Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 23, 1994

Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae): Kann diese Art überleben?

Christian Stelter, Michael Reich, Volker Grimm und Christian Wissel

Synopsis
The purpose of this study was to examine the viability of *Bryodema tuberculata*, a grasshopper species occuring in alpine and dealpine floodplains as its only refuges in Middle-Europe. Because of being xerophilous Bryodema requires gravel banks with sparse vegetation. Its abundance there is endangered by denser vegetation and willow thickets. Floods produce new graval banks. Thus the survival of the population depends simply on colonizing these new habitats in time. The ecological system was simulated in order to estimate the effect of the flood-probability upon the mean life time.

Metapopulation, Aussterben, Katastrophen, Simulationsmodell, Naturschutz, Bryodema tuberculata, Umlagerungsstrecke.
Metapopulation, extinction, catastrophes, simulation model, nature conservation, Bryodema tuberculata, braided rivers.

1. Einleitung

Die Gefleckte Schnarrschrecke (*Bryodema tuberculata*) tritt heute in Mitteleuropa nur noch entlang von Bächen und Flüssen der Nordalpen auf. Als ausgesprochen xerothermophile Art besiedelt sie dort vegetationsarme Kiesbänke (REICH 1991a). Fortschreitende Sukzession verringert den verfügbaren Lebensraum auf den einzelnen Kiesbänken, letzlich bis zum lokalen Aussterben der Art. Extreme Hochwasser schaffen aber immer wieder Kiesbänke neu oder lagern bestehende Kiesbänke um. *Bryodema tuberculata* kann als Metapopulation überleben, wenn Aussterbe- und Neubesiedlungsprozesse ihrer Subpopulationen im Gleichgewicht stehen (REICH 1991b). Der limitierende Faktor für die Ausbreitungsdynamik sind die relativ kleinen Aktionsräume der Weibchen, die überwiegend durch Laufen erreicht werden (REICH 1991a). Der räumlichen Anordnung und der zeitlichen Verfügbarkeit geeigneter Habitate kommt damit zentrale Bedeutung zu. Anthropogene Veränderungen der Flußdynamik (Längs- und Querbauwerke, Ausleitungen) können dieses Gleichgewicht erheblich stören (REICH 1993).

Mit Hilfe eines mathematischen Modells sollen deshalb die Überlebenschancen der Metapopulationen unter verschiedenen Rahmenbedingungen abgeschätzt werden. Zentrale Prozesse die berücksichtigt werden müssen, sind das Zuwachsen der Kiesbänke, die Neubildung vegetationsarmer Kiesbänke durch Hochwasser und deren Besiedlung durch *Bryodema tuberculata*.

2. Modellbildung

Die Modellbildung erfolgt anhand eines konkreten Vorkommens in der Umlagerungsstrecke der Oberen Isar (Deutschland, Bayern) (REICH 1991a). Die Isar spaltet sich hier in mehrere Gerinne mit permanenter und periodischer Wasserführung auf. Dazwischen finden sich Kiesbänke unterschiedlicher Sukzessionsstadien. In einem 1,5 km langen Teilabschnitt existieren etwa 30 geeignete Kiesbankbereiche mit Subpopulationen von *Bryodema tuberculata*. Die lokalen Populationsgrößen erreichen max. etwa 100 Ind./Kiesbank (REICH 1991a,b). Da die Neubesiedlung von Kiesbänken nur durch Weibchen (Eiablage!) erfolgen kann, werden im folgenden die Begriffe "Weibchen" und "Individuum" synonym verwendet. Das Modell geht demnach von $N = 30$ Kiesbänken und einer maximalen Kapazität K_m einer Kiesbank von 50 Ind. aus.

Mit fortschreitender Sukzession breitet sich auf einer zunächst vegetationsfreien Kiesbank ein schütterer Kraut- und Grasbestand aus, der *B. tuberculata* Nahrung sowie ein günstiges Mikroklima bietet. Mit zunehmender Verbuschung (v. a. *Salix eleagnos* und *Salix purpurea*) werden Raumstruktur und Mikroklima immer ungünstiger. Dies führt im Modell zu einer linearen Kapazitätsabnahme (Abb. 1a), die die reale Kapazitätsveränderung selbstverständlich nur grob beschreibt. Die Abnahme pro Jahr wird durch den Modellparameter *Verbusch* bestimmt. Die mittlere Zuwachszeit T_z, also die Zeitspanne vom Entstehen bis zur völligen Verbuschung der Kiesbank, beträgt zwischen 25 und 50 Jahren. Demnach beträgt die mittlere Kapazitätsabnahme ein oder zwei Ind. pro Jahr. Wir setzen im folgenden *Verbusch* auf 1.

Beginnend mit maximaler Kapazität K_m sinkt die Kapazität K im Laufe der Zeit bis auf den Wert Null ab, d. h. *B. tuberculata* stirbt lokal aus (Abb. 1a). Die Populationsdynamik von *Bryodema* auf den einzelnen Kiesbänken wird nicht explizit modelliert. Statt dessen nehmen wir an, daß die Individuenzahl zu jedem Zeitpunkt der Sukzession mit der aktuellen Kapazität K identisch ist.

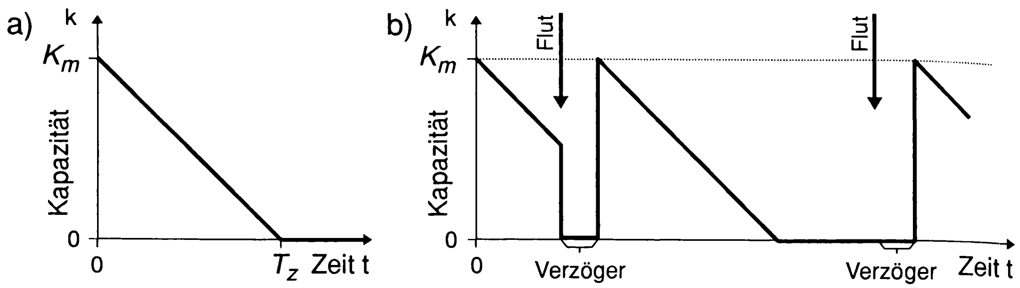

Abb. 1: Zeitlicher Verlauf der Kapazität K für Schnarrschrecken auf einer Kiesbank.
a) Lineare Abnahme infolge der Sukzession. K_m : Maximale Kapazität, T_z : Zuwachszeit.
b) Auswirkung von Fluten und der Zeitverzögerung, bis eine neue Kiesbank besiedelt werden kann (*Verzöger*).

Fig. 1: Grashopper capacity K on a gravel bank over time.
a) Linear decrease due to succession. K_m: maximum capacity, T_z: time until end of succession.
b) Effects of floods (see arrows) and time delay, until a gravel banks can be colonized (*Verzöger*).

Hochwasser, vor allem im Rahmen der Schneeschmelze, treten regelmäßig auf. Je nach Stärke können Kiesbänke in unterschiedlichem Ausmaß überspült werden. Im Modell werden allerdings nur "Katastrophen"-Fluten berücksichtigt. Nur sie sind in der Lage die Aue umzugestalten, indem sie ganze Kiesbänke umlagern. Der Einfachheit halber soll die Anzahl der Kiesbänke N dabei konstant bleiben. Als mittlere Zeitspanne zwischen solchen Hochwassern können 30 Jahre angenommen werden. Katastrophen-Fluten treten allerdings nicht regelmäßig mit festem Abstand, sondern zufällig auf. Mit anderen Worten, nur die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer Flut ist bekannt. Diese Wahrscheinlichkeit *Flut* beträgt demnach 1/30.

Im Falle des Eintretens einer Flut soll jede vierte Kiesbank überspült und umgelagert werden, d. h. die Wahrscheinlichkeit *Spül* jeder einzelnen Kiesbank überspült zu werden beträgt 1/4. Wird eine Kiesbank überspült, so wird die auf ihr lebende Population ausgelöscht.

Die Umlagerung setzt die Sukzession erneut in Gang und bringt der Population somit neuen Lebensraum. Neue Kiesbänke sind zunächst aber vollkommen unbewachsen. Eine Besiedlung soll deshalb ca. zwei Jahre lang nicht erfolgen (Kapazität = 0). Die Zeitspanne zwischen Umlagerung und erneuter Besiedelbarkeit heißt im Modell *Verzöger*. Hiernach nimmt die Kapazität ihren Maximalwert K_m an. Sukzessions- und Flutgeschehen wirken also auf die Kapazität einer Kiesbank (vgl. Abb. 1b). Die Population kann auf einer einzelnen Kiesbank nicht überleben, weil diese aufgrund von Fluten oder Verbuschung, wenigstens zeitweise, unbewohnbar wird.

Obwohl die Schnarrschrecken lokal immer wieder aussterben, können sie als Gesamtpopulation überleben, indem neu entstandene Kiesbänke von noch besetzten Kiesbänken her besiedelt werden (Abb. 2). Dieses System aus wechselwirkenden Einzelpopulationen ist ein typisches Beispiel einer Metapopulation (GILPIN & HANSKI 1991).

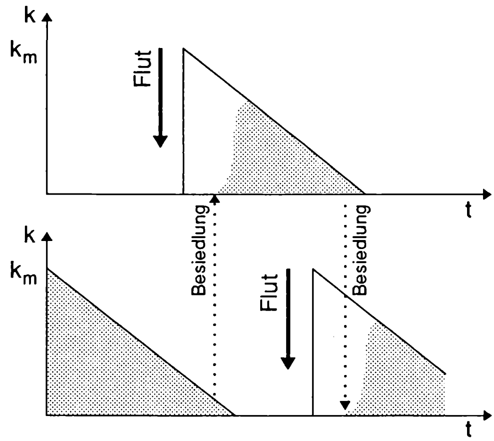

Abb. 2: Kapazitätsänderungen und wechselseitige Besiedlung zweier Kiesbänke. Schraffierte Flächen geben die Besetzung durch *Bryodema tuberculata* wieder.

Fig. 2: Mutual colonization of two gravel banks and change of capacity. Hatched areas denote occupancy by *Bryodema tuberculata*.

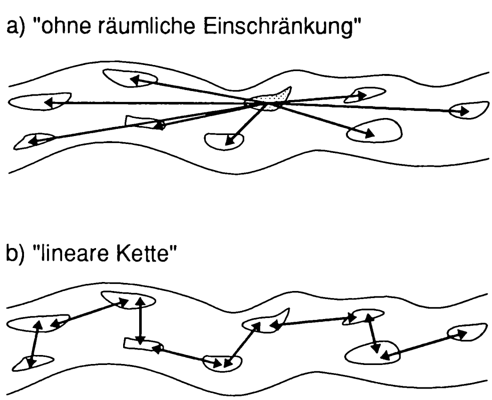

Abb. 3: Zwei Ausbreitungs-Szenarien:
a) Räumlich uneingeschränkter Fall: von einer Kiesbank können innerhalb eines Jahres alle anderen Bänke erreicht werden.
b) lineare Kette: nur die beiden nächst gelegenen Kiesbänke können in einem Jahr erreicht werden.

Fig. 3: Two scenarios of dispersal:
a) spatial unrestricted case: starting on a given gravel bank each other bank can be colonized within one year.
b) linear chain: only the two nearest gravel banks can be colonized.

Die Wahrscheinlichkeit *Wander*, daß ein Weibchen im Laufe eines Jahres eine andere Kiesbank erfolgreich besiedelt, also dort Eier ablegt, ist relativ klein. Aufgrund der Ausbreitungsdynamik kann angenommen werden, daß es höchstens jedem zehnten Weibchen gelingt, eine andere Kiesbank zu besiedeln. Konkrete Neubesiedlungsvorgänge im Freiland hängen dabei stark von der räumlichen Konfiguration und den Wasserstandsschwankungen ab (REICH 1991a). Im Modell sollen deshalb zwei Szenarien betrachtet werden, die als Extremfälle die tatsächlichen Verhältnisse eingrenzen: (1) der räumlich nicht eingeschränkte Fall, d. h. die Weibchen können von jeder Kiesbank aus jede andere Kiesbank erreichen; und (2) die lineare Kette, d. h. die Weibchen können nur auf die beiden jeweils benachbarten Kiesbänke gelangen (Abb. 3). Die lineare Kette dürfte dabei den realen Verhältnissen deutlich näher kommen.

Schließlich muß noch das Risiko der Subpopulationen, auch ohne das Einwirken einer Flut oder infolge des Zuwachsens der Kiesbank auszusterben, in das Modell aufgenommen werden. Gründe könnten z. B. Räuber oder schlechtes Wetter sein. Ein solches Aussterben kann alle Kiesbänke gleichermaßen betreffen, d. h. von deren Kapazität unabhängig sein. Genaue Werte sind hier leider nicht bekannt. Die Wahrscheinlichkeit $Stirb$ wird deshalb zunächst mit 1/10 recht groß angesetzt. Oft wird das Aussterben allerdings kapazitätsabhängig sein. Je größer dabei die Kapazität ist, desto gesicherter ist das Überleben der Subpopulation. Die einfachste Möglichkeit, dies zu realisieren, ist, die Aussterbewahrscheinlichkeit $My(K)$ reziprok zur Kapazität zu setzen. Das bedeutet: Ist die Kapazität einer Kiesbank auf ein Weibchen geschrumpft, so ist die Subpopulation im nächsten Jahr mit Sicherheit ausgestorben, während bei 50 Individuen die Wahrscheinlichkeit hierzu nur 1/50 beträgt. In der Literatur wird der schwankende Einfluß der biotischen und abiotischen Umwelt, der sich in der Wahrscheinlichkeit $Stirb$ niederschlägt, als Umweltrauschen bezeichnet, während $My(K)$ das sogenannte demographische Rauschen beschreibt (WISSEL 1989, BURGMAN & al. 1993).

Das Modell wurde in Form eines Simulationsprogrammes realisiert. Ein Zeitschritt entspricht dabei einem Jahr. Zufallsprozesse (Aussterben, Besiedlung, etc.) wurden im Programm entsprechend ihrer Wahrscheinlichkeiten mit Hilfe von Zufallszahlen beschrieben.
Schon die ersten Untersuchungen des bisher beschriebenen Modells zeigten aber, daß unsere Modell-Metapopulation aufgrund der zwangsläufig vollständigen Verbuschung der Kiesbänke keine Überlebenschance hätte. Dies gilt, sofern der mittlere Abstand zweier Katastrophenfluten etwa genauso groß ist wie die mittlere Zuwachszeit T_z und das ist ja nach unseren Felddaten der Fall (s. oben).

Wir müssen aber davon ausgehen, daß die *Bryodema*-Metapopulation in ihrem Refugium an der Oberen Isar bereits wesentlich länger als nur eine einzelne Zuwachszeit T_z überdauert hat. Wir haben also offensichtlich ein entscheidendes Faktum bisher unberücksichtigt gelassen, und zwar die Tatsache, daß die Kiesbänke in der Regel nie vollständig verbuschen, sondern zumindest kleinflächig vegetationsarme Bereiche aufweisen. Hierzu tragen zwei Faktoren bei: Einerseits treten regelmäßig kleinere Hochwasser auf, die zwar nicht die ganze Kiesbank umlagern, aber doch deren Randbereich verändern. Andererseits gibt es grundwasserferne, grobschotterige Bereiche, in denen die Sukzession nur sehr langsam fortschreitet. Wir berücksichtigen beides, indem wir eine minimale Kapazität K_{min} von 5 Individuen einführen. Sie sichert zwar aufgrund der verschiedenen Aussterbemechanismen nicht unbedingt das Überleben einer Subpopulation, verhindert aber das zwangsläufige Aussterben innerhalb eines kurzen Zeitraumes.

Damit ist die Modellbildung abgeschlossen. Der Parametersatz umfaßt die neun Parameter: N, K_m, $Flut$, $Spül$, $Verzöger$, $Verbusch$, $Wander$, $Stirb$ und K_{min}. Er bedingt eine bestimmte Überlebenswahrscheinlichkeit der Metapopulation.

3. Ergebnisse

Einzelne Simulationen zeigen, daß die modellierten Prozesse schlüssig ineinander greifen und eine realistische Dynamik der Metapopulation erzeugen (Abb. 4): Ohne das Eintreten einer Flut nimmt die Anzahl der besetzten Kiesbänke ab, da ja infolge fortschreitender Sukzession Lebensraum verloren geht. Nach der ersten Flut nimmt die Anzahl der besetzten Kiesbänke zunächst weiter ab. Infolge des neu geschaffenen Lebensraumes schnellt dann die Anzahl der besiedelten Kiesbänke empor und die Population erholt sich rasch. Trifft eine Flut aber zufällig die letzten besiedelten Kiesbänke,kann sie auch zum Aussterben der Gesamtpopulation führen (Abb. 4).

Die Zeitspanne, während der eine Gesamtpopulation existiert, wird Überlebensdauer $T_Ü$ genannt. Infolge der vielen beteiligen Zufallsprozesse ist auch die Überlebensdauer einer einzelnen Simulation stark vom Zufall abhängig. Erst eine große Anzahl an Durchläufen (hier n = 1000) führt zu einer statistisch gesicherten Häufigkeitsverteilung (Abb. 5). Diese läßt sich wie folgt interpretieren: Der ansteigende Abschnitt der Verteilung beruht auf den speziell gewählten Anfangsbedingungen der Simulation und soll hier nicht weiter diskutiert werden. Der zweite, exponentiell abfallende Teil der Häufigkeitsverteiling hängt nicht mehr von den Anfangsbedingungen ab (WISSEL & ZASCHKE 1992) und kann daher zur Berechnung der mittleren Überlebensdauer der Population verwendet werden. Der exponentielle Abfall erfolgt mit exp($-T_Ü/T_m$), wobei T_m die mittlere Überlebensdauer ist (STEPHAN 1993).

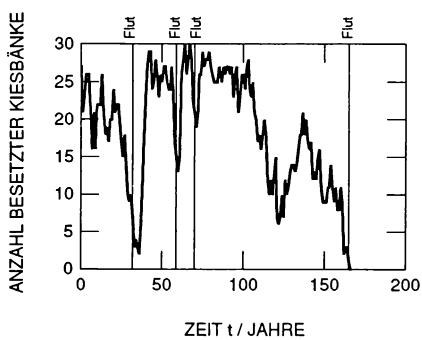

Abb. 4: Ergebnis einer Simulation: Zeitlicher Verlauf der Anzahl der besetzten Kiesbänke. Die Population ist nach 166 Jahren ausgestorben. Parameter: N = 30, K_m = 50, *Verzöger* = 2, *Flut* = 0,02, *Spül* = 0,28, *Verbusch* = 1, K_{min} = 5, *Stirb* = 0,1, *Wander* = 0,1.

Fig. 4: Result of a simulation: number of gravel banks occupied by *Bryodema* over time. The population is extinct after 166 years. Parameters: (see above).

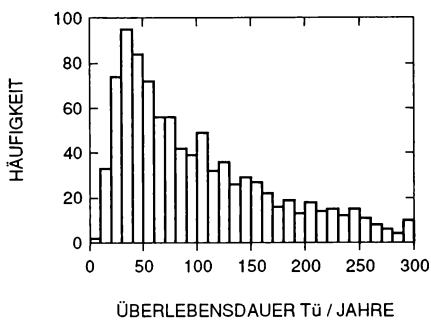

Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Überlebensdauer $T_Ü$ der Metapopulation bei 1000 Simulationen (in 65 Fällen lag $T_Ü$ über 300 Jahren). Parameter: *Flut* = 0,1, *Spül* = 0,25, *Verbusch* = 4; die übrigen Parameter wie in Abb. 4.

Fig. 5: Histogram of survival time $T_Ü$ of the metapopulation after 1000 runs of the model (for 65 runs, $T_Ü$ was greater then 300 years). Parameters: *Flut* = 0.1, *Spül* = 0.25, *Verbusch* = 4; all other parameters as in Fig. 4.

Die Simulationen wurden wie folgt ausgewertet: Zu einem festen Parametersatz wurden 1000 Durchläufe vorgenommen und die Überlebensdauer eines jeden Durchlaufes in eine Häufigkeitsverteilung aufgenommen. Diese wurde logarithmiert, um die wesentliche Auswertegröße, nämlich die mittlere Überlebensdauer T_m zu bestimmen. Das eben beschriebene Verfahren wurde auf unterschiedliche Parametersätze angewendet. Hier soll exemplarisch aber nur die Variation des Parameters *Flut* diskutiert werden (Abb. 6). Alle übrigen Parameter bleiben konstant. Ausgewertet wurden beide diskutierten Ausbreitungsmuster (Abb. 3). In beiden Kurven, d.h. sowohl für den räumlich uneingeschränkten Fall als auch für die lineare Kette, sind zwei Tendenzen zu beobachten: Treten die Fluten zu selten auf, so ist die Lebensdauer der Metapopulation klein, weil zu viele Kiesbänke verbuscht sind. Andererseits löschen auch zu häufig auftretende Fluten die Metapopulation aus. Zwischen diesen beiden Extremen befindet sich ein schmaler Bereich, in dem die Überlebensdauer für beide Ausbreitungsmuster optimal ist. Im Bereich der Extreme ist der Unterschied zwischen den beiden Ausbreitungsmustern relativ gering, im Bereich des Optimums jedoch ist die mittlere Überlebensdauer im räumlich uneingeschränkten Fall ca. 50 mal größer als bei der linearen Kette. Für das Vorkommen an der oberen Isar wurde eine Flutwahrscheinlichkeit von 1/30 angenommen. Eine maximale Überlebensdauer der Population würde aber alle 7 - 10 Jahre eine Flut erfordern. Die vorraussichtliche Überlebensdauer der *B. tuberculata*-Population in ihrem Refugium an der oberen Isar würde gemäß Abbildung 6 bei einigen hundert Jahren oder sogar nur bei 50 bis 100 Jahren liegt, falls die tatsächliche Ausbreitungsdynamik der linearen Kette entspräche.

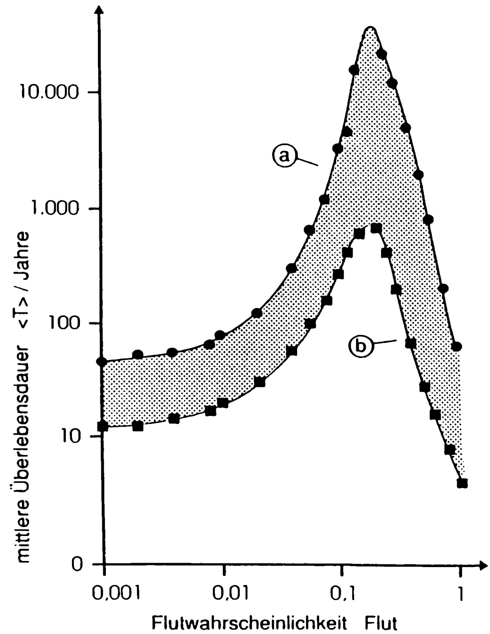

Abb. 6: Mittlere Überlebensdauer T_m der Population bei verschiedenen Flutwahrscheinlichkeiten. Obere Kurve: räumlich uneingeschränkte Ausbreitung; untere Kurve: linearen Kette. Parameter wie in Abb. 4.

Fig. 6: Mean survival time T_m of the population for different flooding probabilities. Upper curve: spatial unrestricted dispersal; lower curve: linear chain. Parameters as in Fig. 4.

Es muß allerdings betont werden, daß diese Aussagen zunächst nur für den in Abbildung 6 verwendeten Parametersatz gelten. Aufgrund einiger in ihrer konkreten Ausgestaltung willkürlich gesetzter Mechanismen (linearer Abfall der Kapazitäten, reziproke kapazitätsabhängige Aussterbewahrscheinlichkeit) und einiger Schätzwerte (z. B. für *Wander* und *Stirb*) kann das Modell nur Aussagen über Größenordnungen von Überlebenszeiten liefern. Die pessimistische Einschätzung der Überlebenschance von *B. tuberculata,* die sich aus Abbildung 6 ableiten läßt, sollte deshalb nur als der Ausgangspunkt einer kritischen Analyse des Modells verstanden werden.

3. Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, daß das Modell eine in sich schlüssige Metapopulations-Dynamik erzeugt und daß mit seiner Hilfe Aussagen zu Überlebenswahrscheinlichkeiten möglich sind. Ein wichtiger und entscheidender Teil jeder theoretischen Untersuchung kann hier aus Platzgründen nicht präsentiert werden: eine eingehende Untersuchung der Sensitivität des Modells im Hinblick auf Änderung der Parameter und der ad hoc angesetzten funktionalen Zusammenhänge (STELTER 1994). Außerdem mußten wir uns hier auf einen Teilaspekt des Modells beschränken (Flutwahrscheinichkeit). Auch die übrigen in der *Bryodema*-Metapopulation vorhandenen Prozesse und Strukturen (Sukzession, Ausbreitungsdynamik, Verteilung der Kiesbänke) lassen sich analog zur dargestellten Untersuchung behandeln (STELTER 1994).

Wesentlich ist aber auch die Rolle, die das mathematische Modell in dieser Studie spielt. An seinem Beispiel lassen sich einige grundsätzliche Komponenten eines erfolgversprechenden Zusammenspiels aus Theorie, Empirik und Naturschutz demonstrieren. Zum einen ist es ein Beispiel für eine Kategorie von Modellen, die in jüngster Zeit auch von Theoretikern verstärkt gefordert werden (GRIMM 1993): Es ist ein Modell, das seinen Ausgangspunkt in der Natur hat. Statt das Konzept der Metapopulation auf seine generellen Eigenschaften zu untersuchen (GILPIN & HANSKI 1991, FRANK & WISSEL 1994), wird hier seine Brauchbarkeit in einer konkreten ökologischen Situation überprüft. Diese Art eines "pattern-oriented" Modellierens (GRIMM 1993) ist nur bei enger Zusammenarbeit von Theoretikern und Empirikern möglich.

Außerdem zeigt das Modell, daß sich die für den Naturschutz entscheidenden Überlebensprognosen gefährdeter Populationen mit Hilfe relativ einfacher Simulationsmodelle gewinnen lassen. Der Begriff "mathematisches Modell", der immer noch viele Ökologen an komplizierte Differentialgleichungen und undurchsichtige Lösungsmethoden denken läßt, reduziert sich hier darauf, Wahrscheinlichkeitsaussagen mittels Zufallszahlen, und verbal formulierte Zusammenhänge durch einfache Regeln in Computerprogrammen zu simulieren.

Die einzelnen Komponenten des Zusammenspiels von Theorie und Empirik in unserer Studie sind in Abbildung 7 schematisch dargestellt. Ausgehend von einer Feldstudie werden die Strukturen und Prozesse des Systems, die man im Rahmen der untersuchten Fragestellung (hier: Überdauern der Metapopulation) für wichtig hält, in ein Modell umgesetzt. Die ersten Ergebnisse zeigen in der Regel Lücken und Unstimmigkeiten in der Modellstruktur (hier: die minimale Kapazität K_{min}). Das Modell muß angepaßt bzw. optimiert werden. Dieser Zyklus von Modellbildung und kritischer Analyse der Ergebnisse wird solange wiederholt, bis sich Vertrauen in das Modell einstellt. Erst dann kann das Modell eingehend ausgewertet werden, um z. B. Aussagen für den Naturschutz zu gewinnen.

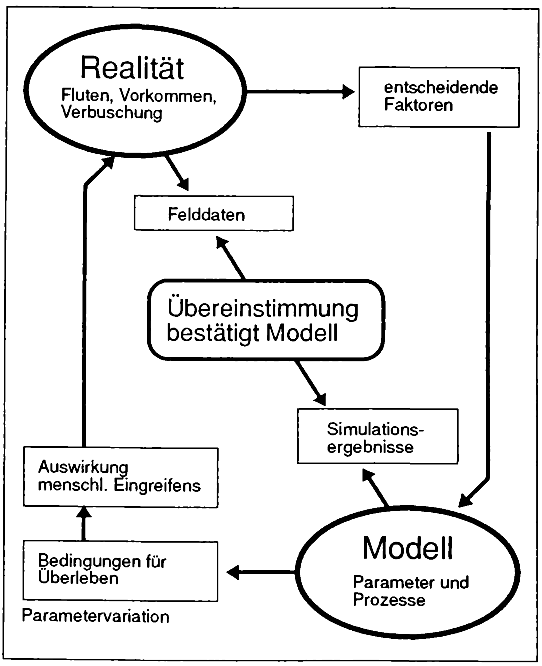

Abb. 7: Schematische Darstellung der durchgeführten Modellbildung und Auswertung (Erläuterungen im Text).
Fig. 7: Schematic representation of model formulation and evaluation (for explanations see text).

Im Vordergrund steht zunächst das Ziel, das untersuchte System besser zu verstehen. Als Ergebnis erhalten wir qualitative Aussagen über die relative Bedeutung der beteiligten Prozesse. Quantitative Aussagen können aufgrund der betont einfachen Struktur des Modells und aufgrund von Wissenslücken nur Größenordnungen betreffen. Aber schon diese grobe Einschätzung der zu erwartenden Überlebensdauer ist mehr, als man mit Hilfe rein verbaler Überlegungen erreichen kann.

Darüberhinaus ist unser Modell auch ein Instrument, die Auswirkungen menschlicher Eingriffe in das System zu beurteilen. Veränderungen der Hochwasser-Dynamik etwa durch den Bau von Staustufen lassen sich im Modell ohne großen Aufwand simulieren und anschaulich darstellen.

Literatur

BURGMAN, M. A., FERSON, S. & H. R. AKCAKAYA, 1993: Risk assessment in conservation biology. - Chapman & Hall, London: 314 S.

FRANK, K. & C. WISSEL, 1994: Ein Modell über den Einfluß von räumlichen Aspekten auf das Überleben von Metapopulationen. - Verh. Ges. Ökol. 23: 303-310.

GILPIN, M. & I. HANSKI, 1991: Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. - Academic Press, San Diego: 336 S.

GRIMM, V., 1994: Mathematical models and understanding in ecology. - Ecological Modelling (in press).

REICH, M., 1991a: Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (FABRICIUS, 1775) (Saltatoria, Acrididae). - Dissertation Universität Ulm: 105 S.

REICH, M., 1991b: Grasshoppers (Orthoptera, Saltatoria) on alpine and dealpine riverbanks and their use as indicators for natural floodplain dynamics. - Regulated Rivers 6: 333-339.

REICH, M., 1993: Changes in terrestrial communities along bavarian alpine rivers as an effect of incision. - Revue de Géographie de Lyon 68 (in press).

STELTER, C., 1994: Ein Modell zur Dynamik einer Metapopulation der Gefleckten Schnarrschrecke *Bryodema tuberculata*.. - Diplomarbeit, Fachbereich Physik, Philipps-Universität Marburg.

STEPHAN, T., 1993: Stochastische Modelle zur Extinktion von Populationen. - Shaker, Aachen: 85 S.

WISSEL, C. 1989: Theoretische Ökologie - Eine Einführung. - Springer, Berlin: 299 S.

WISSEL, C. & S.-H. ZASCHKE, 1993: Ein Modell zu Überlebenschancen von Kleinpopulationen. - Verh. Ges. Ökol. 22: 469-474.

Adressen

Dipl.-Phys. Christian Stelter, Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Physik, D-35032 Marburg.

Dr. Michael Reich, Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Biologie, Fachgebiet Naturschutz, D-35032 Marburg.

Dipl.-Biol./Dipl.-Phys. Volker Grimm, Prof. Dr. Christian Wissel, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle (UFZ), Sektion Ökosystemanalyse (ÖSA), Postfach 2, D-04301 Leipzig.