



Christian Wissel

Theoretische Ökologie

Eine Einführung

Mit 89 Abbildungen

Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
London Paris Tokyo Hong Kong

Professor Dr. Christian Wissel
Fachbereiche Biologie und Physik
Philipps-Universität Marburg
Renthof 6, D-3550 Marburg

ISBN-13: 978-3-540-50848-9

e-ISBN-13: 978-3-642-74535-5

DOI: 10.1007/978-3-642-74535-5

CIP-Titelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Wissel, Christian:

Theoretische Ökologie: Eine Einführung/Christian Wissel. —

Berlin; Heidelberg; New York; London; Paris; Tokyo: Springer, 1989

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der Fassung vom 24. Juni 1985 zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1989

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Buche berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

2131/3020-543210 — Gedruckt auf säurefreiem Papier

Vorwort

Dieses Buch ist als Einführung in die Theoretische Ökologie gedacht. Den Begriff „ökologisches Modell“ habe ich im Titel absichtlich vermieden, denn hierzu zählen ganz verschiedene Methoden der mathematischen Beschreibung von ökologischen Vorgängen. Ziel einer Theorie ist es, ein Verständnis für die Vorgänge und funktionellen Zusammenhänge eines Fachgebietes zu erlangen. Dies kann natürlich auch ohne Mathematik durch Denken in verbalen Kategorien geschehen. Jeder Naturwissenschaftler ist angehalten, über das, was er im Experiment oder in der freien Natur gefunden hat, nachzudenken. Dies sind bereits die ersten Ansätze zu einer Theorie. Eine mathematische Theorie ist nur nichts weiter, als eine Fortsetzung dieses Denkens in einer anderen Sprache — der Sprache der Mathematik. Dabei muß immer das ökologische Problem im Vordergrund stehen. Die Mathematik ist nur ein mögliches Hilfsmittel, um ein besseres Verständnis für die ökologischen Vorgänge zu bekommen.

Anders als in der Theoretischen Physik sind in der Ökologie kaum allgemeingültige Prinzipien und Gesetze gefunden worden, aus denen man die Lösung eines speziellen Problems deduzieren kann. Eine Ursache hierfür mag neben der Komplexität von Ökosystemen auch die Schwierigkeit sein, Modelle und Theorien der Ökologie durch gezielte Experimente in der freien Natur zu überprüfen. Das Fehlen einer allgemein anerkannten Theorie hat zur Folge, daß die Auswahl der induktiv aufgestellten Modelle subjektiv sein muß. So wird mancher Leser einzelnen Darstellungen dieses Buches nicht zustimmen. Es gibt recht verschiedene Methoden des Modellierens. Mitunter ist nicht einmal klar, mit welcher Fragestellung man an die Objekte herangehen soll. Deshalb müssen ökologische Modelle immer von dem Typ „wenn-dann“ sein. Der Anstrich der mathematischen Exaktheit bei einem Modell darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß die biologisch zu begründenden Modellannahmen durchaus kontrovers sein können. Durch sorgfältiges Konstruieren und Interpretieren der Modelle versucht man, etwas über die reale Welt zu lernen. Gütekriterium eines Modells ist immer die Überprüfung am Experiment oder an Felddaten. Dort, wo dies nicht möglich ist, müssen Modelle als Denkhilfen angesehen werden, um Hypothesen auf ihre logische Konsistenz zu überprüfen und um die logischen Konsequenzen dessen, was man für wahr hält, zu ergründen.

Bei ökologischen Modellen wiederholt sich immer wieder der gleiche Vorgang: Ein ökologisches Problem muß mathematisch in einem Modell gefaßt, die mathematischen Gleichungen gelöst und das mathematische Ergebnis ökologisch interpretiert werden. Ein Schwerpunkt dieses Buches soll auf der Darstellung des

Modellierungsvorgangs mit seinen biologischen Annahmen und Idealisierungen liegen. Mathematische Lösungstechniken werden entweder gar nicht oder in einigen Fällen im Anhang dargestellt. Sie sind ausführlich in Lehrbüchern oder in der zitierten Literatur zu finden. Wo möglich, wird an ihrer Stelle mit graphischen Methoden gearbeitet, um die Anschauung zu unterstützen. Antworten auf die ökologischen Fragen, die am Anfang eines Modells stehen, lassen sich nur durch Umsetzung der mathematischen Ergebnisse in biologische Aussagen erhalten. Ein weiterer Schwerpunkt wird also die kritische Überprüfung der Ergebnisse aus ökologischer Sicht sein. Ich hoffe, daß auf diese Weise der biologische Gehalt von mathematischen Modellen deutlicher wird. Die Trennung in eine theoretische und experimentelle Ökologie ist bei der Größe und Komplexität dieser Teilgebiete unumgänglich. Wünschenswert wäre es aber, die vorhandenen Sprachbarrieren zwischen diesen Disziplinen abzubauen. Vielleicht kann das Buch ein wenig dazu beitragen.

Jedem Paragraphen dieses Buches habe ich eine kurze Zusammenfassung und Hinweise auf weiterführende Literatur angefügt. Leider gestattet es der Umfang dieses Buches nicht, auf relevante, empirische Daten einzugehen, welche zur Überprüfung der theoretischen Ergebnisse dienen könnten. Aus der Fülle der entsprechenden Literatur habe ich einiges am Ende der jeweiligen Paragraphen zitiert. Dort sind auch einige umfassende Monographien aufgeführt. Wichtige Begriffe und Aussagen der einzelnen Abschnitte sind gesperrt gedruckt.

Dem Leser, der eine kürzere Einführung in die Theoretische Ökologie mit möglichst wenig Mathematik vorzieht, seien als Kurzfassung die Abschnitte 2.1; 2.1.1–2.2.3; 2.3.1; 3.1.1; 3.1.2; 3.1.4; 3.2.1–3.2.3; 3.3.2; 4.1.1; 5.1; 7.1; 7.3 und 7.4 empfohlen. Für die Abschnitte 3.1.3 und 4.2 benötigt man etwas mehr an Abstraktionsvermögen und mathematischem Verständnis. Die mathematischen Ansprüche der Rechnungen im Anhang sind recht unterschiedlich je nach Anforderung durch die Modelle. Auf ergänzende mathematische Literatur ist am Ende des Anhangs hingewiesen.

Für die Durchsicht des Manuskripts danke ich den Herren V. Grimm, A. Huth, F. Jeltsch, T. Stephan und T. Wiegand. Die konstruktive Kritik der Herren V. Grimm und A. Huth hat sehr zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen. Die numerischen Rechnungen im Abschnitt 4.2.5 stammen von S. Stöcker, im Abschnitt 6.1.2 von H. Brier und im Abschnitt 7.3 von B. Maier. Mein Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. H. Remmert, der den Anstoß gab, dieses Buch zu schreiben. Nicht zuletzt möchte ich meiner Frau danken, die auf meine erhöhte Arbeitsbelastung beim Verfassen dieses Buches verständnisvoll Rücksicht genommen hat.

Marburg, im Mai 1989

C. Wissel

Inhaltsverzeichnis

1 Mathematische Modelle	1
1.1 Klassifizierung der Modelle	2
2 Dynamik einzelner Populationen	8
2.1 Beschreibung von Populationen	8
2.1.1 Grundlagen der Beschreibung	8
2.1.2 Beschreibung der Dynamiken von Populationen mit nicht überlappenden Generationen	10
2.1.3 Beschreibung der Dynamik von Populationen mit überlappenden Generationen	11
2.2 Dichteabhängige Regulation	14
2.2.1 Exponentielles Wachstum	14
2.2.2 Dichteabhängige Regulation	17
2.2.3 Stabile und instabile Gleichgewichte (Zeit kontinuierlich)	20
2.2.4 Abschätzung der Wirkung zufälliger Einflüsse	25
2.2.5 Stabilität bei zeitdiskreter Beschreibung	28
2.3 Biologische Begründung der Regulationsmechanismen	34
2.3.1 Intraspezifische Konkurrenz	34
2.3.2 Zeitverzögerung der Regulation	45
2.3.3 Demographische Beschreibung von Altersstrukturen	49
3 Wechselwirkende Arten	62
3.1 Interspezifische Konkurrenz	63
3.1.1 Dynamik zweier konkurrierender Populationen	63
3.1.2 Ökologische Nischen	72
3.1.3 Grenzen der Ähnlichkeit	75
3.1.4 Welche Art überlebt?	79
3.2 Räuber	81
3.2.1 Einfache Räuber-Beute-Dynamiken	82
3.2.2 Generelle Räuber-Beute-Modelle	88
3.2.3 Funktionelle Reaktion	93
3.3 Einfache Nahrungsnetze	98
3.3.1 Koexistenz vermittelt durch Räuber	98
3.3.2 „Katastrophen“	103
3.3.3 Periodische Massenvermehrung	110
4 Zeitliche Variabilität der Umwelt	113
4.1 Deterministisch fluktuierende Einflüsse	113
4.1.1 Einzelne Populationen	113

4.1.2	Koexistenz zeitlich variierender Populationen	117
4.1.3	Koexistenz in zeitlich variierender Umwelt.	120
4.2	Zufallsprozesse (Stochastik)	122
4.2.1	Wahrscheinlichkeit	123
4.2.2	Zufällige Umwelteinflüsse	129
4.2.3	Fokker-Planck-(Kolmogorow)-Gleichung	133
4.2.4	Demographische Stochastik	138
4.2.5	Auslöschung	141
4.2.6	Metastabilität.	150
5	Räumliche Heterogenität	156
5.1	Wirt-Parasitoid	156
5.2	Interspezifische Konkurrenz	162
5.3	Extinktion und Immigration.	166
5.4	Zufallsgerichtete Ausbreitung	172
6	Anpassung	178
6.1	Optimaler Nahrungserwerb	180
6.1.1	Maximierung des Energiegewinns.	180
6.1.2	Minimierung des Risikos	188
6.2	Optimale Reproduktion.	194
6.2.1	Maximale Reproduktion	194
6.2.2	Evolutionär stabile Strategie	199
7	Artengemeinschaften und Ökosysteme	202
7.1	Verallgemeinerungen von Modellen mit wenigen Arten	203
7.2	Komplexität und Stabilität	206
7.3	Inseltheorie	217
7.4	Ausblick	230
Anhang	232
A1	Exponentialfunktion und natürlicher Logarithmus	232
A2	Differentialgleichungen	232
A3	Kurvendiskussion	237
A4	Lokale Stabilitätsanalyse	243
A4a	Einkomponentensysteme (t kontinuierlich)	243
A4b	Einkomponentensysteme (t diskret)	244
A4c	Einkomponentensysteme mit Zeitverzögerung	245
A4d	Zweikomponentensysteme	247
A4e	Mehrkomponentensysteme.	254
A4f	Ortsabhängige Komponenten	256
A5	Demographie	257
A6	Wahrscheinlichkeit	258
A7	Markov-Prozesse	264
A8	Artenzahl-Individuenzahl	271
Literaturverzeichnis	274
Sachverzeichnis	295