

Praktikumsanleitung zum Versuch "Modellierung" für Biochemiker (Modelle: EIGENSche Spiele, Urnenspiele, Zellularautomaten, Differentialgleichungen)

April 2004
© Dr. A. Köhler

1. Allgemeines

Die Grundelemente des Spiels, *Zufall und Gesetz*, bestimmen alle natürlichen Prozesse der materiellen Welt. Von M. EIGEN [1] und anderen [2-4] wurde eine Vielzahl von Kugelspielen vorgeschlagen, die solche natürlichen Prozesse simulieren. Diese Kugelspiele zeigen, unter welchen Bedingungen sich in einem System von selbst eine stabile Ordnung einstellt. Sie veranschaulichen z.B., wie ein bestimmter Zustand reproduzierbar auftreten kann, obwohl es für die Elementarvorgänge unzählig viele Alternativen gibt.

Bei den in der Natur ablaufenden Prozessen wie bei den hier vorgestellten EIGENSchen und Urnenspielen resultiert trotz der Zufälligkeit der Elementarprozesse ein *deterministisches Verhalten*: Obwohl das einzelne Spiel in seinem Verlauf ein Unikat darstellt, ist sein prinzipielles Ergebnis (z.B. "Gleichgewicht zwischen 2 Species", "Sieg einer Species" etc.) vorhersagbar. Das beruht darauf, daß die Elementarprozesse durch *Rahmengesetze* ("Spielregeln") im Sinne bestimmter Strategien gesteuert werden. Aufbau (Vermehrung) und Abbau (Dezimierung) einer Species werden jeweils durch eine von 3 grundlegenden Strategien (*konform*, *indifferent* bzw. *konträr*) bestimmt (Abb. 1):

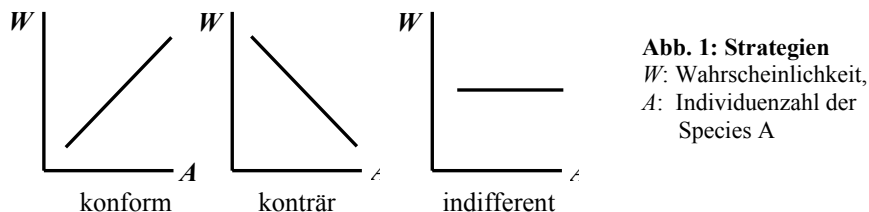


Abb. 1: Strategien
 W : Wahrscheinlichkeit,
 A : Individuenzahl der Species A

Erläuterung dieser Strategien am Beispiel der Aufbaurrate: Bei der *indifferenten* Strategie (S_0) hat die Aufbauwahrscheinlichkeit einer Species unabhängig von der Zahl der vorhandenen Individuen einen konstanten Wert. Im Fall der *konformen* Strategie (S_+) steigt die Aufbauwahrscheinlichkeit mit der Zahl der vorhandenen Individuen, während bei der *konträren* Strategie (S_-) die Aufbauwahrscheinlichkeit mit wachsender Zahl der Individuen fällt¹. In welcher Weise die verschiedenen Strategien das Verhalten eines Systems beeinflussen, ist aus der entsprechenden *Spielmatrix* zu erkennen (diese werden Sie nach einem Vergleich mit den durchgeführten Spielen verstehen):

Spielmatrix:		Strategie für den Aufbau		
		S_+	S_0	S_-
Strategie für den Abbau	S_+	variabel	stabil	stabil
	S_0	instabil	indifferent	stabil
	S_-	instabil	instabil	variabel

Abb. 2: Spielmatrix

¹) Anstelle einer linearen Proportionalität können bei S_+ und S_- auch quadratische oder ähnliche Abhängigkeiten stehen.

Durch Kombination der verschiedenen Strategien für Auf- und Abbau resultieren 3 mögliche Verhaltensweisen des Systems (siehe Spielmatrix):

Stabilität: Das System läuft unabhängig von den Ausgangsbedingungen in einen stabilen Zustand, in dem sich Auf- und Abbaurate im Mittel die Waage halten. Jede Abweichung von diesem Zustand beeinflusst eine oder beide Raten so, daß sie die Abweichung rückgängig zu machen versuchen.

Instabilität: Der Zustand gleicher Individuenzahl aller Species ist instabil, das System verläßt ihn nach einer gewissen Zeit. Eine Species verdrängt die andere. Welche Species "gewinnt", läßt sich jedoch nicht voraussagen.

Indifferenz: Die Individuenzahl kann alle möglichen Werte annehmen. Auf- und Abbaurate einer Species sind im Mittel einander gleich. Da beide aber nicht von der Individuenzahl abhängen, ist diese Gleichheit immer erfüllt. Es gibt demzufolge weder rücktreibende noch verstärkende (destabilisierende) Kräfte und somit keinen regelnden Einfluß. Das System driftet "ziellos" durch alle möglichen Zustände.

Variabilität: Je nach dem konkreten quantitativen Zusammenhang von Auf- und Abbauwahrscheinlichkeit mit der Individuenzahl resultiert eine der drei obengenannten Verhaltensweisen.

2. Modellierungsprinzipien

Es werden 4 verschiedene Typen von Modellen vorgestellt: EIGENSche Spiele, Urnenspiele, Zellularautomaten (ein mathematischer *terminus technicus*) und Differentialgleichungen.

A. EIGENSche Spiele: Sie wurden von Nobelpreisträger M. EIGEN und R. WINKLER [1] entwickelt. Das Spielfeld (Schachbrett o.ä.) ist zu Beginn beliebig mit Steinen ("Kugeln") verschiedener Farben besetzt (die Anzahl der Kugelsorten hängt vom jeweiligen Spiel ab). Die verschiedenen Kugelsorten repräsentieren unterschiedliche Arten von Molekülen, Zellen, Lebewesen usw. Die Felder des Spielbretts sind durch ihre Koordinaten nach Art einer Matrix eindeutig bezeichnet. Mit 2 Würfeln wird eine Position auf dem Spielfeld (d.h. deren "Zeilen-" bzw. "Spaltennummer") erwürfelt, so daß jedes Feld mit der gleichen *a-priori*-Wahrscheinlichkeit getroffen werden kann. Über das Schicksal der auf dem getroffenen Feld befindlichen Kugel entscheiden die Spielregeln, die damit den typischen Ablauf des Gesamtprozesses bestimmen.

B. Urnenspiele: Dieses Prinzip wurde von dem Physiker EHRENFEST vorgeschlagen. In einer Urne befinden sich Kugeln mit verschiedener Farbe (die Startanzahlen hängen vom Spiel ab). Aus der Urne werden i.a. 2 Kugeln blind gezogen. Was damit zu geschehen hat, bestimmt die Spielregel.

C. Zellularautomaten: Auf dem Spielfeld befinden sich zu Beginn Kugeln verschiedener Farben² in unterschiedlicher Anordnung (je nach Spiel). Die Spielregeln werden hier im Gegensatz zu den EIGENSchen Spielen *simultan* auf *alle* Felder angewendet; es wird *nicht* gewürfelt. Zellularautomaten simulieren somit rein *deterministische* und nicht stochastische (Zufalls-) Prozesse. Mathematisch gesehen kann jede Zelle eines Zellularautomaten verschiedene Zustände einnehmen (beim Spiel "Trigger": 0 = Bereitschaft, 1 = Erregung, 2...4: Refraktärzeit). Die Spielregel bestimmt für jede Zelle in Abhängigkeit von ihrem Zustand im gegenwärtigen Zeittakt (und eventuell in Abhängigkeit vom derzeitigen Zustand der Nachbarzellen), welchen Zustand sie im folgenden Zeittakt einnehmen wird.

D. Differentialgleichungen: Sie sind die am weitesten verbreitete Modellvariante. In ihrer (auch hier verwendeten) normalen Form sind sie deterministisch, d.h. es gibt keinen Zufall im Modell.

²) Hat jede Zelle nur 2 Zustände wie beim Spiel "Life", so wird der Zustand "1" gewöhnlich durch eine Kugel (Spielstein) auf dem Feld repräsentiert, eine Zelle im Zustand "0" dagegen durch ein leeres Feld.

Die Tatsache, daß die Entwicklung einer Zelle in verschiedenen EIGENSchen Spielen und in den Zellularautomaten auch von der ihrer Nachbarzellen abhängt, bedeutet, daß eine *Wechselwirkung* der Zellen berücksichtigt wird. Im allgemeinen werden 2 standardisierte Nachbarschaften betrachtet: entweder alle 8 direkt benachbarten Zellen, oder nur die 4 horizontal/vertikal bzw. diagonal benachbarten Zellen (Abb. 3).

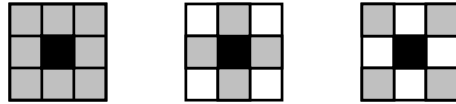


Abb. 3: Nachbarschaften

Der zelluläre Aufbau der Zellularautomaten macht sie zu sehr geeigneten Modellen für biologische Systeme, insbesondere für Verbände biologischer Zellen in Geweben. Solche Automaten dienen zur Modellierung der Erregungsfortleitung im Herzmuskel (Herzarrhythmien!), von Musterbildungsprozessen (Fellmuster, Phyllotaxis) u.a.m. Der Umstand, daß der Zustand einer biologischen Zelle durch *kontinuierliche* Variablen (z.B. Konzentrationen) beschrieben wird, der einer Automatenzelle dagegen durch *diskrete* Variablen (N diskrete Zustände), bedeutet i.a. keine schwerwiegende Einschränkung. In den EIGENSchen Spielen können zeitliche und raumzeitliche Phänomene modelliert werden, in den Urnenspielen nur zeitliche. Während "Life" recht abstrakt ist und vor allem theoretische Bedeutung hat, wurden die Spielregeln für "Trigger" direkt für ein konkretes biologisches System entwickelt.

3. Die Spiele

Folgende Spiele liegen als Computerprogramme vor: "Gleichgewicht" (EIGENSches Spiel und Differentialgleichungsmodell), "Alles oder Nichts", "Irrflug", "Kooperation", "Evolution" (EIGENSche Spiele), "Population"³ (EIGENSches Spiel, Urnenspiel; 2 Differentialgleichungsmodelle) sowie "Trigger", "Life" und "Life als Computer" (Zellularautomaten).

Diese Kugelspiele simulieren typische Verhaltensweisen eines Systems wie Fluktuationen, stabiles Gleichgewicht, instabiles Gleichgewicht, indifferentes Driften, Wachstum, Reproduktion, konservative bzw. dissipative Strukturbildung, Konkurrenz von Species sowie Konkurrenz von Trigger-Oszillatoren. Die Regeln für die EIGENSchen Spiele (außer "Evolution") sind dem Buch von EIGEN und WINKLER [1] entnommen, "Evolution" und "Trigger" wurden selbst entwickelt.

(1) Das Spiel "**Gleichgewicht**" veranschaulicht die Herausbildung eines stabilen Gleichgewichts sowie *Fluktuationen* im Gleichgewicht zweier Species.

(2) Das Spiel "**Alles oder Nichts**" zeigt, daß der Ausgangszustand (beide Species 1:1) instabil ist, wenn Fluktuationen durch eine entsprechende Wahl der Strategien für Auf- und Abbauraten verstärkt werden. Das Spiel führt immer zu einer *Alles-oder-Nichts-Entscheidung* (eine der beiden Species "gewinnt", die andere stirbt aus).

(3) Das Spiel "**Irrflug**" zeigt, daß bei Anwendung einer indifferenten Strategie für Auf- und Abbau der beteiligten Species ein System resultiert, das indifferent durch alle möglichen Zustände *driftet*.

(4) Das Spiel "**Kooperation**" simuliert die (konservative) *Musterbildung* (Domänenbildung), wenn die Spielregel des Spiels "Gleichgewicht" durch eine kooperative Regel ("Unterstützung" durch Nachbarn) ergänzt wird.

(5) Das EIGENSche Spiel "**Population**" demonstriert am Beispiel der Populationsdynamik eines einfachen Systems (Gras, Hasen, Füchse) die Bildung einer zeitlichen dissipativen Struktur (Oszillationen). Darüberhinaus können auch raumzeitliche dissipative Strukturen ("Populationswellen") beobachtet werden.

³) Dieses Spiel heißt im Original [1] "Struggle".

(6) Mit der Urnenspiel-Version von "**Population**" können naturgemäß keine raumzeitlichen Strukturen modelliert werden, aber die zeitlichen Oszillationen sind z.T. gleichmäßiger ausgeprägt als beim entsprechenden EIGENSchen Spiel.

(7) Das Spiel "**Evolution**" simuliert einen Evolutionsprozeß: die *Konkurrenz* zwischen einer Startpopulation und fünf an zufälligen Zeitpunkten entstehenden Mutanten mit zufälliger Fitness.

(8) Das Spiel "**Trigger**" demonstriert die Wechselwirkung zweier Trigger-Oszillatoren, die raumzeitliche Wellen in einem aktiven Medium hervorrufen. Die Zellen des Mediums reagieren auf eine ankommende Welle mit Erregung, danach folgt eine Refraktärzeit, in der die Zellen nicht erregbar sind. Das Spiel zeigt, daß sich bei mehreren Triggeroszillatoren mit unterschiedlicher Frequenz im allgemeinen (aber nicht immer!) der schnellere Oszillator durchsetzt.

(9) Das Spiel "**Life**" stellt einen einfachen Zellularautomaten vor: Die Entwicklung auf einem Feld des Spielbrettes wird wesentlich durch die Besetzung der Nachbarfelder determiniert. Es wird aus Kugeln eine beliebige Figur gesetzt, die sich in einzelnen Zeittakten ("Generationen") entwickelt. Die Verwendung von "Life" zum Aufbau eines Computers wird in einer Demo (allerdings mit nur *einem* Input) illustriert.

4. Startspielfelder und Spielregeln

Startspielfelder (**S**) und Spielregeln (**R**) der einzelnen Spiele (Testen Sie die Regeln des Spiels "Gleichgewicht" *vor* dem Praktikum auf einem 6×6-Spielfeld!):

Gleichgewicht: **S:** Zwei Species (Schwarz und Weiß) in beliebigem Verhältnis. **R:** Die getroffene Kugel (d.h. die Kugel auf dem erwürfelten Spielfeld) wird durch eine gegnerische ersetzt. Zusätzlich können die Übergangswahrscheinlichkeiten $W_{S \rightarrow W}$ und $W_{W \rightarrow S}$ variiert werden (wobei nicht unbedingt $W_{S \rightarrow W} + W_{W \rightarrow S} = 1$ gelten muß). In diesem Fall wird die getroffene Kugel nur noch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit $W < 1$ ausgetauscht. Das entspricht bei einer analogen chemischen Reaktion $W \rightleftharpoons S$ ungleichen Geschwindigkeitskonstanten für die Hin- und Rückreaktion.

Alles oder Nichts: **S:** Zwei Species (Schwarz, Weiß) 1:1 (prinzipiell aber auch in beliebigem Verhältnis möglich). **R:** Die getroffene Kugel (und nur diese!) wird verdoppelt. Dazu wird eine beliebige gegnerische Kugel entfernt und durch eine der getroffenen Farbe ersetzt.

Irrflug: **S:** Zwei Species (Schwarz, Weiß) 1:1 oder in beliebigem Verhältnis. **R:** Es wird eine Münze geworfen. Bei "Kopf" wird eine beliebige weiße Kugel durch eine schwarze ersetzt, bei "Adler" eine beliebige schwarze durch eine weiße.

Kooperation: **S:** Zwei Species (Schwarz, Weiß) 1:1. **R:** Eine getroffene Kugel darf nur dann durch eine gegnerische ersetzt werden, wenn sie von mindestens 5 gegnerischen Kugeln umgeben ist (sonst erneut würfeln). Benachbarte gleichfarbige Kugeln wirken damit stabilisierend.

Population: **S:** Gras (grün, 11/16 der Spielfelder), Hasen (gelb, 4/16), Füchse (rot, 1/16). Für die Demo-Version gilt Leerfelder:Gras:Hasen:Füchse = 1:1:1:1. **R:** Spielregelschema:

Nachbarfeld (N)	getroffenes Feld (X) besetzt von:			
	leer	Gras	Hase	Fuchs
Leer	X → Gras	N: leer → Gras	---	---
Gras	X → Gras	---	N: Gras → Hase	---
Hase	X → Gras	X: Gras → Hase	---	N: Hase → Fuchs
Fuchs	X → Gras	---	X: Hase → Fuchs	---

Abb. 4: Spielregeln (Anmerkung: ein getroffener Fuchs wird am Ende des Zyklus durch ein Leerfeld ersetzt)

Die Nachbarschaft (4 Felder, nach Zufallsentscheid horizontal/vertikal oder diagonal) des getroffenen Feldes (X) wird in zwei Durchgängen abgesucht: im ersten *nur* nach *Beute* für die getroffene Species, im zweiten *nur* nach *Räubern*. Wird im 1. Durchgang auf einem Nachbarfeld Beute gefunden, so wird diese durch die getroffene Species ersetzt, die sich dadurch vermehrt. Wird im 2. Durchgang in der Nachbarschaft ein Räuber gefunden, so wird die Species auf dem getroffenen Feld X durch den Räuber ersetzt, und es beginnt ein neuer Zyklus. Da ein Fuchs in diesem Spiel keine "natürlichen" Feinde hat, wird ein getroffener Fuchs nach der Beute-Abfrage durch ein Leerfeld ersetzt, was eine (von der Populationsdichte abhängige) "natürliche" Sterberate ergibt.

Um die Vermehrungsraten von Hasen und Füchsen zusätzlich steuern zu können, lassen sich Übergangswahrscheinlichkeiten $W_{G \rightarrow H}$ und $W_{H \rightarrow F}$ wählen: eine laut Spielregel fällige Umwandlung $G \rightarrow H$ bzw. $H \rightarrow F$ wird nur dann ausgeführt, wenn eine zusätzlich gewürfelte Zufallszahl z (wobei gilt: $0 \leq z < 1$) kleiner als die entsprechende Wahrscheinlichkeit ist.

Anmerkung: Nach dem Vorschlag von EIGEN und WINKLER [1] werden auf dem Startspielfeld 1/4 Hasen und 1/16 Füchse gesetzt, was einer trophischen Pyramide entspricht. Diese Pyramide bleibt im Spielverlauf jedoch nicht erhalten (weder in [1] noch im vorliegenden Spiel). Um diesen Aspekt zu berücksichtigen, müßte man also herausfinden, warum die Pyramide in der Natur erhalten bleibt, und dann die Spielregeln entsprechend ändern.

Population (Urnenspiel): **S:** Gras (grün, 11/16), Hasen (gelb, 4/16), Füchse (rot, 1/16). **R:** Aus der Urne werden in jedem Zeittakt 2 Kugeln blind gezogen, nach den folgenden Regeln (sie sind als "Reaktionsgleichungen" interpretierbar) ersetzt und wieder in die Urne zurückgelegt:

	G	H	F
G	---	2H	var.
H	2H	---	2F
F	var.	2F	var.

Abb. 5a: Allgemeine Spielregeln

Variante:	1	2	3	4	5
$G + F \rightarrow$	---	2G	---	2G	2G
$F + F \rightarrow$	F + G	F + G	2G	2G	---

Abb. 5b: Varianten für die "var."-Felder der Abb. 5a

Mit den verschiedenen Varianten wird das Ausmaß der Elimination von Füchsen gesteuert. Die Variante 5 entspricht einem zyklischen autokatalytischen Prozeß.

Evolution: **S:** nur Startpopulation (blau, Fitness $f = 0.2$). **R:** Zu stochastischen Zeitpunkten entstehen 5 Mutanten, für die jeweils eine Fitness ($0 < f_i < 1$) erwürfelt wird. Über Auf-/Abbau einer Species entscheidet eine weitere Zufallszahl z ($z \leq f_i$: Aufbau, $z > f_i$: Abbau) entsprechend dem (vereinfachten) Algorithmus in Abb. 3. Eine (getroffene) Mutante mit hoher Fitness wird also selten abgebaut und oft vermehrt. Das Erscheinen einer neuen Mutante wird durch den Vergleich einer Zufallszahl mit einer vorgegebenen Mutationswahrscheinlichkeit gesteuert.

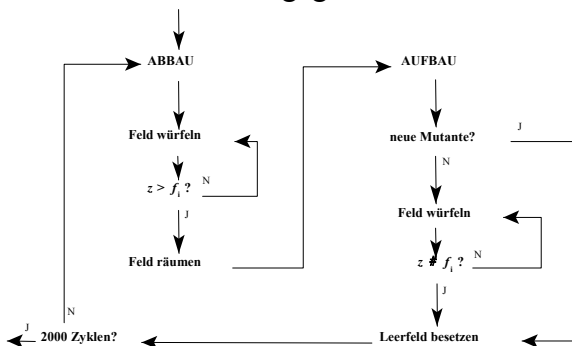


Abb. 6: Algorithmus für das Spiel "Evolution"

Trigger: **S:** Alle Zellen sind im Zustand 0 (Bereitschaft, schwarz) außer den beiden Triggerzellen: diese sind zu Beginn im Zustand "Triggerimpuls" (pink). **R:** Eine Zelle in Bereitschaft (Zustand 0, schwarz) wird im nächsten Zeitschritt erregt (Zustand 1, rot), wenn irgendeine ihrer 4 Nachbarzellen erregt ist. In den danach folgenden 3 Zeittakten durchläuft sie die Refraktärzeit (Zustände 2,3,4:

blau) und geht dann wieder in "Bereitschaft" (Zustand 0, schwarz) über, in dem eine neue Erregung ausgelöst werden kann.⁴

Life: S: Aus Kugeln wird eine Figur auf dem Spielfeld gesetzt (die entsprechenden Zellen sind dann im Zustand "1", alle Leerfelder im Zustand "0"). **R:** Eine Kugel überlebt zur nächsten "Generation" (Zeittakt), wenn sie von genau 2 oder 3 Nachbarn⁵ umgeben ist (sonst stirbt sie wegen Einsamkeit bzw. wegen Übervölkerung). Auf einem Leerfeld wird in der nächsten Generation eine Kugel erzeugt, wenn es derzeit genau 3 besetzte Nachbarfelder aufweist.

5. Organisation des Programms EIGEN

Das gewählte Spielfeld kann maximal 100×100 Felder groß sein; auf dem Bildschirm kann allerdings maximal ein Spielfeld von 40×22 Feldern angezeigt werden. Die Anzahl der Zyklen ("Würfelungen") beträgt standardmäßig 2000 in jedem Durchgang.

Der Spielverlauf wird zuerst unmittelbar auf dem Spielfeld durchgespielt, sofern das Spielfeld angezeigt werden kann. Dabei entsprechen gelbe Vierecke (aus Designgründen) den weißen Kugeln, Punkte markieren schwarze Kugeln. In Spielen mit mehr als 2 Species werden mehrere Farben verwendet.

Nach dem Spiel auf dem Spielfeld (sofern dieses angezeigt werden kann, sonst sofort), erscheint eine Spielverlaufsgraphik (Prozentsatz der weißen Kugeln (gelb) oder aller Species (mehrfarbig) über der Zeit). Bei den EIGENSchen Spielen werden Spielname, Spielfeldgröße und andere wichtige Daten angezeigt (sie brauchen deshalb beim Ausdruck oder Speichern der Graphik nicht extra notiert werden). *Achtung:* Um das Bild nicht zu verschandeln, ist auf dem Bildschirm *kein* Hinweis angebracht, daß man mit **ENTER** ins nachfolgende Menü kommt.

Das Menü belegt nur die letzten beiden Zeilen des Bildschirms, um die Graphik nicht zu überlagern. Es umfaßt mindestens die Punkte **M**enü (zurück ins Hauptmenü, z.B. zu einem anderen Spiel), **N**ochmal (Neustart des aktuellen Spiels), **F**ortsetzung (des laufenden Spiels ab dem erreichten Spielstand mit weiteren 2000 Zyklen), **P**arameteranzeige (Anzeige der Spieldaten anstelle des Menüs, falls die Graphik ausgedruckt oder gespeichert werden soll. *Danach* wieder mit **ENTER** ins Menü!). *Beachte:* Wenn eine Fortsetzung des Spiels oder die Statistik nicht sinnvoll sind, dann erscheinen diese Optionen nicht im Menü.

Für einige Spiele sind im Menü spezielle Optionen (z.B. Statistik) erhältlich, sie erscheinen aber nur, wenn diese Daten verfügbar sind. Die Option "Statistik" zeigt ein Histogramm der Häufigkeiten der Anzahlen weißer Kugeln in Klassen von 5% Breite (Mitte: 50%±2,5%, nach rechts und links anschließend 55%±2,5% bzw. 45%±2,5% usw.). Der Mittelwert, die mittlere quadratische Abweichung (MQA) und die maximale Häufigkeit (sie entspricht der Höhe des höchsten Balkens des Histogramms) sind angegeben.

In den Menüs erfolgt die Wahl einer Option durch Drücken der Taste des entsprechenden Großbuchstabens. Der Rechner läuft daraufhin sofort los. Eine Korrektur der Eingabe ist i.a. durch Rücksprung ins Menü möglich.

Das Ausdrucken oder Speichern einer Graphik ist mit dem Programm "Layout" möglich. Dieses wird als externes Programm automatisch *vor* dem Programm "Eigen" geladen und ist dann speicherresident im Hintergrund, bis es durch die Tastenkombination **CONTROL** **SHIFT** (Strg-Umsch Links)

⁴) Diese Spielregel gilt für alle Zellen *außer* den beiden Triggeroszillator-Zellen. Diese befinden sich normalerweise in Ruhe (Zustand "0", grau) und werden nur in jedem *p*-ten Zeittakt (*p*: gewählte Periodendauer) auf "Triggerimpuls" (Zustand "1", pink) gesetzt.

⁵) Als Nachbarschaft zählen hier die 8 umgebenden Felder.

aktiviert wird (siehe separates Hinweisblatt). **Achtung:** Die gespeicherten Bilder können Sie nach Konversion mitnehmen und in ihren Text einbinden (dazu bitte 1-2 Disketten 3,5" mitbringen!).

6. Aufgaben

* Informieren Sie sich *vor dem Praktikum* über die Begriffe "Fluktuationen" ("Schwankungen"), "Dissipation" und "dissipative Strukturen".

* Protokoll: Notieren Sie die Nummer der Aufgabe und beantworten Sie diese kurz und treffend. Wenn Sie der Meinung sind, Ihre Antworten durch Bildschirmausdrucke beweisen oder illustrieren zu können, fügen Sie die entsprechenden Ausdrucke oder Bilder bei.

* Da die mit den Spielen verbundenen Rechnungen hinreichend schnell sind, kann jedes Spiel im Prinzip beliebig oft gespielt werden. Wegen des Zufallseinflusses (Würfeln) ist ohnehin jeder Spielverlauf ein Unikat. Lassen Sie jedes Spiel so oft (auch mit unterschiedlichen Parametern wie Spielfeldgröße etc.) laufen, bis Sie ein Gefühl für den Spielverlauf haben.

1.) Führen Sie das Spiel "**Gleichgewicht**" mit den 3 verschiedenen Ausgangskonfigurationen (nur Weiß / nur Schwarz / Weiß+Schwarz 1:1) mit der Option "gleiche Übergangswahrscheinlichkeiten" durch.

a) Beschreiben Sie den Mechanismus, der zur Gleichgewichtseinstellung führt und die relativen Speciesanzahlen bei 50% hält, obwohl beide Species nicht wissen können, was "50%" bedeutet.

Hinweis: Für b-d die Ausgangskonfiguration "1:1 zufallsverteilt" wählen!

b) Notieren Sie die Größe der Fluktuationen (charakterisiert durch die MQA⁶) und den Mittelwert in Abhängigkeit von der Spielfeldgröße (6×6, 10×10, 20×20, 50×50, 100×100) jeweils bei 10000 Zyklen (d.h. 4 Spielfortsetzungen).

c) Tragen Sie die Größe $\sqrt{\text{MQA}}/\text{Mittelwert}$ (vgl. die Formel) über $1/\sqrt{\text{Spielfeldgröße}}$ auf und überprüfen Sie die Gültigkeit des \sqrt{N} -Gesetzes für Fluktuationen. *Hinweis:* Dieses Gesetz lautet für die Fluktuationen einer physikalischen Größe K in einem System mit N Teilchen (\propto : proportional):

$$\frac{\sqrt{\overline{(\Delta K)^2}}}{\bar{K}} \propto \frac{1}{\sqrt{N}}$$

($\overline{(\Delta K)^2}$: MQA = mittlere quadratische Abweichung, \bar{K} : Mittelwert). Wenn für die physikalische Größe n Meßwerte K_i ($i = 1, \dots, n$) vorliegen, dann gilt:

$$\overline{(\Delta K)^2} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (K_i - \bar{K})^2.$$

d) Welche Häufigkeitsverteilung der Anzahlen von Weiß erwarten Sie für eine unendlich lange Spieldauer? Wie gut ist diese theoretische Verteilung nach 2000 Zyklen realisiert?

⁶) MQA = mittlere quadratische Abweichung. Die MQA und die Varianz sind nicht identisch; sie unterscheiden sich geringfügig im Nenner, wo n bzw. $(n-1)$ steht. Die MQA entspricht damit praktisch der (empirischen) Varianz der Verteilung der K -Werte. Die Wurzel aus der Varianz heißt Streuung (Standardabweichung).

e) Tragen Sie in einem Diagramm die Auf- *und* die Abbauwahrscheinlichkeit für eine Species (Weiß) *quantitativ* in Abhängigkeit von der Individuenzahl dieser Species auf (Hilfsfragen: Wann wird Weiß laut Spielregel aufgebaut, d.h. vermehrt? Wie groß ist die Wahrscheinlichkeit für diesen Aufbau?).

— Welche Bedingung muß im Falle eines Gleichgewichtes erfüllt sein?

— Zeigen Sie *anhand des Diagramms*, daß ein Gleichgewichtspunkt existiert.

— Weisen Sie *anhand des Diagramms* die Stabilität dieses Gleichgewichtspunktes nach!

f) Führen Sie das Spiel mit *ungleichen* Übergangswahrscheinlichkeiten durch. Begründen Sie die Analogie zu einer chemischen Reaktion mit unterschiedlichen Geschwindigkeitskonstanten für Hin- und Rückreaktion.

g) Ungleiche Übergangswahrscheinlichkeiten $W_{W \rightarrow S}$ bzw. $W_{S \rightarrow W}$ wurden in [1] so realisiert, daß für Schwarz und Weiß jeweils eine Fitness eingeführt wird: Eine getroffene weiße Kugel wird z.B. nur dann ausgetauscht, wenn bei einem Zusatzwurf die Zahlen 1,2,3 oder 4 fallen. Eine getroffene schwarze Kugel wird nur ausgetauscht, wenn der Zusatzwurf 5 oder 6 ergibt. Zeichnen Sie für dieses Spiel ein Diagramm analog zur Aufgabe 1e. Wo liegt dann das Gleichgewicht?

2.) a) Das Spiel "**Alles oder Nichts**" beginnt in einem symmetrischen Zustand (Weiß : Schwarz 1:1), im Hinblick auf seinen Ausgang ist es ebenfalls symmetrisch (beide Species können mit gleicher Wahrscheinlichkeit gewinnen). Der Endzustand eines konkreten *Einzelspiels* ist aber immer *unsymmetrisch* (Schwarz *oder* Weiß gewinnt). Wodurch erfolgt hier die Symmetriebrechung (Überführung des symmetrischen Ausgangszustandes in einen unsymmetrischen Zustand)?

b) Führt bereits die erste Abweichung vom Ausgangszustand (1:1) durch eine Fluktuation zur Entscheidung, welche Species gewinnt?

c) Gibt es einen "point of no return", d.h. einen Punkt, nach dessen Erreichen das Spiel durch Fluktuationen definitiv nicht mehr in seinem Endergebnis beeinflusst werden kann?

d) Tragen Sie analog zu Aufgabe 1e Auf- und Abbauwahrscheinlichkeit für eine Species (Weiß) in Abhängigkeit von der Individuenzahl dieser Species auf (Spielregel beachten!). Zeigen Sie anhand des Diagramms, ob ein Gleichgewichtspunkt existiert, und wenn ja: ob er stabil ist.

e) Zu welchem Ergebnis führt das Spiel, wenn nur für den Aufbau eine konforme Strategie, für den Abbau aber anstatt der konträren eine indifferente Strategie angewendet wird? Skizzieren Sie den Verlauf der Wahrscheinlichkeiten über der Individuenzahl (die konstante Wahrscheinlichkeit möge 0,5 betragen) und ermitteln Sie den Charakter des entstehenden Spiels.

f) Wie verhält sich das Spiel, wenn man für Aufbau *und* Abbau jeweils eine (lineare) konforme Strategie wählt? Skizzieren Sie 3 Möglichkeiten für den Verlauf der beiden Wahrscheinlichkeiten analog zu Aufgabe 2d (bei 50% Weiß sollen beide Wahrscheinlichkeiten gleich sein) und zeigen Sie die Variabilität (vgl. die Spielmatrix, Abb. 2) des Spielverlaufs.

3.) a) Schätzen Sie beim Spiel "**Irrflug**" ab, mit welcher Wahrscheinlichkeit die verschiedenen Kugelanzahlen auftreten werden und vergleichen Sie Ihre Vorstellungen mit dem Histogramm (Option "Statistik"). Berücksichtigen Sie, daß Aussagen zur Wahrscheinlichkeitsverteilung erst bei langer Spieldauer getroffen werden können.

b) Ermitteln Sie die Verteilungskurve (Histogramm) für die Spielfeldgrößen 6×6, 10×10, 20×20 nach jeweils 9 Spielfortsetzungen (d.h. 20000 Zyklen) und interpretieren Sie das Ergebnis. Welche Verteilung liegt dichter an der theoretischen Verteilung (nach unendlicher Spieldauer) und warum?

c) Im Histogramm für das 6×6-Spielfeld treten auch nach langer Spieldauer noch systematische Abweichungen in 5 Klassen auf. Interpretieren Sie diese (überlegen Sie dazu, in welche Klassen die möglichen Anzahlen 16...20 weißer Kugeln eingeordnet werden). Setzen Sie als Alternative die Zahl der Klassen in Relation zur Anzahl der möglichen Zustände des Systems.

d) Tragen Sie Auf- und Abbauwahrscheinlichkeit für eine Species (Weiß) in Abhängigkeit von der Individuenzahl dieser Species auf (Spielregel beachten!). Existiert ein Gleichgewichtspunkt? Gibt es Triebkräfte, die das System in eine bestimmte Richtung drängen? Vergleichen Sie Ihr Ergebnis mit dem beobachteten Spielverlauf.

4.) Führen Sie das Spiel "**Kooperation**" aus und vergleichen Sie das Spielergebnis mit dem des Spiels "Gleichgewicht", aus dessen Spielregel es abgeleitet wurde. Machen Sie sich die Wirkung der Nachbarschaftsbeziehungen (Spielregel beachten) im Sinne einer Kooperativität im Verhalten der einzelnen Species klar.

5.) a) Führen Sie das Spiel "**Population**" aus und stellen Sie eine Verbindung zwischen den zu beobachtenden zeitlichen und raumzeitlichen Veränderungen der verschiedenen Species und dem dissipativen Strukturbildungsprinzip her!

b) Welcher Teil der Spielregeln entspricht der dauernden Zufuhr freier Energie im natürlichen System? Welchem Endzustand strebt das Spiel zu, wenn dieser Teil der Spielregel gestrichen wird?

6.) Führen Sie das Spiel "**Population**" in der Urnenspiel-Version durch (insbesondere Variante 5). Vergleichen Sie den zeitlichen Ablauf mit dem des EIGENSchen Spiels "Population". Beachten Sie: Das Urnenspiel entspricht dem EIGENSchen Spiel nicht genau: Es gibt keine Leerfelder und vor allem keine nachbarschaftlichen Korrelationen zwischen den Individuen.

7.) a) Lassen Sie das Spiel "**Evolution**" mehrmals mit den eingestellten Parametern laufen. Welche allgemeinen Prinzipien lassen sich im Ablauf erkennen?

b) Unter welcher Bedingung kann sich eine Species durchsetzen, die unter den entstandenen Mutanten *nicht* die höchste Fitness besitzt?

— Wie groß sind die Wahrscheinlichkeiten für die Elimination a) einer und b) zweier Individuen mit der Fitness 0,99, wenn diese nach ihrem Entstehen jeweils im Abbau getroffen werden?

c) Wie verläuft das Spiel, wenn die Mutante mit der höchsten Fitness bereits früh bzw. erst spät hochwächst? Hängt die Geschwindigkeit, mit der sich diese Mutante durchsetzt, vom Zeitpunkt ihres Entstehens ab? Ziehen Sie dazu den Verlauf der mittleren Fitness⁷ (Menüpunkt „Q“) heran.

e) Wie verläuft das Spiel, wenn zwei Mutanten mit gleicher Fitness⁸ entstehen und beide auf etwa 50% hochwachsen (zur Vereinfachung der Diskussion sollten alle anderen Mutanten ausgestorben sein)? Da beide Species gleiche Fitness aufweisen, wird die Selektion dann außer Kraft gesetzt. Setzt sich trotzdem eine Species durch? Warum bzw. warum nicht? (Beachten Sie: das Spiel kann länger dauern).

⁷) Die mittlere Fitness ist der Mittelwert der Fitnesswerte über alle zur Zeit t im Spiel befindlichen Individuen.

⁸) In der Praxis müssen Sie sich sicher mit einer *angenäherten* Gleichheit der beiden Fitnesswerte zufriedengeben. Genaue Gleichheit ist relativ selten, aber möglich, da die Fitnesswerte auf 2 Kommastellen gerundet werden.

8.) a) Lassen Sie das Spiel "**Trigger**" einmal mit gleicher Periodendauer⁹ der beiden Trigger-Oszillatoren (8 : 8) und zum anderen mit unterschiedlicher Periodendauer (8 : 6 bzw. 6 : 4) laufen und beobachten Sie die Wechselwirkung bzw. Entwicklung der Erregungswellen.

b) Warum löschen sich Wellen bei gegenseitiger Berührung aus?

c) Warum setzt sich der schnellere Oszillator im Fall 8:6 durch?

d) Warum setzt sich der schnellere Oszillator im Fall 6:4 *nicht* durch?.

e) Wenn die zu beobachtenden Erregungswellen dissipative Strukturen sein sollen, muß dem System dauernd Energie zugeführt werden. Wo ist die Energiezufuhr in den Spielregeln versteckt?

9.) Spiel "**Life**": Verfolgen Sie das Schicksal verschiedener Startkonfigurationen (eingebaute oder selbst gesetzte). Machen Sie sich am Beispiel des "Blinkers" die Spielregeln klar.¹⁰

Ein weiterer Oszillator neben dem "Blinker" ist der "Gleiter" (Glider), der nach jeweils 4 Zeittakten wieder dieselbe Form hat, sich dabei aber um 1 Feld diagonal weiterbewegt.

Der "Eater" (Fresser) "frißt" Gleiter und "verdaut" sie, ohne sich dadurch zu verändern. Allerdings ist es dazu nötig, daß Eater und Gleiter zu Beginn richtig auf dem Spielfeld positioniert werden. Das zeigt die 2. Variante (Menüpunkt 8), bei der sich die Startposition des Gleiters um 1 Feld von der beim Menüpunkt 7 unterscheidet.

Eine historisch interessante Figur ist das "r-Pentomino"¹¹ [3], das sich bis an den Rand des Spielfeldes ausdehnt (Abbruch!). Wegen der später folgenden starken Ausdehnung der Figur auf mehr als 1000 Kugeln fragten sich die Theoretiker, ob sich eine Figur auch *unendlich* ausdehnen könne. Das Ergebnis des ausgeschriebenen Wettbewerbs (ca. 50 \$ Prämie!) war die Gleiterkanone ("Glider Gun"), die in unendlicher Zeit unendlich viele Kugeln produziert.

"Life" hat vor allem theoretische Bedeutung und war in den 70er Jahren ein Kultspiel der Computerfreaks. Die Spielregeln wurden so gewählt, daß das Schicksal einer bestimmten Figur praktisch nicht vorhersehbar ist. *Anmerkung*: Wenn die Kugeln im Verlauf des Spiel den Rand erreichen, wird das Spiel abgebrochen,¹² da dann die Spielregeln nicht mehr exakt befolgt werden können.

a) Frage: Kann man "Life" auch rückwärts spielen? Vergleichen Sie dazu die Entwicklungen der Zusatzfiguren A und B.

10.) Spiel "**Life als Computer**": Theoretisch bedeutsam ist, daß auf der Basis des Spiels "Life" ein Computer (!!) gebaut werden kann, der alles leistet, was ein gewöhnlicher Digitalrechner auch kann (vgl. [4, S.48ff]). Als Zentraleinheit ("CPU") dient hier eine Gleiterkanone (Gun). Sie sendet in 30 Zeittakten einen Gleiter los. Ein CPU-Takt entspricht daher 30 Generationen.¹³ Anstelle von Bits arbeitet der Life-Computer mit Gleitern. Sie können aber auch einen Gleiter als Binärzahl "1" und eine Lücke als binäre "0" interpretieren. Der Output der Gleiterkanone entspricht also der Bitfolge "11111...".

Inputs beim Life-Computer sehen so aus, daß alle 30 Generationen links unten (vgl. Abb. 7a) am richtigen Ort im richtigen Moment ein Gleiter gesetzt (Eingabe "1") oder nicht gesetzt wird (Eingabe "0"). Ein gesetzter Gleiter wandert nach rechts oben und kollidiert mit einem Gleiter des Gun-Gleiterstroms; beide lösen sich dabei auf. Machen Sie sich klar, daß das Ergebnis dieser Wechsel-

⁹) Periodendauer 4 bedeutet, daß der Triggeroszillator in jedem vierten Zeittakt auf "Triggerimpuls" ("Erregung") gesetzt wird. Es gilt: Frequenz = 1/Periodendauer.

¹⁰) *Anmerkung*: Die Zeittakte heißen in diesem Spiel "Generationen".

¹¹) Pentomino: Figur aus 5 Kugeln/Steinen.

¹²) Im Programm EIGEN ist das bereits 1 Feld *vor* dem Spielfeldrand der Fall.

¹³) Es gibt inzwischen auch eine Gleiterkanone, die bereits in 22 Generationen einen Gleiter produziert (vgl. das Java-Applet in <http://hensel.lifepatterns.net>). Ein "Prozessor-Update" für den Life-Computer ist also möglich.

wirkung der Gleiterströme von Input und Gun der *negierte* Input ist (d.h.: wurde als Input ein Gleiter gesetzt, dann entsteht im Outputstrom eine Lücke, ein NICHT-Gleiter und umgekehrt) (vgl. auch Abb. 7b als Schematisierung von Abb. 7a).

Kompliziertere Konstellationen mit *zwei* unabhängigen Inputs *A* und *B* zeigt die Abb. 7c¹⁴ (G: Gleiterkanone, A,B: Inputs).

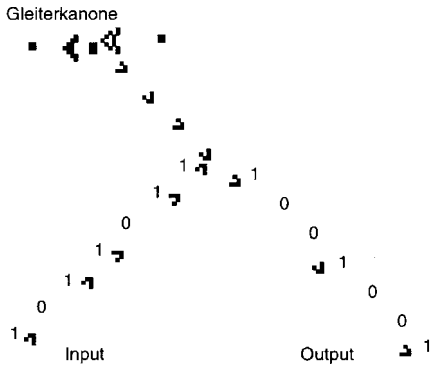


Abb. 7a Life als Computer [4]

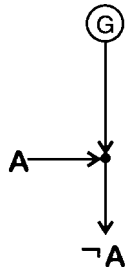


Abb.7b

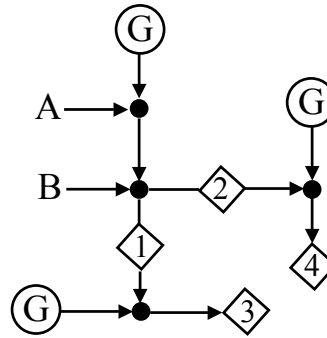


Abb. 7c

a) **Aufgabe:** Ermitteln Sie für die 4 möglichen Eingabekombinationen der Inputs *A* und *B* ($\{A,B\}$ ist entweder $\{1,1\}$, $\{1,0\}$, $\{0,1\}$ oder $\{0,0\}$) das Ergebnis¹⁵ in den vier Strömen **1...4** und tragen Sie die Ergebnisse in die Tabelle ein. Identifizieren Sie die damit realisierten logischen Operationen anhand der folgenden Schaltalgebra-Tabelle.¹⁶

A	B	EQU	AND	NAND	OR	NOR	XOR	1	2	3	4
1	1	1	1	0	1	0	0				
1	0	0	0	1	1	0	1				
0	1	0	0	1	1	0	1				
0	0	1	0	1	0	1	0				

Abb. 8: Tabelle (unvollständig) für 2 Inputs. Es bedeuten: EQU: Äquivalenz, AND: "und", NAND: negiertes AND, OR: einschließendes "oder" ("und/oder"), NOR: negiertes OR, XOR: ausschließendes "oder" ("entweder...oder").

Ein Digitalrechner rechnet eigentlich nicht, sondern führt *logische Operationen* aus (die dann z.B. als Rechnung mit Binärzahlen uminterpretiert werden. Wie das im Fall der Addition von Binärziffern aussieht, ist in Abb. 9 gezeigt).

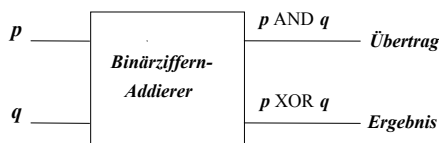


Abb.9: Realisierung der Binärziffernaddition mittels logischer Funktionen¹⁷ (p und q sind hier die jeweils zu addierenden Bits)

Prinzipiell muß ein Computer alle 16 möglichen logischen Operationen für 2 Inputs ausführen können. Wie die Theorie (Schaltalgebra) zeigt, genügt es dazu, daß er die folgende(n) Funktion(en) ausführen kann:

- ◆ *nur* die NAND-Funktion (oder alternativ AND und die Negation) oder
- ◆ *nur* die NOR-Funktion (oder alternativ OR und die Negation).

¹⁴) Diese Abbildung zeigt, wie das Analogon zu einer elektrischen Schaltung im "Life-Computer" aussehen kann.

¹⁵) Das Ergebnis ist 1, wenn (im entsprechenden Zeitpunkt) ein Gleiter erscheint, oder andernfalls 0.

¹⁶) Von den insgesamt 16 möglichen logischen Funktionen für 2 Inputs sind hier nur 6 ausgewählt. Die vollständige Liste ist im Zusatzmaterial auf der Website enthalten. In den Wahrheitstabellen der Logik steht jeweils anstelle von "1" ein "W" (wahr) und anstelle von "0" ein "F" (falsch).

¹⁷) Die Addition zweier Binärziffern (Bits) wird also durch eine Schaltung verwirklicht, die *zwei* logische Funktionen realisiert. Vergleichen Sie Abb. 9 mit der Additionsvorschrift für Binärziffern: $0 + 0 = 0$; $1 + 0 = 0 + 1 = 1$; $1 + 1 = 10_B$.

Wenn Sie also nachweisen können, daß mit "Life" eine dieser 4 Varianten realisierbar ist, beweist das, daß ein "Life-Computer" gebaut werden kann.

7. Differentialgleichungsmodelle

Hinweis: Sie finden das zugehörige Programm "SYSDYN" nach Beenden des Programms "EIGEN" im Menü des Norton-Commanders.

Die Entwicklung eines durch Differentialgleichungen beschriebenen Systems in der Zeit kann vorteilhaft als *Bahnkurve (Trajektorie)* im *Zustandsraum*¹⁸ visualisiert werden. Zwar geht dabei die Information über die Entwicklungsgeschwindigkeit des Systems verloren, dafür wird aber viel an Klarheit über die Art und Weise der Systementwicklung gewonnen. Das ist insbesondere dann der Fall, wenn die Entwicklung von *verschiedenen* Startpunkten aus in einem sog. *Phasenporträt* dargestellt wird. Zwei wichtige Beispiele für solche Phasenporträts sind die folgenden (andere werden weiter unten behandelt):

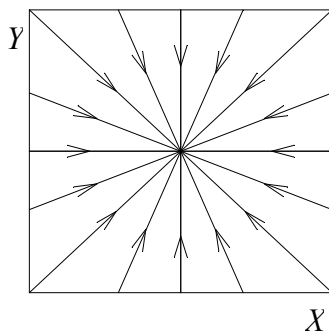


Abb. 10a: stabiler Fixpunkt

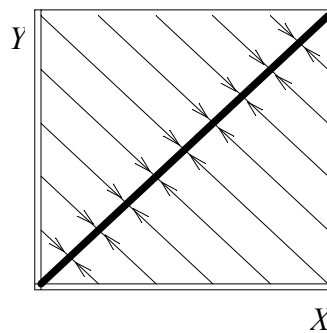


Abb. 10b: Fixpunktgerade

Dabei tritt eine Fixpunktgerade dann auf, wenn die beiden Variablen X und Y nicht voneinander unabhängig sind und es im System eine Größe (eine Funktion von X und Y) gibt, die im Zeitverlauf konstant bleibt (d.h. eine „Erhaltungsgröße“).

11.) Modell "Gleichgewicht": Dem Modell "Gleichgewicht $A \rightleftharpoons B$ " liegen die folgenden (gekoppelten) Differentialgleichungen¹⁹ (kinetische Gleichungen) zugrunde:

$$\dot{A} \equiv dA/dt = -k_1 A + k_2 B,$$

$$\dot{B} \equiv dB/dt = +k_1 A - k_2 B.$$

Sie besitzen die Lösungen ($\Theta = A(t) + B(t) = A_0 + B_0 = A_e + B_e$)²⁰

$$A(t) = \frac{k_2 \Theta}{k_1 + k_2} + \left(A_0 - \frac{k_2 \Theta}{k_1 + k_2} \right) \exp[-(k_1 + k_2)t],$$

$$B(t) = \frac{k_1 \Theta}{k_1 + k_2} + \left(B_0 - \frac{k_1 \Theta}{k_1 + k_2} \right) \exp[-(k_1 + k_2)t].$$

¹⁸ Der Zustandsraum wird in der Literatur sehr oft als "Phasenraum" bezeichnet. Er wird von den Variablen des Systems aufgespannt (im Reaktionssystem $A \leftrightarrow B$ also von den Konzentrationen $[A]$ und $[B]$). Jedem Punkt des Zustandsraumes entspricht ein Zustand des Systems.

¹⁹ Für Species verwenden wir normale Buchstaben (A, B), für deren Konzentrationen dagegen kursive (A, B) anstelle der chemischen Konzentrationsklammern ($[A], [B]$).

²⁰ Indices: "0": Anfangswerte, "e": Gleichgewichtswerte ("equilibrium"); "exp(x)" steht für die Exponentialfunktion e^x .

Lassen Sie die Gleichgewichtseinstellung mit gleichen bzw. ungleichen Geschwindigkeitskonstanten laufen. Beachten Sie dabei insbesondere die Auftragung der Konzentrationswerte A , B in der (A,B) -Ebene (der "Zustandsebene" oder „Phasenebene“). Sie zeigt anschaulich die Bahnkurve (Trajektorie) des Systems, d.h. seinen Entwicklungsweg durch die verschiedenen Zustände.

- a) Welchem der Phasenporträts in Abb.10 entspricht das Reaktionssystem $A \rightleftharpoons B$?
- b) Leiten Sie aus den kinetischen Gleichungen Formeln für die Gleichgewichtskonzentrationen A_e und B_e her. Welches Gleichgewichtskriterium verwenden Sie dabei?
- c) Leiten Sie aus den Gleichungen für den Zeitverlauf $A(t)$, $B(t)$ Ausdrücke für die Gleichgewichtskonzentrationen A_e und B_e ab (welches Gleichgewichtskriterium verwenden Sie hier?) und vergleichen Sie sie mit denen aus Aufgabe 11b.
- d) Bestimmen Sie die Gleichgewichtskonzentrationen bei $k_1:k_2 = 1:2$ und vergleichen Sie das Ergebnis mit dem der Aufgabe 1g (EIGENSches Spiel).
- e) Aus den kinetische Gleichungen (s.o.) folgt $\dot{A} + \dot{B} = 0$. Was schlußfolgern Sie daraus? (*Hinweis:* Benutzen Sie die Summenregel der Differentiation: $(u + v)' = u' + v'$).
- f) Welchem Wert entspricht die Gleichgewichtskonzentration des Differentialgleichungsmodells bei einem stochastischen System?

12.) LOTKA-VOLTERRA-Modell: Dem Standardmodell der Populationsdynamik von LOTKA und VOLTERRA (hier in einer *erweiterten* Form) liegt das folgende System gekoppelter Differentialgleichungen zugrunde:

$$\begin{aligned}\dot{X} &= X(a - bY - mX) = aX - bXY - mX^2, \\ \dot{Y} &= Y(cX - d - nY) = cXY - dY - nY^2.\end{aligned}$$

(X : Beute, Y : Räuber; a : Wachstumsparameter für X , b,c : Parameter für die Räuber-Beute-Wechselwirkung²¹, d : Parameter für die lineare Sterberate von Y , m,n : Parameter für die quadratischen Sterberaten der beiden Species).

Das Modell enthält 6 Parameter (a,b,c,d,m,n) . Diese spannen einen 6-dimensionalen *Parameter-raum* auf, in dem das Verhalten des Systems dargestellt werden kann. Natürlich ist es nicht sehr sinnvoll, in einem so hochdimensionalen Raum herumzuirren und so zu versuchen, eine allgemeine Vorstellung vom Systemverhalten zu bekommen. Standardmäßig werden solche Systeme vereinfacht, z.B. indem sie dimensionslos gemacht werden. Für das einfache LOTKA-VOLTERRA-Modell ergibt sich so:

$$du/d\tau = u(1 - v), \quad dv/d\tau = \alpha v(u - 1)$$

mit

$$u = (c/d) \cdot X, \quad v = (b/a) \cdot Y, \quad \tau = \alpha t, \quad \alpha = d/a.$$

Das vereinfachte Modell hat nur noch einen Parameter (α) statt vier, dafür sind die neuen Variablen u und v nicht mehr so einfach interpretierbar wie X und Y . Wir werden hier einen anderen Weg der empirischen Analyse gehen und gewisse Parameter festsetzen (z.B. $b=c=1$). Die Schlußfolgerungen gelten natürlich dann nur eingeschränkt für diese Parameterwerte.

Das erweiterte LOTKA-VOLTERRA-Modell ist wegen der quadratischen Terme (Sterberaten) *nichtlinear*. Solche Modelle sind generell schwieriger zu analysieren als lineare. Hier treten als neue Ver-

²¹⁾ Die Geschwindigkeit ist wegen $X \cdot Y$ proportional zur Anzahl der "Zusammenstöße" zwischen X und Y .

haltensweisen u.a. stabile *Grenzyklen* auf, d.h. geschlossene Trajektorien, auf die sich das System für $t \rightarrow \infty$ zubewegt. Abb. 11 zeigt neben einer weiteren Form eines stabilen Fixpunktes zwei Typen geschlossener Trajektorien:

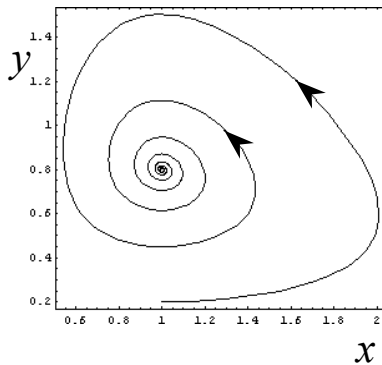


Abb.11a: Fixpunkt

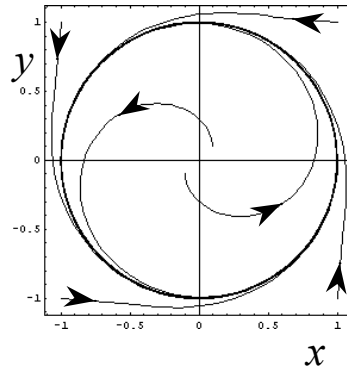


Abb.11b: Grenzyklus

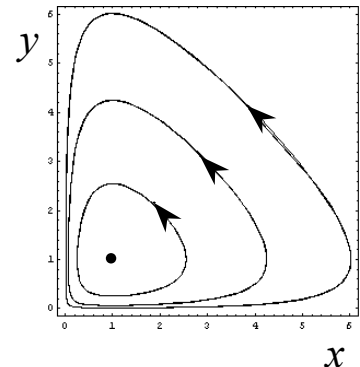


Abb.11c: Zentrum

Der Grenzyklus kennzeichnet die sog. *Grenzyklus-Schwingungen*, während das Zentrum charakteristisch für *Pendelschwingungen* (z.B. beim harmonischen Pendel) ist. Für biologische Systeme sind Grenzyklus-Schwingungen typisch.

a) Lassen Sie das einfache LOTKA-VOLTERRA-Modell ($m = n = 0$) mit der Vereinfachung $b = c = 1$ und der Parameterwahl $a = d = 1$ von verschiedenen Startpunkten (X_0, Y_0) aus laufen. Welchem Typ zyklischer Trajektorien entspricht das Phasenporträt?

b) Betrachten Sie das vereinfachte erweiterte Modell mit $a=b=c=d=1$. Eine Rechnung mit $m=n=0$ ergibt eine geschlossene Trajektorie. Dasselbe gilt für $m=0.1, n=-0.1$ und $m=0.2, n=-0.2$. Die entsprechenden Punkte in der (m,n) -Ebene sind in Abb. 12 bereits markiert. Versuchen Sie, weitere Wertepaare (m,n) zu finden, für die sich eine geschlossene Trajektorie ergibt. Tragen Sie die entsprechenden Punkte in eine Skizze analog zu Abb. 12 ein und verbinden Sie die Punkte. Die Verbindungslinie markiert die Stabilitätsgrenze des Systems in der (m,n) -Ebene: auf der einen Seite läuft das System in ein stabiles Gleichgewicht, auf der anderen Seite „explodiert“ es.

Hinweise: (a) Machen Sie m und n betragsmäßig nicht größer als 0.5. (b) Wählen Sie m und n nicht beide negativ: in diesem Bereich gibt es numerische Probleme wegen der Instabilität des Systems.

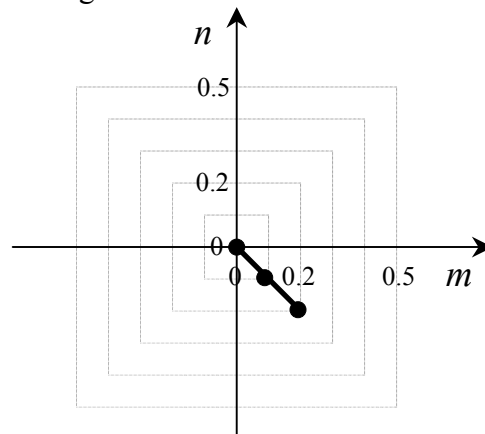


Abb.12: Die (m,n) -Ebene

c) Bestimmen Sie angenäherte Werte der Periodendauern der Oszillation für $a=b=c=d=1, m=n=0$ und die Startwerte²² $(X_0, Y_0) = (1.01, 1.01), (2, 2), (3, 3)$ und $(4, 4)$. Zeigen Sie, daß die Periodendauer von der Amplitude abhängt²³ (Sie können dazu auch die Periode über der Amplitude auftragen).

²² Der Fixpunkt liegt hier bei $(X, Y) = (1, 1)$.

²³ Beim harmonischen Oszillator z.B. hängt die Periode *nicht* von der Amplitude ab.

d) Bestimmen Sie mit Hilfe des Fixpunktkriteriums²⁴ $\dot{X} = \dot{Y} = 0$ die beiden Fixpunkte des einfachen LOTKA-VOLTERRA-Modells (also für $m = n = 0$). Was läßt sich anhand der ermittelten Phasenporträts über die Stabilität der beiden Fixpunkte mutmaßen?

13) **Räuber-Beute-Modell nach MURRAY** [5]: Das Entstehen eines *Grenzyklus* kann in einem von MURRAY angegebenen Populationsmodell studiert werden. Die Modellgleichungen sind hier:

$$\dot{X} = X(1 - X) - \frac{aXY}{X + c},$$

$$\dot{Y} = bY\left(1 - \frac{Y}{X}\right).$$

Diese Kinetik ist nichtlinear und weist eine Sättigung ähnlich der Michaelis-Menten-Kinetik auf. Die ursprünglichen Modellgleichungen sind dimensionslos gemacht worden, sie sollen hier aber nur zur Demonstration der Grenzyklus-Schwingungen dienen.

a) Variieren Sie für $a = 1.5$, $b = c = 0.1$ den Startpunkt (X_0, Y_0) und starten Sie dabei auch *innerhalb* des Zyklus. Welchem Phasenporträt entspricht das Verhalten?

b) Lassen Sie das Modell mit $a = 1.5$ und $c = 0.1$ vom Startpunkt $X_0 = Y_0 = 1$ laufen und variieren Sie b im Bereich $0.1 \leq b \leq 0.5$. Beobachten Sie dabei den Übergang von einem stabilen Fixpunkt zu einer Oszillation. (Sie können versuchen, die nach dem "Einlaufen" des Systems auf eine stabile Bahnkurve durchlaufenen Zustände schematisch in einer dreidimensionalen Darstellung in Abhängigkeit von b darzustellen. Vergleichen Sie Ihre Skizze mit der Abbildung 13!).

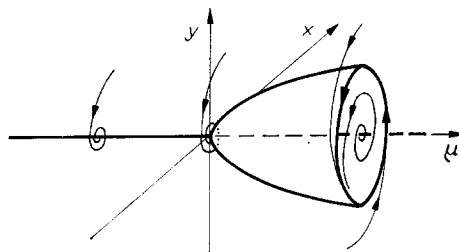


Abb. 13: Hopf-Bifurkation

8. Literaturempfehlung für weitergehendes Studium

- [1] EIGEN, M., WINKLER, R.: *Das Spiel*, Serie Piper Nr. 410, München, Zürich 1985 (Bibliothek Zoologie)
- [2] HARSCH, G.: *Vom Würfelspiel zum Naturgesetz*, VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim 1985
- [3] GARDNER, M.: *Scientific American* **224** (Heft 4) 120-123 (1970) und folgende Hefte.
- [4] GERHARDT, M., SCHUSTER, H.: *Das digitale Universum*, Vieweg, Braunschweig 1995
- [5] MURRAY, J. D.: *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, Berlin 1993, S. 72 ff.

²⁴) Das Fixpunktkriterium entspricht bei der Gleichgewichtsreaktion $A \rightleftharpoons B$ dem Gleichgewichtskriterium!