

Twickler

Eine Konzeptstudie zur Simulation, Modellierung und quantitativen Prognose der Populationsdynamik des Einbindigen (*Eupoecilia ambiguella*) und des Bekreuzten Traubenwicklers (*Lobesia botrana*) anhand der Witterungsbedingungen basierend auf altersstrukturierten Lesliemodellen¹.

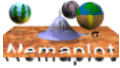
Kai Schmidt, Nemaplot, 2002

1 Einleitung

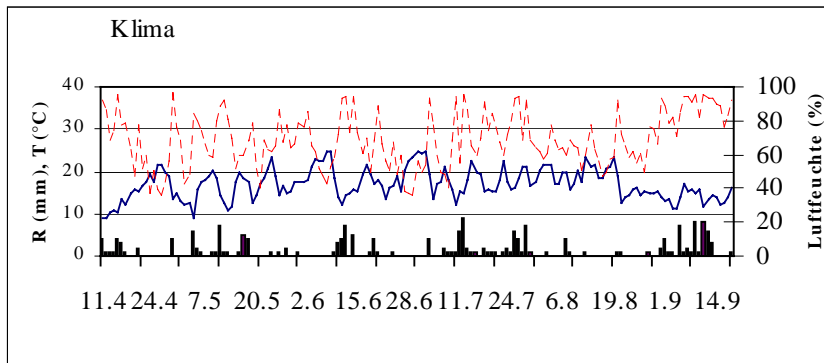
Die beiden Traubenwicklerarten *Eupoecilia ambiguella* und *Lobesia botrana* gehören mit zu den Hauptschädlingen im professionellen Weinbau. Im Rahmen integrierter Bekämpfungskonzepte dieser Schädlinge ist man bestrebt Kontrollmaßnahmen anhand der Populationsdynamik und -dichte zu formulieren. Unter der Annahme, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit von der Witterung abhängt ergibt sich somit das Ziel dieses Projekts. Gesucht ist eine mehrheitlich gültige Assoziation von den jeweiligen Witterungsbedingungen eines Standortes hin zu den beobachteten Pheromonfallenfängen (= Anzahl ♂ Falter) und in der Extrapolation über eine spekulative Anzahl von ♀ Faltern die Vorhersage der Dynamik der schadensrelevanten Wurmstadien, im Folgenden als L1-Stadien bezeichnet. Benötigt werden detaillierte Formulierungen von witterungsabhängigen Sekundärfunktionen. Diese Funktionen gilt es nicht nur zu identifizieren, sondern auch über einen konstanten Parametervektor zu bestimmen. Beide Komponenten der Modellbildung müssen aus den zugrundeliegenden Daten herausgefiltert werden. Die Beobachtungsdaten repräsentieren die Summen aller, z.T. parallel auftretender Einflussfaktoren in Abhängigkeit von der Summe sich überschneidender Witterungsfaktoren. Daher gilt es, anhand der Modellfunktionen diese Faktoren in einzelne Einflussgrößen zu partitionieren, über die spezifischen Parameter zu quantifizieren und mit Hilfe der Modellbildung das System auf der Computerebene neu zu synthetisieren.

Abbildung 1, repräsentativ für die bestehende Datengrundlage des Standorts „Mäuerchen“, (ein Weinberg des Rheingaus), demonstriert das zu lösende Gesamtproblem. Die erste Frage besteht darin, in wieweit das aufgezeichnete Witterungsmuster eines Jahres, aufgeteilt in die verschiedenen Faktoren wie Temperatur, Luftfeuchte und/oder Niederschlag, mit dem Flugverhalten der Traubenwicklermännchen desselben Zeitraums korreliert. Und 2. wie wird der zeitliche und quantitative Verlauf der Stadien Eier und L1 einerseits durch die Witterung gesteuert und in welcher Beziehung steht das Flugverhalten (Einheit: Falter/Pheromonfalle) zu den Beobachtungen von Eiern und Larven (Einheit: Individuen/60 Gescheine). Dabei besteht nicht nur das Problem der unterschiedlichen, nicht-standardisierten Messeinheiten, sondern, wie oben schon erwähnt, auch die Notwendigkeit von der Anzahl der Männchen in einer Pheromonfalle Rückschlüsse auf die unbekannte Anzahl der Weibchen in der Population zu machen. Zur

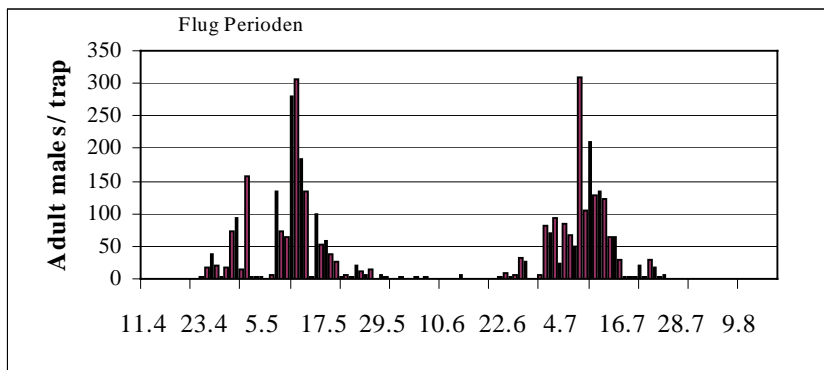
¹ In Zusammenarbeit mit Dr. D. Hoppmann, DWD Geisenheim, Prof. Dr. H. Holst & Prof. Dr. B. Berkelmann-Löhnertz, Fachgebiet Phytomedizin, Forschungsanstalt Geisenheim. Das Projekt wurde von der Stiftung Hofgeisberg, Rüdesheim, finanziert.



Lösung dieser Fragestellungen wird die Populationsdynamik der Traubenwickler mit einem erweiterten Lesliemodell modelliert.



1. Problemstellung:
Wie kontrollieren die klimatischen Verhältnisse das Flugverhalten ?



2. Problemstellung:
Welche Korrelation besteht vom Flugverhalten (Einheit: Falter/Pheromonfalle) und Klima zur Beobachtung von Eier und Larven (Einheit: Individuen/60 Gescheine)?

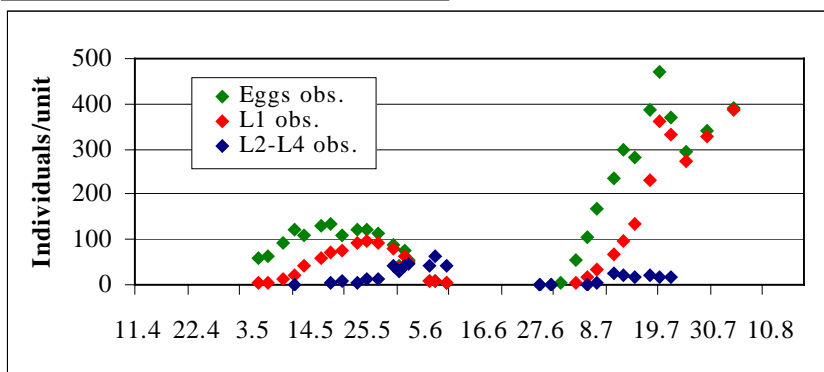
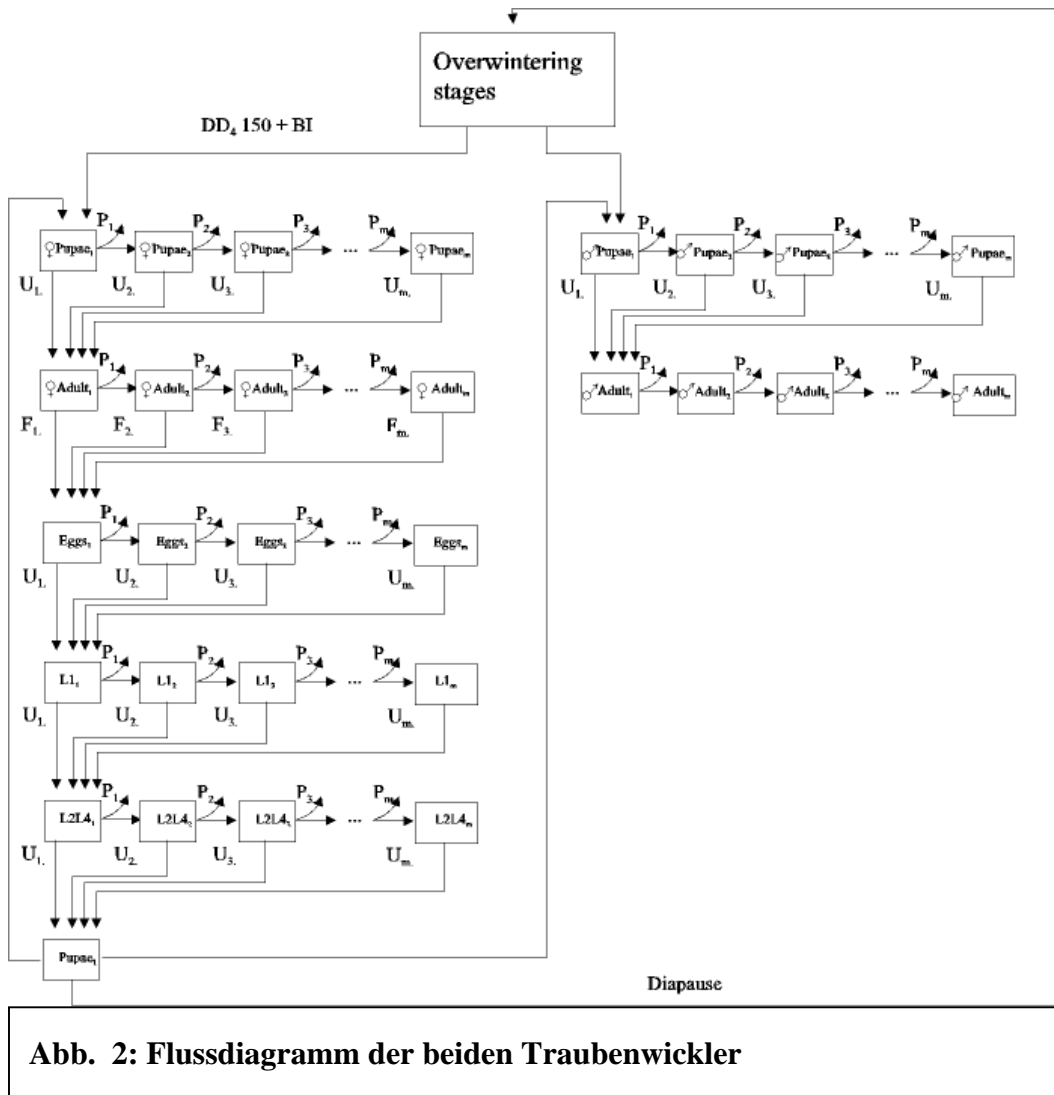


Abb. 1: Darstellung des Modellproblems

2 Modellgrundlagen

Basierend auf dem allgemeinen Lesliemodell wurde eine individuelle Anwendungsplattform für die zeitliche und quantitative Beschreibung der Populationsdynamik der beiden Traubenwicklerarten konstruiert. Ausgehend von der Biologie der beiden Wicklerarten in der Kombination mit der alterstrukturierten Anwendung ergibt sich folgendes Kompartimentmodell:



Für die Entwicklung der Traubenwicklerarten sind folgende Entwicklungsstadien definiert worden:

- Überwinterungsstadien (=Puppen ohne altersbedingte Änderungen)
- Puppen (♂+♀)
- Adulte (♂+♀)
- Eier
- L1
- L2L4

Zur Verdeutlichung hinsichtlich der Entwicklungsdynamik des Traubenwicklers ergibt sich das Modellkonzept, wie es im Flussdiagramm (Abb. 2) dargestellt ist: Das Modell startet an einem vorgegebenen Datum. Mit Überschreitung einer gewissen Temperatursumme werden die Individuen der Ausgangspopulation (=Überwinterungsstadien) zu jeweils 50% in die 1. Altersklasse der ♂ + ♀ Puppen verteilt. Biologisch gesehen sind die beiden Stadien natürlich identisch. Die Überwinterungspuppen unterliegen aber keinen kurzfristigen Alterungsprozessen. Erst wenn der physiologische Zeitpunkt der Adultenentwicklung gestartet wird, unterliegen die Puppen ebenfalls einer altersbedingten Entwicklung. Die Differenzierung in „Überwinterungsstadien“ und „Puppen“ ist ausschließlich modellbedingter Natur, um geeignete Startbedingungen aufzubauen.

Während der Modellentwicklung haben sich zwei Modi als gleichwertige Startkonditionen herausgestellt. 1. Möglichkeit: Aufsummierung der Temperatur ab dem meteorologischen Frühlingsbeginn (1.3.). Das Modell startet, nachdem eine Temperatursumme von 150 DD₄ (zur Basis 4) erreicht ist. Die 2. Möglichkeit: Aufsummierung ab dem 1. Januar, mit der Gewichtung der einzelnen Monate. Hier startet das Modell, wenn eine Temperatursumme von 1640 DD_{-4,1} für den Einbindigen Traubenwickler (ETW) und 1418 DD_{-2,6} für den Bekreuzten Traubenwickler (BTW) überschritten ist². Alle diese auf Temperatursummen basierenden Verfahren mit mehrheitlich linearem Hintergrund sind schwach und entsprechen wohl eher einer stochastischen Ähnlichkeit als einem fundierten Modellansatz. Sie sind nur als grobe erste Annäherung aufzufassen. Die exakte Justierung des Modells an die Anfangsbedingungen, bzw. ersten Beobachtungsdaten erfolgt durch einen biologischen Index (BI), der es erlaubt, das Modell auf der x-Achse zu variieren und die Unzulänglichkeiten der Temperatursummenmodelle ausgleicht.

Damit werden die eigentlichen Leslieprozesse angeschaltet. Mit Abschluss eines Stadiums gehen die Individuen in die 1. Altersklassen des nächsten Stadiums über, getrennt nach Geschlecht. Die geschlechtsspezifische Differenzierung von Adulten ist notwendig, da dieses Stadium unterschiedliche Überlebensraten in Abhängigkeit von der Temperatur, aufweist³. Die ♂ Adulten können sich nicht weiterentwickeln, aber überleben jede Altersklasse mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit. Die ♀ Adulten können sich ebenfalls nicht weiterentwickeln, aber zusätzlich zur Überlebenswahrscheinlichkeit jeder Altersklasse kommt eine Fertilitätsrate F_i , bzw. Eiablage, hinzu, die in die 1. Altersklasse des Stadiums E_i übergehen. Mit Abschluss des Stadiums E_i tauchen die ersten L1-Stadien auf. Die Fortsetzung der Entwicklung führt zu den folgenden Larvenstadien (in L2 bis L4 zusammengefasst) und mit Abschluss der Generation tauchen wiederum die ersten Puppen auf. Der Entwicklungszyklus beginnt erneut. Nach der zeitlichen Überschreiten der Diapause entwickelt sich keine neue Generation mehr, sondern die Individuen der Population werden in dem Kompartiment „Überwinterungsstadium“ gesammelt. Zu jedem Zeitpunkt oder Iterationsschritt existiert ein Zustandsvektor, der mit zunehmender Alterung der Population variiert und die Kondition der Population beschreibt.

² Hoppmann, D. & Holst, H. (1993): Forecasting of the cycles in the developmental cycles of the grape moths (*Eupoecillia ambiguella* and *Lobesia botrana*) and their relationships on weather conditions. *Vitic. Enol. Sci.* 48, 172-175

³ Scholten-Thoma, F. (1995) Optimierung eines Prognosemodells für Traubenwickler, Spezielle Untersuchung zur Flugaktivität und Eiablage bei *Lobesia botrana* (Schiff.) und *Eupoecila ambiguella* (Hübner.), Dissertation, Mainz

2.1 Mathematische Grundlagen von alterstrukturierten Lesliemodellen

Ohne auf die Details einzugehen existiert zu jedem Zeitpunkt t ein Populationsvektor x , der mit einer Altersmatrix M multipliziert wird:

$$x(t+1) = M_t \cdot x_t \quad (\text{Gl. 1})$$

der einen neuen Populationsvektor zum nächsten Zeitpunkt $t+1$ ergibt. (für die detaillierte Zusammensetzung der Altersmatrizen, siehe Richter & Söndgerath, 1990⁴).

Innerhalb des erweiterten Lesliemodells wird die Population in diskrete Entwicklungsstadien eingeteilt, in der mehrere parallel laufende Kategorien von Wahrscheinlichkeiten berücksichtigt werden:

1. Die Überlebenswahrscheinlichkeit P von einer Altersklasse in die nächste zu gelangen (e.g. wenn die Population bis zum Zeitpunkt t überlebt hat und mit welcher Wahrscheinlichkeit sie bis zum Zeitpunkt $t+1$ desselben Entwicklungsstadium überleben wird);
2. Die Schlüpfwahrscheinlichkeit U , mit der die Population in das nächste Entwicklungsstadium übergehen wird (e.g. wenn die Entwicklung des Stadiums s abgeschlossen ist, geht der entsprechende Anteil der Population in die erste Altersklasse des nächsten Stadiums $s+1$ über);
3. Die Fertilitätsraten der adulten Weibchen in der Altersklasse i
4. Je nach Modellkomplexität können altersunabhängige Mortalitätsfaktoren addiert werden

Bei einer vorgegebenen Anzahl von Stadien ($n=7$) und Altersklassen (m) ergeben sich somit folgende bedingte Übergangswahrscheinlichkeiten zum Zeitpunkt $t+1$:

$$x_{s,i+1}(t+1) = (1 - U_{s,i}(t)) \cdot P_{s,i} \cdot x_{s,i}(t) \quad (\text{Gl. 2})$$

für $i=1, \dots, m_s-1$ und $s=1, \dots, n$

Gl. 2 beschreibt den Anteil der Population, der zum Zeitpunkt $t+1$ im gleichen Stadium s geblieben ist und überlebt hat und

$$x_{s+1,1}(t+1) = \sum_{i=1}^{m_s} U_{s,i}(t) \cdot x_{s,i}(t) \quad (\text{Gl. 3})$$

für $s=2, \dots, n$

ist der Anteil der Population, der die Entwicklung des Stadiums s zum Zeitpunkt $t+1$ vollendet und die erste Altersklasse des nächsten Stadiums erreicht hat. Die besondere Berücksichtigung der letzten Altersklasse wird hier ignoriert, um die Komplexität nicht zu erhöhen.

Nicht alle Individuen eines Stadiums erreichen zum selben Zeitpunkt den Übergang in das nächste Stadium. Sowohl zeitlich vor der mittleren Vollendung eines

⁴ Richter, O & Söndgerath D. (1990), Parameter Estimation in Ecology, the link between data and models, VCH Weinheim, 218 S.

Stadiums als auch wesentlich später finden diese Prozesse mit einer natürlichen Streuung statt. Diese Varianzen lassen sich durch entsprechend formulierte Verteilungsfunktionen berücksichtigen und können in drei Schritten entwickelt werden:

1. Schritt: Bestimmung der Schlüpfwahrscheinlichkeiten

Für die bedingte Schlüpfwahrscheinlichkeit $U_{s,i}$ zum Zeitpunkt t (d.h. aus der Altersklasse i des Stadiums s in der erste Altersklasse des Stadiums $s+1$ zu gelangen) ergibt sich ein allgemein formulierter Zusammenhang:

$$U_{s,i}(t) = \frac{(G_s(b_s(t_{s,i,0}, t)) - G_s(b_s(t_{s,i,0}, t-1)))}{(1 - G_s(b_s(t_{s,i,0}, t-1)))} \quad (\text{Gl. 4})$$

wobei für G_s (die normalisierten Entwicklungszeiten des Stadiums s) eine spezifische Verteilungsfunktion angenommen wird.

Das Modell impliziert eine sehr große Anzahl von Parametern, die theoretisch alle anhand von entsprechenden Versuchsdaten geschätzt werden müssten. In den meisten Fällen sind solche Parameterschätzungen mangels geeigneter Daten nicht durchführbar. Daher bedarf es weitergehender Überlegungen. Die Besonderheit in der Verwendung von allgemeinen Lesliemodellen liegt im Folgenden darin, die Menge der Parameter durch adäquate Transformation von Wahrscheinlichkeitsfunktionen auf sekundäre Parameter zu reduzieren. Ungeachtet der Komplexität des Lesliemodell reduziert sich die eigentliche Herausforderung auf eine geeignete Transformation der realen Zeit in die *Biologischen Zeit* und deren Verknüpfung. Die Biologische Zeit ist die akkumulierte Rate über eine entsprechend formulierte Responsefunktion in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen. Bei einer gegebenen Verteilungsfunktion wird die Wahrscheinlichkeit für ein Individuum einer Population irgendwann mal 1, d.h. es stirbt oder entwickelt sich weiter in das nächste Stadium. Die Frage besteht, mit welcher täglichen Rate sich das Individuum auf das unabänderliche Ereignis zu bewegt. Je nach Witterungsbedingungen variiert diese Rate, z.B. bei hohen Temperaturen ist sie beschleunigt, bei niedrigen Temperaturen reduziert sie sich. Zusätzlich kann der Prozess durch weitere Faktoren (z.B. rel. Luftfeuchte) gesteuert sein.

2. Schritt: Annahme einer Verteilungsfunktion:

Das standardisierte Modell bezüglich der oben angenommenen Verteilungsfunktion konkretisiert sich unter der Annahme einer Weibullverteilung auf:

$$G_s = 1 - e^{-\left(\frac{b_s(t_{s,i}, t)}{b_{crit_s}}\right)^{\beta_s}} \quad (\text{Gl. 5})$$

wobei

$$b_s(t_{s,0}, t) = \int_{t_{s,0}}^t d_s(T(\tau)) d\tau \quad (\text{Gl. 6})$$

das Integral über eine Temperaturresponsefunktion die Schlüpfwahrscheinlichkeit U in bestimmt.

3. Schritt: Annahme einer Witterungsresponsefunktion, im einfachsten Fall eine singuläre Temperaturresponsefunktion, im komplexeren Fall das Produkt mehrerer Responsefunktionen, mehrere Witterungsvariablen in einem Ansatz vereinernd. Als eine biologisch sinnvolle und universell einsetzbare Temperaturresponsefunktion hat sich die O'Neill-Funktion herausgestellt:

$$f(T) = k_{\max} \cdot \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right)^x \cdot e^{\frac{x \cdot (T - T_{\text{opt}})}{(T_{\max} - T_{\text{opt}})}}$$

mit

$$x = \frac{w^2 \cdot \left(1 + \sqrt{1 + \frac{40}{w}} \right)^2}{400} \quad (\text{Gl. 7})$$

und

$$w = (Q_{10} - 1) \cdot (T_{\max} - T_{\text{opt}})$$

mit den relevanten Parametern k_{\max} , T_{\max} , T_{opt} und Q_{10} . Der Verlauf von Gl. 7 wird im Folgenden noch mehrmals graphisch dargestellt.

Die zweite, parallel ablaufende Wahrscheinlichkeit des Lesliemodells, Steuerung der Sterberate, kann ebenfalls in 3 Schritten abgeleitet werden. Die Überlebenswahrscheinlichkeit, d.h. die Wahrscheinlichkeit eines Individuums bei Erreichen der Altersklasse i in die nächste Altersklasse $i+1$ eines Stadiums zu gelangen, lässt sich als

$$P_{s,i} = \frac{G_s(i+1)}{G_s(i)} \quad (\text{Gl. 8})$$

formulieren. (1. Schritt) Als stetige Verteilungsfunktion G_s bietet sich die Exponentialverteilung an, was die m Parameter auf einen Parameter λ_s reduziert. Im Allgemeinen variiert λ_s zwischen 0.95 und 0.999, je nach Anzahl der vorgegebenen Altersklassen, bzw. Zeitschritt pro Iteration. Den Ergebnissen vorausgreifend hat sich diese einfache Form als unzureichend herausgestellt. In einem aufwendigeren Ansatz kann ebenfalls eine Weibullverteilung angenommen werden (2. Schritt), wobei die mittleren Überlebenswahrscheinlichkeiten, ebenso wie für die Entwicklungsrate, Funktionen der Temperatur sind. Quadratische Temperaturresponsefunktionen eignen sich als geeignete Formulierung (3. Schritt). Eingebettet in eine Weibullverteilung, ergibt sich die bedingte Wahrscheinlichkeit bis zum Zeitpunkt t zu überleben:

$$P_{s,t} = \exp \left(- \int_{t_{s,0}}^t d_s(T(\tau)) d\tau \right)^{\beta_p} \quad (\text{Gl. 9})$$

formuliert als eine Funktion der Temperatur und der Verteilungsfunktion. In der folgenden Abbildung werden die bedingten Schlüpfwahrscheinlichkeiten unter der Annahme einer Weibullverteilung und der O'Neill-Funktion nochmals graphisch zusammengefasst. Die Wahrscheinlichkeit für jedes Individuum einer Population bis zum Zeitpunkt t ins nächste Stadium geschlüpft zu sein oder bis zu diesem Zeitpunkt überlebt zu haben, ergibt sich aus dem Integral über die Temperaturresponsefunktion bei einer gegebenen Temperatur und resultiert in der Biologischen Zeit, die die bedingten Wahrscheinlichkeit terminiert.

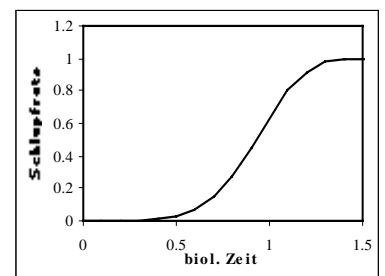
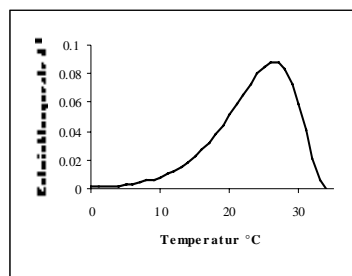
Tabelle 1: Übersicht der Verteilungsfunktionen und eingefügte Temperaturresponsefunktion

Funktion

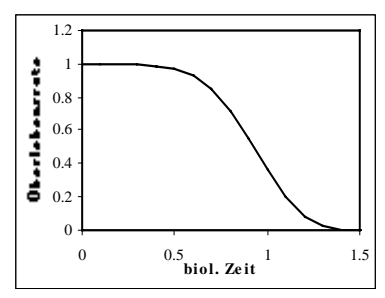
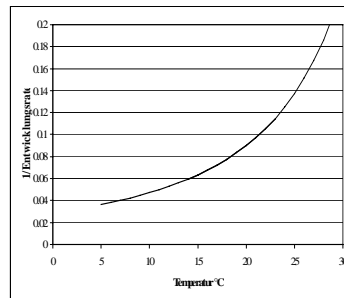
Temperaturresponsefunktion

Biologische Zeit

$$U_{s,t} = 1 - \exp \left(- \int_{t_{s,0}}^t d_s(T(\tau)) d\tau \right)^{\beta_s}$$



$$P_{s,t} = \exp \left(- \int_{t_{s,0}}^t d_s(T(\tau)) d\tau \right)^{\beta_p}$$



$$d_s = \frac{1}{\left(\lambda \cdot (T - T_{crit})^2 + c \right)} \quad \text{Gl. 10}$$

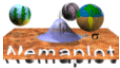
mit T = Temperatur °C

Weitere Witterungsfaktoren, wie rel. Luftfeuchte, Niederschlag etc. können skalierungsfrei als einfache oder doppelte Weibullfunktion berücksichtigt werden. Im Falle der relativen Luftfeuchte (doppelte Weibullfunktion) ergibt sich folgende Gleichung:

$$f(H) = \left(1 - e^{-\left(\frac{H}{H_{crit1}} \right)^{\beta_{H1}}} \right) \cdot e^{-\left(\frac{H}{H_{crit2}} \right)^{\beta_{H2}}} \quad (\text{Gl. 11})$$

mit H = rel. Luftfeuchtigkeit in %, sinnvolle Parameterbeispiele: $H_{crit1} = 40$, $H_{crit2} = 100$ und 4, bzw. 25 für β_H

Angewendet im Gesamtmodell variiert die Funktion entsprechende Parameter der Temperaturresponsefunktionen. Der Einfluss der mittleren, täglichen Nieder-



schlagsdauer wird in Form einer einfachen Weibullfunktion berücksichtigt und beeinflusst die Überlebensrate in der Form:

$$f(N) = e^{-\left(\frac{N}{N_{crit}}\right)^{\beta_N}} \quad (\text{Gl. 12})$$

Bei Überschreiten des kritischen Wertes N_{crit} (mittlere tägliche Niederschlagsdauer) erhöht sich die Mortalität. Der Faktor Wind kann als

$$f(W) = 1 - e^{-\left(\frac{W}{W_{crit}}\right)^{\beta_W}} \quad (\text{Gl. 13})$$

berücksichtigt werden, wobei ebenfalls bei Überschreiten des kritischen Wertes W_{crit} (in m/s) die Mortalität steigt.

2.2 Parameterisierung:

Zu jedem der oben dargestellten 7 Entwicklungsstadien existiert eine Funktion, die die Entwicklungsrate in Abhängigkeit von der Temperatur beschreibt. Ausgehend von einem nicht-linearen Zusammenhang wurde die O'Neill-Funktion vorgestellt, die durch 4 Parameter charakterisiert ist. Der Populationsauf- und -abbau wird gleichzeitig aber auch durch die Sterberate beeinflusst, die wiederum für jedes Stadium existiert. Diese Sterberaten aller Stadien haben sich ebenfalls als eine Funktion der Temperatur herausgestellt. Unter der Annahme einer quadratischen Temperaturreponsefunktion, wie oben beschrieben, kommen jeweils 2 zusätzliche Parameter hinzu plus jeweils 2 Parameter für die Verteilungsfunktionen. Da man prinzipiell nur schwer zwischen den Stadienübergangsraten und Sterberaten differenzieren kann, ist man auf Experimente unter konstanten Umweltbedingungen (z.B. Temperatur) zur Schätzung der Parameter angewiesen.

2.2.1 Bestimmung der Überlebensraten der Adulten ($\sigma+\text{♀}$) für BTW und ETW

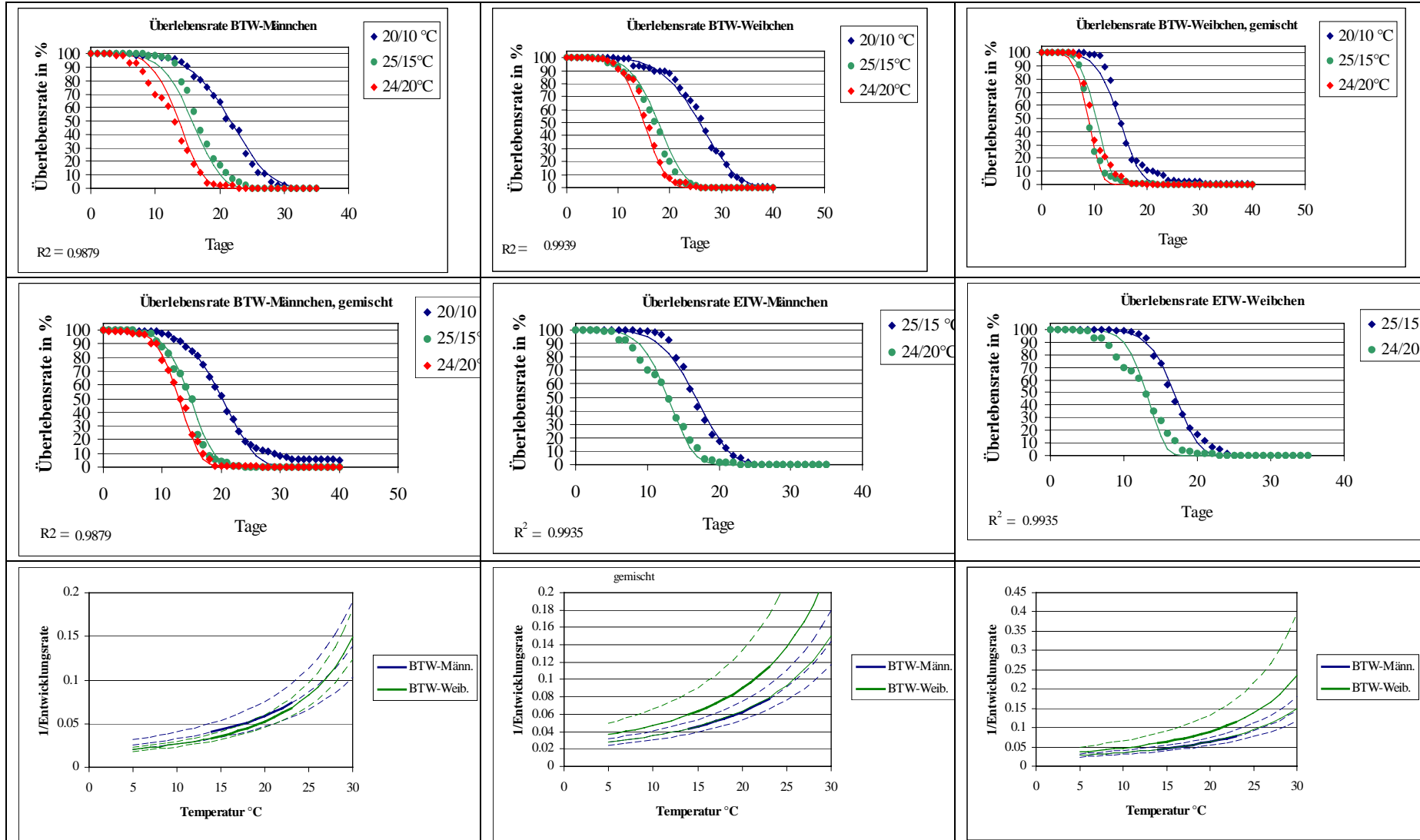
Für die Überlebensraten von adulten Männchen und Weibchen beider Wicklerarten standen Ergebnisse aus entsprechenden Versuchen mit konstanten Temperaturen zur Verfügung.

Die Versuchsergebnisse in Abb. 3 wurden mit Hilfe von Gleichung 9 angepasst, wobei die Parameter der quadratischen Temperaturreponsefunktion (λ und T_{crit}) und der Parameter β der Verteilungsfunktion simultan unter Ausnutzung der Gesamtinformationen über alle Daten geschätzt wurden. Gleichung 9 wurde jeweils mit sehr hohen Bestimmtheitsmassen angepasst. Es ergaben sich für jede Art und jeweils für Männchen und Weibchen die in Abbildung 3 dargestellten Funktionsverläufe für die Beschreibung der Überlebensraten in Abhängigkeit von der Temperatur. Zusätzlich sind die Konfidenzbänder angegeben. Je höher die Temperatur, desto höher die entsprechende Rate, desto kürzer die mittlere Lebenserwartung. Die simultanen Anpassungen wurden für alle verfügbaren Beobachtungen von adulten Männchen und Weibchen beider Arten mit ähnlicher Güte wiederholt.



Da für den ETW nur 2 Temperaturstufen vorhanden waren, muss mit einer größeren Unsicherheit hinsichtlich der Parameterstabilität gerechnet werden. Die geschätzten Parameter können direkt in das Lesliemodell übernommen werden, wobei die Raten der geschlechtlich gemischten Populationen verwendet werden. Wie man im direkten Vergleich ersehen kann, sind die Lebensdauern der Weibchen signifikant verkürzt, wenn die Populationen in die Reproduktion eintreten können.

Abb. 3: Übersicht über alle Anpassung an die Überlebensraten beider Wicklerarten in Abhängigkeit von der Temperatur und resultierende Verteilungs- und Temperaturresponsefunktionen inklusive der Konfidenzbänder;



2.2.2 Bestimmung der altersabhängigen Fertilität

Die Eiablage als Funktion der Witterungsbedingungen ist eine weitere Hauptgröße des Lesliemodells, dessen Parameter anhand von entsprechender Klimakammerexperimenten geschätzt werden müssen. Die einfachste Form wäre eine konstante Eiablage von 8 Eier/Tag oder Altersklasse gewesen. Diese simplifizierte Annahme ließ sich mit Fortschreiten der Modellentwicklung nicht aufrecht erhalten. Für die Bestimmung der Anzahl abgelegter Eier pro Weibchen in der erreichten Altersklasse (F_i) und deren Anwendung auf die Lesliemodellstruktur wurden die Daten von Scholten-Thoma (1995)³ verwendet. Diese Versuche beinhalten die Beobachtungen der Eiablage bei konstanten Temperaturen im Bereich von 9-31 °C bei 6 Temperaturstufen für beide Wicklerarten. In der simultanen Analyse schien eine Log-Normalverteilung das geeignete Modell, da sich alle Beobachtungsdaten mit dieser Verteilung gut wiederholen ließen. In Abb. 4 sind der besseren Übersicht halber nur die gemessenen Extremwerte dargestellt.

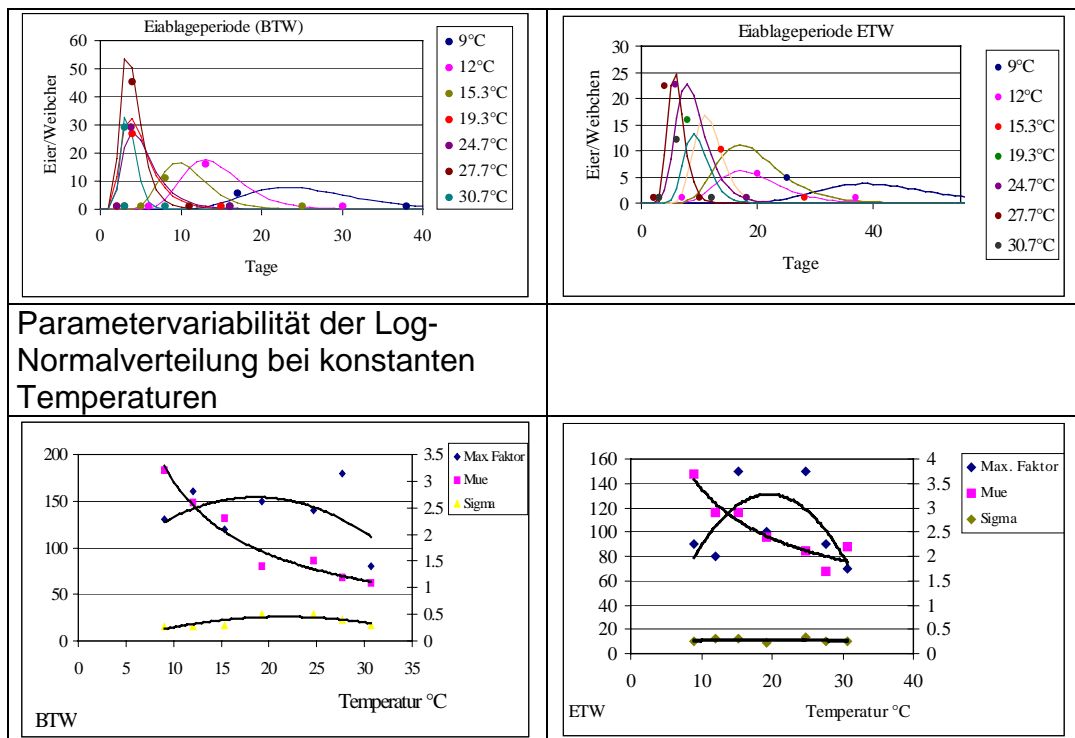


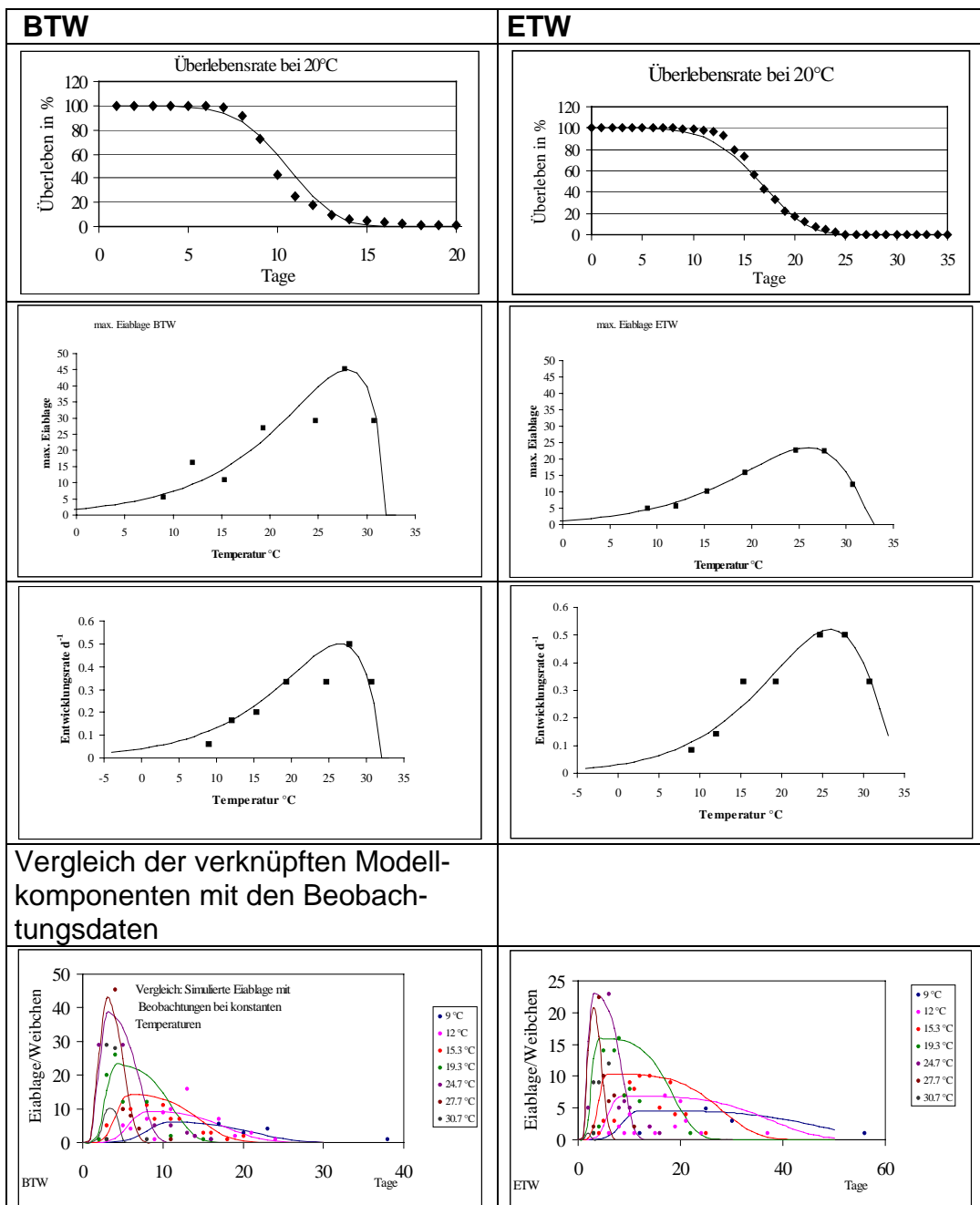
Abb. 4: Anpassung der Eiablage an eine Log-Normalverteilung

Die Verteilung wird durch die 3 Parameter μ und σ , sowie einem Größenfaktor beschrieben. Es wurde für die Anpassung an jede Temperaturstufe einen individueller Parametersatz benötigt. Im 2. Schritt der Analyse wurde ein gemeinsamer Parametervektor für alle Temperaturstufen gesucht. Es stellte sich heraus, dass nur schwach signifikante Polynom-Funktionen für die geschätzten Parameter existierten, die aufgrund der Parameterkorrelation der Log-Normalverteilung nicht zu einem allgemeinen Modell über alle Temperaturstufen führten. Daher wurde dieses Teilmodell verworfen.

In der weiteren Modellentwicklung wurde das Problem in seine biologischen Teilaspekte zerlegt. Hierzu zählen die Überlebensdauer der adulten Weibchen in Ab-

hängigkeit von der Temperatur, wie im vorherigen Kapitel beschrieben, die maximale Eiablage als Funktion der Temperatur und die Präovipositionsphase, ebenfalls eine Funktion der Temperatur. Die beiden zuletzt genannten Faktoren lassen sich durch eine O'Neill-Temperaturresponsefunktion an die Daten aus den Temperaturexperimenten anpassen. Die Überlebenswahrscheinlichkeit, und damit die Dauer der Eiablage, wird durch die im vorherigen Kapitel geschätzten Raten bestimmt.

Tabelle 2: Komponenten der Eiablage als Funktion der Temperatur



Die Dauer der Präovipositionsphase wird durch das Integral über die Temperaturresponsefunktion und die Einbettung in eine Weibullfunktion gebildet, um den Beginn der Eiablage zu bestimmen. Der Funktionsverlauf der verknüpften Teilmodelle analog zu den in den Klimakammerexperimenten gefahrenen Temperaturen zeigt eine gute Übereinstimmung mit den Beobachtungen (Tabelle 2 unten), obwohl hier die Ergebnisse von zwei unabhängigen Klimakammerexperimenten vereinigt wurden. Einzig der Verlauf der höchsten Temperaturstufe (30.7°C) weicht von den Beobachtungen ab, da die Überlebensrate bei dieser Temperatur sehr gering ist. Die sich ergebenden Parameter aller Teilmodelle wurden wiederum unverändert in das Lesliemodell übertragen.

2.2.3 Schätzen oder Kalibrierung der übrigen Parameter

Nur wenige Parameter des Gesamtmodells sind durch entsprechende Klimaexperimente schätzbar gewesen. Die Auswahl möglicher Funktionen sowie der Hauptanteil an Parametern musste anhand der Beobachtungsdaten kalibriert werden. Der Vorteil des Lesliemodells besteht in seiner potentiellen Flexibilität. Der Nachteil sind die hohen Korrelationen der einzelnen Komponenten und die Abhängigkeiten nachfolgender Stadien in der Zeit. Es besteht eine zeitliche Kaskade von immens hohen Korrelationen über die einzelnen Stadien hinweg, die mit zunehmender Zeit immer komplexer werden. Folgende Faktoren sind zu berücksichtigen, die alle den zeitlichen Verlaufs und der quantitativen Dynamik eines einzelnen Traubenwicklerstadiums beeinflussen:

- Ausgangsdichte
- Entwicklungsraten
- Überlebensraten
- Vermehrungsraten (nur ♀)
- Sonstige nicht altersabhängige Faktoren



Die Daten für bestimmte Stadien (z.B. Falterflug, L1-Stadien) zeigen einen typischen Glockenkurvenverlauf, auch wenn z.T. größere Abweichungen von diesem Idealverlauf auftreten. Wird diese Glockenkurve in ihre physiologischen Bestandteile zerlegt, so ist Beginn, Maximum sowohl in der absoluten Höhe als auch in der Zeit und Ende eines bestimmten Stadiums ein gleichzeitig stattfindender Prozess bestehend aus der Ausgangsverseuchung, der Entwicklungsrate des vorherigen Stadiums (d.h. Zufuhr von Individuen), der Entwicklungsrate des aktuellen Stadiums (d.h. Abgang von Individuen in das nächste Stadium), sowie der Überlebensrate des aktuellen Stadiums (d.h. Abgang von Individuen durch Tod). Je weiter fortgeschritten die Population in der Zeit ist (z.B. das Stadium L2-L4), desto komplexer wird das Problem, da die 4 Simultanfaktoren eines Stadiums zusätzlich durch das Faktoren aller vorherigen Stadien beeinflusst werden. Eine weitere Steigerung des Komplexitätsproblems muss berücksichtigt werden, wenn aus den Ergebnissen der 1. Generation die 2. Generation modelliert wird. Soweit keine bezüglichen Experimente vorhanden sind, muss die Modellentwicklung so verlaufen, dass die physiologischen Differenzierungen aus zahlreichen Glockenkurven mit unterschiedlichen Witterungsbedingungen herausgefiltert werden können. Die hierfür notwendige Datengrundlage wird im Folgenden kurz erläutert.

2.2.3.1 Datengrundlage

Zur Bestimmung der übrigen Funktionen, bzw. Parameterwerte, stehen Feldbeobachtungsdaten mehrerer Standorte und Jahre zur Verfügung, jeweils charakterisiert durch die zeitlichen und lokalen Witterungsbedingungen. Für den Standort „Mäuerchen“ (MAUR) bestehen zusätzlich zum Flugverlauf auch Beobachtung hinsichtlich des Verlaufs der Eiablage und Wurmentwicklung (L1). Einzig im Jahr 1993 wurden alle Stadien der Population (außer den Puppen) nahezu vollständig beobachtet.

Tabelle 3: Übersicht über die zur Verfügung stehenden Datensätze

1992					MAUR								
1993					MAUR	GUIB	JOHA	FUCH					
1994					MAUR	GUIB	JOHA						
1995					MAUR	GUIB							
1996			SCHL	HOLL	MAUR	GUIP	GUIN	GREI	...	OPPE	...	bis zu 20 Stationen	
1997			SCHL	HOLL	MAUR	GUIP	GUIN	GREI	...	OPPE	...	bis zu 20 Stationen	
1998	KAPE	FFAF			MAUR	GUIP	KLAU	DACH	...	OPPE	...	bis zu 20 Stationen	
1999	KAPE	FFAF	HOEL	VORD	FRAN	MAUR	GUIP	JOHA	RUCK	...	OPPE	...	bis zu 20 Stationen
2000	KAPE	FFAF	HOEL	VORD	FRAN	MAUR	GUIP	KLAU	DACH	...	OPPE	...	bis zu 25 Stationen

 Standort mit Beobachtungen mehrerer Stadien, BTW
 Standort mit Beobachtungen mehrerer Stadien, ETW

Jede Funktionserweiterung/Parameteränderung für die Stadien Eier, L1, L2L4 und Puppen ist nicht nur an einem Datensatz bestimmt worden, sondern gleichzeitig an allen verfügbaren Daten überprüft worden, bis sich ein mittlerer Parametervektor für alle Jahre und Standorte herauskristallisiert hat. Aber es gibt keine gradlinige Vorwärtsstrategie: Die oben beschriebene Kaskade von physiologischen Abhängigkeiten wirkt sich in einer Art Rückkopplung ebenfalls auf die Parameterwerte aus. Eine Änderung eines Parameters, z.B. des Stadiums L2-L4, kann wiederum Auswirkungen auf die Parameterwerte der vorherigen Stadien haben, die dann konsequenterweise erneut geändert werden müssen. Der gesamte Datensatz besteht aus zeitlich und räumlich verteilten Daten, die bezüglich der Funktions-/Parameteridentifizierung unterschiedlich gewichtet wurden.

Tabelle 4: Gesamtdatensatz zu Parameteridentifizierung; Bsp. für BTW

Priorität	Verfügbare Beobachtungsdaten	Kriterien
1 (1)*	Falterflug ($\sigma+\sigma$), Eier, L1, L2-L4 (1 Datensatz)	Jeweils für 1., 2. Generation und gesamte Vegetationsperiode, Fokus auf die L1- und L2-L4 Dynamik
2 (7)*	Falterflug (σ), Eier, L1	Fokus auf die L1-Dynamik
3 (>30)*	Falterflug (σ) mit standort-spezifischen Witterungsdaten	Beginn, Maximum und Ende des Falterfluges für verschiedene Standorte
4 (>50)*	Falterflug (σ) ohne standort-spezifische Witterungsdaten	Beginn, Maximum und Ende des Falterfluges für verschiedene Standorte

*Anzahl

2.2.4 Empirische Funktions-/Parameteridentifizierung der Stadien Ei, L1, L2L4, Puppen anhand der Witterungsbedingungen

Abb. 5 verdeutlicht die Zerlegung der realen Zeit, anhand derer die Biologische Zeit in Form von entsprechenden Responsefunktionen ermittelt wurde. Die wichtigste Bezugsgröße ist der Vorhersagetermin des Populationsverlaufs der L1-Stadien. Um die Möglichkeiten von Lösungen einzuschränken, wurde die Gesamtdynamik der Traubenwickler in 3 Stufen aufgeteilt, anhand derer die Parameterkalibrierung durchgeführt wurde:

1. Generation entsprechend einer mittleren Temperatur von ca. 14 °C
2. Generation entsprechend einer mittleren Temperatur von ca. 18.5 °C
3. Gesamte Vegetationsperiode mit der Fokussierung auf den Übergang von erster zu zweiter Generation.

Dabei galt es den Parametervektor aus den unendlich vielen Kombinationsmöglichkeiten zu identifizieren, der nicht nur den Populationsverlauf der 1. Generation wiederholt, sondern ebenfalls den Verlauf der 2. Generation und im Idealfall auch den Verlauf beider Generationen zusammen.

Im ersten Schritt galt es die Parameter der O'Neill-Funktion so zu bestimmen, dass zu den klimatischen Bedingungen der ersten Generation die relativen Auftauchverhältnisse von Adulten zu Eier zu L1 und zu L2L4 (brauner, grüner, roter und blauer Pfeil; Pfeil 1-4) erzeugt werden. Das Ende der Stadien bei gegebener Entwicklungsrate bestimmte die Parameter der Responsefunktion der Überlebensraten (5. und 6. Pfeil). Im 2. Schritt wurden die Parameter erneut so variiert, dass a) die zeitlichen Auftauchverhältnisse der 2. Generation (Falter zu Eier zu L1; Pfeil 7-9) wiederholt wurden und b) das relative Verhältnis der 1. Generation beibehalten wurde. Im 3. Schritt, dem quantitativen Vergleich von 1. zu 2. Generation, wurden die Entwicklungsrate betreffenden Parameter erneut variiert und dann die verbleibenden Parameter, mehrheitlich die Überlebensrate betreffend, bestimmt. Wiederum galt für eine erfolgreiche Parameteränderung die Beibehaltung der relativen Verhältnisse des 1. und 2. Schritts. Die Parameterschätzung erfolgte anhand aller Daten von 1992-1998 mit der in Tabelle 4 angegebenen Priorität. Um das Problem überhaupt lösen zu können, wurde das Programm mit einem Anpassungsalgorithmus versehen, der nach der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate den Parametervektor durchsucht. Da es sich um ein diskretes Differenzenmodell handelt, muss für jede Änderung eines Parameters das Modell einmal vollständig durchlaufen und mit den Beobachtungsdaten verglichen werden. Aufgrund der Kaskade von Abhängigkeiten, der Korrelation der Parameter, sowie dem Umstand, dass die Parameter witterungsbedingt eine unterschiedliche Gewichtung auf das Modellergebnis innerhalb eines Jahres, bzw. zwischen den verschiedenen Jahren haben, musste für jeden Anpassungsprozess abgeschätzt werden, welche Parameter für jeden der drei oben eingeführten Schritte relevant waren und innerhalb der gegebenen Witterungsbedingungen überhaupt einen Einfluss hatte. Eine falsche Auswahl bewirkt, dass das Modell nicht approximiert und der Parameterraum mehr oder weniger ziellos durchsucht wird. Auch wenn das Problem der Parameteroptimierung numerisch lösbar war, handelt es sich nicht

um eine reine Vorwärtsstrategie, wie z.B. das Lösen einer einfachen Regressionsfunktion. Die bestehenden Abhängigkeiten und Parameterkorrelationen mussten simultan berücksichtigt werden. Der Anpassungsalgorithmus hat sich aufgrund der Modellstruktur und Modellkomplexität, sowie der Witterungsabhängigkeit, als wenig effizient herausgestellt. Die gegebenen Faktoren bewirkten, dass a) ein Startwert vorgegeben werden musste, der sich nicht sehr weit vom Endergebnis unterschied, b) die Parameterintervalle ziemlich klein gewählt werden müssen, und c) der Parameterraum wenig zielgerichtet durchsucht wird. Das Ergebnis einer erfolgreichen Approximation konnte in einem anderen Jahr wieder hinfällig sein. Der Anpassungsprozess musste mit wechselnden Anfangswerten mehrere hundert Mal wiederholt werden, bis ein konstanter Parametervektor über alle Daten gebildet werden konnte. Der Prozess wurde für den ETW wiederholt, aber bedingt durch die schwächere Datengrundlage, mit geringerer Genauigkeit.

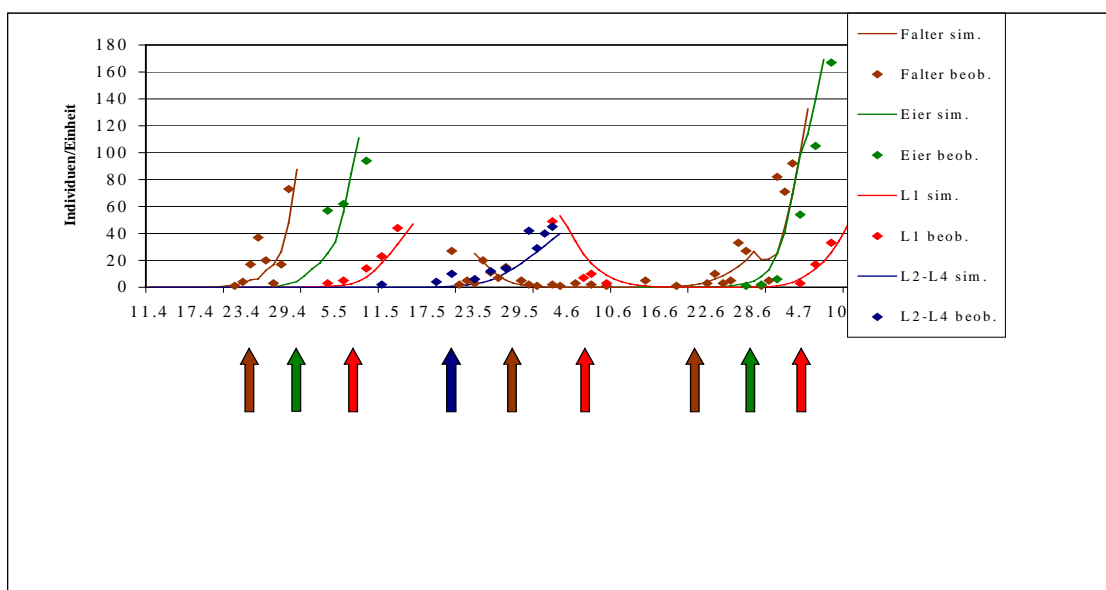


Abb. 5: Bestimmung der zeitlichen Bezugspunkte (Beginn, Dauer, Ende eines Stadiums), anhand derer die Parameter der Responsefunktionen sowohl für die Entwicklungsrate als auch für die Sterberate aller übrigen Stadien kalibriert wurden. Standort Mäuerchen, 1993

Prinzipiell ist das Modellproblem damit gelöst. Ausgehend von einem Messwert für den ersten Falterflug, jeweils für die erste oder zweite Generation, handelt es sich bei der Vorhersage des Auftretens der ersten L1-Stadien gerade mal um eine Periode von 2 Wochen. Aber die Anwendung des Modells zur Vorhersage der zweiten Generation anhand der Dynamik der ersten Generation über die gesamte Vegetationsperiode hat gezeigt, dass

Dieses Ziel schien erreicht, und die bisher gemachten Aussagen erscheinen eine Wiederholung der früher realisierten Modellideen. Wie in der Einleitung schon erwähnt, hatten die Konzepte sich als unzureichend herausgestellt, als das Vorhersageproblem von der ersten auf die zweite Generation erweitert wurde. Dabei stellte sich heraus, dass die Überlebensrate einen wesentlich höheren Einfluss auf die Abundanz hat, als ursprünglich angenommen. Die Überlebensraten von Eier, L1 und L2L4 zeigten in der Analyse einen ähnlichen Verlauf, wie sie aus den Temperaturexperimenten für die Adulten (Abb. 3) ermittelt worden sind. Daher wurde der entsprechende Funktionsparameter (Parameter „crit“ in Abb. 6) für

jedes Stadium und für jedes Jahr anhand der realen Zeit geschätzt. Für jedes Jahr ergaben sich unterschiedliche Schätzer (crit; für Eier: 27-54 Tage, für L1:13-25 Tage, für L2L4: 10-16 Tage), die im Folgenden in eine zusammenfassende Responsefunktion in der schon oben definierten quadratischen Form (Gl. 10) vereint wurden. Abb. 6 verdeutlicht die resultierenden Funktionen. In der Anwendung stellte sich weiterhin heraus, dass die Überlebensrate nicht ausschließlich eine Funktion der Temperatur ist, sondern vermutlich auch eine Funktion der relativen Luftfeuchtigkeit. Bei dem Versuch den Einfluss des Parameters „rel. Luftfeuchtigkeit“ als Einfluss auf die Populationsdynamik anhand der Witterungsdaten zu quantifizieren, ergab sich weiterhin, dass eine erhöhte Mortalität eine Kombination von hoher Temperatur (vermutlich $>20^{\circ}\text{C}$) und trockenen Bedingungen ($< 45\%$) sein müsste. Niedrige Temperaturen in Zusammenhang mit niedriger Luftfeuchtigkeit schien keinen so offensichtlichen Einfluss auf die Sterberate zu haben. Diese Hypothesen sind rein intuitiv und sind anhand der gegebenen Datensätze nicht statistisch testbar. Es bestand das intrinsische Problem, dass diese zusätzliche Variable nicht einfach multiplikativ zur quadratischen Temperaturresponsefunktion berücksichtigt werden konnte. Es wurden mehrere Möglichkeiten getestet. Eine an die gegebene Situation optimierte Lösung war, den Parameter λ (siehe Gl. 10) in gewissen Grenzen als Funktion der Luftfeuchtigkeit variabel zu gestalten. Das zusammengesetzte Modell der beiden Funktionen ist als Beispiel für die mittlere Überlebensdauer in Abb. 7 dargestellt. Wie deutlich zu ersehen ist, ist unter sehr trockenen Bedingungen und sehr feuchten Bedingungen die Überlebensdauer reduziert. Der relative Einfluss extremer Feuchtebedingungen ist mit zunehmender Temperatur wesentlich stärker ausgeprägt als bei niedriger. Dieser einfache Ansatz spiegelt die oben anhand der Witterungs-/Falterdaten abgeleiteten Hypothesen wider. Biologisch sind zahlreiche Prozesse zusammengefasst. Vorstellbar sind höhere Verpilzungsraten unter sehr feuchten Bedingungen, trockene Bedingungen könnten sich direkt letal auswirken.

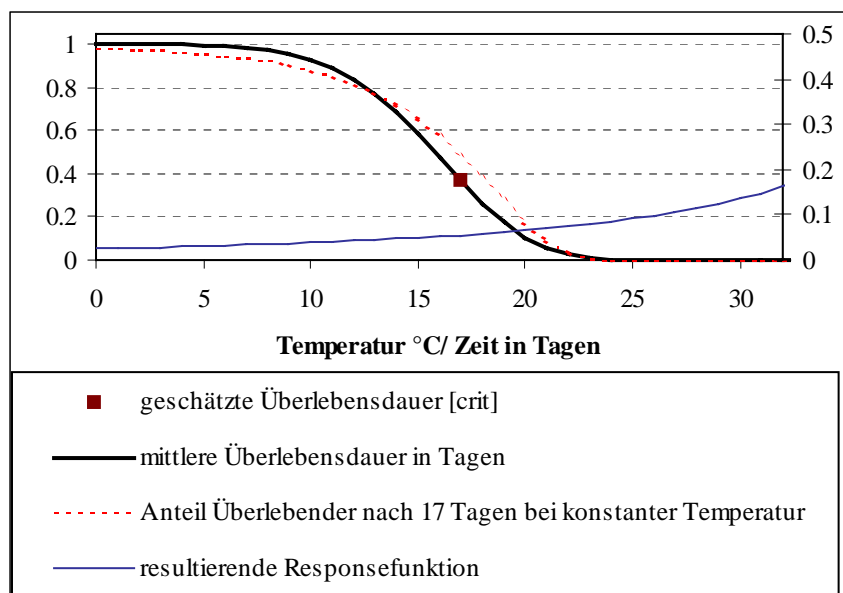


Abb. 6: Transformation der realen Zeit in die Biologische Zeit und resultierende Temperaturresponsefunktion

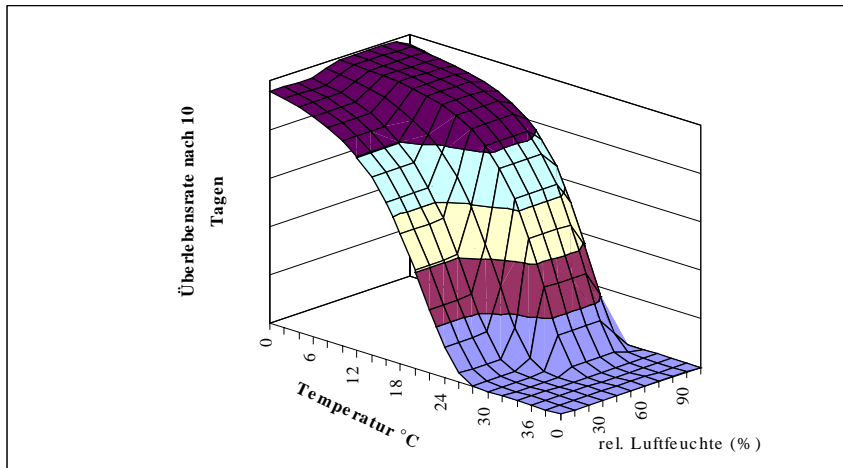


Abb. 7: Überlebensraten nach 20 Tagen als Funktion der Temperatur und der rel. Luftfeuchte

Die Parameter für die Stadien Eier, L1, L2L4 und Puppe wurde an die in Tabelle 4 beschriebenen Datensätze, unter Berücksichtigung der oben definierten Abhängigkeiten, bestimmt. Die Notwendigkeit, einzelne Responsefunktionen variabel zur Luftfeuchte zu gestalten, hat die Anzahl der Parameter um 5 für jedes Stadium erhöht.

2.2.5 Sonstige Einflussgrößen

Weitere Einflussgrößen sind altersunabhängige Ereignisse. Dabei wurden die Witterungsparameter Niederschlagsdauer, Windgeschwindigkeit und rel. Luftfeuchte als reduzierende Einflussgrößen auf die Population angesehen. Zur Bestimmung wurden die Klimadateien bezüglich des Aufeinandertreffens extremer Witterungsauslässe mit offensichtlichen Verlusten in der Population durchsucht. Extreme Wechsel in der Populationsdynamik ließen sich nur in den Falterflügen feststellen. Bedingt erhöhte Sterberaten durch den Eintritt dieser zusätzlichen Faktoren ließ

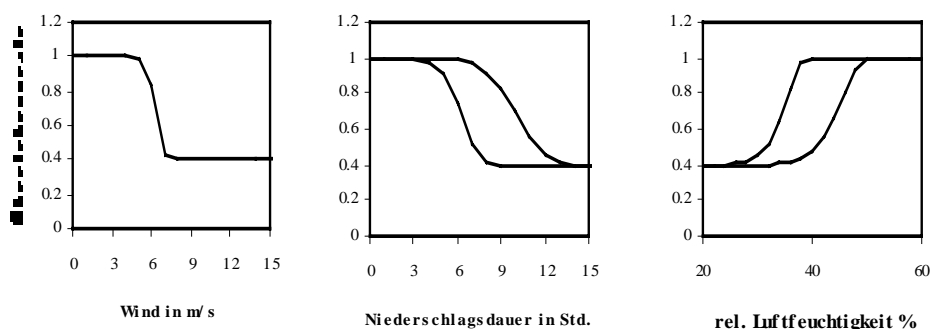
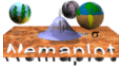


Abb. 8: Altersunabhängige Sterberaten der Adulten in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit, Niederschlagsdauer und rel. Luftfeuchtigkeit (Gl 12,13)

sich nicht für die Stadien Eier, L1, L2L4 und Puppen feststellen. Die rel. Luftfeuchtigkeit ist auch schon innerhalb der Überlebensraten berücksichtigt worden. Für die Adulten ließen sich folgende Beziehungen ausmachen (Abb. 8, siehe auch Gl.



12/13). Bei Überschreiten eines kritischen Wertes für Niederschlagsdauer, Windgeschwindigkeit und rel. Luftfeuchtigkeit sterben die Adulten mit den angegebenen Raten. Es wird davon ausgegangen, dass, unabhängig wie intensiv diese negativen Witterungsfaktoren auftreten, nicht alle Tiere betroffen sind. Die Mortalität ist auf 60% begrenzt worden. Tatsächlich wird der Wind nicht direkt zum Tod der männlichen Adulten führen, ändert aber die Wahrscheinlichkeit, in einer Falle erfasst zu werden. Zieht man Rückschlüsse anhand der Beobachtungen von Eiern und Larven auf die Dynamik der Weibchen, so ergab sich ein schwächerer Einfluss dieser zusätzlichen Faktoren auf die ♀ Falter. Die relative Abweichung von ♂ zu ♀ Faltern ist in der entsprechenden Änderung der kritischen Werte berücksichtigt worden. Es hat den Anschein, dass die Weibchen Schlechtwetterperioden in geschützteren Positionen überbrücken können.

2.2.6 Transformation der Einheiten von „Adulte/Falle“ zu „Individuen pro 60 Gescheine“

Wie in der Einleitung erwähnt, galt es, die beiden Bezugsgrößen „Anzahl der Falter“ und „L1“, die auf sehr unterschiedlichen Erhebungsmethoden beruhen, in Einklang zu bringen. In der groben Annahme, dass der Einflussbereich einer Pheromonfalle bei ca. 1 ha liegt, 60 Gescheine aber ungefähr eine Fläche von 3 m² repräsentieren, wurde ein konstanter Skalierungsfaktor ermittelt, der wider Erwarten nicht bei 3:10000, sondern bei 3:600 lag. Es kann bisher kein Grund für diesen wesentlich kleineren Skalierungsfaktor ermittelt werden, er hat sich aber als stabil über alle Daten herausgestellt.

3 Ergebnisse

3.1 Kalibrierte Parameter der Entwicklungs- und Überlebensraten für die Stadien Ei, L1, L2L4 und Puppen

Für beide Traubenwickler haben die Kalibrierungen zu einem konstanten, aber für jede Art unterschiedlichen Parametervektor geführt. Durch die relativ große Datendichte ist eine Lösung gefunden worden, die es ermöglichte, die simultan ablaufenden Prozesse von Schlupf und Mortalität in seine Einzelkomponenten zu zerlegen. In Tabelle 5 sind die resultierende Temperaturreponsefunktionen für die Kategorie der Entwicklungsraten dargestellt. Im Vergleich zu dem Stadium Ei reagiert das Stadium L2L4 schwächer auf Änderungen in der Temperatur, ausgedrückt in einem kleinerem Q_{10} -Werten und kleineren maximalen Raten.

Tabelle 5: Entwicklungsraten in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur, Bsp. BTW

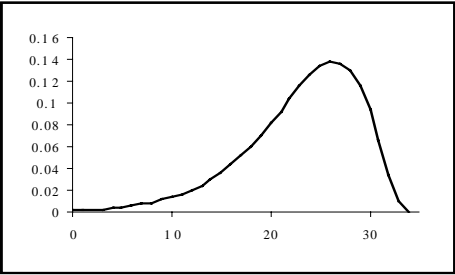
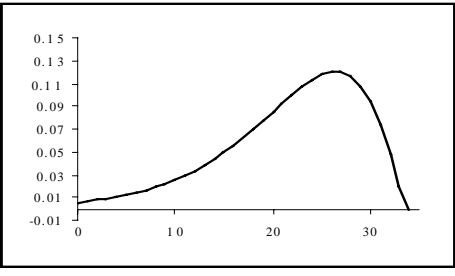
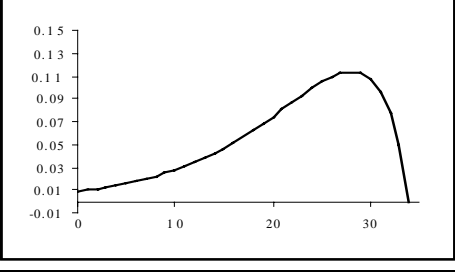
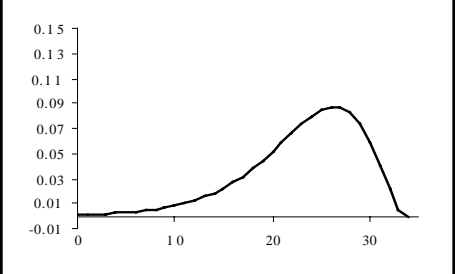
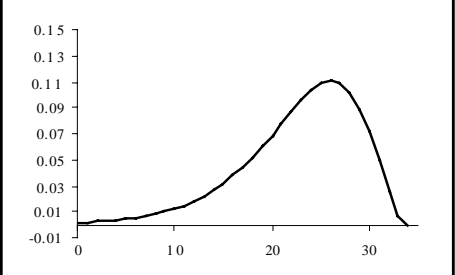
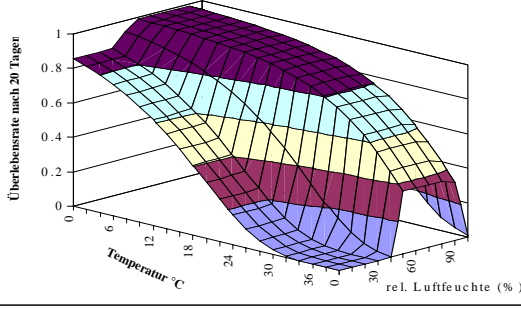
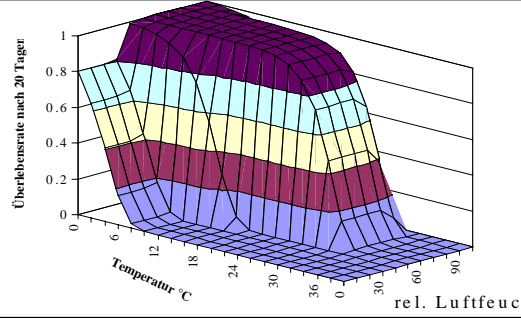
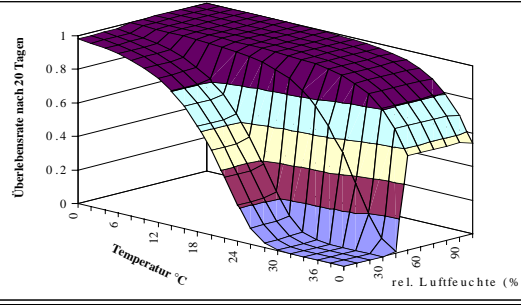
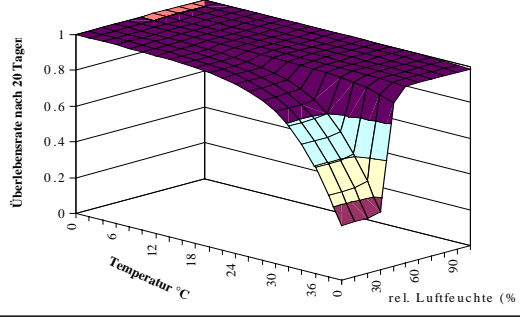
Parameter	Wert	Stadium	Verlauf
K_{Ei} $Q_{10_{Ei}}$ $T_{max_{Ei}}$ $T_{opt_{Ei}}$	0.1379 2.198 34 26.4	Ei	
K_{L1} $Q_{10_{L1}}$ $T_{max_{L1}}$ $T_{opt_{L1}}$	0.1211 1.906 34 26.4	L1	
K_{L2L4} $Q_{10_{L2L4}}$ $T_{max_{L2L4}}$ $T_{opt_{L2L4}}$	0.1135 1.757 34 28	L2L4	
$K_{Puppe\ \text{♂}}$ $Q_{10_{Puppe\ \text{♂}}}$ $T_{max_{Puppe\ \text{♂}}}$ $T_{opt_{Puppe\ \text{♂}}}$	0.0878 2.222 34 26.4	♂ Puppe	
$K_{Puppe\ \text{♀}}$ $Q_{10_{Puppe\ \text{♀}}}$ $T_{max_{Puppe\ \text{♀}}}$ $T_{opt_{Puppe\ \text{♀}}}$	0.1105 2.179 34 26.11	♀ Puppe	

Tabelle 6 zeigt die Überlebenswahrscheinlichkeiten der resultierenden Raten als Funktion der Temperatur und rel. Luftfeuchte nach 20 Tagen bei konstanten Witterungsfaktoren. Wie deutlich zu sehen ist, spiegelt die kombinierte Funktion die oben hypothetisch formulierten Zusammenhänge von Temperaturbereichen und Luftfeuchte wider. Die negativen Effekte von Trockenheit sind in niedrigen Temperaturbereichen weniger ausgeprägt. Zwischen den einzelnen Stadien existieren starke Unterschiede. Das Stadium L1 hat die kürzeste Überlebensdauer, während die Überlebensdauern neu gebildeter Puppen deutlich über 20 Tage liegt. Nur unter extrem trockenen Umweltbedingungen reduziert sich die mittlere Zeit signifikant.

Tabelle 6: Zusammenfassung der Überlebensraten als Funktion der Temperatur und Luftfeuchte für jedes Stadium nach der Gesamtkalibrierung; Bsp. 20 Tage bei konstanten Faktoren

Stadium	
Ei	 <p>A 3D surface plot showing the survival rate (Überlebensrate nach 20 Tagen) on the vertical axis (0 to 1) as a function of temperature (Temperatur °C) on the horizontal axis (0 to 36) and relative humidity (rel. Luftfeuchte (%)) on the depth axis (0 to 90). The surface is highest (near 1.0) at higher temperatures and higher relative humidity, and drops significantly as temperature decreases and relative humidity drops, reaching 0 at low temperatures and low humidity.</p>
L1	 <p>A 3D surface plot showing the survival rate (Überlebensrate nach 20 Tagen) on the vertical axis (0 to 1) as a function of temperature (Temperatur °C) on the horizontal axis (0 to 36) and relative humidity (rel. Luftfeuchte (%)) on the depth axis (0 to 90). The surface shows a sharp decline in survival rate as temperature decreases below 24°C, with a significant dip at low humidity levels.</p>
L2L4	 <p>A 3D surface plot showing the survival rate (Überlebensrate nach 20 Tagen) on the vertical axis (0 to 1) as a function of temperature (Temperatur °C) on the horizontal axis (0 to 36) and relative humidity (rel. Luftfeuchte (%)) on the depth axis (0 to 90). The surface is relatively flat and high (near 1.0) across most conditions, with a slight dip at very low humidity and low temperatures.</p>
neue Puppen	 <p>A 3D surface plot showing the survival rate (Überlebensrate nach 20 Tagen) on the vertical axis (0 to 1) as a function of temperature (Temperatur °C) on the horizontal axis (0 to 36) and relative humidity (rel. Luftfeuchte (%)) on the depth axis (0 to 90). The surface is very high (near 1.0) for most conditions, with a sharp drop to 0 at low temperatures and low relative humidity.</p>

3.2. Vergleich von Simulation und Beobachtungen

Die modellierte Synthese der einzelnen Entwicklungs- und Überlebensraten steuert die zeitliche und absolute Ausprägung der einzelnen Stadiendynamiken anhand eines gemittelten Parametervektors über alle Beobachtungsdaten. Die Anzahl der verwendeten Parameter wäre ausreichend gewesen, um eine nahezu perfekte Anpassungen an eine individuelle Datensituation zu erreichen. Die Übertragbarkeit auf die anderen Jahre wäre dann aber nicht mehr im selben Umfang gegeben gewesen. Das Modellverhalten über alle Stadien mit dem teilweise geschätzten und kalibrierten Parametervektor und der zugrundeliegenden Witterung wird am Datensatz mit der höchsten Priorität (Mäuerchen, 1993), dargestellt in Abb. 9, verglichen. Im Folgenden wird auf die Vor- und Nachteile eingegangen, wobei die Diskussionspunkte repräsentativ für die Jahre 1992-1998 des Standortes Mäuerchen sind. Das Modell startet mit einer Anzahl von Puppen als Eingangsgröße, sowie einer zeitlichen Koordination mit den ersten Beobachtungen. Diese Ausgangsverseuchung wurde retrospektiv anhand der Daten geschätzt. In der Simulation wird davon ausgegangen, dass die Falterfänge und die Stadien, die in den Gescheinen gesammelt wurden, einen unbekanntem Anteil der tatsächlichen Gesamtpopulation darstellen. Auch wenn in der Realität diese Tiere tot sind, so wird hier angenommen, als handele es sich um die Gesamtpopulation, die auch weiterhin den Lebenslauf fortsetzt.

Hauptziel des Simulationsmodell ist die Dynamik des schadensrelevanten Stadiums L1. Das Modell wiederholt die Beobachtungen für dieses Stadium getrennt für die 1. und 2. Generation sehr genau. Auch die Anzahl der in der Pheromonfallen gefangenen Männchen wird gut wiederholt. Die teilweise stark ausgeprägten Massenwechsel in der Dynamik sind bedingt durch extreme Witterungseinflüsse.

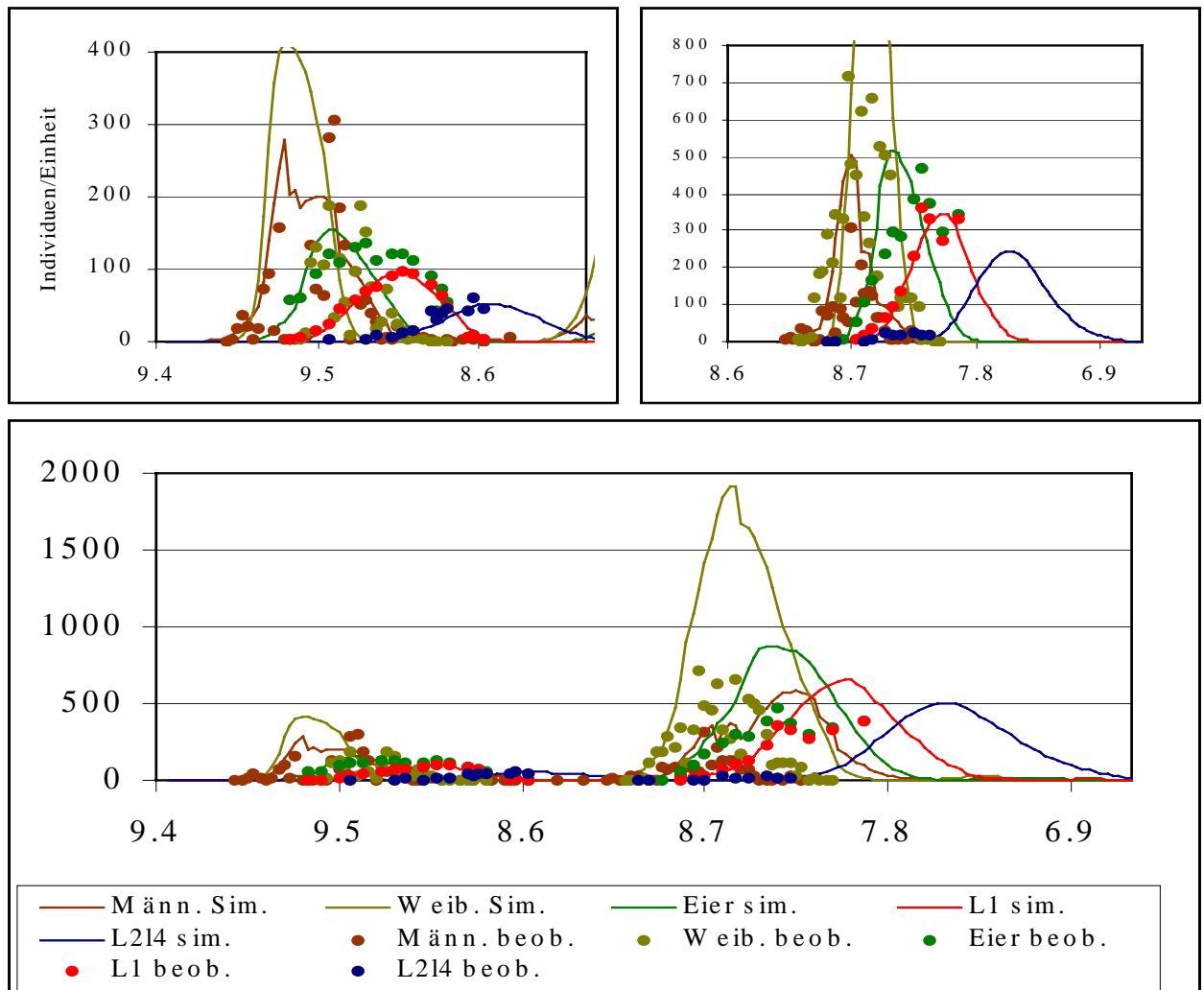


Abb. 9: Vergleich von Simulation und Beobachtung über alle Stadien am Standort „Mäuerchen“ 1993; getrennt nach 1. Generation, 2. Generation und gesamte Vegetationsperiode

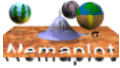
In der Simulation der 1. Generation wird der Beginn aller Stadien gut prognostiziert, aber für das Stadium Ei ist ein wesentlich länger dauernder Verlauf beobachtet worden. Hierzu muss erwähnt werden, dass die Anzahl der L1-Stadien teilweise anhand der leeren Eihüllen erfasst werden, so dass es durchaus zu einer Doppelzählung von Eiern/L1 gekommen sein kann. Bei gegebenem Verhalten hinsichtlich der Vermehrung und Überlebenswahrscheinlichkeit der Weibchen, wie in den entsprechenden Klimakammerexperimenten beobachtet wurden, sind im Umkehrschluss die simulierten Mengen von Weibchen notwendig, um die beobachtete Anzahl von Eiern und L1-Stadien zu generieren.

Extrapoliert man das Ergebnis der 1. Generation auf die Simulation der 2. Generation, so zeigt sich durch alle Datensätze hinweg, dass die adulten Falter zumeist überschätzt werden. Die hier dargestellten Dichten der adulten Tiere sind notwendig, um die beobachteten Anzahlen der L1-Stadien zu erhalten. Anhand der Daten ist auch tendenziell zu ersehen, dass die Anzahl der Weibchen der 2. Generation deutlich über denen der Männchen liegt. Dies führte innerhalb des Modellentwicklung zu der Notwendigkeit, eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisse zu

implementieren. Während in der 1. Generation von einem Verhältnis von 50:50 ausgegangen wurden, verschiebt sich das Verhältnis in der 2. Generation auf 30 ♂ :70 ♀. Des Weiteren ist anzumerken, dass das zeitliche Auftreten des Stadium L2L4, relativ zu den Beobachtungen, sehr verzögert ist. In der 1. Generation war noch eine sehr gute zeitliche Übereinstimmung erzielt worden. Der simulierte Höhepunkt der L2L4-Stadien der 2. Generation liegt in einem zeitlichen Bereich, wenn keine Erhebungen mehr durchgeführt wurden. Die Simulation beider Generationen, wobei sich die 2. Generation aus der Dynamik der 1. Generation ergibt, führt zu deutlichen Überschätzungen der 2. Generation. Im Vergleich zu allen Datensätzen sind davon mehrheitlich die adulten Tiere betroffen. Des Weiteren wird die Dauer der 2. Generation deutlich in den zeitlichen Bereich verlängert, der nicht mehr beobachtet wurde. In Tabelle 7 sind weitere Beispiele des Simulationsvergleichs dargestellt, die teilweise die oben gemachten Anmerkung über die Modellqualität bestätigen. Z. T. zeigt das Modell anhand der Witterungsbedingungen einen sehr bizarren Verlauf, der weit entfernt von der idealisierten Glockenkurven ist, aber durchaus die Ergebnisse der Pheromonfallen widerspiegelt. (Tabelle 7). Das vertikale Verhältnis von L1- Stadium zu Adulten ♂ in der 1. Generation ist relativ stabil über alle Datensätze von 1992 - 1998, im Umkehrschluss wird davon ausgegangen, dass das Modell anhand des Falterfluges eine angenäherte L1-Abundanz simuliert, auch wenn die L1-Stadien nicht gemessen wurden. Auf eine mögliche Hypothese hinsichtlich der Abweichungen in der 2. Generation wird im Folgenden noch eingegangen.

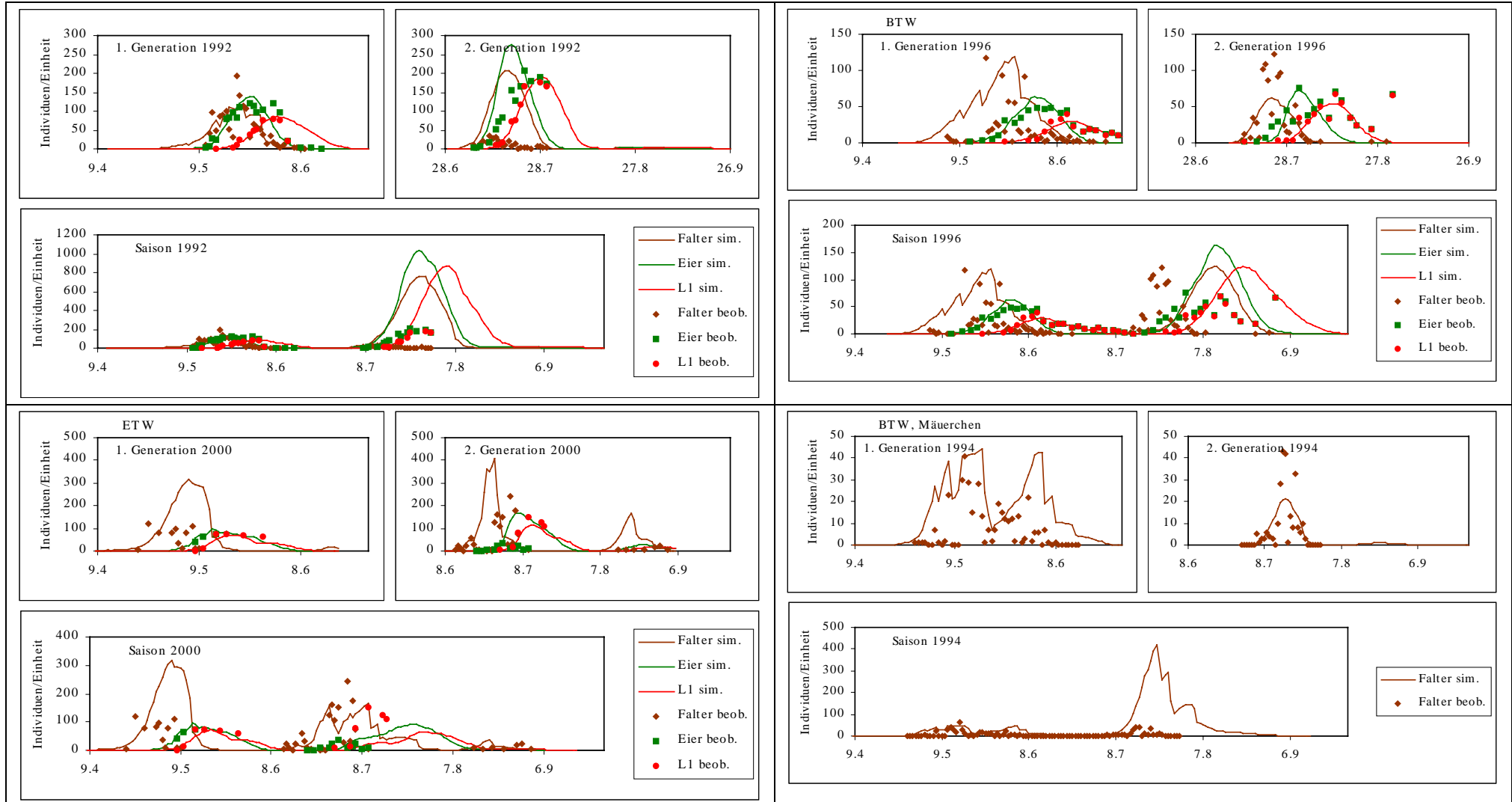
Problematisch bleiben die Simulationen über beide Generationen. Teilweise wurden zwar akzeptable Ergebnisse erzielt und der Stadienbeginn der 2. Generation wird mehrheitlich gut prognostiziert. Hinsichtlich der adulten Männchen wird die Population mehrheitlich überschätzt, in einigen Jahren für einige Standorte auch unterschätzt. In Jahren mit kalten Sommern (z.B. 1996) ergibt die Prognose eine zeitliche Verzögerung des Falterfluges, der hinter den Beobachtungen liegt (Tabelle 6), aber der Beginn des L1-Stadium ist zeitlich gut getroffen worden. Möglicherweise sind die Q10-Werte der Temperaturresponsefunktionen für einige Stadien zu hoch, d.h. die Entwicklungsrate wird bei niedrigen Temperaturen als zu langsam modelliert. Das Problem konnte nicht gelöst werden, da nur Daten für ein Jahr vorlagen.

Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass eine Verkürzung der 2. Generation anhand der Parameter für ein Jahr möglich gewesen wäre. Dieser Parametersatz führte dann aber unter anderen klimatischen Verhältnissen zu solch extremen Sterberaten, die keinen Populationsaufbau ermöglichten. Es wurden zahlreiche Szenarien / Parameterkonstellationen berechnet, bzw. alle Klimadateien wurden auf Extrembedingungen hin untersucht, die zeitlich mit starken Populationsrückgängen aufeinander trafen. Teilweise vermutete Faktoren in einem Datensatz ließen sich aber in den anderen Datensätzen nicht verifizieren. Es wird daher vermutet, dass die zeitlichen und quantitativen Differenzen von Beobachtungen und Modell z. T. durch Mortalitätsfaktoren beeinflusst wurden, die nicht witterungsbedingt sind. Da innerhalb des Modells das zeitliche Verhalten der Stadien eng verzahnt ist, kann man davon ausgehen, dass, um die beobachteten Larvendichten aufzubauen, die entsprechend simulierten Männchen und Weibchendichten tatsächlich vorlagen. Da diese Dichte in den Falterfängen nicht zu beobachten waren, müssen weitere Mortalitätsfaktoren diskutiert werden. Zusätzlich kann eine



chemische und in den späteren Jahren auch eine biologische Bekämpfung vermutet werden. Es hat den Anschein, dass gerade in den Jahren 1992 bis 1995 ein Bekämpfungseinsatz stattgefunden hat, der zwar die ♂ Falter reduzierte, aber, im Rückschluss auf das bestehende Verhältnis von beobachteter L1-Dichte zu vermuteter ♀-Falterdichte, kaum Einfluss auf die ♀-Falter hatte. In der Konsequenz wurden auch entsprechende Dichten der schadensrelevanten Stadien aufgebaut. Aber auch im Jahr 2000 ist diese Diskrepanz zwischen Modell und Falterflug noch zu beobachten. Im einzigen detaillierteren Beispiel für den ETW (Standort Oppenheim) wird ebenfalls eine hohe ♂ Falter benötigt, um den L1-Verlauf nachzuvollziehen (Bsp. in Tabelle 7). Dieses Beispiel ist nicht zu generalisieren, da der Parametervektor für den ETW nahezu ausschließlich an den Flugdaten kalibriert wurde, und weniger an Eier + L1-Daten. Daher kann man nicht, wie beim BTW, gesicherte Rückschlüsse auf die ♀-Falterdichte machen.

Tabelle 7: Beispiele für Modellergebnis – Beobachtungen, jeweils 1. Generation, 2. Generation und die Simulation über die gesamte Vegetationsperiode, Beispiele für Bekreuzten und Einbindigen Traubenwickler und eine Flugdatei.



Des Weiteren wird die Dauer der 2. Generation innerhalb des Modells zeitlich wesentlich verlängert. Die Änderung der Zeitschritte von Tageswerten auf stündliche Werte erbrachte keinen Vorteil. (Die Integration über die mittleren Tagestemperaturen im Vergleich zur Integration über stündliche Temperaturwerte, die wiederum mit Hilfe einer Sinusfunktion aus den Tagesmaxima und –minima berechnet wurde, führte zu gleichen Entwicklungsraten). Konsequenterweise resultiert diese Verlängerung der Generationsperiode auch in einem späteren Erreichen der kritischen Prozente zur Bestimmung des Bekämpfungstermins. Es muss davon ausgegangen werden, dass z.B. die 5%-Marke für dieses Modell zu hoch angesetzt ist, bzw. zu spät erreicht wird. Die Bestimmung eines weiteren Grenzwertes in Form einer bestimmten Larvenmenge bedarf weiterer Untersuchungen und einen detaillierteren Abgleich mit der bisherigen Praxis.

Eine Verkürzung der 2. Generation ließe sich durch einen frühen Eintritt in die Diapause erreichen. Aber 1. scheint ein julianischer Tag von 208 für die gegebene Region nicht realistisch zu sein und 2. hat sich ebenfalls ein so früher Eintritt in die Diapause als nicht konstant über alle Datensätze erwiesen. Die Verlängerung der Zeitskala in die 3. Generation hinein, führte auch zu keinem realistischen Ergebnis bezüglich der Dynamik in den Monaten August/September und später. Es ist bisher nicht gelungen, anhand der Spätsommerdynamik die Populationsdichte des kommenden Frühjahrs abzuschätzen.

Das Modell reagiert sehr sensibel auf die Variabilität der Witterungsdaten. Es muss davon ausgegangen werden, dass bei Simulationen mit den mittleren Erwartungswerten der Klimafaktoren zu hohe Populationsdichten vorgesagt werden. Abweichungen sind daher auch Simulationen von Standorten ohne eigene Wetterstation zu erwarten. Hier muss über ein Geländemodell eine schlagspezifische Korrektur der Witterungsdateien erfolgen. Da sich einige Faktoren nicht anhand der Witterungsbedingungen erklären lassen, ist auch vorstellbar, dass bisher unerklärliche Standortfaktoren sich in einem regional variierenden Parametervektor berücksichtigen lassen. Des Weiteren zeigt sich, dass die Temperaturen in dem Beobachtungszeitraums von 1992 bis 2000 deutlich über dem Mittelwert lagen. (**Abb. 10**) Nur 1996 wurde dieses Mittel unterschritten.

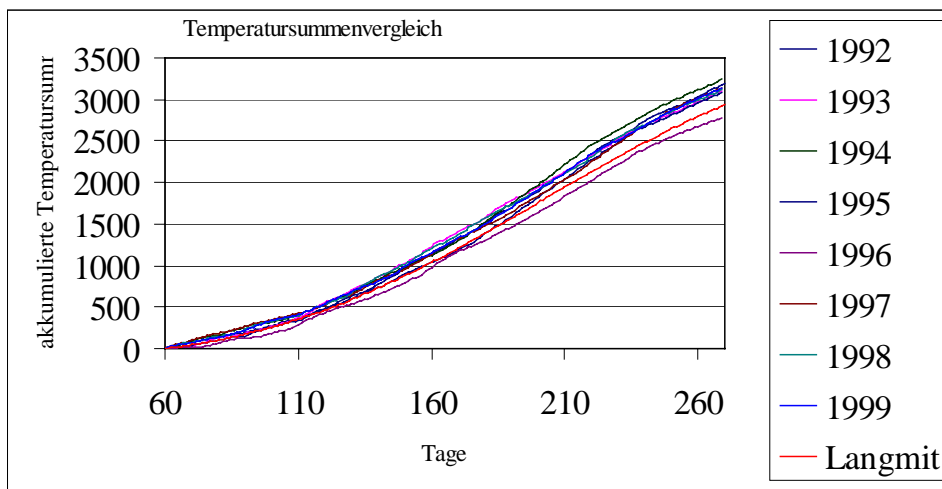
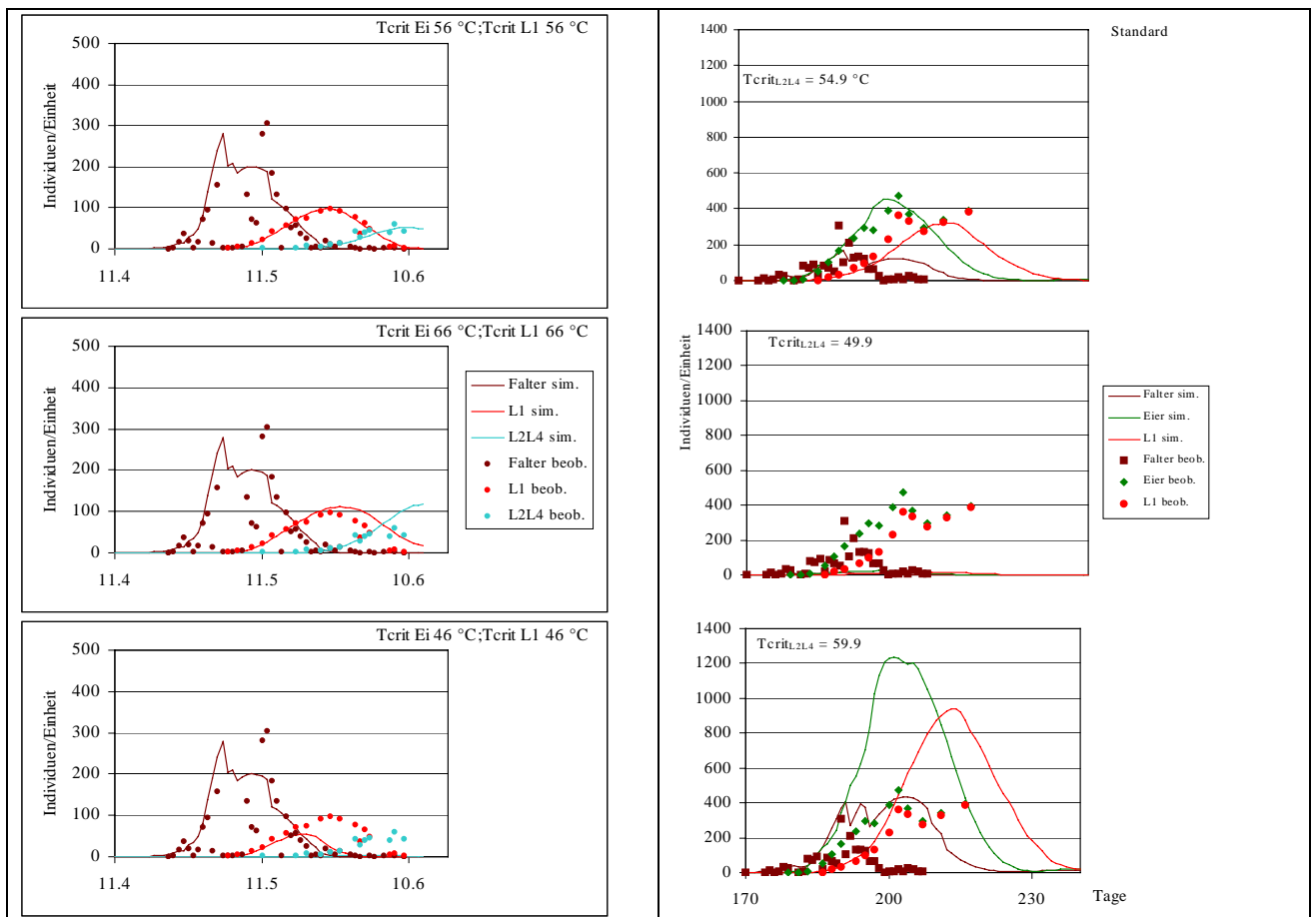


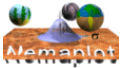
Abb. 10: akkumulierte Temperaturvergleiche von 1992-1999

3.3 Modellverhalten bei Parameteränderungen, Sensitivitätsanalyse

Auf die Kaskade von Abhängigkeiten der Stadien, sowie deren Parameter, war schon in der Modellentwicklung eingegangen. Auf diese Abhängigkeiten muss nochmals eingegangen werden, um die a) Sensitivität einiger Parameter zu veranschaulichen und b) die Probleme der Parameterkalibrierung aufzuzeigen. Die Abbildungen in Tabelle 7 demonstrieren, wie sich schon kleine Änderungen eines Parameters auf die Gesamtdynamik der einzelnen Stadien auswirken kann. Wieder wurde das Beispiel „Mäuerchen“, 1993 verwendet, da es der einzige Datensatz mit L2L4-Stadien ist (Tabelle 8 links). Eine Erhöhung der beiden Parameter $T_{crit}(Ei, L1)$ um jeweils $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, der den Verlauf der quadratischen Temperaturresponsefunktion nur leicht verändert, wirkt sich sowohl auf die Dauer der L1-Stadien, und damit auch auf die Höhe, als auch auf die Dauer und Höhe der L2L4-Stadien aus. Eine Verringerung um $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ verkürzt die Dauer des L1-Stadiums und reduziert die Überlebenswahrscheinlichkeit des L2L4-Stadiums auf nahezu 0.

Tabelle 8: Änderung des Modellergebnisses bei Parameteränderung; Bsp. links: Ändern des Parameters „ T_{crit} “ der Temperaturresponsefunktion um jeweils $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ zur Beschreibung der Überlebensrate für die Stadien Ei und L1; rechts: Änderung um $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ des Stadiums L2L4 mit Auswirkung auf die 2. Generation





Damit soll aufgezeigt werden, dass a) das Modellergebnis auf einige Parameter sehr sensitiv reagiert, b) die Parameterbereiche einiger Parameter sehr begrenzt sind und c) wie komplex das Modell verzahnt ist. Die Simulation muss als Einheit betrachtet werden, da eine Parameteränderungen in einem Teil unweigerlich eine Parameteränderungen in einem anderen Teil zur Folge hat.

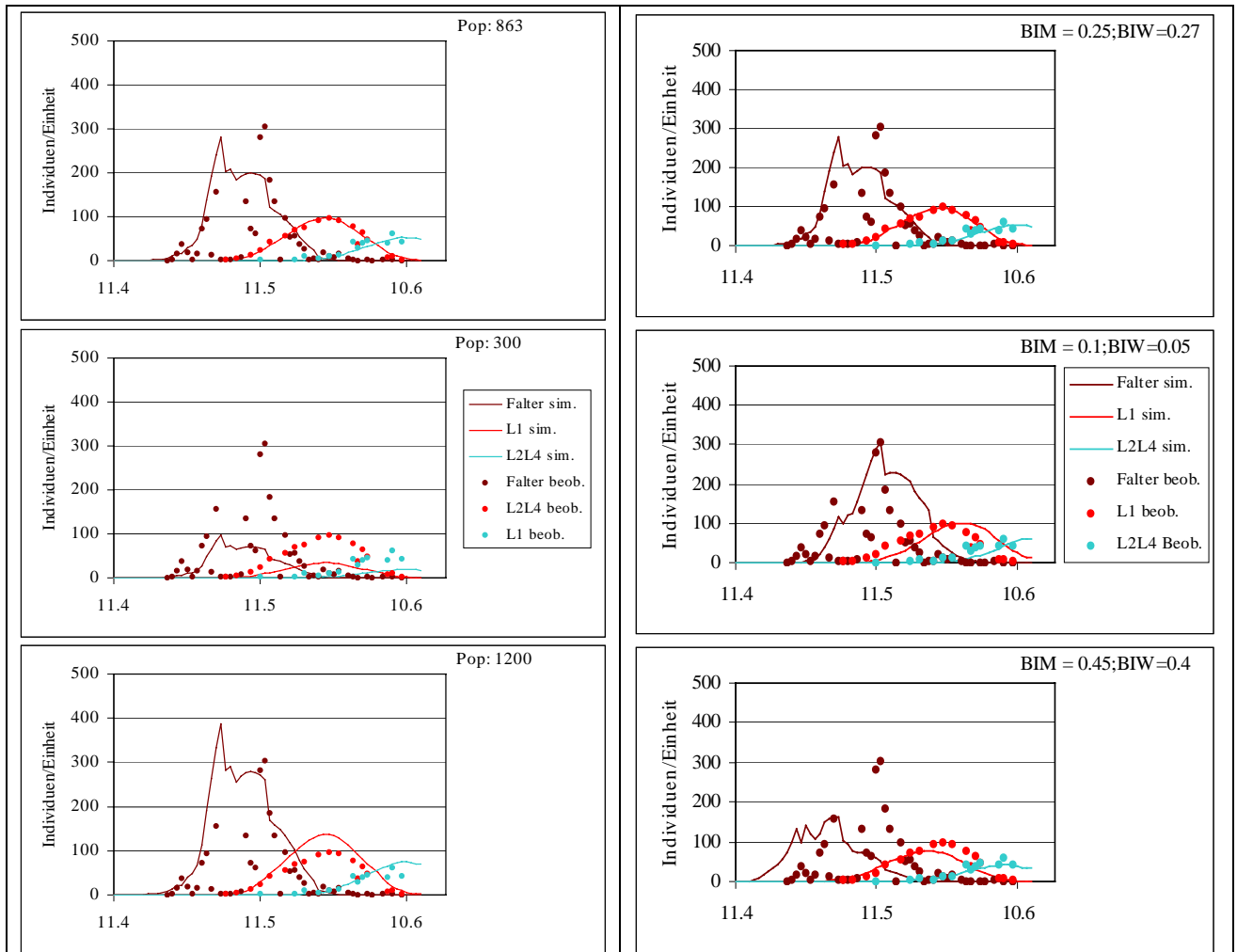
Bei der Suche nach den Relationen von der ersten zur zweiten Generation, d.h. der für die 1. Generation ermittelte Parametervektor wird auf die 2. Generation übertragen, zeigte sich innerhalb des Modellverhaltens eine eindeutige Beziehung von der Überlebensrate des Stadiums L2L4 auf den Beginn und die Höhe der 2. Generation. Tabelle 8 rechts demonstriert das Beispiel bei schon kleiner Änderung des T_{crit} - Parameters der entsprechenden Responsefunktion und den gegebenen Klimadaten. Die Population wird überhaupt nicht ausgebildet oder überschätzt.

Im folgenden Vergleich zu den übrigen Datensätzen ergab sich weiterhin, dass die Ausprägung der 2. Generation auch von der Überlebensrate der neugebildeten Puppen der nächsten Generation abhängt. In einer groben Schätzung wird von einem Einflussverhältnis von 60-70% (L2L4) zu 30-40% (Puppen) ausgegangen. Diese Parametersensitivität ist prinzipiell nicht erwünscht, ist aber auch das Ergebnis der Korrelationen mit zunehmender Zeit. Der Bezug von Überlebenswahrscheinlichkeit zur Ausprägung der 2. Generation wird ausschließlich als ein modellinterner Zusammenhang gesehen, wobei keine Aussage auf einen tatsächlich existierenden biologischen Zusammenhang getroffen wird.

3.4 Schätzen der Ausgangsverseuchungen; Eingabe der Anzahl der Puppen

Wie für jedes diskretes Modell wird ein Anfangswert benötigt. Dieses Modellkonzept sieht vor, dass für jeden Standort eine individuelle Anpassung in Form einer vermuteten Ausgangspopulation (in Puppen/ha) und eines Justierens an die ersten Falterfänge vorgenommen wird. Das Justieren erfolgt über einen biologischen Index (BI) in Anlehnung an die Biologische Zeit. Mit diesem Wert wird die 1. Altersklasse der Puppen „geladen“, d.h. sie bekommen einen biologischen Vorsprung, der den Schlupfprozess in das Stadium Adulte vorzieht (Wert ≈ 0.25) oder verzögert (Wert ≈ 0). Der Wertebereich liegt in der Theorie zwischen 0 und 1. Ein Höchstwert von 0.6 ist zwingend notwendig, da bei einem größeren Wert, z.B. nahe 1, nahezu alle Puppen gleichzeitig in das nächste Stadium schlüpfen würden, was wiederum zu einem verfrühten Beenden des Stadiums Adult führen würde. Dieser Index fasst alle möglichen, aber unbekanntes Faktoren, zusammen, die die Puppenentwicklung beeinflussen haben mögen. Biologisch ist er aber nicht näher zu spezifizieren. Der BI wird an die ersten Beobachtungsdaten angepasst. Im Durchschnitt hat sich für die ♀-Puppen ein 10% kleinerer BI als für die ♂-Puppen herausgestellt. In der Transformation der BI's zur realen Zeit besteht ein ungefähres Verhältnis von $0.05 \approx 1$ Tag in der 1. Generation und $0.08 \approx 1$ Tag in der 2. Generation. Der gegebene Rahmen ermöglicht eine Feinjustierung des Modells innerhalb eines Intervalls von 8 Tagen. In Tabelle 9 sind einige Simulationen zusammengefasst, die die Auswirkung einer Änderung dieser beiden Eingangsgrößen den Standardsituationen (oberste Abbildungen) gegenüberstellt.

Tabelle 9: Modellverhalten mit verschiedenen Startwerten (links) und verschiedenen Biologischen Indices BI (rechts)



In Tabelle 9 links, 1. Abb. war die Ausgangsdichte an die L1-Daten angepasst worden und stellt somit das modellinterne Optimum da. Eine kleinere Ausgangsdichte bewirkt nicht nur ein Unterschreiten der Abundanz aller Stadien, sondern scheinbar auch einen wesentlich verzögerten Beginn des Falterfluges. Tatsächlich startet die Falterpopulation am gleichen Tag wie die Kontrolle, aber der Populationsaufbau ist reduziert. Bei einer höheren Ausgangsdichte sind die Abweichungen bezüglich des Falterfluges weniger stark ausgeprägt. Der reduzierenden Faktoren der gegebenen Witterung lassen die Falterpopulation nicht überproportional anwachsen, aber das Ende des Falterfluges wird überschätzt. Ebenso wie die Abundanz der L1-Stadien. Hinsichtlich des Stadiums L2L4 sind die Effekte einer höheren Ausgangsdichte deutlich abgeschwächt. Das Beispiel demonstriert auch, wie Daten verschiedener Skalierung als Stützstellen für die Parameteranpassung einheitlich berücksichtigt werden können und in wieweit das Modell in seinem Verhalten als Einheit zu betrachten ist. Des Weiteren wurde die Variabilität hinsichtlich der BI's untersucht (Tabelle 9, rechts). Der vorgegebenen BI's wurden bei gegebener Ausgangsverseuchung an die ersten Daten der Falter und L1 angepasst. Kleinere BI's verschieben die Populationsdynamik der drei dargestellten Stadien

nach rechts. Was auffällt, dass die kleine Verschiebung (≈ 3 Tage) nicht nur einen verzögerten Beginn des Falterfluges bewirkt, sondern auch das zeitliche Muster des Flugverhaltens einen anderen Verlauf genommen hat. Der Anstieg ist weniger stark ausgeprägt, das Maximum ist in einem ähnlichen Bereich, aber zeitlich verzögert und die Dauer der Flugperiode ist verlängert. Auch der Beginn und Dauer der Folgestadien ist verschoben, es werden aber ähnliche Dichten erreicht. Ein hoher BI-Wert, also ein Vorverlegen des Falterfluges, führt zu einem starken Anstieg, dann aber zu einem kleineren Maximum und ein verfrühtes Ausklingen des Falterfluges. Der Beginn der Folgestadien wird durch den früheren Start nicht beeinflusst, aber die Populationsdichte der Stadien ist geringer und früher zu Ende. Anhand dieser Beispiele ist demonstriert, wie komplex die gegebene Modellstruktur Zeit- und Witterungsbedingungen koordiniert.

Abb. 11 vergleicht die Ergebnisse verschiedener Ausgangsdichten, wie sie sich anhand der verschiedenen Datengrundlagen und Verfahren ergeben würden. Praktisch ist die Eingabe der Puppenzahl ein Parameter, der zumindest in der Retrospektive mit Hilfe eines Schätzalgorithmus geschätzt werden kann. Da es sich bei diesem numerischen Verfahren um die Minimierung der Residuen handelt, erhält man eine Ausgangsverseuchung von 126 Puppen/ha (grüne Linie). Diese Dichte beschreibt den Mittelwertsverlauf in Bezug auf die Falterdaten. Die Verwendung des Anpassungsmodus zur Schätzung der Dichte ausschließlich anhand der Flugdaten ist nicht ratsam. Eine visuelle Anpassung an den äußeren Rand der Daten, was einer subjektiven Gewichtung einzelner Datenpunkte entsprechen würde, resultiert in einer Ausgangsdichte von 364 Puppen/ha (braune Linie). Nimmt man aber die Abundanz und Dynamik der L1-Stadien als Anpassungskriterium, so kommt man auf eine Dichte auf 850 Puppen/ha, die notwendig waren, um die gemessene L1-Population aufzubauen (blaue Linie).

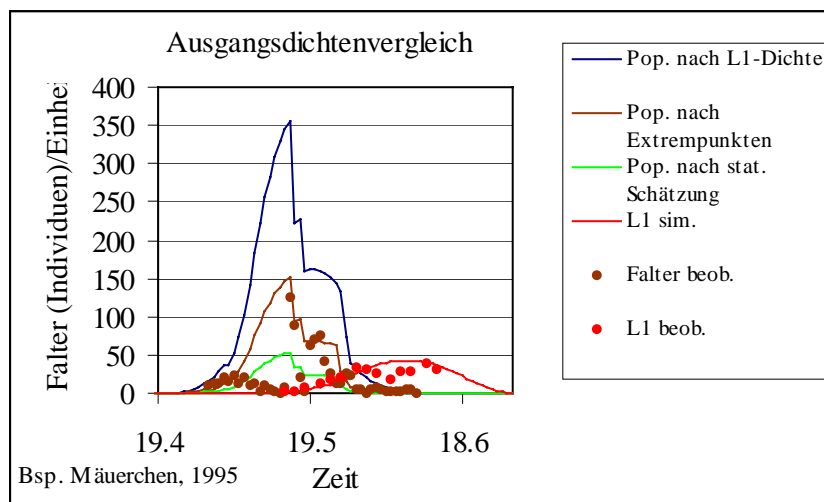


Abb. 11: Vergleich der geschätzten Ausgangsdichten je nach Datengrundlage (Bsp. Mäuerchen, 1995)

Zieht man Rückschlüsse von den Datensätzen mit mehreren Stadien auf die Datensätze nur mit Falterfängen, so sollte sich die Populationsdichte an den äußeren Rändern der idealisierten Glockenkurven orientieren.

5. Zusammenfassung:

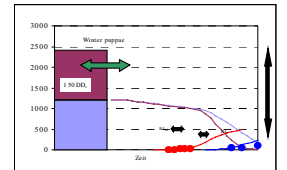
Basierend auf einem allgemeinen Lesliemodell ist eine individuelle Anwendungsplattform für die zeitliche und quantitative Beschreibung der Populationsdynamik der beiden Traubenwicklerarten *Eupoecillia ambiguella* und *Lobesia botrana* konstruiert worden. Die zu Beginn dieses Projekts formulierten Hypothesen, bzw. funktionellen Abhängigkeiten hinsichtlich der Witterung, hatten sich für die Simulation eines Standortes in einem Jahr als ausreichend erwiesen, in der Anwendung auf mehrere Jahre und/oder Standorte sind aber Abweichungen nicht auszuschließen. Diese Unzulänglichkeiten stellt das Gesamtkonzept des Lesliemodells aber nicht in Frage. Folgende Punkte lassen sich hervorheben:

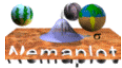
- Bezüglich der hier vorgestellten Traubenwicklerarten ist das Lesliemodell eine geeignete Modellform zu Beschreibung der Dynamik einer Generation;
- Die Übergangs- und Überlebenswahrscheinlichkeiten ließen sich witterungsabhängig durch entsprechende Sekundärfunktion transformieren;
- Es ist gelungen, einen für alle Messjahre konstanten Parametervektor zu identifizieren, der sowohl Klimakammerexperimente als auch Feldbeobachtungen empirisch verbindet;
- Die Auftauchwahrscheinlichkeit der ersten L1-Stadien erscheint ausreichend genau;
- Die Modellgenauigkeit ist für den Bekreuzten Traubenwickler höher als für den Einbindigen, da eine höhere Datendichte vorlag;

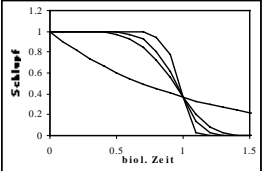
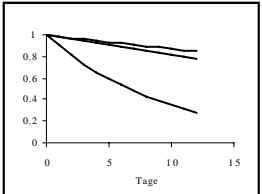
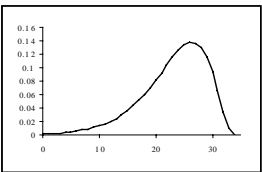
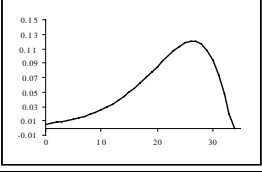
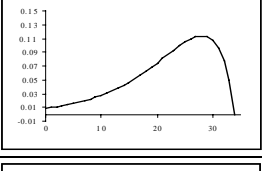
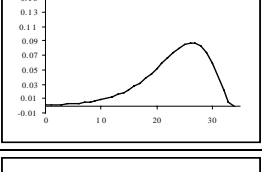
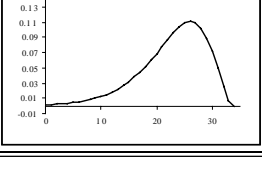
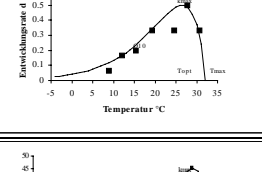
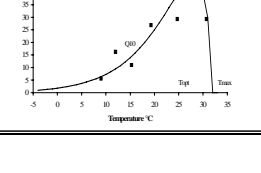
aber

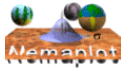
- Zur Abbildung des Gesamtdatensatzes (über die Jahre und Standorte) bestand die Notwendigkeit, eine hohe Anzahl von Parametern zu verwenden, die teilweise sehr sensitiv auf Änderungen reagieren.
- Die Simulation der 2. Generation anhand der Ergebnisse der 1. Generation kann verstärkt von den zeitlichen Beobachtungen abweichen;
- Die teilweise Überschätzung der 2. Generation, einmal insgesamt, als auch im Verhältnis von L1 zur gemessenen Falterdichte, deutet auf zusätzliche Mortalitätsfaktoren hin, die nicht unbedingt witterungsbedingt sein müssen;
- Die Sensitivitätsanalyse demonstriert,
- Das implementierte Parameterschätzmodul erscheint aufgrund der Modellstruktur und der hohen Korrelation der Parameter wenig effizient.

6 Anhang: Übersicht über die Parameterwerte

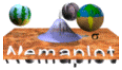
Parameter	Name		Effekt	Funktionsverlauf
300	Pop	Anfangspopulation	Anpassung an die Y-Achse,	
0.18	BIM	biol. Vorsprung ♂ BI	Anpassung an die X-Achse	
0.15	BIW	biol. Vorsprung ♀ BI		
150 o.	TS			
>1000				

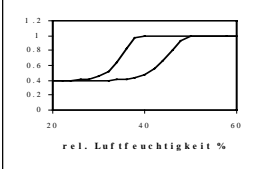


0.62 4.6 13.43 4.82 8.2	β_{Ei} β_{L1} β_{L2L4} $\beta_{Puppe\♂}$ $\beta_{Puppe\♀}$	Weibull Parameter für die Stadien Ei, L1, L2L4, Puppe ♂, Puppe ♀	Erzeugt die Verteilung der Schlupfwahrscheinlichkeit von einem Stadium ins nächste bei gegebener Temperatur	
0.98 0.98 0.9 0.986 0.985	λ_{Ei} λ_{L1} λ_{L2L4} $\lambda_{Puppe\♂}$ $\lambda_{Puppe\♀}$	angenommene exponentielle Sterberate für Ei, L1, L2L4, Puppe ♂, Puppe ♀	Steuert die quantitative Ausprägung des Populationsverlaufs, hat sich während der Modellentwicklung als unzureichend herausgestellt.	
0.1379 2.198 34 26.4	K_{Ei} $Q10_{Ei}$ $Tmax_{Ei}$ $Topt_{Ei}$	Temperaturresponsefunktion für das Stadium Ei	Entwicklungsrates in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur	
0.1211 1.906 34 26.4	K_{L1} $Q10_{L1}$ $Tmax_{L1}$ $Topt_{L1}$	Temperaturresponsefunktion für das Stadium L1	Entwicklungsrates in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur	
0.1135 1.757 34 28	K_{L2L4} $Q10_{L2L4}$ $Tmax_{L2L4}$ $Topt_{L2L4}$	Temperaturresponsefunktion für das Stadium L2L4	Entwicklungsrates in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur	
0.0878 2.222 34 26.4	$K_{Puppe\♂}$ $Q10_{Puppe\♂}$ $Tmax_{Puppe\♂}$ $Topt_{Puppe\♂}$	Temperaturresponsefunktion für das Stadium ♂ Puppe	Entwicklungsrates in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur	
0.1105 2.179 34 26.11	$K_{Puppe\♀}$ $Q10_{Puppe\♀}$ $Tmax_{Puppe\♀}$ $Topt_{Puppe\♀}$	Temperaturresponsefunktion für das Stadium ♀ Puppe	Entwicklungsrates in Abhängigkeit vom Tagesgang der Temperatur	
0.5 1.792 38 24.5	K_{OV} $Q10_{OV}$ $Tmax_{OV}$ $Topt_{OV}$	Temperaturresponsefunktion für die Präovipositionsphase	Entwicklungsdauer von Befruchtung bis zur ersten Eiablage	
45 1.9 32 28	K_{OV} $Q10_{OV}$ $Tmax_{OV}$ $Topt_{OV}$	Temperaturresponsefunktion für die maximale Eiablage pro Weibchen	Vermehrungsrate	



<p>0.0205 48.8 5</p>	<p>δ_{δ} $T_{crit\delta}$ °C $\beta_{S\delta}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Weibullverteilung ♂ Adulten</p>	<p>Steuert den quantitativen Populationsverlauf in Abhängigkeit von der T.</p>	
<p>0.0162 46.2 5</p>	<p>δ_{φ} $T_{crit\varphi}$ °C $\beta_{S\varphi}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Weibullverteilung ♀ Weibchen</p>		
<p>0.0154 56 5 43 100 15 41</p>	<p>δ_{Ei} T_{critEi} °C $\beta_{S,Ei}$ $H_{min E_i}$ $H_{max E_i}$ $\alpha_{H,Ei}$ $\beta_{H,Ei}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Feuchtigkeit, dargestellt als mittlere Dauer nach 20 Tagen Weibullverteilung Stadium Ei</p>		
<p>0.0115 56 19 41 100 15 41</p>	<p>δ_{L1} T_{critL1} °C $\beta_{S,L1}$ $H_{min L1}$ $H_{max L1}$ $\alpha_{H,L1}$ $\beta_{H,L1}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Feuchtigkeit, dargestellt als mittlere Dauer nach 20 Tagen Weibullverteilung Stadium L1</p>		
<p>0.0165 55.9 19 41 110 15 41</p>	<p>δ_{L2L4} $T_{critL2L4}$ °C $\beta_{S,L2L4}$ $H_{min L2L4}$ $H_{max L2L4}$ $\alpha_{H,L2L4}$ $\beta_{H,L2L4}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Feuchtigkeit, dargestellt als mittlere Dauer nach 20 Tagen Weibullverteilung Stadium L2L4</p>		
<p>0.0177 63 8 30 110 15 41</p>	<p>δ_{Puppe} $T_{critPuppe}$ °C $\beta_{S,Puppe}$ $H_{min Puppe}$ $H_{max Puppe}$ $\alpha_{H,Puppe}$ $\beta_{H,Puppe}$</p>	<p>Überlebenswahrscheinlichkeit als Funktion der Temperatur und Feuchtigkeit, dargestellt als mittlere Dauer nach 20 Tagen Weibullverteilung Stadium neugebildete Puppen</p>		
<p>6.5 15 0.4</p>	<p>W_{crit} β_w U_w</p>	<p>Zusätzliche Mortalität bei Überschreiten einer kritischen Windgeschwindigkeit in m/s U_w= untere Grenze</p>		
<p>6.5 6 0.6</p>	<p>N_{crit} β_N U_N</p>	<p>Zusätzliche Mortalität bei Überschreiten einer kritischen Niederschlagsdauer in Std.; ♂ + ♀ verschieden</p>		



45.5 14 0.4	Fcrit β_F U_F	Zusätzliche Mortalität bei Unterschreiten einer kriti- schen rel. Luftfeuchtigkeit in %; $\sigma + \rho$ verschieden		 <p>The graph plots a response function (y-axis, 0 to 1.2) against relative humidity in percent (x-axis, 20 to 60). Two sigmoidal curves are shown: a lower one for males (sigma) and a higher one for females (rho). Both curves start at a baseline of approximately 0.4 at 20% humidity and reach a plateau of 1.0 at 60% humidity.</p>
-------------------	-----------------------------	--	--	---