

Aus der Sektion Wasserwesen der Technischen Universität Dresden
Bereich Hydrobiologie
(Leiter des Bereiches: Prof. Dr. habil. D. Uhlmann)

Stabilität und Gleichgewicht limnischer Ökosysteme

Von **Albrecht Gnauck**
Mit 13 Abbildungen und 2 Tabellen
(Eingegangen am 3. Mai 1979)

1. Problemstellung

Die DDR ist ein dichtbesiedeltes und hochindustrialisiertes Land. Infolge des nur in begrenztem Maße zur Verfügung stehenden natürlichen Wasserdargebotes erfolgt eine intensive Bewirtschaftung des Wasservorrates nach Menge und Beschaffenheit. Ausdruck dieser Bewirtschaftungsstrategien sind Mehrfachnutzungen des Wassers und weitreichende, kostenintensive Maßnahmen zur Aufbereitung von Oberflächenwasser für Trink- und Brauchwasser sowie zur Abwasserbehandlung. Parallel dazu erfolgen Maßnahmen zum Schutz der Gewässer vor Verunreinigungen durch Abwassereinleitungen. Die erhöhte Zufuhr von Nährstoffen in Form von Kohlenstoff-, Stickstoff- und Phosphorverbindungen in die Gewässer beschleunigt die Produktion von Algenbiomasse, deren offenkundiges Zeichen Algenmassenentwicklungen in Seen, Talsperren und Fließgewässern ist. Die Sekundärbelastung beschleunigt zusätzlich den ohnehin fortschreitenden Prozeß der Eutrophierung der meisten unserer Gewässer, wobei die möglichen Nutzungen für eine stabile Trinkwasserversorgung der Bevölkerung, für Erholungszwecke und industrielle Nutzungen immer mehr eingeschränkt werden. Die in der Vergangenheit oft geübte Praxis der Nutzung von Fließgewässern als Reinigungsanlagen zur Behandlung verdünnter Abwässer hat zu großen ökologischen und ökonomischen Nachteilen unserer Volkswirtschaft geführt. Falls keine oder nur in geringem Maße toxische Substanzen in die Gewässer eingetragen werden, bildet sich zwar bei jeder Belastung eine Biozönose aus, die den speziellen Umweltbedingungen angepaßt ist, jedoch wird die Organismengemeinschaft umso artenärmer, je höher die Belastung mit organischen und anorganischen Substanzen ist (Thienemann 1956). Mikroorganismen, wie sie in Abwasserbehandlungsanlagen eine wesentliche Rolle spielen, herrschen dann in solchen Gewässern vor. Als unerwünschte Begleiterscheinungen treten Geruchsbelästigungen, Pilztreiben und oft völliger Sauerstoffschwund im Wasser auf. Solche strukturellen Änderungen im Organismengefüge eines limnischen Ökosystems sind Kennzeichen instabiler Prozesse infolge starker Störungen, deren Ursachen intern und/oder extern bedingt sein können, und die nicht mehr vom Ökosystem selbstregulierend ausgeglichen werden können.

Für eine Stabilitätsanalyse ergeben sich daraus folgende Fragestellungen:

1. Unter welchen Bedingungen (interne und/oder externe Störungen) ändern Ökosysteme ihre Struktur?
2. Bei welchen Änderungen der Umweltbedingungen erfolgt ein Übergang in einen anderen Gleichgewichtszustand eines Ökosystems?
3. Wie groß ist das Selbstregulationsvermögen und damit die ökologische Pufferkapazität eines Ökosystems?
4. Welcher Zusammenhang besteht zwischen der Struktur und der Leistung eines Ökosystems?

Die Frage nach dem Gleichgewicht und der Stabilität eines limnischen Ökosystems ist nicht in eindeutiger Weise beantwortbar, da ein solches System mehrere Gleichgewichtspunkte hat und die Übergangsprozesse bezüglich der Leistung stabil, bezüglich der Struktur aber instabil sein können.

Die oft beobachtete Ansprechunempfindlichkeit ökologischer Systeme kompliziert diese Probleme noch mehr, da von der Leistung des Systems her nicht unterschieden werden kann, ob es sich um eine stationäre Ruhelage oder um die Unempfindlichkeit des betrachteten ökologischen Prozesses handelt. Es ist deshalb kaum möglich, ohne genügend genaue mathematische Modelle Stabilitätsuntersuchungen eines limnischen Ökosystems exakt durchzuführen.

2. Ökosystemanalyse und Modellierung als Methoden

In den letzten Jahren sind verstärkt kybernetische Denkweisen und Methoden auf limnische Systeme angewendet worden (Halfon 1976, Patten 1976).

Limnische Ökosysteme sind ihrem Charakter nach nichtlineare Systeme (Steel 1973, Straškraba 1976), geringe Veränderungen einer Einflußgröße rufen meist nichtlineare Änderungen anderer Einflußgrößen hervor (Gnauck 1976). Die Kenntnis des Übertragungsverhaltens von Ökosystemen ist Voraussetzung für eine Berechenbarkeit und damit auch für eine Stabilitätsuntersuchung solcher Systeme. Auf Grund der Komplexität und Kompliziertheit von Ökosystemen, wobei gerade die limnischen Systeme noch relativ überschaubar sind, sind die beschreibenden Systemdifferentialgleichungen oft unbekannt, so daß spezielle Untersuchungen zur Ermittlung des Zeitverhaltens notwendig sind, was als Systemidentifikation bezeichnet wird (Eykhoff 1974).

Zur Ökosystemanalyse und Modellierung bestehen gegenwärtig drei voneinander unabhängige Entwicklungsrichtungen:

1. Stochastische Systemanalyse und -modellierung: Dabei werden die zeitlichen und räumlichen Änderungen der Eingangsgrößen und deren Anfangsunbestimmtheit berücksichtigt. Es sind deshalb Lösungsansätze notwendig, die den stochastischen Charakter der Eingangsgrößen und der Zustandsgleichungen beachten (z. B. Regressionsansätze).
2. Analytische Systemanalyse und -modellierung: Es werden die wesentlichen Eingangsgrößen und die Zustandsgleichungen als bekannt vorausgesetzt. Diese vollständige Bestimmtheit gestattet die Anwendung funktionsanalytischer mathematischer Methoden.
3. Adaptive Systemanalyse und -modellierung: Die Anfangsunbestimmtheit wird durch Ausnutzung der im Prozeßverlauf gewonnenen Informationen verringert. Durch ein geeignetes Kriterium für den Modellfehler ist eine sehr genaue Modellbildung und damit eine realistische Simulation des Systemverhaltens möglich.

Die Art und Weise der Systemanalyse ist vom Ziel der Modellierung abhängig. Man unterscheidet dabei Beschreibungs- und Verhaltensmodelle (Straškraba und Gnauck 1980).

2.1. Signale und Systeme

Signale stellen die materielle Realisierung von Informationen dar, sie haben einen Informationsgehalt, der durch den Verlauf der informationstragenden Parameter charakterisiert wird (Woschni 1974). Zu ihrer Beschreibung dienen Kenngrößen und -funktionen im Zeit- und im Frequenzbereich, die aus dem Signalverlauf gewonnen werden.

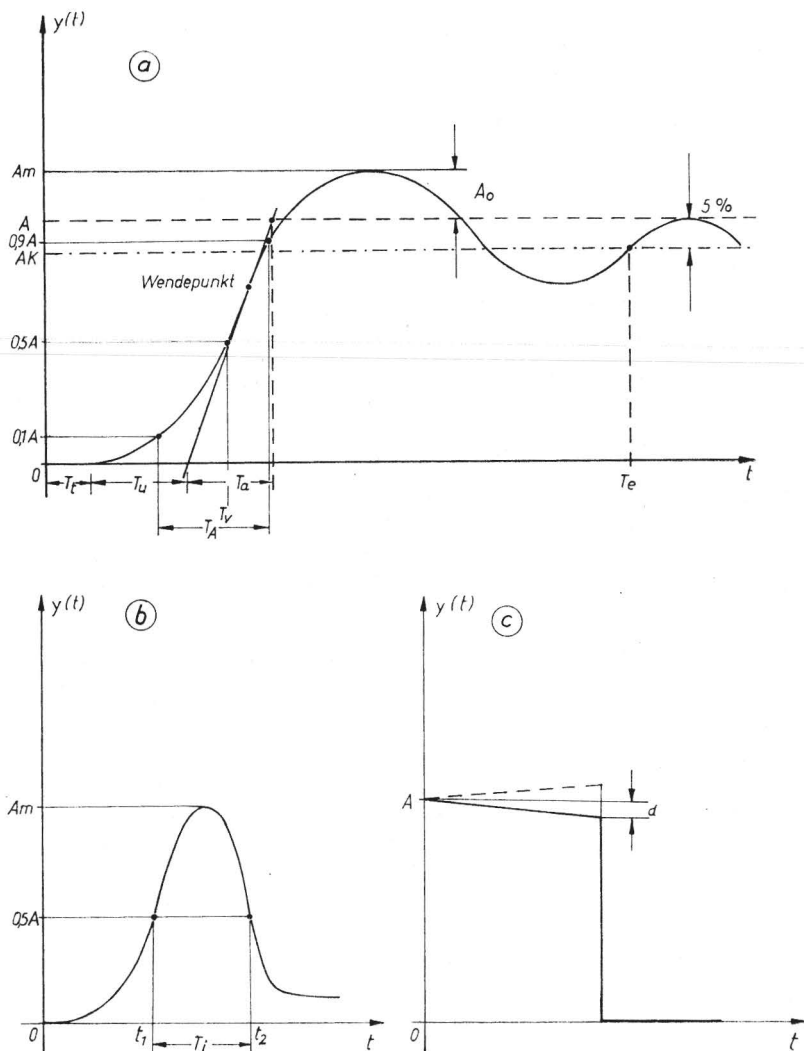


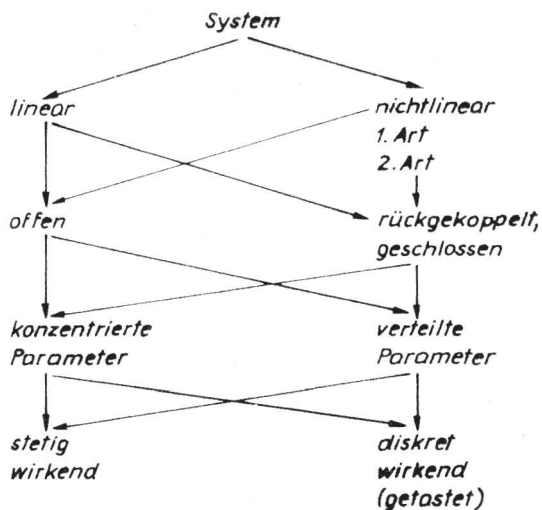
Abb. 1. Kennwerte für den Zeitverlauf von Signalen.

a) Totzeit T_t : Zeit, nach der sich eine Ausgangsänderung auf eine Änderung am Systemeingang zuerst bemerkbar macht. Verzugszeit T_u : Zeit vom Beginn des Signals (Signalwert $\neq 0$) bis zum Schnittpunkt der Tangente im Wendepunkt der Kurve mit der Zeitachse. T_A -Ausgleichszeit. Einschwingzeit T_e (5% -Zeit): Zeit, nach der der Signalwert endgültig innerhalb der Schranken von $\pm 5\%$ vom Endwert A_k bleibt. Maximale Amplitude A_m . Konstante Amplitude A_k . Überschwingweite $A_0 = (A_m - A_k) \cdot 100$. Anstiegszeit T_A : Zeitdifferenz zwischen den Amplitudenwerten $0,1A$ und $0,9A$. Verzögerungszeit T_v : zur Amplitude $0,5A$ gehörender Zeitwert. b) Impulsdauer T_i : Zeit, in der die Signalwerte von $0,5A_m$ auf A_m ansteigen und wieder auf $0,5A_m$ abfallen. c) Dachabfall D : definiert für rechteckförmige Signale, $D = d/A \cdot 100$, $d > 0$. Falls A ansteigt, so $d < 0$. Anstieg und Abfall von A bezeichnet man auch als Dachschräge

Bei den in Ökosystemen auftretenden stochastischen Signalen gibt es vier Möglichkeiten der Klassifizierung (Schlitt 1968):

1. nach dem Zeitverlauf der Signale,
2. durch Approximation mittels determinierter Signale,
3. durch die Angabe von Verteilungsfunktionen,
4. durch Leistungsspektren.

Zur Charakterisierung des Zeitverlaufes von Signalen werden Kennwerte verwendet (Woschni 1974) (Abb. 1). Tabelle 1 gibt eine Übersicht über eine Klassifikation ökologischer Systeme hinsichtlich einer Stabilitätsanalyse. Obwohl die linearen Systeme,



für die das Superpositionsprinzip ohne Einschränkungen gilt, für ökologische Untersuchungen nur in beschränktem Maße Gültigkeit besitzen, werden sie in die Klassifikation einbezogen, da sie als spezielle nichtlineare Systeme interpretiert werden können. Bezüglich einer Stabilitätsanalyse werden die nichtlinearen Systeme, also auch die Ökosysteme, in nichtlineare Systeme 1. Art (linearisierbar in einem gewissen Bereich) und 2. Art (wesentliche Nichtlinearitäten sind einbezogen und können nicht ohne weiteres linearisiert werden), eingeteilt. Wichtig ist dabei, ob die vorgegebene Bewegungsgleichung oder Systemreaktion das offene und rückgekoppelte System beschreiben und welcher Art die Rückkopplung ist. Die mathematische Beschreibung erfolgt für ein System mit diskret verteilten Parametern durch gewöhnliche Differentialgleichungen, während für Systeme mit kontinuierlich verteilten Parametern die mathematische Beschreibung durch partielle Differentialgleichungen erfolgt. Entscheidend für eine Stabilitätsanalyse ist ein genügend genaues mathematisches Modell oder eine experimentell ermittelte Kennfunktion (z. B. Frequenzgang, Sprungreaktion oder Impulsreaktion) des zu untersuchenden Systems. Für Ökosysteme ist darüber hinaus noch die Kenntnis der Störampplitude bei deterministischen und der Verteilungsfunktion bei stochastischen Störsignalen notwendig.

2.2. Regelung und Steuerung

Das gesamte Ökosystem wird als kybernetisches System (Regelsystem), jedes Steuerungsproblem als Sonderfall eines Steuerungsproblems aufgefaßt (Solodownikow 1971). Die Regelung dient dem Zweck, eine Größe einer anderen entsprechend eines gegebenen Algorithmus' oder einer dem Regelungssystem immanenten Gesetzmäßigkeit nachzuführen. Ein Regelsystem besteht allgemein aus der Regelstrecke (geregelter

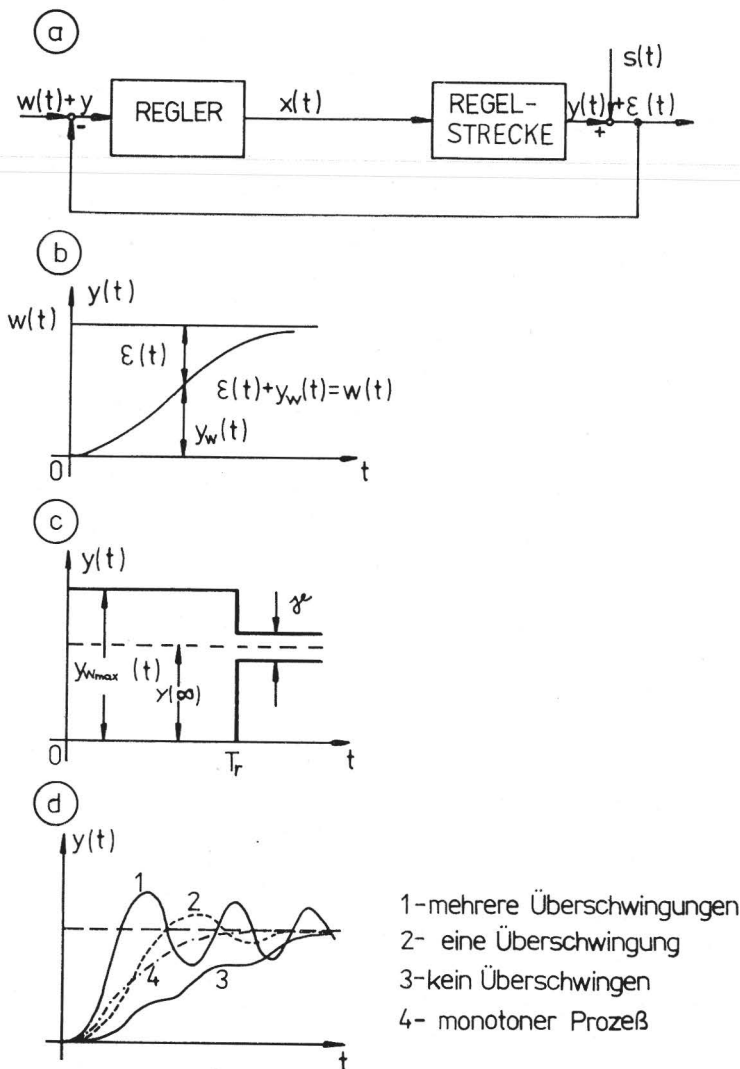


Abb. 2. Blockdiagramm und Gütekennwerte eines Regelsystems.

a) Allgemeiner Aufbau eines Regelsystems aus dem Regler (regelnder Teil) und der Regelstrecke (geregelter Teil). b) Das Ergebnis der Regelung wird anhand der Verringerung des Fehlersignals beurteilt. Fehlersignal und Regelabweichung ergeben die Führungsgröße (Sollwert). c) Gütekennwerte der Regelung: $y_{wmax}(t)$ -maximale Regelabweichung, $y(\infty)$ -statische Regelabweichung, T_r -Ausregelzeit: Zeit, nach der gilt: $|y_w(t) - y(\infty)| = \sigma \forall t > T_r$. d) Zeitliche Verläufe von Übergangsprozessen

Teil) und dem Regler (regelnder Teil) (Abb. 2a). Das Ergebnis der Regelung wird herangezogen, um eine Regelabweichung $y_w(t) = w(t) - y(t)$ zu bilden und damit eine Stellgröße $x(t)$ so zu ändern (z. B. durch anthropogene Maßnahmen), daß $y(t)$ dem Sollwert $w(t)$ (Führungsgröße) trotz äußerer Störungen $s(t)$ angeglichen wird. Der Zusammenhang zwischen der Führungsgröße und der Regelabweichung ist in Abb. 2b dargestellt.

Die Forderungen an das Verhalten des Regelsystems bei Stationarität und im Übergangsprozeß sind durch Gütekenngößen festgelegt (Abb. 2c). Bei dynamischen Systemen mit Folgeregelung (Reinisch 1974) wird das Fehlersignal $\varepsilon(t)$ den in Abb. 2c angegebenen Kriterien unterworfen, wobei für stabile Systeme $\varepsilon(t) \rightarrow 0$ für $t \rightarrow \infty$ gelten muß. Bei nicht verschwindender statischer Regelabweichung sind verschiedene Übergangsprozesse möglich (Abb. 2d).

Für die sogenannten „Großen Systeme“ (large scale systems) ist eine geschlossene Stabilitätsanalyse sehr erschwert oder überhaupt nicht möglich. Ein Verfahren, das in vielen Fällen erfolgreich angewendet worden ist, ist die Dekomposition des Gesamtsystems in möglichst gering gekoppelte Teilsysteme, wobei die Steuerung der Teilsysteme im Sinne des Gesamtsystems durch eine hierarchisch strukturierte Steuerungseinrichtung erfolgt. Diese Steuerungsmethode wurde erstmals von Mesarovic (1970) von systemtheoretischen Standpunkt untersucht und von Straškraba (1977) für limnische Ökosysteme ausführlich diskutiert.

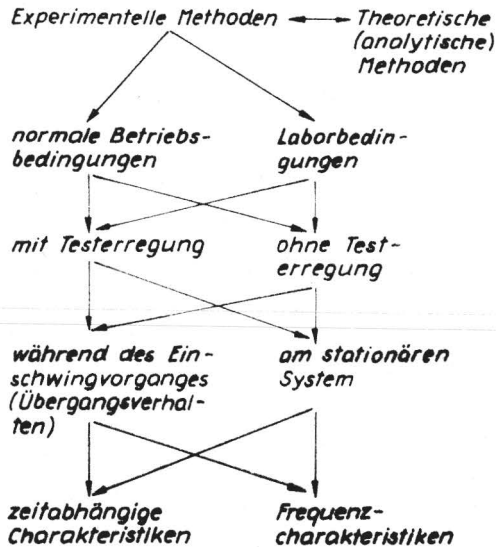
Ausgehend von der Verhaltensweise eines limnischen Ökosystems muß die eindeutige Determiniertheit der Teilsysteme durch ein wahrscheinliches Bild ersetzt werden (Oster 1974), das statistisch die Zusammenhänge zwischen den Systemparametern widerspiegelt. Ein- und Ausgangssignale unterliegen regellosen Schwankungen, so daß zur Prozeß- und Systembeschreibung vor allem Wahrscheinlichkeitsverteilungen, Korrelations- und Spektralfunktionen herangezogen wurden (Braun 1973, Gnauck 1976).

2.3. Bestimmung dynamischer Charakteristiken

Allgemein ist eine mathematische Modellierung limnischer Ökosysteme auf experimentellem und/oder auf theoretischem Wege möglich (Straškraba und Gnauck 1980). Das dynamische Verhalten eines limnischen Ökosystems kann prinzipiell mit Hilfe nichtlinearer gekoppelter Differentialgleichungen beschrieben werden (Straškraba 1977), während die Struktur ökologischer Systeme von Menshutkin (1971) mittels mengen- und graphentheoretischer Methoden erklärt wird. Insbesondere wurden für die praktischen Belange einer Wassergütebewirtschaftung Phytoplanktonmodelle entwickelt (Thomann 1977, Vollenweider 1976) sowie Modelle der Nährstoffkreisläufe und Nahrungsketten in Gewässern (Canale 1976, Jeffries 1976, O'Neill 1976, De Angelis 1976), wobei insbesondere die dynamischen Charakteristiken dieser Prozesse eine wesentliche Rolle spielen. Tabelle 2 gibt einen Überblick über Möglichkeiten der Bestimmung solcher Charakteristiken. Unter den Größen, die das Zeitverhalten linearer oder linearisierter Regelstrecken mit konstanten Parametern beschreiben, versteht man deren Gewichtsfunktion $g(t)$ oder deren Übertragungsfunktion $G(p)$ bzw. die Frequenzkennlinien (Bode-Diagramm).

2.4. Stabilität und Sensitivität

Einen wichtigen Beitrag zur Analyse eines limnischen Ökosystems stellen Untersuchungen über die Stabilität und Sensitivität dar, wobei eine Stabilitätsanalyse auf der Untersuchung der das Systemverhalten charakterisierenden dynamischen Eigenschaften beruht (Usher und Williamson 1974). Das Ziel einer solchen Analyse besteht darin, diejenigen Bedingungen zu ermitteln, bei denen kleine Abweichungen des Systemzu-



standes von den stationären Werten gegen Null konvergieren, wenn die Ursachen der Störungen beseitigt sind und die Frage zu beantworten, ob der neue Systemzustand stabil ist. Dabei sind nicht nur das durchschnittliche Verhalten, sondern auch kurz- und langfristige Änderungen der Zustandsgrößen, die das Gesamtverhalten des Ökosystems wesentlich beeinflussen (Steele 1974) von großem Interesse.

Auf Grund ihrer Komplexität ist eine auf das Gesamtsystem gerichtete Stabilitätsanalyse bei Ökosystemen oft nicht möglich, da die Zahl der Rückkopplungen sehr groß sein kann (Uhlmann 1975). Die beobachteten Systemgrößen sind meist das Ergebnis einer Vielzahl von Einzelprozessen, die oft nur summarisch erfaßt werden können (z. B. der biochemische Sauerstoffbedarf (BSB) oder der chemische Sauerstoffverbrauch (CSV) eines Gewässerabschnittes). Für einige Einflußgrößen ist es zwar möglich, das Zeitverhalten zu erfassen und zu modellieren, aber damit können nur bedingte Aussagen hinsichtlich der Änderungen von Struktur und Leistung eines limnischen Ökosystems gegeben werden. Für eine Stabilitätsanalyse sind aber gerade die zwischen den die Struktur und Leistung beschreibenden Einflußgrößen herrschenden Beziehungen von besonderer Wichtigkeit, um die Sensitivität der Systemparameter abschätzen und Angaben über die Stabilitätsreserve des Systems machen zu können.

Die Struktur und viele Funktionen eines limnischen Ökosystems unterliegen bereits konstanten äußeren Bedingungen ständigen und oft erheblichen zeitlichen Schwankungen, die vor allem eine Folge der im System vorhandenen stochastischen Rückkopplungen sind. Die im System vorhandenen Fluktuationen der Struktur können meist nicht mit Instabilitäten der Funktion des Ökosystems identifiziert werden. Auf Grund der ständigen Bewegungen des Ökosystems lassen sich keine festen Mittelpunkte für die Phasenebenen wesentlicher Zustandsgrößen finden. Damit wird auch eine spezifische Eigenschaft nichtlinearer Systeme deutlich: Stabile Funktion der Teilsysteme oder des Gesamtsystems innerhalb eines gewissen „Arbeitsbereiches“ (Pufferungs- und Regu-

lationsvermögen eines Ökosystems) bei Instabilität der Struktur. Abb. 3 zeigt schematisch den Zusammenhang zwischen der organischen Belastung (Störung) und der Gesamtzahl an Organismenarten (Struktur) bzw. der Bioaktivität (Leistung) in einem Gewässer. Während die Struktur des Ökosystems mit steigender Störgröße grober wird (das Ökosystem wird artenärmer), steigt bei nichttoxischer Belastung die Bioaktivität bis auf ein Sättigungsniveau, was der optischen Leistung entspricht, an.

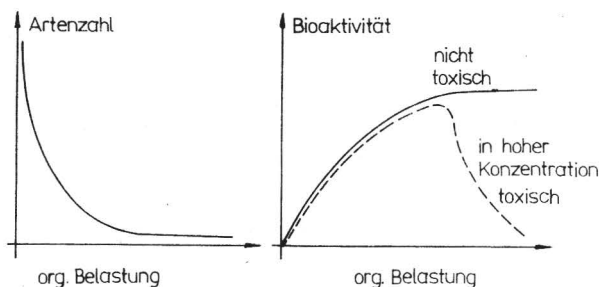


Abb. 3. Schematische Darstellung des Zusammenhanges zwischen organischer Belastung und Artenzahl sowie der Bioaktivität in einem limnischen Ökosystem. (Aus Uhlmann 1973)

Stabilitätsuntersuchungen haben in der Automatisierungstechnik und in verschiedenen nichttechnischen Disziplinen (Biologie, Soziologie, Ökonomie) große theoretische und praktische Bedeutung gewonnen. Beispielsweise wurde das Problem der Karzinombildung (unkontrolliertes Zellwachstum) als instabiles Regelungssystem untersucht (Düchting 1968). Der Ausgangspunkt der Stabilitätsbetrachtungen waren zunächst Untersuchungen biologischer Rhythmen und Schwankungen einzelner Populationen (Winfree 1967, Walter 1969), bevor May (1972, 1973, 1974), Mac Arthur (1970) u. a. in ausführlicher Weise das Stabilitätsverhalten ökologischer Systeme in ihrer Gesamtheit beschrieben. Dagegen traten Probleme der Stabilität im technischen Bereich bereits Ende des vorigen Jahrhunderts auf, ehe die von Ljapunov (1907) entwickelte Theorie in der Mitte dieses Jahrhunderts eine praktische Nutzung fand. Diese Theorie, die im Sinne der höheren Analysis eine Verallgemeinerung des Abstandsbegriffes im Euklidischen Raum darstellt, konnte sich deshalb erst so spät durchsetzen, weil sie die „Zustandsraum-Denkweise“ voraussetzt, die der Frequenzvorstellung nicht analog ist und eine mehr naturwissenschaftliche Systembetrachtung darstellt.

Eng verbunden mit dem aus der Newton-Mechanik entlehnten Stabilitätsbegriff ist der Begriff der Bewegung eines Systems, wie sie durch die folgende Gleichung dargestellt wird:

$$u(t) = K(t)u(0) + \int_0^t K(t-\tau) Bx(\tau) d\tau = u_f(t) + u_s(t),$$

wobei $K(t) = \exp At = (k_{ij}(t))$ die (n,n) -Fundamentalmatrix (Übergangsmatrix) dargestellt. $u_f(t)$ ist die von $u(0)$ (Anfangszustand) abhängige (freie) Bewegung des Systems, während $u_s(t)$ die durch $x(t)$ hervorgerufene erzwungene Bewegungskomponente des Systemzustandes darstellt. Eine Bewegung ist im einfachsten Fall eine zeitliche Änderung, die auch als Bahn eines Punktes (Trajektorie) in einem n -dimensionalen Raum erklärbar ist (vgl. Brack 1974). Anschaulich ist der Begriff der Stabilität anhand von Bewegungsabläufen in einem trägheitsbehafteten System bei Auslenkungen aus der Ruhelage zu erklären (Abb. 4).

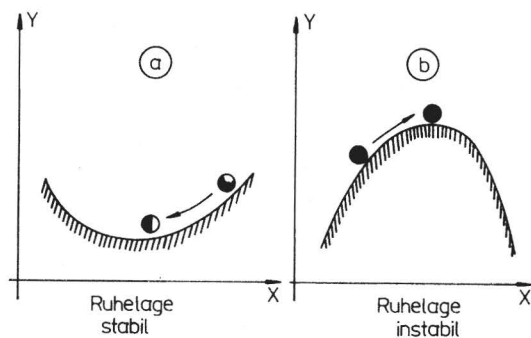


Abb. 4. Stabile und instabile Ruhelage eines mechanischen Systems. a) Bei kleiner Auslenkung aus der Ruhelage kehrt die Kugel in die Ausgangsstellung zurück. b) Bei stärkeren Auslenkungen aus der Ruhelage erreicht die Kugel auf ihrer Bahn einen weiteren Ruhepunkt, der instabil ist, da bereits kleine Auslenkungen genügen, um die Kugel aus dieser Ruhelage wieder zu entfernen. Die Kugel bewegt sich dann auf eine neue Ruhelage zu, die stabil oder instabil sein kann. Die Bewegung der Kugel zwischen den Ruhelagen wird als Übergangsprozeß bezeichnet

Wirken auf ein sich nicht an der Stabilitätsgrenze befindlichem (linearem) System externe Störungen, so sind für beliebige Ausgangspunkte (Anfangswerte) zwei Bewegungstypen möglich: Entweder streben alle Trajektorien gegen den Koordinatenursprung (asymptotische Stabilität, die Kugel strebt der stabilen Ruhelage zu) bzw. verlaufen in gewissen Grenzen um den Ursprung (schwache Stabilität, die Kugel nähert sich der Ruhelage, erreicht sie aber nicht) oder sie wachsen unbeschränkt (Instabilität, die Kugel entfernt sich von der Ruhelage). Ist ein lineares System stabil, so ist es auch für beliebige Ausgangszustände stabil. Ein Ökosystem kann dagegen bei kleinen Störungen noch stabil, bei größeren Störungen instabil sein. Weise und Gnauck (1975) geben dafür ein Beispiel anhand der Störung des CO_2 -Umsatzes submerser Makrophyten als Indikatorpflanzen der Wasserbeschaffenheit durch Cu- und Zn-Belastung des Wassers an.

3. Methoden der Stabilitätsuntersuchung

Die moderne Stabilitätstheorie und die mit ihrer Hilfe entwickelten Stabilitätskriterien beruhen weitestgehend auf den Arbeiten von Ljapunov (1907). Insbesondere können durch die sehr streng gefaßten Definitionen und die allgemeingültigen Untersuchungsmethoden autonome und nichtautonome nichtlineare Systeme exakt analysiert werden.

Bezüglich der Stabilität eines Übertragungssystems gelten im allgemeinen alternativ folgende drei gleichwertige Bedingungen (Jemeljanow 1971):

1. $|y(t)| < K$ für $|x(t)| < L$; $K, L > 0$,
2. $\int_0^\infty |g(t)| dt < \infty$,
3. $|G(p)| < \infty$ für $\text{Re}(p) \geq 0$.

Da die angegebenen Stabilitätsbedingungen im Anwendungsfall jedoch noch keine Aussage darüber gestatten, mit welchen Maßnahmen ein zunächst noch instabiles System stabilisiert werden kann, sind spezielle Kriterien entwickelt worden, mit deren Hilfe Übertragungsfunktionen untersucht werden können. Für ökologische

Systeme wurden solche Untersuchungsverfahren von Holling (1973), Botkin und Sobel (1974), May (1972, 1974), Stöcker (1974), Knijnenburg und Matthäus (1977) sowie Uhlmann, Mihan und Gnauck (1978) angegeben und an praktischen Beispielen erläutert. Sind die Systemdifferentialgleichungen bekannt, so sind algebraische Kriterien, wie sie meist in der Technik verwendet werden, mit Hilfe eines Computers gut auswertbar. Graphische Kriterien wurden in der Ökologie von Child und Shugart (1972) für terrestrische Ökosysteme und von Vandermeer (1973) für Konkurrenzbeziehungen zwischen zwei Populationen verwendet.

3.1. Definitionen

Ljapunov (1907) entwickelte für die Stabilitätsuntersuchungen nichtlinearer Systeme zwei Methoden.

Die erste geht davon aus, daß die expliziten Lösungen der Systemdifferentialgleichungen bekannt sind. Im Gegensatz dazu gestattet die zweite oder direkte Methode eine Beurteilung der Eigenschaften der gestörten Bewegung anhand von Stabilitätssätzen ohne die Kenntnis der Lösungen (vgl. Hahn 1963).

Die Stabilitätsuntersuchung von Bewegungen läßt sich auf die Betrachtung der Stabilität des Koordinatenursprungs zurückführen (Abb. 5). Transformiert man einen Gleichgewichtszustand, dessen Stabilität untersucht werden soll, in den Ursprung, so wird anstelle der Bewegungsgleichung des Systems die Veränderung der Stabilität des Ursprungs untersucht.

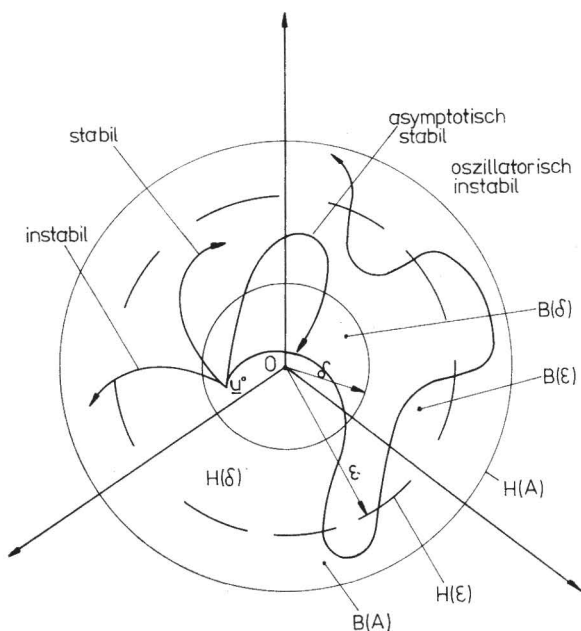


Abb. 5. Stabilitätsuntersuchung des Koordinatenursprungs. Die einzelnen möglichen Bewegungen des Systems beginnen stets im Koordinatenursprung (u^* -Anfangszustand). 0-Koordinatenursprung, δ , ε -Stabilitätsgrenzen, $B(\varepsilon)$ -Bereich $\|u\| < \varepsilon$, $H(\varepsilon)$ -Hülle des Bereiches $\|u\| = \varepsilon$, $B(\delta)$ -Bereich $\|u\| < \delta$, $H(\delta)$ -Hülle des Bereiches $\|u\| = \delta$, $B(A)$ -Bereich $\|u\| < A$, $H(A)$ -Hülle des Bereiches $\|u\| = A$

Es gelten dann folgende Definitionen:

1. Der Ursprung ist stabil, wenn es zu jeder Zahl $\varepsilon > 0$ eine Zahl $\delta \leq \varepsilon$ gibt, so daß eine Trajektorie, die in einem Punkt $u \in B(\delta)$ beginnt, stets in $B(\varepsilon)$ bleibt. Das bedeutet, daß eine Trajektorie, welche in $B(\delta)$ beginnt, niemals die Grenze $H(\varepsilon)$ von $B(\varepsilon)$ erreicht.
2. Der Ursprung ist asymptotisch stabil, falls er stabil ist und wenn jede Trajektorie, die innerhalb von $B(\varepsilon)$ ($\varepsilon > 0$) beginnt, mit $t \rightarrow \infty$ in den Ursprung hineinstrebt.
3. Der Ursprung ist instabil, wenn es für jede Zahl $\varepsilon > 0$ und beliebig kleines δ in $B(\delta)$ immer einen Punkt $u \in B(\delta)$ gibt, so daß die durch u verlaufende Trajektorie die Grenze $H(\varepsilon)$ erreicht.

Für viele ökologische Fragestellungen ist die asymptotische Stabilität von größerer Bedeutung als die einfache, da das Gesamtsystem „nach außen“ keine oder nur geringe Veränderungen zeigt, die Artenkomposition des Ökosystems aber vom Ausgangszustand stark verschieden sein kann. Die funktionellen und strukturellen Komponenten eines limnischen Ökosystems zeigen stark unterschiedliche Schwankungsbreiten (Uhlmann, Weise und Gnauck 1974), wobei die strukturellen Komponenten größere Schwankungsbreiten aufweisen als die funktionellen. Das bedeutet aber, daß ein stabil arbeitendes Ökosystem, gemessen am Verlauf funktioneller Komponenten (z. B. CO_2 -Umsatz, O_2 -Gehalt u. a.), instabile Komponenten besitzen kann. Soll beispielsweise in einer Talsperre ein bestimmter Trophiegrad gehalten werden, so ist es wünschenswert, daß äußere Störungen (z. B. Nährstoffimporte) durch das Ökosystem selbst im Laufe der Zeit wieder ausgeglichen werden und nicht eine fortschreitende Eutrophierung der Talsperre stattfindet. Dabei entsteht die Frage, wie klein die Störungen zur Aufrechterhaltung des vorhandenen Zustandes sein müssen, das heißt, wie groß die Nährstoffimporte sein dürfen, um den vorhandenen Trophiegrad zu halten. Der günstigste Fall wäre die asymptotische Stabilität im Großen oder die sogenannte vollständige Stabilität, was eine stabile Struktur und Leistung des Ökosystems bedeuten würde. Kann man darüber keine Aussage treffen, so muß man sich mit der Feststellung begnügen, daß das Ökosystem wieder einen Gleichgewichtszustand einnimmt, wenn die Störungen abgeklungen sind. Ein Ökosystem, welches theoretisch stabil arbeitet, kann praktisch instabil sein. Um praktische Stabilität feststellen zu können, sind die linearen Näherungen ungeeignet, da in linearen Systemen die Stabilität immer vollständig ist, während dies für nichtlineare Systeme nicht gilt. Zur Untersuchung der Einschränkungen der asymptotischen Stabilität durch die im System vorhandenen Nichtlinearitäten muß unbedingt ein dynamisches Modell des Ökosystems vorliegen.

3.2. Phasenraummethode

Allgemein können die Ein- und Ausgangssignale und ihre Ableitungen als Zustandsvariable angesehen werden. Die Darstellung eines n -dimensionalen Zustandsvektors $u(t)$ (Zustandskurve) im n -dimensionalen Zustandsraum beschreibt das dynamische Verhalten eines Ökosystems im Zeitintervall $[0, T]$, wobei $t \in [0, T]$ als Parameter wirkt. Die Zustandskurve ist für alle $x(t)$, die auf diesem Intervall definiert sind, eindeutig (Föllinger 1970).

Als Phasenraum eines Ökosystems mit dem Ausgangsvektor $y(t)$ bezeichnet man den durch die Zustandsvariablen (Phasenkoordinaten) $u_i(t) = y^{(i-1)}(t)$, $i = 1(1)n$ aufgespannten Raum R^n . Die Zustandskurve (Verbindung der Endpunkte der $u_i(t)$ im R^n) mit $t \in [0, T]$ heißt Phasenkurve (Phasentrajektorie) (Brack 1974).

Trajektorien können sich nur in bestimmten Punkten überschneiden, bei linearen Systemen sogar nur im Koordinatenursprung, der dem Systemgleichgewicht entspricht. Die Gesamtheit aller Phasentrajektorien eines Systems wird auch als Phasenporträt des Systems bezeichnet, welches für lineare Systeme nur einen singulären Punkt enthält ($du/dt = 0$) und keine geschlossenen Trajektorien. Bei nichtlinearen Systemen (Ökosystemen) können im Gegensatz dazu Gleichgewichtszustände außerhalb des Koordinatenursprungs vorkommen, daß heißt, es existieren nichttriviale Lösungen der Systemdifferentialgleichungen (Abb. 6). Aus der Existenz geschlossener Kurven im

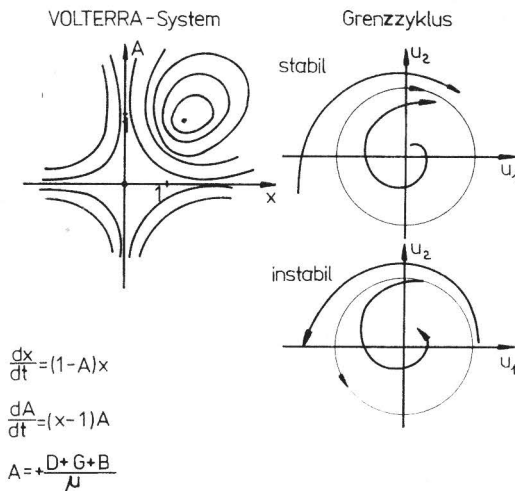


Abb. 6. Gleichgewichtsschnittpunkt eines Ökosystems außerhalb des Koordinatenursprungs (Volterrasystem) als Beispiel des Trajektorienverlaufes bei nichtlinearen Systemen. Schematische Darstellung eines stabilen und eines instabilen Grenzzyklus

Phasenraum folgt allgemein, daß das System bzw. der betrachtete Prozeß oszilliert. Bei stationären periodischen Bewegungen erhält man im Phasenraum eine isolierte geschlossene Trajektorie, die als Grenzzyklus bezeichnet wird. Ein solcher Grenzzyklus ist stabil, wenn auf der Phasebene der dieser Zyklus angehört, eine solche Umgebung u existiert, daß alle Trajektorien, die in u beginnen, sich für $t \rightarrow \infty$ diesem Grenzzyklus nähern. Existiert aber nur eine Trajektorie, die sich dem Grenzzyklus nicht nähert, so heißt dieser instabil.

4. Ergebnisse und Diskussion

Als konkretes Datenmaterial standen Untersuchungsergebnisse der Talsperren Saidenbach und Neunzehnhain aus den Jahren 1966–1970 (Zahlenangaben nach E. Höhne, Hydrobiologisches Laboratorium Neunzehnhain der Technischen Universität Dresden, unveröff.) sowie von verschiedenen Fließgewässern und eines Labormodells eines limnischen Ökosystems zur Verfügung. Da für die genannten Systeme keine hinreichend genauen dynamischen Modelle gebildet werden konnten, wurden graphische Verfahren zur Stabilitätsuntersuchung verwendet.

4.1. Labormodell

Mit Hilfe der Phasenraummethode wird die Änderung der Biomasse in einem Mikroökosystem beschrieben (vgl. Uhlmann 1971, 1973).

Die lineare Differentialgleichung

$dX/dt = (\mu - D - G - B) X$ mit der Lösung $X(t) = X_0 \exp (\mu - D - G - B) t$, $X_0 = X(0)$ beschreibt die Änderung der Biomasse in der Zeit t . Der Biomasseimport DX_0 erscheint infolge Koordinatentransformation in der Differentialgleichung nicht mehr. Zur Vereinfachung der Schreibweise wird $\mu - D - G - B = 1 - A$ gesetzt, wobei $A = A(t)$ (die auf den Zuwachs normierten Verlustgrößen des Systems) einen Systemparameter darstellt. Der Zusammenhang zwischen der Größe A und der Biomasse ist bezüglich der zeitlichen Veränderungen in Abb. 7 dargestellt. Deutlich ist die Verdrehung des

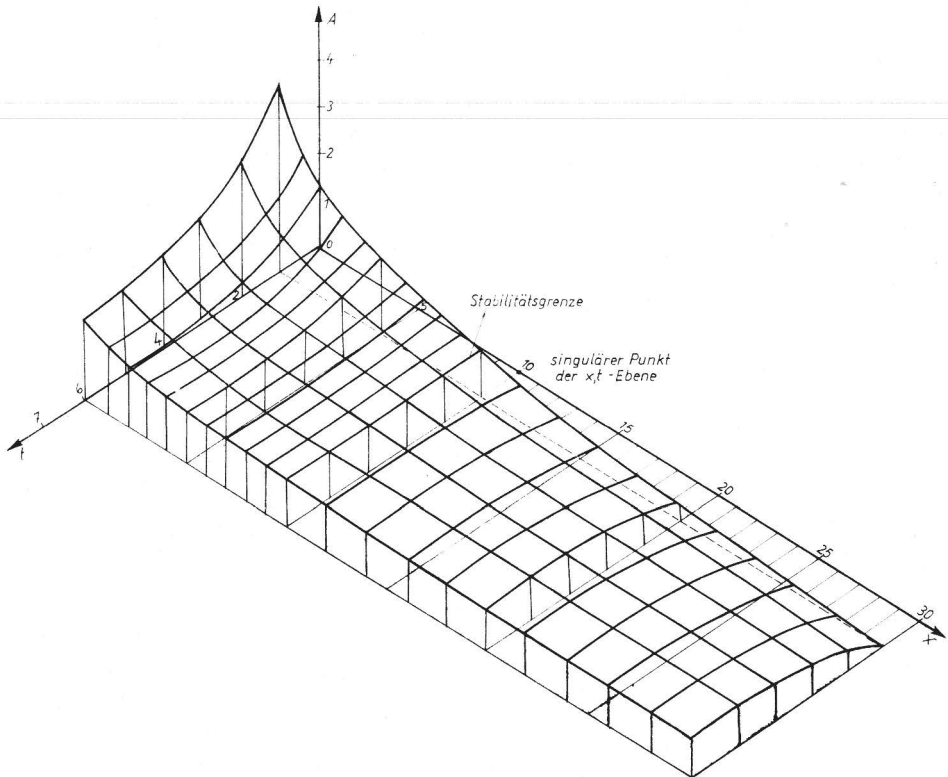


Abb. 7. Verlauf der Kennlinien im (X, A, t) -Raum. X -Biomasse, $A = A(t)$ -Systemgröße, t -Zeit. $X(t)$ und $A(t)$ enthalten Terme der Form $\exp \lambda t$, wobei die Eigenwerte λ unterschiedliches Vorzeichen haben. Die eingezeichnete Stabilitätsgrenze macht die Verdrehung des Systems deutlich

Systems sichtbar (Stabilitätsgrenze des Biomassezuwachses bei 10 mg/l). Für $A < 1$ ($X > 10$ mg/l) ergibt sich ein instabiler Biomassezuwachs (Massenentwicklung des Phytoplanktons). Für $X < 10$ mg/l ($A > 1$) ist das Planktonwachstum (asymptotisch) stabil. Die explizite Lösung der Differentialgleichung findet man bei Gnauck (1976) sowie bei Brack (1974).

4.2. Oberflächengewässer

Die Zustandsdiagramme der Teilsysteme Temperatur/Sauerstoffgehalt und Biomasse/Sauerstoffgehalt der Talsperre Saidenbach (Abb. 8 b) stellen geschlossene Kurven dar. Die jahreszeitlichen Zustandsänderungen der Größen Biomasse und Sauerstoff-

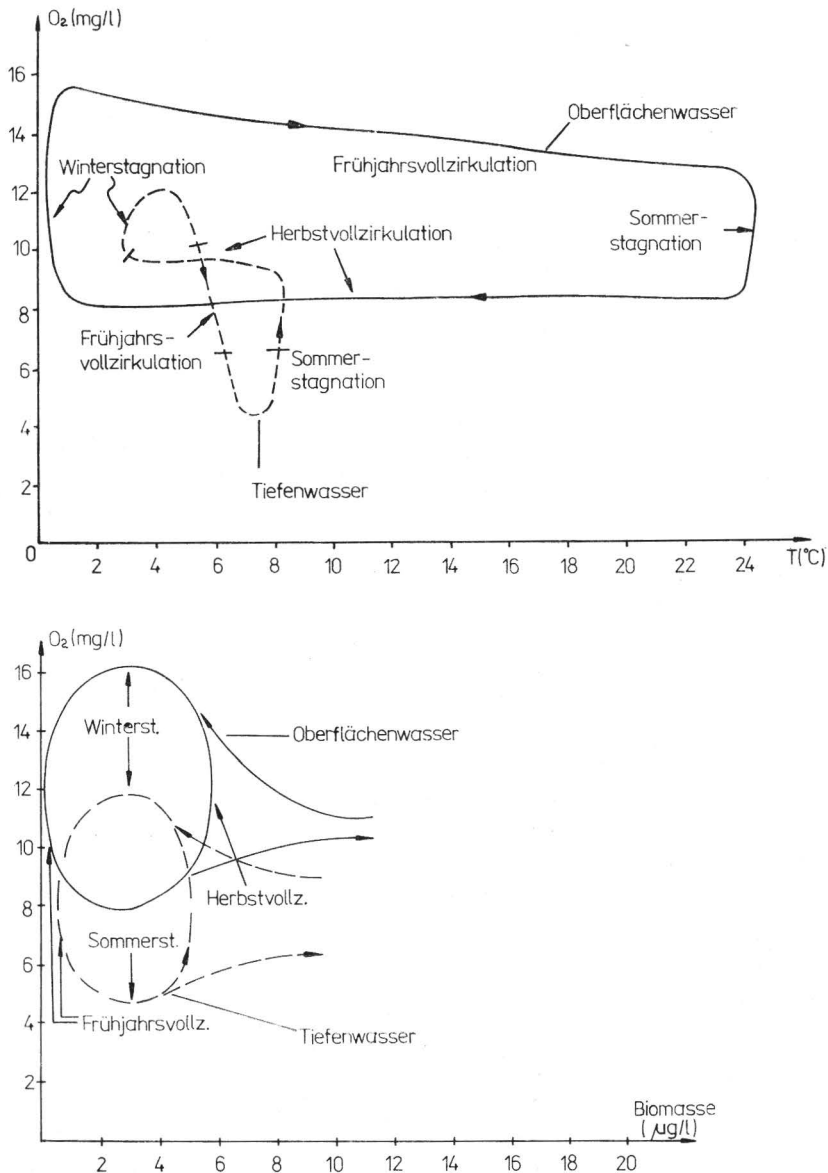


Abb. 8. Zustandsdiagramme von Teilsystemen eines Talsperrenökosystems. a) Teilsystem Wassertemperatur/Sauerstoffgehalt, b) Teilsystem Phytoplanktonbiomasse/Sauerstoffgehalt, jeweils für den Oberflächenwasser- und Tiefenwasserbereich des Pelagials der Talsperre Saldenbach

gehalt folgen elliptischen Bahnen, die durch äußere Einflüsse gestört werden. Nachdem die Ursachen der Störungen (Massenentwicklungen des Phytoplanktons) abgeklungen sind, laufen die Zustandskurven wieder in die ursprüngliche elliptische Bahn ein, das Teilsystem hat die Störung nach einer gewissen Zeit „vergessen“. Auch im Tiefenwasser (Hypolimnion) ergibt sich für diese Größen ein elliptischer Verlauf.

Das Teilsystem Temperatur/Sauerstoffgehalt zeigt im Oberflächen- und im Tiefenwasser eine unterschiedliche Verhaltensweise (Abb. 8 a). Während im Oberflächenwasser die Systembewegung in periodischer Form abläuft, ist die Figur im Tiefenwasser ähnlich einer Lissajouschen Figur verdreht, wobei die Schwankungsbreiten der Meßgrößen gegenüber denen an der Wasseroberfläche wesentlich geringer sind. Ähnliche stark nichtlineare Bewegungen wurden auch bei Fließgewässern gefunden (Abb. 9).

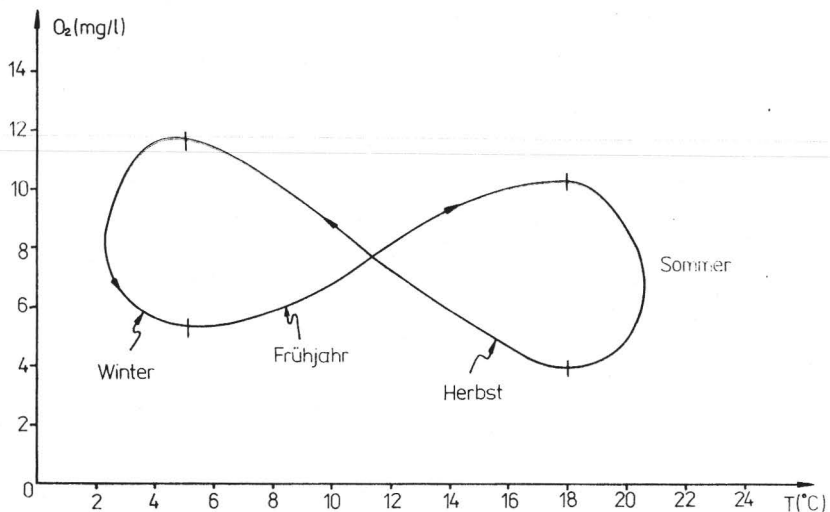


Abb. 9. Zustandsdiagramm der Wasserbeschaffenheit eines Fließgewässers (Elbe, Pegel Pirna). Der Anstieg des Sauerstoffgehaltes im Frühjahr wird durch biogene Belüftung des Wassers verursacht. Die Produktion von Biomasse führt im Sommer (Niedrigwasserperiode) zum verstärkten Sauerstoffverbrauch infolge mikrobiellen Abbaus der organischen Anteile der abgestorbenen Organismen und gelösten Wasserinhaltsstoffe. Die im Herbst weitgehend wirksame physikalische Belüftung des Gewässers bewirkt einen Anstieg des Sauerstoffgehaltes (Temperaturabhängigkeit des Lösungsgleichgewichts von Sauerstoff in Wasser!), während im Winter infolge fehlender biogener Belüftung und mikrobiellen Sauerstoffverbrauchs der Sauerstoffgehalt im Gewässer wieder absinkt.

Um Aussagen über die Stabilität des Ökosystems machen zu können, wurde ebenfalls die Phasenraummethode herangezogen, wobei entsprechend den signalanalytischen Untersuchungen die Einflußgrößen Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt und Phytoplanktonbiomasse im Phasenraum dargestellt wurden (Abb. 10 a–c).

Bei allen drei Größen kann ein Hystereseeffekt nachgewiesen werden, wie er für den Zusammenhang von Temperatur und Sauerstoffgehalt im Grundwasser von Trueb (1971), für den Sauerstoffgehalt im Oberflächenwasser von Forch-Menschutkina (1973) und für den CO_2 -Umsatz submerser Makrophyten von Weise und Gnauck (1975) gefunden wurde. Während sich die Gradienten des Sauerstoffgehaltes im Oberflächen- und im Tiefenwasser einer Talsperre wie diejenigen der Biomasse in der gleichen Größenordnung ändern, weichen die Temperaturgradienten in den genannten Ökosystembereichen erheblich voneinander ab. Dies folgt aus den jahreszeitlich sehr unterschiedlichen maximalen Amplituden der Wassertemperatur. Weiterhin sind die Trajektorien im Oberflächenwasser stark von außen gestört, was aus der vorhandenen Bahnverformung abgelesen werden kann.

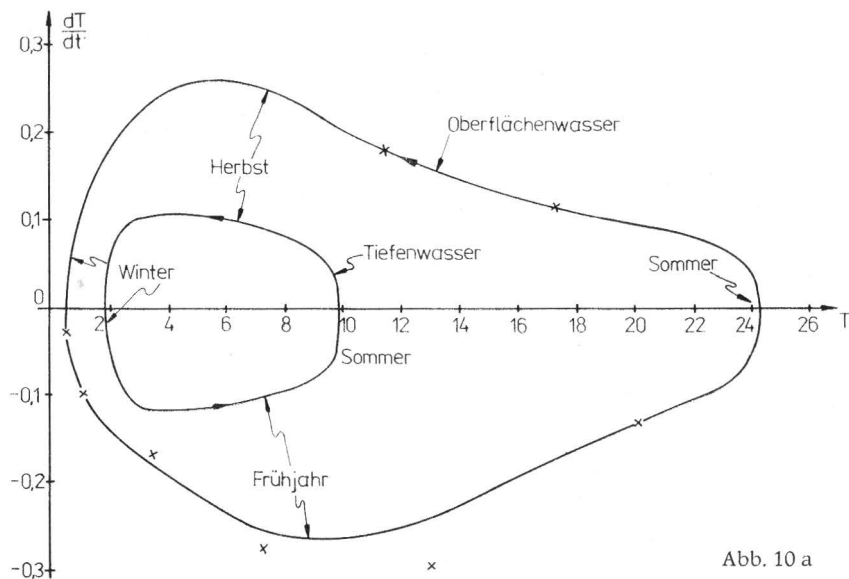


Abb. 10 a

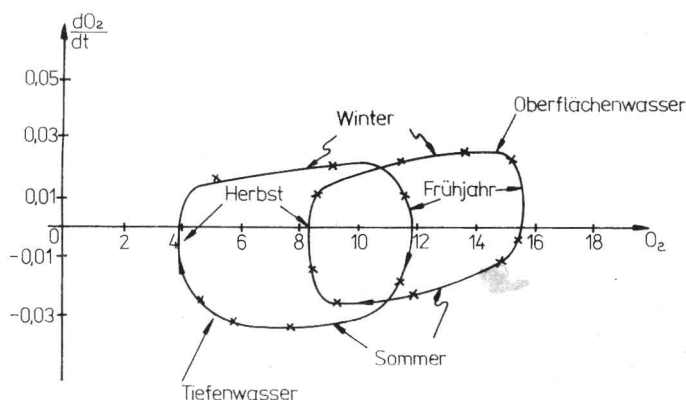


Abb. 10 b

Die Trajektorien zeigen bei allen drei Einflußgrößen periodische Vorgänge an, die entsprechend den jahreszeitlichen Änderungen des Ökosystems miteinander abwechseln. Die Bewegung des gesamten Systems, beurteilt anhand der Kennlinien wesentlicher Einflußgrößen, erfolgt gleichförmig entlang von Geraden, im Fall der Temperatur- und Biomassegradienten entlang den jeweiligen Abszissen, für die Sauerstoffgradienten entlang einer Geraden $G = 0,002 (O_2) - 0,019$. In allen drei Fällen konnte jedoch eine Instabilität in der Systembewegung nicht gefunden werden.

Ein ähnliches Ergebnis erhält man bei der Untersuchung der Sensitivität verschiedener Einflußgrößen des betrachteten aquatischen Ökosystems. Abb. 11 zeigt am Beispiel der Größe Sauerstoffgehalt, daß zwar die Sensitivität der Meßgröße in den einzelnen Jahreszeiten unterschiedlich hoch ist, was durch die verschiedenen physikalischen und biologischen Einflüsse auf diese Größe erklärt werden kann, die Systembewegung aber stabil ist. Dies wird durch den Verlauf der Kurve innerhalb einer Ebene (charakterisiert durch eine unterbrochen gezeichnete Gerade) deutlich.

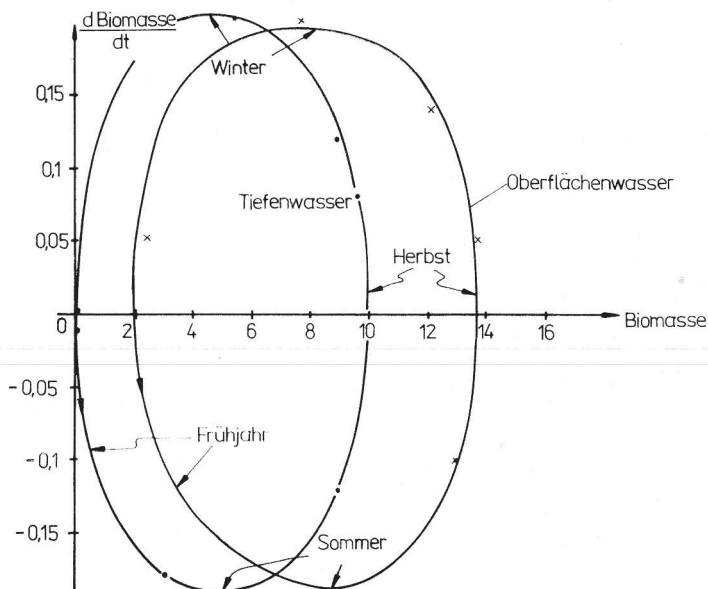


Abb. 10 c

Abb. 10. Trajektorien der Größen Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt und Phytoplanktonbiomasse im Oberflächenwasser und für das Tiefenwasser der Talsperre Saldenbach. a) dT/dt -Temperaturgradient, c) $dBiomasse/dt$ -Gradient der Phytoplanktonbiomasse. Zur Diskussion des Trajektorienverlaufes siehe Text

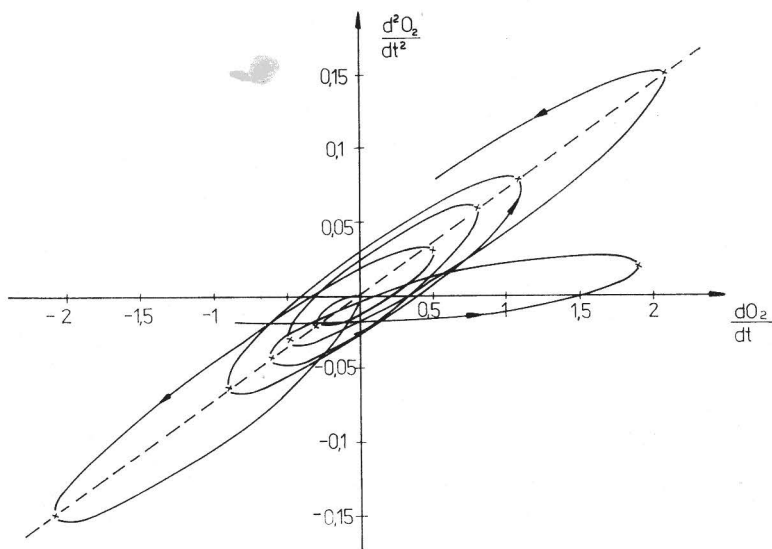


Abb. 11. Sensitivität der Größe Sauerstoffgehalt. Die Amplitude des Gradienten ändert sich im saisonalen Rhythmus. Die Änderung erfolgt in der durch die unterbrochene Gerade angedeutete Ebene (Obere Talsperre Neunzehnhain, Entnahmetiefe der Wasserproben 5 m, Durchschnittskurve der Jahre 1966–1970)

Vergleicht man Talsperren unterschiedlichen Trophiegrades miteinander, so sind von vornherein keine prinzipiellen Verschiedenheiten in den Phasenbahnen der untersuchten Einflußgrößen zu erwarten, da sich sonst der gesamte physikalische Bedingungs-komplex geändert haben müßte. Jedoch wird der unterschiedliche Trophiegrad der

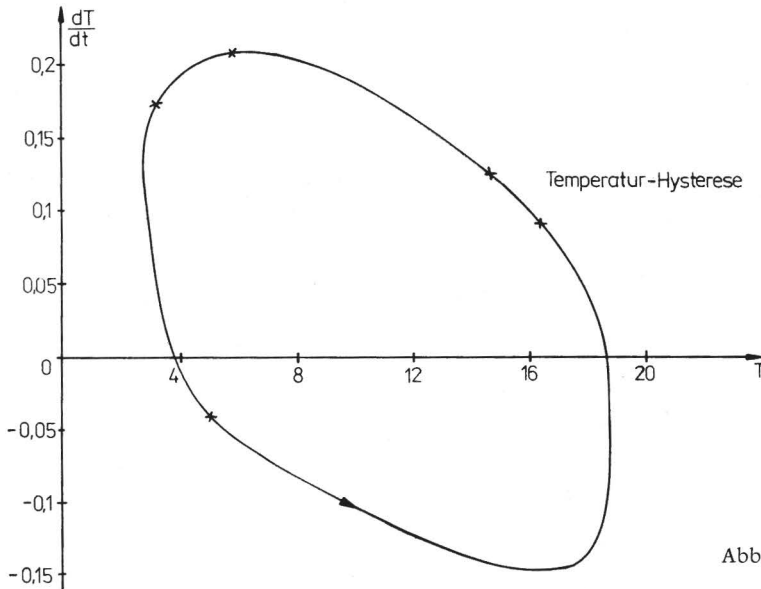


Abb. 12 a

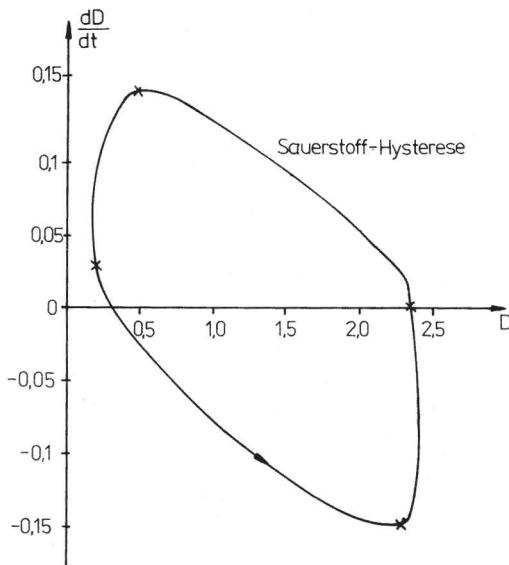


Abb. 12 b

Abb. 12. Trajektorie des Sauerstoffdefizites der oligotrophen Oberen Talsperre Neunzehnhain. Die Neigung der durch die Trajektorie aufgespannten Ebene bezüglich der Abszisse ist negativ im Gegensatz zur Neigung der Trajektorienebene der eutrophen Talsperre Saidenbach (vgl. Abb. 10 b). a) Temperaturhysteresis, b) Sauerstoffhysteresis

aquatischen Ökosysteme durch die Neigung der Ebenen, in denen die Phasenbahnen verlaufen, zum Ausdruck gebracht. Während die Systembewegung für die eutrophe Talsperre Saidenbach entlang einer Geraden mit positivem Anstieg (bezüglich der Abszisse) erfolgt (Abb. 10 b), findet man für die oligotrophe Talsperre Neunzehnhain eine negative Bewegungsrichtung (Abb. 12 b). Analoge Ergebnisse erhält man beim Vergleich der Temperaturtrajektorien (Abb. 12 a, vgl. Abb. 10 a). Abb. 13 zeigt zusammenfassend deutlich die Abnahme der Amplituden mit zunehmender Tiefe (Verkleinerung der Schnittebenen) und damit eine Verringerung der Gradienten, wie sie schon in Abb. 10 a angedeutet ist. Verbindet man die Mittelpunkte der Schnittfiguren in den einzelnen Tiefen miteinander, so läßt sich anhand des Neigungswinkels der so erhaltenen Kurve die Systembewegung hinsichtlich ihrer Stabilität global beschreiben.

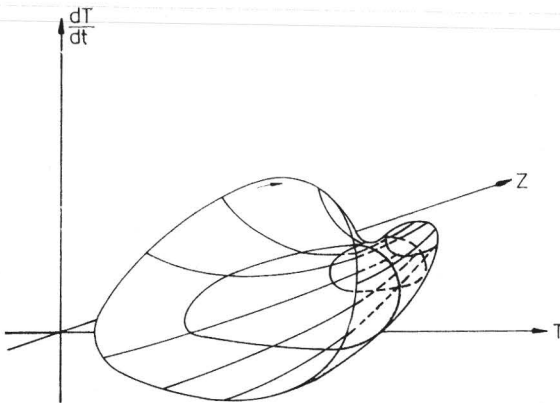


Abb. 13. Beurteilung der Systembewegung anhand des Trajektorienverlaufes der Größe Wassertemperatur im Pelagial der Talsperre Saidenbach. Mit zunehmender Tiefe z werden die Amplituden der Temperaturgradienten kleiner. Weitere Erläuterungen im Text

5. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Für eine exakte Stabilitäts- und Sensitivitätsuntersuchung nach Ljapunov (1907) ist das Vorhandensein eines mathematischen Modells des zu analysierenden Systems unbedingt erforderlich. Geht man von Bilanzgleichungen für einzelne wesentliche Prozesse aus, so erhält man schnell brauchbare Lösungen (Gnauck 1976, May 1974). Für das Gesamtsystem ist ein solches Verfahren jedoch in den meisten Fällen sehr erschwert, da die Systemdifferentialgleichungen selbst bei relativ einfachen Systemen stark nichtlinear sind (Straškraba und Dvorakova 1977). In diesen Fällen muß man sich oft mit den graphisch ermittelten Ergebnissen begnügen. Damit wird aber auch die Dringlichkeit der mathematischen Modellbildung von Ökosystemen besonders hervorgehoben.

Die erhaltenen Ergebnisse zeigen trotz der wertvollen Einblicke in die Systembewegung hinsichtlich einer vollständigen Stabilitätsanalyse eines limnischen Ökosystems noch viele Lücken, da nur Einzelprozesse bzw. Teilsysteme mittels der graphischen Methoden erfaßt wurden.

Eine Stabilitätsanalyse realer Ökosysteme ist gegenwärtig nicht in vollem Umfang möglich, da meistens bereits stark gestörte Systeme analysiert werden (z. B. Hochleistungssysteme land- und forstwirtschaftlicher Monokulturen). Solche Systeme sind bereits vom natürlichen Gleichgewichtszustand so weit entfernt, daß sie in hohem

Maße als instabil angesehen werden können. Dies zeigt sich auch deutlich bei unerwarteten äußeren Störungen, beispielsweise durch Insektenbefall. Nur durch anthropogene Eingriffe können die Extrema in der Struktur und in der Leistung des Ökosystems gewährleistet werden. Im kybernetischen Sinne bedeutet dies eine positive Störgrößen-ausschaltung. Dadurch wird eine Gleichgewichtslage erreicht, die aber instabil ist. Jede geringfügige Abweichung von der Ruhelage führt zu neuen instabilen Gleichgewichtszuständen. In der Praxis bedeutet dies, daß einerseits zur Aufrechterhaltung der instabilen Ruhelagen enorme volkswirtschaftliche Aufwendungen (z. B. in Form von Düngemiteleinsatz, Beregnung von LN) notwendig sind, andererseits ständig weitere kostenintensive Maßnahmen zum Ausgleich der natürlichen Fluktuationen, die das Ökosystem aus der jeweils erreichten Ruhelage drängen, aufgewendet werden müssen, um eine stabile Leistung der Ökosysteme zu gewährleisten.

S c h r i f t t u m

- Botkin, D. B., und M. J. Sobel: The complexity of ecosystems stability. In: Levin, S. A. (Ed.): Ecosystems analysis and prediction. Proc. Siam-Sims Conf., Alta, Utah, July 1-5, 1974, 144-150.
- Brack, G.: Dynamik technischer Systeme. VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig 1974.
- Braun, P.: Anwendung der Theorie stochastischer Prozesse auf Wassergütedaten. Acta hydrochim. hydrobiol. 1 (1973) 71-82.
- Canale, P.: Modeling biochemical processes in aquatic ecosystems. Ann. Arbor Science, Ann. Arbor, Mich. 1976.
- Child, G. J., und H. H. Shugart Jr.: Frequency response analysis of Magnesium cycling in a tropical forest ecosystem. In: Patten, B. C. (Ed.): Systems analysis and simulation in ecology. Vol. II. Academic Press, New York 1972.
- De Angelis, D. L.: Stability and connectance in food web models. Ecology 56 (1976) 238-243.
- Düchting, W.: Krebs, ein instabiler Regelkreis. Kybernetik 2 (1968) 70-74.
- Eykhoff, P.: System identification-Parameter and state estimation. J. Wiley & Sons, London 1974.
- Föllinger, O.: Nichtlineare Regelungen. Teil II: Anwendung der Zustandsebene. R. Oldenbourg Verlag, München 1970.
- Forch-Menschutkina, T. B.: Sauerstoffhysterese in oligotrophen Seen. In: Kalesnik, C. W. (Ed.): Fragen der gegenwärtigen Limnologie. Verlag Nauka, Leningrad 1973 (russ.)
- Gnauck, A.: Theoretische Grundlagen zur mathematischen Modellbildung eines Talsperren-Ökosystems. Diss. Fak. Bau-, Wasser- u. Forstwesen, Techn. Univ. Dresden, 1976.
- Hahn, W.: Theory and application of Ljapunov Direct Method. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, Calif. 1963.
- Halfon, E.: Relative stability of ecosystems linear models. Ecol. Modelling 2 (1976) 279-296.
- Holling, C. S.: Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4 (1973) 1-24.
- Jeffries, C.: Stability of predation ecosystems models. Ecology 57 (1976) 1321-1325.
- Jemeljanov, S. W.: Automatische Regelsysteme mit veränderlicher Struktur. Akademie-Verlag, Berlin 1971.
- Knijnenburg, A., und E. Matthäus: Simulationsmodell zur interspezifischen Wechselwirkung in Abhängigkeit intensiver Umwelteinflüsse. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung 17 (1977) 247-265.
- Ljapunov, A. A.: Probleme general de la stabilité du mouvement. Hermann & Cie., Paris 1907.
- Mac Arthur, R. H.: Graphical analysis of ecological systems. Amer. Math. Soc., Providence 1970.

- May, R. M.: Limit cycles in predatory-prey communities. *Science* **177** (1972) 900–902.
- : Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* **54** (1973) 638–641.
- : Stability and complexity in model, ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 1974.
- Menschutkin, V. V.: Mathematical modeling of populations and aquatic faunal communities. Verlag Nauka, Leningrad 1971 (russ.).
- Mesarovic, M. D.: Views on General systems theory. J. Wiley & Sons, New York 1964.
- : Theory of hierarchical multi-level systems. Academic Press, New York 1970.
- O'Neill, R. V.: Ecosystems persistence and heterotrophic regulation. *Ecology* **57** (1976) 1244–1253.
- Oster, G.: Stochastic behaviour of deterministic models. In: Levin, S. A. (Ed.): Ecosystems analysis and prediction. Proc. Siam-Sims Conf., Alta, Utah, July 1–5, 1974, 24–33.
- Patten, B. C.: Systems analysis and simulation in ecology. Vol. IV, Academic Press, New York 1976.
- Reinisch, K.: Kybernetische Grundlagen und Beschreibung kontinuierlicher Systeme. Verlag Technik, Berlin 1974.
- Schlitt, H.: Stochastische Vorgänge in linearen und nichtlinearen Regelkreisen. Verlag Technik, Berlin 1968.
- Solodownikow, W. W.: Grundlagen automatischer Regelsysteme – Analyse und Synthese linearer Systeme. Verlag Technik, Berlin 1971.
- Steel, J. A.: Reservoir algal productivity. Proc. Symp. on The use of mathematical models in water pollution control. Univ. Newcastle Press, Sept. 10–14, 1973.
- Steele, J. H.: The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mas., Blackwell Scientific Publ., Oxford 1974.
- Stöcker, G.: Zur Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* **14** (1974) 237–261.
- Straßkraba, M.: Development of an analytical phytoplankton model with parameters empirically related to dominant controlling variables. In: Umweltbiophysik. Arbeitstagung vom 29. 10. bis 1. 11. 1973 in Kühlungsborn. Abh. Akad. Wiss. DDR, Jg. 1974, Akademie-Verlag, Berlin 1976, 33–65.
- : Natural control mechanisms in models of aquatic ecosystems. IFAC-Symp. Bio- and Ecosystems, Sept. 11–16, 1977, Leipzig (DDR).
- und M. Dvorakova: Probleme der Simulation von Talsperren-Ökosystemen. *Acta hydrochim. hydrobiol.* **5** (1977) 211–230.
- und A. Gnauck: Modellierung limnischer Ökosysteme. VEB Gustav-Fischer-Verlag, Jena 1980 (in Vorb.).
- Thienemann, A.: Leben und Umwelt. Rowohlt Verlag, Hamburg 1956.
- Thomann, R. V.: Comparisons of lake phytoplankton models and loading plots. *Limnol. Oceanogr.* **22** (1977) 370–373.
- Trueb, E.: Betrachtungen über die Veränderungen des Sauerstoffgehaltes im Grundwasser als Folge von Flußstau und Temperaturerhöhung des Flußwassers. *Gas, Wasser, Abwasser* **51** (1971) 317–321.
- Uhlmann, D.: Influence of dilution, sinking and grazing rate on phytoplankton populations of hyperfertilized ponds and microecosystems. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* **19** (1971) 100–124.
- : Störungen des biologischen Gleichgewichtes in Gewässern. Abh. Sächs. Akad. Wissensch. Leipzig **52** (1973) 1–17.
- : Hydrobiologie. VEB Gustav-Fischer-Verlag, Jena 1975.
- , G. Weise und A. Gnauck: Gleichgewicht und Stabilität in Ökosystemen. *Biol. Rdsch.* **12** (1974) 365–381.

- , H. Mihan und A. Gnauck: Schwankungen des Sauerstoffhaushaltes und der biologischen Struktur extrem nährstoffreicher Gewässer unter gleichbleibenden Umweltbedingungen (Modellversuch). *Acta hydrochim. hydrobiol.* **6** (1978) 421–444.
- Usher, M. B., und M. Williamson (Eds.): *Ecological stability*. Chapman and Hall, London 1974.
- Vandermeer, J. H.: Generalized models of two species interactions: a graphical analysis. *Ecology* **54** (1973) 809–818.
- Vollenweider, R. A.: *Input-output models*. MS report, Canada Centre for Inland Waters, Burlington, Ontario 1976.
- Walter, C.: Stability of controlled biological systems. *J. Theor. Biol.* **23** (1969) 23–28.
- Weise, G., und A. H. Gnauck: Toxikologische Untersuchungen an submersen Makrophyten in Fließgewässern auf der Grundlage infrarotgasanalytischer Messungen (Irga-Methodik). *Environm. Protect. Eng.* **1** (1975) 137–149.
- Winfree, A. T.: Biological rhythms and the behaviour of populations of coupled oscillators. *J. Theor. Biol.* **16** (1967) 15–42.
- Woschni, E.-G.: *Signal und Automatisierung*. RA 156, Verlag Technik, Berlin 1974.

Dr. Albrecht Gnauck
DDR - 110 Berlin
Hafsfurter Weg 16

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Gnauck Albrecht

Artikel/Article: [Stabilität und Gleichgewicht limnischer Ökosysteme 80-101](#)