

## Zeitdiskrete Modelle der Populationsdynamik des Rübenzystennematoden Heterodera schachtii (Schmidt) in Abhängigkeit von der Fruchtfolge und des Temperaturmusters

## Teil 2: Modellierung der Populationsdynamik unter Zuckerüben anhand eines alterstrukturierten Lesliemodells Nemaplot, Kai Schmidt, 1992

### Zusammenfassung

Für die Modellierung der Populationsdynamik von Heterodera schachtii unter Zuckerrüben in Abhängigkeit von abiotischen Einflussgrößen ist ein altersstrukturiertes Lesliemodell verwendet worden. Die zeitliche Auflösung des Modells erlaubt es, die Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Stadien des Nematoden in Abhängigkeit von der Temperatur zu berücksichtigen. Der Einfluss der Temperatur auf einzelne Stadien (Eier, L3, L4, Adulte) wird über entsprechende Temperaturresponsefunktionen und dem Konzept der biologischen Zeit beschrieben. Speziell für H. schachtii reichte aber der klassische Modellansatz nicht aus, da der Entwicklungszyklus des Nematoden stark von der Wirtsentwicklung beeinflusst wird. Deshalb sind die Stadienübergangswahrscheinlichkeiten mit dem Wurzelwachstum in Form eines einfachen Differentialgleichungssystems gekoppelt. Gleichzeitig findet eine Rückkopplung in Form einer Konsumfunktion statt, in der der Einfluss der penetrierender Nematoden auf das Wurzelwachstum der Zuckerrübe berücksichtigt wird. Dieses komplexe, jedoch stark an die biologische Interaktion angelehnte Modell ermöglichte es, einerseits den Begriff "Dichteabhängigkeit" zeitlich dynamisch zu betrachten und andererseits nicht allein die Temperatur oder Temperatursumme zu verwenden, sondern das Temperaturmuster des jeweiligen Jahres. Diese Abhängigkeiten vom Temperaturmuster resultiert in realistischen Simulationen der Populationsdynamik des Nematoden anhand der verfügbaren Temperaturdaten über die Vegetationsperiode und mehrere Jahre hinweg. Das Modell zeigt ohne Parameteränderung eine sehr gute Übereinstimmungen mit den verschiedenen Datensätzen aus den verschiedenen Regionen, wobei die einzige Steuervariable die Temperatur ist.

### **1 Einleitung**

Bisher ist die Summe aller synergistisch und antagonistisch wirkender Umweltfaktoren, die die Populationsdynamik, und damit die Vermehrungsrate von *H. schachtii* unter Zuckerrüben beeinflussen, durch die Anzahl vollendeter Generationen/Vegetationsperiode (SCHMIDT et al., 1993) modelliert worden. Diese diskrete Anzahl ist einer quantitativen und damit auch vergleichbaren Abundanz zuordenbar. Zwar lässt sich in dem Modell die Anzahl der Generationen mit den allgemeinen Klimabedingungen in Zu-



sammenhang bringen, ohne aber dadurch einen Vorteil im Vorhersagebereich zu erzielen. Die bisherige Modellstruktur reicht für die differenziertere Berücksichtigung entwicklungsrelevanter Kovariaten, wie z.B. der Temperatur, nicht aus.

Aus Versuchen ist bekannt, dass z.B. der Schlupf ein kontinuierlicher Prozess ist (CLARKE und PERRY, 1977), so dass mehrere Stadien verschiedener Generationen nebeneinander im Boden, bzw. in der Wurzel vorliegen. Da unter Feld- und Laborbedingungen eine individuelle Markierung nahezu unmöglich ist (SCHNEIDER und FER-RIS, 1986), hat das Phänomen der überlappenden Generationen einen rein hypothetischen Charakter. Die Übertragung dieser Annahme auf den Rübennematoden leitet sich aus Beobachtungen anderer biologischer Systeme, z.B. Insektenpopulationen, ab. Analog zur Biologie dieser überlappenden Generationen ist die Klasse der alterstrukturierten Modelle. Dieser diskrete Modelltyp, von LESLIE (1945, 1948) für die Beschreibung alterstrukturierter Populationen eingeführt, ist in den letzten Jahren verstärkt weiterentwickelt worden (CASWELL, 1989). In der Nematologie sind alterstrukturierte Populationsmodelle von SCHNEIDER et al., (1986, 1987) auf Paratrichodorus minor angewendet worden. SÖNDGERATH (1987, 1990) hat den Leslieansatz um eine zeitabhängige Klasse von Parametern erweitert und die einzelnen Leslieprozesse für jedes Entwicklungsstadium verknüpft. Damit lassen sich die verschiedenen Übergangswahrscheinlichkeiten von einem Entwicklungsstadium ins nächste abhängig von abiotischen Faktoren formulieren.

Die Anwendung des erweiterten Lesliemodells zur Modellierung der Populationsdynamik des Rübennematoden erweist sich als kompliziert. Die mangelhafte Identifizierung und Zuordnung gemäß des chronologischen Alters von bodenbürtigen Tiere machen die Modellentwicklung anhand experimenteller Daten unmöglich. Um dieses Problem zu umgehen, müssen in der Anwendung des Modelltyps für *H. schachtii* hypothetische Regelgrößen Verwendung finden.

## 2 Aufstellen der Modellgleichungen

Basierend auf dem klassischen Leslieansatz werden die Individuen einer Population in altersspezifische Kohorten eingeteilt (LESLIE, 1945). Unter der Annahme, dass sich die physiologischen Prozesse in einem biologischen System mit zunehmenden Alter verändern, können mit diesem Ansatz die verschiedenen dynamischen Entwicklungsprozesse, wie z.B. die Geburten- oder Sterberate, in Abhängigkeit vom chronologischen Alter gesetzt werden. Die Altersklasseneinteilung kann ein beliebiges Zeit-



intervall sein (Stunde, Tag, Jahr). Während Leslie von einer Population mit nur einem Entwicklungsstadium (Humanpopulationen) ausgeht, wird in der Weiterführung von SÖNDGERATH (1987) den verschieden physiologischen Entwicklungsstadien von z.B. Insekten und Nematoden Rechnung getragen. Für jedes Entwicklungsstadium (Ei,L2,...,Zyste) werden Leslieprozesse angesetzt, die wiederum miteinander verknüpft sind.

Für <u>*H. schachtii*</u> existieren s = 1,...,6 verschiedene Stadien mit i=1,...,m<sub>s</sub> Altersklassen.

Es gelten die folgenden Notationen:

- x<sub>s,i</sub>(t) = erwartete Anzahl von Individuen der Alterklasse i des Stadiums s zum Zeitpunkt t (t=1,2,...,; i=1,...,m<sub>s</sub>; s=Ei[+L1,L2], freie L2, L3, L4, Adulte, Zyste)
- P<sub>s,i</sub> = Wahrscheinlichkeit, aus der Altersklasse i des Stadiums s in die Alterklasse (i+1) des gleichen Stadiums zu gelangen (d.h. die Überlebenswahrscheinlichkeiten)
- F<sub>i</sub> = erwartete inzystierte Eier u. Larven/Zyste der Altersklasse i
- U<sub>s,i</sub>(t) = Wahrscheinlichkeit, aus der Altersklasse i des Stadiums s in die erste Altersklasse des nächsten Stadiums (s+1) zum Zeitpunkt t zu gelangen (d.h. die Übergangs- oder Schlupfwahrscheinlichkeit)





Abb. 1: Kompartimentmodell des erweiterten Lesliemodells in Anwendung auf *H. schachtii* 

In Anlehnung an den Lebenszyklus von Heterodera schachtii verdeutlicht das Kompartimentmodell in Abb. 1 graphisch die Zusammenhänge des erweiterten Lesliemodells. Ein Anteil des Stadiums "inzystierte Eier und Larven" überleben mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit P<sub>Ei,i</sub> die Altersklasse i und gelangen in die Altersklasse i+1. Mit der Wahrscheinlichkeit UEi.i(t) schlüpft ein Anteil der Eier, oder genauer die infektiösen L2-Larven, der Altersklasse i zum Zeitpunkt t in die erste Altersklasse des Stadiums "freie L2-Larve". Kein anderes Individuum kann dieses Stadium erreichen. Die freien Larven unterliegen ebenfalls einem Alterungsprozess PL2,i, während sich wiederum ein Anteil der freien Larven mit der Wahrscheinlichkeit UL2i(t) aus der Altersklasse i zum Zeitpunkt t in das nächste Stadium weiterentwickelt. Erreichen Individuen eines Stadiums die letzte Alterklasse, so werden sie dort gesammelt. Diese Prozesse wiederholen sich für jedes Stadium, bis der Lebenszyklus vollendet ist. Die Zusammensetzung des Stadiums Ei ergibt sich aus der Anzahl der inzystierter Eier und Larven Fi in den entwickelnden Zysten der Altersklasse i. Das Stadium "Zyste" benötigt in diesem Zusammenhang weitere Erläuterungen. Biologisch handelt es sich bei der Zyste um totes Material, dass keiner weiteren Entwicklung unterliegt. Als Überdauerungsform des Nematoden muss dieses Stadium im Modell berücksichtigt werden. Wenn im Folgenden von Zystenent-



wicklung oder Überlebenswahrscheinlichkeit der Zysten gesprochen wird, ist damit die gesamte Entwicklung von den absterbenden adulten Weibchen über die Embryonalentwicklung bis zu den inzystierten Eiern und Larven gemeint.

Das Kompartimentmodell lässt sich in folgende Gleichungen übertragen (nach RICH-TER und SÖNDGERATH, 1990):

$$X_{s,i+1}(t+1) = (1 - U_{s,i}(t)) \cdot P_{s,i} \cdot X_{s,i}(t)$$
 GI. 1

für s= Ei,L2,L3,L4,Ad,Zy und i=1,...,  $m_s$ -2

Die Individuen, die bis zur letzten Alterklasse überlebt haben und noch nicht geschlüpft sind, werden dort gesammelt:

$$X_{s,m_s}(t+1) = (1 - U_{s,m_s-1}(t)) \cdot P_{s,m_s-1} \cdot X_{s,m_s-1}(t) + (1 - U_{s,m_s}(t)) \cdot P_{s,m_s} \cdot X_{s,m_s}(t)$$
Gl. 2

#### für s=Ei,L2,L3,L4,Ad,Zy

Der Anteil  $U_{s-1,i}(t)x_{s-1,i}(t)$  der zum Zeitpunkt t aus der Altersklasse i geschlüpften Individuen des Stadiums s-1 erreicht zum Zeitpunkt t+1 die erste Altersklasse des Stadiums s:

$$X_{s,l}(t+1) = \sum_{i=1}^{m_{s-1}} U_{s-1,i}(t) \cdot X_{s-1,i}(t)$$
 GI. 3

für s=L2,L3,L4,Ad,Zy

Die Anzahl der Eier in der ersten Altersklasse zum Zeitpunkt t+1 ergibt sich aus der Fertilität der weißen Weibchen ("Zyste") der jeweiligen Altersklasse zum Zeitpunkt t, falls die entsprechende Schlupfwahrscheinlichkeit  $U_{zy,i}(t)$  größer als Null ist. So ergibt sich für die erste Altersklasse des ersten Stadiums folgende Gleichung:

$$X_{Ei,1}(t+1) = \sum_{i=1}^{m_{Zy}} U_{Zy,i}(t) \cdot F_i \cdot X_{ZY,i}(t)$$
 GI. 4

Bei den Gleichungen 1 - 4 handelt es sich um die allgemeinen Gleichungen des erweiterten Lesliemodells (RICHTER und SÖNDGERATH, 1990). Auch wenn hier die Notationen auf die Anwendung für *H. schachtii* hinweisen, handelt es sich um die Basisform, die auf alle Arten von Organismen mit diskreten Stadien angewendet werden



kann.

Fasst man die Altersklassen der einzelnen Stadien eines Lebenszyklus zum Populationsvektor x zusammen, so können die Gleichungen in Matrixform geschrieben werden. Bevor die Zusammensetzung der Matrizen erklärt wird, müssen für die Anwendung des Modells auf *H. schachtii* einige biologische Zusammenhänge vorausgesetzt werden, auf die später noch ergänzend eingegangen wird. Es wird angenommen, dass die Wahrscheinlichkeiten, sich von einem Stadium ins nächste zu entwickeln, neben abiotischen Faktoren auch von den dynamischen Wachstumsprozessen des Wirtes abhängig sind. Die Gleichungen müssen also um den Faktor Wirt Z(t) zum Zeitpunkt t ergänzt werden. Des weiteren zeigt *H. schachtii* ein ausgeprägtes Geschlechtsdifferenzierungsverhalten. Das entsprechende Stadium der Adulten ist somit um das Geschlechtsverhältnis  $\psi$  zu erweitern. Diese Erweiterungen werden in den folgenden Matrizen berücksichtigt.

Zu jeden Zeitpunkt t existiert eine Matrix Mt, so das gilt:

 $x(t+1)=M_tx(t)$ 

Dabei ist M<sub>t</sub> eine zeitabhängige Lesliematrix, da die bedingten Übergangswahrscheinlichkeiten zeitabhängig formuliert sind. Die Struktur der Lesliematrix besteht in der Erweiterung aus einer Reihe von Submatrizen. Diese sind wie folgt aufgebaut:



# 1. die Alterungsmatrizen:

GI. 5

GI. 7

für s=Ei,L2,L3,L4,Ad,Zy und

$$g_{s,t,i}=(1-U_{s,i}(t))P_{s,i}$$
 für s=Ei, Zy  
 $g_{s,t,i}=(1-U_{s,i}(t)Z(t))P_{s,i}$  für s =L2 ,L3, L4  
 $g_{s,t,i}=(1-U_{s,i}(t)Z(t)\psi)P_{s,i}$  für s = Ad

2. die Schlupfmatrizen:

$$M_{Ei,t,h} = \begin{bmatrix} U_{Ei,I}(t) & \cdots & U_{Ei,m_{Ei}}(t) \\ 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{bmatrix}$$
GI. 6

für das Stadium Ei

$$M_{s,t,h} = \begin{bmatrix} U_{s,1}(t_{-}) \cdot Z(t_{-}) & \dots & U_{s,m_s}(t_{-}) \cdot Z(t_{-}) \\ 0 & \dots & 0 \\ & 0 & \dots & 0 \end{bmatrix}$$

für s=L2,L3,L4



$$M_{Ad,t,h} = \begin{bmatrix} U_{Ad,1}(t_{-}) \cdot Z(t_{-}) \cdot \psi & \cdots & U_{Ei,m_{Ad}}(t_{-}) \cdot Z(t_{-}) \cdot \psi \\ 0 & \cdots & 0 \\ & \ddots & \ddots & 0 \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots \\ & 0 & \cdots & \ddots & 0 \end{bmatrix}$$

GI. 8

für das Stadium Adult

für das Stadium Zyste

Somit ergibt sich für den Rübennematoden folgende mit den einzelnen Submatrizen belegte Reaktionsmatrix:

$$M_{t} = \begin{bmatrix} M_{Ei,t,a} & 0 & 0 & 0 & 0 & M_{Zy,t,h} \\ M_{Ei,t,h} & M_{L2,t,a} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & M_{L2,t,h} & M_{L3,t,a} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & M_{L3,t,a} & M_{L4,t,a} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & M_{L4,t,h} & M_{Ad,t,a} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & M_{Ad,t,h} & M_{Zy,t,a} \end{bmatrix}$$
GI. 10



### 2.1 Schätzen der Modellparameter

In der Anwendung des erweiterten Lesliemodells auf *H. schachtii* müssen verschiedene Klassen von Parametern geschätzt werden. Im derzeitigen Entwicklungsstand benötigt das Lesliemodell in der Erweiterung mit der Wirtsdynamik  $m_{Zy}$ +(2m. x n)+(n-1)+1 Parameter (m = Anzahl der Altersklassen, n = Anzahl der Stadien). Diese Parameter können in folgende Gruppen aufgeteilt werden:

- a) Die Fertilität Fi (mzy Parameter)
- b) die Überlebenswahrscheinlichkeiten P<sub>s,i</sub> (m. x n Parameter)
- c) die Schlupfwahrscheinlichkeiten  $U_{s,i}(t)$  (m. x n Parameter)
- d) der Einfluss des Wirtes Z<sub>s</sub>(t) (n-1 Parameter)
- e) das Geschlechtsverhältnis  $\psi_{Ad}$  (1 Parameter)

Die Gruppen d und e sind unabhängig von den Altersklassen der einzelnen Stadien formuliert, um die Anzahl der Parameter nicht unnötig zu erhöhen. Prinzipiell können die Parameter geschätzt werden, aber es ist keine ausreichende Datenbasis vorhanden. Daher ist es notwendig, diese Anzahl der Parameter auf ein Minimum zu reduzieren.

2.1.1 Ermittlung der Fertilitäten Fi

F<sub>i</sub> ist die durchschnittliche Anzahl von E.u.L./Zyste der Altersklasse i. Bei ausreichender Datenbasis wären regressionsanalytische Methoden zu Bestimmung dieses Parameters anwendbar. Diese Datengrundlage ist bei <u>H. schachtii</u> aus den schon erwähnten versuchstechnischen Schwierigkeiten (SCHNEIDER et al. 1986) nicht vorhanden. Es gibt Untersuchungen über die Anzahl der lebensfähigen Eier und Larven/Zyste (STEU-DEL et al., 1981) und diesbezügliche Einflussgrößen werden diskutiert. Zu vermuten sind physiologische oder dichteabhängige Prozesse in Abhängigkeit vom Wirt. Diese Prozesse steuern einerseits die Anzahl der inzystierten Eier und Larven, und andererseits die Größe und damit die Lebensfähigkeit dieser Eier (SEINHORST, 1984). Da diese Einflussgrößen nicht quantitativ zuzuordnen sind, wird, nach den positiven Erfahrungen im ersten Modell, die Anzahl der lebensfähigen Eier und Larve/Zyste für alle Altersklassen konstant gehalten (40 E.u.L/Zyste). THOMASON und FIFE (1962) beobachteten eine mittlere Vermehrungsraten von 250 E.u.L./Zyste. Dieser Wert wurde von CASWELL et al. (1986) als konstante Vermehrungsrate/Zyste übernommen, während WARD et al. (1985) ein Absinken der Fertilität mit zunehmender Temperatur be-



obachteten und als Tabellenfunktion in ihrem Simulationsmodell integriert haben. Demgegenüber vermuten JONES et al. (1978b) eine dichteunabhängige Fertilitätsrate.

## 2.1.1 Schätzen der Überlebenswahrscheinlichkeiten Ps,.

Es wird angenommen, dass die Lebensdauerverteilung in einem Stadium durch eine bestimmte, stetige Verteilungsfunktion beschrieben werden kann. Nach den Herleitungen von RICHTER und SÖNDGERATH (1990) lassen sich, nachdem man die Verteilungsfunktion G der Lebensdauerverteilung geschätzt hat, die bedingten Überlebenswahrscheinlichkeiten P<sub>s,i</sub> wie folgt darstellen:

$$P_{s,i} = \frac{G_s(i+1)}{G_s(i)}$$
Gl. 11

Als stetige Verteilungsfunktionen bieten sich z.B. die Exponentialverteilung (1 Parameter), die Weibullverteilung oder Erlangverteilung (2 Parameter). Damit können die m<sub>s</sub> primären Parameter eines Stadiums innerhalb des Lesliemodells auf einige wenige Funktionsparameter reduziert werden.

Die wesentlichen Untersuchungen über das Überleben des Nematoden sind Ergebnisse thermischer Bekämpfungsmaßnahmen, bzw. die Ermittlung der Letaltemperaturen. Diese Ergebnisse sind für das Schätzen der Verteilungsfunktion der Lebensdauer nicht geeignet. GOLDEN und SHAFTER (1962) haben in ihren Experimenten die Lebensdauerverteilung des L2-Stadium bei 24°C untersucht. Nach 100 Tagen haben 50% der L2-Larven überlebt, nach 180 Tagen waren keine lebensfähigen Larven mehr vorhanden. Auch wenn vermutet werden muss, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit des anfälligen L2-Stadiums von abiotischen Faktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Bodenart usw. abhängt, so findet man diesbezüglich keine Untersuchungsergebnisse. CASWELL et al. (1986) gehen, entsprechend der Ergebnisse für das L2-Stadium von JOHNSON et al. (1969 a), von einer mittleren Überlebensdauer von 2 Wochen aus. Andererseits hat KÄMPFE (1962) in seinen 30-tägigen Temperaturversuchen bis 20°C für das L2-Stadium eine Überlebenswahrscheinlichkeit von 100% beobachtet. Erst bei höheren Temperaturen sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit, was mit der erhöhten Bewegungsaktivität bei höheren Temperaturen begründet wird.

Ungeachtet der vermuteten Einflüsse von umweltbedingten Kovariaten, lassen sich die Ergebnisse von GOLDEN und SHAFTER (1962) an eine Weibullverteilung anpassen. Die Parameter von Gl. 12 sind nach der Methode der kleinsten Quadrate geschätzt



worden, da es sich um prozentuale Überlebenswahrscheinlichkeiten handelt. Anhand der geschätzten Parameter der Weibullverteilung werden die bedingten Überlebenswahrscheinlichkeiten P<sub>L2,i</sub> ermittelt:

$$P_{12i} = \frac{G(i+1)}{G(i)} = e^{-\alpha((i+1)^{\beta} \cdot i^{\beta})}$$
Gl. 12

Abb. 2: Überlebenswahrscheinlichkeit des L2-Stadiums, geschätzte Parameter der Gl.12 an die Daten von GOLDEN et al. (1962),  $\alpha$ =101.5;  $\beta$ =3.66;

Die Eier und Larven in den Zysten können mehr als 10 Jahre im Boden überleben. Für das Modell wird aber die Überlebenswahrscheinlichkeit während der Zystenbildungsphase benötigt. Des weiteren ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Stadien in den Wurzel eng an die Lebensdauer der Wurzel geknüpft. Für alle Stadien wird davon ausgegangen, dass während der Entwicklungszeit immer nur ein gewisser Anteil die einzelnen Altersklassen überlebt und sich in das nächste Stadium weiterentwickelt.

Mit Ausnahme für die L2-Stadien von *H. schachtii* sind in der Literatur keine diesbezüglichen Untersuchungen über die Lebensdauerverteilung vorhanden. Untersuchungen zeigen, dass exponentielle Überlebensverteilungen bei anderen Nematoden weit verbreitet sind (ELLENBY, 1969; CROLL und MATTHEWS, 1977). Es wird daher eine exponentielle Verteilung angenommen, und es gelten folgende Gleichungen (SÖND-GERATH, 1987):

$$P_{s,i} = \frac{G(i+1)}{G(i)} = e^{-\lambda_s}$$
GI. 13



für s=Ei,L3,L4,Ad,Zy

Anhand dieser Verteilungsfunktionen ist es nun möglich, die 6 x m<sub>s</sub> benötigten Parameter des Lesliemodells auf einige wenige sekundäre Parameter (  $\alpha$ , $\beta$ , $\lambda$ <sub>Ei</sub>,..., $\lambda$ <sub>Zy</sub>) zu reduzieren. (m<sub>s</sub> ist konstant über alle Stadien). Die Parameteridentifizierung der  $\lambda$ 's erfolgt in einem späteren Kapitel.

## 2.1.2 Schätzen der Schlupfwahrscheinlichkeiten Us,i

Während die Schätzung der Parameter  $F_i$  und  $P_{s,i}$  aufgrund der zeitunabhängigen Formulierungen durch regressive Ansätze möglich ist, sind für die Schätzung der Übergangs- oder Schlupfwahrscheinlichkeiten  $U_{s,i}(t)$  andere Verfahren notwendig. Über die Schlupfwahrscheinlichkeiten  $U_{s,i}(t)$  vom Stadium s zum Stadium s+1 sind die einzelnen Leslieprozesse, die die Entwicklung innerhalb eines Stadiums beschreiben, gekoppelt. Diese Schlupfwahrscheinlichkeiten sind zeitabhängig formuliert. Die Verweildauer eines Individuums innerhalb eines bestimmten Stadiums ist von äußeren Faktoren, wie z.B. der Temperatur, abhängig. Aufgrund der Bedeutung der Temperatur auf die Entwicklungsrate von *H. schachtii* (SANTO et al., 1979) wird hier lediglich der Einfluss dieses einen Faktors auf die Schlupfwahrscheinlichkeiten modelliert. Es soll aber nicht vergessen werden, dass weitere abiotische Faktoren, wie z.B. die Bodenfeuchtigkeit (WAL-LACE, 1956), fördernd, bzw. limitierend auf die Stadienübergangswahrscheinlichkeiten wirken können.

Bei optimalen Temperaturen benötigt *H. schachtii* ein Minimum an Zeit, um ein Stadium physiologisch zu durchlaufen. Falls dieses Temperaturoptimum über- oder unterschritten wird, verlängert sich die benötigte Entwicklungszeit. Die Wahrscheinlichkeit, aus der Altersklasse i zum Zeitpunkt t+1 in die erste Altersklasse des nächsten Stadiums zu gelangen, muss mit dem Entwicklungszustand oder physiologischen Alter in Verbindung gebracht werden. Das physiologische Alter eines Individuums ist hauptsächlich eine vom Temperaturverlauf abhängige Größe.

Es wird von folgenden Konzepten ausgegangen:

- 1. die Biologische Zeit
- 2. die normalisierten Entwicklungszeiten eines Stadiums

Die normaliserten Entwicklungszeiten sind als Zufallsvariablen definiert und unterliegen einer von der Temperatur T unabhängigen Verteilungsfunktion.



## 2.1.3 Ermittlung der Biologischen Zeit

Die Biologische Zeit ist ein Maß dafür, wieweit ein Individuum in der Entwicklung fortgeschritten ist, bzw. wann die Entwicklung abgeschlossen sein wird. Nach der Definition von SÖNDGERATH (1987) ist die Biologische Zeit das Integral über eine Funktion, welche die durchschnittlichen Entwicklungsraten (= 1/Entwicklungszeit) unter einer Temperatur T beschreibt. Abgeleitet von den temperaturabhängigen, biochemischen Reaktionen eines Organismus lässt sich folgender globaler Verlauf mit gewissen Kardinalpunkten beschreiben: Unter einer Basistemperatur T<sub>Min</sub> findet keine Entwicklung statt. Mit steigender Temperatur steigt die Entwicklungsrate bis zu einem Optimum T<sub>Opt</sub> an. Mit Überschreitung dieses Optimalbereiches überwiegen die Zerfallsprozesse in einem Organismus, d.h. die Entwicklungsraten nehmen wieder ab, bis hin zu einem letalen Temperaturbereich T<sub>Max</sub>, bei dem wiederum keine Entwicklung mehr stattfindet. Es gibt einige Funktionstypen (z.B. O'Neill oder Logan), die diese Temperaturresponse beschreiben (SPAIN, 1982) und deren Parameter die genannten Kardinalpunkte verwenden. Diese Temperaturschüten lassen sich aus Experimenten unter konstanter Temperatur schätzen.

Zur Ermittlung der Biologischen Zeit gilt folgende Gleichung (SÖNDGERATH, 1987): Ist  $t_{s,o}$  die Eintrittszeit in die erste Altersklasse des Stadiums s, so ergibt sich zum Zeitpunkt t eine Biologische Zeit von:

$$b_{s}(t_{s,0},t) = \int_{t_{s,0}}^{t} d_{s}(T(\tau)) d\tau$$
 GI. 14

wobei  $d_s(T)$  die mittlere Entwicklungsrate bei einer gegebenen Temperatur T ist.

Die Berechnung der Entwicklungszeiten erfolgt über das Integral der angepassten Temperaturresponsefunktionen. Wenn das Integral den Wert 1 erreicht, ist die Entwicklung eines Stadiums abgeschlossen.



Abb. 3: Die Temperaturresponsefunktion für die Stadien Ei und L2 (Daten von OOSTENBRINK, 1967)

Das Schätzen der Parameter der Temperaturresponsefunktionen d<sub>s</sub>(T) erfolgt anhand verschiedener Experimente aus der Literatur. OOSTENBRINK (1967) hat für die Schlupfrate in Abhängigkeit von der Temperatur als empirische Ergebnisse aus verschiedenen Jahren den Datensatz in Abb. 3.3 unter Hinweis auf die jahreszeitlichen Schwankungen festgestellt. Für die Penetrationswahrscheinlichkeit des L2- Stadiums existieren Temperaturversuche von JOHNSON und VIGLIERICHO (1969 a) bei 15-35°C. Leider reicht die Anzahl dieser Daten für eine Parameterschätzung nicht aus. Aus diesem Grund wird für die Schlupfwahrscheinlichkeit des L2-Stadiums dieselbe Funktion (Gl. 15) verwendet.

Als Temperaturresponsefunktion wird eine doppelte Weibullfunktion gewählt:

$$d_s(T) = K_{\max} \cdot (1 - e^{-\left(\frac{T}{T_{l_{crit}}}\right)^{\beta_1}}) \cdot e^{-\left(\frac{T}{T_{2_{crit}}}\right)^{\beta_2}}$$
GI. 15

Parameter	Ei u. L1, L2
k <sub>max</sub>	0.8291
T1 <sub>crit</sub>	14.0694
ß1	4.3913
T2 <sub>crit</sub>	33.0037

Tab. 1:	Parameterschätzer der Temperaturresponsefunktior
	für das <u>Stadium Ei und L2</u>



Diskrete Modelle für H. schachtii, Teil 2, alterstrukturierte Lesliemodelle



Als Parameterschätzer ergaben sich die Werte in Tabelle 1. Die Temperaturresponsefunktionen für die Stadien L3, L4, Ad können aus den Daten von GRIFFIN (1988) geschätzt werden. Obwohl die Wasserbadexperimente von GRIFFIN (1988) bis zu sehr hohen Temperaturbereichen (30°C) durchgeführt wurden, ist anhand der Ergebnisse der zu erwartende Abfall in der Entwicklungszeit nicht zu beobachten (Abb. 2). Dies steht im Widerspruch zu der allgemeinen Temperaturdiskussion (THOMASON et al., 1962; COOKE et al., 1979), nach der eine Temperatur von 30°C im überoptimalen Bereich liegen müsste. Deshalb wurde für die Stadien s=L3,L4,Ad die allgemeine Funktion

$$d_s(T) = K_{\min} + Q_{10} \cdot T^{\beta}$$
 GI. 16

Param.	Param. L3		Ad	
<b>k</b> <sub>min</sub>	0.026	0.020	0.00926	
Q <sub>10</sub>	0.00017	0.000082	0.00014	
ß	2.177	2.25	1.918	

gewählt. Die Schätzer der Parameter sind in Tabelle 3.2 aufgelistet.

 Tab. 3.1:
 Parameterschätzer der Temperaturresponsefunktionen für die Stadien

 L3,L4, Adulte

GRIFFIN (1988) hat die Meßergebnisse mittels linearer Regression an ein Modell angepaßt. Der hier verwendete nicht-lineare Ansatz hat ein geringfügig besseres Bestimmtheitsmaß, aber auf Kosten eines zusätzlichen zu schätzenden Parameters. Für die Zysten-, bzw. Embryonalentwicklung stehen keine entsprechende Temperaturversuchsdaten zur Verfügung. Die Parameter der zu verwendenen Funktion vom Logan-Typ (SPAIN, 1982) müssen somit indirekt ermittelt werden. Nach den Untersuchungen von JOHNSON und VIGLIERICHO (1969 a) benötigt die Zysten- und Embryonalentwicklung im Verhältnis zu den übrigen Stadien bei 25°C die längste Zeit (ca. 7 von 21 Tagen). Dies ist ein Anhaltspunkt dafür, dass k<sub>max</sub> kleiner als k<sub>max</sub> der Adulten ist. Nach den Ergebnissen von THOMASON und FIFE (1962), die eine Verdoppelung der Vermehrung bei Steigerung der Temperatur von 25°C auf 27°C beobachteten, lässt sich ein Q<sub>10</sub>-Wert von mehr als 3 vermuten. Desweiteren konnten sie ab 32.5°C keine weitere Entwicklung mehr feststellen. Damit ist der zu ermittelnde Parameterbereich



eingegrenzt. Die Funktion ist in Abbildung 3.4 mit dargestellt. Die endgültigen Werte werden später bei der Kalibrierung ermittelt.



Abb. 4: Die Temperaturresponsefunktionen für die Stadien L3,L4,Ad,Zy (Daten für L3,L4,Ad aus GRIFFIN, 1988)

## 2.1.4 Die Verteilung der Entwicklungszeiten

Das zweite Konzept zur Schätzung der Stadienübergangswahrscheinlichkeiten ist die Berücksichtigung einer Verteilungsfunktion, nach der die Individuen eines Stadiums schlüpfen. Hintergrund dieses Konzepts sind Überlegungen, dass bei ektothermischen Organismen die Entwicklungsrate bei einer bestimmten Temperatur durch die Konzentration entwicklungsrelevanter Kontrollenzyme bestimmt wird, die symmetrisch innerhalb einer Populationen verteilt sind (SHARPE et al. 1977; CURRY et al. 1978). Die Transformation der Entwicklungsrate in Entwicklungszeiten verändert die Symmetrie in eine asymmetrische Verteilungsfunktion (SCHNEIDER et al., 1986; SÖNDGERATH, 1987). Diese Verteilungsfunktionen werden als unabhängig von der Temperatur T angenommen.

Für die Rübennematoden <u>H. schachtii</u> sind die Verteilungsfunktionen aus Versuchen nicht ermittelbar, da man bei Bodenorganismen destruktive Stichprobenverfahren durchführen muss. Aus diesem Grund werden die Verteilungsfunktionen für jedes Stadium heuristisch angenommen. Während SCHNEIDER et al. (1986) eine Erlang-Verteilung für <u>Paratrichodorus minor</u> gewählt haben, wird hier eine Weibullverteilung angenommen. Die Parameteridentifizierung der einzelnen Verteilungsfunktionen erfolgt innerhalb der Kalibrierung des Gesamtmodells.

Durch die Verknüpfung der beiden vorgestellten Konzepte lässt sich nun die Schlupf-



wahrscheinlichkeit aus einem Stadium wie folgt beschreiben:

$$U_{s,i}(t) = \begin{cases} \frac{G_s(b_s(t_{s,i,0},t)) - G_s(b_s(t_{s,i,0},t-1))}{1 - G_s(b_s(t_{s,i,0},t-1))} \text{ falls } G_s(b_s(t_{s,i,0},t-1)) < 1\\ 1 \text{ or } S(b_s(t_{s,i,0},t-1)) \end{cases}$$
GI. 17

wobei  $t_{s,i,0}$  der Zeitpunkt des Eintritts in das Stadium s und somit bei gleicher Zeit- und Alterseinheit  $t_{s,i,0}$  = t-i+1 ist. SÖNDGERATH (1987) hat bewiesen, dass dieser Ansatz sowohl für konstante als auch für variable Temperaturen Gültigkeit besitzt. Somit lassen sich die Schätzer aus konstanten Temperaturexperimenten auf variable Temperaturen übertragen und sind über die Schlupfwahrscheinlichkeiten in dem Lesliemodell berücksichtigt.

Sind andere abiotischen Kovariaten, wie z.B. die Bodenfeuchtigkeit, für die modellierte Dynamik von Bedeutung, so sind die normierten Entwicklungszeiten um die entsprechenden Relationen zu erweitern. Für *H. schachtii* wäre z.B. vorstellbar, die Temperaturresponsefunktionen mit einer zu ermittelnden Feuchtigkeitsresponsefunktion zu multiplizieren. Diesbezügliche Daten sind allerdings nicht vorhanden, und wären rein spekulativ.

## 2.1.5 Erweiterung der Schlupfwahrscheinlichkeiten

Zwar ist das physiologische Alter der Nematodenstadien von der Temperatur abhängig, aber anhand der Untersuchungsergebnisse von GRIFFIN (1988) scheint der Temperatureinfluss auf die einzelnen Stadien relativ schwach ausgeprägt zu sein. Dagegen stehen die globaleren Untersuchungen anderer Autoren (THOMASON und FIFE, 1962; FICHTNER, 1985), die große Vermehrungsraten der Temperatur zuordnen. Für die Modellierung des Temperatureinflusses sind deshalb weiterführende Überlegungen notwendig. Die strenge Bindung des Nematoden an seine Wirtspflanze macht die Vermehrungsleistung vom Angebot befallsgeeigneter Wurzelmasse abhängig (SEIN-HORST, 1979). Die Bildung der Wurzelmasse ist aber ebenfalls unmittelbar temperaturabhängig (KÄMPFE, 1962; KÄMPFE und KERSTAN, 1964). Diese hypothetischen



Korrelationen sollen in dem Modell berücksichtigt werden. Ein weiterer Faktor ist die offensichtliche Dichteabhängigkeit in der Entwicklungsrate des Nematoden (COOKE und THOMASON, 1979). Sie muss innerhalb des Lesliemodells berücksichtigt werden. Die Einführung von Dichteabhängigkeiten werden über die Fertilitätsraten oder über die Überlebenswahrscheinlichkeiten diskutiert (RICHTER und SÖNDGERATH, 1990). In der konkreten Anwendung auf Schadorganismen ist es biologisch sinnvoller, diese Wir t- Parasit - Interaktionen über die Schlupfwahrscheinlichkeiten U<sub>s,i</sub> zu formulieren. Der Wirt als Nährstoffgrundlage für den obligaten Parasiten unterliegt einer zeitlichen Dynamik, d.h. die Dichteabhängigkeiten beziehen sich auf eine zeitlich veränderbare Kapazität des Wirtes. Diese zeitabhängigen Wechselwirkungen sind schon bei der Aufstellung der Modellgleichungen berücksichtigt worden (siehe GI. 7, 8).

Die Erweiterung der Schlupfwahrscheinlichkeiten erfolgt in 3 Schritten:

## 1. Aufstellen der Gleichungen für das Pflanzenwachstum

Ausgehend von dem Kompartimentmodell in Abb. 5 lässt sich ein Modell über die Nährstoffflüsse entwickeln. Aus den theoretischen Überlegungen her abgeleitet, tritt der Nematode als zusätzlicher "Sink" zum Rübenkörper auf. Proportional zur vorhandenen Biomasse der produzierenden Organe Blatt und Wurzel stehen dem Nematoden Nährstoffe für seine eigene Entwicklung zur Verfügung. Die Rückkopplung entsteht durch den Nährstoffentzug des Nematoden, der wiederum ein vermindertes Wurzelwachstum bedeutet. Ein derart komplexes Modell ist in dem zu modellierenden Kontext nicht







zwingend notwendig. Es wird ein Modell benötigt, welches den zeitlich veränderlichen Einfluss des Wurzelwachstums auf die Schlupfwahrscheinlichkeiten berücksichtigt und die Möglichkeit einer Rückkopplung des veränderlichen Wurzelwachstums bei Nematodenbefall beinhaltet. Es ist daher einfacher, die dargestellten Interaktionen proportional zu der im Boden vorhandenen Biomasse zu formulieren. Im Gegensatz zu der Modellierung von GILLIGAN (1990) wird der räumliche Wachstumsverlauf im Boden auf ein eindimensionales Problem beschränkt. Wenig ist über die zeitliche Wachstumsdynamik der Rübenwurzel im Boden bekannt. Das Wurzelsystem wächst, nach einer langsamen Anfangsentwicklung, bis zu einem Plateauoptimum an (FICK et al., 1975), und zeigt später typische Seneszenzerscheinungen (GEISLER, 1980). Somit kommt man für das Wurzelwachstum zu folgendem gekoppelten Differentialgleichungssystem auf der Basis der logistischen Wachstumsfunktion:

$$\frac{\mathrm{dW}}{\mathrm{dt}} = \mathbf{r}_{\mathrm{w}} \cdot \boldsymbol{\xi}_{\mathrm{(x)}} \cdot \boldsymbol{\phi} \cdot \mathrm{W} \cdot (1 - \frac{\mathrm{W}}{\mathrm{A}}) - \mathbf{s}_{\mathrm{w}} \cdot \mathrm{R} \cdot \frac{\mathrm{W}}{\mathrm{A}}$$
Gl. 18

mit

Zusätzlich ist ein Sterbeterm in Abhängigkeit von Wurzel und Rübe (R) eingeführt. Die Reduktion der Wurzel ist gekoppelt mit dem Wachstum des Rübenkörpers:

$$\frac{\mathrm{dR}}{\mathrm{dt}} = \mathbf{r}_{\mathrm{r}} \cdot \boldsymbol{\phi} \cdot \mathbf{R} \cdot \frac{\mathbf{W}}{\mathbf{A}}$$
Gl. 19

R = Rübenkörperbiomasse

Das Rübenkörperwachstum setzt ein, falls die Wurzelbiomasse die dynamisch veränderliche Kapazität A erreicht. Das unbeschränkte Wachstum des Rübenkörpers wird durch das Absterben des Wurzelsystems limitiert.

Optional kann die Gleichung 319 noch um einen Wachstumsbegrenzungsterm der Form 1-R/K (K = Kapazität des Rübenkörpers) erweitert werden. Bewusst wird auf einen Reduktionsterm verzichtet, da die Rübe nur bis zur technischen Reife modelliert wird. Die Bildung des Rübenkörpers beginnt in Abhängigkeit von der vorausgegangen



Temperatur (MILTHORPE und TERRY, 1967; STEENHUIS, 1988). Um den Einschaltzeitpunkt für den Rübenkörper variabel zu modellieren, wird das System um eine weitere zeitabhängige Differentialgleichung erweitert:

$$\frac{dA}{dt} = -A \cdot \frac{\mu}{\phi}$$
GI. 20

Es handelt sich um eine zeitabhängige Kapazität für das Wurzelwachstum in Abhängigkeit von der invers berücksichtigten Temperatur, µ= konstant. Für alle Kompartimente existiert dieselbe Temperaturresponsefunktion vom Logan-Typ.

Die Rübe besitzt ein maximales, genetisches Massenertragspotential. Dieser Ertrag wird in Abhängigkeit von dem umweltbedingten Entwicklungsverlauf erreicht. Kommt es zu suboptimalen Temperaturen, sinkt das Potential proportional ab, d.h. es kommt zu einem von der Temperatur abhängigen Ertrag. Über die doppelte und gleichzeitig invers berücksichtigte Temperatur ist ein einfaches Modell mit "Gedächtnis" entwickelt worden, welches die typischen Charakteristika des Rübenwachstums widerspiegelt. Folgende Anfangsbedingungen und Parameter wurden gewählt: A<sub>(0)</sub>=12000; W<sub>(0)</sub>=2.25; R<sub>(0)</sub>=3.0; r<sub>w</sub>=0.33; r<sub>r</sub>=0.22; s<sub>w</sub>=0.1;  $\mu$ =0.001;

Es wird angenommen, dass andere Faktoren, wie Nährstoffversorgung, photosynthetische Leistung und Wasserhaushalt, im Optimalbereich liegen (r .= optimal). Dieses Gleichungssystem ermöglicht die Modellierung verschiedener Ertragsstrukturen, bis hin zu dem physiologischen Phänomen der Notreife. In Anwendung auf die Zuckerrübe unterbleibt im Extremfall die Rübenbildung.

Der 2. Schritt bei der Erweiterungen der Schlupfwahrscheinlichkeiten ist die Entwicklung einer Konsumfunktion  $\xi_{(x)}$ . CASWELL et al. (1986) verwendeten eine konstante Nährstoffrate/Nematode in Abhängigkeit von der Wurzelentwicklung. In diesem Fall wird die Rückkopplung proportional zu den im Wurzelsystem befindlichen Larven zum Zeitpunkt t formuliert. Der genaue Funktionsverlauf ist unbekannt und muss anhand deduktiver Annahmen abgeleitet werden. KÄMPFE und KERSTAN (1964) beschreiben den Prozess zwischen Wurzelwachstum und eingedrungenen Larven wie folgt: "Die Pflanze entwickelt sich zunächst normal, die L2-Larven können ungehindert eindringen. Allmählich bleibt unter dem Einfluss negativ wirkender Faktoren das Wachstum der Pflanzen gegenüber normal gehaltenen zurück". Dringen vorerst nur wenige Nematoden ein, reagiert die Pflanze mit verstärkter Seitenwurzelbildung, erhöht damit gleichzeitig die Masse an geeigneter Wurzelmasse und verändert die Penetrationswahrscheinlichkeit für den Nematoden. Bei sehr starken Befall kommt es phänologisch zu der Wur-



zelbärtigkeit und die Rübenbildung unterbleibt. Durch Gleichung 21 lassen sich die beschriebenen Zusammenhänge abbilden:

$$\xi_{x} = \frac{x}{x_{\min}} \cdot e^{-\left(\frac{x}{x_{\min}}\right)} + e^{-\left(\frac{\alpha \cdot x^{2}}{(1+\beta \cdot x)^{\beta}}\right)} \cdot e^{-\left(\frac{x}{x_{crit}}\right)^{\delta}}$$
GI. 21

x= Anzahl eingedrungener Individuen des Stadiums L3, L4, adulter Weibchen $x_{min}$ = minimale Dichte der Larven, die das Wachstum positiv beeinflussen $x_{crit}$ = kritische Dichte, ab der Verluste auftreten $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ = Formparameter der Funktionen



Abb. 6: Veränderliche Wachstumsrate des Wurzelsystem in Abhängigkeit eingedrungener *H. schachtii*- Larven zu einem Zeitpunkt t

In Abb. 6 ist der Funktionsverlauf in Abhängigkeit von der Dichte zu einem bestimmten Zeitpunk t dargestellt. Der Verlauf der Funktion demonstriert, dass ein geringer Nematodenbefall das Wurzelwachstum fördert, mit zunehmender Verseuchung das Wachstum der Wurzel jedoch gebremst wird.

Die Beeinflussung der Nematodenpopulation durch die vorhandene Biomasse erfolgt durch folgende Funktion:



$$Z(t) = \min\left(\frac{W(t)}{A(t)} + \frac{R(t)}{K}, 1\right)$$
Gl. 22

K ist die oben erwähnte optionale Kapazität des Rübenkörpers. Da sich der Nematode auch am Rübenkörper entwickeln kann (KÄMPFE, 1962; STEELE, 1984; SCHLANG, 1990) wird der Rübenkörper zur Berechnung von Z(t) verwendet, da die Wurzel W mit der Zeit gegen 0 geht. Es wird angenommen, dass sich der Nematode sich über die gesamte Vegetationsperiode hinweg weiterentwickelt. Gegen Ende der Vegetationsperiode verringern sich die Schlupfwahrscheinlichkeiten (CRUMP u. KERRY, 1987). Andererseits besteht eine Korrelation zwischen der Vermehrungsrate des Nematoden und dem Wachstumsverhalten des Rübenköpers (RÖMPLER und SIKORA, 1988), bzw. dem Rübenertrag (HEYLAND et al., 1988).



Abb. 7: Einfluss eingedrungener *H. schachtii* - Larven auf die Entwicklungsrate des Wirtes bei zunehmender Wurzelalterung

Die Konsumfunktion muss in ihrer Wirkung zeitlich begrenzt sein. Aus den Untersuchungen mit Aldicarb (Temik) ist bekannt, dass dieses Nematizid der Ertragssicherung dient, nicht aber die Nematodenpopulationen reduziert. Der Effekt beruht auf der Blo-



ckierung der freien L2-Larven im Boden, so dass die Rübe einen Zeitvorsprung erhält. Wird die Pflanze erst später befallen, kommt es nicht zu offensichtlichen Ertragsverlusten (COOKE und THOMASON, 1979; GRIFFIN, 1981; STEUDEL et al., 1981; OLTHOF, 1983; COOKE, 1991). So wird im 2. Schritt der Weiterentwicklung aus den genannten Gründen die Konsumfunktion der Nematoden zeitlich auf die Wachstumsphase des Wurzelsystem begrenzt. Sobald die Wurzel ihre (variable) Kapazität erreicht hat, ist  $\xi$  angenähert gleich 1. Dieser Effekt wird durch die beschriebene Rückkopplung von Gl. 21 mit der Konsumfunktion erreicht. In Abb. 7 ist die zeitlich veränderliche Konsumfunktion für einen bestimmten Dichtebereich dargestellt. Mit zunehmender Alterung der Pflanze werden die nematodeninduzierten Effekte auf die Entwicklungsrate der Pflanze verringert.

## 2.1.5 Schätzen des Geschlechtsverhältnisses

Die Regelgrößen, die das Geschlechtsverhältnis des Rübennematoden beeinflussen, werden von APEL und KÄMPFE (1957); KÄMPFE und KERSTAN (1964); KERSTAN (1969); JOHNSON et al. (1969b); MÜLLER (1985) diskutiert. Zum einen beeinflusst die Art des Wirtes mit seiner artspezifischen Wurzelform und -Konsistenz die :\_-Relationen. Während CASWELL et al. (1986) in ihrem Simulationsmodell von einem Geschlechtsverhältnis von 1:1 ausgehen, so haben die Untersuchungen von KÄMPFE und KERSTAN (1964) ergeben, dass das Geschlechtsverhältnis in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot, Feuchtigkeit und Licht zwischen 1.9-2.13:12 liegt. MÜLLER, 1985, geht von einem Geschlechtsverhältnis von 0.4 aus. Die Abhängigkeit von dem Nährstoffangebot führt zu der Überlegung, zukünftig eine weitere Dichteabhängigkeit von der Wirtsdynamik zu formulieren. Vorerst wird das Geschlechtsverhältnis  $\Psi=0.3$  (Verhältnis 23: 12) gesetzt.

Phänologisch lassen sich die Larven von *H. schachtii* schon ab dem L3-Stadium geschlechtlich unterscheiden. Für die Wahrscheinlichkeit, sich zu weiblichen Adulten zu entwickeln, wird in den Matrizen der Parameter  $\Psi$  bei den Adulten eingeführt. Aus der Anzahl der Individuen des L4-Stadiums ergibt sich mit den formulierten Wahrscheinlichkeiten die Anzahl der Adulten. Die männlichen Adulten verlassen die Pflanze, und nehmen keine Nahrung mehr auf. Deshalb werden sie in der folgenden Dynamik nicht mehr berücksichtigt und haben auch keinen Einfluss auf die Konsumfunktion. Es wird weiterhin angenommen, dass zwischen den Geschlechtern im L3, L4 - Stadium keine unterschiedliche Konsumrate besteht.



## 2.2 Numerische Realisierung

Die numerische Berechnung der Integralberechnungen erfolgt mit dem Simpson-Algorithmus, die Lösung des Differentialgleichungssystems mit einem Runge-Kutta-Fehlberg-Algorithmus (ENGELN-MÜLLGES und REUTTER, 1988).

Wie im Flussdiagramm (Abb. 8) zu sehen ist, wird nach der Initialisierung der zeitlichen Bereichsgrenzen die Temperatur eingelesen, die Schrittweite erfolgt in Tagesschritten. Die Integrale über die Temperaturresponsefunktionen werden für jedes Stadium s vom Zeitpunkt t-1 bis zum Zeitpunkt t numerisch über den Simpson-Algorithmus berechnet. Als Ergebnis erhält man einen Lösungsvektor mit den Biologischen Zeiten für jedes Stadium. Die zu integrierende Funktion wird über einen Zeiger in den Gleichungslöser übergeben (siehe auch Gl. 13, 14). Im nächsten Schritt wird die Biologische Zeit in jeder Altersklasse um eine Klasse verschoben werden. Die erste Altersklasse wird mit der aktuellen Biologischen Zeit in dem angegeben Intervall belegt. Es folgt die Berechnung der zeitlich begrenzten Konsumfunktion (Gl. 21) in Abhängigkeit der eingedrungen Larven. In den Bereichsgrenzen von t-1 bis t wird über das Differentialgleichungssystem integriert. Man erhält einen Lösungsvektor der drei Differentialgleichungen für das Wurzelwachstum. Es folgt die Belegung der Biologischen Zeit für alle Altersklassen. Über die angenommenen Verteilungsfunktionen der Schlupfwahrscheinlichkeiten aus der Altersklasse i des Stadiums s erhält man die Wahrscheinlichkeiten in die erste Altersklasse des Stadiums s+1 zu gelangen. Der Einfluss des Wurzelwachstum geht mit in die Berechnung der Schlupfwahrscheinlichkeiten  $U_{s,i}(t)$  ein. Die Berechnung der  $U_{s,i}(t)$ erfolgt über alle Stadien und Altersklassen. Zur Berechnung der Submatrizen Msta wird erneut eine Schleife über alle Altersklassen aufgerufen (Gl. 10). In der letzten Altersklasse werden alle Individuen gesammelt, die zum Zeitpunkt t noch nicht geschlüpft sind.





Abb. 8: Flussdiagramm des Lesliemodells für Heterodera schachtii

Anhand der beiden berechneten Matrizen ist die Altersklassenverteilung zum nächsten Zeitpunkt bestimmt worden. Zur Belegung der ersten Altersklassen der einzelnen Stadien zum nächsten Iterationsschritt muss erneut über alle Altersklassen gerechnet wer-



den. Es folgt das Sammeln der Individuen über alle Altersklassen, um die aktuelle Dichte der einzelnen Stadien zum Zeitpunkt t zu erhalten. Damit wird die Nematodendichte für die Konsumfunktion bestimmt.

## 2.3 Modellkalibrierung

Nach dem Aufstellen und der Programmierung der Modellgleichungen sind die Parameter des Modells zu kalibrieren. Während die Parameter der Temperaturresponsefunktionen für die einzelnen Stadien, sowie die Parameter der Überlebenswahrscheinlichkeit der L2-Larven, anhand der Daten verschiedener Autoren geschätzt werden konnten, liegen für die übrigen Parameter keine entsprechenden Datensätze vor.

Als wichtige Einflussgröße auf die  $U_{s,i}$  wird wiederum das Pflanzenwachstum betrachtet. Die Parameter des Differentialgleichungssystems einschließlich der Temperaturresponse, ergeben sich aus dem durchschnittlichen Wachstumsverlauf (GEISLER, 1980). Sie sollen in der Gesamtkalibrierung des Modells nicht mehr verändert werden. Auch auf die Schwierigkeiten zur Bestimmung der Fertilitätsrate  $F_i$  der einzelnen Altersklassen ist schon hingewiesen worden. Diese Parameter werden ebenfalls nicht mehr geändert.



Abb. 9: Kalibrierung der Verteilungsfunktionen der normalisierten Entwicklungszeiten für jedes Stadium von *H. schachtii* bei 25°C (JOHNSON et al., 1969 a)



Durch diese Vorgaben wird die zu kalibrierende Parameterzahl eingeschränkt. Vom Konzept her müssen die Parameter der temperaturunabhängigen Verteilungsfunktionen G(.) bestimmt werden. JOHNSON et al. (1969a) haben eine Lebenstafel für eine Generation aufgestellt. Anhand des zeitlichen Auftauchverhaltens der einzelnen Stadien lassen sich die Parameter ß. der Weibullverteilung anpassen (Abb. 9, Tab. 2). Die Biologische Zeit bestimmt den zweiten Parameter der Weibullverteilung.

Stadium	Parameter β.		
Ei	11.1		
L2	7.1		
L3	3.2		
L4	2.5		
Adult	4.1		
Zyste	10.3		

( )

Tab.	2:	Der	Parameter	β.	der	Wei
	bu	ullverte	eilungen für j	edes	s Stac	lium

Durch die beschriebene Vorgaben sind die bedingten Überlebenswahrscheinlichkeiten der einzelnen Altersklassen als regulierende Größe für die guantitativen Dichten der Dynamik anzusehen. Die Kalibrierung der Parameter A. der Überlebenswahrscheinlichbedingten keiten der einzelnen Stadien, sowie die Parameter der Konsumfunktion erfolgt anhand der Langzeituntersuchungen im Rheinland (HAMBÜCHEN, 1990). Dieser Datensatz bietet den Vorteil, dass über den Untersuchungszeitraum von 1971-1989 die unterschiedlichsten

Temperaturverläufe geherrscht haben. Der Nachteil dieses Datensatzes besteht in der zeitlichen Auflösung, da nur zur Saat Zuckerrübe einer Rotation Dichteerhebungen stattgefunden haben. Daher müssen erst noch einige Rahmenbedingungen des Modells erläutert werden. Die lückenhafte Datengrundlage erfordert eine Koppelung des Differenzenmodells und des Lesliemodells. Für die Dynamik des Nematoden unter Zuckerrüben wird das Lesliemodell angewendet, während mit der Differenzengleichung die Populationsdynamik unter Nichtwirten der Rotation modelliert wird. Die Verbindung der beiden Modelle erfordert weitere Vereinfachungen. Während die Differenzengleichung als Modelleingabe und -ausgabe eine Dichte in E.u.L./100 g Boden liefert bzw. benötigt, ist beim Lesliemodell diese einheitliche Stadienübergabe nicht gegeben. Unter der Annahme, dass nur die inzystierten Eier und Larven die Winterperiode überleben, ist die Anzahl der berechneten Zysten zu Ende der Vegetationsperiode multipliziert mit der konstanten Vermehrungsrate der Anfangswert der Differenzengleichung x<sub>Nema</sub>:

$$\chi_{Nema}(0) = \chi_{Zy,t_{End}} \cdot F \cdot p_{ov}$$
GI. 23

Dabei ist t<sub>End</sub> der Zeitpunkt des Endes der Vegetationsperiode und p<sub>ov</sub> die Überwinterungswahrscheinlichkeit. Es wird davon ausgegangen, dass die übrigen Stadien den



Winter nicht überleben oder für die Dynamik in der folgenden Vegetationsperiode ohne Bedeutung sind. Das Ergebnis der Differenzengleichung (E.u.L/100 g Boden) vor Zuckerrüben ist die Anfangsbelegung der ersten Altersklasse des Stadiums Ei zum Vegetationsbeginn eines Zuckerrübenjahres.

Theoretisch wäre es auch möglich, als Modelleingabe die aus der Differenzengleichung ermittelten Zysten zu benutzen. Bei der Verwendung von Eiern als Modelleingabe werden aber die Ergebnisse von THOMAS (1990) berücksichtigt. Er hatte unterschiedliche Schlupfwahrscheinlichkeiten in den verschiedenen Jahren einer Rotation beobachtet. Mit zunehmendem Alter der Zysten stieg die Anzahl der geschlüpften Larven im Verhältnis zur Anzahl aus jungen Zysten des Entwicklungsjahres. Durch die Eingabe von Eiern und Larven, anstatt von Zysten, entsteht ein physiologischer Vorsprung, der die unterschiedliche Schlupfrate der jährlichen Alterung vereinfacht. Die modellierte Schlupfrate von THOMAS (1990).

Der Beginn der Vegetationsperiode (t=0) wird auf den 1. März eines Jahres festgesetzt. Als weitere Einflussgröße muss der Saattermin mitberücksichtigt werden. Es wird angenommen, dass bei einer Temperatursumme zur Basis 8 ,TS<sub>8</sub>, (SCHLANG, 1990) von 40°C ab dem 1. März der Wärmeanspruch der Zuckerrübe erfüllt ist (GEISLER, 1980) und somit gesät werden kann. Somit ergeben sich Jahr für Jahr in Abhängigkeit von der Temperatur verschiedene Saattermine. Die Vegetationsperiode endet am 31.10. eines Jahres. Während der Saattermin auf die Dynamik des Nematoden einen Einfluss ausübt, bleibt der Erntetermin ohne Bedeutung, da angenommen wird, dass der *H. schach-tii* seine begonnene Zystenbildung als Reifungsprozess an Wurzelresten vollenden kann (SIKORA, unveröffentlicht). Die täglichen Lufttemperaturen vom Standort Köln-Wahn als nächste Messstation zu den Versuchsfeldern sind aus den "Monatlichen Witterungsberichten" (1971-1990) der jeweiligen Jahre entnommen. Die Verwendung von Lufttemperaturen bei bodenbürtigen Schaderregern kann eine potentielle Fehlerquelle bedeuten und beinhaltet eine nur angenäherte Gültigkeit. Im Verhältnis von Lufttemperatur zu Bodentemperatur wird eine Abflachung der Amplitude vermutet.



Abb. 10: Kalibrierung des Lesliemodells an die Daten von HAMBÜCHEN (1990) bei hoher *H. schachtii* - Ausgangsverseuchung. Zum Vergleich: Angabe der Temperatursummen und die Ergebnisse der Differenzengleichung

Eine weitere Größe ist die Anzahl der Altersklassen. Prinzipiell ist die Bestimmung dieser Größe ein biologisches Problem. Je größer die Anzahl der Altersklassen ist, desto genauer wird die Vergangenheit und der Einfluss von Störgrößen auf die Populationsdynamik berücksichtigt. Diese Maximalforderung kollidiert auf der anderen Seite mit der rechentechnischen Ausstattung, denn die Rechenzeit steigt mit der Zahl der Altersklassen. Es ergab sich bei gegebener Rechenleistung und Speichergröße eine optimale Größenordnung von 60 Altersklassen für jedes Stadium, bei einem Zeitintervall von 4 Tagen für das Lesliemodell. Die Lösung des Differentialgleichungssystem und die Berechnung der Biologischen Zeit erfolgt in täglichen Einheiten.

Anhand dieser Modellkonfiguration werden die Parameter an den Datensatz von HAM-BÜCHEN (1990) kalibriert, wobei die Anzahl der Parameter durch die definierten Rahmenbedingungen auf ein Minimum reduziert wurden. Die Schwierigkeit besteht darin, dass in den Jahren 1971-1989 die unterschiedlichsten Temperaturen geherrscht haben Abb. 10. Aufgrund der Kalibrierung ergaben sich für die Parameter der Überlebenswahrscheinlichkeit die in Tab. 3 aufgelisteten Werte.



Stadium	λ.
Ei	0.987
L3	0.969
L4	0.975
Adult	0.96
Zyste	0.989

Tab. 3: Parameterliste der Überlebenswahrscheinlichkeiten λ.

Tab. 4: Die Parameterliste der Konsumfunktion  $\xi(x)$ 

Parameter	Wert
X <sub>min</sub>	10
X <sub>crit</sub>	190
α	1.1
ß	1.22
γ	3.44
δ	2.2

In Tab. 4 und Tab. 5 sind die Parameter der Konsumfunktion (Gl. 16) und die noch zu ermittelnden Temperaturresponsefunktionen für das Pflanzenwachstum und die Zystenentwicklung (Gl. 24) aufgeführt. Es wurde ein Funktion vom Logan-Typ (SPAIN, 1982) gewählt.

$$d_s(T) = K_{\max} \cdot e^{(a \cdot T)} \cdot (1 - b \cdot e^{(c \cdot T)})$$

mit  

$$a = \ln(Q_{10} / 10)$$
 und  
 $b = e^{(-c \cdot T_{\text{max}})}$ 
GI. 24



Einige der in diesem komplexen Modell eingeführten Parameter sind korreliert, z.B. die kritischen Dichten der Konsumfunktion oder die einzelnen  $\lambda$ 's der Altersklassenverteilungen. Anhand der freien Parameteranpassung kann auch nicht von einem optimalen Parametersatz im statistischen Sinne gesprochen werden. Es scheint sich aber um ein lokales Parameteroptimum zu handeln, da immer wieder auf die nähere Umgebung dieser speziellen Parameterkonfiguration zurückgegriffen wurde. So führte eine Parameteränderung in den Extremjahren 1983 (hohe TS<sub>8</sub>, niedrige Ausgangsverseuchung, sehr hohe Endverseuchung) und 1986 (niedrige TS<sub>8</sub>, hohe Ausgangsverseuchung, hohe Endverseuchung) nicht annähernd zu den beobachteten Werten.

Tab. 5:	Die Paramete	rliste der	Temperaturres	ponsefunktioner	n für die	Entwicklung	zur
	Zyste un <u>d das</u>	Wurzelw	/achstum			_	

Parameter	Zyste	Wurzel
t <sub>max</sub>	32.5	31.5
k <sub>max</sub>	0.00593	0.09
Q <sub>10</sub>	3.1	2.5
с	0.5187	0.4993

## 3 Modellsimulationen anhand des Lesliemodells

3.1 Modellverhalten bei unterschiedlichen Ausgangsdichten und Temperaturen In Abb. 10 sind die simulierten Populationsdynamiken, die Daten von HAMBÜCHEN (1990), sowie zum Vergleich die Simulationsergebnisse der Differenzengleichung dargestellt. Die Anpassung lässt natürlich eine gute Übereinstimmung zwischen den beobachteten Abundanzen zur Saat Zuckerrübe und den simulierten Populationsdynamiken durch die beiden Modelle erwarten. Es ist aber gelungen, die Temperatur als unregulierbare und daher als zufällig zu betrachtende Einflussgröße adäquat zu berücksichtigen. Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, dass das formulierte Modell flexibel genug ist, anhand von verschiedenen Temperaturen realistische Fluktuationen über eine sehr lange Zeitperiode hinweg zu simulieren.

Die Dynamik der einzelnen Teilsysteme soll anhand einiger Simulationen demonstriert werden (Abb. 3.11 a, b, c). Zum Simulationsbeginn (1. März) werden in der täglichen



Iteration die Tagestemperaturen eingelesen (Abb. 11 a). Die Eier und Larven der Altersklasse 1 entwickeln sich gemäß den formulierten Wahrscheinlichkeiten. In Abhängigkeit von der Temperatur schlüpft ein kleiner Teil des Stadiums Ei zu freien L2 im Boden, obwohl noch keine Wirtswurzeln vorhanden sind. Dies ist möglich, da H. schachtii zum Spontanschlupf neigt (CLARKE u. PERRY, 1977). Wenn die angenommenen Temperatursummen zur Saat erfüllt sind, wird das Pflanzenwachstumsmodell eingeschaltet (Abb. 11 b). Während die ersten Larven die Wurzel penetrieren, wird gleichzeitig das Wurzelwachstum gefördert, aber nur solange, bis soviel Larven eingedrungen sind, dass es zu Wachstumsdepressionen kommt. Die anfänglich kleine Biomasse verringert aliquot die Schlupf- und Penetrationswahrscheinlichkeit. Die einzelnen Stadien entwickeln sich in Abhängigkeit von der Temperatur (Abb. 11 c). Die Darstellung erfolgt akkumuliert über alle Altersklassen zu einem Zeitpunkt. Die zweifache Koppelung mit der Temperatur steuert die Dynamik des Wurzelwachstums und damit den Beginn des Rübenkörperwachstum. Wie man in Abb. Abb. 11 b sieht, ist der Einschaltzeitpunkt mit Nematodenbefall, gegenüber demjenigen ohne Befall, verzögert. Durch die Wachstumsverzögerung reduzieren sich wiederum die Schlupfwahrscheinlichkeiten für die Nematodenstadien. Die simulierte Wurzelseneszenz verringert die Entwicklungswahrscheinlichkeiten der Stadien in der Wurzel zum Ende der Vegetationsperiode.

Im Extremfall sehr hoher Verseuchungsdichten (Abb. 12.a, b, c), z.B. bei Monokulturen in den ersten Jahren, erreicht das Wurzelwachstum nicht das potentielle Wachstumsvermögen und nur ein rudimentäres Rübenwachstum ist zu beobachten (Abb. 12 b). Phänologisch entspricht diese Simulation der Ausbildung des Wurzelbartes. Die Verringerung der für den Nematoden als Lebensraum zur Verfügung stehenden Wurzelbiomasse reduziert die Schlupfwahrscheinlichkeiten und ändert damit auch die Abundanzdynamik. (Abb. 12 c). Ein Simulationsbeispiel aus dem sehr warmen Jahr 1983 bei niedriger Ausgangsverseuchung verdeutlicht ein anderes Phänomen (Abb. 13 a, b, c). In diesem Jahr bestehen für die Zuckerrübe anhand der Temperaturbedingungen sehr gute Wachstumsbedingungen. Das Kapazitätsoptimum wird so schnell erreicht, dass es zu keiner Befallsdepression kommt, sondern dass über die ganze Vegetationsperiode das Wachstum durch den Nematodenbefall noch beschleunigt wird.





Abb. 11: Simulation der Vegetationsperiode 1971 (Rheinland); a: Temperaturverlauf; b: Wurzeldynamik; c: Stadiendynamik von *H. schachtii* 





Abb. 12: Simulation der Vegetationsperiode 1971 bei hoher *H. schachtii*-Ausgangsverseuchung; a: Temperaturverlauf; b: Wurzeldynamik; c: Stadiendynamik





Abb. 13: Simulation der Vegetationsperiode 1983 (Rheinland); a: Temperaturverlauf; b: Wurzeldynamik; c: Stadiendynamik



Man erhält einen geringfügig höheren Rübenertrag mit Nematodenbefall als ohne. Auch bei höheren Ausgangsverseuchungen lässt sich diese Relation wiederfinden, bzw. kommt es zu keinen Ertragsverlusten. Durch die spezielle Formulierung der Konsumfunktion sind diese Ergebnisse zu erwarten gewesen. Dieses Ergebnis wird zusätzlich von Untersuchungen aus Bayern bestätigt, die punktuell höhere Erträge in dem ebenfalls warmen Jahr 1989 bei einer Ausgangsverseuchung von über 1000 E.u.L./100 g Boden beobachtet haben (ARNDT, mündl. Mitt.). Auch FISCHER (1990) verweist auf die große Varianz bei Befalls-Schadens-Relationen, so dass man höchstens 50% der Ertragsverluste der Ausgangsverseuchung zuordnen kann.

## 3.2 Modellvalidierung

## 3.2.1 Analyse der Stadiendynamik während der Vegetation

Nach der Demonstration der Flexibilität des Modells, gilt es zu prüfen, ob die simulierten Abundanzdynamiken auch in diesen Größenordnungen in Versuchen wiederzufinden sind. CRUMP und KERRY (1987) haben einen Datensatz mit ihren Beobachtungen aus Topfversuchen über die Vegetationsperiode hinweg veröffentlicht und zur Verfügung gestellt. Simuliert wird anhand eines fiktiven Temperaturverlaufs, da in der zitierten Literatur keine Angaben über die klimatischen Bedingungen gemacht wurden. Über den Temperaturverlauf wurde sozusagen das Modell an die Daten angepasst. Alle Parameter wurden konstant gehalten. In Abb. 14 a, b, c sind die Simulationen, der besseren Übersicht halber getrennt nach Stadien, den Versuchsergebnissen gegenübergestellt. Bis Juli, August ist das Modell in der Lage, die beobachteten Massenwechsel der einzelnen Stadien L2, L3, Adulte relativ exakt nachzuvollziehen (Abb. 14, a, b). Vor allem das Auftauchverhalten der einzelnen Stadien deutet auf die Gültigkeit des Modellansatzes hin. Erst mit dem Beginn der 2. Generation kommt es zu quantitativen Unterschieden der Stadien L2 und L2. Im September und Oktober divergieren die beiden Ergebnisse völlig. Von besonderem Interesse ist die simulierte Dynamik der adulten Weibchen. Über die ganze Vegetationsperiode hinweg stimmt sowohl das Zeitmuster als auch die simulierte Stadienanzahl mit den Messwerten überein (Abb. 14 b). Im Gegensatz zu den übrigen Stadien, die den Winter nicht überleben, wird mit der exakten Simulation der Weibchen, als Maß für die Entwicklung zu Zysten und inzystierten Eiern, die Leistungsfähigkeit des komplexen Ansatzes demonstriert.



Hervorzuheben ist weiterhin die L2-Dynamik im August. Nach den Untersuchung von CRUMP und KERRY (1987) ist die Anzahl freier L2-Larven im Boden innerhalb des Untersuchungszeitraum gesunken. Anhand der Simulationen hat in diesem Zeitraum ein starker Massenwechsel stattgefunden. Diese Beobachtung gilt natürlich nur für das fiktive Temperaturszenario. Der modellierte Abundanzanstieg der L2 und L3 zum Ende der Vegetation ergibt sich aus der fehlenden Dichteabhängigkeit zum Ende der Vegetationsperiode. Das Modell schaukelt sich auf. Noch höhere Abweichung sind beim Stadium L3 zu beobachten. CRUMP und KERRY (1987) geben die Dichte in Anzahl L3/g Lateralwurzel an und wurden auf 100 g Boden transformiert. Da es sich um Topfversuche handelt, kann die Abweichung an dem limitierenden Faktor der Topfbegrenzungen liegen. Ganz offensichtlich ist die Abweichung zwischen der beobachteten und simulierten Anzahl der E.u.L./100 g Boden (Abb. 14 c). Die gemessene Dichte der Eier verläuft auf einem wesentlich höheren Niveau als die simulierte. Ähnliche Verhältnisse hat auch THOMAS (1979) bei seinen Untersuchungen beobachtet, wobei Spitzenwerte von bis zu 20000 E.u.L../100 ml Boden während der Vegetationsperiode aufgetreten sind. Diese Größenordnungen werden durch das Lesliemodell nicht erreicht. Erklärungsmöglichkeiten für die Abweichungen liefern die Vereinfachungen, die gerade für die Anzahl der inzystieren Eier und Larven gemacht wurden. Möglicherweise liegen sowohl die Fertilitäten der während der Vegetationsperiode gebildeten Adulten als auch die Absterberaten der inzystierten Eier in Feldsituationen in anderen Größenordnungen als in dem Modell angenommen. Würden die starken Massenwechsel des Stadiums Ei im vorliegenden Modellkonzept berücksichtigt, müsste das Stadium sowohl physiologisch als auch modellmäßig in "Eiern aus alten Zysten zu Beginn der Vegetationsperiode" und "Eiern aus neugebildeten Zysten" unterteilt werden.





Abb. 14: Simulation der *H. schachti*-Stadiendynamik während der Vegetationsperiode anhand eines angepassten Temperaturverlaufs; a: L2 und Adulte; b: L3; c: neugebildete Eier (Daten von CRUMP u. KERRY, 1987)



Diese Erweiterung wäre physiologisch sinnvoll, bringt aber keinerlei Vorteile in der Modellaussage, insbesondere deshalb nicht, weil die Felderhebungen der Nacherntezeit gleiche Größenordnungen wie die Simulationsergebnisse aufweisen. Da in einem biologischen System eine Luxusentwicklung nicht oder nur in geringem Maße zu erwarten ist, besteht die Frage, wo während der Vegetationsperiode dieser immense Überschuss an Eiern geblieben sein soll. Es scheinen während der Vegetationsperiode parallele Prozesse, z.B. antagonistischen Ursprungs, abzulaufen, die die Bildungs- und Absterberate der Eier beeinflussen. Diese Prozesse sind in Bezug auf Ei- und Adultenparasitierung untersucht worden (CRUMP und KERRY, 1987; NICOLAY, 1989), sind aber in dem Modell nicht berücksichtigt. STEUDEL et al. (1981) definieren eine Kategorie der "lebensfähigen" Eier und Larven. Analog kann in dem Modell von "entwicklungsrelevanten" Eiern und Larven darstellen.



Abb. 15: Simulation des Wurzelwachstums der Zuckerrübe während der Vegetationsperiode (Daten von CRUMP und KERRY, 1987)

Ohne jegliche Anpassung wurden im Nachhinein die Wurzelwachstumsdaten aus den Topfversuchen mit der Wurzelsimulation des Modells verglichen (Abb. 15). Dazu wurden die Daten an die Größenordnungen des Modells transformiert werden. Wie aus der Abb. 15 zu ersehen ist, entspricht die simulierte Dynamik der Wurzel den Ergebnissen der Topfversuche. Die Interaktionen zwischen Wurzel und Nematoden werden in einer realistischen Relation wiedergegeben. Das maximale Wurzelwachstum wird in der Simulation zeitlich etwas zu spät prognostiziert. Hier sind weitere Untersuchungen anhand der Temperaturresponsefunktionen für das Zuckerrübenmodell notwendig.





Abb. 16: Vergleich von Simulation und dem beobachteten, zeitlichen Auftretens einzelner *H. schachtii*-Stadien anhand der Vegetationsperiode 1977 (Daten von MÜLLER, 1979)

Ein weiterer, qualitativer Vergleich lässt sich aus der Literatur entnehmen. MÜLLER (1979) hat von den Jahren 1977 und 1978 die einzelnen Stadien während der Vegetationsperiode beobachtet, hat aber keine guantitativen Angaben gemacht. Die Simulation wurde mit den Temperaturdaten von 1977 aus dem Rheinland ohne jede Parameteränderung durchgeführt. In Abb. 16 ist zu sehen, dass der Beginn der generativen Entwicklung exakt getroffen wird (L2 in Wurzeln entspricht dem simulierten L3-Stadium). Anfang Mai sind noch keine L4 oder Adulten simuliert worden. Auch die inzystierten Eier Mitte Mai bis Anfang Juni gehören laut Simulation noch zu der Ursprungsgeneration. Der Beginn der folgenden Generation Mitte Juli bis August wird durch das Modell zeitlich gleich wiedergegeben. Das gleiche gilt für die Eientwicklung der folgenden Generation Mitte September. Für die anderen Stadien sind zu diesem Zeitpunkt keine Angaben mehr gemacht worden, es ist aber zu vermuten, dass sie ebenfalls in den Stichproben zu finden waren. Während MÜLLER (1979) in seinem Versuch von drei vollendeten Generationen spricht, sind anhand des Modells nur zwei eindeutig identifizierbare Generationen ausgebildet worden. Der Unterschied mag in der Versuchstechnik von MÜLLER (1979) liegen. Er schuf mit einer Larveninokulation eine künstliche Verseuchung. Hinzu kam eine künstliche Infizierung zum Nachweis der 2. Generation.



## 3.2.2 Globale Datenvergleiche

Das Ziel dieses Modells ist es nicht nur, ein komplexes biologisches System am Beispiel der Wirt-Parasit-Interaktion von *H. schachtii* an der Zuckerrübe auf eine mathematisch begründbare Ebene zu abstrahieren, sondern auch anhand dieser theoretischen Ableitungen ein realistisches Prognosemodell zu entwickeln. Für jedes Modell besteht die meist unerfüllte Maximalforderung der Parameterstabilität und der Möglichkeit des Einsatzes in verschiedenen Regionen. Für die Differenzengleichung ist diese Maximalforderung weites gehend erfüllt, aber die Anzahl der Generationen/Jahr muss als Parameter eingegeben werden.

Auch das Lesliemodell wird ohne Parameteränderung mit den verschiedenen, verfügbaren Datensätzen verglichen. Von besonderem Interesse bei diesen Datenvergleichen ist die Unterscheidung in eine Dynamik bei hoher und bei niedriger Ausgangsverseuchung von HAMBÜCHEN (1990). Abb. 17 zeigt die Simulation des Lesliemodells bei gegebener Anfangsverseuchung 1971 und den Temperaturdaten der jeweiligen Zuckerrübenjahre als Variablen. Zum Vergleich sind die Simulationsergebnisse der Differenzengleichung als Punkte dargestellt. Die Ausgangsverseuchungen zur Saat Zuckerrübe (Pi) werden mit Ausnahme von 1977 sehr genau prognostiziert. Insbesondere in den Extremjahren 1983 und 1986 wird die Population, wie bei der Differenzengleichung der Fall, nicht überschätzt. Jedoch lässt sich der starke Populationsanstieg im Jahr 1977 nicht mit Hilfe des Modells erklären.



Abb. 17: Simulation der Populationsdynamik von <u>H. schachtii</u> von 1971-1989 anhand des Temperaturverlaufs bei niedriger Ausgangsverseuchung (Daten Dikopshof, Rheinland, HAMBÜCHEN, 1990)

Auch wenn HAMBÜCHEN (1990) anhand der Zystenuntersuchungen zwischen einer



Dynamik bei hoher und niedriger Verseuchungsdichte unterschieden hat, so scheint sich dieser Unterschied in der Rotation 1971,1974,...,1989 nicht wiederzufinden. Ohne jede Parameteränderung gelingt es, beide Dynamiken mit dem Modell abzubilden Dieses Ergebnis ist ein Indiz dafür, dass für den langfristigen Populationsverlauf und die Prognose des Nematoden neben den klimatischen Bedingungen noch die Ausgangsverseuchungen essentiell sind. Die Unterscheidung in Dynamiken verschiedener Dichten scheint nicht von Bedeutung zu sein.

Bevor das Modell anhand der Daten der Bayerischen Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau (BLBP) verifiziert werden kann, muss erneut auf die Variable "Temperatur" eingegangen werden. Anhand der "Monatlichen Witterungsberichte" von 1976-1981 stehen die täglichen Lufttemperaturen (in 2m Höhe gemessen) von Nürnberg und ab 1982 von Würzburg zur Verfügung. Diese beiden Messstandorte sind wiederum die nächsten zu dem Versuchsstandort Oberspiesheim. In Abb. 18 sind die Ergebnisse für die Rotation ZR-WR-Ha dargestellt. Als Startwert für das Modell wird der Untersuchungstermin 1979 genommen, da 1978 ein Anstieg der Population unter Nichtwirten



Abb. 18: Simulation der Populationsdynamik von <u>H. schachtii</u> von 1976-1991 anhand des Temperaturverlaufs (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)

gemessen wurde. Von 1979 bis 1987 werden die Pi's durch die beiden gekoppelten Modelle sehr genau prognostiziert, auch wenn in dem warmen Jahr 1983 die Population durch das Lesliemodell stark überschätzt wird. Der gemessene Anstieg unter Nichtwirten im Jahr 1989 ist nicht vom Modell erfassbar. Als Folge davon weicht die Prognose für 1989 und die folgenden Jahre von den Messungen ab. Eine ähnliche Relation ergibt sich in der Simulation der 2-feldrigen Fruchtfolge ZR-WW (Abb. 19). Bis 1983 stimmen Prognose und Messwerte gut überein. 1983 wurde in diesem Versuch nur ein sehr schwacher Populationsanstieg gemessen, obwohl es sehr warm war. Aus diesem



Grund überschätzt das Modell den Populationsanstieg. Gleiches gilt für 1987, während 1989 der starke Populationszuwachs durch das Modell schlecht erfasst wird. Eine weitere Versuchsserie der Bayerischen Landesanstalt wird als Beispiel für andere Zuckerrübenjahre die Fruchtfolge ZR-WW-SG aus den Jahren 1977-1990 dargestellt (Abb. 20). Auch hier kommt es zu einigen Abweichungen, aber die Ausgangsverseuchungen zur Saat Zuckerrübe werden relativ genau erreicht. Erst 1989 wird die Population unterschätzt.



Abb. 19: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* von 1977-1991 anhand des Temperaturverlaufs (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)



Abb. 20: Simulation der Populationsdynamik von <u>H. schachtii</u> von 1977-1991 anhand des Temperaturverlaufs (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)

Trotz der punktuellen Abweichungen lässt sich mit dem Lesliemodell ohne jede Para-



meteränderung die Dynamik der bayerischen Untersuchungen über lange Zeitperioden wiedergeben. Im Gegensatz zu der Differenzengleichung, wo die Generationen/Vegetationsperiode vorgegeben wurden, sind in dem Lesliemodell die einzige Steuervariable die vorgegebenen Tagesmitteltemperaturen. Dabei ist noch zu beachten, dass die Temperaturdaten aufgrund der räumlichen Abweichungen nur als angenähert für den Standort Oberspiesheim Gültigkeit besitzen.



Abb. 21: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* von 1984-1990 anhand des Temperaturverlaufs (Daten Elsdorf, Rheinland, SCHLANG, 1987, 1990)

Die Ergebnisse von SCHLANG (1987, 1990) können durch das Modell nicht wiedergegeben werden (Abb. 21). Die gemessenen Dynamiken werden mit den Temperaturdaten von Köln-Wahn sehr stark unterschätzt. Zwei mögliche Ursachen sind denkbar. Einerseits ist der Messstandort Köln-Wahn ein "Kälteloch", so dass es am Standort Elsdorf tatsächlich wärmer ist. Im Mittel über 10 Jahre wurde eine Wärmesumme von 1545°C in dieser Region gemessen (SCHLANG, 1990). Diese Wärmesumme wurde anhand der Temperaturdaten von Köln-Wahn von 1984, 1987, 1990 in keinem Fall erreicht. Andererseits könnte die Temperatur als einzige, abiotische Einflussgröße nicht ausreichen, um die absoluten Populationsdichten zu reproduzieren. Insbesondere die Simulation des Jahres 1990 entspricht nicht den starken Vermehrungsraten dieses Jahres (SCHLANG, mündliche Mitteilung). Das Modellergebnis zeigt genau das Gegenteil. Andererseits wird das Jahr 1990 als ein extrem warmes Jahr bezeichnet. Anhand der TS<sub>8</sub> von März bis Oktober (1448°C) ist diese Aussage nicht zutreffend. Da keine weiteren Hintergrundinformationen bestehen, muss angenommen werden, dass für dieses Beispiel die Maximalforderung der generellen Übertragbarkeit nicht erfüllt ist. Es ist aber zu erwarten, dass die Verwendung von Temperaturdaten aus Elsdorf diese Auffassung revidieren wird.



### 3.2.3 Rekursive Modellvalidierung

Die enge Verbindung zwischen Modell und gemessener Realität ist anhand der Beispiele gezeigt worden. Das weitgestreute dynamische Verhalten des prinzipiell deterministischen Lesliemodells kann anhand verschiedener Simulationen demonstriert werden. Es wird überprüft, ob die durch das Modell generierten Varianzen in einem realistischen Streuungsbereich liegen. Es wurde mit unterschiedlichen Ausgangsverseuchungen (Pi) über alle verfügbaren Temperaturen aus dem Rheinland und Bayern simuliert. Trägt man die Endverseuchung (Pf), bzw. die Vermehrungsrate Pf/Pi gegen die Ausgangsverseuchung auf, so wird durch das Modell eine Streuung generiert (Abb. 22 unten), die der natürlichen, in Stichproben gefundenen Varianz über weite Abundanzbereiche entspricht (Abb. 22 oben). Es soll nochmals darauf hingewiesen werden, dass es sich hier um die Darstellung des Verhältnisses zwischen Pi und Pf handelt und nicht um die Korrelation zwischen Beobachtungs- und Simulationsergebnissen. Probleme bereiten lediglich die extremen Dichtebereiche. Bei einer niedrigen Ausgangsverseuchung kann nur bei optimalen Temperaturbedingungen eine überproportional hohe Vermehrungsrate erzeugt werden. Ein Großteil der generierten Vermehrungsraten liegt in einem Bereich von 2-3. Die Möglichkeit der verstärkten Vermehrung bei niedrigen Dichten ist in der Konsumfunktion berücksichtigt worden. Es muss einerseits davon ausgegangen werden, dass die Einflussmöglichkeiten weiterer, bisher nicht berücksichtigter Faktoren die überproportionalen Fluktuationen auslösen. Andererseits ist bei niedrigen Ausgangsverseuchungen der tatsächliche Messfehler groß, so dass gerade in diesen Dichtebereichen die gemessenen Vermehrungsraten unpräzise sein können. Die simulierte Vermehrungsrate in den hohen Dichtebereichen liegt über den allgemein beobachteten Vermehrungsraten. Es hat den Anschein, dass die modellierten Restriktionen nicht ausreichend sind. Es sei nochmals erwähnt, dass auf jegliche funktionelle Dichteabhängigkeit innerhalb des Modells bewusst verzichtet wurde, und die Limitierung allein über das Differentialgleichungssystem erfolgt. Eine weitere Möglichkeit, diesen Mangel zu beheben, wäre eine dichteabhängige Geschlechtsdifferenzierung, wie sie oben schon angedeutet wurde. Eine mögliche Ursache für diese Abweichungen können auch weitere Faktoren sein. Trotz dieser Nachteile erzeugt das Modell in den relevanten Dichtebereichen realistische Varianzen, die mit den beobachtbaren Varianzen übereinstimmen. Die Streuungsbreite deutet auf eine gewisse Flexibilität dieses Ansatzes hin. Auch hier gilt, dass jede der generierten Endverseuchungen durch das Modell erklärbar sind, während die Ursache für eine spezifische Vermehrungsrate anhand der Felduntersuchungen nicht bestimmt werden kann.





Abb. 22: Verhältnis der Ausgangsverseuchung zur Endverseuchung von *H. schachtii;* oben: gemessen von 1976-1990 (Daten BLBP); unten: simuliert anhand des Temperaturverlaufs verschiedener Jahre

### 3.2.4 Der Einfluss des Temperaturmusters

Die enge Korrelation von Ausgangsverseuchung und Temperatur auf die Vermehrungsrate ist bekannt (COOKE et al., 1979). Anhand von Feldversuchen ist dieser offensichtliche Zusammenhang selten beobachtbar. Bei ähnlichen Ausgangsverseuchungen und gleichen Temperatursummen in verschiedenen Jahren werden unterschiedliche Pf/Pi-Werte ermittelt. Diese Abweichungen werden mit regionalen Unterschieden und den sonstigen Einflussgrößen, wie Bodenfeuchtigkeit, begründet (STEU-DEL et al., 1981; FICHTNER, 1985). Aufgrund dieser Abweichungen bedarf es bei der Erfassung des Temperatureinflusses auf Feldpopulationen "komplizierter Interpretatio-



#### nen" (STEUDEL et al., 1981).

Die Leistungsfähigkeit des Modells wird verdeutlicht, wenn man die Vermehrungsraten den Temperatursummen der Jahre 1971-1990 aus dem Rheinland und Bayern gegenüberstellt (Abb. 23). In dem Zeitraum sind unterschiedliche Temperatursummen in den Bereichen von 1100 - 1750°C TS<sub>8</sub> aufgetreten, wobei die mittleren Temperatursummen mit einer höheren Häufigkeit vorkommen. Über jede Temperatursumme wurde mit verschiedenen Ausgangsverseuchungen simuliert. Wie deutlich zu sehen ist, besteht außer bei den sehr warmen Jahren keine Korrelation zwischen der Temperatursumme und der simulierten Vermehrungsrate des Modells. Gleiche oder ähnliche Temperatursumme seuchungen. Genau dieser Effekt ist in Feldsituationen zu beobachten.



Abb. 23: Vergleich der Temperatursummen von 1971-1990 mit den simulierten Vermehrungsraten

Die Temperatur steuert unterschiedlich über verschiedene Teilmodelle die Dynamik des Nematoden. Die externe Variable "Temperatur" wird über das Modell als realistische Bezugsgröße hinsichtlich der Dynamik eines Schadorganismus assoziiert. Damit ergibt sich, dass nicht die Temperatur eines Jahres alleine, bzw. deren lineare Transformation in Form der weitverbreiteten Temperatursummenmodelle als Einflussgröße ausschlaggebend ist, sondern das spezifische Temperaturmuster einer Vegetationsperiode.

Um den Einfluss des vermuteten Temperaturmusters spezifizieren zu können, müssen die dichteabhängigen Einflussgrößen ausgeschlossen werden. Die in den Jahren 1971-1990 am häufigsten aufgetretenen Temperatursummen liegen bei 1350°C. Innerhalb dieses Temperatursummenbereichs traten beispielhaft folgende Vermehrungsraten bei konstanten Ausgangsverseuchungen auf (Endverseuchung nach Winter) Tab. 6:



	Bayern 1985	Rheinland 1978	Rheinland 1987
TS <sub>8</sub> °C	1346	1345	1343
Ausgangsverseuchung	1924	1924	1924
Endverseuchung	4780	3762	6434
Vermehrungsrate	2.48	1.96	3.34

	Tab.	6:	Simulierte	Vermehrungsrat	en von H.	schachtii bei (	aleichen Tei	nperatursummen
--	------	----	------------	----------------	-----------	-----------------	--------------	----------------

Bei gleicher Temperatursumme und gleicher Ausgangsverseuchung werden also von dem Lesliemodell unterschiedliche Vermehrungsraten erzeugt. Noch extremer verdeutlicht sich dieser Effekt bei zwei konstanten Temperaturen. Das Temperaturmuster ist 12°C/17°C für die eine Simulation und 17°C/12°C für die andere, wobei der Temperaturwechsel jeweils zur Hälfte der Simulationszeit vorgenommen wird (Tab. 7). Die Saat-

Temperaturmuster °C	17/12	12/17	17/12	12/17
TS <sub>8</sub> ∘C	1600	1600	1600	1600
Ausgangsverseuchung	823	823	1924	1924
Endverseuchung	7170	10171	764	11400
Vermehrungsrate	8.71	12.36	0.40	4.93

Tab. 7: Vermehrungsraten H. schachtii bei konstanten Temperaturen

zeiten werden gleichgesetzt, so dass die Temperatursumme gleich ist.

Anhand dieser Beispiele wird verdeutlicht, wie unzureichend die Modelle auf der Basis von Temperatursummen sind. Es zeigt sich ferner, dass die biologischen Komplexe thermischer Physiologie nicht durch einfache lineare Prozesse approximiert werden können.



### 4 Diskussion

Viele der einzelnen Zusammenhänge sind schon innerhalb der Modellentwicklung und Modellvalidierung diskutiert und auf ihre biologische Plausibilität hin überprüft worden. In der abschließenden Betrachtung des Gesamtmodells werden einige Eigenschaften des Ansatzes hervorgehoben und diskutiert.

Das erweiterte Lesliemodell eignet sich für alle Populationen mit diskreten Stadien und überlappenden Generationen (SÖNDGERATH, 1987). In der speziellen Anwendung dieses Modelltyps auf einen Schadorganismus muß das Grundmodell in Bezug auf die spezifische Biologie des Erregers erweitert werden, ohne das Modell zu modifizieren. Bezüglich des Rübennematoden *H. schachtii* ist der temporäre Wechsel vom Boden in die Wirtswurzel während der Stadienentwicklung modellmässig berücksichtigt worden. Die sehr enge Wirt-Parasit-Beziehung (KÄMPFE, 1960) ist adäquat auf eine mathematisch und damit auch numerisch verarbeitbare Ebene abstrahiert worden. Diese modellierte Wirt-Parasit-Beziehung basiert z.T. auf hypothetischen Zusammenhängen, ist aber auch das Ergebnis der Analyse einzelner Experimente. Diese Wissensausschnitte der praktischen Experimente, sowie die daraus abgeleiteten hypothetischen Zusammenhänge sind in diesem Modell auf ein abgerundetes Ganzes vereint worden.

Dieses Modell mit den kalibrierten Parametern ist nur eine Möglichkeit, Aussagen darüber zu machen, inwieweit sich *H. schachtii* über die Vegetationsperiode hinweg entwickeln könnte. Obwohl die Modellentwicklung sich eng an die biologischen Gegebenheiten orientiert, könnten in der Realität einer Feldsituation durchaus andere Dynamiken vorliegen. Analog können andere Parameterkonfigurationen in einem ähnlichen Modellkonzept zu denselben Ergebnissen führen.

Das Lesliemodell ohne Dichteabhängigkeiten beinhaltet modellimmanent gewisse Nachteile, die zu Schwierigkeiten in der Modellierung der Abundanzdynamiken über längere Zeiträume führen. Die Populationen sterben entweder aus, oder aber sie wachsen unbegrenzt an, wie auch an den Beispielssimulationen ersichtlich ist. Einem unkontrollierten Anwachsen der Population wird durch die zeitliche Beschränkung auf die Vegetationsperiode entgegengewirkt. Das heißt aber gleichzeitig, dass dieser kalibrierte Ansatz für längere Zeitperioden, wie sie bei Winteranbau der Zuckerrüben in den USA auftreten, seine Gültigkeit verliert. Damit wird auf die Notwendigkeit hingewiesen, dass weitere zeitliche Faktoren existieren und in das Modell einzuführen sind. Verdeutlicht wird diese Problematik auch in der zu hohen Vermehrungsrate bei hohen Verseuchungsdichten. Es wurden verschiedene Dichteabhängigkeiten innerhalb der Fertilitäts-



raten oder bedingten Überlebenswahrscheinlichkeiten untersucht, die im Zusammenhang mit dem Pflanzenwachstumsmodell zum Teil zu unrealistischen Oszillationen sowohl in der Populationsdynamik als auch in der Wurzeldynamik führten und die biologisch nicht zu erklären wären. Es ist zu erwarten, dass zusätzliche Dichteabhängigkeit ebenso zeitabhängig wie die Schlupfwahrscheinlichkeiten formuliert werden müssen.

Ein weiterer zu diskutierender Kritikpunkt des Ansatzes ist die schon mehrfach erwähnte Abhängigkeit von nur einer abiotischen, exogenen Einflussgröße. Auch wenn die Bedeutung der Temperatur auf die Entwicklungsrate der Nematodenstadien nicht genug hervorgehoben werden kann, und auch die simulierten Varianzen einen entsprechenden Einfluss bestätigen, so besteht diese singuläre Interaktion jedoch nicht in praktischen Feldsituationen. Auf die Einflussgröße Bodenfeuchtigkeit wurde aus mehreren Gründen bewusst verzichtet. Bei nur sehr kleiner Datengrundlage (WALLACE, 1955, 1956) sind die funktionellen und hypothetischen Relationen unbekannt (STEU-DEL et al., 1981). Der Faktor Bodenfeuchtigkeit steht in Kombination zu zahlreichen anderen Einflussgrößen. Die Bodenfeuchtigkeit als eine Messgröße ist nicht nur von einem externen Niederschlagsereignis beeinflusst. Die Problematik besteht in der Abhängigkeit der Bodenfeuchtigkeit von der Bodenart und der damit verbundenen Hysteresiseffekte, vom Grundwasseranschluss usw.. Die weitere Frage wäre, inwieweit die Zuckerrübe einen Wassermangel als negativen Einfluss auf die Populationsdynamik des Nematoden substituieren kann, wie es 1983 im Rheinland geschehen sein könnte. Aus diesem Grund ist auch eine Prognose im Falle einer Beregnung nicht möglich. Es wird vermutet, dass im Einfluss der Bodenfeuchtigkeit eine mögliche Ursache für die abweichenden Vermehrungsraten des Modells in den unteren und oberen Dichteintervallen zu suchen ist.

In Anlehnung an dieses Modell ist es aber durchaus möglich, entsprechende Feuchtigkeitsversuche durchzuführen. Die Wechselwirkungen zwischen Temperatur und Bodenfeuchtigkeit lassen sich anhand des Modells trennen. Eine mögliche Modellerweiterung wäre es, das Konzept der Biologischen Zeit um das Produkt der entsprechenden Feuchtigkeitsresponsefunktion zu ergänzen.

Die Flexibilität des Modell erlaubt die realistische Beschreibung der zeitlichen Stadiendynamik in der Anfangsphase der Vegetation in Abhängigkeit von der Temperatur. Die Leistungsfähigkeit wird im Vergleich von Simulation und Messwerten sowohl im Auftauchverhalten der einzelnen Stadien als auch in den absoluten Dichten verdeutlicht. Die hohe zeitliche Auflösung des Modells ermöglicht die wesentliche differenziertere Modellierung der Stadiendynamik. Gleichzeitig erhöht sich der Informationsbedarf für



die Modelleingabe. Dieser Informationsbedarf wird durch die zahlreichen, in der Realität aber sehr variablen Rahmenbedingungen abgedeckt, die als Konstanten die mittlere Entwicklungsdynamik beeinflussen. Es besteht die Gefahr, dass diese kalibrierten Rahmenbedingungen an die optimalen Anbaubedingungen des Versuchswesen angepasst wurden und in dieser Form auf die Praxis nicht übertragbar sind. Die gleiche Argumentation gilt für die verwendeten Lufttemperaturen. Die artenspezifische Temperaturresponse des Nematoden ändert sich nicht, es ist aber möglich, dass die hier dargestellten und kalibrierten Parameter bei der Verwendung von Bodentemperaturen erneut kalibriert werden müssen.

In der Entwicklung eines Modells müssen solche Vereinfachungen und Einschränkungen mit den dadurch implizierten Fehlermöglichkeiten gemacht werden. Die Eliminierung solcher potentiellen Fehlerquellen sind dem Aufwand gegenüber zu stellen, die eine zunehmende Komplexität des Modell mit sich bringen würde. Andererseits sind durch den modularen Aufbau des Ansatzes Ergänzungen und Verbindungen mit anderen Modellen biologischer Systeme möglich und erstrebenswert.

Gewisse experimentelle Versuchsbedingungen in der Landwirtschaft sind nicht oder nur sehr schwierig auf die nächst höhere Auflösungsstufe zu übertragen. So z.B. die Ergebnisse aus Laborversuchen nicht auf Gewächshausversuche übertragbar, und weiter auf Freilandversuche und als letzte Stufe auf die Praxisbedingungen. Als Begründung dient die mit jeder Stufe zunehmende Variabilität, die die Versuchsbedingungen und ergebnisse beeinflusst. Abweichungen von generellen, eventuell hypothetischen Trends werden mit jahreszeitlichen Schwankungen oder regionale und genetische Unterschieden begründet. Anhand dieses Modell ist diese Argumentation zu widerlegen. In dem Modell besteht keinerlei Kohärenz seitens der Datenbasis. Die Temperaturresponsen sind anhand von Daten aus Holland und Amerika, andere Parameter anhand von Untersuchungen aus England oder Deutschland geschätzt worden. Es handelt sich hierbei um singuläre Faktoren, die z.T. subjektiv beeinflusst sind. Trotz dieser Faktoren ist anhand dieser Daten ein generelles Modell zu entwickelt und anhand verschiedener Feldversuche evaluiert und verifiziert worden. Im Umkehrschluss ist daher erst dieser gewählte mathematische Ansatz der gesuchte, gemeinsame Nenner der verschiedenen Versuchsstufen, wobei die diskutierten jahreszeitlichen Schwankungen oder regionalen Abweichungen durch das Modell erklärt werden. Diese Hypothese besitzt jedoch nur für das System H. schachtii-Beta vulgaris Gültigkeit, und da auch nur bis zur Stufe des Feldversuchswesens. Die Existenz einer ähnlichen mathematischen Basis ist aber in ähnlich komplexer Art auch in anderen biologischen Systemen zu vermuten.



Unter der Annahme, dass das modifizierte Lesliemodell die aus den Experimenten abgeleitete Realität des Nematoden widerspiegelt, sind von der nematologischen Seite einige Hypothesen abzuleiten. Anhand des Modellergebnisses ist eindeutig ersichtlich, dass die Entwicklungsrate in Abhängigkeit von der Temperatur regional sehr einheitlich ist. Viele Laborversuche der angewandten Nematologie und die in der Nematologie geführte Diskussion sprechen gegen diese Hypothese.

Des weiteren scheinen sich die Populationen über sehr lange Zeitperioden sehr einheitlich, d.h. stabil, zu verhalten. Damit müsste der Einfluss verschiedener Pathotypen von *H. schachtii* auf die mittlere Vermehrungsrate als vernachlässigbar klein angesehen werden.

Danksagungen:

Wir danken der DFG für die finanzielle Förderung dieses Projekts. Für die zahlreichen zur Verfügung gestellten Datensätze, die eine Evaluierung der Modelle erst ermöglichten, danken wir Herrn Arndt, Bayerische Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau, Neustad a.D., Herrn Dr. Augustin, Pflanzenschutzamt Mainz, Frau DR. Duda, Institut für Pflanzenbau, Universität Halle, Herrn Dr. Grabert, ehem. Institut für Bodenfruchtbarkeit, Müncheberg, Prof. Dr. Heyland, Institut für Speziellen Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Universität Bonn, Herrn Dr. Heinicke, Pflanzenschutzamt Hannover und Herrn Dr. Kerry, Rothamstad, England.