

## MODELLE ZUR KLASSIFIZIERUNG UND QUANTIFIZIERUNG ÖKOLOGISCHER STABILITÄT

Eric Schmidt und Christian Wissel

### ABSTRACT

The principle way of investigating ecological stability and the essential influence of different factors on the results is discussed. To demonstrate the importance of the temporal structure of disturbance as one of these factors, an investigation of the sensitivity of ecological systems to the disturbance of system parameters is presented. By means of linear response theory a stability measure of sensitivity is derived, which explicitly considers the temporal structure of disturbance. The consequences of the temporal structure of disturbance for the sensitivity are discussed for a Lotka-Volterra predator-prey system.

keywords: *stability, sensitivity, disturbance, linear response theory*

### 1. EINFÜHRUNG

Der Stabilität ökologischer Systeme wird in der theoretischen Ökologie große Aufmerksamkeit gewidmet. Es gibt eine Vielzahl von Untersuchungen, die sich mit diesem Thema beschäftigen. Die derzeitige Situation auf diesem Gebiet der theoretischen Ökologie ist jedoch unbefriedigend - sie ist gekennzeichnet durch Unklarheit und Verwirrung. Die Verwirrung beginnt schon bei der Verwendung von Begriffen. So existiert bis heute keine einheitliche Terminologie der Stabilitätsbegriffe. Auch ist unklar, welche Größen zur Untersuchung und Beschreibung ökologischer Stabilität dienen können. Oftmals beschränkt man sich auf verbale Beschreibungen und eine Umsetzung in meßbare bzw. berechenbare Größen hat in vielen Fällen noch nicht stattgefunden. Mangelnde Klarheit herrscht schließlich auch bezüglich der Faktoren, welche auf die Ergebnisse von Stabilitätsuntersuchungen entscheidenden Einfluß haben können.

Der zuletzt genannte Punkt wird im Zentrum dieses Artikels stehen. Wir möchten eine Untersuchung vorstellen, welche die Einflüsse verschiedener Faktoren auf das Stabilitätsverhalten ökologischer Systeme aufzeigt. Aufgrund der oben erwähnten Situation werden wir jedoch im ersten Teil des Artikels erst einmal einige allgemeine Überlegungen zum Thema "Ökologische Stabilität" anführen. Diese dienen der Klärung der prinzipiellen Vorgehensweise und machen den Ansatzpunkt der nachfolgenden Untersuchung deutlich.

### 2. UNTERSUCHUNG ÖKOLOGISCHER STABILITÄT

"Ökologische Stabilität" ist ein vielschichtiger Begriff und es gibt die verschiedensten Aspekte im Verhalten eines Systems, die unter dem Themenkomplex "Ökologische Stabilität" von Interesse sind. So kann man z.B. nach der Empfindlichkeit fragen, mit der ein ökologisches System auf eine Störung reagiert, oder nach der Geschwindigkeit, mit der die Folgen einer solchen Störung wieder ausheilen. Auch die Fähigkeit eines Ökosystems, trotz gewisser Störungen fortzubestehen, ist ein möglicher Aspekt ökologischer Stabilität. Eine eindeutige Definition des Begriffes "Ökologische Stabilität" existiert nicht. Man kann ihn jedoch als einen

Oberbegriff für die verschiedenen Aspekte verstehen, die das Verhalten eines ökologischen Systems gegenüber Störungen beschreiben.

Eine Untersuchung ökologischer Stabilität wird daher i.a. immer die Störung des betrachteten Systems mit einschließen (es sei denn, man findet indirekte Indikatoren für das Stabilitätsverhalten). Diese Tatsache bildet ein großes Handicap für die empirische Untersuchung, denn die Störung eines realen Ökosystems durch den Menschen ist oftmals abzulehnen, um nicht die Gefahr einer irreversiblen Schädigung des Ökosystems einzugehen (dies gilt umso mehr, da man die Stabilitätseigenschaften des Systems ja nicht kennt, sondern erst ergründen will). Aus diesem Grunde ist die Untersuchung ökologischer Stabilität eine besondere Herausforderung für die theoretische Ökologie.

Wie geht man nun in der theoretischen Ökologie bei der Untersuchung ökologischer Stabilität vor?

Am Beginn einer Untersuchung wird sinnvollerweise die Festlegung des betrachteten Aspektes ökologischer Stabilität stehen. Diese geschieht durch die sogenannten Stabilitätsbegriffe, in deren Definition der betreffende Aspekt ökologischer Stabilität verbal beschrieben wird. In der Literatur findet man eine ganze Reihe solcher Stabilitätsbegriffe, so wird z.B. Elastizität definiert als "Geschwindigkeit, mit der ein System nach einer Störung wieder in seinen stabilen Zustand zurückkehrt" (frei nach WESTMAN 1978). Sensitivität ist "ein Maß für die Empfindlichkeit des Systems gegenüber einer Störung" (WISSEL 1981). Der Begriff Lokale Stabilität beschreibt die "Fähigkeit eines Systems nach einer kleinen Auslenkung aus einem Gleichgewicht wieder in dieses zurückzukehren". Weitere Stabilitätsbegriffe sind z.B. resilience, resistance, persistence, amplitude oder basin of attraction (siehe z.B. HOLLING 1973, PUTMAN und WRATTEN 1984, PIMM 1984 oder HARRISON 1979).

Der verbalen Festlegung muß eine Quantifizierung des Stabilitätsbegriffes folgen, d.h. man muß ein Stabilitätsmaß finden, welches den Stabilitätsaspekt quantitativ beschreibt. So kann z.B. für die Elastizität der Kehrwert der charakteristischen Rückkehrzeit  $1/T_R$  als Stabilitätsmaß dienen (WISSEL, 1981). Das Stabilitätsmaß für die lokale Stabilität ist die Bedingung, daß die Realteile sämtlicher Eigenwerte der Communitymatrix negativ sein müssen (die lokale Stabilität ist ein binärer Begriff, daher ist das zugehörige Stabilitätsmaß eine Bedingung). Zur konkreten Berechnung des Stabilitätsmaßes benötigt man eine geeignete Methode, im Falle der lokalen Stabilität z.B. ist dies die Lineare Stabilitätsanalyse. Im weiteren Verlauf des Artikels wird die sogenannte Lineare-Antwort-Theorie vorgestellt werden. Diese Methode liefert ein Stabilitätsmaß für die Sensitivität eines Systems gegenüber bestimmten Störungen.

Stabilitätsuntersuchungen finden immer in einem bestimmten Kontext statt und ihre Ergebnisse können stark davon abhängen, welche spezielle Situation untersucht wird. Wir möchten hier vier Faktoren nennen, die von elementarer Bedeutung für das resultierende Stabilitätsverhalten sind.

Zunächst muß man sich darüber im klaren sein, daß die Art der Ergebnisse natürlich entscheidend davon abhängig ist, welchen Stabilitätsbegriff und welches Stabilitätsmaß man untersucht.

Als zweites ist der Faktor der Modellierung zu nennen. In der theoretischen Ökologie benutzt man mathematische Modelle zur Beantwortung ökologischer Fragestellungen. Die mathematischen Modelle stellen immer eine starke Abstraktion der realen Verhältnisse dar und diese Abstraktion findet ihren Ausdruck in den Grundannahmen, die in die Modellierung eingehen. Was ein theoretischer Ökologe im Endeffekt untersucht, ist das Stabilitätsverhalten des mathematischen Modells, und die Ergebnisse, die er erhält, sind entscheidend abhängig von den bei der Modellierung getroffenen Grundannahmen. Die Arbeiten von GARDENER und ASHBY 1970 sowie MAY 1972 und DE ANGELIS 1975 zum Zusammenhang zwischen Stabilität und Komplexität sind ein Beispiel dafür, daß verschiedene Grundannahmen unter Umständen zu völlig entgegengesetzten Ergebnissen führen können.

Ein weiterer wichtiger Faktor ist die betrachtete Systemgröße. Daß man bei der Stabilitätsuntersuchung eines Mehrartensystems verschiedene Ergebnisse erhalten kann, je nachdem, ob man die Artenanzahl, die Individuenzahl einer bestimmten trophischen Ebene oder die Individuenzahl einer bestimmten Species betrachtet, ist einleuchtend. Die später folgende Untersuchung wird jedoch auch zeigen, daß z.B. zwei verschiedene Species völlig unterschiedliches Stabilitätsverhalten zeigen können, sodaß für die Ergebnisse ebenfalls entscheidend ist, welche

Species man untersucht. Im Zusammenhang mit der betrachteten Systemgröße ist weiterhin bedeutsam, auf welcher Zeit- und ggfs. auf welcher Raumskala die Systemgröße betrachtet wird.

Als letzten Faktor möchten wir hier die Art der Störung erwähnen. Hier ist wichtig, welche Größe gestört wird und wie das zeitliche und ggfs. das räumliche Muster der Störung aussieht. Diesem Punkt wird in der Literatur nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet. Die zeitliche Struktur einer Störung wird - wenn überhaupt - meist nur sehr pauschal berücksichtigt, so z.B. durch Unterscheidung zwischen kurzen impulsartigen, periodischen und konstanten Störungen. Eine solche pauschale Unterscheidung kann jedoch in bestimmten Fällen völlig unzureichend sein, wie in dieser Arbeit gezeigt wird.

Um die große Bedeutung der zeitlichen Struktur einer Störung für das Stabilitätsverhalten ökologischer Systeme zu dokumentieren, möchten wir im folgenden Abschnitt eine Untersuchung vorstellen, in der wir uns mit diesem Punkt näher beschäftigt haben.

### 3. SENSITIVITÄTSANALYSE MIT DER LINEARE-ANTWORT-THEORIE

Die Untersuchung, die wir nun vorstellen möchten, beschäftigt sich mit einem speziellen Aspekt ökologischer Stabilität, nämlich der Sensitivität, mit der ökologische Systeme auf Störungen reagieren. Wie bereits erwähnt, ist die Sensitivität ein Maß für die Empfindlichkeit des Systems gegenüber einer Störung. Die Störungen, welche wir hier betrachten, sind Störungen von bestimmten Parametern des Systems, also indirekte Störungen. Im Mittelpunkt der Untersuchung steht die Frage, welchen Einfluß die zeitliche Struktur der Störung auf das Sensitivitätsverhalten des Systems hat.

Um ein hohes Maß an Anschaulichkeit zu wahren und um Darstellung und Rechnungen nicht unnötig zu komplizieren, wurde die Untersuchung an einem allgemeinen und wohlbekannten Modell der theoretischen Ökologie durchgeführt.

Es handelt sich dabei um ein Räuber-Beute-Modell vom Lotka-Volterra-Typ :

$$dN_1/dt = f_1(N_1, N_2) = r N_1 (1 - N_1/K) - f N_1 N_2 \quad (1)$$

$$dN_2/dt = f_2(N_1, N_2) = -g N_2 + w f N_1 N_2 \quad (2)$$

Zunächst einige Erklärungen zum Modell:  $N_1$  ist die Individuenzahl der Beutepopulation,  $N_2$  die der Räuberpopulation. In Abwesenheit von Räubern ( $N_2=0$ ) zeigt die Beutepopulation logistisches Wachstum mit der potentiellen Wachstumsrate  $r$  und der Kapazität  $K$ . Der Wechselwirkungsterm in (1) drückt die Dezimierung der Beutepopulation durch die Räuber aus, wobei  $f$  die Fangrate der Räuber ist. Die Räuber sind essentiell abhängig von der Beute. Sind keine Beutetiere vorhanden ( $N_1=0$ ), so nimmt die Individuenzahl der Räuber mit der Rate  $g$  exponentiell ab. Der Wechselwirkungsterm in (2) beschreibt den Zuwachs der Räuberpopulation durch das Erjagen von Beutetieren.  $w$  ist hier ein Maß für den Energiegewinn, den ein Räuber durch Verspeisen eines Beutetieres erhält. Man kann  $w$  auch interpretieren als mittlere Zahl der Nachkommen, die ein Räubertier durch Verspeisen eines Beutetieres erzeugen kann. Das betrachtete Modell hat ein nichttriviales Gleichgewicht im Punkt

$$N_1^* = g/(wf) \quad N_2^* = r/f (1-g/(wfK)) \quad (3)$$

Biologisch sinnvolle Parameterwerte müssen positiv sein. Ferner muß

$$g < wfK \quad (4)$$

gefordert werden, damit ein positiver Gleichgewichtswert für die Räuberpopulation existiert. Für sämtliche biologisch sinnvollen Parameterwerte ist das Gleichgewicht (3) lokal stabil.

Kommen wir nun zur Hauptfrage der Untersuchung: Welchen Einfluß hat die zeitliche Struktur der Störung auf die Sensitivität des Systems? Für die Beantwortung dieser Frage ist es notwendig, mittels einer geeigneten Methode ein Stabilitätsmaß für die Sensitivität zu gewinnen, welches die zeitliche Struktur einer Störung explizit berücksichtigt. Im Laufe der Untersuchung hat sich gezeigt, daß die sogenannte Lineare-Antwort-Theorie (LAT) eine geeignete Methode für diese Zielsetzung darstellt.

Wir möchten nun die Methode der LAT an einem konkreten Beispiel erklären und zeigen, wie man zu einem Stabilitätsmaß für die Sensitivität gelangen kann (der allgemeine Formalismus der LAT wird im Anhang A geschildert).

Als Ausgangspunkt nehmen wir an, daß sich das Räuber-Beute-System im lokal stabilen Gleichgewicht (3) befindet. Wir betrachten nun eine Störung der potentiellen Wachstumsrate  $r$  der Beute :

$$r \text{ ----> } r + d(t) \quad (5)$$

$d(t)$  beschreibt die Abweichung der potentiellen Wachstumsrate der Beute vom ungestörten Wert  $r$ . Die Systemgleichungen (1) und (2) ändern sich dadurch zu

$$dN_1/dt = f_1(N_1, N_2) = (r + d(t)) N_1 (1 - N_1/k) - f N_1 N_2 \quad (6)$$

$$dN_2/dt = f_2(N_1, N_2) = -g N_2 + w f N_1 N_2 \quad (7)$$

Das System wird auf diese Störung durch eine Auslenkung aus dem (ungestörten) Gleichgewicht reagieren:

$$N_j(t) = N_j^* \text{---->} N_j(t) = N_j^* + a_j(t) \quad j=1,2 \quad (8)$$

Die "Antwort"  $a_j(t)$  des Systems wird natürlich abhängig sein von der Störung  $d(t)$ . Die Grundannahme der LAT ist nun die, daß für kleine Störungen  $d(t)$  die Systemantwort  $a_j(t)$  näherungsweise linear von der Störung abhängen wird:

$$a_j(t) \approx k_j d(t) \quad k_j = \text{const.}, j=1,2 \quad (9)$$

Mit dieser Grundannahme können wir nun eine Näherung der (gestörten) Systemgleichungen (6) und (7) durchführen. Wir entwickeln die Wachstumsfunktionen  $f_i(N_1, N_2)$  um das ungestörte Gleichgewicht nach der Störung  $d(t)$ . Da  $d(t)$  klein ist, berücksichtigen wir nur die linearen Terme in  $d(t)$  (und damit lt. Annahme auch die Terme, welche linear in  $a_j(t)$  sind). Diese Näherung führt auf ein lineares inhomogenes Differentialgleichungssystem. In Vektorschreibweise hat es die Gestalt

$$d\mathbf{a}/dt = \mathbf{C} \mathbf{a}(t) + \mathbf{b} d(t) \quad (10)$$

Der Vektor  $\mathbf{a}(t)$  enthält als Komponenten die Antwort  $a_1(t)$  der Beutepopulation sowie die Antwort  $a_2(t)$  der Räuberpopulation auf die Störung. Die Matrix  $\mathbf{C}$  ist die Communitymatrix des Systems. Ihre Komponenten beschreiben die Abhängigkeit der Wachstumsfunktionen von den Populationszahlen  $N_1$  und  $N_2$  nahe dem Gleichgewicht. Der Vektor  $\mathbf{b}$  schließlich beschreibt die Abhängigkeit der Wachstumsfunktionen vom gestörten Parameter. Die Lösung des DGL-Systems (10) hat die Gestalt

$$a_j(t) = \int_0^t v_j(t-\tau) d(\tau) d\tau \quad j = 1,2 \quad (11)$$

Dabei wurde vorausgesetzt, daß die Störung im Zeitpunkt  $t=0$  einsetzt. Wie man sieht, ist die Systemantwort  $a_j(t)$  abhängig vom gesamten Verlauf der Störung vom Zeitpunkt  $t=0$  an. Die Art dieser Abhängigkeit wird bestimmt durch die Funktion  $v_j(t)$ , in ihr vereinigen sich die Eigenschaften des Systems.

Um zu einer noch prägnanteren Darstellung des Zusammenhangs zwischen Störung und Systemantwort zu gelangen, führen wir nun eine Fouriertransformation der Lösung durch, d.h. wir betrachten den Zusammenhang zwischen Störung und Systemantwort im Frequenzraum des Systems. Durch die Fouriertransformation von (11) erhalten wir

$$A_j(\alpha) = V_j(\alpha) D(\alpha) \quad (12)$$

Dabei ist  $\alpha$  die Frequenz und  $A_j(\alpha)$ ,  $D(\alpha)$  sowie  $V_j(\alpha)$  sind die Fouriertransformierten von  $a_j(t)$ ,  $d(t)$  und  $v_j(t)$ .

Durch die bisherigen Umformungen sind wir also zu einer multiplikativen Beziehung zwischen der Störung  $D(\alpha)$  und der Systemantwort  $A_j(\alpha)$  im Frequenzraum des Systems gelangt. Die Funktionen  $V_j(\alpha)$  ( $j=1,2$ ) werden die Übertragungsfunktionen des Systems genannt. Sie bestimmen, in welcher Weise die Fourierkomponenten der Störung auf die Fourierkomponenten der Systemantwort übertragen werden. Die Übertragungsfunktionen sind komplexe Größen. Ihre Phase bestimmt die Phasenverschiebung zwischen der Fourierkomponente der Störung und der der Systemantwort. Der Betrag der Übertragungsfunktion schafft die Beziehung zwischen den Beträgen von Störungs- und Antwortkomponenten. Man kann ihn interpretieren als Stabilitätsmaß für die frequenzabhängige Sensitivität der betrachteten Systemgröße, denn er legt für jede Frequenz  $\alpha$  fest, wie empfindlich die Systemgröße auf die jeweilige Fourierkomponente der Störung reagiert, ist also ein Maß für die Empfindlichkeit der Systemgröße gegenüber dieser Störungskomponente der Frequenz  $\alpha$ . Der multiplikative Zusammenhang (12) macht deutlich, daß die Reaktion einer Systemgröße auf eine konkrete Störung zu gleichen Teilen von Störungs- und Systemeigenschaften abhängig ist. Der Betrag der Übertragungsfunktion beschreibt die Systemeigenschaften, also die Sensitivität der Systemgröße bei der jeweiligen Frequenz. Der Betrag der Störungskomponenten beschreibt die zeitliche Struktur der Störung. Durch die Multiplikation beider Größen ergibt sich der Betrag der Antwortkomponente, welcher ein Maß für die Reaktion der Systemgröße ist.

Nachdem wir die Herleitung des Stabilitätsmaßes

$$S_j(\alpha) := |V_j(\alpha)| \quad (13)$$

für die frequenzabhängige Sensitivität eines Systems geschildert haben, möchten wir nun noch einige Bemerkungen zum Vorgehen bei der Untersuchung machen.

Man kann die Rechnungen dadurch stark vereinfachen, daß man die Variablen des Modells in geeigneten Einheiten mißt (Skalierung der Variablen). Es zeigt sich dann, daß das Verhalten des Systems ausschließlich von den folgenden zwei Parameterkombinationen abhängt:

$$\beta = g/r \quad \sigma = (wfK-g)/r \quad (14)$$

Ohne hier näher darauf einzugehen, sei erwähnt, daß man  $\beta$  interpretieren kann als Grad der Monophagie des Räubers (bei monophagen Räuber hat  $\beta$  einen großen Wert, bei polyphagen Räuber ist  $\beta$  klein).  $\sigma$  kann interpretiert werden als Verhältnis der typischen Zeitskalen von Räuber- und Beutewachstum (ist  $\sigma$  groß, so wächst die Räuberpopulation schneller als die Beutepopulation, bei kleinem  $\sigma$  wächst die Beutepopulation schneller als die Räuberpopulation). Die starke Allgemeinheit des Modells hat zur Folge, daß man es bei geeigneter Wahl der Parameter auch als Beschreibung für Wirt-Parasit-, Wirt-Parasitoid- sowie Phytophage-Pflanzen-Systeme ansehen kann (natürlich mit allen Einschränkungen, die auf einer so allgemeinen Modellierungsebene zu beachten sind). In unserer Arbeit haben wir die Störung aller im Modell vorkommenden Parameter in Betracht gezogen. Für die verschiedenen Störparameter haben wir dann die entsprechenden Übertragungsfunktionen von Räuber- und Beutepopulation berechnet, deren Beträge das Sensitivitätsverhalten der Populationen beschreiben.

#### 4. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

In diesem Abschnitt möchten wir nun exemplarisch einige wichtige Ergebnisse der Untersuchung vorstellen.

##### Charakteristische Zeitskalen

Der erste Effekt, den wir erwähnen möchten, tritt besonders deutlich bei großen Werten von  $\beta$  und  $\sigma$  zutage, dies sind typische Werte für Wirt-Parasitoid-Systeme. Abb. 1 zeigt die Sensitivitäten für diesen Fall bei Störung von  $f$ . Man sieht, daß die Populationen nur auf einem sehr schmalen Frequenzbereich extrem sensitiv auf die Störung reagieren, während sie auf allen

anderen Frequenzen praktisch unsensitiv gegenüber der Störung sind. Dieses Verhalten entspricht der Existenz einer charakteristischen Zeitskala, auf der die Populationen besonders

heftig reagieren. Das Beispiel zeigt, wie wichtig hier die explizite zeitliche Struktur der Störung für die Systemantwort ist und es wird deutlich, daß die oft getroffene pauschale Unterscheidung zwischen kurzen einmaligen, periodischen und konstanten Störungen bei weitem nicht ausreicht.

### **Trennung der Zeitskalen**

Ein anderes Sensitivitätsverhalten ergibt sich bei besonders kleinen Werten von  $\beta$  und  $\sigma$ , solche Parameterwerte sind typisch für Herbivore (Ungulaten) - Pflanzen (Gräser, Kräuter) - Systeme. Abb. 2 zeigt, daß dieser Fall bei Störung von  $r$  zu einer Trennung der Zeitskalen führt, auf denen Räuber und Beute sensitiv reagieren. Während die Räuber am stärksten auf kleine Frequenzen und damit auf extrem langsame Störungen reagieren, zeigt die Beutepopulation dort ein Sensitivitätsminimum. Dieses Beispiel verdeutlicht, wie wichtig es ist, welche Systemgröße betrachtet wird, denn das Sensitivitätsverhalten der beiden Populationen ist hier nahezu entgegengesetzt.

### **Störung verschiedener Parameter**

Auch die Frage, an welcher Größe die Störung angreift, kann von entscheidender Bedeutung sein. Ein Beispiel dafür ist in Abb. 3 zu sehen. Dort ist die Sensitivität der Beutepopulation aufgetragen für kleine  $\beta$ - und  $\sigma$ -Werte (also z.B. für ein Ungulaten-Gräser-System), und zwar jeweils für die Störung von  $w$  und von  $r$ . Man sieht deutlich, daß das Sensitivitätsverhalten bei extrem langsamen Störungen (also extrem kleinen Frequenzen) verschieden ist.

### **Verschiedene Parameterwerte**

Ein letztes Ergebnis, das wir hier erwähnen möchten, ist die Parameterabhängigkeit des Sensitivitätsverhaltens. Abb. 4 zeigt die Sensitivität der Räuber für den Wert  $\beta=0,1$ . Die Werte von  $\sigma$  variieren zwischen 0,1 und 2,5. Man erkennt eine deutliche qualitative Veränderung des Sensitivitätsverhaltens.

Die hier präsentierten Ergebnisse machen zwei Punkte besonders deutlich:

- a) Das Sensitivitätsverhalten hängt stark davon ab, welche Größe gestört wird und an welcher Größe die Systemreaktion untersucht wird.
- b) Die zeitliche Struktur einer Störung ist von extremer Wichtigkeit für die Sensitivität, mit der eine Systemgröße auf diese Störung reagiert.

Diese beiden Ergebnisse sind keine spezifischen Folgen des betrachteten Modells, sie treffen auch auf viele andere Situationen zu. Wir möchten mit der Bemerkung schließen, daß es keinen Grund dafür gibt, daß die genannten Abhängigkeiten ausschließlich bei der Sensitivität eines Systems bestehen. Die Frage, inwieweit die Störung und ihre zeitliche Struktur auch bei anderen Stabilitätsbegriffen und -maßen eine wichtige Rolle spielt, bietet den Ansatzpunkt für weitere Untersuchungen.

Diese Arbeit wurde durch das Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT) gefördert.

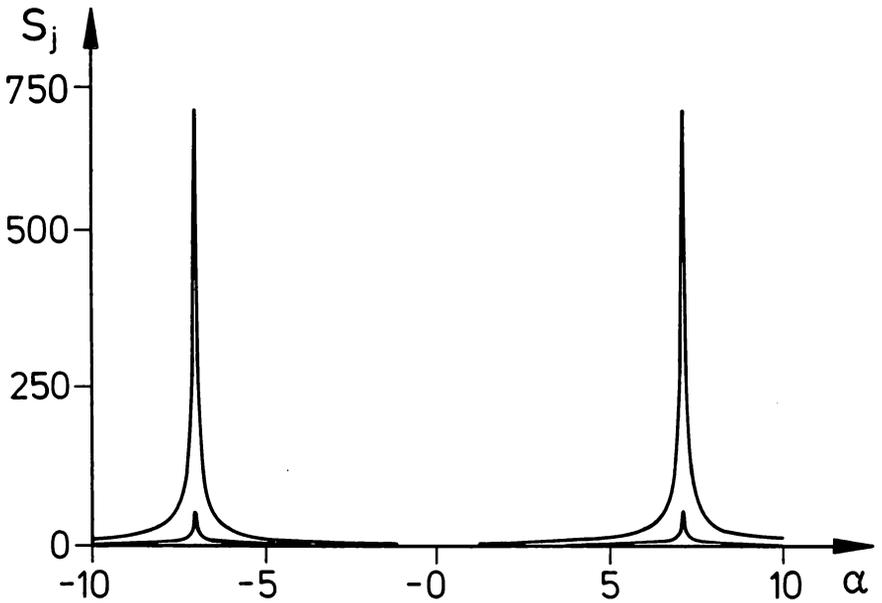


Abb. 1: Sensitivitätsverhalten eines typischen Wirt-Parasitoid-Systems ( $\beta = 100$ ;  $\sigma = 100$ ) bei Störung von  $f$ . Aufgetragen ist die Sensitivität  $S_2(\alpha)$  der Parasitoiden (obere Kurve) und die Sensitivität  $S_1(\alpha)$  der Wirte (untere Kurve) gegen die Frequenz  $\alpha$ . (Einheiten:  $[\alpha] = r$ ;  $[S_2(\alpha)] = r$ ;  $[S_1(\alpha)] = Kf$ )

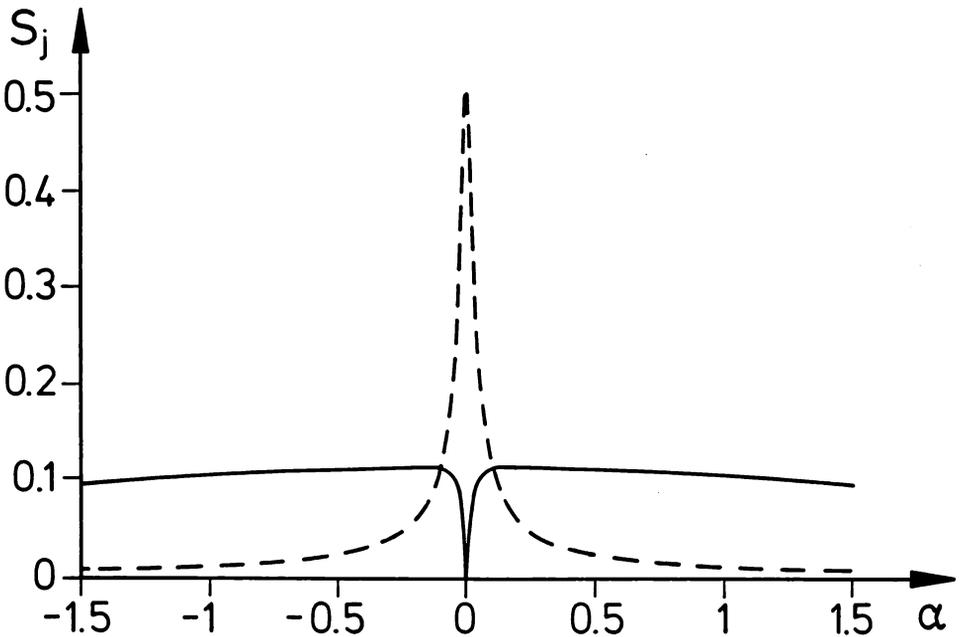
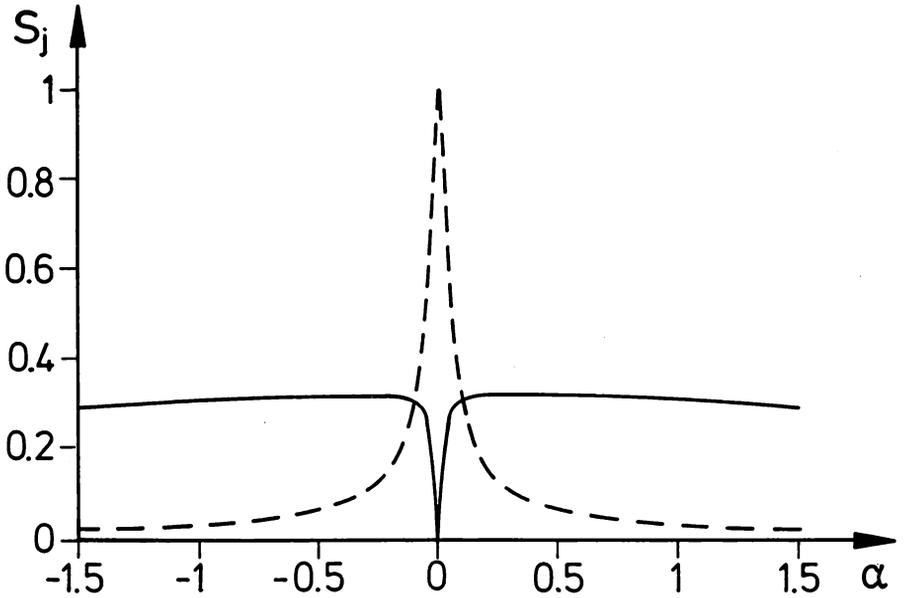
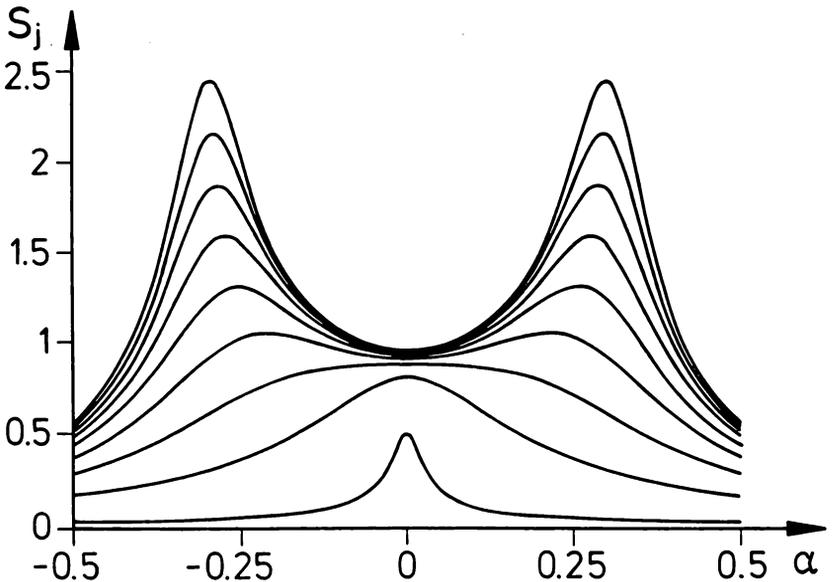


Abb. 2: Sensitivitätsverhalten eines typischen Herbivore-Pflanzen-Systems ( $\beta = 0.1$ ;  $\sigma = 0.1$ ) bei Störung von  $r$ . Aufgetragen ist die Sensitivität  $S_2(\alpha)$  der Herbivoren (gestrichelte Kurve) und die Sensitivität  $S_1(\alpha)$  der Pflanzen (durchgezogene Kurve) gegen die Frequenz  $\alpha$ . (Einheiten:  $[\alpha] = r$ ;  $[S_2(\alpha)] = r^2/f$ ;  $[S_1(\alpha)] = Kr$ ).



**Abb. 3:** Unterschiede im Sensitivitätsverhalten der Pflanzenpopulation eines typischen Herbivore-Pflanzen-Systems ( $\beta = 0.1$ ;  $\sigma = 0.1$ ) bei Störung verschiedener Parameter. Aufgetragen ist die Sensitivität  $S_1(\alpha)$  der Pflanzen bei Störung von  $f$  (gestrichelte Kurve) sowie bei Störung von  $K$  (durchgezogene Kurve) gegen die Frequenz  $\alpha$ . (Einheiten:  $[\alpha] = r$ ;  $[S_1(\alpha)] = Kf$  bei Störung von  $f$ ;  $[S_1(\alpha)] = K^2$  bei Störung von  $K$ ).



**Abb. 4:** Parameterabhängigkeit des Sensitivitätsverhaltens von Räubern. Aufgetragen ist die Sensitivität  $S_2(\alpha)$  der Räuber bei Störung von  $r$  ( $\beta = 0.1$ ) gegen die Frequenz  $\alpha$ . Der Parameter  $\sigma$  wird zwischen 0.1 (unterste Kurve) und 2.5 (oberste Kurve) variiert in Schritten von 0.3. (Einheiten:  $[\alpha] = r$ ;  $[S_2(\alpha)] = r^2/f$ )

**Der allgemeine Formalismus der LAT**

Ausgangspunkt der Methode ist das Modell eines ökologischen Systems in Form eines Differentialgleichungssystems:

$$d\mathbf{N}/dt = \mathbf{F}(\mathbf{N}, P) \tag{A.1}$$

$\mathbf{N}$  ist der Vektor mit den Systemvariablen,  $\mathbf{F}$  der Vektor mit den Wachstumsfunktionen,  $P$  ein beliebiger Parameter des Systems. Für einen ungestörten Parameterwert  $P_0$  befinde sich das System in einem lokal stabilen Gleichgewicht  $\mathbf{N}^*$ :

$$\mathbf{N}^*: \mathbf{F}(\mathbf{N}^*, P_0) = 0 \tag{A.2}$$

Nun wird der Parameter  $P$  gestört:

$$P = P_0 \text{ -----} > P = P_0 + d(t) \tag{A.3}$$

Das System reagiert auf die Störung durch eine Auslenkung aus dem Gleichgewicht:

$$\mathbf{N} = \mathbf{N}^* \text{ -----} > \mathbf{N} = \mathbf{N}^* + \mathbf{a}(t) \tag{A.4}$$

Grundannahme der LAT ist, daß für kleine Störungen  $d(t)$  die Antwort  $\mathbf{a}(t)$  linear zur Störung selbst ist:

$$\mathbf{a}(t) \approx \mathbf{k} d(t) \tag{A.5}$$

Mit dieser Annahme kann man eine lineare Näherung der Systemgleichungen um das ungestörte Gleichgewicht durchführen und erhält:

$$d\mathbf{a}(t)/dt = \mathbf{C} \mathbf{a}(t) + \mathbf{b} d(t) \tag{A.6}$$

Dabei ist  $\mathbf{C}$  die Communitymatrix und  $\mathbf{b}$  der Vektor, der die Abhängigkeit der Systemgleichungen vom gestörten Parameter beschreibt:

$$\mathbf{C} = (c_{ij}) \quad \text{mit } c_{ij} = dF_i(\mathbf{N}^*, P_0) / dN_j \tag{A.7}$$

$$\mathbf{b} = (b_j)^T \quad \text{mit } b_j = dF_j(\mathbf{N}^*, P_0) / dP \tag{A.8}$$

Durch die Fouriertransformation von (A.6) geht man über zur Beschreibung im Frequenzraum des Systems:

$$i\alpha \mathbf{A}(\alpha) = \mathbf{C} \mathbf{A}(\alpha) + \mathbf{b} D(\alpha) \tag{A.9}$$

wobei  $\mathbf{A}(\alpha)$  und  $D(\alpha)$  die Fouriertransformierten von  $\mathbf{a}(t)$  und  $d(t)$  sind. Die Lösung von (A.9) hat die Gestalt

$$\mathbf{A}(\alpha) = \mathbf{Y}(\alpha) D(\alpha) \tag{A.10}$$

mit dem Vektor der Übertragungsfunktionen

$$\mathbf{Y}(\alpha) = (i\alpha \mathbf{E} - \mathbf{C})^{-1} \mathbf{b} \tag{A.11}$$

$\mathbf{E}$  bezeichnet hier die Einheitsmatrix. Eine bessere Darstellungsform des Übertragungsvektors erhält man durch Benutzung der Eigenwerte und Eigenvektoren der Communitymatrix  $\mathbf{C}$ . Es ergibt sich:

$$\mathbf{Y}(\alpha) = \sum_{\mu} [\beta_{\mu} / (i\alpha - \Omega_{\mu})] \mathbf{r}^{\mu} \tag{A.12}$$

Dabei ist  $\Omega_{\mu}$  der  $\mu$ -te Eigenwert von  $\mathbf{C}$  und  $\mathbf{r}^{\mu}$  der  $\mu$ -te Rechtseigenvektor von  $\mathbf{C}$ . Die  $\beta_{\mu}$  sind die Entwicklungskoeffizienten aus der Entwicklung des Vektors  $\mathbf{b}$  nach den Rechtseigenvektoren:

$$\mathbf{b} = \sum_{\mu} \beta_{\mu} \mathbf{r}^{\mu} \tag{A.13}$$

## LITERATUR

- DeANGELIS D.L., 1975: Stability and connectance in food web models. - Ecology 56: 238-243.
- GARDENER R.M., ASHBY W.R., 1970: Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. - Nature 228: 784.
- HARRISON G.W., 1979: Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability. - Am. Nat. 5: 659-669.
- HOLLING C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 4.
- MAY R.M., 1972: Will a large complex system be stable? - Nature 238: 413-414.
- PIMM S.L., 1984: The complexity and stability of ecosystems. - Nature 307: 321-326.
- PUTMAN R.J., WRATTEN S.D., 1984: Principles of ecology. - Croom Helm, London and Sydney.
- WESTMAN W.E., 1978: Measuring the inertia and resilience of ecosystems. - BioScience 28: 705-710.
- WISSEL Ch., 1981: Diskontinuierliche Änderungen in Ökosystemen. - Habilitationsschrift, Marburg.

## ADRESSE

Dipl. Phys. Eric Schmidt  
Prof. Dr. Christian Wissel  
FB Biologie und Physik  
Philipps-Universität Marburg  
Renthof 5  
D-W-3550 Marburg

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19 3 1991](#)

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Schmidt Eric

Artikel/Article: [Modelle zur Klassifizierung und Quantifizierung ökologischer Stabilität 709-718](#)