

Zeitschrift: Wechselwirkung : Technik Naturwissenschaft Gesellschaft
Band: 4 (1982)
Heft: 15

Artikel: Fische & Zahlen
Autor: Schramm, Engel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-653265>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

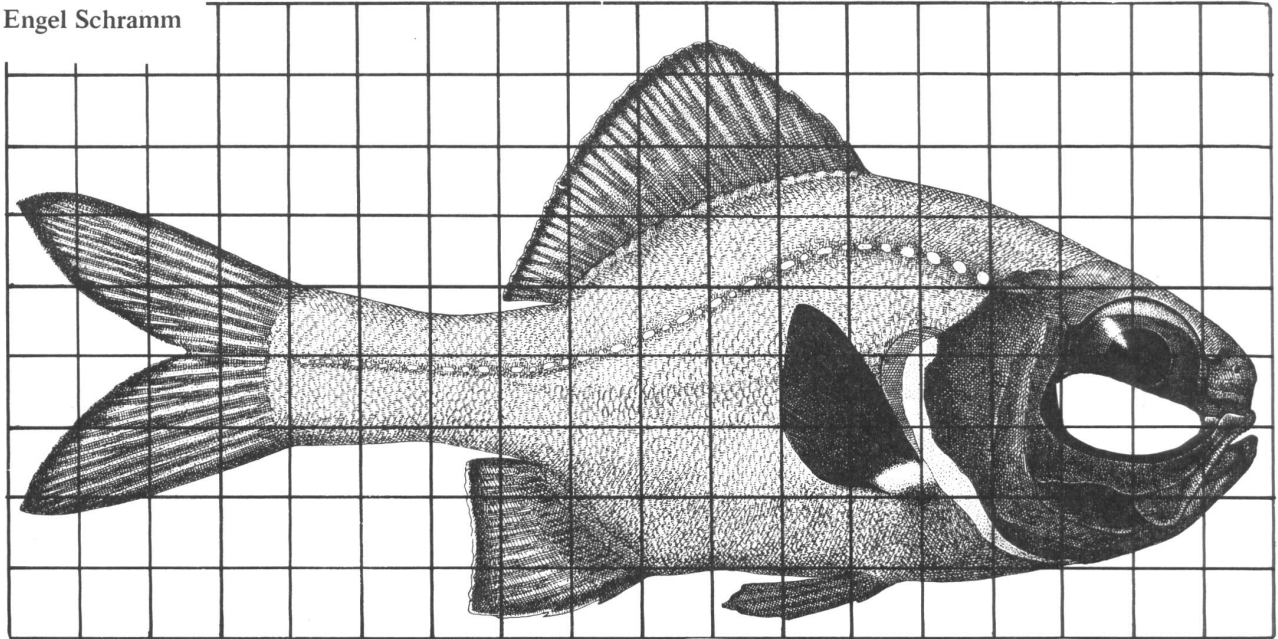
Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 17.11.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Engel Schramm



Fische & Zahlen

In der Ökologie herrschen heute weitgehend mathematische Modelle vor und verdrängen nicht-mathematische Konzeptionen. Am Beispiel zweier führender Exponenten dieser Mathematisierung, Vito Volterra und Alfred Lotka, versucht der folgende Artikel historisch nachzuzeichnen, wie sich das Verhältnis zwischen Mathematik und Ökologie in diesem Jahrhundert grundlegend verändern konnte.

„Wenn ein neuer wissenschaftlicher Ansatz sich durchsetzt, versuchen dessen Anhänger häufig, andere Richtungen zu unterdrücken.“ Mit diesen Worten begannen 1974 zwei altangesehene Ökologen einen warnenden Kommentar in der wichtigsten amerikanischen Fachzeitschrift, in ECOLOGY. Van Valen und Pitelka beklagten sich über eine „intellektuelle Zensur innerhalb der Ökologie“, die von den Vertretern der mathematischen Ökologie ausgeht und sich innerhalb der Biologie erst kurz zuvor „etabliert hat und eine Politik des Ausschlusses vom Wettbewerb zu verfolgen scheint.“

Die beiden führten eine Anzahl Beispiele dafür an, daß Theorien, die nicht auf mathematischen Modellen basieren, kaum noch in den angesehenen Zeitschriften veröffentlicht werden könnten und immer mehr als unwissenschaftlich gälten. Nach den Kriterien der Mehrheit der amerikanischen Ökologen würde nicht einmal mehr die epochemachende „Entstehung der Arten“ von Darwin als Doktorarbeit angenommen, da in ihr auf eine mathematische Auswertung der tiergeographischen Besonderheiten verzichtet wurde.

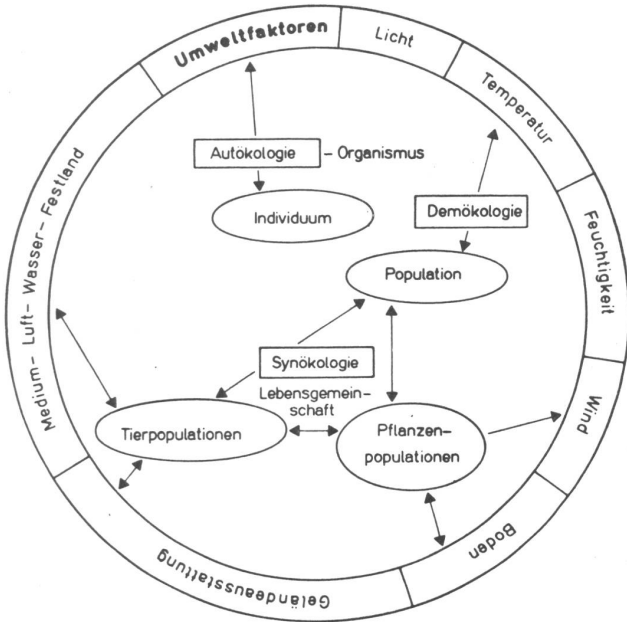
Van Valen und Pitelka flehten die Ökomathematiker an, auch andere theoretische Ansätze gelten zu lassen: „Es gibt unterschiedliche Weisen, um Theorie zu treiben, und unterschiedliche Kriterien, um Fakten zu sammeln und zu bewerten.“ Doch immer weiter werden Freilandbeobachtungen und qualitative Theorien zurückgedrängt, immer mehr werden Laborexperimente und Computerbetrachtungen von einer mächtigen Lobby durchgedrückt.

Dies hat jedoch auch Auswirkungen auf die Modellbildung und vor allem aber deren Bewertung. Vor kurzem wurde in einem Übersichtsartikel über die „Brauchbarkeit ökologischer Modelle“ gezeigt, daß es mittlerweile zwar eine Unmasse mathe-

matischer Modelle in der Ökologie gibt, die jedoch nur dazu dienen, einen äußerst begrenzten Fundus geeigneter empirischer Beobachtungen immer wieder aufs neue zu interpretieren, sie dabei (vom Mathematikerstandpunkt aus) immer „eleganter“ oder immer „angemessener“ zu formalisieren. Handelt es sich dabei nicht um einen Wasserkopf? Da bei der Konstruktion von mathematischen Modellen notgedrungen die überwiegende Mehrheit ökologischer Phänomene ausgeblendet bleibt, stellt sich die Frage nach dem Erkenntniswert und dem Sinn dieser Art der Modellbildung: „Zuviel sollte von den Modellen nicht erwartet werden. Die Modellbildung ist nur ein Teil – und zwar ein untergeordneter Teil – der ökologischen Forschung.“ (Pielou) Denn die mathematischen Modelle müssen eine Entsprechung in den tatsächlichen ökologischen Gefügen aufweisen, und schon daher muß weiterhin mit herkömmlichen Methoden der Ökologie geforscht werden.

Wie konnte es dazu kommen, daß sich das Verhältnis zwischen Mathematik und Ökologie so grundlegend veränderte, daß selbst Ökomathematiker zu warnen begannen? Noch in den dreißiger Jahren galt die Ökologie mit Recht als eine Wissenschaft, die sich fast ausschließlich im Freiland, „vom Autofenster aus“ betreiben ließ. Damals bedurfte diese Disziplin noch keines mathematischen Rüstzeugs. Ihre Denkformen und ihr methodischer Ansatz entstammten einer anderen Traditionslinie als die Experimentalwissenschaften, und vermutlich aus diesem Grund spielte auch eine Mathematisierung für die Frühgeschichte der Ökologie keine Rolle.

Um diese These zu belegen, werde ich grob die Entstehung der späteren biologischen Teildisziplin Ökologie schildern. Mehr als hundert Jahre vor der Namensgebung durch den Zoologen und Vulgärmaterialisten Haeckel begründete Linné um 1740 die Anschauung vom Naturhaushalt, in der ein Gutteil der ökologischen Gedanken bereits vorhanden war. Diese läßt sich vor allem auf die in protestantischen Ländern so beliebten wissenschaftlichen Versuche zurückführen, die Vorsehung eines Schöpfergottes, die „Providentia“, aus der Natur zu beweisen. In diesen „Physiko-Theologien“ wurden im Gegensatz zu den sonstigen Forschungseinrichtungen der damaligen Zeit nicht



Qualitative ökologische Betrachtungsweise . . .

nur immer neue Arten und Abarten gesammelt, geordnet und beschrieben, nicht nur isolierte Einzelphänomene beschrieben; sondern es wurde versucht, gesetzmäßige Sinnzusammenhänge aufzuspüren, die so wunderbar waren, daß es schwer vorstellbar schien, daß sie nicht von einem Gott eingerichtet worden wären. Bei diesen „Providentia“-Forschungen seit dem späten 17. Jahrhundert wurden auch viele ökologische Zusammenhänge erstmals beschrieben, die eine bloß systematisierende Naturgeschichte überhaupt nicht bemerken konnte: die Denkformen eines Aufeinanderangewiesenseins von Lebewesen, der zur Umwelt passenden Ausstattung von Tieren und Pflanzen, des Gleichgewichts zwischen Räuber und Beute, der Nahrungskette, ja vielleicht sogar der Nische und der Artenvielfalt. Romantische Naturphilosophen des letzten Jahrhunderts und amerikanische Naturschützer der dreißiger Jahre entwickelten weitere Denkformen, die auf einen unabhängigen Entwicklungsweg der Ökologie hinweisen (Sukzession*, Symbiose, Klimax**): ein Weg, unabhängig von Bacons Programm einer Naturbeherrschung mittels Wissenschaft (und auf der Kehrseite: Naturzerstörung), ein Weg, unabhängig vom damit verbundenen quantifizierenden Denken.

Ökonomie und erste Formeln

Solange sich die Ökologie noch ausschließlich an ihren „eigenen“ Traditionen orientierte (den Physiko-Theologien, der romantischen Naturphilosophie und dem Naturschutz), kamen in ihr bezeichnenderweise keine Mathematisierungen vor. Diese Aussage gilt aber nur für Forschungen, deren Ziel die genauere Kenntnis des Naturhaushaltes war. In solchen, die damals als ökonomische (oder angewandte) Biologie aufgefaßt und erst später der Ökologie zugeschlagen wurden. Überall wurden schon frühzeitig mathematische Modelle eingeführt, z.B. in der menschlichen Bevölkerungsdynamik, Epidemiologie, Fischereibiologie und Forstschädlingsbekämpfung. Zwar wurde auch in den Physiko-Theologien versucht, die Zahl

* Zeitliche Veränderung einer Lebensgemeinschaft durch äußere Einflüsse (z. B. Verlandung eines Sees).
 ** Relativ stabiler Endzustand einer solchen Veränderung (z. B. ein Hochmoor).

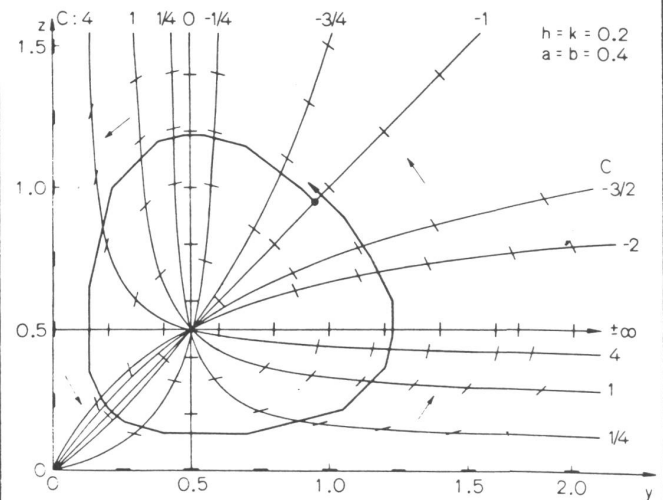
der Menschen auf der Erde vor der Sintflut zu berechnen, allgemeine Formeln oder gar Wachstumsgesetze wurden von ihnen jedoch nicht aufgestellt. Ihnen ging es nur darum, mit wievielen Nachkommen sich die biblischen Patriarchen die Erde teilen mußten.

Erst die von Malthus behauptete geometrische Bevölkerungszunahme und der sich an den Schlußfolgerungen für die Volkswirtschaft entzündende politische Diskurs waren die Ursache für ein Wachstumsmodell, das vom Mathematischen her etwas komplizierter war; Malthus' einfachere und eingängigere Formalisierung blieb jedoch vorherrschend.

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts, als immer weitere Bereiche der Naturwissenschaften mathematisiert waren, wurden dann auch für die Zahlenverhältnisse zwischen Forstschädlingen und ihren Raubbeutern sowie für die zwischen Malariaparasiten und Menschen mathematische Formeln aufgestellt. Von einer Mathematisierung kann jedoch keine Rede sein. Denn noch immer handelt es sich um mathematische Laien, um Mediziner und Biologen, die sich zwar bemühen, mathematische Ergebnisse abzufassen, die aber ziemlich naiv Formeln zusammenbasteln.

Erstaunlicherweise läßt sich jedoch – ähnlich wie in physikalischen Veröffentlichungen – nicht mehr ablesen, ob es ihnen tatsächlich um das Herausfinden einer Gesetzmäßigkeit oder nicht nurmehr um ein Grobmodell geht. Die Zahlen erscheinen plötzlich als ein Blitz des Zeus auf dem Papier. Es wird nicht mehr begründet, warum überhaupt ein mathematischer Weg eingeschlagen wird. Noch weniger wird gesagt, wieso eine bestimmte Formalisierung vollzogen wird. Überhaupt nicht wird gezeigt, ob das mathematische Modell und die auf die Anzahlen reduzierten Verhältnisse der realen Lebewesen in Übereinklang zu bringen sind.

Auch in den fischereibiologischen Forschungen wurden mathematische Modelle entwickelt, auch hier recht amateurhaft. Die marine Fischereibiologie, die seit 1870 durch enorme staatliche Zuwendungen gefördert wurde, lieferte – besonders in Kiel – nicht nur wichtige Impulse für die Ökologie („Biozönose“, „Biotop“), sondern darüber hinaus auch für die Mathematisierung der Biologie: z.B. ein Verfahren zur Probenentnahme des Plankton in Analogie zur Blutkörperchenbestimmung. Trotz der gesellschaftlichen Orientierung der Fischereibiologie und ihrer ansatzweise interdisziplinären Forschungsweise wurde jedoch noch auf die Mitarbeit von Mathematikern verzichtet.



. . . und mathematisierte nach Volterra

Mathe, Physik und mehr

Die Mathematiker beginnen erst ab 1900 ein fachliches Interesse an der Biologie zu entwickeln. Der erste war wohl Vito Volterra, Professor für mathematische Physik in Florenz bzw. Rom. Für ihn war der Umweg über die Mathematisierung von Wissenschaften – zunächst der Mechanik – ein Weg zur Fortentwicklung der Analysis. Wie er in seinen „Drei Vorlesungen über neuere Fortschritte der Mathematischen Physik“ betonte, hätten stets „die Wurzeln für die größten Entdeckungen der Analysis in Problemen der Naturwissenschaften gelegen. Zugleich kann man sagen, daß jede Vervollkommnung der analytischen Methoden zum Fortschritt der mathematischen Physik beigetragen hat.“ (Leipzig 1914, S. 97)

In ihren wesentlichen Bereichen war jedoch die Mathematisierung der Physik und auch der (physikalischen) Chemie um 1900 abgeschlossen. Die im Anwendungsbereich arbeitenden Mathematiker suchten andere Wissenschaften und entdeckten die Biologie. Bereits 1901 wies Volterra auf biologische und auch auf sozialwissenschaftliche Anwendungsmöglichkeiten der analytischen Mathematik hin. Er formalisierte hauptsächlich biomechanische Phänomene des Organismus (Bewegung, Kreislaufdrücke usw.) und forderte eine umfassende Mathematisierung der biologischen und sozialen Wissenschaften: „Die Mathematik ist der Hauptweg, um zu allgemeinen Gesetzen zu gelangen, und der sicherste Führer, um neue Hypothesen zu erdenken, oder auch um die Postulate, die die Grundlage jeder Einzeluntersuchung bilden, zu ändern und zu vervollkommen; denn sie bietet das vorzüglichste Mittel, jene nachzuprüfen, indem sie sie aus dem Felde der Abstraktion in das der Wirklichkeit überträgt.“ (Nach D'Ancona, Kampf ums Dasein, Berlin 1939, S. 162)

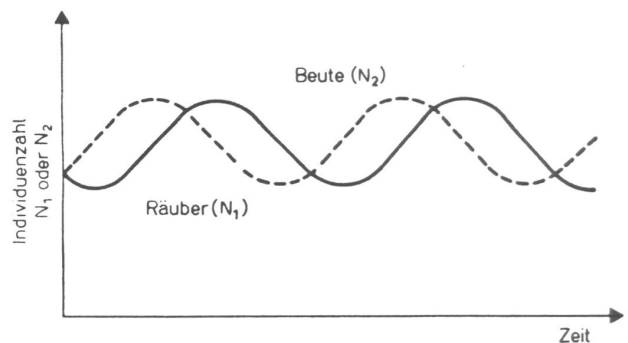
In dieser ersten Arbeit griff Volterra nur auf bekannte Tatsachen aus der Physiologie zurück, einer experimentell arbeitenden Teildisziplin der Biologie, die sich ohnehin an der Physik und der Chemie orientierte und von daher strukturell geeignete Ergebnisse lieferte. „Soweit die Biologie Experimentalwissenschaft geworden ist und es immer mehr wird, ist sie im wesentlichen eine Physik und Chemie der organischen Materie.“ (D'Ancona, a.a.O., S. 161) Die Physiologen schienen dies gespürt zu haben; sie versuchten aus eigener Kraft, die Mathematisierung voran zu treiben.

Bereits um 1902 wurde Alfred Lotka während seines Physik- und Mathematikstudiums angeregt, sich mit der Physikalisation und Mathematisierung der Evolutionstheorie zu beschäftigen. 1907, neben seiner Arbeit als „assistent chemist“ bei der General Chemical Company, veröffentlichte er nicht nur diese mathematisierte Evolutionstheorie, sondern auch eine Arbeit über das für Lebensversicherungen interessante „Verhältnis von Geburts- und Todesrate“. Seine Feierabendforschungen zur Biologie und zur Versicherungsmathematik setzte er auch als Redakteur des SCIENTIFIC AMERICAN SUPPLEMENT und anschließend wieder als Chemiker fort. 1922, vor einem Lebensjob bei einer Lebensversicherungsgesellschaft, gelang es ihm noch, ein Zweijahresstipendium an der John Hopkins-Universität zu erlangen. Dort konnte er seine Untersuchungen zur Physikalisation der Biologie fortsetzen und zusammenfassen; als Resultat erscheinen seine aufsehenerregenden ELEMENTS OF PHYSICAL BIOLOGY. Darin ordnete Lotka die bisher erfolgten Mathematisierungen der Biologen nicht nach Gegenstandsbereichen, sondern nach den jeweils benutzten Formalismen; ging dabei allerdings nicht nach Ordnungsprinzipien der Mathematik vor, sondern suchte

Parallelen zur physikalischen Chemie. In Wirklichkeit ging es ihm nicht um eine Anwendung der Mathematik, sondern um die Physikalisation der Biologie – die Mathematisierung war nur Mittel zu diesem Zweck.

Lotka beschrieb jedoch nicht nur Phänomene auf der Ebene des Organismus und deren Mathematisierung. Vielmehr versuchte er auch – z.T. auf Grundlage der früheren mathematischen Formalisierungen –, die Umweltbeziehungen zu physikalisieren und zu mathematisieren. Dabei strebte er nach einer Einheitlichkeit der Naturwissenschaften, die sich auch in den Formalismen ausdrücken sollte. So suchte er jegliche Wechselbeziehungen zwischen zwei Populationen (Arten, Artenkomplexen) in einem System von quadratischen Differentialgleichungen zu erfassen, in die für die tatsächlich vorhandenen „Sonderfälle“ (etwa Parasitismus oder Räuber-/Beute-Beziehung) nur bestimmte, konstante Variable eingesetzt und geschickte Ableitungen vorgenommen werden mußten, um die allgemeine Beziehung in mathematisch einfachere Terme („spezielle Gesetze“) für die Sonderfälle aufzulösen.

Es handelt sich also nicht um eine beliebige Mathematisierung der Biologie und besonders der Ökologie, sondern um eine im Sinne des von Volterra öfter beschworenen Lagrange,



Räuber-Beute-Wechselwirkung nach Volterra

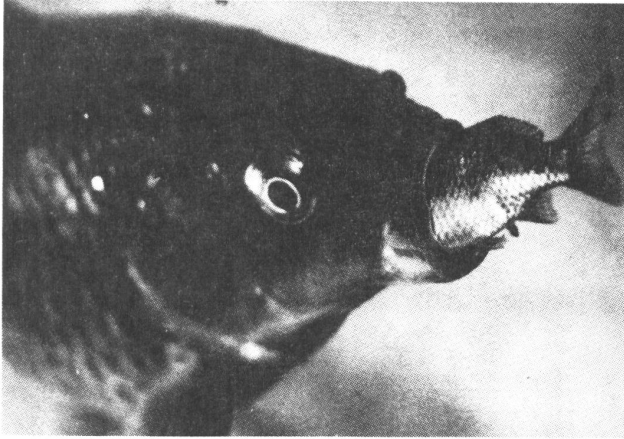
der wesentlich für die vereinheitlichende Mathematisierung der Mechanik verantwortlich war, indem er diese auf eine einzige Grundformel zurückführte.

Die folgende Charakterisierung der Mathematisierungsmethode Volterras trifft auch auf Lotka zu: „Er erinnert vereinfachte theoretische Fälle, die sich mehr oder weniger dem wirklichen Lebensgeschehen annähern. – Das Vorgehen Volterras zeigt eine vollständige Korrespondenz zu dem in der Mechanik, welcher er tatsächlich Methoden und Prinzipien entlehnt. . . . Volterra bemüht sich, die von ihm gegebenen Entwicklungen mit den schon bekannten auf physikalischem Gebiet immer mehr in Einklang zu bringen.“ (D'Ancona, a.a.O., S. 163)

Auch Volterra hatte seit 1925 einen wesentlichen Anteil an der Mathematisierung von kleinen Bruchstücken des damaligen ökologischen Wissens. Im Unterschied zu Lotka mußte er sich aber das zugrundeliegende biologische Wissen nicht selber erarbeiten (oder gar teilweise auf populärwissenschaftliche Darstellungen zurückgreifen). Stattdessen arbeitete er interdisziplinär mit einem Biologen zusammen. Dieser für die damalige Zeit erstaunliche Umstand ist jedoch nicht auf wissenschaftsinstitutionelle Gegebenheiten zurückzuführen, sondern auf familiäre Besonderheiten. Denn der Meereszoologe D'Ancona führte mit seinem künftigen Schwiegervater Volterra auf Spaziergängen Unterredungen über die Frage, ob es möglich wäre, mittels mathematischer Betrachtungsweise die Unterschiede in der Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften zu erklären. D'Ancona stellte gerade in Untersuchungen zum Fischmarkt der nördlichen Adria fest, daß es während des Ersten Weltkriegs zu einer zahlenmäßigen Verminderung jener Arten,

die sich hauptsächlich von Algen oder wirbellosen Tieren ernährten, kam und zu einer Vermehrung der Raubfischarten. Volterra stellte eine mathematische Theorie auf und konnte mit ihr den Erklärungsansatz D'Anconas untermauern. Auch weiterhin arbeiteten Volterra und D'Ancona zusammen. Dies machte die Mathematisierungsversuche der angewandten Ökologie sowohl in biologischen wie auch in mathematischen Kreisen angesehenen – schließlich wurde bei ihnen keines der beiden Fachgebiete dilettantisch abgehandelt.

Die weiteren Beiträge zu dem „Goldenen Zeitalter“ der ökologischen Mathematisierung wurden sämtlich durch Lotkas *ELEMENTS OF PHYSICAL BIOLOGY* und durch Volterras zahlreiche weitere Arbeiten zum Thema angeregt, unterschieden sich aber von ihren geistigen Ziehvätern. Sie hielten die Ökologie nicht mehr für eine Teildisziplin der klassischen Physik und mathematisierten daher nicht mehr in so einer „primitiven“ Art wie Lotka, der ja einfach Parallelen zur physikalischen Chemie konstruierte. Ihre Beiträge waren vom Mathematischen her auch unkonventioneller als die Volterras, der sich ja wie Lotka an der klassischen Physik und dem Mathematisierungsideal von Lagrange orientierte, wenn er auch nicht zwanghaft Parallelen herstellte, sondern mehr Rücksichten auf die biologischen Phänomene nahm.



Die „Neue Ökologie“

In der Ökologie konnte sich im wesentlichen die Mathematisierung in ihren einfachen Spielarten durchsetzen. Das hat zwei Hauptgründe:

- In den dreißiger und vierziger Jahren wendeten sich angewandte Ökologen, die mit den Lotka-/Volterra-Gleichungen gearbeitet hatten, der Allgemeinen Ökologie zu (u.a. aufgrund des Forschungsmittelstopps während der Wirtschaftskrise). Sie sorgten dafür, daß die mathematischen Modellierungen für die populationsdynamischen Betrachtungen an die Stelle der weniger gut verallgemeinerbaren Einzelphänomene traten.
- Dieser Trend zu einer Allgemeinen Ökologie war um so erfolgreicher, als er sich auf zahlreiche, auf unterschiedliche Versuche einer Physikalisierung der Ökologie stützen konnte. Die krausen und widerborstigen Tatsachen der ökologischen Feldforschung widersetzten sich einem einheitlichen Bild. Zwar waren bis dahin sehr viele Tier- und Pflanzengeschichtchen zu dem bunten Flickerlteppich Ökologie verwoben; doch dieser war sehr kompliziert und erst nach Jahren intensiver Beschäftigung zu verstehen. Die Physikalisierungsversuche sollten die Mittel zur Vereinfachung liefern.

Beinahe noch wichtiger als die entsprechenden Mathematisierungen waren die aus den Teichdüngungsforschungen und

Seenuntersuchungen hervorgehenden Produktivitätsbetrachtungen. Mit deren Hilfe wurde versucht, das ökologische Wissen zu vereinheitlichen. Erstmals wurden die drei Betrachtungsebenen von Umweltbeziehungen (Organismus, Population, Lebensgemeinschaft), die bis dahin nebeneinander standen, hierarchisch geordnet; Lebensgemeinschaft und Ökosystem galten als übergeordnete „Ganze“. Die Verbindung zu den Populationen und Organismen wurde mit Hilfe des Energiebegriffs geleistet.

Für diese „Neue Ökologie“ waren die Mathematisierungen durch Lotka und Volterra nicht nur deshalb wichtig, weil mit ihnen die populationsökonomische Dimension einigermaßen abgedeckt wurde (und es – zumal aus der Anwenderecke – ein paar passende Untersuchungen aus dem Freiland und Labormodelle gab). Ihnen wurde der Charakter von Naturgesetzen für die ökologischen Beziehungen zwischen Arten zugeschrieben.

Trotz aller Vereinfachungen und Verbiegungen der ökologischen Wirklichkeit haben die Mathematisierungen durch Lotka und Volterra dennoch eine emanzipative Funktion. Schließlich sind sie mitverantwortlich dafür, daß heute auch Laien Ökologie ohne jahrelange eigene Beschäftigung verstehen können, daß die Ökologie von einem Orchideenfach, das selbst von Biologen belächelt wurde, zu einer gesellschaftlich anerkannten Über-Disziplin geworden ist. Physikalisierung, Mathematisierung, energetischer Aspekt und systemische Betrachtungsweise sind allerdings derart attraktive Denkformen, daß durch ihr Schillern das Bruchstückhafte und das Vorläufige der Neuen Ökologie (besonders ihre Grenzen im sozialen Bereich) kaum noch wahrgenommen werden.

Heute jedoch ist die Mathematisierung für die Ökologie gefährlich geworden; es läßt sich erkennen, daß die Mathematik keineswegs Magd der Ökologie ist, sondern dieser einen physikalistisch-formalistischen Stempel aufdrückte. Durch die Eigen- und System-Modellierungen, wird heute nicht nur die Theoriebildung, sondern auch die empirische Forschung der Ökologie und ihre notwendige Historisierung behindert. Durch die modernen Denkformen, die im Zuge der Physikalisierung und Mathematisierung in die Ökologie eingebracht wurden, werden deren emanzipative Möglichkeiten (zu einem partnerschaftlichen Mensch-/Natur-Verhältnis hin) gefesselt.

Sollen die Denkformen eines Physikalismus und Mathematismus aus der Ökologie verbannt werden? Sind die Formalismen der Mathematik in jedem Fall mit einem ausbeutenden Naturumgang verbunden? Eine endgültige Antwort auf diese Fragen läßt sich nicht geben. Denn bei der Mathematisierung wurden bisher immer Möglichkeiten durchgespielt, die sich entweder an der Schönheit der Mechanik oder einer unmittelbaren Brauchbarkeit orientierten.

Literatur:

In den folgenden Aufsätzen wird von Ökologen die Mathematisierung der Ökologie kritisch bewertet:

L. van Valen & F.A. Pitelka, Commentary – Intellectual censorship in ecology. *ECOLOGY* 55, 925–926 (1974).

E.C. Pielou, The usefulness of ecological models: A stocktaking. *QUART. REV. BIOL.* 56, 17–31 (1981).

In den folgenden Lesebüchern finden sich klassische ökologische Texte und knappe Erläuterungen hierzu:

E. Kormondy, *Readings in Ecology*. Englewood Cliffs (Prentice-Hall) 1965.

E. Schramm, *Ökologie-Lesebuch. Texte zur Entwicklung einer Wissenschaft*. Frankfurt a.M. (Fischer), im Druck.

Historische Aspekte der Mathematisierung in der Ökologie werden beschrieben von:

U. D'Ancona, *Kampf ums Dasein*. Berlin 1939 (= *ABH. EXAKT. BIOL.* 1).

V. Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris 1931.