

Dynamische Modelle der Systemökologie

Zur Rolle der Mathematik in der Biologie

Claus Peter Ortlieb

MNU-Tagung Hamburg, März 1997

1 Vorbemerkungen: Mathematische Biologie

Galileis Metapher vom "Buch der Natur, das in der Sprache der Mathematik geschrieben" sei, beschreibt nicht eigentlich die uns umgebende Natur selbst als vielmehr den Zugang zu ihr, den die moderne Naturwissenschaft seit Galilei gewählt hat. In diesem Sinne ist auch die Biologie inzwischen modern geworden. Jedenfalls scheinen die Zeiten vorbei zu sein, in denen man solchen Schülerinnen und Schülern, die an Natur und Naturwissenschaft interessiert sind, aber von Mathematik nichts wissen wollen, zu einem Biologiestudium raten konnte. Dabei sind es keineswegs nur die von Chemie und Physik durchdrungenen, gewissermaßen an der „Hardware des Lebens“ ansetzenden Teile der Biologie, die einem Mathematisierungsprozeß unterworfen sind, sondern auch so „weiche“ Bereiche wie die Ökologie, auf die ich mich im folgenden vor allem beziehen werde.

Die Mathematisierung von Lebensprozessen ist nach wie vor umstritten, und zwar in zweierlei Hinsicht: Ob sie *erfolgversprechend* sei, also zu einem besseren Verständnis von Lebensvorgängen beitragen könne, und ob es überhaupt *erlaubt* sei, Lebewesen dem mathematisch-technischen Zugriff der exakten Naturwissenschaft zu unterwerfen. Hinter dieser moralischen Kategorie steht ein ernsthaftes Problem, nämlich die Bedrohung des „Ökosystems Erde“ durch unsere Lebens- und Produktionsweise. Es scheint mir allerdings zu kurz gegriffen, es unter Absehung von allen gesellschaftlichen und ökonomischen Zusammenhängen dadurch lösen zu wollen, daß man bestimmte wissenschaftliche Methoden verbietet. Tastet man aber den gesamtgesellschaftlichen Rahmen, zu dem im übrigen auch der *Wissenschaftsbetrieb* gehört, nicht an, so bleibt nur die Frage, ob wir

mit mathematischen Modellen genauer verstehen als ohne sie, was wir den Ökosystemen antun, in die wir ohnehin eingreifen.

Biologen, die die Mathematik und den Computer für sich entdeckt haben, neigen hinsichtlich der neuen Möglichkeiten manchmal zur Euphorie, so als ginge es darum, die Erfolgsgeschichte der Physik der letzten 400 Jahre nun im eigenen Bereich nachzuvollziehen, und das in kürzester Zeit. Wie jede unkritische Haltung kann auch diese zu gravierenden Fehlern führen. Zum einen handeln Biologie und Physik von verschiedenen Dingen, deren Verschiedenheit eine einfache Kopie von Methoden unmöglich macht. So ist etwa die Isolation einzelner Elemente komplexer Ökosysteme im Labor zwar möglich, aber ob sie dann im Laborexperiment noch dieselben Reaktionsweisen zeigen wie im Freiland, darf füglich bezweifelt werden.

Zum anderen scheint eine gewisse Unklarheit darüber zu herrschen, auch unter Mathematikern und Physikern selbst, *welche* Rolle die Mathematik für die Physik eigentlich spielt. Anders als die Biologie ist die neuzeitliche Physik nie eine empirische Wissenschaft gewesen in dem Sinne, daß Beobachtungen mit „unbewaffnetem Auge“ vorgenommen und dann nur noch mathematisch codiert wurden. Man stelle sich Galilei auf dem schiefen Turm von Pisa vor, wie er Dinge verschiedenster Art hinunterwirft und feststellt, wie lange sie brauchen, um unten anzukommen. Wie hätte er da wohl auf sein Fallgesetz kommen können, demzufolge alle Dinge gleich schnell fallen? Wenn er denn jemals zu diesem Zwecke auf dem Turm gestanden hat, dann muß er *vorher* gewußt haben, welche Dinge er tunlichst mitnehmen und welche er lieber zu Hause lassen sollte, um auf sein Fallgesetz zu kommen. Vor jedem Experiment steht das *Gedankenexperiment*, ohne das kein wirkliches Experiment auch nur geplant werden kann. Und eine, wenn nicht sogar die wesentliche Aufgabe der Mathematik in den exakten Naturwissenschaften liegt genau hier, in der Durchführung von Gedankenexperimenten. Ich werde im Zusammenhang mit Ökosystem-Modellen auf diesen Gesichtspunkt zurückkommen.

Der Einsatz von Methoden der mathematischen Modellbildung ist für die Biologie vergleichsweise neu. Er wird sich, so meine persönliche, nicht repräsentative Wahrnehmung, in der nächsten Generation von Wissenschaftlern zumindest als anerkanntes Teilgebiet der Biologie durchgesetzt haben, nicht zuletzt auf Grund der Möglichkeiten, die die Computertechnologie inzwischen bietet. Über den Nutzen dieser Entwicklung ist damit noch nichts gesagt. Er wird unter anderem vom rechten - und das heißt auch: vorsichtigen, methodisch abgesicherten - Gebrauch der neuen Instrumente abhängen. Ein Blick auf die Rolle der Mathematik in den exakten Naturwissenschaften kann da hilfreich sein, nicht um sie zu kopieren, sondern um sie für ihre Eignung in der Biologie zu prüfen.

2 Modelltypen

WISSEL 1989 unterscheidet in der Einleitung seines Buches über *Theoretische Ökologie* drei verschiedene Typen von Modellen, nämlich

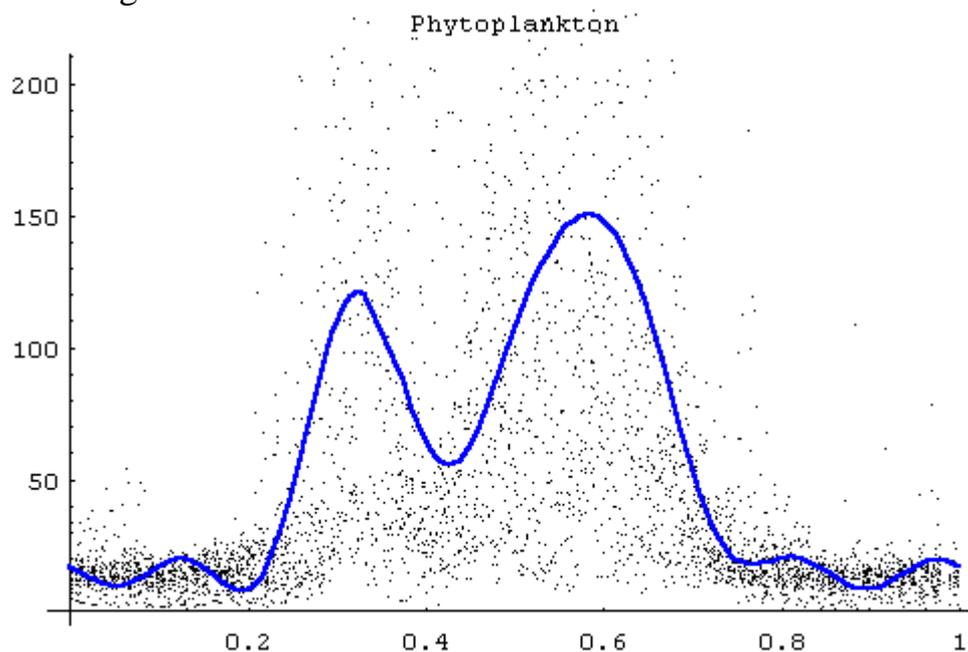
- deskriptive Modelle,
- Simulationsmodelle,
- konzeptionelle Modelle,

die sich hinsichtlich ihres Ziels und ihrer Komplexität unterscheiden. Allen diesen Modellen gemeinsam ist, das es um die zeitliche Entwicklung (Dynamik) von (Öko-)Systemen geht.

2.1 Deskriptive Modelle: Datenkompression

Das Ziel deskriptiver Modelle besteht in erster Linie darin, große Datenmengen in eine knappere Form zu bringen, ohne dabei einen Erklärungsversuch für die zugrundeliegenden Mechanismen zu machen. Hierunter fallen alle Methoden der beschreibenden Statistik, die zum klassischen Bestand aller messenden Wissenschaften und somit auch der Biologie gehören.

In der folgenden Grafik sind Meßdaten aus 15 aufeinanderfolgenden Jahren übereinandergelegt (Zählungen von Phytoplankton aus Wasserproben). Die Kurve stellt den mittleren Jahresverlauf dar. Sie wurde durch ein Datenfitting mit jahresperiodischen trigonometrischen Funktionen ermittelt.



Deskriptive Modelle sind in höchstem Maße nützlich für die Aufbereitung von Meßdaten. Sie sind aber keine mathematischen Modelle im engeren Sinne, da auf die Formulierung von Gesetzmäßigkeiten von vornherein verzichtet wird.

2.2 Simulationsmodelle: Erfassung von Komplexität

Einfache Systeme, wie sie etwa in der Mechanik behandelt werden, gibt es in der Biologie nicht. Biologische Systeme und insbesondere Ökosysteme sind von vornherein komplex. Der Anspruch, Modelle so realistisch wie möglich zu gestalten, führt deshalb dazu, in ihnen möglichst viele bekannte Details zu berücksichtigen. Dahinter steht die Vorstellung, mit wachsendem Detaillierungsgrad ein immer wirklichkeitsgetreueres *Abbild der Natur* zu erhalten.

So kann man beispielsweise versuchen - und hat es getan (s. BOSSEL / METZLER / SCHÄFER 1985) -, sämtliche verfügbaren Informationen über die vermuteten Mechanismen des Waldsterbens in einem Modell zusammenzutragen, um auf diese Weise möglichst genaue Aufschlüsse über die Effektivität von Gegenmaßnahmen zu erhalten.

Das Ziel derartiger Modelle besteht in der Regel darin, *Prognosen* zu erstellen und ein *Ökosystemmanagement* zu unterstützen. Ihr unverzichtbares Instrument ist der Computer, und im Zusammenhang mit der Verfügbarkeit dieser Technologie ist die zugehörige Modellierungs-Methode entstanden, *System Dynamics* (FORRESTER 1961a), die durch die Anwendung auf *Weltmodelle* (FORRESTER 1961b, MEADOWS 1971) bekannt geworden ist.

Es läßt sich pauschal sagen, daß Simulationsmodelle ihrem eigenen Anspruch eines „realistischen Abbildes der Natur“ nicht gerecht werden und zumindest zur Zeit auch gar nicht gerecht werden können. Die Schwierigkeit liegt in der Komplexität dieser Modelle, verbunden mit notwendigen Ungenauigkeiten in jedem ihrer Elemente, die mit der oben bereits benannten Tatsache zu tun haben, daß sich die Komponenten biologischer Systeme nicht im Labor voneinander isolieren lassen, ohne ihre Verhaltensweisen zu ändern. Nun mag der Fehler, den man dabei macht, für jedes einzelne Element durchschaubar und bekannt sein, für das komplexe Gesamtmodell ist er es damit noch lange nicht, und zwar mit wachsendem Komplexitätsgrad immer weniger. Die hohe Komplexität eines Simulationsmodells, die doch gerade den engen Realitätsbezug herstellen sollte, wird damit zu seiner eigentlichen Crux.

Simulationsmodelle lassen sich deshalb eigentlich nur in solchen Bereichen einsetzen, in denen der Vergleich mit empirischen Daten möglich ist. Aus der Übereinstimmung von Daten und Modellergebnissen aber irgendwelche Schlüsse zu ziehen, daß sich das modellierte System auch unter veränderten Rahmenbedingungen noch dem Modell gemäß verhalten wird, ist in höchstem Maße riskant. Quantitative Prognosen oder gar Managementmaßnahmen lassen sich daher aus Modellen nicht ableiten, allenfalls Tendenzen und Hinweise auf mögliche überraschende Effekte.

Solange man sich in einem methodenkritischen Umfeld bewegt, das sich der Grenzen und systematischen Fehler bewußt ist, ist gegen die Entwicklung auch hochkomplexer Simulationsmodelle wenig einzuwenden. Brisant wird diese Methode erst dadurch, daß sie sehr oft im Kontext von Problemen verwendet wird, die gesellschaftliches Handeln erfordern, und daß damit eine Ebene ins Spiel kommt, auf der nur noch die Ergebnisse zählen, aber nicht mehr die Methoden, mit denen sie zustandekamen. So blendet etwa das bekannte öffentliche Reden davon, man habe „den Computer mit Daten gefüttert“ und er habe die folgenden „Ergebnisse ausgespuckt ...“, die Frage völlig aus, *was* den Computer denn veranlaßt hat, gerade zu diesen Ergebnissen zu kommen. Politische Entscheidungen etwa auf diese Weise mit undurchschauten Rechnungen zu begründen, die eine Maschine durchgeführt hat, ist pure Ideologie.

„Viel schwerer ... wiegt für uns die Tatsache, daß komplexe Computermodelle prinzipiell ungeeignet sind, ein Verständnis für die funktionellen Zusammenhänge zu liefern“ (WISSEL 1989, S. 4). Sie ersetzen es gewissermaßen und können daher gerade auch auf theoretischer Ebene wenig zum Erkenntnisfortschritt beitragen. Am interessantesten an ihnen ist möglicherweise der Prozeß ihrer Entwicklung, der den daran Beteiligten durchaus neue Einsichten und Fragestellungen zu vermitteln vermag. Für die Außenstehenden aber sind diese Modelle oft genauso schwer zu verstehen wie „die Natur selbst“.

2.3 Konzeptionelle Modelle: Gedankenexperimente

Neue Erkenntnisse in den mathematischen Naturwissenschaften sind häufig durch die *Reduktion von Komplexität* gewonnen worden, dem Streben nach Einfachheit (vgl. BOOß-BAVNBEK / PATE 1992).

Eine der ersten Darstellungen, die diesem Prinzip folgen, findet man in Galileis Alterswerk, den *Discorsi*, die Max v. Laue im Vorwort zur Jubiläumsausgabe von 1938 als "erstes Lehrbuch der Physik" bezeichnet. Das typische Vorgehen wird etwa im Vierten Tag der *Discorsi* an der Behandlung der Wurfbewegung deutlich. Es beginnt nicht mit einer Beobachtung, sondern mit einem *Gedankenexperiment*, dessen Ergebnis als mathematischer Satz formuliert wird:

Ein gleichförmig horizontaler und gleichförmig beschleunigter Bewegung unterworfenen Körper beschreibt eine Halbparabel, der dann zunächst einmal mit geometrischen Mitteln bewiesen wird. Inwieweit *wirkliche Körper* sich so verhalten, ist eine ganz andere Frage, die erst im Anschluß diskutiert wird (Luftwiderstand).

Obwohl auf der Erde keine Situation zu beobachten ist, die den Idealbedingungen des Gedankenexperiments genügt, tritt in ihm dennoch das für die Physik Wesentliche vieler realer Wurfbewegungen zutage.

Konzeptionelle Modelle versuchen, diese in der Physik so erfolgreiche Methode für die (theoretische) Ökologie nutzbar zu machen. Dabei geht es nicht um die exakte quantitative Beschreibung realer Vorgänge, sondern um das Herausarbeiten von Grundsätzen, die in vielen Situationen qualitative Gültigkeit beanspruchen können.

Anders als Galilei, dem zum Beweis seines Gesetzes des horizontalen Wurfs nur Apollonius' Lehre von den Kegelschnitten zur Verfügung stand, kann die moderne theoretische Ökologie auf einen großen Fundus entwickelter mathematischer Techniken zurückgreifen, inzwischen auch auf solche, die erst im Zusammenhang mit biologischen Modellen entstanden sind (vgl. HOFBAUER / SIGMUND 1984, MURRAY 1989). Im Zentrum stehen dabei Methoden wie die der qualitativen Theorie dynamischer Systeme, die ohne exakte Bestimmung der Lösung eines mathematischen Problems doch einige ihrer Eigenschaften herauszuarbeiten vermögen (s. HIRSCH / SMALE 1974). Konzeptionelle Modelle enthalten (anders als Simulationsmodelle) regelhaft eine Reihe von Parametern, die für irgendwelche Zahlenwerte stehen, denen aber keine konkreten numerischen Größen von vornherein zugewiesen sind. Es geht also darum, aus qualitativen Vorgaben qualitative Schlüsse zu ziehen.

Auch wenn er für grafische Veranschaulichungen und (neuerdings) symbolische Rechnungen nützliche Dienste leisten kann, ist der Computer *nicht* das zentrale Werkzeug bei der Behandlung konzeptioneller Modelle. Er kann es schon deshalb nicht sein, weil das wichtigste Ziel dieser Art von Modellen darin besteht, ein *Verständnis* für die funktionellen Zusammenhänge in ökologischen (allgemeiner: biologischen) Systemen zu erreichen.

Konzeptionelle Modelle behandeln in der Regel einfache oder vereinfachte ökologische Beziehungen (Beispiel: Fressen und Gefressenwerden), wie sie als Komponenten in komplexeren Simulationsmodellen auftreten können. Das bessere Verständnis ihrer Komponenten mag daher auch dazu dienen, die Entwicklung von Simulationsmodellen methodisch besser abzusichern. Doch das Verhältnis zwischen diesen beiden Modelltypen ist prekär und wird es wohl bleiben, wie ein Blick auf die Mechanik lehrt: Trotz der unbestrittenen Gültigkeit der Newton'schen Gesetze in ihrem Gültigkeitsbereich bleibt es unmöglich, den Fall eines Würfels oder den Weg eines den Berg hinunterrollenden Steines vorauszusagen. Und anders als in den meisten technischen Systemen lassen sich in ökologischen Systemen „Störfaktoren“ nicht einfach ausschalten.

3 Szenarien des Zusammenbruchs

Im folgenden werden mathematische Modelle vorgestellt, die den Zusammenbruch eines Ökosystems beschreiben bzw. beschreiben sollen. Derartige Zusammenbrüche können unterschiedliche Ursachen haben, etwa die Belastung mit Schadstoffen oder das Überhandnehmen einer Art zu Lasten aller anderen und damit letztlich ihrer selbst. Die Wirkungsmechanismen, die dabei eine Rolle spielen, mögen ganz verschieden sein, dennoch haben Zusammenbrüche von Ökosystemen ein gemeinsames qualitatives Moment, nämlich die Form der Katastrophe, die nicht in einem langsamen Dahinsiechen, sondern in einer plötzlichen Zustandsänderung besteht.

Bei der Darstellung dieser Modelle geht es mir in erster Linie um die Diskussion der oben abstrakt dargestellten Modelltypen am konkreten Beispiel und nicht um einen vollständigen Katalog aller möglichen Formen des Zusammenbruchs. Ich beschränke mich auf Weidesysteme, die in ihren Wirkungsmechanismen vergleichsweise leicht nachzuvollziehen sind.

3.1 Das Kaibab-Plateau-Modell

3.1.1 Problemstellung

Das Kaibab-Plateau liegt im Norden von Arizona und umfaßt seine Fläche von ca. 727 000 acres (1 acre = 4086 m²). Bis zu Jahre 1907 lebte dort eine Herde von ungefähr 4000 Hirschen. 1907 wurde eine Abschlußprämie für Berglöwen, Wölfe und Kojoten ausgesetzt, also für alle natürlichen Feinde der Hirsche. Innerhalb von 15 bis 20 Jahren wurde der Räuberbestand rapide verringert, mehr als 8000 Räuber wurden abgeschossen. Das hatte bis 1918 eine Verzehnfachung der Hirschpopulation zur Folge. Die offensichtliche Überweidung des Gebiets brachte erste Warnungen von Experten, die jedoch folgenlos blieben. Da die Hirsche weder abgeschossen wurden noch ihren praktisch nicht mehr vorhandenen natürlichen Feinden zum Opfer fielen, erreichte die Herde 1924 eine Stärke von 100 000 Tieren.

Da jetzt nicht mehr genug Futter vorhanden war, starben in den folgenden beiden Wintern 60% der Tiere. Wegen der langfristigen Zerstörung der Ernährungsgrundlagen durch Überweidung wurde der Bestand weiter reduziert, bis er sich 1940 bei 10 000 Tieren stabilisierte, nur ungefähr halb so viel, wie theoretisch durch rechtzeitigen Abschluß von Hirschen hätte beibehalten werden können (Angaben nach GOODMAN 1974).

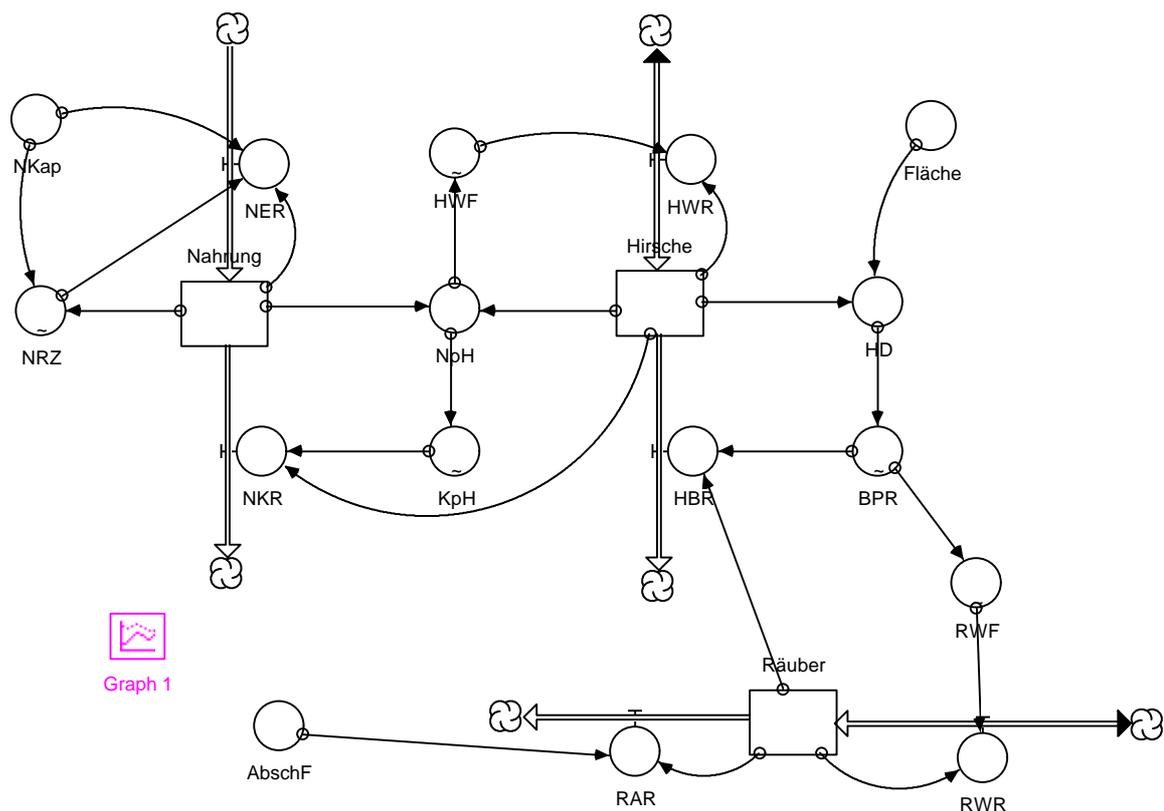
In dem Buch von GOODMAN 1974, einem Übungsbuch zur Entwicklung von System Dynamics - Modellen, folgt auf diese Beschreibung die Aufgabe, ein Modell zu erstellen, das die Beobachtungen wiedergibt.

3.1.2 Modellgrößen, Systemdiagramm, Programm, Simulationslauf

Im Anschluß an diese Problemstellung gibt der Autor eine Lösung an, die ich mit der Simulations-Software STELLA 4 nachvollzogen habe und hier kurz referiere.

Die verwendeten Variablen werden in der folgenden Tabelle, die funktionalen Abhängigkeiten der Systemvariablen voneinander im Systemdiagramm dargestellt:

Name	Bedeutung	Maßeinheit
Hirsche	Zahl der Hirsche	Hirsche
HWR	Hirschwachstumsrate	Hirsche / Jahr
HBR	Rate erbeuteter Hirsche	Hirsche / Jahr
Nahrung	Futtermenge	Futtereinheiten (FE)
NER	nachwachsende Nahrung	FE / Jahr
NKR	konsumierte Nahrung	FE / Jahr
Räuber	Zahl der natürlichen Feinde	Räuber
RWR	Räuberwachstumsrate	Räuber / Jahr
RAR	Räuberabschußrate	Räuber / Jahr
AbschF	Räuberabschußfaktor	1 / Jahr
Fläche	Fläche des Kaibabplateaus	acre
HD	Hirschdichte	Hirsche / acre
Nkap	Nahrungskapazität	FE
NPH	Nahrung pro Hirsch	FE / Hirsche
BPR	Hirsche je Räuber	Hirsche / Räuber
HWF	Hirschwachstumsfaktor	1 / Jahr
KPH	Konsum pro Hirsch	FE / (Hirsche*Jahr)
NRZ	Futterregenerationszeit	Jahr
RWF	Räuberwachstumsfaktor	1 / Jahr



Das Systemdiagramm enthält gewissermaßen die *qualitativen* Eigenschaften des Modells. In seine Formulierung gehen biologische Überlegungen ein, Vermutungen über Wirkungszusammenhänge.

Für ein lauffähiges Simulationsmodell müssen diese aber *quantitativ* gefaßt werden. Jede Variable ist als numerische Funktion derjenigen Variablen zu definieren, von denen sie laut Systemdiagramm abhängt (eingehende Pfeile), und wenn sie von keiner anderen Variablen abhängt, als numerische Konstante oder Funktion der Zeit. Manche dieser Funktionen liegen aufgrund der Definition der Variablen fest, z. B. als Summen, Produkte oder Quotienten. Bei den anderen beginnt die Unsicherheit.

Im vorliegenden Modell werden die Variablen

BPR , HWF , KPH , NRZ , RWF

durch Tabellenfunktionen definiert, das sind Wertetabellen, die linear interpoliert werden, ferner

AbschF , Fläche , Nkap

als numerische Konstanten. In einem Simulationsmodell, das prognosefähig sein soll, müssen für alle diese numerischen Werte Informationen aus Messungen vorliegen, was in der Regel nicht der Fall ist, jedenfalls nicht von vornherein. In der Tat gibt oft die Modellbildung erst Anlaß dazu, derartige Messungen durchzuführen, was für die Biologie deshalb vielleicht das Wichtigste an der Entwicklung solcher Modelle überhaupt ist.

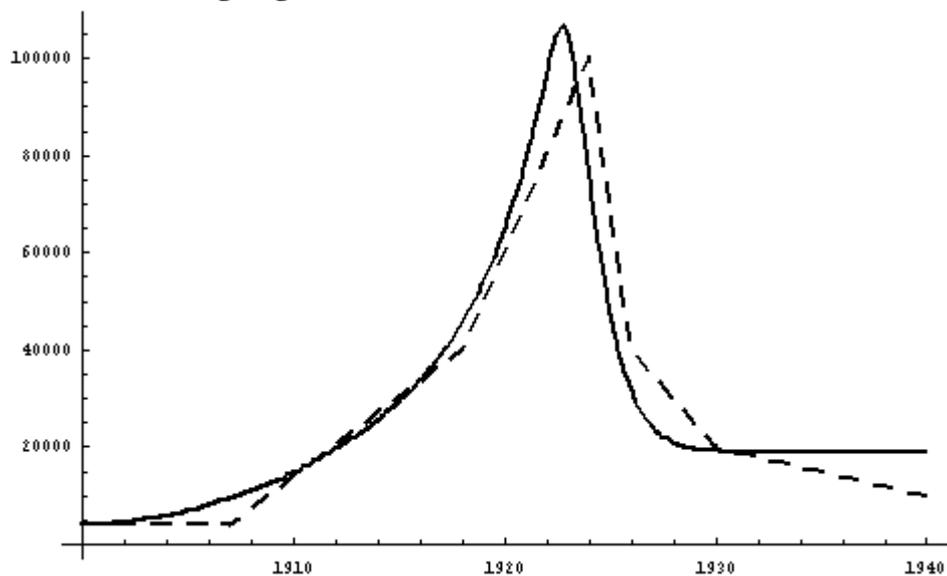
Programm des Kaibab-Plateau-Modells

```

Hirsche(t) = Hirsche(t - dt) + (HWR - HBR) * dt    INIT Hirsche = 4000
HWR = HWF*Hirsche
HBR = BPR*Räuber
Nahrung(t) = Nahrung(t - dt) + (NER - NKR) * dt    INIT Nahrung = 350000
NER = (NKap-Nahrung)/NRZ
NKR = KpH*Hirsche
Räuber(t) = Räuber(t - dt) + (RWR - RAR) * dt      INIT Räuber = 8000
RWR = RWF*Räuber
RAR = AbschF*Räuber
AbschF = 0.2
Fläche = 800000
HD = Hirsche/Fläche
NKap = 350000
NpH = Nahrung/Hirsche
BPR = GRAPH(HD)
(0.00, 0.00), (0.01, 0.2), (0.02, 1.20), (0.03, 3.20), (0.04, 5.40), (0.05, 7.60), (0.06, 8.60),
(0.07, 9.30), (0.08, 9.80), (0.09, 10.0), (0.1, 10.0)
HWF = GRAPH(NpH)
(0.25, -0.75), (0.5, -0.5), (0.75, -0.25), (1.00, 0.00), (1.25, 0.12), (1.50, 0.2), (1.75, 0.23),
(2.00, 0.24)
KpH = GRAPH(NpH)
(0.00, 0.00), (0.25, 0.25), (0.5, 0.5), (0.75, 0.75), (1.00, 1.00), (1.25, 1.12), (1.50, 1.20)
NRZ = GRAPH(Nahrung/NKap)
(0.00, 20.0), (0.25, 8.00), (0.5, 3.00), (0.75, 2.00), (1.00, 1.00)
RWF = GRAPH(BPR)
(0.00, -0.04), (0.1, 0.00), (0.2, 0.02), (0.3, 0.035), (0.4, 0.045), (0.5, 0.05), (0.6, 0.055)

```

Ausgangsdaten und Simulationslauf



Entwicklung der Hirschpopulation

Aus der Darstellung von GOODMAN 1974 geht nicht hervor, daß das von ihm dargestellte Modell in irgendeiner Weise durch Messungen abgesichert ist. Zu vermuten ist vielmehr, daß es für die *Gestalt* der verwendeten Tabellenfunktionen zwar plausible Gründe geben mag, daß aber die numerischen Werte willkürlich gegriffen sind bzw. durch Anpassung der Simulationsläufe an die Beobachtung gewonnen wurden.

Auch dieses Vorgehen ist typisch für Simulationsmodelle: Die Wahl von Parametern, über die Unsicherheit besteht, erfolgt so, daß Simulationsläufe und Beobachtungen möglichst gut übereinstimmen.

3.1.3 Quantitative und qualitative Validität

Der Simulationslauf mit den angenommenen Parameterwerten liefert eine gute Übereinstimmung der Modell-Ergebnisse mit den beobachteten Größen der Hirschpopulation. Aber was folgt daraus, welchen Erklärungswert hat das Modell?

Erhebliche Zweifel kommen auf, wenn man gewisse Parameterwerte im Rahmen der angegebenen Problemstellung variiert:

- Die im Modell angenommenen Anfangswerte

Hirsche = 4000 , Nahrung = 350000 , Räuber = 8000

scheinen willkürlich gewählt. Es handelt sich nicht um die Werte, die sich ohne Abschluß der Räuber, also mit $RAF = 0$ langfristig einstellen. Tatsächlich ergeben Simulationsläufe mit diesem Parameterwert Schwankungen der Hirschpopulation zwischen 2500 und 7500 und Werte für die Nahrung deutlich unter 350000. Woher also kommen die hier unterstellten Anfangswerte?

- Die Hirschpopulation stabilisiert sich am Ende bei etwa 19000 Tieren, fast doppelt so viel wie beobachtet. Und es gibt keine andere Anzahl, bei der die Hirschpopulation sich hätte stabilisieren können (vgl. ORTLIEB 1987). Ausgerechnet die entscheidende qualitative Anfangsaussage, daß sich durch den rechtzeitigen Abschluß von Hirschen Überweidung hätte vermieden werden und eine doppelt so große Hirschpopulation hätte beibehalten werden können, wird vom Modell also verfehlt.

Es ist klar, daß ein Modell, das die Beobachtungen qualitativ gut wiedergibt, deswegen keineswegs Simulations- und Meßergebnisse auch nur annähernd in Übereinstimmung bringen muß. Das hier dargestellte Modell zeigt, daß auch die Umkehrung nicht gilt: Ein Modell mit guten Übereinstimmungen zwischen Simulationsergebnissen und Beobachtungsdaten kann qualitativ völlig danebenliegen.

Qualitative und quantitative Validität von Modellen sind also offenbar voneinander unabhängige Eigenschaften.

3.2 Ein einfaches Weidesystem

Wir wollen versuchen, dem Zusammenbruch von Weidesystemen auf die Spur zu kommen, und betrachten, wie in Gedankenexperimenten üblich, eine fiktive, stark vereinfachte Situation. In der Einschätzung, daß der Zusammenbruch durch „Überweidung“ auf der untersten trophischen Ebene, den Pflanzen, erfolgt, und daß der Zusammenbruch der Pflanzenfresser (oben: Hirsche) nur eine Folge davon ist, halten wir die Zahl der Pflanzenfresser konstant und untersuchen, welche Wirkung die jeweilige Anzahl auf die Dynamik der Biomasse der Pflanzen hat.

Wir nennen die Pflanzenfresser im folgenden der Kürze halber „Schafe“ und bezeichnen die Pflanzen als „Weide“.

$y(t)$ bezeichne im folgenden die Biomasse der Weide.

3.2.1 Die Dynamik der Weide ohne Schafe. Logistische Gleichung

Nimmt man an, daß die Biomasse mit einer konstanten relativen Wachstumsrate $a > 0$ wächst, so erhält man die Differentialgleichung

$$\dot{y} = ay$$

für die Ableitung \dot{y} der Biomasse y nach der Zeit, die zu einem exponentiellen Wachstum führen würde. Mit wachsender Biomasse behindern sich aber die Pflanzen gegenseitig, und es wird angenommen, daß die relative Wachstumsrate mit y linear fällt:

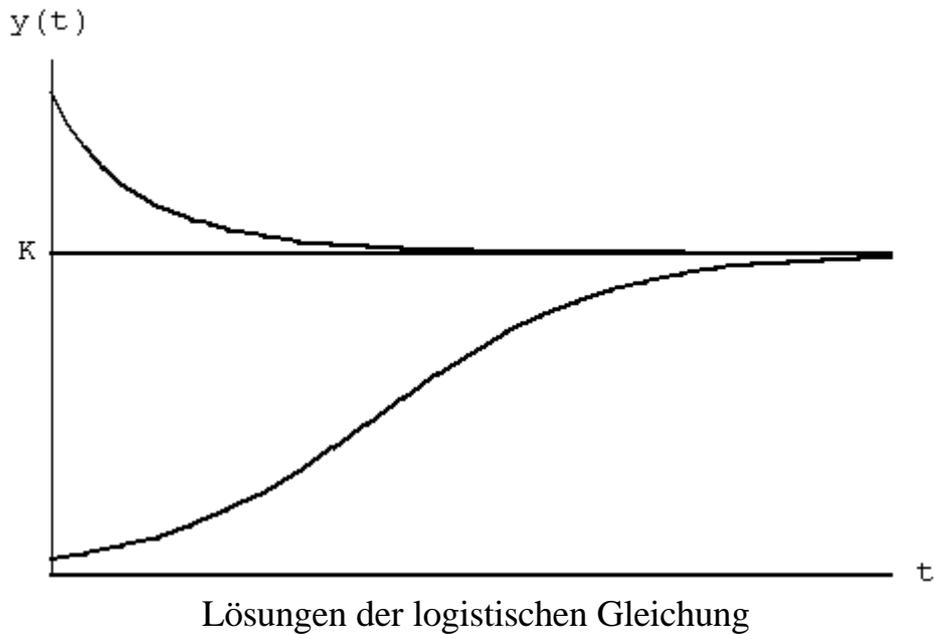
$$\dot{y} = (a - by)y = ay - by^2$$

heißt „logistische Differentialgleichung“, der quadratische Term auf ihrer rechten Seite auch Term der „innerspezifischen Konkurrenz“. Mit

$$K := \frac{a}{b}$$

lautet für $y(0) = y_0 \geq 0$ die Lösung der logistischen Gleichung

$$y(t) = \frac{K y_0}{y_0 + (K - y_0) e^{-at}} .$$



Die explizite Lösungsformel ist für unsere Untersuchungen eigentlich weniger interessant als die folgenden Feststellung, die sich unmittelbar der Differentialgleichung entnehmen läßt:

$$\begin{aligned} \dot{y} > 0 & \quad \text{d. h. } y \text{ wächst} & \quad \text{für } 0 < y < K \\ \dot{y} < 0 & \quad \text{d. h. } y \text{ fällt} & \quad \text{für } y > K \\ \dot{y} = 0 & \quad \text{d. h. } y \text{ konstant} & \quad \text{für } y = 0 \text{ oder } y = K \end{aligned}$$

Die oben definierte Größe K bezeichnen wir als *Kapazität* der Weide. Alle Lösungen mit $y_0 > 0$ streben für $t \rightarrow \infty$ gegen K .

3.2.2 Der Lotka-Volterra-Ansatz

Es bezeichne p die konstant gehaltene Anzahl von Schafen im Weidesystem, die sich von der Weide ernähren. Nimmt man an, daß die relative Wachstumsrate mit der Anzahl der Schafe linear fällt, so erhält man die Differentialgleichung

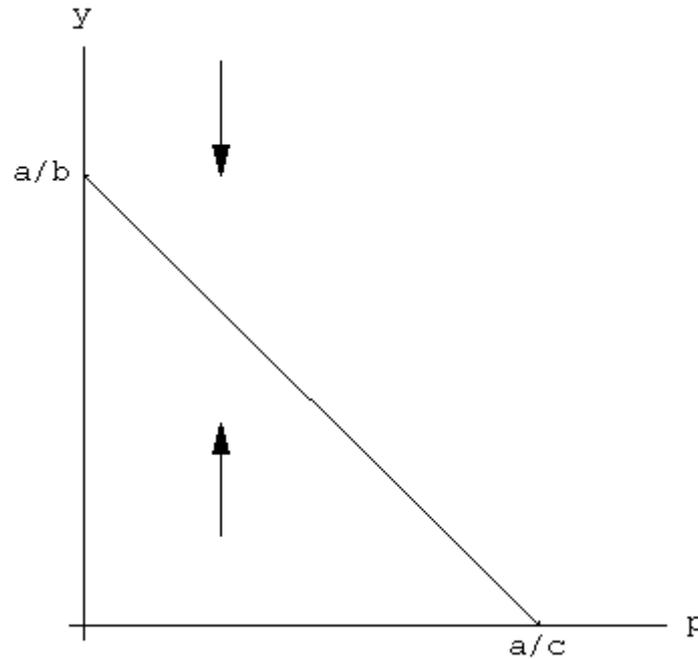
$$\dot{y} = (a - b y - c p) y = a y - b y^2 - c p y .$$

mit einer weiteren Konstanten $c > 0$. Der hinzukommende Produktterm $c p y$ wird auch Lotka-Volterra-Term genannt, da Lotka und Volterra im ersten Räuber-Beute-System (um ein solches handelt es sich hier!) in der Geschichte der Mathematischen Biologie einen solchen Term eingeführt haben.

Da p und damit auch cp konstant ist, handelt es sich auch hier um eine logistische Differentialgleichung, allerdings mit veränderter Kapazität

$$K(p) = \frac{a - cp}{b},$$

die mit der Anzahl der Schafe linear fällt. Wir skizzieren die Situation in der (p, y) -Ebene:



Für jeden festen Wert von p spielt sich die Dynamik der Biomasse y auf der zugehörigen senkrechten Geraden ab. Ist $y > K(p)$, so fällt y , ist $y < K(p)$, so wächst y . Die Biomasse y stabilisiert sich daher langfristig beim Wert

$$y = K(p) = \frac{a - cp}{b} \quad \text{für } 0 \leq p \leq \frac{a}{c}.$$

bzw. bei

$$y = 0 \quad \text{für } p \geq \frac{a}{c}.$$

Mit wachsendem p sinkt also die langfristig verbleibende Biomasse linear in p von K auf 0.

Von einem plötzlichen Zusammenbruch des Weidesystems wird man hier nicht sprechen können, eher von einem langsamen Dahinschwinden.

3.2.3 Kritik des Lotka-Volterra-Ansatzes

Der durch den Lotka-Volterra-Ansatz in die Differentialgleichung neu eingeführte Term

$$c p y$$

unterstellt, daß jedes einzelne Schaf pro Zeiteinheit eine Biomasse $c y$ verzehrt, die proportional zur insgesamt vorhandenen Biomasse y ist. Diese Annahme ist zumindest bei reichlich vorhandener Biomasse unrealistisch, da die Aufnahmekapazität auch des gefräßigsten Schafes beschränkt ist.

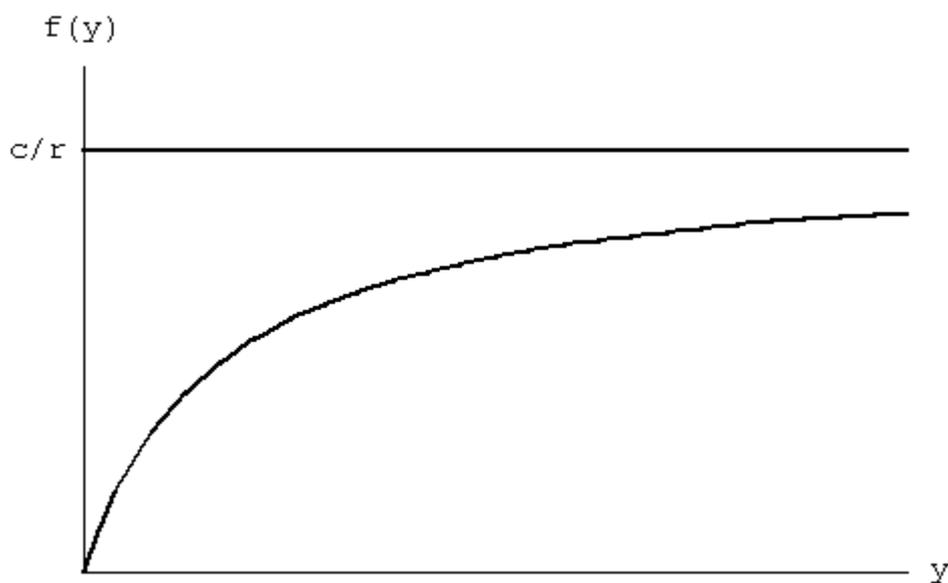
Geht man davon aus, daß die einzelnen Schafe unabhängig voneinander ihr Futter finden, sich also nicht gegenseitig beim Grasens stören, so ist die von ihnen pro Zeiteinheit verzehrte Biomasse von der Form

$$p f(y),$$

wobei $f(y)$ die von jedem einzelnen Schaf pro Zeiteinheit verzehrte Biomasse ist, die von der insgesamt vorhandenen Biomasse abhängt. Dabei wird die Funktion f als monoton wachsend angenommen werden dürfen, ferner wird $f(0) = 0$ sein.

Eine Klasse von Funktionen mit diesen Eigenschaften liefert der sogenannte *Michaelis-Menten-Term*

$$f(y) = \frac{c y}{1 + r y}$$



Michaelis-Menten-Funktion

mit Parametern $c > 0$, $r \geq 0$, der für $r = 0$ mit dem Lotka-Volterra-Term übereinstimmt und für $r > 0$ eine auf $[0, \infty)$ beschränkte Funktion definiert.

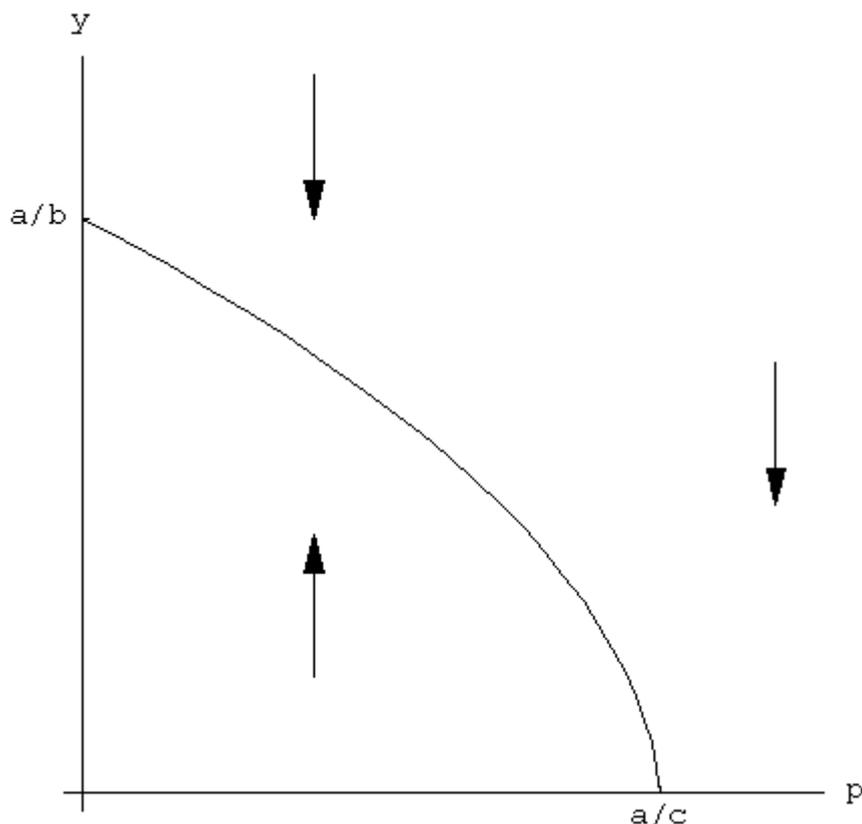
3.2.4 Der Michaelis-Menten-Ansatz

Wir betrachten also die Differentialgleichung

$$\dot{y} = a y - b y^2 - \frac{c p y}{1 + r y}$$

mit positiven Parametern a, b, c, r für verschiedene Werte von $p \geq 0$. Für die Dynamik spielt auch hier das Vorzeichen von \dot{y} eine entscheidende Rolle. Wovon es abhängt, wird in der folgenden Schreibweise derselben Differentialgleichung deutlicher:

$$\dot{y} = \frac{y}{1 + r y} [(a - b y)(1 + r y) - c p]$$



Dynamik für kleine r

Das Vorzeichen von \dot{y} stimmt mit dem der eckigen Klammer auf der rechten Seite überein. Der Vorzeichenwechsel findet statt auf der durch

$$p = \frac{1}{c}(a - by)(1 + ry)$$

definierten, in der (p, y) -Ebene nach links geöffneten Parabel.

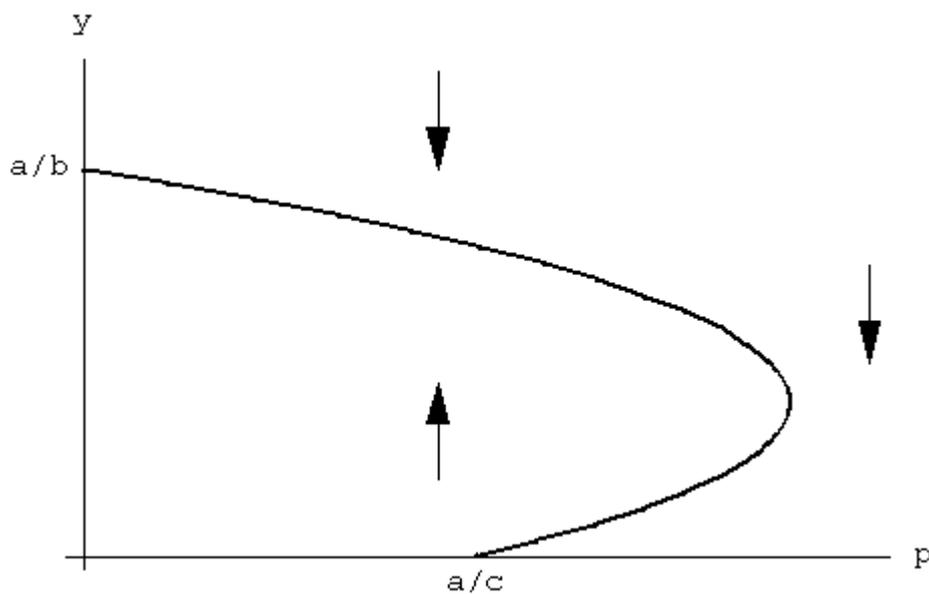
Für kleine Werte von r unterscheidet sich die Situation nicht wesentlich von der Lotka-Volterra-Dynamik. Zwar ist die Kurve der langfristig angenommenen Werte keine Gerade mehr, aber nach wie vor eine monoton fallende Funktion von p mit Werten zwischen a/b für $p = 0$ und 0 für $p = a/c$.

Das wird anders, sobald der Scheitel der Parabel mit den Koordinaten

$$p_s = \frac{(ar + b)^2}{4bcr}, \quad y_s = \frac{ar - b}{2br}$$

in den positiven Quadranten eintritt, sobald also

$$r > \frac{b}{a}.$$



Dynamik für große r

Eine Anfangsbiomasse etwa in Höhe der vollen Kapazität

$$K = \frac{a}{b}$$

sinkt unter dem Einfluß der Schafe auf den durch den oberen Zweig der Parabel gegebenen Wert, solange $p < p_s$. Wird aber die Anzahl der Schafe über p_s hinaus erhöht, so bricht die Weide zusammen, die Biomasse sinkt auf 0. Eine anschließende „Reparatur“ erfordert ein Absenken der Anzahl der Schafe auf weit unter p_s , nämlich auf einen Wert

$$p \leq \frac{a}{c},$$

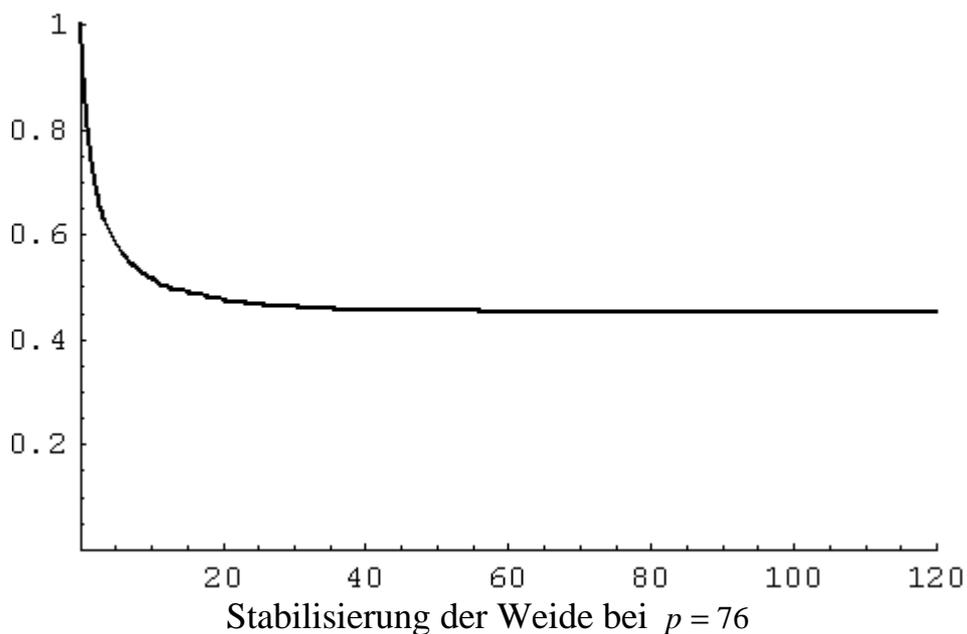
damit sich die Weide erholen und die Biomasse wieder auf einen Wert auf dem oberen Zweig der Parabel anwachsen kann.

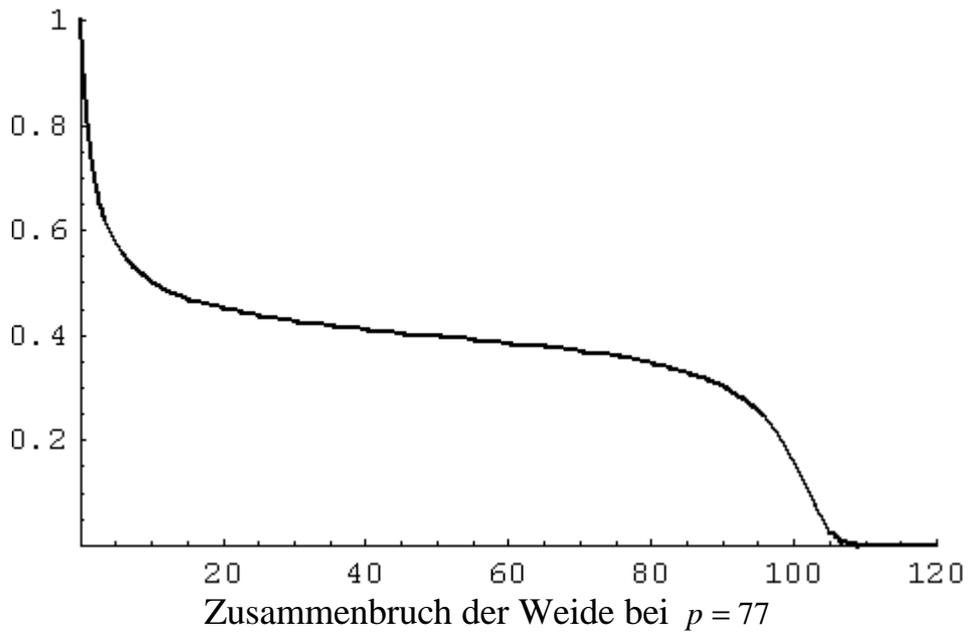
3.2.5 Darstellung des zeitlichen Ablaufs

Wir betrachten an dem willkürlichen gewählten Zahlenbeispiel

$$a = b = 1, c = 0.0235, r = 5$$

den zeitlichen Ablauf von $y(t)$ für Werte von p in der Nähe von $p_s = 76.6$.

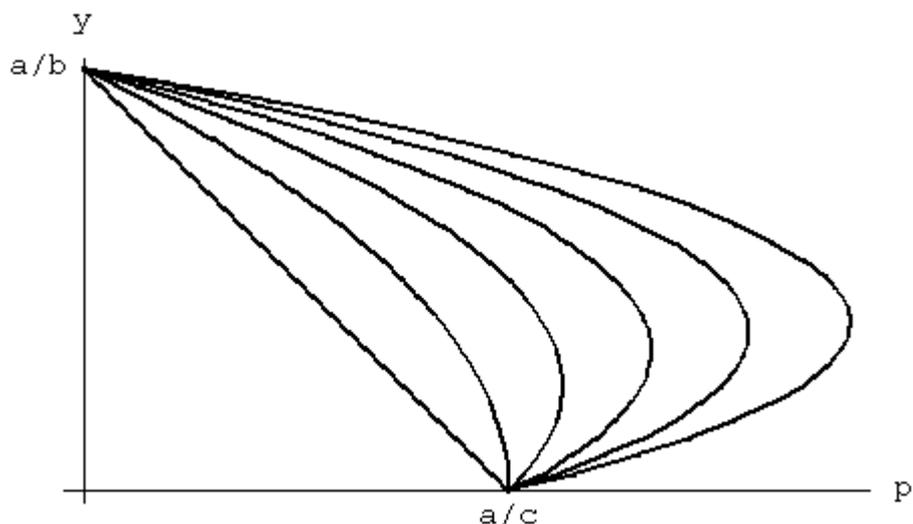




3.2.6 Interpretation der Modelle

Worin besteht der qualitative Unterschied der Modelle? Warum schwindet die Weide für kleine r mit wachsender Anzahl von Schafen langsam dahin, während sie bei großem r mit wachsender Anzahl von Schafen plötzlich zusammenbricht?

Wir betrachten noch einmal in der (p, y) -Ebene die Kurven der Gleichgewichtszustände für verschiedene Werte von r . Oberhalb und rechts dieser Kurven nimmt die Weide ab, unterhalb und links von ihnen wächst sie. Die Kurve für $r = 0$ ist die Gerade links unten in der Kurvenschar, mit wachsendem r liegen die Kurven immer weiter rechts oben.



Kurven der Gleichgewichtszustände für verschiedene r

Das heißt, daß die Tragfähigkeit des Weidesystem *mit wachsendem r zunimmt*. Ein größeres r bedeutet, daß das Weidesystem in der Lage ist, den mindernden Einfluß einer größeren Zahl von Schafen *abzupuffern* und auf diese Weise weit mehr Schafe zuzulassen als etwa bei $r = 0$. Aber irgendwann ist der Puffer erschöpft und das System bricht zusammen. Dagegen geht es ohne Puffer (kleine r) mit wachsender Zahl von Schafen sofort herunter (im Extremfall $r = 0$ linear mit r).

Die Pufferung, von der hier die Rede ist, ist in diesem Modell keineswegs eine Eigenschaft der Pflanzen, sondern sie ist im Freßverhalten der Schafe begründet: Wenn genügend Nahrung vorhanden ist, orientieren sie sich im wesentlichen an ihrer eigenen Freßkapazität, die bei reicher Weide im Vergleich zur insgesamt vorhandenen Biomasse gering ist. Erst wenn die Nahrung knapp wird, haben sie ständig Hunger und versuchen zu fressen, was sie kriegen können. Beim Lotka-Volterra-Ansatz ($r = 0$) frißt jedes Schaf pro Tag denselben Anteil der insgesamt vorhandenen Weide. Dagegen bedeutet $r > 0$, *daß dieser Anteil desto größer ist, je knapper die Ressourcen werden*.

3.2.7 Andere Ansätze

Ich habe eben versucht, die Gründe für das zu beobachtende Verhalten des Modells deutlich zu machen. Sie sind qualitativer Art und hängen nicht an der Form des Michaelis-Mente-Terms

$$f(y) = \frac{c y}{1 + r y} ,$$

der das Freßverhalten des einzelnen Schafs beschreibt., sondern nur an der *Gestalt* der Funktion, die er beschreibt. Andere Funktionen mit einem ähnlichen Verlauf liefern die gleichen Ergebnisse und sind im übrigen in biologischen Modellen auch gebräuchlich, so etwa der *Exponential-Term*

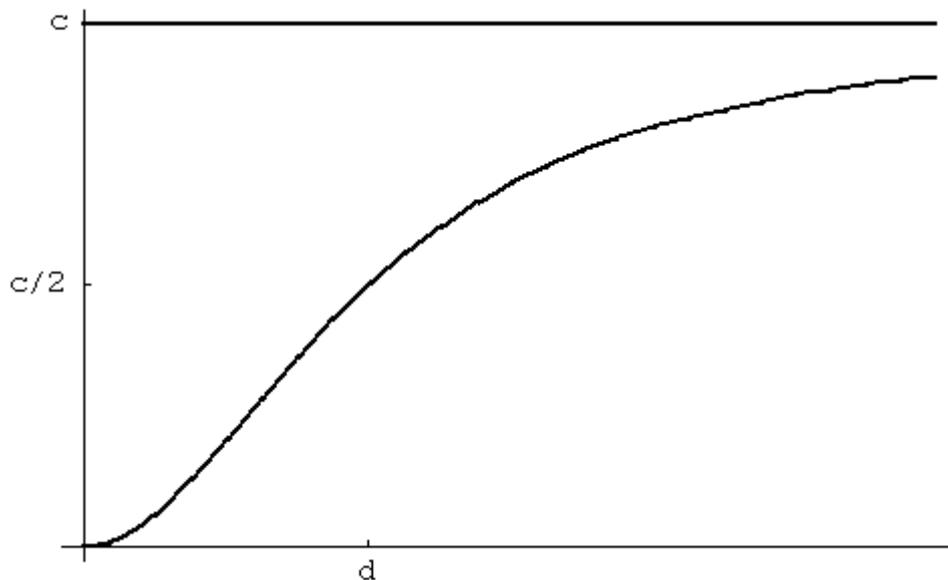
$$f(y) = c(1 - e^{-I y}) .$$

Mathematisch ist der rationale Term angenehmer, weil er die Analyse vereinfacht. Von der Ökologie her gibt es kein Kriterium, den einen dem anderen vorzuziehen, die Unterschiede liegen unterhalb der möglichen Meßgenauigkeit. Aber für das hier durchgeführte Gedankenexperiment spielt diese Wahl auch keine Rolle.

Andere Ansätze zur Beschreibung des Freßverhaltens in Abhängigkeit von der vorgefundenen Biomasse unterscheiden sich von dem hier gewählten schon deutlicher, so etwa die Funktion

$$f(y) = \frac{c y^2}{y^2 + d^2},$$

die einen S-förmigen Verlauf hat mit der Steigung 0 für $y = 0$. Dieser Ansatz läßt sich dadurch begründen, daß bei sehr kleiner Biomasse diese sich weitgehend außerhalb der Reichweite der Schafe befindet (etwa unter der Grasnarbe), weshalb die Freßrate sehr gering wird.



Der Parameter d bestimmt die Schnelligkeit, mit der sich die Freßrate mit wachsendem y der maximalen Freßkapazität nähert. Je kleiner d ist, desto steiler ist der Anstieg. Setzt man diese Funktion in die Differentialgleichung ein und macht die gleichen Untersuchungen wie eben, so ergibt sich ein analoges Ergebnis: Je kleiner d ist, desto mehr ist das System zu einer Pufferung einer wachsenden Zahl von Schafen in der Lage, desto plötzlicher ist aber der Zusammenbruch, wenn die Pufferkapazität erschöpft ist (vgl. WISSEL 1989, S. 103 ff.).

Literatur

BOOB-BAVNBEK, B. / PATE, G., *Magischer Realismus und die Produktion von Komplexität*, in: COY, W. et al. (Hrsg.), *Sichtweisen der Informatik*, Vieweg, Braunschweig 1992, 229 - 248

BOSSEL, H. / METZLER, W. / SCHÄFER, H., *Dynamik des Waldsterbens*, Springer, Berlin 1985

FORRESTER, J. W., *Principles of Systems*, MIT Press, Cambridge MA 1961a

- FORRESTER, J. W., *World Dynamics*, MIT Press, Cambridge MA 1961b
- GALILEI, G. : *Discorsi e dimostrazioni matematiche, intorno a due nove scienze*, 1638, Übersetzung von A. v. Oettingen 1890, Nachdruck, Harri Deutsch, Frankfurt 1995
- GOODMAN, M. R., *Study Notes in System Dynamics*, MIT Press, Cambridge MA 1974
- HIRSCH, M. W. / SMALE, S., *Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra*, Academic Press, New York 1974
- HOFBAUER, J. / SIGMUND, K., *Evolutionstheorie und dynamische Systeme*, Parey, Berlin 1984
- MEADOWS, D., *Die Grenzen des Wachstums*, DVA, Stuttgart 1971
- MURRAY, J. D., *Mathematical Biology*, Springer, New York 1989
- ORTLIEB, C. P., *Simulation dynamischer Vorgänge. Zur "System Dynamics" - Methode und ihren Problemen*, Hamburger Beiträge zur Angewandten Mathematik, Reihe C, Mathematische Modelle und Simulation 1, 1987
- WISSEL, C., *Theoretische Ökologie*, Springer, Berlin 1989