

## Lassen sich ökologische Instabilitäten vorhersagen?

Christian Wissel

Discontinuous jumps can occur in ecological systems when external parameters are changed. They can be explained by the existence of multiple stability. In order to predict the threshold where the jump takes place an energy function for the dynamical equation is introduced. With its help the behaviour which results from the multiple stability is easy to understand, especially the irreversibility. It is shown that the characteristic return time increases approaching the threshold. A prediction of the parameter value of the threshold can be achieved by the extrapolation of the inverse characteristic return time as function of the parameter. It is shown that a simple experiment with constant harvesting can be used to verify this forecast of the model.

*Discontinuous jumps, mathematical model, stability.*

### 1. Einführung

Ein zentrales Thema der Ökologie ist seit jeher die Frage der Stabilität. Unter diesem Begriff waren verschiedene Phänomene zusammengefaßt, und erst in jüngerer Zeit begann man, diese zu unterscheiden. So wird heute auch von Elastizität, von Regenerationsfähigkeit, von Sensitivität und von Absorptionsfähigkeit gegenüber Störungen gesprochen (HOLLING 1973, WESTMAN 1978). In jüngster Zeit hat das Phänomen der 'multiplen Stabilität' besondere Beachtung gefunden (CLARK 1974; NOY-MEIR 1975; GILPIN, CASE 1976; SOUTHWOOD, COMINS 1976; JONES 1977; MAY 1977a; PETERMAN 1977; LUDWIG et al. 1978; PETERMAN et al. 1978). Neben einer Reihe von theoretischen Arbeiten gibt es etliche empirische Befunde, so daß SUTHERLAND schon 1974 in seinem Übersichtsartikel zu dem Schluß kam, daß multiple stabile Punkte eine unbestreitbare Realität in Ökosystemen sind.

Die vorliegende Arbeit soll sich mit einer Konsequenz der multiplen Stabilität befassen: Es treten Schwellen (im Englischen: thresholds) auf, bei denen Systeme instabil werden und sprunghaft in neue Gleichgewichte geraten (MAY 1977a, JONES 1977). Diese Instabilitäten sind von großer Bedeutung für die Ökologie, so daß es notwendig ist, nach Möglichkeiten ihrer Vorhersage zu forschen. Diese Fragestellung soll hier mit Hilfe mathematischer Modelle behandelt werden.

Im ersten Abschnitt werden die Instabilitäten eingeführt und Beispiele gegeben. Dann wird der Zusammenhang mit der multiplen Stabilität am Beispiel der vom Tannentriebwickler ("spruce budworm") befallenen borealen Nadelwälder Nordamerikas aufgezeigt (LUDWIG et al. 1978; CLARK et al. 1978; CLARK u. HOLLING 1979). Dieses Ökosystem ist eines der bestuntersuchten, sowohl was empirische als auch theoretische, mathematische Methoden betrifft. Für die Frage der multiplen Stabilität hat es besondere Bedeutung erlangt. Die allgemeine Fragestellung der Vorhersagbarkeit von solchen Instabilitäten wird dann mit einem einfachen, mathematischen Modell angegangen, um so Verständnis und Gefühl für die Problematik zu entwickeln. Dieses Vorgehen soll durch Bezug auf CLARK et al. (1978, 1979) gestützt werden: Für jenes berühmte Spruce budworm-System wurde ein sehr realistisches und detailliertes, daher auch sehr komplexes Computer-Modell entwickelt. Die Leute, die Jahre auf dieses Simulationsmodell verwandt hatten, und zwar mit sehr gutem Erfolg, kamen schließlich zu dem Schluß, daß komplexe Computer-Modelle ungeeignet sind, Verständnis für die Vorgänge zu entwickeln. Dazu können nur einfache, konzeptionelle (HALBACH 1974) Modelle dienen. Ein solches Modell soll für die hier aufgegriffene Fragestellung vorgestellt werden.

### 2. Instabilitäten

Das folgende aktuelle Beispiel soll zur Einführung der Instabilität und zur Verdeutlichung ihrer Bedeutung dienen: Man denke an ein Kraftwerk, das Kühlwasser in einen Fluß abläßt. Dadurch wird die Temperatur des Flusses erhöht, was unter anderem auch Einfluß auf die Abundanz der einzelnen Arten, die in dem Fluß derzeit leben, haben wird. So kann beispielsweise die Individuendichte  $N$  einer Art, wie in Abb. 1 skizziert, mit steigender Temperatur abnehmen. Normalerweise wird man eine stetige Veränderung erwarten. Die Erfahrung zeigt aber, daß Schwellen existieren können (in Abb. 1 bei  $T_1$ ), bei denen eine geringfügige Veränderung des Parameters  $T$  (Temperatur) zu einer sprunghaften Änderung der Individuendichte  $N$  führt. Wird dieser Wert gleich Null, so sagt man, der Fluß sei "umgekippt".

Es ist hier von vornherein klar, daß es dies zu verhindern gilt. Denn dieser Vorgang ist irreversibel: Eine ausgelöschte Art kann nicht ohne weiteres wieder eingebürgert werden. Deshalb ist es notwendig, jene Schwelle, d.h. den kritischen Wert  $T_1$ , vorherzusagen, ohne das Unglück des Umkippens eintreten zu lassen. Von der Möglichkeit, wie dies bewerkstelligt werden kann, soll in der vorliegenden Arbeit die Rede sein.

Es gibt eine Reihe gut untersuchter Beispiele für Systeme, die solche sprunghaften Änderungen zeigen können. Dabei können andere äußere Parameter die Rolle der Temperatur unseres Beispiels übernehmen, bei deren Änderung durch den Menschen oder die Natur selbst das System sprunghafte Änderungen zeigt. Diese können sich nicht nur bei der Individuendichte einer Art allein zeigen; vielmehr sind Sprünge in den Werten von allen Variablen zu erwarten, die zu einer quantitativen Beschreibung des Zustands eines Systems dienen können. Auch kann der Sprung statt zu niedrigeren auch zu höheren Individuendichten führen, was einer sprunghaften Massenvermehrung entspricht. Allgemein wollen wir hier unter Instabilitäten sprunghafte Änderungen bei Variation eines Parameters verstehen.

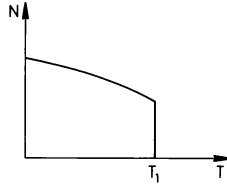


Abb. 1: Sprunghafte Änderung der Individuendichte  $N$  bei Erhöhung der Temperatur  $T$ .

Es sollen hier nur einige Beispiele angeführt werden: Man kennt das Zusammenbrechen von Fischpopulationen bei geringfügiger Erhöhung der Befischung (PETERMAN 1977, MAY 1977a), z.B. beim pazifischen Lachs. Bei Herbivore - Pflanzen-Systemen sind sprunghafte Änderungen möglich, wie das Beispiel Schaf/Weide in Australien zeigt (NOY-MEIR 1975). Bei Seuchen kennt man die plötzlichen Epidemien, wo der Zusammenhang mit unserem Problem bei der Malaria (PROUT 1978) und der Bilharziose (MAY 1977b) besonders deutlich gemacht wurde. Und schließlich sei das Spruce budworm-System (LUDWIG et al. 1978, CLARK, HOLLING 1979) angeführt, auf das im nächsten Abschnitt etwas detaillierter eingegangen wird.

### 3. Multiple Stabilität

An folgendem Beispiel soll nun gezeigt werden, wie ein sprunghaftes Verhalten aus der Existenz von multipler Stabilität erklärt werden kann. Der "Spruce budworm" ist die Raupe eines Schmetterlings aus der Familie der Wickler, *Choristoneura fumiferana* (Tannentriebwickler), die an den Koniferen der borealen Wälder Nordamerikas große Schäden anrichtet. Betrachten wir ihre Individuendichte  $N_G$ , die sich im Gleichgewicht einstellt, als Funktion des relevanten äußeren Parameters, den hier die Biomasse  $B$  der Nadeln bildet, die als Nahrung für die Larven dienen (Abb. 2). Bei niedrigem  $B$  (unterhalb  $B_1$ ) wird die Individuendichte durch Räuber, vor allem Vögel, auf niedrigem Niveau gehalten. Bei hohem  $B$  (oberhalb  $B_2$ ) können auf Grund von Sättigung diese die Population nicht mehr kontrollieren, und es stellt sich daher eine hohe Individuendichte, nur durch die Nahrung begrenzt, ein.

Im Bereich zwischen  $B_1$  und  $B_2$  tritt nun das Phänomen der "multiplen Stabilität" auf. Man versteht darunter die Eigenschaft, daß bei fest vorgegebenen Bedingungen, hier durch einen festen Wert  $B_C$  der Nadelbiomasse charakterisiert, zwei stabile Gleichgewichte existieren. Dies wird an den zwei Gleichgewichtswerten  $N_1$  und  $N_2$  deutlich. Sie sind durch einen instabilen Gleichgewichtspunkt  $N_C$  getrennt. In Abb. 2 sind auch für die restlichen Parameterwerte  $B$  zwischen  $B_1$  und  $B_2$  die Gleichgewichtswerte  $N_G$  aufgetragen. Man sieht, daß bei  $B_1$  bzw.  $B_2$  das obere bzw. untere Gleichgewicht verschwindet.

Wir können hier nicht das Zustandekommen der multiplen Stabilität erklären, denn als Aufgabe haben wir uns nicht gestellt, für dieses oder jenes System die Ursachen für die multiple Stabilität darzulegen. Vielmehr wollen wir von ihrer Existenz ausgehen und nach einer Möglichkeit suchen, die Parameterwerte, bei denen ein Sprung erfolgt, vorherzusagen.

In unserem Beispiel (Abb. 2) besitzt bei niedrigem  $B$  unterhalb  $B_1$  das System nur einen niedrigen Gleichgewichtswert  $N_G$ . Dieser nimmt langsam zu, falls  $B$  ansteigt. Die Vergrößerung der Biomasse  $B$  besorgt die Natur selbst, wenn ein junger Wald heranwächst. Liegt der  $B$ -Wert zwischen  $B_1$  und  $B_2$ , so existieren jetzt zwar zwei

Gleichgewichte, aber wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, verbleibt das System in dem Gleichgewicht mit kleinem  $N_G$ . Wird B aber nur geringfügig über  $B_2$  erhöht, so existiert nur noch das obere Gleichgewicht, in welches sich das System nun zwangsläufig begeben muß.  $N_G$  macht also eine sprunghafte Änderung, wie durch den nach oben zeigenden Pfeil in Abb. 2 angegeben. Bei weiterer Erhöhung von B würde  $N_G$  dann stetig weiter anwachsen. Aber da bei hoher Individuendichte viele Nadeln gefressen werden, nimmt in der Natur hierdurch die Biomasse B ab. Das System bleibt dabei in dem oberen Gleichgewicht, bis dieses kurz unterhalb  $B_1$  verschwindet, und das System deshalb in das verbleibende tiefere Gleichgewicht übergeht. Dort bei kleiner Individuendichte spielt der Fraß an den Nadeln kaum eine Rolle, der Wald wird sich erholen, die Biomasse der Nadeln wieder zunehmen und der gleiche Zyklus wieder von neuem beginnen. Dies alles macht die zyklisch beobachtete Massenvermehrung (bei  $B_2$ ) und den anschließenden Zusammenbruch der Population (bei  $B_1$ ) verständlich.

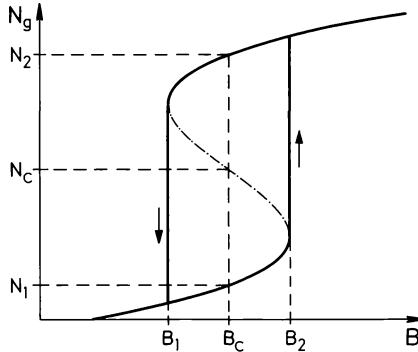


Abb. 2: Gleichgewichtswerte der Individuendichte  $N_G$  für verschiedene äußere Parameter B im Fall multipler Stabilität. Die strichpunktierte Linie bedeutet instabile Gleichgewichte. Bei den Schwellen  $B_2$  und  $B_1$  sprunghafte Änderung von  $N_G$  durch Pfeil angedeutet.

Aus diesem speziellen Beispiel wollen wir folgenden allgemeinen Schluß ziehen: Sprunghafte Änderungen lassen sich aus der multiplen Stabilität erklären. Dazu muß bei Veränderung des relevanten Parameters das Gleichgewicht verschwinden, in dem das System sich eben noch befand. Dieses geht dann in ein verbleibendes Gleichgewicht über. Dieser Vorgang ist irreversibel: Wird der Parameter wieder "zurückgestellt", so bleibt das System in dem neuen Gleichgewicht und wird erst bei weiterer Veränderung des Parameters bei einem anderen Schwellenwert in das erste Gleichgewicht zurückkehren.

#### 4. Energiefunktion G

Um nun eine Möglichkeit der Vorhersage für die Schwellenwerte ( $B_1$  und  $B_2$  in Abb. 2) zu finden, soll die sogenannte Energie- oder Potential-Funktion G eingeführt werden. Sie mag zunächst wie eine künstliche, abstrakte Konstruktion erscheinen. Man wird aber sehen, daß sie hilft, die Vorgänge bei der multiplen Stabilität auf anschauliche Weise besser zu verstehen.

Die einfachste Beschreibung der Populationsdynamik einer Art geschieht durch

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

Das heißt, die Zunahme  $dN$  der Individuenzahl pro Zeitintervall  $dt$  ist durch die vorliegende Zahl  $N$  mittels einer gewissen Funktion  $f(N)$  gegeben. Am bekanntesten sind  $f(N) = rN$ , was exponentiellem Wachstum entspricht, und  $f(N) = rN(1 - \frac{N}{K})$ , was das logistische Wachstum ergibt. Die Energie-Funktion G wird nun bis auf eine additive Konstante folgendermaßen definiert:

$$\frac{dG(N)}{dN} = - f(N) \quad [2]$$

Das heißt, die Ableitung oder auch Steigerung der Funktion G stimmt bis auf das Vorzeichen mit  $f(N)$  überein.

Es sollen nun die allgemeinen Eigenschaften der Energie-Funktion  $G$  für den Fall der multiplen Stabilität bestimmt werden. Zu diesem Zweck wird zunächst  $f(N)$  untersucht. An Punkten des Gleichgewichts muß  $\frac{dN}{dt}$  und daher auch  $f(N)$  gleich Null sein. Wie in Abb. 3 zu sehen, muß also für multiple Stabilität die Funktion  $f(N)$  bei  $N_1, N_C$  und  $N_2$  einen Nulldurchgang haben. Soll  $N_1$  ein stabiler Gleichgewichtswert sein, so muß nach einer kleinen Auslenkung, z.B. zu kleinen Werten von  $N$ , das System wieder zu  $N_1$  zurückkehren, was also eine Zunahme von  $N$  bis zu  $N_1$  hin hieße. Aus Gleichung [1] ersieht man, daß eine Zunahme von  $N$  durch positives  $f(N)$  bewirkt wird. Also muß  $f(N)$  für Werte kleiner als  $N_1$  positiv sein, wie in Abb. 3 skizziert. Die Bewegungsrichtung nach Auslenkung aus dem Gleichgewicht ist durch einen Pfeil gekennzeichnet. Ganz entsprechend muß nach einer Auslenkung zu größeren Werten von  $N$  dieses wieder abnehmen, also  $f(N)$  dort negativ sein. Gleiches gilt für den stabilen Wert  $N_2$ . Eine Funktion  $f(N)$  mit diesen Eigenschaften muß dann wie in Abb. 3 beim Wert  $N_C$  durch Null gehen. Aus den durch die Pfeile angezeigten Bewegungsrichtungen wird sofort deutlich, daß  $N_C$  zu einem instabilen Gleichgewicht gehört. Wir wollen uns hier auf diese allgemeinen Eigenschaften von  $f(N)$ , die sich aus der multiplen Stabilität zwingend ergeben, beschränken, da ein generelles Modell erstellt werden soll.

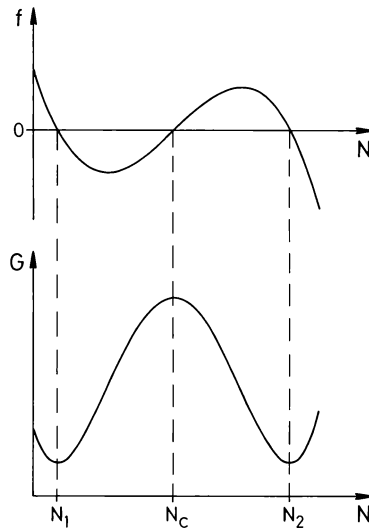


Abb. 3: Prinzipielle Form der Wachstumsfunktion  $f(N)$  und der Energiefunktion  $G(N)$ . Bei  $N_1$  und  $N_2$  stabiles, bei  $N_C$  instabiles Gleichgewicht.

Die entsprechenden allgemeinen Eigenschaften der Energie-Funktion  $G$  ergeben sich jetzt aus Gleichung [2]. Für  $f(N) = 0$  verschwindet die Steigung von  $G(N)$ . Dieses hat also bei  $N_1, N_C, N_2$  Extremwerte. Für  $N < N_1$  ist  $f(N)$  positiv, und auf Grund von Gleichung [2] deshalb die Steigung von  $G$  negativ. Daher hat  $G(N)$  bei  $N_1$  ein Minimum. Analog ergibt sich der gesamte Verlauf der Energie-Funktion  $G(N)$  wie in Abb. 3 dargestellt.

Was veranschaulicht nun die Energie-Funktion  $G(N)$  für das Verständnis? Aus den Pfeilen für die Bewegungsrichtung entnimmt man, daß  $G(N)$  wie ein "Gebirge" interpretiert werden kann. "Ein Gegenstand gleitet zu Tal" in den Richtungen, wie in Abb. 3 angegeben. Aus den Gleichungen [1] und [2] entnimmt man, daß die Bewegung um so schneller ist, je größer der Betrag von  $f(N)$  und daher auch die Steigung von  $G(N)$  ist. Je steiler also die "Talflanken" von  $G(N)$  sind, um so schneller ist die Bewegung.

Diese bildliche Interpretation der Energie-Funktion  $G(N)$  läßt die Vorgänge in Abb. 2 einfach verstehen. Dazu sei darauf hingewiesen, daß die meisten Werte von  $N$  in Abb. 3 nur vorübergehend angenommen werden können und daß das System nur bei den Werten  $N_1, N_C$  und  $N_2$  verharret. In Abb. 2 sind nur diese Gleichgewichtswerte  $N_1, N_C$  und  $N_2$  für die verschiedenen Parameterwerte  $B$  aufgetragen. Für  $B_1 < B < B_2$  haben wir multiple Stabilität, was zu der allgemeinen Gestalt von

$G(N)$  in Abb. 3 führte. Sie ist in Abb. 4 für den Parameterwert  $B_C$  noch einmal dargestellt. Bei Annäherung von  $B$  an  $B_2$  entnimmt man aus Abb. 2, daß  $N_C$  und  $N_1$  sich annähern und daß oberhalb von  $B_2$  nur noch ein Gleichgewicht bei großem  $N$  besteht. Entsprechend muß sich die Energiefunktion bei Erhöhung von  $B$  (in Abb. 4 obere Kurven) verhalten. Das Maximum bei  $N_C$  und das Minimum bei  $N_1$  müssen sich annähern und beim Parameterwert  $B_2$  zu einem Sattelpunkt verschmelzen, so daß für  $B > B_2$  die Energie-Funktion  $G(N)$  nur noch ein Minimum bei einem großen Wert von  $N$  hat. In Abb. 4 ist die Energie-Funktion  $G(N)$  für die verschiedenen Parameterwerte von  $B$  dargestellt. Mit ihrer Hilfe läßt sich jetzt, wie oben erwähnt, jenes irreversible Verhalten des Spruce-budworm-Zyklus in Abb. 2 besser verstehen.

Das System befindet sich bei kleinen Werten von  $B$  in einem Gleichgewicht mit kleinem Wert von  $N$ . Bei Erhöhung von  $B$  über  $B_1$  hinaus ist zwar ein neues Gleichgewicht bei größeren Werten möglich, aber das System verbleibt in dem ersten, denn es kann, wie man aus obiger Interpretation für  $G$  schließt, aus einem "Tal" nicht von selbst heraus. Erst beim Parameterwert  $B_2$  wird das System in das neue Gleichgewicht "ausgekippt". Bei abnehmendem  $B$  bleibt es dort, bis es beim Parameterwert  $B_1$  ins erste Gleichgewicht "zurückgekippt" wird.

### 5. Vorhersage der Schwelle

Aus der vorhergehenden Diskussion von  $G(N)$  entnimmt man, daß die sprunghafte Änderung des Gleichgewichts beim Parameterwert  $B_2$  durch das "Auskippen" bewirkt wird. Dieses ergibt sich aus dem Verschwinden des ersten Minimums. Das für  $B < B_2$  existierende Minimum muß deshalb bei Annäherung von  $B$  an  $B_2$  immer flacher werden, wie aus Abb. 4 zu entnehmen ist. Diese Eigenschaft gestattet nun die gewünschte Vorhersage des Schwellenwertes  $B_2$ .

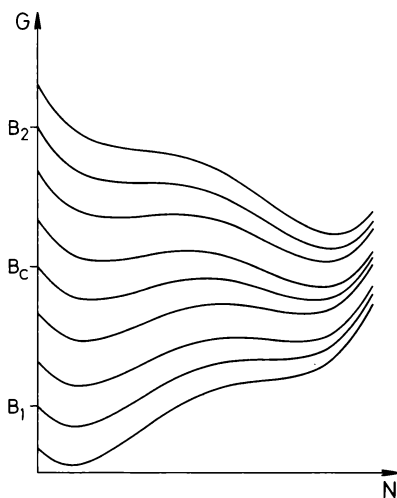


Abb. 4: Energiefunktion  $G(N)$  für verschiedene Parameter  $B$ .  
Zwischen  $B_1$  und  $B_2$  zwei stabile Gleichgewichte ( $B$  nach oben zunehmend).

Dazu denken wir uns das System aus seinem Gleichgewicht ausgelenkt. Das System wird in dieses zurückkehren und zwar, um so schneller, je steiler die Flanken des Minimums der Energie-Funktion  $G(N)$  sind, wie man aus obigen Überlegungen weiß. Bei Annäherung des Parameterwertes  $B$  an  $B_2$  wird also mit flacher werdendem Minimum die charakteristische Zeit für die Rückkehr ins Gleichgewicht immer größer werden.

Dieses Verhalten läßt sich auch quantifizieren: Der zeitliche Verlauf der Individuendichte  $N$  hängt nach der Auslenkung zunächst von den Details der Wachstumsfunktion  $f(N)$  ab und kann daher aus einem so allgemeinen Modell wie diesem nicht bestimmt werden. Hat sich aber das System dem Gleichgewicht weit genug genähert, so kann für den Rest das Minimum von  $G(N)$  durch eine Parabel beliebig gut ange-

nähert werden. Dies hat, wie im Anhang dargestellt, die Konsequenz, daß die Abweichung der Individuendichte vom Gleichgewichtswert  $N_1$  sich folgendermaßen verhält:

$$N - N_1 = A \text{ Exp } (-t/T) \quad [3]$$

Hier ist A durch die Anfangsauslenkung zum Zeitpunkt  $t = 0$  bestimmt. Für die charakteristische Rückkehrzeit T ergibt sich:

$$1/T = \sqrt{B_2 - B} \quad [4]$$

Da ein allgemeines Modell erstellt werden sollte, ist der Fall eines Ökosystems mit mehreren Arten von Interesse. Analog zu Gleichung [1] wird hier die zeitliche Änderung der verschiedenen Individuenzahlen  $N_i$  beschrieben durch:

$$\frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, N_2, \dots, B) \quad i = 1, 2, 3, \dots \quad [5]$$

Hier hängen die verschiedenen Wachstumsfunktionen  $f_i$  im Prinzip von allen Individuenzahlen  $N_i$  ab und natürlich von vorgegebenen äußeren Parametern. Aus Gründen der Einfachheit der Darstellung soll nur ein Parameter B berücksichtigt werden. Es ist im Rahmen dieser Publikation nicht möglich, die Rechnungen analog zum Anhang für Gleichung [5] darzustellen. Diese können aus einer anderen Arbeit entnommen werden, wo auch der Fall mehrerer äußerer Parameter berücksichtigt ist.

Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Gleichung [5] genau die gleiche Form hat, wenn man mehrere Arten zu einem Kompartiment zusammenfaßt und  $N_i$  dann als entsprechende Individuenzahl oder Biomasse dieses Kompartiments auffaßt. Teilt man eine Art in mehrere Altersklassen ein, so kann  $N_i$  als die Individuenzahl dieser Klasse interpretiert werden. In diesen, wie auch in vielen anderen Fällen erhält man Gleichungen vom Typ [5], was deren Allgemeingültigkeit zeigt. Auf Erweiterungen wird im nächsten Abschnitt kurz eingegangen.

Analog zu obigen Überlegungen soll auch bei Gleichung [5] angenommen werden, daß ein Gleichgewicht bei Werten  $N_{i,1}$  für die  $N_i$  besteht, welches bei Annäherung des Parameters B an einen Schwellenwert  $B_2$  verschwindet. Wie oben dargelegt, kann dies hier nicht für einzelne Modelle hergeleitet werden. Vielmehr soll eine Vorhersage von  $B_2$  gemacht werden. Für die Abweichungen der  $N_i$  vom Gleichgewichtswert  $N_{i,1}$  erhält man im Laufe der Zeit einen exponentiellen Abfall ( $\omega = 0$ ) oder gedämpfte Schwingungen:

$$N_i - N_{i,1} = A_i \text{ Exp}(-t/T) \cdot \sin(\omega t) + \text{Rest} \quad [6]$$

Der Rest enthält Glieder, die schnell im Vergleich zum ersten Term verschwinden. Für die charakteristische Rückkehrzeit T ergibt sich für  $\omega = 0$ :

$$1/T = C \sqrt{|B_2 - B|} \quad [7]$$

für  $\omega \neq 0$ :

$$1/T = C \cdot |B_2 - B| \quad [8]$$

Die Möglichkeit einer Vorhersage ergibt sich, wenn man für ein System die charakteristische Rückkehrzeit T bestimmt. Man trägt im Fall [8] die Größe  $1/T$ , im Fall [7] die Größe  $(1/T)^2$  für verschiedene Parameter-Werte  $B < B_2$  auf. Nach unserem Modell muß sich dann wie in Abb. 5 eine Gerade ergeben. Es genügt, für einige Parameterwerte unterhalb  $B_2$  die T-Werte zu bestimmen. Durch Extrapolation auf die Abszisse läßt sich dann wie in Abb. 5 der Schwellenwert  $B_2$  bestimmen, ohne mit dem System bis dorthin zu gehen, wo es "umkippt". Das entspricht genau der Forderung nach der Vorhersage im zweiten Abschnitt.

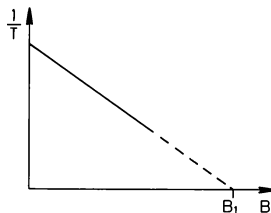


Abb. 5: Inverse charakteristische Rückkehrzeit als Funktion des äußeren Parameters B.

$B_1$  wird durch Extrapolation (gestrichelt) erhalten.

Es verbleibt als einziges die Bestimmung von T. Dies kann ganz entsprechend zu der Herleitung von Gleichung [3] geschehen. Dazu muß nur das exponentielle Einlaufen ins Gleichgewicht (siehe Gleichung [3]) bzw. bei gedämpften Schwingungen (siehe Gleichung [6]) der exponentielle Abfall der Schwingungsmaxima beobachtet werden. Bei Laborexperimenten (siehe auch nächster Abschnitt) wird man in der Regel mit Individuendichten beginnen, die vom Gleichgewichtswert verschieden sind und erst im Laufe der Zeit gegen diesen streben. Ansonsten kann man auch das System vorsichtig ein wenig aus seinem Gleichgewicht bringen und das Zurücklaufen beobachten. Sind stärkere Fluktuationen vorhanden (siehe Abschnitt 7), so wird durch diese das System ohnehin laufend aus seinem deterministischen Gleichgewicht gebracht. In diesem Falle sind Parallelversuche notwendig, um aus Mittelungsverfahren dann den exponentiellen Abfall zu bestimmen. In WISSEL et al. 1980 sind diese Verfahren erläutert. Als Zeitmuster ist hier nur das exponentielle Abklingen zu suchen.

## 6. Empirische Überprüfung

Es wäre wünschenswert, diese theoretischen Vorhersagen an einem konkreten System zu überprüfen, um so das Vertrauen in dieses Modell zu stärken oder aber auch um zu sehen, wo dieses Modell modifiziert oder verbessert werden muß. Man wird zunächst nach einem möglichst einfachen System suchen. Als solches bietet sich eine im Labor gehaltene Population des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* Pallas an. Diese kleinen Metazoen sind vergleichsweise leicht kultivierbar, und es liegen vielfältige Daten über sie vor (HALBACH 1970, HALBACH, HALBACH-KEUP 1974, HALBACH 1979); im Labor sind die Eigenschaften ihrer Populationsdynamik sehr eingehend untersucht worden.

Auf unser Modell rückblickend ist als erstes die Kenntnis der Wachstumsfunktion  $f(N)$  dieser Tiere notwendig. Generell muß das Wachstum für  $N \rightarrow 0$  verschwinden:  $f(0) = 0$ . Da sich im Experiment die Individuenzahl auf einen stabilen Wert  $K$  (Kapazität) einstellt, muß nach unseren Überlegungen in Abschnitt 4 für Abb. 3 die Wachstumsfunktion  $f(N)$  beim Gleichgewichtswert  $K$  die Abszisse mit negativer Steigung schneiden. Diese beiden Bedingungen werden am einfachsten von einer Funktion der Form wie in Abb. 6 erfüllt; auch die logistische Wachstumsfunktion  $f(N)$  (Gleichung [9]) hat beispielsweise diese Gestalt.

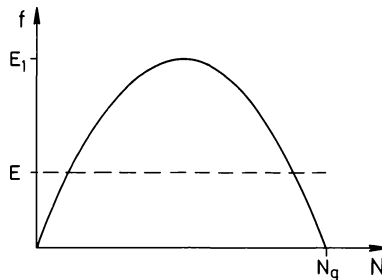


Abb. 6: Prinzipieller Verlauf der Wachstumsfunktion für Rotatorien.

E beschreibt konstante Abschöpftrate. Oberhalb der maximalen Abschöpftrate  $E_1$  bricht die Population zusammen.

Sprunghaftes Verhalten des Gleichgewichtswertes  $N_g$  der Individuenzahl kann man sehr einfach erhalten, wenn man die Rotatorienpopulation mit einer konstanten Rate  $E$  ausbeutet. Dies kann sehr leicht bewerkstelligt werden, indem bei der täglichen Erneuerung des Mediums eine konstante Zahl an Individuen entnommen wird. Für den Fall des logistischen Wachstums würde dies folgendermaßen beschrieben werden:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) - E = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - E \quad [9]$$

Den Gleichgewichtswert  $N_g$  der Individuenzahl erhält man aus  $\frac{dN}{dt} = 0$ , also für  $f(N) = E$ : Das Wachstum  $f(N)$  muß die Abschöpftrate  $E$  gerade kompensieren. Graphisch bedeutet das, daß man den Schnittpunkt der Funktion  $f(N)$  mit der Geraden  $E = \text{const}$  nehmen muß (Abb. 6).

Man sieht sofort, daß mit wachsendem  $E$  der Schnittpunkt bei immer kleineren Werten  $N_G$  liegt, so wie in Abb. 7 dargestellt. Schließlich existiert bei Werten von  $E$  größer als  $E_1$ , kein Schnittpunkt mehr. Die Abschöpftrate  $E$  übersteigt jegliches Wachstum der Population, die daher zusammenbricht. Der Gleichgewichtswert ist dann also  $N_G = 0$ . Dementsprechend macht  $N_G$  als Funktion von  $E$  bei  $E_1$  einen Sprung auf Null, wie in Abb. 7 dargestellt. Im Falle des logistischen Wachstums liegt  $E_1$  bei

$$E_1 = 1/4 \cdot r \cdot K. \quad [10]$$

Im Laborexperiment muß man also für verschiedene Abschöpfraten  $E$  die charakteristische Rückkehrzeit  $T$  bestimmen. Dies kann z.B. durch das Einlaufen ins jeweilige Gleichgewicht geschehen, wie oben beschrieben. Durch Extrapolation von  $1/T$  bestimmt man dann, wie in Abb. 5 dargestellt, den Schwellenwert  $E_1$ . (Hier ist der Parameter  $B$  die Abschöpftrate  $E$ ). Geht man mit der Abschöpftrate  $E$  bis an diesen Wert  $E_1$ , so läßt sich überprüfen, ob an dieser Stelle die Population tatsächlich zusammenbricht. Das entsprechende Experiment mit Rotatorien ist in Vorbereitung.

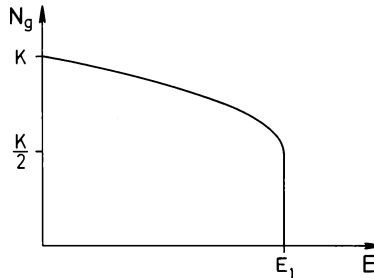


Abb. 7: Prinzipieller Verlauf der Gleichgewichtswerte  $N_G$  der Individuenzahl (hier für logistisches Wachstum) für verschiedene Abschöpfraten  $E$ .

## 7. Zusammenfassung und Ausblick

Es wurde gezeigt, daß sprunghafte Instabilitäten in Ökosystemen auftreten können und von besonderer Bedeutung sind. Sie lassen sich theoretisch aus der Existenz von multipler Stabilität erklären. Das dabei auftretende Verhalten läßt sich mit Hilfe einer sogenannten Energiefunktion anschaulich verständlich machen. Die Schwelle, an der der Sprung passiert, läßt sich durch Extrapolation der inversen, charakteristischen Zeit vorhersagen. Ein Experiment, das diese Vorhersage bestätigen sollte, wurde vorgeschlagen.

Vorab kann man sich noch einiges dazu überlegen, wie realistisch dieses Modell ist. Aus den Untersuchungen der Populationsdynamik von Rotatorien muß man mit Zeitverzögerungseffekten rechnen. Nun ist bekannt (MAY 1976), daß diese nur dann eine Rolle spielen können, falls die Verzögerungszeit von gleicher oder größerer Größenordnung wie die charakteristische Zeit für Veränderungen im System ist. In unserem Fall wäre die charakteristische Rückkehrzeit  $T$  von Bedeutung. Da diese bei Annäherung an die Schwelle beliebig anwächst, wird sie auf alle Fälle größer als die Verzögerungszeit werden. Deshalb können Verzögerungen keine Rolle spielen.

Sehr wichtig sind hingegen zufällige Fluktuationen. Ihre Wirkung läßt sich an Hand der Energiefunktion  $G(N)$  leicht abschätzen. Sie können hier wie kurze unregelmäßige "Stöße auf den gleitenden Gegenstand" angesehen werden. Wird nun wie oben bei Abb. 4 das Minimum immer flacher, so können diese "Stöße" den Gegenstand schon aus dieser "Talmulde" befördern, bevor diese ganz verschwunden ist, und zwar um so eher, je stärker die fluktuierenden Stöße sind. Je nach Stärke der Fluktuationen wird also der Sprung schon ein Stück vor der eigentlichen Schwelle passieren. Diese anschauliche Vorstellung wird durch wahrscheinlichkeitstheoretische Modelle bestätigt, die in einer weiteren Veröffentlichung dargelegt werden sollen.

Schließlich sind noch Ortsabhängigkeiten, insbesondere bei räumlicher Inhomogenität von Belang. Zwar sind diese bei den Laborexperimenten mit Rotatorien in Petri-schalen zu vernachlässigen, doch können sie im allgemeinen großen Einfluß auf das Geschehen haben. Diese schwierige Fragestellung muß weitergehenden Modellen vorbehalten bleiben.



## Anhang

Nach Abschnitt 5 ist die Energie-Funktion  $G(N)$  nur in der Nähe des Minimums von Bedeutung; das heißt also, die Abweichung  $x = N - N_1$  von der Stelle  $N_1$  des Minimums kann als klein angesehen und die Energie-Funktion  $G(N)$  danach entwickelt werden:

$$G(N) = \text{const} + \frac{1}{2} ax^2 + \frac{1}{3} bx^3 \quad [A1]$$

Da  $G(N)$  für  $x = 0$  ein Minimum hat, verschwindet das Glied linear in  $x$  und  $a > 0$ . Aus Gleichung [2] folgt für die Wachstumsfunktion:

$$f(N) = -ax - bx^2. \quad [A2]$$

Ist  $x$  klein, kann in [A2] das Glied  $bx^2$  wegbleiben, und da  $\frac{dN}{dt} = \frac{dx}{dt}$ , folgt aus Gleichung [1]:

$$\frac{dx}{dt} = -ax. \quad [A3]$$

Die Lösung ist bekannter Weise:

$$x = A \text{Exp}(-at). \quad [A4]$$

Neben dem Minimum bei  $x = 0$  besitzt nach [A2] die Energie-Funktion  $G(N)$  bei  $x = -\frac{a}{b}$  ein Maximum. Dieses soll nach den Überlegungen in Abschnitt 4 mit dem Minimum bei  $x = 0$  verschmelzen, was nur durch  $a \rightarrow 0$  bewirkt werden kann. Daß  $\frac{1}{T} = a$  sich wie in Gleichung [4] verhält, kann aus etwas umfangreicheren Rechnungen entnommen werden, die auch für den Fall von mehreren koexistierenden Arten in einer weiteren Arbeit veröffentlicht werden.

## Literatur

- CLARK C.W., 1974: Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 36: 7-
- CLARK C.W., JONES D.D., HOLLING C.S., 1978: Patches, movements and population dynamics in ecological systems: A terrestrial perspective. In: (Ed. STEEL J.S.) Spatial pattern in plankton communities. New York (Plenum).
- CLARK C.W., HOLLING C.S., 1979: Process models, equilibrium structures and population dynamics: On the formulation and testing of realistic theory in ecology. Fortschr. Zool. 25: 29-
- CLARK C.W., JONES, D.D., HOLLING C.S., 1979: Lessons for ecological policy design: A case study of ecosystem management. Ecol. Modelling 7: 1-
- GILPIN M.E., CASE, T.J., 1976: Multiple domains of attraction in competition communities. Nature 261: 40-
- HALBACH U., 1970: Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik des planktischen Rädertieres *Brachionus calyciflorus* Pallas. Oecologia 4: 176-
- HALBACH U., 1974: Modelle in der Biologie. Naturw. Rundsch. 27: 293-305.
- HALBACH U., HALBACH-KEUP G., 1974: Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. Arch. Hydrobiol. 73: 273-
- HALBACH U., 1979: Introductory remarks: Strategies in population research exemplified by rotifer population dynamics. Fortschr. Zool. 25: 1-
- HOLLING C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 1-
- JONES D.D., 1977: Catastrophe theory applied to ecological systems. Simulation 29: 1-
- LUDWIG D., JONES D.D., HOLLING C.S., 1978: Quantitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest. J. Anim. Ecol. 47: 315-
- MAY R.M., 1976: Models for single populations. In: (Ed. MAY R.M.) Theoretical ecology: 4-25. Oxford [Blackwell].
- MAY R.M., 1977a: Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature 269: 471-
- MAY R.M., 1977b: Togetherness among schistosomes: Its effects on the dynamics of the infection. Math. Biosc. 35: 301-
- NOY-MEIR I., 1975: Stability of grazing systems: An application of predator-prey graphs. J. Ecol. 63: 459-481.
- PETERMAN M., 1977: A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited Salmonid populations. J. Fish. Res. Bd. Can. 34: 1130-

- PETERMAN R.M., CLARK W.C., HOLLING C.S., 1978: The dynamics of resilience: Shifting stability domains in fish and insect systems. In:(Ed. ANDERSON R.M., TURNER B.D., TAYLOR L.R.) Population dynamics. Oxford (Blackwell).
- PROUT T., 1978: The joint effects of the release of sterile males and immigration of fertilized females in a density regulated population. Theor. Pop. Biol. 13: 40-
- SOUTHWOOD T.R.E., COMINS H.N., 1976: A synoptic population model. J. Anim. Ecol. 45: 949-
- SUTHERLAND J.P., 1974: Multiple stable points in natural communities. Amer. Nat. 108: 859-
- WESTMAN W.E., 1978: Measuring the inertia and resilience of ecosystems. BioScience 28: 705-
- WISSEL C., BEUTER K., HALBACH U., 1980: Analyse der Populationsdynamik von Rotatorien mittels Korrelationsfunktionen. Verh. Ges. Ökol. 8: 271-279.

Adresse:

Prof. Dr. Christian Wissel  
Fachbereich Physik  
Universität Marburg  
Renthof 6  
D-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: 1981

Band/Volume: [9\\_1981](#)

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

Artikel/Article: [Lassen sich ökologische Instabilitäten vorhersagen? 143-152](#)