

**Aktive Bewegung Biologischer
Agenten am Beispiel der
*Daphnien***

Diplomarbeit

eingereicht von

Niko Komin

geboren am 15. August 1975 in Berlin

HUMBOLDT–UNIVERSITÄT ZU BERLIN
Mathematisch–Naturwissenschaftliche Fakultät I
Institut für Physik



Betreuer: Prof. Dr. sc L. Schimansky-Geier

Berlin, den 18. Juni 2004

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	3
2	Biologische Motivation	5
2.1	Die Daphnie	6
2.2	Das Experiment	6
2.3	Theoretischer Ansatz	8
3	Daphnien als Random Walker	11
3.1	Der Random Walk in einer Dimension	12
3.1.1	Aufenthaltswahrscheinlichkeit	12
3.1.2	Diffusion	13
3.2	Ein korrelierter Random Walk	14
3.2.1	Mittlere Quadratische Abweichung	16
3.2.2	Winkelkorrelation	19
3.2.3	Diffusionskoeffizienten	22
3.2.4	Crossoverzeit	24
3.3	Fazit	26
4	Daphnien als Aktive Brownsche Teilchen	29
4.1	Die LANGEVINSche Gleichung	29
4.2	<i>Aktive Brownsche Teilchen</i> mit Winkelkorrelation	30
4.2.1	Das Modell	31
4.2.2	Simulation der Diffusionskoeffizienten	33
4.3	Fazit	36
5	Ein Futtermodell	39
5.1	Das Futterfeld	39
5.2	Simulationen	42
5.3	Fazit	48
6	Zusammenfassung und Ausblick	49

Kapitel 1

Einleitung

Die Physik wird im Allgemeinen als die Wissenschaft von der unbelebten Natur bezeichnet. Sie untersucht vor allem die Eigenschaften der *Materie* und *Felder* und deren Verhalten in *Raum* und *Zeit*.

Das Wort Physik stammt von dem griechischen Wort *physikos* (natürlich) oder *physis* (Natur), was begrifflich nicht zwischen belebter und unbelebter Natur unterscheidet, und schon die Beobachtung des vom Baum fallenden Apfels untersucht nicht direkt die Eigenschaften unbelebter Materie. Dass sich ein Stein im Schwerfeld der Erde nach den gleichen Gesetzen bewegt, ist keineswegs eine zwingende Tatsache, sondern bedarf weiterer “Experimente” zu ihrer Bestätigung.

Aber dass sich Physiker und Mathematiker mit Phänomenen befassen, die tatsächlich als Folge des “Belebtheins” gesehen werden müssen, ist erst seit etwa 100 Jahren der Fall.

Zwei verschiedene theoretische Untersuchungen am Anfang des 20. Jahrhunderts setzten Meilensteine, die bis heute viele Forscher unterschiedlicher Disziplinen beschäftigen. Zum einen beschrieben PEARSON und BLAKEMAN “*A mathematical theory of random migration*” [1]. Die Migration von Organismen besteht aus zufälligen Prozessen (zum Beispiel bei der Futtersuche), gleichzeitig gibt es aber Einschränkungen bei der Wahl der Umgebung.

Das zweite Modell aus dieser Zeit, das sich mit der Interaktion von Organismen und ihrer Umgebung beschäftigt, ist das LOTKA-VOLTERRA-System. In drei Gleichungen wird eine Räuber-Beute-Beziehung zwischen zwei Arten hergestellt, die Vorhersagen über die Populationsgröße der beiden Arten ermöglicht. Eine Migration wie im obigen Beispiel wird hier nicht berücksichtigt, lediglich die Populationsgröße der beiden Arten ist Bestandteil des Systems.

Im Laufe der folgenden Jahrzehnte wurden zum Beispiel Modelle über die Verbreitung von Epidemien und von Genen aufgestellt und Verkehrssituatio-

nen untersucht [2].

In der vorliegenden Arbeit soll die *aktive Bewegung biologischer Agenten* am Beispiel der Wasserflöhe untersucht werden. Aktiv ist die Bewegung, da sich der “biologische Agent” (der Wasserfloh), im Gegensatz zu sich passiv bewegendem Agenten wie zum Beispiel Bakterien, Pollen oder Sporen, durch eigenen Antrieb fortbewegt.

Es werden zwei mathematische Modelle vorgestellt, die die Bewegung der Tiere nachahmen, um damit Aussagen über das mittlere Verhalten zu ermöglichen.

Kapitel 2

Biologische Motivation

In der Tierwelt gibt es eine Vielzahl unterschiedlicher Lebensgemeinschaften: Einzelgänger beziehungsweise in Paaren lebende Tiere wie Füchse, Herdentiere, die sich unter der Leitung eines Alphatieres zusammenfinden wie Wölfe und es gibt Schwärme die ohne die Führung eines einzelnen Tieres auskommen.

Schwarmbildung (ohne Leittier) kann bei Fischen und Vögeln, manchen Säugetieren, Insekten und auch bei Wasserflöhen beobachtet werden, und sie gehört zu den faszinierendsten Schauspielen der Natur. Diese Schwärme können die Größe von tausenden oder zehntausenden Individuen annehmen, die gemeinsam Nahrung aufnehmen und in der Gruppe einen besseren Schutz vor Räubertieren genießen, da die räumliche Ausdehnung solcher Schwärme die Größe der Räubertiere meist um ein Vielfaches übersteigt und so die Sinne der Fressfeinde täuscht.

Unter sehr speziellen Lichtverhältnissen wurden Wasserflöhe (*Daphnien*) in ihrer natürlichen Umgebung dabei beobachtet, wie sie sich zu gigantischen Schwärmen zusammenfinden und um eine gemeinsame vertikale Achse rotieren. Die Größe der Schwärme reicht fast 20 Meter in die Tiefe und hat mehrere Meter Durchmesser, dabei sei darauf hingewiesen, dass die Tiere nicht größer als 5 Millimeter sind.

Dieser Effekt konnte unter Laborbedingungen wiederholt werden, indem mit einem dünnen Lichtstrahl in ein ansonsten dunkles Aquarium senkrecht zur Wasseroberfläche hineingeleuchtet wird. Die in dem Aquarium befindlichen *Daphnien* bewegen sich auf den Lichtstrahl zu und fangen an, um ihn zu kreisen ([3],[4],[5]).

Diese Beobachtung begründete das Interesse an der Untersuchung des Verhaltens der *Daphnien* mit den Methoden der statistischen Physik. Hinzu kommt, dass diese Tiere klein genug sind, sie unter Laborbedingungen zu beobachten und groß genug sind, Experimente ohne aufwändige Vergröße-

rungsapparaturen durchzuführen.

2.1 Die Daphnie

Daphnien sind kleine, im Süßwasser lebende Krebstiere (*Crustaceans*), die zur Gruppe der *Daphniidae* und damit zur Ordnung der *Cladocera* gehören. Es gibt weltweit über 200 verschiedene *Daphnia*-Spezies. Der Begriff “Wasserfloh” umfasst im Allgemeinen weitere Arten (z.B. die der *Copepoden*, welche die Rolle der *Daphnien* im Salzwasser übernehmen), die nicht zu den *Daphniden* gehören, aber wegen der sprunghaften Bewegung mit Flöhen in Verbindung gebracht werden. Biologisch sind es weit voneinander entfernte Arten; Flöhe sind Insekten und keine Krebstiere.

Daphnien sind etwa zwei bis vier Millimeter lang. Zwei am Kopf befindliche “Antennen” dienen der Fortbewegung. Etwa drei Schwimmstöße in der Sekunde bringen *Daphnien* auf eine Geschwindigkeit von $4 - 16 \frac{mm}{s}$. Sie ernähren sich von Phytoplankton (Algen), abgestorbenen Pflanzenresten, Pilzen und Bakterien und stellen so tierisches Gewebe für die Nahrungskette zur Verfügung. Viele Fische und andere Wasserorganismen ernähren sich von *Daphnien*.

Die Orientierung der Tiere erfolgt sowohl über optische, mechanische als auch chemische Reize, die das Verhalten beeinflussen. So lassen beispielsweise Geruchsstoffe der Räubertiere (*Kairomone*) die *Daphnien* in dunklere Wasserschichten fliehen.

Licht sichtbarer Wellenlängen wirkt auf *Daphnien* anziehend, wohingegen Ultraviolettes Licht abstoßend wirkt. Komplet blind sind sie für Wellenlängen aus dem Infrarotbereich.

2.2 Das Experiment

Experimentelle Daten zu ermitteln ist unerlässlich, um den oben genannten Phänomenen der Schwarmbildung auf die Spur zu kommen. Verschiedene Untersuchungen wurden an *Daphniden* und an anderen Wasserflöhen (*Copepoden*) durchgeführt. Die Arbeitsgruppe um Frank Moss am “Center for Neurodynamics” der Universität von Missouri, St. Louis, USA, untersuchte sowohl einzelne *Daphnien* als auch Gruppen von Tieren, mit Licht und ohne Licht sowie den Einfluss der *Kairomone* ([3],[4]).

J. RUDI STRICKLER untersuchte 1998 die Pfade sich paarender *Copepoden* [6], die eine zu *Daphnien* ganz ähnliche Fortbewegung aufweisen.

Experimenteller Aufbau Da *Daphnien* infrarotes Licht nicht wahrnehmen, hat man so die Möglichkeit, die Tiere zu beobachten, ohne dass sie von der Messung beeinflusst werden. Man kann also beobachten, wie sich die Tiere ohne Lichteinfluss bewegen. Hierzu werden einige wenige Tiere in ein Aquarium von etwa 50cm x 20cm mit einem Wasserstand von ca. 25cm gesetzt. Nach einer gewissen Aklimatisierungszeit kann das Aquarium mit Infrarotdioden beleuchtet werden, und entsprechende Kameras filmen das Geschehen. Quellen sichtbaren Lichts können hinzugeschaltet werden, um Änderungen der Bewegung zu verfolgen.

Die Filmaufnahmen werden digitalisiert und die Trajektorien am Computer mittels Trackingprogrammen (Chromotrack von San Diego Instruments oder TrackIt von IguanaGurus) vermessen [5].

Experimentelle Ergebnisse Die Beobachtungen zeigen zunächst, dass die *Daphnien*, deren Dichte wie bei den meisten Phyto- und Zooplanktern größer als die des Wassers ist [7], ihre Schwimmstöße leicht aufwärts richten und dadurch dem Absinken entgegenwirken. Sie bewegen sich also auf mittleren Zeitskalen nahezu in der Ebene. Dieser Umstand wird die vereinfachte Beschreibung in zwei Raumdimensionen rechtfertigen.

Betrachtet man die Tiere von oben, sieht man, dass sie für jeden Schwimmstoß die Bewegungsrichtung ändern. Der Winkel zwischen aufeinander folgenden Schwimmstößen ist eine der ersten Größen, die experimentell untersucht wurden. Abbildung 2.1 zeigt die von ANKE ORDEMANN gemessene Häufigkeit von insgesamt 1600 Schritten. Es sei darauf hingewiesen, dass die Messungen bei Dunkelheit und geringer *Daphnienzahl* (also ohne Wechselwirkungen) durchgeführt wurden.

Die Verteilung der Drehwinkel, in der nicht zwischen rechts und links unterschieden wurde, hat ein Maximum bei ca. 30°. Das bedeutet in erster Linie, dass Drehungen häufiger vorkommen als Schritte in dieselbe Richtung. Es gibt einen bevorzugten Winkel. Die meisten Drehungen sind kleiner als 90°, aber auch rückwärts gerichtete Schritte werden durchgeführt.

In der rückwärtigen Halbebene (Drehwinkel > 90°) gibt es ein zweites, sehr kleines, lokales Maximum. Da die Messwerte nach Aussage der Experimentatoren mit recht großen Fehlern behaftet sind, lässt sich nicht eindeutig feststellen, ob dieses Maximum tatsächlich vorhanden ist. Allerdings zeigen Untersuchungen der Drehwinkelverteilung von *Copepoden* [8] ebenfalls ein zweites Maximum bei etwa 150°.

Die Frage, die sich stellt, zielt auf die Position des globalen Maximums. Welcher Vorteil ergibt sich für die *Daphnien* durch diese Verteilung?

Experimentell unbeantwortet bleibt bislang die Frage nach Korrelationen

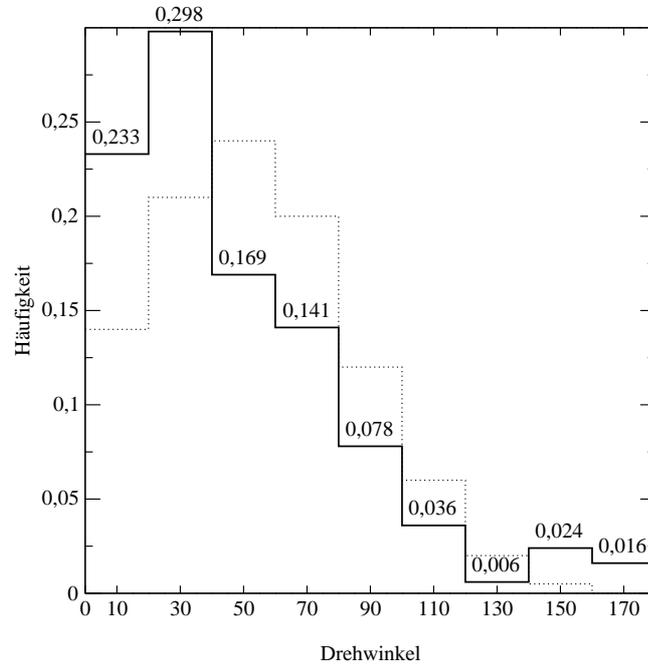


Abbildung 2.1: Experimentell gemessene Drehwinkelverteilung der *Daphnien* in Dunkelheit ([3]). Gestricheltes Histogramm: Gauß'sche Näherung (Mittelwert $\approx 48^\circ$, Streuung $\approx 36^\circ$.)

zwischen den einzelnen Richtungsänderungen. Gibt es ein "Gedächtnis" von mehr als einem Schritt?

Eine weitere offene Frage ist die nach der Korrelation zwischen Drehwinkel und Sprungweite. Die Sprungweite ist alles andere als konstant; in [8] wurden bereits Zeitreihen (an *Copepoden*) gemessen, allerdings nicht im Zusammenhang mit dem Drehwinkel. Eine vorhandene Korrelation hätte unter Umständen großen Einfluss auf die theoretischen Aussagen.

2.3 Theoretischer Ansatz

Die sprunghafte Bewegung der *Daphnien* legt eine diskrete Beschreibung nahe. Sprünge fester Länge und zu festen Zeitpunkten sind Vereinfachungen des Modells, die auf die fehlende Untersuchung der Sprungweitenverteilung zurückgehen und das System auf die Untersuchung der Wirkung der Drehwinkelverteilung reduzieren. In Kapitel 3 wird ein *Random Walk* Modell

vorgelegt, welches die beobachteten Tatsachen enthält, weitere theoretische Untersuchungen zulässt und als diskretes Modell auf dem Computer mit geringem Rechenaufwand simulierbar ist.

Außerdem wollen wir die *Daphnien* in Kapitel 4 als *Aktive Brownsche Teilchen* beschreiben, um eine weitere Methode zu erhalten, mit der die Eigenschaften der Bewegung untersucht werden können. Das Modell der *Aktiven Brownschen Teilchen* ist ein System von stochastischen Differentialgleichungen. Solche Differentialgleichungssysteme haben in der statistischen Physik eine ebenso lange Tradition wie die *Random Walk* Theorie.

Beide Modelle werden in Kapitel 5 verwendet, um die Auswirkung verschiedener Drehwinkelverteilungen auf die von den Tieren aufgenommene Futtermenge zu studieren.

Kapitel 3

Daphnien als Random Walker

Der *Random Walker* hat seinen Ursprung wahrscheinlich im Jahr 1905, als KARL PEARSON in [9] nach der Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Betrunkenen fragte, der sich jedesmal, nachdem er eine feste Länge geradeaus gegangen ist, um einen beliebigen Winkel dreht. Einige Wochen später antwortet RAYLEIGH, dass er die Lösung bereits in einem anderen Zusammenhang (15 Jahre vorher) gefunden hat und letztendlich die Wahrscheinlichkeit, den Betrunkenen zu finden, an seinem Startpunkt am größten ist.

Die einfachste Form eines *Random Walkers* ist durch einen Anfangsvektor \vec{R}_0 in einem diskreten, n -dimensionalen Raum \mathbb{Z}^n (Gitter) und einen Verschiebungsvektor \vec{r}_i gegeben. Die rekursive Abbildung

$$\vec{R}_{i+1} = \vec{R}_i + \vec{r}_i \left(\left[\vec{R}_i, \vec{R}_{i-1}, \dots \right] \right) \quad (3.1)$$

liefert eine Abfolge von Positionen im Ortsraum. \vec{r}_i ist im Allgemeinen ein zeitabhängiger Zufallsvektor, der von der aktuellen Position oder auch früheren Positionen abhängig sein kann. Dann spricht man von einem *Random Walker* mit Gedächtnis.

Man stelle sich zum Beispiel eine Spielfigur des *Mensch-Ärgere-Dich-Nicht* Spiels vor, bei der \vec{r}_i im Wesentlichen durch die gewürfelte Augenzahl gegeben ist (und unter Umständen durch die aktuelle Position sowie die “Wechselwirkung” mit den anderen Spielfiguren).

Random Walks sind wegen ihrer diskreten Natur auf dem Computer mit hoher Geschwindigkeit simulierbar, und es entstehen keine Ungenauigkeiten durch zusätzliche Diskretisierung, wie es zum Beispiel der Fall ist, wenn Differentialgleichungen numerisch gelöst werden.

Das Modell kann leicht erweitert werden, indem man vom diskreten in den kontinuierlichen Raum \mathbb{R}^n übergeht. Eine weitere Verallgemeinerung erhält

man, indem man statt (3.1) eine Übergangswahrscheinlichkeit $P(s, t)$ für Übergänge der Entfernung s in der Zeit t angibt. Das ist dann ein Continuous Time *Random Walk* (CTRW).

In den folgenden Abschnitten wollen wir zunächst den Einstieg in den einfachsten (unkorrelierten) *Random Walk* in einer Dimension finden. Danach formulieren wir einen *Random Walker*, dessen Bewegungsrichtungen Korrelationen zeigen, die denen der Messungen an den Daphnien entsprechen.

3.1 Der Random Walk in einer Dimension

Dieses Beispiel sei hier angeführt, um die Effizienz des Verfahrens darzustellen. Wir denken uns zunächst einen (diskreten) Zahlenstrahl (also \mathbb{Z}^1) und einen Walker, der sich pro Zeiteinheit um genau eine Längeneinheit nach links oder rechts bewegt. Dann ist

$$\vec{r}_i = \begin{cases} +1 & \text{mit } p = \frac{1}{2} \\ -1 & \text{mit } p = \frac{1}{2} \end{cases}. \quad (3.2)$$

In diesem Fall kann die Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Walkers nach n Zeitschritten berechnet werden.

3.1.1 Aufenthaltswahrscheinlichkeit

Nimmt man den Nullpunkt als Startpunkt ($\vec{R}_0 = 0$), kann man sich leicht überlegen, dass der Walker nach einer geraden (ungeraden) Anzahl von Schritten auf einer geraden (ungeraden) Position ankommt (Abbildung 3.1). Mit anderen Worten: Die Summe und auch die Differenz aus Schrittzahl n und Position m ist stets eine gerade Zahl.

Außerdem benennen wir die Anzahl der nach rechts ausgeführten Schritte mit r und der nach links ausgeführten Schritte mit l . Es ergeben sich folgende Beziehungen:

$$n = r + l \quad m = r - l \quad (3.3)$$

$$r = (n + m)/2 \quad l = (n - m)/2. \quad (3.4)$$

Demnach sind l und r durch die Zahl der Zeitschritte und die Position determiniert. Zu jedem (m, n) gibt es eine bestimmte Anzahl von möglichen Pfaden, d.h. von verschiedenen Abfolgen der Links- und Rechtsschritte. Bei der Pfadanzahl handelt sich um eine Permutation von n Elementen mit r

Wiederholungen für die Rechtsschritte und l Wiederholungen für die Linksschritte. Die Anzahl P der Permutationen ist

$$P = \frac{n!}{r!l!}, \quad (3.5)$$

und wegen (3.4) folgt

$$P = \frac{n!}{\frac{n+m}{2}! \frac{n-m}{2}!}. \quad (3.6)$$

Die Wahrscheinlichkeit $p(m, n)$ für einen Walker, nach n Schritten in Position m anzukommen, ist die Zahl der möglichen Pfade P , die ihn dort hinführen könnten, dividiert durch die Zahl aller möglichen Pfade. Dies sind 2^n .

$$p(m, n) = \frac{1}{2^n} \frac{n!}{\frac{n+m}{2}! \frac{n-m}{2}!} \quad (3.7)$$

$$= \binom{n}{r} \left(\frac{1}{2}\right)^r \left(\frac{1}{2}\right)^{n-r} \quad (3.8)$$

Das Ergebnis ist die Binomialverteilung (mit $\frac{1}{2}$ als Ereigniswahrscheinlichkeit und n "Versuchswiederholungen"). Für große n erhält man mit der Stirlingschen Formel den Näherungswert

$$p(m, n) \approx \frac{1}{\sqrt{2n\pi}} e^{-\frac{m^2}{2n}}. \quad (3.9)$$

3.1.2 Diffusion

Unter Diffusion versteht man die Tendenz, in einer örtlich variablen Teilchendichte n vorhandene Unterschiede mit einem Teilchenstrom auszugleichen. Ein Ansatz zur Beschreibung dieser Prozesse geht auf ADOLF FICK zurück [10]. Man nimmt an, dass die ausgleichende Teilchenstromdichte proportional zum Gradienten von n ist und dass die Teilchenzahl erhalten bleibt. Die daraus folgende Differentialgleichung wird FICKs Gesetz genannt:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -D \frac{\partial^2 n}{\partial r^2}. \quad (3.10)$$

Eine Lösung der Gleichung ist eine mit der Zeit breitschmierende Gaußglocke, deren Varianz $\sigma^2 = 2D$ ist. Die Größe D wird Diffusionskoeffizient genannt, und es gilt für die mittlere quadratische Abweichung (in d Dimensionen):

$$\langle r^2 \rangle = 2dDt. \quad (3.11)$$

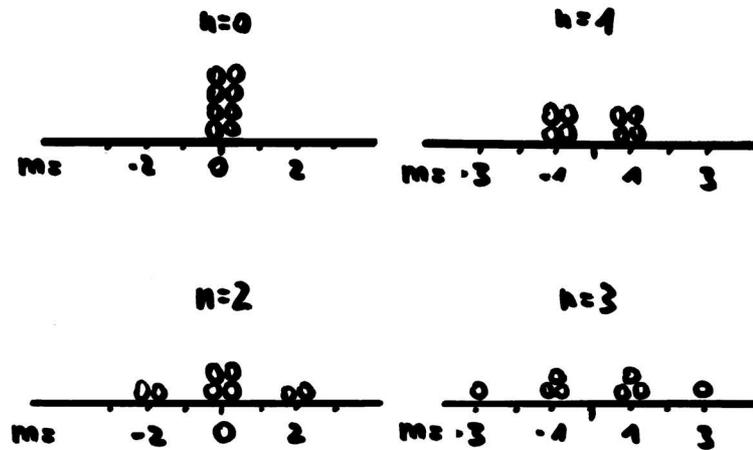


Abbildung 3.1: Eine mögliche Realisierung (die wahrscheinlichste) für drei Zeitschritte von acht *Random Walkern* nach (3.2).

Ist $\langle r^2 \rangle$ wie hier direkt proportional zur Zeit, spricht man von normaler Diffusion. Kommen wir zurück zu unserem *Random Walker* und gehen von großen Zeiten aus, so kann (3.9) als Näherung verwendet werden. Die mittlere quadratische Abweichung berechnet sich zu

$$\langle m^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\sqrt{2n\pi}} e^{-\frac{m^2}{2n}} m^2 dm = n, \quad (3.12)$$

und wir erhalten analog zur FICKSchen Diffusion einen linearen Zusammenhang.

Da es sich um einen eindimensionalen Walker handelt, kann man mit Blick auf (3.11) sagen, dass $D = \frac{1}{2}$ ist. Konsequenz dieser Betrachtung ist, dass sich ein im Nullpunkt startender Walker nach n Zeitschritten mit 68% Wahrscheinlichkeit in dem Intervall $[-\sqrt{n}, \sqrt{n}]$ befindet.

3.2 Ein korrelierter Random Walk

Nachdem wir nun einen Überblick über einfache *Random Walker* gesehen haben, soll ein Modell für die *Daphnie* aufgestellt werden. Aus den Experimenten ist bekannt, dass der Wasserfloh sich weitestgehend in einer Ebene bewegt (Unterkapitel 2.2), wir benutzen also ein Modell in zwei Dimensionen.

Da über die Sprungweitenverteilung noch keine Daten vorliegen, müssen wir hier eine Annahme machen. Wir behaupten die Sprungweiten seien konstant, und der Walker soll sich um feste Längen λ so fortbewegen, dass die

Geschwindigkeit dem am Tier gemessenen Mittelwert entspricht. Mit den Informationen über die Geschwindigkeit ($4 - 16 \frac{mm}{s} \Rightarrow \langle v \rangle = \frac{\lambda}{\tau} \approx 10 \frac{mm}{s}$) und der mittleren Schrittdauer von $\tau = \frac{1}{3}s$ kann man als mittlere Sprunglänge $\lambda = \frac{10}{3}mm$ annehmen.

Wir haben also einen Walker, der sich mit festem Geschwindigkeitsbetrag bewegt. Die Bewegungsrichtung sei durch den Winkel ϕ zur x-Achse gekennzeichnet. Dann kann (3.1) folgendermaßen dargestellt werden:

$$\vec{R}_{i+1} = \vec{R}_i + \lambda \begin{pmatrix} \cos \phi_i \\ \sin \phi_i \end{pmatrix}. \quad (3.13)$$

Nun ist dieser Winkel ϕ sicher eine kontinuierliche Größe, wir müssen also das Gitter verlassen und einen kontinuierlichen Raum (\mathbb{R}^n) als Grundlage nehmen. ϕ_i ist der Blickwinkel zum Zeitpunkt i . In diese Richtung erfolgt der nächste Schritt, der den Walker nach \vec{R}_{i+1} führt. Der Blickwinkel ϕ_i ist abhängig von ϕ_{i-1} , da die *Daphnie* ihre Bewegung relativ zur Blickrichtung ändert, das heißt:

$$\phi_i = (\phi_{i-1} + \omega_i) \bmod 2\pi. \quad (3.14)$$

Die Blickrichtung ϕ ändert sich zu jedem Zeitschritt um den zufälligen Drehwinkel ω . An (3.14) sieht man deutlich, dass wir es mit einem *Random Walker* zu tun haben, der über ein Gedächtnis von einem Schritt verfügt. Informationen über ein längeres Gedächtnis können den vorhandenen Daten nicht entnommen werden. Sollten neue Experimente längere Korrelationen als nur für einen Schritt zeigen, kann das Modell dementsprechend erweitert werden.

Die Kombination der Gleichungen (3.13) und (3.14) ergibt eine eindeutige Entwicklungsvorschrift:

$$\vec{R}_{i+1} = \vec{R}_i + \lambda \begin{pmatrix} \cos(\phi_{i-1} + \omega_i) \\ \sin(\phi_{i-1} + \omega_i) \end{pmatrix}. \quad (3.15)$$

ϕ_{i-1} ist wegen der diskretisierten Zeit und der konstanten Geschwindigkeit durch zwei aufeinander folgende Positionen festgelegt:

$$\phi_{i-1} = \tan^{-1} \frac{y_i - y_{i-1}}{x_i - x_{i-1}}. \quad (3.16)$$

Das Ergebnis unserer Überlegungen ist ein *Random Walker*, welcher sich mit konstanter Sprungweite λ im kontinuierlichen Raum bewegt und sich vor jedem Sprung um einen zufälligen Winkel ω dreht (Abb. 3.2).

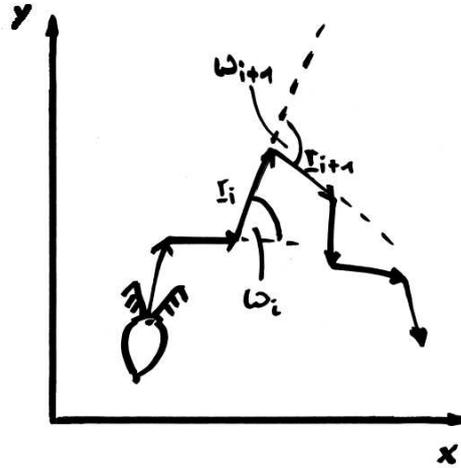


Abbildung 3.2: Skizze der Draufsicht auf sieben aufeinander folgende Schritte einer Daphnie. Eingezeichnet sind der Verschiebungsvektor \vec{r}_i der festen Länge λ und der Drehwinkel ω_i .

Mit diesem einfachen Modell einer *Daphnie* können nun analytische Untersuchungen durchgeführt und mit Computersimulationen verglichen werden. Man kann die Wirkung einer Änderung der Drehwinkelverteilung $p(\omega)$ abschätzen und Vermutungen über die Ursache der am Tier gemessenen Verteilung anstellen.

3.2.1 Mittlere Quadratische Abweichung

Die Position eines Walkers nach n Zeitschritten erhält man durch Summation aller Verschiebungsvektoren, wenn man o.B.d.A. $\vec{R}_0 = 0$ setzt:

$$\vec{R}_n = \sum_{i=0}^{n-1} \vec{r}_i = \sum_{i=0}^{n-1} \lambda \begin{pmatrix} \cos \phi_i \\ \sin \phi_i \end{pmatrix}. \quad (3.17)$$

Das Ensemblemittel der Quadrate, also der mittlere quadratische Abstand, ist:

$$\begin{aligned} \langle \vec{R}_n^2 \rangle &= \left\langle \sum_{i=0}^{n-1} \vec{r}_i \cdot \sum_{j=0}^{n-1} \vec{r}_j \right\rangle \\ &= \sum_{i=0}^{n-1} \langle \vec{r}_i^2 \rangle + 2 \sum_{i=0}^{n-2} \sum_{j=0}^{n-1} \langle \vec{r}_i \cdot \vec{r}_j \rangle \end{aligned} \quad (3.18)$$

Der erste Summenterm kann wegen der konstanten Schrittweite leicht zu $n\lambda^2$ berechnet werden. Für die Auflösung der Doppelsumme benutzen wir zunächst das Additionstheorem: $\cos a \cos b + \sin a \sin b = \cos(a - b)$.

$$\langle \vec{R}_n^2 \rangle = n\lambda^2 + 2\lambda^2 \sum_{i=0}^{n-2} \sum_{j>i}^{n-1} \langle \cos(\phi_i - \phi_j) \rangle. \quad (3.19)$$

Außerdem definieren wir die Winkelkorrelation zwischen ϕ_i und ϕ_{i+1} als γ :

$$\begin{aligned} \gamma := \langle \cos(\phi_i - \phi_{i+1}) \rangle &= \langle \cos \omega \rangle \\ &= \int_{-\pi}^{\pi} p(\omega) \cos \omega \, d\omega. \end{aligned} \quad (3.20)$$

Für zwei Drehwinkel mit genau einem Schritt dazwischen gilt:

$$\begin{aligned} \langle \cos(\phi_i - \phi_{i+2}) \rangle &= \iint_{-\pi}^{\pi} p(\omega)p(\omega') \cos(\omega + \omega') \, d\omega' \, d\omega \\ &= \iint_{-\pi}^{\pi} p(\omega)p(\omega') [\cos \omega \cos \omega' - \sin \omega \sin \omega'] \, d\omega' \, d\omega, \end{aligned}$$

da wir davon ausgehen, dass die beiden Ereignisse unabhängig voneinander sind. Da $p(\omega)$ symmetrisch und $\sin \omega$ asymmetrisch ist, ist das Produkt eine asymmetrische Funktion. Diese Integrale sind also Null und wir erhalten:

$$\begin{aligned} \langle \cos(\phi_i - \phi_{i+2}) \rangle &= \iint_{-\pi}^{\pi} p(\omega)p(\omega') \cos \omega \cos \omega' \, d\omega' \, d\omega \\ &= \gamma^2. \end{aligned} \quad (3.21)$$

Auf die gleiche Art und Weise kann der mittlere Kosinus von Winkeldifferenzen beliebiger Zeitschritte ermittelt werden:

$$\langle \cos(\phi_i - \phi_{i+s}) \rangle = \gamma^s. \quad (3.22)$$

Mit (3.22) kann (3.19) umgeschrieben werden, und die Summationen lassen sich auflösen. Mit der Bedingung $|\gamma| < 1$ erhalten wir den mittleren quadratischen Abstand als Funktion der Winkelkorrelation γ :

$$\begin{aligned} \langle \vec{R}_n^2 \rangle &= n\lambda^2 + 2\lambda^2 \sum_{i=0}^{n-2} \sum_{j>i}^{n-1} \gamma^{j-i} \\ &= n\lambda^2 + 2\lambda^2 \sum_{i=1}^{n-1} \gamma^i (n - i) \\ &= n\lambda^2 + 2\lambda^2 \left(\sum_{i=0}^{n-1} \gamma^i (n - i) - n \right) \\ &= \lambda^2 \left[n \frac{1 + \gamma}{1 - \gamma} - 2\gamma \frac{1 - \gamma^n}{(1 - \gamma)^2} \right]. \end{aligned} \quad (3.23)$$

Zwei Walker mit verschiedenen Drehwinkelverteilungen zeigen bei gleichem γ eine gleich schnelle Ausbreitung im Raum.

Diese Formel für einen korrelierten *Random Walk* in zwei Dimensionen findet sich zum Beispiel in [11] und [12] und wurde zuerst von KAREIVA und SHIGESADA aufgestellt. Sie kommt ohne Näherungen aus, weshalb eine sehr gute Übereinstimmung zwischen Simulation und Vorhersage besteht.

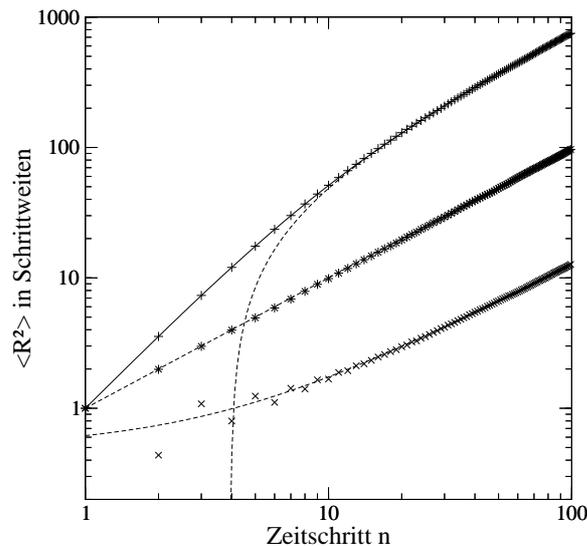


Abbildung 3.3: Simulationsergebnisse für Gauß'sche Drehwinkelverteilungen (+: $\langle |\omega| \rangle = 10^\circ$, *: $\langle |\omega| \rangle = 90^\circ$ und \times : $\langle |\omega| \rangle = 170^\circ$, jeweils $\sigma = 36.1^\circ$) von 10 Simulationen mit jeweils 1000 *Random Walkern*. Der Messfehler ist kleiner als 3 Prozent (kleiner als die dargestellten Symbole). Die durchgezogene Linie ist die theoretische Vorhersage nach (3.23) für den ersten Fall. Gestrichelte Linien: Asymptoten nach (3.33).

Abbildung 3.3 zeigt die Ergebnisse für Simulationen mit drei verschiedenen Winkelverteilungen. Alle haben die gleiche Breite von 36.1° aber die Maxima an verschiedenen Positionen.

Für den ersten Fall ($\langle |\omega| \rangle = 10^\circ$) ist die theoretische Vorhersage mit abgebildet. Man sieht die gute Übereinstimmung. Der zweite Fall (*) zeigt die Bewegung für $\langle |\omega| \rangle = 90^\circ$. Hier ist $\gamma = 0$, so dass der Zusammenhang von Anfang linear ist. Es handelt sich hierbei um normale, freie Diffusion. Im dritten Fall (\times) ist das Maximum bei 170° . Hier ist γ negativ, damit hat γ^n alternierende Vorzeichen, und die Messpunkte nähern sich der Asymptote abwechselnd von oben und von unten.

Die Berechnung der Winkelkorrelation γ für Gaußverteilungen werden wir in Abschnitt 3.2.2 vornehmen, die Bestimmung der Asymptoten in Abschnitt 3.2.3. Die Asymptoten sind in der Abbildung bereits als gestrichelte Linie gezeigt. Die Abweichung von der theoretischen Vorhersage (und den Messwerten) für kleine Zeiten ist durch die doppelt logarithmische Darstellung besser sichtbar.

3.2.2 Winkelkorrelation

Wie wir im vorangegangenen Abschnitt gesehen haben, hängt der mittlere quadratische Abstand unseres korrelierten *Random Walkers* von der Winkelkorrelation γ ab (3.23), die eine Funktion der Drehwinkelverteilung ist. Wir möchten nun die Winkelkorrelation für zwei Klassen von möglichen Verteilungen bestimmen [13].

Die an der *Daphnie* gemessene Verteilung $p(\omega)$ (siehe Abb. 2.1) ist glockenförmig mit einem zweiten, sehr kleinen Maximum. Die zwei vorhandenen Maxima sollen durch eine Drehwinkelverteilung mit zwei Deltapeaks genähert werden. Den glockenförmigen Verlauf spiegelt die Gaußverteilung am besten wider. Hier fehlt zwar das zweite Maximum, dafür kann die Breite der Verteilung variiert werden.

Deltaförmig verteilte Drehwinkel Stellen wir zunächst eine Verteilung auf, bei der genau zwei Winkelbeträge vorkommen können: ω_1 und ω_2 . Andere Winkel haben eine verschwindende Wahrscheinlichkeit $p(|\omega| \neq \omega_{1/2}) = 0$. Diese Verteilung hat neben den beiden Winkeln einen dritten Parameter $0 < a < 1$ des Gewichts der beiden Peaks:

$$p(\omega) = \frac{1}{2} [a \delta(|\omega| - \omega_1) + (1 - a) \delta(|\omega| - \omega_2)] . \quad (3.24)$$

Die Integration von (3.20) mit der Verteilung (3.24) ist schnell durchgeführt und ergibt:

$$\gamma = a \cos \omega_1 + (1 - a) \cos \omega_2 . \quad (3.25)$$

Die Funktion (3.25) ist in Abbildung 3.4 dargestellt. Das Gewicht der beiden Peaks ist $a = \frac{10}{11}$, was dem Verhältnis von 10:1 der experimentellen Verteilung entspricht.

Der Einfluss der Position des kleineren Peaks ist hier nur geringfügig, wir werden aber sehen, dass der Einfluss auf den Diffusionskoeffizienten nicht zu vernachlässigen ist.

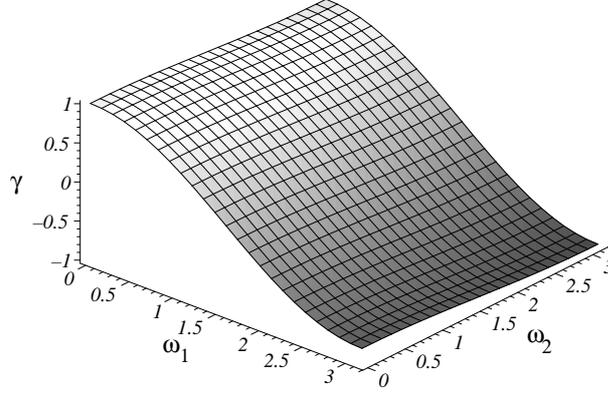


Abbildung 3.4: Abhängigkeit der Winkelkorrelation γ von der Position zweier Deltapeaks. Gewicht $a = \frac{10}{11}$.

Gaußisch verteilte Drehwinkel Eine weitere, wahrscheinlich sinnvollere, Verteilung ist die Gaußverteilung. Sie wird der gemessenen glockenförmigen Verteilung eher gerecht als die Delta-Peaks, unterschlägt aber das zweite Maximum.

Die Verteilung sei symmetrisch ($p(-\omega) = p(\omega)$), bestehend aus zwei zusammengesetzten Gaußglocken und habe den Definitionsbereich $(-\pi, \pi)$:

$$p(\omega) = \frac{1}{N} e^{-\frac{(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2}}. \quad (3.26)$$

Die Normierung muss dann so gewählt sein, dass $\|p(\omega)\|_{[0,\pi]} \doteq \frac{1}{2}$.

$$\|p(\omega)\|_{[0,\pi]} \doteq \frac{1}{2} = \int_0^\pi \frac{1}{N} e^{-\frac{(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2}} d\omega \quad (3.27)$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow N &= 2 \int_0^\pi e^{-\frac{(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2}} d\omega \\ &= 2 \sqrt{\frac{\pi}{2}} \sigma \left[\operatorname{erf} \left(\frac{\pi - \langle |\omega| \rangle}{\sqrt{2}\sigma} \right) + \operatorname{erf} \left(\frac{\langle |\omega| \rangle}{\sqrt{2}\sigma} \right) \right] \end{aligned} \quad (3.28)$$

Da wir als Voraussetzung eine symmetrische Verteilung haben, gilt

$$\begin{aligned} \gamma &= \int_{-\pi}^\pi p(\omega) \cos \omega d\omega = 2 \int_0^\pi p(\omega) \cos \omega d\omega \\ &= \frac{2}{N} \int_0^\pi e^{-\frac{(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2}} \cos \omega d\omega. \end{aligned} \quad (3.29)$$

Stellt man den Kosinus in seiner Exponentialform dar ($\cos x = \frac{1}{2}(e^{ix} + e^{-ix})$), zerfällt das Integral in eine Summe zweier Integrale über eine komplexe Ex-

ponentialfunktion:

$$\gamma = \frac{2}{N} \left[\int_0^\pi e^{\frac{-(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2} + i\omega} d\omega + \int_0^\pi e^{\frac{-(\omega - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2} - i\omega} d\omega \right]. \quad (3.30)$$

Die Integrale sind mit modernen Mathematikprogrammen schnell gelöst (z.B. Mathematica[®]), und mit einigen Vereinfachungen kann die Lösung für γ als Funktion der Parameter Mittelwert $\langle |\omega| \rangle$ und Varianz σ auf eine relativ übersichtliche Form gebracht werden:

$$\gamma_{\langle \omega \rangle, \sigma} = \frac{\cos \langle \omega \rangle \cdot \Re [g_{\langle |\omega| \rangle, \sigma}] - \sin \langle \omega \rangle \cdot \Im [g_{\langle |\omega| \rangle, \sigma}]}{e^{\frac{\sigma^2}{2}} \left[\operatorname{erf} \left(\frac{\pi - \langle |\omega| \rangle}{\sqrt{2}\sigma} \right) + \operatorname{erf} \left(\frac{\langle |\omega| \rangle}{\sqrt{2}\sigma} \right) \right]}, \quad (3.31)$$

in der $\Re(g)$ und $\Im(g)$ den Real- bzw. Imaginärteil der komplexen Funktion g darstellen. Die Substitution

$$g_{\langle \omega \rangle, \sigma} = \operatorname{erf} \left(\frac{\langle |\omega| \rangle + i\sigma^2}{\sqrt{2}\sigma} \right) - \operatorname{erf} \left(\frac{\langle |\omega| \rangle + i\sigma^2 - \pi}{\sqrt{2}\sigma} \right) \quad (3.32)$$

erfolgte nur aus Gründen der Übersichtlichkeit.

Abbildung 3.5 zeigt die grafische Darstellung der Lösung. Für große σ konvergiert γ gegen Null. In diesem Fall sind alle Winkel gleichberechtigt. In $\langle |\omega| \rangle$ ist die Funktion monoton fallend und antisymmetrisch um $\langle |\omega| \rangle = \pi/2$. In diesem Punkt gilt $\gamma(\pi/2, \sigma) = 0$. Vorwärtsschritte werden durch die gleiche Anzahl von Rückwärtsschritten ausgeglichen.

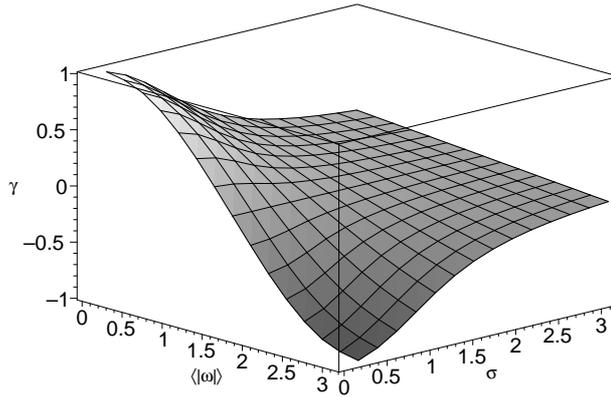


Abbildung 3.5: Die Winkelkorrelation γ einer rechts-links symmetrischen Drehwinkelverteilung über der Position des Maximums $\langle |\omega| \rangle$ und Breite der Verteilung (3.26), berechnet nach (3.31).

3.2.3 Diffusionskoeffizienten

In Abschnitt 3.2.1 haben wir die zeitliche Abhängigkeit des mittleren quadratischen Abstands bestimmt. Der entscheidende Parameter γ ist durch die Drehwinkelverteilung bestimmt. Die beiden Summanden in (3.23) haben ihren größten Einfluß zu unterschiedlichen Zeiten.

Für lange Zeiten haben wir bereits das lineare Verhalten bemerkt, dessen Proportionalitätsfaktor mit dem Diffusionskoeffizienten zusammenhängt.

Wie wir bereits wissen ist $|\gamma| < 1$. Ganz offensichtlich gilt damit auch, dass $\lim_{n \rightarrow \infty} \gamma^n = 0$ und der zweite Summand in (3.23) nicht mehr zeitabhängig ist. Für große Zeiten erhalten wir die Näherung:

$$\langle \vec{R}_n^2 \rangle \approx \lambda^2 \left[n \frac{1+\gamma}{1-\gamma} - \frac{2\gamma}{(1-\gamma)^2} \right]. \quad (3.33)$$

Die Zeitabhängigkeit von $\langle \vec{R}_n^2 \rangle$ ist linear, es handelt sich um normale Diffusion. Durch den Übergang von diskreten Zeitschritten in reale Zeiteinheiten ($n = t/\tau$) erhalten wir als Proportionalitätsfaktor $\frac{\lambda^2}{\tau} \frac{1+\gamma}{1-\gamma}$. In Analogie zur FICKSchen Diffusion (3.12) in zwei Dimensionen können wir schreiben:

$$4D = \frac{\lambda^2}{\tau} \frac{1+\gamma}{1-\gamma}. \quad (3.34)$$

Anders ausgedrückt:

$$D = \frac{\lambda^2}{4\tau} \frac{1+\gamma}{1-\gamma} = \frac{\lambda^2}{4\tau} D_n. \quad (3.35)$$

D_n ist dabei eine reduzierte Form des Diffusionskoeffizienten, bei der die Zeit- und Längendiskretisierung noch keine Rolle spielt. An D_n wird der Unterschied zwischen freier Diffusion ($\gamma = 0 \Rightarrow D_n = 1$) und schnelleren ($D_n > 1$) bzw. langsameren ($D_n < 1$) Formen der Ausbreitung deutlich.

Schauen wir uns nun an, wie der Diffusionskoeffizient von den in 3.2.2 bestimmten Winkelverteilungen abhängt.

Deltaförmig verteilte Drehwinkel Für deltaförmig verteilte Drehwinkel ist γ von den Positionen der beiden Peaks und deren Wichtung abhängig. Experimentell wurde ein zweiter Peak bei 150° gefunden, dessen Häufigkeit etwa ein Zehntel des Hauptpeaks bei 48° beträgt. In Abbildung 3.6 sehen wir das Verhalten von D für $a = \frac{10}{11}$. Setzt man den größeren Peak auf $\omega_1 \approx 48^\circ$ fest, so ist erkennbar, dass die Größe von $\omega_2 > \omega_1$ den Diffusionskoeffizienten um bis zu 40% reduziert:

$$D_n(48^\circ, 48^\circ) \approx 5 \quad (3.36)$$

$$D_n(48^\circ, 180^\circ) \approx 3. \quad (3.37)$$

Für $\omega_2 = 150^\circ$ ist $D_n = 3.25$, was einer Reduktion um 30% entspricht. Selbst ein sehr kleines Nebenmaximum hat immernoch einen großen Einfluss auf die Schnelligkeit der Diffusion.

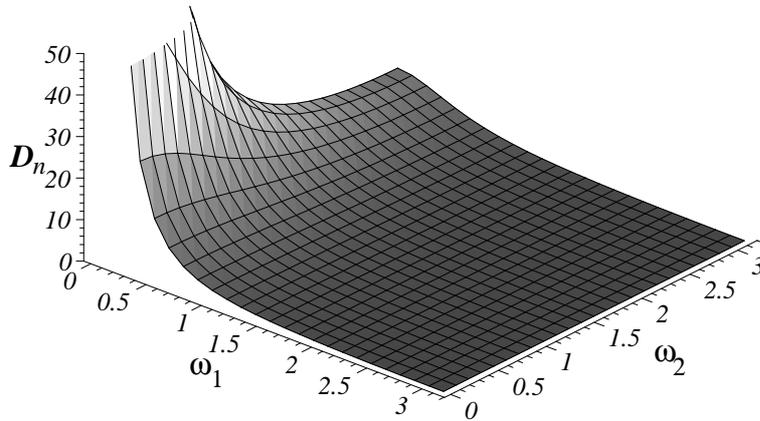


Abbildung 3.6: Reduzierter Diffusionskoeffizient von deltaförmig verteilten Drehwinkeln nach Verteilung (3.24).

Gaußisch verteilte Drehwinkel Die Abhängigkeit der Winkelkorrelation γ von den Parametern der Gaußverteilung ist uns aus dem Abschnitt 3.2.2 bekannt.

Wir können jetzt den Diffusionskoeffizienten für solche Verteilungen bestimmen und miteinander vergleichen. Offensichtlich an (3.34) ist, dass D bei $\gamma = 1$ divergiert. Dieser Fall tritt ein, wenn $\langle |\omega| \rangle$ und σ gegen Null gehen (Abbildung 3.5), der Walker also nur noch geradeaus geht. D divergiert, da die Zeitabhängigkeit von $\langle \vec{R}_n^2 \rangle$ dann nicht mehr linear ist, sondern quadratisch. Diese Form der Diffusion nennt man ballistisch.

Die Abhängigkeit des Diffusionskoeffizienten (D_n) von den Parametern der Drehwinkelverteilung ist in Abbildung 3.7 zu sehen. Für $\gamma > 0$ (also $\langle |\omega| \rangle < \pi/2$) ist $D_n > 1$, ansonsten kleiner. Die Gauß'sche Näherung an die experimentell gemessenen Drehwinkel ergibt $\langle |\omega| \rangle \approx 48^\circ$ und $\sigma \approx 36^\circ$. Damit erhalten wir einen Diffusionskoeffizienten von $D_n \approx 3.1$ ($\Rightarrow D = 2.6 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$), also eine etwa dreimal so schnelle Diffusion wie die eines freien BROWNSchen Teilchens.

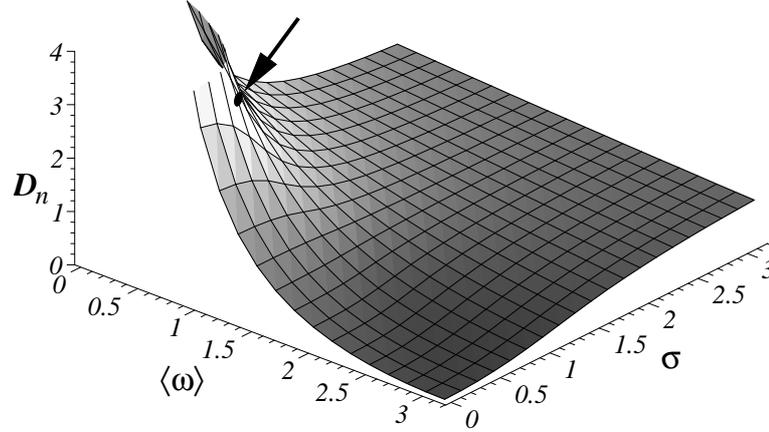


Abbildung 3.7: D_n in Abhängigkeit von $\langle |\omega| \rangle$ und σ der Drehwinkelverteilung mit $D_n = \frac{1+\gamma}{1-\gamma}$ und nach (3.31). Der Pfeil markiert die Werte der Daphnie ($D_n = 3.1$ und $D = 2.6 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$).

3.2.4 Crossoverzeit

Wie wir in den vorangegangenen Abschnitten gesehen haben, gibt es im Verhalten von $\langle \vec{R}_n^2(t) \rangle_N$ unseres *Random Walk* Modells zwei verschiedene Regime. Für große Zeiten ist der Zusammenhang linear. In kleinen Zeiten weicht der Abstand vom linearen Verlauf ab. Dies ist eine Folge des Gedächtnisses. In diesem Abschnitt wollen wir der Frage nachgehen, wann der Übergang vom einen zum anderen Regime stattfindet. Wann ist die Abweichung der theoretischen Kurve (3.23) von der Asymptote (3.33) kleiner als ein bestimmter Wert? Dieser Wert sei gegeben durch einen Bruchteil (ϵ) des absoluten Gliedes der Asymptote. Substituiert man $e = \frac{2\gamma}{(1-\gamma)^2}$, können die Gleichungen umgeschrieben werden und wir fordern:

$$\begin{aligned} |(D_n n - e + e\gamma^n) - (D_n n - e)| &< |e\epsilon| \\ \Rightarrow |e\gamma^n| &< |e\epsilon| \end{aligned} \quad (3.38)$$

Für $e > 0$ ist der Fall klar: Beide Seiten sind positiv, die Betragsstriche können weggelassen werden. Ist $e < 0$ und gilt damit $\gamma < 0$, kann man schreiben

$$-e|\gamma^n| < -e|\epsilon|. \quad (3.39)$$

Da γ negativ ist, ist die linke Seite nur für ganze Zahlen n definiert, aber es gilt $\gamma^n = (-1)^n (-\gamma)^n$, wobei ϵ eine positive Zahl ist. Deshalb gilt:

$$n_{\text{crossover}} > \frac{\ln \epsilon}{\ln |\gamma|} \quad (3.40)$$

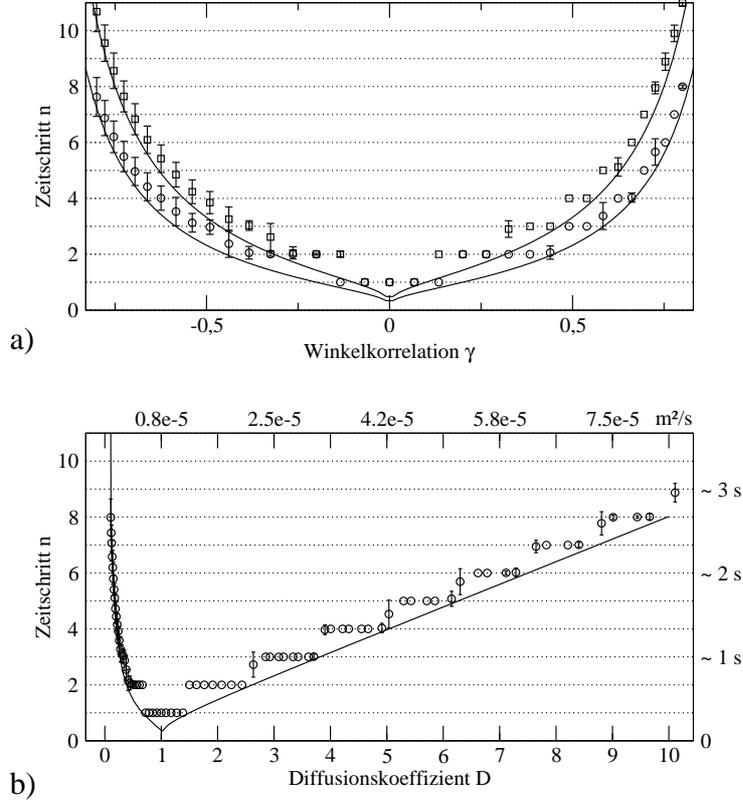


Abbildung 3.8: Annäherungszeit an die Asymptote in Abhängigkeit von γ (Abb. a) bzw. vom Diffusionskoeffizienten (Abb. b). Durchgezogene Linien sind theoretische Kurven nach (3.40) und (3.41). Die Daten stammen von Simulationen mit ($\epsilon = 0.2, N = 5000, S = 500$ - Kreise; $\epsilon = 0.1, N = 25000, S = 1000$ - Quadrate). Abbildung b hat auf der unteren Abszisse den reduzierten Koeffizienten D_n zu stehen, auf der oberen D in $\frac{m^2}{s}$. Die Daphnie hat $D_n \approx 3.1$.

und mit $D_n = \frac{1+\gamma}{1-\gamma}$ ist die Abhängigkeit von D_n :

$$n_{\text{crossover}} > \frac{\ln \epsilon}{\ln \left| \frac{D_n - 1}{D_n + 1} \right|}. \quad (3.41)$$

Zur Überprüfung dieser Aussage läßt man Populationen von N Walkern mit fester Winkelverteilung loslaufen und bestimmt den Zeitschritt, bei dem die Asymptote erreicht wird. Nach mehreren Simulationen S kann der Mittelwert $\langle n_{\text{crossover}} \rangle_S$ bestimmt werden. Diese Prozedur wird für verschiedene γ wiederholt, so dass man die Daten mit dem Verlauf der Kurve (3.40) vergleichen kann.

In Abbildung 3.8 sieht man die Anordnung der Meßpunkte, die sich alle oberhalb der Kurve befinden, da $n_{\text{crossover}}(\gamma)$ eine untere Grenze darstellt. Da sich die Simulation der theoretischen Kurve nur in ganzzahligen Schritten nähern kann, sammeln sich gerade im Bereich kleiner Steigungen ($D_n > 1$) die Punkte entlang ganzzahliger Crossoverzeiten. Je weiter der Diffusionskoeffizient vom Wert der freien Diffusion abweicht, desto länger dauert die Annäherung an die Asymptote. Für “langsamere” Diffusion ist der Effekt stärker als für “schnellere” Diffusion.

3.3 Fazit

In diesem Kapitel haben wir ein *Random Walk* Modell entwickelt, in welchem die Sprünge über eine Korrelation verfügen. Die Korrelation betrifft die Änderung der Bewegungsrichtung zwischen zwei aufeinander folgenden Sprüngen.

Es konnte für verschiedene Drehwinkelverteilungen die Winkelkorrelation bestimmt und ihr Einfluss auf den Diffusionskoeffizienten ermittelt werden. Da die verwendeten Herleitungen ohne Näherungen auskommen, ist zwischen Theorie und Simulationen eine hervorragende Übereinstimmung in den Mittelwerten des quadratischen Abstands zu beobachten.

Die experimentelle Winkelverteilung der *Daphnien* besteht aus einem glockenförmigen Maximum bei circa 48° und einem zweiten Maximum bei etwa 150° , dessen Wahrscheinlichkeit ein Zehntel des Hauptmaximums beträgt.

Mit einer deltaförmigen Drehwinkelverteilung soll die Existenz der zwei Maxima beschrieben werden. Bei der Fixierung des großen Peaks auf 48° hat die Position des zweiten Peaks einen großen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Diffusion. Wir haben berechnet, dass sich der Diffusionskoeffizient um bis zu 40% verringern kann, obwohl der zweite Peak nur sehr klein ist. Eine solche Größenordnung legt den Schluss nahe, dass es sich bei dem Nebenmaximum nicht lediglich um eine Messungenauigkeit handelt, da sich der Diffusionskoeffizient, wie wir noch sehen werden, entscheidend auf die Menge des aufgenommenen Futters auswirkt.

Auch für gaußisch verteilte Drehwinkel konnte die Winkelkorrelation berechnet werden. Die an der *Daphnie* gemessene Verteilung weist einen dreimal höheren Diffusionskoeffizienten als ein frei diffundierendes BROWNSches Teilchen auf. Aufgrund der Existenz eines bevorzugten Drehwinkels zwischen 0° und 90° wird der Raum also etwa dreimal so schnell “erobert”.

Wir haben gesehen, dass selbst kleine Änderungen in der Verteilung der Drehwinkel den Diffusionskoeffizienten stark beeinflussen können.

Die Crossoverzeit, das ist die Zeit bis zur Annäherung des mittleren quadratischen Abstands an die lineare Asymptote, gibt eine Aussage über die Dauer der nichtlinearen Diffusion, wie sie bei allen freien Diffusionsprozessen auf kurzen Zeitskalen zu beobachten ist. Zeiträume dieser Größenordnung sollten bei Simulationen abgewartet werden, bevor mit der Messung zum Beispiel des Diffusionskoeffizienten begonnen wird. Wir haben gezeigt, dass diese Zeit relativ kurz ist und nur wenige Schritte in Anspruch nimmt. Zunehmende Abweichung von der freien Diffusion läßt diese Zeit jedoch ansteigen.

Kapitel 4

Daphnien als Aktive Brownsche Teilchen

Nachdem wir die bisherigen Ergebnisse aus einem diskreten *Random Walk* Modell gewonnen haben, wollen wir nun die Daphnie mit Hilfe kontinuierlicher Differentialgleichungen untersuchen.

Trajektorien deterministischer Differentialgleichungen sind durch die Anfangsbedingungen eindeutig festgelegt. Stochastische Differentialgleichungen, die auf PAUL LANGEVIN zurückgehen und einen fluktuierenden Kraftterm enthalten, haben keine eindeutigen Trajektorien. Aussagen können nur über Mittelwerte getroffen werden.

Im folgenden Kapitel werden wir zunächst einen kleinen Einstieg in die Theorie der LANGEVINGleichungen vornehmen, um dann ein spezielles Modell zur Beschreibung der experimentellen Erkenntnisse über die Daphnie zu entwickeln. Es wird eine besondere Form der *Aktiven Brownschen Teilchen* sein.

Wir werden versuchen, allgemeine Aussagen über den Diffusionskoeffizienten zu gewinnen und erwarten Ergebnisse, die mit denen des *Random Walk* Modells übereinstimmen.

Der Vorteil dieses Zugangs liegt vor allem in der Möglichkeit, spezifische Wechselwirkungen mit anderen Teilchen oder externen Feldern einzubauen, was beim *Random Walk* Modell relativ schwierig ist.

4.1 Die LANGEVINSche Gleichung

Unter einer LANGEVINGleichung versteht man eine NEWTONsche Bewegungsgleichung ($\vec{F} = m\vec{a}$), die um einen stochastischen Kraftterm erweitert ist:

$$m\dot{v} = -\kappa v + F_{\xi}(t) \quad (4.1)$$

Dabei ist κv eine Reibungskraft, deren Stärke κ im einfachsten Fall eine Konstante ist. m/κ ist dabei eine sogenannte “Bremszeit”, in der das Teilchen ohne den Einfluss der zusätzlichen Kraft zur Ruhe kommen würde. Sind beschleunigende und bremsende Anteile der stochastischen Kraft $F_\xi(t)$ ausgeglichen:

$$\langle F_\xi(t) \rangle = 0 \quad (4.2)$$

$$\langle F_\xi(t) F_\xi(t + \tau) \rangle = 2D \delta(\tau), \quad (4.3)$$

kann für Zeiten $t \gg m/\kappa$ das mittlere Abstandsquadrat $\langle x^2 \rangle$ der Gleichung (4.1) angegeben werden (siehe z.B. [14]):

$$\langle x^2 \rangle = \frac{2D}{\kappa m} t. \quad (4.4)$$

Es ist die bekannte lineare Abhängigkeit der normalen, freien Diffusion.

Der allgemeine Fall einer LANGEVINGleichung beschränkt die Reibung nicht auf konstante Terme:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) + F_\xi(t) \\ &= -\frac{\partial U(x)}{\partial x} + F_\xi(t). \end{aligned} \quad (4.5)$$

Ist $f(x)$ eine (zumindest stückweise) integrierbare Funktion, dann folgt für die stationäre Verteilung von x :

$$\begin{aligned} P^0(x) &= N \exp\left(\frac{1}{D} \int f(x) dx\right) \\ &= N \exp\left(-\frac{U(x)}{D}\right) \end{aligned} \quad (4.6)$$

Dieses Wissen wird uns im nächsten Abschnitt dabei helfen, ein Differentialgleichungssystem zur Beschreibung der Daphnien aufzustellen.

4.2 Aktive Brownsche Teilchen mit Winkelkorrelation

Um die Bewegung der Daphnie mit LANGEVINGleichungen zu modellieren, wollen wir nun ein System von Differentialgleichungen aufstellen, dessen Änderung der Bewegungsrichtung die gleiche statistische Verteilung hat wie die am Tier gemessene Verteilung beziehungsweise wie diejenige (3.26) im Modell des *Random Walkers*. Die Ergebnisse aus dem Unterkapitel 3.2 sollten reproduziert werden.

4.2.1 Das Modell

Hierzu wollen wir zunächst die Geschwindigkeitsanteile v_x und v_y in einen Geschwindigkeitsbetrag $v_0 = \sqrt{v_x^2 + v_y^2}$ sowie den von v_0 und einer festen Raumachse (Abszisse) eingeschlossenen Winkel ϕ transformieren:

$$v_x = v_0 \cos \phi \quad (4.7a)$$

$$v_y = v_0 \sin \phi. \quad (4.7b)$$

Einmalige Differentiation nach der Zeit ergibt die Zusammenhänge:

$$\dot{v}_x = \dot{v}_0 \cos \phi - v_y \dot{\phi} \quad (4.8a)$$

$$\dot{v}_y = \dot{v}_0 \sin \phi + v_x \dot{\phi}. \quad (4.8b)$$

Ausgehend von diesen beiden Gleichungen, wollen wir uns vor Augen führen, was bei konstanter Geschwindigkeit zu erwarten ist: Es ist $\dot{v}_0 = 0$, die ersten Summanden in (4.8) verschwinden, und die verbleibenden Gleichungen beschreiben ein Teilchen, das sich in zwei Dimensionen mit konstantem Geschwindigkeitsbetrag bewegt und eine Kraft senkrecht zur Bewegung erfährt. Physikalisch ist das der Fall eines freien geladenen Teilchens, auf das senkrecht zur Bewegung ein Magnetfeld \vec{B} wirkt. Die LORENTZ-Kraft

$$\vec{F}_L = q (\vec{v} \times \vec{B}) \quad (4.9)$$

bildet mit dem Bewegungsvektor und dem Magnetfeld ein Rechtssystem. Eine konstante LORENTZ-Kraft lässt das Teilchen im Kreis laufen. Ausgehend von einer Bewegung in zwei Dimensionen und einem dazu senkrechten Magnetfeld, erhalten wir $v_z = 0$ und $B_x = B_y = 0$ und können mit $\vec{F} = m\vec{a}$ die Gleichung (4.9) umformulieren:

$$\dot{\vec{v}} = -\frac{q}{m} \begin{pmatrix} -v_y B_z \\ v_x B_z \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (4.10)$$

Setzen wir $-q/m = 1$ und identifizieren B_z mit der Änderung der Blickrichtung ($\dot{\phi}$ in (4.8)), so haben wir exakt die Gleichung (4.8) mit konstanter Geschwindigkeit v_0 :

$$\dot{v}_x = -v_y \dot{\phi} \quad (4.11a)$$

$$\dot{v}_y = v_x \dot{\phi}. \quad (4.11b)$$

Da hier *Daphnien* beschrieben werden sollen (und nicht zum Beispiel Elektronen) wäre es unrealistisch, eine konstante Geschwindigkeit anzunehmen. Hinzu kommt eine numerische Schwierigkeit, die gerade dadurch entsteht, dass die Energie (beziehungsweise v_0) im Gleichungssystem (4.11) konstant bleibt: Kleine Schwankungen in v_0 , die in einer Simulation unvermeidbar sind, werden nicht abgedämpft.

Um dies zu umgehen, benutzen wir einen Ansatz aus der Theorie der *Aktiven Brownschen Teilchen*. Hierzu wird eine nichtlineare Reibung eingeführt, welche zu schnelle Teilchen abbremst, langsame jedoch beschleunigt ([15],[16], [17]). Üblich ist eine Reibungsfunktion dritter Ordnung, und man kann formulieren:

$$\dot{v}_0 = (\alpha - \beta v_0^2)v_0. \quad (4.12)$$

Die Stabilisierung der Geschwindigkeit erfolgt um $v_0 = \sqrt{\frac{\alpha}{\beta}}$. Setzen wir statt konstanter Geschwindigkeit diesen Ansatz in (4.8) ein und verwenden (4.7) um $\cos \phi$ und $\sin \phi$ zu eliminieren, erhalten wir:

$$\dot{v}_x = (\alpha - \beta v_0^2)v_x - v_y \dot{\phi} \quad (4.13a)$$

$$\dot{v}_y = (\alpha - \beta v_0^2)v_y + v_x \dot{\phi}. \quad (4.13b)$$

Nun ist die Änderung der Bewegungsrichtung $\dot{\phi}$ genau die Größe, die experimentell ermittelt wurde. Genauer gesagt wurde die statistische Verteilung des Drehwinkels ω gemessen. Also sind ϕ und ω identisch.

Aus dem vorangegangenen Abschnitt wissen wir, wie eine stochastische Differentialgleichung aufgestellt werden kann, die eine gewünschte stationäre Verteilung zur Folge hat.

Da die Verteilung der Drehwinkel (im folgenden nur noch ω genannt) bekannt ist, kann das Potential $U(\omega)$ angegeben und eine LANGEVINDynamik der Drehwinkel aufgestellt werden:

$$P(\omega) = e^{-\frac{(|\omega| - \langle |\omega| \rangle)^2}{2\sigma^2}} \Rightarrow U(\omega) = \frac{1}{4} (|\omega| - \langle |\omega| \rangle)^2 \quad (4.14)$$

$$D_\omega = \frac{1}{2}\sigma^2. \quad (4.15)$$

Durch Einsetzen des Potentials $U(\omega)$ und der Rauschstärke σ in (4.5) folgt:

$$\begin{aligned} \dot{\omega} &= -\frac{\partial U}{\partial \omega} + \sqrt{2D_\omega}\xi \\ &= -\frac{1}{2}|\omega| + \text{sign}(\omega)\frac{\langle |\omega| \rangle}{2} + \sigma\xi. \end{aligned} \quad (4.16)$$

Unser Gleichungssystem lautet also:

$$\dot{v}_x = (\alpha - \beta v_0^2)v_x - v_y\omega \quad (4.17a)$$

$$\dot{v}_y = (\alpha - \beta v_0^2)v_y + v_x\omega \quad (4.17b)$$

$$\dot{\omega} = -\frac{1}{2}|\omega| + \text{sign}(\omega)\frac{\langle|\omega|\rangle}{2} + \sigma\xi. \quad (4.17c)$$

Der Geschwindigkeitsbetrag ist nahezu konstant (die Stärke der Schwankungen kann über die Größe von α und β kontrolliert werden), und die Verteilung der Drehwinkel entspricht der Zusammensetzung zweier Gaußlocken.

Der mittlere quadratische Abstand der durch diese Gleichungen beschriebenen Teilchen sollte sich nach einer gewissen ‘‘Einschwingphase’’ linear verhalten und der Anstieg (sowie das absolute Glied) sollten ausschließlich von $\langle|\omega|\rangle$ und der Breite σ abhängen. Für große Zeiten erwarten wir einen Zusammenhang wie (3.33):

$$\langle\vec{R}_t^2\rangle = \frac{\lambda^2 t}{\tau} \frac{1+\gamma}{1-\gamma} - \lambda^2 \frac{2\gamma}{(1-\gamma)^2}. \quad (4.18)$$

In Abbildung 4.1 sehen wir simulierte Daten dreier Winkelverteilungen (wie in Abb. 3.3). Nach einer Zeit von einigen 100 Sekunden ist eine normale Diffusion erkennbar.

4.2.2 Simulation der Diffusionskoeffizienten

Wir wollen nun die Diffusionskoeffizienten verschiedener Winkelverteilungen bestimmen und die Abhängigkeit von der Winkelkorrelation γ untersuchen. Die Gleichung (4.18) enthält die Parameter Schrittweite und -dauer des *Random Walkers*. Diese haben in der LANGEVINGleichung ihre Bedeutung verloren, aber da sie die Geschwindigkeit des Walkers festlegen ($\frac{\lambda}{\tau} = v$), versuchen wir folgenden Ansatz:

$$\langle\vec{R}_t^2\rangle = \langle v_0 \rangle \lambda t \frac{1+\gamma}{1-\gamma} - \lambda^2 \frac{2\gamma}{(1-\gamma)^2}. \quad (4.19)$$

Wir erstellen eine Zeitreihe von $\langle\vec{R}_t^2\rangle$ mit (4.17) und erhalten mittels linearer Regression den Proportionalitätsfaktor a (in zwei Dimensionen: $a = 4D_{xy}$) und das absolute Glied. Wir identifizieren a mit dem Proportionalitätsfaktor aus (4.19):

$$4D_{xy} = \langle v_0 \rangle \lambda \frac{1+\gamma}{1-\gamma} \quad (4.20)$$

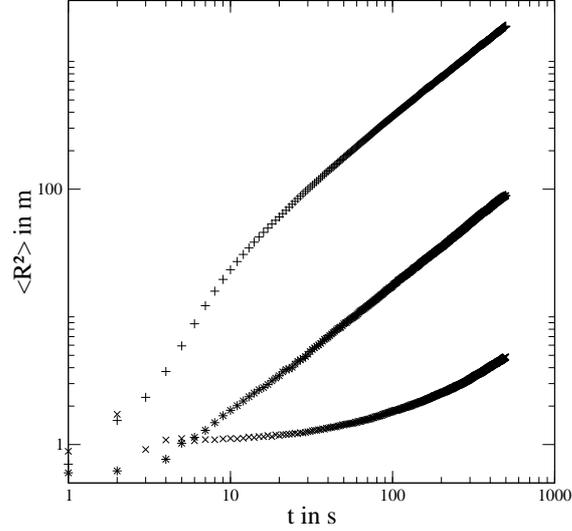


Abbildung 4.1: Mittlerer quadratischer Abstand der Simulation von (4.17) mit 500 Teilchen. Es ist $\alpha = \beta = 1$, die Breite der Verteilung $\sigma = 36.1^\circ$ und die Position des Maximums $\langle |\omega| \rangle = 10^\circ (+)$, $90^\circ (*)$, $170^\circ (x)$.

Zum Vergleich der Daten bestimmen wir aus dem absoluten Glied b die Größe von λ

$$\lambda = \sqrt{-b \frac{(1-\gamma)^2}{2\gamma}} \quad (4.21)$$

und teilen a durch $\langle v_0 \rangle \lambda$. Das Ergebnis entspricht dem reduzierten Diffusionskoeffizienten D_n aus Abschnitt 3.2.3 und sollte dieselbe γ -Abhängigkeit zeigen. Da $\langle v_0 \rangle$ nur wenig fluktuiert (in den Simulationen etwa 10^{-4}) setzen wir zur Vereinfachung $\langle v_0 \rangle = 1 \text{ m/s}$. Wir fordern also:

$$\frac{4D_{xy}}{\langle v_0 \rangle \lambda} = \frac{a}{\sqrt{-b \frac{(1-\gamma)^2}{2\gamma}}} \frac{s}{m} = D_n \doteq \frac{1+\gamma}{1-\gamma}. \quad (4.22)$$

Zur Berechnung der Fehlerwahrscheinlichkeit verwenden wir das Fehlerfortpflanzungsgesetz mit der Annahme, dass sowohl $\langle v_0 \rangle$ als auch γ fehlerfrei sind.

Hierbei taucht eine unerwartete Schwierigkeit auf: Das absolute Glied b der Asymptote des quadratischen Abstands (4.19) hat ein zu γ entgegengesetztes Vorzeichen. Dies ist jedoch in den Simulationen nicht der Fall. b

ist für alle γ negativ, die Wurzel in (4.22) hat daher für $\gamma < 0$ keine reelle Lösung. Der reduzierte Diffusionskoeffizient kann dann mit dieser Methode nicht bestimmt werden.

In Abbildung 4.2 sind einige aus Simulationen gewonnene Werte des Proportionalitätsfaktors a zu sehen. Gleiche Symbole markieren gleiche Breiten der Drehwinkelverteilung. Man sieht deutlich, dass höhere Verteilungsbreiten (Rauschstärken) die Diffusion um mehrere Größenordnungen verstärkt, da höheres Rauschen dem System mehr Energie zuführt. Zum Vergleich mit der Erwartung ist $\frac{1+\gamma}{1-\gamma}$ als durchgezogene Linie in der Grafik eingetragen. Im allgemeinen Verlauf zeigt sich eine grobe Übereinstimmung mit den Daten.

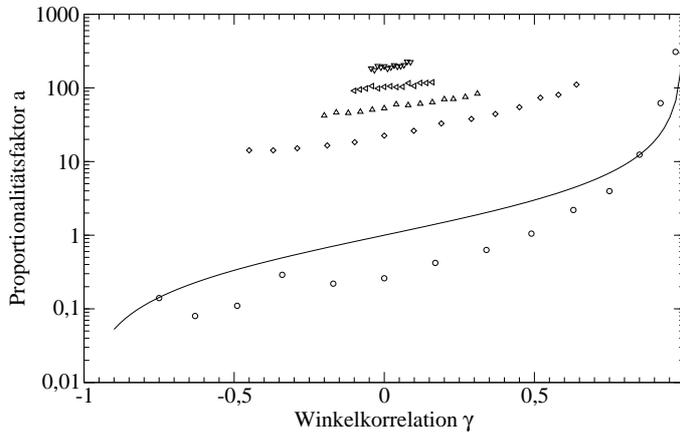


Abbildung 4.2: In Simulationen mit 500 Teilchen gemessener Proportionalitätsfaktor a zwischen $\langle \vec{R}^2 \rangle$ und t über der Winkelkorrelation. Die Rauschstärken sind $\circ : \sigma_\omega = 10^\circ$, $\diamond : \sigma_\omega = 50^\circ$, $\triangle : \sigma_\omega = 90^\circ$, $\triangleleft : \sigma_\omega = 130^\circ$ und $\nabla : \sigma_\omega = 180^\circ$. Durchgezogene Linie: $\frac{1+\gamma}{1-\gamma}$

Die Simulationsergebnisse nach Anwendung von (4.22) sind in Abbildung 4.3 zusammengetragen. Wie bereits erwähnt, ist die Methode auf positive γ beschränkt.

Zunächst erkennt man, dass alle Datenpunkte recht dicht beieinander liegen und dem Verlauf von (4.22) einigermaßen folgen. Die größten Abweichungen von der erwarteten Kurve treten bei sehr kleinen Rauschstärken auf (mit gestrichelten Linien sind $\sigma_\omega = 10^\circ$ und 20° markiert). Als mögliche Ursache käme die entsprechend kleine Sprungrate von $-\omega$ nach $+\omega$ in Frage. Dieser Umstand müßte durch höhere Teilchenzahlen oder längere Simulati-

onszeiten ausgeglichen werden, konnte aber in bisherigen Simulationen mit einer Verzehnfachung der Teilchenzahlen noch nicht nachgewiesen werden.

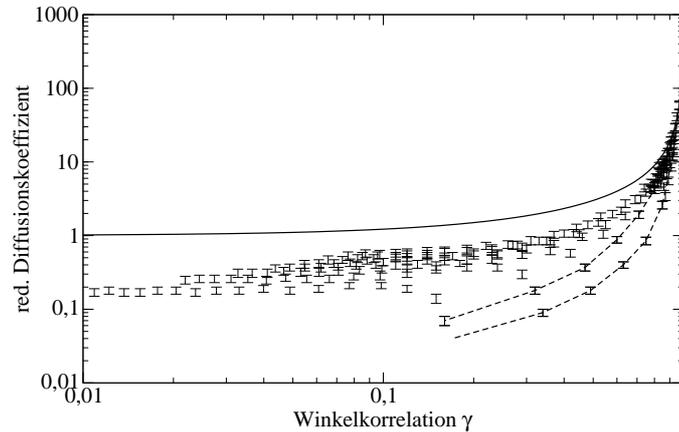


Abbildung 4.3: Nach (4.22) reduzierter Diffusionskoeffizient. Simuliert wurden jeweils 500 Teilchen mit etwa 200 verschiedenen Winkelverteilungen. Die beiden gestrichelten Linien verbinden Punkte gleicher Rauschstärken ($\sigma_\omega = 10^\circ$ für die untere und $\sigma_\omega = 20^\circ$ für die obere Linie). Die durchgezogene Linie repräsentiert die theoretische Erwartung $D_n = \frac{1+\gamma}{1-\gamma}$.

4.3 Fazit

In diesem Kapitel haben wir versucht, ein zum *Random Walker* aus Unterkapitel 3.2 äquivalentes System von stochastischen Differentialgleichungen aufzustellen, oder vielmehr ein System von *Aktiven Brownschen Teilchen*, dessen Änderung der Bewegungsrichtung die gleiche Statistik wie die im biologischen Experiment Beobachtete hat.

Der mittlere quadratische Abstand der Teilchen verläuft, wie erwartet, nach einer “Einschwingphase” linear. Zum Vergleich des Proportionalitätsfaktors mit den Diffusionskoeffizienten aus dem Unterkapitel 3.2 haben wir einen Zusammenhang zum “reduzierten Diffusionskoeffizienten” D_n hergestellt. Es zeigt sich, dass D_n mit steigendem γ zunächst langsam anwächst und dann für $\gamma \rightarrow 1$ immer steiler ansteigt. Dies geschieht nahe der Kurve $\frac{1+\gamma}{1-\gamma}$. Die Nähe zur Vorhersage zeigt, dass es möglich ist, das beschriebene Modell eines korrelierten *Random Walkers* auf das der *Aktiven Brownschen Teilchen* zu übertragen. Bestätigen genauere Untersuchungen die Äquivalenz,

hätten wir zwei verschiedene Modelle zur Beschreibung derselben Sachverhalte in der Hand und können uns je nach der Fragestellung für eines der beiden Modelle entscheiden.

Die Abweichungen von der Kurve können verschiedene Ursachen haben. Die Abweichungen für kleines Rauschen im Winkel (σ_ω) sind am größten. Die Ursache hierfür könnte, wie bereits erwähnt, auf zu kleine Sprungraten zwischen den beiden Potentialminima $\pm \langle |\omega| \rangle$ zurückzuführen sein. Höhere Teilchenzahlen oder längere Simulationszeiten müssten dies ausgleichen.

Eine weitere Verringerung der Abweichungen könnte durch Verkleinerung der Zeitschritte in der Simulation erreicht werden. Da dies den Rechenaufwand erheblich steigert, konnten wir das bisher noch nicht untersuchen. Im letzten Teil von Kapitel 5 werden wir auf den Einfluss der Schrittweite eingehen. Man kann davon ausgehen, dass die in den bisherigen Simulationen verwendete Schrittweite von $\tau = 0.005$ für qualitative Aussagen zu klein ist.

Um die in 4.2.2 beschriebenen Schwierigkeiten bei der Berechnung von D_n zu umgehen, könnte man versuchen die FOKKER-PLANCK-Gleichung für das System aufzustellen und zu lösen. Ist dies möglich, so ergäbe sich der Diffusionskoeffizient in Abhängigkeit von den Parametern der Drehwinkelverteilung.

Kapitel 5

Ein Futtermodell

Die Futtersuche und -aufnahme sind zentrale Elemente im Verhalten aller Lebewesen. Verschiedene theoretische Überlegungen konnten zeigen, welche Parameter diese Prozesse optimieren. GERRITSEN und STRICKLER untersuchen die Wirkung der mittleren Geschwindigkeiten von Tieren und ihrer Nahrung, sowie der Geschwindigkeitsverteilung und der Reichweite ihrer Sinne auf die Begegnungswahrscheinlichkeit [20]. VISWANTHAN et. al. beschreiben, wie die Sprungweitenverteilung eines *Lévy-flights* das Auffinden zufällig im Raum lokalisierter Plätze optimiert [21].

Im folgenden Kapitel wollen wir untersuchen, wie der Diffusionskoeffizient eines sich mehr oder weniger stochastisch bewegenden Tieres auf die Futteraufnahme auswirkt, sofern es sich bereits in einer Ansammlung von Nahrung befindet.

Dafür werden wir ein Modell aufstellen, das die Reduktion einer Futterdichte durch darin diffundierende Teilchen beschreibt. In Simulationen werden wir die in Kapitel 3 und Kapitel 4 konstruierten *Daphnien*modelle verwenden, um die theoretischen Behauptungen zu verifizieren.

5.1 Das Futterfeld

Zunächst einmal behaupten wir, dass die Diffusion der Daphnien, oder vielmehr die unseres Modells, der normalen Diffusionsgleichung genügt:

$$\frac{\partial C(\vec{r}, t)}{\partial t} = -D \frac{\partial^2 C(\vec{r}, t)}{\partial \vec{r}^2}. \quad (5.1)$$

Dies bedeutet, dass die Konzentration der Tiere eine breitschmierende zweidimensionale Gaußglocke ist:

$$C(\vec{r}, t) = \frac{1}{4\pi D t} e^{-\frac{\vec{r}^2}{4Dt}}. \quad (5.2)$$

Nun konstruieren wir ein Futtermodell. Futter wächst nach, diffundiert in den Raum und wird von den anwesenden Tieren dezimiert. Eine Dynamik der Futterdichte $f(r, t)$ kann man formulieren als

$$\frac{\partial}{\partial t} f(\vec{r}, t) = D_f \frac{\partial^2}{\partial r^2} f(\vec{r}, t) - \rho f(\vec{r}, t) C(\vec{r}, t) + g, \quad (5.3)$$

wobei wir in den folgenden Betrachtungen die Wachstumsfunktion g und die Futterdiffusion D_f als verschwindend klein annehmen werden. Man erhält dann eine vereinfachte Dynamik, in der die Futterabnahme proportional zur Futter- und zur Tierdichte ist. ρ ist die Fressrate, mit der das Futter aufgenommen wird:

$$\frac{\partial}{\partial t} f(\vec{r}, t) = -\rho f(\vec{r}, t) C(\vec{r}, t), \quad (5.4)$$

Die formelle Lösung dieser Differentialgleichung ist schnell ermittelt:

$$\int_{f_0}^{f_t} \frac{1}{f(\vec{r}, t)} df = - \int_{t_0}^t \rho C(\vec{r}, t') dt' \quad (5.5)$$

$$f(\vec{r}, t) = f_0 e^{-\int_{t_0}^t \rho C(\vec{r}, t') dt'} \quad (5.6)$$

$$= f_0 \exp \left[-\frac{\rho}{4\pi D} \int_{t_0}^t \frac{1}{t'} e^{-\frac{r^2}{4Dt'}} dt' \right] \quad (5.7)$$

Die Integrationskonstante f_0 ist die (gleichmäßig im Raum verteilte) Anfangsdichte des Futters, die für die folgenden numerischen Berechnungen o.B.d.A. auf $1m^{-2}$ gesetzt werden kann.

Mit dem Anfangszeitpunkt $t_0 = 0$ besteht die Lösung des Zeitintegrals in der sogenannten *Integralexponentialfunktion* ([18]). Diese Funktion ist tabelliert und lässt numerische Berechnungen zu; die theoretische Behandlung erweist sich als aufwändig. Mit der Definition $Ei(1, a) \equiv E_1(a) = \int_a^\infty \frac{e^{-t}}{t} dt$ erhalten wir:

$$f(\vec{r}, t) = f_0 \exp \left[-\frac{\rho}{4\pi D} E_1 \left(\frac{r^2}{4Dt} \right) \right]. \quad (5.8)$$

Mit dem vorgegebenen Diffusionskoeffizienten D und der Fressrate ρ können wir die zeitliche Entwicklung der Futterdichte mit numerischen Mitteln darstellen (Abbildung 5.1). In beiden Fällen ist der Diffusionskoeffizient dem der Daphnie mit gaußisch genäherter Winkelverteilung angepasst ($D = 2.6 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$). Zu sehen ist ein Raumbereich von $2m$ über einen Zeitraum von einer Stunde. Die Fressrate ist in der rechten Abbildung zehnmal so groß wie

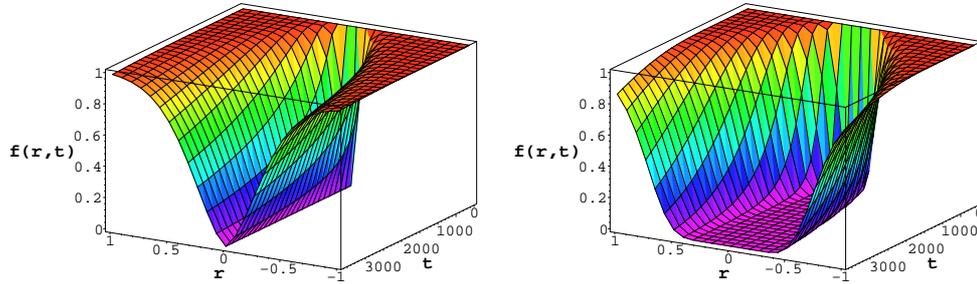


Abbildung 5.1: Zeitliche Entwicklung der Futterdichte über zwei Meter um den Ursprung herum im Zeitraum von einer Stunde. $D = 2.6 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$. Fressrate ρ links: $2.5 \cdot 10^{-4} \frac{m^2}{s}$ und rechts: $2.5 \cdot 10^{-3} \frac{m^2}{s}$.

in der linken. Die Kanten sind dadurch wesentlich stärker ausgeprägt, und es gibt einen großen Bereich gänzlich ohne Futter.

Offensichtlich an (5.8) ist, dass der Verlauf der Futterkonzentration $f(\vec{r}, t)$ vom Verhältnis r^2/t abhängt. Hält man es konstant, dann ändert sich der Anteil des aufgenommenen Futters am Gesamtfutter nicht.

Die übrigbleibende Futtermenge in der (Kreis-) Fläche A (mit dem Radius R) nach der Zeit T erhält man durch Integration von (5.8) über den Raumbereich:

$$F(T, A) = f_0 \int_0^{2\pi} \int_0^R \exp \left[-\frac{\rho}{4\pi D} E_1 \left(\frac{\vec{r}^2}{4DT} \right) \right] dr d\varphi \quad (5.9)$$

$$F(T, R) = 2\pi f_0 \int_0^R \exp \left[-\frac{\rho}{4\pi D} E_1 \left(\frac{r^2}{4DT} \right) \right] dr. \quad (5.10)$$

Die Gleichung (5.10) enthält vier Parameter: die Größe des vorhandenen Futterfeldes R und die zur Verfügung stehende Zeit T sowie die Fressrate ρ und den Diffusionskoeffizienten D . Diese Vielfalt und die Integralexponentialfunktion erschweren die Analyse. Über die Verteilung des Futters unter natürlichen Bedingungen ist bisher nur wenig bekannt, außer dass es zu Flecken unterschiedlicher Größe zusammenklumpt und vor allem durch Windeinflüsse seine Form ändert. Noch ausstehende Experimente sollten typische Größenordnungen untersuchen. Um einen Zugang zu (5.10) zu ermöglichen, sei der Radius und die Zeitdauer willkürlich auf einen Meter und eine Stunde festgesetzt. Sodann kann mit numerischen Methoden die ρ - und D -Abhängigkeit dargestellt werden (Abbildung 5.2).

Deutlich zu erkennen ist das Vorhandensein eines Minimums in Bezug auf den Diffusionskoeffizienten. Die Position ist stark abhängig von der Fressrate. Erklärbar ist die Existenz des Minimums vor allem dadurch, dass zu

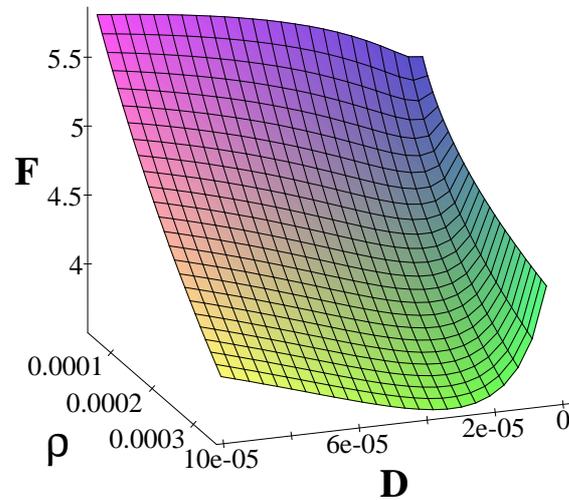


Abbildung 5.2: Verbleibendes Futter F in einer Kreisfläche mit einem Radius von $1m$ nach einer Zeit von einer Stunde in Abhängigkeit vom Diffusionskoeffizienten D und der Fressrate ρ . ($f_0 = 1m^{-2}$)

schnell diffundierende Daphnien die Algenfläche verlassen und nur mit geringer Wahrscheinlichkeit zurückkehren. Zu “langsame” Daphnien treffen dagegen immer wieder auf bereits besichtigte Gebiete. Andererseits sorgt eine sehr hohe Fressrate dafür, dass die Konzentration schnell auf 0 sinkt, so dass ab einem bestimmten minimalen D der gesamte Raumbereich leer wird. Deshalb wird das Minimum mit wachsendem ρ immer breiter.

Schauen wir uns die Abhängigkeit des Minimums von der Zeitdauer bei konstanter Fressrate an (Abbildung 5.3), erkennen wir für wachsende Zeiten die Verschiebung des Minimums zu kleineren D hin. Hier spielt wieder der Umstand eine Rolle, dass zu schnell diffundierende *Daphnien* außerhalb des Algenfleckes suchen, wogegen die “langsamen” Teilchen mehr Zeit haben, alles abzufressen. Mit zunehmender Zeit wird das Minimum auch immer schmaler.

5.2 Simulationen

Im folgenden werden wir mit dem oben konstruierten Futtermodell Simulationen vornehmen und versuchen die theoretischen Vorhersagen zu bestätigen. Wir haben behauptet, dass das aufgenommene Futter bei einem bestimmten Diffusionskoeffizienten maximiert wird und das Maximum mit größerer Fressrate ρ zu größeren Diffusionskoeffizienten verschoben wird.

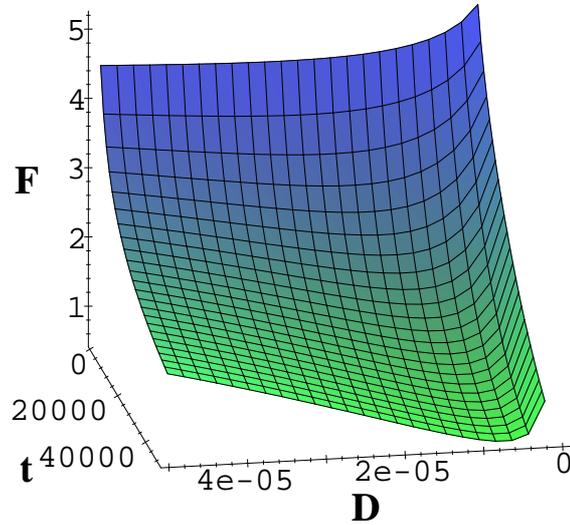


Abbildung 5.3: Verbleibendes Futter F bei konstanter Fressrate ($\rho = 0.00025 \frac{m^2}{s}$) in Abhängigkeit vom Diffusionskoeffizienten und der Zeitdauer. ($f_0 = 1m^{-2}$)

Hierbei entstehen nun unvermeidlich Näherungen, die der Diskretisierung des kontinuierlichen Futtermodells geschuldet sind.

Die erste Einschränkung in den folgenden Simulationen betrifft die Form des abzugrasenden Feldes. Aus programmieretechnischen Gründen ist es, im Gegensatz zu (5.10), ein rechteckiges Raster, dessen halbe Kantenlänge dem Radius R entspricht. Es besteht aus $K \times K$ Zellen der Größe $\delta \times \delta$. Zu Beginn der Simulation werden die Zellen mit eins initialisiert und dann zu jedem Zeitschritt τ nach

$$f(x, y, t + \tau) = f(x, y, t) (1 - \rho\tau C(x, y, t)) \quad (5.11)$$

aktualisiert. Dabei ist $f(x, y, t)$ die Futtermenge in der Zelle (x, y) zum Zeitpunkt t und $C(x, y, t)$ die entsprechende *Daphniendichte*. x und y sind ganze Zahlen, die durch Division der Position durch die Zellengröße δ und anschließende Rundung bestimmt werden. Nach Ablauf der Simulationszeit T kann das verbleibende Futter aufsummiert werden und mit dem Anfangsfutter verglichen werden. Aufgrund der Initialisierung ist das Anfangsfutter:

$$F(t=0) = \sum_{x,y=0}^K f(x, y, 0) = K^2. \quad (5.12)$$

Die Simulation der *Daphniendichte* $C(x, y, t)$ erfolgt für das *Random Walk* Modell direkt nach (3.15). Für die *Aktiven Brownschen Teilchen* werden die Gleichungen (4.17) nach dem EULERSchen Polygonzugverfahren diskretisiert, wobei die Zufallszahl bei stochastischen Differentialgleichungen mit $\sqrt{\tau}$ multipliziert werden muss, um die Unabhängigkeit vom Zeitschritt zu gewährleisten [19]. Die Parameter sind willkürlich auf $\alpha = 0.0001$ und $\beta = 1$ festgesetzt, so dass die mittlere Geschwindigkeit ca. 10mm/s ist. Über die Dichte wird in einem Feld von $K \times K$ Zellen Buch geführt, analog wie für das Futter. Nach jedem Zeitschritt wird das Futter aktualisiert.

Wie sich schnell zeigt, ist die Simulation von LANGEVINGgleichungen ungleichmäßig rechenintensiver als die von *Random Walkern*.

Einfluss der Fressrate In der Auswertung der Gleichung (5.10) haben wir festgestellt, dass das übrig bleibende Futter bei konstantem ρ mit D ein Minimum durchläuft. Kleine Diffusionskoeffizienten lassen die *Daphnien* "auf der Stelle treten" so dass nur ein kleiner Bereich begrast wird. Hohe D lassen die Tiere zu schnell auseinanderdriften. Das Minimum wird mit wachsendem ρ tiefer (es wird ja schneller gefressen), breiter und verlagert sich zu großen D . Dieser Zusammenhang ist als zweidimensionale Kurvenschar in 5.4 zu sehen. Es sind Schnitte bei konstantem ρ durch die Fläche in Abbildung 5.2.

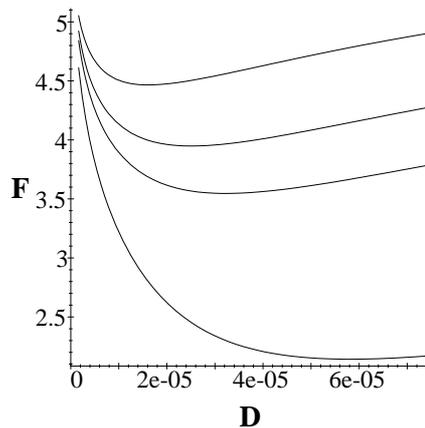


Abbildung 5.4: Das nach einer Stunde übrige Futter in einem Kreis mit 1m Radius ($\Rightarrow F_0 \approx 6.3$) in Abhängigkeit vom Diffusionskoeffizienten für verschiedene Fressraten $\rho = (1.5, 2.5, 3.5, 9.5) \cdot 10^{-4} \frac{\text{m}^2}{\text{s}}$ (von oben nach unten). Berechnet nach (5.10).

Die Daten von Simulationen mit jeweils 500 Teilchen sind in Abbildung 5.5 zusammengetragen. Links als *Random Walker* simuliert, rechts als *Aktives Brownsches Teilchen*. Beide Modelle zeigen das erwartete Minimum. Qualitativ kann in den Simulationsdaten die für steigendes ρ vorhergesagte Vertiefung des Minimums und Verlagerung zu großen D beobachtet werden, allerdings nimmt die Übereinstimmung mit großen D ab.

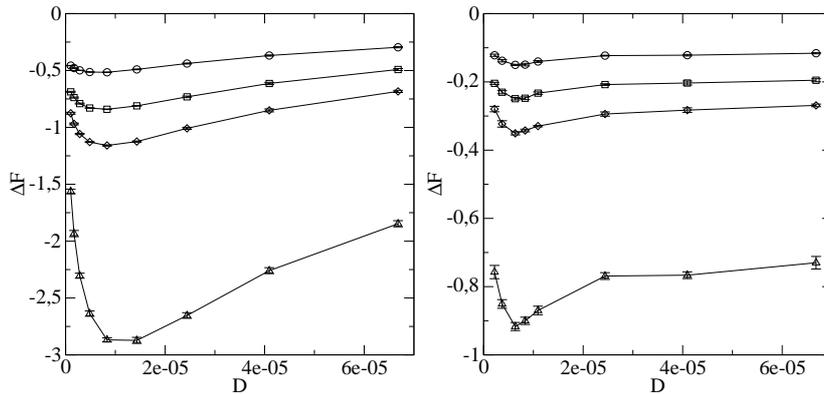


Abbildung 5.5: Futterdifferenz zwischen Endmenge und Anfangsmenge (K^2), nach einer Stunde. Simulationsdaten von 500 *Daphnien* als *Random Walker* (links) und als *Aktive Brownsche Teilchen* (rechts). $\rho = 1.5 \cdot 10^{-4}$ (\circ), $2.5 \cdot 10^{-4}$ (\square), $3.5 \cdot 10^{-4}$ (\diamond), $9.5 \cdot 10^{-4}$ (\triangle). Die zur Verfügung stehende Zeit ist eine Stunde, die Größe des Futterfeldes ist $1m \times 1m$ mit zehn Zellen á $10cm$ Kantenlänge. Fehlerbalken aus jeweils 10 Simulationen.

Vergleicht man die Werte der Simulationen miteinander, so ist der Anteil des konsumierten Futters an der Ausgangsmenge bei der Simulation der *Random Walker* dreimal so groß wie bei der Simulation der *Aktiven Brownschen Teilchen*. Wie sich in Simulationen mit verschiedenen großen Zeitschritten gezeigt hat, so steigt $|\Delta F|$ mit kleineren Schrittweiten. Die Schrittweite in den hier aufgeführten Simulationen beträgt 0.005. Das ist ausreichend, um quantitative Aussagen treffen zu können und groß genug, um eine Zahl von 500 Teilchen in überschaubarem Zeitrahmen simulieren zu können.

Die Zahlenwerte sowohl der Position von D als auch von ΔF weichen von der theoretischen Vorhersage stark ab. Das Minimum liegt in den Simulationen zwischen 0 und $2 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$, erwartet wurden Werte zwischen $2 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$ und $6 \cdot 10^{-5} \frac{m^2}{s}$. Bei den *Random Walk* Simulationen ist im Minimum $\Delta F(\rho = 9.5 \cdot 10^{-4}) \approx -3$. Das entspricht bei einer Feldgröße von 10 mal 10 Zellen ($\Rightarrow F_0 = 100$) einer Reduktion des Futters um 3 Prozent. Erwartet

sind bei dieser Fressrate, wie man Abbildung 5.4 entnehmen kann, mehr als 50 Prozent.

Diese Unterschiede könnten im *Random Walk* Modell daher kommen, dass wir in Gleichung (5.4) ein kontinuierliches Modell aufgestellt haben und daher die Futterreduktion eines diskreten Modells Fehler aufweist. Dann sollte das Modell der *Aktiven Brownschen Teilchen* bei einer Verfeinerung der Zeitschritte bessere Ergebnisse liefern.

Einfluss der zur Verfügung stehenden Zeit Nun wollen wir noch untersuchen, wie sich die zum Grasenerfüllung verfügbare Zeitdauer in den Simulationen niederschlägt.

Hierzu sind wieder in Abbildung 5.6 Schnitte für konstante T durch die Kurve der Abbildung 5.3 gezeigt. Wie bereits erwähnt wurde, verschiebt sich das Minimum zu kleinen D und es wird tiefer, da in längeren Zeiten mehr Futter aufgenommen werden kann.

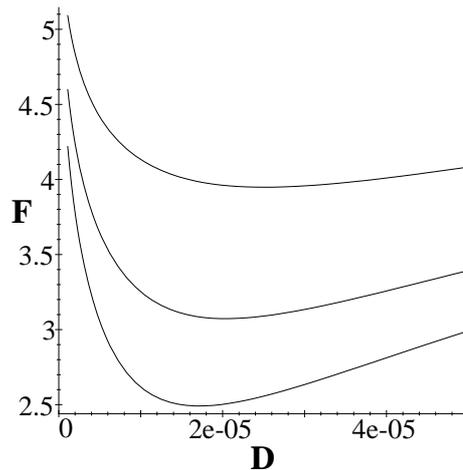


Abbildung 5.6: Theoretischer Verlauf des verbleibenden Futters nach einer, zwei und drei Stunden (von oben nach unten) bei einer Fressrate von $\rho = 2.5 \cdot 10^{-4} \frac{m^2}{s}$.

Wie schon beim Studium des Einflusses der Fressrate nehmen wir wieder Daten aus Simulationen mit 500 Teilchen. Abbildung 5.7 zeigt die Messwerte der beiden Modelle. Zu sehen ist die Differenz zwischen der Futtermenge nach Ende der Simulation und zu Beginn für verschiedene Zeiträume (eine, zwei und drei Stunden). Wieder ist es so, dass die vorhergesagte Verlagerung des Minimums zu kleinen D bei großen Zeiten zu beobachten ist aber die Position und Tiefe des Maximums von den Vorhersagen abweicht.

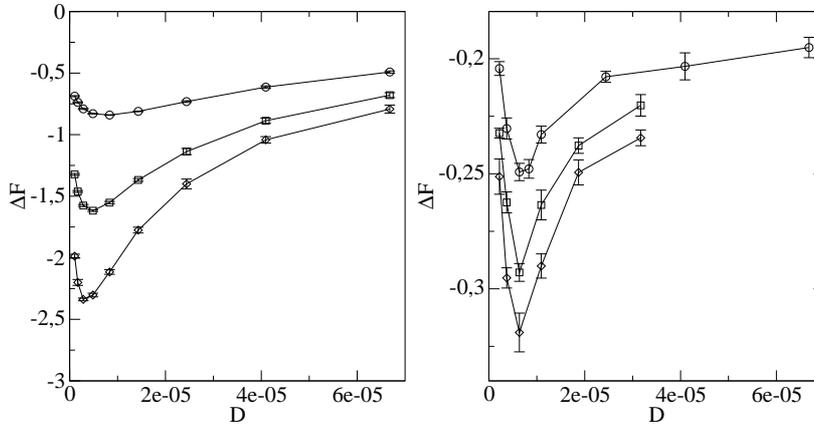


Abbildung 5.7: Futterdifferenz zwischen Endmenge und Anfangsmenge (K^2). Simulationsdaten von 500 *Daphnien* als *Random Walker* (links) und als *Aktive Brownsche Teilchen* (rechts) für feste Fressraten $\rho = 2.5 \cdot 10^{-4} \frac{m^2}{s}$. Die verschiedenen Kurven zeigen das Futter nach verschiedenen Fresszeiten: $T = 1h$ (\circ), $T = 2h$ (\square), $T = 3h$ (\diamond). Die Größe des Futterfeldes ist $1m \times 1m$ mit zehn Zellen á $10cm$ Kantenlänge. Fehlerbalken aus jeweils 10 Simulationen.

Einfluss der Schrittweite in der Simulation der Langevingleichungen Das Modell der *Aktiven Brownschen Teilchen* ist ein System von drei miteinander gekoppelten stochastischen Differentialgleichungen. Bei der numerischen Auswertung von Differentialgleichungen mit dem EULERSchen Polygonzugverfahren, ist die Größe der Schrittweite, mit der die Gleichungen approximiert werden, ausschlaggebend für die Genauigkeit des Ergebnisses.

Zum einen kommt es hierbei auf die spezifischen Eigenschaften des zu untersuchenden Systems an, zum anderen auf die gewünschte Simulationsdauer. Mit zunehmender Zeit weicht das errechnete Ergebnis natürlich mehr und mehr von der Lösung ab.

Wir wollen hier noch einmal einige Simulationen des Futterkonsums anführen, bei der die Schrittweite variiert wird. Da der Rechenaufwand natürlich mit der Verkleinerung der Schrittweite ansteigt, sind die vorgestellten Daten nur noch mit 10 Teilchen ermittelt worden (Abbildung 5.8). Die Fehlerwahrscheinlichkeit ist dann zwar sehr hoch, aber der Vergleich zeigt die Annäherung an ein Minimum um $\Delta F \approx -2.5$. Damit würden wir zwar den Daten der *Random Walk* Simulationen nahe kommen, aber die erwartete Annäherung an die Kurve aus Abbildung 5.6 konnte mit den verwendeten Schrittweiten

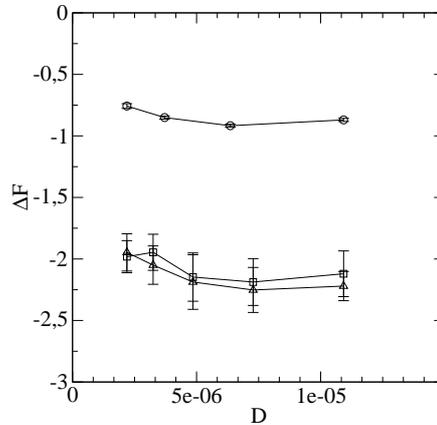


Abbildung 5.8: Nach einer Stunde im Kreis verbleibendes Futter bei einer Fressrate von $\rho = 9.5 \cdot 10^{-4} \frac{m^2}{s}$. Variiert ist die Schrittweite der Simulation der LANGEVINGleichungen. \circ : $\tau = 0.005$ (wie in den Simulationen der Abbildungen 5.5 und 5.7), \square : $\tau = 0.0001$ und \triangle : $\tau = 0.00001$.

nicht bestätigt werden.

5.3 Fazit

In diesem Kapitel ging es um die Modellierung des Konsums von Nahrung durch diffundierende Teilchen. Der Konsum an einem Punkt ist proportional zur Futter- und zur Teilchendichte an diesem Ort. Das hier vorgestellte Nahrungsfeld wächst nicht nach und bewegt sich auch nicht durch den Raum.

Der zeitliche Verlauf des aufgenommenen Futters ist abhängig von der Fressrate und vom Diffusionskoeffizienten der konsumierenden Teilchen. Berechnet man das nach einer gewissen Zeit übrig bleibende Futter, so zeigt sich die Existenz eines Minimums bezüglich des Diffusionskoeffizienten. Es gibt einen optimalen Diffusionskoeffizienten, bei dem die Nahrungsaufnahme maximiert wird. Form und Position des Optimums hängen zum einen von der Fressrate ab, zum anderen von der zur Verfügung stehenden Zeit. Beides sind Parameter, die in biologischen Experimenten untersucht werden könnten, um die hier getroffenen Untersuchungen zu überprüfen. Die verwendete Zeit sollte typischen Nahrungsaufnahmepersistenzen der Tiere entsprechen, die Ausdehnung des Futterplatzes sowie die Geschwindigkeit der Futteraufnahme (Fressrate) sollte natürliche Größenordnungen haben.

Kapitel 6

Zusammenfassung und Ausblick

Wir haben in dieser Arbeit zwei verschiedene Methoden zur Modellierung der Bewegung eines *biologischen Agenten* vorgestellt. Messungen an *Daphnien* haben die Korrelation der Bewegungsrichtung aufeinander folgender Sprünge bestimmt. Der Einfluss dieser Korrelation auf die Eigenschaften eines *Ensembles* von *Daphnien* ist der zentrale Punkt unserer Untersuchungen. Die Experimente haben gezeigt, dass es einen bevorzugten Drehwinkel gibt, der sich in gaußischer Näherung bei 48° befindet. Circa 30 Prozent der Drehungen erfolgen um diesen Winkel. Etwa 12 Prozent der Drehungen sind größer als 90° . Bei diesen rückwärts gewandten Drehungen gibt es ein lokales Maximum bei 150° , das ungefähr 3 Prozent aller Drehungen ausmacht.

Als Zugang zur Bewegungsbeschreibung der *Daphnien* wählten wir zunächst das *Random Walk* Modell. Dieses ist ein diskretes Modell, das mit einem Computer schnell und ohne Diskretisierungs-Ungenauigkeiten simuliert werden kann. Für diese Methode konnten wir analytisch eine Lösung der Abhängigkeit des Diffusionskoeffizienten von zwei verschiedenen Winkelverteilungen bestimmen.

Als Näherung für die gemessene Verteilung benutzten wir zum Einen eine deltaförmige Verteilung mit genau zwei möglichen Winkelbeträgen. Für diese Verteilung wurde der Diffusionskoeffizient bestimmt. Bei Fixierung des einen Peaks auf 48° mit einer zehnmal größeren Wahrscheinlichkeit als der des zweiten Peaks, reduziert die Position des zweiten Peaks den Diffusionskoeffizienten um bis zu 40 Prozent gegenüber der Verteilung mit nur einem möglichen Drehwinkel.

Als zweite Verteilung, die die im Experiment Beobachtete approximieren soll, verwendeten wir die Zusammensetzung zweier Gaußglocken, eine Gaußglocke für Drehungen nach links, die Andere für Drehungen nach rechts. Auch hier konnte der Diffusionskoeffizient für die Parameter der Verteilung bestimmt werden. Ist der Mittelwert des Winkelbetrags kleiner als 90° , so ist

die Diffusion langsamer als bei der freien Diffusion. Für Werte größer als 90° ist die Diffusion schneller. Die *Daphnien* unseres Modells diffundieren durch ihre Winkelverteilung etwa dreimal so schnell wie das frei diffundierende Teilchen.

Als weitere Methode zur Beschreibung der *Daphnien* stellten wir ein Modell von *Aktiven Brownschen Teilchen* auf, dessen Änderung der Bewegungsrichtung nicht rein zufällig ist, sondern die gleiche Statistik wie das biologische Experiment aufweist. *Aktive Brownsche Teilchen* sind eine besondere Form der vielfach verwendeten LANGEVINGleichungen. Der Betrag der Geschwindigkeit fluktuiert bei diesem Modell aufgrund einer nichtlinearen Reibung um einen Wert ungleich 0. Zu schnelle Teilchen werden abgebremst und zu langsame beschleunigt. Dieses Verfahren führte in anderen Arbeiten schon zu vielen Erfolgen in der Beschreibung *biologischer Agenten*. Diese Teilchen diffundieren auf langen Zeiten linear und wir untersuchten die Abhängigkeit des Proportionalitätsfaktors von der Winkelkorrelation.

Es zeigte sich, dass die Erkenntnisse aus den Überlegungen zum korrelierten *Random Walker* durchaus übertragen werden können. Wichtig dabei ist die richtige Wahl des Zeitschrittes, mit dem die Trajektorien approximiert werden. Es stehen also zwei Methoden zur Untersuchung der Bewegungseigenschaften *biologischer Agenten* mit Winkelkorrelation zur Verfügung.

Im letzten Teil dieser Arbeit ging es um den Futterkonsum in Abhängigkeit vom Diffusionskoeffizienten sich bewegendes Teilchen. Wir haben eine Gleichung aufgestellt, die ein Feld beinhaltet, das proportional zu seiner Dichte und zur Dichte der vorhandenen Teilchen mit einer Fressrate aufgebraucht wird. Ein Wachstum der Nahrung, sowie eine Bewegung wurden dabei nicht betrachtet. Wir konnten die Erkenntnis gewinnen, dass die Menge des aufgenommenen Futters für bestimmte Diffusionskoeffizienten ein Optimum besitzt, da zu schnelle Teilchen sich nicht lange genug in dem Nahrungsvorkommen aufhalten, wogegen sehr langsam diffundierende Teilchen sich zu lange auf bereits abgegrasteten Gebieten bewegen.

Die Position des Optimums ist abhängig von der Fressrate und der zur Verfügung stehenden Zeit beziehungsweise der Ausdehnung des Futterfeldes. Ist das Verhältnis der Ausdehnung zur verfügbaren Zeit konstant, ändert sich das Optimum nicht. Die Fressrate der *Daphnien* und typische Längen der Futterausdehnung sollten in biologischen Experimenten bestimmt werden, um zu überprüfen, ob der Diffusionskoeffizient der *Daphnien* tatsächlich in dem Optimum liegt. In Simulationen wurde die Existenz und parameterabhängige Position des Optimums und die bestätigt.

Zur weiteren Präzisierung der in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse sollten Simulationen mit höherer Genauigkeit durchgeführt werden. Außer-

dem kann die Statistik durch andere Verteilungen besser approximiert werden. Eine Mischung der hier untersuchten Verteilungen würde die Eigenschaft eines breiten Hauptmaximums mit der des kleinen Nebenmaximums vereinigen.

Für das Modell der *Aktiven Brownschen Teilchen* sollte die FOKKER-PLANCK-Gleichung aufgestellt und gelöst werden, um den genauen Zusammenhang zwischen Winkelverteilung und Diffusionskoeffizient herzustellen und die Äquivalenz der beiden vorgestellten Modelle zu beweisen.

Literaturverzeichnis

- [1] Karl Pearson and John Blakeman. *Mathematical contributions to the theory of evolution*, chapter XV. A mathematical theory of random migration. Dulau, London, 1906.
- [2] M. Rickert, K. Nagel, M. Schreckenberg, and A. Latour. Two lane traffic simulations using cellular automata. *Physica A*, 231:534–550, October 1996.
- [3] Anke Ordemann. Vortex-swarmering of the zooplankton daphnia. *The Biological Physicist; The Newsletter of the Division of Biological Physics of the American Physical Society*, 2, No. 3:5–10, August 2002.
- [4] Anke Ordemann, Gabor Balaszi, and Frank Moss. Pattern formation and stochastic motion of the zooplankton daphnia in a light field. *Physica A*, 325:260–266, 2003.
- [5] Udo Erdmann, Werner Ebeling, Lutz Schimansky-Geier, Anke Ordemann, and Frank Moss. Theory of active brownian particles: Application to experiments with swarms of the zooplankton daphnia. *Journal of Theoretical Biology*, preprint 2003.
- [6] J. Rudi Strickler. Observing free-swimming copepods mating. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353:671–680, 1998.
- [7] W. Lampert and U. Sommer. *Limnoökologie*. Thieme Verlag, 1993.
- [8] François G. Schmitt and Laurent Seuront. Multifractal random walk in copepod behaviour. *Physica A*, 301:375–396, 2001.
- [9] Karl Pearson. The problem of the random walk. *Nature*, 72(1865):294, July 1905.
- [10] Adolf Fick. Ueber diffusion. *Annalen der Physik*, 170:59, 1855.

- [11] Akira Okubo and Simon A. Levin. *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. Springer-Verlag, 2nd edition, 2001.
- [12] Hsin-Li Wu, Bai-Lian Li, Timothy A. Springer, and William H. Neill. Modelling animal movement as a persistent random walk in two dimensions: expected magnitude of net displacement. *Ecological Modelling*, 132:115–124, 2000.
- [13] Niko Komin, Udo Erdmann, and Lutz Schimansky-Geier. Random walk theory applied to daphnia motion. *Fluctuation and Noise Letters*, 2004.
- [14] Richard Becker. *Theorie der Wärme*. Springer-Verlag, 1985.
- [15] Udo Erdmann. Structure formation by active brownian particles with nonlinear friction. In Y. Bar-Yam, editor, *Proceedings of the International Conference on Complex Systems*. New England Complex Systems Institute, 1997.
- [16] Udo Erdmann and Werner Ebeling. Collective motion of brownian particles with hydrodynamic interactions. *Fluctuation and Noise Letters*, 2003.
- [17] Udo Erdmann, Werner Ebeling, Frank Schweitzer, and Lutz Schimansky-Geier. Brownian particles far from equilibrium. *European Physical Journal B*, pages 105–113, 2000.
- [18] Milton Abramowitz and Irene A. Stegun, editors. *Pocketbook of Mathematical Functions*. Verlag Harri Deutsch, 1984.
- [19] Udo Erdmann. Ensembles von VAN-DER-POL-oszillatoren. Master's thesis, Humboldt Universität zu Berlin, 1997.
- [20] Jeroen Gerritsen and J. R. Strickler. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *J. Fish. Res. Board Canada*, 34:73, 1977.
- [21] G. M. Viswanthan, S. V. Buldyrev, Shlomo Havlin, M. G. E. da Luz, E.P. Raposo, and H. E. Stanley. Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401:911, October 1999.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. L. Schimansky-Geier für seine fachliche Betreuung bei der Erstellung der Diplomarbeit bedanken. Außerdem danke ich Jan Freund für die gewährte Starthilfe und Udo Erdmann für seine jederzeit offenen Ohren für Fragen zur Bewältigung dieser Arbeit.

Großer Dank gebührt meiner lieben Familie, die mir den Weg zu meiner Ausbildung bahnten, unendliche moralische Unterstützung boten und niemals an meinen Fähigkeiten zweifelten.

Ein weiteres riesengroßes Dankeschön möchte ich meinen lieben Freunden geben, die trotz meiner Zweifel immer an mich glaubten. Dieser Dank geht nach Cashel (Irland), nach Konstanz, Berlin-Mitte, Berlin-Treptow und für die wunderbare Korrektur meiner Formulierungen in die Sonntagstrasse in Berlin-Friedrichshain.

Erklärung

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt habe.

Niko Komin
Berlin, den 18. Juni 2004