Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Mainz 1981) Band X 1983

Die Beschreibung von Ökosystemen unter zufälligen Einflüssen

Christian Wissel

A stochastic model for harvested populations is used to demonstrate that the usual probability distribution for the individual numbers may be inadequate for ecological problems. The construction of the potential functions based on the growth functions gives an intuitive impression of the effect of random fluctuations on the threshold behaviour of the population. With help of the first passage time the stochastic threshold can be calculated. Needed correlation functions can be calculated finding the two point probability distribution. The results are applied to experimental rotifer populations.

Harvested populations, mean passage time, rotifers, stochastic model, thresholds.

1. Einführung

Einer der häufigsten Einwände gegen deterministische mathematische Modelle für Ökosysteme ist der Hinweis, daß in natürlichen Gemeinschaften die Umweltbedingungen eben nicht zeitlich konstant sind. Zum Beispiel fluktuieren Temperatur und Wetter eher zufällig. Aber auch die Variabilität der Individuen einer Art läßt eine stochastische Beschreibung der Populationen geeigneter erscheinen. Es besteht kein Zweifel, daß allenthalben zufällig fluktuierende Einflüsse in Ökosystemen wirken und deshalb von realistischen Modellen berücksichtigt werden müssen.

Ökosysteme unter zufälligen Einflüssen werden in der Regel durch sogenannte stochastische Differentialgleichungen beschrieben. Zunächst muß betont werden, daß die entsprechenden mathematischen Methoden bei weitem nicht ausgereift sind. Aus der Vielzahl von Möglichkeiten für die Art der Fluktuationen können nur einige mit größerem mathematischen Aufwand behandelt werden. Bei diesen bringen obendrein die meisten, nicht trivialen Fragestellungen momentan unüberwindliche mathematische Schwierigkeiten. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt können dort nur Computer-Simulationen helfen.

Ein weiteres Problem ergibt sich aus der Komplexität der Mathematik stochastischer Prozesse. Dies führt dazu, daß die Aussagen stochastischer Modelle oft nur für den Experten auf diesem Gebiet verständlich sind. Die Angabe von gewissen Wahrscheinlichkeitsverteilungen allein läßt ihre ökologische Relevanz oft nur schwer erkennen. Außerdem mögen die erzielten Ergebnisse zwar mathematisch exakt sein, doch geben sie oft keine Antwort auf die ökologisch interessierenden Fragen.

In dieser Arbeit soll nun gezeigt werden, wie man der Lösung dieser Probleme näher kommen kann. An einem Beispiel wird erläutert, daß rezeptives Anwenden von mathematischen Ergebnissen oder von üblichen Methoden nicht weiter hilft. Vielmehr soll hier eine Lanze für die bildhafte Methode der Potentialfunktion gebrochen werden, die ein anschauliches Verständnis und Gefühl für die Problematik vermittelt. Dabei zeigt es sich, daß für die Fragestellung unseres Beispiels statt der üblichen Wahrscheinlichkeitsverteilung $w(x,t)$ die Übergangszeit-Verteilung $F(x,t/y)$ und die Zweipunktverteilung $w_2(x_1,t_1;\ x_2,t_2)$ mit der daraus berechenbaren Korrelationsfunktion $k(t,\tau)$ geeigneter sind.

2. Stochastische Differentialgleichungen

Im folgenden werden jene weiterführenden Methoden an möglichst einfachen Beispielen erläutert, um so die grundsätzlichen Zusammenhänge deutlicher hervorzuheben. Es sei aber betont, daß sie sich auch bei komplexen Problemen anwenden lassen.

Ausgangspunkt ist die einfache Beschreibung des Wachstums einer Population durch

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \qquad [1]$$

Dabei ist N die Zahl der Individuen und f(N) die Wachstumsfunktion. Als Beispiel wird im folgenden die bekannte logistische Wachstumsfunktion benutzt:

$$f(N) = rN - cN^2$$

Üblicherweise werden zufällige Einflüsse dadurch berücksichtigt, daß entsprechende Parameter als zeitabhängige stochastische Größen betrachtet werden. So kann bei-

spielsweise die potentielle Wachstumsrate r auf Grund zufälliger Einflüsse eine stochastische Größe $\tilde{r}$ werden. Wenn man den Mittelwert r abspaltet

$$\tilde{r}(t) = r + \xi(t) \qquad [2]$$

so erhält man die stochastische Differentialgleichung (GOEL, RICHTER-DYN 1974, STRATONOVICH 1963)

$$\frac{dN}{dt} = f(N) + g(N)\ \xi(t) \qquad [3]$$

Dabei ist in unserem Beispiel

$$g(N) = N$$

Wegen [2] hat die stochastische "Kraft" $\xi(t)$ einen verschwindenden Mittelwert

$$\langle \xi(t) \rangle = 0 \qquad [4]$$

Wegen [3] ist also die zeitliche Änderung $\frac{dN}{dt}$ und damit N selbst eine Zufallsgröße. Deshalb können für N nur Wahrscheinlichkeitsaussagen gemacht werden. Gewöhnlich wird die Wahrscheinlichkeit $w(x,t)dx$, für N zum Zeitpunkt t einen Wert aus dem Intervall [x, x+dx] zu finden betrachtet.

Zu ihrer Bestimmung müssen noch die anderen stochastischen Eigenschaften von $\xi(t)$ festgelegt werden. In nahezu allen Modellen wird für $\xi(t)$ das sogenannte weiße Gauß'sche Rauschen benutzt. Dies bedeutet, daß zu fester Zeit t die Werte von $\xi(t)$ eine Gauß'sche Wahrscheinlichkeitsverteilung haben und daß Werte von $\xi(t)$ zu verschiedenen Zeiten unkorreliert sind.

Nur unter dieser Annahme ist eine weitere mathematische Behandlung des Problems möglich. Eine biologische Begründung für sie wird selten gegeben. Die Unkorreliertheit ist dann eine gute Approximation, falls der Zeitabstand, über den Korrelationen bestehen, sehr klein gegenüber den charakteristischen Zeiten des deterministischen Systems ist. Die Annahme der Gaußverteilung kann nur unzulänglich aus der Tatsache begründet werden, daß derartige Wahrscheinlichkeitsverteilungen in der Natur nicht selten auftreten.

Unter diesen Voraussetzungen an die Zufallsgröße $\xi(t)$ läßt sich zeigen (STRATONOVICH 1963; GOEL, RICHTER-DYN 197 ; TURELLI 1977), daß die Wahrscheinlichkeitsverteilung $w(x,t)$ für die Individuenzahl N der Fokker-Planck-Gleichung, einer verallgemeinerten Diffusionsgleichung, genügt:

$$\frac{dw(x,t)}{dt} = \frac{d}{dx}\,[a(x)w] + \frac{1}{2}\frac{d^2}{dx^2}\,[b(x)w] \qquad [5]$$

Die Koeffizienten $a(x)$ und $b(x)$ bestimmen sich aus den Funktionen $f(N)$ und $g(N)$ in [3]. Es bleibt also die schwierige Aufgabe, die partielle Differentialgleichung zweiter Ordnung [5] zu lösen. Bis hierher reichen die üblichen Methoden zur Beschreibung zufälliger Einflüsse auf Ökosysteme, wobei nur in einigen trivialen Fällen eine Lösung von [5] gelungen ist.

3. Die Potentialfunktion

Zunächst soll hier gezeigt werden, wie stochastische Modelle ohne Mathematik mit anschaulichen Hilfsmitteln diskutiert werden können. Zwar sind die dabei erreichbaren Ergebnisse grob qualitativ, aber viel mehr kann bei der Unsicherheit bezüglich der Zufallsgröße $\xi(t)$ auch eine mathematisch exakte Behandlung nicht liefern.

Das deterministische Zeitverhalten läßt sich mit Hilfe der sogenannten Potential- oder Energie-Funktion $G(N)$ anschaulich beschreiben. Sie ist definiert durch

$$\frac{dG}{dN} = -\ f(N) \qquad [6]$$

Ihr Graph läßt sich anschaulich wie ein Gebirge interpretieren, in dem ein Gegenstand gleitet (WISSEL 1981). Die zeitliche Änderung der Individuenzahl N erfolgt auf Grund von [1] und [6] in der Richtung, in der der "Gegenstand zu Tal gleiten" würde. Diese Änderung geschieht um so schneller, je "steiler die Talflanken" sind. Bei gegebener Wachstumsfunktion $f(N)$ wird deshalb durch Bilden der Potentialfunktion $G(N)$ das gesamte deterministische Zeitverhalten der Individuenzahl N sofort deutlich. Diese Eigenschaften der Potentialfunktion sind von WISSEL (1981) hergeleitet und an Beispielen demonstriert worden.

Hier sollen die allgemeinen Überlegungen am Beispiel einer Population, die mit konstanter Rate E ausgebeutet wird, erläutert werden. Es wird das logistische Wachstum benutzt, denn die qualitativen Ergebnisse sind unabhängig von dieser speziellen Wahl (WISSEL 1981). Damit wird die zeitliche Veränderung der Population beschrieben durch:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \qquad [1]$$

wobei hier

$$f(N) = rN - cN^2 - E \qquad [7]$$

für c schreiben wir im folgenden

$$c = \frac{r}{K} \qquad [8]$$

Den Gleichgewichtswert N* der Individuenzahl erhält man aus

$$\frac{dN^*}{dt} = f(N^*) = 0$$

Aus [7] folgt, daß ein stabiles Gleichgewicht bei

$$N^* = K\left[\frac{1}{2} + \left(\frac{1}{4} - \frac{E}{rK}\right)^{\frac{1}{2}}\right] \qquad [9]$$

liegt und ein instabiles bei

$$N_c = K\left[\frac{1}{2} - \left(\frac{1}{4} - \frac{E}{rK}\right)^{\frac{1}{2}}\right] \qquad [10]$$

Der Gleichgewichtswert N* nimmt mit wachsender Ernterate E ab und springt, wie in Abb. 1 dargestellt, diskontinuierlich bei dem Schwellenwert E_1 auf den Wert $N^* \equiv 0$ (WISSEL 1981).

$$E_1 = \frac{1}{4}\, rK \qquad [11]$$

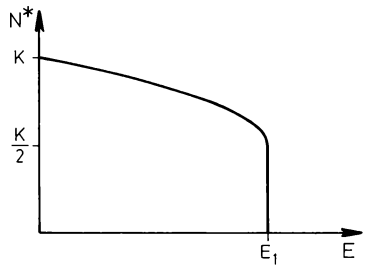

Abb. 1: Diskontinuierliche Änderung der Gleichgewichtswerte der Individuenzahl N* bei Populationen, die mit konstanter Ernterate E ausgebeutet werden.

Dieses Schwellenverhalten mit diskontinuierlicher Änderung der Individuenzahl N sollte generell bei ausgebeuteten Populationen zu finden sein (WISSEL 1981). Entsprechende Experimente wurden als empirischer Test vorgeschlagen, um ein allgemeines Verfahren (WISSEL 1981) zu überprüfen, mit dem ein unbekannter Schwellenwert vorhergesagt werden kann. Die charakteristische Rückkehrzeit nach einer Auslenkung aus dem Gleichgewicht sollte bei Annäherung an einer Schwelle nach einem bestimmten Gesetz anwachsen. In unserem Beispiel folgt aus [7]:

$$\frac{1}{T_R} \approx (E_1 - E)^{\frac{1}{2}} \qquad [12]$$

Um im Experiment den Schwellenwert E_1 vorherzusagen, muß für kleine Ernteraten E die charakteristische Rückkehrzeit T_R empirisch bestimmt werden. Trägt man T_R^{-2} gegen E auf, so sollte die angepaßte Gerade die Abszisse beim Schwellenwert E_1 schneiden. Durch langsames Erhöhen der Ernterate E kann man überprüfen, ob die Population tatsächlich bei dem so vorhergesagten Schwellenwert E_1 zusammenbricht.

Entsprechende Experimente mit Rotatorien-Populationen der Art *Brachionus rubens* Ehrenberg sind in Arbeit. Diese Species, eine der kleinsten Metazoen, ist recht häufig in eutrophen Seen und Teichen. Sie ernährt sich als Strudler überwiegend von einzelligen Algen. Sie ist relativ leicht im Labor zu kultivieren. Ihre kurze Generationsfolge macht sie für Experimente besonders geeignet. Über ihre Populationsdynamik liegen bereits umfangreiche Daten vor (HALBACH 1979).

Das vorliegende Beispiel einer ausgebeuteten Population ist gut geeignet, um die oben aufgeworfenen Probleme bei der mathematischen Beschreibung von zufälligen Einflüssen auf Ökosysteme zu demonstrieren. Dabei wird gleichzeitig geklärt, wie das Schwellenverhalten durch die zufälligen Fluktuationen modifiziert wird.

Zunächst ist die Potentialfunktion G(N) zu bestimmen. Da wegen [6] die Nullstellen von f(N) die Extremwerte von G(N) ergeben, erhält man aus [7] die in Abb. 2 dargestellte Form für G(N), falls $E < E_1$. Aus der anschaulichen Deutung von G(N) wird sofort klar, daß die Individuenzahl N dem Gleichgewichtswert N* zustrebt, sofern mit einem Wert größer als N_c begonnen wird. Bei Erhöhung der Ernterate E laufen die Werte N* und N_c aufeinander zu, um schließlich beim Schwellenwert E_1 zusammenzufallen. Dort ergibt sich für die Energiefunktion die in Abb. 2 gestrichelt dargestellte Form. Der "Gegenstand wird dort also ausgekippt", was zu der in Abb. 1 dargestellten diskontinuierlichen Änderung für den Gleichgewichtswert N* führt. Dies ist das bei diskontinuierlichen Änderungen allgemein anzutreffende Schwellenverhalten der Potentialfunktion (WISSEL 1981).

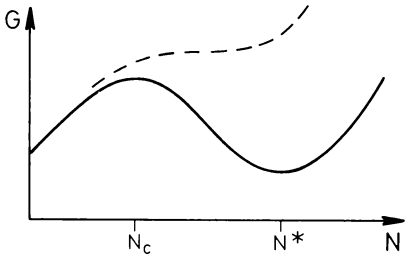

Abb. 2: Potentialfunktion für eine ausgebeutete Population.
Erreicht die Ernterate E den Schwellenwert E_1, so erhält man den gestrichelten Verlauf.

Der Einfluß von zufälligen Fluktuationen kann nun leicht aus [3] entnommen werden. Dem durch f(N) bestimmten deterministischen Verhalten wird der zufällige Einfluß $\xi(t)$ überlagert, der auf Grund von [4] mal positiv, mal negativ ist. Diese zufällig wechselnden Beiträge zur zeitlichen Veränderung $\frac{dN}{dt}$ kann man sich durch wechselnde Stöße auf den "gleitenden Gegenstand" veranschaulichen.

Damit wird klar, daß sich dieser dem Minimum von G(N) bei N* zwar nähern wird, aber dort nicht "liegen" bleibt, sondern durch die Stöße sich mal bei größeren, mal bei kleineren Werten von N befindet. Große Werte von N kommen selten vor, denn dazu müßten viele positive "Stöße" nacheinander wirken, was ein seltenes Ereignis ist. Entsprechendes gilt für kleine Werte von N. Damit wird sich für N eine stationäre Wahrscheinlichkeitsverteilung $w_{st}(x)$ einstellen, die um den Wert N* zentriert ist. Die Breite der Verteilung wird um so kleiner sein, je schwächer die zufälligen Stöße sind und je "steiler die Flanken" des Minimums sind.

Diese Eigenschaft der Wahrscheinlichkeitsverteilung $w_{st}(x)$ läßt sich, falls nur ein Minimum für G(N) vorliegt, tatsächlich aus [5] berechnen.

Die Existenz des Maximums der Potentialfunktion G(N) bei N_c hat nun aber die Folge, daß auf Grund der Stöße der Gegenstand den Potentialberg bei N_c überwinden kann und dann nach N = 0 gleitet. In diesem absorptiven Zustand verbleibt er dann, denn eine einmal ausgelöschte Population kann ohne Immigration nicht wieder anwachsen. Deshalb wird der diskontinuierliche Übergang nicht erst erfolgen, wenn die Ernterate den deterministischen Schwellenwert E_1 erreicht hat. Schon vorher wird der Potentialberg bei N_c so niedrig, daß eine endliche Wahrscheinlichkeit für seine Überschreitung besteht. Diese wird um so größer sein, je niedriger der Potentialberg und je stärker die Fluktuationen sind. Deshalb wird der diskontinuierliche Übergang nach N = 0 bei um so kleineren Ernteraten E_σ erfolgen, je größer die Stärke σ der Fluktuationen ist. Dieses qualitative Ergebnis wird weiter unten mit Hilfe des Modells [3] und [7] quantifiziert werden.

Da in jedem Fall die Möglichkeit des Übergangs nach N = 0 besteht, können Unterschiede nur in der Zeit bestehen, die man bis zum Eintreffen dieses Ereignisses warten muß. Bei den Experimenten mit ausgebeuteten Populationen wirkt sich dies folgendermaßen aus: Die Versuche werden in der Regel so durchgeführt, daß die Ernterate E eine gewisse Wartezeit T_w konstant belassen wird. Falls der Übergang nach N = 0 nicht erfolgt, wird E erhöht und die Population bei diesem Wert die Zeit T_w lang beobachtet. Entscheidend ist jeweils die Wahrscheinlichkeit dafür, daß innerhalb der Wartezeit T_w der Übergang erfolgt. Diese Fragestellung läßt sich aber mit der üblichen Wahrscheinlichkeitsverteilung w(x,t) nicht beant-

worten. Hierfür wird stattdessen im folgenden Abschnitt eine andere Wahrscheinlichkeitsverteilung eingeführt.

4. Die mittlere Übergangszeit

Zunächst soll gezeigt werden, daß das rezeptive Anwenden von mathematisch exakten Ergebnissen von [5] nutzlos ist. Die Eigenschaft, daß N = O ein absorptiver Zustand ist, wird durch die Randbedingung w(o,t) = O für [5] beschrieben. Die Folge ist, daß der stationäre Zustand die Eigenschaft

$$w_{st}(x) \equiv 0 \quad \text{für} \quad x > 0 \qquad [13]$$

hat. Dieses Ergebnis, das auch für die meisten anderen Populationsmodelle gilt, bedeutet, daß schließlich jede Population ausstirbt. Dieser Umstand hat einige Autoren (BEDDINGTON, MAY 1977; GOEL, RICHTER-DYN 1974) dazu verleitet, die Betrachtung solcher Modelle abzubrechen.

Auf Grund unserer vorhergehenden Überlegungen wissen wir, daß diese Aussage [13] zwar mathematisch exakt sein mag, daß aber die Zeiten bis zur Extinktion recht verschieden sein können. Wie gleich gezeigt wird, liefert in etlichen Fällen die Rechnung für sie Werte, die das Erdalter übersteigen. Damit wird klar, daß dort die mathematisch exakte Aussage [13] ohne ökologische Relevanz ist. Die Extinktion der Population tritt praktisch nie auf. Eingehendere Untersuchungen zeigen, daß sich, wie oben qualitativ diskutiert, eine quasi-stationäre Wahrscheinlichkeitsverteilung einstellt.

Aus den letzten Beispielen entnimmt man, daß die übliche Wahrscheinlichkeitsverteilung w(x,t) für Fragestellungen des diskontinuierlichen Übergangs wenig geeignet ist. Obendrein läßt sich [5] mit den [7] entsprechenden Koeffizienten nicht lösen. Geeigneter ist hier die Wahrscheinlichkeitsverteilung F(x,t/y) für die Übergangszeit (englisch: first passage time). Es ist F(x,t/y)dt die Wahrscheinlichkeit, im Zeitintervall [t,t + dt] den Wert x zum ersten Mal zu finden, wenn zur Zeit t = O der Wert y vorlag. Die Verteilungsfunktion F(x,t/y) genügt der Gleichung (GOEL, RICHTER-DYN 1974):

$$\frac{dF}{dt} = a(y)\,\frac{dF}{dy} + \frac{1}{2}\,b(y)\,\frac{d^2F}{dy^2} \qquad [14]$$

mit den Randbedingungen

$$F(x,t/\infty) = 0; \quad F(x,o/y) = 0; \quad F(x,t/x) = \delta(t)$$

Dabei sind a(y) und b(y) die gleichen Koeffizienten wie in [5].

Abgesehen davon, daß diese Verteilung unserer Fragestellung besser angepaßt ist, hat sie den Vorteil, daß für ihren Mittelwert ein geschlossener Ausdruck existiert:

$$T_m(x/y) := \int_0^\infty F(x,t/y)\; t\; dt$$

$$= 2\int_x^y dz\,\pi(z)\int_z^\infty d\eta\;[b(\eta)\;\pi(\eta)]^{-1} \qquad [15]$$

mit

$$\pi(z) := \exp\left[-2\int^z a(x)b^{-1}(x)dx\right]$$

Es ist also $T_m(s/y)$ die mittlere Zeit, die das System benötigt, um vom Wert y zum Wert x zu gelangen. In unserem Fall ist die mittlere Übergangszeit T_m von y = N* nach x = O von Belang. Ausgehend von [7] und [3] ist T_m gemäß [15] berechnet worden und in Abb. 3 für verschiedene Rauschstärken σ und Ernteraten E aufgetragen. Dabei ist σ definiert durch

$$\langle \xi^2(t) \rangle = \sigma^2 \qquad [16]$$

Aus Abb. 3 ist ersichtlich, daß selbst wenn die inverse Wachstumsrate r^{-1} die Größenordnung von Tagen hat, wie zum Beispiel bei den oben erwähnten Rädertier-Populationen, die Übergangszeit bei kleinen Werten von σ und E das Erdalter übersteigt. Damit kann in diesem Fall die Möglichkeit eines Übergangs nach N = O außer Betracht bleiben.

Um zu entscheiden, bei welchem Wert von E eine endliche Wahrscheinlichkeit für das Erreichen von N = O besteht, muß man wie oben diskutiert, die mittlere Über-

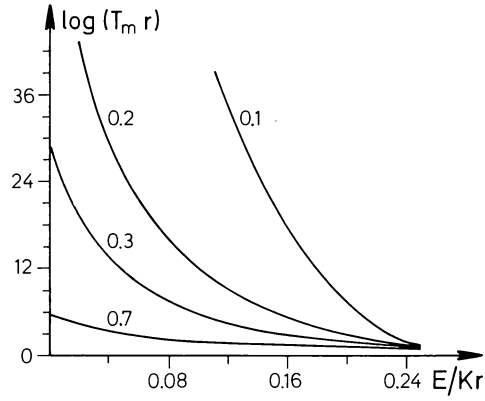

Abb. 3: Mittlere Übergangszeit T_m für den Übergang von N^* nach N = O als Funktion der Ernterate E.
Dabei ist K die Kapazität und r die potentielle Wachstumsrate der Population. Der Kurvenparameter ist die Stärke σ der Fluktuationen in Einheiten von $\sqrt{r}$.

gangszeit T_m mit der Wartezeit T_w vergleichen. In Abb. 4 sind die T_m-Werte noch einmal in linearem Maßstab aufgetragen und ein Beispiel für T_w eingetragen. Für kleine E ist $T_w << T_m$, so daß das System innerhalb der Wartezeit T_w praktisch nie N = O erreicht. Für große E ist $T_w > T_m$, so daß hier in der Regel schon vor Ende der Wartezeit der Übergang erfolgt. Bei sukzessiver Erhöhung von E wird in der Regel das System dort den Übergang vollziehen, wo

$$T_m = T_w \qquad [17a]$$

Da wir es hier mit Wahrscheinlichkeitsaussagen zu tun haben und T_m nur die mittlere Übergangszeit ist, besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß der Übergang erfolgt, wenn T_m etwas größer oder kleiner als T_w ist. Der Wert E_σ, der durch [17a] bestimmt wird, gibt also nur den ungefähren Wert von E an, wo der Sprung von N^* nach Null erfolgt. Deshalb kann auch vermutet werden, daß die speziellen Annahmen für die stochastische Kraft $\xi(t)$ und die Wachstumsfunktion f(N) nicht von entscheidender Bedeutung sind. Der ungefähre Wert von E_σ sollte davon unabhängig sein.

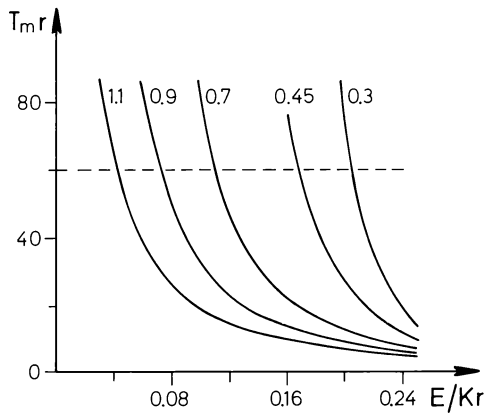

Abb. 4: Mittlere Übergangszeit T_m in linearem Maßstab.
Bezeichnungen wie bei Abb. 3. Ein Beispiel für die Wartezeit T_w ist gestrichelt eingezeichnet.

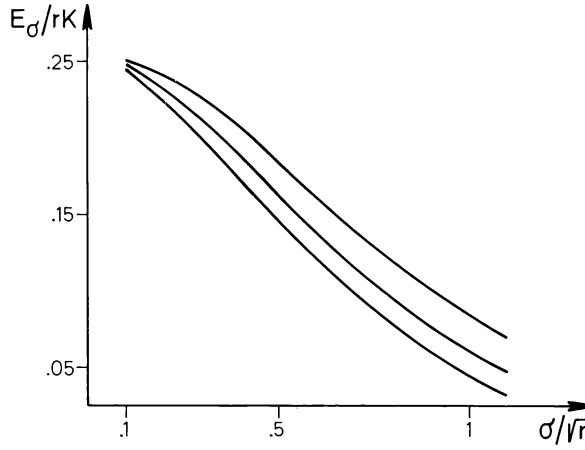

Abb. 5: Stochastische Schwellenwerte E_σ als Funktion der Stärke σ der Fluktuationen.
Der Kurvenparameter ist die Wartezeit T_W. Von oben nach unten ist rT_W = 30, 50 und 80. Es ist K die Kapazität und r die potentielle Wachstumsrate der Population.

In Abb. 5 sind die so erhaltenen stochastischen Schwellenwerte E_σ gegen σ für verschiedene Wartezeiten T_W aufgetragen. Für kleine σ ist der Unterschied zum deterministischen Schwellenwert E_1 = 0.25 rK gering, und auch die Länge der Wartezeit spielt dort keine Rolle. Bei großen σ aber sind - wie erwartet - die Abweichungen beträchtlich, und auch die Länge der Wartezeit hat erheblichen Einfluß. Für unsere experimentelle Rädertier-Population ist es also wichtig, die Stärke σ der zufälligen Fluktuationen zu kennen, um abzuschätzen, wo das System den Übergang nach N = 0 macht.

Zu diesem Zweck können vorliegende Paralleluntersuchungen an Rädertier-Populationen der Art *Brachionus rubens* Ehrenberg benutzt werden (HALBACH 1979). Nach einer gewissen Anfangsphase zeigen dort die Individuenzahlen nur noch Schwankungen um einen mittleren Wert mit einer relativen Standardabweichung $\Delta N \cdot \langle N \rangle^{-1}$ von etwa 0.15.

Da bei E = 0 die mittlere Übergangszeit T_m sehr viel größer als T_W ist, kann von der Möglichkeit einer Absorption im Zustand N = 0 abgesehen werden. Die sich dann einstellende quasi-stationäre Wahrscheinlichkeitsverteilung läßt sich aus [5] berechnen. Daraus kann die Standardabweichung bestimmt werden. Der Vergleich mit dem experimentell bestimmten ΔN liefert für die Stärke σ der Fluktuationen

$$\sigma \approx 0.15 \sqrt{r} \qquad [17b]$$

Der Vergleich mit Abb. 5 zeigt, daß bei dieser Rauschstärke σ und einer Wartezeit von weniger als $30r^{-1}$ (das entspricht weniger als 60 Tagen bei den Rädertier-Populationen) der Übergang bei einem Wert E_σ passieren sollte, der weniger als 2% kleiner als E_1 ist.

5. Korrelationsfunktion

Die hier beschriebenen Ernteversuche an Rädertier-Populationen sollten dazu dienen, ein Verfahren zu verifizieren, das die Vorhersage der Schwelle bei diskontinuierlichen Änderungen in Ökosystemen gestattet. Dies beruht auf der Extrapolation von empirisch bestimmten charakteristischen Rückkehrzeiten T_R. Von deterministischem Verhalten ausgehend scheint die Bestimmung von T_R keine Schwierigkeit zu sein (WISSEL 1981). Aber wie schon bei früheren Untersuchungen an Rädertier-Populationen (WISSEL et al. 1980) beobachtet, zeigen die einzelnen Paralleluntersuchungen unter den zufälligen Einflüssen so unterschiedliches Verhalten, daß über das zugrunde liegende deterministische Zeitmuster ohne weiteres nichts gesagt werden kann. Um dieses herauszuarbeiten, sind Mittelungsverfahren notwendig.

Wie schon in den früheren Experimenten (WISSEL et al. 1980), ist aus dem einfachen Mittelwert $\langle N(t) \rangle$ wenig zu entnehmen. Geeigneter für das Aufdecken von Zeitmustern ist hier die Korrelationsfunktion $k(t,\tau)$:

$$k(t,\tau) = \langle N(t)\ N(t+\tau) \rangle \qquad [18]$$

Diese kann als Funktion von τ das gewünschte Zeitmuster zeigen und so die Bestimmung von T_R ermöglichen.

Um die noch verbliebenen Unregelmäßigkeiten zu eliminieren, wurde die Korrelationsfunktion

$$g(t,\tau) = k(t,\tau) - \langle N(t) \rangle \langle N(t+\tau) \rangle$$

gebildet und davon die Mittelung über die Zeit t vorgenommen:

$$G(\tau) = \frac{1}{L} \sum_{t_\alpha} g\ (t_\alpha, \tau)$$

Durch diese Auswertung konnten die Zeitmuster bei Rädertier-Populationen (WISSEL et al. 1980) gut bestimmt werden.

Um einen Vergleich mit dem Modell vornehmen zu können, reicht die übliche Verteilungsfunktion $w(x,t)$ nicht aus. Die Korrelationsfunktion $k(t,\tau)$ berechnet sich nach der Formel

$$k(t,\tau) = \int w_2(x_1,t;\ x_2,t+\tau)\ x_1 x_2 dx_1 dx_2 \qquad [19]$$

Dazu muß entsprechend zu [5] die Zweipunktverteilungsfunktion $w_2(x_1,t_1;\ x_2,t_2)$ bestimmt werden. Es ist $w_2(x_1,t_1;\ x_2,t_2)dx_1dx_2$ die Wahrscheinlichkeit, in ein und demselben Versuch für N zur Zeit t_1 einen Wert aus dem Intervall $[x_1, x_1 + dx_1]$ und zur Zeit t_2 einen Wert aus $[x_2, x_2 + dx_2]$ zu finden.

Benutzt man als Stärke σ der Fluktuationen die der untersuchten Rädertier-Populationen (siehe [17]), so kommen mit endlicher Wahrscheinlichkeit nur Werte in der Nähe von N^* vor. Dort läßt sich f(N) durch eine Gerade approximieren. Eine detaillierte Untersuchung zeigt, daß diese Näherung für Ernteraten E bis nahe an die Schwelle E_1 gültig ist. Mit der so genäherten Wachstumsfunktion f(N) kann dann die Zweipunktverteilungsfunktion berechnet (STRATONOVICH 1963) und daraus die Korrelationsfunktion $k(t,\tau)$ bestimmt werden. Für die zeitgemittelte Korrelationsfunktion $G(\tau)$ ergibt sich dabei

$$G(\tau) = C \exp\left(-\frac{\tau}{T_R}\right) \cos\ (\omega\tau + \phi) \qquad [20]$$

In Abb. 6 ist die Funktion $G(\tau)$ aufgetragen, die aus den Parallelversuchen an den Rotatorien-Populationen der Art *Brachionus rubens* Ehrenberg bestimmt wurde. Das aus dem Modell hergeleitete Zeitmuster ist hier tatsächlich deutlich zu erkennen. Daß für größere Werte von τ verstärkt Unregelmäßigkeiten auftreten, hat seine

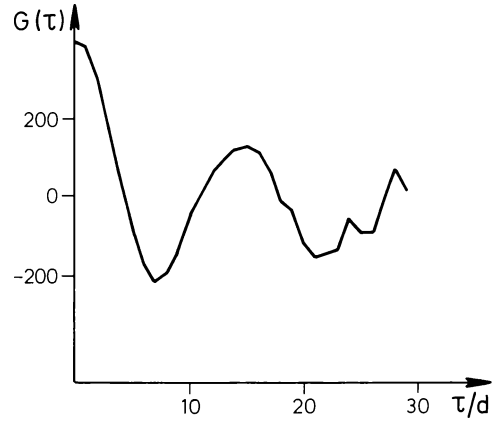

Abb. 6: Zeitgemittelte Korrelationsfunktion $G(\tau)$ für Rotatorien-Populationen der Art *Brachionus rubens* Ehrenberg für E = 0 bei 20 °C.

Ursache in der Mittelung über die Zeiten t. Je größer die Zeitdifferenz τ ist, um so kleiner ist das Zeitintervall, über das gemittelt wird, und um so geringer ist die dadurch erzielte Glättung der Kurve. Durch Anpassung des Zeitmusters [20] an die Abb. 6 konnte nun T_R zu etwa 18 Tagen bestimmt werden.

6. Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde gezeigt, wie sich zufällige Fluktuationen auf die Dynamik von Populationen auswirken, die mit konstanter Ernterate E ausgebeutet werden. Das dabei auftretende Schwellenverhalten mit diskontinuierlicher Änderung der Individuenzahl N soll als Testfall für ein Verfahren dienen, bei dem aus der Bestimmung der charakteristischen Rückkehrzeit T_R die Schwelle vorhergesagt werden kann. Die hierbei auftretenden Fragestellungen lassen sich mit der üblichen Wahrscheinlichkeitsverteilung w(x,t) nicht beantworten, die für diesen Fall ohnehin nicht berechnet werden kann. Es sind andere Verfahren vorgestellt worden, mit denen die anstehenden Probleme gelöst werden konnten.

Um sich einen Eindruck von den qualitativen Auswirkungen der zufälligen Fluktuationen zu verschaffen, ist die Benutzung der Potentialfunktion geeignet. Ihre bildhafte Interpretation verschafft einen schnellen Überblick über die deterministische Dynamik. Die stochastischen Größen $\xi(t)$ lassen sich dabei wie kleine Stöße interpretieren. Bei ihrer Betrachtung ist im Gegensatz zur mathematischen Behandlung keine weitere Spezifikation der Eigenschaften von $\xi(t)$ nötig. Deshalb sind die dabei erzielten Ergebnisse von allgemeiner Gültigkeit. So ergab sich, daß auf Grund der zufälligen Fluktuationen der deterministische Übergang schon vor der deterministischen Schwelle erfolgt und dies um so eher, je größer die Stärke der Fluktuationen ist. Dieses Ergebnis wurde durch die Rechnung an einem speziellen Beispiel bestätigt. Außerdem ergab sich, daß für diese Untersuchung die übliche Verteilungsfunktion w(x,t) ungeeignet ist. Statt dessen sind Wahrscheinlichkeitsverteilungen für Übergangszeiten von entscheidender Bedeutung.

Diese wurden im nächsten Abschnitt zusammen mit den dafür grundlegenden Gleichungen eingeführt. Die mittlere Übergangszeit wurde für ein stochastisches Modell einer ausgebeuteten Population berechnet. Dann wurde ein Vergleich mit der Wartezeit vorgenommen, die angibt, wie lange die einzelnen Werte der Ernterate E konstant gehalten werden. Daraus konnte der stochastische Schwellenwert E_σ für den Übergang nach N = 0 bestimmt werden, wie er sich für verschiedene Stärken σ der Fluktuationen und Wartezeiten T_w ergibt. Aus den Experimenten mit Rädertier-Populationen der Art *Brachionus rubens* Ehrenberg ließ sich die Standardabweichung ΔN bestimmen. Durch Vergleich mit dem berechneten Ausdruck für ΔN konnte die Rauschstärke σ gewonnen und so der in diesem Fall zu erwartende Schwellenwert E_σ bestimmt werden.

Für die Vorhersage der Schwelle benötigen wir die charakteristische Rückkehrzeit T_R. Um sie aus dem Experiment zu bestimmen, ist die Auswertung der Meßdaten mit Hilfe von Korrelationsfunktionen nötig. Für die Berechnung dieser Funktionen aus dem Modell ist die übliche Verteilungsfunktion w(x,t) nicht geeignet. Statt dessen muß die Zweipunktverteilungsfunktion $w_2(x_1,t_1;x_2,t_2)$ benutzt werden. Für eine Fluktuationsstärke σ, wie sie im Experiment gefunden wurde, konnte w_2 berechnet werden. Das so bestimmte Zeitmuster in der Korrelationsfunktion wurde durch das Experiment bestätigt. Die detaillierten Rechnungen, die zu diesen Ergebnissen führten, werden in einer weiteren Arbeit veröffentlicht.

Dieses Beispiel von ausgebeuteten Populationen zeigt deutlich, daß zur Beschreibung von zufälligen Einflüssen die übliche Verteilungsfunktion w(x,t) einen zu engen Rahmen ergibt. Um die Auswirkungen qualitativ abzuschätzen, ist generell die bildhafte Benutzung der Potentialfunktion geeignet. Dabei lassen sich Hinweise entnehmen, welche anderen Wahrscheinlichkeitsverteilungen dem jeweiligen Problem angemessen sind. In dem vorliegenden Beispiel waren es die Verteilung für die Übergangszeit und die Zweipunktverteilungsfunktion.

Herrn Prof. Dr. u. Halbach danke ich für die zahlreichen Diskussionen und für die Unterstützung bei den Experimenten.

Literatur

BEDDINGSTON J.R., MAY R.M., 1977: Harvested natural populations in a randomly fluctuating environment. Science 197: 463.

GOEL N.S., RICHTER-DYN N., 1974: Stochastic models in biology. London (Academic Press).

HALBACH U., 1979: Strategies in population research exemplified by rotifer population dynamics. In (E. HALBACH U., JACOBS J.): Population Ecology (Symp. Mainz 1978). Fortschr. Zool 25: 1.

STRATONOVICH R.L., 1963: Topics in the theory of random noise. London (Gordon & Breach).

TURELLI M., 1977: Random environments and stochastic calculus. Theor. Pop. Biol. 12: 140.

WISSEL C., BEUTER K., HALBACH U., 1980: Analyse der Populationsdynamik von Rotatorien mittels Korrelationsfunktionen. Verh. Ges. Ökol. 8: 271-279.

WISSEL C., 1981: Lassen sich ökologische Instabilitäten vorhersagen? Verh. Ges. Ökol. 9: 143-152.

Adresse

Prof. Dr. Christian Wissel
Fachbereich Physik Philipps-Universität
Renthof 6

D-3550 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 10_1983

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian

Artikel/Article: Die Beschreibung von Ökosystemen unter zufälligen Einflüssen 237-246