

Simulationstechnik

3. Symposium Simulationstechnik
Bad Münster a. St.-Ebernburg
24.-26. September 1985
Proceedings

Herausgegeben von Dietmar P. F. Möller



Springer-Verlag
Berlin Heidelberg New York Tokyo

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
<u>TUTORIAL "STATE OF THE ART OF TODAY SIMULATION COMPUTERS"</u>	
Z. V. Ilic (USA - EAI, West Long Branch, N.J.) SIMSTAR TM the search for an optimal simulation tool	3
R. Trier (D - M.A.N., Nürnberg) Der Simulationsrechner in der M.A.N. Werk Nürnberg - Kon- figuration, Betriebserfahrung und Folgerungen	14
W. R. Ray (USA - CDC, Minneapolis, M.N.) CYBERPLUS, a high performance parallel processing system for simulation applications	23
 <u>HAUPTVORTRÄGE</u>	
M. Mansour, A. Altmann (CH - ETH Zürich) Modellbildung dynamischer Systeme - eine Übersicht	37
R. Lunderstädt (D - Univ. der Bundeswehr, Hamburg) Grundlagen und Anwendungen von Diagnoseverfahren	50
W. D. Hass (D - Lufthansa, Frankfurt) Anforderungen an Echtzeitsimulationssysteme für Ausbil- dung und Training von Verkehrsflugzeugführern	64
M. Buse, J. Werner (D - Ruhr Univ. Bochum) Das thermoregulatorische System des Menschen: 3-D Simulation auf einem Vektorrechner	65
K. Diekmann (D - Ruhr Univ. Bochum) Experimentelle Modellbildung zur digitalen Simulation	74
 <u>SENIOR LECTURE</u>	
W. Ameling (D - RWTH Aachen) Methoden und Aspekte zur Planung und Analyse technischer Systeme	87
B. Schmidt (D - Univ. Erlangen) Was tut man, wenn man simuliert? Versuch einer Begriffs- bestimmung	104

B. Schneider (D - Med. Hochschule Hannover) Modelle für die medizinische Diagnostik	112
--	-----

MODELLBILDUNGS- UND SOFTWAREMETHODIK

P. Winkler (D - PSI GmbH, Berlin) Ein Beispiel für Modellierung und Simulation mit Petrinetz-Modellen	129
A. Schöne (D - Univ. Bremen) Ein-Marken-Petrinetze und synchrone Schaltwerke	136
H. Fuss (D - GMD, Bonn) Zur Simulation von Zufall und Verlässlichkeit	141
K. Küspert (D - IBM Deutschland, Heidelberg) Quantitative Bewertung fehlertoleranter Hashtabellen- Implementierungen in Datenbanksystemen durch Simulations- reihen	147
K. Kohel, U. Maschtera (A - Univ. Linz) Assoziation bei der Modellierung diskreter Simulations- systeme: Ein Konzept und Überlegungen zu seiner Implemen- tierung	152
U. Maschtera (A - Univ. Linz) Aggregation von Prozessen im Rahmen der konzeptionellen Modellierung diskreter Simulationssysteme	157
K. H. Sturm (D - VDP, Berlin) Requirements im Kontext eines Simulationsmodells	162

SIMULATIONSHARDWARE

F. Regen, M. Behrens, W. Ameling (D - RWTH Aachen) Simulation unterschiedlicher Verbindungsnetze im M5PS Multiprozessorsystem - Modellierung	171
M. Behrens, F. Regen, W. Ameling (D - RWTH Aachen) Simulation unterschiedlicher Verbindungsnetze im M5PS Multiprozessorsystem - Lastfälle, Strategien und Simu- lationsergebnisse	177

R. P. Liedtke (D - Forschungszentrum Informatik) Simulation eines Datenbankrechners für die Prozeßda- tenverarbeitung	183
---	-----

SIMULATIONSSPRACHEN UND SIMULATIONSSOFTWARE

W. A. Havranek (UK - Rapid Data Ltd, Worthing) Update on ACSL	191
I. Bausch-Gall (D - München) Kopplung spezieller Simulationsprogramme mit Simulations- sprachen als Modellierungshilfe für kontinuierliche Systeme	196
H. Braun (D - Univ. Karlsruhe) SIDAS II, ein Programmpaket zur modularen blockorientierten Simulation dynamischer Systeme	202
D. Matko, M. Šega, B. Zupančič, R. Karba (YU - Univ. Ljubljana) A compiler for control systems simulation	211
R. Schaback (D - Univ. Göttingen) Interaktive graphische Simulation kontinuierlicher Systeme	215
P. Eschenbacher (D - Univ. Erlangen) Entwurf einer Allgemeinen Modellbeschreibungssprache	220
K.-J. Langer (D - Univ. Erlangen) Das Simulationssystem SIMPLEX II: Ein Experimentiersystem mit Allgemeiner Modellbeschreibungssprache	230
S. Nagel (D - Univ. Erlangen) Transactionsorientierte Modelle mit beschränkten Warteräumen in GPSS-FORTRAN	235
R. K. Bell (D - Uttenreuth) Die Bedienstation in SPIRO	241
W. Tettweiler (D - Krailling) MAPLIS - Matrixorientierte Simulation als Fortsetzung der Statistik in den Sozialwissenschaften	248

ECHTZEITSIMULATION

R. Kodweiß (D - Dornier GmbH, Friedrichshafen) Software Konzept für Echtzeit-Simulation	251
H. J. Munser (D - Dornier GmbH, Friedrichshafen) Computer assisted procedure Trainer (CAPT), ein neues Ausbildungsmittel zur Pilotenschulung	254
G. Schütz (D - Lufthansa, Frankfurt) Anforderungen an das Datenpaket zum Design und Betrieb von Flugzeugsimulatoren für Ausbildung und Training von Cockpitbesatzungen	255
D. Shorrock (USA - Rediffusion Simulation Inc.) Computer generated images for aircraft simulators	264
J. L. Bentz (USA - McDonnell Douglas Electr. Comp.) Multiview TM Display	265

MATHEMATISCHE VERFAHREN

H. J. Halin, K. Tichy (CH - ETH Zürich) Konzepte neuer Algorithmen zur Integration steifer und hochfrequenter Probleme	269
H. J. Halin, S. A. R. Hepner, H. P. Geering (CH - ETH Zürich) Über die Vorteile semianalytischer Methoden zur Lösung von "Optimal Control Problems" dargestellt an einem Beispiel aus der Robotik	271
F. Breitenecker (A - TU Wien) Simulation des Linear-Quadratischen Regelungsproblem	273
M. Gräff (A - TU Wien) Simulation des Nachbeulverhaltens achsensymmetrischer Kugelschalen	279

PARAMETERIDENTIFIKATION

K. Diekmann (D - Ruhr Univ. Bochum) Selbsttätige Fehlererkennung und Modellanpassung bei der Simulation	285
K. J. Krechel-Mohr, I. Molnar (D - Polch H - Budapest) Ein universelles Optimierungsmodul zur Lösung von Entscheidungsproblemen in der Simulation	290
W. Renn, H. M. Frauer, R. Maulbetsch, M. Eggstein (D - Univ. Tübingen) Der Einfluß des statistischen Modells für den Meß- prozeß auf die Auswahl des Verfahrens der Parameter- schätzung	297
J. Schlöder, A. Conrads, T. Frank (D - Univ. Bonn) Neuere Verfahren zur Parameteridentifizierung dargestellt am Beispiel der Modellierung von Rübenwachstum	304

SIMULATION IN BIOLOGIE UND MEDIZIN

O. Richter (D - Univ. Bonn) Simulation von Ökosystemen	311
W. Gabriel (D - Max Planck Institut, Plön) Simulation komplexer Populationsdynamik	318
L. Galke (D - Remscheid) Computersimulation in der Verhaltensbiologie	325
Ch. Giersch (D - Univ. Düsseldorf) Simulation biochemischer Prozesse in der Pflanzen- physiologie: Dynamik und Regulation der photosynthe- tischen CO ₂ -Fixierung im Calvin-Zyklus	331
O. Hoffmann (D - Univ. Gießen) Simulation zentraler Regulationsstörungen bei intrakra- nieller Drucksteigerung	336
H. Pösinger (A - TU Graz) Ein Programmsystem zur Simulation des Kreislaufsystems und zur Identifikation von Kreislaufparametern	341

D.P.F.Möller, V.Pohl, T.Sikora, E.Hennig	(D - Univ. Mainz D - Univ. Bremen D - FU Berlin)	
Simulation eines unregelmäßig pulsierenden Modells des Herz-Kreislaufsystems		346
B. A. Gottwald	(D - Univ. Freiburg)	
Zur Modellierung zeitverzögerter biologischer Prozesse		350
A. Gilg	(D - Siemens AG, München)	
Simulationen an einem zeitabhängigen Modell des Gegen- stromsystems der Niere		355
D. P. F. Möller	(D - Univ. Mainz)	
Computersimulation der renalen Hämodynamik		366
R.Karba, A.Mrhar, F.Kozjek, M.Atanasijević, D.Matko	(YU - Univ. Ljubljana)	
Specific cases of drugs multiple dosing using analog- hybrid simulation		371

SCHALTKREISSIMULATION

F. Egger	(D - Siemens AG, München)	
SMILE: Multi-Level-Simulator für den Entwurf logischer Schaltungen		379
K. Fischer, W. Hahn	(D - Univ. Passau)	
MUSIC: Ein Höchstleistungsrechner für die Simulation digitaler Systeme		385
F. Mündemann, W. Hahn	(D - Univ. der Bundeswehr, Neubiberg D - Univ. Passau)	
Algorithmische Spezifikation von MOSFET's für Mixed-Design-Level Simulation		392
D. Tavangarian	(D - Univ. Frankfurt)	
Simulation digitaler integrierter Schaltungen		397
P. Jedele, H. Khakzar	(D - SEL, Stuttgart, FH Esslingen)	
Analyse nichtlinearer frequenzabhängiger Übertragungssysteme mit Volterra-Reihen und dem Simulationsprogramm SPICE		404

SIMULATION IN TECHNISCHEN ANWENDUNGEN

M. R. Heller (D - CDC, München) Vehicle crashworthiness simulation - The role of supercomputers	415
K.-H. Senger (D - DFVLR, Oberpfaffenhofen) Einsatz von MKS-Formalismen zur KFZ-Simulation	427
M.Kaczmarek, J.Pietrowsky, B. Woyńska (PL - TH Poznań) Simulationsmodelle für die Untersuchung des Verkehrsab- laufes im Straßennetz	433
G.Voß, J.Kwaśnikowsky (D - Univ. Hannover, PL - TH Poznań) Zur Glaubwürdigkeit eines Simulationsmodelles für Eisenbahnfahrten	438
H.D.Engelmann, H.H.Erdmann (D - Univ. Dortmund) Simulation als Hilfe zur optimalen Prozeßfindung	443
W. Wiening, H. Rake (D - RWTH Aachen) Digitale Simulation der Dynamik großer Kreuzstromwärme- übertrager	448
H. B. Keller (D - Kernforschungszentrum Karlsruhe) Unterstützung der Prozeßführung im nuklear-chemischen Bereich durch den Einsatz der Simulationstechnik	453
H. Stahl (D - Univ. Erlangen) Modellbildung im Turbinen- und Generatorbereich einer Kraftwerksanlage	459
M.Atanasijević, R.Karba, F.Bremšak (YU - Univ. Ljubljana) Semibatch distillation modelling and control design	464
J.Čretnik, S.Strmčnik, B.Zupančič (YU - Univ. Ljubljana) A model for combustion of fuel in the boiler	469
K. Amborski, M. Kociécki (PL - TU Warschau) Die Anwendung des Simulators GPSS-FORTRAN zur Simulation eines Container-Terminals	474
H. Gülich, M. Köhne (D - Univ. Siegen) Modellbildung und Simulation von Abwasserreinigungsan- lagen	479

SIMULATION IN DER FERTIGUNGSTECHNIK

F. Letters (D - Stuttgart) Die Simulation unterstützt die Montageplanung	483
M. Soliman, G. Reinicke (D - Univ. Hannover) Simulation: Schlüssel zur Optimierung der Betriebs- mittelspezifischen Aktivitäten im Betrieb	493
J. Sowa (D - Translift GmbH, Grenzach-Wyhlen) Das integrierte Materialfluß-Simulationssystem TRANSIM	500
A. Teriete (D - Fraunhofer-Institut, Dortmund) Dialogorientierte Simulation von automatisierten Materialfluß-Systemen	511
A. Reinhardt (D - GH Kassel) Realzeitsteuerung mit dem graphisch-interaktiven Simulator SIMFLEX/2	512
D. Kapliński (PL - TU Poznań) Die Ausnutzung der Simulationstechnik zur Untersuchung und die Steuerung der Zuverlässigkeit von Produktions- prozessen im Bauwesen	517

SIMULATION IN DER BETRIEBSWIRTSCHAFTLICHEN ANWENDUNG

W. Ettl (A - TU Wien) Auswirkungen von Modellverbesserungen bei stochastischen Systemen	525
W. Ettl (A - TU Wien) Finanzielle Auswirkungen von Änderungen eines Pensions- systems auf eine Pensionskasse	531

ANSCHRIFTEN DER AUTOREN/VORTRAGENDEN

537

SIMULATION KOMPLEXER POPULATIONSDYNAMIK

Wilfried Gabriel, Plön

Zusammenfassung. Simulation ist ein wichtiges Instrument bei der Suche nach Gesetzmäßigkeiten und Funktionszusammenhängen in Ökosystemen. Realistische Populationsmodelle müssen die individuellen physiologischen Randbedingungen berücksichtigen. Anhand solcher Modellkonzeption zum Studium des Einflusses von Kannibalismus auf räuberisches Zooplankton werden einige speziell in der Ökologie auftauchende Probleme der Modellbildung erläutert. Mit einer Kompartimentierung in fein unterteilte Entwicklungsstadien gelingt es, eine unter dem Einfluß von Kannibalismus sehr instabile Altersstruktur zu erfassen. Das Modell ermöglicht generelle, populationsdynamische Aussagen darüber, wann Kannibalismus zur Selbstzerstörung einer Population führt, und wie er andererseits stabilisierend auf eine Räuber-Beute-Beziehung wirken kann.

Summary. Simulation is an essential tool for the investigation of laws and functioning in ecosystems. Models of populations are only realistic if the physiological constraints of the individuals are considered. Some specific problems of ecological modelling are demonstrated on such a model concept asking for the consequences of cannibalism on predacious zooplankton. With finely structured compartments of detailed developmental stages it is possible to follow an age structure, which is highly instable under cannibalism. General statements are given on the conditions, when cannibalism destroys its own population and when cannibalism is a stabilizing factor in predator-prey systems.

1. Einleitung und Fragestellung

Technik und Biologie unterscheiden sich wesentlich in der Durchschaubarkeit funktioneller Zusammenhänge: Bei der vom Menschen konzipierten Technik sind die zugrundeliegenden Prinzipien, die Funktionen der Einzelkomponenten und ihre logischen Verknüpfungen von vornherein bekannt bzw. (zumindest prinzipiell) durch gültige physikalisch-chemische Gesetze beschreibbar; bei Organismen, biologischen Teilsystemen oder gar Ökosystemen können jedoch – abgesehen von der höheren Komplexität – Bauplan und Funktionalität meist nur als Arbeitshypothesen postuliert werden. Simulation in Biologie und speziell Ökologie dient häufig dem Auffinden von Gesetzmäßigkeiten und bleibt dann in hohem Maße spekulativ. Nur selten werden Prozesse nachgebildet, die bis ins Detail mit schon bekannten Naturgesetzen quantitativ beschreibbar sind. Innerhalb der Biologie ist die Populationsökologie die älteste Disziplin, in der mathematische Beschreibungsversuche unternommen wurden. Eine historische Darstellung findet sich bei *Hutchinson (1978)*. Viele der heutigen Fragestellungen in der Populationsdynamik können nur mit Computer-Simulation bearbeitet werden, da sich analytische Lösungen meist nur für sehr eingeschränkte, oft unrealistische oder uninteressante Bedingungen finden lassen. Einige für den Bereich der Ökologie spe-

zielle Probleme der Modellbildung und Simulation sollen anhand eines Modells verdeutlicht werden, dessen Zielsetzung es ist, mögliche populationsdynamische Konsequenzen von Kannibalismus (= die eigene Art wird gefressen) zu untersuchen und dabei auch allgemeingültige qualitative Aussagen zu erlauben.

In welchem Ausmaß kann eine Population ihren Nahrungsbedarf durch Kannibalismus decken, ohne in die Gefahr der Selbstausslöschung zu geraten? Diese Fragestellung wird besonders interessant für Populationen, die zumindest prinzipiell ihren Bedarf an tierischer Nahrung ausschließlich durch Kannibalismus befriedigen könnten. Dies ist nur möglich, wenn innerhalb der Population gleichzeitig pflanzliche und tierische Ernährungsweise vorkommt und genügend pflanzliche Nahrung in tierische Körpersubstanz ungewandelt wird, wenn also z.B. die Neugeborenen Pflanzenfresser sind, und die Tiere erst mit zunehmendem Alter tierische Nahrung zu sich nehmen. Solches Fraßverhalten findet man - wie auch bei vielen Fischarten - innerhalb des Zooplanktons z.B. bei den "cyclopoiden Copepoden". Die Populationsdynamik solcher sogenannten Räuber kann sehr stark die Zooplankton-Lebensgemeinschaft und damit das gesamte Ökosystem eines Sees beeinflussen (*Kerfoot 1980*). Deshalb wird versucht, die Fragestellung anhand eines aus Literaturdaten konstruierten Modellorganismus wirklichkeitsnah zu beantworten.

2. Modellierung des Einzeltieres

Viele populationsdynamische Modelle sind ausschließlich in Variablen formuliert, die nur die Gesamtpopulation charakterisieren. Die Einzeltiere werden dabei als gleichartige Objekte betrachtet und nur in ihrer Quantität erfaßt. Wie stark simplifizierend solche Modellansätze sind, zeigt sich im Versagen bei ihrer Anwendung auf konkrete Populationen in Labor oder Freiland. Eine der oft unzulässigen Vereinfachungen kann darin liegen, daß die immer vorhandenen und u.U. entscheidenden Variabilitäten von Merkmalen der Einzeltiere nicht explizit mitmodelliert werden bzw. als stochastische Prozesse sozusagen nachträglich und ohne Kausalstruktur hinzugefügt sind. Sollen - als verdeutlichendes Beispiel - beobachtbare Genfrequenzverschiebungen oder Phänotypveränderungen, die z.B. durch Selektionsmechanismen oder jahreszeitliche Sukzessionen erklärbar sind, zu den möglichen Modellaussagen gehören, dann ist es offensichtlich, daß die populationsdynamische Beschreibung auch Eigenschaften der Einzeltiere beinhalten muß. Bei der Modellerstellung für konkrete Populationen liegt ein entscheidendes Problem darin, alle für die Fragestellung wesentlichen Merkmale und Randbedingungen (z.B. physiologischer Art) kennen und adäquat berücksichtigen zu müssen.

Wichtige Einzelheiten für die Modellierung des Kannibalismus sind z.B.: größenabhängige (maximale) Freßraten, Effizienz der Futterumwandlung in somatisches Wachstum bzw. Eiproduktion, minimale Futteraufnahme zur Abdeckung der metabolischen Ver-

luste, ertragbare Hungerzeit, Gewichtsverlust bei Hunger, Mortalitätserhöhung durch Hunger, natürliche Mortalität, altersbedingte Änderung des Anteils tierischer Nahrung an der Gesamtnahrung. Mit Kenntnis bzw. Abschätzung dieser Größen (*Gabriel & Lampert 1985*) kann für ein "mittleres" Einzeltier der zeitliche Ablauf des Körperwachstums (W = Körpergewicht) in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot modelliert werden, z.B. durch einen differentiellen Ansatz (analog zu *v. Bertalanffy 1941 und 1964, Gabriel 1982*):

$$\frac{dW}{dt} = a W^b - c W^d$$

Dabei ist die Nettoproduktionsrate dW/dt als Differenz von Assimilations- und Respirationsrate dargestellt, wobei die Koeffizienten a , b , c und d gewichtsabhängig sind und auch mit der aktuellen Futterkonzentration variieren. Schon ein solch relativ einfacher Modellierungsversuch wie das Nachbilden von individuellen Wachstumskurven kann Hinweise liefern, welche Größen für ein ausreichendes Verständnis bislang zu wenig beachtet oder zu ungenau gemessen wurden. Der dabei zutage tretende Mangel an verfügbaren Daten ist ein generelles Problem bei der Modellierung im Bereich der Ökologie. Die meisten Messungen sind nämlich nur für spezielle örtliche und zeitliche Bedingungen gültig, selbst wenn man von mannigfaltigen innerartlichen und zwischenartlichen Unterschieden schon innerhalb eines Biotops absieht. Eventuell allgemeingültige Prinzipien und Funktionszusammenhänge sind meist noch nicht präzise genug formulierbar, um Grundlage für eine kausalanalytische Modellierung zu bilden.

3. Einige methodische Probleme von Populationsmodellen

Die naheliegendste Methode für den Übergang vom Einzeltier zur Population bietet eine "discret event simulation", d.h. der Versuch, die Gesamtpopulation durch die Wechselwirkung genau beschreibbarer Einzeltiere zu simulieren. Um zum Beispiel die stochastischen Einflüsse bei geringer Populationsdichte zu studieren, ist dies sicher ein geeignetes Instrument; allgemeingültige Aussagen sind jedoch nur schwer zu erzielen. Die Beschreibung dichteabhängiger Prozesse kann sehr schnell zu hochkomplexen Programmstrukturen führen, da z.B. nicht nur die Wechselwirkung zwischen allen Einzeltieren wichtig ist, sondern auch deren aktuelle räumliche Positionen explizit berücksichtigt werden müßten. Bei mittleren Zooplanktonpopulationsdichten von 10^5 bis 10^6 Tieren pro m^2 Seeoberfläche erreicht man mühelos die Grenzen der Kapazität und verfügbaren Rechenzeit von Großrechnern. Sinnvollerweise wird man dann ähnliche Tiere zu Klassen zusammenfassen und letztlich die Veränderung dieser Klassen studieren. Spätestens hierbei wird es dann problematisch, welche Detailinformation a priori als relevant betrachtet wird und wie dann solche "repräsentativen" Klassen definiert werden. Solange z.B. nicht alle entscheidenden Faktoren bekannt und richtig modelliert sind, kann ein zusätzlich berücksichtigtes Detail ein Modell sogar verschlechtern, wenn bestimmte Zusammenhänge zwar genauer wiedergegeben sind aber

in den Gesamtzusammenhang inadäquat oder gar falsch eingebunden werden.

Geht man beim Modellansatz nicht vom Einzeltier aus, sondern versucht von vornherein in einer Kompartimentstruktur die wesentlichen Eigenschaften der Individuen zu berücksichtigen, dann sind zwar die grundsätzlichen Probleme ähnlich wie bei der "discret-event"-Simulation, jedoch bietet sich eher die Möglichkeit für allgemeingültige Aussagen und analytische Untersuchungen. Die Übergänge zwischen den einzelnen Kompartiments resultieren aus biologischen Vorgängen, die sich aus einer Mischung von zeitlich kontinuierlichen und diskontinuierlichen Prozessen zusammensetzen. Bei der üblichen auf Differentialgleichungen basierenden Beschreibung muß deshalb vermieden werden, zwar mathematisch korrekt aber in biologisch sinnlosen Bereichen zu rechnen. Eine Formulierung mit Differenzgleichungen mag oftmals realitätsnäher sein.

Ein typisches populationsdynamisches Problem, das bei einem Kompartimentmodell besonders deutlich hervortritt, ist die Behandlung der Altersstruktur. Die Altersverteilung innerhalb eines Kompartiments wird in Modellansätzen meist als homogen oder zumindest als zeitlich konstant betrachtet, da sich nur eine stabile Altersstruktur beim Übergang von Kompartiment zu Kompartiment analytisch berücksichtigen läßt. Nutzlos sind Beschreibungen oder gar vollständige Lösungen, die eine (in der Natur selten andauernde) stabile Altersverteilung voraussetzen, wenn das Interesse der Untersuchung sich gerade auf die dynamischen Prozesse vor Erreichen einer stabilen Altersstruktur richtet. Als Ausweg bietet sich an, so viele Kompartiments zu wählen, daß in jedem einzelnen die Altersverteilung als nahezu homogen betrachtet werden kann, selbst wenn die Altersstruktur der Gesamtpopulation starker Dynamik ausgesetzt ist. Im Falle des hier vorgestellten Kannibalismusmodells sind dafür mehr als 35 Kompartiments nötig. Eine korrekte Kompartimentbeschreibung ist jedoch u.U. an mehr analytische Vorarbeit gebunden als eine "discret event simulation"; im Kannibalismusmodell z.B. muß eine Formel für die durch Kannibalismus bedingte Mortalität in jedem Kompartiment gefunden werden.

4. Details des Kannibalismusmodells

Anhand dieses Problems soll nun gezeigt werden, zu welchem stark rückgekoppeltem System der Kannibalismus führt. Die Population wird in n Kompartiments eingeteilt, die in etwa als Alters- oder Gewichtsklassen aufgefaßt werden können. Um ein Modelltier zu beschreiben, das über verschiedene Arten und Umweltbedingungen gemittelt ist, sind alle Zeitabläufe auf die Entwicklungszeit bis zum adulten Tier und alle Längen auf die Größe eines ausgewachsenen Tieres normiert. Die einzelnen Kompartiments beschreiben somit Entwicklungsstadien (die morphologisch unterscheidbaren Stadien der Copepoden werden dabei im Modell noch feiner unterteilt), die von Einzeltieren je nach Futterbedingungen mehr oder weniger schnell durchlaufen werden. Im n -ten Kompartiment sind die Eier der Adulten gereift. Unter Berücksichtigung der adulten-

spezifischen Mortalität werden die Tiere danach in die erste Adultenklasse (Entwicklungsbeginn der Eier) zurückgestuft. Wenn N_i die relative Populationsdichte im i -ten Kompartiment bezeichnet, so läßt sich ihre zeitliche Änderung differentiell ausdrücken als

$$\frac{dN_i}{dt} = f_1 N_{i-1} - f_2 N_i + \delta_{ii} f_3 N_n - f_4 N_i$$

wobei mit f (teilweise komplizierte) zeit- und dichteabhängige Funktionen gemeint sind:

- f_1 Eintrag aus nächstniedrigerem Kompartiment. Im einfachsten Fall (homogene Altersverteilung) gilt $f_1 = 1/T_{i-1}$ mit T_{i-1} als Dauer des entsprechenden Entwicklungsstadiums (abhängig vom aktuellen Futterangebot). Für $i=1$ beschreibt f_1 die Geburtsrate, und für N_{i-1} ist entsprechend N_n zu setzen.
- f_2 analog zu f_1 , jedoch Übergang in nächsthöheres Kompartiment.
- f_3 trägt nur zur ersten Adultenklasse ($i=i_a$) bei und beschreibt, wieviel Tiere aus der höchsten in die niedrigste Adultenklasse (nach dem Schlüpfen der Eier) zurückgestuft werden.
- f_4 ist die Mortalitätsrate. Diese setzt sich (additiv) aus vier Komponenten zusammen: natürliche Mortalität (z.B. durch Krankheit), durch Hunger ausgelöste, durch externe Räuber verursachte und durch Kannibalismus bedingte Mortalität.

Eine starke Vernetzung der einzelnen Kompartments erfolgt durch die kannibalismus-spezifische Mortalitätsrate in f_4 , die im Folgenden genauer beschrieben wird. Um das gröbenselektive Verhalten bei der Beutesuche zu berücksichtigen, wird eine Präferenzmatrix berechnet, deren Elemente P_{ij} angeben, mit welcher relativen Präferenz ein Tier der Klasse j ein Tier der Klasse i frißt. Für die Beuteselektion ist die Größendifferenz zwischen Räuber und Beute entscheidend. Das beobachtete Verhalten kann durch eine Normalverteilung um eine optimale Beutegröße $L_{j,opt}$ mit Varianz V beschrieben werden:

$$P_{ij} = c \exp\left(-\frac{(L_i - L_{j,opt})^2}{2 V_j}\right)$$

wobei c sich aus der Normierungsbedingung

$$\sum_{i=1}^{j-1} P_{ij} = 1 \quad (P_{ij} = 0 \text{ für } i \geq j)$$

ergibt und die Präferenzmatrix neu normiert werden muß,
sobald ein Kompartiment leer wird oder sich wieder füllt.

Mit dieser Präferenzmatrix läßt sich die durch Kannibalismus verursachte Mortalitätsrate m_i für jedes Kompartiment berechnen:

$$m_i = \sum_{j=i+1}^n (N_j P_{ij} a_j b_j / \sum_{k=1}^{j-1} (w_k N_k P_{kj}))$$

mit

i, j, k Kompartimentindizes,

N relative Populationsdichte in einem Kompartiment,

P relative Präferenz,

a karnivorer Futterbedarf in Einheiten des Gewichtes
eines adulten Tieres,

b durch Kannibalismus befriedigter Anteil am karnivoren
Futterbedarf,

w mittleres relatives Gewicht eines Tieres in einem
Kompartiment (bezogen auf adulte Tiere).

Diese Formel enthält die relativen Populationsdichten in den Kompartiments mehrfach explizit für die Berechnung der Mortalitäten. Damit wird auch formelmäßig die starke Vernetzung und Rückkopplung der einzelnen Kompartiments sichtbar.

Grundlage für diese Kompartiment-Beschreibung ist die Modellierung der individuellen Wachstumskurve des Einzeltieres aufgrund von Futterangebot und Futterverwertung. Hier liegt auch ein Verknüpfungspunkt zu anderen Populationen, die entweder als Beutetiere gefressen werden oder um gemeinsame Futterquellen konkurrieren. Dienen die cyclopoiden Copepoden selbst als Nahrung für andere Räuber, erfolgt eine Wechselwirkung über die externen Mortalitätsraten.

5. Modellaussagen

Bei der Vorstellung des Modellkonzepts konnten nicht alle Details geschildert werden, z.B. ist das Modell nicht als Differentialgleichungssystem realisiert, sondern es werden Differenzgleichungen benutzt, allerdings mit einer variablen zeitlichen Schrittweite, die vom momentanen Populationszustand geregelt wird. Der Modellentwurf ist von der Zielsetzung geprägt, in einer theoretischen Vorstudie experimentell testbare Hypothesen aufzustellen. Dafür muß größtmögliche Realitätsnähe durch die Beschreibung einer konkreten Population mit ihren physiologischen Randbedingungen gewährleistet sein; um jedoch relevante generelle Aussagen zu ermöglichen, muß das Modell in ökologisch

interpretierbaren und meßbaren Variablen (wie Wachstums- und Mortalitätsraten) formuliert werden.

Mit dem beschriebenen Modell können für Populationen, bei denen ein Wechsel von herbivorer zu carnivorer Ernährung mit zunehmendem Alter beobachtet wird, und deren räuberisches Verhalten sich nicht nur auf andere Arten (= Alternativbeute) sondern auch auf die eigene Art erstreckt (= Kannibalismus), folgenden Hypothesen aufgestellt werden:

- a) Ohne Alternativbeute kann eine Population nur überleben, wenn die ersten Altersklassen vom Kannibalismus verschont werden.
- b) Bei Anwesenheit von Alternativbeute ist Kannibalismus ein stabilisierender Faktor für die Räuber-Beute-Beziehung, denn er garantiert Koexistenz selbst bei Beutedichten noch weit unterhalb der kritischen Dichte, die ohne Kannibalismus zur Vernichtung der Beute- und damit auch der Räuberpopulation führen würde (Gabriel 1985).

Ein wesentlicher Wert solcher Modellaussagen liegt darin, daß sie Anstoß zu gezielten experimentellen Untersuchungen geben können. Dann bilden sie wichtige Bausteine zum Verständnis unaufgeklärter Funktionszusammenhänge in Ökosystemen.

Literatur:

- Bertalanffy, L. von (1941): Stoffwechselformen und Wachstumstypen. - Biol.Zbl. 61: 510-532.
- (1964): Basic concepts in quantitative biology of metabolism. - Helgoländer wiss. Meeresunters. 9: 5-37.
- Gabriel, W. (1982): Modelling reproductive strategies of *Daphnia*. - Arch. Hydrobiol. 95: 69-80.
- (1985): Overcoming food limitation by cannibalism: A model study on cyclopoids. - In: W. Lampert (Ed.): Food limitation and the structure of zooplankton communities. - Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 21 (in press).
- Gabriel, W. & W. Lampert (1985): Can cannibalism be advantageous in cyclopoids? A mathematical model. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 22 (in press).
- Hutchinson, G.E. (1978): An introduction to population ecology. - Yale Univ. Press. New Haven and London.
- Kerfoot, W.C., (Ed.), (1980): Evolution and ecology of zooplankton communities. - Univ. Press of New England, Hanover NH.