

## Ökologisches Gleichgewicht - geht ein Konzept in Rente ?

Hans-Hermann Thulke

UFZ - Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Ökosystemanalyse; hanst@oesa.ufz.de

### 1 Einleitung

Welche intuitive Vorstellung verbirgt sich hinter dem schwergewichtigen Konzept vom Ökologischen Gleichgewicht ? Es ist zuallererst die subjektiv nachvollziehbare Beobachtung das sich systemar bestimmte Objekte der Natur (z.B. Ökosysteme) in ihrer Erscheinung zwischen zwei Betrachtungszeitpunkten nicht ändern, sie erscheinen uns 'stabil' (Egerton, 1973). Obwohl viele verschiedene Prozesse ausgemacht werden können, die eine zeitliche Dynamik kennzeichnen, ist auf einer systemaren Beobachtungsskala eine phänomenologische Konstanz festzustellen. Diese ausgeglichene Bilanz von 'Werden und Vergehen', von 'Stoffeintrag und Stoffkonsumption' führt intuitiv zur Vorstellung von Ausgewogenheit der Prozesse, von Gleichgewicht. Die enthaltene Dynamik läßt sich nun als Auslenkung aus diesem Gleichgewicht beschreiben, der im Balancefalle eine Harmonisierung folgt. Bereits an dieser Stelle wird deutlich, daß nur die Abstraktion von den Prozessen 'unterhalb' unserer Betrachtungsskala die Verallgemeinerung über die individuellen Bestandteile innerhalb des systemar bestimmten Objekts der Natur eine derartige Nullsummenanalyse ermöglicht. Denn die einzelnen Individuen oder qualitativen Vorgänge in der lebenden Natur sind zweifelsfrei von kontinuierlicher Veränderlichkeit geprägt (DeAngelis & Waterhouse, 1987).

Trotzdem, die verblüffende Konstanz betrachteter Einheiten der Natur (nicht natürlicher Einheiten !) auf einer summarischen Ebene, wirft die Frage auf wie solch eine phänomenologische Konstanz möglich wird obwohl diverse

auslenkende Prozesse innerhalb der Einheit bestimmbar sind. Dieses Vorstellungsmodell läßt sich durch eine mathematische Betrachtung untermauern. Dazu wurde rein quantitatives Denken aus der Physik und Chemie benutzt und entsprechende Modelltechniken auf die Belange ökosystemarer Modellierung übertragen (DeAngelis & Waterhouse, 1987).

Wenn nämlich unser betrachtetes System aus der Natur (z.B. DAS Ökosystem, DIE Parasiten-Wirt-Beziehung, DIE Savanne) aufgefaßt wird als Superposition aller in ihm enthaltenen Prozesse und Mechanismen (Symbolische Gleichung (SG) 1), dann läßt sich bekanntlich die Veränderung des Systems (ES) durch die entsprechende Veränderung der enthaltenen Prozesse ( $EP_i$ ) bilanzieren (SG 2). Dieser Differentialgleichungsansatz (einschließlich aller technischen Spielarten) führt über die Nulllösung für jede der einzelnen Bilanzgleichungen zu einem Abbild der beobachteten Nullvariabilität des betrachteten Systems (SG 3) - zum Ökologischen Gleichgewicht.

$$ES = \bigoplus_i EP_i \quad (\text{SG } 1)$$

$$\dot{ES} \Rightarrow \dot{EP}_i = f(EP_{k_1}, \dots, EP_{k_i}) \quad \forall i \quad (\text{SG } 2)$$

$$\dot{EP}_i = 0 \quad \forall i \quad (\text{SG } 3)$$

Modelle sind Abstraktionen darüber, wie wir denken das die Natur funktioniert (DeAngelis & Waterhouse, 1987). Viele Modellierstudien aus klassischer (Lottka, 1925; Volterra, 1926; Nicholson & Bailey, 1935; Leslie, 1948) und moderner (May, 1977; Caughley, 1981; Anderson, 1982; Keeling & Grenfell, 1997; Fahse et al., 1998) Literatur haben gezeigt das unser quantitatives Gedankenmodell auf der systemaren Betrachtungsebene nicht zum Widerspruch führt. Vielmehr haben solche Modelle gezeigt, wie wir es uns vorstellen können, daß komplexe Dynamiken von 'fressen' und 'gefressen werden' im zeitlichen Mittel miteinander im Einklang sind, wie solche Beziehungen dauerhaft existieren können, in einem dauerhaften Gleichgewicht sind (Connell, 1978; Harris, 1980).

Die Eleganz der mathematischen Beschreibung führt leicht zur Illusion absoluter Exaktheit. Da wir die vielfältige Variabilität natürlicher Objekte, Prozesse und Mechanismen nicht fassen, ihre Gesamtheit nicht vollständig definieren können bietet der Bilanzgleichungsansatz eine trügerische Alternative (vgl. Chesson & Case, 1986). Nur ein einziges Grundpostulat ist notwendig um allen technischen Probleme aus dem Weg zu gehen: natürliche Einheiten (z.B. Ökosysteme etc.) befinden sich in einem Gleichgewichtszustand wenn sie intakt sind und andernfalls sind sie aus 'ihrem Gleichgewicht' ausgelenkt (Uchmánski & Grimm, 1996). Mit dieser Grundannahme läßt sich zwingend jedes 'natürliche System' abstrakt als Bilanzgleichungssystem darstellen und ist durch 'seine Gleichgewichtslösung' vollständig definierbar. Obwohl die so dargestellte Argumentation plakative und polemisch erscheint, zeigen Gespräche über Ökosystemforschung, sowohl empirischer als auch theoretischer Natur, wie stark unser heutiges Denken von diesem Umkehrschluß geprägt ist, weil wir Grundannahmen (z.B. zeitliche Skala der Bilanzierung, Homogenisierung von Individualität und subjektive Selektion von Prozessen etc.) im Modellansatz vernachlässigen. Übrig bleibt in einer Art Verselbstständigung die kritische Definition:

*Differentialgleichungsmodell + Lösung + Stabilität ≡  
Ökosystem + Gleichgewicht + Existenz.*

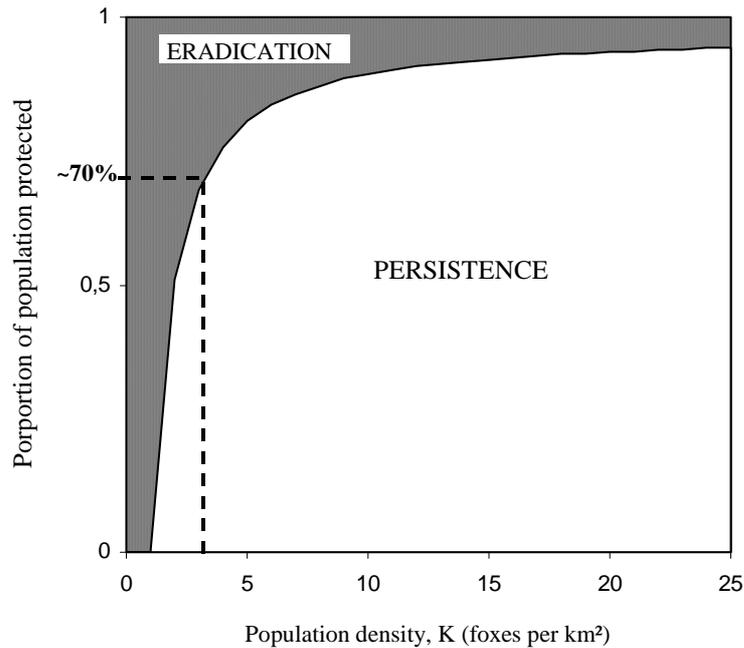
Das heißt, indem wir annehmen, daß Ökosysteme existieren wenn sie im Gleichgewicht sind, müssen wir nur noch ein mathematisches Modell finden, daß eine passende stabile Lösung besitzt, um das interessierende Ökosystem im Modell zu ‘beherrschen’ und schließlich beweisen zu können das es existiert. Mit anderen Worten: Ein Ökosystem existiert, weil es ‘IST’ (Jeltsch et al., 2000), was im Grunde nichts weiter ist als eine „ontologische Tautologie“ (Grimm, 1998) und bedeutet daß die Frage nach dem ‚Warum‘ des Existierens wird gar nicht mehr gestellt.

Die praktischen Auswirkungen dieser tautologischen Betrachtungsweise sollen nun an zwei Beispielen illustriert werden, um gleichzeitig mit den benutzten Alternativen den aufgezeigten Umkehrschluß zurückzudrehen.

## **2 Zwei Beispiele zu den Grenzen der Gleichgewichtssicht in der Anwendung**

*Im ersten Beispiel* möchte ich auf das Problem „der verflixten letzten Fälle“ bei der Tollwut eingehen. Die Viruskrankheit Tollwut befällt in Europa vor allem den Rotfuchs (Steck & Wandeler, 1980). Durch Kontakte erkrankter Tiere mit unseren Haustieren oder sogar dem Menschen selbst, geht von dieser Seuche ein Lebensbedrohung für den Menschen aus solange der Virus nicht ausgerottet werden kann. Daher ist es in Europa erklärtes Ziel die Tollwut vollständig zu tilgen und es werden intensive Anstrengungen unternommen dieses Ziel durch prophylaktische Beimpfung der Fuchspopulation zu erreichen (Schlüter & Müller, 1995). Um die Chancen dieser Strategie bewerten zu können wurden verschiedene Modelle entwickelt um die Dy-

namik der Krankheit in einer immunisierten Population zu verstehen (Anderson et al., 1981; Voigt et al., 1985; Schenzle, 1995; Smith, 1995). Das nichtbeimpfte Tollwut-Fuchs-System läßt sich als ein ökologisches System auffassen und da es existiert müssen wir es nur noch in geeigneter Weise modellieren, i.e. sein Gleichgewichtszustand analysieren. Diese Lösung finden wir zum Beispiel bei Anderson et al. (1981) dargestellt. Um die Tollwut



**Abb 1:** Für die Ausrottung (Eradication) der Tollwut erforderlicher Immunisierungsgrad ( $p$ ) innerhalb einer beimpften Fuchspopulation in Abhängigkeit von der jeweils zugrunde liegenden Kapazität ( $K$ ) des Habitats (Anderson et al., 1981; nachgezeichnet). Die gestrichelten Linien bestimmen den entsprechenden Mindestimmunisierungsgrad (70%) für die Situation in Deutschland ( $K \sim 3$ )

ausrotten zu können, muß sich durch den Impfeingriff (d.h. durch Immunisierung wird der Populationsanteil verringert, der für die Tollwut erreichbar ist) ein neuer Gleichgewichtszustand erreichen lassen. Dieser wird durch die Autoren aufgezeigt und somit ist klar wie man der Krankheit Herr werden

wird, da es einen krankheitsfreien Gleichgewichtszustand gibt. Aus der von Anderson et al. (1981) angegebenen Relation läßt sich ein Mindestimmunisierungsgrad von 70% bestimmen (vgl. Abb.1). An diesem Richtwert orientiert sich die Umsetzung der Bekämpfung in der Praxis, so daß z.B. in Deutschland durchschnittliche Immunisierungsanteile von 70% über mehrere Jahre hinweg, erreicht wurden (Stöhr et al., 1994; Schlüter & Müller, 1995). Dennoch und allen existierende Gleichgewichtslösungen zum Trotz, haben wir in Deutschland wiederholt sporadische Tollwutfälle innerhalb großflächiger (d.h. ohne Einwanderungen) und langfristig beimpfter Gebiete zu melden gehabt.

Hier taucht eine kritische Frage auf: Sicherlich werden wir unter 70% Immunisierung irgendwann den tollwutfreien Zustand erreichen (dann ist das gewählte System trivialerweise im Gleichgewicht) aber wann wird das sein? Wie lange muß bekämpft werden und welche Rolle spielen die sporadischen Fälle? Auf diese Fragen werden wir nur dann einen Ausweg finden, wenn wir uns von der Vorstellung lösen es gäbe zwei wesentliche Gleichgewichtszustände (d.h. zwei ökologische Systeme nämlich mit bzw. ohne Immunisierung), die nur in einander überführt werden müssen. Wesentlich ist, und wir werden durch die Erfahrung auf diesen ‚Boden‘ zurückgeholt, WIE man von der laufenden Tollwutepidemie sukzessive oder explizit zu einer tollwutfreien Situation GELANGT. Wir haben daher das Problem vom Kopf auf die Füße zu stellen und zu klären warum es nicht gelang trotz andauernder Bekämpfung die Krankheit zu tilgen. Mit anderen Worten müssen wir uns zusätzlich der Dynamik, den ablaufenden Prozessen und nicht nur Ausgang und Ende zu wenden, um den Eingriff zu evaluieren.

Um dieses Ziel zu erreichen, haben wir ein neues Tollwutmodell entwickelt, mit dem das beimpfte Tollwut-Fuchs-System in seiner räumlichen und zeitlichen Veränderung beobachtet werden kann (Thulke et al., 1998). Die (damals verblüffende) Erkenntnis, daß ein Tollwut-Fuchs-System unter Beimp-

fung auf dem Wege zur Tollwutfreiheit unter Umständen langanhaltend kleine bewegliche Infektionsherde hervorbringt (Tischendorf et al., 1998) zwang uns dazu nicht mehr nur von Tilgung ‚ja‘ oder ‚nein‘ zu sprechen. Vielmehr konnten wir auf der Grundlage dieser Einsicht neue strategische Überlegungen mit unserem Modell testen, die den Umgang mit den beobachteten sporadischen Fällen ermöglichen ohne daß die Managementmaßnahme als ganzes verworfen werden muß (Thulke et al., 2000).

Halten wir fest: allein durch die Fokussierung auf eine Welt aus Gleichgewichtszuständen zwischen denen ökologische Systeme wechseln, verbinden wir uns zumindest ein Auge wenn es darum geht Fragen zu konkreten Managementanalysen zu beantworten. Solche Maßnahmen sind in sich selbst raum-zeitlich explizite Vorgänge, wenn wir sie nachvollziehen, oder eben modellgestützt analysieren wollen, dürfen wir uns nicht auf Ausgang und Ziel beschränken.

*Das zweite Beispiel* findet sich in der Arbeit von Hansen et al. (1999). Hier geht es um das Verständnis der Persistenzdynamik des Kleinen Fuchsbandwurms (*Echinococcus multilocularis*). Dieser, scheinbar harmlose Parasit lebt in den Eingeweiden des Rotfuchses (Eckert, 1996). Der adulte Wurm produziert Unmengen von kleinen Eiern, die über die Faeces des befallenen Fuchses in der Umwelt verteilt werden. Dort werden die Eier durch Kleinstnager (i.e. Mäuse der Gattung *Microtus*) aufgenommen und entwickeln sich in diesen Zwischenwirten zu einem Metastadium an dem sich der beutegreifende Fuchs erneut infiziert (Frank, 1987). Die adulten Würmer im Fuchs sterben nach ein paar Monaten von selbst, so daß es scheinbar keine Veranlassung gibt in diesen etablierten Parasitenzyklus einzugreifen. Unangenehmer Weise kann aber auch der Mensch die Eier aufnehmen (z.B. bei Arbeiten in Wiesenheu oder der Beerensuche, Eckert et al., 1995). Der sich daraus entwickelnde Bandwurm zerstört die menschliche Leber (Frank, 1987) und

wird meistens erst dann diagnostiziert, wenn eine medizinische Therapie nicht mehr möglich ist (Eckert et al., 1995). Diese Gefahr für den Menschen bringt es mit sich, daß man versucht den Parasiten zu bekämpfen. Bei der Bekämpfung handelt es sich allerdings nicht um eine Immunisierung der Füchse, sondern mit der Aufnahme des Wirkstoffs (Praziquantel) werden sämtliche Würmer im Fuchs getötet und durch ihn ausgeschieden. Im Anschluß kann sich der so gereinigte Fuchs sofort durch den Fraß einer infizierten Beute erneut mit dem Parasiten belasten. In der Konsequenz heißt dies aber, die einmalige Anwendung der Kur in einer Fuchspopulation wird kaum eine Veränderung der Exposition bewirken, da die Menge infizierter Mäuse in keiner Weise reduziert worden ist und so erneut ein Großteil der Füchse den Parasiten mit der Beute aufnehmen wird. Wir kommen unten darauf zurück.

Für das umrissene Parasiten-Wirt-System findet man erneut ein analytisches Modell in der Literatur (Roberts & Aubert, 1995). Roberts & Aubert haben ein Differentialgleichungsmodell hergeleitet, daß die Populationsdynamik von Füchsen und Mäusen beschreibt, die Infektionskopplung berücksichtigt und einen Bekämpfungsterm enthält. Erneut wird hier der Umkehrschluß angewandt und gezeigt, das dieses System eine parasitenfreie Gleichgewichtslösung besitzt. Damit läßt sich die erforderliche Bekämpfungsintensität bestimmen und es wurden im Bundesland Brandenburg entsprechende Köderauslagen vorgenommen (Tackmann et al., 2000).

Denken wir noch einmal kurz über die strukturellen Annahmen eines Differentialgleichungsmodells nach. Wichtigster Aspekt hierbei ist die sogenannte homogene Durchmischung, d.h. potentielle Kontakte ‚jedes Fuchses mit jeder Maus‘. Während diese Abstraktion klassischer Räuber-Beute-Modelle für die Repräsentation der Systemdynamik ausreichen kann, ergibt sich bei der Integration der Bekämpfung ein eklatantes Problem. Für den gewählten Modellansatz, der auf jede zeitliche und räumliche Differenzierung verzich-

tet, muß vorausgesetzt werden, daß die Bekämpfung kontinuierlich wirkt, d.h. im Mittel mit einer bestimmten Rate infizierte Füchse aus dem Zyklus herausgenommen werden. Dadurch ‚simuliert‘ das Modell implizit einen gleichbleibenden Bekämpfungsdruck auf das System. Wie wir oben gesehen haben ist dies aber keineswegs der Fall. Vielmehr haben wir zeitlich diskret wirkende Ereignisse, die auch nur von sehr kurzer Nachhaltigkeit geprägt sind. Daher ist es nicht mehr verwunderlich, daß der Maßnahme im Feld nur ein vorübergehender Erfolg beschert war. Innerhalb kürzester Zeit nachdem die Kette wiederholter Kampagnen abgebrochen wurde, konnte man eine drastische Zunahme der Neuinfektionen verzeichnen und der Ausgangszustand war nahezu wieder hergestellt (Tackmann et al., in Vorbereitung).

Aktuell ist damit die Frage zu klären, warum der erwartete Endzustand nicht erreicht werden konnte. Und wir werden erneut gezwungen, uns Gedanken über das ‚Dazwischen‘ zu machen, über die Prozesse und Wechselwirkungen, die ein kontinuierliches Absinken der Infektionslast verhindern und den ‚shift‘ in ein neues, das parasitenfreie Gleichgewicht ‚abpuffern‘ (Jeltsch et al., 2000).

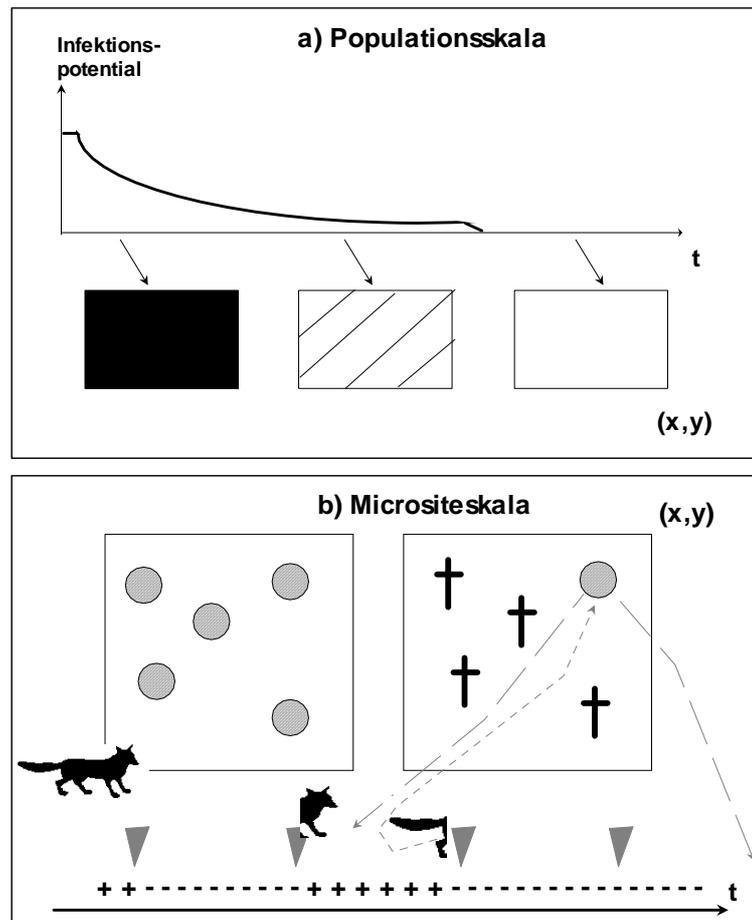
Den entscheidenden Schritt ermöglicht ein Modell, welches die räumliche Verteilung der Eier, und somit sukzessive der infizierten Mäuse, EXPLIZIT betrachtet (Hansen et al., 1999). Hansen et al. haben gezeigt, daß die im Feld beobachtete Persistenz des Parasitenzykluses nur dann zuverlässig reproduziert werden kann, wenn die im Fuchskot enthaltenen Eier lediglich an wenigen räumlich exponierten Stellen überleben und zu einer Infektion im lokalen Mäusebesatz führen können. Dieses räumlich heterogene ‚Eiüberleben‘ stützt in verblüffender Weise Untersuchungen anderer Autoren, die einen Zusammenhang zwischen Microklima und der Überlebensdauer der Parasiteneier (dem Anhalten der Infektionswirkung bis zur potentiellen Aufnahme) nachweisen (Veit et al., 1995)

Mit dem gewonnenen Verständnis über die relevante Prozesse läßt sich erklä-

ren warum die angewandte Strategie (nicht die Methode) nicht zum dauerhaften Erfolg, der Ausrottung des Parasiten im Managementgebiet, führen konnte. Dazu stütze ich mich auf die Skizze in Abbildung 2, in der das Sinken der vorhandenen Infektionslast räumlich assoziiert dargestellt ist. Unter der Annahme homogener Durchmischung (diese liegt dem Modell von Roberts & Aubert (1995) und unserer Gleichgewichtsvorstellung zu Grunde) dünnt die Bekämpfung die Infektionslast gleichmäßig aus und unterhalb eines Schwellwerts reißt der Infektionszyklus ab (Abb. 2a).

Aus den Ergebnissen von Hansen et al. (1999) schließen wir, daß es favorisierten Microsites gibt. Für jede von diesen sind zwei Szenarien möglich. Entweder die lokale Infektionsquelle wird vollständig ausgelöscht (d.h. der dort streifende, infizierte Fuchs ‚schafft‘ es nicht seine ‚Eilast‘ rechtzeitig vor dem Bekämpfungsereignis gerade dort abzusetzen UND die dort ansässigen Mäuse sterben bevor der ‚gereinigte Fuchs‘ wieder einmal gerade an dieser Stelle Beute fängt) oder die Microsite überdauert unbeschadet das Bekämpfungsereignis (d.h. der ‚zugehörige‘ Fuchs fängt sich nach seiner Reinigung gerade hier eine infizierte Maus ODER der infizierte Fuchs defäkiert z.B. kurz vor dem Bekämpfungsereignis an dieser Stelle, so daß nun die Eier die Infektion für mehrere Folgemonate ‚speichern‘). Die Reduktion der Infektionslast findet daher nicht kontinuierlich sondern ähnlich einem diskreten ‚Abschalten‘ einzelner Infektionsherde statt (Abb. 2b).

Wird diese An-Aus Dynamik mit mehreren Kampagnen bekämpft, deren zeitlicher Abstand nicht die Eiüberlebenszeiten bzw. die Inkubationszeit des Parasiten innerhalb infizierter Mäuse unterschreitet kann es regelmäßig zur Verkettung ungünstiger Ereignisabfolgen kommen (vgl. die skizzierte Zeitskala in Abb.2b), die eine endgültige Auslöschung verhindern. Mit dem Ende der Bekämpfung kann sich der Parasit erneut in sein ursprüngliches Persistenzgebiet verbreiten.



**Abb 2:** Schematische Darstellung der Reduktion einer vorhandenen Echinococcosis Infektionslast mit räumlicher Assoziation. a) Populationsskala – unter der Annahme gleichmäßiger Ausdünnung der Infektionslast. b) Micrositeskala – unter der Annahme eines diskreten ‚Abschaltens‘ von Einzelherden der Infektionslast die durch räumlich variable Mortalität der Bandwurmeier entstehen. Über die Verknüpfung von Behandlung und Speicherwirkung der Microsites bezogen auf den Endwirt Fuchs können persistente Puffersites entstehen.

Im Bekämpfungsprojekt im Land Brandenburg wurde nun gerade ein zeitliche Strategie angewendet, die dem beschriebenen Phänomen Vorschub leisten mußte. Es zeigt sich im Kontext der Fuchsbandwurmbekämpfung, wie entscheidend es sein kann, sich Gedanken über die explizit ablaufenden Prozesse nach einem Managementeingriff zu machen und nicht nur nach dem ersehnten Ziel zu blicken. Natürlich wird als nächstes mit der gewonnen Erkenntnis und den empirischen Daten über die kritischen Zeitspannen eine verbesserte Kontrollstrategie entwickelt werden, mit der man über die Dauer der Maßnahme und die Frequenz der einzelnen Bekämpfungsereignis den Parasiten managen kann (Hansen et al. in Vorbereitung).

### **3 Diskussion**

Als grundlegende Unterstreichung sei angemerkt, daß ich mit den aufgezeigten Fallstudien keine Evidenz für die Nutzlosigkeit des Konzepts vom ökologischen Gleichgewicht liefere, weder in der abstrakten Betrachtung realer ökologischer Systeme noch bei der mathematischen Modellierung der selben. Vielmehr habe ich aufgezeigt, welche Beschränkung wir uns auferlegen, wenn wir versuchen ALLE unsere Fragen ausschließlich durch Zustandsbestimmung (letztendlich ist auch ein fluktuierendes Gleichgewicht qualitativ eine solche) zu beantworten. Es erscheint trivial, daß die Antwort auf die Frage: Was genau passiert wenn ich eine Krankheit bekämpfe? nicht am ende einer vielleicht unendlich langen Einschwingphase zu suchen ist (vgl. Harrison & Fekete, 1980), weil der verantwortliche Veterinärpolitiker solange nicht warten wird. Konsequenterweise sollte also dem grundlegenden Verständnis, das uns die Stabilität zweier Gleichgewichtszustände vermittelt, ebenso selbstverständlich eine Analyse der expliziten Abläufe zur Seite gestellt sein (DeAngelis & Waterhouse, 1987; Thulke et al., 1999).

Es geht mir in meinen Überlegungen also nicht um ein ausschließliches ‚richtig oder falsch‘ sondern um die Ablösung vom ‘Gleichgewicht‘ als einzig wesentliches Gedankenmodell, um einmal wieder vom Modellieren zurück zu den daraus resultierenden, eingangs aufgezeigten Vorstellungen zu kommen. An dieser ‘Gedankenfalle‘ kann eine veränderte mathematische Struktur der Differentialgleichungsmodellierung nichts ändern. Zwar sind Differentialgleichungsmodelle Bilanzgleichungen, die – im Prinzip – die Berechnung der expliziten Dynamik erlauben. In Wirklichkeit ist aber so gut wie kein ökologisches Differentialgleichungsmodell analytisch lösbar. Die Suche nach Gleichgewichtslösungen ist somit nicht nur Ausdruck eines ökologischen Paradigmas sondern auch eine mathematische Notwendigkeit. O’Neill et al. (1986) vermuten, daß trotz der vermeintlichen Hinwendung zur Betrachtung von Dynamik mit Differentialgleichungsmodellen, diese Modelle im Grunde die Gleichgewichtsvorstellung noch viel fester in der Ökologie zementiert haben als es ohnehin schon der Fall war.

Es geht mir hier darum, an scheinbar triviale (Gedanken-) Modelle zu erinnern, vom Typ: ‚jetzt ist dieses der Fall, was könnte als nächstes, übernächstes folgen und wodurch‘. Diese Gedankenmodelle münden nicht immer in ein formales Gesetz (siehe aber z.B. Fahse et al., 1998) aber sie helfen uns ebensogut und in vielen Fragestellungen besser die Welt zu verstehen.

Beim durchforsten der Literatur findet man nicht viele Arbeiten die sich explizit mit unserer angelernten Vorstellungen vom ‘ökologischen Gleichgewicht‘ auseinandersetzen (vgl. aber (Reddingius, 1971; Caswell, 1978; Murdoch, 1979; Connell & Sousa, 1983; Wiens, 1984; Chesson & Case, 1986; DeAngelis & Waterhouse, 1987; Gigon & Bolzern, 1988). Einen inspirierenden Zugang findet man bei Jeltsch et al. (2000). Bei ihren Modellierstudien zur Vegetationsdynamik in afrikanischen Trockensavannen, einer ganz anderen ökologischen Kategorie, sind Jeltsch et al. auf ähnliche Unzulänglichkeiten gestoßen, wie ich sie am Beispiel der Bekämpfung von

Krankheits-Wirt-Systemen dargestellt habe. Mit dem vorgeschlagenen Konzept ökologischer Puffermechanismen versuchen sie unseren ‚geliebten‘ (Gleichgewichts-) Zustandsvorstellungen durch einen Paradigmenwechsel beizukommen. Die von mir angeführten Beispielfragestellungen würden dann lauten: Durch welche ökologischen (!) Mechanismen wird die Auflösung der Krankheitszyklen bei Tollwut oder Fuchsbandwurm abgepuffert, obwohl sie durch den menschlichen Eingriff angestrebt ist? Damit ändert sich aber die Grundherangehensweise, da nach den (Einzel-) Mechanismen, ihren Wechselwirkungen gefragt ist und nicht mehr nach dem Erhalt bzw. der Auflösung eines definierenden Zustands. Die ökologische Einheit, das Erreger-Wirt-System existiert nun, weil es nicht ‚NICHT IST‘ (Jeltsch et al., 2000).

#### **4    Schlußfolgerung**

Bezogen auf die eingangs gestellte Frage dürfen wir das Konzept vom Ökologischen Gleichgewicht getrost in Rente schicken, wissend um seine grundlegende Eleganz. Wenn dann der Blickwinkel auf die Dynamik ‚dazwischen‘ breiter wird, haben wir zwei Gewinne: die Möglichkeit eine variable Welt weniger elegant betrachten (z.B. modellieren) zu können und trotzdem darin hin und wieder elegante Prinzipien entdecken zu dürfen (Levin et al., 1997; Fahse et al., 1998).

#### **5    Danksagung**

Hiermit möchte ich mich bei Volker Grimm für seine hilfreiche Durchsicht des Manuskripts bedanken.

## 6 Literatur

- Anderson, R.M., 1982. The Population Dynamics of Infectious Diseases: Theory & Applications. Chapman Hall, London.
- Anderson, R.M., Jackson, H.C., May, R.M., Smith, A.D.M., 1981. Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature* 289, 765-770.
- Caswell, H., 1978. Predator mediated coexistence: An equilibrium model. *Am.Nat.* 112, 127-154.
- Caughley, G., 1981. What do we know about the dynamics of large mammals. In: Fowler, C.W., Smith, T.D. (Eds.), *Dynamics of Large Mammal Populations*. Wiley, New York.
- Chesson, P.L., Case, T.J., 1986. Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history & coexistence. In: Diamond, J.M., Case, T.J. (Eds.), *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 229-239.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rainforests & coral reefs. *Science* 99, 1302-1310.
- Connell, J.H., Sousa, W.P., 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am.Nat.* 121, 789-824.
- DeAngelis, D.L., Waterhouse, J.C., 1987. Equilibrium & nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol.Monogr.* 57, 1-21.
- Eckert, J., 1996. Der "gefährliche Fuchsbandwurm" (*Echinococcus multilocularis*) und die alveoläre Echinokokkose des Menschen in Mitteleuropa. *Berl.Münch.Tierärztl.Wschr.* 109, 202-210.
- Eckert, J., Jacquier, P., Baumann, D., Raehner, P.A., 1995. Echinokokkose des Menschen in der Schweiz, 1984-1992. *Schweiz.Med.Wochenschriften* 125, 1989-1998.
- Egerton, F.N., 1973. Changing concepts of the balance of nature. *Quarterly Review of Biology* 48, 322-350.

- Fahse, L., Wissel, C., Grimm, V., 1998. Reconciling classical & individual-based approaches in theoretical population ecology: a protocol for extracting population parameters from individual-based models. *Am. Nat.* 152, 838-852.
- Frank, W., 1987. *Echinococcus multilocularis* in Südwestdeutschland - Persistenz einer Zoonose im mitteleuropäischen Raum. *Heidelberger Geographische Arbeiten* 83, 86-113.
- Gigon, A., Bolzern, H., 1988. Was ist das biologische Gleichgewicht ? Überlegungen zur Erfassung eines Phänomens, das es strenggenommen gar nicht gibt. *Aus Forschung und Medizin (Berlin)* 3, 18-28.
- Grimm, V., 1998. To be, or to be essentially the same: the "self-identity of ecological units". *TREE* 13, 298-299.
- Hansen, F., Jeltsch, F., Tackmann, K., Staubach, C., Löschner, U., Thulke, H.-H., 1999. Der Fuchsbandwurm: Modellierung eines Parasiten-Wirt-Systems, ein ökologischer Ansatz. *Verh.Ges.Ökol.* 29, 219-229.
- Harris, G.P., 1980. Temporal & spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, & management. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Science* 37, 877-900.
- Harrison, G.W., Fekete, S., 1980. Resistance of nutrient cycling systems to perturbations of the flow rates. *Ecol.Modell.* 10, 227-241.
- Jeltsch, F., Weber, G.E., Grimm, V., 2000. Ecological buffering mechanisms in savannas: A unifying theory of long-term tree-gras coexistence, *Plant Ecology*, in press.
- Keeling, M.J., Grenfell, B.T., 1997. Disease extinction & community size: modeling the persistence of measles. *Science* 275, 65-67.
- Leslie, P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35, 213-245.

- Levin, S.A., Grenfell, B.T., Hastings, A., Perelson, A.S., 1997. Mathematical & computational challenges in population biology & ecosystems science. *Science* 275, 334-343.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore, Williams & Wilkins.
- May, R.M., 1977. Thresholds & breakpoints: ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269, 471-477.
- Murdoch, W.W., 1979. Predation & the dynamics of prey populations. *Fortschritte der Zoologie* 25, 295-310.
- Nicholson, A.J., Bailey, V.A., 1935. The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London* part 3, 551-598.
- O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B., Allen, T.F.H., 1986. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Reddingius, J., 1971. *Gambling for Existence*. E.J.Brill, Leiden, The Netherlands.
- Roberts, M.G., Aubert, M.F.A., 1995. A model for the control of *Echinococcus multilocularis* in france. *Veterinary Parasitology* 56, 67-74.
- Schenzle, D., 1995. Zur Frage der weiteren Tollwutbekämpfung in Deutschland. *Deu.Tierärztl.Wschr.* 102, 419-454.
- Schlüter, H., Müller, T., 1995. Tollwutbekämpfung in Deutschland. Ergebnisse und Schlußfolgerungen aus über 10-jähriger Bekämpfung. *Tierärztl.Umschau* 50, 748-758.
- Smith, G.C., 1995. Modelling rabies control in the UK: the inclusion of vaccination. *Mammalia* 59, 629-637.
- Steck, F., Wandeler, A., 1980. The epidemiology of fox rabies in Europe. *Epidemiol. Rev.* 2, 72-96.

- Stöhr, K., Stöhr, P., Müller, T., 1994. Orale Fuchsimpfung gegen Tollwut - Ergebnisse und Erfahrungen aus den ostdeutschen Bundesländern. Tierärztl.Umschau 49, 203-211.
- Tackmann, K., Löschner, U., Mix, H., Reimer, K., Selhorst, T., Staubach, C., Thulke, H.-H., Ziller, M., Conrats, F.J., 2000. A field trial to control *Echinococcus multilocularis*-infections of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a sylvatic endemic focus in Brandenburg, Germany. Am.J.Epidem., in press
- Thulke, H.-H., Grimm, V., Müller, M.S., Staubach, C., Tischendorf, L., Wissel, C., Jeltsch, F., 1999. From pattern to practice: a scaling-down strategy for spatially explicit modelling illustrated by the spread & control of rabies. Ecol.Modell. 117, 179-202.
- Thulke, H.-H., Tischendorf, L., Staubach, C., Grimm, V., Jeltsch, F., Müller, M.S., Müller, T., Selhorst, T., Goretzki, J., Schlüter, H., Wissel, C., 1998. Vom ökologischen Modell zum Management: Einblicke in die Dynamik des Fuchs-Tollwut-Systems. Verh.Ges.Ökol. 28, 263-272.
- Thulke, H.-H., Tischendorf, L., Staubach, C., Selhorst, T., Jeltsch, F., Schlüter, H., Wissel, C., 2000. The spatio-temporal dynamics of a post-vaccination resurgence of rabies in foxes and emergency vaccination planning. Prev.Vet.Med. 47, 1-21.
- Tischendorf, L., Thulke, H.-H., Staubach, C., Müller, M.S., Jeltsch, F., Goretzki, J., Selhorst, T., Müller, T., Schlüter, H., Wissel, C., 1998. Chance & risk of controlling rabies in large-scale & long-term immunized fox populations. Proc.R.Soc.Lond. B 265, 839-846.
- Uchmanski, J., Grimm, V., 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? TREE 11, 437-441.

- Veit, P., Bilger, B., Schad, V., Schäfer, J., Frank, W., Lucius, R., 1995. Influence of environmental factors on the infectivity of *Echinococcus multilocularis* eggs. *Parasitology* 110, 79-86.
- Voigt, D.R., Tinline, R.R., Broekhoven, L.H., 1985. A spatial simulation model for rabies control. In: Bacon, P.J. (Ed.), *Population Dynamics of Rabies in Wildlife*. Academic Press Inc., London, 311-349.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of species considered mathematically. *Nature* 118, 558-560.
- Wiens, J.A., 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth & reality in community patterns & processes. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. (Eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues & the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 439-457.