

Universität Potsdam  
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät  
Institut für Biochemie und Biologie  
Fachbereich: Ökologie und Ökosystemmodellierung

---

# Masterarbeit

zum Thema

**Koexistenz verteidigter und unverteidigter  
Phänotypen bei phänotypischer Plastizität in  
Räuber-Beute-Modellen**

---

Name: Tino Schönke  
Matrikelnummer: 752366  
1. Gutachter: Dr. Michael Sieber  
2. Gutachter: Prof. Dr. Wilhelm Huisinga  
Abgabedatum: 07.09.2015

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Definition grundlegender Begriffe</b>	<b>6</b>
2.1	Phänotyp . . . . .	6
2.2	Phänotypische Plastizität . . . . .	6
2.3	Induzierte Verteidigungen . . . . .	6
2.4	Chemostat . . . . .	7
2.5	<i>Quorum sensing</i> . . . . .	7
2.6	<i>Bottom-up-</i> und <i>Top-down</i> -Kontrolle . . . . .	8
2.7	<i>Paradox of Enrichment</i> . . . . .	8
<b>3</b>	<b>Methode</b>	<b>9</b>
3.1	Grundmodell . . . . .	9
3.2	Modelle mit zufälligem Übergang . . . . .	12
3.3	Modelle mit räuberinduziertem Übergang . . . . .	14
3.4	Annahmen . . . . .	19
3.5	Generieren der Daten . . . . .	21
<b>4</b>	<b>Ergebnisse</b>	<b>22</b>
4.1	Modellverhalten ohne Verteidigung . . . . .	22
4.2	Ergebnisse der Modelle ohne Kosten . . . . .	26
4.3	Ergebnisse der Modelle mit Kosten . . . . .	31
4.4	Sensitivitätsanalyse . . . . .	37
<b>5</b>	<b>Diskussion</b>	<b>41</b>
5.1	Modelle ohne Kosten . . . . .	41
5.2	Modelle mit Kosten . . . . .	46
5.3	Kritik und weitere Untersuchungsansätze . . . . .	50
5.4	Zusammenfassung . . . . .	52
	<b>Literatur</b>	<b>53</b>
<b>I</b>	<b>Anhang</b>	<b>56</b>
	<b>Eigenständigkeitserklärung</b>	<b>61</b>

# 1 Einleitung

Prädation ist ein wichtiger ökologischer Faktor und von ihr kann ein großer Selektionsdruck sowohl auf den Räuber, als auch die Beute ausgehen (Smith und Smith, 2009, S. 366). So ist es naheliegend, dass sich in Beutepopulationen Abwehrmechanismen entwickeln, die sie vor Prädation schützen und den Fraßdruck senken. Die Notwendigkeit und Nützlichkeit einer solchen Verteidigungen hängt jedoch vor allem bei mit ihr verbundenen Kosten von der Anwesenheit und Dichte des Räubers ab. Eine Lösung für diesen *Trade-off* bieten sogenannte induzierte Verteidigungen. Sie sind Reaktionen, die durch Prädation oder Konkurrenz ausgelöst werden und eine gewisse Resistenz dem gegenüber herbeiführen (Harvell, 1990). Sie sind von Umweltreizen ausgelöste phänotypische Veränderungen (Adler und Harvell, 1990). Größtenteils wird in der Literatur und so auch in dieser Arbeit bei induzierter Verteidigung, ausschließlich von einer Verteidigung zur Senkung des Prädationsrisikos gesprochen.

Der Umweltreiz kann dabei sowohl vom Räuber ausgesendet werden, als auch von Artgenossen, die durch den Räuber verletzt oder konsumiert wurden, stammen und die Ausbildung von Verteidigungen in der verbleibenden Population auslösen (Wilson und Lefcort, 1993; Lampert und Sommer, 1999, S. 295). Diese reversiblen Verteidigungen haben den Vorteil, dass entstehende Kosten im Falle absinkenden Fraßdrucks durch Aufgabe und Rückbildung der Verteidigung eingespart werden können. Gäbe es keine Kosten, würde der Zustand durch Selektion bevorzugt werden und somit über längere Zeit zu einer dauerhaften Verteidigung führen (Harvell, 1990). Aus diesem Grund wird angenommen, dass jede induzierte Verteidigung Kosten verursacht (Harvell, 1990).

Induzierte Verteidigungsmechanismen können nicht nur Auswirkungen auf die eigene Art, sondern auch auf interspezifische Interaktionen, das Nahrungsnetz, die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft, deren Dynamik und Ökosystemfunktionen und -prozesse haben (Miner et al., 2005). Jedoch sind die weitreichenden Konsequenzen von Plastizität größtenteils unbekannt (Miner et al., 2005).

Sowohl Modelle, als auch Experimente zeigen, dass induzierte Verteidigungen Nahrungsnetze stabilisieren und somit die Gefahr von stochastisch bedingtem Aussterben durch abgeschwächte Oszillationen herabsetzen können (Vos et al., 2004; Ramos-Jiliberto et al., 2007; Verschoor et al., 2004; Cortez, 2011). Damit wirken sie dem *paradox of enrichment* entgegen, welches bei erhöhter Substratverfügbarkeit verstärkte Räuber-Beute-Zyklen und die Möglichkeit stochastisch bedingten Aussterbens von Populationen in den Minima der Oszillationen vor-

hersagt (Vos et al., 2004; Ramos-Jiliberto et al., 2007). Induzierte Verteidigungen erhöhen dabei die *Bottom-up*-Kontrolle im System und senken den Einfluss des Räubers auf die Beute (Vos et al., 2004). Sie wurden in einer Vielzahl von Taxa nachgewiesen und untersucht (Tollrian und Harvell, 1999; Adler und Harvell, 1990) und in terrestrischen und aquatischen Ökosystemen beobachtet (Vos et al., 2004). Lass und Spaak (2003) bieten einen Überblick über die Vielzahl von unterschiedlichen Beispielen induzierter Verteidigungen in verschiedenen Taxa.

Allgemein kann es sich um Veränderungen der phänotypischen Plastizität im Verhalten, der Morphologie, Physiologie, Entwicklung, der *life history* oder Demographie handeln (Miner et al., 2005; Adler und Harvell, 1990; Lass und Spaak, 2003), wobei diese Veränderungen durchaus innerhalb einer Lebensspanne (Young et al., 2003) oder aber generationsübergreifend (Agrawal et al., 1999) ausgebildet werden können. Einige Beispiele sind mit zugehörigen Quellen in *Tabelle 1* aufgeführt, um einen Einblick in die Vielfalt zu geben.

**Tabelle 1:** Beispiele induzierter Verteidigungen

Taxon	Beschreibung	Quelle
<i>Daphnia hyalina</i>	Migration zwischen verschiedenen Wassertiefen	(Stich und Lampert, 1981)
<i>Daphnia pulex</i>	Größenveränderung und Ausbildung von Nackenstacheln	(Tollrian, 1995)
<i>Lambornella clarki</i>	Bildung von parasitären Zellen, die den Räuber befallen und töten	(Washburn et al., 1988)
<i>Phyllotis darwini</i>	Verhaltensänderung in der Nahrungssuche	(Vasquez, 1994)
<i>Scenedesmus subspicatus</i>	Koloniebildung und Ausbildung von Stacheln	(Hessen und Van Donk, 1993)

Weiterhin lassen sich Verteidigungen danach unterscheiden, ob bereits die Begegnung mit dem Prädator vermieden und somit dessen Suchzeit erhöht wird oder die Wahrscheinlichkeit der Konsumtion bei einer Begegnung herabgesetzt wird (Ramos-Jiliberto et al., 2007).

Es ist auch zu beobachten, dass Organismen wie der Ciliat *Euplotes* Beute für mehrere Prädatoren ist, die jeweils spezielle morphologische Verteidigungsmechanismen durch chemische Induktion auslösen (Lass und Spaak, 2003).

In dieser theoretischen Arbeit soll der Einfluss der Substratverfügbarkeit, verschiedener Verteidigungsstrategien und Verteidigungskosten auf die Stabilität, die Zusammensetzung der Beutepopulation aus verteidigten und unverteidigten

Individuen und die Populationsdichten eines Räuber-Beute-Systems untersucht werden. Dazu wird ein deterministisches, in der Zeit kontinuierliches Räuber-Beute-Chemostat-Modell mit realistischen Parametern entworfen und dessen Ergebnisse und Vorhersagen ausgewertet.

Ziel ist es, ein möglichst einfaches Modell zu erstellen, welches dennoch bereits beschriebene Effekte, Vorhersagen und Ergebnisse reproduzieren kann. Von einem Grundmodell werden anschließend vier Varianten durch verschiedene Übergangsraten der Beute zwischen verteidigtem und unverteidigtem Zustand erstellt. Unterschieden wird dabei zwischen zwei räuberinduzierten Übergangsraten als Modellierung induzierter Verteidigung und zwei Modellvarianten mit zufälligem Übergang zwischen den Subpopulationen als Vergleich:

1. zufällig-symmetrischem Übergang mit festen Raten,
2. zufällig-asy-mmetrischem Übergang und ebenfalls konstanten Raten,
3. ausschließlich von der Räuber-dichte abhängigen Übergangsraten (räuberinduziert) und
4. von der Räuber- und Beutedichte abhängige Übergangsraten (räuberinduziert mit *quorum sensing*).

Auf Grundlage dieser Modelle sollen anschließend folgenden Fragestellungen untersucht und beantwortet werden:

- I) Welchen Einfluss hat die Substratverfügbarkeit auf die Zusammensetzung der Beutepopulation aus verteidigten und unverteidigten Individuen?
- II) Welchen Einfluss haben die verschiedenen Übergangsraten auf die Zusammensetzung der Beutepopulation und die Beute- und Räuber-dichte?
- III) Welche Auswirkungen haben Verteidigungskosten auf die Ergebnisse?

Die Beantwortung der Fragen soll zum Verständnis des Einflusses von Verteidigungen und der Induktion dieser auf Nahrungsnetze beitragen und könnte eine Möglichkeit zur Unterscheidung von Verteidigungsmechanismen anhand der Populationszusammensetzung bieten.

Dazu werden zunächst einige grundlegende Begriffe definiert und anschließend wird das Grundmodell entworfen und erläutert, von dem die oben genannten vier Varianten abgeleitet werden. Auf dieser Grundlage werden die Ergebnisse vorgestellt und der Einfluss einiger Parameter näher untersucht. Abschließend werden

die Ergebnisse analysiert und interpretiert, die Modelle kritisch betrachtet und Ansatzpunkte für weitere Untersuchungen gegeben, bevor letztlich die Ergebnisse zusammengefasst werden.

Insgesamt hat die Arbeit gezeigt, dass das Räuber-Beute-System durch jegliche Einführung von Verteidigung bis zu hoher Substratverfügbarkeit stabilisiert wird. Allerdings sind nur die Modelle mit induzierter Verteidigung in der Lage Räuber-Beute-Zyklen auch bei hohen Verteidigungskosten und hoher Substratzufuhr zu verhindern. Die induzierten Verteidigungen stabilisieren das System und senken weder die Beute- noch die Räuberdichte stark ab, sodass sie für das gesamte System die größten Vorteile bergen.

## 2 Definition grundlegender Begriffe

In diesem Abschnitt werden einige grundlegende Begriffe, die häufig genutzt und für das Verständnis der Arbeit essentiell sind, definiert, um eine gemeinsame Grundlage sicherzustellen.

### 2.1 Phänotyp

Als *Phänotyp* wird das sichtbare äußere Erscheinungsbild eines Organismus bezeichnet (Smith und Smith, 2009, S.35). Dabei ist er vom Genotypen zu unterscheiden, welcher die Gesamtheit aller erblichen Informationen umfasst und somit einen erheblichen Einfluss auf den *Phänotyp* hat.

Das äußere Erscheinungsbild bezieht sich dabei nicht nur auf morphologische oder physiologische Eigenschaften, sondern schließt auch das Verhalten eines Organismus ein.

### 2.2 Phänotypische Plastizität

Der Genotyp eines Individuums hat starken Einfluss auf dessen Phänotyp, legt diesen aber nicht vollkommen fest. *Phänotypische Plastizität* steht dafür, dass ein Individuum unter verschiedenen Umweltbedingungen unterschiedliche Phänotypen ausbilden kann (Smith und Smith, 2009, S.35). Plastizität eines Merkmals bezeichnet dabei dessen Modifizierbarkeit durch die Umwelt (Kappeler, 2006, S.509).

Das bedeutet, es kann bei gleichem Genotyp ein Spielraum für die Ausbildung eines Merkmals bestehen. Dieser Spielraum bietet die Möglichkeit, sich im Rahmen dessen an die vorherrschenden Umweltbedingungen anzupassen.

### 2.3 Induzierte Verteidigungen

Wie bereits erwähnt definiert Harvell (1990) *induzierte Verteidigungen* als Reaktionen, die durch Konkurrenz oder Prädation ausgelöst werden und eine gesteigerte Resistenz dieser gegenüber herbeiführen. In dieser Arbeit wird *induzierte Verteidigung* allerdings wie im Großteil der Literatur ausschließlich als durch den Räuber ausgelöste Merkmalsänderung der Beute im Rahmen der phänotypischen Plastizität verstanden, die das Risiko der Konsumption reduziert (Tollrian und Harvell, 1999).

Das heißt, die Anwesenheit des Räubers löst bei der Beute eine Reaktion aus, die die Wahrscheinlichkeit gefressen zu werden herabsetzt und somit als Verteidigung

angesehen werden kann.

### 2.4 Chemostat

Das *Chemostat* dient der Vermehrung von Mikroorganismen unter kontrollierten Bedingungen für industrielle und wissenschaftliche Zwecke (Iannelli und Pugliese, 2014, S. 166). Es bezeichnet einen Behälter mit einer kontinuierlich durchmischten homogenen Flüssigkeit und einem stetigen Zu- und Abfluss zur Erneuerung der Nährstoffverhältnisse, in dem Organismen kultiviert werden. Aus einem Reservoir stammt der Zufluss mit konstanter Substratkonzentration und ein weiterer Behälter fängt die abfließende Flüssigkeit auf. Aus dem Reservoir fließt mit einer stetig, gleichmäßigen Rate die Nährstofflösung ein. Mit der gleichen Rate wird ebenfalls kontinuierlich abgepumpt, sodass im Behälter mit den Organismen stets das gleiche Volumen Flüssigkeit vorhanden ist. Die Rate wird Durchflussrate genannt und stellt mit der Substratkonzentration des Zuflusses die wichtigsten beeinflussbaren Parameter des Systems.

Für detailliertere Informationen geben Novick und Szilard (1950) eine genaue Beschreibung des Aufbaus und Definitionen der Parameter.

### 2.5 *Quorum sensing*

*Quorum sensing* bezeichnet die Regulation von Genexpression als Reaktion auf Veränderungen in der Populationsdichte bei Bakterien (Miller und Bassler, 2001). Dazu produzieren sie Signalmoleküle, sogenannte *autoinducers*, und geben sie ab, sodass deren Konzentration im umgebenden Medium mit der wachsenden Populationsdichte ansteigt (Waters und Bassler, 2005). Sie nehmen diese Konzentration wahr, reagieren mit Veränderungen in der Genexpression und sind dadurch in der Lage, ihr Verhalten auf Populationsebene zu synchronisieren und damit wie ein mehrzelliger Organismus zu reagieren (Waters und Bassler, 2005).

Ein konkretes Beispiel für ein *quorum sensing* gesteuertes Verhalten ist Biolumineszenz, welche bei den marinen Bakterien *Vibrio fischeri* und *Vibrio harveyi* nur ab einer bestimmten Populationsdichte zu beobachten ist (Miller und Bassler, 2001).

In dieser Arbeit wird der Begriff *quorum sensing* allerdings losgelöst von dieser ursprünglichen Definition genutzt, da sich weder ausschließlich auf Bakterien beschränkt wird, noch diese Art der Kommunikation mit Hilfe von *autoinducern* vorausgesetzt wird. Es steht in der räuberinduzierten Modellvarianten in Abschnitt 3.3.2 ausschließlich dafür, dass die Übergangsraten zwischen den beiden Subpopu-



lationen der Beute von der eigenen Populationsdichte mit beeinflusst werden und die Beutedichte damit Einfluss auf das eigene Verteidigungsverhalten hat. Wie diese Wahrnehmung und der Einfluss der Populationsdichte zustande kommt, soll nicht weiter spezifiziert werden. Es geht vor allem darum zu untersuchen, ob diese zusätzliche Wahrnehmung einen besonderen Einfluss auf die Stabilität, die Zusammensetzung der Beute aus verteidigten und unverteidigten Individuen sowie die Räuber- und Beutedichten im Vergleich zum räuberinduzierten Modell ohne *quorum sensing* hat.

### **2.6 *Bottom-up-* und *Top-down-*Kontrolle**

Ein Nahrungsnetz wird als *Bottom-up* kontrolliert bezeichnet, wenn „die Populationen auf jeder einzelnen trophischen Ebene durch die Population der nächst tieferen Ebene in Form von angebotener und begrenzter Nahrungsressource kontrolliert und in Grenzen gehalten werden“ (Smith und Smith, 2009). Das bedeutet, dass für die Arten des Nahrungsnetzes die Verfügbarkeit von Nahrung einen größeren Einfluss als Prädation hat und damit der begrenzende Faktor ist.

Werden die Populationen nicht durch die Nahrungsverfügbarkeit, sondern durch Fraßdruck der Räuberpopulation beschränkt und kontrolliert, so unterliegt das System der *Top-down*-Kontrolle (Smith und Smith, 2009).

### **2.7 *Paradox of Enrichment***

Das *paradox of enrichment* bezeichnet ein Phänomen, das bei hohen Substratkonzentrationen auftritt. So ist zu beobachten, dass ein System ab einer gewissen Substratverfügbarkeit instabil wird und Räuber-Beute-Zyklen auftreten können, welche mit weiter steigender Produktivität stärker werden und sogar zur Gefahr des Aussterbens einer oder mehrerer Arten führen können (Rosenzweig et al., 1971; Abrams und Walters, 1996; Vos et al., 2004).

## 3 Methode

### 3.1 Grundmodell

Als Grundlage und Ausgangspunkt wurde aus dem Buch *Mathematical models in population biology and epidemiology* von Brauer et al. (2001, S. 127) ein einfaches Chemostatmodell zur Modellierung eines Systems genommen, das aus einer Population mit der Populationsdichte  $B$  und einem der Population als Nahrung dienenden, sich gleichmäßig erneuernden Substrat mit der Konzentration  $S$  besteht. Dabei ist  $S$  der wachstumsbeschränkende Nährstoff dieser Population. Das Modell wird mit Hilfe der folgenden zwei Differenzialgleichungen beschrieben:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= D(S_0 - S) - c \cdot g(S) \cdot B \\ \frac{dB}{dt} &= g(S) \cdot B - D \cdot B\end{aligned}\tag{1}$$

$D \in [0, 1]$  ist die Durchflussrate des Chemostats und  $S_0 \in \mathbb{R}_0^+$  die konstante Substratkonzentration des Zuflusses aus dem Reservoir.  $S$  ist die tatsächliche Substratkonzentration im Chemostat. Dennoch ist in der Arbeit, wenn von einer Erhöhung der Substratkonzentration die Rede ist,  $S_0$  und damit eine Erhöhung der Zuflusskonzentration gemeint.

Die Funktion  $g : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}_0^+$  gibt die von der tatsächlichen Substratkonzentration  $S$  abhängige Zuwachsrates der Population pro Tag an. Um so über  $S_0$  die Kapazität der späteren Beutepopulation bestimmen und kontrollieren zu können, sollte die Wachstumsfunktion  $g$  folgende Eigenschaften erfüllen:

1.  $g(0) = 0$ ,
2.  $g$  ist streng monoton steigend und
3.  $g(x) \xrightarrow{x \rightarrow \infty} e$ , wobei  $e \in \mathbb{R}^+$  die maximale Zuwachsrates der Beute ist.

Die einfachste Funktion, die diese Eigenschaften erfüllt, ist

$$g(S) = e \cdot \frac{S}{S + f}$$

mit  $f \in \mathbb{R}^+$  als Halbsättigungskonstante (Brauer et al., 2001, S. 127), bei deren Substratkonzentration der Zuwachs der Population die Hälfte des maximalen Wachstum  $e$  erreicht.

Das Wachstum steht wiederum in proportionalem Zusammenhang zur Aufnahme des Substrats (Brauer et al., 2001, S. 127). Dies geht mit der Konversionsrate

$c \in \mathbb{R}_0^+$  in die Gleichung ein. Die Populationsveränderung wird bis hier hin ausschließlich durch die Wachstumsrate  $g(S)$  und die Durchflussrate  $D$  bestimmt. Der erste Schritt ist das Einfügen eines Räubers mit der Populationsdichte  $R$ . Dazu wird die Konsumptionsrate wie folgt modelliert. Die Menge konsumierter Beute hängt sowohl von der Dichte der Räuber, als auch der Beute ab. Mit zunehmender Räuberichte soll die Konsumptionsrate bei ausreichend vorhandener Beute linear ansteigen. Dabei ist  $a \in \mathbb{R}_0^+$  die maximale Prädationseffizienz eines Räubers in Beuteindividuen pro Räuber und Tag. Diese maximale Prädationseffizienz soll ausschließlich bei unendlich viel Beute erreicht werden und mit abnehmender Beutezahl gegen Null gehen. Zur Modellierung der Prädation wurde ein Holling II Term der Form  $a \cdot \frac{B}{B+k}$  mit der Halbsättigungskonstanten  $k \in \mathbb{R}^+$  genutzt (Turchin, 2003, S. 82). Dabei ist  $k$  die Beutedichte, bei der die Prädationseffizienz pro Räuber und Tag der Hälfte der maximalen Prädationseffizienz  $a$  entspricht. Das Räuberwachstum ergibt sich dann aus dem Produkt der Konsumptionsrate  $\frac{a \cdot B}{B+k} \cdot R$  und der Konvertierungseffizienz  $b \in [0, 1]$ . Diese gibt an, wie viel der ingestierten Beute für das eigene Wachstum genutzt werden kann, beziehungsweise wie effektiv der Energietransfer von einer zur nächsten trophischen Ebene ist. Abgesehen davon dezimiert der Durchfluss des Chemostats die Räuberpopulation auf gleiche Weise wie bereits die Beute in Gleichung (1). Daraus ergeben sich die folgenden drei Differenzialgleichungen:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= D(S_0 - S) - c \cdot g(S) \cdot B \\ \frac{dB}{dt} &= g(S) \cdot B - \frac{a \cdot B}{B+k} \cdot R - D \cdot B \\ \frac{dR}{dt} &= b \cdot \frac{a \cdot B}{B+k} \cdot R - D \cdot R \end{aligned} \tag{2}$$

Im zweiten und letzten Schritt muss die Beutepopulation in die zwei Subpopulationen unverteidigter Individuen mit der Populationsdichte  $B_1$  und verteidigter Individuen mit der Dichte  $B_2$  aufgeteilt werden, zwischen denen ein Übergang möglich ist und die sich in der Fressbarkeit durch den Räuber unterscheiden. Die Funktionen  $m_{1,2} : \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+ \rightarrow [0, 1]$  geben die Übergangsraten zwischen den Subpopulationen verteidigter und unverteidigter Beuteindividuen in Abhängigkeit von der Räuberichte und der Dichte verteidigter und unverteidigter Beuteindividuen an. Dabei steht  $m_1$  für die Übergangsrate von  $B_1$  nach  $B_2$  und  $m_2$  für den Übergang von  $B_2$  nach  $B_1$ , wie im Übergangsgraph in *Abbildung 1* dargestellt.

Damit ergibt sich das folgende Modell als Grundlage für die vier Modellvarianten:

$$\frac{dS}{dt} = D(S_0 - S) - c \cdot g(S) \cdot (B_1 + B_2) \quad (3)$$

$$\frac{dB_1}{dt} = g(S) \cdot B_1 - m_1(R, B_1, B_2) \cdot B_1 + m_2(R, B_1, B_2) \cdot B_2 - \frac{a \cdot B_1}{B_1 + k} \cdot R - D \cdot B_1 \quad (4)$$

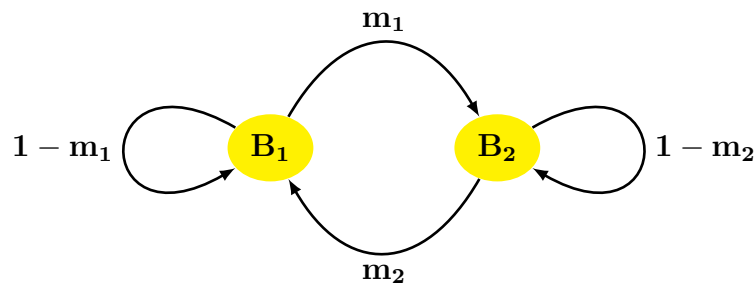
$$\frac{dB_2}{dt} = (1 - \kappa) \cdot g(S) \cdot B_2 + m_1(R, B_1, B_2) \cdot B_1 - m_2(R, B_1, B_2) \cdot B_2 - D \cdot B_2 \quad (5)$$

$$\frac{dR}{dt} = b \cdot \frac{a \cdot B_1}{B_1 + k} \cdot R - D \cdot R. \quad (6)$$

$B_2$  wird aufgrund der Verteidigung nicht durch den Räuber konsumiert, weshalb in Gleichung (5) keine Konsumptionsrate erscheint und das Räuberwachstum in Gleichung (6) ausschließlich von  $B_1$  abhängt. Der Parameter  $\kappa \in [0, 1]$  bietet die Möglichkeit durch induzierte Verteidigungsmechanismen entstehende Kosten durch Einschränkung der Wachstumsrate von  $B_2$  in das Modell zu integrieren.

Die Variablen werden noch einmal explizit in *Tabelle 2* definiert und eine Übersicht über die Parameter, deren Bedeutung, Werte und Einheiten bietet *Tabelle 4*. Weiterhin wird die Gesamtbeutedichte mit  $N = B_1 + B_2$  und der prozentuale Anteil verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation mit  $p = \frac{B_2}{N}$  bezeichnet.

Auf der Grundlage dieses Ausgangsmodells werden nun durch Variation der Funktionen  $m_1$  und  $m_2$  vier verschiedene Mechanismen des Übergangs zwischen dem verteidigten und unverteidigten Zustand unterschieden. Diese Modellvarianten lassen sich in zwei Gruppen zu je zwei Modellen mit zufälligem und räuberinduziertem Übergang einteilen und werden zusammen mit deren zugrunde liegenden Annahmen und Überlegungen in den folgenden Abschnitten vorgestellt.



**Abbildung 1:** Übergangsgraph mit Übergangsraten zwischen der unverteidigten Subpopulation  $B_1$  und der verteidigten  $B_2$

**Tabelle 2:** Variablen des Modells, zugehörige Einheiten und Interpretationen

Variable	Einheit	Interpretation
$S$	$\frac{mg \text{ Substrat}}{ml}$	Substratkonzentration
$B_1$	$\frac{\text{Beuteindividuen}}{ml}$	Beutedichte unverteidigter Beuteindividuen
$B_2$	$\frac{\text{Beuteindividuen}}{ml}$	Beutedichte verteidigter Beuteindividuen
$R$	$\frac{\text{Räuberindividuen}}{ml}$	Räuberichte

### 3.2 Modelle mit zufälligem Übergang

In diesen Varianten werden zufällige Übergänge zwischen den Subpopulationen modelliert, die später mit untersucht und als Vergleich dienen werden, um den Einfluss der räuberinduzierten Übergangsraten besser einschätzen zu können und sichtbar zu machen. Zufällig bedeutet nicht, dass die Übergangsraten zufällig sind, sondern konstante, von Veränderungen in Räuber- und Beutepopulationen unabhängige Übergangsraten einen zufälligen Übergang von Beuteindividuen zwischen den Subpopulationen beschreiben. Die Übergangsraten entsprechen dabei den Übergangswahrscheinlichkeiten eines Individuums zwischen den Verteidigungszuständen. Es wird angenommen, dass global gesehen entsprechend dieser individuellen Wahrscheinlichkeiten ein äquivalenter Teil der Subpopulation seinen Verteidigungszustand wechselt.

Da die Übergangswahrscheinlichkeiten unabhängig von Räuber- und Beutedichten sind, sind  $m_1$  und  $m_2$  konstante Funktionen. Die im Folgenden beschriebenen Modelle unterscheiden sich ausschließlich im Verhältnis von  $m_1$  und  $m_2$  zueinander.

#### 3.2.1 Zufällig-asymmetrisches Modell

In dieser Variante mit zufälliger Übergangsrate wird  $m_2 = 1 - m_1$  angenommen, wovon sich die Bezeichnung des asymmetrischen Übergangs zwischen den Subpopulationen verteidigter und unverteidigter Beuteindividuen ableitet. Dabei gilt  $m_1(R, B_1, B_2) = \epsilon_1$  für alle  $R, B_1, B_2 \in \mathbb{R}_0^+$  und  $\epsilon_1 \in [0, 1]$ .

Diese Idee leitet sich von Inhalten früherer Forschung zu Räuber-Beute-Beziehungen in einem Habitat ab, das aus zwei Patches bestehen (Ramos-Jiliberto, 2003; Scheffer und De Boer, 1995). Dabei dient einer als

Rückzugsmöglichkeit oder Zuflucht für die Beute, da dieser Patch nicht von Räubern besetzt und ausschließlich eine Migration der Beute möglich ist. Die asymmetrischen Übergangsraten lassen sich dann als unterschiedliche Kapazitäten der Patches durch Größe oder Nahrungsangebot verstehen. Die Individuen würden sich unter den Annahmen der *ideal freien Verteilung* längerfristig entsprechend der Kapazitäten auf die beiden Patches verteilen (Kappeler, 2006, S. 174). Der Kapazitätsanteil eines Patches an der Gesamtkapazität des Habitats entspricht somit der Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Individuums und annähernd dem Anteil an Beuteindividuen, die sich bei Abwesenheit von Kosten in ihm aufhalten. Die asymmetrischen Übergangsraten erzeugen ohne Räuber auf längere Sicht eine Verteilung der Beute auf die Patches beziehungsweise Subpopulationen, in der die Raten den anteiligen Patchkapazitäten entsprechen, da dann für die Übergänge im Gleichgewicht und  $R = 0$  folgendes gelten müsste:

$$m_1 \cdot B_1 = m_2 \cdot B_2 = (1 - m_1) \cdot B_2 \xrightarrow{N \neq 0} m_1 = \frac{B_2}{B_1 + B_2} = \frac{B_2}{N}.$$

Durch den Räuber wird das System und das Verhältnis gestört, aber diese Verteilung wird dennoch stets angestrebt und die Übergangsrate  $m_1$  entspricht somit dem Kapazitätsanteil des räuberfreien Patches und  $m_2$  dem mit Räubern. Kosten für den Aufenthalt können auf verschiedene Weise zum Beispiel durch eine erschwerte Partnerfindung oder schlechtere Fortpflanzungsbedingungen auftreten.

### 3.2.2 Zufällig-symmetrisches Modell

Diese Variante nimmt ebenfalls  $m_1$  und  $m_2$  als konstante Funktionen an, allerdings gilt hier  $m_1(R, B_1, B_2) = m_2(R, B_1, B_2) = \epsilon_2$  für alle  $R, B_1, B_2 \in \mathbb{R}_0^+$  und  $\epsilon_2 \in [0, 1]$ .

Das bedeutet, dass die Übergangsraten beide identisch (symmetrisch) sind und sich bei Abwesenheit von Räubern und Verteidigungskosten auf Dauer ein Gleichgewicht einstellen würde, in dem die Beute sich gleichmäßig auf verteidigte und unverteidigte Individuen aufteilt, da hier für die Übergänge im Gleichgewicht und  $R = 0$  gelten würde:

$$m_1 \cdot B_1 = m_2 \cdot B_2 = m_1 \cdot B_2 \xrightarrow{m_1 \neq 0} B_1 = B_2.$$

Plausibel wäre diese Art des Übergangs, wenn der Zustand, verteidigt oder unverteidigt zu sein, von der Mutation eines kodierenden Gens abhinge. Die Übergangsrate entspräche dann der Mutationsrate und der Übergang zwischen den Verteidigungszuständen wäre zufällig und für beide Richtungen gleichwahr-

scheinlich. Eine solche Art der Resistenz ist vornehmlich bei Bakterien gegenüber Viren zu beobachten und diese Modellvariante soll in Anlehnung daran als Vergleich dienen. Ein Beispiel für eine solche durch Mutation hervorgerufene Virenresistenz bei dem Bakterium *Flavobacterium psychrophilum* geben Castillo et al. (2015).

### 3.3 Modelle mit räuberinduziertem Übergang

In diesen beiden Varianten des Grundmodells sind im Gegensatz zu denen mit zufälliger Übergangsrate in Abschnitt 3.2 die Funktionen  $m_1$  und  $m_2$  nicht unabhängig von der Räuber- beziehungsweise sogar der Beutedichte. Es wird angenommen, dass die Ausbildung der Verteidigung entsprechend des Prinzips der induzierten Verteidigung durch die Populationsdichte des Räubers gesteuert wird. Dies wird über einen Einfluss von  $R$  auf die Übergangsraten modelliert. Bei der Induktion und Wahrnehmung der Räuberichte wird weiterhin angenommen, dass nie eine eindeutige Übergangsrate von  $m_1 = 1$  erreicht werden kann und die Wahrscheinlichkeit der Ausbildung streng monoton mit  $R$  steigt. Eine Erklärung dafür ist, dass die Rezeption beispielsweise durch eine ungenaue oder gestörte Wahrnehmung der Räuberichte oder eine Ungleichverteilung von Botenstoffen nicht fehlerfrei ist. So ergibt sich für jede Räuberichte  $R$  eine entsprechende individuelle Übergangswahrscheinlichkeit, welche sich global in den Übergangsraten niederschlägt. Zwei Varianten werden im Folgenden modelliert und explizit beschrieben.

#### 3.3.1 Räuberinduziertes Modell

Für diese Varianten des Modells wird angenommen, dass die Beuteindividuen, wie eingangs beschrieben, über bestimmte Mechanismen verfügen, die es ihnen ermöglichen, die Anwesenheit der Räuber und deren Populationsdichte wahrzunehmen. Dadurch würden mit steigender Räuberichte und dem damit verbundenen Anstieg des Fraßdrucks mehr Beuteindividuen Verteidigungen ausbilden und somit die Übergangsrate von  $B_1$  nach  $B_2$  mit  $R$  ansteigen. Das bedeutet mit steigendem  $R$  soll  $m_1$  ebenfalls wachsen. Die Übergangsrate  $m_2$  hingegen fällt mit steigender Räuberichte, da weniger verteidigte Individuen ihre bereits ausgebildete Verteidigung aufgeben. Dabei sind  $m_1$  und  $m_2$  unabhängig von den Variablen  $B_1$  und  $B_2$  oder mit anderen Worten gilt für  $i = 1, 2$  und alle  $R, B_1, B_2, B'_1, B'_2 \in \mathbb{R}_0^+$ :

$$m_i(R, B_1, B_2) = m_i(R, B'_1, B'_2).$$

Aus dem Grund wird in diesem Abschnitt im Folgenden  $m_i(R, B_1, B_2)$  durch  $m_i(R)$  ersetzt.

Bei Abwesenheit der Räuber sind keine Verteidigungsmechanismen notwendig und es soll  $m_1(R) = 0$  und  $m_2(R) = 1$  gelten, um eventuelle Nachteile durch Verteidigungskosten zu vermeiden. Die Beutepopulation würde dann zu 100% aus unverteidigten Individuen bestehen. Bei sehr hohen Räuberichten hingegen soll die Übergangsrate  $m_1$  nahe 1 und  $m_2$  fast 0 sein. Dies wäre der entgegengesetzte Fall und nahezu jedes Beuteindividuum wäre verteidigt.

Aufgrund der Annahmen bietet es sich an, beide Funktionen zu koppeln und wie in Abschnitt 3.2.1 anzunehmen, dass  $m_2 = 1 - m_1$  gilt. Dies hat weiterhin den gewünschten Effekt, dass wie beim zufällig-asymmetrischen Modell bei einer konstanten Räuberichte über längere Zeit ein Gleichgewicht angestrebt wird, in dem das Verhältnis unverteidigter Beuteindividuen zur Gesamtpopulation annähernd der Übergangsrate  $m_1$  entspricht:

$$m_1 \approx \frac{B_2^*}{B_1^* + B_2^*} = \frac{B_2^*}{N^*}.$$

Eine Gleichheit wird sich jedoch nicht einstellen, da bei Vorhandensein der Räuber stets durch Fraß ein Teil von  $B_1$  konsumiert wird und dies je nach Räuberichte und Fraß ebenfalls einen Einfluss auf das Verhältnis hat. Zusätzlich haben eventuell vorhandene Verteidigungskosten einen Einfluss auf das Verhältnis, durch die eingeschränkte Wachstumsrate von  $B_2$ .

Trotz dessen nimmt damit die Räuberichte im Modell einen starken Einfluss auf den Anteil verteidigter Beuteindividuen. Dieser Effekt soll induzierte Verteidigungsmechanismen simulieren, bei denen die Wahrscheinlichkeit der Verteidigung einzelner Individuen von der Räuberichte abhängt und mit dieser steigt.

Zusammengefasst soll die Funktion  $m_1$  die folgenden aus den Annahmen abgeleiteten Anforderungen erfüllen:

1.  $m_1(0) = 0$ ,
2.  $m_1$  ist streng monoton steigend in  $R$  und
3.  $m_1(x) \xrightarrow{x \rightarrow \infty} 1$ .

Diese werden von der Funktion

$$m_1(R) = \frac{R}{R + h}$$



mit der Halbsättigungskonstanten  $h \in \mathbb{R}^+$  erfüllt und es ergibt sich entsprechend

$$m_2(R) = 1 - \frac{R}{R+h} = \frac{h}{R+h}.$$

Aufgrund der direkten Reaktion der Übergangsraten auf Veränderungen in der Räuberpopulation ohne Zeitverzögerung werden induzierte Verhaltensweisen als Verteidigung am besten modelliert. Sie können mit wesentlich geringerer Zeitverzögerung als morphologische Verteidigungen von der Beute als Reaktion auf erhöhte Räuberpräsenz realisiert werden (Miner et al., 2005; Lass und Spaak, 2003).

Weiterhin wäre auch hier die Vorstellung eines Lebensraums, der aus zwei Patches besteht, wie in Abschnitt 3.2.1, denkbar. Dabei wäre ein Patch frei von Räufern. Allerdings ist dann eine räuberinduzierte Migrationsrate und eine ausschließliche Besetzung eines Patches bei Abwesenheit des Räubers nur plausibel, wenn der Aufenthalt im räuberfreien Patch sehr große Nachteile und Kosten mit sich zöge und dieser von Beuteindividuen ausschließlich für kurze Zeit bei Fraßdruck zur Räubermeidung genutzt würde.

### 3.3.2 Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

Wie bereits in Abschnitt 2.5 erläutert leitet sich der letzte Teil des Namens von der Fähigkeit einiger Bakterien zur Wahrnehmung der eigenen Populationsdichte, dem sogenannten *quorum sensing*, ab. Hier geht es allerdings nur um eine Anlehnung an diese Fähigkeit, da sich das Modell weder ausschließlich auf Bakterien bezieht, noch eine Mindestgröße der Population (*quorum*) für die Wahrnehmung und Induktion einer Reaktion notwendig ist.

Es wird aus den bereits in Abschnitt 3.3.1 genannten Gründen  $m_2 = 1 - m_1$  angenommen. Diese Variante des Grundmodells legt ebenfalls die Annahmen aus Abschnitt 3.3.1 zugrunde und nimmt weiterhin wie bereits angedeutet an, dass nicht die Räuberichte allein Einfluss auf die Übergangsraten hat, sondern diese auch im Verhältnis zur Beutedichte stehen.

Ansatzpunkt für diese Überlegung ist, dass eine bestimmte Anzahl Räuber nur eine relative Gefahr für ein einzelnes Individuum bei sehr großer Populationsgröße der eigenen Art darstellt. So ist eine bestimmte Anzahl von Räufern bei wenig Beute eine größere Gefahr für jedes einzelne Beuteindividuum, als die gleiche Anzahl von Räufern bei einer verhältnismäßig großen Beutepopulation. Die Effektivität und Nützlichkeit der Ausbildung einer Verteidigung variiert nach dieser Überlegung nicht nur mit der Räuber- sondern auch mit der Beutedichte.

Die Übergangsrate  $m_1$  soll demzufolge zusätzlich bei konstantem  $R$  und sinkender Beutedichte ansteigen und bei zunehmender Beutedichte abnehmen. Zusammengefasst muss  $m_1$  die folgenden Anforderungen für alle  $R, B_1, B_2, x, y \in \mathbb{R}_0^+$  erfüllen:

1.  $m_1$  ist streng monoton steigend in  $R$ ,
2.  $m_1(0, B_1, B_2) = 0$ ,
3.  $m_1(x, B_1, B_2) \xrightarrow{x \rightarrow \infty} 1$ ,
4.  $m_1(R, x, y) \xrightarrow{x+y \rightarrow \infty} 0$  und
5.  $m_1(R, x, y) \xrightarrow{x+y \rightarrow 0} 1$

Diese werden von der Funktion

$$m_1(R, B_1, B_2) = \frac{R}{R + s \cdot (B_1 + B_2) + 1}$$

erfüllt, wobei  $s \in [0, 1]$  zur Regulierung der Empfindlichkeit bezüglich der Dichte der Beutepopulation dient und die 1 verhindert, dass 0 im Nenner auftreten kann. Das Produkt aus  $s$  und  $N = B_1 + B_2$  bildet damit eine beuteabhängige Halbsättigungskonstante bei deren Räuberichte 50% der unverteidigten Beuteindividuen Verteidigungen induzieren werden. Diese Übergangsrate von 0.5 wird erreicht, wenn das Verhältnis Räuber- zu Gesamtbeutedichte circa  $s = 0.01$  entspricht.

In *Tabelle 3* sind noch einmal die vier verschiedenen Modellvarianten mit entsprechenden Übergangsraten zusammengefasst.

**Tabelle 3:** Modellvarianten mit zugehörigen Übergangsraten  $m_1$  und  $m_2$

Modellvariante	$m_1(R, B_1, B_2)$	$m_2$
zufällig-asymmetrisch	$\epsilon_1$	$1 - m_1$
zufällig-symmetrisch	$\epsilon_2$	$m_2$
räuberinduziert	$\frac{R}{R + h}$	$1 - m_1$
räuberinduziert mit <i>quorum sensing</i>	$\frac{R}{R + s \cdot (B_1 + B_2) + 1}$	$1 - m_1$

**Tabelle 4:** Parameter des Modells, zugehörige Werte, Einheiten und Interpretationen

Parameter	Wert	Einheit	Interpretation
$a$	1	$\frac{\text{Beuteindividuen}}{\text{Räuberindividuum} \cdot d}$	Prädationseffizienz
$b$	0.2	$\frac{\text{Räuberindividuen}}{\text{Beuteindividuen}}$	Konvertierungseffizienz
$c$	0.1	$\frac{\text{mg Substrat}}{\text{Beuteindividuen}}$	Proportionalitätsfaktor, Aufnahme des Substrats
$D$	0.1	$d^{-1}$	Durchflussrate
$e$	1	$d^{-1}$	maximale Wachstumsrate der Beute
$\epsilon_1$	0.2	$d^{-1}$	Übergangskostante, zufällig-asymmetrisches Modell
$\epsilon_2$	variabel	$d^{-1}$	Übergangskostante, zufällig-symmetrisches Modell
$f$	10	$\frac{\text{mg Substrat}}{\text{ml}}$	Halbsättigungskonstante, Wachstumsrate der Beute
$h$	20	$\frac{\text{Räuberindividuen}}{\text{ml}}$	Halbsättigungskonstante, Übergangsrate des räuberinduzierten Modells
$k$	100	$\frac{\text{Beuteindividuen}}{\text{ml}}$	Halbsättigungskonstante, Konsumptionsrate
$\kappa$	variabel	–	Verteidigungskosten
$s$	0.01	$\frac{\text{Räuberindividuen}}{\text{Beuteindividuen}}$	Sensitivitätsfaktor, Übergangsrate des räuberinduzierten Mo- dells mit <i>quorum sensing</i>
$S_0$	variabel	$\frac{\text{mg Substrat}}{\text{ml}}$	Substratkonzentration des Chemostatzuflusses

### 3.4 Annahmen

In diesem Abschnitt werden alle Annahmen, die in die Modelle eingehen, noch einmal explizit aufgeführt. Das bietet die Möglichkeit die Ergebnisse besser mit denen anderer Modelle zu vergleichen und liefert bei einer Überprüfung mit experimentellen Daten Ansatzpunkte bei Abweichungen. Weiterhin hilft es bei der Auswahl der Räuber- und Beuteindividuen oder weist unter Umständen auf zu ändernde Parameter hin. Folgende Annahmen gehen in das Modell ein:

1. Es wird von einem begrenzten und abgeschlossenen Lebensraum ohne Migration ausgegangen, wodurch ein Ansteigen der Populationsgröße einem Zuwachs in der Populationsdichte gleichzusetzen ist. Populationsgröße und -dichte sind proportional zueinander, werden aber ausschließlich durch die Substratzufuhr und nicht zusätzlich durch eine räumliche Kapazität beschränkt.
2. Beuteindividuen können jederzeit Verteidigungen aus- oder zurückbilden. Der Wechsel zwischen verteidigtem und unverteidigtem Zustand ist nicht mit der Fortpflanzung verknüpft oder gar daran gebunden.
3. Die Nachkommen haben zunächst den gleichen Phänotyp wie ihre Eltern, können aber direkt nach der Geburt unabhängig von ihnen wechseln.
4. Es gibt keine fließenden Übergänge zwischen den beiden Phänotypen *verteidigt* und *unverteidigt*, sondern es ist ein Merkmal mit zwei diskreten Ausprägungen der Verteidigung.
5. Es wird angenommen, dass bei der Ausbildung der Verteidigung die Beute vollständig vor Fraß geschützt ist und somit nicht mehr durch den Räuber konsumiert werden kann.
6. Im System existiert nur ein spezialisierter Topprädator.
7. Die Anwesenheit verteidigter Phänotypen hat keinen Einfluss auf die Attackiertrate, Suchzeit oder den Prädationserfolg der Räuber bei unverteidigten Beuteindividuen.
8. Verteidigungskosten wirken sich ausschließlich negativ auf die Wachstumsrate der verteidigten Subpopulation aus und schränken nicht den Substratverbrauch ein.

9. In den Modellen mit zufälligem Übergang wird angenommen, dass der Anteil der den Zustand der Verteidigung wechselnden Individuen der individuellen Übergangswahrscheinlichkeit entspricht.
10. Die Übergangsraten in den räuberinduzierten Modellen reagieren fließend und nicht sprunghaft auf die Räuberdichte. Es werden also nicht globale Verteidigungsreaktionen ab einer bestimmten Räuberdichte angenommen. Aufgrund von beispielsweise Fehlwahrnehmungen, Ungenauigkeiten in der Wahrnehmung der Räuberdichte oder Ungleichverteilung von Botenstoffen steigt die individuelle Wahrscheinlichkeit der Ausbildung der Verteidigung, damit global  $m_1$  und entsprechend der Anteil verteidigter Beuteindividuen kontinuierlich mit  $R$ .
11. In den beiden Fällen der räuberinduzierten Varianten des Modells nimmt die Beute die Räuberdichte wahr und die Übergangsraten sind unabhängig von der Menge gefressener Beute.
12. Es gibt bei den räuberinduzierten Varianten keine Zeitverzögerung in der Wahrnehmung, Induktion und Ausbildung beziehungsweise Ausführung der Verteidigung.

Diese Annahmen schließen bereits einige Taxa, Räuber-Beute-Beziehungen und Verteidigungsmechanismen aus. So werden beispielsweise durch Punkt 11 Systeme ausgeschlossen, in denen die chemische Induktion von getöteten Beuteindividuen ausgesendet wird.

Weiterhin beschreibt das Modell vor allem Verhaltensänderungen als Verteidigung, da diese wesentlich schneller als induzierte Reaktionen umsetzbar sind (Miner et al., 2005; Lass und Spaak, 2003) und die Übergangsraten in diesem Modell, wie in Punkt 12, beschrieben ohne Zeitverzögerungen auf Veränderungen in der Räuberpopulation reagieren.

Das durch die Verteidigungskosten verminderte Wachstum der verteidigten Kohorte zieht, wie in Punkt 8 angedeutet, keinen eingeschränkten Substratverbrauch mit sich. Die Kosten senken damit die Vermehrung aber der Ressourcenverbrauch der verteidigten Beuteindividuen bleibt unverändert, was einen Verbrauch von Ressourcen für die Aufrechterhaltung der Verteidigung simulieren soll.

### 3.5 Generieren der Daten

Zur Auswertung und Untersuchung der Modelle wurden die Differenzialgleichungssysteme mit der numerischen Methode *lsoda* der Programmiersprache *R* für jedes  $S_0$  über einen bestimmten Zeitraum mit einer Schrittweite von 0.1 Tagen gelöst. Das Generieren der Daten wurde dann mit zwei unterschiedlichen Methoden durchgeführt, deren Einsatz davon abhängt, ob das System einen Gleichgewichtszustand einnimmt oder Räuber-Beute-Zyklen auftreten.

Zum Nachweis und zur genaueren Untersuchung der Stabilität des Systems und der Stärke etwaiger Räuber-Beute-Zyklen wurde als Maß der Variationskoeffizient der Gesamtbeutedichte genutzt. Dieser wurde für die einzelnen Modelle für jede die Substratkonzentration  $S_0$  und die jeweiligen Parameter über ein Zeitintervall von 550 Tagen ermittelt. Aufgeführt und in die Arbeit einbezogen werden diese Ergebnisse nur, wenn dabei Zyklen nachgewiesen werden konnten.

Sind keine Zyklen festzustellen, werden die jeweiligen Populationsdichten und Substratkonzentrationen zum letzten berechneten Zeitpunkt abgespeichert. Bei der Variation eines Parameters und der Betrachtung dessen Einflusses auf die Populationsdichten oder den Anteil verteidigter Beute werden somit die Dichten zu festen Zeitpunkten genutzt und weiter verwendet. In den Abbildungen werden im Folgenden die Zeitpunkte, zu denen die Daten gespeichert wurden, angegeben. Beim Auftreten starker Räuber-Beute-Zyklen ist die Methode mit festem Messzeitpunkt nicht nützlich und es wird ein Mittelwert über die angenommenen Werte im Zeitintervall von 250 bis 800 Tagen berechnet. Dieses Vorgehen wird an den jeweiligen Stellen mit der Bemerkung *Mittelwert* oder *im Mittel* gekennzeichnet. Von diesen beiden Methoden abweichendes Vorgehen ist anhand der Bildunterschrift ersichtlich und wird explizit angegeben.

Als Startbedingung für das Lösen der Differenzialgleichungsmodelle wurde zu-

$$S = 0.6, \quad B_1 = 10, \quad B_2 = 10 \quad \text{und} \quad R = 10$$

genutzt. Wurde eine abweichende Startbedingung verwendet wird dies im jeweiligen Abschnitt oder der Bildunterschrift explizit durch beispielsweise  $R = 0$  angegeben. Das würde in diesem Fall bedeuten, dass in der Startbedingung die Räuberichte auf 0 gesetzt wurde und somit keine Räuber im System vorhanden sind.

## 4 Ergebnisse

Um die Plausibilität des Grundmodells zu prüfen, wird in diesem Abschnitt zunächst versucht Ergebnisse und Vorhersagen anderer Modelle und Experimente mit diesem zu reproduzieren. Anschließend werden die Ergebnisse der Modelle zunächst ohne jegliche Verteidigungskosten im Hinblick auf den Einfluss der verschiedenen Übergänge und der Substratkonzentration  $S_0$  auf die Populationsdichten und die Zusammensetzung der Beute vorgestellt. Im Anschluss werden die Veränderungen dieser Ergebnisse durch das Integrieren von Verteidigungskosten dargestellt.

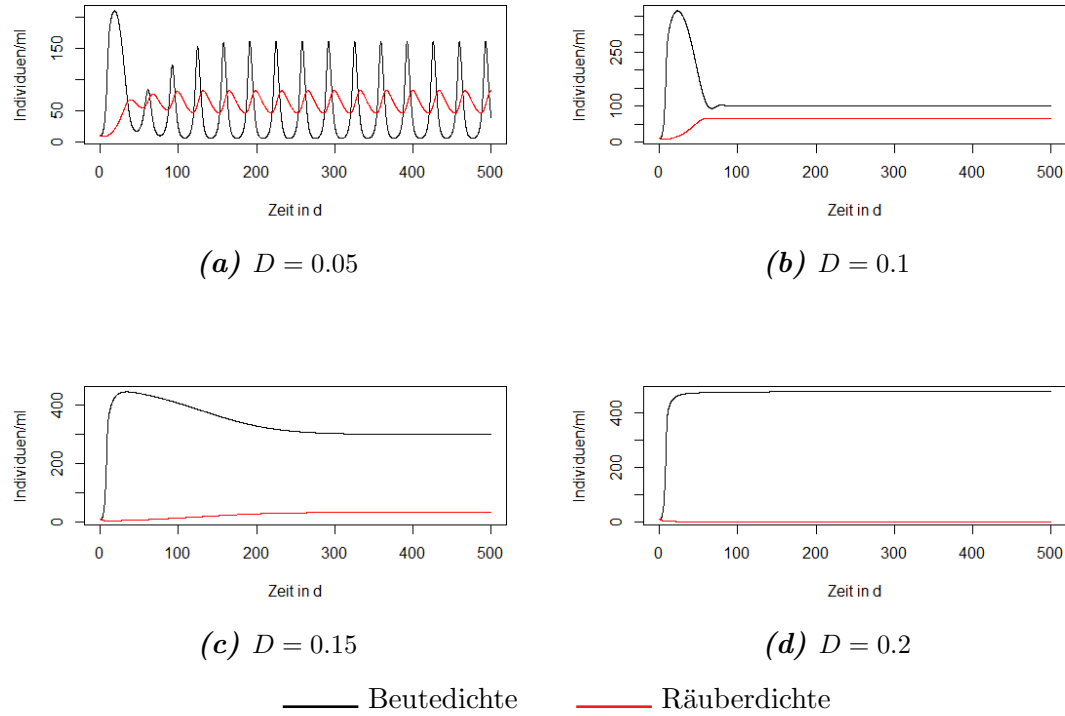
Startbedingungen und Parameter wurden im Folgenden teilweise unterschiedlich gewählt, um Vergleichswerte zu generieren. Wurden Startbedingungen verwendet, die von den in Abschnitt 3.5 genannten abweichen, so wird dies explizit genannt. Ebenfalls werden die in *Tabelle 4* angegebenen Werte verwendet und die als variabel angegebenen Parameter aufgeführt.

### 4.1 Modellverhalten ohne Verteidigung

Bevor die Auswirkungen der Substratverfügbarkeit und verschiedener Übergangsraten auf die Zusammensetzung der Beute aus verteidigten und unverteidigten Individuen und die Populationsdichten beschrieben werden, soll zunächst überprüft werden, ob mit diesem Modell die Vorhersagen und Ergebnisse von van der Stap et al. (2009) für ein Räuber-Beute-System ohne Verteidigung der Beute reproduziert werden können.

Mit einem Chemostatmodell und Experimenten zeigen van der Stap et al. (2009), dass induzierte Verteidigungen Räuber-Beute-Systeme stabilisieren können. Ohne induzierte Verteidigungen zeichnen sich bei der Variation der Durchflussrate drei unterscheidbare Bereiche ab. Bei großer Durchflussrate sterben die Räuber aufgrund der hohen Mortalität durch Auswaschung aus, eine mittlere Durchflussrate lässt eine stabile Koexistenz von Räuber und Beute zu und eine kleine hat zunehmende Räuber-Beute-Zyklen mit teilweise stochastisch bedingter Extinktion in den Minima der Oszillationen zur Folge. Stochastisch bedingte Extinktion bezeichnet dabei das Aussterben einer Art aufgrund von Fluktuationen in der Populationsgröße, welche durch externe, unvorhersehbare und zufällige Ereignisse, wie beispielsweise Unwetter, ausgelöst werden (Gillman und Hails, 1997, S. 11). Die Variation der Substratkonzentration  $S_0$  hat dabei einen ähnlichen Einfluss auf das System. Sie beeinflusst die Grenzen der oben beschriebenen Bereiche. Wählt man eine mittlere Durchflussrate, so haben geringe Konzentrationen ein

Aussterben des Räubers zur Folge. Bei mittlerer Substratkonzentration koexistieren Räuber und Beute und bei hohen Konzentrationen sind starke Oszillationen und Räuber-Beute-Zyklen entsprechend des *paradox of enrichment* zu erwarten.



**Abbildung 2:** Entwicklung der Beute- und Räuberichte im zufällig-symmetrischen Modell ohne Verteidigung bei Variation von  $D$  mit  $S_0 = 50$ ,  $\epsilon_2 = 0$ ,  $B_2 = 0$  und  $\kappa = 0$  über die Zeit in Tagen

Um zu überprüfen, ob das hier verwendete Modell ähnliche Vorhersagen macht und sich dieses Verhalten reproduzieren lässt, wird die Variante mit zufällig-symmetrischer Übergangsrate  $\epsilon_2 = 0$  und  $\kappa = 0$  als Grundlage genommen. Die Startbedingung wird dementsprechend wie folgt angepasst:

$$S = 0.6, B_1 = 10, B_2 = 0 \text{ und } R = 10.$$

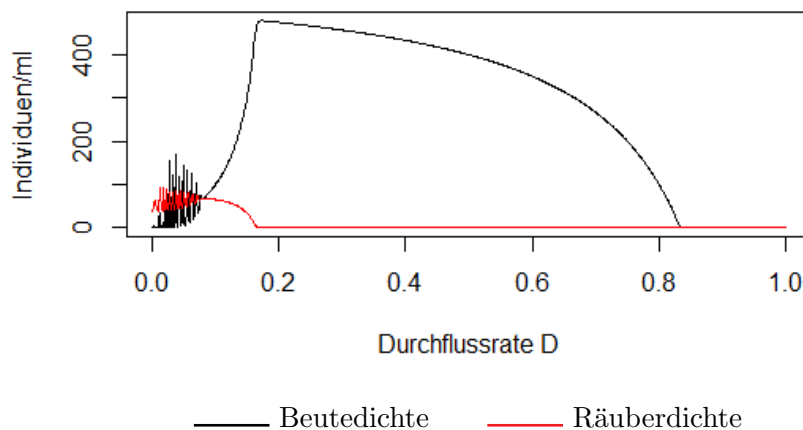
Durch  $\epsilon_2 = 0$  und  $B_2 = 0$  gibt es keine Verteidigung und die Gesamtbeutedichte entspricht somit der Dichte unverteidigter Beuteindividuen.

In *Abbildung 2* sind die Populationsentwicklungen von Beute und Räuber bei verschiedenen Durchflussraten und einem mittleren  $S_0$  über die Zeit dargestellt. Bereits hier sind die von van der Stap et al. (2009) beschriebenen drei Bereiche zu erkennen. Bei einer geringen Durchflussrate von  $D = 0.05$  treten wie in *Abbildung 2a* Räuber-Beute-Zyklen auf. Bei einer höheren Durchflussrate von



$D = 0.2$  stirbt der Räuber aus (siehe *Abbildung 2d*). Für  $D = 0.1$  und  $D = 0.15$  ist eine stabile Koexistenz von Räuber und Beute zu beobachten (siehe *Abbildungen 2b* und *2c*).

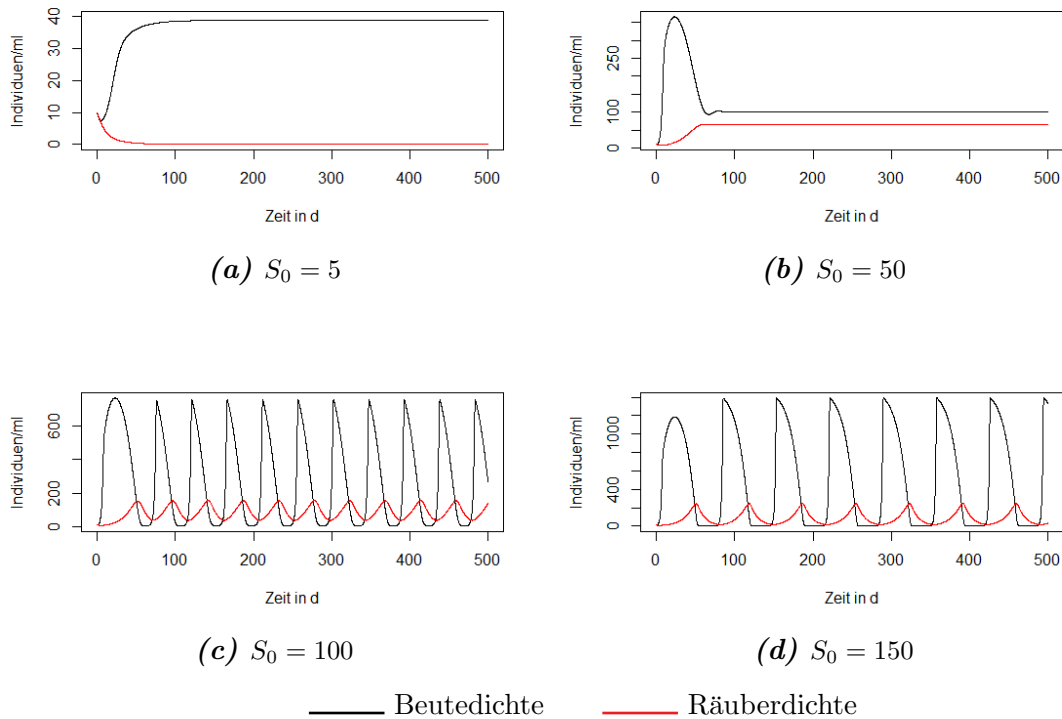
Diese drei Bereiche, ihre Grenzen und der Einfluss der Durchflussrate auf die Populationsgrößen ist noch einmal in *Abbildung 3* dargestellt. Räuber-Beute-Zyklen treten für eine Substratkonzentration von  $S_0 = 50$  bis zu einer Durchflussrate von etwa 0.08 auf. Für größere Durchflussraten bis circa 0.17 leben Räuber und Beute in stabiler Koexistenz und die Beutedichte nimmt mit der Durchflussrate zu, wohingegen die Anzahl der Räuber pro Milliliter abnimmt, bis dieser schließlich für Durchflussraten größer als 0.17 gänzlich ausstirbt. Die Beutedichte sinkt für  $D > 0.17$  bei Abwesenheit des Räubers zunehmend, bis sie ebenfalls ausstirbt, wenn die Durchflussrate größer als die eigene Wachstumsrate ist.



**Abbildung 3:** Populationsdichte von Beute und Räuber über der Durchflussrate im zufällig-symmetrischen Modell ohne Verteidigung mit  $S_0 = 50$ ,  $\epsilon_2 = 0$ ,  $B_2 = 0$  und  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

Der zu Beginn beschriebene Einfluss der Substratkonzentration ist ebenfalls reproduzierbar. In *Abbildung 4* sind die Entwicklungen der Beute- und Räuberichten mit der von nun an festen Durchflussrate  $D = 0.1$  bei vier verschiedenen Substratkonzentrationen  $S_0$  dargestellt.

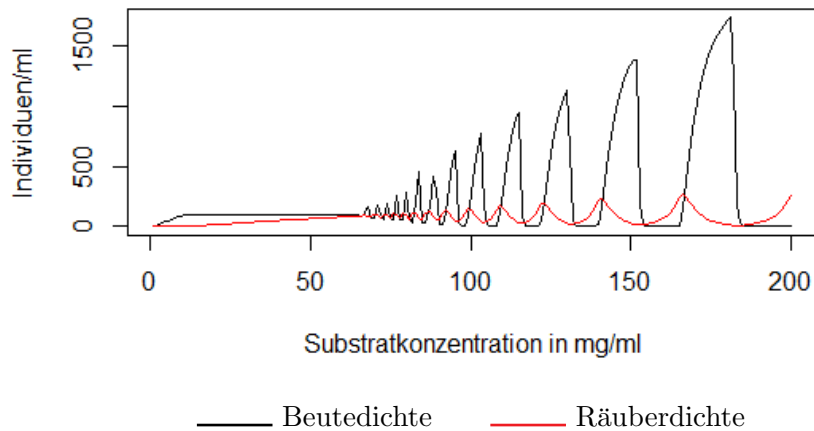
Es ist zu sehen, dass sich bei einer geringen Konzentration von  $S_0 = 5$  in *Abbildung 4a* der Räuber nicht etablieren kann und ausstirbt. Bei  $S_0 = 50$  hingegen koexistieren Beute und Räuber stabil (siehe *Abbildungen 4b*). Bei höheren Konzentrationen von  $S_0 = 100$  und  $S_0 = 150$  sind starke Räuber-Beute-Zyklen zu erkennen, bei denen stochastisch bedingtes Aussterben vor allem der Beute in den Populationsminima möglich ist (siehe *Abbildungen 4c* und *4d*).



**Abbildung 4:** Entwicklung der Beute- und Räuberichte im zufällig-symmetrischen Modell ohne Verteidigung bei Variation von  $S_0$  mit  $D = 0.1$ ,  $\epsilon_2 = 0$ ,  $B_2 = 0$  und  $\kappa = 0$  über die Zeit in Tagen

In *Abbildung 5* sind diese drei Phasen und deren Übergänge sehr gut zu erkennen. Zu Beginn wächst mit der Substratkonzentration die Beutedichte linear an, da sich der Räuber nicht etablieren kann. Ab einer Konzentration von circa  $S_0 = 10$  stagniert das Wachstum der Beute und es folgt eine lange Phase der Koexistenz, in der ausschließlich die Räuberzahl linear mit der Substratkonzentration ansteigt. Die Zunahme der Substratkonzentration kommt nicht mehr der Dichte der Beutepopulation zugute, sondern liefert durch ein gesteigertes Beutewachstum mehr Nahrung für den Räuber.

Ab einer Substratkonzentration von circa  $S_0 = 65$  beginnen beide Populationsgrößen mit steigendem  $S_0$  zunehmend zu oszillieren. Die Schwankungen in *Abbildung 5* werden durch den festen Messzeitpunkt der Populationsdichte und eine Veränderung der Periode des Räuberbeutezyklus durch die Veränderung von  $S_0$  hervorgerufen. Diese Veränderung der Periodizität ist beim Vergleich der *Abbildungen 4c* und *4d* zu sehen.



**Abbildung 5:** Populationsdichte von Beute und Räuber über  $S_0$  im zufällig-symmetrischen Modell ohne Verteidigung mit  $D = 0.1$ ,  $\epsilon_2 = 0$ ,  $B_2 = 0$  und  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

## 4.2 Ergebnisse der Modelle ohne Kosten

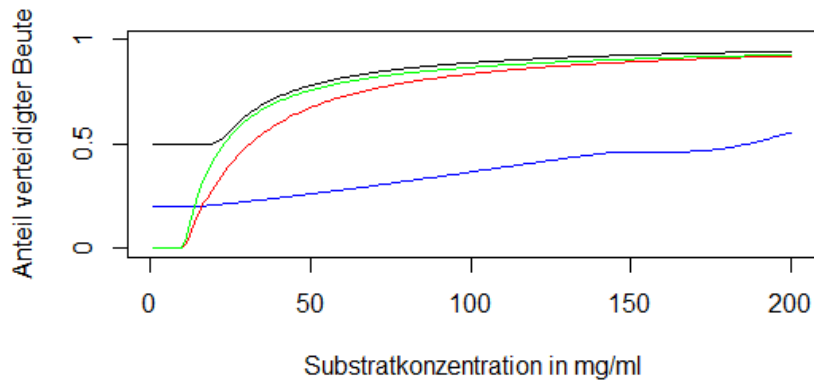
Zunächst sollen die Auswirkungen der verschiedenen Übergangsraten und der Substratkonzentration auf die Zusammensetzung der Beutepopulation und die Populationsdichten ohne Verteidigungskosten untersucht werden. Es wird zwar angenommen, dass jede Art der induzierten Verteidigung Kosten verursacht (Harvell, 1990; Adler und Harvell, 1990), allerdings sind diese oft nicht nachvollziehbar oder zumindest sehr schwer zu erkennen und nachzuweisen. So konnten beispielsweise keine direkten Kosten für die Ausbildung von Stacheln bei Daphnien festgestellt werden (Tollrian und Dodson, 1999).

Die Ergebnisse werden separiert nach der Zusammensetzung der Beute, der Räuber- und Beutedichte vorgestellt.

### 4.2.1 Zusammensetzung der Beutepopulation

In *Abbildung 6* ist der Anteil der verteidigten Beute an der Gesamtpopulation  $p = \frac{B_2}{B_1 + B_2}$  der vier Modelle über die Substratkonzentration  $S_0$  dargestellt.

Bei allen Varianten ist zunächst eine Phase zu beobachten, in der das Verhältnis konstant bleibt. In dieser Phase stellen sich die zu erwartenden Anteile bei Abwesenheit des Räubers ein: eine gleichmäßige Aufteilung der Beute auf die Subpopulationen beim zufällig-symmetrischen Modell, eine Aufteilung entsprechend des Parameters  $\epsilon_1$  beim zufällig-asyymmetrischen und keine verteidigten Beuteindividuen bei beiden räuberinduzierten Modellen.



- Zufällig-symmetrisches Modell,  $\epsilon_2 = 0.01$
- Zufällig-asymmetrisches Modell
- Räuberinduziertes Modell
- Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

**Abbildung 6:** Anteil verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation  $p = \frac{B_2}{B_1 + B_2}$  über  $S_0$  mit  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

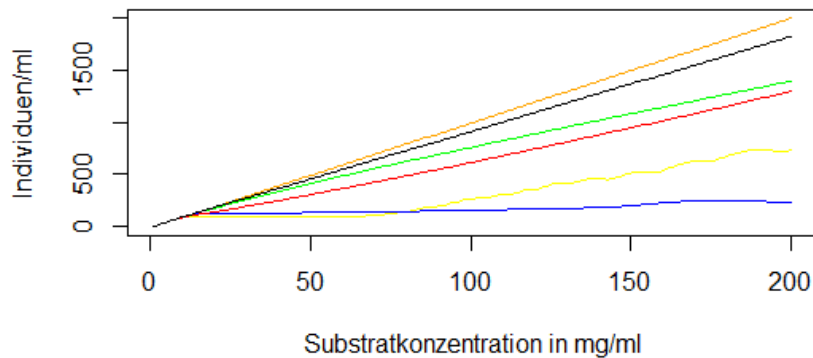
Daraufhin folgt eine Phase, in der sich der Räuber offenbar etabliert und der Anteil verteidigter Beute beginnt bei allen Modellen zu steigen. Dabei setzt der Anstieg beim zufällig-symmetrischen Modell erst bei etwas höheren Substratkonzentrationen als bei den anderen drei Modellvarianten ein. Auffällig ist, dass sich das zufällig-symmetrische und beide räuberinduzierten Modelle schnell sehr stark annähern, wohingegen der Anteil bei zufällig-asymmetrischem Übergang nur langsam steigt und weitaus geringer bleibt. Das räuberinduzierte Modell mit *quorum sensing* nähert sich durch einen etwas steileren Anstieg noch schneller an, wobei der Anteil beider räuberinduzierter Modelle sehr schnell wächst.

Auch bei hohen Substratkonzentrationen sind nicht alle Individuen verteidigt, allerdings steigt der Anteil in allen Modellen auch bei Substratkonzentrationen  $S_0 \geq 200$  weiter an.

Im zufällig-asymmetrischen Modell nimmt der Anteil der verteidigten Beute ebenfalls zu, allerdings wesentlich langsamer und bis zu  $S_0 = 150$  nahezu linear. Dann stagniert das Wachstum bevor der Anteil weiter anwächst. Dieser Effekt wird allerdings durch leichte Räuber-Beute-Zyklen bei hohen Substratkonzentrationen (siehe *Abbildung 9*) und den festen Messzeitpunkt ausgelöst. Der Zeitpunkt des Einsetzens dieser Zyklen ist abhängig von  $\epsilon_1$ . Ab einer gewissen Konzentration  $S_0$  verschwinden diese Oszillationen jedoch wieder und das System stabilisiert sich wie zuvor sehr schnell.

### 4.2.2 Beutedichte

Allein anhand der Zusammensetzung der Beutepopulation scheint es, die räuberinduzierten Modelle würden sich vom zufällig-symmetrischen kaum unterscheiden, abgesehen von der Anfangsphase und der Konzentration, ab der die Anteile beginnen zu steigen. In *Abbildung 7* werden aber die ersten Unterschiede deutlich. Der orange Graph gibt die Größe der Beutepopulation unter Abwesenheit des Räubers und ohne Verteidigung an und ist somit eine Referenzkurve für die Produktivität und Kapazität in Abhängigkeit von  $S_0$ . Der gelbe Graph stellt den Mittelwert der Beutedichte über eine Zeitspanne von 550 Tagen bei Anwesenheit des Räubers aber ohne Verteidigung der Beute wie in Abschnitt 4.1 dar. Beide dienen als Vergleich für den Einfluss einer Verteidigung der Beute auf das System.



- Zufällig-symmetrisches Modell,  $\epsilon_2 = 0.01$
- Zufällig-symmetrisches Modell,  $R = 0, B_2 = 0, \epsilon_2 = 0$
- Zufällig-symmetrisches Modell,  $R = 10, B_2 = 0, \epsilon_2 = 0$ ,  
Mittelwert
- Zufällig-asyymmetrisches Modell
- Räuberinduziertes Modell
- Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

**Abbildung 7:** Dichte der Beutepopulation  $N = B_1 + B_2$  über  $S_0$  mit  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

Zu Beginn liegen alle Modelle sehr dicht beieinander und die Beutepopulationen der Modelle stimmen mit der Beutepopulation bei völliger Abwesenheit des Räubers überein. Erst mit Etablierung des Räubers verzeichnen alle ein zumindest leicht eingeschränktes Wachstum mit der Substratkonzentration. Alle vier Modelle mit Verteidigungen bleiben bei Betrachtung der Variationskoeffizienten auch bei hohem  $S_0$  stabil und zeigen, abgesehen vom zufällig-asyymmetrischen

Modell (siehe *Abbildung 9*), keinerlei Räuber-Beute-Zyklen.

Bei allen Varianten wächst die Beutezahl kontinuierlich mit  $S_0$  an, abgesehen von der Modellvariante ohne Verteidigung und mit Räubern (gelb) und dem zufällig-asymmetrischen Modell. Auf Grund der starken Räuber-Beute-Zyklen wurde hier der Mittelwert über die Beutedichten im Zeitintervall von Tag 250 bis Tag 800 ermittelt und für eine bessere Vergleichbarkeit genutzt. Allerdings ist auch da ein Anstieg im Mittel zu erkennen.

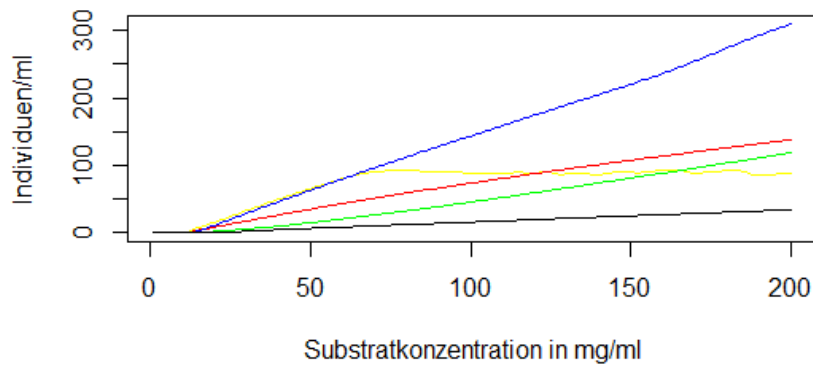
Bei den Modellen mit zufällig-symmetrischem und räuberinduzierten Übergängen ist keine Phase zu erkennen, in der das Beutewachstum, wie in Abschnitt 4.1 beschrieben, trotz steigender Substratkonzentration  $S_0$  stagniert, weil mit Etablierung des Räubers der Konzentrationsanstieg ausschließlich dem Räuber zugutekommt. Bei diesen drei Modellvarianten ist bis zu hohen Substratkonzentrationen ein nahezu lineares Wachstum der Beutedichte mit  $S_0$  zu beobachten.

Das zufällig-symmetrische Modell kommt der Kapazität am nächsten und weist damit durchgehend die höchsten Beutedichten unter den vier Varianten mit Verteidigung auf. Die räuberinduzierten Modelle liegen etwas darunter und können ebenfalls nicht maximale Beutezahlen erreichen. Dennoch liegen sie oberhalb der mittleren Beutezahlen ohne verteidigte Beute (gelb).

Die räuberinduzierten Modelle unterscheiden sich nur wenig, allerdings liegt die Dichte der Beutepopulation des Modells mit *quorum sensing* kontinuierlich über der ohne. Dies ist allerdings nicht außerordentlich signifikant, da es mit von der Wahl des Parameters  $s$  und damit von der Sensibilität und dem Einfluss der Beutedichte auf die Übergangsraten abhängt (siehe Abschnitt 4.4.1). Dennoch ist zu erkennen, dass der Anteil der verteidigten Beute und auch die Gesamtbeutedichte in der Variante mit *quorum sensing* im Vergleich zum räuberinduzierten Modell ohne *quorum sensing* bei niedrigeren Substratkonzentrationen zwischen  $20 \frac{mg}{ml}$  und  $70 \frac{mg}{ml}$  größer ist. Bei größerem  $S_0$  relativiert sich dieser anfängliche Vorteil und die Anteile beider Varianten nähern sich an. Ab einer Substratkonzentration von  $S_0 \geq 280$  kehrt sich das Verhältnis bezüglich der Beutedichten ins Gegenteil um.

Am weitesten weicht das zufällig-asymmetrische Modell von der Kapazität ab. Die Beutedichte liegt durchgehend und deutlich mit Etablierung des Räubers unterhalb der maximalen Dichte und sie steigt mit zunehmender Substratkonzentration nur sehr langsam an. Es gleicht bis zu einer Substratkonzentration von  $S_0 = 70$  stark dem Modell mit Räuber und ohne Verteidigung (gelb), bis dort die Räuber-Beute-Zyklen einsetzen und die Beutedichte im Mittel wieder zu steigen beginnt. Vor der Etablierung des Räubers wächst die Beutedichte bei zufällig-

asymmetrischem Übergang wie alle anderen linear an. Mit der Etablierung stagniert das Wachstum wie in Abschnitt 4.1 bei Abwesenheit von Verteidigung. Bei sehr hohen Substratkonzentrationen treten zwar ebenfalls Räuber-Beute-Zyklen auf (siehe *Abbildung 9*), jedoch erst bei wesentlich höherem  $S_0$ , nur sehr leicht und nicht mit denen ohne Verteidigung zu vergleichen. Eine weitere Wachstumsphase bleibt allerdings auch bei hohem  $S_0$  aus.



- Modell mit zufällig-symmetrisches Modell und  $\epsilon_2 = 0.01$
- Zufällig-symmetrisches Modell,  $R = 10$ ,  $B_2 = 0$ ,  $\epsilon_2 = 0$ , Mittelwert
- Zufällig-asymmetrisches Modell
- Räuberinduziertes Modell
- Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

**Abbildung 8:** Dichte der Räuberpopulation über  $S_0$  mit  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

### 4.2.3 Räuberdichte

In *Abbildung 8* ist die Dichte der Räuberpopulation über  $S_0$  für die einzelnen Modellvarianten dargestellt. Die Ergebnisse ergänzen die aus den *Abbildungen 6* und *7*. Der gelbe Graph zeigt die Mittelwerte der Räuberdichten ohne induzierte Verteidigungen über  $S_0$  und dient wieder als Vergleich.

Zu Beginn gibt es bei allen Modellen, wie bereits vermutet, eine Phase, in der sich der Räuber nicht etablieren kann. Erst ab einer gewissen Substratverfügbarkeit und damit verbundenen Beutedichte und Wachstumsrate kann sich der Räuber etablieren. Von da an beginnt die Räuberdichte in allen Modellvarianten nahezu linear mit  $S_0$  zu wachsen.

Dabei ist diese Grenze, ab der sich der Räuber durchsetzen kann, bei den Modellvarianten nicht identisch und liegt für das zufällig-symmetrische bei  $S_0 = 20$ ,

bei den übrigen drei Varianten bei circa  $S_0 = 10$ .

Insgesamt zeigt sich die genau umgekehrte Staffelung aus *Abbildung 7*. Die kleinsten Räuberdichten und das geringste Wachstum mit  $S_0$  weist das zufällig-symmetrische Modell auf, welches zuvor die größten Beutedichten aufwies. Mit deutlichem Unterschied liegen die räuberinduzierten Modelle vor allem bei größerem  $S_0$  darüber. Dabei liegen die Räuberdichten des Modells ohne *quorum sensing* kontinuierlich über denen mit. Dies schlägt wie bei der Beutedichte allerdings mit weiter zunehmender Substratkonzentration um. Zunächst liegen die Räuberdichten der räuberinduzierten Modellvarianten unter den mittleren Dichten des Modells ohne Verteidigung. Das Verhältnis ändert sich aber bei hohen Substratkonzentrationen, da die räuberinduzierten Dichten nicht stagnieren und auch bei hohen Substratkonzentrationen weiter ungebremst und stabil wachsen. Am auffälligsten ist, dass das zufällig-asymmetrische Modell durchgängig die größten Räuberdichten aufweist und deutlich über allen anderen und insbesondere bei hohen Substratkonzentrationen über der mittleren Räuberdichte und sogar den maximalen Dichten dieser Variante des Modells ohne Verteidigungen liegt. Bei Abwesenheit von Verteidigung setzen bei höheren Substratkonzentrationen Räuber-Beute-Zyklen ein und die mittlere Räuberdichte stagniert, auch wenn die maximalen Räuberdichten weiterhin wachsen. Beim Modell mit zufällig-asymmetrischem Übergang bleiben starke Zyklen aus (siehe *Abbildung 9*) und die Räuberdichte wächst weiter uneingeschränkt und nahezu linear.

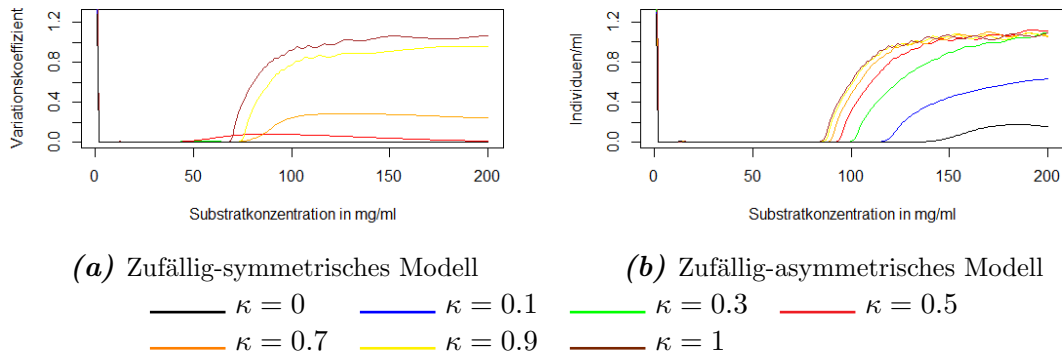
### 4.3 Ergebnisse der Modelle mit Kosten

In diesem Teil der Arbeit soll der Einfluss von Verteidigungskosten auf die in Abschnitt 4.2 dargestellten Ergebnisse untersucht werden.

Wie bereits erwähnt, wird angenommen, dass die Ausbildung jeder induzierten Verteidigung Kosten verursacht (Harvell, 1990). Wie hoch diese Kosten sind hängt dabei von der Art der Verteidigung ab. In dieser Arbeit wurden die Auswirkungen auch bis zu sehr hohen Kosten einschließlich des völligen Verlusts des Beutewachstums untersucht, da in den meisten Modellen ausschließlich geringe Kosten angenommen werden.

Zunächst ist zu bemerken, dass sich bei der Untersuchung des Variationskoeffizienten zeigt, dass Kosten in den Modellvarianten mit zufälligem Übergang bei höheren Substratkonzentrationen zunehmende Räuber-Beute-Zyklen auslösen. In *Abbildung 9* ist zu erkennen, dass die Zyklen im zufällig-symmetrischen Modell zwar bereits bei geringeren Substratkonzentrationen als in der asymmetrischen Variante einsetzen, dafür aber erst für  $\kappa \geq 0.5$  auftreten und das System bei





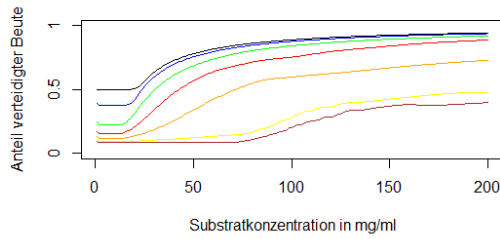
**Abbildung 9:** Variationskoeffizient der Beutedichte  $VarK(N) = \frac{\sigma_N}{\mathbb{E}(N)}$  vom Tag 250 bis Tag 800 über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten

geringen Kosten weiter stabil bleibt. Bei beiden Modellen steigen nach Einsetzen die Amplituden der Zyklen und damit die Variationskoeffizienten zunehmend mit  $S_0$  und  $\kappa$  an, bis sie stagnieren und nahezu konstant bleiben. Im zufällig-symmetrischen Modell fallen die Variationskoeffizienten bei  $\kappa = 0.5$  und  $0.7$  anschließend sogar wieder leicht. Im zufällig-asymmetrischen Modell sind bereits bei Abwesenheit von Verteidigungskosten leichte Zyklen zu erkennen, welche stark zunehmen, sobald auch nur leichte Kosten integriert werden. Weiterhin verschieben die zunehmenden Kosten die Grenze der Substratkonzentration, ab der die Zyklen einsetzen, nach unten.

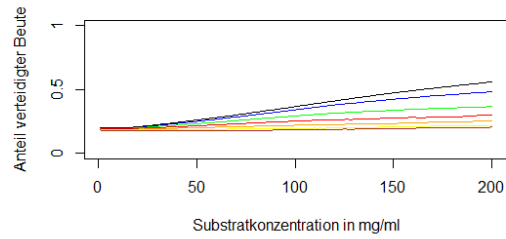
Bei der Untersuchung der Variationskoeffizienten der räuberinduzierten Modelle traten mit der Einführung von Verteidigungskosten hingegen keine Räuber-Beute-Zyklen auf und die Systeme blieben stabil.

In den *Abbildungen 10, 11* und *12* sind, aufgrund der auftretenden Zyklen, der Einfluss verschiedener Verteidigungskosten auf den Anteil verteidigter Beute an der Gesamtbeutepopulation, die Beute- und die Räuberichte für die vier verschiedenen Übergangsvarianten als Mittelwerte dargestellt. Zusätzlich befinden sich im Anhang die Ergebnisse der zufälligen Modelle zu festen Messzeitpunkten (*Abbildungen 17, 18* und *19*). Dort werden die Räuber-Beute-Zyklen und alle gerade beschriebenen Eigenschaften und Effekte der Verteidigungskosten als Oszillationen durch den festen Messzeitpunkt und eine Veränderung der Periodizität durch Erhöhung von  $S_0$  sichtbar.

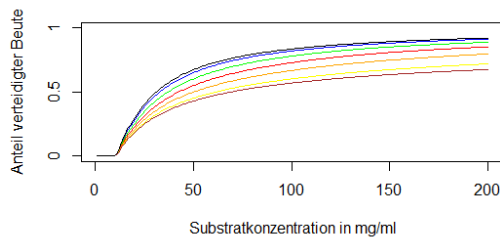
Weiterhin sind Abbildungen zur besseren Untersuchung und Analyse der Ergebnisse im Anhang zu finden. Das schließt Darstellungen der Übergangsraten und die Betrachtung prozentualer Minderung durch Verteidigungskosten ein.



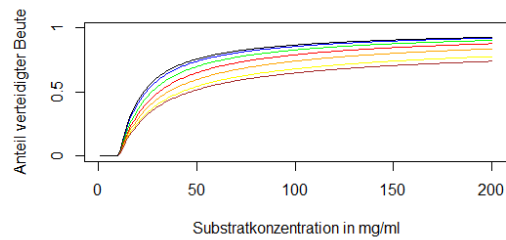
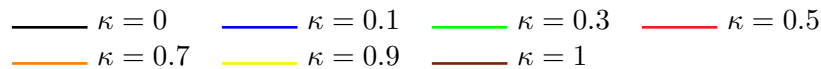
(a) Zufällig-symmetrisches Modell



(b) Zufällig-asymmetrisches Modell



(c) Räuberinduziertes Modell

(d) Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

**Abbildung 10:** Mittelwert des Anteils verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation  $p = \frac{B_1}{B_1 + B_2}$  vom Tag 250 bis Tag 800 über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten

#### 4.3.1 Zusammensetzung der Beutepopulation

Bei allen Modellen ist zu beobachten, dass eine Einführung und Steigerung der Kosten den Anteil verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation spätestens mit der Etablierung des Räubers absenkt.

Durch die sehr hohen Übergangsraten ist der Effekt beim zufällig-asymmetrischen Modell in der Phase, in der sich der Räuber noch nicht etablieren kann, auch bei hohen Kosten sehr gering, wird aber mit zunehmender Substratkonzentration deutlicher.

Im Gegensatz dazu ist beim zufällig-symmetrischen Modell bereits bei Abwesenheit des Räubers eine starke Absenkung des Anteils  $p$  durch die Kosten aufgrund des geringen Übergangs zwischen den Subpopulationen zu erkennen. Mit wachsendem  $S_0$  nähert sich allerdings der Anteil verteidigter Beuteindividuen bei Kosten von 0.1 und 0.3 und sogar für  $\kappa = 0.5$  wieder zunehmend dem Anteil ohne Kosten an, liegt aber dennoch leicht darunter.

Bei Betrachtung der Entwicklung der Mittelwerte über  $S_0$  in *Abbildung 10* ist zu erkennen, dass zunehmende Kosten bei zufällig-*asymmetrischem* Übergang das Wachstum des Anteils über  $S_0$  drosseln und dieser schließlich bei sehr hohen Kosten nahezu konstant bei den durch die Übergangsraten angestrebten 20% bleibt. Beim zufällig-*symmetrischen* Modell wird zunächst die Stärke des Anstiegs bei Etablierung des Räubers durch die Verteidigungskosten herabgesetzt, bis schließlich bei sehr hohen Kosten sogar die Grenze der Substratkonzentration für das Einsetzen dieses Anstiegs stark erhöht wird.

Bei den Modellen mit räuberinduziertem Übergang ist deutlich zu erkennen, dass die Kosten den Anteil verteidigter Beute erwartungsgemäß herabsetzt. Dabei ist dieser Effekt beim Übergang ohne *quorum sensing* geringfügig stärker. Die Minderung des Anteils durch die Kosten steigt auch nicht mit wachsendem  $S_0$ , sondern wird mit zunehmender Räuberichte konstanter und etwas geringer (siehe *Abbildung 22*, Anhang). Mit Etablierung des Räubers steigen auch bei hohen Kosten die Anteile verteidigter Beute schnell an und liegen selbst ohne Wachstum der verteidigten Subpopulation schnell deutlich über 50% .

### 4.3.2 Beutedichte

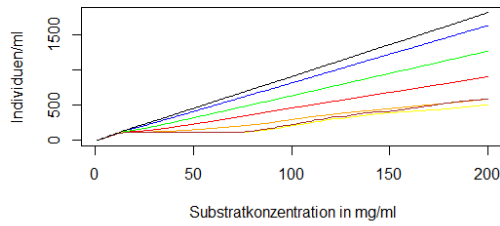
Abgesehen vom Modell mit zufällig-*asymmetrischem* Übergang ist deutlich zu erkennen, dass die Einführung und Steigerung von Kosten ebenfalls ein Absinken der Gesamtbeutedichte zur Folge hat.

Die Auswirkungen der Kosten bis zum Einsetzen der instabilen Phase beim zufällig-*asymmetrischen* Modell sind im Gegensatz zum *symmetrischen* Übergang, bei dem das Einführen und Erhöhen der Kosten deutliche Auswirkungen hat, sobald sich der Räuber im System etablieren kann, auffallend gering. In *Abbildung 11* ist zu erkennen, dass beim zufällig-*asymmetrischen* Modell die Beutedichte im Mittel mit Einsetzen der Zyklen bei hohen Substratkonzentrationen unerwartet ansteigt.

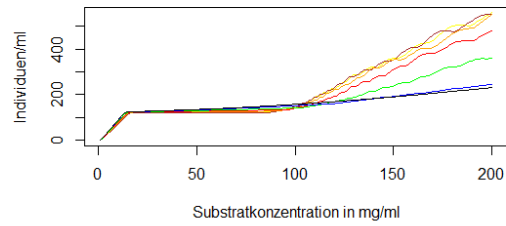
Bei beiden zufälligen Modellvarianten ist in *Abbildung 18* (siehe Anhang) zu erkennen, dass die Beutedichten bei hohem  $S_0$  in den Minima sehr stark absinken, sodass stochastische Extinktion möglich wäre.

Bei den Modellen mit räuberinduziertem Übergang senken die Kosten die Beutedichte mit Etablierung des Räubers zunehmend deutlich ab.

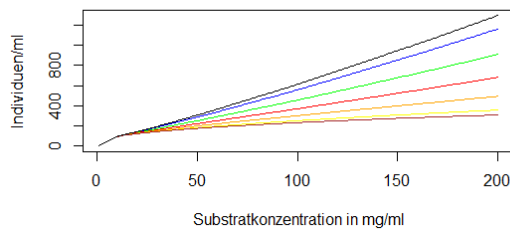
Auch wenn die Minderung des Anteils verteidigter Beute in *Abbildung 22* (siehe Anhang) mit zunehmender Substratkonzentration wieder abnimmt, vergrößert sich die prozentuale Abweichung der Beutedichte bei Kosten mit wachsendem  $S_0$  und ist bei beiden Modellen annähernd gleich (siehe *Abbildung 23*, Anhang).



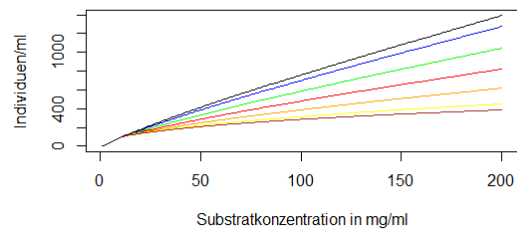
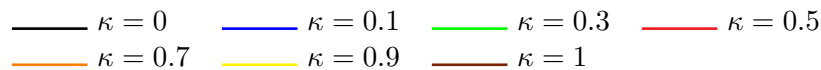
(a) Zufällig-symmetrisches Modell



(b) Zufällig-asyymmetrisches Modell



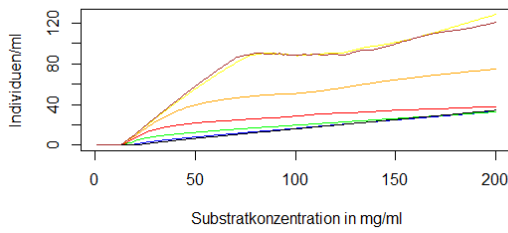
(c) Räuberinduziertes Modell

(d) Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

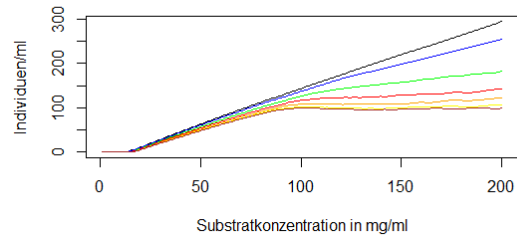
**Abbildung 11:** Mittelwert der Gesamtbeutedichte vom Tag 250 bis Tag 800 über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten

### 4.3.3 Räuberichte

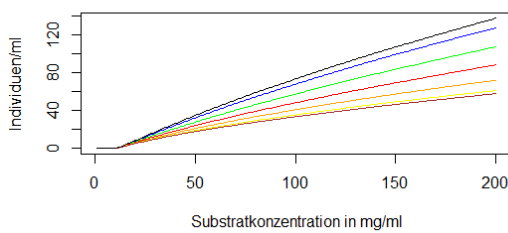
Bei der Betrachtung der Räuberichte in *Abbildung 12* bilden die Ergebnisse des Modells mit zufällig-symmetrischem Übergang eine Ausnahme. Die restlichen Modellvarianten zeigen eine Abnahme der Räuberichte mit zunehmenden Verteidigungskosten, wobei diese bei zufällig-asyymmetrischem Übergang erst mit Einsetzen der Räuber-Beute-Zyklen bei hohen Substratkonzentrationen ab etwa  $S_0 = 90$  deutlicher werden. Aber auch hier zeigt sich, dass die Räuberichten im Mittel mit den Verteidigungskosten sinken. Dabei sinkt das Wachstum mit  $S_0$  bei erhöhten Kosten im Mittel und stagniert nahezu bei sehr hohen Kosten für  $S_0 \geq 90$ . Aber auch bei den stärksten Schwankungen durch hohe Kosten sinken die Räuberichten im zufällig-asyymmetrischen Modell in den Minima nicht so stark, dass stochastische Extinktion des Räubers zu erwarten wäre (siehe *Abbildung 19*, Anhang). Für Substratkonzentrationen  $S_0 \leq 90$  haben Verteidigungskosten nur sehr geringen Einfluss auf die Räuberichte im zufällig-asyymmetrischen Modell.



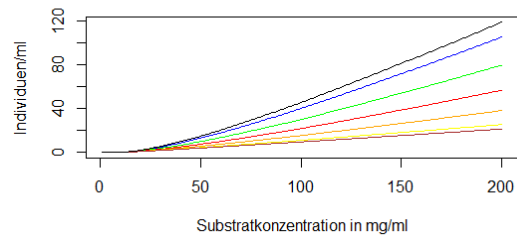
(a) Zufällig-symmetrisches Modell



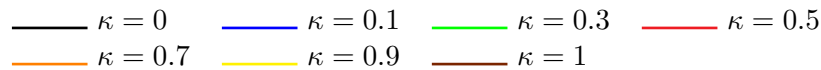
(b) Zufällig-asymmetrisches Modell



(c) Räuberinduziertes Modell



(d) Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*



**Abbildung 12:** Mittelwert der Räuberichte vom Tag 250 bis Tag 800 über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten

Beim Modell mit zufällig-symmetrischem Übergang hingegen steigen bis  $S_0 = 70$  mit den Kosten die auch die Räuberichten ohne instabil zu werden. Für  $S_0 \geq 70$  wird das System instabil, die Räuberichten wachsen im Mittel aber dennoch mit den Kosten und vor allem bei sehr hohen Verteidigungskosten liegen die Räuberichten in den Schwankungsminima noch über denen mit geringen oder gar keinen Kosten (siehe *Abbildung 19*, Anhang).

Es ist zu erkennen, dass die Wachstumsgeschwindigkeit im Mittel über  $S_0 \geq 70$  in etwa gleich bleibt und die höheren Dichten vor allem aus einem stärkeren Wachstum in der stabilen Phase bis  $S_0 = 70$  resultieren. Damit hebt sich die Auswirkung von Verteidigungskosten in dieser Modellvariante stark von den anderen ab und widerspricht zunächst den Erwartungen und Beobachtungen aus *Abbildung 11* in denen die Beutedichte mit zunehmenden Kosten abnahm. Auch hier ist in den Schwankungsminima kein stochastisch bedingtes Aussterben des Räubers zu erwarten (siehe *Abbildung 19*, Anhang).

Bei beiden räuberinduzierten Modellen nimmt die Räuberichte mit zunehmenden Kosten im Vergleich zur Räuberichte ohne Kosten ab. Bei räuberinduziertem

Übergang mit *quorum sensing* ist der Einfluss der Kosten stärker und die Räuberdichten werden deutlicher abgesenkt (siehe auch *Abbildung 24*, Anhang). Bei beiden ist ab einer Substratkonzentration von  $S_0 \geq 100$  keine signifikante Änderung im prozentualen Verhältnis der Räuberdichte mit jeweiligen Kosten zur Räuberdichte ohne Kosten zu erkennen.

## 4.4 Sensitivitätsanalyse

In diesem Abschnitt wird der Einfluss einiger wichtiger Parameter auf die Ergebnisse dargestellt und die Abhängigkeit der Ergebnisse von der Wahl beziehungsweise die Stärke der Auswirkung auf die Ergebnisse bei Veränderung der Parameter sichtbar gemacht. Da der Einfluss von Kosten bereits verdeutlicht wurde, werden nun wiederum keine Verteidigungskosten zur Untersuchung angenommen.

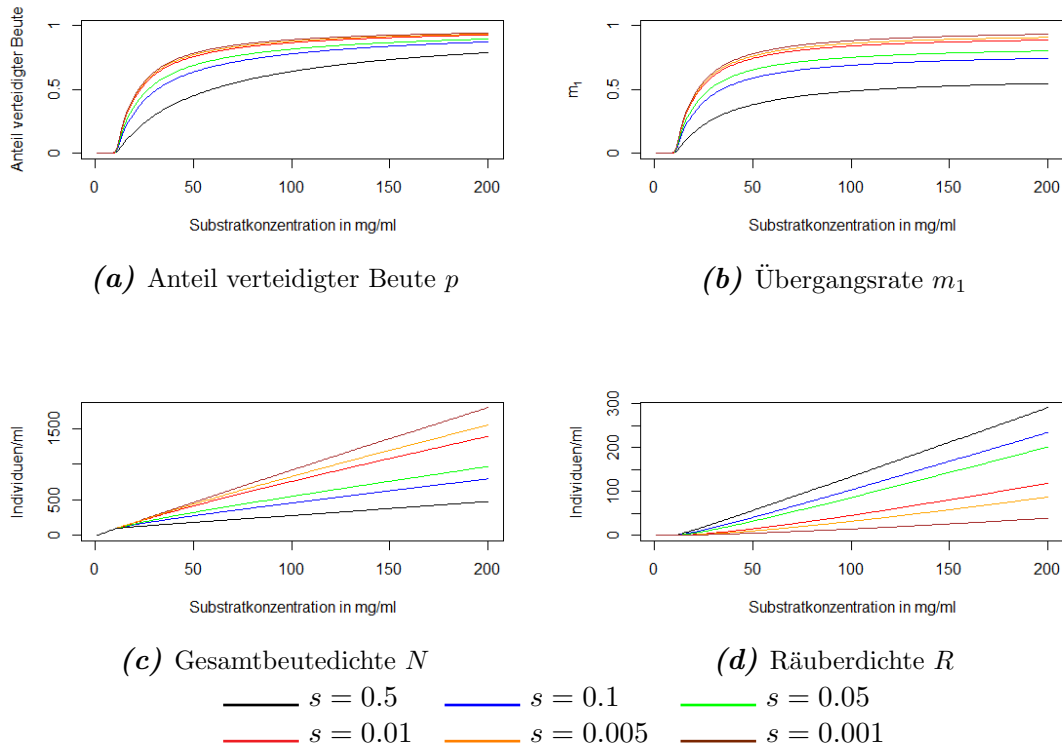
### 4.4.1 Einfluss von $s$

Der Parameter  $s$  bestimmt in der räuberinduzierten Modellvariante mit *quorum sensing* wie stark der Einfluss der Beutedichte auf die Übergangsrate ist. Wie bereits erwähnt gibt  $s$  die Proportion zwischen der Räuber- und der Gesamtbeutedichte an, bei der  $m_1$  nahezu den Wert 0.5 annimmt. Damit hat  $s$  einen sehr großen Einfluss auf das gesamte System. Wie stark dieser ist und welche Auswirkungen eine Veränderung von  $s$  hat, ist in *Abbildung 13* zu sehen.

Erstaunlicherweise hat eine Änderung des Wertes  $s$  nur eine geringe Auswirkung auf die Zusammensetzung der Beutepopulation, obwohl er einen maßgeblichen Einfluss auf die Übergangsraten hat. Die Auswirkungen auf die Räuber- und Beutedichte sind wesentlich eindeutiger und die Unterschiede sowohl für kleinere als auch größere Werte offensichtlich. Die geringe Veränderung des Anteils verteidigter Beute bei Veränderung von  $s$  rührt von dem mit  $s$  wachsenden Einfluss von  $R$  her.

Die Trends der Veränderungen mit  $s$  in den Populationsdichten, dem Anteil verteidigter Beute und der Übergangsrate sind erwartungsgemäß. Je größer  $s$  gewählt wird, desto kleiner wird die Übergangsrate  $m_1$  und  $m_2$  wird dementsprechend größer. Das bewirkt, dass der Anteil der verteidigten Beute absinkt. Von diesem erhöhten Übergang von  $B_2$  nach  $B_1$  profitiert wiederum der Räuber. Damit sinkt die Gesamtbeutedichte, die Räuberdichte hingegen steigt mit größer werdendem  $s$ . Diese erhöhte Räuberdichte lässt den Fraßdruck auf die unverteidigte Kohorte steigen, dezimiert sie und erhöht damit den Anteil verteidigter Beute. Dies erklärt vor allem bei hohen Substratkonzentrationen den geringeren Einfluss von  $s$  auf

die Zusammensetzung der Beutepopulation als auf die Übergangsrate  $m_1$ . Insgesamt ist festzustellen, dass  $s$  keinen Einfluss auf die stabilisierende Wirkung der Verteidigung mit räuberinduziertem Übergang mit *quorum sensing* hat und die Form des Wachstums beziehungsweise der Graphen mit der Substratkonzentration nicht beeinflusst, sondern nur deren Steigung verändert.

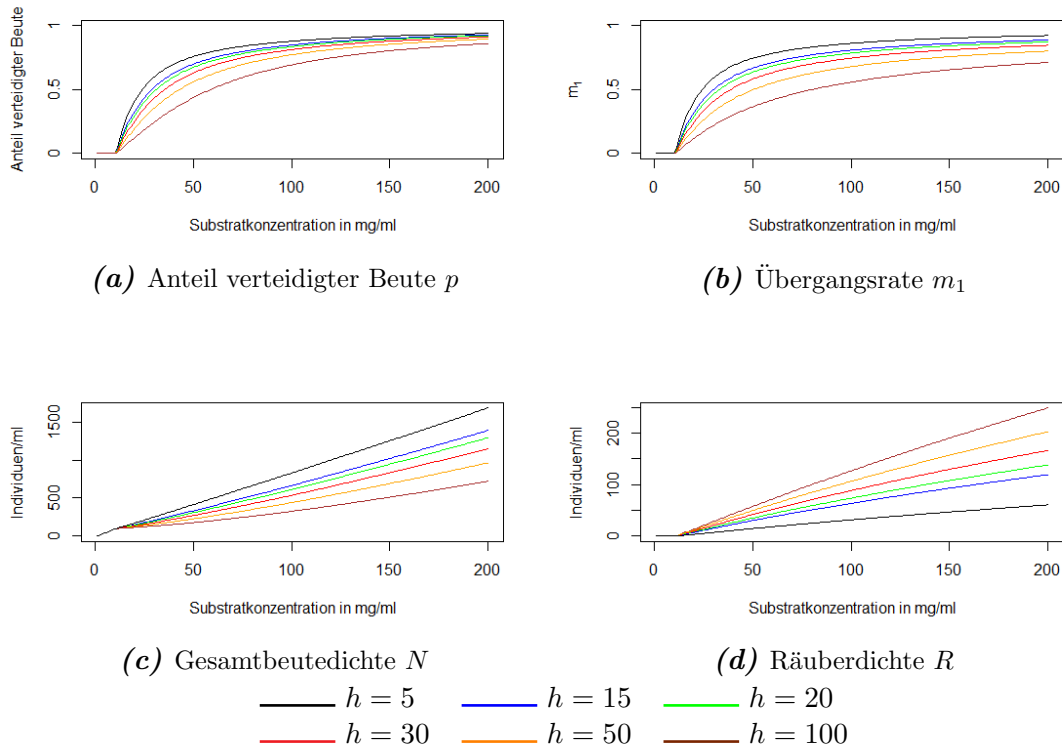


**Abbildung 13:** Einfluss von  $s$  auf den Anteil verteidigter Beute  $p$ , die Übergangsrate  $m_1$ , die Beute- und Räuberdichte über  $S_0$  im räuberinduzierten Modell mit *quorum sensing* nach 500 Tagen und  $\kappa = 0$

#### 4.4.2 Einfluss von $h$

Die Halbsättigungskonstante  $h$  hat einen ähnlichen Einfluss auf die Übergangsrate in der Modellvariante mit räuberinduziertem Übergang wie  $s$  im räuberinduzierten Modell mit *quorum sensing*. Nur wird diesmal ausschließlich die Sensibilität der Übergangsrate gegenüber der Räuberdichte unabhängig von der Beutedichte bestimmt. Der Einfluss von  $h$  auf die Ergebnisse ist in *Abbildung 14* dargestellt.

Wie bereits bei  $s$  ist die Auswirkung auf die Zusammensetzung der Beutepopulation bei Veränderung von  $h$  wesentlich geringer als auf die Übergangsrate



**Abbildung 14:** Einfluss von  $h$  auf den Anteil verteidigter Beute  $p$ , die Übergangsrate  $m_1$ , die Beute- und Räuberdichte über  $S_0$  im räuberinduzierten Modell nach 500 Tagen und  $\kappa = 0$

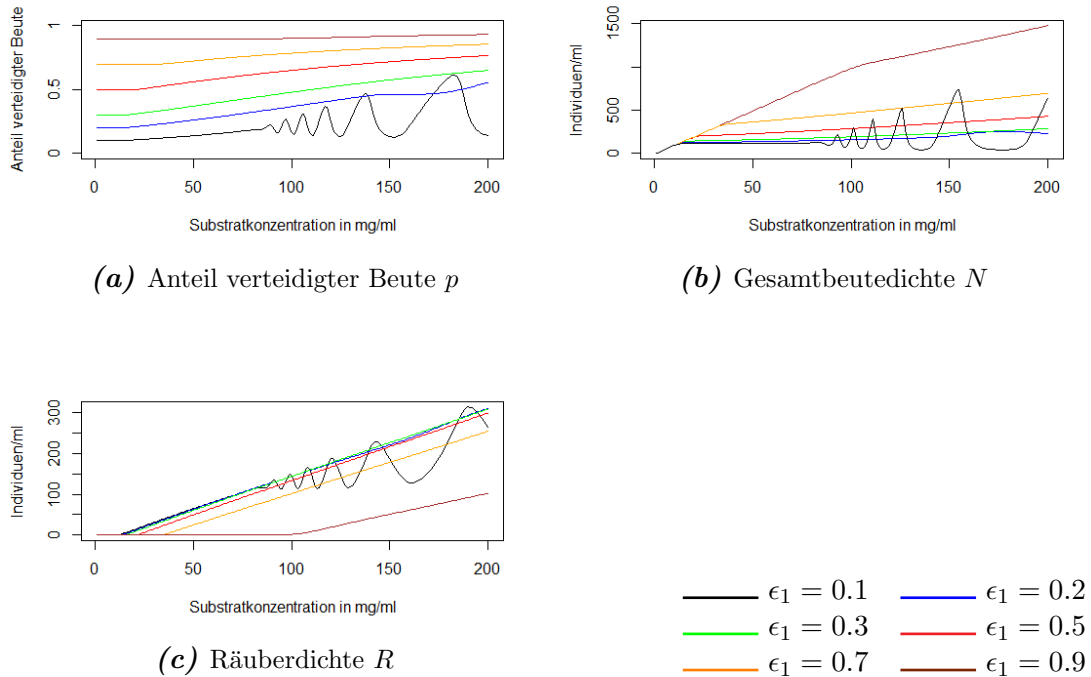
$m_1$ . Wie zu erwarten sinkt mit steigendem  $h$  der Anteil  $p$ , die Übergangsrate  $m_1$  und auch die Gesamtbeutedichte, wohingegen der Räuber profitiert. Die steigende Räuberdichte und der damit wachsende Fraßdruck auf die unverteidigte Kohorte erklären wieder das schwächere Absinken des Anteils verteidigter Beute bei hohem  $S_0$  im Vergleich zur Übergangsrate  $m_1$ .

Allgemein hat  $h$  allerdings genauso wie  $s$  keinen Einfluss auf die stabilisierende Wirkung der induzierten Verteidigung des räuberinduzierten Modells. Ebenso wird zwar das Wachstum der Populationsdichten, des Anteils  $p$ , der Übergangsrate und dessen Geschwindigkeit mit  $S_0$  beeinflusst, aber nicht die Form.

#### 4.4.3 Einfluss von $\epsilon_1$

Wie bereits angedeutet hat  $\epsilon_1$  einen starken Einfluss auf die Stabilität und das Verhalten des gesamten Räuber-Beute-Systems. In *Abbildung 15* sind die Ergebnisse des zufällig-asymmetrischen Modells über  $S_0$  bei verschiedenen Übergangsraten dargestellt.





**Abbildung 15:** Einfluss von  $\epsilon_1$  auf den Anteil verteidigter Beute  $p$ , die Beute- und Räuberdichte über  $S_0$  im zufällig-asymmetrischen Modell nach 500 Tagen und  $\kappa = 0$

Da  $\epsilon_1$  die Übergangsrate bestimmt, ist zu erwarten, dass dieser Parameter einen starken Einfluss auf die Zusammensetzung der Beutepopulation hat. Allerdings zeigen sich auch starke Veränderungen in der Beute- und Räuberdichte. Kleine Werte für  $\epsilon_1$  sind nicht in der Lage das System auch bei größeren Substratkonzentrationen zu stabilisieren. So zeigen sich für  $\epsilon_1 = 0.1$  und  $S_0 \geq 90$  zunehmende Oszillationen, welche von Räuber-Beute-Zyklen und dem festen Messzeitpunkt herrühren. Größere Werte für  $\epsilon_1$  verschieben die Grenze für das Einsetzen dieser Schwankungen nach oben. Weiterhin hat  $\epsilon_1$  einen Einfluss auf die Höhe der Konzentration  $S_0$ , ab der sich der Räuber im System zu etablieren vermag. Je größer  $\epsilon_1$ , desto schwieriger ist es für den Räuber, da der Anteil  $p$  erheblich wächst und somit höhere Substratkonzentrationen und Gesamtbeutedichten benötigt werden, um eine Etablierung zu ermöglichen. Dementsprechend sinkt die Räuber- und wächst die Beutedichte mit  $\epsilon_1$ . Mit einsetzendem Einfluss des Räubers erhöht sich auch der Anteil der verteidigten Beuteindividuen.

Im Gegensatz zu den Parametern  $s$  und  $h$  hat die Wahl von  $\epsilon_1$  sowohl einen Einfluss auf die Stabilität und das Verhalten des Systems, als auch auf die Populationsveränderung über  $S_0$  durch eine deutliche Verschiebung der Etablierung des Räubers.

## 5 Diskussion

In den folgenden letzten Teilen der Arbeit werden die vorgestellten Ergebnisse der Abschnitte 4.2 und 4.3 diskutiert, die beobachteten Einflüsse erläutert und die zu Beginn gestellten Fragen beantwortet. Dies geschieht ebenfalls zunächst für die Ergebnisse ohne Verteidigungskosten und anschließend für den Einfluss von Kosten bei Integration.

### 5.1 Modelle ohne Kosten

Allgemein ist bei allen Varianten zu beobachten, dass die Integration von Verteidigungen ohne dafür entstehende Kosten die Beutedichte absenkt, dafür aber das Räuber-Beute-System auch bis zu hohen Substratkonzentrationen stabilisiert, wie es bereits von Ramos-Jiliberto et al. (2007), Verschoor et al. (2004) und Cortez (2011) gezeigt wurde. Nur im zufällig-asymmetrischen Modell treten für  $S_0 \geq 150$  leichte Zyklen auf.

Die Abspaltung einer Subpopulation von Beuteindividuen, die nicht gefressen werden können und ein geringer aber stetiger Rückfluss puffert die Räuber-Beute-Interaktionen und verhindert damit Oszillationen und Räuber-Beute-Zyklen. Diese verteidigte Kohorte bildet eine Art Sicherheit und Reservoir für das System. Durch Fraß unverteidigter Individuen sinkt der Verbrauch an Ressourcen. Diese freien Ressourcen werden nun von der verteidigten Subpopulation genutzt und verbraucht, sodass sie einem verstärkten Beutewachstum nach Sinken der Räuberichte in einem anfänglichen Räuber-Beute-Zyklus nicht mehr zur Verfügung stehen und so kein Zyklus entstehen kann.

Abgesehen vom zufällig-asymmetrischen Modell ermöglicht die Einführung einer Verteidigung ebenfalls einen nahezu linearen Anstieg der Beutepopulation mit der Substratkonzentration. Eine Phase, in der die Beutedichte stagniert und eine Erhöhung der Substratkonzentration ausschließlich ein Wachstum der Räuberichte zur Folge hat, bleibt aus. Eine Erhöhung von  $S_0$  bewirkt sowohl einen Anstieg der Räuber- als auch der Beutedichte, da die verteidigte Subpopulation stets unbeeinträchtigt wachsen kann. Weiterhin versorgt der kontinuierlich vorhandene Zufluss von fressbaren Individuen durch ein  $m_2 > 0$  den Räuber zusätzlich zum Populationswachstum von  $B_1$  mit Nahrung und dieser ist weniger stark durch die Populationsgröße der unverteidigten Beute und deren Wachstumsrate beschränkt. Die Übergangsrate  $m_2$  wirkt damit ähnlich einer Erhöhung der Wachstumsrate der unverteidigten Subpopulation. Dies verringert die *Top-down*- und verstärkt die *Bottom-up*-Kontrolle des Systems. Wie stark diese Erhöhung ist

hängt sowohl von  $m_2$ , als auch  $B_2$  ab. In Folge dessen erreichen die Modelle mit räuberinduzierten Übergängen und mit zufällig-symmetrischen Übergang höhere Beutedichten, als das Modell ohne Verteidigung der Beute im Mittel.

Ebenfalls ist bei allen Übergangsvarianten zu beobachten, dass mit steigender Substratkonzentration und dem damit verbundenen Anstieg der Räuberichte auch der Anteil der verteidigten Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation ansteigt. Dies ist zunächst allgemein für alle Modelle mit ansteigendem Fraßdruck und der damit wachsenden Mortalität für unverteidigte Beuteindividuen zu erklären. Während die unverteidigte Subpopulation stets durch Fraß dezimiert wird, wächst die verteidigte ungebremst und profitiert von der Minderung der anderen Kohorte. Bei den räuberinduzierten Modellen kommt hinzu, dass mit steigendem  $S_0$  auch die Räuberichte steigt und die darauf reagierenden Übergangsraten den Anteil zusätzlich stark und aktiv als Schutz vor Prädation ansteigen lassen.

Dass sich der erste Effekt beim zufällig-asymmetrischen Modell nicht so stark im Anteil niederschlägt, liegt an den hohen Übergangsraten und dem starken Austausch, durch den sich die Dezimierung der einen Subpopulation schnell auf die andere auswirkt.

Es sind weiterhin auch bei hohen Räuberichten nicht 100% der Beute verteidigt, da in allen Modellvarianten, für alle Substratkonzentrationen und Populationsdichten  $m_2 > 0$  gilt und somit stets Individuen ihre Verteidigung aufgeben, solange  $B_2 > 0$  ist. Durch diesen zwar meist geringen aber doch stetigen Rückfluss, der zumeist bei hohen Substratkonzentrationen durch entsprechend hohe Beutezahlen kompensiert wird, kann auch die Räuberichte weiter mit der Substratkonzentration anwachsen. Im besten Fall entsteht ein System in dem nicht mehr die Räuberichte den Fraßdruck bestimmt und die Beuteentwicklung beeinflusst, sondern die Übergangsrate  $m_2$  die Räuberichte reguliert.

Weiterhin war bei allen Modellvarianten zu beobachten, dass der Räuber sich bei sehr geringen Substratkonzentrationen nicht etablieren konnte und ausstarb. Das liegt daran, dass bei kleinem  $S_0$  die Beutedichte und ihr Wachstum nicht ausreichen, um mit der Wachstumsrate des Räubers die Auswaschung im Chemostat zu kompensieren. Bis zu einer bestimmten Substratkonzentration, bleibt die Räuberwachstumsrate somit kleiner als die Durchflussrate  $D$  und der Räuber stirbt aus. Aus dieser Ungleichung

$$\underbrace{a \cdot b \cdot \frac{B_1}{B_1 + k}}_{\text{Räuberwachstum}} < D \quad \iff \quad B_1 < \frac{D \cdot k}{a \cdot b - D}$$

folgt durch Einsetzen der verwendeten Parameterwerte, dass der Räuber bei kon-

tinuierlicher Beutedichte  $B_1 < 100$  auf lange Sicht ausstirbt. Ab welcher Substratkonzentration diese Grenze überschritten wird, ist wiederum stark von der Zusammensetzung der Beutepopulation und somit von den Übergangsraten abhängig. Dass die Grenze der Substratkonzentration, ab der sich der Räuber im zufällig-symmetrischen Modell etablieren kann, höher ist als bei den anderen Varianten, liegt an der Höhe der Übergangsraten  $m_2$ . Bei geringen Räuberichten ist sie in den räuberinduzierten Modellvarianten noch sehr hoch und beim zufällig-asymmetrischen Modell generell wesentlich größer, wodurch der Anteil unverteidigter Beute an der Gesamtpopulation bei geringem  $S_0$  wesentlich höher gehalten wird als beim zufällig-symmetrischen. Außerdem ermöglichen die größeren Übergangsraten eine Art Nachschub und Unterstützung, sodass der Fraß nicht allein durch das Wachstum der unverteidigten Subpopulation kompensiert werden muss. Beim zufällig-symmetrischen Übergang ist  $\epsilon_2 = 0.01$  so klein, dass dieser Übergang zu Beginn noch nicht ausreicht, die Etablierung des Räubers durch eine verteidigte Subpopulation zu unterstützen, wodurch sich hier der Räuber erst bei höheren Substratkonzentrationen, die eine Kompensation des Fraßes durch eigenes Wachstum ermöglichen, etablieren kann.

Den größten Einfluss auf die Zusammensetzung der Beutepopulation und damit auf die Beute- und Räuberichten hat, wie sich bereits gezeigt hat, die Höhe der Übergangsraten  $m_2$ . Diese Rate wird im Folgenden immer wieder Erklärung für beobachtete Effekte sein, da die Höhe der Übergangsraten festlegt wie stark die beiden Subpopulationen voneinander isoliert sind beziehungsweise wie stark der Austausch zwischen ihnen ist. Insbesondere bestimmt  $m_2$  wie groß der Rückfluss aus dem verteidigten in den unverteidigten Zustand ist, welcher wiederum dem Räuber zusätzliche Nahrung bereitstellen kann. Somit hat  $m_2$  einen wichtigen Einfluss auf die Räuberichte.  $m_1$  spielt dagegen vor allem ab der Etablierung des Räubers für die Beutedichte eine zunehmend wichtige Rolle. Dies macht sich bei den räuberinduzierten Modellen mit den veränderlichen Übergangsraten bemerkbar. Sobald sich der Räuber etablieren kann, wächst die Übergangsraten  $m_1$  der räuberinduzierten Modelle sehr stark an (siehe *Abbildung 16*, Anhang). Aufgrund der geringen Beutedichte reagiert  $m_1$  im Modell mit *quorum sensing* empfindlicher (siehe *Abbildung 16*, Anhang), weshalb die Gesamtbeutedichte des räuberinduzierten Modells mit *quorum sensing* noch länger nur knapp unter der Kapazität verbleibt als im Modell ohne *quorum sensing*.

Dass das zufällig-symmetrische Modell die geringsten Räuberichten aber die höchsten Beutedichten erreicht und der Kapazität, simuliert durch das gleiche Modell ohne Verteidigung und Räuber, am nächsten kommt, liegt an den kleine-

ren Übergangsraten im Vergleich zu den anderen Modellvarianten. Dies hat einen geringen Fluss zwischen den Subpopulationen zur Folge, die sich dadurch nahezu unabhängig voneinander entwickeln. Wie bereits erläutert, kann durch den geringen Fluss die unverteidigte Beutepopulation ungestört wachsen und jegliches vorhandene Substrat für das eigene Wachstum nutzen, ohne dass Ressourcen indirekt der Räuberichte zugutekommen.

Bei höherem  $S_0$  reichen die Räuberichten der räuberinduzierten Modelle nicht aus, um  $m_2$  klein genug werden zu lassen und ähnliche Effekte zu erzielen. Aber auch bei noch höheren Substratkonzentrationen und sehr großen Räuberichten reichen diese nicht aus, damit sich die Beutepopulationen der räuberinduzierten Modelle stärker der Kapazität nähern, obwohl der Anteil verteidigter Beute  $p$  nahezu 1 und  $m_2$  fast 0 werden. Beim räuberinduzierten Übergang mit *quorum sensing* wird das Wachstum weiterhin zunehmend gebremst, da mit höherem  $S_0$  ebenfalls die Beutedichte steigt und damit ebenfalls  $m_2$  leicht wächst. Dadurch gibt mehr verteidigte Beute ihre Verteidigung auf und stellt wiederum mehr Beute bereit, die vom Räuber gefressen werden kann. Es hängt somit vom Verhältnis von Räuber- und Beutedichte ab, wobei der Einfluss der Beutedichte ungleich schneller wächst.

Dieser Einfluss der Beutedichte ist auch der Grund dafür, dass ab einer Substratkonzentration von etwa  $S_0 = 280$  das Verhältnis zwischen den Beute- und Räuberichten der beiden räuberinduzierten Modellvarianten kippt. Von da an weist das Modell mit *quorum sensing* geringere Beute- und höhere Räuberichten auf als das ohne.

Der Einfluss der Größe von  $m_2$  setzt sich auch bei höheren Substratkonzentrationen im zufällig-symmetrischen Modell fort. Durch das konstant kleine  $\epsilon_2$  ist es möglich, dass hier zwar die höchsten Beute- aber die geringsten Räuberichten zu beobachten sind. Dem Räuber steht zu Beginn ausschließlich die Hälfte der Beutepopulation als Nahrung zur Verfügung und je mehr er diese durch Fraß dezimiert, desto mehr Ressourcen stehen den verteidigten und nicht fressbaren Beuteindividuen zur Verfügung, was ein Ungleichgewicht in der Verteilung zusätzlich unterstützt. Der geringe Austausch zwischen den Kohorten ist nicht in der Lage dieses auszugleichen oder für einen Nachschub an Nahrung für den Räuber zu sorgen.

Bei den anderen Modellvarianten ist dies nicht der Fall. Auch wenn mit steigender Substratkonzentration und Räuberichte  $m_2$  in beiden räuberinduzierten Modellen sinkt, steigt dennoch auch die Beutedichte an, wodurch ein kleineres  $m_2$  im Nettoübergang kompensiert werden kann. Beim räuberinduzierten Übergang

mit *quorum sensing*, wirkt sich dann sogar noch die steigende Beutezahl positiv für die Räuber aus, da wie bereits erwähnt diese  $m_1$  fallen und damit  $m_2$  ansteigen lässt. Abgesehen davon werden, wie in *Abbildung 16* (siehe Anhang) zu sehen, auch bei sehr hohen Substratkonzentrationen die Übergangsraten  $m_2$  nie so klein wie  $\epsilon_2$ . Aus diesem Grund liegen auch stets der Anteil etwas unter dem des zufällig-symmetrischen, die Beutedichte ist etwas geringer und die Räuberdichte größer.

Die Sonderstellung des Modells mit zufällig-asymmetrischem Übergang in der Zusammensetzung der Gesamtbeutepopulation, der Räuber- und der Beutedichte ist auffällig. Bezüglich des Anteils verteidigter Beute ist die Abweichung von den anderen Modellen auf die konstant hohen Übergangsraten zurückzuführen. Sie sorgen in beide Richtungen unabhängig von  $R$  und  $N = B_1 + B_2$  für eine große Durchlässigkeit, einen starken Austausch zwischen den Subpopulationen und streben stets einen Anteil von  $p = 0.2$  an. Nur der wachsende Einfluss des Räubers mit zunehmendem  $S_0$  bewirkt, dass der Anteil langsam ansteigt, aber dennoch weit hinter den Anteilen der anderen Modellvarianten zurückbleibt. Damit kann im Gegensatz zu den anderen Varianten, in denen  $m_1$  mit steigender Räuberdichte steigt und  $m_2$  sehr klein wird oder beide konstant klein sind, die Kohorte der verteidigten Individuen nicht in dem Maße als zunehmende Sicherheit und stabilisierender Faktor wirken, da von dieser Subpopulation selbst bei hohen Räuberdichten stetig 80% in den unverteidigten Zustand wechseln. Dadurch gelingt es der Beute bei dieser Art des Übergangs nicht annähernd das verfügbare Substrat bei höheren Konzentrationen für die eigene Populationsdichte zu nutzen. Dafür profitiert der Räuber bei dieser Modellvariante von der hohen Wachstums- und der hohen Übergangsrate und erzielt durch das dennoch größtenteils stabilisierte System die höchsten Dichten. Da die Subpopulationen durch die geringe Isolation fast als Einheit reagieren und sich Veränderungen der einen schnell auf die andere auswirken, treten dennoch für hohe Substratkonzentrationen mit  $S_0 \geq 150$  leichte Zyklen auf (siehe *Abbildung 9*). Insgesamt weist diese Variante große Ähnlichkeit mit dem System ohne Verteidigung auf, nur dass die in Abschnitt 4.1 beschriebene zweite Phase, in der die Beutedichte bei wachsendem  $S_0$  stagniert und allein der Räuber profitiert, länger andauert beziehungsweise nicht endet und das System bei höheren Substratkonzentrationen stabil bleibt und die dritte Phase mit zunehmenden Räuber-Beute-Zyklen durch die geringe Pufferung der zweiten Subpopulation ausbleibt.

## 5.2 Modelle mit Kosten

Da die Verteidigungskosten die Wachstumsrate der verteidigten Beutepopulation herabsetzt, hat dies Einfluss auf deren Subpopulationsentwicklung und somit auf den Anteil der verteidigten Individuen an der Gesamtbeutepopulation.

Bei geringen Substratkonzentrationen und damit verbundener Abwesenheit der Räuber, ist die gerade beschriebene Auswirkung auf den Anteil nur beim zufällig-symmetrischen Modell zu sehen, da dort überhaupt  $p \geq 0$  ist und die kleinen Übergangsraten das unterschiedlich starke Wachstum nicht kompensieren können. Das heißt es liegen zwei nahezu unabhängige, um Substrat konkurrierende Beutepopulationen vor, welche unterschiedlich schnell wachsen. Durch eine Erhöhung der Kosten wird also die Wachstumsrate der einen herabgesetzt, wodurch ihr Anteil an der Gesamtpopulation wie vorhergesagt sinkt.

Bei Kosten bis mindestens 50% und hohen Substratkonzentrationen nähert sich der Anteil verteidigter Beute beim zufällig-symmetrischen Modell wieder schnell dem Anteil ohne Kosten an, da das verringerte Wachstum zwar die tatsächliche Beutedichte verringert und zunächst ebenso den Anteil verteidigter Beuteindividuen, aber mit steigender Substratkonzentration das eingeschränkte Wachstum der verteidigten Kohorte der unverteidigten zugutekommt. Mit  $S_0$  wächst außerdem die *Top-down*-Kontrolle und der Fraßdruck wird zunehmend wichtiger als die Kosten. Somit nähert sich das Verhältnis bei geringen Kosten dennoch dem ohne und insgesamt mit steigendem  $S_0$  ebenfalls 1 an.

Das Modell mit zufällig-symmetrischem Übergang ist das einzige, das mit zunehmenden Kosten eine Steigerung der Räuberichte sowohl in der stabilen, als auch in der instabilen Phase im Mittel aufweist. Bei Abwesenheit von Kosten wies die Integration einer Verteidigung mit dieser Variante des Übergangs die geringsten Räuberichten auf (siehe *Abbildung 8*), was an dem sehr hohen Anteil verteidigter Beute und den sehr geringen Übergangsraten lag. Die Dichten lagen deutlich unter denen bei Abwesenheit von Verteidigung. Bei Einführung und Erhöhung von Kosten ist nun festzustellen, dass der Anteil sinkt. Durch den mit  $\kappa$  sinkenden Anteil und die aufgrund kleiner Übergangsraten nahezu isolierten Subpopulationen ähnelt das System zunehmend dem ohne Verteidigungen, nur mit einer schwächer konkurrierenden zweiten Beutepopulation. Es werden zudem durch die herabgesetzte Dichte der verteidigten mehr Ressourcen für die unverteidigte Kohorte frei, es entstehen die klassischen Räuber-Beute-Zyklen (siehe *Abbildung 9*) und auch die Räuberichten steigen entsprechend. Mit zunehmenden Kosten etablieren sich immer mehr die Phasen des Modells ohne Verteidigung aus Abschnitt 4.1.

Die Schwankungen im Anteil der verteidigten Beute, die in *Abbildung 18* zu se-

hen sind, entstehen dabei ausschließlich durch die starken Schwankungen in der Gesamtpopulationsdichte. Wie in *Abbildung 20* (siehe Anhang) zu sehen ist, fällt die Beutedichte der verteidigten Kohorte stetig mit zunehmenden Kosten, wächst aber nahezu linear mit  $S_0$  und bleibt von den Räuber-Beute-Zyklen aufgrund der kleinen Übergangsraten nahezu unberührt. Die Kosten senken ausschließlich das Wachstum der Dichte mit  $S_0$  und nur bei Kosten über 50% wirken sich die Zyklen der unverteidigten Kohorte geringfügig aus.

Im zufällig-asy-mmetrischen Modell und  $S_0 < 100$  ist der Austausch durch die hohen Übergangsraten zu groß und der Anteil zu gering, als dass sich die Kosten ähnlich stark auf die Zusammensetzung auswirken könnten. Ein deutlicher und zunehmender Unterschied ist erst bei hohen Kosten, beziehungsweise höheren Substratkonzentrationen zu beobachten.

Aufgrund der großen Durchlässigkeit und des geringen Anteils an verteidigten Individuen haben Verteidigungskosten bei Substratkonzentrationen von  $S_0 < 90$  auch nahezu keinen Effekt auf die Beute- und somit auf die Räuber-dichte. Selbst bei völliger Einbuße des Wachstums sinkt die Gesamtbeutedichte durch die hohen Übergangsraten unwesentlich und auch die Räuber-dichte bei geringem bis mittlerem  $S_0$  kaum.

Mit weiter steigendem  $S_0$  nimmt jedoch die *Top-down*-Kontrolle zu, das System wird aufgrund der geringen Isolation durch hohe Übergangsraten instabil und es entstehen Räuber-Beute-Zyklen, deren Amplitude mit  $S_0$  und  $\kappa$  zunimmt.

Dass Kosten die Modelle mit zufälligem Übergang, wie in *Abbildung 9* zu sehen, bei höheren Substratkonzentrationen destabilisieren, liegt vor allem an deren Übergangsraten. Dabei zeigen beide Modelle unterschiedliche Extrembeispiele auf. Im zufällig-symmetrischen Modell sind die Übergangsraten und damit der Austausch zwischen den Subpopulationen sehr gering, weshalb durch den geminderte Anteil verteidigter Beuteindividuen und dem damit noch geringeren Übergang von  $B_2$  nach  $B_1$  die unverteidigte Subpopulation sich mit zunehmenden Kosten immer mehr dem Modell ohne Verteidigung annähert. Durch die sinkende Dichte verteidigter Beuteindividuen geben auch dementsprechend weniger ihre Verteidigung auf. Es entfällt somit das Reservoir und der Nachfluss an Nahrung für den Räuber, der zuvor das System gepuffert hat und Räuber-Beute-Zyklen verhinderte.

Im zufällig-asy-mmetrischen Modell ist das genaue Gegenteil der Fall. Durch die großen Übergangsraten ist die Population, wie bereits beschrieben, annähernd als eine und nicht zwei getrennte Populationen anzusehen. Der große Austausch bewirkt, dass der Einfluss des Räubers sich ebenfalls und nur gering zeitverzögert



auf die verteidigte Kohorte auswirkt. Ohne Kosten reicht der geringe Anteil gerade so aus das System zu stabilisieren, denn wie in Abschnitt 4.4 zum Einfluss von  $\epsilon_1$  gezeigt, ist das System bei geringerem  $\epsilon_1$  und damit geringerem Anteil ebenfalls instabil und zeigt auch für  $\epsilon_1 = 0.2$  und großes  $S_0$  leichte Zyklen (siehe *Abbildung 9*). Durch die Kosten wird der Anteil abgesenkt, die stabilisierende Wirkung verringert und es entstehen zunehmend Oszillationen bei höheren Substratkonzentrationen, da auch hier die *Top-down*-Kontrolle größer ist als die Pufferung durch den geringer werdenden Nettozufluss und die fehlende Isolation der Subpopulationen.

Das Einführen von Kosten bringt bei den Modellen mit zufälligem Übergang und vor allem beim zufällig-asymmetrischen Modell die gleichen Phasen wie in Abschnitt 4.1 zum Vorschein, in denen sich in der ersten der Räuber noch nicht etablieren kann, gefolgt von einer Phase der stabilen Koexistenz und zuletzt stärker werdende Oszillationen durch Räuber-Beute-Zyklen mit Gefahr von stochastisch bedingtem Aussterben bei höheren Substratkonzentrationen in der letzten (siehe *Abbildungen 18 und 19, Anhang*).

Dass mit Erhöhung der Kosten im Modell mit zufällig-symmetrischem Übergang die instabile Phase bereits bei geringeren Substratkonzentrationen als beim asymmetrischen beginnt, ist durch den geringeren Nettofluss zwischen den Subpopulationen und der dadurch zunehmenden Ähnlichkeit mit dem Modell ohne Verteidigung zu erklären. Beim Vergleich mit *Abbildung 5* ist zu erkennen, dass die Zyklen ab der gleichen Substratkonzentration von etwa  $S_0 = 70$  einsetzen. Dieser geringere Anteil puffert zunehmend schwächer und es entstehen Räuber-Beute-Oszillationen bei geringerem  $S_0$ . Der zufällig-asymmetrische Übergang vermag das System bis  $S_0 = 90$  stabil zu halten, ist dafür gegenüber den Kosten anfälliger, da bereits ohne Kosten für großes  $S_0$  erste Zyklen zu beobachten sind und das System gerade so stabil ist. Deshalb genügt eine geringe Einschränkung der Wachstumsrate und somit eine minimale Schwächung der stabilisierenden Funktion der zweiten Subpopulation für stärker werdende Zyklen (siehe *Abbildung 9*). Dabei haben die Kosten einen ähnlichen Einfluss wie  $\epsilon_1$  und beeinflussen nicht nur die Stabilität, sondern auch die Grenze des Einsetzens der Zyklen, da beide eine vergleichbare Wirkung auf den Anteil verteidigter Beute und damit die Stabilität haben. Vermutlich ist die Substratkonzentration bei der die Zyklen einsetzen vom Verhältnis zwischen Anteil und Einfluss des Räubers abhängig.

Bei beiden räuberinduzierten Modellen zeigt sich ebenfalls der zu erwartende Abfall des Anteils verteidigter Beute und beider Populationsdichten durch Einführung und Erhöhung von Verteidigungskosten. Allerdings sind hier nicht

wie zu vermuten vornehmlich die Kosten und das durch sie eingeschränkte Populationswachstum für das Sinken des Anteils verantwortlich. In diesen Modellen ist dieser Effekt etwas komplizierter und geht nur indirekt von den Kosten aus. Sie bremsen zwar das Populationswachstum und mindern damit die Gesamtpopulationsdichte, allerdings wird der Effekt auf den Anteil durch die im Folgenden beschriebenen Zusammenhänge noch verstärkt.

Die Einschränkung des Wachstums durch die Kosten mindert wie gerade beschrieben vor allem bei höherem  $S_0$  die Gesamtpopulationsgröße. Anhand der *Abbildungen 22* und *23* (siehe Anhang) ist zu erkennen, dass die prozentualen Einbußen der Gesamtbeutedichte mit steigender Substratkonzentration zunehmend auf Kosten des unverteidigten Anteils geht, da die Minderung des verteidigten Anteils wesentlich geringer ausfällt. Das liegt daran, dass  $m_1$  mit  $S_0$  schnell steigt (siehe *Abbildung 21*, Anhang) und der Anteil verteidigter Beute trotz Kosten und eingeschränktem Wachstum hoch gehalten wird. Das eingeschränkte Wachstum des dennoch hoch gehaltenen Anteils verstärkt zusätzlich die Einbußen in der Gesamtbeutedichte. Diese vornehmliche Minderung der Populationsdichte unverteidigter Individuen wirkt sich natürlich negativ auf  $R$  aus. Eine sinkende Räuberichte bewirkt in diesen Modellvarianten allerdings ein Abfallen der Übergangsraten  $m_1$  und ein Steigen von  $m_2$ , was automatisch den Anteil der verteidigten Beute herabsetzt. Allerdings ist, wie in *Abbildung 21* (siehe Anhang) dargestellt, die Veränderung der Übergangsraten nur sehr gering, weshalb auch bei sehr hohen Kosten der Anteil nur verhältnismäßig wenig sinkt und diese Änderung im Anteil im Gegensatz zu den zufälligen Modellen nicht direkt über die Kosten entsteht, sondern indirekt über die räuberichteabhängigen Übergangsraten.

Beim räuberinduzierten Übergang mit *quorum sensing* kommt zusätzlich hinzu, dass die herabgesetzte Gesamtbeutedichte gegen den bisher ausschließlich räuberinduzierten Effekt auf  $m_1$  und  $m_2$  wirkt. Ein Sinken der Beutedichte hätte theoretisch eine steigende Übergangsrate  $m_1$  und eine dementsprechend fallende Rate  $m_2$  zur Folge. In *Abbildung 21* (siehe Anhang) ist allerdings zu erkennen, dass dieser Einfluss geringer ist als die fallenden Räuberichten, was daran liegt, dass die negativen Auswirkungen der Kosten die Räuber prozentual weitaus stärker treffen als die Beute (vgl. *Abbildungen 23* und *24*, Anhang). Dennoch hat die geminderte Beutedichte einen Effekt, der bei sehr hohem  $S_0$  sichtbar wird. Diese wenn auch gering höheren Übergangsraten bewirken, dass die prozentuale Einbuße im Anteil ebenfalls nicht so stark ist (siehe *Abbildung 22*, Anhang) und bei etwa gleichen Einbußen in der Gesamtbeutedichte (siehe *Abbildung 23*, Anhang) der Räuber beim Übergang mit *quorum sensing* dennoch wesentlich stärker unter

den Kosten leidet (siehe *Abbildung 24*, Anhang).

Dass die prozentuale Einbuße der Beutedichte mit den Kosten und  $S_0$  stärker wird, ist mit einer zunehmenden *Top-down*-Kontrolle bei steigendem  $S_0$  zu erklären. Das mindert zusätzlich den Anteil der unverteidigten Beute und kann durch die Einschränkung des Wachstums der verteidigten Kohorte nur schwer oder gar nicht ausgeglichen werden.

Allgemein lässt sich feststellen, dass die Modelle mit räuberinduziertem Übergang das System im Gegensatz zu den Modellen mit zufälligem Übergang auch bei sehr hohen Kosten und Substratkonzentrationen stabilisieren. Das ist mit dem hohen Anteil der verteidigten Beute an der Gesamtpopulation, der unabhängig auch bei sehr hohen Kosten durch den Einfluss der Räuberichte auf die Übergangsraten hoch gehalten wird, zu erklären. Wie bereits beschrieben, sind weder große Übergangsraten vorteilhaft, da sie die Subpopulationen nicht genügend isolieren, noch wirken sich sehr kleine Raten positiv auf das System aus, da sie zu wenig Austausch ermöglichen. Die Übergangsraten  $m_2$  der räuberinduzierten Modellvarianten liegen bei höheren Substratkonzentrationen über  $\epsilon_2 = 0.01$ , sind allerdings auch deutlich kleiner als  $1 - \epsilon_1 = 0.8$ , der Übergangsrate  $m_2$  im zufällig-symmetrischen Modell (siehe *Abbildung 16*, Anhang). Damit ist auch bei hohen Substratkonzentrationen und steigendem Fraßdruck ein guter Kompromiss zwischen Isolation und Austausch gegeben, der das System zu stabilisieren vermag und steigende Kosten reduzieren ausschließlich die Populationsdichten für Beute und Räuber in etwa gleichem Maße.

### 5.3 Kritik und weitere Untersuchungsansätze

Sowohl einige Annahmen, als auch die Einfachheit des Modells lassen Ansatzpunkt für Kritik und weiterführende Untersuchungsansätze zum Ausbau des Modells zu. Diese sollen hier kurz aufgeführt und erläutert werden.

Das Beutewachstum ist von der Substratkonzentration abhängig und  $S_0$  bestimmt die Kapazität und Produktivität des Systems. Da der Beutedichte keine Grenze in Form einer räumlichen Kapazität gesetzt wird, ist das Modell nur beschränkt bis zu bestimmten Substratkonzentrationen und Beutedichten sinnvoll. Die Einführung einer solchen räumlichen Kapazität könnte ermöglichen, das System auch für noch höhere Substratkonzentrationen zu untersuchen.

Weiterhin wird angenommen, dass der Verbrauch an Substrat proportional zum Wachstum der Beutepopulation ist. Dadurch folgt allerdings, dass die bloße Aufrechterhaltung einer Population keinerlei Substrat verbraucht, was durchaus die Wahl des limitierenden Substrats und der Individuen in einem eventuellen Ver-

such einschränkt, da mehrzellige Individuen für eine Erneuerung von Zellen einen ständigen Bedarf an Substrat hätten.

Im Gegensatz zu Ramos-Jiliberto et al. (2007) wird im Modell nicht in eine Verteidigung, die vor oder nach der Begegnung von Räuber und Beute wirkt, unterschieden und integriert dementsprechend in die Gleichungen keine *attack rate* oder *handling time*. Dies hat den Vorteil, dass das Modell einfach und allgemein gehalten wird, da es a priori keine der beiden Verteidigungsstrategien ausschließt. Die Art der Kosten wird im Modell ebenfalls nicht näher spezifiziert. Verteidigungskosten mindern das Wachstum der verteidigten Beuteindividuen, was verschiedene Ursachen, wie zum Beispiel metabolische Kosten oder einen erschwerten Zugang Fortpflanzungspartnern einschließt. Dies hält das Modell ebenso allgemein und einfach, macht es aber unter Umständen ungenauer und unspezifisch. Eine weitere Annahme, die das Modell einfach hält, aber dennoch in der Art der beschriebenen Verteidigung stark einschränkt, ist die fehlende Zeitverzögerung für die Ausbildung und Aufgabe der Verteidigung als Reaktion auf Veränderungen in der Räuber- beziehungsweise Beutedichte. Die Ausbildung einer beispielsweise morphologischen Verteidigung benötigt Zeit, sodass die Übergangsraten in einem solchen Fall mit einer Verzögerung auf die Räuberichte reagieren müssten. So eignet sich das Modell, wie bereits erwähnt, vor allem für Verhaltensänderungen als Verteidigung, da diese nur sehr kleine Induktionszeiträume benötigen (Lass und Spaak, 2003).

Im Modell wird angenommen, dass Beuteindividuen mit der Ausbildung der Verteidigung vollständig vor Fraß geschützt sind und dem Räuber nicht mehr als Beute zur Verfügung stehen. Dies hält das Modell ebenfalls simpel, schließt allerdings die meisten Verteidigungen aus, die ausschließlich geringen Einfluss auf *search rate*, *handling time* oder *attack rate* haben und die Beute nicht so effektiv und vollständig vor Prädation schützen.

Weiterhin wird, wie in einem Chemostatmodell üblich, die Sterberate durch die Durchflussrate  $D$  simuliert, was eine einheitliche Sterberate für beide Populationen impliziert. Der Einfluss unterschiedlicher, artspezifischer Mortalität und generell anderer Parameter kann allerdings leicht in das Modell integriert und untersucht werden.

Insgesamt gelang es trotz des einfach gehaltenen Modells die Ergebnisse komplexerer Modelle und Experimente wie von van der Stap et al. (2009) zum Einfluss der Durchflussrate und der Substratkonzentration auf ein Räuber-Beute-System ohne Verteidigung der Beute zu reproduzieren. Dies unterstützt die Glaubwürdigkeit des Modells und der Ergebnisse trotz seiner Einfachheit.

## 5.4 Zusammenfassung

Die Arbeit zeigt, dass das Räuber-Beute-System, bestehend aus einer Beuteart und einem spezialisierten Räuber, durch jede modellierte Variante von Verteidigung bis zu hohen Substratkonzentrationen stabilisiert wird, wenn keine Kosten für die Ausbildung und Aufrechterhaltung der Verteidigung anfallen. Somit wird das *paradox of enrichment* aufgehoben. Die Beute- und Räuberichten wachsen nahezu linear mit  $S_0$  auch bis zu hohen Substratkonzentrationen. Es zeigt sich sogar, dass die Beutedichte bei Einführung einer induzierten Verteidigung im Vergleich zur mittleren Beutedichte ohne Verteidigung ansteigt, ohne die Räuberichte erheblich herabzusetzen. Der Anteil verteidigter Beute wächst mit der Substratverfügbarkeit, dennoch gibt es stets einen Teil unverteidigter Beute und obwohl dieser geringer wird, stirbt der Räuber nicht aus, sondern wächst ebenfalls nahezu linear mit  $S_0$ . Somit kommt die Integration einer induzierten Verteidigung in ein Räuber-Beute-System beiden Arten zugute und ermöglicht auch in produktiven Habitaten eine stabile Koexistenz ohne Gefahr von stochastisch bedingtem Aussterben. Im Gegensatz dazu ermöglichen die Modelle mit zufällig ausgebildeten Verteidigungen zwar auch eine stabile Koexistenz, allerdings senken diese entweder die Beute- (zufällig-asymmetrisches Modell) oder Räuberichte (zufällig-symmetrisches Modell) stark ab und gehen damit stark zu Lasten einer der beiden Arten.

Bei der Einführung von Verteidigungskosten zeigen sich weitere Stärken und Vorzüge der induzierten gegenüber der zufälligen Ausbildung der Verteidigung. Ausschließlich die beiden räuberinduzierten Modellvarianten blieben auch bei extrem hohen Kosten stabil und wiesen noch einen sehr hohen Anteil verteidigter Beute und ein kontinuierliches, wenn auch verlangsamtes Wachstum der Populationsdichten mit  $S_0$  auf. Bei zufälligem Übergang reichten hingegen bereits geringe oder mittlere Kosten zur Destabilisierung, es traten mit  $S_0$  zunehmende Räuber-Beute-Zyklen und die Möglichkeit stochastisch bedingter Extinktion auf und es wurden ähnliche Phasen wie im System ohne Verteidigung sichtbar.

Die räuberinduzierten Modelle unterschieden sich nicht wesentlich in ihren Eigenschaften, Reaktionen und ihrem Verhalten gegenüber  $S_0$  und sowohl ohne, also auch bei der Einführung und Erhöhung von Verteidigungskosten, wiesen sie beide erhebliche Vorteile gegenüber dem System ohne Verteidigung und beiden Varianten mit zufällig ausgebildeter Verteidigung auf.

## Literatur

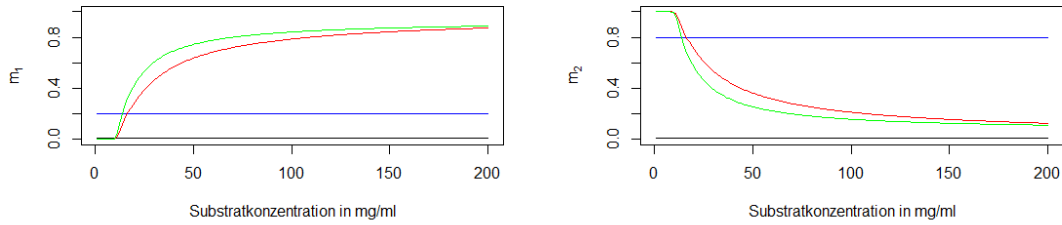
- Abrams, P. A. und Walters, C. J. (1996). Invulnerable prey and the paradox of enrichment. *Ecology*, pages 1125–1133.
- Adler, F. R. und Harvell, C. D. (1990). Inducible defenses, phenotypic variability and biotic environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(12):407–410.
- Agrawal, A. A., Laforsch, C., und Tollrian, R. (1999). Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature*, 401(6748):60–63.
- Brauer, F., Castillo-Chavez, C., und Castillo-Chavez, C. (2001). *Mathematical models in population biology and epidemiology*, volume 1. Springer.
- Castillo, D., Christiansen, R. H., Dalsgaard, I., Madsen, L., und Middelboe, M. (2015). Bacteriophage resistance mechanisms in the fish pathogen flavobacterium psychrophilum: Linking genomic mutations to changes in bacterial virulence factors. *Applied and environmental microbiology*, 81(3):1157–1167.
- Cortez, M. H. (2011). Comparing the qualitatively different effects rapidly evolving and rapidly induced defences have on predator–prey interactions. *Ecology letters*, 14(2):202–209.
- Gillman, M. und Hails, R. (1997). *An introduction to ecological modelling: putting practice into theory*. Blackwell Science.
- Harvell, C. D. (1990). The ecology and evolution of inducible defenses. *Quarterly Review of Biology*, pages 323–340.
- Hessen, D. O. und Van Donk, E. (1993). Morphological changes in scenedesmus induced by substances released from daphnia. *Archiv für Hydrobiologie*, 127.
- Iannelli, M. und Pugliese, A. (2014). *An Introduction to Mathematical Population Dynamics*. Springer.
- Kappeler, P. (2006). *Verhaltensbiologie*. Springer-Verlag.
- Lampert, W. und Sommer, U. (1999). *Limnoökologie*. Georg Thieme Verlag.
- Lass, S. und Spaak, P. (2003). Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia*, 491(1-3):221–239.
- Miller, M. B. und Bassler, B. L. (2001). Quorum sensing in bacteria. *Annual Reviews in Microbiology*, 55(1):165–199.

- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., und Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12):685–692.
- Novick, A. und Szilard, L. (1950). Description of the chemostat. *Science*, 112(2920):715–716.
- Ramos-Jiliberto, R. (2003). Population dynamics of prey exhibiting inducible defenses: the role of associated costs and density-dependence. *Theoretical Population Biology*, 64(2):221–231.
- Ramos-Jiliberto, R., Frodden, E., und Aránguiz-Acuña, A. (2007). Pre-encounter versus post-encounter inducible defenses in predator–prey model systems. *Ecological modelling*, 200(1):99–108.
- Rosenzweig, M. L. et al. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969):385–387.
- Scheffer, M. und De Boer, R. J. (1995). Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology*, pages 2270–2277.
- Smith, T. M. und Smith, R. L. (2009). *Ökologie*. Pearson Deutschland GmbH.
- Stich, H.-B. und Lampert, W. (1981). Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, 293(5831):396–398.
- Tollrian, R. (1995). Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in daphnia pulex. *Ecology*, pages 1691–1705.
- Tollrian, R. und Dodson, S. (1999). Inducible defences in cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. *The ecology and evolution of inducible defenses (ed TRHCD)*, pages 177–202.
- Tollrian, R. und Harvell, C. D. (1999). *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*, volume 35. Princeton University Press.
- van der Stap, I., Vos, M., Kooi, B. W., Mulling, B. T., van Donk, E., und Mooij, W. M. (2009). Algal defenses, population stability, and the risk of herbivore extinctions: a chemostat model and experiment. *Ecological research*, 24(5):1145–1153.

- Vasquez, R. A. (1994). Assessment of predation risk via illumination level: facultative central place foraging in the cricetid rodent *phyllotis darwini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(5):375–381.
- Verschoor, A. M., Vos, M., und Van Der Stap, I. (2004). Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi-and tritrophic food chains. *Ecology Letters*, 7(12):1143–1148.
- Vos, M., Kooi, B. W., DeAngelis, D. L., und Mooij, W. M. (2004). Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos*, 105(3):471–480.
- Washburn, J. O., Gross, M. E., Mercer, D. R., und Anderson, J. R. (1988). Predator-induced trophic shift of a free-living ciliate: parasitism of mosquito larvae by their prey. *Science*, 240(4856):1193–1195.
- Waters, C. M. und Bassler, B. L. (2005). Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 21:319–346.
- Wilson, D. J. und Lefcort, H. (1993). The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *rana aurora*, tadpoles. *Animal Behaviour*, 46(5):1017–1019.
- Young, T. P., Stanton, M. L., und Christian, C. E. (2003). Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of acacia *drepanolobium* in kenya. *Oikos*, 101(1):171–179.



# I Anhang

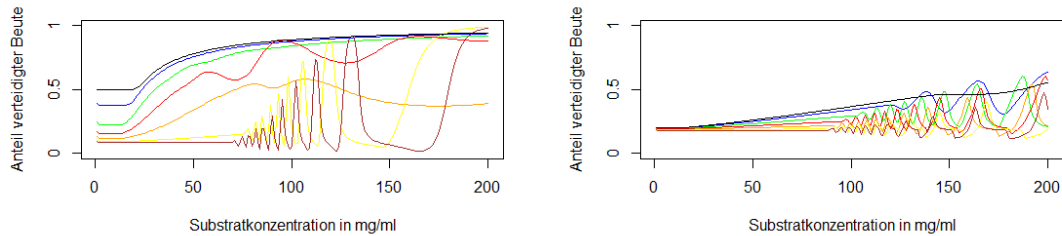


(a) Übergangsraten  $m_1$

(b) Übergangsraten  $m_2$

- Zufällig-symmetrisches Modell,  $\epsilon_2 = 0.01$
- Zufällig-asymmetrisches Modell
- Räuberinduziertes Modell
- Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*

Abbildung 16: Übergangsraten über  $S_0$  mit  $\kappa = 0$  nach 500 Tagen

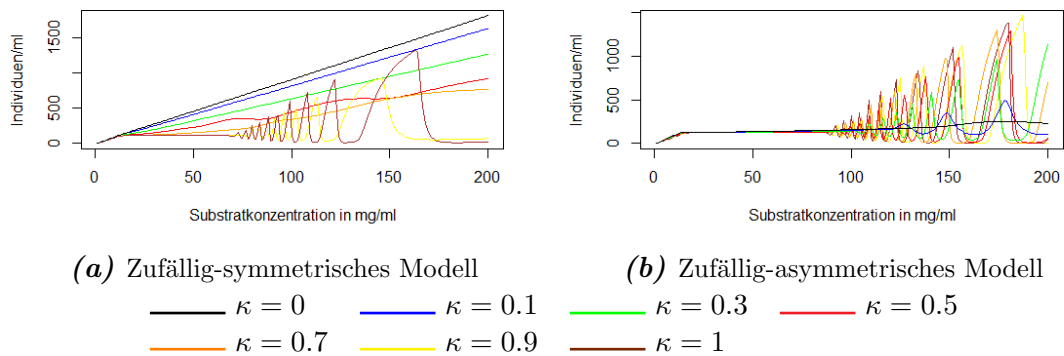


(a) Zufällig-symmetrisches Modell

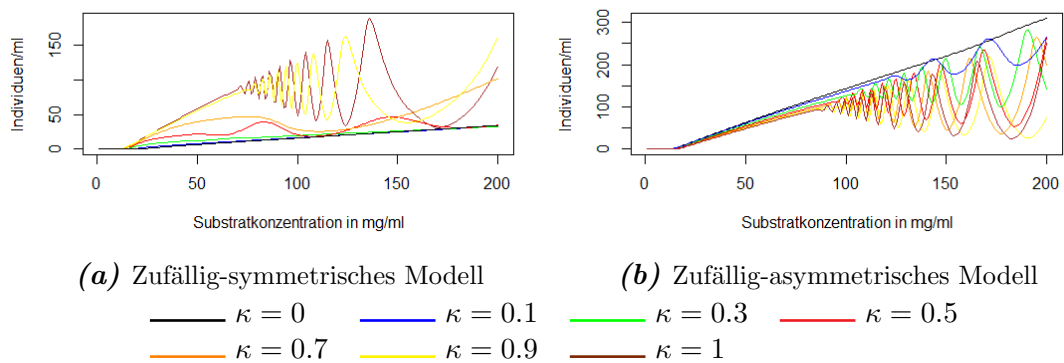
(b) Zufällig-asymmetrisches Modell

- $\kappa = 0$
- $\kappa = 0.1$
- $\kappa = 0.3$
- $\kappa = 0.5$
- $\kappa = 0.7$
- $\kappa = 0.9$
- $\kappa = 1$

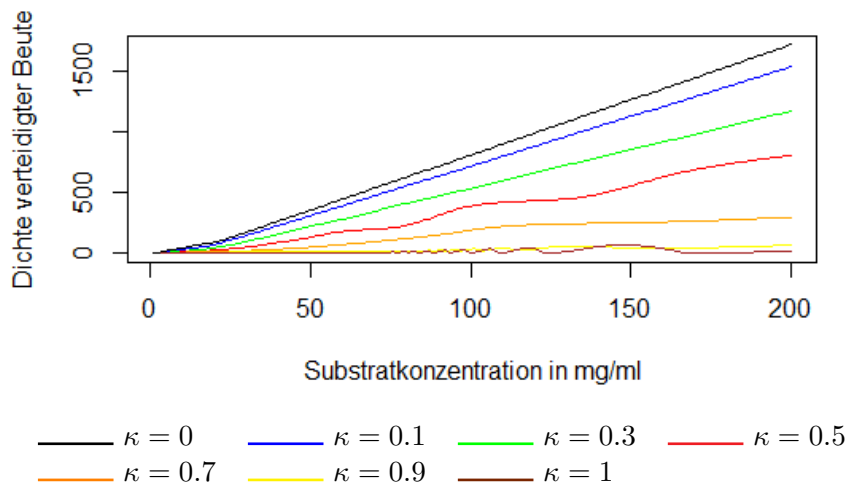
Abbildung 17: Anteil verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtbeutepopulation  $p = \frac{B_1}{B_1 + B_2}$  über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen



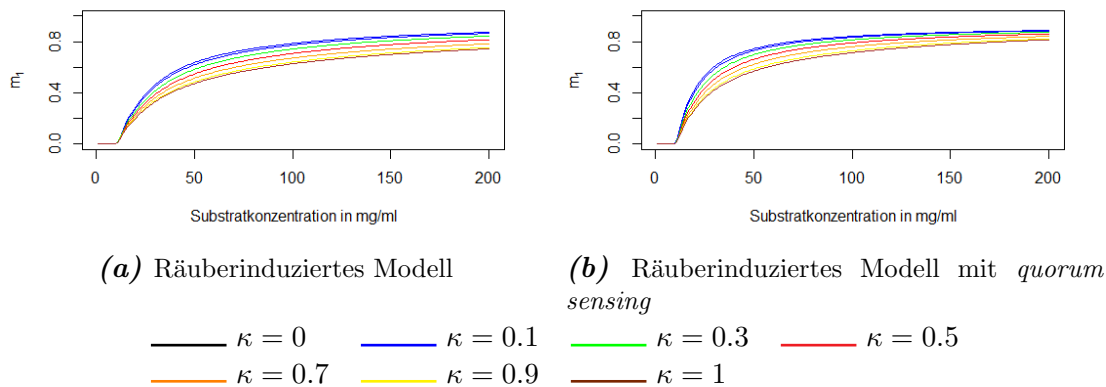
**Abbildung 18:** Dichte der Beutepopulation über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen



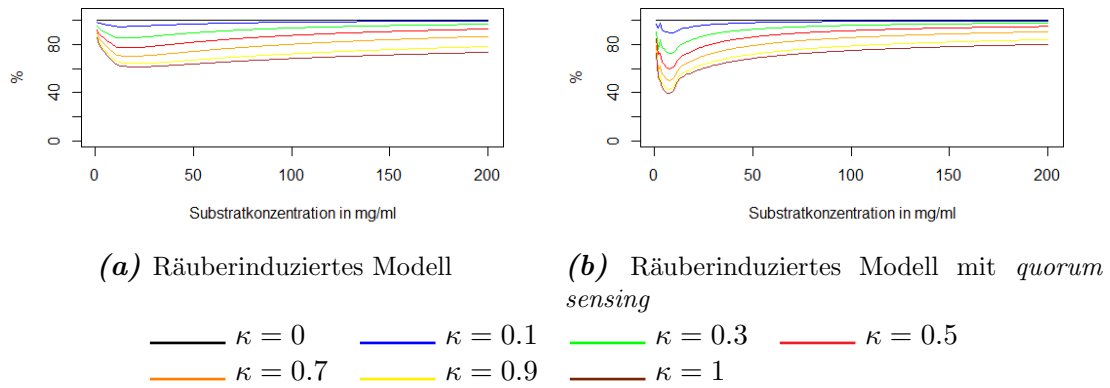
**Abbildung 19:** Dichte der Räuberpopulation über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen



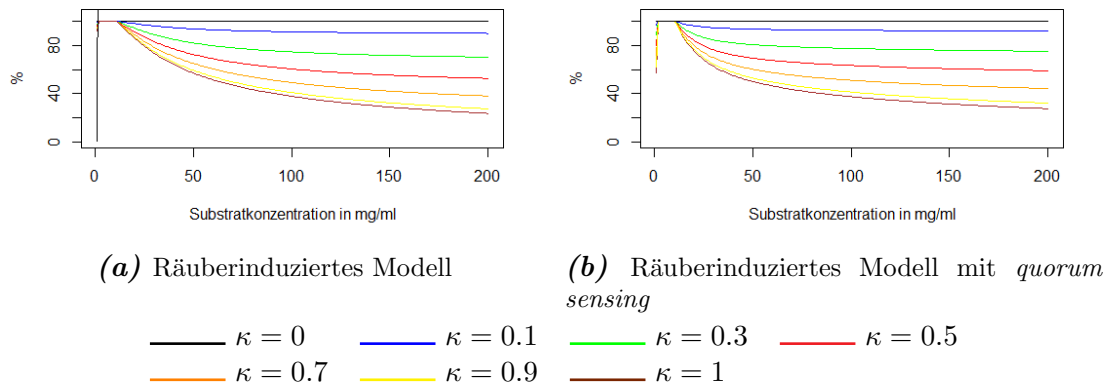
**Abbildung 20:** Dichte der verteidigten Beutepopulation  $B_2$  über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen



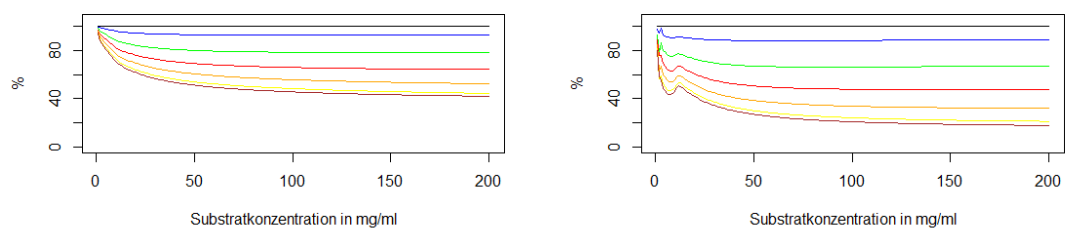
**Abbildung 21:** Räuberinduzierte Übergangsraten  $m_1$  über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen



**Abbildung 22:** Anteil verteidigter Beuteindividuen an der Gesamtpopulation über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen in Relation zum Anteil ohne Kosten  $\frac{p_\kappa}{p_0}$

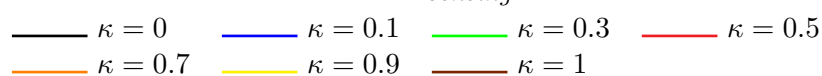


**Abbildung 23:** Dichte der Beutepopulation über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen im Verhältnis zur Beutedichte ohne Kosten  $\frac{B_\kappa}{B_0}$



(a) Räuberinduziertes Modell

(b) Räuberinduziertes Modell mit *quorum sensing*



**Abbildung 24:** Dichte der Räuberpopulation über  $S_0$  bei verschiedenen Verteidigungskosten nach 500 Tagen im Verhältnis zur Räuberichte ohne Kosten  $\frac{R_\kappa}{R_0}$

## Eigenständigkeitserklärung

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe. Die Stellen der Arbeit, die dem Wortlaut oder dem Sinn nach anderen Werken (dazu zählen auch Internetquellen) entnommen sind, wurden unter Angabe der Quelle kenntlich gemacht.

Diese Arbeit ist in dieser oder ähnlicher Form in keiner weiteren Institution vorgelegt worden.

---

Ort

Datum

Unterschrift