

Universität Hamburg
Fachbereich Mathematik



Hamburger Beiträge
zur Modellierung und Simulation

Heft 14 Juni 2000

DAS RÄTSEL DER AMAZONENKÄRPFINGE

Claus Peter Ortlieb

Mathematische Modellierung und Simulation

Die mathematisch-naturwissenschaftliche Methode, gegründet auf der Überzeugung, dass „das Buch der Natur in der Sprache der Mathematik geschrieben“ sei (Galilei), findet heute weit über ihren ursprünglichen Gegenstandsbereich hinaus Verwendung. *Mathematische Modellierung*, also der Versuch, das Nachdenken über eine Fragestellung in mathematische Termini zu übersetzen, verfolgt den Zweck, sich die Stringenz mathematischer Argumente auch für die Bearbeitung von Problemen außerhalb der Mathematik zu sichern. Im Begriff der *Simulation* ist in diesem Zusammenhang der Anspruch enthalten, dass die Analyse eines mathematischen Modells oder sein Nachvollzug auf dem Computer immer auch auf Erkenntnisse zielt, die über die Mathematik hinausweisen.

Der Erfolg dieser Methode bei der Behandlung physikalischer und technischer Systeme hat es nahegelegt, ihr Anwendungsfeld zu erweitern. In den *Lebens- und Sozialwissenschaften* geht es bis in Bereiche hinein, die gesellschaftliches Handeln zum Gegenstand haben und ihrerseits beeinflussen. Dabei werden häufig nur die wissenschaftlichen Ergebnisse wahrgenommen, während den Methoden, mit denen sie zustandekommen, blind vertraut wird. Doch die Mathematik als „höchste Form der Rationalität“ anzupreisen, wie es auch mathematische Fachwissenschaftler gerne tun, besagt noch nichts über ihre Bedeutung für die Erkenntnis gesellschaftlicher und natürlicher Phänomene und Zusammenhänge. Zu hinterfragen ist insbesondere die verbreitete Auffassung, bei mathematischen Modellen handele es sich in aller Schlichtheit um „Abbilder der Wirklichkeit“.

Das Zentrum für Modellierung und Simulation und diese Schriftenreihe haben zum Ziel, die *methodischen* Fragestellungen zu behandeln und zu durchleuchten, die die mathematische Bearbeitung „realer“ Probleme aufwirft. Die Frage nach dem „richtigen“ Einsatz mathematischer Modellierung im Einzelfall gehört ebenso dazu dazu wie die Frage nach Kriterien dafür im Allgemeinen. Gibt es eine „Methode“ der Modellierung und Simulation, und worin bestehen ihre Regeln, ihre Möglichkeiten, ihre Grenzen? Es ist klar, dass eine so komplexe Fragestellung mehr als nur einen Zugang erfordert. Gefragt sind u. a.

- Darstellungen und Untersuchungen von selbst entwickelten ebenso wie die Auseinandersetzung mit in der Literatur vorgefundenen mathematischen *Modellklassen* und *Fallstudien*,
- Untersuchungen zu spezifischen, am Modelltyp orientierten *Instrumenten und Methoden* der mathematischen Modellierung,
- *wissenschaftstheoretische und -historische* Abhandlungen zur gesellschaftlichen Bedeutung von Mathematisierungsprozessen.

Zentrum für Modellierung und Simulation
Fachbereich Mathematik der Universität Hamburg
Bundesstraße 55

D - 20146 Hamburg

Telefon 040 4123 5108
Fax 040 4123 5117
e-mail zms@math.uni-hamburg.de

Das Rätsel der Amazonenkärpflinge

Claus Peter Ortlieb

1 Einleitung

Der Amazonenkärpfling (*Poecilia formosa*) ist eine ausschließlich aus weiblichen Individuen bestehende Spezies hybriden Ursprungs. Sie stammt aus einer Verbindung des Breitflossenkärpflings (*Poecilia latipinna*) und des mexikanischen Kärpflings (*Poecilia mexicana*), deren Spezies sich beide sexuell fortpflanzen. *Poecilia formosa* reproduziert sich dagegen asexuell, die ausschließlich weiblichen Nachkommen sind Klone der Mutter. Zur Reproduktion bedarf diese aber des Spermas einer der beiden anderen Arten. Das Sperma dient als Stimulans der Reproduktion, die väterlichen Gene werden aber an die Töchter nicht weitergegeben.

Um die Reproduktion der Spezies zu sichern, mischen sich die Amazonenkärpflinge unter die Schwärme einer der beiden anderen Arten und paaren sich mit deren Männchen, treten also in Konkurrenz zu deren Weibchen und damit als Spezies in Konkurrenz zu einer anderen Spezies, von deren Fortexistenz sie gleichwohl abhängen. Für das gesamte System stellen sich damit auf verschiedenen Ebenen Fragen nach den Gründen für seine Stabilität, die empirisch als gesichert angesehen werden kann, da die Arten seit ungefähr hunderttausend Jahren koexistieren.

1.1 Populationsgenetische Stabilität

1.1.1 Verhalten der Männchen

SCHLUPP/MARLER/RYAN 1994 gehen der Frage nach, warum die Männchen der Breitflossenkärpflinge sich mit den Amazonenkärpflingen paaren, obwohl ausgeschlossen werden kann, dass sie diese von den eigenen Weibchen nicht unterscheiden können. Die Paarung mit einer Amazone trägt nicht zur Verbreitung der Gene eines Männchens bei, sondern beeinträchtigt nur seine Fitness. Eine mutationsbedingte Verhaltensänderung, durch die die Paarung mit Amazonen vermieden und sich auf die eigenen Weibchen konzentriert würde, müsste sich also gegen das beobachtete Verhalten durchsetzen, welches damit ebenso wie die Amazonen aussterben würde.

Welchen Vorteil also bringt es einem Männchen, sich mit einer Amazone zu paaren? Die Antwort, die SCHLUPP/MARLER/RYAN 1994 geben und durch Laborexperimente belegen, lautet: Die Paarung mit einer Amazone macht ein Männchen für die eigenen Weibchen, die das beobachten, attraktiver. Die Weibchen ziehen in der Regel ein größeres Männchen einem kleineren vor. Können sie allerdings beobachten, dass das nachgeordnete

Männchen mit einer Amazone in Kontakt tritt, so kehrt sich ihre Präferenz in statistisch signifikanter Weise um.

Damit aber dient die Paarung mit einer Amazone den Männchen auf indirekte Weise doch der Fortpflanzung, weil sich durch dieses Verhalten die Chance erhöht, sich mit einem eigenen Weibchen zu paaren.

1.1.2 Verhalten der Weibchen

Das Verhalten der Männchen, das für die Erhaltung der Amazonasen notwendig ist, wurde hier mit einer Verhaltensweise der Weibchen erklärt, welche sich ihrerseits im Laborversuch nachweisen lässt. Das zu beobachtende weibliche Verhalten ist damit aber nicht erklärt, sondern es stellt sich die Frage:

Welchen Vorteil hat ein Weibchen davon, sich bei der Wahl des Sexualpartners an den Amazonasen zu orientieren? Warum wird ein Männchen, das sich mit einer Amazone paart, dadurch für die eigenen Weibchen attraktiver?

Erklärungen, die auf einen allgemeinen Nachahmungstrieb verweisen, auch hinsichtlich der Partnerwahl, verfangen deswegen nicht so ganz, weil auch die Weibchen in der Lage sind, die Amazonasen von den Artgenossinnen zu unterscheiden (vgl. SCHLUPP / RYAN 1996). Eine mutationsbedingte neue Verhaltensweise, die die Orientierung an den Amazonasen vermeidet, würde einem Weibchen keine schlechteren und vielleicht sogar fittere Sexualpartner verschaffen. Es ist daher nicht einzusehen, warum sich eine solche Verhaltensweise nicht durchsetzen sollte.

1.2 Populationsdynamische Stabilität

Viel schneller als Verhaltensänderungen, die Mutationen erfordern, kann die Populationsdynamik auf der Basis der bestehenden Verhaltensweisen zum Zusammenbruch des Systems führen:

Die Amazonenkärpflinge bringen ungefähr 21 Tage nach einer Befruchtung bzw. Stimulans durch Sperma etwa 11 Junge zur Welt, allesamt Weibchen. Die Breitflossenkärpflinge bringen ebenfalls nach 21 Tagen etwa 15 Junge zur Welt, davon ungefähr zur Hälfte Weibchen (SCHLUPP 2000). Gleichartigkeit in allen anderen Belangen vorausgesetzt, ist also die Wachstumsrate der Amazonasen etwa 1.5-mal so groß wie die der weiblichen Population der Spezies mit sexueller Fortpflanzung, deren Männchen für die Reproduktion beider Arten gleichermaßen erforderlich sind. Langfristig muss also der Anteil der Amazonasen an einem Schwarm ständig zunehmen und strebt gegen 1. Bei einer auf Grund äußerer Bedingungen (Nahrungsknappheit, Räuber, Migration) begrenzten Größe des Schwarms muss daher die sexuelle Art aussterben, was wegen nicht mehr vorhandener Männchen aber auch die Amazonenpopulation zusammenbrechen lässt.

Wäre dagegen wegen anderer Umstände, wie etwa einer geringeren Überlebensfähigkeit der Juvenilen, die Wachstumsrate der Amazonasen geringer als die der sexuellen Spezies, so würden aus den gleichen Gründen die Amazonasen aussterben und eine rein sexuell sich fortpflanzende Population hinterlassen.

Die langfristig zu beobachtende Existenz gemischter Schwärme ist also unabhängig von der potentiellen Wirksamkeit einer genetischen Drift erklärungsbedürftig.

Im Folgenden führe ich einige mathematische Untersuchungen zur populationsdynamischen Stabilität des Systems durch. Das dabei benutzte mathematische Modell ist dem in STENSETH / KIRKENDALL / MORAN 1985 vergleichbar. Hinsichtlich der Wahl der mathematischen Terme, die das Paarungsverhalten beschreiben, ist es allgemeiner. Außerdem sind die Stabilitätsuntersuchungen globaler Art, während sich STENSETH / KIRKENDALL / MORAN 1985 auf die Analyse der Stabilität von Gleichgewichtspunkten beschränken.

2 Der theoretische Zusammenbruch des Systems

Die in 1.2 entwickelte Argumentation für einen eigentlich zu erwartenden Systemzusammenbruch soll hier zunächst mathematisch unterfüttert werden. Ich betrachte dazu ein einfaches mathematisches Modell, in dem

- x : die Anzahl oder Biomasse der Männchen
- y : die Anzahl oder Biomasse der Weibchen
- z : die Anzahl oder Biomasse der Amazonen

in einem gemischten Schwarm seien, wobei jeweils nur die adulten Individuen gezählt werden. Darüber hinaus mache ich die folgenden Annahmen:

2.1 Modellannahmen

2.1.1 Mortalität

Die nicht durch Sexualverhalten und Fortpflanzung bestimmten Faktoren der Populationsdynamik seien für alle drei Populationen gleicher Maßen durch eine Mortalitätsrate (Anteil der sterbenden oder auswandernden Individuen je Tag)

$$m(x + y + z)$$

beschrieben, die eine nichtnegative, lipschitzstetige und streng monoton über alle Grenzen wachsende Funktion der Gesamtgröße der Population sei.

2.1.2 Anzahl der Paarungen pro Tag

Den x Männchen stehen $x+z$ Weibchen und Amazonen zur Paarung gegenüber, von denen ein gewisser Anteil tatsächlich paarungsbereit ist. Um eine mögliche generelle Präferenz der Männchen für die eigenen Weibchen zu berücksichtigen, versee ich die Anzahl der Amazonen mit einem Gewichtungsfaktor $\alpha \leq 1$, so dass sich die Männchen

$$w = x + \alpha z$$

weiblichen Individuen gegenübersehen, von denen ein als konstant angenommener Anteil paarungsbereit sei. Die Anzahl der Paarungen pro Tag werde beschrieben durch eine auf dem nichtnegativen Quadranten definierte und dort lipschitzstetige Funktion

$$h(x, w)$$

der Anzahlen männlicher und (gewichteter) weiblicher Individuen, die den folgenden Bedingungen genügt:

$$\begin{aligned} h(\lambda x, \lambda w) &= \lambda h(x, w) \text{ für alle } x \geq 0, w \geq 0, \lambda \geq 0, \\ h(0, w) &= h(x, 0) = 0 \text{ und } h(x, w) > 0 \text{ für } x > 0, w > 0, \\ h(x_1, w_1) &\geq h(x_2, w_2), \text{ falls } x_1 \geq x_2 \geq 0 \text{ und } w_1 \geq w_2 \geq 0. \end{aligned} \quad (2.1)$$

Von den $h(x, w)$ Paarungen pro Tag sind

$$h(x, w) \frac{y}{w} = h\left(\frac{x}{w}, 1\right) y$$

Paarungen mit Weibchen und

$$h(x, w) \frac{\alpha z}{w} = h\left(\frac{x}{w}, 1\right) \alpha z$$

Paarungen mit Amazonen.

Ist γ die Maximalzahl von Paarungen eines einzelnen Männchens pro Tag und β der als konstant angenommene Anteil paarungsbereiter Weibchen, so sind mögliche Wahlen für die Funktion h

$$h(x, w) = \frac{\gamma x \beta w}{\gamma x + \beta w}$$

oder

$$h(x, w) = \min(\gamma x, \beta w).$$

2.1.3 Reproduktionsraten

Durch drei Faktoren a , b und c werden die aus den Paarungen resultierenden Wachstumsraten der Populationen erfasst. Die Größenverhältnisse zwischen diesen drei Zahlen entsprechen den Anzahlen der aus einer Paarung resultierenden Individuen der nächsten Generation, die das paarungs- und fortpflanzungsfähige Alter erreichen.

2.1.4 Formulierung des Modells

Dieses lautet auf Grund der genannten Annahmen

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a h(x, y + \alpha z) \frac{y}{y + \alpha z} - m(x + y + z) x \\ \dot{y} &= b h(x, y + \alpha z) \frac{y}{y + \alpha z} - m(x + y + z) y \\ \dot{z} &= c h(x, y + \alpha z) \frac{\alpha z}{y + \alpha z} - m(x + y + z) z \end{aligned} \quad (2.2)$$

2.2 Mathematische Untersuchungen

Zunächst kann festgehalten werden, dass der (biologisch interpretierbare) nichtnegative Oktant positiv invariant ist und dass darüber hinaus alle drei Komponenten der Lösungen das Vorzeichen ihres Anfangswerts (0 oder positiv) für alle Zeiten behalten.

2.2.1 Beschränktheit der Lösungen

Für jede Lösung von (2.2) mit nicht negativen Anfangswerten gilt für die Größe $S = x + y + z$ der Gesamtpopulation

$$\begin{aligned}\dot{S} &\leq h\left(\frac{x}{S}, \frac{y + \alpha z}{S}\right) (a + b + c) S - m(S) S \\ &\leq [(a + b + c) h(1, 1) - m(S)] S\end{aligned}$$

Daher gilt

Satz 2.2.1 Sei \bar{S} so groß gewählt, dass $m(\bar{S}) > (a + b + c) h(1, 1)$, und

$$\Delta := \{(x, y, z) : x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0, x + y + z \leq \bar{S}\} .$$

Jede Lösung (x, y, z) von (2.2) mit $x(0) \geq 0, y(0) \geq 0, z(0) \geq 0$ ist für alle Zeiten $t \geq 0$ definiert, und es existiert ein $t_1 > 0$ mit

$$(x(t), y(t), z(t)) \in \Delta \text{ für alle } t \geq t_1 .$$

2.2.2 Größenverhältnisse der Populationen

Ich betrachte nun für positive Lösungen die Verhältnisse

$$u = \frac{x}{y} \text{ und } v = \frac{z}{y}$$

der Größen der männlichen und der Amazonenpopulation zur weiblichen. Unter Beachtung von

$$\dot{u} = \left(\frac{\dot{x}}{x} - \frac{\dot{y}}{y}\right) u, \quad \dot{v} = \left(\frac{\dot{z}}{z} - \frac{\dot{y}}{y}\right) v$$

ergibt sich aus den Differentialgleichungen (2.2) und wegen

$$\frac{h(x, y + \alpha z)}{y + \alpha z} = h\left(\frac{x}{y + \alpha z}, 1\right) = h\left(\frac{u}{1 + \alpha v}, 1\right) \quad (2.3)$$

nach kurzer Rechnung

$$\dot{u} = h\left(\frac{u}{1 + \alpha v}, 1\right) (a - b u) \quad (2.4)$$

$$\dot{v} = (\alpha c - b) h\left(\frac{u}{1 + \alpha v}, 1\right) v \quad (2.5)$$

Da der Faktor (2.3) positiv ist, folgt aus (2.4), dass u sich monoton dem Wert a/b nähert. Daher existieren reelle Zahlen u_{\min}, u_{\max} mit

$$0 < u_{\min} \leq u(t) \leq u_{\max} \text{ für alle } t \geq 0 .$$

Ferner gilt

$$u(t) \rightarrow \frac{a}{b} \text{ oder } v(t) \rightarrow \infty \text{ für } t \rightarrow \infty .$$

Entsprechend ergibt sich aus (2.5) die Monotonie von v in Abhängigkeit vom Vorzeichen des Faktors $\alpha c - b$:

Ist $\alpha c < b$, so ist v streng monoton fallend, und wegen

$$h\left(\frac{u(t)}{1 + \alpha v(t)}, 1\right) \geq h\left(\frac{u_{\min}}{1 + \alpha v(0)}, 1\right)$$

folgt

$$v(t) \rightarrow 0, u(t) \rightarrow \frac{a}{b} \text{ für } t \rightarrow \infty$$

und daher wegen der Beschränktheit von $y(t)$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

Ist $\alpha c > b$, so ist v streng monoton wachsend, und wegen

$$h\left(\frac{u(t)}{1 + \alpha v(t)}, 1\right) v(t) \geq h\left(\frac{u_{\min} v(0)}{1 + \alpha v(0)}, v(0)\right)$$

folgt

$$v(t) \rightarrow \infty \text{ für } t \rightarrow \infty$$

und daher wegen der Beschränktheit von $z(t)$ und $u(t)$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0 .$$

Die Differentialgleichung für z in (2.2) lautet nun

$$\dot{z} = \alpha c h\left(\frac{u}{1 + \alpha v}, 1\right) z - m(x + y + z) z ,$$

und der mit h gebildete positive Faktor darin wird wegen $v(t) \rightarrow \infty$ mit wachsendem t beliebig klein, weshalb auch hier

$$\lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

2.2.3 Das zentrale Ergebnis

Zum gleichen Ergebnis gelangt man auch, wenn einer der drei Anfangswerte $x(0)$, $y(0)$ oder $z(0)$ verschwindet. Es gilt somit

Satz 2.2.2 *Ist $\alpha c \neq b$, so gilt für jede Lösung (x, y, z) von (2.2) mit nicht negativen Anfangswerten*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

Außer in dem unwahrscheinlichen (und störungsanfälligen) Fall, dass die geringere Präferenz der Männchen für die Amazonas deren höhere Reproduktivität gerade ausgleicht, sterben also die Amazonas langfristig aus

Die Gründe dafür und die Auswirkungen auf die sexuell sich fortpflanzende Spezies sind verschieden: Im Fall $\alpha c > b$ dominieren die Amazonas die Gesamtpopulation derart, dass die sexuelle Spezies ausstirbt, womit aber auch den Amazonas die Lebensgrundlage entzogen ist. Im Fall $\alpha c < b$ sterben die Amazonas auf "direkterem" Wege durch Verdrängung aus, ohne dass davon die sexuelle Spezies betroffen ist. Deren Überleben hängt nur von ihrer Fähigkeit ab, ohne Amazonas am Leben zu bleiben. Nur im Fall $\alpha c = b$ ist eine Koexistenz beider Arten möglich.

2.2.4 Weitere Ergebnisse zum Langzeitverhalten

Im Einzelnen gilt (ohne Beweis):

Satz 2.2.3 *Sei (x, y, z) eine Lösung von (2.2) mit nicht negativen Anfangswerten x_0 , y_0 und z_0 . Ist dann*

$$m(0) \geq h(a, b) \text{ oder } \alpha c > b \text{ oder } x_0 = 0 \text{ oder } y_0 = 0 ,$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

Satz 2.2.4 *Sei (x, y, z) eine Lösung von (2.2) mit nicht negativen Anfangswerten x_0 , y_0 und z_0 . Sei*

$$m(0) < h(a, b) , x_0 > 0 , y_0 > 0 ,$$

und

$$\alpha c < b \text{ oder } z_0 = 0 .$$

Sei S_∞ die eindeutige bestimmte positive Zahl mit $m(S_\infty) = h(a, b)$. Dann ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a S_\infty}{a + b} , \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{b S_\infty}{a + b} , \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

Satz 2.2.5 Sei (x, y, z) eine Lösung von (2.2) mit positiven Anfangswerten x_0, y_0 und z_0 . Sei $v_0 := z_0/y_0$. Sei $\alpha c = b$. Ist dann

$$m(0) \geq h\left(\frac{a}{1 + \alpha v_0}, b\right),$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0.$$

Ist dagegen

$$m(0) < h\left(\frac{a}{1 + \alpha v_0}, b\right),$$

und ist S_∞ die eindeutig bestimmte positive Zahl mit

$$m(S_\infty) = h\left(\frac{a}{1 + \alpha v_0}, b\right),$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a S_\infty}{a + b(1 + v_0)}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{b S_\infty}{a + b(1 + v_0)}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = \frac{b v_0 S_\infty}{a + b(1 + v_0)}.$$

3 Eine Hypothese zur Systemstabilisierung

3.1 Auf der Suche nach Asymmetrien

Das hier analysierte Modell (2.2) beschreibt genau genommen eine Situation, in der die Weibchen und die Amazonen sich hinsichtlich des Paarungsverhaltens nicht unterscheiden und auch die Männchen bei der Partnerwahl, von einer generellen Präferenz für die eigenen Weibchen einmal abgesehen, keine Unterschiede zwischen der eigenen und der fremden Art machen. Diese Symmetrie in den Paarbeziehungen führt wegen der gleichzeitigen Asymmetrie bei der Reproduktivität dazu, dass die Amazonen und im Hauptfall auch die sexuell sich fortpflanzende Art aussterben.

Diese Eigenschaft des Modells widerspricht nun aber der Empirie, die Koexistenz der beiden Arten erwarten lässt. Gesucht ist daher nach einer weiteren Asymmetrie, die zur Stabilität des Systems führt.

3.1.1 Unterschiede in den Außenbeziehungen

Da es sich hier um die Konkurrenz zweier Arten handelt, besteht eine Möglichkeit darin, solche Mechanismen in die Betrachtung einzubeziehen, die bekanntlich bei Konkurrenzmodellen die Koexistenz sichern. Das setzt voraus, wesentliche Außenbeziehungen zu berücksichtigen, wie etwa Nahrungsressourcen oder Räuber. Vorausgesetzt werden muss dann auch, dass sich die beiden Arten in diesen Beziehungen wesentlich unterscheiden. Koexistenz ließe sich dann sichern, wenn die beiden Arten verschiedene Nischen besetzen, etwa

- wegen verschiedener Hauptnahrungsmittel, so dass die innerspezifische Konkurrenz größer wird als die interspezifische, was im hier betrachteten System nicht zutrifft (SCHLUPP 2000),
- wegen unterschiedlicher Reaktionen auf Mangel- und Überflusssituationen, was bei einem ständigen Wechsel derselben ebenfalls zur Koexistenz führen kann,
- wegen unterschiedlicher Fähigkeiten, bestimmten Räubern auszuweichen.

Im letzten Fall würde sogar eine einzige Räuberspezies genügen, dem die Amazonen leichter zur Beute werden als die zweigeschlechtliche Art. Jene würden dann von außen in ihrem Wachstum gebremst und damit Raum für diese lassen.

Alle hier genannten Punkte betreffen im Modell (2.2) den für alle Populationen gleich gewählten Mortalitätsterm. Ohne empirische Hinweise auf tatsächliche Unterschiede hat es aber wenig Sinn, Hypothesen zu entwickeln, die daran etwas ändern.

3.1.2 Unterschiede im Paarungs- und Sozialverhalten

Das in 1.1.2 hinsichtlich seines populationsgenetischen Sinns problematisierte Verhalten der Weibchen ist in das Modell (2.2) in keiner Weise einbezogen worden. Für die Populationsdynamik spielt es aber auch nur dann eine Rolle, wenn es eine Wirkung auf die Anzahl der Paarungen hat und wenn diese sich für Weibchen und Amazonen unterschiedlich darstellt. Ob und in welcher Weise das der Fall ist, ist nicht ganz klar.

Untersuchungen von SCHLUPP / RYAN 1996 weisen darauf hin, dass weitere Unterschiede zwischen den Weibchen des Breitflossenkärpflings und den Amazonenkärpflingen hinsichtlich der Bereitschaft besteht, sich Gruppen der jeweils anderen anzuschließen. Sie ist bei den Amazonenkärpflingen etwas geringer ausgeprägt. Gedeutet wird dieser Sachverhalt durch eine höhere Aggression der Weibchen den Amazonen gegenüber als umgekehrt.

3.1.3 Bedingungen für Stabilität und Instabilität des Systems

Das Modell (2.2) ist im Hauptfall $\alpha c > b$ deswegen instabil, weil die Amazonen durchgängig eine höhere Reproduktionsrate haben und deshalb unabhängig vom Bestand stärker wachsen. Um Stabilität zu erreichen, müsste sich dieses Verhältnis für sehr kleine Anteile der sexuellen Spezies umkehren, ihre Reproduktionsrate müsste dann größer werden als die der Amazonen.

Das heißt, dass etwa in einem Schwarm mit 2 Männchen, 2 Weibchen und 96 Amazonen die Paarung zwischen den Mitgliedern der zweigeschlechtlichen Spezies tatsächlich erfolgt, während die Amazonen nur noch zum geringen Teil einen Partner finden.

Die Parameter b und c hängen von der jeweiligen Anzahl weiblicher Nachkommen befruchteter Weibchen und von ihrer Mortalität im juvenilen Stadium ab. Dagegen ist α ein Parameter des Paarungsverhaltens. Er wird im Folgenden als *relative Paarungshäufigkeit* bezeichnet und lässt sich folgendermaßen deuten (vgl. STENSETH / KIRKENDALL / MORAN 1985):

Befinden sich in einem Schwarm y Weibchen und z Amazonen und finden im Laufe etwa eines Tages p Paarungen mit Weibchen und q Paarungen mit Amazonen statt, so ist (an diesem Tag)

$$\alpha = \frac{q/p}{z/y} = \frac{q/z}{p/y} = \frac{q y}{p z} .$$

Bei einer vollständigen Durchmischung des Schwarms und gleicher Wahrscheinlichkeit für alle möglichen Paarungen wäre $\alpha = 1$. Für eine Verringerung von α kann es verschiedene Gründe geben:

- **Paarungsverhalten der Männchen:** Ziehen die Männchen die eigenen Weibchen den Amazonen vor, so wird $\alpha < 1$.
- **Paarungsverhalten der Weibchen:** Bieten sich die Weibchen den Männchen in stärkerem Maße zur Paarung an, als es die Amazonen tun, so wird $\alpha < 1$.
- **Häufigkeit des Aufeinandertreffens:** Treffen Männchen mit höherer Wahrscheinlichkeit auf eigene Weibchen (z.B. Schwestern) als auf Amazonen, so wird, bei gleicher Paarungswahrscheinlichkeit im Falle eines Aufeinandertreffens, $\alpha < 1$.

3.1.4 Eine systemstabilisierende Annahme

Die zur Stabilisierung des Systems entscheidende, hier getroffene Annahme ist nun die folgende: *Die relative Paarungshäufigkeit α ist eine streng monoton fallende Funktion des Größenverhältnisses z/y der beiden weiblichen Populationen.* Je größer also der Anteil der Amazonen ist, desto attraktiver werden die eigenen Weibchen für die Männchen:

$$\alpha : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R} \text{ stetig und streng monoton fallend, } \alpha(v) > 0 \text{ für alle } v \geq 0 .$$

3.2 Ein Modell mit frequenzabhängigem Paarungsverhalten

Betrachtet wird also das Modell (2.2), jetzt aber nicht mehr mit konstantem α , sondern unter der in 3.1.4 gemachten Annahme:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a h(x, y + \alpha(z/y)z) \frac{y}{y + \alpha(z/y)z} - m(x + y + z) x \\ \dot{y} &= b h(x, y + \alpha(z/y)z) \frac{y}{y + \alpha(z/y)z} - m(x + y + z) y \\ \dot{z} &= c h(x, y + \alpha(z/y)z) \frac{\alpha(z/y)z}{y + \alpha(z/y)z} - m(x + y + z) z \end{aligned} \quad (3.1)$$

Mit den gleichen Mitteln, die schon für (2.2) benutzt wurden, lässt sich auch für (3.1) die Beschränktheit sowie die globale Existenz und Eindeutigkeit der Lösungen zeigen. Ferner ergeben sich für die Größenverhältnisse

$$u = \frac{x}{y} \text{ und } v = \frac{z}{y}$$

der Populationen die Differentialgleichungen

$$\dot{u} = h\left(\frac{u}{1 + \alpha(v)v}, 1\right) (a - b u) \quad (3.2)$$

$$\dot{v} = (\alpha(v)c - b) h\left(\frac{u}{1 + \alpha(v)v}, 1\right) v \quad (3.3)$$

Im Falle

$$\alpha(v) > \frac{b}{c} \text{ für alle } v \geq 0 \text{ oder } \alpha(v) \leq \frac{b}{c} \text{ für alle } v \geq 0$$

kommen die gleichen Ergebnisse wie für (2.2) heraus. Etwas Neues ergibt sich dagegen, falls

$$\alpha(0) > \frac{b}{c} \text{ und } \alpha_\infty := \lim_{v \rightarrow \infty} \alpha(v) < \frac{b}{c} .$$

In diesem Falle existiert ein eindeutig bestimmtes $\bar{v} > 0$ mit

$$\alpha(\bar{v}) = \frac{b}{c} ,$$

und aus (3.3) folgt, dass sich v monoton dem Wert \bar{v} nähert. Zusammen mit dem bereits oben analysierten Verhalten von u ergibt sich

$$u(t) \rightarrow \frac{a}{b} , v(t) \rightarrow \bar{v} \text{ für } t \rightarrow \infty .$$

Das heißt also, dass die drei Populationen langfristig gegen feste Größenverhältnisse tendieren. Ob sie aussterben oder zusammen überleben, hängt dann nur noch vom Verhältnis von Mortalitäts- und Reproduktionsrate ab.

Satz 3.2.1 *Es bezeichne*

$$\alpha_\infty := \lim_{v \rightarrow \infty} \alpha(v) .$$

Sei (x, y, z) eine Lösung von (2.2) mit positiven Anfangswerten x_0, y_0 und z_0 .

1. *Ist*

$$m(0) \geq h(a, b) \text{ oder } \alpha_\infty c \geq b ,$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

2. *Ist*

$$m(0) < h(a, b) \text{ und } \alpha(0)c \leq b ,$$

und ist dann S_∞ die eindeutige bestimmte positive Zahl mit $m(S_\infty) = h(a, b)$, so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a S_\infty}{a + b} , \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{b S_\infty}{a + b} , \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0 .$$

3. Sei

$$\alpha(0)c > b > \alpha_\infty c$$

und \bar{v} der eindeutig bestimmte positive Wert mit $\alpha(\bar{v})c = b$.

Ist dann

$$m(0) \geq h\left(\frac{a}{1 + (b/c)\bar{v}}, b\right),$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0.$$

Ist dagegen

$$m(0) < h\left(\frac{a}{1 + (b/c)\bar{v}}, b\right),$$

und ist S_∞ die eindeutig bestimmte positive Zahl mit

$$m(S_\infty) = h\left(\frac{a}{1 + (b/c)\bar{v}}, b\right),$$

so ist

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a S_\infty}{a + b(1 + \bar{v})}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{b S_\infty}{a + b(1 + \bar{v})}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = \frac{b \bar{v} S_\infty}{a + b(1 + \bar{v})}.$$

3.2.1 Eine Abschwächung der Voraussetzungen

Geht man davon aus, dass die Mortalitätsrate $m(0)$ für kleine Populationen niedriger ist als die Reproduktionsrate, so lautet die entscheidende Voraussetzung für Koexistenz

$$\alpha(0) > \frac{b}{c} > \alpha_\infty.$$

Die außerdem angenommene strenge Monotonie von α ist dagegen nicht wesentlich, sie sorgt nur für die Eindeutigkeit von \bar{v} . Ohne diese Monotonieannahme gibt es eventuell mehrere Werte $\bar{v} > 0$, für die

$$\alpha(\bar{v}) = \frac{b}{c},$$

was nichts daran ändert, dass $v(t)$ gegen einen von ihnen konvergiert. Welcher es ist, hängt von den Anfangswerten ab.

4 Zusammenfassung

Ich habe hier ausschließlich das Problem der *populationsdynamischen Stabilität* des Amazonen-Wirt-Systems untersucht und dabei vorausgesetzt, dass die Amazonen sich hinsichtlich externer Beziehungen (Nahrung, Räuber u. a.) von ihrer Wirtspopulation nicht unterscheiden.

Der für die Systemstabilität entscheidende Parameter ist unter dieser Annahme die relative Paarungshäufigkeit. Ist sie konstant, also unabhängig vom Verhältnis der Größen

der beiden weiblichen Populationen, so ist das System instabil, zumindest die Amazonenpopulation stirbt aus, und im "Hauptfall", wenn bekannte Daten zu Grunde gelegt werden, tut es auch die Wirtspopulation.

Systemstabilität lässt sich erreichen, wenn die relative Paarungshäufigkeit eine Funktion des Größenverhältnisses der weiblichen Populationen ist. Die Koexistenz ist dann gesichert, wenn die Präferenz der Männchen oder das Paarungsverhalten der Weibchen dazu führen, dass die Reproduktionsrate einer weiblichen Position in extremer Minderheit höher ist als die der anderen. Ob das tatsächlich der Fall ist, ist damit natürlich nicht gesagt, sondern wäre empirisch zu untersuchen.

Kritisch scheint das nur für die sexuell sich fortpflanzenden Weibchen zu sein. Eine einzelne Amazone, die sich einem aus ungefähr gleich vielen Männchen und Weibchen der sexuellen Art bestehenden Schwarm zugesellt, dürfte kein Problem haben, ihre Nachkommen dort zu etablieren, da bei gleicher Anzahl von Weibchen und Männchen letztere nicht "voll ausgelastet" sind, so dass sich letztlich die höhere Anzahl weiblicher Nachkommen der Amazonen durchsetzen wird. Zu untersuchen ist dagegen, ob in einem fast nur aus Amazonen bestehenden Schwarm die wenigen sexuellen Weibchen eine deutlich höhere Paarungsfrequenz haben als im Mittel die Amazonen.

Literatur

- I. SCHLUPP: *Stabilität des Paarungssystems des eingeschlechtlichen Amazonenkärpflings (Poecilia formosa)*, Forschungsbericht zur kumulativen Habilitation, Universität Hamburg, Fachbereich Biologie, 1999
- I. SCHLUPP: *Persönliche Mitteilung*, 2000
- I. SCHLUPP, C. MARLER, M. J. RYAN: *Benefit to male sailfin mollies of mating with heterospecific females*, Science 263, 373 - 374, 1994
- I. SCHLUPP, M. J. RYAN: *Mixed-species shoals and the maintenance of a sexual-asexual mating system in mollies*, Anim. Behav. 52, 885 - 890, 1996
- N. C. STENSETH, L. R. KIRKENDALL, N. MORAN: *On the evolution of pseudogamy*, Evolution 39, 294 - 307, 1985