

EIN MODELL ZUR COUNTERSTRATEGIE BEI KONKURRIERENDEN ARTEN

Thorsten Wiegand und Christian Wissel

ABSTRACT

So far Gause's competitive exclusion principle was accepted apart from situations inhomogenous in time or space. According to the exclusion principle coexistence of two species competing for the same food is impossible. This paper follows H. ZWÖLFER's hypothesis of the counterstrategy. It says: two species competing directly for food are able to coexist if they compensate their inferiority on one ecological level by superiority on another level. A model is introduced which bases on this hypothesis. A situation is investigated where one species is superior in the larval stage, the other in the adult stage. The model shows that the counterstrategy works well under simple conditions. Coexistence is not only possible in a stable equilibrium, but also with fluctuating individual numbers.

keywords: *exclusion principle, counterstrategy, coexistence, non-equilibrium, host, parasitoid*

A. EINLEITUNG, BIOLOGISCHE GRUNDLAGEN UND FORMULIERUNG DER FRAGESTELLUNG

1. Einleitung

In dieser Arbeit steht die Frage nach Koexistenzmöglichkeiten zweier um eine Nahrungsquelle konkurrierender Arten im Mittelpunkt. Die bisherigen Kenntnisse auf diesem Gebiet lassen sich im wesentlichen in drei Punkten zusammenfassen (LEVINS 1979; WISSEL 1989).

1. Befindet man sich auf populationsdynamischer Ebene und setzt direkte Nahrungskonkurrenz der beiden Arten voraus, so wird nach dem Ausschlußprinzip eine der beiden Arten herauskonkurriert.
2. Auf evolutionärer Ebene suchen sich die Arten verschiedene Nischen und können somit unter Vermeidung direkter Konkurrenz koexistieren.
3. Mitunter kann eine räumlich oder zeitlich inhomogene Umwelt zu Koexistenz führen, obwohl direkte Nahrungskonkurrenz vorliegt (z.B. Huffakerexperiment,...).

Im Folgenden werden wir uns mit der Frage beschäftigen, ob es Mechanismen gibt, die auch im ersten Fall, bei direkter Nahrungskonkurrenz und einer räumlich und zeitlich homogenen Umwelt, Koexistenz erlauben.

Obwohl solche Mechanismen im scharfen Widerspruch zum Ausschlußprinzip stehen, gibt es gute Gründe, nach ihnen zu suchen. Denn es gibt Beobachtungen, die in Ökosystemen mehr koexistierende Arten als vom Ausschlußprinzip geforderte Nischen feststellen (WISSEL 1989; ZWÖLFER 1979; HUTCHINSON 1961). Zum tieferen Verständnis der komplizierten Wechselbeziehungen natürlicher Artengemeinschaften gehört auch die Untersuchung der dort wirkenden Koexistenzmechanismen.

2. Biologische Grundlagen

Gibt es also Mechanismen, die auch im erstgenannten Fall zu Koexistenz beider Arten führen können? Feldbiologische Beobachtungen von H. ZWÖLFER (1979, 1986) am Miniökosystem Distelkopf geben eine positive Antwort. Die Verhaltensmuster der Konkurrenten lassen sich im

Sinne einer sg. Counterstrategie interpretieren (ZWÖLFER 1979). Diese liefert eine Erklärung der Koexistenz im Gegensatz zum Ausschlußprinzip.

Die Funktionsweise der Counterstrategie kann am Beispiel der von H. ZWÖLFER beschriebenen Dreierwechselwirkung zwischen einer Nahrungspopulation, der Distel *Carduus nutans*, und zweier Nutzerpopulationen erläutert werden. Der Lebenszyklus der die Distelköpfe bewohnenden Nutzerpopulationen, der Bohrfliege *Urophora solstitialis* und ihrem Konkurrenten, dem Rüsselkäfer *Rhynocyllus conicus*, zerfällt, wie bei vielen Insektenarten, in zwei scharf getrennte Lebensabschnitte. Im Larvenstadium, dem ersten Teil des Lebenszyklus, leben beide sicher gegen die Umwelt abgeschirmt und ausreichend mit Nahrung versorgt, jedoch von Fress- und Raumfeinden bedroht, im Inneren der Distelköpfe. Nach der Verpuppung verlassen die adulten Insekten, die sich nun im letzten Lebensstadium befinden, die Distelköpfe und halten sich von jetzt an im Distelfeld oder den angrenzenden Gebieten auf.

Die Wechselbeziehungen der an die Blütenköpfe gebundenen Insekten finden also auf zwei verschiedenen ökologischen Ebenen statt. Die erste Ebene ist der Distelkopf, der Aktionsraum der Larve. Da diese den Distelkopf nicht verlassen können, müssen sie entweder untereinander Raum und Nahrung teilen oder in direkte Konkurrenz treten. Die zweite Ebene ist die der lokalen Wirtspopulation, das Aktionsfeld der erwachsenen Insekten. Hier spielt sich die Nahrungssuche, die Paarung, die Suche geeigneter Eiablageplätze und schließlich die Eiablage selber ab. Nun kann das Funktionsprinzip der Counterstrategie präzise formuliert werden:

Eine Counterstrategie liegt vor, wenn eine Art ihre Unterlegenheit auf einer ökologischen Ebene durch Überlegenheit auf der anderen Ebene ausgleichen kann.

Die Bohrfliege *Urophora solstitialis* belegt den Distelbestand noch vor ihren Konkurrenten, nach ungezielter Suche, zufällig bis aggregiert. Indem die Larve ein zusätzliches Einschleusen von Assimilaten in den Distelkopf von *Carduus nutans* erzwingt, wandelt sie diesen vollständig um. Die entstehende Galle schützt die *Urophora*-Larven vor schädlichen Einflüssen, stellt ihnen ausreichend Nahrung zur Verfügung, und ist wegen der Verholzung des Gallgewebes nicht mehr als Nahrung für andere Insekten geeignet. Diese Eigenschaften lassen *Urophora* im einzelnen Distelkopf auf larvaler Ebene überlegen werden.

Der dem Gallbildner im unmittelbaren Kontakt (ZWÖLFER 1979,1986) unterlegene Rüsselkäfer *Rhynocyllus conicus* dosiert bei hoher Befallsdichte seine Eiablage so, daß die Kapazität des Blütenkopfes voll ausgenutzt wird. Außerdem ist er im Gegensatz zu seinem zufällig bis aggregiert suchenden Konkurrenten in der Lage, fast alle Köpfe eines Distelbestandes gleichmäßig mit seinen Eiern zu belegen.

Rhynocyllus überlebt durch Anwendung einer Counterstrategie. Zwar verliert er im direkten Kontakt mit seinem Konkurrenten, aber angesichts der gleichmäßigen Belegung des Distelbestandes, also einer Überlegenheit auf adulter Ebene, hat er gute Chancen, konkurrenzfreie Eiablageplätze zu finden (siehe Abb. 1).

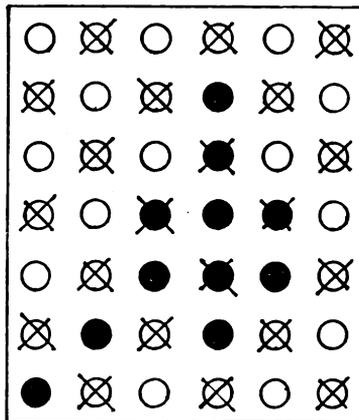


Abb. 1: Suchstrategien von *Urophora* und *Rhynocyllus*. Die Kreise deuten die Distelköpfe als Eiablageplätze an. Ausgefüllter Kreis bedeutet von *Urophora*, mit Kreuz versehen von *Rhynocyllus* belegt.

3. Die Fragestellung

Auf der Basis dieser feldbiologischen Beobachtungen wird nun die Fragestellung formuliert, die uns im Folgenden beschäftigen wird: Läßt sich das Funktionieren der Counterstrategie auch theoretisch verstehen und überprüfen? Führt eine Counterstrategie überhaupt zur Koexistenz der konkurrierenden Arten, und, wenn ja, unter welchen Voraussetzungen ist diese möglich. Etwa nur für ganz spezielle Situationen und singuläre Parameterkombinationen, oder unter allgemeinen Voraussetzungen und in großen Parameterbereichen?

B. DAS MODELL

1. Allgemeines zum Modell

Um der Fragestellung umfassender nachgehen zu können, werden wir uns von dem in A. 2. geschilderten Beispiel lösen, und eine allgemeinere Dreierwechselwirkung zwischen einer Nahrungspopulation N und zwei Nutzerpopulationen P und Q modellieren. Da wir mit unserem Modell ein prinzipielles Verständnis der Counterstrategie erlangen möchten, werden wir von allen im Hinblick auf unsere Fragestellung zweitrangigen Details absehen und nur die für die Counterstrategie essentiellen Verhaltensmuster der drei Populationen minimal komplex modellieren. Unser Modell umfaßt dann z.B. Wirt-Parasitoid-, Pflanze-Herbivor- und auch Räuber-Beute-Wechselwirkungen, wird aber als Wirt-Parasitoid-Modell formuliert, einerseits wegen der Einfachheit der Wechselwirkung, andererseits aber auch um auf den großen Erfahrungsschatz bestehender Wirt-Parasitoid-Modelle zurückgreifen zu können (HASSEL 1978; WISSEL 1989). Essentiell bei der Beschreibung der Counterstrategie wird sein, daß eine Art ihrem Konkurrenten beim direkten Kontakt überlegen ist, die andere Art hingegen über bessere Nahrungssuchereigenschaften verfügt und dadurch ihre Unterlegenheit auf der einen ökologischen Ebene durch Überlegenheit auf der anderen ausgleicht.

2. Das Modell

Wenden wir uns nun dem Modell zu.

i) Wir nehmen eine nichtüberlappende Generationenfolge an. Diese Voraussetzung gilt für die meisten Wirt-Parasitoid-Systeme, stellt aber auch in vielen anderen Fällen eine gute Näherung dar. Möglich erhalten wir eine zeitdiskrete Iterationsgleichung (WISSEL 1989) mit drei Variablen:

$N(t)$: Populationsgröße der Nahrungspopulation im Jahr t

$P(t)$: Individuenzahl der im direkten Kontakt mit dem Konkurrenten überlegenen Nutzerpopulation im Jahr t

$Q(t)$: Individuenzahl der suchstrategisch überlegenen Nutzerpopulation im Jahr t

ii) Entsprechend der Überlegenheit von P beim direkten Kontakt mit Q nehmen wir an, daß bei Doppelbelegung durch P und Q nur P die Nahrung nutzen kann. Deshalb erstellen wir zuerst ein Modell für die N/P-Wechselwirkung. Nach der Nahrungssuchperiode gibt es zwei Arten von Nahrung, von P gefundene und von P nicht gefundene. Hierdurch erhalten wir die Wahrscheinlichkeit $F(P)$ für eine Nahrungseinheit (Wirt, Pflanze,...) nicht von P(t) suchenden Nutzern gefunden zu werden. Die Funktion F muß alle unserer globalen Beschreibung angemessenen Informationen über das Suchverhalten von P enthalten. Wenn wir annehmen, daß sich nur diejenigen Nutzer P reproduzieren können, die eine Nahrungseinheit gefunden haben, so erhalten wir die Gleichung (NICHOLSON 1933; MAY 1978; HASSEL 1978):

$$P(t+1) = N(t) (1-F(P(t))) \quad (1)$$

= Anzahl der von P belegten Nahrungseinheiten

iii) Die suchstrategisch überlegene Art Q belegt die Nahrung gleichmäßig und sucht gezielt, so daß jedes Individuum die maximale Reproduktionsrate B' erreicht, vorausgesetzt es trifft nicht mit einem Konkurrenten P zusammen. Für die zeitliche Entwicklung von Q machen wir demzufolge den Ansatz:

$$Q(t+1) = B' Q(t) F(P(t)) \quad (2)$$

$Q(t)F(P(t))$ ist hier die Zahl konkurrenzfreier Nutzer Q, die je eine Nahrungseinheit vertilgen.

iv) Wenn wir für die ungestörte Nahrungspopulation N die einfachste zeitliche Entwicklung

$$N(t+1) = L' N(t) \quad (3)$$

ansetzen, wobei L' die Reproduktionsrate von N angibt, erhalten wir durch Bilanzbildung das Modell:

$$\begin{aligned} N(t+1) &= 0 && \text{falls } Q(t) > N(t) \\ N(t+1) &= L' (N(t)-Q(t)) F(P(t)) && \text{falls } Q(t) < N(t) \\ P(t+1) &= N(t) (1-F(P(t))) && (4) \\ Q(t+1) &= 0 && \text{falls } Q(t) > N(t) \\ Q(t+1) &= B' Q(t) F(P(t)) && \text{falls } Q(t) < N(t) \end{aligned}$$

Hier ist mitberücksichtigt, daß dann, wenn die Zahl Q(t) von Nutzern die Zahl N(t) der Nahrung übersteigt, die Nahrungspopulation übernutzt wird und zusammenbricht.

Für die Nutzerpopulation P nehmen wir an, daß ihre Individuen zufällig bis aggregiert suchen. Die entsprechende N/P-Wechselwirkung ist im Wirt-Parasitoid-Fall wohlbekannt und wurde erstmals von NICHOLSON (1933) modelliert und später von MAY (1978) erweitert (siehe auch HASSEL 1978; WISSEL 1989). Wir folgen bei der Modellierung von Nutzeraggregation MAY und benutzen die inzwischen Standard gewordene negative Bionominalverteilung (MAY 1978; HASSEL 1978; WISSEL 1989). Ihr nulltes Glied

$$F(P(t)) = (1+aP(t)/k)^{-k} \quad (5)$$

stellt die Wahrscheinlichkeit dar, daß die Zahl P(t) aggregiert suchender Nutzer eine bestimmte Nahrungseinheit nicht findet. Der Parameter k gibt auf sehr detailunabhängige Art und Weise den Grad der Nutzeraggregation an, kleine k-Werte beschreiben große Aggregation, große k-Werte geringe Aggregation. Der Grenzfall $k \rightarrow \infty$ führt zum bekannten Nicholson-Bailey-Modell mit zufällig suchenden Nutzern. Der Parameter a gibt die Sucheeffizienz der Nutzer P an und spielt lediglich die Rolle eines Skalierungsfaktors, der die absoluten Populationsgrößen bestimmt.

Biologisch sinnvoll und, wie wir später noch sehen werden, für die Koexistenz der beiden Nutzerpopulationen in unserem Modell sogar unerlässlich ist die Modellierung dichteabhängiger Regulierung bei der Art Q. Ohne derartige, das Wachstum bei großen Populationsgrößen dämpfende Mechanismen würde das N/Q System (d.h. $P(t) \equiv 0$) exponentielles Wachstum zeigen und schließlich bei $Q(t) > N(t)$ zusammenbrechen. Aus Gründen mathematischer Einfachheit wählen wir eine dichteabhängige Regulierung der Form

$$B'(Q(t)) = B_0 \exp(-r'Q(t)) \quad (6)$$

Aus den gleichen Gründen können wir auch eine dichteabhängige Regulierung der Nahrungspopulation in der Form

$$L'(N(t)) = L_0 \exp(-s'N(t)) \quad (7)$$

fordern, dazu besteht allerdings keine dringende Notwendigkeit, da hier in erster Linie den Nutzerpopulationen die Regulationsaufgaben zufallen. Mit dem Einsetzen von (5),(6) und (7) in (4) ist unser Modell vollständig.

3. Stabilitätsanalyse des Modells

Wir wünschen uns für unser Modell anschauliche, biologisch leicht interpretierbare Parameter, die uns einen einfachen Überblick über die Stabilitätseigenschaften unseres Systems ermöglichen. Glücklicherweise können wir uns diesen Wunsch auf elegante Art und Weise erfüllen. Wir betrachten alle Parameterkombinationen (L_0, B_0, r', s', k, a), die Gleichgewichtspunkte (N^*, P^*, Q^*) zulassen, (d.h. $N(t) \equiv N^*, P(t) \equiv P^*, Q(t) \equiv Q^*$) und schreiben (6) und (7) in

$$B' = B^* \exp(r(1-Q(t)/Q^*)) \quad (8)$$

$$L' = L^* \exp(s(1-N(t)/N^*)) \quad (9)$$

um, denn falls ein Gleichgewichtswert Q^* existiert können wir ohne weitere Annahmen die Umformungskette

$$\begin{aligned} B' &= B_0 \exp(-r'Q(t)) = B_0 \exp((-r/Q^*) Q(t)) \\ &= B_0 \exp(-r) \exp(+r) \exp((-r/Q^*) Q(t)) \\ &= B \exp(r(1-Q(t)/Q^*)) \end{aligned}$$

für B' und analog für L' durchführen. Dann läßt sich leicht nachrechnen, daß die Gleichgewichtswerte durch

$$\begin{aligned} P^* &= k(B^{1/k} - 1)/a \\ N^* &= P^* B / (B - 1) \\ Q^* &= N^* (1 - B/L) \end{aligned} \tag{10}$$

eindeutig bestimmt sind (positive Gleichgewichtswerte werden durch die Bedingung $L > B > 1$ garantiert). Durch Auflösen von (10) nach den Größen

$$\begin{aligned} a &= (k/P^*) (B^{1/k} - 1) \\ L &= B / (1 - Q^*/N^*) & Q < N \\ B &= 1 / (1 - P^*/N^*) & P < N \end{aligned} \tag{11}$$

können wir (N^* , P^* , Q^* , r , s , k) als neuen, biologisch leicht interpretierbaren Parametersatz wählen.

N^* , P^* , Q^* geben die Gleichgewichtspopulationen an, r und s sind ein Maß für die Stärke der dichteabhängigen Regulierung in der Nähe des Gleichgewichtes und k gibt den Grad der Aggregation von P bei der Nahrungssuche an.

Um die Frage nach dem Funktionieren der Counterstrategie zu beantworten, müssen wir untersuchen, für welche Parameterbereiche Koexistenz der drei Populationen möglich ist. Die meisten Modelluntersuchungen zu dieser Frage suchten bisher nach Bedingungen für ein stabiles Gleichgewicht, in das das System nach kleinen Störungen im Laufe der Zeit wieder zurückkehrt. Wir geben uns nicht mit diesem engen, an Gleichgewichtsvorstellungen gekoppelten Koexistenzbegriff zufrieden und untersuchen auch Koexistenz um instabile Gleichgewichtspunkte in Form von periodischen und aperiodischen Oszillationen, die unter dem Stichwort fluktuierende Populationszahlen in letzter Zeit immer größere Beachtung finden.

Erfreulicherweise können wir die lineare Stabilitätsanalyse (WISSEL 1989; MAY 1973), die uns Auskunft über die Stabilität eines Gleichgewichtspunktes gibt, bei unserer Parameterwahl exakt algebraisch, ohne Näherungen, lösen. Bei instabilen Gleichgewichtspunkten muß die Lösung der Modellgleichung (4) numerisch erfolgen.

C. ERGEBNISSE

Welche Forderungen würden wir, von unserem jetzigen Standpunkt aus, an eine funktionierende Counterstrategie stellen?

1. Erwartungen

i) Die Größen der Gleichgewichtspopulationen dürfen im biologisch sinnvollen Bereich $N^* > P^*, Q^*$ keinen wesentlichen Einfluß auf die Koexistenzmöglichkeiten unseres Systems haben. Mathematisch ausgedrückt bedeutet dies, daß für alle biologisch sinnvollen (N^*, P^*, Q^*) im Parameterraum (k, r, s) Volumina existieren, die Koexistenz erlauben (siehe Abbildungen 2 und 3). Wohl aber erwarten wir für zu große Gleichgewichtspopulationen Q^* (d.h. Q^* in der Größenordnung von N^*) einen destabilisierenden Effekt, da Q , mit guten Nahrungssucheeigenschaften ausgestattet, für $Q(t) > N(t)$ den Zusammenbruch des Systems durch Kahlfraß auslösen kann. Aus $Q(t) > N(t) \Rightarrow N(t+1) = 0$ (Kahlfraß) $\Rightarrow P(t+1) = Q(t+1) = 0$ (Zusammenbruch)

ii) Die in B. 2.ii) modellierte N/P-Wechselwirkung, das von MAY und HASSEL durch (5) erweiterte Nicholson-Bailey-Modell, besitzt nur für $k < 1$, also für aggregiert suchende Nutzer P , stabile Gleichgewichtspunkte. Für $k > 1$ zeigt das System charakteristisch

anwachsende Oszillationen (MAY 1978; HASSEL 1978; WISSEL 1989). In diesem Fall ist P offenbar nicht in der Lage, N wirkungsvoll zu regulieren. Deshalb erwarten wir auch in unserem System eine Abhängigkeit der Koexistenzbedingungen vom Aggregationsgrad k des Nutzers P. Die Auswertung der Stabilitätsanalyse bestätigt unsere Erwartungen.

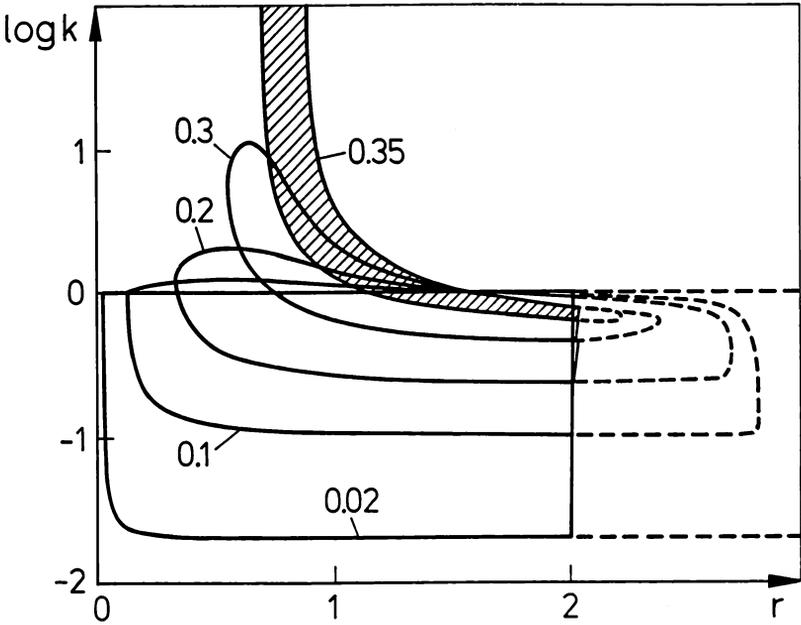


Abb. 2: Parameterbereich, in dem stabile Koexistenz der drei Arten möglich ist, für $s=0$ und $P^*/N^* = 0.5$. Die Zahlen an den Bereichen geben den Wert von Q^*/N^* an.

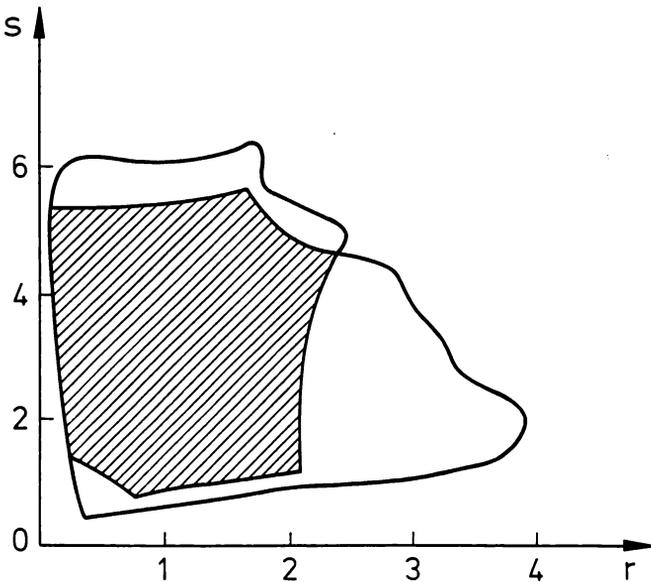


Abb. 3: Parameterbereiche, in denen Koexistenz der drei Arten möglich ist. Schraffiert Koexistenz mit stabilem Gleichgewicht, unshraffiert Koexistenz mit fluktuierenden Individuenzahlen. Hier ist $k = 1$, $P^*/N^* = 0.5$ und $Q^*/N^* = 0.2$

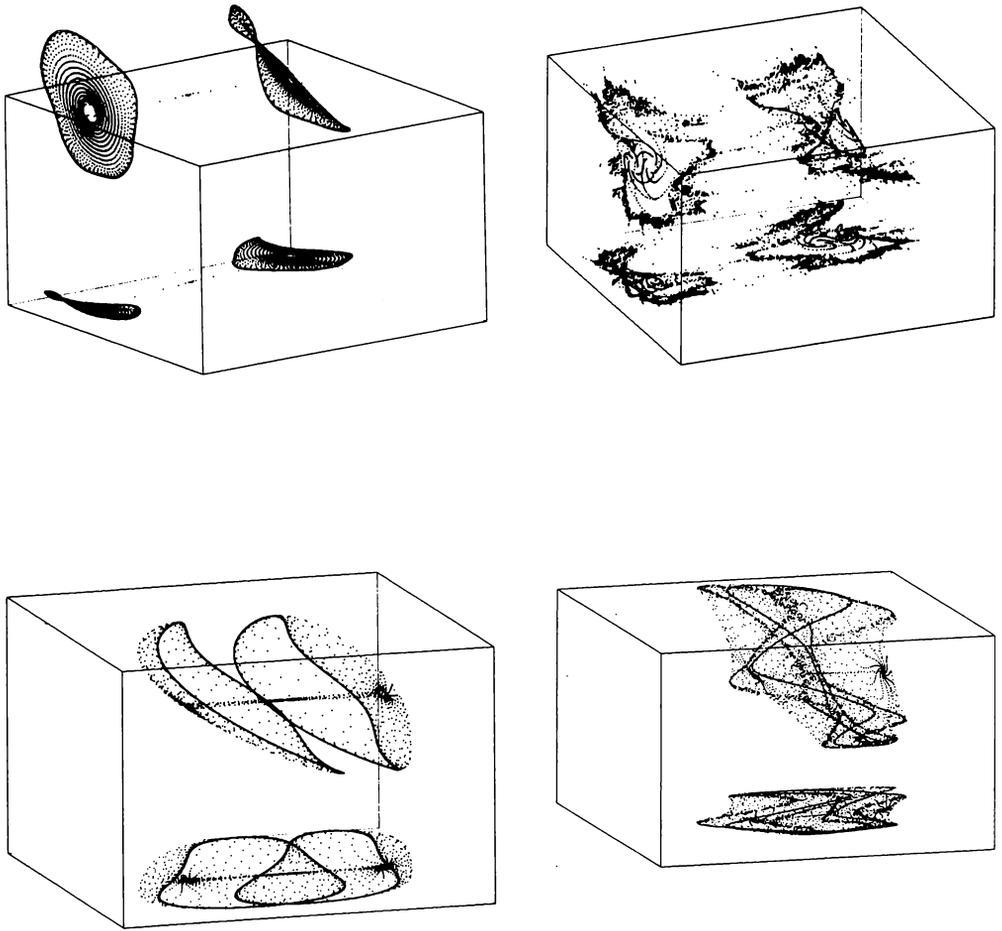


Abb. 4: Iterationen im $(N(t), P(t), Q(t))$ -Raum für verschiedene Parameterwerte. Zusätzlich zu den Iterationspunkten ist am Boden des Kastens die Projektion auf die entsprechende Ebene eingezeichnet.

a) $k = 1$, $P^*/N^* = 0.5$, $Q^*/N^* = 0.2$, $r = 2.5$, $s = 0.3$

Hier wird der Attraktor durch die Ränder der beiden Scheiben gebildet, die restlichen Punkte gehören zur Einschwingphase.

b) Parameter wie in a), jedoch $r = 2.55$, der Attraktor löst sich in Nebel auf.

c) $k = 10$, $P^*/N^* = 0.5$, $Q^*/N^* = 0.2$, $r = 2.03$, $s = 1$

Der Attraktor wird hier ähnlich wie in a) durch die beiden verbogenen Kreise gebildet.

d) Parameter wie in c), jedoch $r = 2.112$, $s = 1.11$

Nach sehr langer Einschwingphase (> 4000 Iterationen) wird der Attraktor durch nur einen verbogenen Kreis gebildet.

2. Ergebnisse

i) Die Stabilitätseigenschaften des Systems hängen nur vom Verhältnis $N^*:Q^*:P^*$ ab, die absoluten Gleichgewichtswerte spielen keine Rolle.

ii) Das prinzipielle Stabilitätsverhalten unseres Systems zeigt keine Abhängigkeit von P^*/N^* . Für alle $P^* > N^*$ existieren Volumina im Parameterraum (Q^*/N^* , k , r , s), die Koexistenz zulassen. Eine Änderung von P^*/N^* verbeult diese Koexistenzvolumina lediglich, läßt sie aber nicht verschwinden.

iii) Ohne dichteabhängige Regulierung der Nahrungspopulation N (d.h. $s \equiv 0$) bemerken wir eine essentielle Abhängigkeit der Koexistenzbedingungen vom Verhältnis Q^*/N^* . Wie erwartet gibt es keine Koexistenz für zu große Q^*/N^* -Werte. In Abb. 2 sind für verschiedene Verhältnisse Q^*/N^* die Parameterbereiche eingezeichnet, die stabile Gleichgewichtspunkte besitzen. Man erkennt, daß der zusätzliche Nutzer Q auch für $k > 1$ (im Gegensatz zum in C.2. dargestellten, erweiterten Nicholson-Bailey-Modell) Koexistenz ermöglicht, indem er zur Regulierung der Nahrungspopulation beiträgt. Jedoch kann der weitere Nutzer Q das System für $k < 1$ destabilisieren, es kommt zur Übernutzung.

iv) Mit dichteabhängiger Regulierung der Nahrungspopulation (d.h. $s > 0$) erhalten wir für alle Parameter k , Q^*/N^* , P^*/N^* große Bereiche im r - s -Parameterraum, die stabile Gleichgewichtspunkte besitzen.

Abb. 3 zeigt ein typisches Beispiel eines Stabilitätsdiagrammes im r - s -Parameterraum. Wir bemerken insbesondere den großen Bereich, der Koexistenz mit fluktuierenden Individuenzahlen erlaubt. Der Einfluß der Parameter k , P^*/N^* , Q^*/N^* auf die Form des Koexistenzvolumens im r - s -Raum ist gering, dieses wird lediglich verschoben und verbeult, aber nicht zum Verschwinden gebracht.

Um eine Vorstellung von Nichtgleichgewichts koexistenz zu bekommen, betrachten wir die folgenden Bilder. In jedem Zeitschritt t erhalten wir bei fester Wahl des Parametersatzes N^* , P^* , Q^* , k , r , s einen Punkt ($N(t)$, $P(t)$, $Q(t)$) im dreidimensionalen Koordinatensystem, dessen Achsen durch die Populationsgrößen $N(t)$, $P(t)$, $Q(t)$ gebildet werden. Trägt man für viele Zeitschritte (etwa 4000 Iterationen) die zugehörigen Punkte in das Koordinatensystem ein, so kann man den Attraktor, das ist das geometrische Gebilde, auf dem sich nach dem Einschwingvorgang alle Iterationspunkte befinden, erkennen. Abb. 4 zeigt einige typische Attraktoren.

3. Fazit

Unser Modell bestätigt unter minimalen Annahmen, einfachen Bilanzgleichungen und der Einführung biologisch sinnvoller dichteabhängiger Regulierung auf theoretischem Weg die Hypothese, daß eine Counterstrategie die Koexistenz von zwei um eine Nahrung konkurrierenden Arten ermöglicht. Für alle sinnvollen Kombinationen der biologisch leicht zu interpretierbaren Parameter N^* , Q^* , P^* , k erhalten wir genügend große Volumina im r - s -Raum, die Koexistenz im Gleichgewicht oder Koexistenz in Form periodischer und aperiodischer Fluktuationen erlauben. Dem letztgenannten ist besondere Aufmerksamkeit zu widmen, da in der Literatur bisher fast nur die - freilich weitaus einfacher zu untersuchende Koexistenz - in stabilen Gleichgewichten betrachtet wurde (WISSEL 1989; MAY 1973).

LITERATUR

- HASSEL M.P., 1978: The dynamics of arthropod predator-prey systems. - Princeton Univ. Press, Princeton.
HUTCHINSON G.E., 1961: The paradoxon of plankton. - Amer. Nat. 95: 137-145.
LEVINS R., 1979: Coexistence in a variable environment. - Amer. Nat. 114: 765-783.

- MAY R.M., 1973: Stability and complexity in model ecosystems. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAY R.M., 1978: Host-Parasitoid systems in patchy environments: A phenomenological model. - J. Anim. Ecol. 47: 833-843.
- NICHOLSON A.J., 1933: The balance of animal populations. - J. Anim. Ecol.: 131-178.
- WISSEL C., 1989: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. - Springer Verlag.
- ZWÖLFER H., 1979: Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. - Fortschr. Zool. 25: 331-353.
- ZWÖLFER H., 1986: Insektenkomplexe an Disteln - ein Modell für Selbstorganisation ökologischer Kleinsysteme. - In: DRESS A., HENDRICHHS H., KÜPPERS G. (ed.): Selbstorganisation - Zur Bedeutung eines neuen disziplinübergreifenden Paradigmas für die Einzelwissenschaften. München, Piper-Verlag: 181-217.

ADRESSE

Dipl.-Phys. Thorsten Wiegand
Prof. Dr. Christian Wissel
FB Physik und Biologie
Phillips Universität Marburg
Renthof 6
D-W-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: 1991

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

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Wiegand Thorsten

Artikel/Article: [Ein Modell zur Counterstrategie bei konkurrierenden Arten
727-735](#)