Zur Populationsdynamik der Hreng

Eine Einführung in die Modellrechnungen von Lich Oulemm, a.c.c. 1078

Seit Gij und Chad Luivens um das Jahr 500 a.c.c. die Hrengeng erforschten, gab die erstaunlich große Stabilität der Hrengpopulationen Rätsel auf. Ein Hrengstamm wuchs, selbst wenn über Jahrzehnte äußerst günstige Bedingungen herrschten, nicht an, und sollten ihn verheerende Stürme oder Überschwemmungen heimsuchen, erreichte er bald wieder die ursprüngliche Kopfzahl – um dann auf diesem Niveau zu stagnieren. Flottenangehörige, die Pulaster erleben, neigen noch heute dazu, sich mit zum Teil aberwitzigen Spekulationen das Rätsel zu erklären: Die zwittrigen Hrengeng sollen, sobald der Stamm die Sollstärke erreicht, wahlweise jegliche Lust an der Fortpflanzung verlieren – oder in Springlings-Kannibalismus verfallen!

Die Hrengologen dagegen entwickelten, ausgehend von den ersten Abschätzungen Regiopaludas aus dem Jahr 618 a.c.c., im Verlaufe der Jahrhunderte mehr oder weniger komplexe populationsdynamische Modelle, um dem Rätsel auf den Grund zu gehen. Allerdings begann lange Zeit das Problem bereits bei der genauen Datenerfassung. Hrengeng wechseln bekanntlich häufig den Namen, und daher war in den ersten Statistiken ein- und dasselbe Individuum oftmals mehrfach vertreten. Erst ein satellitengestütztes Monitoring, kombiniert mit ausgefeilten statistischen Methoden und Simulationsrechnungen, lieferte später die für eine Entwicklungsplanung Pulasters notwendigen Daten und Prognosen.

1. Modellgrundlagen

Im folgenden sollen einfache Modellansätze für die Populationsdynamik der Hrengeng umrissen und Auswirkungen der von den Hrengeng benutzten Kontrollmechanismen qualitativ erörtert werden: Wie kommt es zu Wachstum oder Stabilität?

Um einen ersten Eindruck von der Populationsdynamik zu gewinnen, wollen wir uns mit einfachen Modellbetrachtungen wie schon die Luivens an sogenannten Lifetable-Modellen orientieren.

Prinzipiell wären für die Populationsdynamik der Hrengeng sämtliche Einflüsse sowohl aus der Umwelt als auch aus der Population selbst zu berücksichtigen: Mortalität der Hrengeng in Abhängigkeit vom Alter, Fertilität der Hrengeng ebenfalls in Abhängigkeit vom Alter, zudem die Migration von Hrengeng aus einem vorgegebenen Territorium heraus oder in dieses hinein – und dies alles abhängig von der Jahreszeit und von klimatischen Einflüssen, gegebenenfalls von sozialen Faktoren wie der Dichte der Hrengpopulation, vom Ernährungszustand, Krankheiten und eventuell sogar von der genetischen Ausstattung … Von allen Details bis auf Mortalität und Fertilität wollen wir in unserem auf das Notwendigste reduzierten Modell abstrahieren. Für unsere sehr groben Betrachtungen setzen wir voraus, daß in unserem Modell drei zentrale zeitliche Größen für alle Hrengeng gleich und zeitlich konstant sind:

E Die Eireifungszeit bezeichnet den Zeitraum von der Eiablage bis zum Schlüpfen des Springlings-Hrengs („Schlüpfling“).

S Die Springlingszeit gibt die Anzahl der Jahre an, bis ein aus dem Ei geschlüpftes Hreng geschlechtsreif wird.

V Die Vollhrengzeit ist die Anzahl der Jahre, die ein Hreng fruchtbar ist (beginnend bei S). $S + V$ bezeichnet dann das Alter, an dem die altersbedingte Sterilität des Hreng (durch Veröden der Ovarien) einsetzt.

D Das maximale Alter, das ein Hreng erreichen kann.
Entsprechend gilt $D > S + V$.

2. Zeitlich diskretes Modell

Im zeitlich diskreten Modell werden die Hrengeng in Altersklassen (Jahreskohorten) eingeteilt. Eine Kohorte umfaßt also sämtliche Hrengeng eines Jahrgangs, sozusagen alle Nestlinge eines Jahres.

$n_a(t)$ Der Umfang der Altersklasse ist also die Anzahl der Hrengeng, die im Jahr t genau a Jahre alt sind.

$F_a(t)$ Die Schlupfwahrscheinlichkeit ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Hreng mit dem Alter a im Jahr t einen lebenden Nachkommen (Schlüpfling) hervorbringt, also eine Einheit zu $n_1(t+1)$ beiträgt. Für $a < S$ beträgt $F_a(t)=0$. In F fließen u. a. Ovipositionsrate und Mortalität der Eier, einschließlich der Populationskontrolle der Hrengeng durch die Wächter ein.
N. B.: Im diskreten Modell mit seinen Jahresabständen setzen wir vereinfachend $E = 0$. Da ein Hreng pro Jahr höchstens ein Ei legt, gilt zudem $F_a(t) \leq 1$.

$P_a(t)$ Die Überlebenswahrscheinlichkeit ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Hreng des Alters a das Jahr t überlebt, d. h. von der Altersklasse $n_a(t)$ in die nächsthöhere Altersklasse $n_{a+1}(t+1)$ aufrückt. Damit wird die gesamte Mortalität der Hreng erfaßt.

Im diskreten Lifetable-Modell läßt sich die Dynamik der Population in Form einer Markov-Kette beschreiben:

$$n(t+1) = \boldsymbol{M}(t) \cdot n(t)$$

Dabei ist $n(t)$ der Vektor $n_1(t) \ldots n_D(t)$ der Anzahlen der Hrengeng in Altersklasse i und vom Alter t; aus technischen Gründen setzen wir voraus, daß der Vektor die Dimension D, entsprechend dem maximalen Alter eines Hreng, hat. Folglich besitzt die Matrix $\boldsymbol{M}$ die Dimension $D \cdot D$. Die Matrix $\boldsymbol{M}(t)$ umfaßt sowohl die Schlupfwahrscheinlichkeiten $F_a(t)$ als auch die Überlebenswahrscheinlichkeiten $P_a(t)$ und besitzt aufgrund der Definition der genannten Größen folgende Gestalt:

$$\boldsymbol{M}(t) = \begin{bmatrix}
0 & 0 & 0 & \ldots & F_{S+1}(t) & F_{S+2}(t) & \ldots & F_{S+V}(t) & 0 & \ldots & 0 \\
P_1(t) & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & \ldots & 0 \\
0 & P_2(t) & 0 & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & 0 \\
0 & 0 & P_3(t) & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & 0 \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & P_{S+1}(t) & 0 & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & 0 \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & 0 & P_{S+2}(t) & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & 0 \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & P_{S+V}(t) & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
\ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\
0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & P_{D-1}(t) & 0
\end{bmatrix}$$

Für unsere Modellbetrachtungen würde es im Grunde genügen, daß wir uns auf die Hrengeng im reproduktionsfähigen Alter beschränken; die Matrix hätte entsprechend die Dimension $(S+V)\cdot(S+V)$. Dieses Modell ist jedoch trotz seiner einfachen und geschlossenen Form für unsere weiteren Zwecke unhandlich; wir müßten für Stabilitätsbetrachtungen Aussagen über die Eigenwerte der Matrix $\boldsymbol{M}(t)$ ableiten, zudem müßten wir auch eine zeitliche Konstanz vom $\boldsymbol{M}$ voraussetzen.

> N. B.: Die Population ist per definitionem dann stationär (d. h. zahlenmäßig stabil mit gleichbleibender Altersverteilung), wenn $n(t+1)=n(t)$ gilt. Daher müßte $n(t)\cdot\boldsymbol{I}=\boldsymbol{M}(t)\cdot n(t)$ gelten mit der Einheitsmatrix $\boldsymbol{I}$; folglich wäre $n(t)$ ein Eigenvektor von $\boldsymbol{M}(t)$. Die Population ist nur für Eigenwerte der Matrix mit Realteil $Re(\lambda)\ =\ 1$ stabil; für Realteil $Re(\lambda)\ >\ 1$ ergibt sich unbeschränktes Wachstum, sonst Abnahme. Hier sind jedoch Stabilitätsbetrachtungen anhand der Eigenwerte von $\boldsymbol{M}(t)=\ const.$ uninteressant, weil die für Hrengeng typische Populationskontrolle über die Populationsdichte dabei ausgeschlossen wird.

Zwar können wir annehmen, daß sich die Umweltbedingungen im Mittel vieler Jahre nicht ändern, doch damit haben wir noch keine Konstanz von $\boldsymbol{M}(t)$ garantiert, denn über $P_a(t)$ und mehr noch über $F_a(t)$ fließt in $\boldsymbol{M}(t)$ auch die Populationsdichte der Hrengeng ein – also n selbst! Wir haben somit einen Dichteeffekt in der Überlebenswahrscheinlichkeit und vor allem in der Schlüpfrate. Das Modell ist insofern nur scheinbar linear.

3. Zeitkontinuierliches Modell

Einen bequemeren Zugang zu Stabilitätsabschätzungen verschafft uns ein zeitkontinuierliches Modell. Dies ist zwar insofern unrealistischer, als es eine ständige Reproduktion der Hrengeng unabhängig vom Jahreszyklus voraussetzt, es ist jedoch mathematisch deutlich besser handhabbar.

Sei

$r(a,t)$	die Dichteverteilung der Population für den Altersparameter a und Zeit t
$m(a,t)$	die Mortalitätrate von Hrengeng im Alter a zum Zeitpunkt t
$f(a,t)$	die Reproduktionsrate von Hrengeng im Alter a zum Zeitpunkt t – dazu muss die Eiablage aber bereits zum Zeitpunkt $t-E$ erfolgt sein. Die Reproduktion bezieht sich also in der Dichteverteilung der Population auf den retardierten Term $r(a,t-E)$. Wiederum ist vorauszusetzen $f(a,t)=0$ für $a<S$.

Wir wollen nun bei vorausgesetzter Reproduktionsrate $f(a,t)$ und vorgegebener Mortalitätsrate $m(a,t)$ die Dichteverteilung der Population $r(a,t)$ – und speziell Bedingungen für eine stationäre Dichteverteilung (stabile Altersstruktur) – ermitteln. Im linearen Ansatz gilt für den reinen Sterbeprozeß folgendes kontinuierliche Modell:

(*) $$r_t(a,t) + r_a(a,t) = -\,m(a,t)\cdot r(a,t)$$

Die Indizes bedeuten partielle Differentiation nach t bzw. a. Zudem fungiert die vorgegebene Anfangspopulationsdichte als Anfangsbedingung:

AB $$r(a,0)\ =\ r(a)$$

Als Randbedingung fungiert die Gleichung für die Reproduktion:

$$\text{RB} \qquad r(0,t) = \int_S^{S+V} f(x,t) \cdot r(x, t-E) dx$$

Das bedeutet: Die Dichte der Schlüpflinge $r(0,t)$ ergibt sich als Integral (über alle Hrengeng im reproduktionsfähigen Alter) der Reproduktionsrate multipliziert mit der Populationsdichte retardiert um die Zeit E, die die Eier zum Reifen benötigen.

Die allgemeine Lösung der Gleichung (*) besitzt die Gestalt

$$(1) \qquad r(a,t) \; = \; R(t-a) \cdot U(a,t) \text{ mit}$$
$$U(a,t) \; = \; exp\{-\int_0^a m(x, t-a)\, dx\}$$

wovon man sich durch Einsetzen in die in Gleichung (*) überzeugen kann. $U(a,t)$ kann als integrierte („aufmultiplizierte") Überlebensrate bis zum Alter a zum Zeitpunkt t, ausgehend vom retardierten Startzeitpunkt $t-a$, interpretiert werden. Die Bedeutung der Funktion $R(t)$ erhellt sich, wenn wir in (1) $a \; = \; 0$ setzen. Dann folgt $U(0,t) \; = \; 1$ per definitionem von M und somit

$$R(t) = r(0,t)$$

Damit können wir $R(t)$ als die auf das Alter 0 „heruntergerechnete" Gesamtreproduktionsrate zum Zeitpunkt t interpretieren. Indem wir (1) in die Randbedingung (RB) einsetzen, ergibt sich eine lineare retardierte Faltungsintegralgleichung für die Bestimmung von $R(t)$:

$$(2) \qquad R(t) \; = \; r(0,t) \; = \; \int_S^{S+V} f(x,t) \cdot R(t-E-x) \cdot U(x, t-E)\, dx$$

Um eine Bedingung für eine stationäre Hrengpopulation – Dichte zeitlich konstant: $r_t(a,t) = 0$ – zu finden, sind wir zu einer Näherung gezwungen: Wir nehmen an, daß die Mortalität bzw. Überlebensrate zwar vom Alter abhängig, doch zeitlich (hinreichend) konstant ist, also insbesondere keinem ausgeprägten jahreszeitlichen Wechsel gehorcht:

$$(\text{V1}) \qquad m(a,t) \; = \; m(a) \text{ und folglich } U(a,t) \; = \; U(a).$$

Unter dieser Voraussetzung ist $r_t(a,t)$ gemäß (1) nur dann Null, wenn zusätzlich

$$(\text{V2}) \qquad R(t) \; = \; r(0,t) \; = \; const.$$

gilt, was einer konstanten Schlupfrate entspricht. Dies ist nach (2) genau dann der Fall, wenn

$$(3) \qquad Z \; = \; \int_S^{S+V} f(x,t) \cdot U(x) \; = \; 1$$

gilt, d. h. auch die Reproduktionsrate muß zeitlich konstant sein: $f(a,t) = f(a)$.

> N. B.: Unter den Annahmen (V1) und (V2) hätten wir auch sofort den reinen Sterbeprozeß (*) für $r_t = 0$ als gewöhnliche Differentialgleichung $r_a(a) = \; -m(a) \cdot r(a)$ mit $r(0) \; = \; \int_S^{S+V} f(x) \cdot r(x)\, dx$ als Integrationskonstante ansetzen können.

Die Größe Z läßt eine einfache Interpretation zu:

- Für $Z > 1$ werden mehr Individuen geboren als sterben, die Population wächst unbegrenzt.
- Für $Z < 1$ schwindet sie hingegen dahin.

Z berücksichtigt genau das Verhältnis von Reproduktion f zu (zeitlich diskontierter und über alle Alter integrierter) Überlebensrate U bzw. Mortalität.

Unser einfaches Sterbe- und Reproduktionsmodell erfaßt allerdings gerade aufgrund seiner Linearität den Populationskontrollmechanismus der Hrengeng nicht. Dieser aber kann in seiner Wirkung so beschrieben werden, daß die Hrengpopulation – auf welche Weise auch immer – Z „mißt“ und für $Z > 1$ die Reproduktionsrate f und damit Z senkt, entsprechend für $Z < 1$ erhöht.

Für konstante Reproduktionsrate und Mortalität $f(a) = f$ und $m(a) = m$ ergibt sich

$$Z = f/m \cdot exp(-m \cdot S) \cdot (1 - exp(-m \cdot V))$$

und wenn wir zusätzlich keine altersbedingtes Reproduktionsende der Hreng annehmen ($V \rightarrow \infty$) noch einfacher

$$Z = f/m \cdot exp(-m \cdot S)$$

Es entscheidet damit das Verhältnis von Reproduktionsrate f zum „diskontierten“ Sterbeterm $m \cdot exp(m \cdot S)$.

4. Ein Beispiel

Nehmen wir an, in einer Hrengpopulation endet das Springlingsalter mit zehn Jahren und die Wahrscheinlichkeit, daß ein Hreng während eines Jahres stirbt, beträgt fünf Prozent, oder anders ausgedrückt: ein Hreng von zwanzig überlebt das Jahr nicht. Im Prinzip aber kann ein Hreng mit viel Glück sehr, sehr lange leben und jedes Jahr ein Ei legen ($V \rightarrow \infty$). Damit haben wir folgende Parameter

$$S = 10 \quad \text{und} \quad m = 0{,}05$$

Daraus ergibt sich

$$m \cdot exp(m \cdot S) \approx 0{,}082$$

Soll die Population stabil sein, muß $Z = 1$ gelten. Und daraus folgt: $f \approx 0{,}082$.

Also darf nur aus etwa jedem zwölften Ei ein Schlüpfling hervorgehen. Oder anders herum betrachtet: Ein Hreng wird im Verlaufe seines Lebens durchschnittlich zwölf Eier legen. Nur ein einziges Mal darf ein Junges schlüpfen, das einmal seinen Platz einnehmen wird. Kurzum:

„*Eier müssen sterben!*“

Nach der Erstfassung von „Alles über Pulaster“ von Ende 1984 und der Überarbeitung aus dem Jahr 1988.