

Stabilitätseigenschaften von Populationen unter Umweltschwankungen

Christian Wissel und Norbert Dorndorf

Synopsis

Starting from the logistic equation two models are introduced which describe the effect of environmental fluctuations on the population dynamics. In one case these fluctuations act directly on the birth and death rates of the individuals. In the second case the limiting resources fluctuate. Random and periodic fluctuations are considered. The results of these models are investigated with respect to ecological stability. Two types of ecological stability, i. e. elasticity and constancy are introduced and their interrelation investigated. It is shown that the characteristics of the disturbance of a population is decisive for the assessment of the stability.

ecological stability, environmental fluctuations, disturbance, elasticity, constancy

1. Einleitung

Bei ökologischen Diskussionen ist Stabilität ein häufig benutzter Begriff. Leider wird er meist in unscharfer Weise verwendet, ohne daß man sich seiner Vielschichtigkeit bewußt ist. Aussagen zur ökologischen Stabilität sind nur dann präzise, wenn man sagt, welche von den vielen Stabilitätseigenschaften man meint und auf welche ökologische Situation sich die Aussage bezieht. In dieser Arbeit soll ein einfaches Beispiel vorgestellt werden, das die Zweideutigkeit des Stabilitätsbegriffs verdeutlicht. Natürlich können dabei nicht alle Facetten der ökologischen Stabilität angesprochen werden. Doch werden einige grundsätzliche Aspekte und die Beziehung zwei verschiedener Stabilitätsmaße deutlich gemacht.

Als Ausgangspunkt soll die logistische Gleichung

$$dN/dt = rN(1-N/K) \quad (1)$$

dienen. Obwohl sie biologisch sehr stark simplifiziert, enthält sie alle biologischen Faktoren, die für unsere Fragestellung entscheidend sind. Das heißt, wir wollen unser Modell so einfach wie möglich, aber so realistisch wie nötig gestalten, entsprechend den Erfordernissen unserer Problemstellung.

Bekanntermaßen (WISSEL 1989, MAY 1973, 1976) folgt aus Gleichung (1), daß die Individuenzahl N von kleinen Werten mit der Wachstumsrate r ansteigend gegen die Kapazität K strebt und in diesem Gleichgewichtswert verharrt. Das Einlaufen in diesen "lokal stabilen Zustand" geschieht exponentiell

$$N-K = A \cdot \exp(-t/T_R) \quad (2)$$

Dabei bedeutet A die anfängliche Auslenkung aus dem Gleichgewicht zum Zeitpunkt $t = 0$. Sie könnte z. B. durch eine Störung, die zur Zeit $t = 0$ "abgeschaltet" wird, verursacht sein. Unter dem Gesichtspunkt der Stabilität wird das Gleichgewicht K als asymptotisch punktstabil bezeichnet, da die Individuenzahl im Laufe der Zeit t gegen diesen Wert strebt. Viele Untersuchungen an Modellen der theoretischen Ökologie beschränken sich auf diesen qualitativen Stabilitätsaspekt. Als quantitatives Stabilitätsmaß kann die charakteristische Rückkehrzeit T_R dienen. Sie ist durch

$$T_R = 1/r \quad (3)$$

bestimmt und beschreibt, wie schnell die Individuenzahl dem Gleichgewicht zustrebt. Diese Stabilitätseigenschaft wird gelegentlich als Elastizität bezeichnet. Also hat eine Population mit hoher Wachstumsrate r eine kurze Rückkehrzeit T_R und zeigt daher eine hohe Elastizität (Stabilität).

Vergleicht man diese Resultate mit Messungen von natürlichen Populationen, so fällt als erstes auf, daß man in der Natur nie konstante Individuenzahlen findet, wie sie das Modell (1) im Gleichgewicht $N = K$ beschreibt. Sogar unter idealen, konstanten Laborbedingungen sind immer mehr oder minder starke Schwankungen der Populationsgröße zu beobachten. Man führt diese auf unkontrollierte oder nicht identifizierbare und damit zufällige Einflüsse zurück. Ein Typus solcher Zufallseinflüsse ist das demographische Rauschen. Es beschreibt die Tatsache, daß Geburten und Sterbefälle nicht in regelmäßiger Reihenfolge und Häufigkeit auftreten. Es berücksichtigt damit auch die Variabilität zwischen den Individuen einer Population. Dieses demographische Rauschen spielt bei sehr kleinen Individuenzahlen eine wichtige Rolle. Es ist aber bei größeren Populationen, die wir hier untersuchen wollen, ohne Bedeutung.

Eine weitere Ursache für die Schwankungen der Individuenzahlen ist die zeitliche Variation der Umweltbedingungen. Dazu gehören die periodischen, saisonalen Schwankungen der Witterung oder auch der biotischen Umwelt (z. B. Vegetation). Daneben schwanken die Umweltbedingungen (z. B. Wetter, Wechselwirkungen mit anderen Populationen) auch kurzfristig, eher zufällig. Im folgenden werden diese Umweltschwankungen im Modell I erfaßt und ihr Einfluß auf die Populationsdynamik bestimmt. Dabei soll vor allem ihre Wirkung auf die Stabilitätseigenschaften der Population untersucht werden.

2. Modell I

Das folgende Modell wird häufig benutzt (WISSEL 1989), um eine Populationsdynamik mit Umweltrauschen zu beschreiben:

$$dN/dt = N[r(1-N/K) + f(t)] \quad (4)$$

Es läßt sich wie folgt begründen: Die eckige Klammer in Gleichung (1) bzw. Gleichung (4) beschreibt offensichtlich die individuelle Wachstumsrate, die sich aus der Differenz von Geburts- und Sterberate zusammensetzt. Sie beschreibt den Beitrag, den ein einzelnes Individuum zum Wachstum der Population beiträgt. Mit der Individuenzahl N multipliziert beschreibt sie daher das Gesamtwachstum.

Umweltschwankungen, wie z. B. das Wetter, die sich direkt auf die Geburts- oder Sterberate eines einzelnen Individuums auswirken, lassen diese mal größer und mal kleiner werden. Deshalb ist der mittleren, individuellen Wachstumsrate ein zeitlich schwankender Anteil, hier durch $f(t)$ beschrieben, überlagert. Da diese Schwankungen bei jedem Individuum auftreten, ist auch dieser Beitrag mit der Individuenzahl N zu multiplizieren, um seine Wirkung für das Gesamtwachstum der Population anzugeben.

Es lassen sich zwei Extremfälle für das zeitliche Verhalten der Schwankungen $f(t)$ der Wachstumsrate untersuchen. Bei zufälligen Umweltschwankungen benutzt man meist da sog. Weiße Gauß'sche Rauschen für $f(t)$. In diesem Falle geschehen die Schwankungen von $f(t)$ rein zufällig. Somit existiert zu jedem Zeitpunkt t für $f(t)$ eine Wahrscheinlichkeitsverteilung, die hier als Gauß-, d. h. als Normalverteilung angesetzt wird. Da es uns bei diesem Modell nur auf qualitative Aussagen ankommt, ist diese Annahme für die Resultate nicht so entscheidend. Außerdem kommt die Normalverteilung in der Natur häufig vor. Die zweite Eigenschaft, in der Sprache der Regelungstechnik "weiß" genannt, besagt, daß die Werte von $f(t)$ zu verschiedenen Zeiten völlig unabhängig voneinander, also unkorreliert sind. Dies ist sicher ein extremer Grenzfall. Um ein allgemeingültiges Ergebnis zu erhalten, wird daher auch das andere Extrem untersucht. In dieser Situation schwankt $f(t)$ periodisch mit der Kreisfrequenz w hin und her.

$$f(t) = S \cos \omega t$$

(5)

Die Werte von $f(t)$ sind hier also genau fixiert und daher ist die Korrelation vollständig.

Die Auswirkung dieser beiden Extremfälle von $f(t)$ auf die Populationsdynamik läßt sich analytisch berechnen, sofern die Stärke der Schwankungen $f(t)$, in Gleichung (5) durch S beschrieben, hinreichend klein ist (WISSEL 1989, HONERKAMP 1990). Bei stärkeren Schwankungen von $f(t)$ kann die Gleichung (4) mit Gleichung (5) nur numerisch gelöst werden. Bei zufällig schwankendem $f(t)$ sind in diesem Fall Monte-Carlo-Simulationen (HONERKAMP 1990) notwendig. Das Ergebnis einer solchen Simulation ist in Abb. 1 a gezeigt. Durch eine anfängliche Störung ist zu Beginn die Individuenzahl $N(0) = 0,2 \cdot K$, d. h. also 20 % der Kapazität. Wie im logistischen Wachstum (1) strebt die Individuenzahl $N(t)$ in Richtung der Kapazität K , doch im Gegensatz zu Gleichung (1) fluktuiert sie bei schwankendem $f(t)$ um den Wert K in zufälliger Weise herum. Qualitativ entspricht dieses Verhalten den Beobachtungen an Populationen im Freiland. Der Vergleich mit dem logistischen Wachstum zeigt, daß dieses das anfängliche Streben in Richtung K richtig beschreibt, dann aber statt der Fluktuationen von $N(t)$ nur ein konstantes Verhalten zeigt. Das bedeutet, es beschreibt nur ein Verhalten, bei dem die Schwankungen herausgemittelt wurden. In dieser Weise sind alle deterministischen Modelle, wie auch das logistische, als Beschreibung des zeitgemittelten Verhaltens zu interpretieren.

Was läßt sich nun aus Abb. 1 a für die Stabilität der Population schließen? Zunächst kann wie beim logistischen Wachstum das Streben nach K hin als Elastizität bezeichnet werden. Der Unterschied ist nur, daß die Individuenzahl N nicht in einen konstanten Wert einmündet. Die Stärke der Elastizität kann auch hier durch die charakteristische Rückkehrzeit T_R quantifiziert werden, die die Geschwindigkeit bei diesem Zurücklaufen angibt. In Abb. 1 a und 1 b sind zwei Beispiele mit verschiedener Elastizität gezeigt. Eine andere Art der Stabilität wird durch die Eigenschaft beschrieben, daß die Individuenzahl N zeitlich nicht konstant ist, sondern hin- und herschwankt, was mit unterschiedlich starken Amplituden geschehen kann, wie Abb. 1 a und 1 b zeigen. Diese Stabilitätseigenschaft wird als Konstanz bezeichnet. Sie ist also um so ausgeprägter, je geringer die Schwankungen sind, was durch deren Standardabweichung S_d beschrieben werden kann.

Damit haben wir also zwei unterschiedliche Stabilitätseigenschaften, durch zwei verschiedene Stabilitätsmaße quantifiziert, kennengelernt. Sie unterscheiden sich auch dadurch, daß sie die Reaktionen auf zwei verschiedene "Störungen" beschreiben. Im Falle der Elastizität ist durch eine anfängliche Störung eine Anfangssituation entstanden, die sich von dem "Sollzustand" mit seinen Fluktuationen um K herum unterscheidet. Hier wird nun die Geschwindigkeit, mit der die Population in diesen Sollzustand zurückkehrt, betrachtet. Im Falle der Konstanz bilden die Umweltschwankungen die Störung. Als Reaktion darauf schwankt die Individuenzahl N um K herum.

Von ökologischem Interesse sind nun die Faktoren, die diese beiden Stabilitätseigenschaften beeinflussen. Die Kapazität K , d. h. also die absolute Größe der Population, spielt dabei keine Rolle. Sie ist nur ein Skalierungsfaktor. Wenn man die Individuenzahl N in Einheiten von K mißt, tritt keine weitere K -Abhängigkeit mehr auf (s. Abb. 1). Die Abhängigkeit von den Größen S und A ist trivial. So gibt S die Stärke der Umweltschwankungen an und A die Stärke der Anfangsstörung. Natürlich sind die Schwankungen der Individuenzahl N um so heftiger, je größer die Stärke S der Störung ist. Ebenso dauert die Rückkehr in den Sollzustand um so länger, je stärker die anfängliche Störung A war. Der Einfluß der potentiellen Wachstumsrate r liegt weniger offen auf der Hand. Mit ihm werden wir uns weiter unten beschäftigen. Für die qualitativen Eigenschaften und Tendenzen der Ergebnisse spielt es keine Rolle, ob die Umweltschwankungen periodisch oder zufällig geschehen. Da sich beide Extremfälle in ihrer qualitativen Wirkung nicht unterscheiden, sollten auch die dazwischenliegenden Fälle die gleichen Resultate liefern.

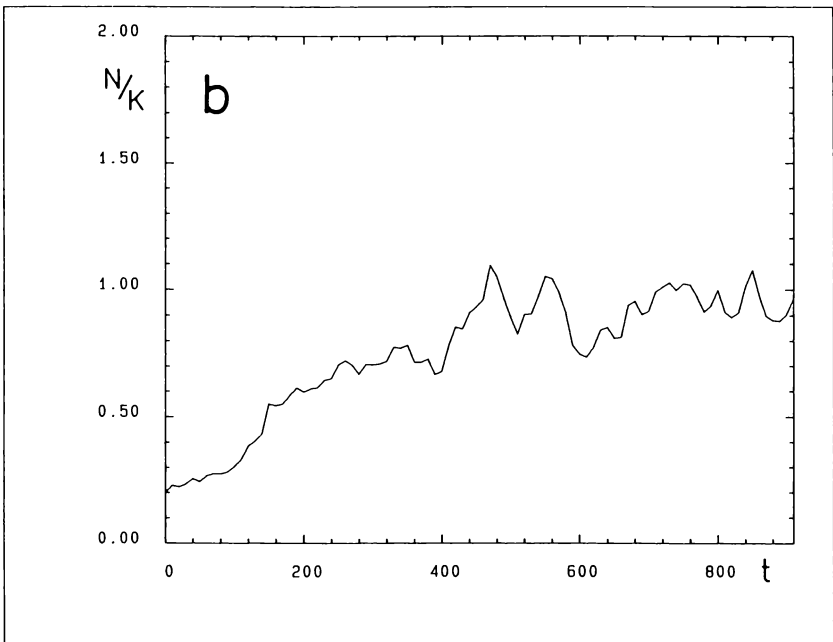
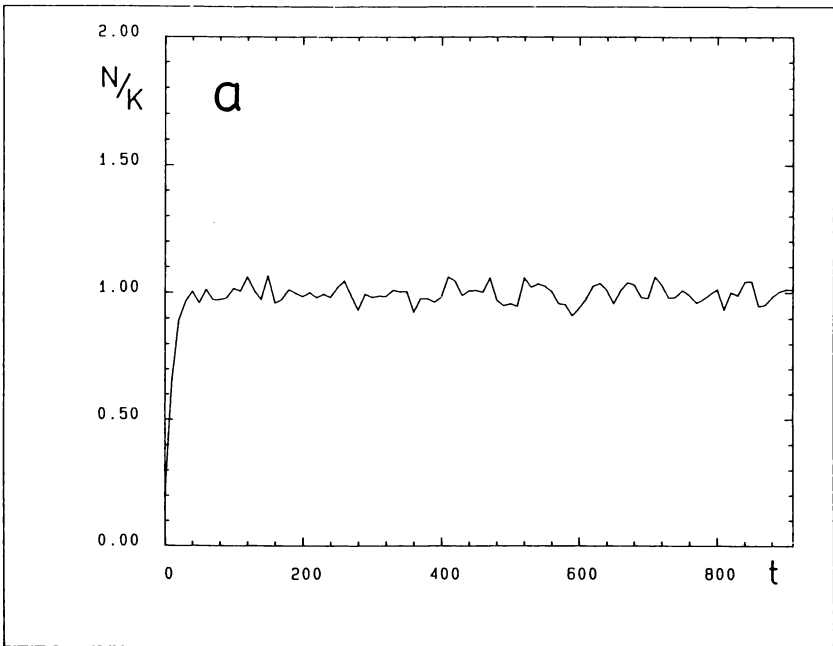


Abb. 1: Individuenzahl N (in Einheiten der Kapazität K) gegen die Zeit t . Modell I (Gleichung (4)) mit Weißem Gauß'schen Rauschen der Stärke $S = 0,02$ für $f(t)$
 a) für große Wachstumsrate $r = 0,2$
 b) für kleine Wachstumsrate $r = 0,02$

Um die Abhängigkeit der Stabilitätseigenschaften von der potentiellen Wachstumsrate r zu verdeutlichen, ist in Abb. 1 a und 1 b die Reaktion der Population für zwei verschiedene Werte von r dargestellt. Für den größeren Wert von r sind die Schwankungen der Individuenzahl kleiner. Dies ist in Abb. 2 genauer quantifiziert. Dort ist gezeigt, wie mit wachsendem r die Standardabweichung dieser Fluktuationen abnimmt. Also ist bei großem r die Konstanz der Population größer. Beide Stabilitätseigenschaften, Elastizität und Konstanz sind gleichsinnig miteinander verknüpft. Bei großem r ist die Rückkehrzeit kurz (siehe Gleichung (3)), d. h., die Elastizität groß und die Standardabweichung der Schwankungen klein, d. h. die Konstanz groß.

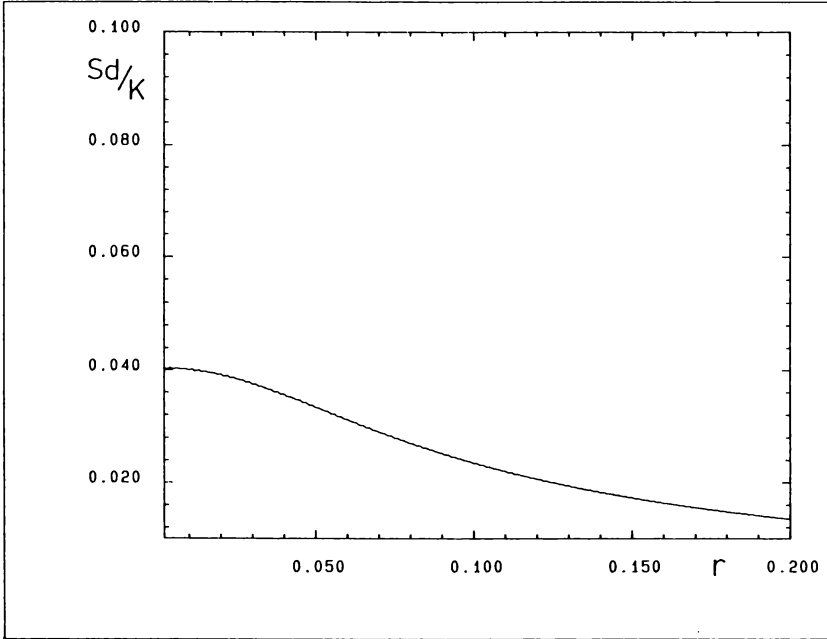


Abb. 2: Standardabweichung Sd der Schwankungen der Individuenzahl N (s. Abb. 1) gegen die potentielle Wachstumsrate r . Modell I (Gleichung (4)) mit Weißem Gauß'schen Rauschen der Stärke $S = 0,004$ für $f(t)$

Schließlich ist die Abhängigkeit von der Kreisfrequenz w bei periodischen Umweltschwankungen (5) von Interesse. In Abb. 3 ist die Standardabweichung der entsprechenden Schwankungen von N gegen diese Frequenz aufgetragen. Bei schnellen Umweltschwankungen, d. h. bei großen w oszilliert die Individuenzahl N nur wenig. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Population in ihrem Wachstum zu träge ist, um auf so schnelle Veränderungen reagieren zu können. Starke Witterschwankungen innerhalb einiger Tage berühren z. B. eine Elefantenpopulation wenig. Sie haben aber auf Populationen von Kleininsekten, z. B. Blattläusen, einen starken Einfluß.

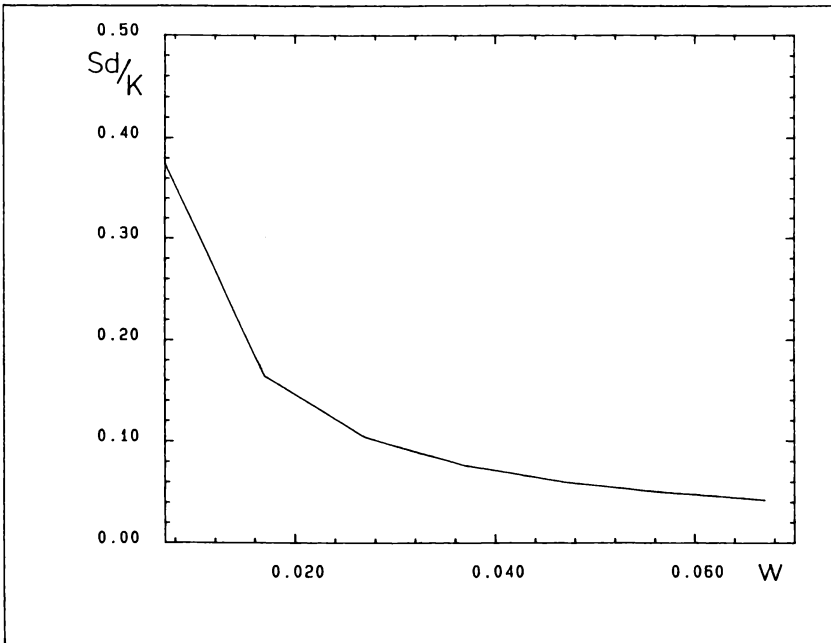


Abb. 3: Standardabweichung S_d der Schwankungen der Individuenzahl N gegen die Kreisfrequenz w des periodisch oszillierenden Umwelteinflusses $f(t)$ der Stärke $S = 0.004$. Modell I (Gleichung (4)) mit $r = 0,002$

3. Modell II

Anders als in Modell I (siehe Gleichung (4)), wo die Umweltschwankungen direkt auf die Geburts- oder Sterberaten der Individuen wirken, können sie sich auch indirekt über die Konkurrenz bemerkbar machen. So können die limitierenden Ressourcen, z. B. das Nahrungsangebot zeitlich fluktuieren. So kann z. B. schwankende Witterung zu Variationen in der Vegetation führen oder andere Populationen, die um die gleiche Ressource konkurrieren, können in ihrer Größe schwanken. Im logistischen Wachstum ist die Kapazität K durch diese limitierenden Ressourcen bestimmt. Dementsprechend wird in diesem Fall auch die Kapazität K hin und her fluktuieren, so daß wir

$$dN/dt = Nr[1-N/(K+f(t))] \quad (6)$$

erhalten. Wieder können wir zufällige oder periodische Schwankungen $f(t)$ untersuchen, was aber wie schon bei Modell I keinen qualitativen Unterschied macht. Auch die Abhängigkeit von der Kreisfrequenz w bei periodischen Kapazitätsschwankungen ist die gleiche, wie in Abb. 3 dargestellt.

Doch stellt sich jetzt die Abhängigkeit von der potentiellen Wachstumsrate r anders dar. Wie Abb. 4 a und 4 b zeigen, reagiert die Population mit großem r nun sehr stark auf Umweltschwankungen, die über die Kapazität K wirken. In diesem Fall bedeutet großes r auch große Standardabweichung der Populationsschwankungen, wie aus Abb. 5 zu entnehmen ist. Das heißt also, daß solche Populationen aufgrund des hohen Wertes von r zwar kleine Rückkehrzeiten T_R zeigen (siehe Gleichung (2)), also im Sinne der Elastizität sehr stabil sind, daß sie aber große Standardabweichungen der Größenschwankungen und daher im Sinne der Konstanz eine geringe Stabilität aufweisen. Hier sind also die beiden Stabilitätseigenschaften gegensinnig miteinander verknüpft, wie auch Tab. 1 verdeutlicht.

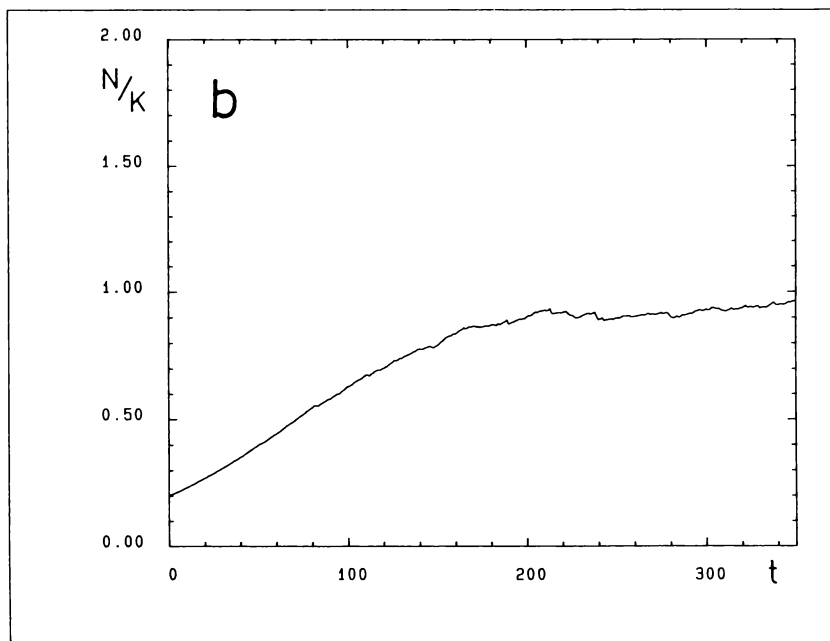
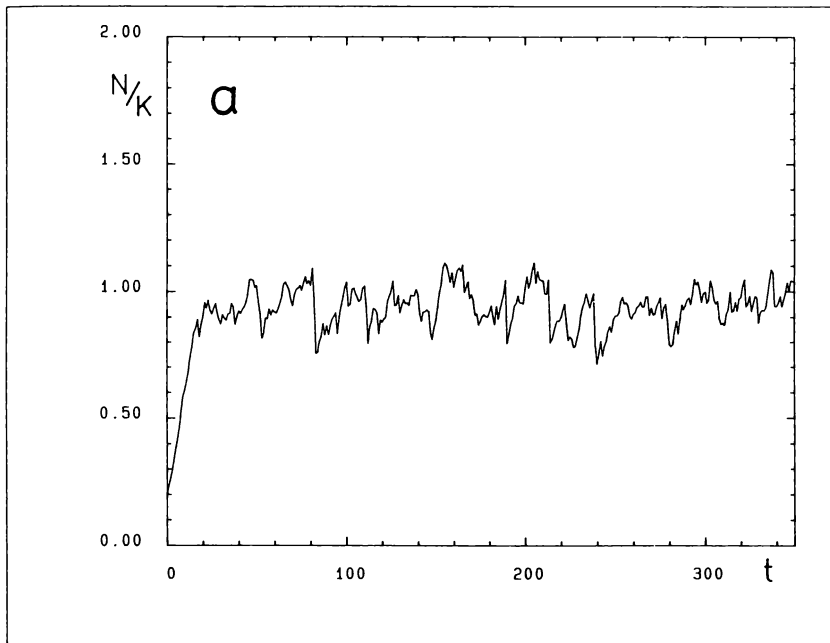


Abb. 4: Individuenzahl N (in Einheiten der Kapazität K) gegen die Zeit t . Modell II (Gleichung (6)) mit Weißem Gauß'schen Rauschen der Stärke $S = 0,2 K$ für $f(t)$
 a) für große Wachstumsrate $r = 0,2$
 b) für kleine Wachstumsrate $r = 0,02$

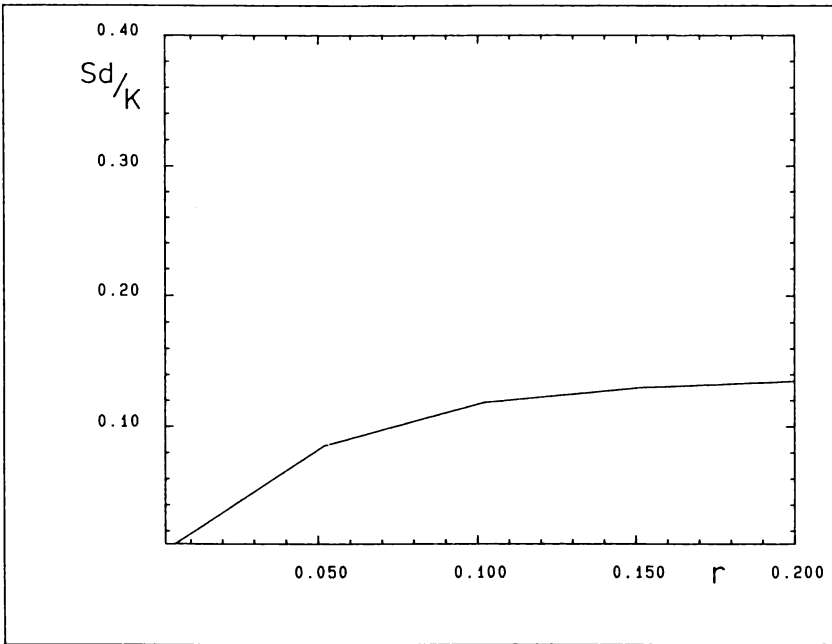


Abb. 5: Standardabweichung Sd der Schwankungen der Individuenzahl N (s. Abb. 4) gegen die potentielle Wachstumsrate r . Modell II (Gleichung (6)) mit Weißem Gauß'schen Rauschen der Stärke $S = 0,2 K$ für $f(t)$

Tab. 1: Stabilitätseigenschaften von Modell I (siehe Gleichung (4), z. B. schwankende Witterung) und Modell II (siehe Gleichung (6), z. B. schwankende Ressourcen). Große Wachstumsrate r bewirkt in

Modell I	Modell II
große Elastizität (kleine Rückkehrzeit)	große Elastizität (kleine Rückkehrzeit)
hohe Konstanz (kleine Standardabweichung)	geringe Konstanz (große Standardabweichung)

Dies zeigt, daß solche Aussagen, wie "Die Population ist stabil", sinnleer sind, denn in dem obigen Modell II kann eine Population nur im Sinne einer der beiden Stabilitätseigenschaften stabil sein. Anders in dem Modell I, wo beide Stabilitätstypen Hand in Hand gehen. Der Unterschied zwischen beiden Modellen besteht darin, wo die Umweltschwankungen in die Populationsdynamik eingreifen, ob direkt an den Geburts- und Sterberaten (Modell I), wie es z. B. die Witterung tut, oder indirekt (Modell II) über die Schwankungen der limitierenden Ressourcen, um die konkurriert wird.

4. Fazit

Bereits einfache Erweiterungen des simplen logistischen Modells, die die Wirkung zufälliger Umweltschwankungen berücksichtigen, genügen, um einige allgemeine Aspekte der ökologischen Stabilität aufzuzeigen. So gibt es mehrere Stabilitätseigenschaften ökologischer Systeme. In unserem Beispiel konnten wir die Elastizität und die Konstanz anführen. In anderen ökologischen

Situationen gibt es noch viel mehr solcher verschiedener Stabilitätseigenschaften. Wie in unseren Modellen die charakteristische Rückkehrzeit und die Standardabweichung der Schwankungen, so werden auch dort andere Stabilitätsmaße zur Quantifizierung dieser Stabilitätseigenschaften benutzt. Eine entscheidende Rolle spielt dabei die Art der Störungen. Stabilitätsaussagen benennen die Reaktion auf solche Störungen. In unserem Beispiel war es eine anfängliche Störung, die dann abgeschaltet wurde bzw. die fortwährenden Schwankungen der Umwelt. Verschiedene Stabilitätseigenschaften sind nicht voneinander unabhängig, sondern sie sind häufig streng miteinander verknüpft. Doch ist diese Verknüpfung nicht überall einheitlich. In unserem Beispiel war es entscheidend, wo die Störungen in die Populationsdynamik eingreift. Schließlich können zeitliche und räumliche Strukturen der Störungen wichtig sein. In unseren Modellen war die Kreisfrequenz für die Stärke der Reaktion sehr bedeutend.

Bei Aussagen zur ökologischen Stabilität ist also immer zu bedenken, auf welche ökologische Situation sie zutreffen sollen, welche Stabilitätseigenschaften gemeint sind und wie die zugehörige Störung genau zu charakterisieren ist. Nur mit derartigen Präzisierungen kann der Begriff der ökologischen Stabilität sinnvoll benutzt werden.

Literatur

- HONERKAMP, J., 1990: Stochastische Dynamische Systeme. Konzepte, numerische Methoden, Datenanalysen. VCH Verlagsges., Weinheim.
- MAY, R. M., 1973: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- MAY, R. M. (ed.), 1976: Theoretical Ecology. Blackwell, Oxford.
- WISSEL, C., 1989: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. Springer, Heidelberg, Berlin.

Adresse

Prof. Dr. Christian Wissel
Dipl. Biol. Norbert Dorndorf
Fachbereiche Biologie und Physik
Philipps-Universität Marburg
Renthof 5

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: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Dorndorf Norbert

Artikel/Article: [Stabilitätseigenschaften von Populationen unter Umweltschwankungen 833-841](#)