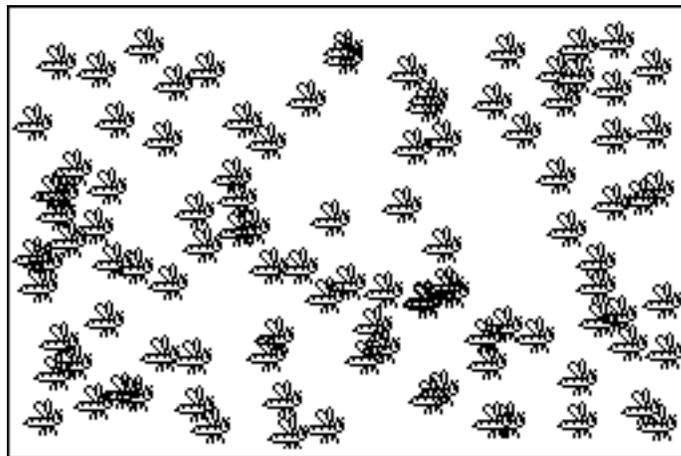


Unterrichtsprogramm «Drosophila»

A. Fischlin und M. Ulrich



März / March 1990

Eidgenössische Technische Hochschule Zürich ETHZ
Swiss Federal Institute of Technology Zurich

Departement für Umweltnaturwissenschaften / Department of Environmental Sciences
Institut für Terrestrische Ökologie / Institute of Terrestrial Ecology

The System Ecology Reports consist of preprints and technical reports. Preprints are articles, which have been submitted to scientific journals and are hereby made available to interested readers before actual publication. The technical reports allow for an exhaustive documentation of important research and development results.

Die Berichte der Systemökologie sind entweder Vorabdrucke oder technische Berichte. Die Vorabdrucke sind Artikel, welche bei einer wissenschaftlichen Zeitschrift zur Publikation eingereicht worden sind; zu einem möglichst frühen Zeitpunkt sollen damit diese Arbeiten interessierten LeserInnen besser zugänglich gemacht werden. Die technischen Berichte dokumentieren erschöpfend Forschungs- und Entwicklungsergebnisse von allgemeinem Interesse.

Adresse der Autoren / Address of the authors:

Dr. A. Fischlin
Systemökologie ETH Zürich
Institut für Terrestrische Ökologie
Grabenstrasse 3
CH-8952 Schlieren/Zürich
S W I T Z E R L A N D
e-mail: fischlin@ito.umnw.ethz.ch

Dr. M. Ulrich
Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie
ETH Zürich
EAWAG
CH-8600 Dübendorf
S W I T Z E R L A N D

Unterrichtsprogramm "Drosophila"

A. Fischlin ‡ und M. Ulrich ☒

‡ Fachgruppe für Systemökologie/ITÖ - Dept. für Umweltnaturwissenschaften
ETH Zürich, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

☒ Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (EAWAG),
8600 Dübendorf

1. Einleitung

Die realistische Modellierung von ökologischen Prozessen verlangt neben der Erhebung geeigneter experimenteller Daten deren exakte Analyse sowie gute Kenntnisse über das Verhalten typischer Teilsysteme. Insbesondere lassen sich viele populationsdynamische Phänomene auf einige wenige elementare Prozesse, z.B. Wachstum, zurückführen. Kennt man die mathematischen Modelle, die beispielsweise Populationswachstum und -Abnahme beschreiben können, ist der erste Schritt zur Modellierung eines komplexeren ökologischen Systemes leicht zu vollziehen. Das Unterrichtsprogramm "Drosophila" ist dem Phänomen Wachstum gewidmet. Es simuliert das Wachstum einer Drosophilapopulation unter Zuchtbedingungen.

1.1 Thema und Zweck des Programmes

Ausgehend von einer simulierten Aufzucht von Taufliegen (*Drosophila melanogaster*) soll ein mathematisches Modell entwickelt werden, das Populationswachstum beschreibt. Die Simulation ergibt gleiche Resultate wie tägliche Populationszählungen. Ausgehend von diesen sog. Rohdaten (eine Zeitreihe) sind nun Ansätze für mögliche Modellgleichungen zu entwickeln. Das Finden von Ansätzen wird unterstützt durch einen kleinen Satz von Abbildungsfunktionen und Transformationen. Mit Hilfe der Abbildungsfunktionen können aus der ursprünglichen Zeitreihe neue Zeitreihen gebildet werden. Mit Hilfe von Ordinatentransformationen können verschiedene graphische Darstellungen der gerade aktuellen Zeitreihe erzeugt werden. Durch das Arbeiten mit diesen Hilfsmitteln kann der Programmbenutzer Strukturen in den Rohdaten entdecken, die das Finden des richtigen Modellansatzes erleichtern. Eine Überprüfung des gefundenen Modellansatzes lässt sich anschliessend ebenfalls durchführen.

1.2 Lernziel

Kennenlernen der typischen Arbeitsschritte, die bei der Modellierung eines ökologischen Prozesses, wie z.B. Wachstum, durchgeführt werden. Ein einfacher Modellansatz soll selbständig aufgestellt und anschliessend auf Konsistenz mit den Daten überprüft werden.

1.3 Systemvoraussetzungen (Hard- und Software)

Das Programm ist in Modula-2 (MacMETH Version 2.6), aufbauend auf der "DialogMachine"© (Version 1.1), programmiert worden und läuft auf jedem Apple® Macintosh™ mit mindestens 512 KByte RAM (random access memory) Hauptspeicher. Ein externes Diskettenlaufwerk wird nicht benötigt. Das Programm ist eine selbständige Applikation ("double-clickable") und benötigt neben der standardmässig auf jedem Macintosh vorhandenen Systemsoftware keine spezielle Software. Ein Drucker ist nicht notwendig.

2. Theorie

2.1 Allgemeines

Die Grösse natürlicher Populationen, z.B. in Anzahl Organismen, unterliegt meist grösseren Schwankungen, sog. Fluktuationen. Deren Ursachen sind die sog. populationsdynamischen Faktoren: die Natalität (Vermehrung), Mortalität (Sterblichkeit), Immigration (Einwanderung) und Emigration (Auswanderung) (Fig. 1).

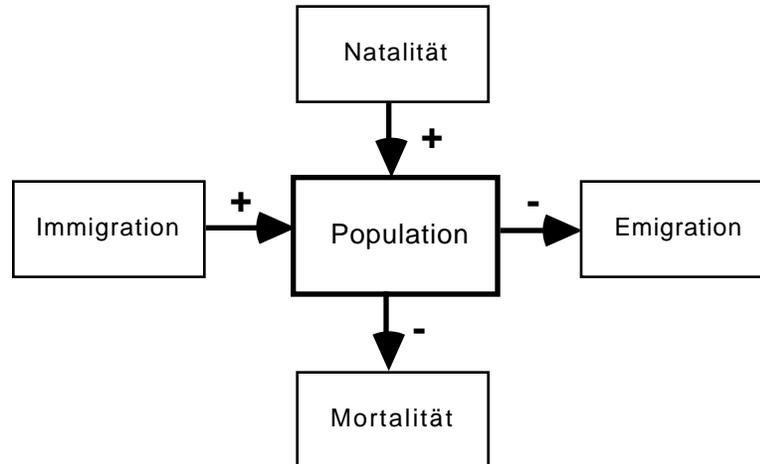


Fig. 1: Populationsdynamische Faktoren, welche die Grösse einer Population verändern können.

Eine Population, bei der die Natalität die Mortalität, respektive die Immigration die Emigration übersteigt, wächst. Umgekehrt nimmt eine Population ab, falls die Summe von Mortalität und Emigration die Summe von Natalität und Emigration übertrifft. Bei den meisten natürlichen Populationen sind die populationsdynamischen Faktoren oft nicht auseinanderzuhalten, lediglich das Nettoresultat, d.h. Wachstum oder Abnahme der Population, ist relativ einfach festzustellen. Bei vielen ökologischen Systemen hat sich ergeben, dass Natalität und Mortalität dominieren. Viele Fluktuationen von Populationen können deshalb approximativ unter blosser Berücksichtigung dieser zwei populationsdynamischen Faktoren schon modelliert werden. Bei künstlichen Populationen, z.B. unter Laborbedingungen, lassen sich die populationsdynamischen Faktoren meist relativ leicht auseinanderrhalten, da Immigration und Emigration im allgemeinen gut kontrolliert werden können.

Als Mass für die Grösse einer Population wird die Zustandsvariable x eingeführt. Sie kann der Populationsdichte (Abundanz) (Organismen/Fläche od. Organismen/Volumen) oder der absoluten Population (Organismen) gleichgesetzt werden. Oft werden statt der ganzen Organismen andere Einheiten, z.B. g Trockensubstanz Früchte, g Biomasse oder Chlorophyllgehalt etc., gewählt. Die klassischen Modellansätze für Populationswachstum sind zeitkontinuierlich und heissen exponentielles (2) und logistisches (3) Wachstum (Lotka, 1925; Nicholson & Bailey, 1935; Maynard Smith, 1974). Diese Ansätze haben sehr grosse Verbreitung gefunden. Hingegen gibt es noch weitere Wachstumsformen, die in einer vollständigen Aufzählung nicht fehlen dürfen: Additives (1), hyperexponentielles (5) Wachstum sowie das dem logistischen Ansatz äquivalente Wachstum nach Michaelis-Menten (4), ein Modellansatz, der insbesondere im Bereich der Biotechnologie oft verwendet wird. Wachstumsmodelle lassen sich häufig durch geringfügige Änderungen, z.B. Vorzeichenwechsel, in Absterbemodelle umwandeln (6) oder (7).

$$dx(t)/dt = u \quad u > 0 \quad (1)$$

$$dx(t)/dt = r \cdot x(t) \quad r > 0 \quad (2)$$

$$\begin{aligned} dx(t)/dt &= a \cdot x(t) - b \cdot x(t)^2 & a, b > 0 \\ &= r \cdot ([K - x(t)]/K) \cdot x(t) & \text{mit } r = a, K = a/b \end{aligned} \quad (3)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = \mu(t) \cdot x(t) \quad \text{mit } \mu(t) = \mu_{\max} \cdot s(t) / (K_s + s(t)) \quad (4)$$

$$\frac{ds(t)}{dt} = -\mu(t) \cdot x(t) / Y \quad \mu_{\max}, K_s > 0$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = a \cdot x(t) + b \cdot x(t)^2 \quad a, b > 0 \quad (5)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = -u \quad u > 0 \quad (6)$$

$$\frac{dx(t)}{dt} = -m \cdot x(t) \quad m > 0 \quad (7)$$

<u>Zustandsvariable, Hilfsgrösse oder Modellparameter</u>	<u>Einheit</u>
x : Populationsgrösse resp. -dichte ($x \geq 0$)	[Anzahl Individuen oder Biomasse]
u : Zuwachs (z.B. durch Immi- od. Emigration)	[gleiche Einheit wie x]
r : relative Wachstumsrate (relative growth rate)	[pro Zeiteinheit]
b: Selbsthemmkoeffizient	[pro Einheit x, pro Zeiteinheit]
K : Tragkapazität (carrying capacity)	[gleiche Einheit wie x]
s : (Nähr-)Substrat von x	[(Bio-)Masse]
μ_{\max} : maximale relative Wachstumsrate (intrinsic growth rate)	[pro Zeiteinheit]
K_s : Michaelis Konstante ($= s \mid_{\mu = \mu_{\max}/2}$)	[gleiche Einheit wie s]
Y : Ausbeutekoeffizient (Yield)	[Einheit x/Einheit s]
m : relative Sterberate (relative death rate)	[pro Zeiteinheit]
t : Zeit $t \in \mathfrak{R}$	[Zeiteinheit]

Gleichungen (8) - (14) zeigen die zeitdiskreten Gegenstücke zu den zeitkontinuierlichen Ansätzen (1) - (7):

$$x(k+1) = (1) \cdot x(k) + u \quad u > 0 \quad (8)$$

$$x(k+1) = (1+r) \cdot x(k) \quad r > 0 \quad (9)$$

$$\begin{aligned} x(k+1) &= (1 + a - b \cdot x(k)) \cdot x(k) & a, b > 0 \\ &= (1 + r \cdot ([K - x(k)]/K)) \cdot x(k) & \text{mit } r = a, K = a/b \end{aligned} \quad (10)$$

$$\begin{aligned} x(k+1) &= (1 + \mu(k)) \cdot x(k) & \text{mit } \mu(k) = \mu_{\max} \cdot s(k) / (K_s + s(k)) \\ s(k+1) &= (1 - \mu(k)) \cdot x(k) / Y & \mu_{\max}, K_s > 0 \end{aligned} \quad (11)$$

$$x(k+1) = (1 + a + b \cdot x(k)) \cdot x(k) \quad a, b > 0 \quad (12)$$

$$x(k+1) = (1) \cdot x(k) - u \quad u > 0 \quad (13)$$

$$x(k+1) = (1 - m) \cdot x(k) \quad m > 0 \quad (14)$$

<u>Zustandsvariable, Hilfsgrösse oder Modellparameter</u>	<u>Einheit</u>
k : Zeit $k \in \mathbb{Z}$ für übrige Symbole s.o.	[Zeiteinheit = 1]

Die Verhaltensweisen der Modellansätze (8) - (14) sind analog zu denjenigen der zeitkontinuierlichen Modellgleichungen (1) - (7). Zwischen zeitkontinuierlichen und zeitdiskreten Modellgleichungen besteht die folgende allgemeine Beziehung (15):

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t)) \cdot x(t) \quad \Rightarrow \quad x(k+1) = (1 + f(x(k))) \cdot x(k) \quad (15)$$

Allerdings ist zu erwähnen, dass bei bestimmten Parameterkonstellationen eine Vielzahl von zusätzlichen Erscheinungen, wie z.B. sog. Chaos (\approx pseudozufälliges Verhalten), auftreten können (s.a. May 1974, 1976). Obwohl der unmittelbaren Anschauung zugänglicher, ist im allgemeinen das Verhalten der zeitdiskreten Modellgleichungen komplexer als dasjenige ihrer zeitkontinuierlichen Gegenstücke.

Dem exponentiellen Wachstum fehlt jegliche Begrenzung. Dieser Ansatz ist deshalb lediglich für eine spezielle Phase, d.h. die sog. exponentielle oder logarithmische Phase, einer Populationsfluktuation anwendbar (Fig. 2, A). Das logistische Wachstum lässt sich auf eine zusätzliche Phase der Fluktuation einer Population anwenden, nämlich die stationäre Phase, die durch eine Sättigung des Wachstumsprozesses entsteht (Fig. 2, B). Die Sättigung lässt sich charakterisieren durch die sogenannte Tragkapazität (carrying capacity) K der Umwelt der Population (Demotop). Dieser Parameter ist demnach in der gleichen Einheit wie die Populationsgrösse x gegeben, z.B. in Anzahl Organismen (Bakterien, Tieren) oder g Biomasse.

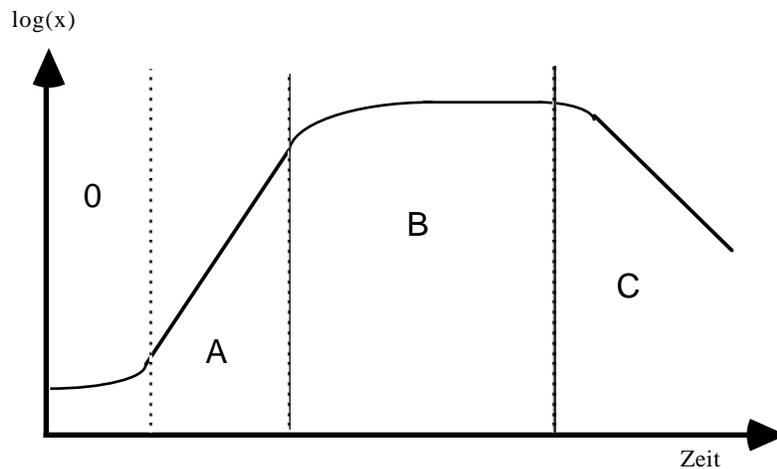


Fig. 2: Typische Phasen einer Populationsfluktuation, wie sie insbesondere von geschlossenen Populationen (keine Immigration resp. Emigration) häufig durchlaufen werden: Anlauf- (oder lag-) Phase (0), exponentielle (oder logarithmische) Phase (A), stationäre Phase (B) und Absterbephase (C).

Bei einer geschlossenen Population (d.h. es gibt weder Immigration noch Emigration) mit begrenzten Ressourcen findet oft eine sog. Selbstvergiftung statt. Typische Beispiele sind niedere Organismen z.B. im Bioreaktor. Hierbei verunmöglichen toxische Abbau- oder Stoffwechselprodukte der Population das Verbleiben auf dem Niveau der Tragkapazität. Die Mortalität steigt an und die Natalität sinkt, sodass die Population in der sog. Absterbephase zerfällt (Fig. 2, C). Hier lässt sich der Ansatz des logistischen Wachstums nicht mehr anwenden (Allerdings lässt sich die Absterbephase für sich allein ohne weiteres durch eine einfache Vorzeichenänderung eines Modellparameters der Gleichung für exponentielles Wachstum modellieren (s. (7) resp. (14))). Ein möglicher Modellansatz für den Fall von Selbstvergiftung zur Erklärung aller drei Phasen (Fig. 2, A-C) ist in (16) angeführt. Es gibt auch Fälle, in denen auf die Absterbephase wiederum eine Wachstumsphase folgt. Eine Modellgleichung, die letzteren Fall mit Selbstvergiftung und anschliessender Gewöhnung resp. erworbener Immunität erklärt, ist in (17) angeführt.

$$\begin{aligned} dx(t)/dt &= (r - \gamma \cdot g(t)) \cdot x(t) & r, \gamma > 0 & \quad (16) \\ dg(t)/dt &= x(t) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dx(t)/dt &= (r - \Gamma(t) \cdot g(t)) \cdot x(t) & r, a > 0 & \quad (17) \\ dg(t)/dt &= x(t) \\ d\Gamma(t)/dt &= -a \end{aligned}$$

<u>Zustandsvariable, Hilfsgrösse oder Modellparameter</u>	<u>Einheit</u>
---	----------------

x : Populationsgrösse resp. -dichte	[Anzahl Individuen oder Biomasse]
g : Gift(menge) -konzentration	[Masse pro Fläche resp. Volumen]
r : relative Wachstumsrate (relative growth rate)	[pro Zeiteinheit]
γ : Toxizitätskoeffizient	[pro Einheit x, pro Zeiteinheit]
Γ : Toxizität	[pro Einheit x, pro Zeiteinheit]
a : Gewöhnungs- oder Immunitätskoeffizient	
t : Zeit $t \in \mathfrak{R}$	[Zeiteinheit]

Die zu (16) und (17) entsprechenden zeitdiskreten Modellgleichungen lassen sich unter Zuhilfenahme der allgemeinen Beziehung (15) zwischen zeitkontinuierlichen und zeitdiskreten Gleichungen herleiten.

Es ist von vielen experimentellen wie natürlichen Populationen gezeigt worden, dass sie Phasen exponentiellen und logistischen Wachstums aufweisen, z.B. Bakterien, Hefen oder Algenkulturen, Ameisen, Tauflieden, Schafe und die menschliche Population. Diese Wachstumsmodelle besitzen einige erwähnenswerte Eigenschaften. Die Lösungen der Differentialgleichungen (2) und (3) resp. der Differenzgleichung (9) sind:

$$x(t) = x_0 \cdot e^{r \cdot t} \qquad x_0 = x(t) \Big|_{t=0} \quad \text{Lösung von (2)} \qquad (18)$$

$$x(t) = K / (1 + e^{c - r \cdot t}) \qquad c = \ln(K - x_0 / x_0) \quad \text{Lösung von (3)} \qquad (19)$$

$$x_0 = x(t) \Big|_{t=0}$$

$$x(k) = x_0 \cdot r^k \qquad x_0 = x(k) \Big|_{k=0} \quad \text{Lösung von (9)} \qquad (20)$$

Aus (18) ergibt sich, dass beispielsweise die Verdoppelungszeit t_d oder Generationszeit g einer exponentiell wachsenden Population konstant ist ($2x_0 = x_0 \cdot \exp(r \cdot t_d) \Rightarrow t_d = g = \ln 2 / r = 0.693 / r \Rightarrow$ Faustregel: Verdopplungszeit $g \approx 70 / r$ (r in %)). Weitere Beziehungen lassen sich herleiten, indem die Geburten resp. Sterbefälle in Prozent der Gesamtbevölkerung ausgedrückt werden, d.h. die sog. relativen Wachstumsraten resp. relativen Sterberaten explizite formuliert werden. Sie entsprechen dem per capita Zuwachs ρ resp. Verlust μ . Für das exponentielle und das logistische Wachstum ergibt sich ρ wie folgt:

$$dx(t)/dt = r \cdot x(t) \qquad \Rightarrow \qquad \rho = dx(t)/dt / x(t) = r = \text{const.} \qquad (21)$$

$$dx(t)/dt = -r/K \cdot (x(t) - K) \cdot x(t) \qquad \Rightarrow \qquad \rho = dx(t)/dt / x(t) = -r/K \cdot x(t) + r \qquad (22)$$

(21) zeigt, dass ρ beim exponentiellen Wachstum konstant ist, beim logistischen Wachstum (22) ist ρ direkt proportional zur Differenz zwischen Tragkapazität und aktueller Populationsgrösse, d.h. eine lineare Funktion von x . Aus (19) lässt sich zusätzlich noch die folgende lineare Beziehung zwischen dem natürlichen Logarithmus der per capita Differenz zwischen Tragkapazität und aktueller Populationsgrösse und der Zeit herleiten:

$$e^{c - r \cdot t} = [K - x(t)] / x(t) \qquad \Rightarrow \qquad \ln([K - x(t)] / x(t)) = c - r \cdot t \qquad (23)$$

Solche linearen Beziehungen sind wichtig, um mit Hilfe der linearen Regressionsrechnung Schätzungen von Modellparametern aus experimentellen Daten vornehmen zu können. So lässt sich beispielsweise basierend auf einer Zeitreihe $x(t)$ vs. t erstens eine Abschätzung der Sättigungsdichte K vornehmen und zweitens mit Hilfe einer linearen Regression mittels (23) der Achsenabschnitt c und die Steigung r schätzen (Pearl 1927).

2.2 Spezielles zur Übung

Nicht immer sind Modellparameter unter allen Bedingungen konstant, d.h. als rein artspezifisch aufzufassen. Oft sind Modellparameter umweltsabhängig, z.B. die Tragkapazität ist höchstwahrscheinlich je nach Demotop verschieden, oder ein Modellparameter wie die relative Wachstumsrate r variiert in Funktion eines Umweltfaktors. Beispielsweise ist die Wachstumsgeschwindigkeit poikilothermer Organismen stark temperaturabhängig. Insbesondere hat sich gezeigt, dass die Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit in einem grossen Valenzbereich des Temperaturfaktors linear von der Temperatur abhängt (Fig. 3).

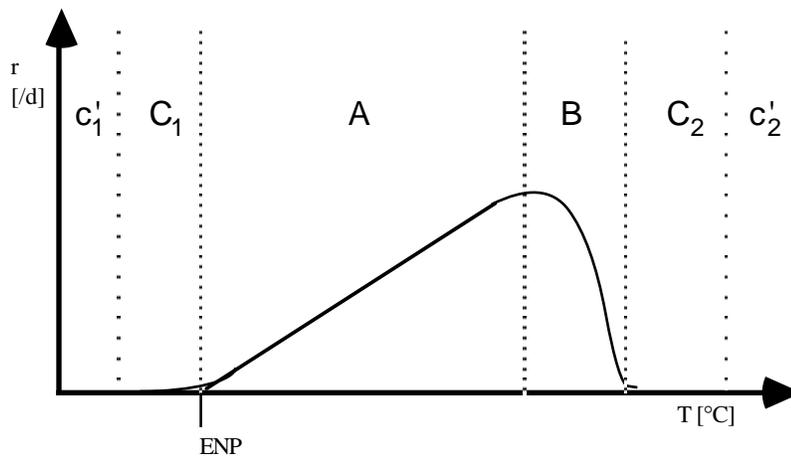


Fig. 3: Lineare Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit r (\approx Kehrwert der Entwicklungsdauer, z.B. in Tagen) poikilothermer Organismen von der Temperatur T im Bereich A. Unterhalb der Temperaturschwelle ENP (Entwicklungsnullpunkt) findet kein Wachstum mehr statt (Bereich C_1). Gleich anschliessend an das Entwicklungsoptimum findet eine rapide Abnahme von r statt (Bereich B), um schliesslich wiederum in einen Bereich völligen Wachstumsstillstandes zu münden (Bereich C_2). Die Extrembereiche c_1' resp. c_2' der Bereiche C_1 resp. C_2 sind für den Organismus sogar letal.

Für diesen auf ersten Blick erstaunlich anmutenden Sachverhalt gibt es Erklärungen: Poikilotherme Organismen mit linearer Reaktion auf Temperaturänderungen besitzen gegenüber anders reagierenden Organismen einen Selektionsvorteil. Daher die weite Verbreitung dieser Beziehung, die sich bei so verschiedenen Organismen wie höheren Pflanzen wie auch Tieren, z.B. Insekten, feststellen lässt.

Für die Modellgleichung eines Wachstumsprozesses, z.B. (2), ergibt sich aus obigem Sachverhalt folgende Modifikation.

$$dx(t)/dt = r(T(t)) \cdot x(t) \quad \text{mit } r(T(t)) = \begin{cases} m(T(t) - \text{ENP}) & T > \text{ENP} \\ 0 & T \leq \text{ENP} \end{cases} \quad (24)$$

<u>Zustandsvariable, Hilfsgrösse oder Modellparameter</u>	<u>Einheit</u>
x : Populationsgrösse resp. -dichte ($x \geq 0$)	[Anzahl Individuen oder Biomasse]
r : relative Wachstumsrate (relative growth rate)	[pro Zeiteinheit]
T : Temperatur	[°C]
ENP: Entwicklungsnullpunkt	[°C]
m : Steigungsparameter	[pro °C und pro Zeiteinheit]

Die Gleichung (24) führt zu einer Reihe von in experimentellen Befunden feststellbaren Gesetzmässigkeiten, die zwecks Parameterschätzungen ausgenutzt werden können. Beispielsweise ergibt sich, dass bei verschiedenen, aber im Einzelfall konstant gehaltenen Temperaturregimes im Bereich A (Fig. 3), alle Werte der Entwicklungsdauer auf einer Hyperbel zu liegen kommen. Für Drosophilazuchten ergeben sich beispielsweise die folgenden Resultate (Fig. 4).

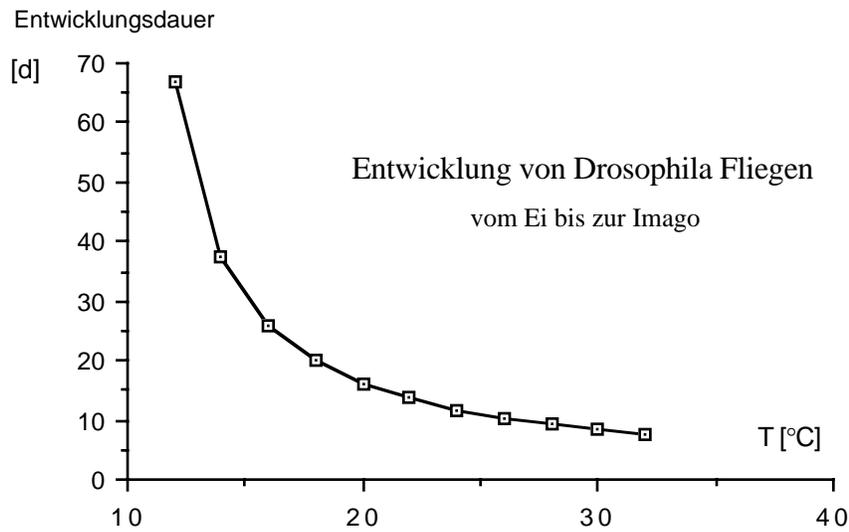


Fig. 4: Entwicklungsdauer poikilothermer Organismen in Funktion konstanter Temperaturen. Das Beispiel zeigt die Entwicklungsdauer in Tagen vom Ei bis zur geschlechtsreifen Imago von Taufliegen (*Drosophila melanogaster*), wenn die Zuchten bei verschiedenen konstanten Temperaturregimes vorgenommen werden. Die lineare Regression der Kehrwerte gegenüber T ergibt ENP = 9.4 °C. Unter der Annahme von konstanter Fekundität und gleichbleibendem Geschlechtsverhältnis ergibt sich nun beispielsweise bei Raumtemperatur eine relative Wachstumsrate r von 0.618 pro Tag.

2.3 Weiterführende Literatur und Referenzen

Allgemeine, weiterführende Literatur zur Modellierung von Populationsdynamischen Prozessen:

- [1] Vorlesungsunterlagen
- [2] Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven and London, 4th ed., 260pp.
- [3] Levins, R. 1966. *The strategy of model building in population biology*. Amer. Scientist **54**: 421-31
- [4] s.u. zitierte Literatur

Spezielle, angeführte Literatur:

- Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Monographs in population biology (edited by May, R.M.). Vol. 6, Princeton University Press, New Jersey, 265pp.
- May, R.M. 1976. *Simple mathematical models with very complicated dynamics*. Nature **261**: 459-467.
- Nicholson, A.J. & Bailey, V.A. 1935. *The balance of animal populations*. Proc. Zool. Soc. Lond. **3**: 551-598.
- Pearl, R. 1927. *The growth of populations*. Q. Rev. Biol. **2**: 532-548.

3. Programmbeschreibung

Das Programm "Drosophila" dient einerseits der Simulation des Wachstums einer Drosophilapopulation unter Laborbedingungen, andererseits dem Auswerten des Zuchtversuches zwecks dessen Modellierung. Die Simulation erzeugt eine Zeitreihe, die sogenannten Rohdaten, die den Resultaten aus täglichen Populationszählungen entsprechen. Anschliessend können die Populationswerte interaktiv durch Abbildung auf neue Zeitreihen und durch einfache Transformationen untersucht werden. Das Programm erlaubt die Durchführung der notwendigen Berechnungen und der Darstellung der Resultate in Form von Wertetabellen und Graphiken. Diese Hilfsmittel unterstützen die Interpretation des Versuches zwecks Formulierung eines Modellansatzes.

4. Bedienungsanleitung

4.1 Einführungsbeispiel

Starten Sie das Programm Drosophila durch Zweimalklicken des Programmsymbols (Fig. 5) oder durch einfaches Anklicken und Auswählen des Befehles `ffnen/Open` im Menü `Ablage/File`.



Fig. 5: Programmsymbol des Unterrichtsprogrammes Drosophila

Nachdem das Programm gestartet hat, stehen Ihnen vier Menüs zur Verfügung (Fig. 6). Um die Simulation des Wachstums der Drosophilapopulation zu starten, wählen Sie unter dem Menü `Experiment` den Befehl `Versuch durchführen`.

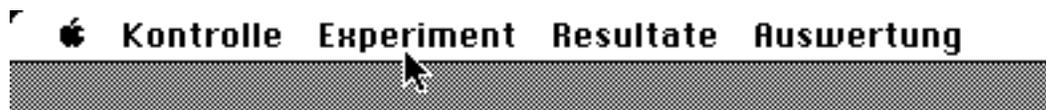


Fig. 6: Menüs des Unterrichtsprogrammes Drosophila

Danach können Sie die Resultate ansehen. Wählen Sie unter dem Menü `Resultate` den Befehl `Rohdaten-Tabelle` aus. Damit erhalten Sie eine Tabelle der Rohdaten. Diese Zahlen entsprechen täglichen Populationszählungen. Mit dem Befehl `Rohdaten-Grafik` unter dem gleichen Menü `Resultate` können Sie eine graphische Darstellung dieser Rohdaten erzeugen.

Unter dem Menü `Auswertung` haben Sie drei weitere Befehle zur Verfügung: `Auswertefenster`, `Skalierung Ordinate (Drosophila-Achse)...` und `Abbildung auf neue Zeitreihe....`. Durch wählen des Menübefehls `Auswertefenster` erhalten Sie das sog. Auswertefenster, in dem die Resultate in Form einer sog. Zeitreihe ($x'(k)$) sowohl tabellarisch wie auch graphisch dargestellt sind.

Wählen Sie den Befehl `Skalierung Ordinate (Drosophila-Achse)`..., um eine andere graphische Darstellung der aktuellen Zeitreihe $x'(k)$ zu verlangen (Die aktuelle Zeitreihe entspricht anfänglich immer den ursprünglich simulierten Rohdaten $x(k)$, s. Rohdaten-Tabelle). Beispielsweise können Sie `log` auswählen und damit verlangen, dass alle Ordinatenwerte in der Graphik der gerade aktuellen Zeitreihe mit logarithmischer Skala dargestellt werden.

Wählen Sie den Befehl `Abbildung auf neue Zeitreihe`..., um die ursprüngliche Zeitreihe (Rohdaten) auf eine neue Zeitreihe abzubilden. Es erscheint ein Eingabefeld, das Sie auffordert, eine Wahl vorzunehmen, indem Sie mit der Maus in einen der Wahlknöpfe klicken. Wählen Sie beispielsweise $x'(k) = x(k+1) + x(k)$, dann werden aus je zwei zeitlich aufeinanderfolgenden Populationswerten $x(k+1)$ und $x(k)$ der Wert $x'(k)$ der neuen Zeitreihe durch Addition der beiden Werte gebildet. Nachdem Sie die Wahl definitiv getroffen haben, klicken Sie in die OK-Drucktaste oder drücken Sie die Return oder Enter-Taste auf Ihrer Tastatur. Das wird das Eingabefeld zum Verschwinden bringen, die neue, aktuelle Zeitreihe erzeugen und deren Werte anzeigen. Haben Sie schon irgendwelche Gesetzmässigkeiten feststellen können?

Sie können jederzeit auf die ursprüngliche Zeitreihe zurückgehen, indem Sie den Befehl `Abbildung auf neue Zeitreihe`... auswählen und als Abbildungsfunktion $x'(k) = x(k)$ (ursprüngliche Zeitreihe) anklicken. Wollen Sie einen gänzlich neuen Zuchtversuch, so können Sie jederzeit die Auswertung abbrechen und den Befehl `Versuch durchführen` unter dem Menü `Experiment` auswählen. Sie erhalten dann neue Rohdaten.

4.2 Menübefehle



`über Drosophila...`: Kurze Information über das Programm: Name, Version, Programmierer.

Kontrolle

`Beenden`: Verlassen des Programmes.

Experiment:

`Versuch durchführen`: Simuliert die Aufzucht einer Drosophilafliegen-Population.

Resultate:

`Rohdaten-Tabelle`: Zeigt die Zeitreihe, Anzahl Drosophila x zu verschiedenen Zeitpunkten k (Rohdaten aus dem Zuchtversuch).

`Rohdaten-Graphik`: Graphische Darstellung obiger Zeitreihe, Anzahl Drosophila vs. Zeit ($x(k)$ vs. k).

Auswertung:

`Auswertefenster`: Öffnet das Auswertefenster, welches sowohl eine graphische Darstellung als auch eine Tabelle der gerade aktuellen Zeitreihe $x'(k)$ zeigt. Beim Öffnen des Fensters wird die aktuelle Zeitreihe $x'(k)$ durch die Zuweisung der ursprünglichen Zeitreihe $x(k)$ (Abbildungsfunktion Identität) erstmals erzeugt. Die graphische Darstellung dieser aktuellen Zeitreihe $x'(k)$ kann durch Abänderung der Skalierung der Ordinate beeinflusst werden (s.u.). Die Zeitreihe $x'(k)$ kann durch die Auswahl einer bestimmten Abbildungsfunktion (s.u.) neu erzeugt werden.

`Skalierung Ordinate (Drosophila-Achse)` Auswahl der Skalierungsfunktion (linear, log, invers, exp), um die Werte $[x'(k)]$ der aktuellen Zeitreihe auf der Ordinate der Graphik im Auswertefenster darzustellen. Die Zeitreihe $x'(k)$ selbst wird nicht verändert (Werte in der nebenstehenden Tabelle bleiben gleich), es werden lediglich die Ordinatenwerte zwecks Erzeugung der graphischen Darstellung transformiert.

Abbildung auf neue Zeitreihe...: Es wird eine neue Zeitreihe $x'(k)$ aus den ursprünglichen Rohdaten $x(k)$ gebildet. Zuerst erfolgt die Auswahl der Abbildungsfunktion um die Wertepaare $[x(k+1), x(k)]$ aus der ursprünglichen Zeitreihe (Rohdaten) auf eine neue Zeitreihe $x'(k)$ abzubilden. (Optionen: $x'(k) = x(k+1) + x(k)$, $x(k+1) - x(k)$, $x(k+1)*x(k)$, oder $x(k+1)/x(k)$).

5. Aufgabenstellung

Beachten Sie, dass Ihnen im Anhang I eine Tabelle zur Verfügung steht und dass Sie für Berechnungen den Schreibtischzubehör-Rechner verwenden können.

- a) Führen Sie das Drosophila-Wachstumsexperiment durch. Analysieren Sie die Daten. Formulieren Sie eine populationsdynamische Hypothese. (Hinweis: Unterteilen Sie notfalls für die Analyse das Systemverhalten in mehrere zeitlich getrennte Abschnitte (Phasen)).

- b) Entscheiden Sie sich für einen bestimmten Modellansatz. Schreiben Sie eine Modellgleichung in allgemeiner Form (d.h. einer Form, die beispielsweise noch un spezifizierte Teile wie Modellparameter oder Gleichungsterme enthält) auf. Überlegen Sie, ob der Ansatz konsistent mit der obigen Hypothese sein kann.

- c) Spezifizieren Sie jetzt sämtliche Teile Ihrer Modellgleichung, sodass Ihr Ansatz dem beobachteten Verhalten genau entsprechen könnte. Analysieren Sie den Gleichungsansatz, indem Sie daraus eine Gesetzmässigkeit des Verhaltens der produzierbaren Zeitreihen herleiten. Überprüfen Sie die Richtigkeit Ihres Ansatzes, indem Sie die deduzierten Verhaltenseigenschaften Ihres Modelles mit den Eigenschaften der simulierten Zeitreihe vergleichen. Weichen die Verhaltenseigenschaften voneinander ab, so müssen Sie einen neuen Ansatz suchen und diesen Schritt wiederholen.

- d) Falls Sie bisher das Verhalten in mehreren getrennten zeitlichen Abschnitten (Phasen) analysiert haben, versuchen Sie nun noch, ein Gesamtmodell zu finden. Welche Umweltfaktoren kämen als mögliche Ursache für das beobachtete Systemverhalten in Frage? Formulieren Sie eine Hypothese und versuchen Sie dafür einen Modellansatz zu finden. Ist der Ansatz plausibel und konsistent mit dem durch das Programm simulierte Verhalten?

ANHANG I (für den Studenten):

Sie können für Ihre Versuchsnotizen die folgende Tabelle benutzen:

Versuche (Drosophila)		Datum:	
		Name:	
Zucht	Beschreibung Rohdaten-Graphik		
Skalierung	Skalierungseffekt	Abbildungsfkt.	Beschreibung Graphik Abbildungsfkt.
Mathematisches Modell: Gleichungsansatz			
Zucht	Beschreibung Rohdaten-Graphik		
Skalierung	Skalierungseffekt	Abbildungsfkt.	Beschreibung Graphik Abbildungsfkt.
Mathematisches Modell: Gleichungsansatz			

ANHANG II (Musterlösung):

Das Modell

Der Simulation liegt eine zeitdiskrete Variante der Modellgleichung (24) (s.a. (9)) zugrunde:

$$x(k+1) = (1 + r(u(k))) \cdot x(k) \quad (25)$$

$$\text{wobei } r(u(k)) = \begin{cases} m(u(k) - \text{ENP}) & u(k) > \text{ENP} \\ 0 & u(k) \leq \text{ENP} \end{cases} \quad (26)$$

$$\text{ENP} = 9.4 \text{ } ^\circ\text{C} \quad m = 0.0585 \text{ d}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$$

Die Daten aus Fig. 4 wurden zur Schätzung der Parameter m und ENP verwendet (z.B. dauert die Entwicklung bei $18 \text{ } ^\circ\text{C}$ 18 d, bei $25 \text{ } ^\circ\text{C}$ 11 d). Zusätzlich wurde zur Bestimmung von m eine mittlere Fekundität von 20 Eiern/Weibchen und einem Geschlechtsverhältnis von 0.5 angenommen (s.a. Pearl 1927).

$$\text{mit } u(k) = \begin{cases} T_1 & 0 \leq k \leq 4 \\ T_2 & 5 \leq k \leq 9 \\ T_3 & 10 \leq k \leq 16 \end{cases} \quad (27)$$

Im ersten Simulationslauf sind die folgenden Temperaturwerte gewählt worden: $T_1 = 20 \text{ } ^\circ\text{C}$, $T_2 = 11 \text{ } ^\circ\text{C}$, $T_3 = 15 \text{ } ^\circ\text{C}$. Alle weiteren Simulationen verwenden Temperaturregimes T_1 bis T_3 , die zufällig aus dem Bereich $10 \text{ } ^\circ\text{C}$ bis $25 \text{ } ^\circ\text{C}$, der in etwa dem linearen Bereich B (Fig. 3) entspricht, ausgewählt werden.

Die Abbildungsfunktion $x'(k) = x(k+1)/x(k)$ bzw. die Transformation \log helfen den Modellansatz (25) am raschesten zu finden. Die Abbildungsfunktion ist jedoch vorzuziehen, da sie nicht nur zeigt, dass drei Phasen exponentiellen Wachstums (für k Werte s. (27)) vorliegen, sondern weil dadurch auch gleich ein Ansatz zum quantitativen Schätzen der Modellparameter vorhanden ist. Der Student sollte durch diese Graphiken zum Schluss kommen, dass drei Phasen exponentiellen Wachstums vorliegen. Der Ansatz gemäss Gleichung (9) lautet natürlich

$$x(k+1) = (1 + r) \cdot x(k) \quad r = \text{konstant} \quad (28)$$

was leicht anhand von

$$x(k+1) / x(k) = \text{konstant} \quad (29)$$

durch den Studenten selbst überprüft werden kann. Es sollten, für jede der drei Phasen getrennt, die jeweiligen Werte von r bestimmt werden. Sie sind für den ersten Simulationslauf:

i	T_i	r_i
1	20	0.6180
2	11	0.0915
3	15	0.3255

Im weiteren sollte der Student zum Schluss kommen, dass ein Umweltfaktor variiert wird, der den Wachstumsprozess verlangsamt bzw. beschleunigt. Dieser Teil der Aufgabe ist natürlich nicht mehr eindeutig lösbar, doch wird aufgrund der Angaben im speziellen Theorieteil nahegelegt, den folgenden Ansatz zu verwenden:

$$r_i = f \cdot (T_i - \text{ENP}) \quad (29)$$

Mit Hilfe der Angaben in der Legende von Fig. 4 kann beispielsweise eine Schätzung von f vorgenommen

$$f = 0.618 / (20 - 9.4) = 0.0583 \quad (30)$$

und dadurch mittels (29) die Konsistenz sowie plausible Werte für T_1 bis T_3 errechnet werden. Bei allfälligem graphischem Aufzeichnen dieser Werte kann ebenfalls sogleich Konsistenz der Ansätze ähnlich den Gleichungen (26) und (27) mit den Resultaten festgestellt werden. Die folgende Tabelle oder Graphik kann hierbei dem Dozenten resp. den Assistenten beim Besprechen oder Betreuen der Übungen von Nutzen sein:

T_i	r_i	T_i	r_i
0	0	17	0.4431
9.4	0	18	0.5014
10	0.0350	19	0.5597
11	0.0933	20	0.6180
12	0.1516	21	0.6763
13	0.2099	22	0.7346
14	0.2682	23	0.7929
15	0.3265	24	0.8512
16	0.3848	25	0.9095

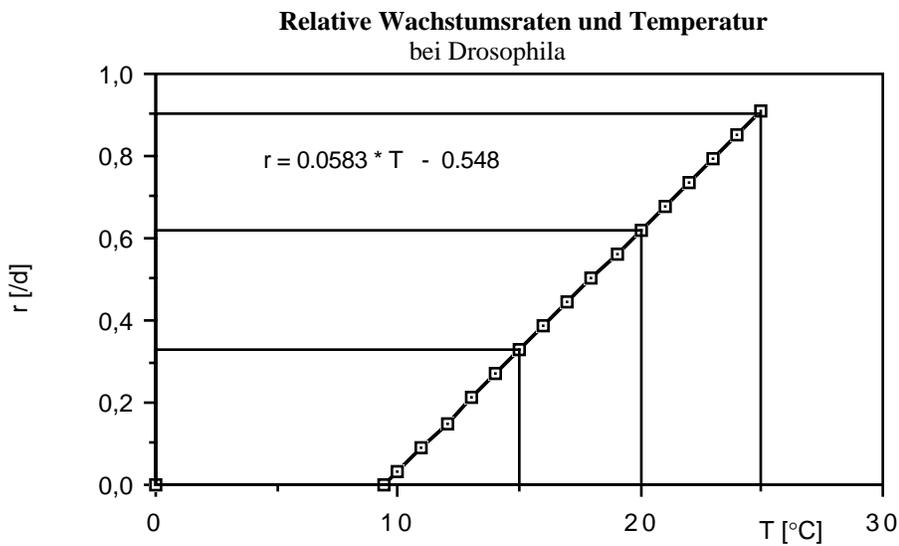


Fig. 7: Relative Wachstumsraten r einer Taufliiegenpopulation (*Drosophila melanogaster*) in Abhängigkeit der Temperatur T . ENP = 9.4 °C.

**VORABDRUCKE UND TECHNISCHE BERICHTE DES
FACHBEREICHS SYSTEMÖKOLOGIE
PREPRINTS AND TECHNICAL REPORTS OF SYSTEMS
ECOLOGY
ETH ZÜRICH**

Nr./No.

- 1 FISCHLIN, A., BLANKE, T., GYALISTRAS, D., BALTENSWEILER, M., NEMECEK, T., ROTH, O. & ULRICH, M. (1991, erw. und korr. Aufl. 1993): Unterrichtsprogramm "Weltmodell2"
- 2 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (1990): Unterrichtsprogramm "Stabilität"
- 3 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (1990): Unterrichtsprogramm "Drosophila"
- 4 ROTH, O. (1990): Maisreife - das Konzept der physiologischen Zeit
- 5 FISCHLIN, A., ROTH, O., BLANKE, T., BUGMANN, H., GYALISTRAS, D. & THOMMEN, F. (1990): Fallstudie interdisziplinäre Modellierung eines terrestrischen Ökosystems unter Einfluss des Treibhauseffektes
- 6 FISCHLIN, A. (1990): On Daisyworlds: The Reconstruction of a Model on the Gaia Hypothesis
- 7 * GYALISTRAS, D. (1990): Implementing a One-Dimensional Energy Balance Climatic Model on a Microcomputer (*out of print*)
- 8 * FISCHLIN, A., & ROTH, O., GYALISTRAS, D., ULRICH, M. UND NEMECEK, T. (1990): ModelWorks - An Interactive Simulation Environment for Personal Computers and Workstations (*out of print* → for new edition see title 14)
- 9 FISCHLIN, A. (1990): Interactive Modeling and Simulation of Environmental Systems on Workstations
- 10 ROTH, O., DERRON, J., FISCHLIN, A., NEMECEK, T. & ULRICH, M. (1992): Implementation and Parameter Adaptation of a Potato Crop Simulation Model Combined with a Soil Water Subsystem
- 11 * NEMECEK, T., FISCHLIN, A., ROTH, O. & DERRON, J. (1993): Quantifying Behaviour Sequences of Winged Aphids on Potato Plants for Virus Epidemic Models
- 12 FISCHLIN, A. (1991): Modellierung und Computersimulationen in den Umwelt-naturwissenschaften
- 13 FISCHLIN, A. & BUGMANN, H. (1992): Think Globally, Act Locally! A Small Country Case Study in Reducing Net CO₂ Emissions by Carbon Fixation Policies
- 14 FISCHLIN, A., GYALISTRAS, D., ROTH, O., ULRICH, M., THÖNY, J., NEMECEK, T., BUGMANN, H. & THOMMEN, F. (1994): ModelWorks 2.2 - An Interactive Simulation Environment for Personal Computers and Workstations
- 15 FISCHLIN, A., BUGMANN, H. & GYALISTRAS, D. (1992): Sensitivity of a Forest Ecosystem Model to Climate Parametrization Schemes
- 16 FISCHLIN, A. & BUGMANN, H. (1993): Comparing the Behaviour of Mountainous Forest Succession Models in a Changing Climate

* Out of print

- 17 GYALISTRAS, D., STORCH, H. v., FISCHLIN, A., BENISTON, M. (1994): Linking GCM-Simulated Climatic Changes to Ecosystem Models: Case Studies of Statistical Downscaling in the Alps
- 18 NEMECSEK, T., FISCHLIN, A., DERRON, J. & ROTH, O. (1993): Distance and Direction of Trivial Flights of Aphids in a Potato Field
- 19 PERRUCHOUD, D. & FISCHLIN, A. (1994): The Response of the Carbon Cycle in Undisturbed Forest Ecosystems to Climate Change: A Review of Plant-Soil Models
- 20 THÖNY, J. (1994): Practical considerations on portable Modula 2 code
- 21 THÖNY, J., FISCHLIN, A. & GYALISTRAS, D. (1994): Introducing RASS - The RAMSES Simulation Server
- 22 GYALISTRAS, D. & FISCHLIN, A. (1996): Derivation of climate change scenarios for mountainous ecosystems: A GCM-based method and the case study of Valais, Switzerland
- 23 LÖFFLER, T.J. (1996): How To Write Fast Programs
- 24 LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A., LISCHKE, H. & ULRICH, M. (1996): Benchmark Experiments on Workstations
- 25 FISCHLIN, A., LISCHKE, H. & BUGMANN, H. (1995): The Fate of Forests In a Changing Climate: Model Validation and Simulation Results From the Alps
- 26 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Calculating temperature dependence over long time periods: Derivation of methods
- 27 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Calculating temperature dependence over long time periods: A comparison of methods
- 28 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Aggregation of Individual Trees and Patches in Forest Succession Models: Capturing Variability with Height Structured Random Dispersions

Diese Berichte können bei folgender Adresse zum Selbstkostenpreis bezogen werden /
 Order any of the listed reports against costs of reproduction and minimal handling charge from
 the following address:

SYSTEMS ECOLOGY ETHZ, INSTITUTE OF TERRESTRIAL ECOLOGY
 GRABENSTRASSE 3, CH-8952 SCHLIEREN/ZÜRICH, SWITZERLAND