

Juli 2008

Ein neues populationsdynamisches Modell

Einleitung

Durchsucht man das Internet unter Verwendung des Begriffes „Wachstumsmodell“, so stößt man immer wieder auf drei Modelle, nämlich das freie Wachstum, das begrenzte Wachstum und das logistische Wachstum. Daneben findet sich das Lotka-Volterra-Modell, welches die Populationsentwicklung in einem Räuber-Beutetier-System beschreibt. Im Wesentlichen handelt es sich dabei um eine Erweiterung des logistischen Modells auf zwei miteinander wechselwirkende Populationen. Dieses Modell zeigt drei Verlaufsvarianten: Entweder oszillieren die Populationsgrößen nahezu regelmäßig phasenverschoben mit variablen Amplituden, oder es kommt zum Absterben, zuerst der Raubtiere und erst dann der Beutetiere. Denkbar sind hingegen auch chaotische Verläufe oder ein nahezu schwingungsfreies Gleichgewicht. Unter welchen Parameterkonstellationen sich die beiden letztgenannten erreichen lassen, ist mir leider nicht bekannt und eigene Simulationen habe ich bisher dazu nicht durchgeführt. Allgemein finden Wachstumsmodelle Anwendung im Bereich der Ökonomie, der Biologie und Finanzwirtschaft, in der Simulation des menschlichen Energieverbrauchs, des menschlichen Nahrungsbedarfes usw.

Freies Wachstum

Beim sogenannte freien Wachstum handelt es sich um exponentielles Wachstum, welches dadurch gekennzeichnet ist, dass die Veränderung der Wachstumsgröße in der Zeit proportional zur Größe selbst ist, was durch die abgebildete Differentialgleichung beschrieben wird,

$$1) \frac{dx}{dt} = X_t * c$$

wobei X_t die Wachstumsgröße, $\frac{dx}{dt}$ die Zuwachsrate, c die Proportionalitätskonstante und t die Zeit ist. Die Integration liefert die zur Berechnung des Zinseszinses verwendete bekannte Formel:

$$2) X_t = X_0 * i^t,$$

wobei X_0 das Anfangskapital, X_t das Kapital nach der Zeit t und i der Zinssatz ist (ausgedrückt als $1 + \text{Prozentsatz}/100$). Es ist klar, dass die Wachstumsgröße X umso schneller gegen unendlich läuft, je größer sie bereits ist. Hier sei der Hinweis auf die Parabel des sogenannten Josphpfennigs gestattet, in welcher der Vater Jesu im Jahr null einen Pfennig zu einem Zinssatz von 5% für seinen Sohn anlegte und aus dem heute etwa 17 Billionen Erkugeln aus purem Gold erwachsen wären. Das Beispiel zeigt, dass exponentielles Wachstum auf Dauer keinen Bestand haben kann. Zumindest macht es aber klar, dass durch den Zinseszinsseffekt im Laufe der Zeit Vermögensansprüche entstehen, die die vorhandene Geldmenge um ein Vielfaches übersteigen und deswegen niemals eingelöst werden können.

Dennoch lassen sich mit dieser Art von Wachstum physikalische Prozesse beschreiben, z.B. Explosionen oder der radioaktive Zerfall. Im letztgenannten Fall ist die Konstante c der Differentialgleichung kleiner als 1 bzw. der Exponent in der Zeitfunktion negativ, so dass der Funktionswert hier asymptotisch gegen null läuft. Das beobachtbare natürliche Wachstum zeigt zu Beginn exponentiellen Charakter, im weiteren Verlauf flacht die Kurve jedoch ab.

Begrenztes Wachstum

Das Modell des begrenzten Wachstums fand in der Vergangenheit seine Anwendung auf ökonomische Probleme. Hierbei wurde eine Sättigungsgrenze angenommen. Die Wachstumsgröße X_t - z.B. die Anzahl der verkauften Güter eines Typs, hängt dabei von der Differenz zur Sättigungsgrenze S , dem sogenannten Sättigungsmanko $S - X_t$ ab. Diese Art des Wachstums lässt sich analog in Form einer Differentialgleichung beschreiben als

$$3) \frac{dx}{dt} = (S - X_t) * c.$$

Die Integration liefert hier ebenfalls eine Exponentialfunktion, die aber asymptotisch gegen S läuft.

$$4) X_t = S - (S - X_0) * a^{-t}$$

Zur Beschreibung der zeitlichen Entwicklung einer Population ist dieses Modell allerdings ungeeignet, weil das in biologischen Systemen zu Beginn des Prozesses empirisch festgestellte exponentielle Wachstum fehlt. Es beschreibt jedoch das Wachstum des Geschäftsbankengeldes durch die sogenannte multiple Geldschöpfung in Abhängigkeit von einer einmaligen Einlage in Form von Zentralbankengeld. Das Wachstumsmaximum liegt am Ursprung der Kurve.

Logistisches Wachstum

Das noch heute allgemein akzeptierte Modell zur Beschreibung des Bevölkerungswachstums geht auf den belgischen Mathematiker Pierre-Francois Verhulst (1804-1849) zurück, der einen wachstumshemmenden Term in das Modell des exponentiellen Wachstums einführte. Das Modell ist als Logistisches Wachstum bekannt und erlangte in den siebziger Jahren des 20. Jahrhunderts eine unerwartete Bedeutung in der sogenannten Chaostheorie. Verhulst ging weiterhin von einer konstanten Wachstumsrate aus, setzte dieser aber eine Sterberate entgegen, die er von der Populationsgröße abhängig machte. Als Ursache der wachsenden Sterberate wurde die zunehmende Populationsdichte angesehen, die zur Ressourcenknappheit, erhöhtem Stress, zunehmender Konkurrenz und gegenseitiger Tötung führt. Seine Überlegungen sollen daher etwas ausführlicher dargestellt werden.

Beim freien Wachstum ging man davon aus, dass Geburtenzahl G_t und Sterbezahl S_t jeweils proportional zum Populationsbestand X_t sind:

$$5) G_t = g * X_t \text{ und } S_t = s * X_t.$$

Die Proportionalitätskonstanten g und s geben mithin die Geburts- und Sterberaten an.

$$6) G_t/X_t = g \text{ und } S_t/X_t = s$$

Die Konstanz von Geburtenrate und Sterberate sind die Begründung für den Begriff „freies Wachstum“ weil dieses Wachstum nicht von externen Einflüssen, wie der Verfügbarkeit von Ressourcen etc. abhängt. Die Gleichung für freies Wachstum lautet demzufolge:

$$7) X_{t+1} = X_t + G_t - S_t$$

Hieraus folgen durch Substitution von G_t und S_t mithilfe von Gleichung 5

$$8) X_{t+1} = X_t + g * X_t - s * X_t$$

und durch Ausklammern

$$9) X_{t+1} = X_t * (1 + g - s).$$

Die drei Konstanten können zusammengefasst werden, wodurch eine der oben beschriebenen Differentialgleichung des freien Wachstums ähnliche Differenzgleichung entsteht, nämlich

$$10) X_{t+1} = X_t * c.$$

Verhulst nahm nun an, dass die Sterberate m nicht, wie bisher konstant, sondern proportional zum Populationsbestand sei, also

$$11) s = m * X_t.$$

Eingesetzt in Gleichung 8 ergibt sich daraus die logistische Gleichung:

$$12) X_{t+1} = X_t + g * X_t - m * X_t^2$$

Bekannter ist heute die Form

$$13) X_{t+1} = c * (X_t - X_t^2),$$

die sich ergibt, wenn man m durch $1+g$ ersetzt und umformt.

Im Gegensatz zum freien Wachstum beginnt das logistische Wachstum zunächst mit einem exponentiellen Anstieg der Populationsgröße und nähert sich im weiteren Verlauf asymptotisch einer oberen Grenze. Auf die Bedeutung der logistischen Gleichung in der Chaostheorie soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Die bekannten Periodenverdopplungen und der Übergang ins Chaos haben nämlich für reale Wachstumsprozesse sofern sie durch die logistische Gleichung beschrieben werden sollen, lediglich Bedeutung, wenn Wachstumsraten über 250% auftreten. Da es sich um eine geometrische Folge in Form einer Differenzgleichung handelt ist, das Zeitinkrement immer 1 und kann nicht, wie bei einer Differentialgleichung beliebig klein gewählt werden. Man könnte die Gleichung zwar in folgender Form aufschreiben, nämlich

$$X_{t+dt} = c * (X_t - X_t^2) * dt$$

und hätte damit die Möglichkeit das Zeitinkrement beliebig klein zu wählen. Der Effekt ist jedoch derselbe, der sich durch Wahl eines kleinen Wertes für die Konstante c einstellt, nämlich asymptotischer Verlauf der Populationsgröße. Bis heute scheint die logistische Gleichung den Endpunkt bei der Modellierung der Populationsdynamik zu bilden.

Das Modell hat jedoch mehrere Schwächen. Die Reproduktionsrate wird als konstant angenommen. Dabei wird stillschweigend vorausgesetzt, dass sich eine Population bei einem Überschuss an Nahrung ebenso schnell reproduziert, wie beim Nahrungsmangel. Auf der anderen Seite erhöht sich die Sterberate allein durch die Populationsdichte. Beides trifft jedoch beim menschlichen Bevölkerungswachstum nicht zu. So ist die Sterblichkeit in den Ballungszentren der reichen Industrieländer vergleichsweise gering. Zwar steigt durchaus die Mordrate, dennoch ist die Gesamtsterblichkeit durch Verfügbarkeit der moderne Medizin niedriger, als in den armen Ländern. So sterben in diesen Ländern täglich etwa 30.000 Kinder unter 5 Jahren an Unterernährung. Andererseits ist ausgerechnet in den ärmsten Ländern die Reproduktionsrate hoch, während die reichen Industrieländer über den Rückgang der Geburtenrate klagen. Die Sterblichkeit hängt deshalb nicht allein von der Populationsdichte, sondern auch vom verfügbaren Angebot von Nahrung und Medizin ab. Eine hohe Populationsdichte trägt deshalb de facto weniger zu einer Erhöhung der Sterberate bei, als Hunger und Krankheit infolge von Unterversorgung. Das Eine schließt jedoch das Andere nicht aus. Unterversorgung in Ballungsgebieten dürfte daher die Sterberate stärker ansteigen lassen, als Unterversorgung in dünn besiedelten Gebieten.

Auch für primitivere Lebewesen beschreibt die Verhulst-Gleichung die Populationsentwicklung nicht korrekt. So entwickelt sich eine Bakterienkultur bei unbegrenztem Nahrungsangebot immer exponentiell. Während die einmalige Zugabe einer definierten Nahrungsmenge in einer Petrischale zunächst zum exponentiellen Wachstum führt, kommt es bei Erschöpfung der Nährstoffvorräte zum ebenso schnellen Absterben der gesamten Population. Da Nahrungsmangel bei Bakterien das Wachstum verlangsamt, verringert sich vor dem Absterben zuerst die Reproduktionsrate, da diese lediglich durch Zellteilung erfolgt. Zieht man die bei etlichen Arten vorhandene Fähigkeit zur Sporenbildung in Betracht, so müssten weitere Modifikationen erfolgen.

Es schien daher sinnvoll, ein Wachstumsmodell zu entwickeln, in dem Reproduktionsrate und Sterberate gleichermaßen vom Nahrungsangebot abhängen, wobei unterstellt wird, dass dieses alle Individuen gleichermaßen trifft. Die verfügbare Nahrungsmenge pro Individuum ersetzt in umgekehrt proportionaler Weise den Begriff der Dichte, weil der Dichtebegriff implizit aus der verfügbaren Fläche für Ackerbau, Rohstoffgewinnung, Transportinfrastruktur und Lebensraum dividiert durch die Populationsgröße abgeleitet werden kann, nämlich als Kehrwert dieses Quotienten. Die Dichte ist daher hinsichtlich ihrer regulierenden Funktion gleichwertig mit dem genannten Kehrwert der Nahrung pro Individuum. Der Vorteil dieser Festlegung liegt in der Möglichkeit, auch extrinsische Einflüsse, wie eine regelmäßige Reproduktion des Nahrungsangebotes zu berücksichtigen, während die Dichte als Regulativ allein von der Population selbst abhängt.

Methode

Das folgende Modell simuliert die zeitliche Entwicklung einer Population in mehreren Variationen. Bei der ersten Variante wird ein geschlossenes System angenommen, in dem

sich eine vorher festgelegte Menge an Nährsubstanz befindet. Die zweite Variante beschreibt ein offenes System, in dem zusätzlich eine konstante Menge an Nährsubstanz pro Zeiteinheit hinzugefügt wird. Die Elimination von Stoffwechselprodukten bzw. Müll wird in beiden Fällen nicht berücksichtigt. Der Einfluss möglicherweise giftiger Stoffwechselprodukte auf die Reproduktionsrate wird daher nicht erfasst. Ebenfalls vernachlässigt wird die dichteabhängige Begrenzung des individuellen Lebensraumes, die räumliche Ausdehnung und geometrische Anordnung der Population, welche zur weiteren Differenzierung des individuellen Nahrungsangebots führt (fraktale Geometrie der Gebietsgrenzen, dendritisches Wachstum des bewohnten Lebensraumes, etc.). Derartige Differenzierungen sind allenfalls der Grund für die Art der Ressourcenverteilung (Paretoverteilung, Gleichverteilung, Gaussverteilung, etc.), nicht aber für das globale Systemverhalten. Die Sterberate wird allenfalls räumlich moduliert, nicht aber auf der Zeitachse. Es wird demzufolge hier lediglich die Populationsentwicklung in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot untersucht. Dabei kann das Nährstoffangebot durchaus im erweiterten Sinne verstanden werden, nämlich als Angebot von Nahrung, Rohstoffen und Energie.

Gegeben ist der Nährstoffvorrat N_t zum Zeitpunkt t in einer beliebigen Einheit. Die Populationsgröße P_t wird zu Beginn auf einen beliebigen Wert gesetzt. Die Reproduktionsrate R_t vergrößert die Population, während die Sterberate S_t diesem Prozess entgegenwirkt. Die Gesamtwirkung dieser beiden Faktoren, die Wachstumsrate W_t ergibt sich aus der Differenz von R_t und S_t . R_t und S_t werden als Funktion des Nährstoffangebotes pro Individuum A_t definiert, womit die Populationsdichte als globaler Parameter implizit enthalten ist. Z_t gibt die Nährstoffmenge an, die pro Zeiteinheit zusätzlich hinzugegeben werden kann. Für den Fall einer einmaligen Nährstoffzufuhr wird dieser Wert einfach auf 0 gesetzt. Die einmalige Nährstoffzufuhr entspricht daher, auf die menschliche Population bezogen, den Fossilien, die zur Energiegewinnung und Rohstoffgewinnung verwendet werden können.

Es gilt demzufolge folgende Iterationsschleife:

1. $A_t = N_t/P_t$
2. $R_t = f(A_t)$
3. $S_t = g(A_t)$
4. $W_t = R_t - S_t$
5. $P_{t+1} = P_t + P_t * W_t$
6. $N_{t+1} = N_t - P_t * k + Z_t$
7. $P_t = P_{t+1}$
8. $N_t = N_{t+1}$

Die Konstante k entspricht dem Nährstoffverbrauch pro Individuum und Zeiteinheit. Bei einem Überschuss an Nahrung läuft die Reproduktionsrate gegen einen Maximalwert, der bei weiterer Erhöhung des Nahrungsangebotes nicht überschritten wird. Vermindert sich das Nahrungsangebot unter einen kritischen Wert, so nimmt die Reproduktionsrate ab und wird bei einem Angebot von 0 ebenfalls 0. Dieser Zusammenhang lässt sich als einfache Exponentialfunktion beschreiben, wobei gilt:

$$R_t = (1 - e^{-cA_t}) * d$$

Die Konstante c dient dabei zur Kalibrierung des Kurvenverlaufs, während d das maximale Wachstum in % angibt. In ähnlicher Weise hängt die Sterberate vom Nahrungsangebot ab. Bei Nahrungsüberschuss strebt sie gegen einen konstanten Wert. Bei einer

Nahrungsverknappung steigt sie an und erreicht schließlich den Wert 1, wenn keinerlei Nahrung mehr vorhanden ist. Dieser Zusammenhang ist ebenfalls durch eine Exponentialfunktion beschreibbar und lautet:

$$S_t = a * e^{-cAt} + b$$

Die Konstante c dient ebenfalls der Kurvenkalibrierung und besitzt den selben Wert, wie bei der Reproduktionsfunktion, während a und b die Grenzwerte der Sterberate bei Nahrungsmittelüberschuss bzw. bei nicht vorhandenen Nahrungsmitteln angeben.

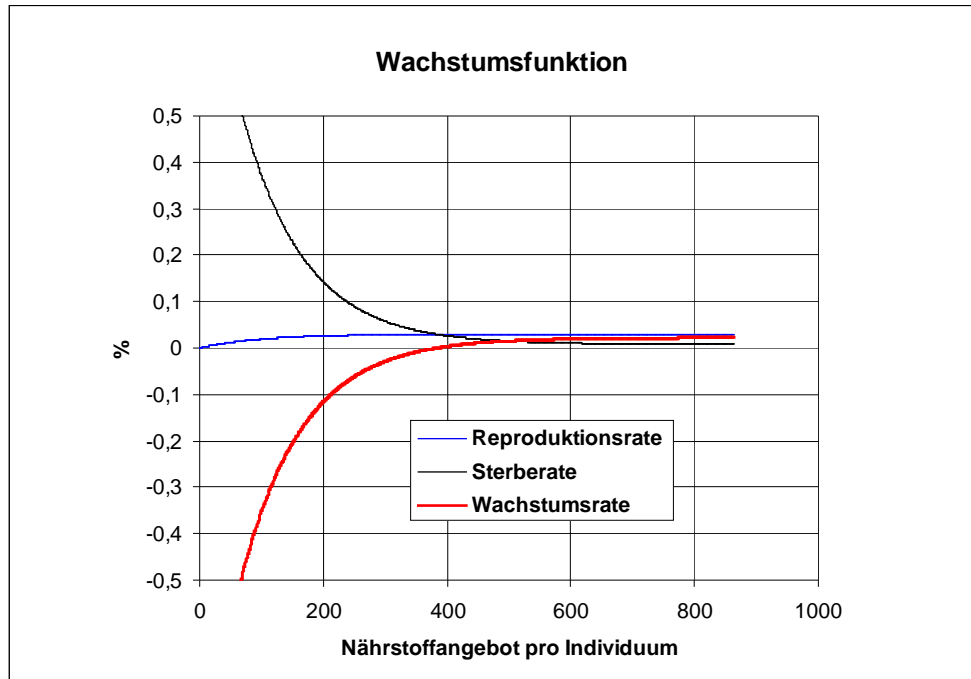


Abbildung1: Die Abbildung zeigt die Abhängigkeit der Wachstumsrate vom durchschnittlichen Nahrungsangebot pro Individuum. Die Wachstumsrate ergibt sich aus der Differenz von Reproduktionsrate und Sterberate. Der Grenzwert der Reproduktionsrate wurde durch die Konstante d auf 3% festgelegt. Der Grenzwert der Sterberate wurde durch die Konstante b auf 0,008 festgelegt, was in etwa der derzeitigen Sterberate in der Bundesrepublik Deutschland entspricht. Der Wert für die Konstante a beträgt 0,992 und ergibt sich aus einer angenommenen Sterberate von 1 bei völliger Abwesenheit von Nahrung und dem Grenzwert b . Die Skalierungskonstante c wurde für beide Funktionen auf 0,01 festgelegt. Bei etwa 400 Nahrungseinheiten schneiden sich beide Funktionen. Das resultierende Wachstum ist deswegen an diesem Punkt gleich null.

Die Simulation kann grundsätzlich mit jeder Programmiersprache durchgeführt werden. Besonders geeignet ist die Programmiersprache Java, weil die Simulation damit im Internet einer breiten Leserschaft ohne Umwege zur Verfügung gestellt werden kann und weil die Konstanten und damit auch die Funktionen z.B. per Schieberegler interaktiv modifiziert werden können. Für die vorliegende Untersuchung wurde das Tabellenkalkulationsprogramm Excel verwendet.

Ergebnisse

Bei gegebenem einmaligem Nahrungsvorrat N_t verringert sich das Nahrungsangebot pro Individuum exponentiell. Der verbleibende Nahrungsmittelvorrat verringert sich immer schneller, so dass der Untergang der Kultur nach Erreichen eines Maximums relativ plötzlich erfolgt (Abbildung 4).

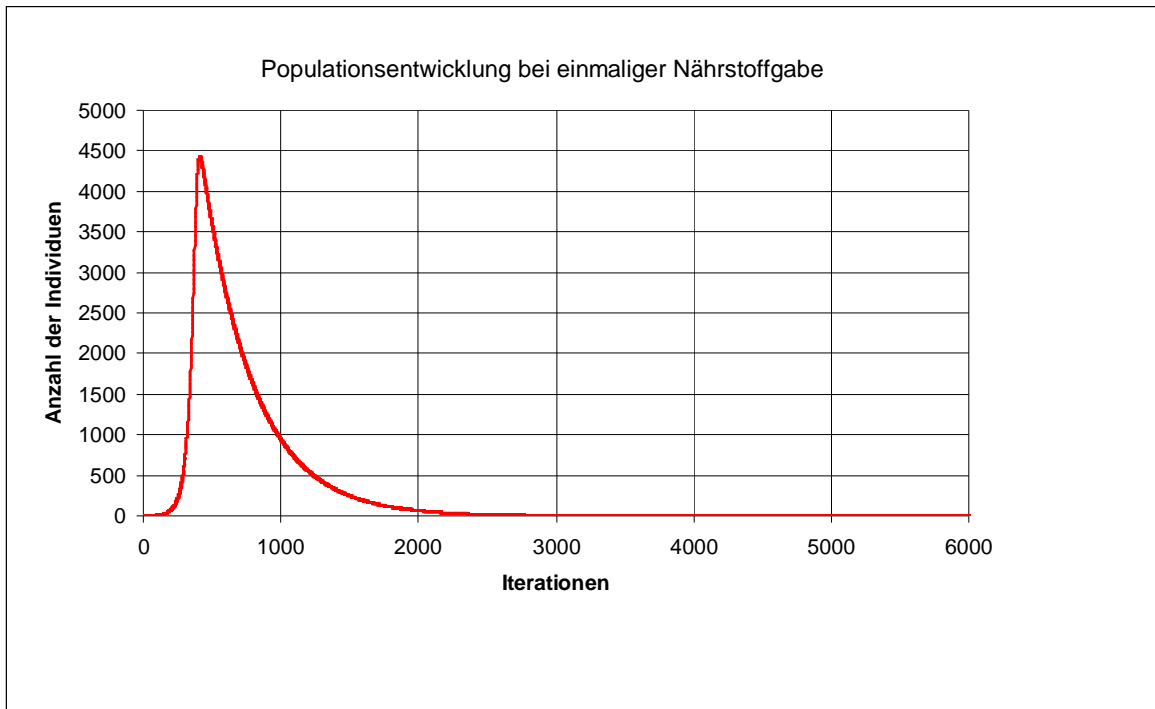


Abbildung 2: Die Abbildung zeigt die Populationsentwicklung bei einer einmaligen Nährstoffgabe N_0 in Höhe von 2 Millionen Einheiten. Z_t ist demzufolge 0. Aufgrund des Nährstoffüberschuss stellt sich zunächst ein exponentielles Wachstum ein. Wenn sich das Nährstoffangebot pro Individuum schließlich unter den kritischen Wert von ca. 400 Einheiten verringert, stirbt die Population zuerst sehr schnell und dann mit abnehmender Geschwindigkeit ab.

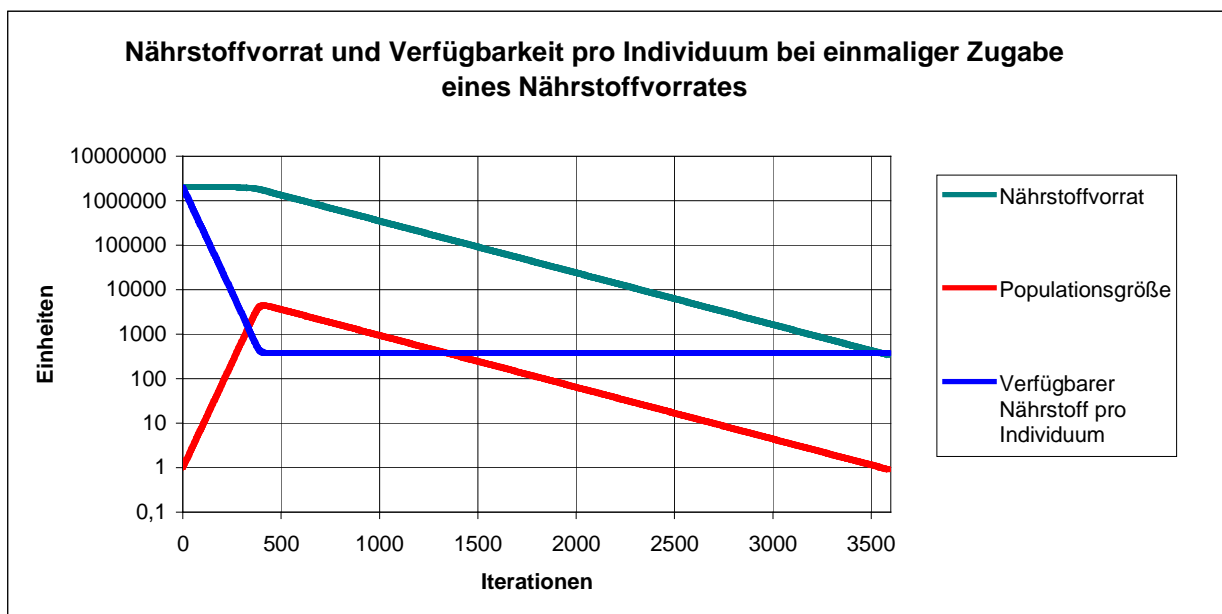


Abbildung 3: Die Größenachse ist hier zur besseren Übersicht logarithmisch skaliert. Während der gesamte Nährstoffvorrat sich anfänglich kaum ändert, sinkt der zunächst überschüssig verfügbare Nährstoff pro Individuum schnell ab. Genau beim Erreichen des Populationsmaximums unterschreitet er den kritischen Wert von 385 Einheiten, unterhalb dessen die Sterberate die Reproduktionsrate überschreitet. Der Nährstoffvorrat vermindert sich ab diesem Zeitpunkt in gleichem Maße, wie die Population, weswegen die verfügbare Nährstoffmenge pro Individuum konstant bleibt. Nach 3500 Iterationen ist die Population abgestorben.

Setzt man zusätzlich zum initial gegebenen Nährstoffvorrat eine definierte Nährstoffmenge pro Zeiteinheit zu ($Z_t > 0$), so entwickelt sich die Population, wie in Abbildung 4 dargestellt. Der Verlauf entspricht im Wesentlichen dem Verlauf bei Verwendung der logistischen Gleichung. Allerdings geschieht dies nur, wenn der anfängliche Nahrungsvorrat im Verhältnis zum regelmäßigen Nahrungszusatz klein ist. In diesem Fall kommen Reproduktionsrate und Sterberate ins Gleichgewicht, was gleichbedeutend ist mit einem Rückgang des Wachstums auf null. Die regelmäßige Nährstoffzufuhr reicht aus, um eine bestimmte Anzahl Individuen zu ernähren.

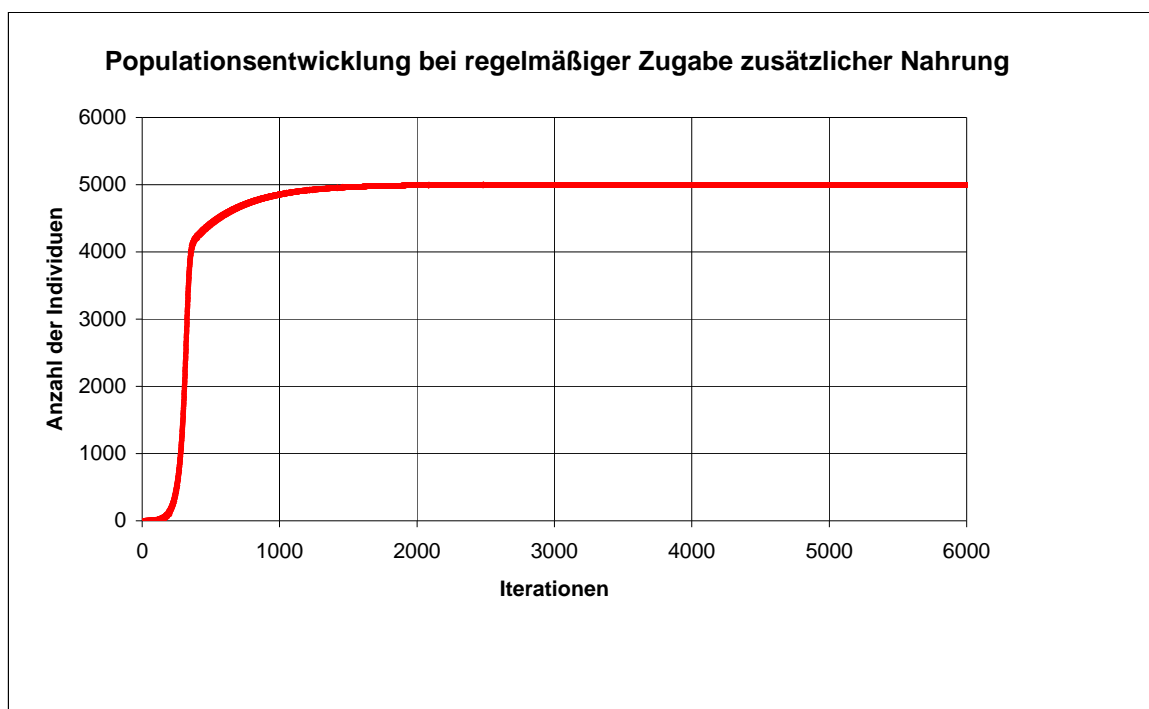


Abbildung 4: Bei geringem Nährstoffvorrat im Verhältnis zum regelmäßigen Nährstoffzusatz verläuft die Entwicklung der Modellpopulation analog dem Verhulst-Prozess. Die Populationsgröße nähert sich nach anfänglichem exponentiellen Wachstum auf einer sigmoiden Kurve asymptotisch einem Maximalwert.

Der Nährstoffvorrat steigt bei dieser Variante durch das anfänglich langsame Wachstum zunächst fast linear an, um sich dann asymptotisch einem Maximum zu nähern. Der verfügbare Nährstoff pro Individuum wächst anfänglich ebenfalls, erreicht dann aber ein Maximum, und fällt anschließend auf einen konstanten Wert ab (Abbildung 5).

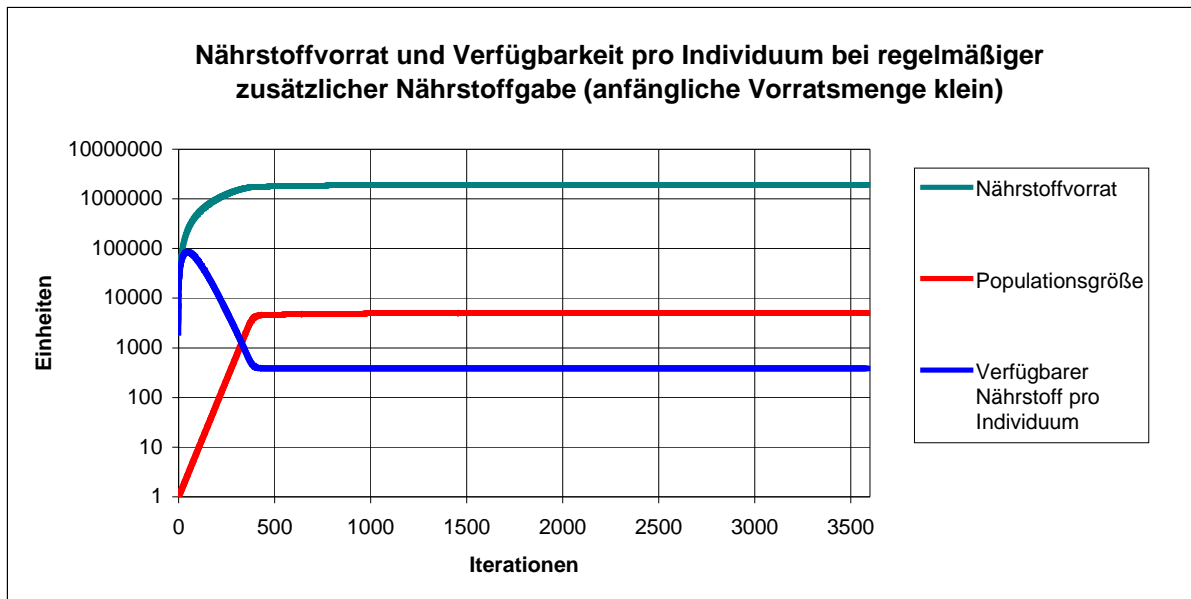


Abbildung 5: Ist der Nährstoffvorrat zu Beginn der Simulation klein im Verhältnis zu der regelmäßig erfolgenden Zugabe, so kommt es zu der Entwicklung der Population, wie in Abbildung 4 beschrieben. Der Nährstoffvorrat erreicht asymptotisch ein Maximum. Verfügbarer Nährstoff pro Individuum und die Zahl der Individuen bleiben ebenfalls konstant. es herrscht ein Gleichgewicht zwischen Reproduktionsrate und Sterberate. Das Wachstum beträgt null.

Anders verläuft die Entwicklung, wenn der Nährstoffvorrat zu Beginn im Verhältnis zu Z_t groß gewählt wurde. Da die Reproduktionsrate wegen des Überschussangebotes hoch ist, kommt es am Anfang wiederum zu einem exponentiellen Wachstum der Population. Wenn schließlich die Vorräte aufgezehrt sind, stirbt die Population bis auf den Bestand ab, der durch die nachhaltige Nährstoffzufuhr gerade soweit ernährt werden kann, dass Reproduktionsrate und Absterberate im Gleichgewicht sind.

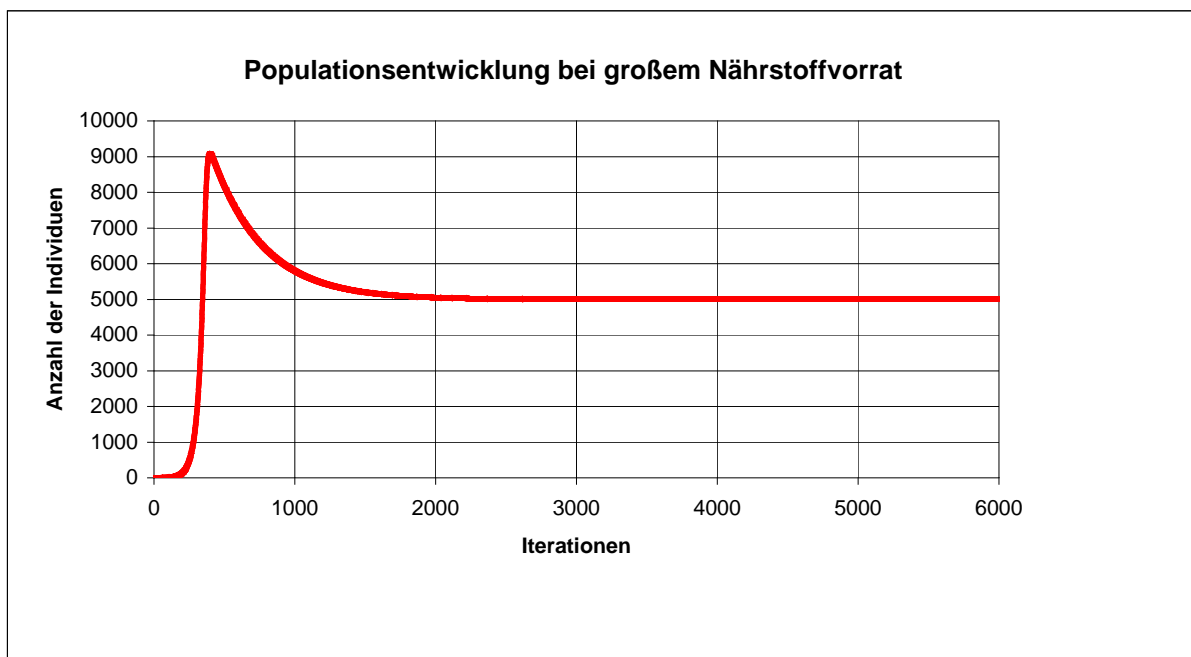


Abbildung 6: Ist ein ausreichend großer Nährstoffvorrat von Anbeginn an vorhanden, so wächst die Population solange exponentiell weiter, bis dieser Vorrat aufgebraucht ist. Danach setzt das Absterben ein, welches solange anhält, bis die Population die Größe erreicht hat, welche bei gegebener Nährstoffzugabe pro Zeiteinheit noch existieren kann. Das Wachstum pegelt sich auch in diesem Falle bei null ein.

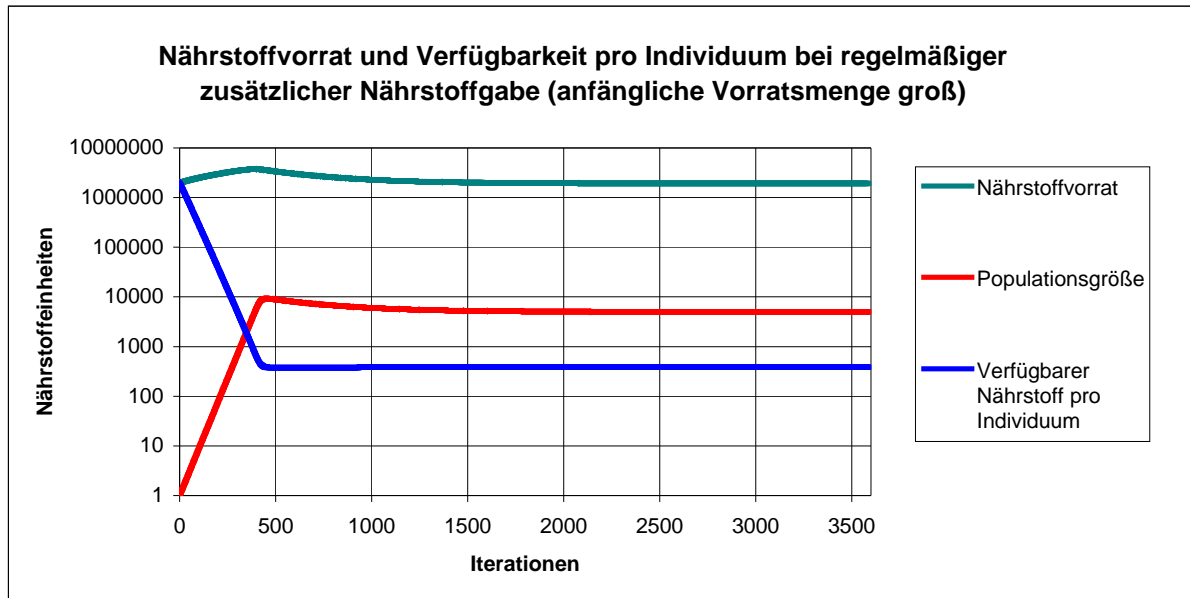


Abbildung 7: Wegen der regelmäßigen Zugabe steigt der Nährstoffvorrat auch in diesem Szenario zu Beginn an. Der hohe Anteil der anfänglichen Vorräte bewirkt jedoch ein überschießendes Wachstum, das zum Absterben eines Teils der Population führt. Letztlich pegeln sich auch bei dieser Konstellation Reproduktionsrate und Absterberate auf ein Gleichgewicht ein. Auch hier ist das Gleichgewicht nur dann gegeben, wenn gerade soviel an Ressourcen verbraucht wird, wie regelmäßig in das System eingebracht wird.

Diskussion

Es muss grundsätzlich unterschieden werden zwischen dem Wachstum eines einzelnen Organismus und dem zahlenmäßigen Wachstum eines Kollektives von Organismen, eben einer Population. Das Wachstum des einzelnen Organismus verläuft immer asymptotisch gegen null. Das bedeutet, dass seine Größe ein endgültiges Maximum erreicht. Ungehemmtes Wachstum einzelner Systemkomponenten, wie etwa bei einer Krebserkrankung, führen immer zum Untergang des Individuums. Das Wachstum einer Population hingegen erfolgt unter der Voraussetzung unbegrenzter Verfügbarkeit von Fläche und Nahrung exponentiell. Bei Organismen, die sich durch Teilung vermehren, ist dieses Wachstumsverhalten offenkundig und in Vitro leicht beobachtbar. Da in Laborversuchen mit Einzellern weder unendliche Fläche, noch unbegrenzte Nahrung vorhanden ist, wird die unter anfänglichen Überschussbedingungen gefundene exponentielle Vermehrung natürlich extrapoliert. Auch aus theoretischen Überlegungen geht ganz allgemein hervor, dass sich eine Spezies, sofern die Sterberate kleiner als die Reproduktionsrate ist, unter der Voraussetzung eines Überschusses an Fläche und Nahrung exponentiell vermehren muss.

Dass dauerhaftes exponentielles Wachstum bei begrenztem Nahrungs- und Flächenangebot unmöglich ist, ist evident und braucht daher nicht näher begründet zu werden. Verhulst nahm die Reproduktionsrate als konstant an, machte die Sterberate aber von der Populationsgröße selbst abhängig. Bei gegebener Fläche, ist die Populationsdichte in der Tat direkt proportional zur Populationsgröße. Die Annahme jedoch, dass die Sterberate proportional zur Populationsdichte ansteige, dürfte eher eine Vermutung sein, als eine gesicherte Tatsache. Es ist schließlich nicht bestreitbar, dass die Erdbevölkerung exponentiell wächst, trotz zunehmender Populationsdichte. Der Effekt einer dichteproportionalen Sterberate dürfte somit eher in Legebatterien auftreten, als in Ballungszentren, wie Los Angeles. Es liegt nahe, dass die Menschheit von diesem postulierten Effekt noch weit entfernt ist. Die Abhängigkeit der Mortalität von den verfügbaren Ressourcen scheint daher plausibler. Im Falle einer

Bakterienpopulation ist die Reduktion des Begriffes auf die verfügbare Nährstoffmenge sicher zulässig, während der Mensch neben der Nahrung auch medizinische Versorgung, Rohstoffe und Energie benötigt. Die verfügbare Nahrung ist begrenzt durch die landwirtschaftlich nutzbaren Flächen und durch die dort eingestrahlte Sonnenenergie, aber auch durch die Zusammensetzung und die Bewässerung des Bodens. Auch die Idee einer großtechnischen, synthetischen Herstellung von Nahrung aus vorhandenen Rohstoffen findet ihre Grenzen im endlichen Vorrat dieser Stoffe. Während die Rohstoffe, zwar über die Erde verteilt, jedoch in regional begrenzten Lagerstätten gefunden werden, sorgt die Verteilung der daraus gewonnenen Güter für eine Dissipation über den gesamten Globus. So sind etwa 94% der weltweiten Ölvorkommen auf 1500 Ölquellen konzentriert. Die aus diesem Öl gewonnenen Kunststoffe und Chemieprodukte finden sich hingegen verteilt auf Millionen von Müllkippen. Ähnliches gilt für Metalle, wie Kupfer, Eisen usw. Es ist daher einleuchtend, dass Rohstoffe in Zukunft recycelt werden müssen, eben weil sie endlich sind. Das Problem der Energieknappheit mag zwar durch Wasserstofffusion gelöst werden können, nicht aber das Nahrungsproblem. Es kann bei gegebener Anbau- und Weidefläche immer nur eine bestimmte Menge an Nahrung erzeugt werden. Ebenso wächst in den Weltmeeren immer nur eine begrenzte Menge Fischen pro Zeiteinheit heran. Wie bereits Konrad Lorenz darlegte, führt die Überfischung nicht zum Aussterben der Beuteart, sondern zum Untergang der Fangindustrie. Das Prinzip der Nachhaltigkeit wurde bereits 1713 von Hans Carl von Carlowitz formuliert, also fast 300 Jahre bevor sich diese Erkenntnis im Bewusstsein des modernen Menschen verankert hat.

Die Experimente mit dem hier vorgestellten Modell gingen deshalb von einem geschlossenen System aus, dem ein Vorrat verwertbarer Ressourcen mitgegeben wurde. Es zeigte sich, dass die Modellpopulation in jedem Falle absterben muss, sobald diese Ressourcen erschöpft sind. Dieser Befund dürfte auch für die Population der Menschen gelten und er entspricht eigentlich einer trivialen Einsicht, für die es keinerlei Experimente bedarf. Werden hingegen periodisch Ressourcen zugeführt, so hängt die Entwicklung der Population vom Verhältnis der Vorräte zu den erneuerbaren Ressourcen ab. Bei im Verhältnis großen Vorräten kann sich die Population bis zu einer Größe entwickeln, die bei Erschöpfung der Vorräte wegen des einsetzenden Mangels keinen Bestand mehr haben kann. Die Sterberate erhöht sich solange über die Reproduktionsrate, bis ein Gleichgewicht zwischen Verbrauch und Bedarf eingestellt hat. Überschüsse sind in diesem Fall nicht mehr verfügbar. Die Populationsgröße erreicht ein Gleichgewicht zwischen Sterberate und Reproduktionsrate, das bedeutet, sie bleibt konstant. War der Vorrat im Verhältnis zur Menge der erneuerbaren Ressourcen klein, so konnte sich die Population erst gar nicht auf eine Größe entwickeln, die wegen des plötzlich einsetzenden Nahrungsmangels wieder schrumpfen musste, sondern sie bewegte sich mit abnehmendem Wachstum asymptotisch gegen den Gleichgewichtswert.

Angesichts der Plünderung unserer Rohstoff- und Energievorräte, der Überfischung der Weltmeere und der zögerlichen Entwicklung sogenannter regenerativen Energien, stellt sich nicht mehr allein die Frage, wie viele Menschen die Erde ernähren kann, sondern, ob die Weltbevölkerung weiter wachsen wird bis ein katastrophales Massensterben nach Erschöpfung der fossilen Ressourcen zu einem Gleichgewicht bei niedrigerer Bevölkerungszahl führt, oder, ob ein Gleichgewicht durch vermindertes Wachstum auf asymptotischem Wege hin zu einer konstanten Bevölkerungszahl führen wird. Beide Entwicklungen sind möglich. Möglich sind auch andere Verläufe, aber unmöglich ist mit größter Wahrscheinlichkeit ein weiteres exponentielles Wachstum über fünfzig oder hundert Jahre.