

Wachsende Komplexität kann die Stabilität in einem selbstregulierenden Ökosystem erhöhen

Nach ‚*Increasing Complexity Can Increase Stability in a Self-regulating Ecosystem*‘ von James Dyke et al.

Proseminar Artificial Life

von Elsa Rommerskirchen

bei Prof. Dr. Kurth

Georg-August-Universität Göttingen

Inhaltsverzeichnis

1. Geschichtliche Einordnung	1
2. Überblick	1
3. Daisyworld	2
4. Modell	3
4.1 Methoden	3
4.2 Vorläufige Ergebnisse	4
4.3 Mechanismus	6
5. Ergebnisse	7
6. Fazit	9
Abbildungsverzeichnis	10
Quellen	10

1. Geschichtliche Einordnung

Ökosysteme können in ihrer Dynamik vor allem anhand der Beziehungen zwischen Individuen oder unter Arten und in ihrer Reaktionsweise bei Störungen beschrieben werden. Dabei wird die Vielfalt funktionaler Beziehungen als Komplexität des Systems und die Fähigkeit trotz Störungen im System zu beharren als Stabilität bezeichnet. In der Debatte, wie Stabilität und Komplexität in Ökosystemen zusammenhängen, änderte sich vor allem in den 1970er Jahren die Blickweise. Vorher war die herrschende Meinung, dass mehr Komplexität auch zu mehr Stabilität führt. Durch Arbeiten von May (1972) sowie Gardner and Ashby (1970) zeigte sich, dass durch eine zu hohe Anzahl an Interaktionen bzw. zu starke Beziehungen zwischen Individuen die Stabilität des Systems negativ beeinflusst wird.

2. Überblick

In einem selbstregulierenden System soll gemessen werden, inwieweit Komplexität die Stabilität positiv beeinflussen kann. Die Stabilität eines Ökosystems wird in diesem Modell gemessen als die Fähigkeit Umwelteinflüsse zu regulieren. Dies kann Widerstandskraft oder Rückstellkraft sein. Die Widerstandskraft ist die Fähigkeit eines Systems äußeren Einflüssen zu trotzen, wohingegen die Rückstellkraft die Fähigkeit bezeichnet, nach Einwirkungen von außen einen bestimmten Ausgangszustand wiederzuerlangen.

Als Maß für die Komplexität wird in diesem Modell die Mutationsrate gesehen, da diese die Diversität der Population bestimmt.

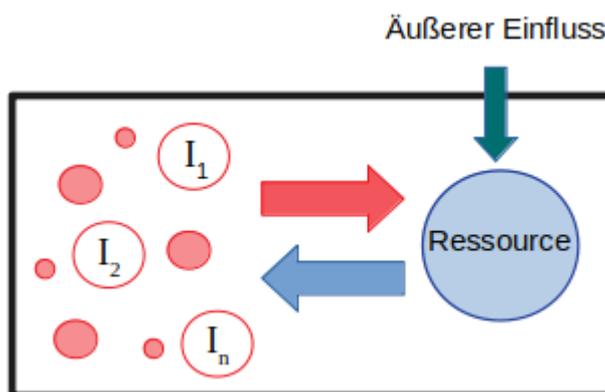


Abb. 1: Grafisches Beispiel zur Funktionsweise eines selbstregulierenden Systems

Das selbstregulierende System besteht aus einer Population, deren Individuen in Wechselwirkungen mit einer Ressource innerhalb des Systems stehen (Abb. 1). Jedes einzelne Individuum hat Einfluss auf die Ressource und durch die Ressource werden die Individuen in z.B. ihrer Fitness, Wachstum, usw. beeinflusst. Dies kann in Form eines negativen oder eines positiven feedback loops erfolgen. Population und Ressource können dadurch in einem Gleichgewicht stehen.

Wenn durch äußere Einwirkungen die Ressource stetig geändert wird, ergibt sich die Frage, inwieweit die Population sich an solche Änderungen anpassen bzw. dagegen wirken kann.

3. Daisyworld

Daisyworld ist ein häufig genutztes Modell zur Analyse selbstregulierender Systeme. Daisyworld ist ein simulierter Planet, der um einen sonnenähnlichen Stern kreist. Wie die Sonne, wird auch dieser über die Zeit hinweg konstant wärmer. Die 'Erdoberfläche' ist in Patches, kleine quadratische Einheiten, eingeteilt. Auf jedem Patch ist Platz für ein Individuum der Population. Die Population besteht aus Blumen mit entweder schwarzen oder weißen Blüten. Abhängig von der Blütenfarbe haben die Individuen unterschiedliche Albedo (Rückstrahlkraft). Dementsprechend haben die Blumen Einfluss auf die lokale Temperatur auf diesem Patch. Die Wachstumsfunktion der Blumen ist abhängig von der Temperatur. Das Wachstum der Blumen, bestimmt mit welcher Wahrscheinlichkeit anliegende Patches mit einer ähnlichen Blume belegt werden. Die Wachstumsfunktion hat die Form einer umgedrehten Parabel mit einem Optimum und zu beiden Seiten hin abfallenden Werten. Zwischen den Blumen und der Temperatur des Planeten existiert ein feedback loop. Ist zum Beispiel die lokale Temperatur unterhalb des Optimums der Wachstumsfunktion, so wird sie durch das Albedo der schwarzen Blumen erhöht. Dies wirkt sich positiv auf deren Wachstumsfunktion aus und die Anzahl der schwarzen Blumen nimmt zu.

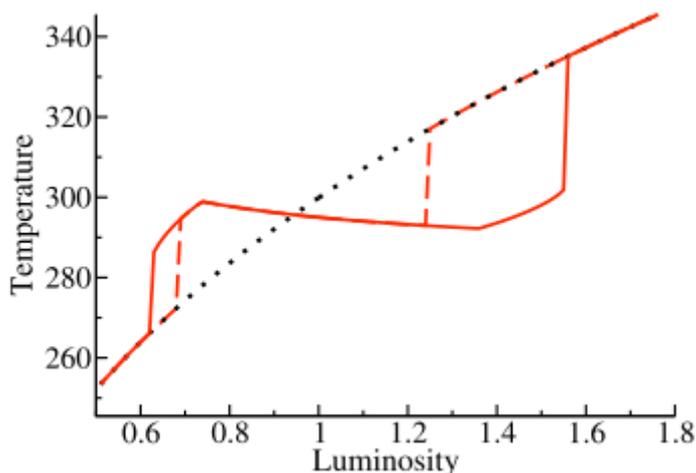


Abb. 2: Temperatur (in Kelvin) in Daisyworld abhängig von der Leuchtkraft (Luminosity) des Sterns (Quelle: [Wood u.a. 2008])

Abbildung 2 stellt den Temperaturverlauf auf Daisyworld in Abhängigkeit zur Leuchtkraft des Sterns dar sowohl unter dem Einfluss der Blumen (rote Linie) und ohne Einfluss der Blumen (schwarz gepunktete Linie). Das Optimum der Wachstumsfunktion liegt in dem unten gegebenen Beispiel bei einer Temperatur von etwa 295 K. Die rot gestrichelte Linie zeigt den Verlauf bei einer infinitesimal kleinen Populationsgröße.

In dem Bereich einer Leuchtkraft von 0.6 bis 0.8 haben die schwarzen Blumen einen Vorteil, da sie die lokale Temperatur erhöhen und sie damit näher an ihrem Optimum liegt. Der Anteil der schwarzen Blumen steigt stark an, weshalb die Temperatur anfangs sehr schnell ansteigt, bis sie das Optimum der Wachstumsfunktion schwarzer Blumen übersteigt.

Ab dem Punkt 295°K haben die weißen Blumen einen Vorteil, da durch ihr Albedo die lokale Temperatur sinkt. Der Anteil der schwarzen Blumen in der Population sinkt und der der weißen Blumen steigt an. Durch die höhere Anzahl an weißen Blumen ist die Wirkung auf die Temperatur stärker und sie bleibt über den Zeitraum von 0.8 bis 1.6 konstant, trotz steigender Luminosity. Sobald alle Patches des Planeten mit weißen Blumen besetzt sind, bleibt die Rückstrahlkraft gleich. Da der äußere Einfluss weiter steigt, erreicht die globale Temperatur einen Wert, ab dem keine Blumen mehr wachsen können, und die Temperatur des Planeten wird allein vom Stern beeinflusst.

Somit führt der feedback loop von Population und Temperatur zur Regulation der Temperatur über einen längeren Zeitraum hinweg, trotz stetiger Einwirkung von außen.

4. Modell

4.1 Methoden

In dem vorliegenden Modell besteht die Population aus Individuen, die eine Umweltressource R positiv oder negativ beeinflussen können. Abhängig von der Ressource bestimmt sich die Fitness F der Individuen. Die Individuen besitzen zwei relevante Genmerkmale: den A-Locus und den O-Locus.

Der A-Locus bestimmt den Wert der Ressource, an den das Individuum am Besten angepasst ist. Er liegt im Bereich $[15, 85]$. Der O-Locus beschreibt den Effekt, den das Individuum auf die Ressource hat. Er liegt im Bereich $[-1, 1]$. Das Individuum hat das Allel e und verringert die Ressource, wenn der Wert des O-Locus im Bereich $[-1, 0)$ liegt, oder das Allel E , das die Ressource erhöht, wenn er im Bereich $(0, 1]$ ist.

Die Fitness eines Individuum berechnet sich aus:

$$F_i = \begin{cases} 1 - \lambda(A_i - R)^2 & , |A_i - R| < \lambda^{-\frac{1}{2}} \\ 0 & , \text{sonst} \end{cases}$$

Die Fitness-Funktion berechnet sich aus der Differenz zwischen dem Wert der Ressource und dem eigenen Optimum. Sie hat die Form einer umgedrehten Parabel, die an den Seiten den Wert 0 hat. λ gibt den Toleranzbereich der Funktion an, also den Bereich, an dem die Funktion einen Wert größer 0 besitzt.

Die Ressource R kann Werte im Bereich $[-50, 150]$ annehmen, der externe Einfluss P steigt linear von 0 bis 100. Die Änderungsrate der Ressource ergibt sich durch:

$$\frac{dR}{dt} = \alpha \sum_i \Theta_i + \beta(P - R)$$

Die Änderungsrate der Ressource setzt sich zusammen aus dem Einfluss der gesamten Population (Summe der einzelnen Einflüsse) und der Differenz zwischen externer Kraft und aktuellem Wert der Ressource. Hierbei sind α und β Parameter, um die beiden Teile zu gewichten.

Natürliche Selektion wird simuliert, indem abhängig von einer Sterberate γ Individuen aus der Population ausscheiden und durch andere ersetzt werden. Es werden in einem Wettkampf-System zwei zufällige Individuen miteinander verglichen, um das mit der geringeren Fitness durch das andere zu ersetzen. Dadurch wird eine konstante Populationsgröße erhalten. Die neuen Individuen unterscheiden sich in ihren Genmerkmalen von den Ausgangsindividuen durch eine Mutationsrate μ .

4.2 Vorläufige Ergebnisse

Die Populationsgröße liegt bei 2000 Individuen, bei denen die Allele des O-Locus gleichmäßig verteilt entsprechend auf die Werte -1 oder 1 gesetzt wurden. Der Parameter λ beträgt 0.04, sodass der Toleranzbereich der Fitnessfunktion 10 Werte breit ist. Die Mutationsrate μ hat den Wert 0.1 für beide Genmerkmale. Die Sterberate γ ist 0.01, daher werden in jedem Schritt 20 Individuen für das Wettkampf-System ausgewählt. Eine Simulation besteht aus 100.000 Zeitschritten.

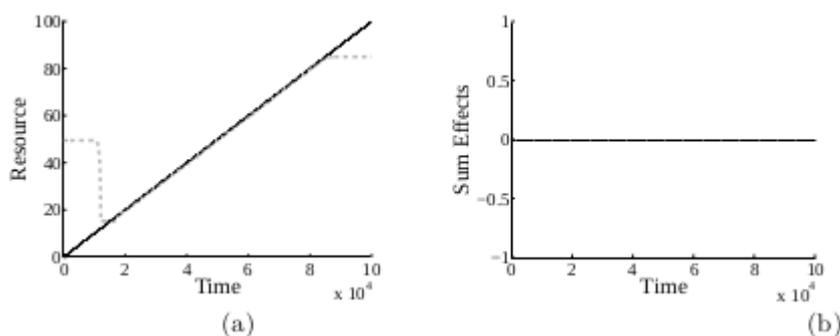


Abb. 3: Simulation ohne Einfluss der Population auf die Ressource ($\alpha = 0$) (Quelle: [Dyke u.a. 2007])

In Abb. 3 in Grafik (a) sind die Ressource (schwarz), die externe Kraft (schwarz gestrichelt) und der durchschnittliche Optimalwert des A-Locus der Population (grau gestrichelt) in Abhängigkeit zur Zeit dargestellt. Da die Individuen keinen Einfluss auf die Ressource haben, steigt der Wert R entsprechend der externen Kraft P . Die Individuen,

deren Optimalwert nah bei dem aktuellen Wert der Ressource liegt, haben eine höhere Fitness und können sich in der Population durchsetzen. Das Optimum des A-Locus der Population passt sich durch den Selektionsdruck an den steigenden Wert der Ressource an.

Die in Grafik (b) dargestellte Summe der Effekte (Summe der O-Loci der einzelnen Individuen) bleibt konstant bei 0, da die Allele gleichverteilt sind und sich über die Zeit hinweg aufgrund der niedrigen Mutationsrate kaum ändern.

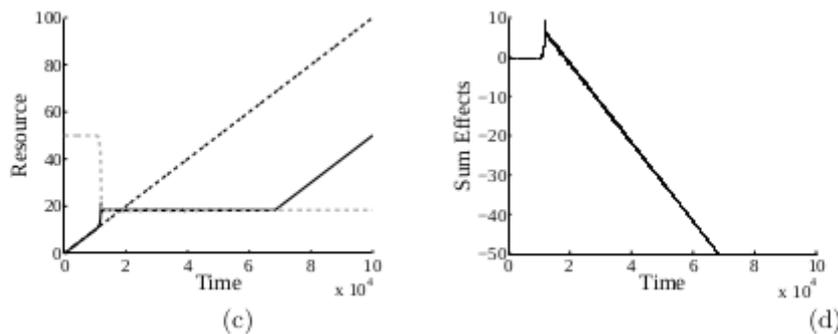


Abb. 4: Simulation mit Einfluss der Population (Quelle: [Dyke u.a. 2007])

Die externe Kraft P ist schwarz gestrichelt, die Ressource R schwarz und der durchschnittliche Wert des A-Locus grau gestrichelt dargestellt. Der Parameter α ist 0,0025 und β ist 0.1

In den Grafiken (c) und (d) (Abb.4) haben die Individuen Einfluss auf R , solange $(P - R) < 50$ liegt, da $\alpha = 0.0025$ und $\beta = 0.1$.

Die Ressource (schwarz) bleibt zwischen etwa 2×10^4 und 7×10^4 Zeitschritten konstant bei 20. An diesen Wert sind die Individuen durchschnittlich am besten angepasst. Ab etwa 7×10^4 Zeitschritten wird der externe Druck zu groß und die Ressource wird nicht mehr durch die Population reguliert, ihr Wert steigt daher kontinuierlich an. Wenn alle Individuen der Population das Allel e besitzen, ergibt sich für die Änderungsrate der Ressource: $dR/dt = 0.0025 * -2000 + 0.1 * (P-R)$. Daraus ergibt sich, dass die Ressource solange konstant bleibt, wie $(P - R) < 50$.

In der Grafik (d) ist dargestellt, dass die Individuen einen stark negativen Einfluss auf die Ressource ausüben. Dieser Einfluss wird über die Zeit hinweg immer stärker, so dass die Ressource trotz stärker werdenden P konstant bleibt.

Änderungen der Parameter, bei denen man weiterhin eine Regulierung der Ressource beobachten kann, sind folgende:

- Populationsgröße um ein Viertel reduzieren oder auf über 100.000 erhöhen
- Toleranzbereich der Fitnessfunktion halbieren oder um eine Größenordnung erhöhen
- α und β Parameter erhöhen auf 0.05 und 1 oder verringern auf 0.00005 und 0.001
- Sterberate um eine Größenordnung verringern oder um zwei erhöhen

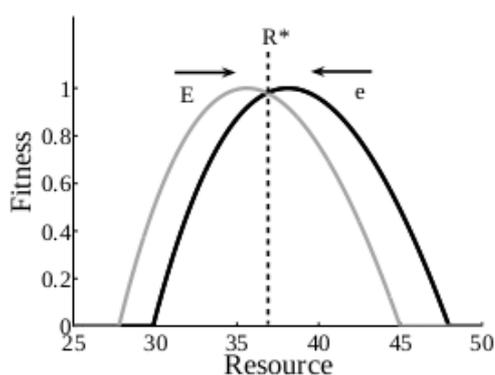
- e und E können reelle Zahlen im Bereich $[-1,1]$ oder ganze Zahlen sein
- statt einer konstanten Populationsgröße, eine mit logistischer Wachstumsfunktion mit festgelegter Kapazität K , die sich im Rahmen bewegt wie bei einer festgelegten Populationsgröße.

4.3 Mechanismus

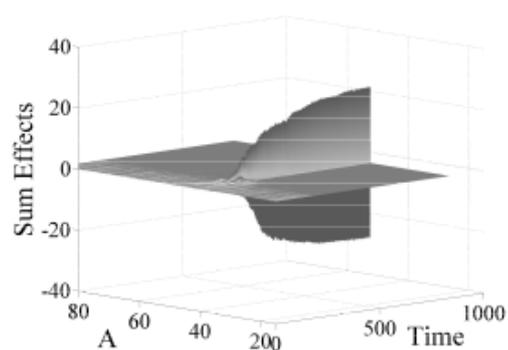
Anfangs wird die Ressource R allein durch den externen Einfluss P erhöht. Ab einem Wert $R = 15$ gibt es wenigstens ein Individuum mit einer Fitness größer als 0. Dieses wird sich in dem 'Wettkampf' System durchsetzen. Es wird $A_{[best]}$ genannt und wird entweder ein e - oder E -Allel besitzen.

Im ersten Fall besitzt $A_{[best]}$ das e -Allel. Es wird also die Ressource verringern. Da sich dieses Individuum in den nächsten Generationen durchsetzt, wächst der Anteil der Individuen mit e -Allel in der Population und die negative Wirkung auf die Ressource steigt zeitgleich und 'gleichstark' zu dem positiven Einfluss durch die äußere Kraft. Dadurch wird R reguliert bis die Wirkung von P auf die Ressource zu groß ist.

Im zweiten Fall besitzt das Individuum $A_{[best]}$ ein E -Allel und hat damit positiven Einfluss auf R , man nennt es $A_{[E, low]}$. Es bildet sich wieder eine kleine Menge an Individuen mit ähnlichem A -Locus (Subpopulation). Die Ressource R wird durch den Druck P und den Einfluss der Subpopulation erhöht. Nachdem R das Optimum von $A_{[E, low]}$ überschritten hat, entsteht ein neues $A_{[best]}$. Da zum Anfang die e - und E -Allele gleich verteilt sind, muss es nach einiger Zeit ein Individuum $A_{[best]}$ mit e -Allel geben (bezeichnet als $A_{[e, high]}$). Da dieses Individuum zu dem Zeitpunkt die höchste Fitness hat, bildet sich eine weitere Subpopulation, mit negativer Wirkung für die Ressource.



(a)



(b)

Abb. 5: Einwirkungen zweier Sub-Populationen, die sich durch den O -Locus unterscheiden (Quelle: [Dyke u.a. 2007])

Eine Subpopulation hat negativen Einfluss, die andere positiven Einfluss. Beide Effekte sind etwa gleich stark, daher stellt sich ein stabiler Zustand R^* zwischen den Optima der beiden Subpopulationen ein (Abb. 5, Grafik a).

In Grafik (b) sind die Individuen nach ihrem A-Allel in Klassen eingeteilt und für jede Klasse wurde gemessen, welchen Einfluss (Summe der O-Allele) sie über die Zeit auf die Ressource haben. Nach einiger Zeit (etwa 250 Zeitschritte) bilden sich zwei Gruppen mit unterschiedlichem A-Locus heraus: eine mit stark positivem Einfluss und eine mit stark negativem Einfluss. Auf diese Weise stellt sich eine Regulationsphase ein, während der die Ressource konstant bleibt.

5. Ergebnisse

Diversität in einer Population entsteht durch Mutation und wird im Modell als Anzahl der unterschiedlichen A-Typen gemessen.

In Abb. 6, Grafik (a) ist abgebildet, wie lange die Ressource reguliert wird ($dR/dt < dP/dt$ über 200 Zeitschritte) abhängig von der Mutationsrate der Population. Es wurden für jede Mutationsrate 100 Simulationen über Zeiträume von jeweils 100.000 Schritten beobachtet.

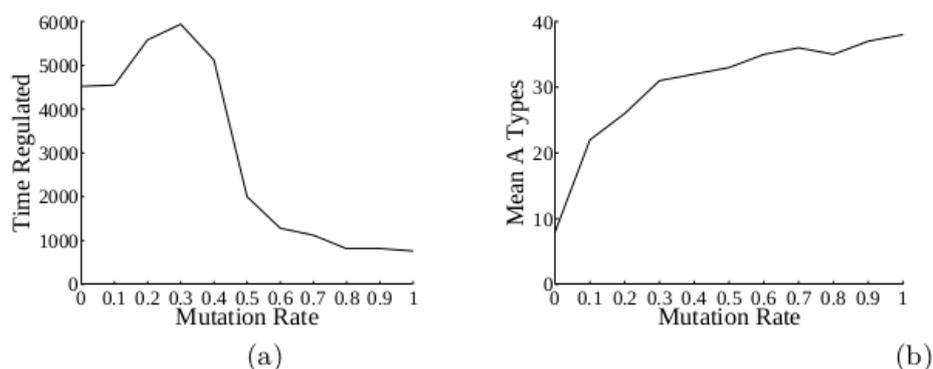


Abb. 6: Einfluss der Mutationsrate auf Regulationszeit und Diversität der Population (Quelle: [Dyke u.a. 2007])

Bis zur Mutationsrate $\mu = 0.3$ steigt die Zeitdauer der Regulationsphase auf das Maximum an, danach fällt sie stark ab.

In Abbildung 6, Grafik (b) ist die mittlere Anzahl der eindeutigen A-Typen einer Population abhängig von der Mutationsrate abgebildet. Mit steigender Mutation steigt durchschnittlich auch die Anzahl der A-Typen.

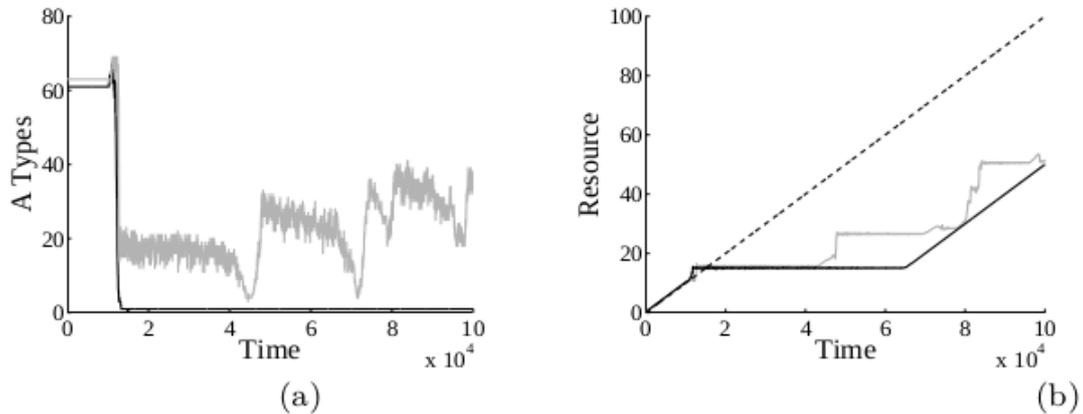


Abb. 7: Regulationsphasen bei unterschiedlicher Mutationsrate $\mu = 0$ oder $\mu = 0.3$ (Quelle: [Dyke u.a. 2007])

Die Abbildung 7, Grafik (a) stellt die Anzahl der eindeutigen A-Allele pro Populationen bei unterschiedlicher Mutationsrate ($\mu = 0$: schwarz durchgezogen oder $\mu = 0.3$: grau) in Abhängigkeit von der Zeit dar. Ohne Mutation fällt die Anzahl der A-Typen nach etwa 1×10^4 Schritten sehr stark bis nahe 0 und bleibt für die restliche Zeit unverändert gering. Da keine Mutation stattfindet, wird der Wert des A-Locus des Individuums weitergegeben, welches anfangs am besten angepasst ist. Dieses setzt sich in dem Wettkampf-System durch und die Anzahl der Individuen mit dem gleichen A-Locus steigt. Nach dem oben beschriebenen Mechanismus bilden sich eine oder zwei regulierende Subpopulationen, innerhalb derer alle Individuen den selben A-Locus besitzen. Ohne Mutation gibt es keine Möglichkeit, genetische Diversität in der Population wieder herzustellen.

Bei einer Mutationsrate von 0.3 hingegen bleibt über den gesamten Zeitraum die Anzahl der unterschiedlichen A-Typen größer. Schrittweise, unterbrochen durch starke Schwankungen, steigt die Anzahl der A-Typen von etwa 20 auf erst ca. 30, dann auf ca. 40.

Die Abbildung 7, Grafik (b) zeigt den Wert der Ressource bei einer Population mit Mutationsrate von 0 bzw. 0.3 und die externe Kraft P abhängig von der Zeit. Bei der Mutationsrate $\mu = 0$ stellt sich sehr schnell (nach ca. 1×10^4) eine Regulationsphase ein, wodurch über 6×10^4 Zeitschritte die Ressource konstant bei einem Wert unter 20 bleibt.

Bei einer Mutationsrate von $\mu = 0.3$ stellt sich nach gleicher Zeit auch eine Regulationsphase ein, die aber früher aufhört. Zeitgleich zu den Schwankungen (Grafik a) entstehen neue Phasen. Wie bei „Mechanismus“ im zweiten Fall beschrieben, bilden sich Subpopulationen mit unterschiedlichen A-Loci. Nachdem die Ressource das Optimum des $A_{[e, \text{high}]}$ übersteigt, bilden sich durch die Diversität in der Populationen neue regulierende Subpopulationen.

Durch die höhere Diversität kann kein so ein starker Widerstand wie bei der Population ohne Mutation entstehen, dafür ist es möglich, dass sich etappenweise mehrere Subpopulationen bilden. Bei einer Population mit hoher Diversität sind die

Regulationsphasen vergleichsweise kürzer (entspricht einer geringeren Widerstandskraft). Aber es stellen sich mehrere Regulationsphasen ein (höhere Rückstellkraft), sodass insgesamt über einen längeren Zeitraum die Ressource reguliert wird. Man kann also sagen, dass in diesem Modell mehr Diversität zu einer Verringerung der Widerstandskraft und einer Verbesserung der Rückstellkraft führt.

6. Fazit

Das vorgestellte selbstregulierende System ist stabil gegenüber dem externem Einfluss oder passt sich den Änderungen an. Diversität in dem System ist nicht notwendig um einen stabilen Zustand zu erhalten, aber essentiell wichtig um neue stabile Zustände zu erzeugen. Insgesamt führt Diversität zu mehr Stabilität in einem selbstregulierenden System. Auch in Modellen mit mehr als einer Art zeigte sich, dass die Diversität einer Art für die Funktionsweise des gesamten Systems notwendig ist und nicht allein zur Erhaltung einzelner Arten.

Abbildungsverzeichnis

Abb.1: Grafisches Beispiel zur Funktionsweise eines selbstregulierenden Systems	1
Abb.2: Temperatur (in Kelvin) in Daisyworld abhängig von der Leuchtkraft (Luminosity) des Sterns	2
Abb.3: Simulation ohne Einfluss der Population auf die Ressource ($\alpha = 0$)	4
Abb.4: Simulation mit Einfluss der Population	5
Abb.5: Einwirkungen zweier Sub-Populationen, die sich durch den O-Locus unterscheiden	6
Abb.6: Einfluss der Mutationsrate auf Regulationszeit und Diversität der Population	7
Abb.7: Regulationsphasen bei unterschiedlicher Mutationsrate $\mu = 0$ oder $\mu = 0.3$	8

Quellen

[Dyke u.a. 2007] Dyke, J.; McDonald-Gibson, J.; Di Paolo, E.; Harvey, I. (2007): Increasing complexity can increase stability in a self-regulating ecosystem. In: ECAL 2007. Lecture Notes in Artificial Intelligence 4648 (Springer, Berlin 2007), pp. 133-142.

[Gardner u. Ashby 1970] Gardner, M. R. and Ashby, W. R (1970): Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. Nature 228, 784.

[May 1972] May, R. (1972): Will a large complex system be stable. Nature 238, pp 413-414.

[William u.a. 2005] William, H., Noble, J. (2005): Evolution and the Regulation of Environmental Variables. Proceedings of VIIIth European Conference on Artificial Life, ECAL 2005, Capcarrere, M., Freitas, A., Bentley, J., Johnson, C. and Timmis, J. (eds). Springer-Verlag, pp 332-342.

[Wood u.a. 2008] Wood, J., Ackland, G. Dyke, J. Lenton, T., William, H. (2008): Daisyworld: A review. Reviews of Geophysics 46.