



**Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück**

Herausgeber: Prof. Dr. Michael Matthies

Beitrag Nr. 35

**Modellierung biologischer Invasionen mit
Reaktions-Diffusionsgleichungen**

Ba Kien Tran

Juli 2006



ISSN-Nr. 1433-3805

**Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung
der Universität Osnabrück**

ISSN 1433-3805

Herausgeber

Prof. Dr. Michael Matthies
Universität Osnabrück
Institut für Umweltsystemforschung
Artilleriestr. 34

D-49069 Osnabrück

Tel. 0541/969-2575

Fax. 0541/969-2599

E-Mail: matthies@uos.de

<http://www.usf.uni-osnabrueck.de>

© USF – Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück

Zusammenfassung

Biologische Invasionen sind weltweit ein großes ökologisches Problem. Sie sind eine der Hauptursachen für den Verlust der Biodiversität. Neben den ökologischen Schäden entstehen durch die Kontrolle und Bekämpfung biologischer Invasionen enorme Kosten.

Mit mathematischen Modellen können die zugrunde liegenden Mechanismen identifiziert und Prognosen über den Verlauf biologischer Invasionen gemacht werden. In dieser Diplomarbeit werden wichtige Reaktions-Diffusionsmodelle biologischer Invasionen vorgestellt und analysiert. Bei den Modellen von Skellam und Fisher wird ausschließlich die Ausbreitung einer invadierenden Art betrachtet. Lotka-Volterra-Modelle dagegen berücksichtigen die Wechselwirkungen der invasiven Art mit den einheimischen Arten.

Der in dieser Arbeit entwickelte Ansatz zur Beschreibung der Invasion von *Cardamine pratensis* am Urnerboden erweitert zunächst ein Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell mit Diffusion um die periodische Zufuhr von *C. pratensis*. Es werden Parameterwerte bestimmt und numerische Lösungen berechnet. Im Vergleich zu der durch Datenerhebung ermittelten von *C. × insueta* besiedelten Fläche ist die berechnete von *C. pratensis* besiedelte Fläche sehr klein. Das Modell wird daher um die Entstehung neuer Kolonien erweitert und berücksichtigt damit die Ausbreitung von *C. pratensis* über lange Distanzen (engl. long-distance dispersal). Der mit ‚long-distance dispersal‘ berechnete Flächenzuwachs ist realistischer. Statt mit einer konstanten Ausbreitungsgeschwindigkeit breitet sich *C. pratensis* mit einer in der Zeit exponentiell steigenden effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit aus.

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	vii
Tabellenverzeichnis	ix
1. Einleitung	1
2. Reaktions-Diffusionsmodelle biologischer Invasionen	5
2.1. Wachstum von Populationen	5
2.1.1. Das exponentielle Wachstum	5
2.1.2. Das logistische Wachstum	6
2.1.3. Wachstum bei interspezifischer Konkurrenz	7
2.2. Diffusive Ausbreitung von Organismen	10
2.2.1. Ficksche Diffusion	10
2.2.2. Repulsive und attraktive Diffusion	13
2.3. Reaktions-Diffusionsmodelle für eine Population	15
2.3.1. Das Skellam-Modell	15
2.3.2. Das Fisher-Modell	18
2.4. Reaktions-Diffusionsmodelle für zwei Populationen	23
2.4.1. Invasion von konkurrierenden Arten	23
2.4.2. Invasion durch einen Räuber	26
3. Invasion von <i>Cardamine pratensis</i> am Urnerboden	31
3.1. Die Hochebene Urnerboden	31
3.2. Die <i>Cardamine</i> Arten am Urnerboden	31
3.2.1. Die einheimischen <i>Cardamine</i> Arten	31
3.2.2. Die invasive <i>Cardamine pratensis</i>	33
3.3. Modell zur Ausbreitung von <i>Cardamine pratensis</i> am Urnerboden	34
3.4. Parameterbestimmung	38
3.5. Ergebnisse	40
3.6. Diskussion	46
4. Zusammenfassung	51
Literaturverzeichnis	53

A. Mathematica-Code	I
A.1. Das Fishermodell	I
A.2. Das Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodell mit Diffusion	I
B. Java-Code	III
B.1. Das Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell mit Diffusion	III
B.2. Das Modell zum Urnerboden	V

Abbildungsverzeichnis

2.1. Die Wachstumskurve für das exponentielle Wachstum	6
2.2. Die relative Wachstumsrate und die Wachstumsfunktion des logistischen Wachstums	7
2.3. Wachstumskurven für das logistische Wachstum	8
2.4. Phasendiagramme des Lotka-Volterra-Konkurrenzmodells	9
2.5. Lösungen der zweidimensionalen Diffusionsgleichung	12
2.6. Lösungen der eindimensionalen Diffusionsgleichung und der Ausbreitungsradius r^*	13
2.7. Die drei Formen der Diffusion von Organismen	14
2.8. Lösungen der eindimensionalen Skellam-Gleichung	16
2.9. Der Ausbreitungsradius r^* einer Population beim Skellam-Modell . .	17
2.10. Länge der Etablierungsphase	18
2.11. Numerische Lösungen der zweidimensionalen Fishergleichung	19
2.12. Numerische Lösungen der eindimensionalen Fishergleichung	20
2.13. Phasendiagramme des Fisher-Modells	23
2.14. Invasion durch eine konkurrierende Art	25
2.15. Phasendiagramme des Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodells	27
2.16. Numerische Lösung des Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodells mit Diffusion	28
3.1. Übersicht über den Urnerboden	32
3.2. Die <i>Cardamine</i> -Arten am Urnerboden	33
3.3. Habitate der <i>Cardamine</i> -Arten	35
3.4. Pseudocode des numerischen Lösungsverfahrens mit ‚long distance dispersal‘	38
3.5. Die periodische Zufuhr von <i>Cardamine pratensis</i>	40
3.6. Die Anfangsbedingungen	41
3.7. Ausbreitung der <i>Cardamine</i> Arten mit reiner Diffusion	41
3.8. Schnitte durch die Abbildung 3.7	42
3.9. Die durch numerische Simulation bestimmte von <i>C. pratensis</i> (N_2) mit reiner Diffusion besiedelte Fläche und die theoretisch besiedelte Fläche	43
3.10. Ausbreitung der <i>Cardamine</i> Arten mit ‚long-distance dispersal‘ nach 50, 75 und 100 Jahren	44

3.11. Populationsdichte von <i>C. pratensis</i> mit ‚long-distance dispersal‘ nach 50, 75 und 100 Jahren	44
3.12. Populationsdichte von <i>C. pratensis</i> im gesamten Modellareal nach 100 Jahren	45
3.13. In dem jeweiligen Jahr durch ‚long-distance dispersal‘ neu entstehende Kolonien	45
3.14. Die von <i>C. pratensis</i> mit ‚long-distance dispersal‘ besiedelte Fläche .	46
3.15. Schematische Darstellung der Berechnung der effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit mit ‚long-distance dispersal‘	47
3.16. Effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit von <i>C. pratensis</i> mit ‚long-distance dispersal‘	48
3.17. Die von <i>C. pratensis</i> besiedelten Flächen nach 100 Jahren aus den numerischen Simulationen mit verschiedenen λ -Werten	49

Tabellenverzeichnis

1.1. Der Weltwarenhandel in Milliarden U.S. Dollar	2
3.1. Anzahl der Inluoreszenzen der <i>Cardamine pratensis</i> Populationen aus den Jahren 1998, 2002 und 2003	34

1. Einleitung

Mit biologischer Invasion wird im Allgemeinen die Einwanderung und Ausbreitung von Arten außerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete bezeichnet. Neben dem Begriff der Invasion gibt es in der Ökologie auch die Begriffe Kolonisierung und Sukzession, denen ähnliche Bedeutung beigemessen wird. Unter Kolonisierung wird die „Neubesiedlung eines Areals (z. B. einer Insel) durch Angehörige einer Population“ verstanden (Schaefer 1992, S. 166). Die Sukzession bezeichnet die „gerichtete Veränderung der Artenzusammensetzung/Individuenzahlen an einem Ort in der Zeitachse“ (Kratochwil u. Schwabe 2001, S. 509).

Die Besonderheit einer biologischen Invasion, im Vergleich zu den anderen beiden Ereignissen, liegt in der ökologischen Fremdheit der invadierenden Art (Heger 2004, S. 5f). Sie ist nicht an die Bedingungen des neuen Lebensraums angepasst und einheimischen Arten des Gebietes vorher nie begegnet. Dies ist nur damit zu begründen, dass sie „eine evolutionär relevante Zeitspanne außerhalb dieses Gebiets verbreitet war“ (Heger 2004, S. 8). Zur Abgrenzung einer biologischen Invasion gegenüber der Kolonisierung und Sukzession wird bei Heger (2004, S. 12) und Kowarik (2003, S. 13) die Überwindung einer Ausbreitungsbarriere vorausgesetzt. Mit Ausbreitungsbarriere wird ein Gebiet bezeichnet, das nur mit einer Wahrscheinlichkeit, die gegen Null geht, überwunden werden kann.

Kolonisation, Sukzession und biologische Invasion sind natürliche Prozesse. Alle Organismen haben das Bestreben sich fortzupflanzen und auszubreiten. Sie erreichen neue Gebiete aus eigener Kraft oder werden vom Wind, Wasser oder durch andere Organismen verschleppt. Die Ausbreitung und Besiedlung neuer Gebiete war aber immer nur begrenzt möglich, da es geographisch unüberwindbare Barrieren gab. Zum Beispiel verhindern die Ozeane den interkontinentalen Artenaustausch. Diese geographische Isolation war wichtig für die Entstehung der Arten. Der Mensch hat diese natürliche Barrieren in kürzester Zeit überwindbar gemacht. Er transportiert Organismen in Schiffen und Flugzeugen über diese Barrieren hinweg. In manchen Fällen hat der Mensch geographische Barrieren ganz beseitigt, wie zum Beispiel durch den Bau des Suezkanals. Dadurch wurde das Mittelmeer wieder mit dem Roten Meer verbunden. Die Wanderung der Organismen vom Roten Meer in das Mittelmeer heißt ‚Lessepsian Migration‘ benannt nach dem Erbauer des Suezkanals Ferdinand De Lesseps (Por 1978). Durch den Suezkanal sind über dreihundert Arten in das Mittelmeer eingewandert (Kowarik 2003, S. 25).

Der Mensch verschleppt, seitdem er überregional handelt, beabsichtigt oder unbeabsichtigt Organismen. Aber erst ab dem Jahr 1492, in dem Kolumbus Amerika ent-

Tabelle 1.1.: Der Weltwarenhandel in Milliarden U.S. Dollar für die Jahre 1948, 1953, 1963, 1973, 1983, 1993, 2003 und 2004 (nach World Trade Organisation 2005, S. 32).

	1948	1953	1963	1973	1983	1993	2003	2004
Import	66	84	163	589	1881	3768	7623	9250
Export	58	84	157	579	1838	3670	7342	8907

deckte, ist die Verbreitung von Organismen durch den Menschen stark angestiegen. Daher werden die durch den Menschen eingeschleppten Arten in Archäophyten/Archäozoen und Neophyten/Neozoen eingeteilt (Kratochwil u. Schwabe 2001, S. 580). Die Archäophyten/Archäozoen wurden vor der Entdeckung Amerikas eingeschleppt und Neophyten/Neozoen danach. Heutzutage ist die Zahl der biologischen Invasionen so hoch, dass sie eine Hauptursache für das Aussterben der Arten ist (Clavero u. García-Berthou 2005).

Der Mensch bringt beabsichtigt Agrarpflanzen und Nutztiere in neue Gebiete. Ein bekanntes Beispiel für die Einschleppung eines Nutztieres ist die Kaninchenplage in Australien. Das Europäische Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) wurde zur Fleisch- und Fellgewinnung von den Siedlern nach Australien gebracht. 24 Kaninchen sind als Jagdwild im Jahr 1859 ausgesetzt worden. Sie hatten keine natürlichen Feinde und vermehrten sich stark. Dabei breitete sich die Population mit einer enormen Geschwindigkeit von mehr als 100 km pro Jahr aus. Der verursachte Schaden in der Landwirtschaft beträgt immer noch mindestens 200 Millionen Australische Dollar pro Jahr (vgl. Bomford u. Hart 2002, S. 29f).

Viele Arten werden aber auch als Zierpflanzen und Haustiere mitgebracht. Das Indische Springkraut (*Impatiens glandulifera*) ist ein Beispiel für die Invasion einer Zierpflanze. Die Pflanze kam 1839 als Gartenpflanze aus dem Himalaya nach England (Willis u. Hulme 2002, S. 531). Sie verwilderte und ist nun in ganz Europa zu finden. In der Tschechischen Republik besiedelt *I. glandulifera* über die Hälfte der Flussufer und überwuchert durch ihre Größe die einheimischen Uferpflanzen. Mit einer Wuchshöhe bis zu 2 m ist sie die größte einjährige Pflanze in Europa. Außerdem verdrängt sie einheimischen Pflanzen, weil sie von Blütenbestäubern wegen der hohen Nektarproduktion bevorzugt wird (vgl. Chittka u. Schirckem 2001, S. 653).

Die meisten Arten werden jedoch wahrscheinlich unbeabsichtigt verschleppt. Durch den globalen Handel und Verkehr reisen Pflanzen und Tiere als blinde Passagiere um die ganze Welt. In der Tabelle 1.1 ist der weltweite Import und Export von 1948 bis 2004 aufgelistet. Der weltweite Handel ist seit 1948 ständig gestiegen. In den letzten zwanzig Jahren hat er sich fast verfünffacht.

Der größte Teil des weltweiten Gütertransports erfolgt durch den Schiffsverkehr.

Schon zu Beginn der Schifffahrt wurden Organismen verschleppt (Petersen u. a. 1992, S. 679). Durch Wikinger gelangte die Sandklaffmuschel (*Mya arenaria*) aus Nordamerika in das Wattenmeer. Organismen werden mit der Fracht, dem Ballast oder als Aufwuchs auf dem Schiffsrumpf transportiert. Eine große Rolle spielt hierbei der Ballast. Früher wurden Sand und Kies, seit 1880 vorwiegend Wasser, als Ballastmaterial verwendet. Im Ballastwasser der Schiffe können die verschiedensten maritimen Organismen überleben (Carlton u. Geller 1993, S. 79f).

Für Deutschland konnte bei 916 nicht einheimischen Pflanzenarten die Einwanderungsweise bestimmt werden (vgl. Kühn u. Klotz 2002, S. 53). Von den nicht einheimischen Pflanzenarten sind ca. 27.1% als Saatgut-, Transport- oder sonstige Begleiter eingeschleppt worden. Etwa 13.1% sind spontane Arten¹, die durch die Ackerkultur des Menschen gefördert wurden. Spontane Arten ohne Förderung durch den Ackerbau betragen 4%. Absichtlich wurden ca. 21.4% als Nutzpflanzen und ca. 28.5% als Zierpflanzen in Deutschland eingeführt. Es wurden also fast die Hälfte aller nicht einheimischen Pflanzenarten in Deutschland absichtlich eingeführt. Bei den restlichen 5.8% ist die Art der Einwanderung unbekannt.

Wie bereits an Beispielen verdeutlicht wurde, verursachen biologische Invasionen neben den ökologischen Schäden enorme wirtschaftliche Schäden. Allein die jährlichen Kosten durch die zwanzig wichtigsten biologischen Invasoren in Deutschland werden auf ca. 167 Millionen Euro geschätzt (Reinhardt u. a. 2003, S. 242). Zur Prävention und Kontrolle von biologischen Invasionen ist es wichtig die zugrunde liegenden Mechanismen zu verstehen. Mathematische Modelle helfen diese Mechanismen zu identifizieren und mit ihnen können Prognosen über den Verlauf einer biologischen Invasion gemacht werden. Ziel der Arbeit ist es, wichtige Reaktion-Diffusionsmodelle biologischer Invasionen vorzustellen und zu analysieren. Mit den gewonnenen Erkenntnissen soll die Invasion von *Cardamine pratensis* am Urnerboden modelliert werden.

¹Als spontane Arten werden Arten bezeichnet, die aus eigener Kraft eingewandert sind.

2. Reaktions-Diffusionsmodelle biologischer Invasionen

2.1. Wachstum von Populationen

2.1.1. Das exponentielle Wachstum

Das grundlegende Modell für Populationswachstum ist das exponentielle Wachstumsmodell. Malthus (1798) hat damit das Wachstum der Weltbevölkerung modelliert. Die zeitkontinuierliche Entwicklung einer Population wird als Differentialgleichung

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \quad \text{mit } N(t_0) = N_0 \quad (2.1)$$

und konstanter Wachstumsrate r beschrieben. Dabei ist $N(t)$ die Populationsdichte zur Zeit t . Die Wachstumsrate r kann auch als Differenz von Geburts- und Sterberate $r = b - m$ interpretiert werden. Die Einheit für die

Populationsdichte ist	$[N(t)] = \frac{\text{Anzahl}}{\text{Fläche oder Volumen}}$
und für die Wachstumsrate	$[r] = \frac{1}{\text{Zeit}}$

Die Lösung dieser Differentialgleichung ist die exponentielle Wachstumsfunktion

$$N(t) = N_0 e^{r(t-t_0)}. \quad (2.2)$$

In Abbildung 2.1 ist die exponentielle Wachstumsfunktion für positive r skizziert. Die Populationsdichte steigt exponentiell und sie verdoppelt sich nach der Zeitperiode T_2 . Die Verdopplungszeit T_2 wird durch den Ansatz

$$N(T_2) = 2N_0 \Rightarrow N_0 e^{r(T_2-t_0)} = 2N_0 \quad \Leftrightarrow \quad T_2 = \frac{\ln 2}{r} + t_0. \quad (2.3)$$

bestimmt. Sie ist konstant, d. h. es gibt keine Grenze für das Wachstum der Population.

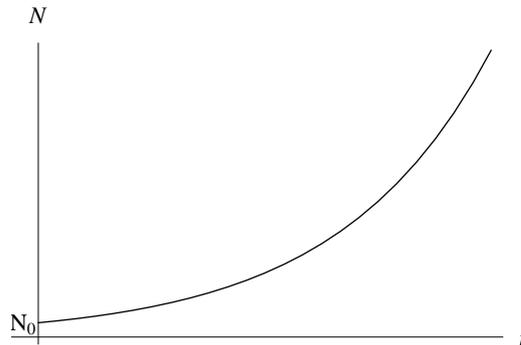


Abbildung 2.1.: Die Wachstumskurve für das exponentielle Wachstum

2.1.2. Das logistische Wachstum

Die Annahme, dass die Wachstumsrate r beim exponentiellen Wachstum konstant ist, setzt gleichbleibende Umweltbedingungen voraus. Dies ist bei Populationen in natürlichen Systemen nicht realistisch, da die Organismen selbst ihre Umwelt verändern. Vor allem nimmt bei steigender Populationsdichte die Konkurrenz zwischen den Individuen zu. Sie konkurrieren z. B. um Nahrung oder Lebensraum. Um diesen Effekt zu berücksichtigen, wird ein zusätzlicher Term der exponentiellen Gleichung hinzugefügt, der eine erhöhte Sterblichkeit bei steigender Populationsdichte beschreibt:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_m N - cN^2 = (r_m - cN)N \quad \text{mit } N(t_0) = N_0 \quad (2.4)$$

und $c > 0$. Diese Gleichung wird logistische Gleichung genannt (Verhulst 1838). Der Parameter r_m ist die intrinsische Wachstumsrate, die wie beim exponentiellen Wachstum auch als Differenz von Geburten- und Sterberate $r_m = b - m$ interpretiert werden kann. Der Parameter c ist der intraspezifische Konkurrenzkoeffizient, der die Auswirkungen beim Zusammentreffen der Individuen der gleichen Art gewichtet. Die relative Wachstumsrate $r(N) = (r_m - cN)$ beschreibt das Wachstum pro Kopf. Sie ist in Abbildung 2.2(a) skizziert. Sie nimmt linear mit zunehmender Populationsdichte ab. Der maximale Wert von $r(N)$ ist die intrinsische Wachstumsrate r_m .

Mit $K = \frac{r_m}{c}$ kann die logistische Gleichung auch in der Form geschrieben werden:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_m \left(1 - \frac{N}{K}\right) N = f(N) \quad \text{mit } N(t_0) = N_0. \quad (2.5)$$

Der Parameter K wird Kapazität oder Tragfähigkeit genannt. Die Wachstumsfunktion $f(N)$ ist in der Abbildung 2.2(b) skizziert. Für mittlere Populationsdichte ist die Zunahme der Population am größten.

Die Lösung dieser Bernoulli-Differentialgleichung lautet:

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-r_m(t-t_0)}}. \quad (2.6)$$

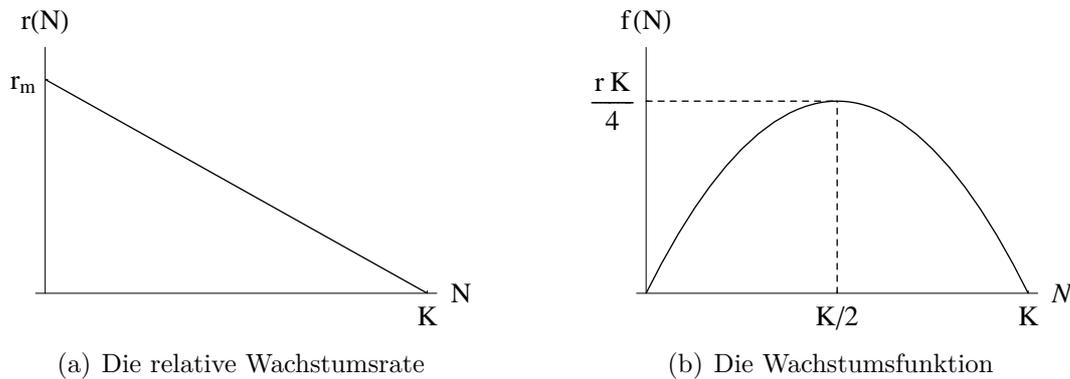


Abbildung 2.2.: (a) Die relative Wachstumsrate $r(N)$ und (b) die Wachstumsfunktion $f(N)$ des logistischen Wachstums. Die relative Wachstumsrate nimmt linear mit zunehmender Populationsdichte ab. Bei mittlerer Populationsdichte ist der Wachstum am stärksten.

Sie ist in der Abbildung 2.3 dargestellt. Kleine Anfangspopulationen wachsen zunächst exponentiell an und streben dann asymptotisch gegen den Grenzwert K . Bei einer Überbevölkerung mit $N > K$ strebt die Populationsdichte $N(t)$ auch gegen die Kapazität K , da die relative Wachstumsrate $r(N) < 0$ ist.

Bei $N_0^S = 0$ und $N_K^S = K$ ist die relative Wachstumsrate $r(N) = 0$. Somit liegen für N_0^S und N_K^S stationäre Lösungen vor. Da $f'(N_0^S) = r_m$ und $f'(N_K^S) = -r_m$, ist N_0^S eine instabile und N_K^S eine stabile stationäre Lösung.

2.1.3. Wachstum bei interspezifischer Konkurrenz

Um die Konkurrenz zweier Arten um gleiche Ressourcen (z. B. Nahrung und Lebensraum) zu modellieren, haben Lotka und Volterra das Modell für die intraspezifische Konkurrenz (2.4) erweitert. Dazu wurde der logistischen Gleichung ein Term für interspezifische Konkurrenz hinzugefügt:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - c_{11} N_1^2 - c_{12} N_1 N_2 = r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{c_{12}}{r_1} N_2 \right) N_1, \quad (2.7a)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - c_{22} N_2^2 - c_{21} N_1 N_2 = r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - \frac{c_{21}}{r_2} N_1 \right) N_2, \quad (2.7b)$$

mit den Anfangsbedingungen $N_1(t_0) = N_{1,0}$ und $N_2(t_0) = N_{2,0}$. N_1 und N_2 sind die Populationsdichten der jeweiligen Art, r_1/r_2 die intrinsischen Wachstumsraten, c_{11}/c_{22} die intraspezifischen Konkurrenzkoeffizienten und c_{12}/c_{21} die interspezifischen Konkurrenzkoeffizienten. Die Kapazitäten der jeweiligen Art sind durch $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}}$ und $K_2 = \frac{r_2}{c_{22}}$ gegeben. Die Sterblichkeit durch interspezifische Konkurrenz nimmt zu, je häufiger sich die Individuen der beiden Arten treffen.

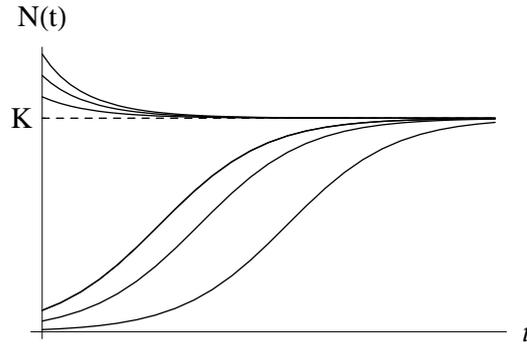


Abbildung 2.3.: Wachstumskurven für das logistische Wachstum mit verschiedenen Anfangsbedingungen

Zur qualitativen Analyse des Systems sind die Nullklinen im Phasenraum (N_1, N_2) in den Abbildungen 2.4 aufgetragen. Die Nullklinen für die erste Art sind

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad N_1 = 0 \text{ und } N_1 = K_1 - \frac{c_{12}}{c_{11}}N_2, \quad (2.8a)$$

und für die zweite Art

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad N_2 = 0 \text{ und } N_2 = K_2 - \frac{c_{21}}{c_{22}}N_1. \quad (2.8b)$$

Die Schnittpunkte der Nullklinen sind die vier stationären Lösungen:

$$S_0 = (0, 0), S_1 = (K_1, 0), S_2 = (0, K_2) \quad (2.9)$$

$$\text{und } S_3 = \left(\frac{r_1 c_{22} - r_2 c_{12}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}}, \frac{r_2 c_{11} - r_1 c_{21}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}} \right).$$

Für die Nullklinen $N_1 = K_1 - \frac{c_{12}}{c_{11}}N_2$ und $N_2 = K_2 - \frac{c_{21}}{c_{22}}N_1$ ergeben sich abhängig von den Parametern $r_1, r_2, c_{11}, c_{22}, c_{12}$ und c_{21} vier verschiedene Fälle für ihre Lage:

$$1. \text{ Fall: } K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} > \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} > K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.10a)$$

$$2. \text{ Fall: } K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} < K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.10b)$$

$$3. \text{ Fall: } K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} > \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} < K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.10c)$$

$$4. \text{ Fall: } K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} > K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.10d)$$

In der Abbildung 2.4(a) ist der erste Fall dargestellt. Alle Trajektorien führen zum stationären Punkt S_1 . Somit überlebt immer nur die erste Art N_1 und die zweite Art

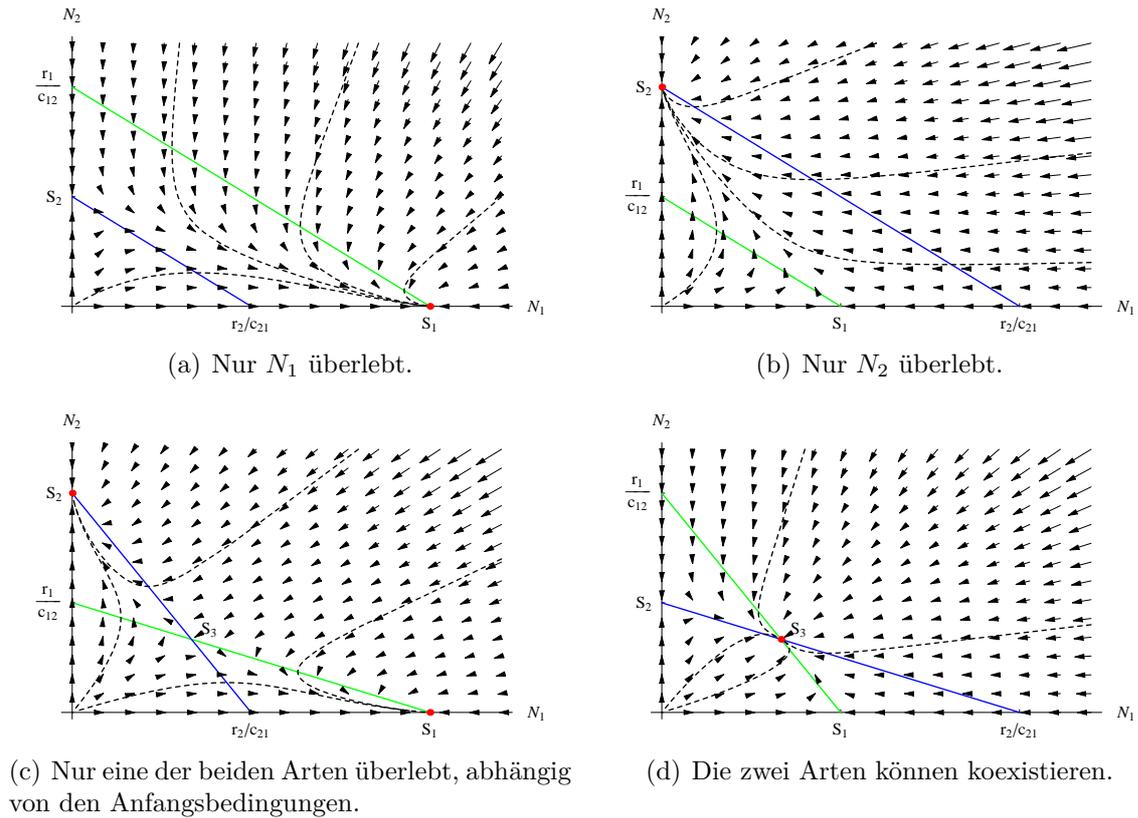


Abbildung 2.4.: Phasendiagramme des Lotka-Volterra-Konkurrenzmodells mit Richtungsfeld, Nullklinen und einigen Trajektorien. Die Nullkline (2.8a) wird durch den grünen Graph dargestellt und (2.8b) durch den blauen Graph. Durch die gestrichelten Linien werden Trajektorien skizziert.

N_2 stirbt aus. Im zweiten Fall ist die Situation genau umgekehrt (Abbildung 2.4(b)). Die Trajektorien verlaufen in den stationären Punkt S_2 und die erste Art N_1 stirbt aus. Im dritten Fall ist es nicht eindeutig, welche Art überlebt (Abbildung 2.4(c)). Abhängig von den Anfangsbedingungen laufen die Trajektorien auf den stationären Punkt S_1 oder S_2 zu. Es überlebt dadurch immer nur eine Spezies. Eine Koexistenz der beiden Arten ist nur im letzten Fall möglich (Abbildung 2.4(d)). Dort verlaufen alle Trajektorien in den stationären Punkt S_3 .

Zur linearen Stabilitätsanalyse der stationären Punkte wird die Jakobi-Matrix gebildet:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 - 2c_{11}N_1 - c_{12}N_2 & c_{21}N_2 \\ c_{12}N_1 & r_2 - 2c_{22}N_2 - c_{21}N_1 \end{pmatrix}. \quad (2.11)$$

Für den stationären Punkt $S_0 = (0, 0)$ sind die Eigenwerte der Jakobi-Matrix $\lambda_1 = r_1$ und $\lambda_2 = r_2$. Somit liegt bei S_0 ein instabiler Knoten vor. Die Eigenwerte für $S_1 = (K_1, 0)$ sind $\lambda_1 = -r_1$ und $\lambda_2 = \frac{c_{11}r_2 - c_{21}r_1}{c_{11}}$. Damit ist S_1 ein stabiler Knoten für $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} > \frac{r_2}{c_{21}}$, andernfalls liegt ein Sattelpunkt vor. Für $S_2 = (0, K_2)$ betragen die Eigenwerte $\lambda_1 = -r_2$ und $\lambda_2 = \frac{c_{22}r_1 - c_{12}r_2}{c_{22}}$. Somit ist S_2 für $\frac{r_1}{c_{12}} < K_2 = \frac{r_2}{c_{22}}$ ein stabiler Knoten, sonst ein Sattelpunkt.

Zur Verdeutlichung der Stabilität des stationären Punktes S_3 ist es einfacher die Phasendiagramme 2.4 zu betrachten. S_3 liegt nur in den Abbildungen 2.4(c) und 2.4(d) im ersten Quadranten. Es ist zu erkennen, dass S_3 in der Abbildung 2.4(c) ein Sattelpunkt und in 2.4(d) ein stabiler Knoten ist. S_3 ist damit ein Sattelpunkt für $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} > \frac{r_2}{c_{21}}$ und $\frac{r_1}{c_{12}} < K_2 = \frac{r_2}{c_{22}}$. Für $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}}$ und $\frac{r_1}{c_{12}} > K_2 = \frac{r_2}{c_{22}}$ ist S_3 ein stabiler Knoten.

2.2. Diffusive Ausbreitung von Organismen

2.2.1. Ficksche Diffusion

Die Bewegung von Organismen im Raum kann mit Hilfe der Fickschen Diffusion beschrieben werden (Murray 1998a, S. 395ff). Die Ficksche Diffusion wird dabei als Zufallsbewegung (engl. random walk) von Organismen interpretiert. Nach dem ersten Fickschen Gesetz ist der Diffusionsfluss J proportional zum Konzentrationsgradienten. Daher gilt im eindimensionalen Fall:

$$J = -D \frac{\partial N}{\partial x}. \quad (2.12)$$

Dabei ist N die Konzentration eines Stoffes oder die Populationsdichte einer Spezies und D der Diffusionskoeffizient. Die Änderung der Populationsdichte mit der Zeit ist somit

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D \frac{\partial N}{\partial x} \right). \quad (2.13)$$

Im weiteren wird angenommen, dass der Diffusionskoeffizient D konstant ist. Für die Diffusionsgleichung (2.13) folgt daraus:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}. \quad (2.14)$$

Bei Populationen ist zumeist der zweidimensionale Fall von Bedeutung. Für zwei Raumdimensionen lautet die Diffusionsgleichung:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) \quad (2.15)$$

Diese parabolische partielle Differentialgleichung kann mit den folgenden Anfangs- und Randbedingungen analytisch gelöst werden. Wenn die Organismen zur Zeit $t = 0$ am Ursprung $(x, y) = (0, 0)$ konzentriert sind, lautet die Anfangsbedingung:

$$N(x, y, 0) = N_0 \delta(x, y) \quad (2.16)$$

mit der Dirac Delta-Funktion

$$\delta(x, y) = \begin{cases} \infty & \text{für } (x, y) = (0, 0), \\ 0 & \text{sonst.} \end{cases} \quad (2.17)$$

Für einen räumlich unendlich Bereich und den Dirichlet-Randbedingungen

$$N(\pm\infty, y, t) = 0 \quad \text{und} \quad N(x, \pm\infty, t) = 0 \quad (2.18)$$

lautet die Lösung:

$$N(x, y, t) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp\left(-\frac{x^2 + y^2}{4Dt}\right). \quad (2.19)$$

Diese Funktion ist für alle $t > 0$ eine zweidimensionale Normalverteilung. In der Abbildung 2.5(a) ist $N(x, y, 0, 01)$ mit $D = 1$ dargestellt. Abbildung 2.5(b) zeigt das System zu einem späteren Zeitpunkt $t = 0.02$. Man kann erkennen, dass sich die Organismen mit der Zeit radial ausbreiten. Die für eine Normalverteilung typische ‚Glocke‘ flacht mit der Zeit ab und dehnt sich radial aus. Deshalb kann die Lösung (2.19) mit dem radialen Abstand vom Ursprung $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ in der folgenden Form geschrieben werden:

$$N(r, t) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp\left(-\frac{r^2}{4Dt}\right). \quad (2.20)$$

In der Abbildung 2.6(a) ist diese Verteilung für verschiedenen Zeiten t dargestellt.

Zusätzlich ist ein Schwellwert N^* eingezeichnet. In der Praxis wurde häufig fälschlicher Weise angenommen, dass eine Art mit einer Populationsdichte unter diesem Schwellwert in einem Gebiet ausgestorben ist. Dabei ist die Populationsdichte der

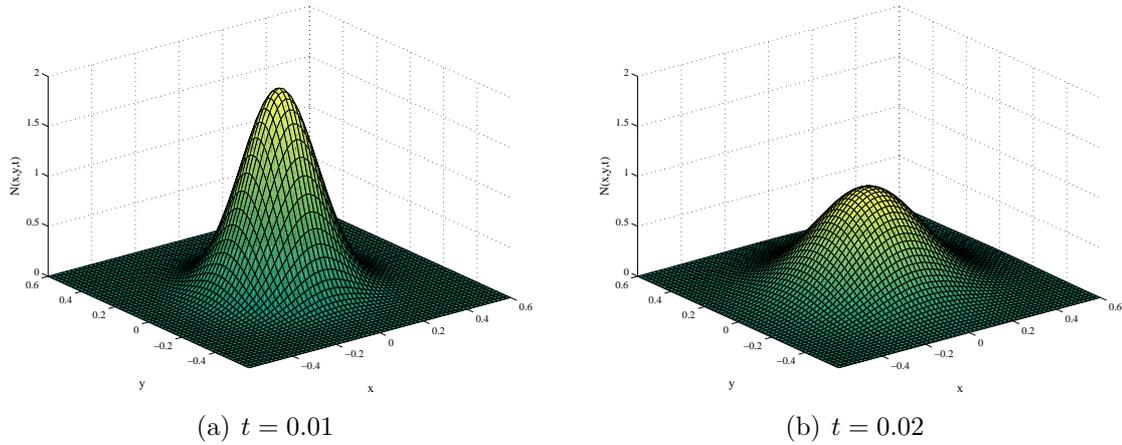


Abbildung 2.5.: Lösung der zweidimensionalen Diffusionsgleichung für $D = 1$, (a) $t = 0.01$ und (b) $t = 0.02$.

Art nur so gering, dass keine Organismen auffindbar sind. Mit N^* wird dieser Grenzwert bezeichnet, über den in der Realität Organismen der Population auffindbar sind (Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 38). Aus diesem Schwellwert lässt sich der Radius r^* für die Ausbreitung der Population im Raum bestimmen. Ab dem Radius r^* wird der Schwellwert N^* unterschritten. Wird in der Gleichung (2.20) $N(r, t) = N^*$ und $r = r^*$ gesetzt, führt dies zu der Gleichung für die Ausbreitung der Population im Raum:

$$r^* = 2\sqrt{Dt} \sqrt{\ln \frac{N_0}{4\pi DN^*t}} \quad (2.21)$$

In der Abbildung 2.6(b) ist der Ausbreitungsradius r^* über die Zeit t aufgetragen.

Abschätzung des Diffusionskoeffizientens

Für die Verteilung $N(r, t)$ kann der mittlere Radius und der mittlere quadratische Radius berechnet werden:

$$\langle r \rangle = \frac{1}{N_0} \int_0^\infty r N(r, t) 2\pi r dr = \sqrt{\pi Dt}, \quad (2.22a)$$

$$\langle r^2 \rangle = \frac{1}{N_0} \int_0^\infty r^2 N(r, t) 2\pi r dr = 4Dt. \quad (2.22b)$$

Daraus ergeben sich die Formeln zur Berechnung des Diffusionskoeffizienten:

$$D = \frac{\langle r \rangle^2}{\pi t}, \quad (2.23a)$$

$$D = \frac{\langle r^2 \rangle}{4t}. \quad (2.23b)$$

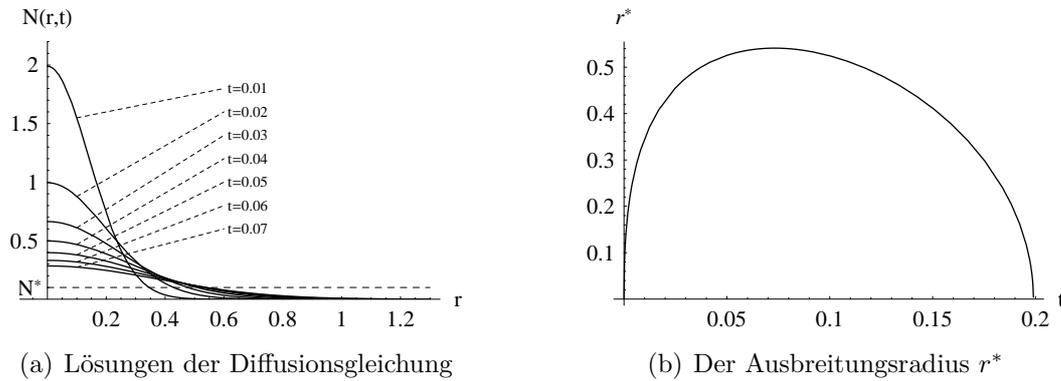


Abbildung 2.6.: (a) Lösungen der eindimensionalen Diffusionsgleichung $N(r, t)$ mit $D = 1$ und (b) der Ausbreitungsradius r^* über die Zeit t . Ab dem Radius r^* wird der Schwellwert N^* unterschritten.

Die Diffusionsgleichung (2.15) kann auch für die Zufallsbewegung eines einzelnen Individuums betrachtet werden. $N(x, y, t)$ ist dabei nicht mehr die Populationsdichte, sondern die Dichtefunktion für die Wahrscheinlichkeit, dass das Individuum zur Zeit t am Ort (x, y) ist. Dabei bezeichnet $\langle r \rangle$ den mittleren Abstand eines Individuums vom Ursprung und $\langle r^2 \rangle$ die ‚mittlere quadratische Verschiebung‘ des Individuums (vgl. Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 37ff).

Die Werte $\langle r \rangle$ und $\langle r^2 \rangle$ können für Tiere experimentell bestimmt werden. Bei größeren Tieren ist es möglich, die Werte durch direkte Beobachtung zu ermitteln. Bei kleinen Tieren kann die Fang-Wiederfang-Methode verwendet werden. Zur Abschätzung von $\langle r \rangle$, als Mittelwert der Entfernungen vom Ort der Freilassung, dient dann folgende Beziehung:

$$\langle r \rangle = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i \quad (2.24)$$

Dabei ist n die Gesamtanzahl der wieder eingefangenen Organismen und d_i die Entfernung des i -ten Organismus vom Ort der Freilassung. Wenn t_r die vergangene Zeit seit der Freilassung bezeichnet, folgt aus den Gleichungen (2.23a) und (2.24) die Abschätzung für den Diffusionskoeffizienten:

$$D = \frac{\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i\right)^2}{\pi t_r}. \quad (2.25)$$

2.2.2. Repulsive und attraktive Diffusion

Im letzten Kapitel wurde die Bewegung der Organismen mit der Fickschen Diffusion als Zufallsbewegung interpretiert. Zufallsbewegung tritt zumeist nur bei sehr einfachen Organismen wie z. B. Pollen, Sporen und Plankton auf. Bei höheren Lebewesen

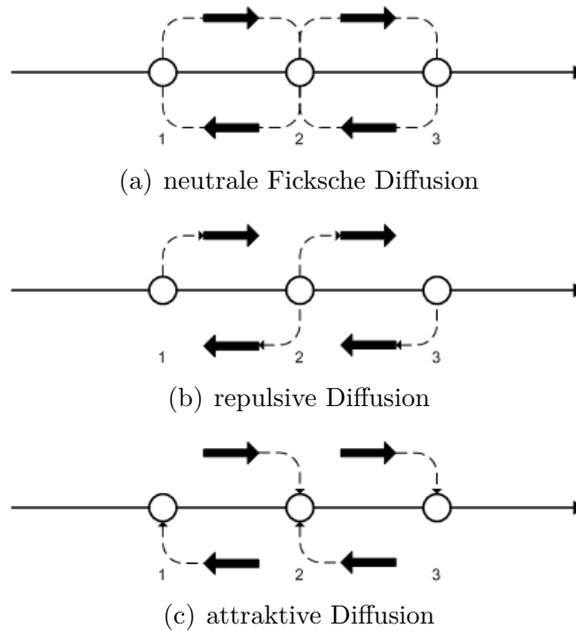


Abbildung 2.7.: Die drei Formen der Diffusion von Organismen. (a) Bei der neutralen Fickschen Diffusion ist die Übergangswahrscheinlichkeit zwischen zwei Punkten von den mittleren Bedingungen zwischen beiden Punkten abhängig. (b) Die Übergangswahrscheinlichkeit bei der repulsiven Diffusion ist ausschließlich von den Bedingungen am Ausgangspunkt und (c) bei der attraktiven Diffusion ausschließlich von den Bedingungen am Zielpunkt abhängig. Die dicken Pfeile zeigen die Richtung der Bewegung des Organismus. Die gestrichelten Pfeile stellen die Repulsion oder Attraktion dar (nach Okubo 1980, S. 86).

ist Bewegung von vielen Faktoren abhängig. Skellam (1973, S. 72f) unterscheidet zwischen der normalen Fickschen, der repulsiven und der attraktiven Diffusion. Bei der repulsiven Diffusion ist die Bewegung der Organismen von den Bedingungen am Ausgangspunkt abhängig, bei der attraktiven Diffusion von den Bedingungen im Zielgebiet und bei der Fickschen Diffusion gleichermaßen von den Bedingungen am Ausgangs- und Zielpunkt (Abbildung 2.7).

Die Berücksichtigung der Repulsion/Attraktion erfordert eine Verwendung von nicht-konstanten Diffusionskoeffizienten. Der Diffusionsfluss J für die repulsive Diffusion in einer Dimension mit einem orts- und dichteabhängigen Diffusionskoeffizient $D = D(x, N)$ lautet:

$$J = -\frac{\partial}{\partial x} (D(x, N)N(x, t)) = -\frac{\partial D}{\partial x} N - D \frac{\partial N}{\partial x} \quad (2.26)$$

(Okubo 1980, S. 84). Aus dem Fluss (2.26) folgt die Diffusionsgleichung

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} (D(x, N)N(x, t)). \quad (2.27)$$

Im Fall der attraktiven Diffusion hängt die Bewegung der Organismen von den Bedingungen im Zielgebiet ab. Dies ist in der Abbildung 2.7(c) skizziert. Für die attraktive Diffusion lautet der Diffusionsfluss:

$$J = -D^2(x, N) \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{N(x, t)}{D(x, N)} \right) = \frac{\partial D}{\partial x} N - D \frac{\partial N}{\partial x} \quad (2.28)$$

(Okubo 1980, S. 85). Aus dem Diffusionsfluss (2.28) folgt die Diffusionsgleichung

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D^2(x, N) \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{N(x, t)}{D(x, N)} \right) \right). \quad (2.29)$$

Daher besteht die attraktive Diffusion aus der Fickschen Diffusion mit einer zusätzlichen Advektion in Richtung steigenden D bzw. in Richtung steigender Attraktion und die repulsive Diffusion mit einer Advektion in sinkender Repulsion. Die Ursache für die Attraktivität bzw. Repulsivität eines Ortes könnte z. B. eine hohe/niedrige Populationsdichte, Nahrungsangebot oder Botenstoffkonzentration sein.

In einem geschlossenen System führt die normale Ficksche Diffusion (2.13) zu einer konstanten Populationsdichte $N(x, t) \rightarrow c$ (Skellam 1973, S. 72f). Die repulsive Diffusion (2.29) führt zu $N(x, t) \rightarrow c/D$, so dass die Populationsdichte an Orten hoher Repulsion niedrig ist. Die attraktive Diffusion dagegen führt zu $N(x, t) \rightarrow c \cdot D$, d. h. die Organismen sammeln sich an attraktiven Orten. In der Realität trifft eine Kombination aus repulsiver und attraktiver Diffusion die Bewegungen der Organismen wohl am ehesten.

Modelle mit attraktive/repulsive Diffusion werden vorwiegend zur Modellierung von Schwarmdynamik der Insekten und Fischen und Herdendynamik der Tiere verwendet. Zahlreiche Beispiele werden von Okubo u. Levin (2001) vorgestellt.

2.3. Reaktions-Diffusionsmodelle für eine Population

2.3.1. Das Skellam-Modell

In dem Kapitel 2.1 und 2.2 wurden die Wachstums- und Verbreitungsprozesse der Populationen getrennt betrachtet. Die räumliche Ausbreitung einer invadierenden Spezies kann als Kombination dieser beiden Prozesse beschrieben werden. Skellam (1951) analysierte das einfachste Modell, in dem die beiden Prozesse berücksichtigt werden. Es handelt sich um eine Diffusionsgleichung mit exponentiellem Wachstum:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = r_m N + D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right). \quad (2.30)$$

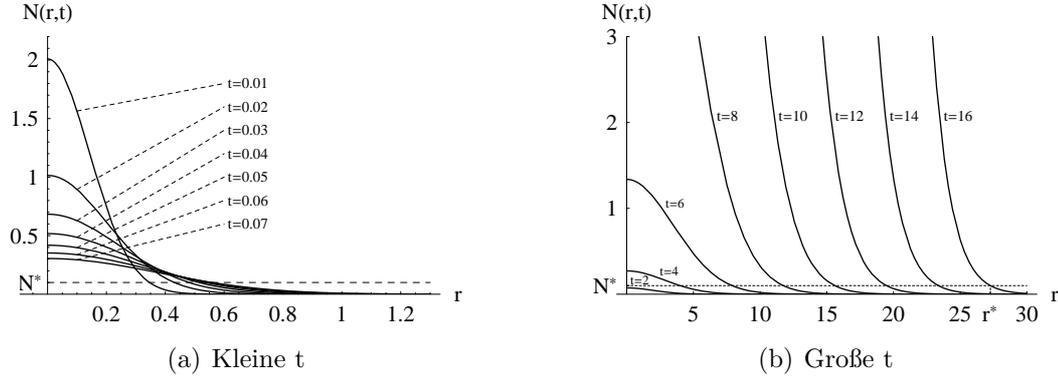


Abbildung 2.8.: Lösungen der eindimensionalen Skellam-Gleichung 2.31 (a) für kleine und (b) große t . Bei kleine t ist das Verhalten ähnlich dem der Fickschen Diffusion. Erst bei große t breitet sich die Population im Raum konstant aus.

Mit den Anfangs- und Randbedingungen (2.16) und (2.18) wie für die Ficksche Diffusion lautet die Lösung:

$$N(r, t) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp\left(r_m t - \frac{r^2}{4Dt}\right) \quad (2.31)$$

mit $r = \sqrt{x^2 + y^2}$. Die Lösung ist für alle $t > 0$ eine Normalverteilung. Sie ist in Abbildungen 2.8(a) und 2.8(b) für $D = 1$, $r_m = 1$, $N_0 = 0.25$ und verschiedene Zeiten t dargestellt.

Zu Beginn der zeitlichen Dynamik (Abb. 2.8(a)) ist das Verhalten der Lösung ähnlich der Fickschen Diffusion. Der Wachstumsanteil hat somit für die Anfangszeiten keinen großen Einfluss auf die Entwicklung der Population. Erst für große t (Abb. 2.8(b)) wächst die Population exponentiell. Dabei scheint sich die Population im Raum mit konstanter Geschwindigkeit auszubreiten.

Die Etablierungsphase

Sei, wie im Kapitel 2.2.1 Seite 11, N^* der Schwellwert, unterhalb dessen Organismen in der Realität nicht auffindbar sind und r^* der Ort an dem dieser Schwellwert erreicht wird. Für $N(r, t) = N^*$ und $r = r^*$ folgt aus der Gleichung (2.31) die zeitabhängige Funktion für die Ausbreitung der Population im Raum:

$$r^* = 2\sqrt{Dt} \cdot \sqrt{r_m t + \ln \frac{N_0}{4\pi D N^* t}} \quad (2.32)$$

Die Abbildung 2.9(a) zeigt den Ausbreitungsradius r^* des Skellam-Modells. Es ist zu erkennen, dass die Ausbreitung der Population am Anfang ähnlich wie bei

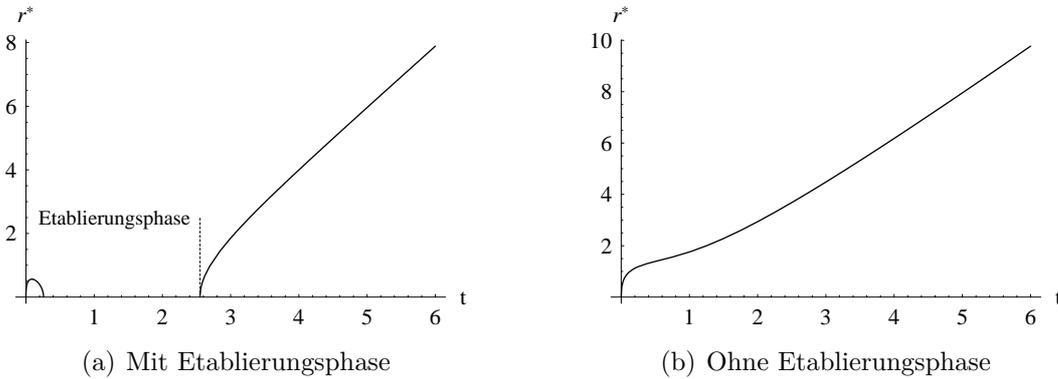


Abbildung 2.9.: Der Ausbreitungsradius r^* einer Population beim Skellam-Modell mit den Parametern $D = 1$, $r_m = 1$ und $N^* = 0.1$. (a) Mit $N_0 = 0.25$ und $\gamma = 2.5$ tritt eine Etablierungsphase auf. (b) Mit $N_0 = 1$ und $\gamma = 10 > 4\pi/e$ verschwindet die Etablierungsphase.

der Ficksche Diffusion in Abbildung 2.6(b) verläuft. Da der Diffusionsprozess anfangs schneller ist als der Wachstumsprozess, fällt die Populationsdichte unter den Schwellwert N^* . Erst nach einiger Zeit breitet sich die Population linear aus. Die Zeit bis zur linearen Ausbreitung wird als Etablierungszeit einer invadierenden Art bezeichnet.

Die Etablierungsphase ist das Intervall zwischen $t = 0$ und den Zeitpunkt t_e , an dem die Funktion r^* wieder positiv wird. Mit $t = t_e$ und $r^* = 0$ folgt aus der Gleichung (2.32) die Beziehung:

$$\gamma := \frac{r_m N_0}{DN^*} = 4\pi r_m t_e \exp(-r_m t_e). \quad (2.33)$$

In der Abbildung 2.10 ist $r_m t_e$ über γ aufgetragen. Aus dieser Abbildung wird ersichtlich, dass $t_e \rightarrow \infty$ für $\gamma \rightarrow 0$. Für größer werdende γ wird die Etablierungsphase t_e schnell kleiner. Ab $\gamma = \frac{4\pi}{t_e}$ verschwindet die Etablierungsphase. Somit breitet sich eine invadierende Art für $\gamma > \frac{4\pi}{t_e}$ von Beginn an aus. Als Beispiel für diesen Fall ist in Abbildung 2.9(b) die räumliche Ausbreitung einer Population mit $\gamma = 10$ dargestellt.

Die Länge der Etablierungsphase ist also von $\gamma = \frac{r_m N_0}{DN^*}$ abhängig (Shigesada u. a. 1995, S. 237). Sie ist dabei desto länger, je kleiner die intrinsische Wachstumsrate r_m und die Anfangspopulation N_0 sind. Andererseits verkürzt sich die Etablierungsphase, wenn der Diffusionskoeffizient D und der Schwellwert N^* sich vergrößern. Liegt für eine invadierende Art zusätzlich zu der intrinsischen Wachstumsrate r_m und dem Diffusionskoeffizient D noch Daten über die Anfangspopulation N_0 und die Etablierungszeit t_e vor, lässt sich aus der Gleichung (2.33) der Schwellwert N^* ermitteln.

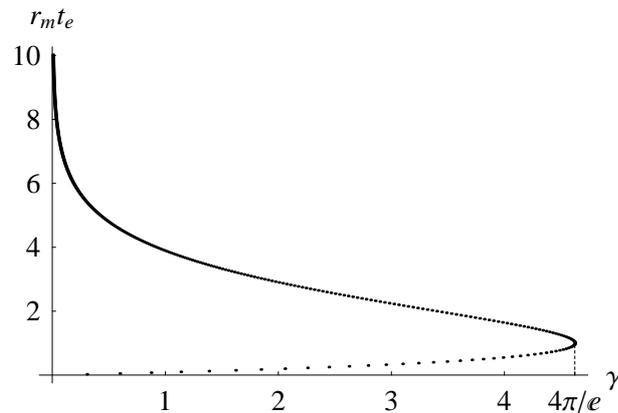


Abbildung 2.10.: Länge der Etablierungsphase t_e in Abhängigkeit von γ . Die Etablierungsphase wird kürzer, wenn γ größer wird und verschwindet abrupt bei $\gamma \geq 4\pi/e$ (nach Shigesada u. a. 1995, S. 237).

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit

Die Annahme, dass die Steigung der Funktion für r^* (2.32) nach der Etablierungsphase konstant ist, führt zu (vgl. Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 45):

$$\begin{aligned}
 v &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{r^*}{t} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{2\sqrt{Dt} \cdot \sqrt{r_m t + \ln \frac{N_0}{4\pi DN^* t}}}{t} \\
 &= \lim_{t \rightarrow \infty} 2\sqrt{r_m D} \cdot \sqrt{1 + \frac{1}{r_m t} \ln \frac{N_0}{4\pi DN^* t}} \\
 &= 2\sqrt{r_m D}
 \end{aligned} \tag{2.34}$$

Dabei bezeichnet v die endgültige Ausbreitungsgeschwindigkeit der Population. Diese Geschwindigkeit ist von der Wachstumsrate r_m und den Diffusionskoeffizient D abhängig. Dies zeigt, dass invasive Ausbreitungen der Populationen immer eine Kombination aus Diffusions- und Wachstumsprozessen sind. Diese Ausbreitungsgeschwindigkeit wurde schon bereits von Luther (1906) bestimmt. Dabei wurden die Gleichung (2.30) als chemische Reaktion 1. Ordnung und v als Ausbreitungsgeschwindigkeit der chemischen Reaktion interpretiert.

2.3.2. Das Fisher-Modell

Das Modell von Skellam gibt die Ausbreitung von Populationen im Raum gut wieder. Die Populationsdichte wächst aber durch das exponentielle Wachstum ins Unendliche. Um dies zu verhindern, kann das exponentielle Wachstum in Skellam-Modell durch

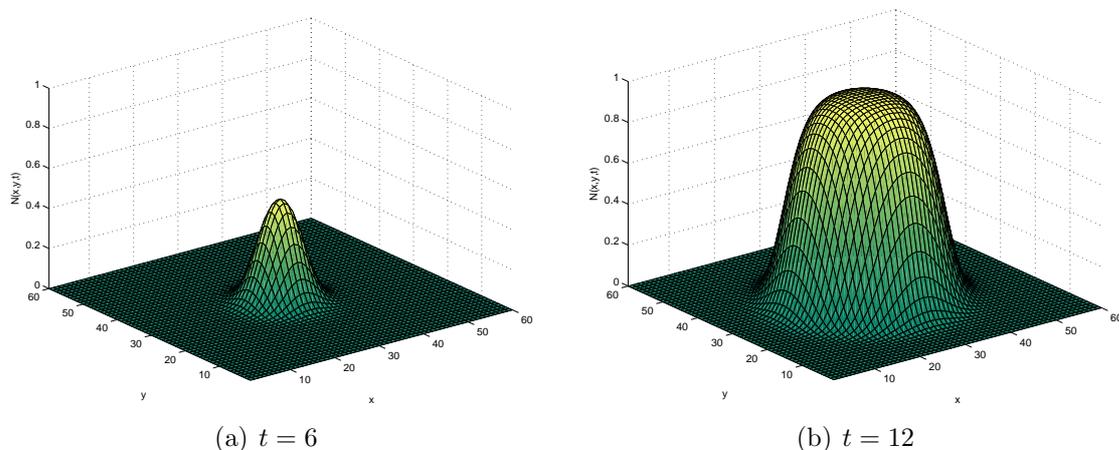


Abbildung 2.11.: Numerische Lösungen der zweidimensionalen Fishergleichung (2.35) für $r = 1$, $K = 1$ und $D = 1$. Die Populationsdichte steigt bis zur Kapazität an. Dabei breitet sich die Population radial aus.

einen logistischen Wachstumsterm ersetzt werden. Das führt zu der Gleichung:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = r_m \left(1 - \frac{N}{K}\right) N + D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2}\right). \quad (2.35)$$

Dieser Ansatz wurde erstmals von Fisher (1937) zur Modellierung eines vorteilhaften Gens innerhalb einer Population verwendet. Unabhängig davon wurde die Gleichung (2.35) zeitgleich von Kolmogorov u. a. (1937) untersucht.

Da der logistische Wachstumsterm nichtlinear ist, kann diese partielle Differentialgleichung nicht analytisch gelöst werden. Die Abbildungen 2.11(a) und 2.11(b) zeigen numerische Lösungen der Fishergleichung für $t = 6$ und $t = 12$. Dabei wurde mit $r = 1$, $K = 1$ und $D = 1$ gerechnet. Es ist erkennbar, dass sich die Organismen kreisförmig ausbreiten.

Vereinfachung der zweidimensionalen Fishergleichung

Wird die Anfangspopulation in die Mitte des Koordinatensystems gelegt, kann die zweidimensionale Fishergleichung auf die eindimensionale zurückgeführt werden. Dazu wird der radiale Abstand vom Ursprung $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ und $N(x, y, t) = n(r, t)$

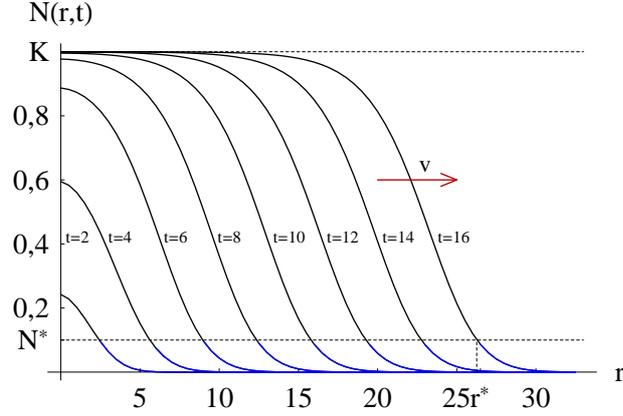


Abbildung 2.12.: Numerische Lösungen der eindimensionalen Fishergleichung

gesetzt. Für die partiellen Ableitungen folgt daraus:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial n}{\partial t} \cdot \frac{\partial r}{\partial t} = \frac{\partial n}{\partial t}, \quad (2.36a)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} &= \frac{\partial^2 n}{\partial r^2} \cdot \left(\frac{\partial r}{\partial x} \right)^2 + \frac{\partial n}{\partial r} \cdot \frac{\partial^2 r}{\partial x^2} \\ &= \frac{x^2}{\sqrt{x^2 + y^2}} \cdot \frac{\partial^2 n}{\partial r^2} + \left(\frac{1}{\sqrt{x^2 + y^2}} - \frac{x^2}{(x^2 + y^2)^{3/2}} \right) \cdot \frac{\partial n}{\partial r}, \end{aligned} \quad (2.36b)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} &= \frac{\partial^2 n}{\partial r^2} \cdot \left(\frac{\partial r}{\partial y} \right)^2 + \frac{\partial n}{\partial r} \cdot \frac{\partial^2 r}{\partial y^2} \\ &= \frac{y^2}{\sqrt{x^2 + y^2}} \cdot \frac{\partial^2 n}{\partial r^2} + \left(\frac{1}{\sqrt{x^2 + y^2}} - \frac{y^2}{(x^2 + y^2)^{3/2}} \right) \cdot \frac{\partial n}{\partial r}. \end{aligned} \quad (2.36c)$$

Diese partiellen Ableitungen in die zweidimensionale Fishergleichung (2.35) eingesetzt, führt zu:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = r_m \left(1 - \frac{n}{K} \right) n + D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial n}{\partial r} \right). \quad (2.37)$$

Da $\frac{1}{r} \frac{\partial n}{\partial r} \rightarrow 0$ konvergiert für $r \rightarrow \infty$, kann diese Gleichung durch

$$\frac{\partial n}{\partial t} = r_m \left(1 - \frac{n}{K} \right) n + D \frac{\partial^2 n}{\partial r^2} \quad (2.38)$$

angenähert werden (vgl. Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 58). Die zweidimensionale Fishergleichung ist damit für große r durch die eindimensionale approximierbar. Die Ausbreitung der eindimensionalen Fishergleichung kann als radiale Ausbreitung in zwei Dimensionen interpretiert werden.

Die Abbildung (2.12) zeigt die numerische Lösung der eindimensionalen Fisher-Gleichung mit $r_m = 1$, $D = 1$ und $K = 1$ für verschiedene Zeiten t . Der zugehörige Programmcode ist im Anhang A.1 aufgelistet. Für kleine t verhalten sich die Lösungen ähnlich dem des Skellam-Modells. Erst für größere t ist zu erkennen, dass die Populationsdichte durch die Kapazität beschränkt ist. Die Front der Population bewegt sich konstant mit der Zeit. Dabei hat die Front immer eine sigmoide Form. Das Verhalten an der Spitze¹ der Front ist ähnlich wie beim Skellam-Modell. Dort ist die Populationsdichte sehr niedrig, so dass der Konkurrenzeffekt keine starke Auswirkungen auf das System hat.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit

Aus der Abbildung 2.12 mit der Lösung der eindimensionalen Fishergleichung ist zu erkennen, dass die sigmoide Kurve der Front zwischen der Kapazität K und 0 verläuft. Deshalb werden als sinnvolle Randbedingungen

$$n(-\infty, t) = K \text{ und } n(\infty, t) = 0. \quad (2.39)$$

angenommen. Um die Geschwindigkeit der Front zu ermitteln, wird

$$n(r, t) = U(\phi) \text{ mit } \phi = r - vt \quad (2.40)$$

gesetzt. Dabei ist ϕ die mitbewegte Wellenkoordinate und v die Frontgeschwindigkeit. Für die Randbedingungen folgt daraus:

$$U(-\infty) = K \text{ und } U(\infty) = 0. \quad (2.41)$$

Durch den Ansatz (2.40) gilt für die partiellen Ableitungen:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial U}{\partial \phi} \cdot \frac{\partial \phi}{\partial t} = -v \frac{\partial U}{\partial t}, \quad (2.42a)$$

$$\frac{\partial n}{\partial r} = \frac{\partial U}{\partial \phi} \cdot \frac{\partial r}{\partial t} = \frac{\partial U}{\partial \phi} \quad (2.42b)$$

$$\frac{\partial^2 n}{\partial r^2} = \frac{\partial^2 U}{\partial \phi^2} \quad (2.42c)$$

Damit kann die eindimensionale Fishergleichung (2.38) in die folgende gewöhnliche Differentialgleichung überführt werden:

$$U'' + \frac{v}{D}U' + \frac{r_m}{D} \left(1 - \frac{U}{K}\right)U. \quad (2.43)$$

¹Der blau markierte Bereich in der Abbildung (2.12).

Dabei ist U' die Ableitung nach ϕ . Durch die Überführung in ein System von Differentialgleichungen 1. Ordnung erhält man:

$$U' = V, \quad (2.44a)$$

$$V' = -\frac{r_m}{D} \left(1 - \frac{U}{K}\right) U - \frac{v}{D} V \quad (2.44b)$$

Durch die Überführung in ein System müssen auch die Randbedingungen (2.41) transformiert werden:

$$U(-\infty) = K, \quad V(-\infty) = 0, \quad (2.45a)$$

$$U(\infty) = 0, \quad V(\infty) = 0. \quad (2.45b)$$

Die stationären Punkte des Systems (2.44) sind

$$S_1 = (0, 0) \text{ und } S_2 = (K, 0). \quad (2.46)$$

Diese Punkte entsprechen den Randbedingungen. Die stationären Punkte sind damit die Werte (U, V) für $\phi = \pm\infty$. Für das System (2.44) lässt sich die Jakobi-Matrix berechnen:

$$J = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{r_m}{DK}(2U - K) & -\frac{v}{D} \end{pmatrix}. \quad (2.47)$$

Die Eigenwerte der Jakobi-Matrix für den stationären Punkt $S_1 = (0, 0)$ sind:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2D} \left(-v \pm \sqrt{v^2 - 4r_m D} \right). \quad (2.48)$$

Für $v \geq 2\sqrt{r_m D}$ sind die Eigenwerte $\lambda_{1,2}$ reell und negativ. Deshalb ist der stationäre Punkt $S_1 = (0, 0)$ für $v \geq 2\sqrt{r_m D}$ ein stabiler Knoten. Dagegen sind die Eigenwerte für $v < 2\sqrt{r_m D}$ komplex, aber der Realteil bleibt negativ. Damit ist $S_1 = (0, 0)$ für $v < 2\sqrt{r_m D}$ ein stabiler Strudel.

Die Eigenwerte der Jakobi-Matrix für den stationären Punkt $S_2 = (K, 0)$ sind:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2D} \left(-v \pm \sqrt{v^2 + 4r_m D} \right). \quad (2.49)$$

Diese Eigenwerte $\lambda_{1,2}$ sind immer reelwertig und haben verschiedene Vorzeichen. Bei $S_2 = (K, 0)$ liegt also immer ein Sattelpunkt vor.

Das Verhalten der Lösungen wird in den Phasendiagrammen 2.13(a) und 2.13(b) veranschaulicht. Es wurde $U' = V$ über U aufgetragen. Die Abbildung 2.13(a) stellt den Fall $v \geq 2\sqrt{r_m D}$ dar. Man sieht, dass der stationäre Punkt $S_1 = (0, 0)$ in diesem Fall ein stabiler Knoten und der zweite stationäre Punkt $S_2 = (K, 0)$ ein Sattelpunkt ist. Es existieren zwei Trajektorien, die aus dem Sattelpunkt entspringen.

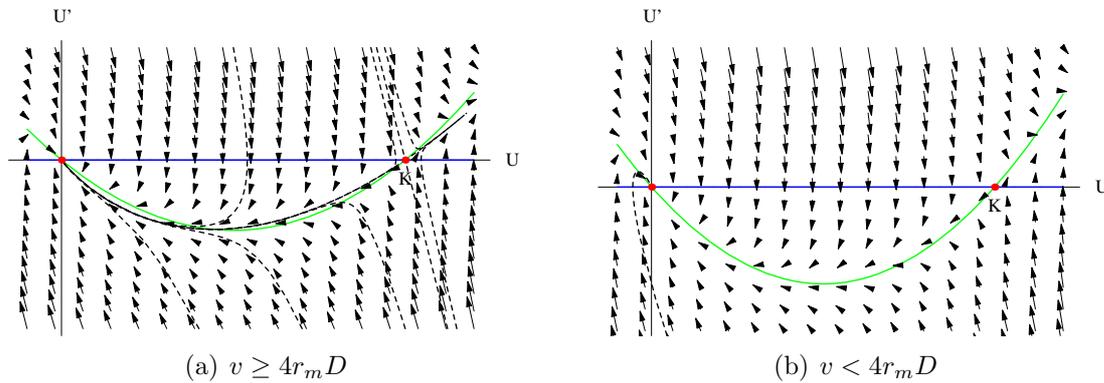


Abbildung 2.13.: Phasendiagramme des Fisher-Modells mit Richtungsfeld, Nulllinien und einigen Trajektorien für (a) $v \geq 4r_m D$ und (b) $v < 4r_m D$. Der blaue Graph ist die Nulllinie $U' = 0$ und der grüne Graph die Nulllinie $U' = -\frac{r_m}{v} \left(1 - \frac{U}{K}\right) U$. Trajektorien werden durch gestrichelte Linien dargestellt. Der Fall (b) führt zu negativen Populationsdichten und kann deshalb in der Realität nicht auftreten.

Eine verbindet die beiden stationären Punkte. Diese Trajektorie entspricht der Front der Population.

Der Fall $v < 2\sqrt{r_m D}$ ist in 2.13(b) abgebildet. Der stationäre Punkt $S_1 = (0, 0)$ ist dort ein stabiler Strudel. Die gedämpften Oszillationen um diesen Punkt führen zu negativen Werten von U . Da $U(\phi)$ die Populationsdichte repräsentiert, kann dieser Fall in der Realität nicht auftreten. Es gilt also für die Frontgeschwindigkeit v immer:

$$v \geq 2\sqrt{r_m D}. \quad (2.50)$$

Deshalb ist die Minimalgeschwindigkeit der Front einer Invasion $v_{min} = 2\sqrt{r_m D}$. Dies bedeutet zunächst, dass auch Frontgeschwindigkeiten $v > v_{min}$ existieren. Es wurde aber von Fife (1979) gezeigt, dass alle Anfangsbedingungen, bei denen die Anfangspopulationen lokal konzentriert sind, zu der Frontgeschwindigkeit v_{min} führen.

2.4. Reaktions-Diffusionsmodelle für zwei Populationen

2.4.1. Invasion von konkurrierenden Arten

Im letzten Kapitel 2.3 wurde ausschließlich die Ausbreitung einer invadierenden Art betrachtet. Um Wechselwirkungen mit den einheimischen Arten zu berücksichtigen,

wird in diesem Kapitel die Ausbreitung der invadierenden Art unter Konkurrenz mit einer einheimischen Art betrachtet. Dazu wird das Fisher-Modell um einen Term für die interspezifische Konkurrenz erweitert:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - c_{11} N_1^2 - c_{12} N_1 N_2 + D_1 \frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2}, \quad (2.51a)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - c_{22} N_2^2 - c_{21} N_1 N_2 + D_2 \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2}. \quad (2.51b)$$

Dieses Modell entspricht dem Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell aus dem Kapitel 2.1.3 mit einem zusätzlichen Diffusionsterm. Hier sei N_1 die einheimische Art und N_2 die invasive Art. Wie beim Fisher-Modell kann die Ausbreitung in einer Dimension als radiale Ausbreitung in zwei Dimensionen interpretiert werden.

Für die weitere Betrachtung des Modells wird die Annahme getroffen, dass das Gebiet bereits vollständig von der einheimischen Art besiedelt wurde und die Populationsdichte überall bereits die Kapazitätsgrenze $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}}$ erreicht hat. Es sei also $N_1(x, 0) = K_1$. Wenn die invasive Art N_2 das Gebiet noch nicht erreicht hat, liegt also der stationäre Punkt $S_1 = (K_1, 0)$ (2.9) des Lotka-Volterra-Konkurrenzmodells vor. Wie die Stabilitätsanalyse gezeigt hat, ist S_1 ein stabiler Knoten für $K_1 > \frac{r_2}{c_{21}}$ und ein Sattelpunkt für $K_1 < \frac{r_2}{c_{21}}$. Somit ist eine Invasion nur möglich, wenn $K_1 < \frac{r_2}{c_{21}}$ gilt.

Für die numerische Berechnung werden deshalb nur die Fälle $K_1 < \frac{r_2}{c_{21}}$ betrachtet. Der entsprechende Programmcode ist im Anhang B.1 aufgelistet. Als Anfangsbedingungen werden wie oben beschrieben $N_1(x, 0) = K_1$ und $N_2(x, 0) = 0$ angenommen. Nur in einem kleinen Ausschnitt des betrachteten Systems wird diese Bedingung verändert, so dass eine Anfangspopulation der invasiven Art existiert. Wie beim Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell gibt es für $K_1 < \frac{r_2}{c_{21}}$ zwei Fälle:

$$1. \text{ Fall:} \quad K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} < K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.52a)$$

$$2. \text{ Fall:} \quad K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}} \quad \text{und} \quad \frac{r_1}{c_{12}} > K_2 = \frac{r_2}{c_{22}} \quad (2.52b)$$

Für den ersten Fall wurde als Beispiel mit den Parametern $r_1 = 0.9$, $r_2 = 1$, $c_{11} = c_{22} = c_{12} = c_{21} = 1$ und $D_1 = D_2 = 1$ gerechnet. Für die invasive Art N_2 wurde eine Anfangspopulation an der Stelle $r = 100$ angenommen. Die Situation zur Zeit $t = 100$ ist in Abbildung 2.14(a) zu sehen. Die invasive Art N_2 verdrängt die einheimische Art N_1 . Dabei steigt die Populationsdichte der invasiven Art auf deren Kapazität $K_2 = 1$ und die einheimische Art stirbt aus. Es bildet sich wie beim Fisher-Modell eine sigmoide Invasionsfront.

Auch beim zweiten Fall entsteht eine sigmoide Front. Beispielhaft wurde mit $r_1 = 0.9$, $r_2 = 1$, $c_{11} = c_{21} = 1$, $c_{22} = 1.1$, $c_{12} = 0.9$ und $D_1 = D_2 = 1$ gerechnet und in Abbildung 2.14(b) für $t = 100$ dargestellt. Die invasive Art kann sich wie beim ersten Fall ausbreiten. Dabei stirbt die einheimische Art weder aus, noch erreicht die

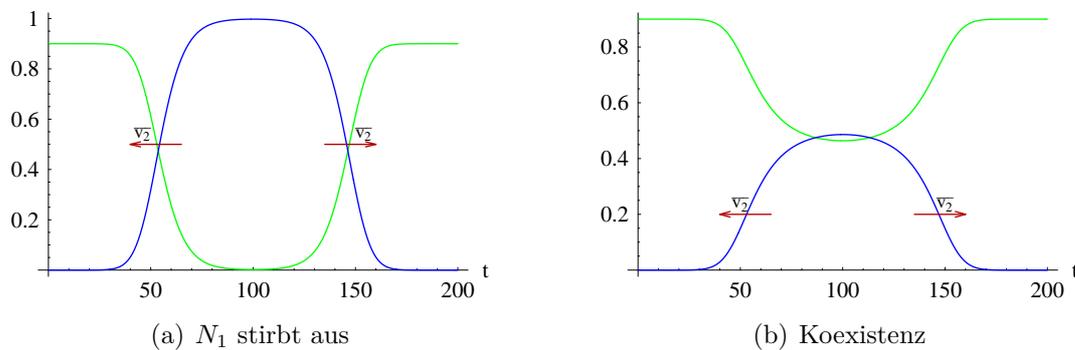


Abbildung 2.14.: Invasion eines von der Art N_1 (grüner Graph) besiedelten Gebietes durch eine konkurrierende Art N_2 (blauer Graph). Die Anfangspopulation der invasiven Art N_2 wurde am Ort $x = 100$ gesetzt. Es ist jeweils die Situation zum Zeitpunkt $t = 100$ dargestellt. Die Abbildung (a) ist ein Beispiel für den 1. Fall (2.52a). Es wurde mit den Parametern $r_1 = 0.9$, $r_2 = 1$, $c_{11} = c_{22} = c_{12} = c_{21} = 1$ und $D_1 = D_2 = 1$ gerechnet. Die einheimische Art N_1 wird von der invasiven Art N_2 verdrängt und stirbt aus. In (b) wurde mit den Parametern $r_1 = 0.9$, $r_2 = 1$, $c_{11} = c_{21} = 1$, $c_{22} = 1.1$, $c_{12} = 0.9$ und $D_1 = D_2 = 1$ gerechnet und ist ein Beispiel für den 2. Fall (2.52b). Hier koexistieren die beiden Arten. In beiden Fällen breitet sich die Invasionsfront von N_2 mit der Geschwindigkeit \bar{v}_2 (2.54) aus.

invasive Art ihre Kapazität. Stattdessen sinkt die Populationsdichte der einheimischen Art auf $\frac{r_1 c_{22} - r_2 c_{12}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}} = 0.45$ und die Populationsdichte der invasiven Art steigt auf $\frac{r_2 c_{11} - r_1 c_{21}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}} = 0.5$. Das entspricht dem stationären Punkt S_3 (2.9) des Lotka-Volterra-Konkurrenzmodells, bei dem eine Koexistenz möglich ist.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit

Wie beim Fisher-Modell gezeigt wurde, breitet sich eine Population ohne interspezifische Konkurrenz mit der Geschwindigkeit $v = 2\sqrt{r_m D}$ aus. Demnach beträgt die Frontgeschwindigkeit der invasiven Art N_2 für beide Beispiele von oben $v_2 = 2\sqrt{r_2 D_2} = 2$ und die Ausbreitung von N_2 müsste damit zur Zeit $t = 100$ in allen Richtungen 200 betragen. Aus den Abbildungen 2.14(a) und 2.14(b) ist aber zu erkennen, dass sich die invasive Art N_2 lediglich ca. 65 Raumeinheiten vom Ort der Anfangspopulation ($x = 100$) ausgebreitet hat. Demnach ist die Frontgeschwindigkeit ungefähr 0.65. An diesem Beispiel ist zu sehen, dass die Ausbreitung einer invasiven Art durch Konkurrenz gehemmt wird.

An der Spitze der Invasionsfront betragen die Populationsdichten der beiden Arten

näherungsweise $N_1 \approx K_1 = \frac{r_1}{c_{11}}$ und $N_2 \approx 0$. Dadurch kann $c_{22}N_2^2$ vernachlässigt werden und für die Gleichung (2.51b) gilt (Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 108):

$$\frac{dN_2}{dt} = \left(r_2 - c_{21} \frac{r_1}{c_{11}} \right) N_2 + D_2 \frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2}. \quad (2.53)$$

Diese Gleichung entspricht dem eindimensionalen Skellam-Modell. Dabei ist $r_m = r_2 - c_{21} \frac{r_1}{c_{11}}$ die intrinsische Wachstumsrate und $D = D_2$ der Diffusionskoeffizient. Wie bereits gezeigt, beträgt die Ausbreitungsgeschwindigkeit beim Skellam-Modell $v = 2\sqrt{r_m D}$. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der invasiven Art N_2 unter Konkurrenz ist demnach:

$$\bar{v}_2 = 2\sqrt{r_2 D_2 \left(1 - \frac{c_{21} r_1}{c_{11} r_2} \right)}. \quad (2.54)$$

Eine erfolgreiche Invasion ist nur unter der Bedingung $K_1 = \frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}} \Leftrightarrow \frac{c_{21} r_1}{c_{11} r_2} < 1$ möglich. Deshalb ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit mit intraspezifischer Konkurrenz echt kleiner als beim Skellam- und Fisher-Modell:

$$\bar{v}_2 = v_2 \sqrt{\left(1 - \frac{c_{21} r_1}{c_{11} r_2} \right)} < v_2. \quad (2.55)$$

Für die beiden Beispiele bedeutet dies, dass die Frontgeschwindigkeit ca. $v_2 = 0.63$ beträgt. Anhand der Abbildungen 2.14(a) und 2.14(b) ist zu erkennen, dass dieser Wert mit den numerischen Lösungen übereinstimmt.

2.4.2. Invasion durch einen Räuber

In diesem Kapitel wird die Invasion eines Gebietes durch einen Räuber R betrachtet, wobei eine einheimische Art die Beute B dieser invasiven Art ist. Zur Modellierung wird das eindimensionale Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodell mit Diffusion verwendet (Dunbar 1983):

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - aBR + D_1 \frac{\partial^2 B}{\partial x^2}, \quad (2.56a)$$

$$\frac{dR}{dt} = bBR - mR + D_2 \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}. \quad (2.56b)$$

Der erste Term der Gleichung (2.56a) beschreibt das logistische Wachstum der Beute. Je häufiger Räuber und Beute zusammentreffen, desto schneller wächst die Zahl der Räuber und desto schneller sinkt die Zahl der Beute. Dies wird durch den zweiten Term der Gleichung (2.56a) und den ersten Term der Gleichung (2.56b) beschrieben. Der zweite Term der Gleichung (2.56b) ist die dichteabhängige Sterberate des Räubers.

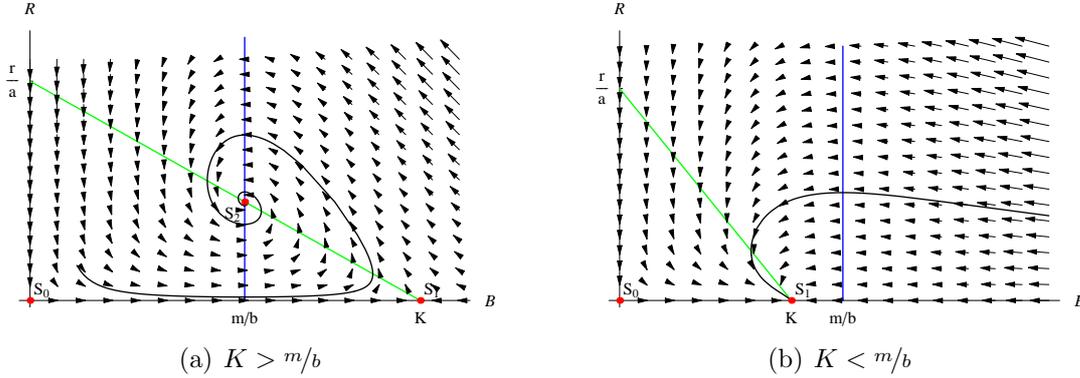


Abbildung 2.15.: Phasendiagramme des Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodells mit Nulllinien, stationären Punkten und Trajektorien. Der grüne Graph ist die Nullkline (2.57b), der blaue Graph die Nullkline (2.57d) und der schwarze Graph eine beispielhafte Trajektorie.

Zunächst wird das System ohne Diffusion analysiert. Die Nulllinien des Systems sind:

$$\frac{dB}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad B = 0 \quad (2.57a)$$

$$\text{oder} \quad R = -\frac{r}{a} \left(1 - \frac{B}{K}\right), \quad (2.57b)$$

$$\frac{dR}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad R = 0 \quad (2.57c)$$

$$\text{oder} \quad B = \frac{m}{B}. \quad (2.57d)$$

Diese beiden Nullklinien und die stationären Punkte

$$S_0 = (0, 0), \quad S_1 = (K, 0) \quad \text{und} \quad S_2 = \left(\frac{m}{b}, \frac{r(bK - m)}{abK}\right) = (B^*, R^*) \quad (2.58)$$

sind in den Phasendiagrammen 2.15(a) und 2.15(b) eingezeichnet.

Die Jakobi-Matrix des Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodell ohne Diffusion lautet:

$$J = \begin{pmatrix} r - \frac{2Br}{K} - aR & BR \left(r - \frac{Br}{K} - aR\right) \\ \frac{bR}{bR} & bB - m \end{pmatrix}. \quad (2.59)$$

Die Eigenwerte von $J|_{S_0}$ sind $\lambda_1 = r$ und $\lambda_2 = -m$. Somit ist der stationäre Punkt S_0 ein Sattelpunkt. Von der Matrix $J|_{S_1}$ sind die Eigenwerte $\lambda_1 = r$ und $\lambda_2 = bK - m$. Daher ist S_1 ein Sattelpunkt für $K > m/b$ und für $K < m/b$ ein stabiler Knoten. Für den dritten stationären Punkt S_2 ist nur der Fall $K > m/b$ sinnvoll, da sonst

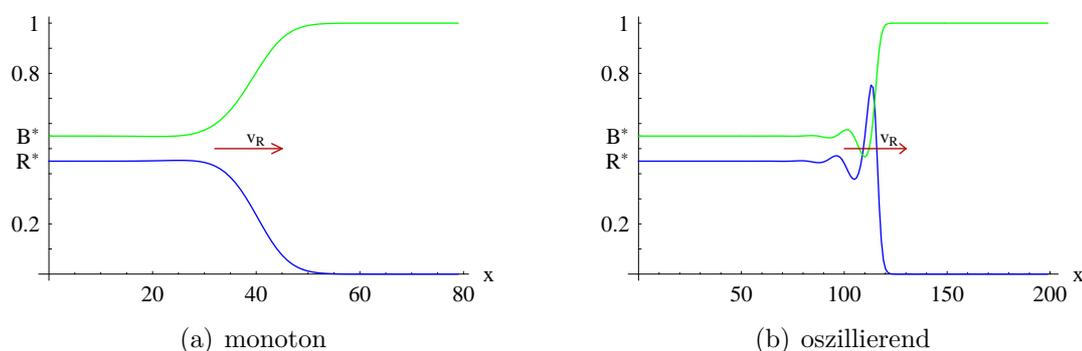


Abbildung 2.16.: Numerische Lösung des Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodells mit Diffusion zum Zeitpunkt $t = 50$ für den Fall $K > m/b$ mit den Parametern $r = 1$, $a = 1$, $K = 1$, $D_1 = D_2 = 1$, (a) $b = 0.6$, $m = 0.33$ und (b) $b = 4$, $m = 2.2$. Der grüne Graph stellt die Populationsdichte der Beute und der blaue Graph die Populationsdichte des Räubers dar (nach Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 136).

R^* negative Werte annimmt. Dieser Fall ist in der Abbildung 2.15(a) dargestellt. Demnach entspricht der stationäre Punkt S_2 einem stabilen Strudel. Eine Invasion durch einen Räuber ist also nur möglich, wenn die Kapazität K der Beute größer ist als m/b .

Als nächstes wird das System (2.56) mit Diffusion analysiert. Es wird angenommen, dass die Populationsdichte der Beute bereits im ganzen Gebiet die Kapazität erreicht hat und dass einige Individuen n_0 des invasiven Räubers an der Stelle $x = 0$ erscheinen. Die Anfangsbedingungen sind deshalb:

$$B(x, 0) = K, \quad (2.60a)$$

$$R(x, 0) = n_0 \delta(x) \quad (2.60b)$$

mit $\delta(x)$ als die Dirac Delta-Funktion.

Bei $K < m/b$ scheitert die Invasion und der Räuber stirbt aus. Für $K > m/b$ sind die numerischen Lösungen des Systems beispielhaft für verschiedene Parameter zum Zeitpunkt $t = 50$ abgebildet (Abb. 2.16(a) und Abb. 2.16(b)). Der zugehörige Programmcode ist im Anhang A.2 aufgelistet. Bei dieser Parameterwahl bildet sich eine Invasionsfront, die sich mit der Zeit im Raum bewegt. Hinter der Front streben die Populationsdichten monoton oder oszillierend gegen den stationären Punkt S_2 (Murray 1998b, S. 9).

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit

Wie bei der Bestimmung der Ausbreitungsgeschwindigkeit für konkurrierende Arten (Gleichung (2.53)) kann auch hier angenommen werden, dass an der Spitze der Invasionsfront die Populationsdichten näherungsweise $B \approx K$ und $R \approx 0$ sind. Somit gilt dann für die Gleichung (2.56b) (Shigesada u. Kawasaki 1997, S. 137):

$$\frac{dR}{dt} = (bK - m)R + D_2 \frac{\partial^2 R}{\partial x^2}. \quad (2.61)$$

Diese Gleichung hat die Form einer Skellam-Gleichung und daher gilt für die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Invasionsfront des Räubers:

$$v_R = 2\sqrt{(bK - m)D_2}. \quad (2.62)$$

3. Invasion von *Cardamine pratensis* am Urnerboden

3.1. Die Hochebene Urnerboden

Der Urnerboden ist eine ca. 5.5 km lange Hochebene im Kanton Uri in der Zentralschweiz. Die Ebene liegt östlich des Berges Klausen (1952 m) auf einer Höhe von ca. 1310 bis 1430 m. Eine Übersicht über den Urnerboden gibt die Abbildung 3.1. Die Durchschnittstemperatur im Sommer 1970 betrug 12°C und im Winter -2°C. Der durchschnittliche jährliche Niederschlag betrug 1730 mm. Im Winter ist die Hochebene bis zu sechs Monaten mit Schnee bedeckt. Die Schneeschmelze beginnt Ende April/Anfang Mai (vgl. Urbanska u. a. 1997, S. 235).

3.2. Die *Cardamine* Arten am Urnerboden

3.2.1. Die einheimischen *Cardamine* Arten

Cardamine amara

Ursprünglich wurde der Urnerboden von nur zwei *Cardamine*-Arten besiedelt, *C. amara* und *C. rivularis*. *Cardamine amara* L. sensu stricto, das Bittere Schaumkraut, wird in zwei chromosomale Rassen unterteilt, diploid ($2n = 2x = 16$)¹ und tetraploid ($2n = 4x = 32$) (Lauber u. Wagner 1996, S. 358). *C. amara* benötigt nährstoffreiche und feuchte Böden. Es wächst auf naß-humosen Lehm- und Tonböden und ist häufig an Quellen, Gräben und Bächen mit fließendem, sickern dem Wasser vorzufinden (Hegi 1963, S. 201). Auf dem Urnerboden kommt ausschließlich die diploide Rasse ($2n = 32$) vor. Sie ist dort sehr verbreitet und wächst entlang von Flüssen und auf partiell überfluteten Wiesen mit hohem Nährstoffgehalt (vgl. Urbanska u. a. 1997, S. 237).

¹n ist die Anzahl der Chromosomen für eine meiotisch reduziert Zelle (Keimzelle) und 2n ist die Anzahl von Chromosomen für eine nicht reduzierte Zelle (somatische Zelle). Der Buchstabe x steht für die Anzahl der Chromosomen des Basischromosomensatzes der Artengruppe. Daran ist auch die Polyplidienstufe zu erkennen. Die Ployplidienstufe gibt an, wie viele Chromosomensätze die Zelle enthält. Arten mit doppelten Chromosomensatz werden als diploid bezeichnet, mit drei Chromosomensätzen als triploid usw.

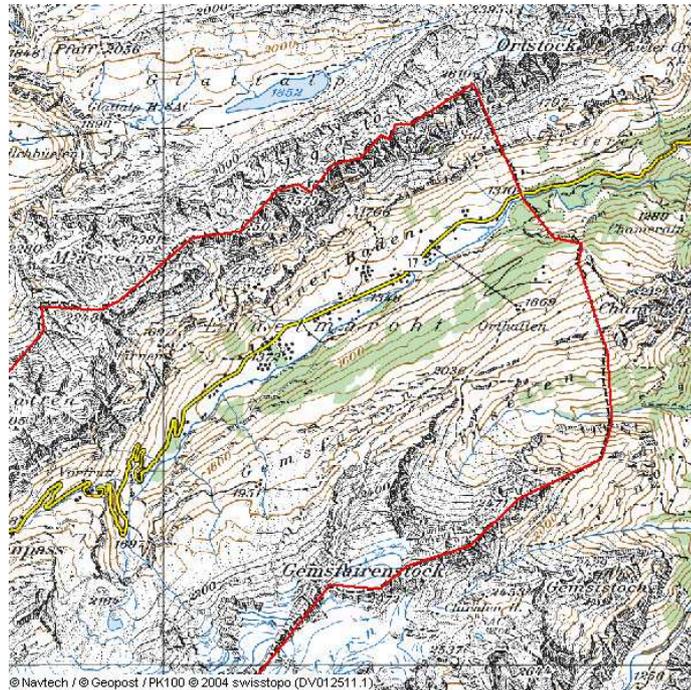


Abbildung 3.1.: Übersicht über den Urnerboden (swissinfoGEO 2006).

Cardamine rivularis

Cardamine rivularis Schur. gehört zu der *C. pratensis* Gruppe. Die Pflanze wächst in Höhen von 1200 bis 2200 m. Andere Arten der *C. pratensis* Gruppe sind meist nur in tieferen Höhenlagen anzutreffen. *C. rivularis* kommt in Bulgarien, in den Karpaten und in den Alpen vor (Hegi 1963, S. 201). Die Population in den Alpen scheint sich leicht von den anderen Populationen zu unterscheiden (Marhold u. Rayner 1994). Es wurde aber noch kein Name für die alpine Art vergeben. Die alpine *C. rivularis*-Art wird wie *C. amara* in zwei chromosomale Rassen ($2n = 2x = 16$, $2n = 4x = 32$) unterteilt (Lauber u. Wagner 1996, S. 360). Auf dem Urnerboden wurde nur die diploide ($2n = 4x = 26$) Form beobachtet. *C. rivularis* wächst auf dauerhaft feuchten Wiesen mit niedrigem bis mittlerem Nährstoffgehalt. Die Pflanze ist über den ganzen Urnerboden bis zur Spitze des Berges Klausen verbreitet (vgl. Urbanska u. a. 1997, S. 237).

Cardamine* × *insueta

Die ersten natürlichen Hybriden von *C. amara* und *C. rivularis* wurden 1972 von Urbanska und Landolt gefunden und 1977 beschrieben (Urbanska u. a. 1997, S. 238). Dieser triploide Hybrid ($2n = 3x = 24$) wurde *Cardamine* × *insueta* Urbanska genannt und ist durch die Bestäubung eines unreduzierten diploiden *C. rivularis*

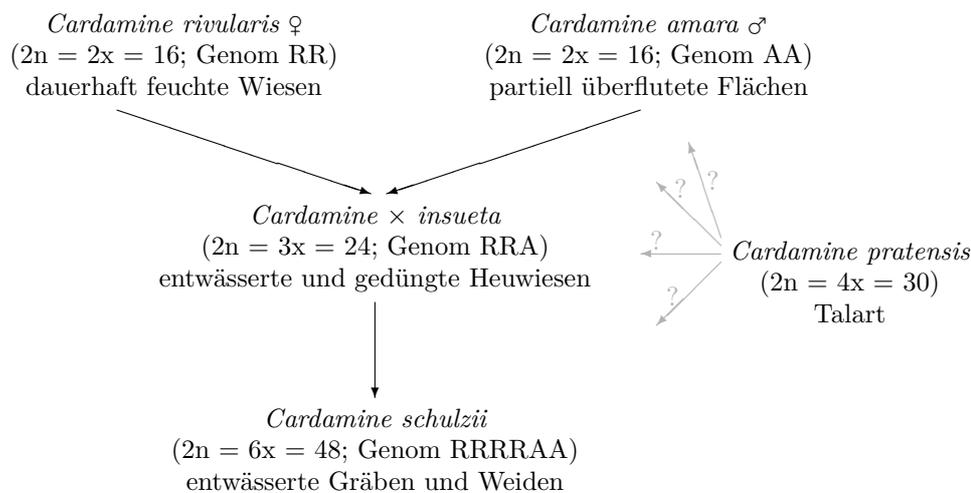


Abbildung 3.2.: Die *Cardamine*-Arten am Urnerboden (bearbeitet Hurka u. a. 2003, S. 278)

Gameten² mit einem reduzierten haploiden *C. amara* Gameten entstanden. *C. × insueta* hat somit 16 Chromosomen von *C. rivularis* (RR) und 8 Chromosomen von *C. amara* (A). *C. rivularis* ist der mütterliche und *C. amara* der väterliche Elternteil. Die erfolgreiche Etablierung von *C. × insueta* auf dem Urnerboden wurde durch das Anlegen von entwässerten und gedüngten Heuwiesen um 1901 ermöglicht.

Cardamine schulzii

Durch Autopolyploidie³ der *C. × insueta* ist die *Cardamine schulzii* Urbanska entstanden. Die Pflanze wurde 1974 gefunden und 1977 beschrieben. Bei *Cardamine schulzii* handelt es sich um ein hexaploid (2n = 6x = 48) vom Typ RRRRAA. Die Pflanze besiedelt entwässerte Gräben und Wiesen. Daher wird die Entstehung dieses Taxon auf den Beginn der Entwässerung des Landes vor ca. 50–70 Jahre geschätzt (Hurka u. a. 2003, S. 286).

3.2.2. Die invasive *Cardamine pratensis*

1994 wurde auf dem Urnerboden eine weitere *Cardamine pratensis*-Art gefunden (Urbanska u. a. 1997, S. 238). Es handelt sich dabei um einen hypotetraploid⁴ (2n = 4x = 30). Das natürliche Vorkommen beschränkt sich auf das Tiefland. Die *C. pratensis* Population des Urnerbodens befindet sich in der Nähe des Dorfes im Südwesten

²Eine Geschlechtszelle oder Keimzelle wird als Gamet bezeichnet.

³Autopolyploidie ist die Vervielfältigung des eigenen Chromosomensatzes.

⁴Bei einem Hypoploid fehlen den Zellen einige Chromosomen. *C. pratensis* fehlen zwei Chromosome.

Tabelle 3.1.: Anzahl der Infloreszenzen der *Cardamine pratensis* Populationen aus den Jahren 1998 (Landolt, unveröffentlichte Daten) und 2002/03 (Mönninghoff, unveröffentlichte Daten).

Fläche	1998	2002	2003	Änderung in %
HA	230	200	180	-22
HB	402	300	250	-38
HC	1929	1950	1965	2.3
HF	587	980	1360	132
UA	94	130	98	4.3
gesamt	3233	3560	3853	19

der Hochebene. 1994 gab es nur zwei Flächen, wo *C. pratensis* registriert wurde, eine kleine Fläche von ein paar Quadratmeter mit weniger als 10 Pflanzen und eine Fläche von etwa 200 m² mit ca. 150 Pflanzen. Es wurden Zählungen der Infloreszenzen⁵ auf 5 Flächen zur Abschätzung der Populationsgröße in den Jahren 1998, 2002 und 2003 durchgeführt. Die Daten sind in der Tabelle 3.1 dargestellt. Die räumliche Verteilung von *C. pratensis* im Jahr 2001 ist in der Abbildung 3.3 dargestellt. Anhand der Zählungen wurde eine Zunahme der *C. pratensis* Population um 19 % festgestellt.

Es wird vermutet, dass *C. pratensis* durch Heutransport auf die Hochebene gelangte. Auch eine Einführung der Samen durch die Ausscheidungen des Viehs ist denkbar (Neuffer und Mönninghoff, pers. comm.). Die Kühe werden nach der Schneeschmelze von den Tälern wieder auf die Hochebene befördert und könnten die Samen von *C. pratensis* in den Tälern mit der Nahrung aufgenommen haben. Die Ausbreitung der Pflanzen in dieser Höhenlage wurde vermutlich erst durch die Klimaänderung der Schweiz ermöglicht (vgl. Hurka u. a. 2003, S.286).

3.3. Modell zur Ausbreitung von *Cardamine pratensis* am Urnerboden

Aufgrund der nahen Verwandtschaft von *Cardamine pratensis* zu den einheimischen *Cardamine*-Arten ist anzunehmen, dass sie ähnliche Ressourcen benötigen und um diese konkurrieren. Zur Modellierung der invasiven Ausbreitung von *C. pratensis* auf dem Urnerboden wird deshalb das zwei dimensionale Lotka-Volterra-Konkurrenzmo-

⁵Infloreszenzen sind Blütenstände. Bei einem Blütenstand handelt sich um eine Zusammenfassung von Blüten.

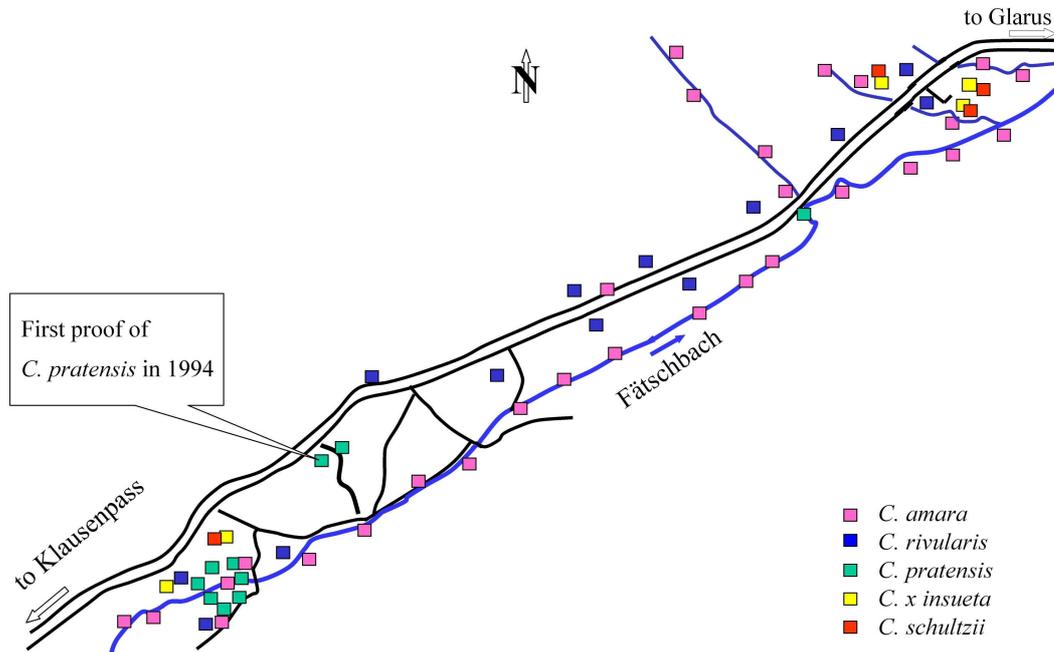


Abbildung 3.3.: Habitate von *Cardamine pratensis* und den einheimischen *Cardamine*-Arten 2001 (bearbeitet Neuffer u. a. 2001, S. 33).

dell mit Diffusion aus dem Kapitel 2.4.1 angewendet:

$$\frac{\partial N_1}{\partial t} = (r_1 - c_{11} N_1 - c_{12} N_2) N_1 + D_1 \left(\frac{\partial^2 N_1}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N_1}{\partial y^2} \right), \quad (3.1a)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial t} = (r_2 - c_{22} N_2 - c_{21} N_1) N_2 + D_2 \left(\frac{\partial^2 N_2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N_2}{\partial y^2} \right). \quad (3.1b)$$

Dabei sei $N_1(x, y, t)$ die zusammengefasste Populationsdichte der etablierten *Cardamine*-Arten und $N_2(x, y, t)$ die Populationsdichte der invasiven *C. pratensis*-Art. Die Parameter r_1 und r_2 sind die jeweiligen intrinsischen Wachstumsraten, c_{11} und c_{22} sind die Koeffizienten für die intraspezifische Konkurrenz, c_{12} und c_{21} sind die Koeffizienten für die interspezifische Konkurrenz und D_1 und D_2 sind die Diffusionskoeffizienten.

Es wird ein räumlich zweidimensionales Modell verwendet, da der Urnerboden länglich geformt ist. Wegen der länglichen Form ist die Verwendung eines eindimensionalen Modells nicht sinnvoll. Modelliert wird der Bereich ab der Fundstelle von *C. pratensis* bis zu 4 km bergab Richtung Kanton Glarus. Das entspricht etwa dem Gebiet auf der Karte 3.3. Die Breite des Areal wird auf etwa einen Kilometer geschätzt. Die Seiten der Hochebene sind sehr steil, der Boden ist dort zu trocken und

für die *Cardamine*-Arten ungeeignet. Sie bilden so einen recht scharfen, natürlichen Rand des Gebietes.

Anfangs- und Randbedingungen

Der Urnerboden ist nahezu vollständig mit den einheimischen *Cardamine*-Arten bewachsen. Deshalb werden die Anfangsbedingungen $N_1(x, y, 0) = K_1$ und $N_2(x, y, 0) = 0 \text{ m}^{-2}$ angenommen. Es wird somit davon ausgegangen, dass die invasive *C. pratensis* noch nicht im Modellareal angelangt ist, und die einheimischen *Cardamine* Arten an ihrer natürlichen Kapazität wachsen.

Die Zufuhr von *C. pratensis* durch den Heu- und Viehtransport wird über die Randbedingungen simuliert. Es werden folgende Neumann-Randbedingungen angenommen:

$$\frac{\partial N_1(0, y, t)}{\partial x} = \frac{\partial N_1(L_x, y, t)}{\partial x} = 0 \quad \forall y, \quad (3.2a)$$

$$\frac{\partial N_1(x, 0, t)}{\partial y} = \frac{\partial N_1(x, L_y, t)}{\partial y} = 0 \quad \forall x, \quad (3.2b)$$

$$\frac{\partial N_2(0, y, t)}{\partial x} = f(t) \quad \forall y \in G, \quad (3.2c)$$

$$\frac{\partial N_2(0, y, t)}{\partial x} = 0 \quad \forall y \notin G, \quad (3.2d)$$

$$\frac{\partial N_2(L_x, y, t)}{\partial x} = 0 \quad \forall y, \quad (3.2e)$$

$$\frac{\partial N_2(x, 0, t)}{\partial y} = \frac{\partial N_2(x, L_y, t)}{\partial y} = 0 \quad \forall x. \quad (3.2f)$$

Die Parameter L_x und L_y bezeichnen die Größe des Modellareals jeweils in x- und y-Richtung. Die Zufuhr von *C. pratensis* durch den Heu- und Viehtransport vom Tal wird über die Randbedingung (3.2c) modelliert. Der Zufluss von Individuen findet nur in den Bereich $x = 0$ und $y \in G$ statt.

Der Urnerboden ist aufgrund der Witterung nur in den Sommermonaten zu erreichen. Im Winter ist der Pass zum Urnerboden gesperrt. Somit ist der Heu- und Viehtransport nur in den Sommermonaten möglich. Deshalb wird die Zufuhr von *C. pratensis* mit einer periodischen Funktion $f(t) = a \sin(bt + c) + d$ angenähert. Die Parameter dieser allgemeinen Sinusfunktion werden im nächsten Kapitel 3.4 bestimmt.

Numerische Berechnung

Die numerische Berechnung wird mit dem expliziten Eulerverfahren durchgeführt. Dazu wird der Raum und die Zeit diskretisiert: $x = i \Delta x$, $y = j \Delta y$ und $t = k \Delta t$. Mit $n_1(i, j, k) = N_1(i \Delta x, j \Delta y, k \Delta t)$ und $n_2(i, j, k) = N_2(i \Delta x, j \Delta y, k \Delta t)$ erhält

man die Rekursionsformeln:

$$\begin{aligned}
 n_1(i, j, k + 1) = & (r_1 - c_{11} n_1(i, j, k) - c_{12} n_2(i, j, k)) n_1(i, j, k) \\
 & + D_1 \Delta t \left(\frac{n_1(i + 1, j, k) - 2n_1(i, j, k) + n_1(i - 1, j, k)}{\Delta x^2} \right. \\
 & \left. + \frac{n_1(i, j + 1, k) - 2n_1(i, j, k) + n_1(i, j - 1, k)}{\Delta y^2} \right), \tag{3.3a}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 n_2(i, j, k + 1) = & (r_2 - c_{22} n_2(i, j, k) - c_{21} n_1(i, j, k)) n_2(i, j, k) \\
 & + D_2 \Delta t \left(\frac{n_2(i + 1, j, k) - 2n_2(i, j, k) + n_2(i - 1, j, k)}{\Delta x^2} \right. \\
 & \left. + \frac{n_2(i, j + 1, k) - 2n_2(i, j, k) + n_2(i, j - 1, k)}{\Delta y^2} \right). \tag{3.3b}
 \end{aligned}$$

Für die Diskretisierung wird $\Delta x = \Delta y = 1$ m gewählt. Da das simulierte Gebiet $L_x = 4$ km und $L_y = 1$ km groß ist, werden 4000 Schritte in x-Richtung und 1000 Schritte in y-Richtung berechnet.

Desweiteren wird für die numerische Simulation ein 20 m breites mittig gelegenes Feld angenommen, über denen die Zufuhr von *C. pratensis* stattfindet. Für die Randbedingung (3.2c) gilt somit $G = [490; 510]$.

Ausbreitung über lange Distanzen

C. × insueta begann wahrscheinlich 1901 den Urnerboden zu besiedeln. 1996 hatte *C. × insueta* schon schätzungsweise eine Fläche von ca. 25 ha besiedelt (Urbanska u. a. 1997, S. 238). Diese Ausbreitungsgeschwindigkeit ist nur mit der diffusiven Ausbreitung über kurze Distanzen nicht zu erklären. Die *Cardamine* Arten müssen noch über zusätzliche Mechanismen über lange Distanzen (engl. long-distance dispersal, kurz ldd) ausgebreitet werden. Eine mögliche Erklärung dafür wäre die Verschleppung der Samen durch Tiere und Menschen. Auch die Mahd kann die Ausbreitung von *Cardamine* stark fördern, wenn sie nach der Samenreife durchgeführt wird. Eine weitere Möglichkeit zur Verbreitung der Samen ist der Transport durch Wasser. Die *Cardamine* Arten kommen häufig auf feuchten Böden vor und können einen großen Bodensamenspeicher ausbilden. Untersuchungen des Bodensamenspeichers von *Cardamine amara* haben gezeigt, dass diese Art einen Bodensamenspeicher mit bis zu 35 900 Samen pro m^2 aufbauen kann (Koch u. a. 2003, S. 344). Die Samen im Boden können durch abfließendes Regen- und Schmelzwasser transportiert werden.

Um diese ‚ldd‘ im Modell zu berücksichtigen, wird das numerische Lösungsschema erweitert. Dies wird mit dem Pseudocode (Abb. 3.4) verdeutlicht. Der vollständige Programmcode ist im Anhang B.2 aufgelistet. Da die Samen nur einmal im Jahr reifen, wird für die numerische Simulation angenommen, dass nur einmal in der Mitte des Jahres neue Kolonien entstehen. Eine weitere Annahme ist, dass die Wahrscheinlichkeit für die Ausbreitung über lange Distanzen für alle Pflanzen in einer Kolonie

```

wiederhole( solange k < kEnd){
    berechne( n1(i,j,k+1) )
    berechne( n2(i,j,k+1) )
    wenn( Jahresmitte ){
        Anzahl_neuer_Kolonien =  $\lambda$  * besiedelte_Fläche
        für(i=0, i<Anzahl_neuer_Kolonien, i++)
            setze neu Kolonie an zufälligen Ort
    }
    k = k + 1
}

```

Abbildung 3.4.: Pseudocode des numerischen Lösungsverfahrens mit ‚long-distance dispersal‘.

überall gleich ist. Daher wird die Anzahl der neuen Kolonien proportional mit den Faktor λ zu der eingenommenen Fläche ermittelt. Die neuen Kolonien werden zufällig über das Modellareal verteilt, da die oben genannten möglichen Transportwege das gesamte Areal überdecken können.

3.4. Parameterbestimmung

Die intrinsischen Wachstumsraten

Pflanzen der Gattung *Cardamine* verbreiten sich vegetativ und durch Samen. Die vegetative Vermehrung erfolgt durch Rhizome. Bei einigen Arten wie z. B. *C. pratensis* bilden sich auch an den bodenständigen Blättern wurzelnde Brutknospen aus (Briemle 1997, S. 99). Zur Verbreitung der Samen bilden die Pflanzen Schoten, deren Fruchtklappen sich bei der Reife spiralförmig aufrollen und die Samen explosionsartig mehrere Meter weit verstreuen (Philippi u. a. 1993, S. 228). Diese Form der Pflanzenausbreitung wird Ballochorie genannt. *Cardamine* gehört dabei zu den Saftdruckstreuern, da die Schoten durch den Anstieg des Zellsaftdrucks aufspringen und nicht wie bei den Austrocknungsstreuern durch Austrocknung des Fruchtgewebes.

Cardamine hat eine sehr hohe Samenzahl. Bei *C. pratensis* sind es ca. 150 bis 400 Samen (Briemle 1997, S. 99). Nach einem Jahr können aus einer Pflanze unter optimalen Bedingungen somit 150–400 Pflanzen entstehen. Unter Annahme des exponentiellen Wachstums liegt die Wachstumsrate r_2 für *C. pratensis* zwischen $\ln(150) a^{-1} \approx 5 a^{-1}$ und $\ln(400) a^{-1} \approx 6 a^{-1}$. Aufgrund der nahen Verwandtschaft zu den anderen *Cardamine* Arten, dürfte deren Wachstumsrate r_1 nicht stark von r_2 abweichen.

Die Diffusionskoeffizienten

Für die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist vor allem die Verbreitung durch Samen von Bedeutung, da viel größere Distanzen überbrückt werden als durch die vegetative Ausbreitung. Genauere Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit der betrachteten *Cardamine* Arten liegen nicht vor. Untersuchungen über *Cardamine hirsuta* haben aber gezeigt, dass deren Samen durchschnittlich 0.5 m weit verstreut werden (Bachman u. Whiwell 1994, S.300). Da *C. hirsuta* und die anderen *Cardamine* Arten ungefähr gleich groß sind und den gleichen Mechanismus zur Samenverbreitung benutzen, dürfte die Streuweite der Samen annähernd gleich sein. Wird zusätzlich die vegetative Ausbreitung beachtet, liegt die durchschnittliche Ausbreitungsgeschwindigkeit unter 0.5 m/a. Nach Fisher ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit $v = 2\sqrt{rD}$ und somit $D = \frac{v^2}{4r}$. Es ergeben sich für die Wachstumsrate $r = 5 \text{ a}^{-1}$ die Diffusionskoeffizienten $D_1 = D_2 = 0.0125 \text{ m}^{-2}$ und für $r = 6 \text{ a}^{-1}$ $D_1 = D_2 = 0.01 \text{ m}^{-2}$.

Die Kapazitäten

Auf dem Urnerboden kommt *C. × insueta* auf einer ca. 25 ha großen Fläche mit ca. 1 000 000 Pflanzen vor (Urbanska u. a. 1997, S. 239). Auf der gleichen Fläche wächst auch *C. rivularis* mit mehreren hunderttausend Pflanzen (Urbanska u. a. 1997, S. 238). Mit der Annahme, dass auf den 25 ha zusätzlich zu den *C. × insueta* noch ca. 250 000 *C. rivularis* Pflanzen wachsen beträgt die Kapazität $K_1 = 5 \text{ m}^{-2}$. Für die Kapazität von *C. pratensis* wird angenommen, dass sie ungefähr der Kapazität von *C. × insueta* entspricht ($K_2 = 4 \text{ m}^{-2}$). Aus den geschätzten Werten der Kapazitäten resultieren die intraspezifischen Konkurrenzkoefizienten $c_{11} = \frac{r_1}{K_1} = 1 \text{ m}^2/\text{a}$ und $c_{22} = \frac{r_2}{K_2} = 1.25 \text{ m}^2/\text{a}$.

Die interspezifischen Konkurrenzkoefizienten

Die einheimischen *Cardamine*-Arten und *C. pratensis* kommen zusammen vor. Eine Koexistenz der Arten ist offensichtlich möglich. Koexistenz von konkurrierenden Arten ist bei diesem Modell nur möglich, wenn $\frac{r_1}{c_{11}} < \frac{r_2}{c_{21}}$ und $\frac{r_2}{c_{22}} < \frac{r_1}{c_{12}}$ (vgl. Kapitel 2.4.1). Mit dieser Annahme lassen sich die interspezifischen Konkurrenzkoefizienten durch $c_{12} < 1.25 \text{ m}^2/\text{a}$ und $c_{21} < 1 \text{ m}^2/\text{a}$ abschätzen.

Der periodische Zufluss von *C. pratensis*

Der Zufluss von *C. pratensis* wird wie oben beschrieben durch die Randbedingung (3.2c) modelliert. Dabei wird der Zufluss durch eine allgemeine Sinusfunktion $f(t) = a \sin(bt + c) + d$ angenähert. Da der Heu- und Viehtransport einer jährlichen Schwankung unterliegt, sollte die Periode $p = \frac{2\pi}{b}$ ein Jahr betragen:

$$p = \frac{2\pi}{b} = 1 \Leftrightarrow b = 2\pi. \quad (3.4)$$

Der maximale Zufuhr von *C. pratensis* findet im Sommer, in der Mitte des Jahres, statt. Daher wird eine Phasenverschiebung der Sinusfunktion benötigt. Der Parame-

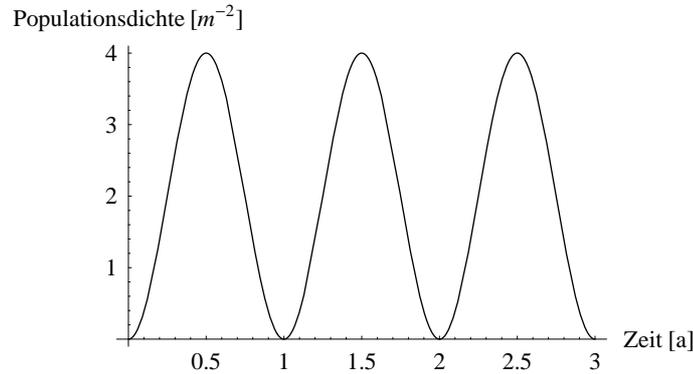


Abbildung 3.5.: Die Funktion $f(t) = 2 \sin(2\pi t - \frac{2\pi}{4}) + 2$ für die periodische Zufuhr von *Cardamine pratensis* über die Randbedingung (3.2c).

ter c bewirkt eine Phasenverschiebung um $\frac{c}{b}$. Somit gilt für den Parameter c :

$$\frac{c}{2\pi} = -\frac{1}{4} \Leftrightarrow c = -\frac{2\pi}{4} \quad (3.5)$$

Als nächstes wird angenommen, dass der Zufluss von *C. pratensis* die Kapazitätsgrenze nicht überschreitet, d. h. die Sinusfunktion soll zwischen 0 und $K_2 = 4$ schwanken. Für die Amplitude a folgt daraus:

$$a = \frac{K_2}{2} = 2. \quad (3.6)$$

Aus diesen Parametern resultiert die Funktion (Abbildung 3.5):

$$f(t) = 2 \sin(2\pi t - \frac{2\pi}{4}) + 2 \quad (3.7)$$

3.5. Ergebnisse

Zu Anfang der numerischen Berechnung ist das gesamte Modellareal vollständig von den einheimischen *Cardamine*-Arten besiedelt. Dabei hat die Populationsdichte der einheimischen Arten die Kapazität $K_1 = 5$ erreicht. Die invasive *C. pratensis* ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht im Modellareal, d. h. die Populationsdichte ist überall Null. Die Abbildung 3.6 zeigt diese Anfangssituation.

Zunächst ist eine Simulation ohne die Verbreitung über weite Distanzen durchgeführt worden. Es wurde mit den Parametern $r_1 = r_2 = 5 \text{ a}^{-1}$, $c_{11} = c_{12} = 1 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{22} = 1.25 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{21} = 0.9 \text{ m}^2/\text{a}$ und $D_1 = D_2 = 0.0125 \text{ m}^{-2}$ gerechnet. Die Abbildungen 3.7 zeigt die Ausbreitung der *Cardamine*-Arten nach 100 Jahren unter Annahme

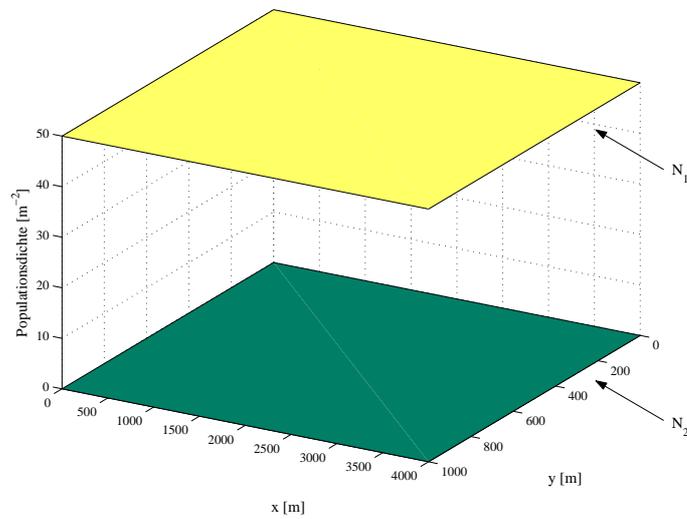


Abbildung 3.6.: Die Anfangsbedingungen $N_1(x, y, 0) = K_1 = 5 \text{ m}^{-2}$ und $N_2(x, y, 0) = 0 \text{ m}^{-2}$.

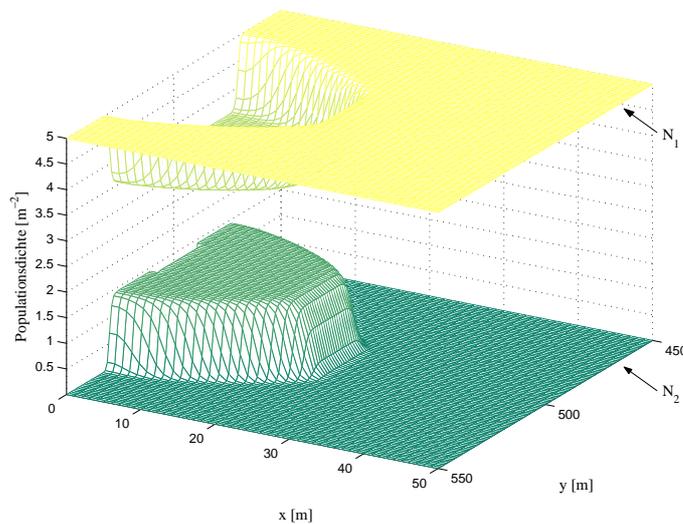


Abbildung 3.7.: Ausbreitung der einheimischen *Cardamine* Arten N_1 und der invasiven *C. pratensis* N_2 mit reiner Diffusion nach 100 Jahren mit den Parametern: $r_1 = r_2 = 5 \text{ a}^{-1}$, $c_{11} = c_{12} = 1 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{22} = 1.25 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{21} = 0.9 \text{ m}^2/\text{a}$ und $D_1 = D_2 = 0.0125 \text{ m}^{-2}$.

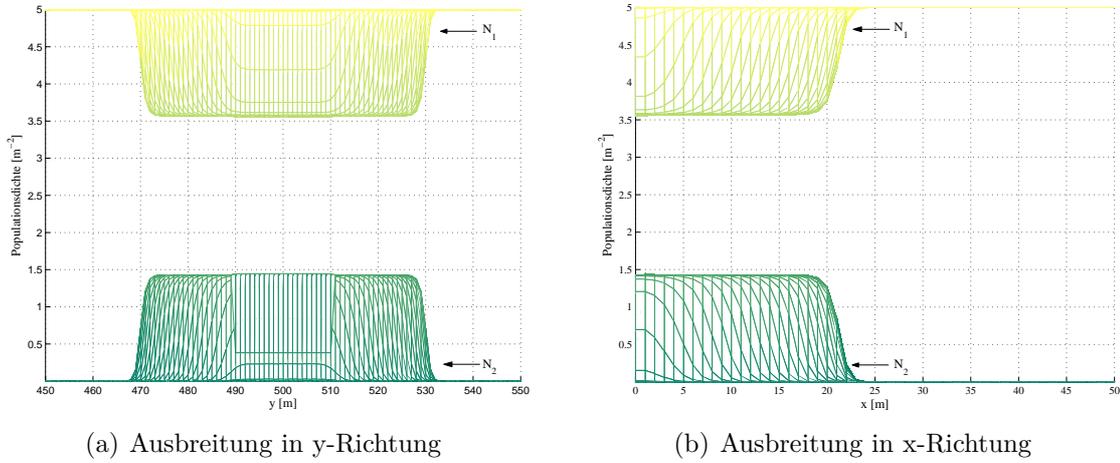


Abbildung 3.8.: Schnitte durch die Abbildung 3.7. *C. pratensis* hat sich in 100 Jahren ca. 22 m in allen Richtungen ausgebreitet.

einer rein diffusiven Ausbreitung. Auf der Fläche, auf der sich die neue Art *C. pratensis* angesiedelt hat, ist die Populationsdichte der einheimischen Art gesunken. Dabei sinkt die Populationsdichte der einheimischen Arten auf

$$N_1^S = \frac{r_1 c_{22} - r_2 c_{12}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}} \approx 3.57 \quad (3.8a)$$

und die Populationsdichte der invasiven Art steigt auf

$$N_2^S = \frac{r_2 c_{11} - r_1 c_{21}}{c_{11} c_{22} - c_{12} c_{21}} \approx 1.43. \quad (3.8b)$$

Anhand der Abbildung 3.7 und der Schnitte 3.8(a) und 3.8(b) ist gut zu erkennen, dass die invasive Art in der Simulation in 100 Jahren lediglich ca. 22 m in das Gebiet vorgedrungen ist. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit von der invasiven *C. pratensis* stimmt mit der vorhergesagten Ausbreitungsgeschwindigkeit für konkurrierende Arten (2.54) überein:

$$\bar{v}_2 = 2\sqrt{r_2 D_2 \left(1 - \frac{r_1 c_{21}}{r_2 c_{11}}\right)} = v_2 \sqrt{1 - \frac{r_1 c_{21}}{r_2 c_{11}}} = 0.22 \text{ m/a}. \quad (3.9)$$

Die von *C. pratensis* eingenommene Fläche entspricht einem Halbkreis mit einem Radius von 22 m (760 m^2) mit einer durch die Breite des Zuflusses bedingten zusätzlichen Fläche von $20 \text{ m} \times 22 \text{ m} = 440 \text{ m}^2$. Unter Annahme rein diffusiver Ausbreitung besetzt *C. pratensis* nach 100 Jahren eine Fläche von ca. 1200 m^2 . Die theoretisch

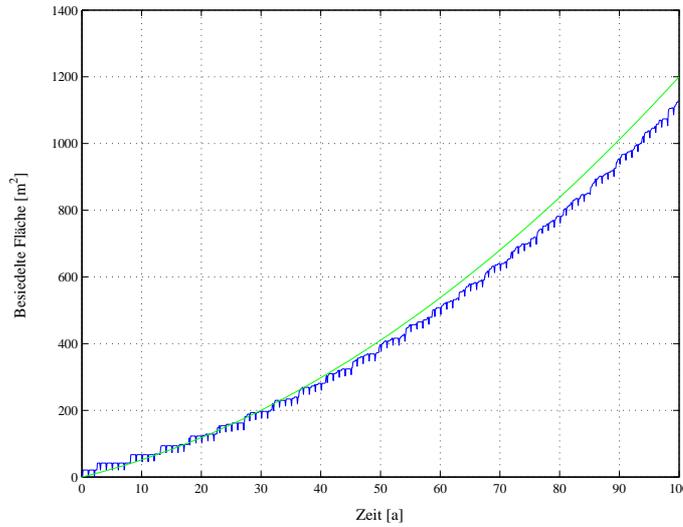


Abbildung 3.9.: Die durch numerische Simulation bestimmte von *C. pratensis* (N_2) mit reiner Diffusion besiedelte Fläche (blauer Graph) und die theoretisch besiedelte Fläche $A_t(t)$ (grüner Graph).

besiedelte Fläche $A_t(t)$ zur Zeit t lässt sich demnach mit der Funktion

$$A_t(t) = \frac{\pi(t\bar{v}_2)^2}{2} + 20 \text{ m} \cdot t\bar{v}_2 \quad (3.10)$$

berechnen (Abb. 3.9).

Die numerisch berechnete von *C. pratensis* eingenommene Fläche beträgt nach hundert Jahren 1129 m^2 (Abb. 3.9). Es liegt eine Differenz von 71 m^2 zum theoretischen Wert vor. Eine mögliche Ursache für diese Differenz sind numerische Fehler durch die Diskretisierung des Raumes. Des weiteren wurden nur die Flächen als besiedelt angenommen, an denen *C. pratensis* mindestens eine Populationsdichte von 0.1 Pflanzen pro m^2 erreicht hat.

Die von *C. pratensis* eingenommene Fläche nimmt aufgrund der konstanten Ausbreitungsgeschwindigkeit quadratisch zu. Die kleinen Fluktuationen im Flächenzuwachs werden durch den periodischen Zufluss von *C. pratensis* erzeugt. Da die periodische Zufuhr von *C. pratensis* in der theoretischen Berechnung der besiedelten Fläche nicht berücksichtigt wurden und diese theoretische Fläche mit der Fläche aus der numerischen Berechnung doch nahezu übereinstimmt, kann angenommen werden, dass die ständige periodische Zufuhr auf lange Sicht keinen großen Einfluss auf den Verlauf der Invasion hat.

Für die nächste Simulation wird zusätzlich zur Fickschen Diffusion die Verbreitung über ‚ldd‘ mit betrachtet. Es wird mit dem gleichen Parametersatz wie bei der vorherigen Simulation gerechnet. Neue Kolonien werden einmal in der Jahresmitte

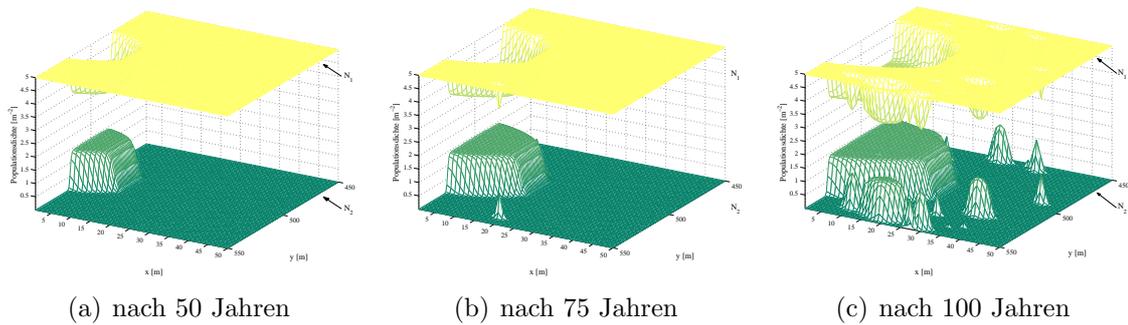


Abbildung 3.10.: Ausbreitung der einheimischen *Cardamine* Arten N_1 und der invasiven *C. pratensis* N_2 mit ‚ldd‘ nach 50, 75 und 100 Jahren mit den Parametern: $r_1 = r_2 = 5 \text{ a}^{-1}$, $c_{11} = 1 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{12} = 1 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{22} = 1.25 \text{ m}^2/\text{a}$, $c_{21} = 0.9 \text{ m}^2/\text{a}$, $D_1 = D_2 = 0.0125 \text{ m}^{-2}$ und $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2}\text{a}^{-1}$.

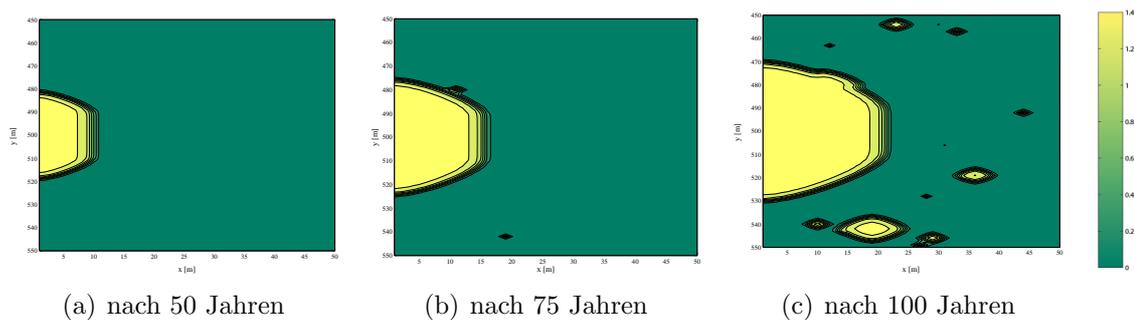


Abbildung 3.11.: Populationsdichte von *C. pratensis* mit ‚ldd‘ nach 50, 75 und 100 Jahren.

erzeugt und die Anzahl der neuen Kolonien wird proportional zur eingenommenen Fläche berechnet. Als Proportionalitätsfaktor wurde $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2}\text{a}^{-1}$ verwendet.

Die Abbildung 3.10(a) zeigt die numerische Simulation der Ausbreitung unter Berücksichtigung von ‚ldd‘ nach 50 Jahren. Durch die periodische Zufuhr von *C. pratensis* ist eine Hauptkolonie entstanden. Neben der Hauptkolonie sind im Ausschnitt noch keine weitere Kolonien entstanden. In der nächsten Abbildung 3.10(b) ist der gleiche Abschnitt des Gebietes nach 75 Jahren dargestellt. Nun sind zusätzlich zu der Hauptkolonie zwei weitere Kolonien von *C. pratensis* zu sehen. Eine Kolonie ist bereits mit der Hauptkolonie verschmolzen. Die Abbildung 3.10(c) zeigt die Situation nach 100 Jahren. Die Kolonien von der letzten Abbildung haben sich weiter ausgebreitet und es sind viele neue Kolonien entstanden.

Diese Entwicklung ist ebenso in den Abbildungen 3.11(a), 3.11(b) und 3.11(c) zu

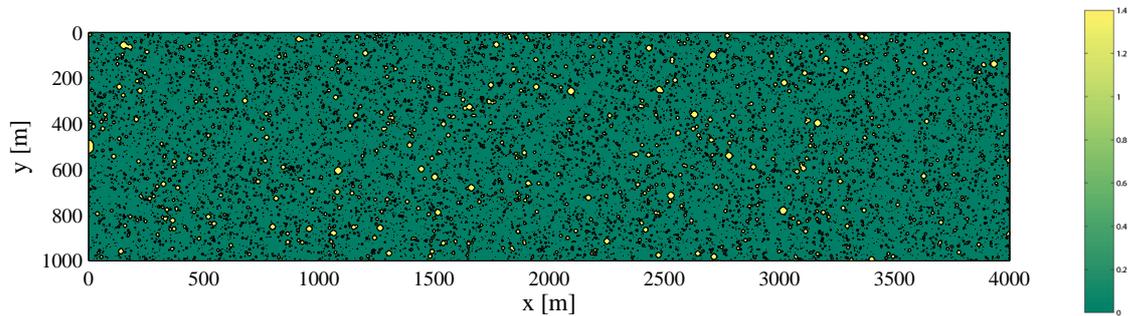


Abbildung 3.12.: Populationsdichte von *C. pratensis* im gesamten Modellareal nach 100 Jahren.

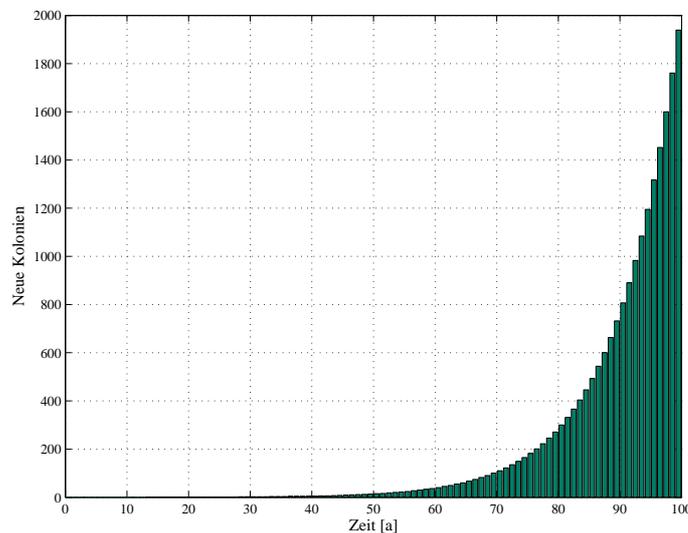


Abbildung 3.13.: In dem jeweiligen Jahr durch ‚ldd‘ neu entstehende Kolonien.

erkennen, in denen Populationsdichten von *C. pratensis* in dem gleichen Ausschnitt des Gebietes als Höhendigramm dargestellt sind. Die Populationsdichte von *C. pratensis* ist für das gesamte Modellareal in Abbildung 3.12 zu sehen. Das Gebiet ist nach 100 Jahren mit vielen Kolonien von *C. pratensis* besiedelt.

Abbildung 3.13 zeigt die Anzahl der neuen Kolonien über die Zeit. Die Anzahl der neuen Kolonien nimmt mit der Zeit exponentiell zu. Anfangs entstehen sehr wenige neue Kolonien. Nach 13 Jahren entsteht die erste neue Kolonie, nach 50 Jahren lediglich 15 neue Kolonien. Danach steigt die Anzahl der neuen Kolonien stark an. Nach 100 Jahren liegt die Anzahl der neu entstehenden Kolonien über 1900.

In der Abbildung 3.14(a) ist die von *C. pratensis* eingenommene Fläche über der Zeit aufgetragen. Hier ist zu sehen, dass anfangs die Entstehung neuer Kolonien durch

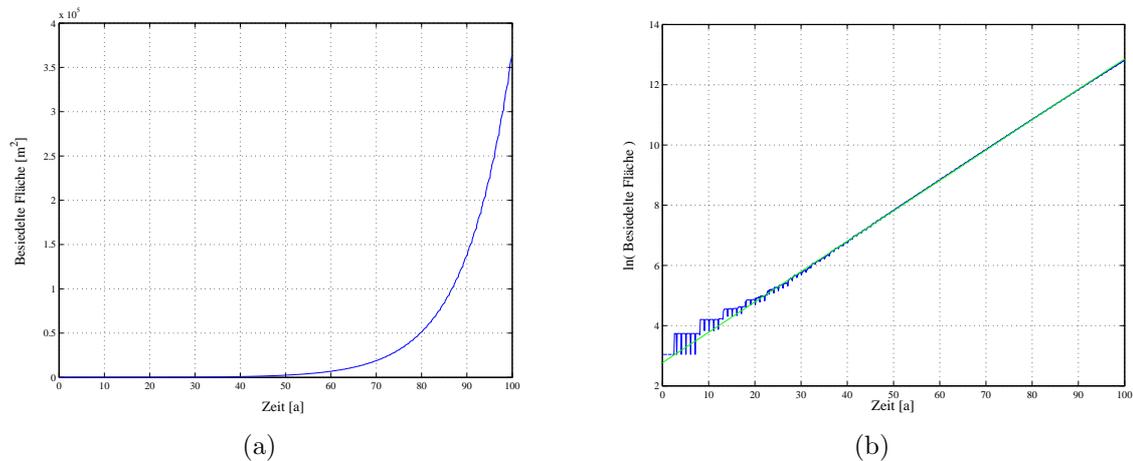


Abbildung 3.14.: (a) Die von *C. pratensis* (N_2) mit ‚ldd‘ besiedelte Fläche A_{ldd} und (b) der Logarithmus der besiedelten Fläche über die Zeit (blauer Graph) mit der Regressionsgeraden $\ln(A_{ldd})(t) = 2.7689 + 0.10088 \cdot t$ (grüner Graph).

‚ldd‘ keine großen Auswirkungen hat. Erst nach ca. 50 Jahren steigt die von *C. pratensis* besiedelte Fläche stark an. Nach hundert Jahren beträgt die besiedelte Fläche ca. 36 ha. Die Regressionsgerade in Abbildung 3.14(b) zeigt einen linearen Zusammenhang zwischen dem Logarithmus der besiedelten Fläche und der Zeit. Daher liegt eine exponentielle Zunahme der besiedelten Fläche vor. Die Schwankungen, die bei der logarithmischen Darstellung vor allem am Anfang erkennbar sind, werden durch den periodischen Zufluss von *C. pratensis* verursacht.

Wie bereits erwähnt besiedelt *C. × insueta* am Urnerboden nach 95 Jahren eine Fläche von ca. 25 ha. Entsprechend der numerischen Berechnung liegt die besiedelte Fläche von *C. pratensis* für den Faktor $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ nach 95 Jahren auch bei ca. 25 ha, d. h. *Cardamine pratensis* müsste in einem Jahr pro besiedelte Fläche von ca. 180 m^2 eine neue Kolonie produzieren, damit sie eine ähnliche Ausbreitungsgeschwindigkeit wie *C. × insueta* hat.

3.6. Diskussion

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass die Ausbreitung von *C. pratensis* mit einem reinen Reaktion-Diffusionsmodell mit der diffusiven Verbreitung der Samen durch die Schleuderschoten nicht vollständig beschreibbar ist. Der Transport der Samen über weite Strecken spielt bei der Ausbreitung der Pflanze eine entscheidende Rolle. Durch die Erweiterung des Modells um die Produktion von neuen Kolonien ist der Flächenzuwachs von *C. pratensis* realistischer. Statt einer quadratischen Zunahme der Fläche

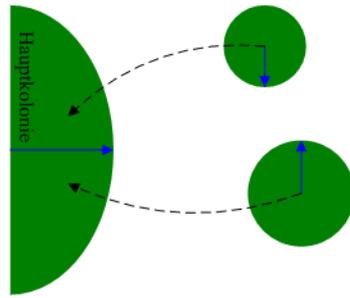


Abbildung 3.15.: Schematische Darstellung von der Berechnung der effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit \tilde{v}_2 mit ‚ldd‘. Der Flächenzuwachs durch die Kolonien wird zu der Hauptkolonie dazu gerechnet.

(Abb. 3.9) erhält man mit ‚ldd‘ eine exponentielle Flächenzunahme (Abb. 3.14(a)). Mit der rein diffusiven Ausbreitung der Samen würde die besiedelte Fläche lediglich ca. 1200 m^2 betragen. Mit ‚ldd‘ und $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ steigt die Fläche auf ca. 25 ha.

Die Gleichung (3.10) gibt an, wie die theoretisch von *C. pratensis* besiedelte Fläche mit reiner Diffusion berechnet wird. Eine Umformung dieser Gleichung führt zu:

$$\bar{v}_2 = \frac{-20 \text{ m} \cdot t + \sqrt{2(200 \text{ m}^2 \cdot t^2 + A_t(t) \pi t^2)}}{\pi t^2}. \quad (3.11)$$

Die theoretische Ausbreitungsgeschwindigkeit \bar{v}_2 von *C. pratensis* mit reiner Diffusion ist konstant.

Eine Ausbreitungsgeschwindigkeit für *C. pratensis* mit ‚ldd‘ kann nicht bestimmt werden, da die neuen Kolonien zufällig auf das Modellareal verteilt werden. Es ist aber möglich eine effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit \tilde{v}_2 zu ermitteln, indem statt der theoretisch von *C. pratensis* besiedelte Fläche A_t die Fläche aus der numerischen Simulation mit ‚ldd‘ A_{ldd} verwendet wird. Man erhält die Formel:

$$\tilde{v}_2 = \frac{-20 \text{ m} \cdot t + \sqrt{2(200 \text{ m}^2 \cdot t^2 + A_{ldd}(t) \pi t^2)}}{\pi t^2}. \quad (3.12)$$

Um die effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit \tilde{v}_2 zu berechnen, wird bei dieser Formel der Flächenzuwachs aller Kolonien zu der Hauptkolonie gezählt. Dies ist schematisch in Abbildung 3.15 dargestellt.

Die Abbildung 3.16(a) zeigt die effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit für $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Am Anfang der numerischen Simulation schwankt die effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit sehr stark. Diese Schwankungen werden durch die periodische Zufuhr von *C. pratensis* verursacht. Nach ca. 20 Jahren hat der Zufluss nur noch einen geringen Einfluss auf die effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit. In der Abbildung 3.16(b) ist der Logarithmus der effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit über die Zeit aufgetragen. Der Logarithmus der effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit über

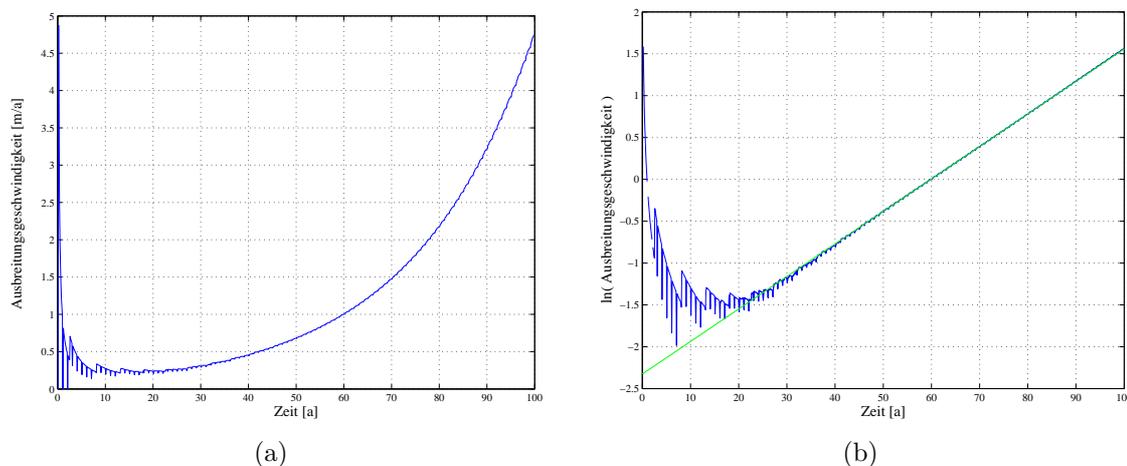


Abbildung 3.16.: (a) Effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit \tilde{v}_2 von *C. pratensis* mit ‚ldd‘ für $\lambda = 0.0055 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. (b) Logarithmus der effektiven Ausbreitungsgeschwindigkeit \tilde{v}_2 über die Zeit (blauer Graph) mit der Regressionsgeraden $\ln(\tilde{v}_2)(t) = -2.3252 + 0.03883 \cdot t$ (grüner Graph).

der Zeit kann mit der Regressionsgeraden $\ln(\tilde{v}_2)(t) = -2.3252 + 0.03883 \cdot t$ angenähert werden. Statt einer konstanten Ausbreitungsgeschwindigkeit wie beim Modell mit reiner Diffusion liegt nun eine exponentiell steigende Ausbreitungsgeschwindigkeit vor. Die zu der Regressionsgeraden entsprechende exponentielle Regressionsfunktion lautet: $\tilde{v}_2(t) = \exp(-2.3252) \cdot e^{0.03883t}$.

Da sich die Invasion von *C. pratensis* noch im Anfangsstadium befindet, wurde der Parameter λ für die Ausbreitung über lange Strecken von dem Hybriden *C. insueta* abgeleitet. Diesen Parameter λ abzuschätzen ist sehr schwierig, da er, wie im Kapitel 3.3 beschrieben wurde, von unsicheren Faktoren, wie z. B. vom anthropogenen Einfluss, abhängig ist.

Um den Einfluss des Parameters λ zu verdeutlichen, wurde er in verschiedenen Modelldurchläufen variiert. In der Abbildung 3.17(a) sind die von *C. pratensis* nach 100 Jahren besiedelte Flächen $A_{t=100}$ über den entsprechenden λ -Werten aufgetragen. Es muss beachtet werden, dass das Modell mit ‚ldd‘ eine zufällige Komponente enthält. Die Lage einer neuen Kolonie wird zufällig bestimmt (siehe Abb. 3.4), so dass verschieden Modelldurchläufe unterschiedliche Werte erzeugen. Die Abbildung 3.17(a) zeigt, dass das Modell sensibel auf die Wahl von λ reagiert. Die Regression in der Abbildung 3.17(b) verdeutlicht einen linearen Zusammenhang zwischen dem Logarithmus der besiedelten Fläche und dem Logarithmus des Proportionalitätsfaktors λ . Demnach steigt die besiedelte Fläche mit λ potenziell an (Abb. 3.17(a)).

Die Wertebestimmung der Modellparameter war aufgrund der Datenlage nur be-

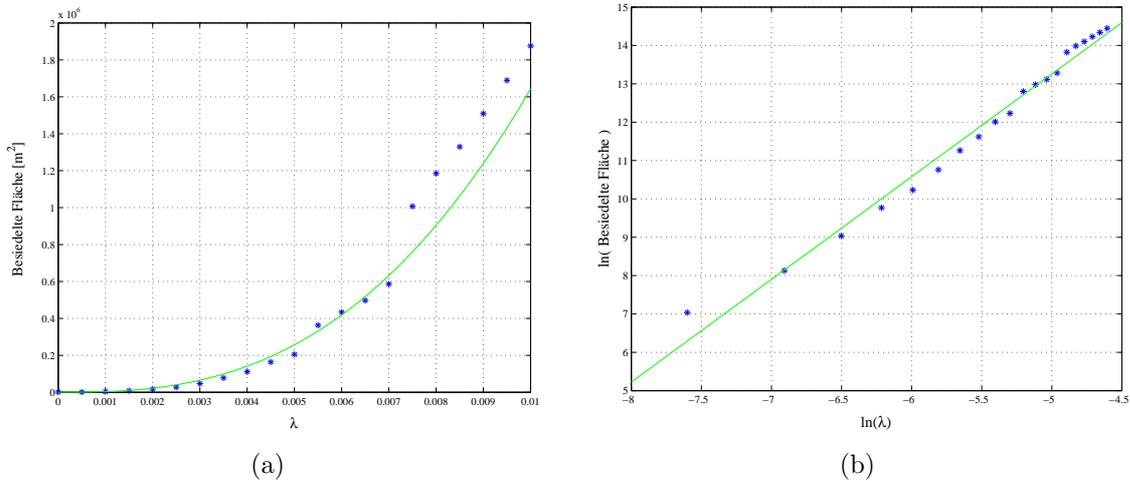


Abbildung 3.17.: (a) Die von *C. pratensis* besiedelten Flächen nach 100 Jahren aus den numerischen Simulationen mit verschiedenen λ -Werten (blaue Sterne) mit der Regression $A_{t=100}(\lambda) = \exp(26.643) \cdot \lambda^{2.6776}$. (b) Die besiedelte Fläche in logarithmischen Darstellung (blaue Sterne) über die logarithmierten λ -Werte und die Regressionsgerade $\ln(A_{t=100})(\lambda) = 26.643 + 2.6776 \cdot \ln(\lambda)$ (grüner Graph).

dingt möglich. Die Angaben über die Populationsgrößen der Pflanzen sind in den vorhandenen Artikeln geschätzte Werte (Urbanska u. a. 1997; Hurka u. a. 2003). Exakte Daten aus Zählungen existieren lediglich für *C. pratensis*, die in der Tabelle 3.1 aufgelistet sind. Die Daten wurden nur über drei Jahre erhoben und weitere Zählungen sind nicht in Aussicht.

Die intrinsischen Wachstumsraten wurden aus den Angaben eines Pflanzenlexikons (Briemle 1997) hergeleitet. Exaktere Wachstumsraten könnten durch Zählungen der Samenzahlen aller beteiligten *Cardamine*-Arten oder durch experimentelle Pflanzungen wie bei Bachman u. Whiwell (1994) ermittelt werden.

Die Modellierung der Ausbreitung der *Cardamine*-Arten beruht zur Zeit auf der Annahme, dass sich die Arten ähnlich wie *C. hirsuta* verhalten, da die Diffusionskoeffizienten von der Schleuderweite von *C. hirsuta* abgeleitet wurden. Experimente zur Bestimmung der Schleuderweite der *Cardamine*-Arten würden eine genauere Modellierung, ohne aufwendige Zählungen der Pflanzen vor Ort, ermöglichen.

4. Zusammenfassung

Den Grundstein für die Modellierung biologischer Invasionen mit Reaktions-Diffusionsgleichungen haben die Modelle von Skellam und Fisher gelegt. Sie zeigen, dass eine biologische Invasion prinzipiell aus zwei Prozessen besteht, dem Wachstum der Population und der Ausbreitung der Organismen. Das Modell von Skellam weist eine Populationsfront auf, die sich mit der Zeit im Raum ausbreitet. Dieses Modell liefert auch Erklärungen für das Phänomen der Etablierungsphase. Im Gegensatz zum Skellam-Modell steigt die Populationsdichte beim Fisher-Modell nicht ins Unendliche. Die Populationsfront beim Fisher-Modell ist sigmoid geformt, so dass die Populationsdichte durch die Kapazität beschränkt ist.

Reaktions-Diffusionsmodelle zeigen, dass sich viele invasive Arten mit einer konstanten Geschwindigkeit ausbreiten. Je nachdem welche Wechselbeziehungen zwischen der invasiven Art und den einheimischen Arten bestehen (z. B. Konkurrenz oder Räuber-Beute) können verschiedene Ausbreitungsgeschwindigkeiten der invasiven Art ermittelt werden. Des Weiteren liefern Stabilitätsanalysen der Reaktions-Diffusionsmodelle die Bedingungen für eine erfolgreiche Invasion.

Wie das Anwendungsbeispiel „Urnerboden“ gezeigt hat, stößt die Modellierung mit Reaktion-Diffusionsgleichung an ihre Grenzen, wenn sich Arten nicht nur rein diffusiv ausbreiten. Reaktion-Diffusionsmodelle können aber um die Entstehung von neuen Kolonien erweitert werden, so dass die Ausbreitung über ‚long-distance dispersal‘ mit einbezogen wird.

Aus der konstanten Ausbreitungsgeschwindigkeit der Population bei einem reinen Reaktions-Diffusionsmodell folgt ein quadratischer Zuwachs der besiedelten Fläche. Bei einem Modell mit ‚ldd‘ breiten sich alle neu entstehenden Kolonien mit einer konstanten Geschwindigkeit aus, so dass der gesamte Flächenzuwachs exponentiell steigt. Die Entstehung neuer Kolonien geschieht proportional zur besiedelten Fläche. Numerische Simulationen zeigen, dass die besiedelte Fläche mit den Proportionalitätsfaktor λ potenziell wächst.

Im Modell zur Invasion von *C. pratensis* am Urnerboden werden neu entstehende Kolonien zufällig auf das Modellareal verteilt, so dass eine Ausbreitungsgeschwindigkeit nicht ermittelt werden kann. Es kann aber eine effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit ermittelt werden. Diese effektive Ausbreitungsgeschwindigkeit ist nicht konstant, sie steigt mit der Zeit exponentiell.

Mit dem vorgestellten Modell sind aufgrund der Datenlage nur qualitative Aussagen über den Verlauf der Invasion von *C. pratensis* möglich. Durch experimentelle Pflanzungen der *Cardamine*-Arten könnten die meisten Parameter genauer bestimmt

werden. Dadurch wäre eine quantitative Verbesserung der Ergebnisse erreichbar. Der Proportionalitätsfaktors λ lässt sich durch Beobachtung des Gebietes über einen längeren Zeitraum ermitteln. Nähere Untersuchungen über die Ursachen und Faktoren für die Entstehung neuer Kolonien würden es ermöglichen die Entstehungsorte neuer Kolonien nicht nur rein zufällig zu wählen.

Literaturverzeichnis

Bachman u. Whiwell 1994

BACHMAN, G. ; WHIWELL, T.: Harry bittercress (*Cardamine hirsuta*) seed production and dispersal in the propagation of landscape plants. In: *Proceedings Of Southern Nursery Association Research Conference* 39 (1994), S. 299–302

Bomford u. Hart 2002

BOMFORD, M. ; HART, Q.: Non-indigenous vertebrates in australia. In: PIMENTEL, David (Hrsg.): *Biological invasions : Economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species*. Boca Raton : CRC Press, 2002, S. 26–44

Briemle 1997

BRIEMLE, G.: *Farbatlas Kräuter und Gräser in Feld und Wald*. Stuttgart (Hohenheim) : Eugen Ulmer Verlag, 1997

Carlton u. Geller 1993

CARLTON, J. T. ; GELLER, J. B.: Ecological Roulette : the global transport of nonindigenous marine organisms. In: *Science* 261 (1993), S. 78–82

Chittka u. Schiirkem 2001

CHITTKA, L. ; SCHIIRKEM, S.: Successful invasion of a floral market. In: *Nature* 411 (2001), Nr. 6838, S. 653

Clavero u. García-Berthou 2005

CLAVERO, M. ; GARCÍA-BERTHOU: Invasive species are a leading cause of animal extinctions. In: *TRENDS in Ecology and Evolution* 20 (2005), S. 110

Dunbar 1983

DUNBAR, S. R.: Travelling wave solutions of diffusive Lotka-Volterra equations. In: *Journal of Mathematical Biology* 17 (1983), S. 11–32

Fife 1979

FIFE, P. C.: Mathematical Aspects of Reacting and Diffusing Systems. In: *Lecture Notes in Biomathematics* Bd. 28. Berlin : Springer Verlag, 1979

Fisher 1937

FISHER, R. A.: The wave of advance of advantageous genes. In: *Annual Eugenics* 7 (1937), S. 335–369

Heger 2004

HEGER, T.: Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen : Entwicklung und Anwendung eines Modells zur Analyse der Invasion gebietsfremder Pflanzen. In: *Neobiota* Bd. 4. Berlin : Institut für Ökologie der Technischen Universität, 2004

Hegi 1963

HEGI, G.: Dicotyledones (Berberidaceae, Lauraceae, Papaveraceae, Cruciferae, Resedaceae). In: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* Bd. 4. 2. Auflage. München : Hanser, 1963

Hurka u. a. 2003

HURKA, H. ; BLEEKER, W. ; NEUFFER, B.: Evolutionary processes associated with biological invasions in the Brassicaceae. In: *Biological Invasions* 5 (2003), S. 281–292

Kühn u. Klotz 2002

KÜHN, I. ; KLOTZ, S.: Floristischer Status und gebietsfremde Arten. In: *Schriftenreihe für Vegetationskunde* Bd. 38. Bonn : Bundesamt für Naturschutz, 2002, S. 47–56

Koch u. a. 2003

KOCH, M. ; HUTHMANN, M. ; BERNHARDT, K.-G.: *Cardamine amara* L. (Brassicaceae) in dynamic habitats: genetic composition and diversity of seed bank and established populations. In: *Basic and Applied Ecology* 4 (2003), Nr. 4, S. 339–348

Kolmogorov u. a. 1937

KOLMOGOROV, A. ; PETROVSKII, I. ; PISKUNOV, N.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. In: *nachschauen Bull. Univ. Moscou, Ser. Internat Sec A* 1 (1937), S. 1–25

Kowarik 2003

KOWARIK, I.: *Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*. Stuttgart (Hohenheim) : Eugen Ulmer Verlag, 2003

Kratochwil u. Schwabe 2001

KRATOCHWIL, A. ; SCHWABE, A.: *Ökologie der Lebensgemeinschaften : Bioökologie*. Eugen Ulmer Verlag, 2001

Lauber u. Wagner 1996

LAUBER, K. ; WAGNER, G.: *Flora Helvetica : Flora der Schweiz*. Paul Haupt Bern Verlag, 1996

Luther 1906

LUTHER, R.: Räumliche Ausbreitung chemischer Reaktionen. In: *nachschauen Z. Elektrochem.* 12 (1906), S. 569–600

Malthus 1798

MALTHUS, T. R.: *An Essay on the Principle of Population*. London : J. Johanson in St. Paul's Church-Yard, 1798

Marhold u. Rayner 1994

MARHOLD, K. ; RAYNER, T.G.J.: Typification of the names of two species of the *Cardamine pratensis* group (Brassicaceae). In: *Taxon : journal of the International Association for Plant Taxonomy*. 43 (1994), Nr. 1, S. 77–84

Murray 1998a

MURRAY, J. D.: An Introduction. In: *Mathematical biology*. Springer Verlag, 1998

Murray 1998b

MURRAY, J. D.: Spatial models and biomedical applications. In: *Mathematical biology*. Springer Verlag, 1998

Neuffer u. a. 2001

NEUFFER, B. ; HURKA, H. ; MÖNNINGHOFF, U.: Evolutionary consequences of biological invasions - ongoing hybridization processes between cardamine taxa at the Urnernoden, Central Switzerland. In: *German programme on biodiversity and global change - status report 2001*. BIOLOG, 2001

Okubo 1980

OKUBO, A.: Diffusion and ecological problems : mathematical models. In: *Bio-mathematics* Bd. 10. Berlin : Springer Verlag, 1980

Okubo u. Levin 2001

OKUBO, A. ; LEVIN, S. A.: Diffusion and ecological problems : modern perspectives. In: *Interdisciplinary applied mathematics* Bd. 14. Berlin : Springer Verlag, 2001

Petersen u. a. 1992

PETERSEN, K. S. ; RASMUSSEN, K. L. ; HEINEMEIER, J. ; RUD, N.: Clams before Columbus? In: *Nature* 359 (1992), S. 679

Philippi u. a. 1993

PHILIPPI, G. ; QUINGER, B. ; SEBALD, O. ; SEYBOLD, S.: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Dilleniidae), Hypericaceae bis Primulaceae. In: *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs* Bd. 2. 2. Auflage. Stuttgart (Hohenheim) : Eugen Ulmer Verlag, 1993

Por 1978

POR, F. D.: *Lessepsian migration : the influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal*. Berlin : Springer Verlag, 1978

Reinhardt u. a. 2003

REINHARDT, F. ; HERLE, M. ; BASTIANSEN, F. ; STREIT, B.: Ökonomische Folgen der Ausbreitung von Neobiota. In: *Umweltforschungsplan des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit*. Umweltbundesamt, 2003

Schaefer 1992

SCHAEFER, M.: Ökologie. In: *Wörterbücher der Biologie*. 3. Auflage. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1992

Shigesada u. Kawasaki 1997

SHIGESADA, N. ; KAWASAKI, K.: *Biological invasions : Theory and practice*. New York : Oxford University Press, 1997

Shigesada u. a. 1995

SHIGESADA, N. ; KAWASAKI, K. ; TAKEDA, Y.: Modeling stratified diffusion in biological invasions. In: *The American Naturalist* 146 (1995), S. 229–251

Skellam 1951

SKELLAM, J. G.: Random dispersal in theoretical populations. In: *Biometrika* 38 (1951), S. 196–218

Skellam 1973

SKELLAM, J. G.: The Formulation and interpretation of mathematical models of diffusionary processes in population biology. In: BARTLETT, M. S. (Hrsg.) ; HIORN, R. W. (Hrsg.): *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*. London : Academic Press, 1973, S. 63–85

swissinfoGEO 2006

SWISSINFOGEO (Hrsg.): *Switzerland's geographical information system*. <http://www.swissinfo-geo.org/>. – Online-Ressource, Abruf: 08.04.2006

Urbanska u. a. 1997

URBANSKA, K. M. ; HURKA, H. ; LANDOLT, E. ; NEUFFER, B. ; MUMMENHOFF, K.: Hybridization and evolution in *Cardamine* (Brassicaceae) at Urnerboden, Central Switzerland: Biosystematic and molecular evidence. In: *Plant systematics and evolution* 204 (1997), S. 233–256

Verhulst 1838

VERHULST, P.-F.: Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement. In: *Correspondances Mathématiques et Physiques* 10 (1838), S. 113–121

Willis u. Hulme 2002

WILLIS, S.G. ; HULME, P.E.: Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? In: *Functional Ecology* 16 (2002), Nr. 4, S. 530–539

World Trade Organisation 2005

WORLD TRADE ORGANISATION: *International trade statistics 2005*. Schweiz : WTO Publications, 2005

A. Mathematica-Code

A.1. Das Fishermodell

```
Fisher1D[r_, K_, D_, NO_, deltat_, deltax_, tend_, xend_] :=
Module[{Nalt, Nneu, Ngesamt, x, t, time, distance, nxt, i, plots},
Print[deltax2, "≥", 2 D deltat, " ", deltax2 ≥ 2 D deltat];
Nalt = {NO, NO}; plots = {};
For[x = 1, x ≤ Round[xend/deltax], x++,
Nalt = Append[Nalt, 0];
];
distance = {0}; time = {0}; Ngesamt = {};
For[x = 1, x < Round[xend/deltax], x++,
distance = Append[distance, x*deltax];
];
For[t = 1, t < Round[tend/deltat], t++,\
time = Append[time, i*deltat];
];
For[t = 1, t ≤ Round[tend/deltat], t++,
Nneu = {}; koordinaten = {};
For[x = 2, x < Length[Nalt], x++,
nxt = Nalt[[x]] + deltat * r  $\left(1 - \frac{Nalt[[x]]}{K}\right)$  Nalt[[x]]
+  $\frac{D*deltat}{deltax^2}$  (Nalt[[x + 1]] - 2Nalt[[x]] + Nalt[[x - 1]]);
Nneu = Append[Nneu, nxt];
];
Nneu = Append[Prepend[Nneu, First[Nneu]], Last[Nneu]];
For[i = 2, i < Length[Nalt], i++,
koordinaten = Append[koordinaten, {distance[[i - 1]], Nalt[[i]]}];
];
Ngesamt = Append[Ngesamt, koordinaten];
Nalt = Nneu;
If[Mod[t*deltat, 2] == 0,
Print["t=", t*deltat];
plots = Append[plots, ListPlot[koordinaten, PlotJoined -> True,
PlotRange -> All, DisplayFunction -> Identity]];
];
];
p1 = Show[plots[[1]], plots[[2]], plots[[3]], plots[[4]], plots[[5]],
plots[[6]], plots[[7]], plots[[8]], DisplayFunction -> $DisplayFunction];
];
```

A.2. Das Lotka-Volterra-Räuber-Beutemodell mit Diffusion

```
Rb[r_, K_, a_, b_, m_, D1_, D2_, NO_, deltat_, deltax_, tend_, xend_] :=
Module[{Ralt, Rneu, Rgesamt, Balt, Bneu, Bgesamt, x, t,
distance, nxtR, nxtB, i},
Print[deltax2, "≥", 2 D1 deltat, " ", deltax2 ≥ 2 D1 deltat];
Print[deltax2, "≥", 2 D2 deltat, " ", deltax2 ≥ 2 D2 deltat];
```

```

Ralt = {NO, NO}; Balt = {K, K};
For[x = 1, x = Round[xend/deltax], x++,
  Ralt = Append[Ralt, 0];
  Balt = Append[Balt, K];
];
distance = {0};
For[x = 1, x < Round[xend/deltax], x++,
  distance = Append[distance, x*deltax];
];
Rgesamt = {}; Bgesamt = {};
For[t = 1, t = Round[tend/deltat], t++,
  Rneu = {}; Bneu = {};
  For[x = 2, x < Length[Ralt], x++,
    nxtB = Balt[[x]] + deltat *  $\left(r \left(1 - \frac{\text{Balt}[[x]]}{K}\right) \text{Balt}[[x]] - a \text{Balt}[[x]] \text{Ralt}[[x]]\right)$ 
      +  $\frac{D1 * \text{deltat}}{\text{deltax}^2} (\text{Balt}[[x + 1]] - 2 \text{Balt}[[x]] + \text{Balt}[[x - 1]])$ ;
    nxtR = Ralt[[x]] + deltat * (bBalt[[x]] Ralt[[x]] - mRalt[[x]])
      +  $\frac{D2 * \text{deltat}}{\text{deltax}^2} (\text{Ralt}[[x + 1]] - 2 \text{Ralt}[[x]] + \text{Ralt}[[x - 1]])$ ;
    Bneu = Append[Bneu, nxtB];
    Rneu = Append[Rneu, nxtR];
  ];
  Rneu = Append[Prepend[Rneu, First[Rneu]], Last[Rneu]];
  Bneu = Append[Prepend[Bneu, First[Bneu]], Last[Bneu]];
  koordinatenR = {}; koordinatenB = {};
  For[i = 2, i < Length[Ralt], i++,
    koordinatenR = Append[koordinatenR, {distance[[i - 1]], Ralt[[i]]}];
    koordinatenB = Append[koordinatenB, {distance[[i - 1]], Balt[[i]]}];
  ];
  Rgesamt = Append[Rgesamt, koordinatenR];
  Bgesamt = Append[Bgesamt, koordinatenB];
  Ralt = Rneu; Balt = Bneu;
];
Print["t=", t*deltat];
rplot = ListPlot[koordinatenR, PlotJoined -> True, PlotRange -> All,
  PlotStyle -> RGBColor[0, 1, 0], DisplayFunction -> Identity];
bplot = ListPlot[koordinatenB, PlotJoined -> True, PlotRange -> All,
  PlotStyle -> RGBColor[0, 0, 1], DisplayFunction -> Identity];
g = Show[{rplot, bplot}, TextStyle -> {FontFamily -> "Times", FontSize -> 12},
  AxesLabel -> TraditionalForm /@ {"x", ""},
  DisplayFunction -> $DisplayFunction];
];

```

B. Java-Code

B.1. Das Lotka-Volterra-Konkurrenzmodell mit Diffusion

```
import java.io.FileWriter;
import java.io.PrintWriter;
import java.io.IOException;

public class Competition1D{

    private double[] n1, n2;
    private int step;
    // Ab einer Populationsdichte von nStern gilt die Fläche als besiedelt.
    private double nStern = 0.1;
    private StringBuffer timenIn2 = new StringBuffer();
    private double delta_t, delta_x, r1, r2, c11, c22, c12, c21, d1, d2;

    public Competition1D(double[] n1, double[] n2, double r1, double r2,
        double c11, double c22, double c12, double c21,
        double d1, double d2, double delta_t, double delta_x){
        this.n1 = n1;
        this.n2 = n2;
        this.step = 0;
        this.delta_t = delta_t;
        this.delta_x = delta_x;
        this.r1 = r1;
        this.r2 = r2;
        this.c11 = c11;
        this.c22 = c22;
        this.c12 = c12;
        this.c21 = c21;
        this.d1 = d1;
        this.d2 = d2;
    }

    /** Berechnet die Populationsdichten für den nächsten Zeitschritt. */
    public void nextStep(){
        int n1Boxes = countBoxes(n1, nStern);
        int n2Boxes = countBoxes(n2, nStern);

        timenIn2.append(step*delta_t+"□"+n1Boxes*delta_x+"□"+n2Boxes*delta_x+"\n");
        double[] n1newTmp = new double[n1.length];
        double[] n2newTmp = new double[n2.length];
        for(int i=1; i<n1.length-1; i++){
            n1newTmp[i] = n1[i]
                + delta_t * (r1 - c11 * n1[i] - c12 * n2[i]) * n1[i]
                + (d1*delta_t) * (n1[i-1]-2*n1[i]+n1[i+1]) / (delta_x*delta_x);
            n2newTmp[i] = n2[i]
                + delta_t * (r2 - c22 * n2[i] - c21 * n1[i]) * n2[i]
                + (d2*delta_t) * (n2[i-1]-2*n2[i]+n2[i+1]) / (delta_x*delta_x);
        }
    }
}
```

```

n1 = n1newTmp;
n2 = n2newTmp;

// Randbedingungen
n1[n1.length-1] = n1[n1.length-2];
n1[0] = n1[1];
n2[n2.length-1] = n2[n2.length-2];
n2[0] = n2[1];

step++;
}

/** Zählt die besiedelte Flächen. */
private int countBoxes(double[] n, double min){
    int count = 0;
    for(int i=0; i<n.length; i++){
        if(n[i]>=min) count ++;
    }
    return count;
}

/** Simuliert bis zur Zeit time. */
public void toTime(double time){
    while(step*delta_t < time){
        nextStep();
    }
}

/** String-Darstellung des Systems. */
public String toString(){
    StringBuffer sb = new StringBuffer();
    for(int i=0; i<n1.length; i++){
        sb.append(i*delta_x+"□"+n1[i]+"□"+n2[i]+"□\n");
    }
    return sb.toString();
}

/** Schreibt den aktuellen Zustand in eine Datei. */
public void writeData(String filepath){
    PrintWriter out = null;
    try{
        out = new PrintWriter( new FileWriter(filepath));
        out.print(toString());
    }catch(IOException e){
        System.err.println("IOException□:□"+e.getMessage());
    }finally{
        if(out!=null) out.close();
    }
}

/** Schreibt die besiedelte Fläche mit der Zeit in eine Datei. */
public void writeDataTimeDensity(String filepath){
    PrintWriter out = null;
    try{
        out = new PrintWriter( new FileWriter(filepath));
        out.print(timen1n2.toString());
    }catch(IOException e){
        System.err.println("IOException□:□"+e.getMessage());
    }finally{
        if(out!=null) out.close();
    }
}

public static void main (String argv[]){

```

```

// n1 stirbt aus
double r1 = 0.9;
double r2 = 1;
double c22 = 1;
double c11 = 1;
double c21 = 1;
double c12 = 1;
double d1 = 1;
double d2 = 1;
double delta_t = 0.1;
double delta_x = 1;
double[] n1 = new double[202];
double[] n2 = new double[202];
//Anfangsbedingungen
for(int i=0;i<n1.length;i++){
    n1[i] = r1/c11;
    n2[i] = 0;
}
n2[99]=1;
n2[100]=1;
n2[101]=1;
Competition1D comp = new Competition1D(n1,n2,r1,r2,c11,c22,
    c12,c21,d1,d2,delta_t,delta_x);
comp.toTime(100);
comp.writeData("competition1Dn2win.dat");

// Koexistenz
r1 = 0.9;
r2 = 1;
c22 = 1.1;
c11 = 1;
c21 = 1;
c12 = 0.9;
d1 = 1;
d2 = 1;
delta_t = 0.1;
delta_x = 1;
n1 = new double[202];
n2 = new double[202];
//Anfangsbedingungen
for(int i=0;i<n1.length;i++){
    n1[i] = r1/c11;
    n2[i] = 0;
}
n2[99]=1;
n2[100]=1;
n2[101]=1;
Competition1D comp = new Competition1D(n1,n2,r1,r2,c11,c22,
    c12,c21,d1,d2,delta_t,delta_x);
comp.toTime(100);
comp.writeData("competition1Dcoexist.dat");

}
}

```

B.2. Das Modell zum Urnerboden

```

import java.io.FileWriter;
import java.io.PrintWriter;
import java.io.IOException;

```

```

public class Competition2D{

    private double[][] n1, n2;
    private int step;
    // Ab einer Populationsdichte von nStern gilt die Fläche als bestedelt.
    private double nStern = 0.1;
    private StringBuffer timenIn2 = new StringBuffer();
    private double lddTime = 0.5;
    private double delta_t, delta_x, r1, r2, c11, c22, c12, c21, d1, d2, lambda;

    /** ohne long distance dispersal */
    public Competition2D(double[][] n1, double [][] n2, double r1, double r2,
        double c11, double c22, double c12, double c21, double d1, double d2,
        double delta_t, double delta_x){
        this.n1 = n1;
        this.n2 = n2;
        this.step = 0;
        this.delta_t = delta_t;
        this.delta_x = delta_x;
        this.r1 = r1;
        this.r2 = r2;
        this.c11 = c11;
        this.c22 = c22;
        this.c12 = c12;
        this.c21 = c21;
        this.d1 = d1;
        this.d2 = d2;
        this.lambda = 0;
    }

    /** mit long distance dispersal */
    public Competition2D(double[][] n1, double [][] n2, double r1, double r2,
        double c11, double c22, double c12, double c21, double d1, double d2,
        double delta_t, double delta_x, double lambda){
        this.n1 = n1;
        this.n2 = n2;
        this.step = 0;
        this.delta_t = delta_t;
        this.delta_x = delta_x;
        this.r1 = r1;
        this.r2 = r2;
        this.c11 = c11;
        this.c22 = c22;
        this.c12 = c12;
        this.c21 = c21;
        this.d1 = d1;
        this.d2 = d2;
        this.lambda = lambda;
    }

    /** Berechnet die Populationsdichten für den nächsten Zeitschritt. */
    public void nextStep(){
        double delta_y = delta_x;
        int n1Boxes = countBoxes(n1, nStern);
        int n2Boxes = countBoxes(n2, nStern);

        timenIn2.append(step*delta_t+"□"+n1Boxes*delta_x*delta_y
            +"□"+n2Boxes*delta_x*delta_y+"\n");

        double[] n1newTmp = new double[n1[0].length];
        double[] n2newTmp = new double[n2[0].length];
        for(int i=1; i<n1.length-1; i++){

```

```

double[] n1new = new double[n1[0].length];
double[] n2new = new double[n2[0].length];
for(int j=1; j<n1[0].length-1; j++){
    n1new[j] = n1[i][j]
        + delta_t * (r1 - c11 * n1[i][j] - c12 * n2[i][j]) * n1[i][j]
        + (d1 * delta_t)
        * ( (n1[i-1][j] - 2 * n1[i][j] + n1[i+1][j]) / (delta_x * delta_x)
        + (n1[i][j-1] - 2 * n1[i][j] + n1[i][j+1]) / (delta_y * delta_y) );
    n2new[j] = n2[i][j]
        + delta_t * (r2 - c22 * n2[i][j] - c21 * n1[i][j]) * n2[i][j]
        + (d2 * delta_t)
        * ( (n2[i-1][j] - 2 * n2[i][j] + n2[i+1][j]) / (delta_x * delta_x)
        + (n2[i][j-1] - 2 * n2[i][j] + n2[i][j+1]) / (delta_y * delta_y) );
}
if(i!=1){
    n1[i-1] = n1newTmp;
    n2[i-1] = n2newTmp;
}
n1newTmp = n1new;
n2newTmp = n2new;
}
n1[n1.length-2] = n1newTmp;
n2[n2.length-2] = n2newTmp;

//Randbedingungen links und rechts
for(int i=0; i<n1.length; i++){
    n1[i][0] = n1[i][1];
    n1[i][n1[0].length-1] = n1[i][n1[0].length-2];
    n2[i][0] = n2[i][1];
    n2[i][n2[0].length-1] = n2[i][n2[0].length-2];
}
//Randbedingungen unten und oben
for(int j=0; j<n1[0].length; j++){
    n1[n1.length-1][j] = n1[n1.length-2][j];
    n1[0][j] = n1[1][j];
    n2[n2.length-1][j] = n2[n2.length-2][j];
    //periodischer Zufluß zwischen 0 und K1 für die x=0m; y = 490m bis 510m
    if(j*delta_y >= 490 && j*delta_y <= 510)
        n2[0][j] = 2 * Math.sin( 2*Math.PI * step*delta_t - 2*Math.PI/4) + 2;
    else n2[0][j] = n2[1][j];
}

// einmal im Jahr Produktion von neuen Kolonien
if(lambda!=0 && step * delta_t >= lddTime){
    // proportional zur besetzten Fläche
    double A_n2 = n2Boxes * delta_x * delta_y;
    int newColonies = (int) (Math rint(lambda* A_n2));
    System.out.println("time:␣"+step*delta_t+" ,␣New␣Colonies:␣"+newColonies+"␣");
    for (int i=0; i<newColonies; i++){
        int x = (int) (Math.random()*n2.length);
        int y = (int) (Math.random()*n2[0].length);
        n2[x][y] += nStern;
    }
    lddTime += 1.;
}
step++;
}

/** Zählt die besiedelte Flächen. */
private int countBoxes(double [][] n, double min){
    int count = 0;
    for(int i=0; i<n.length; i++)
        for(int j=0; j<n[0].length; j++)

```

```

        if(n[i][j]>=min) count ++;
    return count;
}

/** Simuliert bis zur Zeit time. */
public void toTime(double time){
    while(step*delta_t <= time){
        nextStep();
    }
}

/** String-Darstellung des Systems. */
public String toString(){
    StringBuffer sb = new StringBuffer();
    System.out.println("in_toString");
    for(int i=0; i<n1.length; i++){
        for(int j=0; j<n1[0].length; j++){
            System.out.println("i_+i+_j_+j");
            sb.append(i*delta_x+"_"+j*delta_x+"_"+n1[i][j]+"_"+n2[i][j]+"_n");
        }
    }
    return sb.toString();
}

public String toStringXY(int i, int j){
    return i*delta_x+"_"+j*delta_x+"_"+n1[i][j]+"_"+n2[i][j]+"_n";
}

/** Schreibt den aktuellen Zustand in eine Datei. */
public void writeData(String filepath){
    writeDataXY(0,n1.length-1,0,n1[0].length);
}

/** Schreibt einen Ausschnitt des aktuellen Zustand in eine Datei. */
public void writeDataXY(int xmin, int xmax, int ymin, int ymax, String filepath){
    PrintWriter out = null;
    try{
        out = new PrintWriter( new FileWriter(filepath));
        for(int i=xmin; i<=xmax; i++)
            for(int j=ymin; j<=ymax; j++)
                out.print(toStringXY(i,j));
    }catch(IOException e){
        System.err.println("IOException:_"+e.getMessage());
    }finally{
        if(out!=null) out.close();
    }
}

/** Schreibt die besiedelte Fläche mit der Zeit in eine Datei. */
public void writeDataTimeDensity(String filepath){
    PrintWriter out = null;
    try{
        out = new PrintWriter( new FileWriter(filepath));
        out.print(timen1n2.toString());
    }catch(IOException e){
        System.err.println("IOException:_"+e.getMessage());
    }finally{
        if(out!=null) out.close();
    }
}

public static void main (String argv[]){

```

```
double [][] n1 = new double[4002][1002];
double [][] n2 = new double[4002][1002];

double r1 = 5;
double r2 = 5;
double c22 = 0.125;
double c11 = 0.1;
double c21 = 0.09;
double c12 = 0.1;
double d1 = 0.0125;
double d2 = 0.0125;
double delta_t = 0.1;
double delta_x = 1;

Competition2D comp = new Competition2D(n1,n2,r1,r2,
    c11,c22,c12,c21,d1,d2,delta_t,delta_x);
comp.setTime(100);
comp.writeData(0,4000,0,1000,"olddt100full.dat");
comp.writeDataTimeDensity("olddt100ta.dat");

comp = new Competition2D(n1,n2,r1,r2,c11,c22,c12,c21,
    d1,d2,delta_t,delta_x,0.0055);
comp.setTime(100);
comp.writeData(0,4000,0,1000,"lddt100full.dat");
comp.writeDataTimeDensity("lddt100ta.dat");
}
}
```


Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung der Universität Osnabrück

1. Eberhard Umbach: Umweltverträgliches Wirtschaftssystem in den Bereichen Abfall und Emissionen. März 1997.
2. Stefan Trapp, Bernhard Reiter, Michael Matthies: Überprüfung und Fortentwicklung der Bodenwerte für den Boden-Pflanze-Pfad - Teilprojekt Transferfaktoren Boden-Pflanze. August 1997.
3. Michael Matthies (Hrsg.): Stoffstromanalyse und Bewertung. September 1997.
4. Dirk Melcher: Quantifizierung, Klassifizierung und Modellierung der Phytotoxizität organischer Chemikalien. Oktober 1997.
5. Stefan Schwartz: Organische Schadstoffe in der Nahrungskette - Vorstudie zur Validierung von Expositionsmodellen. November 1997.
6. Volker Berding: Private Hausbrunnen - Vergleichende Bewertung von Maßnahmen zur Verbesserung der Trinkwasserqualität. Oktober 1997.
7. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften I. Januar 1998.
8. Birgit Radtke: Bifurkationen in einem Modell mariner Planktodynamik. Januar 1998.
9. Werner Berens: Konzeption eines Umweltinformationssystems für die Universität Osnabrück. Juni 1998.
10. Michael Matthies (Hrsg.): Studienprojekte 1998. September 1998.
11. Michael Matthies (Hrsg.): Globaler Wandel. September 1998.
12. Klaus Brauer (Hrsg.): Institutsbericht. September 1998.
13. Klaus Brauer, Horst Malchow, Michael Matthies, Eberhard Umbach (Hrsg.): Materialien des Arbeitstreffens Systemwissenschaft in der Lehre, Universität Osnabrück, 29./30.9.1998. Dezember 1998.
14. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften II. Dezember 1998.
15. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften III. August 1999.

-
16. Michael Matthies (Hrsg.): Regionale Nachhaltigkeit. September 2000.
 17. Markus Klein: Langjähriger Wasserhaushalt von Gras- und Waldbeständen. Entwicklung, Kalibrierung und Anwendung des Modells LYFE am Groß-Lysimeter St. Arnold. Juni 2000.
 18. Markus Brune: Multimediale Umweltmodellierung mit Fuzzy-Mengen. Juli 2000.
 19. Michael Matthies (Hrsg.): Fraktale in Hydrologie und Biologie. Oktober 2000.
 20. Stefan Fuest (Dissertation): Regionale Grundwassergefährdung durch Nitrat. Dezember 2000.
 21. Carsten Schulze (Dissertation): Modelling and evaluating the aquatic fate of detergents. Januar 2001.

Die Beiträge können gegen einen Selbstkostenpreis (ca. 10€ pro Exemplar) beim Institut für Umweltsystemforschung, Universität Osnabrück, 49069 Osnabrück bestellt werden.

Alle folgenden Beiträge sind unter <http://www.usf.uos.de/usf/beitraege/> herunterzuladen.

22. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften IV. Januar 2001.
23. Horst Malchow (Hrsg.): Modellbildung und -anwendung in den Wissenschaften V. August 2001.
24. Kai Leßmann (Diplomarbeit): Probabilistic Exposure Assessment. Parameter Uncertainties and their Effects on Model Output. November 2002.
25. Frank M. Hilker (Diplomarbeit): Parametrisierung von Metapopulationsmodellen. März 2003.
26. Nadja Rüger (Diplomarbeit): Habitat suitability for *Populus euphratica* in the Northern Amudarya delta - a fuzzy approach. Juni 2003.
27. Claudia Pahl-Wostl, Eva Ebenhöf (Hrsg.): Komplexe Adaptive Systeme. Juli 2003.
28. Horst Malchow (Hrsg.): Chaos und Ordnung in Natur und Gesellschaft. Dezember 2004.

-
29. Andreas Focks (Diplomarbeit): Modeling the transfer of antibiotic drug resistance genes between *E. coli* strains. Juni 2005.
 30. Christiane Zarfl (Diplomarbeit): Modellierung von Arsen in der Mulde. Juni 2005.
 31. Sven Lautenbach (Dissertation): Modellintegration zur Entscheidungsunterstützung für die Gewässergütebewirtschaftung im Einzugsgebiet der Elbe. November 2005.
 32. Frank M. Hilker and Frank H. Westerhoff: Control of chaotic population dynamics: Ecological and economic considerations. November 2005.
 33. Harold Fellermann (Diplomarbeit): Micelles as containers for protocells. Dezember 2005.
 34. Jens Newig, Oliver Fritsch (Hrsg.): Effektivität von Entscheidungsprozessen. Mai 2006.
 35. Ba Kien Tran (Diplomarbeit): Modellierung biologischer Invasionen mit Reaktions-Diffusionsgleichungen. Juli 2006.