

### III. Variabilität, Kontext-Spezifität und Vorhersagbarkeit im Individuen-orientierten Modell

Broder Breckling

#### Synopsis

An individual-orientated simulation model is presented to demonstrate, why it can be extremely difficult to anticipate the dynamics of populations even if the characteristics of the involved organisms are entirely known and remain constant.

The model describes the interaction of a prey population and two predator populations in a spatially structured habitat. It is shown, that the trophic interaction and the spatial organisation of the populations influence each other mutually in a way, that the dynamics can not be understood by considering only one part of the connex.

This means that models focusing only on certain aspects of ecological complexity may not be sufficient to interpretate ecological reality as a whole. It is important to ask, how aspects which are not represented in a model may cause unexpected effects: The embedding of a well understood partial process into one of higher complexity may yield different results of what the same processes would perform under isolated conditions.

*individual orientated simulation, predator-prey interaction, population dynamics, spatial distribution, fitness*

#### 1. Einleitung

Ein grundlegendes Problem der ökologischen Theorie in ihrem Verhältnis zur Empirie besteht darin, daß Aussagen, die zur Charakterisierung von isolierten Teilprozessen geeignet sind, nicht notwendig auch Rückschlüsse auf die sich im Gesamtzusammenhang ergebenden Dynamiken (z. B. von Populationsentwicklungen im Freiland) erlauben. Aus der Einbindung von Teilaspekten in einen ökosystemaren Konnex können sich gravierende Abweichungen oder gar Umkehrungen von dem ergeben, was als Resultat des isolierten Partialprozesses zustande kommen würde. Um solche Zusammenhänge zu untersuchen, ist die Individuen-orientierte Simulation besonders geeignet, denn sie ermöglicht es, eine Vielfalt von Interaktionen mit geringer Komplexitätsreduktion im Modell abzubilden (BRECKLING 1990).

Im folgenden wird ein Simulationsexperiment dargestellt, in dem das *Zusammenwirken verschiedener ökologischer Prozesse* untersucht wird: der Zusammenhang von Besiedlungsprozessen, trophischer Interaktion und interspezifischer Konkurrenz. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wird die Modellbeschreibung auf die jeweiligen Kernpunkte organismischer Aktivitäten konzentriert. Das Modell trägt die Dateibezeichnung 'FIT'.

#### 2. Modellbeschreibung

##### 2.1 Methodische Grundlagen der Individuen-orientierten Simulation

Die Individuen-orientierte Simulation basiert darauf, die Organismen einer Population einzeln zu repräsentieren. Dazu wird jedes Individuum im Rechner als (Daten-)Objekt mit seinen aktuellen Zustandsgrößen abgebildet. Weiterhin wird für die Organismen eines Typs eine Prozedur angegeben, in der ein Verhaltensrepertoire festgelegt ist, das angibt, wie ein Individuum reagieren kann, d. h. wie die individuellen Zustandsgrößen jeweils situationsabhängig verändert werden. Dabei können verschiedene Verhaltensweisen modelliert werden wie z. B. Atmung, Ortswechsel, Wachstum, Erbeutung anderer Organismen der näheren Umgebung, Vermehrung (Aktivierung neuer Individuen) und Tod. Im Laufe der Simulation führt jedes Individuum in diskreten Zeitabständen eine Diagnose des eigenen Zustands und desjenigen seiner Umgebung durch. Deren Er-

gebnis entsprechend werden die im Verhaltensrepertoire vorgesehenen Aktionen in vorbestimmter Intensität und Dauer ausgeführt.

Abhängig von der Komplexität des Modells und der Geschwindigkeit der zur Verfügung stehenden Rechenanlage können ohne weiteres 10.000-20.000 Individuen und deren Aktivitäten simuliert werden. Die damit für die Ökologie gegebenen Möglichkeiten werden bei BRECKLING & MATHES (1991) diskutiert.

Als Programmiersprache für das Modell 'FIT' wurde SIMULA (DAHL & al. 1968) verwendet. Die Simulationen wurden im Rechenzentrum der Universität Bremen auf einer Workstation Siemens PC3DTS unter Unix und auf dem Großrechner Siemens 7881 unter BS2000 durchgeführt.

## 2.2 Das Modell 'FIT'

Im Modell ist eine Situation dargestellt, in der ein Typ von Beuteorganismen und zwei Typen von Räuber-Organismen in einem Gesamtkomplex gegeneinander weitgehend isolierter Einzelhabitate interagieren.

Die Beute-Organismen finden in allen Habitaten ein nicht limitiertes Nahrungsangebot vor, das ihnen eine exponentielle Zunahme der individuellen Biomasse ermöglicht. Überschreitet diese eine Obergrenze, teilen sie sich in zwei Individuen mit halber Masse. Als Bewegungs-Modus führen sie einen Random-Walk in zwei Dimensionen aus, der durch die Einzelhabitat-Grenzen beschränkt wird. Im Modell ist ferner eine Dichtebegrenzung eingeführt, die die Vermehrung unterdrückt, sofern die Gesamtzahl der Individuen im jeweiligen Habitat eine Obergrenze überschreitet (bei der Teilung 'überlebt' dann nur einer der beiden Tochterorganismen).

Die Räuber sind für den Zuwachs ihrer individuellen Biomasse darauf angewiesen, Beuteorganismen *in ihrer näheren Umgebung* anzutreffen, um sie zu fressen. Überschreitet die Biomasse eines Räubers eine Obergrenze, teilt er sich nach derselben Art wie die Beuten. Eine Dichtebegrenzung ergibt sich daher implizit aus der Limitierung des Beuteangebots. Finden Räuber über einen längeren Zeitraum keine Nahrung, scheiden sie nach Aufbrauchen ihrer Reservestoffe als verhungert aus. Ihre Nahrungsaufnahme wird durch eine Sättigungsgrenze beschränkt. Auch sie bewegen sich nach Art eines individuellen Random-walks. Diese Eigenschaften sind den beiden Typen von Räuber-Organismen im Modell gemeinsam. Sie unterscheiden sich nur in einer Eigenschaft, der maximalen Distanz, innerhalb derer sie eine in der Nähe befindliche Beute noch erkennen und fressen können, also in ihrer Erbeutungsreichweite. Zur leichteren sprachlichen Unterscheidung beider Typen wird der eine als "*kurzsichtig*", der andere als "*weitsichtig*" bezeichnet.

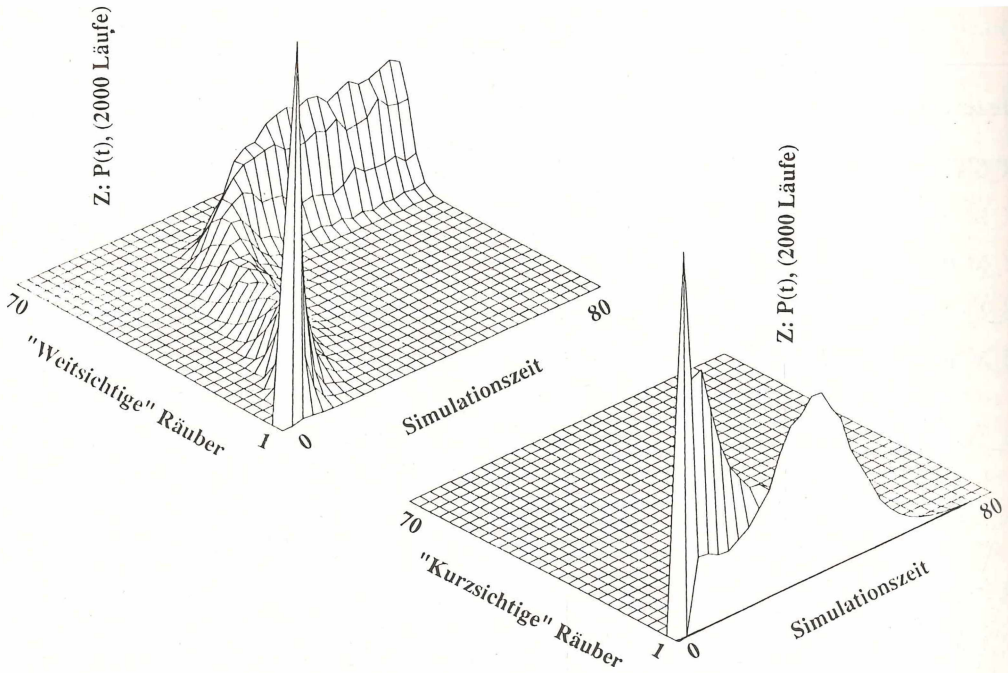
Der Lebensraum, in dem die Interaktion stattfindet, besteht aus einer Matrix von 8 x 5 Habitaten, die gegeneinander abgegrenzt sind. Bei Randberührungen werden im Standardlauf die Beuten in 99 % der Fälle ins alte Habitat zurückgesetzt, in 1 % der Fälle gelangen sie in das benachbarte Habitat. Bei den Räubern beträgt diese Schwelle 95 %. Die wesentlichen, das Modell spezifizierende Zusammenhänge sind in Tab. 1 zusammengestellt.

**Tab. 1:** Begriffliche Darstellung der im Modell 'FIT' realisierten Zusammenhänge. Durch Bereitstellung geeigneter Sprachelemente bietet SIMULA die Möglichkeit, ein durch diese Angaben vollständig spezifiziertes Programm zu erstellen.

Bezeichner	Wert	Bedeutung
X_Min	0,0	Habitat-Ausdehnung eines Einzelhabitats
X_Max	40,0	-"
Y_Min	0,0	-"
Y_Max	40,0	-"
B_MaxIndProHB	50	Aktivierung der Dichtelimitierung der Beute
B_TeilungsGr	5,0	Teilung eines Individuums bei Überschreitung der Biomasse (Beute)
R_TeilungsGr	6,0	Teilung eines Individuums bei Überschreitung der Biomasse (Räuber)
B_Step	8,0	Bewegungs-Schrittweite Beute in 66% < B_Step
R_Step	5,0	Bewegungs-Schrittweite Räuber in 66% < R_Step
BHold, RHold	1,0	Mittleres Zeitintervall zwischen 2 Bearbeitungsschritten
B_WachstFakt	0,2	Exponentieller Wachstumsfaktor Beute
R_VerwertFakt	0,75	Verwertungsfaktor der Nahrung bei den Räubern
R_VerdauHold	0,2	Verdauungszeit der Räuber für eine Einheit Beute Biomasse
R_MaxBeute	4,9	Sättigungsgrenze der Räuber pro Schritt
R_Atmungsfakt	0,15	Atmungsfaktor der Räuber pro Zeiteinheit
R_UnterGr	2,0	Räuber verhungert bei Unterschreiten dieser Biomasse
R_OffSet	3,0	Erbeutungs-Reichweite der 'kurzsichtigen' Räuber
R_M_OffSet	6,0	Erbeutungs-Reichweite der 'weitsichtigen' Räuber

### 3. Simulationsergebnisse

Die Simulation des Modells liefert ein komplexes Geschehen, in dem Zufallseinflüsse nicht zuletzt aufgrund des stochastischen Bewegungs-Modus eine wichtige Rolle spielen. Dennoch sind bei Abstraktion von Details, hinsichtlich derer jeder Lauf mit anderen Zufallszahlen ein Unikat bildet, grobe, sich jeweils wiederholende Entwicklungstrends gut erkennbar. Diese werden in den folgenden Abbildungen (Abb. 1-6) veranschaulicht.

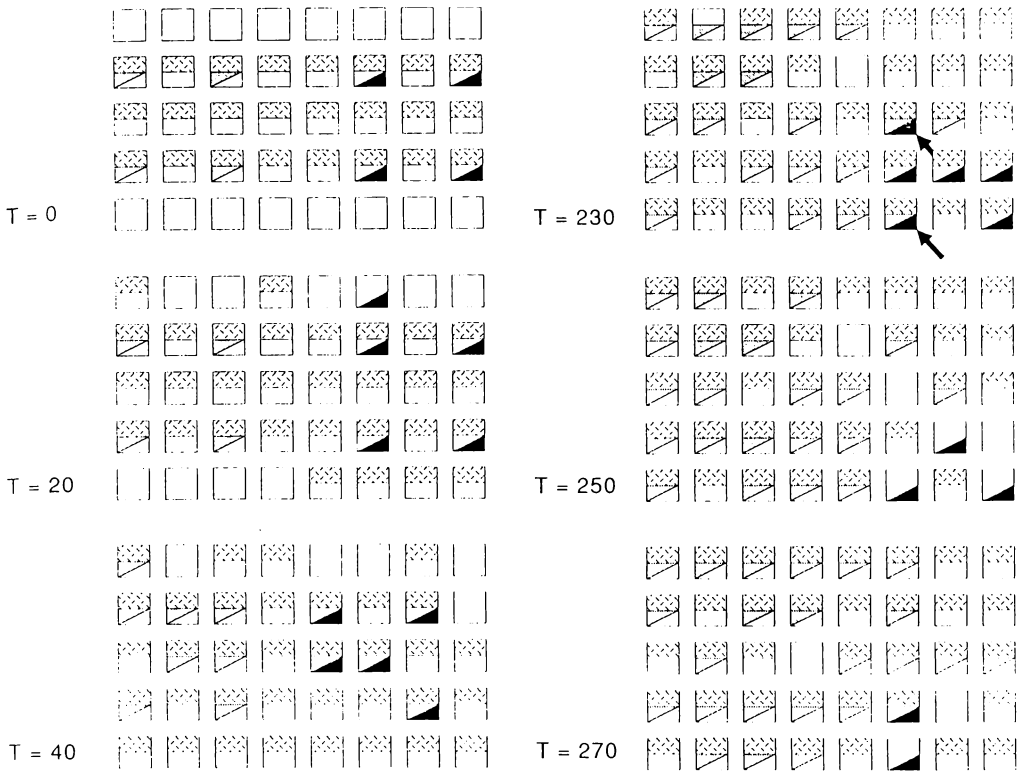


**Abb. 1:** Die Wirksamkeit der interspezifischen Konkurrenz zwischen den beiden Räuber-Typen

X: Simulationszeit, Y: Populationsgröße, Z: Häufigkeit mit der die Populationsgröße zur jeweiligen Zeit angetroffen wurde.

Die Wirkung der unterschiedlichen Erbeutungs-Effektivität der Räuber-Typen wird deutlich, wenn ihre gemeinsame Populationsentwicklung in einem Habitat beobachtet wird. Durch "Zufütterung" von maximal 20 Beuten pro Zeit-Einheit wird ein gleichbleibendes Beuteangebot gewährleistet. Die Konkurrenz kann dann als isolierter Faktor untersucht werden. Bei insgesamt 2.000 durchgeführten Wiederholungsläufen mit unterschiedlichen Zufallszahlen zeigte sich, daß in jedem Fall die Population der "weitsichtigen" Räuber der Kapazitätsgrenze entgegenstrebte, die durch das Beuteangebot gegeben ist. Die Population der "kurzsichtigen" Räuber wird als Wirkung des Konkurrenzdrucks nach ca. 50 Simulationszeit-Einheiten zum Aussterben gebracht.

Die "weitsichtigen" Räuber erweisen sich in der direkten trophischen Konkurrenz als deutlich überlegen. Die Dynamik entspricht im Prinzip der des berühmten Konkurrenz-Experiments mit Paramecien, das GAUSE (1934) dokumentiert hat.



**Abb. 2:** Ein Simulationsbeispiel zur Entwicklung der Populationen im Habitatkomplex  
Im Habitat sind vorhanden:

□ keine Organismen, ▤ Beuten, ▨ "kurzsichtige" Räuber, ▩ "weitsichtige" Räuber

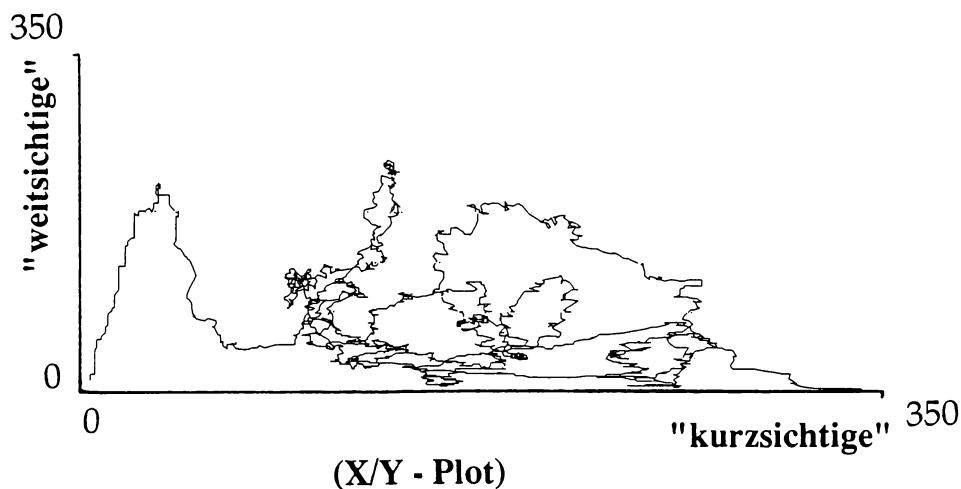
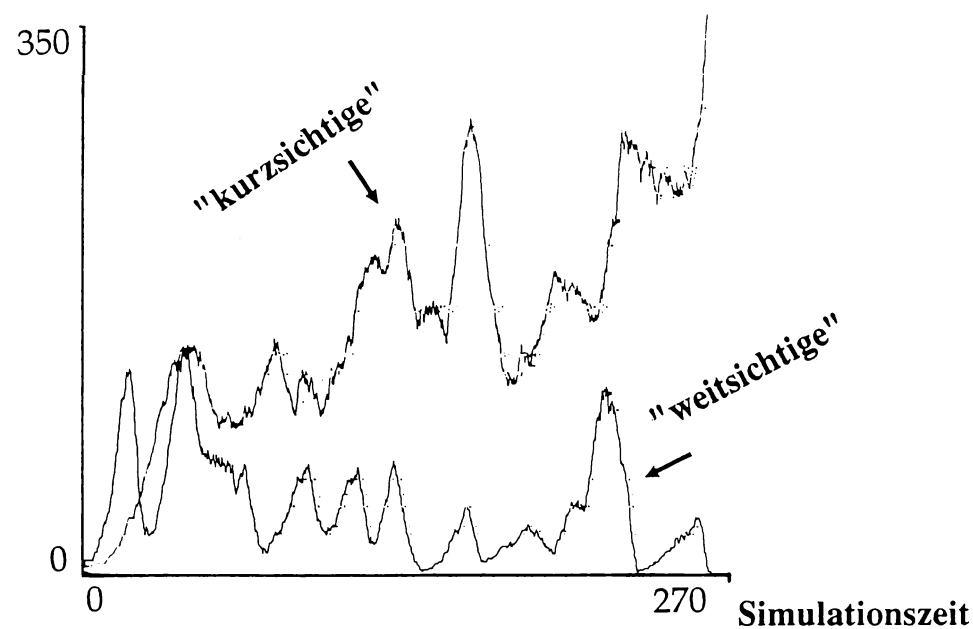
T = 0 Zu Beginn der Simulation wurden je 20 Beute-Organismen in 24 der 40 Habitate ausgesetzt. Jeweils in vier Habitaten wurden zusätzlich je drei Individuen der beiden Räuber-Typen gesetzt, so daß sich deren Populationen zunächst unabhängig voneinander etablieren konnten.

T = 20 Die Besiedlung eines Habitats durch die Beuten ist Voraussetzung dafür, daß sich eine Räuber-Population entwickeln kann.

T = 40 Während sich die "kurzsichtigen" Räuber neue, zusätzliche Habitate erschlossen haben, ist es bei den "weitsichtigen" zu Extinktionen in den Ursprungshabitaten gekommen. Sie sind nur in denjenigen Habitaten vorhanden, die neu besiedelt wurden.

T = 230 Bedingt durch eine Aufzehrung der Nahrungsgrundlage kommt es sowohl bei den "Weitsichtigen" als auch bei den "Kurzichtigen" zu Extinktionen. Bei ersteren ist dies jedoch häufiger, so daß sie insgesamt auf wenige Habitate beschränkt bleiben. Ihre Überlegenheit in der interspezifischen Konkurrenz wirkt sich nur dort aus, wo beide Populationen in einem Habitat gemeinsam vorkommen (Pfeil).

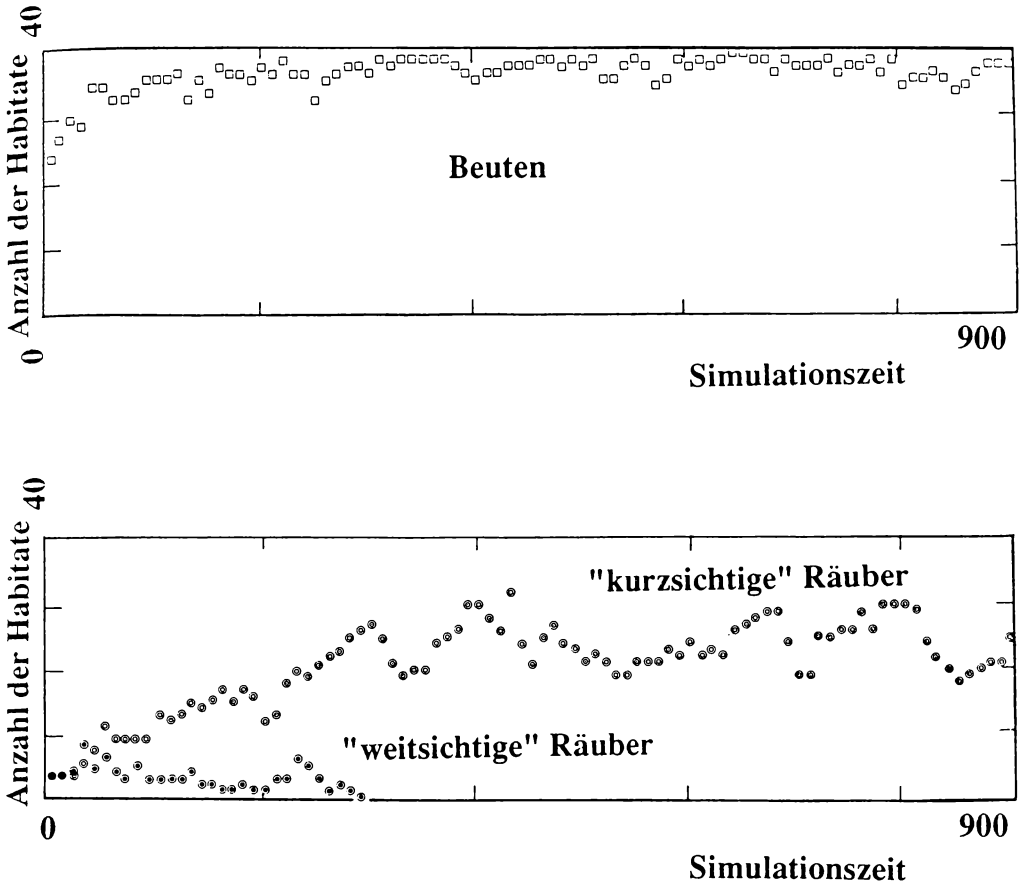
T = 270 Die "Kurzichtigen" besiedeln den Habitatkomplex in einer Weise, daß zwar in einigen Habitaten, nicht jedoch in allen gleichzeitig der Beutebestand reduziert wird. So kommt es zu einer weitgehend stabilen Koexistenz, die lediglich Fluktuationen unterliegt. Die "Weitsichtigen" dagegen sterben in diesem Lauf ca. bei T = 280 aus.



**Abb. 3:** Individuenzahlen der Räuber im gesamten Habitatkomplex

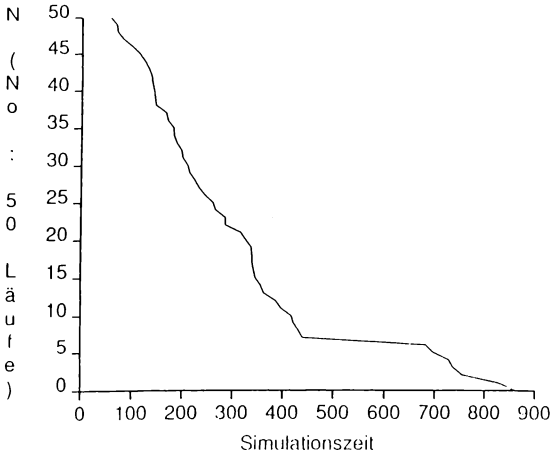
(Oben) Eine Auftragung der Individuenzahlen bis zum Zeitpunkt des Aussterbens der "weitsichtigen" Räuber zeigt Fluktuationen unterschiedlicher Größenordnung. Nach einem kurzfristigen Vorsprung der "Weitsichtigen" dominieren die "Kurz-sichtigen" im Habitatkomplex.

(Unten) Die Auftragung der Räuberpopulationen gegeneinander als X/Y-Plot zeigt, daß die Entwicklung der Populationen unabhängig voneinander erfolgt. Die Besiedlungs-Ereignisse besitzen für das Zustandekommen der Dynamik eine größere Bedeutung als die Konkurrenz bei direktem Aufeinandertreffen der Räuber in einem Habitat.



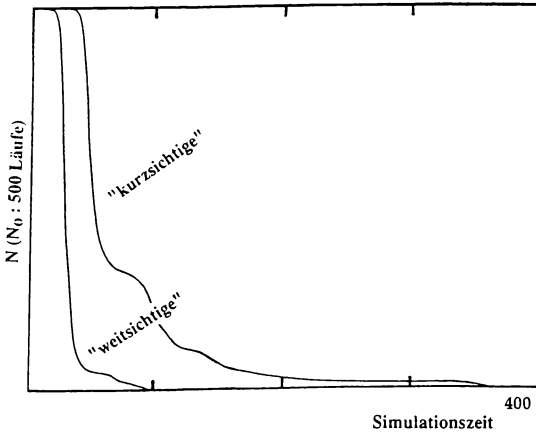
**Abb. 4:** Entwicklung der Anzahl besiedelter Habitate

Bei der Betrachtung einer längeren Zeitspanne wird deutlich, daß die "kurzsichtigen" Räuber und die Beuten ein unregelmäßig fluktuierendes Gleichgewicht aufrecht erhalten, das beiden Populationen im gegebenen Habitatkomplex eine Persistenz erlaubt, obwohl es in einzelnen Habitaten gelegentlich zu Extinktionen kommt - zunächst der Beute, dann folgen die ohne Nahrung zugrunde gehenden Räuber.



**Abb. 5:**  
Überlebenskurve der "weitsichtigen" Räuber im Habitatkomplex

An 50 Wiederholungsläufen mit unterschiedlichen Zufallszahlen wurde überprüft, ob die in Abb. 2-4 dargestellte Dynamik eines einzelnen Laufes typisch ist. In ca. 80 % der Fälle war die Population "weitsichtiger" Räuber im Habitatkomplex nach ca. 400 Simulationszeit-Einheiten erloschen und persistierte in keinem Fall länger als  $T = 900$ . In jedem dieser Läufe besaß die Population der "Kurzsichtigen" einen stabilen Wert. Es kam bei ihnen zu keiner Extinktion.



**Abb. 6:**  
Überlebenskurve jeweils einer Räuber-Population im isolierten Habitat

Der Grund für das Versagen der "weitsichtigen" Räuber im Habitatkomplex trotz ihrer Überlegenheit in der interspezifischen Konkurrenz wird deutlich, wenn die Persistenzdauer der Räuber-Beute-Interaktion im Einzelhabitat ohne Einbringen zusätzlicher Organismen von außen betrachtet und über der Simulationszeit aufgetragen wird.

Die Effektivität der "Weitsichtigen" bei der Beuteerkennung (Grund ihrer Konkurrenz-Überlegenheit) führt dazu, daß sie in ca. 90 % der Fälle erst dann verhungern, wenn sie im Zuge eines ungebremsten Populationswachstums auch die letzte Beute in ihrem Habitat verzehrt haben. Eine solche Beute-Eliminierung gelingt den "Kurzsichtigen" nur in ca. 70 % der Fälle. In den übrigen Fällen bricht die Räuber-Population zusammen und gestattet den Beute-Individuen, die sich zufällig außerhalb der Erbeutungs-Reichweite befinden, einen erneuten Aufbau der Population. Sofern bis dahin noch nicht alle Räuber verhungert sind, beginnt ein zweiter Zyklus.

Das bedeutet, im Mittel persistiert eine Population "kurzsichtiger" Räuber deutlich länger als eine Population der "weitsichtigen". Eine längere Persistenz in einem Habitat aber erhöht die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Besiedlung von Nachbarhabitaten!



#### 4. Diskussion

Das Modell 'FIT' ist ein Beispiel dafür, wie die Einbettung eines Partial-Prozesses (hier der interspezifischen Konkurrenz der Räuber) in einen weiteren Zusammenhang (das Geschehen im Habitat-Komplex) dessen isoliertes Ergebnis konterkarieren kann. Der Gesamtzusammenhang bewirkt, daß von zwei identischen Typen von Organismen, die sich nur hinsichtlich ihrer Erbeutungs-Effektivität unterscheiden, diejenige Population eliminiert wird, deren Individuen einzeln betrachtet in der Konkurrenz überlegen sind. Dieses Ergebnis läßt sich in verschiedener Hinsicht interpretieren.

- 1) Das Modell belegt, welche Vorsicht angezeigt ist, wenn von partiellen Ausschnitten auf einen Gesamtzusammenhang geschlossen werden soll. Im Modell hebt die Art der Strukturiertheit des Habitatkomplexes die Wirkung der Konkurrenz auf. Es liegt hier ein Zusammenhang vor, der begründen kann, warum *homogene* Bedingungen, wie sie häufig bei experimentellen Labor-Untersuchungen gegeben sind, zu Resultaten führen können, die qualitativ von dem abweichen, was wir unter *heterogenen* Freiland-Bedingungen finden.
- 2) Als Beispiel eines Auseinanderklaffens von Theorie (im Sinne einfacher mathematischer Modelle) und beobachtbarer ökologischer Realität nennt SCHAEFER (1989) an erster Stelle:  
"Die Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz für die Strukturierung von Tiergemeinschaften wurde - ausgehend von einfachen Modellvorstellungen - lange Zeit maßlos überschätzt; heute ist gewiß, daß Konkurrenz in realen "Gemeinschaften" entweder geringere Bedeutung hat oder schwer nachzuweisen ist." (S. 18).  
Das vorliegende Modell liefert einen Begründungszusammenhang, der *auf theoretischem Wege* verständlich macht, wie die Bedeutung der Konkurrenz durch das Hinzutreten eines weiteren Zusammenhanges eingeschränkt oder sogar aufgehoben werden kann.
- 3) Dieses Modell kann aber auch evolutionstheoretisch interpretiert werden. Aufgrund der Gliederung des Habitats und damit der Gesamt-Population in Sub-Populationen kann die Situation eintreten, daß eine Erhöhung der individuellen Fitness (hier: der Wahrscheinlichkeit, Beuten zu finden) einen nachteiligen Effekt für die Persistenz der Population in einem Teilhabitat hat. In einem Komplex partiell isolierter Einzelhabitate kann also die Situation eintreten, daß sich Organismen aufgrund ihrer *individuellen* Fitneß im einzelnen Habitat durchsetzen, in diesem dann aber eine *Population* mit relativ geringerer Lebensdauer bilden. Vergleiche der Fitneß von Organismen sind dann abhängig von der Integrationsebene der Betrachtung.  
Ein solcher Zusammenhang kann tatsächlich praktische Bedeutung besitzen. So läßt sich das Scheitern einer biologischen Bekämpfung der Kaninchen-Plage in Australien durch Ausbringen besonders virulenter *Myxomatose*-Erreger in diesem Rahmen verstehen (FENNER 1965, MAY & ANDERSON 1983). Die freigesetzten Viren verfehlten die ihnen zgedachte Wirkung aus zwei Gründen. Einmal kam es bei den Kaninchen zu Resistenzerscheinungen. Außerdem ließ sich aber auch feststellen, daß die aggressivsten Erreger-Typen, die durch ihre hohe Vermehrungsfähigkeit einen schnellen Tod der Kaninchen bewirkten, deutlich geringere Chancen hatten, weitere Tiere zu infizieren als Spontanmutanten mit geringerer Virulenz. Deren Vorteil wirkte sich dann aus, wenn sie zufällig ein "Habitat" (Kaninchen) allein besiedelt hatten (die *Myxoma*-Viren werden durch Mücken übertragen, die ausschließlich lebende Kaninchen stechen). Damit ergab sich ein Selektionsdruck zu Erreger-*Populationen* aus Individuen mit geringerer Vermehrungsfähigkeit. Für diese war die Wahrscheinlichkeit erhöht, weitere Wirte zu infizieren. Gruppenselektion (FUTUYMA 1989) läßt sich hier als Prozeß verstehen, der aus der Wechselwirkung einer *trophischen Interaktion* und einer *geeigneten Habitatstruktur* resultieren kann.
- 4) Mit Hilfe des Modells 'FIT' kann untersucht werden, wie relativ geringfügige Änderungen der Rahmenbedingungen auch bei unveränderten Eigenschaften der Organismen die Ergebnisse ihrer Interaktion und damit den biozönotischen Konnex tiefgreifend verändern können. Dazu nehmen wir an, daß durch eine strukturelle Veränderung der Habitat-Begrenzungen diese *nur für die Beute* etwas durchlässiger werde (die Beuten gelangen bei Randberührungen in 10 % der Fälle ins Nachbarhabitat, weitere Spezifizierung wie in Tab. 1). Das zieht entscheidende Konsequenzen nach sich. Die größere Durchlässigkeit der Habitatgrenzen erhöht die Zahl der

Beuteorganismen, die pro Zeiteinheit das Habitat wechseln. Dadurch kann in vielen Fällen eine Extinktion der Räuber soweit hinausgeschoben werden, bis eingewanderte Beuten eine neue Population aufgebaut haben, um einen neuen Zyklus der Räuber-Vermehrung zu ermöglichen. Die Persistenz-Zeiten der einzelnen Räuber-Populationen erhöhen sich dadurch beträchtlich - und mit der Dauer ihrer Aktivität in einem Habitat auch die Wahrscheinlichkeit, in ein Nachbarhabitat zu gelangen. Dadurch kann sich nun in ganz anderer Weise die direkte Konkurrenz auswirken. Die "kurzsichtigen" Räuber haben in erheblich weniger Habitaten die Möglichkeit, sich ohne die überlegenen "weitsichtigen" zu entwickeln - und werden daher verdrängt (s. Abb. 7). Hier zeigt sich anschaulich, wie eine geringfügige Veränderung (der Habitatstruktur) eine Umstrukturierung der Biozönose bewirken kann.

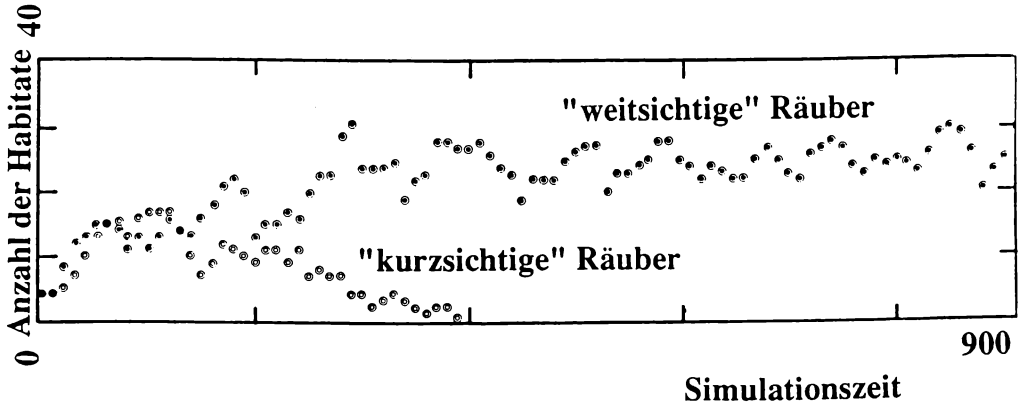


Abb. 7: Entwicklung der Anzahl besiedelter Habitate in einem Nicht-Standard-Lauf

Sofern die Grenzen der Habitate *nur für die Beute* durchlässiger gemacht werden, kehrt sich das in Abb. 4 gezeigte Resultat um: Die "kurzsichtigen" Räuber sterben jetzt aus. Wegen des durch häufigere Beute-Einwanderungen verbesserten Nahrungsangebots, dessen Erschließung von der Erbeutungs-Reichweite abhängig ist, persistieren die "weitsichtigen" Räuber nun länger in den einzelnen Habitaten. Unter dieser Bedingung wirkt sich die direkte Konkurrenz aus, der die "kurzsichtigen" nicht gewachsen sind. Sie werden verdrängt.

Insgesamt ist ein Individuen-orientierter Modellierungsansatz in vielen Fällen geeignet, Gesamtzusammenhänge unseres Wissens über ökologische Beziehungen in einem einheitlichen Modell darzustellen. Wiederholte Simulationen unter jeweils gezielt abgewandelten Bedingungen erlauben dann einen Eindruck davon, in welcher Nähe (oder Distanz) sich Modellvorstellung und beobachtete Resultate zueinander bewegen.

### Literatur

- BRECKLING, B., 1990: Singularität und Reproduzierbarkeit in der Modellierung ökologischer Systeme. Universität Bremen, FB 2 (Biologie, Chemie) Dissertation.
- BRECKLING, B. & K. MATHES, 1991: Systemmodelle in der Ökologie: Individuenorientierte und kompartimentbezogene Simulationskonzepte - Anwendungen und Kritik. Verh. Ges. Ökol. 19/2: im Druck.
- DAHL, O. J., MYRHAUG, B. & K. NYGAARD, 1968: Simula. Common Base Language. Norwegian Computing Centre, Oslo.
- FENNER, F., 1965: Myxoma virus and *Oryctolagus cuniculus*: Two colonizing species. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.): The genetics of colonizing species: 485-501.
- FUTUYMA, D. J., 1989: Evolutionsbiologie. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.
- GAUSE, G. F., 1934: The Struggle for Existence. Williams & Wilkins, Baltimore.

MAY, R. M. & R. M. ANDERSON, 1983: Parasite-host coevolution. In: FUTUYMA, D. J. & M. SLATKIN (eds.): Coevolution. Sinauer Associates, Sunderland (Mass.): 186-206.  
SCHAEFER, M., 1989: Laudatio für Wolfgang Tischler. Verh. Ges. Ökol. 17: 14-20.

### Adresse

Dr. Broder Breckling  
Universität Bremen, FB 2  
Postfach 33 04 40

W - 2800 Bremen 33

### **Habitatstruktur**

Habitatgliederung: Das Gesamthabitat ist in 8 x 5 Einzelhabitats unterteilt.

Ausdehnung des Einzelhabitats: Quadrat mit Kantenlänge von 40 Längeneinheiten.

### **Verhaltensrepertoire Beute**

Wachstum: Zunahme der Biomasse um den Faktor 0.2 pro Bearbeitungsschritt.

Teilung: Bei Überschreitung von 5.0 Biomasse-Einheiten: Halbierung der Masse und Aktivieren eines zusätzlichen Beute-Individuums am gleichen Ort mit gleicher Masse.

Bewegung: Ortsveränderung pro Bearbeitungsschritt: Normalverteilt um den aktuellen Standort mit Standardabweichung von 8.0 Längeneinheiten.

Randverhalten: Zurücksetzen ins alte Habitat mit 99 %iger Wahrscheinlichkeit bei Randüberschreitung. Mit 1 %iger Wahrscheinlichkeit Überwechseln ins Nachbarhabitat bzw. Ausscheiden bei Überschreiten der Außenkante des Habitatkomplexes.

Dichtelimitierung: Keine Aktivierung neuer Beute-Individuen bei mehr als 50 Beuten im jeweiligen Einzelhabitat.

Bearbeitungs-Schrittweite: Normalverteilt, im Mittel 1 Zeiteinheit mit Standardabweichung von 0.1.

Sterben: Nur wenn das Individuum erbeutet wurde.

### **Verhaltensrepertoire Räuber**

Erbeutung: Erreichbar sind Beuten, die nicht weiter als +/- 3.0 Längeneinheiten (*Kurzsichtige* Räuber) bzw. +/- 6.0 Längeneinheiten (*Weitsichtige* Räuber) in X- bzw. Y-Richtung vom aktuellen Standort entfernt sind.

Sättigung: Einstellung der Beutesuche nach Überschreitung einer Beute-Masse von 4.9 (d. h. maximal zwei Beute-Individuen können pro Bearbeitungsschritt gefressen werden).

Verdauungszeit: 0.2 Zeiteinheiten für jede Beutemasse-Einheit.

Verwertungsfaktor: Umsatz von einer Beutemasse-Einheit in 0.75 Räuber-Masse-Einheiten.

Teilung: Bei Überschreitung von 6.0 Biomasse-Einheiten: Halbierung der Masse und Aktivieren eines zusätzlichen Räuber-Individuums am gleichen Ort mit gleicher Masse.

Bewegung: Ortsveränderung pro Bearbeitungsschritt: Normalverteilt um den aktuellen Standort mit Standardabweichung von 5.0 Längeneinheiten (2-dim. Random walk).

Randverhalten: Zurücksetzen ins alte Habitat mit 95 %iger Wahrscheinlichkeit bei Randüberschreitung. Mit 5 %iger Wahrscheinlichkeit Überwechseln ins Nachbarhabitat bzw. Ausscheiden bei Überschreiten der Außenkante des Habitatkomplexes.

Bearbeitungs-Schrittweite: eine Zeiteinheit bei erfolgloser Beutesuche, sonst zusätzliche Verdauungszeit.

Atmung: Verlust von 15 % der aktuellen Biomasse pro Zeiteinheit.

Sterben: Verhungern bei Unterschreitung einer Biomasse von 2.0 Einheiten.

# Realität und Abstraktion

## Diskussion

Ökologische Modelle sind in jedem Falle Abstraktionen - und beinhalten damit Reduktionen der Komplexität bzw. der Freiheitsgrade. Daraus leitet TISCHLER (1985) die Notwendigkeit ab, sich mit Erwartungen in Resultate der ökologischen Forschung zu bescheiden:

"JE MEHR MAN DIE ERSCHEINUNG DES LEBENS IN SEINER VIELFÄLTIGKEIT ERFORSCHEN WILL, ZU JE GRÖßEREN EINHEITEN MAN VORDRINGT, DESTO GERINGER WIRD DIE MÖGLICHKEIT ZU ALLGEMEINGÜLTIGEN AUSSAGEN. DER ÖKOLOGE KANN DAHER NUR BESTIMMTE TENDENZEN UND PRINZIPIEN AUFZEIGEN. DAMIT SOLLTE ER SICH BEGNÜGEN." (S. 143)

Mit dieser im Hinblick auf die Empirie und den praktischen Naturumgang ausgesprochenen Position formuliert TISCHLER gleichzeitig eine Aufgabenstellung und Herausforderung für eine weitere Entwicklung der ökologischen Theorie. Die von SCHAEFER (1989) als ökologische Forschungskrise bezeichnete Situation läßt sich nach unserer Auffassung nur in dem Sinne überschreiten, daß gerade die *Grenzen der Theorie* selbst zum Gegenstand der Theorie gemacht werden. Die prinzipielle Erkenntnis, **daß** es in der Ökologie unentscheidbare Fragen gibt, daß die Realität den Beobachtenden *notwendigerweise* mit Unvorhersehbarem konfrontiert, läßt sich auch von der Theorie her begründen. Die begrenzte Tragweite von Modellvorstellungen ist selbst theoretisch begründbar. Als Anliegen theoretischer Bemühungen kann es daher nicht nur verstanden werden, ökologische Zusammenhänge naturgesetzlich zu formulieren, sondern im Rahmen einer solchen Formulierung auch die Existenz notwendiger Ungewißheitspotentiale zu begründen, ihre Struktur und ihren qualitativen wie quantitativen Umfang zu umreißen.

Wenn wir davon ausgehen, daß gezielten anthropogenen Natureingriffen, der Gestaltung ökologischer Systeme jeweils bestimmte (Modell-!) Vorstellungen zugrundeliegen, die notwendig ein unvermeidliches Potential verbleibender Ungewißheit hinsichtlich ihres Zutreffens beinhalten, ergibt sich z. B. zu Stichworten wie Ökotoxikologie oder Ausgleichsmaßnahmen ein Bereich letztlich nur ethisch zu bewältigender Konsequenzen für den Naturumgang.

## Literatur

- SCHAEFER, M., 1989: Laudatio für Wolfgang Tischler. Verh. Ges. Ökol. 17: 14-20.  
TISCHLER, W., 1985: Ein Zeitbild vom Werden der Ökologie. Selbstverlag, Kiel.

# 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: [20\\_2\\_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Breckling Broder

Artikel/Article: [III. Variabilität, Kontext-Spezifität und Vorhersagbarkeit im Individuenorientierten Modell 803-814](#)