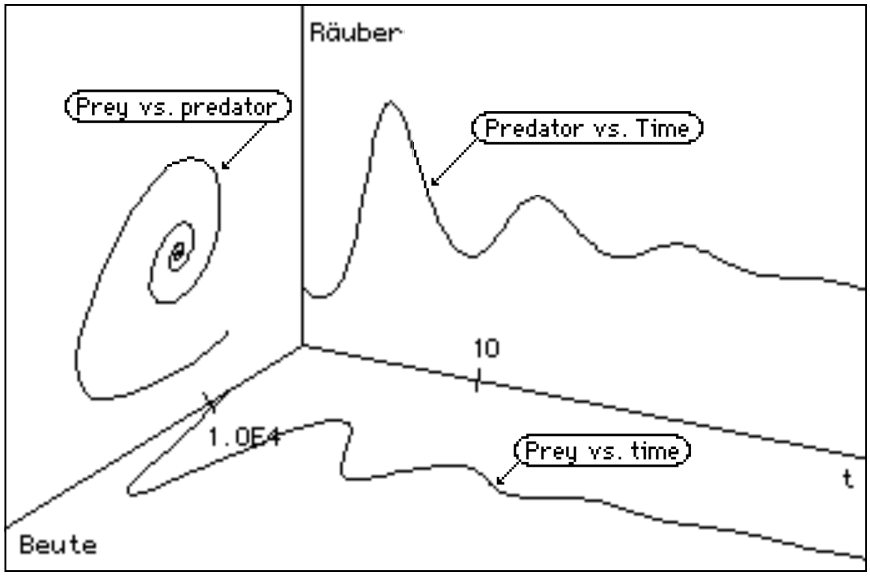
SYSTEMÖKOLOGIE ETHZ
SYSTEMS ECOLOGY ETHZ

Bericht / Report Nr. 2

Unterrichtsprogramm «Stabilität»

A. Fischlin und M. Ulrich



März / March 2010 *(2. korrigierte Auflage/ 2nd. corrected edition)*

Eidgenössische Technische Hochschule Zürich ETHZ
Swiss Federal Institute of Technology Zurich
Departement für Umweltnaturwissenschaften / Department of Environmental Sciences
Institut für Terrestrische Ökologie / Institute of Terrestrial Ecology

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

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

Adresse der Autoren / Address of the authors:

Dr. A. Fischlin
Systemökologie ETH Zürich
Institut für Terrestrische Ökologie
Grabenstrasse 3
CH-8952 Schlieren/Zürich
SWITZERLAND

e-mail: fischlin@ito.umnw.ethz.ch

Dr. M. Ulrich
Institut für Gewässerschutz und Wassertechnologie
ETH Zürich
EAWAG
CH-8600 Dübendorf
SWITZERLAND

2. korrigierte Auflage / 2nd corrected edition

Zitierempfehlung / Cite as: FISCHLIN, A. & ULRICH, M., 2010. Unterrichtsprogramm «Stabilität». Terrestrial Systems Ecology, Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich, Zurich, Switzerland. Systems Ecology Report No. **2**, 2nd. corrected edition: 20pp. doi: 10.3929/ethz-b-000729486

© 1990 / 2010 Authors and Terrestrial Systems Ecology ETH Zürich

Ursprüngliche Auflage von 1990 / Original edition from 1990. doi: 10.3929/ethz-a-004271266

An English translation is available as: FISCHLIN, A. & ULRICH, M., 2025. Courseware «Stability». Terrestrial Systems Ecology, Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich, Zurich, Switzerland. Systems Ecology Report No. **35**: 20pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728562

Das zugehörige Unterrichtsprogramm ist erhältlich bei / The corresponding learning program is available at:

www.sysecol.ethz.ch/education/courseware/courseware-downloads.html#stability

© 1990 / 2010 Authors and Terrestrial Systems Ecology ETH Zürich

Unterrichtsprogramm "Stabilität"

A. Fischlin ‡ und M. Ulrich €

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

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

1. Einleitung

Das Lernprogramm "Stabilität" erlaubt es, sich grundlegend mit dem Begriff Stabilität, insbesondere der Stabilität biologischer und ökologischer Systeme, auseindanderzusetzen.

1.1 Thema und Zweck des Programmes

Der Begriff der Stabilität spielt im Bereich der Biologie, insbesondere der Populationsökologie, eine wichtige Rolle, da vielen lebenden Systemen eine Fähigkeit zur Selbstregulation zugesprochen wird. Das Lernprogramm "Stabilität" bezweckt, ein genaues Verständnis des Begriffes Stabilität und der damit verknüpften Systemeigenschaften zu vermitteln. Hierzu dienen die folgenden Eigenschaften dieses Unterrichtprogrammes: Das Verhalten dreier verschiedener Räuber-Beute Modelle, je mit anderen Stabilitätseigenschaften, kann simuliert werden. Alle Randbedingungen der Simulation können durch den Benutzer interaktiv, über Menübefehle, jederzeit gewählt oder verändert werden. Insbesondere kann das Modellsystem Störungen von wählbarem Ausmass ausgesetzt werden, um das Stabilitätsverhalten nicht bloss bei Anfangswertvariation, sondern auch unter kontinuierlichen Störeinflüssen untersuchen zu können. Die Ausgabe des Systemverhaltens (Simulationsresultate) erfolgt graphisch in einer besonderen, zu der Fragestellung passenden drei-dimensionalen Darstellung auf dem Bildschirm.

Alle drei Räuber-Beute Modelle weisen eine singuläre Gleichgewichtslage auf. Von Modell zu Modell unterscheidet sich diese in ihren Stabilitätseigenschaften: Wirbelpunkt, Strudelpunkt und instabile Singularität. Anhand der Simulationen, die sich mit den drei vorgegebenen Modellsystemen durchführen lassen, soll der Studierende nun das Stabilitätsverhalten dieser Systeme experimentell untersuchen. Hierzu können die Anfangswerte des Zustandsvektors oder das Ausmass und die Häufigkeit der Störeinflüsse variiert werden (Die Modelle sind fest vorgegeben, d.h. insbesondere Modellparameter können nicht verändert werden). Um auch mögliche Einflüsse der numerischen Integration auf das korrekte Erkennen von Stabilitätseigenschaften anhand von Simulationsstudien demonstrieren zu können, erlaubt das Unterrichtsprogramm "Stabilität", verschiedene numerische Integrationsmethoden zu verwenden. Die Bedeutung der Genauigkeit und Effizienz verschiedener Integrationsalgorithmen kann hiermit besonders deutlich aufgezeigt werden.

1.2 Lernziel

Erkennen der verschiedenen Stabilitätseigenschaften einfacher Modellsysteme. Insbesondere sollen die Begriffe asymptotisch stabile, neutral-stabile und instabile Gleichgewichtslage unterschieden und einzelnen Gleichungssystemen zugeordnet werden können.

1.3 Systemvoraussetzungen (Hard- und Software)

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

Macintosh vorhandenen Systemsoftware (Standardzeichensätze) keine weitere Spezialsoftware. Ein Drucker (ImageWriter I od. II oder LaserWriter) ist von Vorteil, um bestimmte Simulationsläufe auf Papier festhalten zu können; das Lernziel kann jedoch problemlos auch ohne Druckausgabemöglichkeit erreicht werden.

2. Theorie

2.1 Allgemeines

Es gibt verschiedene Stabilitätsbegriffe. Von besonderem Interesse sind die Stabilitätseigenschaften von Gleichgewichtslagen nichtlinearer, zeit-invarianter Systeme, d.h. Systeme der Form: $\underline{x}(k+1) = \underline{f}(\underline{x}(k))$ oder $\underline{dx}(t)/dt = \underline{f}(\underline{x}(t))$. Beispielsweise lässt sich die Stabilität der Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ nach Ljapunov für die aufgeführte Klasse von Systemen wie folgt definieren: Gegeben sei das Gebiet $G(\underline{x}°,R)$ im Zustandsraum. In dessen Zentrum befindet sich die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$. G umfasst alle Systemzustände mit der Euklidischen Distanz ∂ von $\underline{x}°$, so dass gilt $\partial \leq R$. Eine anschauliche, geometrische Deutung dieses Sachverhaltes für Systeme zweiter Ordnung zeigt Fig. 1: Der Zustandsraum entspricht in diesem Spezialfall gleich der Zeichenebene.

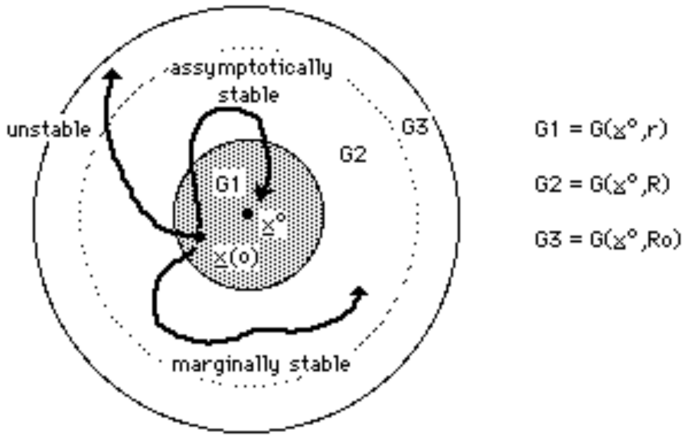


Fig. 1: Geometrische Veranschaulichung von Stabilitätsbegriffen für den Spezialfall eines Systemes zweiter Ordnung: a) $\underline{x}°$ asymptotisch stabil (asymptotically stable), die Trajektorien führen auf die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ zurück; b) $\underline{x}°$ neutral stabil (marginally stable), Trajektorien führen nicht mehr auf die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ zurück, obwohl $\underline{x}°$ stabil nach Ljapunov ist; c) $\underline{x}°$ instabil (unstable), die Trajektorien führen von der Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ weg.

Eine Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ ist nach **Ljapunov stabil**, wenn die folgenden Bedingungen durch das Systemverhalten erfüllt werden: Es gibt mindestens ein $Ro > 0$ derart, dass für jedes $R < Ro$ es ein r zwischen 0 und R gibt, so dass alle nachfolgenden Systemzustände $\underline{x}(k)$ oder $\underline{x}(t)$ innerhalb des Gebietes $G(\underline{x}°,R)$ bleiben, wenn auch der Anfangszustand $\underline{x}(0)$ innerhalb von $G(\underline{x}°,r)$ liegt. Weniger formal ausgedrückt: Befindet sich der Anfangszustand $\underline{x}(0)$ in der Nähe einer stabilen Gleichgewichtslage $\underline{x}°$, so bleiben nachfolgende Systemzustände in der Nähe von $\underline{x}°$. $\underline{x}°$ heisst **asymptotisch stabil**, wenn es zusätzlich ein *R* gibt, so dass wann immer $\underline{x}(0)$ innerhalb von $G(\underline{x}°,R)$ liegt, der Zustand $\underline{x}(k)$ respektive $\underline{x}(t)$ mit anwachsender Zeit k (resp. t) gegen die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ strebt. **Neutral stabil** ist die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ genau dann, falls $\underline{x}°$ zwar stabil nach Ljupunov, jedoch nicht asymptotisch stabil ist. **Instabil** ist $\underline{x}°$ dann, falls diese Gleichgewichtslage nicht stabil nach Ljapunov ist, d.h. es gibt einen Anfangszustand $\underline{x}(0)$ innerhalb des Gebietes $G(\underline{x}°,r)$ so dass mindestens ein nachfolgender Systemzustand $\underline{x}(k)$ oder $\underline{x}(t)$ mit $k > 0$ resp. $t > 0$ ausserhalb des Gebietes $G(\underline{x}°,R)$ zu liegen kommt $(0 > r > R)$. Asymptotisch stabil impliziert immer stabil nach Ljapunov, aber nicht umgekehrt. Eine asymptotisch stabile Singularität (punktförmige Gleichgewichtslage) heisst ein **Strudelpunkt**. Ihn umgeben Trajektorien, die alle asymptotisch auf ihn zurückführen. Neutral stabil stellt den Grenzwertfall zwischen asymptotisch stabil und instabil dar. Man spricht dann von einem **Wirbelpunkt**. Er ist umgeben von einer Vielzahl von geschlossenen Trajektorien, die nicht mehr auf die eigentliche Singularität zurück, sondern von ihr weg führen. Beispielsweise ein Sattelpunkt stellt eine instabile Singularität dar.

Bei der Stabilitätsanalyse eines Modellsystemes geht man am zweckmässigsten so vor, dass zuerst die allfällig vorhandenen Gleichgewichtslagen identifiziert werden. Eine Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ entspricht einem Systemzustand, in dem das System keine Veränderungen mehr aufweist. Das bedeutet, dass alle Differenzen des in kanonischer Form gegebenen Differenzengleichungssystemes respektive alle Ableitungen des Ableitungsvektors des in kanonischer Form gegebenen Differentialgleichungssystems gleich Null sind. Durch mathematische Umformungen kann nun für jede einzelne Zustandsvariable bestimmt werden, welche Funktion diese Bedingung erfüllt. Die gemeinsamen Schnittpunkte all dieser Funktionen stellen Gleichgewichtslagen dar. Z.B. enthält das positive Differentialgleichungssystem

$$dx_1/dt = a\,x_1 - b\,x_1^2 - c\,x_1x_2$$
$$dx_2/dt = c'\,x_1x_2 - d\,x_2$$

wobei a>0 b>0 c>0 c'>0 d>0 sowie $\underline{x}$>0 (System positiv)

die folgenden zwei singulären Gleichgewichtslagen: Mit $dx_1/dt = 0$ ergibt sich $x_1 = 0$ (Triviallösung Ordinate) und $0 = a - b\,x_1 - c\,x_2$ bzw. $x_2 = -b/c\,x_1 + a/c$, im zweidimensionalen Zustandsraum x_2 vs. x_1 eine Gerade mit negativer Steigung -b/c und dem Achsenabschnitt a/c, der entlang sich x_1 nicht mehr ändert (Fig. 2). Aus $dx_2/dt = 0$ ==> $x_2 = 0$ (Triviallösung Abszisse) und $0 = c'\,x_1x_2 - d\,x_2$ bzw. $x_1 = d/c'$ folgt im zweidimensionalen Zustandsraum eine senkrechte Gerade, der entlang sich x_2 nicht mehr ändert. Die Schnittpunkte dieser Funktionen entsprechen den gesuchten Gleichgewichtslagen: der Triviallösung im Nullpunkt [0,0] und der nichttrivialen Gleichgewichtslage $\underline{x}° = [d/c', a/c - bd/cc']$ (Fig. 2).

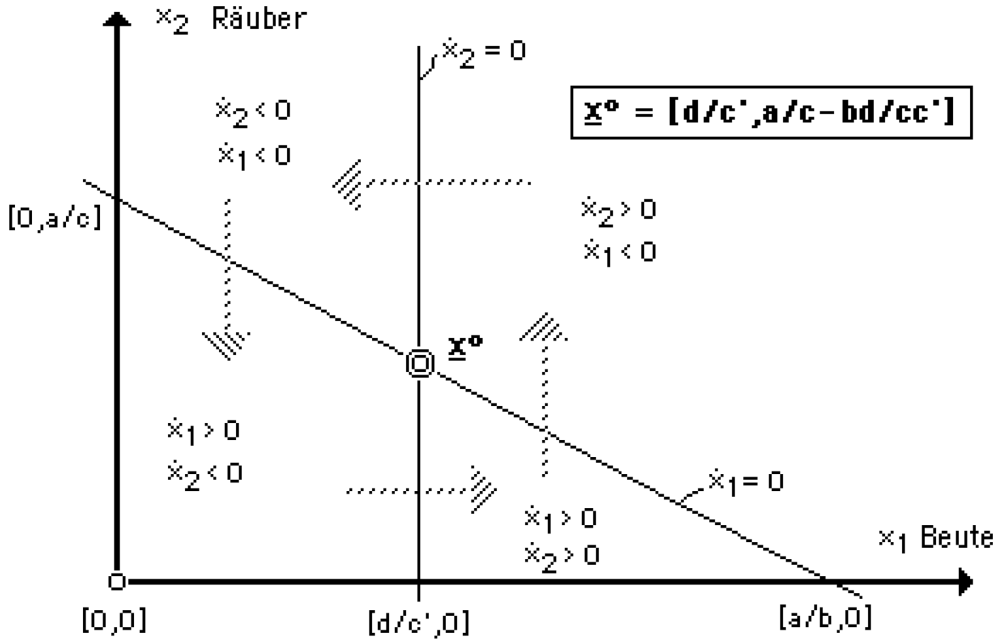


Fig. 2: Gleichgewichtslagen im Zustandsraum eines nichtlinearen Differential- gleichungssystemes zweiter Ordnung (Lotka-Volterra Räuber-Beute Modell).

In einem zweiten Schritt wird nun untersucht, welche Eigenschaften die Ableitungen dx_1/dt resp. dx_2/dt in den Gebieten aufweisen, die durch die gefundenen Funktionen ($dx_1/dt = 0$ resp. $dx_2/dt = 0$) im Zustandsraum entstehen. Dies kann beispielsweise durch das Hinzufügen resp. Abziehen einer beliebig kleinen Zahl h von der unabhängigen Zustandsvariablen in den ermittelten Funktionen $dx_1/dt = 0$ resp. $dx_2/dt = 0$ erfolgen. So ist $x_2 + h = -b/c\,x_1 + a/c + h$, anstelle von x_2 in dx_1/dt eingesetzt: $dx_1/dt = - cx_1h < 0$ für $h > 0$ und $dx_1/dt > 0$ für $h < 0$. Analog ergibt sich aus $x_1 + h = d/c' + h$, anstelle von x_1 in dx_2/dt eingesetzt: $dx_2/dt = hc'x_2 > 0$ für $h > 0$ und $dx_2/dt < 0$ für $h < 0$. In Fig. 2 sind alle 4 entstehenden Gebiete mit den zugehörigen Eigenschaften der beiden Ableitungen dx_1/dt resp. dx_2/dt aufgeführt. Diese Informationen erlauben es nun, eine erste Abschätzung des Verlaufes der Trajektorien im Zustandsraum vorzunehmen (Fig. 2, graue Pfeile).

In einem dritten Schritt werden die Stabilitätseigenschaften der ermittelten Gleichgewichtslagen untersucht. Eine mächtige Methode, um diese Eigenschaften genau untersuchen zu können ist die **erste Methode von Ljapunov**.

Hierbei wird das nichtlineare System an der Gleichgewichtslage linearisiert, um dann anstelle des nichtlinearen die Stabilitätseigenschaften des linearen Systemes zu untersuchen. In vielen Fällen ist es möglich, Rückschlüsse auf die Stabilitätseigenschaften der Gleichgewichtslage des nichtlinearen Systemes ziehen zu können. Bei der ersten Methode von Liapunov wird folgendermassen vorgegangen: Zuerst wird die Jacobi-Matrix J an der Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ für das System n-ter Ordnung, das in der Form $\underline{x}(k+1) = \underline{f}(\underline{x}(k))$ bzw. $\underline{dx}(t)/dt = \underline{f}(\underline{x}(t))$ gegeben ist, folgendermassen bestimmt: Jede Funktion des Funktionenvektors $\underline{f}$ wird partiell nach den Zustandsvariablen abgeleitet und die Werte der stationären Lösung (Gleichgewichtslage) $\underline{x}°$ werden für die verbleibenden Zustandsvariablen eingesetzt.

$$J = \begin{pmatrix} \partial f_1/\partial x_1 & \partial f_1/\partial x_2 & \dots & \partial f_1/\partial x_n \\ \partial f_2/\partial x_1 & \partial f_2/\partial x_2 & \dots & \partial f_2/\partial x_n \\ \partial f_3/\partial x_1 & \partial f_3/\partial x_2 & \dots & \partial f_3/\partial x_n \\ \dots & & & \\ \partial f_n/\partial x_1 & \partial f_n/\partial x_2 & \dots & \partial f_n/\partial x_n \end{pmatrix}$$

Diese Matrix ist die Systemmatrix des linearisierten Systemes an der Gleichgewichtslage Sie bestimmt die Dynamik genügend kleiner Abweichungen $\underline{\varepsilon}$ des Systemzustandes von der Gleichgewichtslage (erster Term einer Taylorreihenexpansion):

$$\underline{x}(k) \approx \underline{x}° + \underline{\varepsilon}(k) \qquad \text{bzw.} \qquad \underline{x}(t) \approx \underline{x}° + \underline{\varepsilon}(t)$$

Dieser Zusammenhang zeigt, dass die Stabilitätseigenschaften des folgenden linearen Systemes für die Abschätzung der Eigenschaften der Gleichgewichtslage des nichtlinearen Systemes beigezogen werden können:

$$\underline{\varepsilon}(k+1) = J\,\underline{\varepsilon}(k) \qquad \text{bzw.} \qquad d\underline{\varepsilon}(t)/dt = J\,\underline{\varepsilon}(t)$$

Im zeitdiskreten Fall gilt, dass alle Eigenwerte der Jacobi-Matrix J an der Stelle $\underline{x}°$ einen Betrag < 1 haben müssen bzw. im zeitkontinuierlichen Fall, dass alle Eigenwerte einen negativen Realteil haben müssen, damit die Gleichgewichtslage asymptotisch stabil ist. Hat im zeitdiskreten Fall mindestens ein Eigenwert der Jacobi-Matrix J an der Stelle $\underline{x}°$ einen Betrag > 1 bzw. gibt es im zeitkontinuierlichen Fall mindestens einen Eigenwert mit positivem Realteil, so ist die Gleichgewichtslage instabil. Einen eindeutigen Schluss von den Eigenschaften des linearisierten Systemes auf das nichtlineare sind in den Grenzfällen (Betrag Eigenwert = 1 bzw. Realteil = 0) nicht mehr möglich. Hierzu müssen dann weitere Terme der Taylorreihenexpansion beigezogen werden, um eine Bestimmung der Stabilitätseigenschaften vornehmen zu können. Mit Sicherheit gelten die Stabilitätseigenschaften des linearisierten Systemes nur in unmittelbarer Nähe der Gleichgewichtslage. Um die Grösse eines Stabilitätsbereiches $G(\underline{x}°,R)$, der die Gleichgewichtslage $\underline{x}°$ umgibt, bestimmen zu können, sind noch weitere Schritte notwendig, auf deren Erläuterung hier jedoch verzichtet wird.

2.2 Spezielles zur Übung

Das Stabilitätsverhalten von naturnahen, ökologischen Systemen ist bis heute lediglich in wenigen Fällen eingehend untersucht worden. Eine spektakuläre Untersuchung stellt diejenige von Embree (1966) in Nova Scotia, Kanada, dar. Hierbei wurden zur Bekämpfung des Frostspanners *Operophtera brumata* L., der in ostkanadischen Obstanlagen Schäden verursachte, Schlupfwespen der Arten *Cyzenis albicans* und *Agrypon flaveolatum* eingeführt. Diese Parasitoide bewirkten, dass nach einer Phase des transienten Verhaltens, bei dem die Schädlingspopulation zusammenbrach, nun seit zwei Jahrzehnten die Schädlingsdichten auf einem niedrigen Populationsniveau relativ konstant geblieben sind (Fig. 3). Nach der anfänglichen Störung hat sich die Trajektorie allmählich auf die neue Gleichgewichtslage eingependelt. Das Phasenporträt dieses Systems weist Ähnlichkeiten mit dem Strudelpunkt auf.

Für eine Reihe von Laborsystemen sind ebenfalls geeignete Untersuchungen vorgenommen worden. So z.B. die äusserst interessante Studie von Luckinbill (1973), welche die schon lange von Lotka (1925) und Volterra (1926) vorhergesagten periodischen Populationszyklen aufwiesen (Fig. 4). Die periodischen Lösungen scheinen auf annähernd geschlossenen Trajektorien zu liegen; das Phasenporträt gleicht einem Wirbelpunkt.

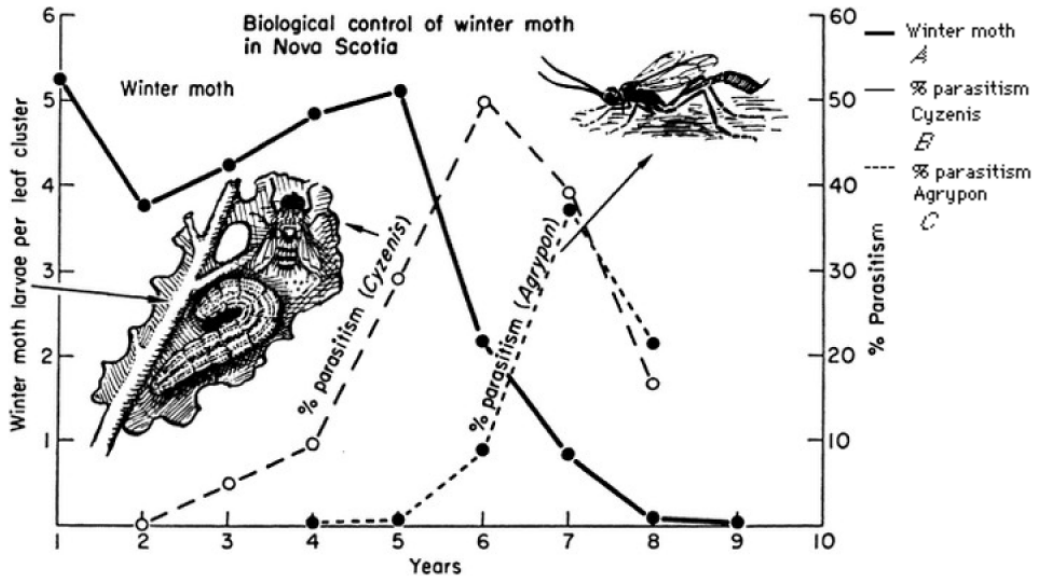


Fig. 3: Verhalten der Schädlings- und Parasitoidenpopulationen des Frostspanners *Operophtera brumata* , der in den Obstanlagen von Nova Scotia, Kanada, zu Beginn dieses Jahrhunderts Schaden verursachte, und dessen Parasitoiden *Cyzenis albicans*. Seit der Einführung des Parasitoiden, erster Nachweis 1954, ist die Schädlingspopulation auf den angezeigten, niedrigen Werten verblieben (nach Varley et al.,1973).

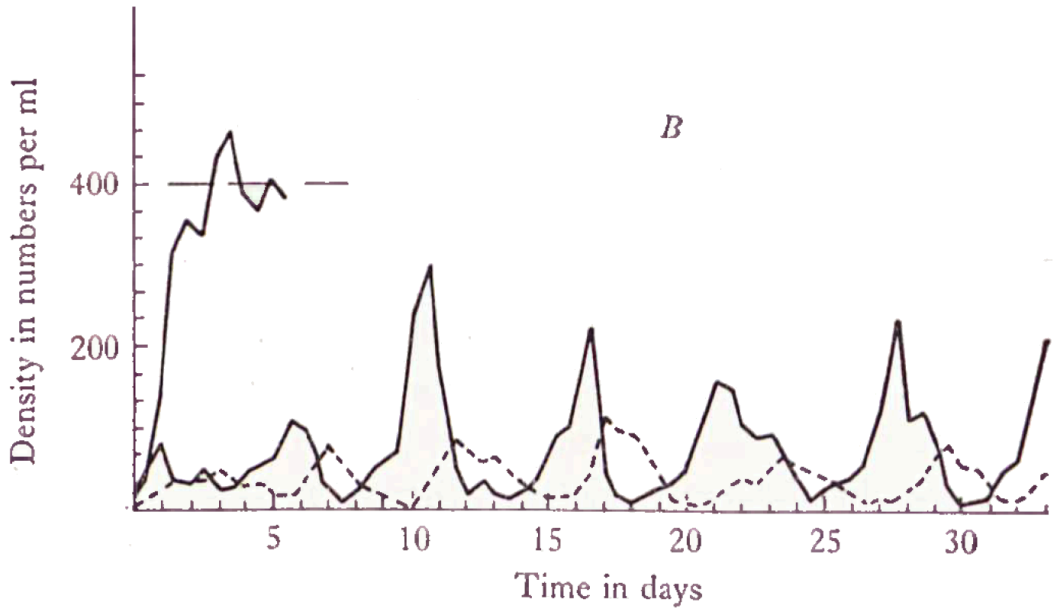


Fig. 4: Verhalten eines Ciliaten Räuber-Beutesystemes im Labor. Die Beutespezies ist das Wimpertierchen *Paramecium aurelia* (——), der Räuber *Didinium nasutum* (------). Dieses Systemverhalten wurde lediglich erzielt, nachdem dem Medium bewegungshemmende Methylcellulose beigemengt wurde (nach Luckinbill, 1973).

Schliesslich ist auch instabiles Verhalten vorgefunden worden: Sehr berühmt sind die klassischen Modellansätze von Nicholson und Bailey (1935) und der Versuch von Burnett (1958) (Fig. 5). Sie zeigen, dass reale Wirts-Parasitoidenverhältnisse zu gegenseitiger Aufschaukelung der Fluktuationen führen können.

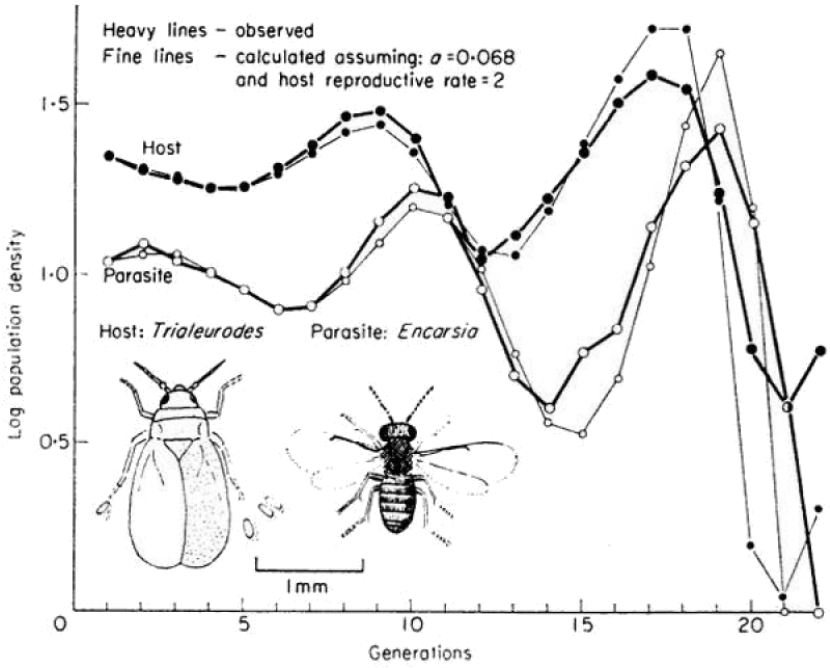


Fig. 5: Verhalten der Wirts- und Parasitoidenpopulationen der weissen Fliege *Trialeurodes vaporariorum* und dem Calciden *Encarsia formosa* während 22 Generationen (nach Varley et al., 1973).

2.3 Weiterführende Literatur und Referenzen

Allgemeine, weiterführende Literatur zur Stabilität von Systemen:

[1] Vorlesungsunterlagen, Stabilität
[2] LUENBERGER, Ch. 9.2, 9.3 pp. 320-324
[3] LUENBERGER, Ch. 10.3 pp.370-374
[4] LUENBERGER, Ch. 5.9 pp. 154-159

Spezielle, angeführte Literatur:

BURNETT, A.A. 1958. *Effects of natural temperatures on oviposition of various numbers of an insect parasite (Hymenoptera, Chalcididae, Tenthredinidae).* Ann. Ent. Soc. Am. **49**: 55-59.

EMBREE, D.G. 1966. *The role of introduced parasites in the control of the winter moth in Nova Scotia..* Can. Ent. **98**: 1159-1168.

LOTKA, A.J. 1925. *Elements of physical biology.* Baltimore: Williams and Wilkins.

LUCKINBILL, L.S. 1973. *Coexistence in laboratory popualtions of Paramecium aurelia and its predator Didinium nasutum.* Ecology **54**: 1320-1327.

LUENBERGER, D.G. 1979. *Introduction to dynamic systems - Theory, models, and applications.* New York a.o., John Wiley & Sons, 446pp.

NICHOLSON, A.J. & BAILEY, V.A. 1935. *The balance of animal populations.* Proc. Zool. Soc. Lond. **3**: 551-598.

SMITH, M.J. 1974. *Models in ecology.* Cambridge, Cambridge University Press, 146pp.

VARLEY, G.C., GRADWELL, G.R. & HASSELL, M.P. 1973. *Insect population ecology.* Oxford, Blackwell Scientific Publications, 2nd ed., 212pp.

VOLTERRA, V. 1926. *Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi.* Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) **2**: 31-113.

3. Programmbeschreibung

Das Programm "Stabilität" dient der interaktiven Simulation von drei verschiedenen Modellsystemen verschiedener Stabilitätseigenschaften und der graphischen Darstellung der Simulationsresultate. Der Programmbenutzer kann in eine Reihe von Abläufen eingreifen und die Simulation interaktiv steuern.

Sämtliche Programmaktivitäten können mittels Menüs aufgerufen werden. Das Programm arbeitet mit einem nicht bewegbaren Fenster konstanter Grösse, worin immer mindestens die Achsen des Koordinatensystems und die zugehörige Beschriftungen dargestellt werden. Zusätzlich gibt es Dialogfenster, die je nach Bedarf über die entsprechende Menübefehle eingeblendet werden können.

Drei Räuber-Beute-Modelle (Simulationsmodell 1,2,und 3) stehen im Programm zur Auswahl. Für die Untersuchungen können die Anfangswerte des Zustandsvektors variert werden, die Systeme können stochastischen, normalverteilten Störungen ausgesetzt werden. Die Resultate werden graphisch in einem dreidimensionalen Koordinatensystem dargestellt, wobei die Projektionsrichtung und die Skalierung mit einem speziellen, interaktiven Koordinatensystem-Editor eingestellt werden können.

Im wesentlichen gibt es drei verschiedene Hauptzustände im Programm:

- Warten auf eine Benützereingabe
- Simulieren
- Editieren des Koordinatensystems

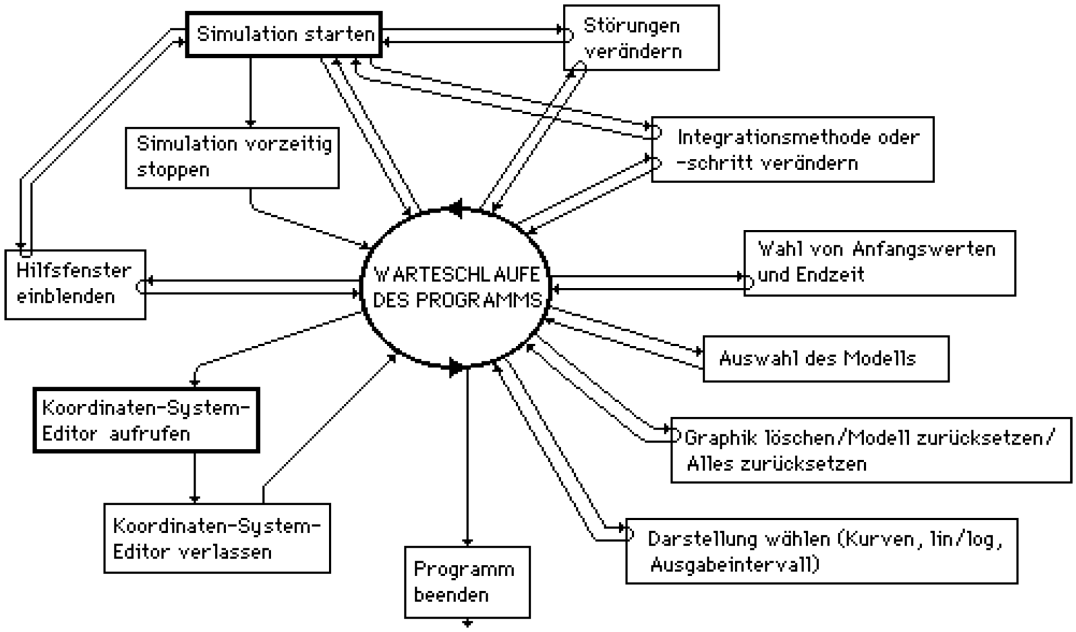


Fig. 6: Programmstruktur von "Stabilität". Dargestellt sind die möglichen Abläufe innerhalb des Programms. Die wichtigsten Zustände sind dick umrandet dargestellt.

Im ersten Zustand tut das Programm nichts, es wartet bloss darauf, dass der Benutzer einen Menübefehl auswählt. Während der Berechnung einer Simulation ist das Programm im Zustand "Simulieren". Wenn das Koordinaten-System editiert wird, ist das Programm im dritten Zustand. Fig. 6 zeigt die möglichen Abläufe innerhalb des Programms, wobei die oben genannten Hauptzustände dick umrandet dargestellt sind.

Ein Simulationslauf ist durch verschiedene Parameter definiert. Anfangswerte für Räuber und Beute und die Endzeit für die Simulation können beliebig verändert werden. Ebenso ist es möglich, zwischen deterministischer und stochastischer (expliziter Einbezug von Zufallsereignissen) Simulation zu wählen, indem man normalverteilte

Störungen, die den Zustandsvektor verändern, einführen kann. Die Häufigkeit solcher Störungen und deren Intensität kann gewählt werden (deterministische Simulation bedeutet Störungswahrscheinlichkeit = 0). Falls die Beute- oder Räuberpopulation infolge einer Störung negative Werte annehmen sollte, wird der Wert automatisch auf null gesetzt. Die Störungen ermöglichen es, die Variabilitäten realer Systeme auch in der Computersimulation nachzubilden.

Die Ausgabewerte, die während eines Simulationslaufes berechnet werden (Zeit, Anzahl Räuber und Beute) werden in einem dreidimensionalen Koordinaten-System dargestellt. Insgesamt können vier verschiedene Kurven gezeigt werden: Beute versus Zeit, Räuber vs. Zeit, Räuber vs. Beute (Zustandsraum) und die echt dreidimensionale Kurve Beute vs. Räuber vs. Zeit. Die Darstellung kann mit dem Koordinaten-Systemeditor beliebig verändert werden. Da mit diesem Programm hauptsächlich qualitative Zusammenhänge (Stabilitätseigenschaften) vermittelt werden sollen, wurde auf eine tabellarische Darstellung der numerischen Werte verzichtet.

4. Bedienungsanleitung

4.1 Einführungsbeispiel

Nach dem Programmstart präsentiert sich der Bildschirm folgendermassen: Zuoberst steht die Menüleiste, mit dem "Apfel"- und den Programmenüs. Darunter erscheint das Arbeitsfenster mit dem leeren, beschrifteten dreidimensionalen Koordinatensystem.

Starten Sie eine erste Simulation mit den vorgegebenen Parametern, indem Sie unter **Simulation** den Befehl **Starte Simulation** auswählen. Das Programm zeichnet nun die drei Kurven Beute, bzw. Räuber vs. Zeit, und Räuber vs. Beute (Zustandsraum).
Wählen Sie anschliessend unter **Modelle** das zweite Modell aus und führen Sie wieder eine Simulation durch. Im selben Graph können Sie nun das Verhalten der beiden Modelle vergleichen.

Rufen Sie im Menü **Darstellung** mit dem Befehl **Neues Koordinatensytem** den graphischen Koordinatensystem-Editor auf. Sie können eine neue Darstellung wählen, indem Sie die Endpunkte der Achsen, den Ursprung oder einen der Skalierpunkte anklicken und auf dem Bildschirm mit gedrückter Maustaste verschieben. An der gewünschten Position wird die Maustaste losgelassen, und das Editieren kann fortgesetzt werden. Falls die Maustaste ausserhalb des erlaubten Bereichs losgelassen wird, bleibt das Koordinatensytem unverändert. Wenn beim Editieren der Skalierung der Skalierungsstrich mit der Maus über den Achsenbereich, der mit Pfeilen markiert ist, hinaus verschoben wird, wird die Skalierung um eine Zehnerpotenz erhöht, bzw. erniedrigt. Der Editor kann mit einem eigens dazu installierten Menübefehl **Neudefinition beenden** im Menü **KS-Editor** verlassen werden, wobei die alten Kurven automatisch ins neu definierte Koordinatensystem gezeichnet werden. Machen Sie sich mit der Arbeitsweise des Editors vertraut, indem sie verschiedene Operationen ausprobieren; achten Sie insbesondere darauf, wie die schon berechneten Kurven nach Verlassen des Editors im neudefinierten Koordinatensystem aus neuer Sicht nochmals eingezeichnet werden.

Um weiterzuarbeiten, setzten Sie das Programm mit dem Befehl **Alles zurücksetzen** unter **Kontrolle** in den ursprünglichen Zustand zurück. Führen Sie nochmals die zwei Simulationsläufe wie oben beschrieben durch.

Nehmen wir nun an, Sie möchten die Trajektorien im Zustandsraum (Räuber vs. Beute) der beiden ersten Modelle etwas genauer untersuchen. Hierzu möchten Sie bloss noch die Räuber-Beute-Ebene, und zwar möglichst gross, betrachten. Mit dem Koordinatensystem-Editor können Sie den gewünschten Blickwinkel auswählen: Klicken Sie zuerst den Endpunkt der Zeitachse an, und verschieben Sie diese Achse bis sie ungefähr nach links unten zeigt. Danach drehen Sie die Beuteachse, bis diese senkrecht zur Räuberachse nach rechts zeigt (wird zur Abszisse). Nun verschieben Sie noch den Ursprung in die linke untere Ecke. Die Darstellung sollte nun etwa wie bei einer einfachen, zweidimensionalen Graphik aussehen. Nach dem Verlassen des Editors werden die Zustandskurven beider Simulationsläufe aufgezeichnet. Allenfalls muss mit dem Koordinatensystem- Editor die Skalierung noch optimiert werden.

Wählen Sie für das Modell 2 veränderte Anfangswerte (Menübefehl **Anfangswerte** unter **Simulation**, z.B. Beute 10000, Räuber 900) und führen Sie eine weitere Simulation durch. Was verändert Sich an der Trajektorie?

Das Programm ermöglicht, Simulationen stochastisch mit zufälligen, normalverteilten Störungen durchzuführen. Löschen Sie die Graphik (**Graph löschen** unter **Darstellung**), wählen sie das Modell 1 und starten Sie mit den eingestellten Parametern eine Simulation als Referenz. Danach wählen Sie im Menü **Simulation** den Befehl **Störungen**, und geben im erscheinenden Eingabeformular folgende Werte ein: Wahrscheinlichkeit für Störung während einer Zeiteinheit: 1.0, Variationskoeffizient (Standardabweichung in % des aktuellen Wertes der Zustandsvariablen): 3.0. Starten Sie eine neue, stochastische Simulation, passen Sie falls nötig die Skalierung mit dem Koordinatensystem-Editor an, und betrachten Sie das Verhalten des gestörten Systems. Was fällt Ihnen auf?

4.2 Menübefehle

Kontrolle

Hilfe...: Blendet ein Fenster mit einer Kurzbeschreibung der wichtigsten Eigenschaften des Programmes ein.

Alles zurücksetzen: Setzt das Programm auf den Anfangszustand zurück. Es werden genaugleiche Bedingungen wie unmittelbar nach dem Programmstart geschaffen.

Beenden: Verlassen des Programms.

Simulation

Anfangswerte...: Die Anfangswerte der Zustandsvariablen (Zahl der Räuber- und Beutetiere) für das momentan gewählte Modell können mit Hilfe eines Eingabeformulares gesetzt werden.

Endzeit...: Eingabe der Endzeit für die Simulationsläufe.

Störungen...: Das Programm "Stabilität" erlaubt, Simulationen deterministisch oder stochastisch durchzuführen, wobei im Fall der stochastischen Simulation eine normalverteilte Störgrösse auf den Zustandsvektor (Anzahl Räuber und Beute) einwirkt.

Die Häufigkeit und das Ausmass der Störungen können über zwei Parameter gesteuert werden:

Der erste Parameter stellt die Wahrscheinlichkeit dar, dass der Zustandsvektor in einem Integrationsschritt gestört wird. Wenn der erste Parameter auf Null gesetzt wird, wird die Simulation ungestört, d. h. deterministisch durchgeführt, bei der Wahrscheinlichkeit 1 wird der Zustandsvektor bei jedem Integrationsschritt gestört.

Der zweite Parameter bestimmt den Variationskoeffizienten, d.h. die relative prozentuale Standardabweichung der Störungen. Eine Eingabe von z.B. 10% heisst, die Streuung der Abweichungen von den momentanen Werten der Zustandsvariablen beträgt 10%. Ein solche Eingabe bewirkt, dass ca. 67% aller Störungen eine Abweichung vom momentanen Wert der Zustandsvariablen im Bereich von ± 10% ausmachen (Bemerkung: Bei einer Normalverteilung liegen ca. 67% aller Werte im Intervall "Mittelwert ± Standardabweichung".)

Die Störungen können auch **während** einer Simulation verändert werden.

Wird zu Beginn einer jeden Simulation der Pseudozufallszahlengenerator zurückgesetzt, so bewirkt das, dass die nachfolgenden Berechnungen mit den gleichen Pseudozufallszahlen durchgeführt werden (ermöglicht exakte Wiederholung einer stochastischen Simulation). Ansonsten wird immer wieder mit neuen Pseudozufallszahlen gerechnet.

Starte Simulation: Startet einen Simulationslauf mit den vorgewählten Parametern. Die Graphik wird fortlaufend während der Simulation erzeugt.

Stoppe Simulation: Bricht einen Simulationslauf endgültig ab.

Darstellung

Darstellungs-Parameter...: In einem Eingabeformular können folgende Parameter definiert werden:

Darzustellende Kurven (beliebige Kombination):

Beute vs. Zeit, Räuber vs. Zeit, Zustandsraum, Beute vs. Räuber vs. Zeit.

Ausgabeintervall: Intervall für die graphische Ausgabe in Zeiteinheiten.

ACHTUNG: Pro Simulationslauf können nur 250 Punkte pro zu zeichnende Kurve gespeichert werden. Alle weiteren Punkte werden zwar gezeichnet, aber beim nächsten automatischen Wiederzeichnen (z.B. nach Verändern des Koordinatensystems) nicht mehr nachgeführt.

Darstellung von Räuber- und Beuteachse:

Linear oder logarithmisch.

ACHTUNG: Bei der logarithmischen Darstellung erfolgt die Achsenskalierung in Einheiten des natürlichen Logarithmus, d. h. eine Achsenskalierung von beispielsweise 10 bedeutet, dass hier der Wert exp(10)=22'026.47 aufgeführt ist.

Graph löschen: Löscht bestehende Graphik.

Neues Koord.-System...: Ruft den graphischen Koordinatensystem-Editor auf. Damit können die Lage der Achsen, des Ursprungs und die Skalierungen verändert werden. Die Punkte, die dazu mit der Maus angeklickt werden können, sind mit Kreisen bezeichnet. Achtung: Es können erst wieder weitere Befehle eingegeben werden, wenn die Änderungen am Koordinatensystem durch Wählen des Menübefehls *Neudefinition beenden* (s.u.) unter dem vorübergehend zugefügten Menü *KS-Editor* abgeschlossen worden ist.

Modelle

Modell 1: Wählt Simulationsmodell 1. Alle Anschliessenden Simulationen werden mit dem gewählten Modell durchgeführt. Die Auswahl des momentan gültigen Modelles wird durch eine Marke neben dem Menübefehl angezeigt.

Modell 2: Wählt Simulationsmodell 2. Dito.

Modell 3: Wählt Simulationsmodell 3. Dito.

Modell zurücksetzen: Setzt die Anfangswerte des ausgewählten Modells auf die Vorgabewerte wie unmittelbar nach dem Programmstart zurück.

Integration:

Euler Methode: Wählt Euler-Cauchy-Integrationsmethode (Runge-Kutta erster Ordnung). Alle anschliessenden Simulationen werden mit der gewählten Integrationsmethode durchgeführt. Die Auswahl der momentan gültigen Methode wird durch eine Marke neben dem Menübefehl angezeigt.

Heun Methode: Wählt Heun-Integrationsmethode (Runge-Kutta zweiter Ordnung). Dito.

Runge-Kutta-4: Wählt Runge-Kutta-Integrationsmethode vierter Ordnung (feste Schrittlänge). Dito.

Zeitdiskret: Methode für zeitdiskrete Modelle (wird bei der Wahl von Modell 3 automatisch ausgewählt) und kann durch den Programmbenutzer nicht gewählt werden. Dient lediglich Anzeigezwecken.

Schrittweite...: Eingabe der Grösse des Integrationsschrittes für die numerische Integration in Zeiteinheiten.

KS-Editor:

Neudefinition beenden: Dieses Menü erscheint nur während dem Editieren des Koordinaten-Systems. Einzig mit diesem Befehl kann der Koordinaten-System-Editor verlassen werden.

Drucken (kein Menü):

command(Kleeblattaste)**-Shift-3** (alle gleichzeitig)[1]**:** Legt eine Datei an mit Namen "Screen #" (# bedeutet eine einzelne Ziffer). Diese Datei kann mit einem Zeichungsprogramm (z.B. SuperPaint® 2.0) auf einem Matrix- oder Laser-Drucker gedruckt werden oder in eine Dokumentation eingefügt werden.

[1] Diese Option ist nur auf Schwarzweiss-Bildschirmen verfügbar, oder auf Farbbildschirmen, die auf Schwarzweiss-Modus getellt sind (Anzahl Bildschirmfarben im control device *Monitors* in der Schreibtisch zubenör *Control panel* auf 2 stellen).

5. Aufgabenstellung

a) Machen Sie sich mit den Begriffen Gleichgewichtslage, Stabilität, "stabil nach Ljapunov", "asymptotisch stabil", "neutral-stabil" und "instabil" vertraut.

b) Gegeben sind drei reale Systeme, wie sie unter 2.2 besprochen sind:
System **A** - Frostspanner in Nova Scotia;
System **B** - Populationszyklen Wimpertierchen;
System **C** - Biologische Bekämpfung der weissen Fliege.

Im weiteren sind die folgenden drei mathematischen Modellsysteme gegeben:

Modell **X**

$$dx_1/dt = a\,x_1(t) - b\,x_1(t)\,x_2(t)$$
$$dx_2/dt = c\,x_1(t)\,x_2(t) - d\,x_2(t)$$

Modell **Y**

$$x_1(k+1) = x_1(k) r e^{-a x_2(k)}$$
$$x_2(k+1) = x_1(k) r (1 - e^{-a x_2(k)})$$

Modell **Z**

$$dx_1(t)/dt = a\,x_1(t) - b\,x_1(t)^2 - c\,x_1(t)\,x_2(t)$$
$$dx_2(t)/dt = d\,x_1(t)\,x_2(t) - e\,x_2(t)$$

Schliesslich enthält das Unterrichtsprogramm "Stabilität" drei verschiedene Simulationsmodelle, die je einem der obigen mathematischen Modelle entsprechen:

Modell **1**
Modell **2**
Modell **3**

Ordnen Sie je einem System (**A**, **B**, **C**) je eine mathematisches Modell (**X**,**Y**,**Z**) und je ein Simulationsmodell (**1**,**2**,**3**) zu. Benutzen Sie hierzu das Unterrichtsprogramm "Stabilität".

c) Bestimmen Sie die Gleichgewichtslagen der drei mathematischen Modelle **X**, **Y** und **Z**. Können Sie Aussagen über deren Stabilitätseigenschaften machen? (Hinweis: Versuchen Sie gleich vorzugehen wie im Beispiel unter Abschnitt 2.1).

ANHANG I (Arbeitsblatt):

Benutzen Sie für die übersichtliche Zusammenstellung Ihrer Resultate die folgende Tabelle:

Resultatzusammenstellung (Stabilität) Datum:
Name:

Das beobachtete Verhalten der realen Systeme

Modell	Beschreibung des zeitlichen Verhaltens	Gleichgewichtslage(n)
A		
B		
C		

Untersuchung der mathematischen Modelle

Modell	Gleichgewichtslage(n)	Stabilitätseigenschaften
X		
Y		
Z		

Untersuchung der Simulatonsmodelle

Modell	Beschreibung des zeitlichen Verhaltens	Gleichgewichtslage(n)	Phasenporträt
1			
2			
3			

Zuordnung der Modelle und Systeme (Schlussfolgerung)

Simulationsmodell (1..3)	Mathematisches Modell (X..Z)	Reales System (A..C)
1		
2		
3		

ANHANG II (Lösungen):

Die realen Systeme A, B und C, ihr zeitliches Verhalten sowie die Stabilitätseigenschaften der Gleichgewichtslagen sind im 2. Kapitel Theorie unter Abschnitt 2.2 Spezielles zur Übung grob beschrieben. Der Student sollte deshalb angehalten werden, den Abschnitt 2.2 zu lesen. Er sollte dann in der Lage sein, die entsprechenden Angaben auf dem zusammenfassenden Resultatblatt (Anhang I) zusammenzustellen. Die Angaben könnten etwa folgendermassen ausfallen:

System A (Frostspanner *O. brumata*, Fig. 3): Fluktuationen mit anfänglich grosser Amplitude (transientes Verhalten) klingen ab und scheinen auf eine punktförmige Gleichgewichtslage zuzulaufen. Asymptotisch stabil. Strudelpunkt zeigt ähnliches Zeitverhalten.

Aus der Literatur ist bekannt, dass seit zwei Jahrzehnten die Schädlingsdichte auf einem niedrigen Populationsniveau relativ konstant geblieben ist. Insbesondere wird der Parasitoid *C. albicans* für diesen Sachverhalt verantwortlich gemacht. Neueste Arbeiten (Myers, 1986) bezweifeln jedoch wiederum diese Interpretation.

System B (Ciliaten im Labor: Beute *P. aurelia*, Räuber *D. nasutum*, Fig. 4): Fluktuationen mit gleichbleibender Amplitude, periodischen Populationszyklen (annähernd geschlossene Trajektorien). Ljapunov stabil, eventuell neutral-stabil. Wirbelpunkt zeigt ähnliches Zeitverhalten.

System C (weisse Fliege *T. vaporariorum* und Calcid *E. formosa* (*Hym., Calcididae*), Fig. 5): Fluktuationen mit anwachsender Amplitude. Instabil.

Die Gleichgewichtslagen der drei Systeme umfassen alle die Triviallösung $\underline{x}^{\circ\prime}$, d.h. den Ursprung [0,0], und die nichttriviale Gleichgewichtslage $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$.

Modell **X**

$$dx_1/dt = ax_1(t) - bx_1(t)x_2(t) = 0 \quad \Rightarrow \quad x_2 = a/b$$
$$dx_2/dt = cx_1(t)\,x_2(t) - d\,x_2(t) = 0 \quad \Rightarrow \quad x_1 = d/c$$

Die triviale, erste stationäre Lösung liegt im Ursprung $\underline{x}^{\circ\prime} = [0,0]$. Sie ist ökologisch sinnvoll, da ja jegliche Vermehrung positiver Werte der Zustandsvariablen (Populationsdichten) bedarf. Die nichttriviale, zweite stationäre Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ lautet

$$\boxed{\underline{x}^{\circ\prime\prime} = [\ d/c\ ,\ a/b\ ]}$$

(ähnlich Fig. 2, jedoch entspricht dx_1/dt einer horizontalen Geraden)

Die Jacobimatrix

$$J = \begin{pmatrix} \partial f_1/\partial x_1 & \partial f_1/\partial x_2 \\ \partial f_2/\partial x_1 & \partial f_2/\partial x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - bx_2(t) & -bx_1(t) \\ cx_2(t) & cx_1(t) - d \end{pmatrix}$$

an der Stelle [0,0] (triviale, stationäre Lösung)

$$J' = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

und an der Stelle $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ (nichttriviale, stationäre Lösung)

$$J'' = \begin{pmatrix} 0 & -bd/c \\ ca/b & 0 \end{pmatrix}$$

Das charakteristische Polynom gemäss Matrix J'

$$\det[J' - \lambda I] = \begin{vmatrix} a-\lambda & 0 \\ 0 & -d-\lambda \end{vmatrix} = (a-\lambda)(-d-\lambda) = 0$$

$\lambda_1 = a$
$\lambda_2 = -d$

Ökologisch sinnvoll sind nur Populationen mit einer intrinsischen Vermehrungsrate (intrinsic growth rate) a>0. Für a>0 ergibt sich immer mindestens ein positiver Eigenwert $\lambda_1 > 0$. Die triviale, stationäre Lösung [0,0] ist demnach instabil. Für die zweite, nichttriviale stationäre Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ Matrix J" erhalten wir das charakteristische Polynom

$$\det[J'' - \lambda I] = \begin{vmatrix} -\lambda & -bd/c \\ ca/b & -\lambda \end{vmatrix} = (-\lambda)(-\lambda) + da = 0$$

bzw. die quadratische Gleichung

$\lambda^2 + ad = 0$
$\lambda_{1/2} = \pm\sqrt{-ad}$

Eine Räuber-Beute-Beziehung verlangt, dass a>0, d>0, d.h. die Diskriminante ist immer negativ. Es ergeben sich deshalb bei diesen ökologischen Annahmen immer die konjugiert, komplexen Eigenwerte $\lambda_{1/2} = \pm i\sqrt{ad}$ mit nichtexistierendem Realteil. Die nichtriviale, stationäre Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ ist demnach neutral stabil. Man beachte dass diese Lösung zwar nicht asymptotisch stabil, aber immer noch Ljapunov stabil ist. Da die triviale Lösung [0,0] instabil und die nichtriviale Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ neutral stabil ist, ist ein Systemverhalten mit periodischen, ungedämpften Schwingungen zu erwarten, d.h.neutral stabile Grenzzyklen (geschlossene Trajektorien) die einen Wirbelpunkt, die stationäre Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$, umschliessen.

Modell **Y**

$x_1(k+1) = x_1(k)re^{-ax_2(k)} \quad \Rightarrow \quad x_2 = \ln r / a$
$x_2(k+1) = x_1(k)r(1-e^{-ax_2(k)}) \quad \Rightarrow \quad x_1 = \ln r / [a(r-1)]$

Die triviale, erste stationäre Lösung liegt im Ursprung $\underline{x}^{\circ\prime} = [0,0]$. Die nichttriviale, zweite stationäre Lösung $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ lautet

$$\boxed{\underline{x}^{\circ\prime\prime} = [\ \ln r / \{a(r-1)\}\ ,\ \ln r / a\ ]}$$

Die Jacobimatrix

$$J = \begin{pmatrix} \partial f_1/\partial x_1 & \partial f_1/\partial x_2 \\ \partial f_2/\partial x_1 & \partial f_2/\partial x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} re^{-ax_2(k)} & -x_1(k)are^{-ax_2(k)} \\ r(1-e^{-ax_2(k)}) & x_1(k)are^{-ax_2(k)} \end{pmatrix}$$

an der Stelle [0,0] (triviale, stationäre Lösung)

$$J' = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

und an der Stelle $\underline{x}^{\circ\prime\prime}$ (nichttriviale, stationäre Lösung)

$$J'' = \begin{pmatrix} 1 & -\ln r/(r-1) \\ r-1 & \ln r/(r-1) \end{pmatrix}$$

Das charakteristische Polynom gemäss Matrix J'

$$\det[J' - \lambda I] = \begin{vmatrix} r-\lambda & 0 \\ 0 & -\lambda \end{vmatrix} = (r - \lambda)(-\lambda) = 0$$

$\lambda_1 = r$
$\lambda_2 = 0$

Ökologisch sinnvoll sind nur Populationen mit einer Vermehrungsrate r>1. Für r>1 ergibt sich immer ein absoluter Betrag des Eigenwertes $|\lambda| > 1$. Die triviale, stationäre Lösung [0,0] ist demnach instabil. Für die zweite, nichttriviale stationäre Lösung Matrix J" erhalten wir das charakteristische Polynom

$$\det[J'' - \lambda I] = \begin{vmatrix} 1-\lambda & -\ln r/(r-1) \\ r-1 & \ln r/(r-1)-\lambda \end{vmatrix} = (1 - \lambda)(\ln r/(r-1) - \lambda) + \ln r = 0$$

bzw. die quadratische Gleichung

$$\lambda^2 - (1 + \ln r/(r-1))\lambda + r \ln r/(r-1) = 0$$

$$\lambda_{1/2} = 1/2\,[1 + \ln r/(r-1)] \pm \sqrt{1/4[1 + \ln r/(r-1)]^2 - r \ln r/(r-1)}$$

Für r > 1 wird die Diskriminante negativ und es ergeben sich deshalb bei ökologisch sinnvollen Annahmen immer komplexe Eigenwerte. Der Betrag dieser Eigenwerte λ wird

$$|\lambda_{1/2}| = \left| \sqrt{r \ln r/(r-1)} \right|$$

was für r>1 ein $|\lambda| > 1$ ergibt. Die nichtriviale, stationäre Lösung $\underline{x}°''$ ist demnach instabil. Da beide existierenden stationären Lösungen instabil sind, weist auch das gesamte System instabiles Verhalten auf. Die Trajektorien führen alle von der staionären Lösung $\underline{x}°''$ weg.

Modell **Z**

$$dx_1(t)/dt = ax_1(t) - bx_1(t)^2 - cx_1(t)x_2(t) = 0 \quad \Rightarrow \quad x_2 = a/c - b/c\, x_1$$
$$dx_2(t)/dt = dx_1(t)x_2(t) - ex_2(t) = 0 \quad \Rightarrow \quad x_1 = e/d$$

Die triviale, erste stationäre Lösung ist $\underline{x}°' = [0,0]$ und die nichttriviale, zweite stationäre Lösung $\underline{x}°''$ lautet

$$\boxed{\underline{x}°'' = [e/d,\ a/c - be/cd]} \qquad \text{(s.a. Fig. 2)}$$

Die Jacobimatrix

$$J = \begin{pmatrix} \partial f_1/\partial x_1 & \partial f_1/\partial x_2 \\ \partial f_2/\partial x_1 & \partial f_2/\partial x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - 2bx_1(t) - cx_2(t) & -cx_1(t) \\ dx_2(t) & dx_1(t) - e \end{pmatrix}$$

an der Stelle [0,0] (triviale, stationäre Lösung)

$$J' = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -e \end{pmatrix}$$

und an der Stelle $\underline{x}°''$ (nichttriviale, stationäre Lösung)

$$J'' = \begin{pmatrix} -be/d & -ce/d \\ (ad - be)/c & 0 \end{pmatrix}$$

Das charakteristische Polynom gemäss Matrix J'

$$\det[J' - \lambda I] = \begin{vmatrix} a-\lambda & 0 \\ 0 & -e-\lambda \end{vmatrix} = (a-\lambda)(-e-\lambda) = 0$$

$\lambda_1 = a$
$\lambda_2 = -e$

Ökologisch sinnvoll sind nur Populationen mit einer intrinsischen Vermehrungsrate (intrinsic growth rate) a>0. Für a>0 ergibt sich immer mindestens ein positiver Eigenwert $\lambda_1 > 0$. Die triviale, stationäre Lösung [0,0] ist demnach instabil. Für die zweite, nichttriviale stationäre Lösung $\underline{x}$°" Matrix J" erhalten wir das charakteristische Polynom

$$\det[J'' - \lambda I] = \begin{vmatrix} -be/d-\lambda & -ce/d \\ (ad-be)/c & -\lambda \end{vmatrix} = (-be/d-\lambda)(-\lambda) + e(a-be/d) = 0$$

bzw. die quadratische Gleichung

$$\lambda^2 + be/d\lambda + e(a - be/d) = 0$$

$$\lambda_{1/2} = -be/2d \pm \sqrt{1/4b^2e^2/d^2 - e(a-be/d)}$$

Eine Räuber-Beute-Beziehung verlangt, dass alle Parameter a>0, b>0, c>0, d>0 und e>0. Unter diesen Bedingungen können die Werte der Parameter immer noch verschiedene Beziehungen eingehen, was in Bezug auf die Stabilitätseigenschaften der Lösung $\underline{x}$°" zur Unterscheidung folgender drei Fälle führt. Im Fall α ist a=be/d, d.h. der zweite Term der Diskriminante verschwindet und der Betrag der Wurzel wird exakt be/2d. Dadurch ergeben sich die Eigenwerte

$\lambda_1 = 0$ a = be/d (α)
$\lambda_2 = -be/d$

Es sind geschlossene Trajektorien zu erwarten, die die stationäre Lösung $\underline{x}$°" umgeben (Wirbelpunkt). Für die beiden weiteren Fälle, wird der Betrag des Wurzelterms entweder grösser oder kleiner als be/2d. Im Fall (β) ist a<be/d, womit der zweite Diskrimantenterm den Wurzelbetrag erhöht. Daraus resultiert ein realer, postitiver Eigenwert, also ist für diesen Fall die Lösung $\underline{x}$°" instabil

$\lambda_1 = \sqrt{1/4b^2e^2/d^2 - e(a-be/d)} - be/2d > 0$ a < be/d (β)
$\lambda_2 = -be/2d - \sqrt{1/4b^2e^2/d^2 - e(a-be/d)} < 0$

Der dritte Fall (γ) a > be/d bedeutet ökologisch, dass die Tragkapazität des Ökosystems (K = a/b) für die Beute höher ist als das Verhältnis zwischen Sterbe- und Zuwachsrate des Räubers (e/d). Es gilt nämlich, dass K = a/b > e/d. Bei diesen ökologischen Annahmen ergibt sich immer ein zweiter Diskrimantenterm, der den Wurzelbetrag kleiner als be/2d macht. Damit können nur Eigenwerte mit negativem Realteil entstehen

$\sqrt{1/4b^2e^2/d^2 - e(a-be/d)} < be/2d$ a > be/d (γ)
$\lambda_{1/2} = -be/2d \pm \sqrt{1/4b^2e^2/d^2 - e(a-be/d)} < 0$

Im Fall (γ) ist die Lösung $\underline{x}$°" demnach asymptotisch stabil. Es ist ein Systemverhalten mit gedämpften Schwingungen um einen Strudelpunkt, die stationäre Lösung $\underline{x}$°", zu erwarten.
Die nichtriviale, stationäre Lösung x°" ist demnach im Fall a=be/d (α) neutral stabil, im Fall a<be/d (β) instabil und im Fall a>be/d (γ) asymptotisch stabil. Da die triviale Lösung [0,0] instabil und die nichtriviale Lösung $\underline{x}$°" im ökologisch interessantesten Fall (γ) asymptotisch stabil ist, ergibt sich für diese Parameterkonstellation bei abweichenden Anfangsbedingungen oder Störungen immer ein Einschwingen des Systems auf die stationäre Lösung hin. Es ergibt sich ein Strudelpunkt.

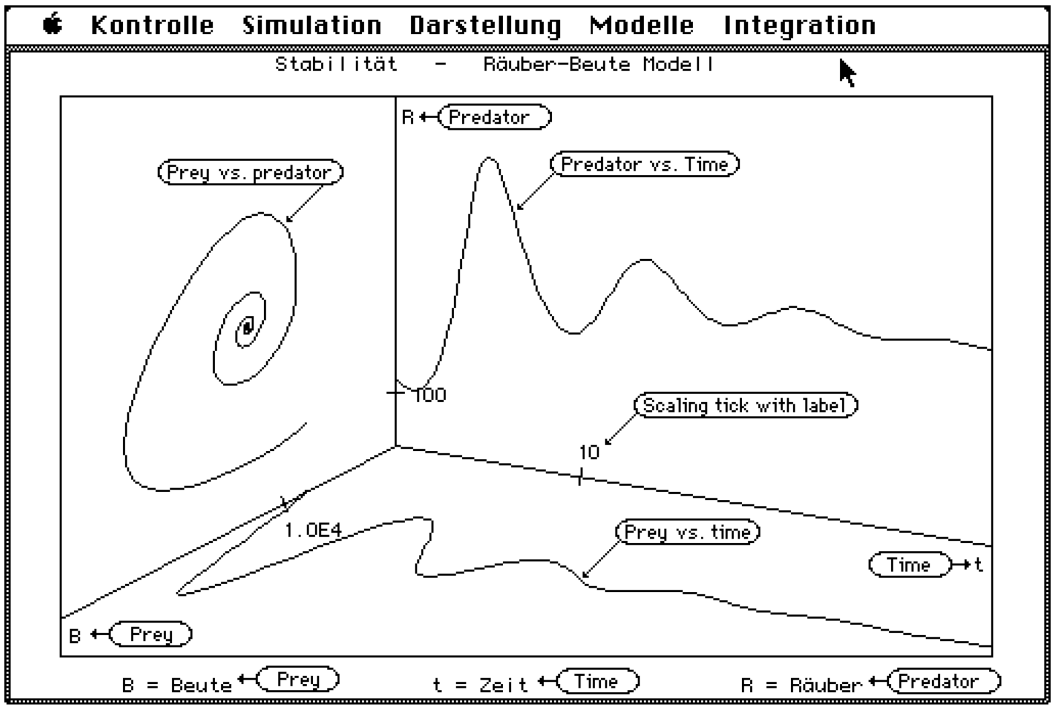


Fig. 7: Typischer Arbeitsbildschirm des Unterrichtsprogrammes Stabilität. Es ist die Simulation mit dem Modell 1 gezeigt (Es wurden nur Vorgabewerte benutzt). Es werden je die Beute- (B), die Räuberdichte (R) vs. die Zeit (t) wie auch eine Zustandsraumdarstellung (R vs B) dargestellt. Mit dem Koordinatensystemeditor kann die Darstellung (vgl. nachfolgende Figuren) oder die Skalierung der jeweiligen Achsten beliebig verändert werden.

Die Simulationsmodelle wurden nach den drei mathematischen Modellen X, Y und Z gebildet. Die Differentialgleichungssysteme werden als Anfangswertprobleme durch numerisches Integrieren mit einem Einschrittverfahren (Euler-Cauchy, Heun (Runge-Kutta 2.Ordnung) und ein Runge-Kutta-Verfahren 4. Ordnung, feste Schrittlänge) gelöst. Es ist von Vorteil, wenn der Student häufig mit der Zustandsraumdarstellung arbeitet, und versucht sich ein Phasenporträt zu erarbeiten (s. Fig. 8).

Die Verhaltensweisen der drei Simulationsmodelle:

Simulationsmodell 1: Alle Trajektorien (erzeugt durch verändern der Anfangswerte) führen auf eine Gleichgewichtslage hin. Es entstehen gedämpfte Schwingungen. Strudelpunkt. Modell Z, (a>be/d) (Fig. 8 - Lotka-Volterra asymptotisch stabil mit Selbsthemmung der Beute (Term $-bx_1(t)^2$) in $/dtdx_1/dt$).

Simulationsmodell 2: Falls die Trajektorien (erzeugt durch verändern der Anfangswerte) mit einem Integrationsverfahren höherer Ordnung (Vorgabeverfahren Heun) erzeugt werden, ergeben sich meistens (genügend kleine Schrittweite) geschlossene Trajektorien. Sie umschliessen einen Wirbelpunkt, die stationäre Lösung. Es entstehen periodische, ungedämpfte Schwingungen. Wirbelpunkt. Modell X (Fig. 8 - Lotka-Volterra neutral stabil). Falls ein ungeeignetes Integrationsverfahren verwendet wird (Euler, Schrittlänge wie Vorgabewert), so wird das Simulationsmodell instabil. Das diskretisierte Simulationsmodell (numerisches Problem als Anfangswertproblem) ähnelt in seinem Verhalten dann eher demjenigen von Modell Z obwohl das zugrundeliegende mathematische Modell nicht instabil ist.

Simulationsmodell 3: Die Vorgabewerte für die Anfangswerte des Systems sind genau die stationäre Lösung. Infolge der Instabilität dieser Lösung laufen die Trajektorien sehr schnell davon weg. Das Verhalten dieses Systems ist offensichtlich instabil und entspricht dem Modell Y, Nicholson-Bailey-Modell für Wirt-Parasitoid-Beziehung.

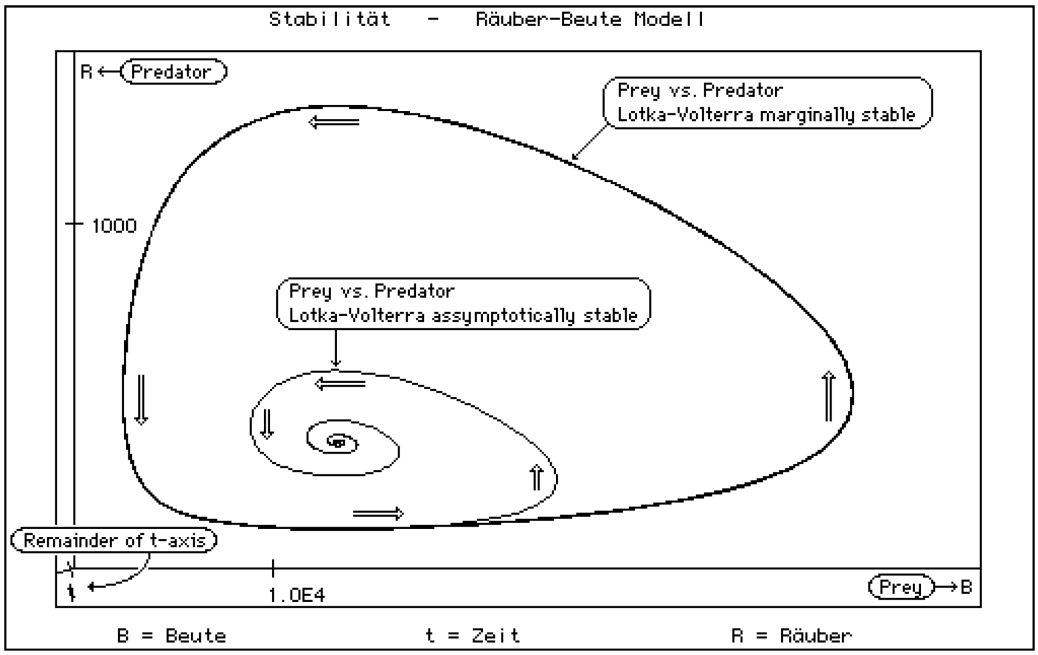


Fig. 8: Zustandsraumdarstellung der Trajektorien zweier Räuber-Beutemodelle. Diese Darstellung ist mit Hilfe des Unterrichtsprogrammes Stabilität erzeugt worden. Die spiralförmige Trajektorie, die auf den Strudelpunkt (stationäre Lösung) hinführt, wurde mittels Simulationsmodell 1 und die geschlossene Trajektorie mittels Simulationsmodell 2 erzeugt (Alle Berechnungen wurden mit den Vorgabewerten (Anfangswerte, Integrationsverfahren, Integrationsschritt) durchgeführt. Es wurde lediglich mit dem Koordinatensystemeditor die dargestellte Sicht auf den Zustandsraum eingestellt).

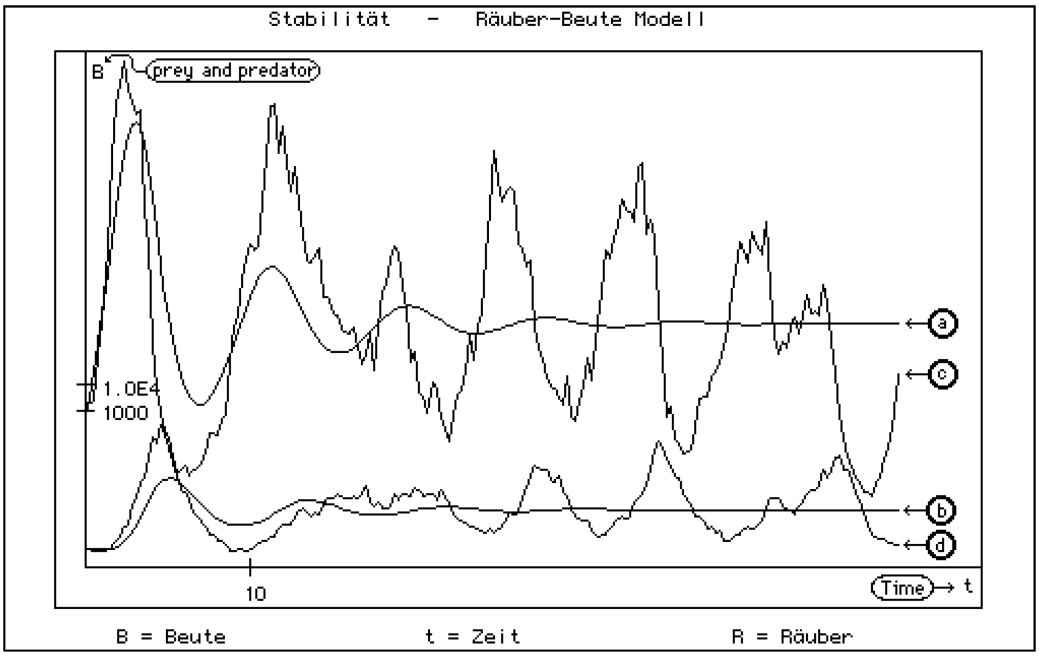


Fig. 9: Zeitliche Darstellung der Beute- (Kurven a,c) und Räuberdichten (b,d) einmal ohne (a,b) und einmal mit (c,d) Störungen. Die Trajektorien wurden mit Hilfe des Unterrichtsprogrammes Stabilität gezeichnet. Es wurde das Simulationsmodell 1 (Lotka-Volterra Modell Z mit Selbsthemmung der Beute) mit der asymptotisch stabilen stationären Lösung verwendet (s. deterministische Simulation ohne Störungen Kurven a und b). (Die Störungen erfolgten bei jedem Integrationsschritt (p=1.0) mit einem Variationskoeffizienten von 4.0% der jeweils aktuellen Werte des Zustandsvektors)

Insgesamt ergibt sich die folgende Zuordnung:

Simulationsmodell 1	Mathematisches Modell Z	Reales System A
Simulationsmodell 2	Mathematisches Modell X	Reales System B
Simulationsmodell 3	Mathematisches Modell Y	Reales System C

Anmerkung: Eine stochastische Simulation mit Hilfe des Modelles Z zeigt schon nur bei kleinen Störungen (4%) beinahe periodische Zyklen (Fig. 9). Dies zeigt anschaulich, dass in Bezug auf die Stabilitätseigenschaften eine Beurteilung des Verhaltens eines realen Systems nicht alleine auf deterministische Überlegungen abstützen darf. Häufige Störungen können einen pseudostabilen Quasigrenzzyklus erzwingen, obwohl das System lediglich eine asymptotisch stabile Singularität aufweist, d.h. obwohl lediglich ein Strudelpunkt vorliegt entsteht der Eindruck eines Wirbelpunktes. Hierbei entsteht erst noch der Eindruck, dass die Trajektorien die Tendenz aufweisen, zumindest von aussen auf die periodischen Zyklen zuzulaufen, als ob sie asymptotische Lösungen darstellten. Das Unterrichtsprogramm Stabilität eignet sich gut, den fortgeschrittenen Student auf diese interessanten Sachverhalte aufmerksam zu machen.

Erfahrungen

Das Unterrichtsprogramm Stabilität wurde erstmals im SS 1986 und seitdem im WS an der ETHZ im Rahmen der Vorlesung "Systemanalyse" von A. Fischlin eingesetzt. Diese Vorlesung ist ein Wahlfach für das Schlussdiplom an der Abteilung VII für Landwirtschaft (Systemanalyse: Studienrichtungen AW 5.Sem. - Agrarwirtschaft, TP 7.Sem. - Tierproduktion und PP 7.Sem. - Pflanzenproduktion) und der Abteilung X für Naturwissenschaften (Ökologische Systemanalyse: XAa 5.Sem. - Biologie: Ökologisch-systematische Studienrichtung). Seit dem WS 1988/89 ist die Vorlesung Pflichtfach an der Abteilung XB1 (Umweltnaturwissenschaften) im 3. Semester und gehört dort auch zum Prüfungsstoff des 2. Vordiploms.

Die Studenten haben während zwei betreuten Übungsstunden mit dem Programm gearbeitet und haben anschliessend die Aufgabe in weiterer selbständiger Arbeit gelöst. Die Studenten haben jeweils einen kleinen schriftlichen Bericht, in dem sie ihre Ergebnisse und Erfahrungen mit den Modellen schildern, geschrieben und in der darauffolgenden Woche abgegeben. Die Aufgaben wurden durch die Mehrheit befriedigend gelöst.

Referenzen

MYERS, J.H., 1988. *Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera?*. Adv. Ecol. Res., 18: 179-242. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60181-6

ETH zürich

BERICHTE DER FACHGRUPPE SYSTEMÖKOLOGIE
SYSTEMS ECOLOGY REPORTS

Nr./No.

1 FISCHLIN, A., BLANKE, T., GYALISTRAS, D., BALTENSWEILER, M., NEMECEK, T., ROTH, O. & ULRICH, M. (1993, 2. korr. und erw. Aufl.): Unterrichtsprogramm "Weltmodell 2". 34pp. doi: 10.3929/ethz-a-004271259

1 FISCHLIN, A., BLANKE, T., GYALISTRAS, D., BALTENSWEILER, M., NEMECEK, T., ROTH, O. & ULRICH, M. (2010, 3. korr. Aufl.): Unterrichtsprogramm "Weltmodell 2". 36pp. doi: 10.3929/ethz-b-000729485

2 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (1990): Unterrichtsprogramm "Stabilität". 20pp. doi: 10.3929/ethz-a-004271266

2 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (2010, 2. korr. Aufl.): Unterrichtsprogramm "Stabilität". 20pp. doi: 10.3929/ethz-b-000729486

3 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (1990): Unterrichtsprogramm "Drosophila". 13pp. doi: 10.3929/ethz-a-004271268

3 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (2010, 2. korr. Aufl.): Unterrichtsprogramm "Drosophila". 16pp. doi: 10.3929/ethz-b-000729487

4 ROTH, O. (1990): Maisreife - das Konzept der physiologischen Zeit. 5pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728532

5 FISCHLIN, A., ROTH, O., BLANKE, T., BUGMANN, H., GYALISTRAS, D. & THOMMEN, F. (1990): Fallstudie interdisziplinäre Modellierung eines terrestrischen Ökosystems unter Einfluss des Treibhauseffektes. 35pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728533

6 FISCHLIN, A. (1990): On Daisyworlds: The Reconstruction of a Model on the Gaia Hypothesis. 19pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728534

7 [1*] GYALISTRAS, D. (1990): Implementing a One-Dimensional Energy Balance Climatic Model on a Microcomputer *(out of print)*

8 FISCHLIN, A., & ROTH, O., GYALISTRAS, D., ULRICH, M. UND NEMECEK, T. (1990): ModelWorks - An Interactive Simulation Environment for Personal Computers and Workstations *(for new edition see Systems Ecology Report 14)*. 174pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728535

9 FISCHLIN, A. (1990): Interactive Modeling and Simulation of Environmental Systems on Workstations. 16pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728536

10 ROTH, O., DERRON, J., FISCHLIN, A., NEMECEK, T. & ULRICH, M. (1992): Implementation and Parameter Adaptation of a Potato Crop Simulation Model Combined with a Soil Water Subsystem. 30pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728537

11* NEMECEK, T., FISCHLIN, A., ROTH, O. & DERRON, J. (1993): Quantifying Behaviour Sequences of Winged Aphids on Potato Plants for Virus Epidemic Models. 16pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728538

* Out of print

12 FISCHLIN, A. (1991): Modellierung und Computersimulationen in den Umweltnaturwissenschaften. 13pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728539

13 FISCHLIN, A. & BUGMANN, H. (1992): Think Globally, Act Locally! A Small Country Case Study in Reducing Net CO_2 Emissions by Carbon Fixation Policies. 9pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728540

14 FISCHLIN, A., GYALISTRAS, D., ROTH, O., ULRICH, M., THÖNY, J., NEMECEK, T., BUGMANN, H. & THOMMEN, F. (1994): ModelWorks 2.2 – An Interactive Simulation Environment for Personal Computers and Workstations. 324pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728541

15 FISCHLIN, A., BUGMANN, H. & GYALISTRAS, D. (1992): Sensitivity of a Forest Ecosystem Model to Climate Parametrization Schemes. 27pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728542

16 FISCHLIN, A. & BUGMANN, H. (1993): Comparing the Behaviour of Mountainous Forest Succession Models in a Changing Climate. 14pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728543

17 GYALISTRAS, D., STORCH, H. v., FISCHLIN, A., BENISTON, M. (1994): Linking GCM-Simulated Climatic Changes to Ecosystem Models: Case Studies of Statistical Downscaling in the Alps. 33pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728544

18 NEMECEK, T., FISCHLIN, A., DERRON, J. & ROTH, O. (1993): Distance and Direction of Trivial Flights of Aphids in a Potato Field. 13pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728545

19 PERRUCHOUD, D. & FISCHLIN, A. (1994): The Response of the Carbon Cycle in Undisturbed Forest Ecosystems to Climate Change: A Review of Plant–Soil Models. 29pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728546

20 THÖNY, J. (1994): Practical considerations on portable Modula 2 code. 6pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728547

21 THÖNY, J., FISCHLIN, A. & GYALISTRAS, D. (1994): Introducing RASS - The RAMSES Simulation Server. 32pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728548

22 GYALISTRAS, D. & FISCHLIN, A. (1996): Derivation of climate change scenarios for mountainous ecosystems: A GCM-based method and the case study of Valais, Switzerland. 23pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728549

23 LÖFFLER, T.J. (1996): How To Write Fast Programs. 20pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728550

24 LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A., & ULRICH, M. (1996): Benchmark Experiments on Workstations. 40pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728551

25 FISCHLIN, A., LISCHKE, H. & BUGMANN, H. (1995): The Fate of Forests In a Changing Climate: Model Validation and Simulation Results From the Alps. 18pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728552

26 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Calculating temperature dependence over long time periods: Derivation of methods. 19pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728553

27 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Calculating temperature dependence over long time periods: A comparison of methods. 14pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728554

28 LISCHKE, H., LÖFFLER, T.J., FISCHLIN, A. (1996): Aggregation of Individual Trees and Patches in Forest Succession Models: Capturing Variability with Height Structured Random Dispersions. 16pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728555

29 FISCHLIN, A., BUCHTER, B., MATILE, L., AMMON, K., HEPPERLE, E., LEIFELD, J. & FUHRER, J. (2003): Bestandesaufnahme zum Thema Senken in der Schweiz. Verfasst im Auftrag des BUWAL. 86pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728556

30 KELLER, D. (2003): Introduction to the Dialog Machine, 2nd ed. Price,B (editor of 2nd ed). 35pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728557

31 FISCHLIN, A. (2011, ed.2): IPCC estimates for emissions from land-use change, notably deforestation. 3pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728558

32 FISCHLIN, A. (2010): Leben im und mit dem Klimawandel – Lebensgrundlagen in Gefahr?. 17pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728559

33 FISCHLIN, A. (2010): Andreas Fischlin nimmt Stellung zu Fragen rund um die Klimaproblematik - unter Mitwirkung von Markus Hofmann, Christian Speicher, Betty Zucker, Martin Läubli und Jürg Fuhrer. 49pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728560

34 FISCHLIN, A. & FISCHLIN-KISSLING, M.M. (2011): Limits to Growth and Courseware «World Model 2». Update and translation of "Unterrichtsprogramm «Weltmodell 2»" by Fischlin, A., T. Blanke, D. Gyalistras, M. Baltensweiler & M. Ulrich, 1993 (Systems Ecology Report No. 1). 41pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728561

35 FISCHLIN, A. & ULRICH, M. (2025): Courseware «Stability». Revision and translation of "Unterrichtsprogramm «Stabilität»" by Fischlin, A. & M. Ulrich, 2010 (Systems Ecology Report No. 2). 20pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728562

Um die empfohlene Zitierung eines oben aufgeführten Berichts zu erhalten, fügen Sie vor der Seitenzahl als Herausgeber "Terrestrial Systems Ecology, Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich", die Adresse "Zurich, Switzerland", den Serientitel "Systems Ecology Report", sowie die Nummer des Berichts ein. Bsp.: / To obtain the recommended citation of a report listed above insert before the number of pages as the publisher "Terrestrial Systems Ecology, Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich", the address "Zurich, Switzerland", the series title "Systems Ecology Report" and the number of the report. Ex.:

PERRUCHOUD, D. & FISCHLIN, A. (1994): The Response of the carbon cycle in undisturbed forest ecosystems to climate change: A review of plant–soil models. Terrestrial Systems Ecology, Department of Environmental Systems Science, ETH Zurich, Zurich, Switzerland, Systems Ecology Report No. **19**: 29pp. doi: 10.3929/ethz-b-000728546

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

ETH ZURICH, TERRESTRIAL SYSTEMS ECOLOGY
UNIVERSITÄTSTR. 16, 8092 ZURICH, SWITZERLAND