze oder gar zu chaotischem Verhalten führen kann. Aufgrund der Konstruktion kann der Baumbestand im komplexeren Modell höchstens N erreichen, sofern alle Parameter modellkonform bestimmt wurden.
4. Die analytische Behandlung des Modelles gelingt auf einfache Art, weil die Laplaceannahme bei der Ausbreitung der Samen auf die N möglichen Standorte eine Homogenisierung bewirkt. Es zählen nur noch die Modellparameter $N, n(t), p, r$. Die Anordnung der Standorte im Lebensraum wird durch die Homogenisierung völlig belanglos.
5. Die geometrische Struktur des Lebensraumes wird hingegen wichtig, wenn sich die Samen jeweils bloss in der Nähe der Standorte der Bäume ausbreiten können. Dann wird auch die Modellierung des Lebensraumes die Dynamik des Modells beeinflussen. Es ist zu erwarten, dass es kritische Werte von p gibt, die bewirken, dass das von den Nachkommen eines einzigen Baumes bestandene Gebiet zusammenhängend bleibt. Die Beispiele mit den Lebensräumen \mathbb{Z} oder $\mathbb{Z} \times \mathbb{Z}$ lassen vermuten, dass die Zusammenhangseigenschaften des Lebensraumes (die Vernetzung der Standorte) solche kritische Werte beeinflusst.
6. Die Annahme, dass sich die Samen gleichmässig auf alle Standorte verteilen, ist für die mathematische Modellierung günstig, denn sie erlaubt eine Näherung mit der Exponentialfunktion.

Biologisch oder physikalisch betrachtet ist die Laplaceeigenschaft auch bei Flugsamen in einem hinreichend grossen Bereich mit geringem Baumbestand sachlich kaum zu rechtfertigen. Weshalb sollten auch in grosser Entfernung auf jede Flächeneinheit gleich viele Samen niedergehen, wie nahe beim Baum, der die Samen abgibt?

Dieser Kritikpunkt ist berechtigt, solange die Dichte des Baumbestandes gering ist. Es ist zu erwarten, dass in der Anfangsphase der Besiedlung eines leeren Territoriums unter der Laplaceannahme das Wachstum der Population im Modell überschätzt wird. Bei dichtem Baumbestand ist im Modell die Art der Verbreitung der Samen weniger wichtig, weil viele Samen an Standorten von anderen Bäumen niedergehen und dort sich gemäss Modellannahmen nicht entwickeln können.

Die hier entwickelten Modelle sind so rudimentär, dass mehr von der Wirklichkeit ausgeblendet als imitiert wird. Von diesen rudimentären Modellen ist kaum eine Einsicht in die Natur der Populationsdynamik zu erwarten. Ein erreichbares didaktisches Ziel ist aber, Einblicke in die Natur zweier Arten von Modellbildung zu vermitteln.

Literatur

[1] Gotzen, B. Liebscher, V. Walcher, S. Populationsmodelle, Mathematische Modellierung an einem Fallbeispiel. *Mathematische Semesterberichte* (2008), 55: 161–179