

## Ökologische Modelle verstehen – Studien zu *Osmia rufa*

Karin ULBRICH

8 Abbildungen

### ABSTRACT

ULBRICH, K.: Understanding ecological models – studies with *Osmia rufa*. - Hercynia N.F. 38 (2005): 125 – 135.

Web-based education software was developed which deals with an ecological simulation model addressing the dramatic situation of wild bee species in Middle Europe.

The Red Mason bee *Osmia rufa* (also known as *O. bicornis*) is taken as a representative for wild bees. Field studies were carried out from 1997 to 1999 in the Botanical Garden of the University Halle. They indicated a high variability in the numbers, sizes and sex ratios of offspring within individual nests. Contrarily, the variability at the population level was low.

Describing how population dynamics emerge from individuals' behaviour, the model focuses on the maternal investment in relation to habitat parameters. The process of modelling is explained beginning from the derivation of hypotheses and assumptions up to the implementation into a C++ program and generating of model results.

A specific user interface favours the input of model parameters and scenarios to simulate short-term and long-term dynamics as well as the extinction probability of virtual *Osmia-rufa* populations. The impact of selected parameters can be studied by varying them at run-time. Numerous interactive components and self-checks are included to enhance the learning process.

*Key words:* ökologisches Modell, individuen-basiert, *Osmia rufa*, Populationsdynamik, Bildungssoftware

### 1 EINLEITUNG

Dank fortgeschrittener Computertechnik werden Modelle seit etwa 15 Jahren verstärkt als Tools zur Problemlösung in allen Bereichen eingesetzt (STARFIELD et BLELOCH 1990). Dennoch wird ihre Bedeutung für die Ökologie und Naturschutzforschung häufig unterschätzt. Dabei gibt es sowohl umfangreiche und grundlegende Arbeiten auf dem Gebiet der theoretischen Ökologie (WISSEL 1989, GURNEY et NISBET 1998), als auch eine breites Spektrum von Modellen aus allen Bereichen der Ökologie. Ein Teil dieser Arbeiten befaßt sich mit konzeptionellen Fragen wie der Dynamik von Metapopulationen (HANSKI 1994) oder der Regulation der Populationsdichte (GRIMM et UCHMANSKI 2002). Andere untersuchen Fragestellungen, die auf das Verständnis konkreter ökologischer Systeme zielen. Beispiele dafür sind Modelle zu definierten Arten wie die Untersuchungen zur Ausbreitung der Fuchs-Tollwut (JELTSCH et al. 1997) und zur Wachstumsdynamik europäischer Buchenwälder (RADEMACHER et al. 2004).

Alle diese Modelle haben die gemeinsame Eigenschaft, vereinfachte Abbilder der untersuchten Systeme zu sein, in denen die wesentlichen Zusammenhänge logisch verknüpft sind. Sie setzen sich aus Regeln und Algorithmen zusammen, die auf biologischem Wissen in Form von Daten, aber auch von Annahmen und Schätzungen basieren. Damit sind Modelle prinzipiell gut geeignet zum Verstehen eines ökologischen Systems im Blickwinkel einer definierten Fragestellung. Trotz dieses didaktischen Potentials werden ökologische Modelle in der Hochschulausbildung noch immer nur vereinzelt eingesetzt. Im vorliegenden Artikel wird die Bildungssoftware „Virtuelle Studie mit *Osmia rufa*“ präsentiert, die den Aufbau und die Handhabung eines ökologischen Modells demonstriert.

## 2 KONZEPT DER BILDUNGSSOFTWARE

Am Beispiel der Roten Mauerbiene *Osmia rufa* L. (Hymenoptera: Megachilidae) wird der Zusammenhang zwischen individueller Variabilität beim Nistverhalten der Weibchen und den Eigenschaften der Population in einer heterogenen Umwelt untersucht (ULBRICH et SEIDELMANN 2001). Damit richtet sich die Software vor allem an Studierende der Biologie und Bioinformatik. Aufbauend auf Kapiteln zu den biologischen und ökologischen Grundlagen und zu Freilanduntersuchungen werden die Etappen der Modellentwicklung erläutert (Abb. 1). Die Nutzer können nach Eingabe von Parametern selbst Simulationen zur Populationsdynamik durchführen und Extinktionsrisiken ermitteln. Wissenstests und vielfältige interaktive Komponenten unterstützen den individuellen Lernprozess.

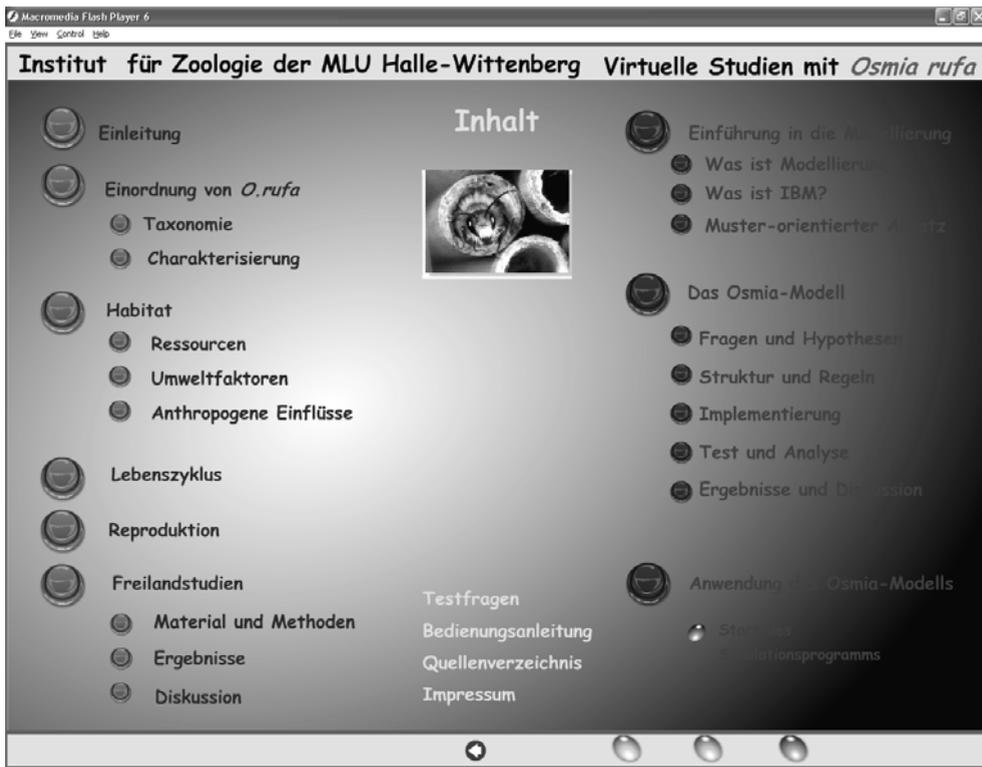


Abb. 1: Gliederung des Programms „Virtuelle Studien mit *Osmia rufa*“

## 3 OSMIA RUFAL ALS MODELLART

Mehr als die Hälfte der etwa 500 Wildbienenarten in Deutschland stehen auf der „Roten Liste der vom Aussterben bedrohten Arten“, und 28 Arten sind bereits ausgestorben. Durch Vernichtung ihrer Nistplätze und Nahrungsquellen ist ihr Bestand hochgradig gefährdet (WESTRICH 1990). In der vorliegenden Bildungssoftware werden die biologischen und ökologischen Grundlagen solitärer Wildbienen am Beispiel der Roten Mauerbiene *Osmia rufa* beschrieben (Abb. 2). Dank ihrer hohen Flexibilität in bezug auf Nistplätze und Nahrungspflanzen ist *O. rufa* in Mitteleuropa nahezu flächendeckend verbreitet und daher gut als Objekt für Freilanduntersuchungen geeignet. In Habitatansprüchen und Lebensweise

ist sie mit anderen Solitärbiene vergleichbar: *O. rufa* ist auf strukturreiche Habitats angewiesen mit Ressourcen an Nahrung, Nistmöglichkeiten und Baumaterialien. Ihr Lebensraum sind Waldränder, Waldlichtungen, Feldhecken und Streuobstwiesen. Wie alle Mauerbiene bewohnt sie Hohlräume aller Art wie Totholzstrukturen und hohle Pflanzenstängel, aber auch Käferfräsgänge und leere Hummelnester. Sie ist auch regelmäßig im Siedlungsbereich zu finden, wo sie in alten Holzschuppen, Lehmwänden und Trockenmauern nistet.

Während der Flugzeit von vier bis sechs Wochen werden etwa 20 Brutzellen angelegt. Verglichen mit anderen Insekten ist ihre Nachkommenzahl wie die anderer Solitärbiene damit relativ klein. Die sichere Anlage und gute Verproviantierung der Nester hat daher großen Einfluss auf den Reproduktionserfolg.

Die Weibchen von *O. rufa* schlüpfen in der Regel Anfang Mai, einige Tage nach den Männchen. Nach der Paarung widmen sich die Weibchen ausschließlich dem Nestbau und der Versorgung der Brutzellen mit Pollen und Nektar. In Nestern des Linientyps werden nacheinander mehrere Tochterzellen und anschließend Zellen für die männlichen Nachkommen angelegt. Die Größe der Nachkommen hängt von der Menge des eingetragenen Proviant ab, das Geschlecht wird bestimmt durch Befruchtung oder Nichtbefruchtung der Eier. Dieses Phänomen des mütterlichen Investments, d.h. die Entscheidungen des Bienenweibchens für Größe, Geschlecht und Anzahl der Nachkommen, war der Ausgangspunkt für die Entwicklung des ökologischen Modells.

Macromedia Flash Player 6

Institut für Zoologie der MLU Halle-Wittenberg Virtuelle Studien mit *Osmia rufa*

Zus.fassung	Dieses Kapitel enthält die taxonomische Einordnung von <i>Osmia rufa</i> sowie eine kurze Charakterisierung hinsichtlich Morphologie und Verhalten. Damit soll ein Einblick in Systematik und Eigenschaften unserer "Modellbiene" vermittelt werden.	
Einleitung		
Einordnung		
Habitat	<b>Taxonomie</b>	
Lebenszyklus	Einordnung der sieben Bienenfamilien und Stellung von <i>O. rufa</i> .	
Reproduktion		
Freilandstudien		
Einführung in die Modellierung		
Entwicklung des Modells	<b>Charakterisierung</b>	
Testfragen 1	Morphologische Merkmale, Sozialität und Verhalten bei Nestbau und Nahrungssuche.	
Anwendung des Modells		
Testfragen 2		

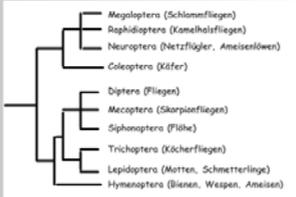


Abb.2 Holometabole ( Insekten mit kompletter Metamorphose ) - Ordnungen



Abb.3 *O. rufa*-Männchen



Abb.4 *O. rufa*-Weibchen

Abb.2: Seite aus dem Teil Biologie: Einordnung der Roten Mauerbiene in die Systematik und Charakterisierung nach Kriterien der Morphologie und des Verhaltens

#### 4 FREILANDUNTERSUCHUNGEN

In den Jahren 1997 bis 1999 wurden im Botanischen Garten der Universität Halle Beobachtungen zum Nistverhalten von *O. rufa* durchgeführt. Dort standen Roßkastanien (*Aesculus hippocastanum*) und ein breites Spektrum an Blütenpflanzen (z.B. Fabaceae, Rosaceae, Rhododendron) als Nahrungsquellen zur Verfügung. Als Nisthilfen wurden Blöcke aus beiderseits genuteten Holzbrettchen (Abb. 3; SEIDELMANN 1995) und hohle Pflanzenstengel eingesetzt. Der Schlupf der Männchen erfolgte ab Mitte April, nachdem die Kokons Anfang April ausgesetzt worden waren. Die Weibchen schlüpften 10 bis 14 Tage nach den Männchen. Mehr als 1000 Bienenweibchen wurden individuell markiert durch Aufbringen von Opalith-Plättchen auf das Mesonotum. Dank kontinuierlicher Beobachtung konnten viele Bienen den von ihnen beflogenen Niströhren zugeordnet werden. Im darauffolgenden Frühjahr wurden die Nester geöffnet. Die 10 bis 15 cm langen Niströhren mit Durchmessern von 4 bis 12 mm enthielten bis zu 12 nacheinander angelegte Brutzellen. Als Kardinalparasiten wurden die Fliege *Cacoxenus indagator* LOEW (Diptera: Drosophilidae), der Trauerschweber *Anthrax anthrax* SCHRANK (Diptera: Bombyliidae) sowie die Milben *Chaetodactylus osmiae* DUFOR (Acari: Chaetodactylidae) und *Monodontomerus obscurus* WESTWOOD (Hymenoptera: Torymidae) identifiziert (SEIDELMANN 1995). Der Parasitierungsgrad der Nester unterlag großen räumlichen und zeitlichen Schwankungen.

Die Freilandstudien zeigten, dass Solitärbiene ihre Nester häufig nach ihrer eigenen Körpergröße auswählen. Ein wichtiges Kriterium ist dabei offenbar die Minimierung des Bauaufwands für die gemauerten Zellwände (Abb. 4). Der Inhalt der individuellen Nester variierte stark hinsichtlich Anzahl, Größe und Geschlechterverhältnis der Nachkommen. Dagegen wurden auf der Skala der Population seit 1990 wesentlich geringere Variabilitäten sowohl bei der Größe der Zuchtpopulation als auch bei Anteil und mittlerer Größe der Weibchen registriert (s. SEIDELMANN 1995).

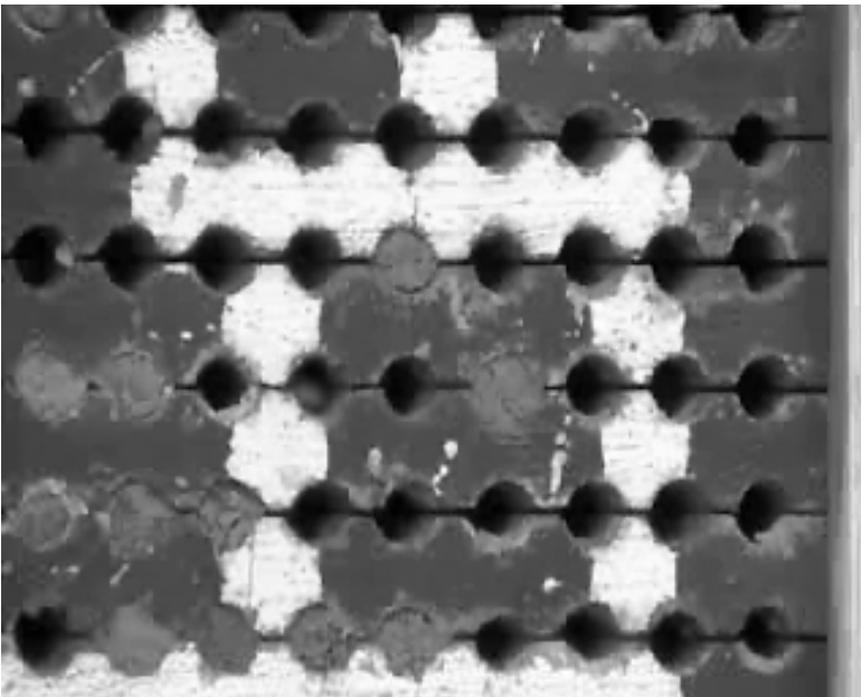


Abb. 3: Nistblock (SEIDELMANN 1995) für *O. rufa* mit mehreren bereits verschlossenen Röhren

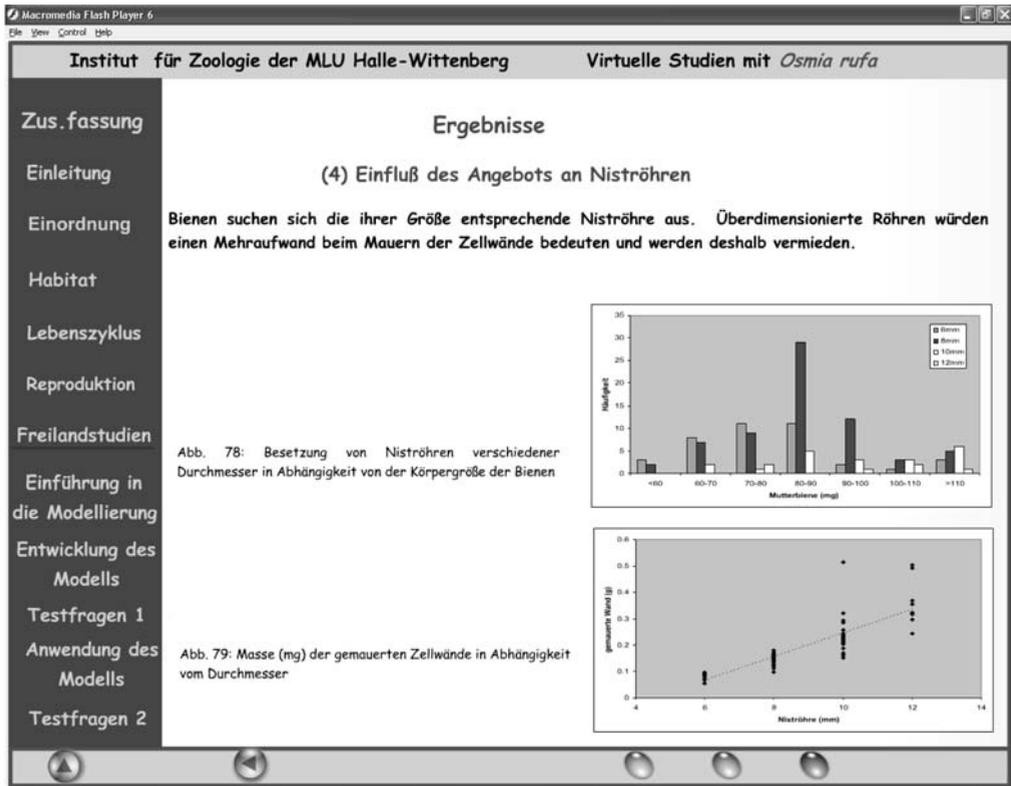


Abb. 4: Ergebnisse der Freilanduntersuchungen: Belegung der Niströhren durch *O. rufa*-Weibchen.

Ziel des ökologischen Modells war es deshalb, den Zusammenhang zwischen dem mütterlichen Investment auf Individuen-Ebene und den daraus entstehenden Eigenschaften der Population durch deterministische Einflüsse zu erklären.

## 5 DAS INDIVIDUEN-BASIERTE MODELL

Das *O. rufa*-Modell (ULBRICH et SEIDELMANN 2001) beruht auf einem individuen-basierten Ansatz (DEANGELIS et GROSS 1992, GRIMM et RAILSBACK 2005). Alle Mitglieder der Population werden von der „Geburt“ bis zum Tod mit ihren wesentlichen Eigenschaften (z.B. Alter, Geschlecht, Körpergröße) und Verhaltensmustern (z.B. Reproduktion, Brutpflege, Konkurrenz um Ressourcen) erfasst; das Nistverhalten jedes einzelnen Weibchens wird mit einem Zeitschritt von einem Tag beschrieben. In der Bildungssoftware „Virtuelle Studien mit *Osmia rufa*“ wird der Zyklus der Modellentwicklung in seinen wesentlichen Etappen dargestellt (Abb. 5). Besonderer Schwerpunkt liegt auf der Ableitung der Regeln als dem „Rückgrat“ des Modells.

Das Modell beruht auf „Wenn – dann“ – Regeln (WISSEL 1989). Das heißt, eine Aussage gilt nur dann, wenn definierte Voraussetzungen erfüllt sind: Wenn bei widrigen Umweltbedingungen nicht ausreichend Proviant für eine Tochterzelle gesammelt wurde, dann entsteht ein männlicher Nachkomme (physiologisch gesehen, wird das Ei dann nicht befruchtet).

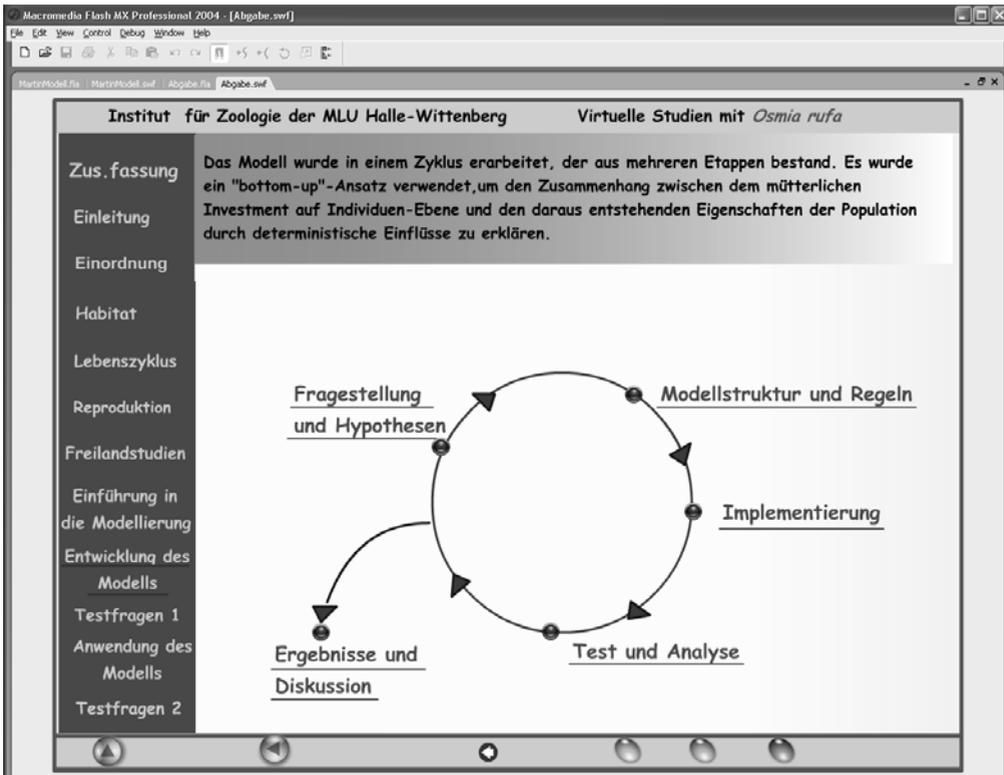


Abb. 5: Seite aus dem Teil „Modellierung“

Ein weiteres Merkmal für individuen-basierte Modelle ist die Beschreibung der Variabilität durch stochastische Komponenten, d.h. durch die Verwendung von Zufallszahlen und Wahrscheinlichkeiten. Ein Beispiel dafür ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine Biene nach dem Schlupf im Habitat bleibt. Es sind keine Detailinformationen vorhanden zu Präferenzen einzelner Bienen für bestimmte Standorte oder zu aktiven Vertreibungen durch Konkurrentinnen oder ähnliche Einflüsse. Für das Modell ist letztlich auch nur wichtig, ob die Biene bleibt oder nicht. Schätzwerte besagen, dass etwa 80% der Weibchen an dem Ort bleiben, wo sie geschlüpft sind. Im Computerprogramm wird dieser Sachverhalt durch eine Zufallszahl zwischen 0 und 1 realisiert: wenn die „gewürfelte“ Zahl kleiner als 0,8 ist, sucht die Biene nach der Niströhre (Gl. 2).

Auch die individuelle Variabilität des Reproduktionserfolgs der Weibchen wird mit Hilfe von Zufallszahlen beschrieben. Die Größe eines weiblichen Nachkommen  $m_i$  wird berechnet über die Größe der Mutterbiene  $m_{mo,i}$  und die Funktion  $r(i)$ , die einen Zufallswert aus einem durch Freilanddaten definierten Bereich zurückgibt:

$$m_i = m_{mo,i} + r(i) \quad (1)$$

Ein Beispiel zur Beschreibung der Interaktion zwischen Individuen ist die Konkurrenz um Nistplätze und damit die Regulation der Populationsdichte:

$$p_i = c_t * \frac{N_{d,free}}{N_d} \quad (2)$$

mit  $d=4$ ; 6 mm für  $m_i < 70$  mg  
 $d=8$  mm für  $70 < m_i < 100$  mg  
 $d=10$ ; 12 mm für  $m_i > 100$  mg

Hier ist  $p_i$  die Wahrscheinlichkeit für die Biene mit der Größe  $m_i$ , eine freie Niströhre zu finden;  $N_{d,free}$  und  $N_d$  bezeichnen die Zahl der freien bzw. aller Niströhren mit dem Durchmesser  $d$ . Der Modellparameter  $c_t = 0,3$  wurde aus den Freilandergebnissen ermittelt (s. Abb. 4). Das Modell wurde mit einem objektorientierten C++ Programm auf den Computer implementiert. Die Validierung erfolgte anhand von beobachteten und erwarteten Mustern (GRIMM et RAILSBACK 2005). Die Modellpopulation sollte Muster der realen Population widerspiegeln wie die Dynamik von Populationsgröße, Geschlechterverhältnis und mittlerer Weibchengröße und ihre Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen (Abb. 6). Voraussetzung dazu war die adäquate Beschreibung der Mechanismen auf Individuenebene.

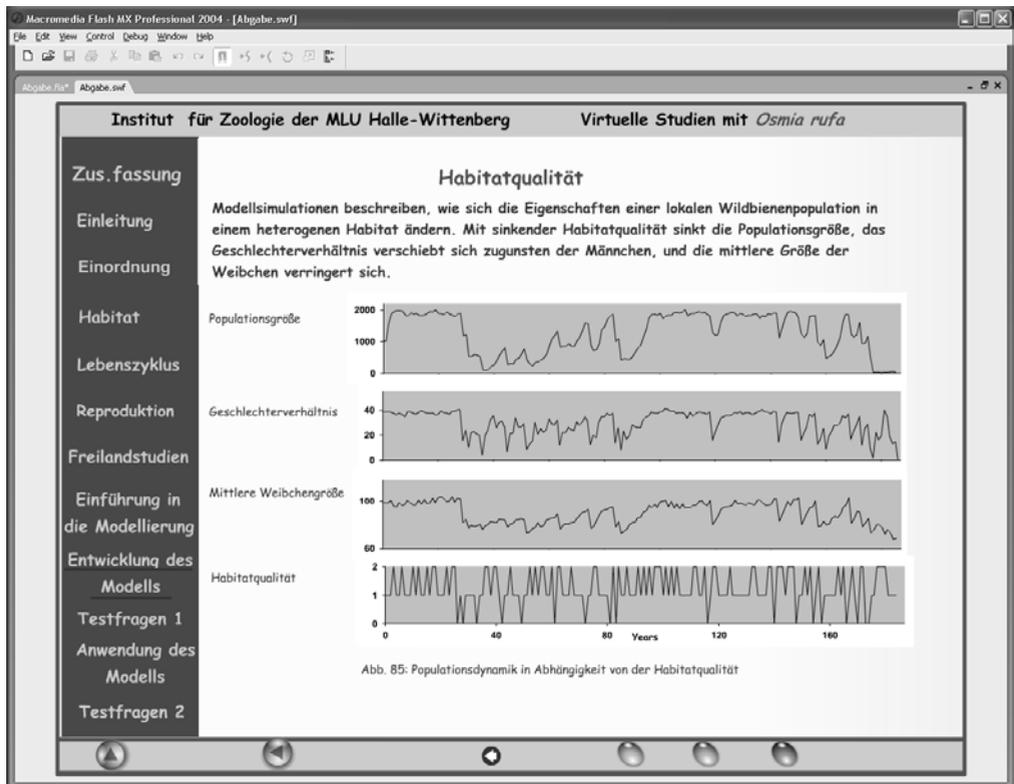


Abb. 6: Modellergebnisse I: Einfluß der Umweltbedingungen auf die Populationsdynamik von *O. rufa*.

Diese Methode der Entwicklung eines „strukturell realistischen Modells“ (WIEGAND et al. 1998) trug wesentlich zum Verständnis des untersuchten Systems bei. Das für schlechte Habitatqualität beobachtete Muster einer Verringerung der mittleren Weibchengröße mit gleichzeitiger Erhöhung des Männchenanteils in der Population wurde erst erreicht, als zwei zusätzliche Regeln in das Modell aufgenommen wurden: (1) Die Brutzelle wird nach einer maximalen Bauzeit (z.B. 4 Tage) verschlossen, um das Parasitierungsrisiko zu verringern, und (2) wenn der Proviand in der Brutzelle dann geringer ist als ein Grenzwert von z.B. 40 mg, kann nur ein Männchen daraus entstehen. Tatsächlich erwies sich die Zeit für Bau und Verproviantierung der Brutzelle als Schlüsselparameter, der eine besonders sensitive Schnittstelle zur Habitatqualität darstellt.

Neben den konzeptionellen Fragestellungen zum Spannungsverhältnis zwischen Individuum und Population wurden mit dem Modell angewandte Aspekte untersucht. Durch Variierung von Modellparametern wurde der Einfluß von Störungen auf die Populationsdynamik simuliert (Abb. 7). Für einen definierten Zeitraum innerhalb der Saison wurde eine starke Reduzierung der Nahrungsressourcen angenommen, wie sie z.B. infolge der Mahd von Wiesen eintritt. Populationsdynamik und mittlere Lebensdauer der Wildbienenpopulation wurden berechnet in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der „Mahd“ und von der Habitatqualität.

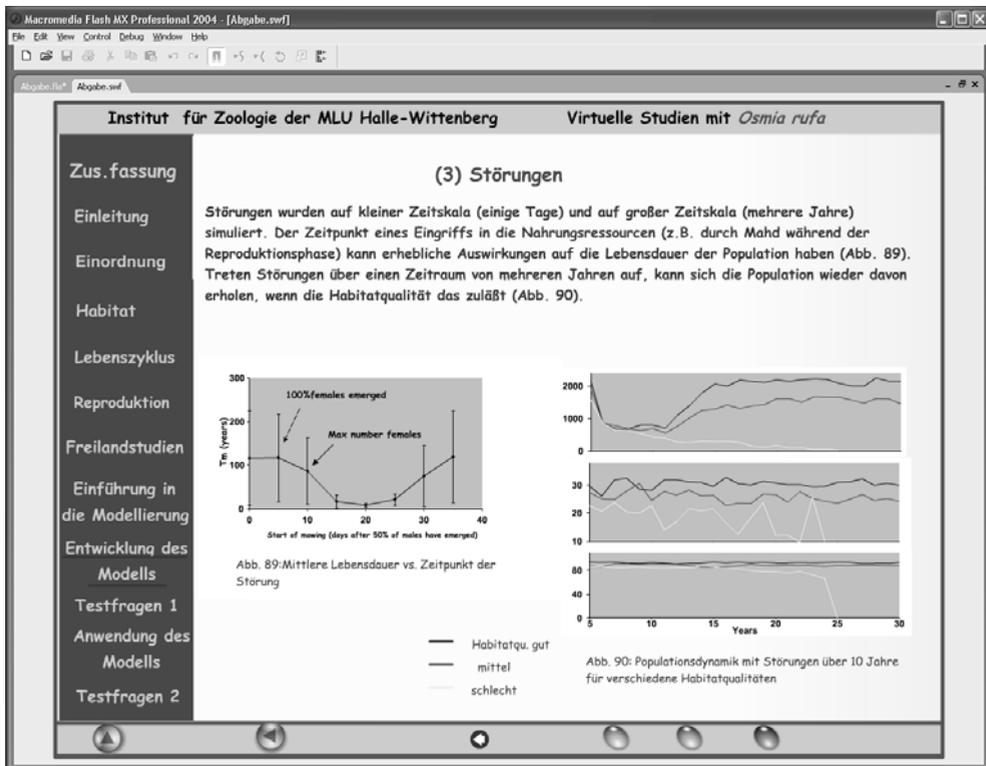


Abb. 7: Simulation von Störungen. Mittlere Lebensdauer und Populationsdynamik von *O. rufa*-Populationen in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Störung und von der Habitatqualität

## 6 SIMULATIONEN MIT DEM MODELL

Ein Modell kann man am besten verstehen, wenn man es selbst anwendet. In der Bildungssoftware „Virtuelle Studien mit *Osmia rufa*“ wird dem Nutzer eine Oberfläche angeboten, die die Auswahl von Szenarien und Eingabe von Parametern für Simulationsrechnungen mit dem oben genannten Modell ermöglicht (Abb. 8).

Zu Beginn einer Simulation müssen die Startwerte für die Populationsgröße, die Anzahl der Nistplätze und die Größenverteilung der Niströhren vorgegeben werden. Gleichzeitig werden die Szenarien für „Störungen“ bzw. „Schutzmaßnahmen“ definiert. Diese Szenarien beinhalten die Reduzierung bzw. Steigerung der Nist- und Nahrungsressourcen und die entsprechenden Zeiträume. Während der Simulation können die Habitatparameter für Schutz und Nahrungsverfügbarkeit variiert werden. Ihr Einfluß auf die Populationseigenschaften wird so unmittelbar sichtbar.

Die Benutzeroberfläche (Abb. 8) umfaßt die Ausgabe der Simulationsergebnisse in drei Teilen: das Extinktionsrisiko, die Kurzzeitsimulation und die Langzeitsimulation. Aus einer vorgegebenen Anzahl von Simulationen (z.B. 100) wird ermittelt, wie oft die Population unter den gegebenen Bedingungen einen Zeithorizont von z.B. einhundert Jahren nicht überlebt hat. Dieser Wert wird dann als Extinktionsrisiko angezeigt. In der Kurzzeitsimulation wird für einige aufeinanderfolgende Jahre die Anzahl der den verschiedenen „Individuen-Klassen“ (z.B. Eier, Larven, Weibchen, Männchen) zugehörigen Individuen berechnet. Damit wird die zeitlich und zahlenmäßig veränderliche Struktur der Population verdeutlicht. Größe und Geschlechterverhältnis der Population auf einer großen zeitlichen Skala werden in der Langzeitsimulation ermittelt. Echtzeit-Variationen der Habitatparameter und die Vorgabe mehrjähriger Störungen bzw. Schutzmaßnahmen kommen hier zum Ausdruck.

## 7 DISKUSSION

Für das Verständnis ökologischer Systeme sind Abstraktionen unerlässlich. Sie tragen dazu bei, das komplizierte Geflecht zwischen Populationen, Individuen und Umwelteinflüssen zu ordnen. Konsequenterweise führt die Suche nach Lösungen zu Modellen, die auf räumlichen, zeitlichen, expliziten oder impliziten, nicht-mathematischen oder mathematischen Ansätzen beruhen können (WISSEL 1989).

Anhand der vorgestellten Bildungssoftware wird die Entwicklung und Handhabung eines individuen-basierten Modells zu Wildbienen erklärt (ULBRICH et SEIDELMANN 2001). Die Entstehung von Eigenschaften der Population wird aus Merkmalen und Verhaltensmustern individueller Bienenweibchen abgeleitet. Damit sind sowohl die Struktur als auch die Aussagen des Modells prinzipiell überprüfbar.

Die Beschreibung vieler Verhaltensmuster der Individuen basieren auf der Annahme, dass sie zur Steigerung der erwarteten Fitness des Individuums beitragen (GRIMM et RAILSBACK 2005) – also zum Reproduktionserfolg des Individuums beim Übertragen seiner Gene an künftige Generationen. So wird auch im vorliegenden Modell das in den Freilanduntersuchungen gefundene Muster der Nestinhalte auf „bewußte“ Aktionen der Bienen zurückgeführt. Die „Entscheidung“ eines Bienenweibchens, ob es ein Ei befruchtet (Tochter) oder nicht befruchtet (Sohn), wird mit einem größenabhängigen Investment erklärt. Große Bienen produzieren danach mehr und größere Töchter als kleine Bienen. Durch widrige Umwelteinflüsse, die z.B. zu unvollständiger Verproviantierung der Brutzellen führen, kann dieses Programm jedoch gestört werden. Im *Osmia-rufa*-Modell werden diese Zusammenhänge durch mathematisch einfache Regeln (vgl. Gl. 1 und 2) beschrieben, so dass der Nutzer sie leicht nachvollziehen kann.

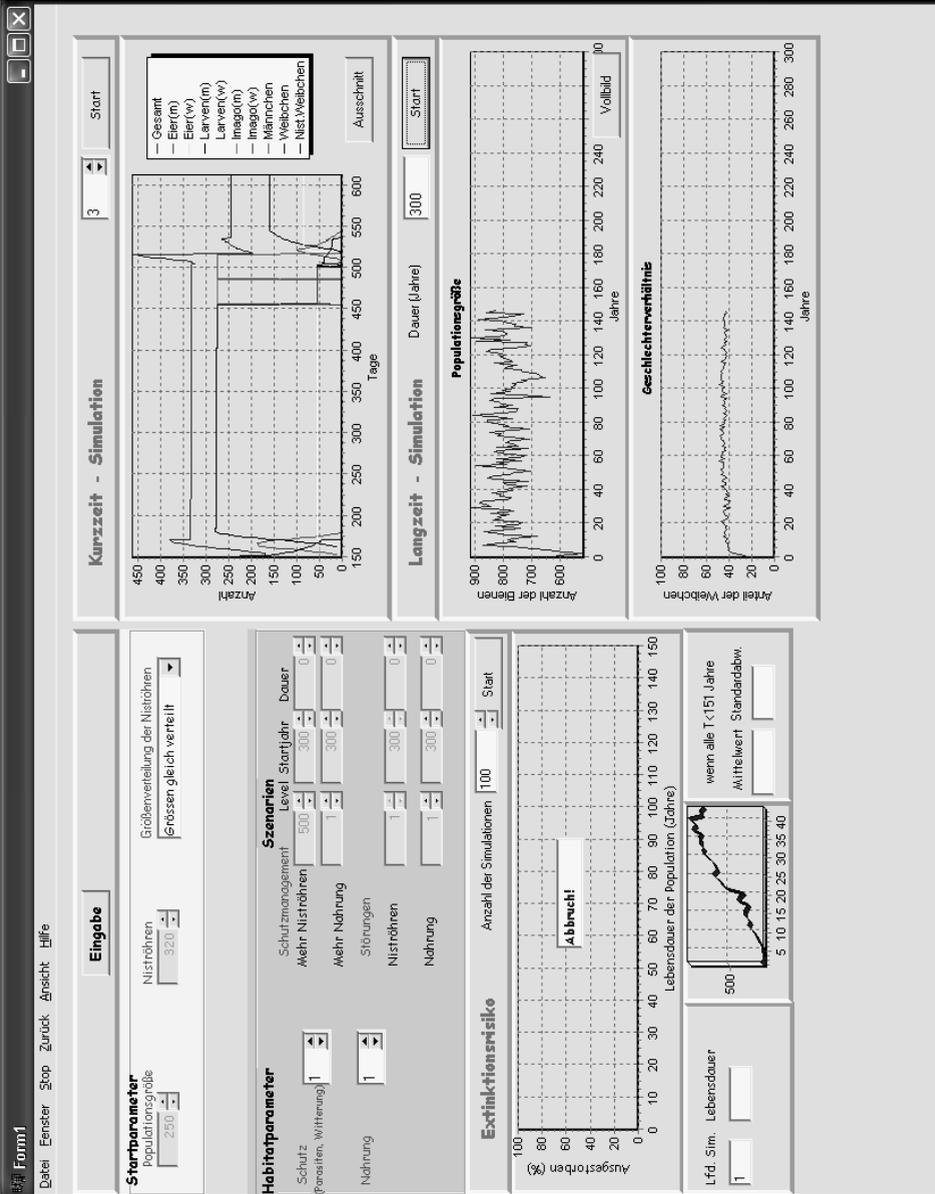


Abb. 8: Benutzeroberfläche des Simulationsmodells mit Parametereingabe und Ausgabe von Extinktionsrisiko, Kurzzeit- und Langzeitsimulation

Die Anwendung des Modells für Simulationen auf der Kurzzeitskala ermöglicht einen Blick in die Struktur der Population, während die Langzeitsimulationen ein Feedback auf Störungsszenarien und Parameteränderungen zur Laufzeit geben. Der Einfluß veränderter Umweltparameter kann auch durch die Simulation des Extinktionsrisikos nachvollzogen werden.

Das Programm wird im Wintersemester 2005/2006 am Institut für Zoologie eine Testphase durchlaufen und anschließend über den Webserver der MLU für die Lehre zugänglich gemacht.

## 8 DANKSAGUNG

Für Anregungen und Diskussionen danke ich R. Gattermann, V. Grimm und K. Seidelmann. Das Projekt wurde vom Kultusministerium Sachsen-Anhalt gefördert.

## 9 ZUSAMMENFASSUNG

ULBRICH, K.: Ökologische Modelle verstehen – Studien mit *Osmia rufa*. - *Hercynia N.F.* **38** (2005): 125 – 136.

Ein ökologisches Simulationsmodell zur Aussterbeproblematik von Wildbienen ist Schwerpunkt einer internet-basierten Bildungs-Software.

Die Untersuchungen wurden am Beispiel der Roten Mauerbiene *Osmia rufa* (auch *Osmia bicornis*) durchgeführt. Freilanduntersuchungen fanden von 1997 bis 1999 im Botanischen Garten der Universität Halle statt. Sie erbrachten eine hohe Variabilität in Anzahl, Größe und Geschlechterverhältnis innerhalb der individuellen Nester. Dagegen war die Variabilität auf Populationsebene gering. Das Modell beschreibt den Zusammenhang von individuellem Verhalten und Populationsdynamik ausgehend vom mütterlichen Investment in heterogener Umwelt. In der vorgestellten Bildungssoftware wird der Modellierungs-Zyklus erklärt von der Hypothesenbildung bis zur Implementierung in ein C++ Programm und der Darstellung von Modellergebnissen. Eine spezifische Nutzeroberfläche ermöglicht die Eingabe von Modellparametern und Szenarien zur Simulation von Kurz- und Langzeit-Dynamik sowie von Extinktionswahrscheinlichkeiten virtueller *O. rufa*-Populationen. Der Einfluß ausgewählter Parameter kann studiert werden durch Änderungen zur Laufzeit des Programms. Vielfältige interactive Komponenten und Selbsttests unterstützen den Lernprozeß.

## 10 LITERATURVERZEICHNIS

- DEANGELIS, D.L., GROSS, L.J. (1992): Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. - Chapman & Hall, New York, London.
- GRIMM, V., RAILSBACK, S.F. (2005): Individual-based Modeling and Ecology - Princeton University Press. (in Druck).
- GRIMM, V., UCHMANSKI, J. (2002): Individual variability and population regulation: a model of the significance of within-generation density dependence. - *Oecologia* 131: 196-202
- GURNEY, W.S.C., NISBET, R.M. (1998): Ecological Dynamics. - Oxford University press, New York
- HANSKI, I. (1994): A practical model of metapopulation dynamics. - *Journal of Animal Ecology* 63: 151 - 162
- JELTSCH, F., MÜLLER, M.S., GRIMM, V., WISSEL, C., BRANDL, R. (1997): Pattern formation triggered by rare events: lessons from the spread of rabies. - *Proceedings of the Royal Society London B* 264:495-503
- RADEMACHER, C., NEUERT, C., GRUNDMANN, V., WISSEL, C., GRIMM, V.: (2004) Reconstructing spatiotemporal dynamics of Central European natural beech forests: the rule-based forest model BEFORE. - *Forest Ecology and Management* 194: 349-368
- SEIDELMANN, K. (1995) Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie der roten Mauerbiene *Osmia rufa*. - PhD Thesis, Martin-Luther University, Halle-Wittenberg

- STARFIELD, A.M., SMITH, K.A., BLELOCH, A.L. (1990): How to model it: problem solving for the computer age. - McGraw-Hill, Inc., New York, St. Louis, San Francisco.
- SUTHERLAND, W.J. (1996): From individual behaviour to population ecology. - Oxford University press, New York
- ULBRICH, K.; SEIDELMANN, K. (2001): Modelling Population Dynamics of Solitary Bees in Relation to Habitat Quality. - Web Ecology 2: 57-64. Online serial at <<http://www.oikos.ekol.lu.se>>
- WESTRICH, P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart
- WIEGAND, T., NAVES, J., STEPHAN, T., FERNANDEZ, A. (1998): Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica; Spain. Ecological Monographs 68: 539-570
- WISSEL, C. (1989): Theoretische Ökologie. - Springer, Berlin

*Manuskript angenommen: 27. Juli 2005*

Anschrift der Autorin:

Karin Ulbrich

Biozönoseforschung

UFZ-Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH

Theodor-Lieser-Straße 5

D-06120 Halle / S.

e-mail: [Karin.Ulbrich@ufz.de](mailto:Karin.Ulbrich@ufz.de)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Ulbrich Karin

Artikel/Article: [Ökologische Modelle verstehen – Studien zu \*Osmia rufa\* 125-136](#)