

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

Teil 1: Modellierung der Fruchtfolge anhand einer Differenzengleichung Nemaplot, Kai Schmidt, 1992¹

Zusammenfassung

Zur Simulation des Rübennematoden *Heterodera schachtii* findet eine einfache Differenzgleichung Verwendung. Diese beschreibt die Populationsdynamik des Nematoden über die Fruchtfolge hinweg, wobei sowohl der Populationsaufbau unter Zuckerüben als auch die Dynamik unter Nichtwirten mit demselben System beschrieben werden kann. Einzelne Übergangswahrscheinlichkeiten sind dichteabhängig formuliert. Die Parameteridentifizierung erfolgte anhand bekannter populationsdynamischer Eckwerte. Die Summe der abiotischen Faktoren unter Zuckerrüben wurde vereinfachend zusammengefasst zu einer diskreten Anzahl von Generationen pro Vegetationsperiode, welche mit den vorherrschenden Klimabedingungen assoziiert werden können. Das kalibrierte Modell ist ohne Parameteränderung ist anhand von Langzeitexperimenten aus verschiedenen Regionen verifiziert worden. Die klimaneutrale Formulierung des Populationsrückgangs unter Nichtwirten ermöglicht eine Langzeitprognose über den Zeitraum einer vollständigen Rotation hinweg.

1 Einleitung

Die landwirtschaftliche Praxis produziert unter ständig wechselnden Rahmenbedingungen. Dazu zahlen einerseits rechtliche Einschränkungen zur EG-Preis- und Strukturpolitik oder verschärfte Umweltgesetze, aber auch der sozialpolitische und umweltbewusste Wandel der Gesamtbevölkerung und nicht zuletzt der immer schneller werdende technische Fortschritt. Die Landwirtschaft ist aufgrund der statischen Produktionsstruktur mit ihren vielen Unwägbarkeiten kurzfristig nicht in der Lage, auf die wechselnden Rahmenbedingungen mit Änderungen im Produktionssystem zu reagieren. Mehrere Gesamtkonzepte innerhalb dieser variablen Rahmenbedingungen betreffen auch den phytomedizinischen Bereich. Im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes, der zunehmende Einsatz von Computern in der Landwirtschaft, sowie durch die messtechnische Erfassung der allgemeinen Produktionsparameter ist ein Bedarf an populationsdynamischen Modellen geschaffen worden. Prognosemodelle sind ein essentieller Bestandteil im Konzepts des integrierten Pflanzenschutzes (HOFFMANN et al., 1985). Die Verwendung von z.B. Wettermessstationen im Einsatzbereich Pflanzenschutz erfordert einerseits die Kenntnisse über die biologische Response auf die Messgrößen, für die numerische Verarbeitung aber die adäquate mathematische Formulierung. Seitens der Prognosemodelle wird dieser Bedarf nicht gedeckt, da einer der beiden Faktoren zumeist unberücksichtigt bleibt.

Gerade bei bodenbürtigen Schaderregern, wie dem Rübenzystennematoden *Heterodera schachtii* (Schmidt) im Zuckerrübenanbau, ist die Notwendigkeit solcher Modelle offensichtlich. Für gezielte Eingriffe ist es notwendig, dass die Abundanzdynamik des

¹ Das Projekt wurde 1992 abgeschlossen, aber z.T. sind noch verfügbare Daten aus 1993 dargestellt.



Schaderregers gezielt verfolgt wird. Der Nematode vollzieht aber während der Vegetationsperiode eine im Boden schwer zu beobachtende Dynamik. Mit steigender Verseuchung wird *H. schachtii* zu einem limitierenden Faktor im Zuckerrübenanbau. Sollte sich die industrielle Nutzung der Zuckerrübe erweitern und damit die Nachfrage nach dieser Kultur steigern, so ist zu erwarten, dass sich der Anteil der Zuckerrübe in den üblichen Fruchtfolgen noch erhöhen wird. Dies hat wiederum zur Folge, dass der Nematode als typischer Fruchtfolgeschädling verstärkt in das phytomedizinische Interesse rücken wird. *H. schachtii* ist seit über 120 Jahren bekannt und wurde von Schmidt 1874 als Verursacher der "Rübenmüdigkeit" erkannt (SCHLANG, 1990). Trotz dieses langen Zeitraums ist es der Züchtung noch nicht gelungen, resistente Zuckerrüben für den Markt zu entwickeln. Aus diesem Grund ist es notwendig, den Nematoden durch andere Verfahren unter Kontrolle zu halten.

Die direkten Bekämpfungsmöglichkeiten des Schaderregers sind eng begrenzt. Schärfere Vorschriften bei der Zulassung von Pflanzenschutzmitteln, sowie die Ausweitung von Wasserschutzgebieten lassen eine chemische Bodenentseuchung nicht mehr diskutabel erscheinen. Für alle Nematizide ist derzeitig die Zulassung in Deutschland erloschen.

Im Rahmen dieser Einschränkungen gilt es, optimierte Bekämpfungsstrategien im Sinne des integrierten Pflanzenschutzes zu entwickeln. Die schadensschwellenorientierte Bekämpfung des Nematoden erscheint als unüberwindliches Problem. Ohne fundierte Prognose ist eine Umstellung aufgezielte Maßnahmen nicht möglich. Lange vor dem eigentlichen Auftreten des Schadens müssen Entscheidungen getroffen werden, ohne konkrete Informationen über die zukünftige Abundanz zur Verfugung zu haben. Dieses Informationsdefizit muss überbrückt werden. Populationsdynamische Prognosemodelle des Schaderregers sind ein Hilfsmittel für die Überwindung dieses Defizits.

2 Literaturübersicht

2.1 Populationsmodelle

Die Klasse der verwendeten Modelle richtet sich nach der Art des zu untersuchenden ökologischen Systems. Mit zunehmender Komplexität der einzelnen Ökosysteme nimmt die Verwendbarkeit einfacher Regressionsmethoden ab. Ein Grossteil der auf komplexe Ökosysteme angewandten Modelle basiert auf bekannten mathematischen Strukturen, deren mathematische Analyse detaillierte Aussagen über ein Ökosystem ermöglicht. Im Rahmen dieser Analysen wird das tatsachliche biologische System oft vernachlässigt. So essentiell für das Verständnis von Ökosystemen solche Systemanalysen sind, so finden meist keine aus Versuchsdaten geschatzte Modellparameter Verwendung. Jedoch ist es für die praktische Anwendung wichtig, die Verbindung von Messdaten und Modellen zu finden (RICHTER und SONDGERATH, 1989).

Während sich einerseits für stetige Populationsänderungen einfache oder gekoppelte, nichtlineare Differentialgleichungen verschiedener Ordnung verwenden lassen, gibt es auf der anderen Seite in der Populationsdynamik diskrete Prozesse, die sich nicht mehr durch stetige Modelle approximieren lassen. Diskrete Prozesse lassen sich mit Hilfe von Differenzengleichungen beschreiben und finden dort Verwendung, wo Populationen mit getrennten Generationen oder verschiedenen Entwicklungsstadien auftreten (RICHTER, 1985). Bei überlappenden Generationen finden im Grenzfall wieder stetige Modelle Verwendung, aber LESLIE (1945, 1948) entwickelte diesbezüglich diskrete altersstrukturierte Modelle, wobei hier nicht die gesamte Populati-



on betrachtet wird, sondern die Alterskohorten einer Population. Diese Form der diskreten Modelle wird für zahlreiche Beispiele von CASWELL (1989) diskutiert. Alle diese Modelle sind deterministisch, d.h. das System ist durch den gegebenen Parametersatz und den gegebenem Startvektor bestimmt. In ökologischen Untersuchungen reichen diese Ansatze nicht aus, da die Entwicklung von Populationen von zahlreichen, exogenen, z.T. abiotischen Faktoren beeinflusst wird. SÖNDGERATH (1987) hat den klassischen Leslie - Ansatz um die stochastische Kovariate "Temperatur" erweitert.

FERRIS (1978, 1981), FRECKMAN und CASWELL (1985), sowie DUNCAN und McSORLEY (1987) geben einen Überblick über die Arten und Möglichkeiten von Modellen in der Nematologie. Die Populationsdynamik von *Globodera* ssp. wurden von JONES et al. (1978a) anhand einer Weiterentwicklung der "logistischen Wachstumsfunktion" modelliert. PERRY (1978) hat auf der Basis dieses Modells mögliche Parasitierungen des Getreidezystenälchens *Heterodera avenae* untersucht und die Modellentwicklung weiter geführt. SCHNEIDER und FERRIS (1986) benutzten einen Leslie - Ansatz unter Verwendung von Temperatursummen für die Modellierung von *Paratrichodorus minor.*

Als weitere Größe Modellgruppe müssen die reinen Simulationsmodelle aufgezählt werden (FERRIS, 1976; WARD et al., 1985; CASWELL et al., 1986; NOLING und FERRIS, 1987; van der WERF et al., 1988). Die Anwender der Simulationsmodelle kritisieren den hohen Vereinfachungs- und Abstraktionsgrad der übrigen Modellklassen, der nicht den komplexen Interaktionen der ökologischen Systeme entspricht. Simulationsmodelle repräsentieren eine enge Orientierung anhand der bekannten Biologie des Systems und sind zunehmend realitätsnah aufgebaut (FERRIS, 1984). Diese Modelle dienen dazu, bestimmte hypothetische Wissenslücken innerhalb des ökologischen System zu schließen und neue Anstöße in der zukünftigen Forschungsrichtung zu liefern. Sie basieren zum Teil aber auf einer undefinierten mathematischen Struktur (RICHTER et al. 1989), aufgrund ihrer "Realitätsnähe" verlieren sie ihre Flexibilität.

Die Anforderungen an diese Modellklassen sind durch einen maximalen Gültigkeitsbereich, einer Größen Realitätsnähe und einer biologisch orientierten Exaktheit charakterisiert (FRECKMAN et al., 1985). Was bei der konkreten Anwendung und Übertragbarkeit alter dieser Modelle selten berücksichtigt wird, ist die mangelnde Stabilität der Parameter oder der Modelle bei der Anpassung an verschiedene, externe Situationen des modellierten Agrarökosystems. Des weiteren ist nicht die Implementation solcher Modelle auf dem Computer das Problem, sondern die unvollständigen Informationen der essentiellen Parameter und deren Bedeutung innerhalb des Modells (RICHTER und SÖNDGERATH, 1990). Die Trennung der Bereiche Modellbildung und statistische Datenanalyse führt zu den genannten Problemen der allgemeinen Übertragbarkeit solcher Modelle.

In dieser Arbeit soll ein Mittelweg zwischen den vereinfachenden, mathematischen Modellen und den reinen Simulationsmodellen eingeschlagen werden. Das Ziel ist es, die komplexen Zusammenhänge der Entwicklungsdynamik des Nematoden auf bekannte mathematische Strukturen abzubilden, wobei die biologische Begründbarkeit des Ansatzes im Vordergrund steht. Die z.B. von FRECKMAN et al. (1985) aufgestellten Maximalforderungen sollen dabei weites gehend erfüllt werden.



2.2 Die Entwicklungsbiologie von Heterodera schachtii

Um H. schachtii in seiner Umwelt modellieren zu können, muss sowohl die Biologie des Nematoden als auch die Wirkung von einzelnen exogenen und endogenen Faktoren auf die Populationsdynamik bekannt sein. Als obligater, polyphager Parasit benötigt H. schachtii einen Wirt, um einen vollständigen Lebenszyklus durchlaufen zu können. Der Nematode entwickelt sich in klar definierten Stadien. Die zu Beginn der Vegetation im Boden vorliegenden Zysten beinhalten Eier unterschiedlicher Entwicklungsstufen. Z.T. sind die Eier in der Embryonalentwicklung, oder aber gefüllt mit L1-Larven oder infektiösen L2-Larven². Nur die L2Larven sind in der Lage, aus den Eiern zu schlüpfen und die Zyste zu verlassen. Diese verschiedenen physiologischen Stadien sind in dem Begriff "Eier und Larven" zusammengefasst. Die nach dem Verlassen der Zyste frei im Boden befindlichen L2-Larven penetrieren die Wirtswurzel kurz hinter der Wurzelspitze, werden sedentär, und entwickeln sich innerhalb der Pflanze über weitere Larvenstadien zu geschlechtsreifen Adulten unterschiedlichen Geschlechts. Die Männchen verlassen die Wurzel, befruchten die Weibchen und sterben ab. In den befruchteten Weibchen entwickeln sich die Eier der nächsten Generation. Die Anzahl der neugebildeten Eier schwankt zwischen einigen wenigen und 600 (STEELE, 1984). Die in der Folge absterbenden Weibchen metamorphosieren zu Zysten, dem Überdauerungsstadium des Nematoden. Mit zunehmender Alterung im Boden verfärbt sich die Zyste von weiß nach braun. Die Eier entwickeln sich innerhalb der Zyste über verschiedene Embryonalstadien zu neuen infektiösen L2-Larven. Diese inzystierten Eier und Larven können mehr als 10 Jahre überleben und ihre Infektiösität aufrechterhalten (KÄMPFE, 1960, 1962; DECKER, 1969; STEELE, 1984; HOFFMANN et al., 1985). Da bei H. schachtii keine Diapause besteht, kann dieser Lebenszyklus mehrere Male Während der Vegetationsperiode vollendet werden und zu einem erheblichen Populationsanstieg unter Zuckerrüben fuhren (DIG-GAN, 1959; THOMASON und FIFE; 1962; MÜLLER, 1979; GRIFFIN, 1988).

Die Entwicklungszeit für eine Generation ist von exogenen biotischen und abiotischen Faktoren abhängig. Zu den wichtigsten Umwelteinflüssen zählen:

- Temperatur;
- Feuchtigkeit;
- O₂/CO₂-Verhältnisse;
- Bodenart, -struktur, -bearbeitung, pH-Wert;
- Wirt (Art, Alter. Fitness, Nährstoffversorgung, Wurzelform, Wurzelausbildung)

Alle diese Faktoren wirken in unterschiedlichem Maße, z.T. synergistisch, auf die potentielle Entwicklung (SANTO und BORLANDER, 1979). Die Temperatur ist maßgeblich für die Entwicklungsgeschwindigkeit der Stadien verantwortlich und damit für die Anzahl der Generationen und die zu erwartenden Ertragsverluste (GRIFFIN, 1988), während Bodenfeuchtigkeit und die Boden-Gas-Verhältnisse die Aktivität einiger Stadien beeinflusst (WALLACE, 1956, 1958; JONES, 1975a; BABATOLA, 1981). Diese Faktoren wiederum sind abhängig von der Bodenart (JONES, 1975b). Der Wirt und dessen kapazitätsbeeinflussende Fitness geben erst die Möglichkeit einer Vermehrung. Neben den exogenen Faktoren sind auch endogene Faktoren für die quan-

²In der englisch-amerikanischen Taxonomie werden die einzelnen Larvenstadien von dem Begriff "Juveniles" her als J2,J3,J4 bezeichnet. Diese Terminologie findet auch in deutschen Veröffentlichungen immer mehr Verwendung. Es bleibt im Folgenden aber bei der deutschen Bezeichnung L2, L3, L4.



titativen Endverseuchungen des Nematoden nach Zuckerrüben verantwortlich. Interspezifische Konkurrenzbedingungen werden aufgrund der beobachteten dichteabhängigen Vermehrungsraten (GOFFART, 1952; JONES, 1956; STEUDEL et al., 1981; MOLTMANN et at., 1985) vermutet, wobei als Ursachen für die Regulation Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen (KÄMPFE et al., 1964; KERSTAN, 1969; JOHNSON und VIGLERICHO, 1969 b) oder aber Änderungen im Zystenfüllungsgrad (SEINHORST, 1967,1984) diskutiert werden.

Dichteerhebungen an Feldpopulationen sind aufwendig, fehlerbehaftet und aufgrund der Größen räumlichen Heterogenität durch eine hohe Varianz gekennzeichnet (MÜLLER, STEUDEL und SCHLANG, 1990). Die Erkenntnisse dieser Untersuchungen spiegeln nur einen kleinen Zeitausschnitt aus den komplexen dynamischen Interaktionen innerhalb der Biozönose des Nematoden wider.

Im Rahmen einer Bekämpfung des Nematoden bereiten der Zeitpunkt der Probennahme, die arbeits- und kostenintensive Auswertung, der Zeitpunkt der Bekämpfung, die Langfristigkeit der Prognose und die späte Erfolgsverifizierung Größe Probleme (McSORLEY, FERRIS und FERRIS, 1982). Aufgrund dieser Probleme werden Untersuchungen meist nur zur Saat Zuckerrübe und nach Zuckerrübe durchgeführt und die Werte ins Verhältnis zueinander gesetzt. Diese Vermehrungsraten sind das Ergebnis der oben diskutierten endogenen und exogenen Einflussgrößen. Nur vereinzelt wurde die Dynamik der einzelnen Stadien Während der Vegetationsperiode untersucht (MÜLLER. 1979; THOMAS, 1979; CRUMP und KERRY, 1987). Die anhand von Laborexperimenten bekannten Einflussgrößen auf die Populationsdynamik von H. schachtii lassen sich nicht ohne weiteres auf die Ergebnisse von Feldversuchen übertragen. Die in bestimmten Jahren beobachtete Vermehrungsrate, d.h. das Verhältnis von Ausgangsverseuchung vor Rüben zu Endverseuchung nach Rüben, ergibt sich aus der Summe der oben diskutierten endogenen und exogenen Einflussgrößen. Der Informationsgehalt dieses Untersuchungsverfahren lässt aber eine quantitative Identifizierung der einzelnen Kausalzusammenhänge nicht zu, so dass die Ursache für eine bestimmte Vermehrungsrate mehr durch hypothetische Überlegungen als durch konkrete Einzelergebnisse charakterisiert ist.

3 Vom Lebenszyklus zum Modell

Der Lebenszyklus von *H. schachtii* lässt sich in das in Abb. 1 dargestellte Kompartimentmodell übertragen. Anhand des Modells ist dargestellt, welche Entwicklungsstadien in einem Kompartiment zusammengefasst sind und welche Stadien vom Wirt beeinflusst werden.





Abb. 1: Kompartimentmodell das Lebenszyklus von *H. schachtii*

Abgeleitet von dem bekannten Lebenszyklus (STEELE, 1984) lassen sich anhand des Kompartimentmodells folgende Übergangswahrscheinlichkeiten aufstellen:

Aus den im Boden vorliegenden inzystierten Eiern und Larven schlüpfen mit einer Wahrscheinlichkeit p_h L2Larven, die mit der Wahrscheinlichkeit p_p sine Wirtswurzel auffinden und penetrieren. Dort entwickeln sie sich mit der Wahrscheinlichkeit p_d über verschiedene Larvenstadien zu Adulten. Der Nematode zeigt ein ausgeprägtes Geschlechtsdifferenzierungsverhalten. Für die Modellierung der Gesamtdynamik sind nur die vermehrungsfähigen Stadien von Interesse. Die adulten Weibchen vermehren sich mit einer bestimmten Vermehrungsrate F. Die inzystierten Eier und Larven überleben in den neugebildeten Zysten mit einer Wahrscheinlichkeit p_{ov} den Winter. Hinzu kommt der Anteil der Population, der in der vorausgegangenen Vegetationsperiode nicht geschlüpft ist und mit der angegebenen Wahrscheinlichkeit p_{surv} überlebt. Dies ist ein klassischer Ansatz, um Populationen mit diskreten Stadien zu modellieren (RICHTER, 1985). Wie oft dieser Kreislauf Während einer Vegetationsperiode durchlaufen wird, ist von der Wirtseignung und den klimatischen Umweltbedingungen des jeweiligen Jahres abhängig.

3.1 Aufstellen der Modellgleichungen

Aus der Schar der möglichen Modellansatze zur Beschreibung der Nematodendynamik (DUNCAN et al., 1987) bietet sich analog zur Biologie des Nematoden ein diskretes, deterministisches Modell an. Zur Abschätzung der Ertrags-Verlust-Relationen sind aus landwirtschaftlicher Sicht die inzystierten Eier u. Larven (x) im Frühjahr des Jahres n+1 die zu modellierende Zielgröße. Die Variable x_{n+1} ist abhängig von der



Populationsdynamik des vorhergegangenen Jahres n und lässt sich in folgender Differenzengleichung allgemein formulieren:

$$x_{n+1} = f(x_n, G_{n,}\theta_n) \cdot p_{ov}$$
 GI. 1

 x_{n+1} ist das Stadium Eier u. Larven zu Beginn des Jahres n+1 und steht in Abhängigkeit zur Dynamik der vorhergegangenen Vegetationsperiode und der Anzahl der Eier u. Larven x zum Zeitpunkt n. θ_n bezeichnet den Einfluss der angebauten Kulturart des Jahres n auf die Populationsdynamik der Eier und Larven, G_n die Anzahl der Generationen pro Vegetationsperiode. Diese Generationen ergeben sich aus der Summe der Umweltfaktoren. P_{ov} ist die Wahrscheinlichkeit den Winter zu überleben.

Die Funktion f ergibt sich aus einer zweiten Differenzengleichung, welche die Populationsdynamik innerhalb des Zeitraums einer Generation modelliert. Wegen der Möglichkeit des Nematoden, innerhalb einer Vegetationsperiode unter Zuckerrüben mehrere Generationen zu durchlaufen, wird ein weiterer Index i eingeführt, der die aktuelle Generation indiziert:

$$x_{n,i+1} = x_{n,i} \cdot p_p(L2_{n,i}) \cdot p_d(L3_{n,i}) \cdot F(A) + p_{surv} \cdot (1 - p_{h,i}) \cdot x_{n,i}$$
 GI. 2

wobei folgende Bezeichnung gilt:

- x = Eier u. Larven der i-ten Generation des Jahres n
- L2 = Entwicklungsstadium L2
- L3 = Entwicklungsstadium L2, L3, L4, Adulte in der Wurzel
- A = adulte Weibchen
- F = Vermehrungsrate
- p_h = Schlupfwahrscheinlichkeit
- p_p = Penetrationswahrscheinlichkeit in die Wurzel
- p_d = Wahrscheinlichkeit sich zum Adulten zu entwickeln
- p_{surv} = Überlebenswahrscheinlichkeit für eine Generation
- 1-p_h = Gegenwahrscheinlichkeit des Schlupfs

In Abhängigkeit von den beeinflussenden Umweltfaktoren wird diese Iteration mehrmals durchlaufen und ergibt $f(x_n, G_n, \theta_n)$ Eier und .Larven zum Ende des Jahres n. In der Erläuterung der GI. 2 soll nochmals auf den biologischen Hintergrund hingewiesen werden. Innerhalb einer Generation berechnet sich die Entwicklung des Nematoden durch die Schlupfwahrscheinlichkeit p_h , die Wahrscheinlichkeit die Wurzel zu penetrieren p_p , die Entwicklungswahrscheinlichkeit zum Adulten innerhalb der Wurzel, p_d , und die Fertilität F der weiblichen Adulten. Jede dieser Wahrscheinlichkeiten $p_{h,p,d}$, sowie die Fertilität F wird durch die angebaute Kultur des Jahres n beeinflusst $(\theta_{h,p,d}, \theta_F)$. Der besseren Übersicht wegen ist der Parameter θ aus GI. 2 ausgeklammert worden. Hinzugefügt werden diejenigen, die nicht geschlüpft sind, $(1-p_h)$, und überlebt haben (p_{surv}). Die Multiplikation mit der Überwinterungswahrscheinlichkeit p_{ov} ergibt die Ausgangsverseuchung im Frühjahr oder zur Saatzeit Zuckerrübe.

Einige der vorgestellten und von der Biologie abgeleiteten Wahrscheinlichkeiten sind konstant. Das biologische Konzept erfordert aber die Einführung von Dichteabhängigkeiten, da in der Biologie des Nematoden dichteabhängige Prozesse zu beobachten sind, (GOFFART, 1952; JONES, 1956; SEINHORST, 1967; COOKE und THO-



MASON, 1979; MOLTMANN et al., 1985; SCHLANG, 1987; HAMBÜCHEN, 1990), wobei die Frage in welchem Stadium die regulativen Begrenzungen auftreten, unterschiedlich diskutiert wird.

3.2 Herleitung der Modellparameter und Übergangswahrscheinlichkeiten

Im folgenden Schritt sollen die bisher abstrakt dargestellten Wahrscheinlichkeiten und Modellparameter genauer charakterisiert und aufgrund der biologischen Zusammenhänge durch mathematische Funktionen beschrieben werden.

3.2.1 p_h: Die Schlupfwahrscheinlichkeit

H. schachtii ist ausgesprochen schlupfsensibel und reagiert auf Veäanderungen der Umwelt auch ohne Anwesenheit eines Wirts mit Spontanschlupf. Umweltveränderungen können z.B. Temperaturschwankungen, Veränderung der Bodenfeuchtigkeit (KÄMPFE, 1962; MORIARTY, 1963; CLARKE und PERRY, 1977) oder aber Bodenbearbeitungsmaßnahmen und Herbizideinsatz sein (KRAUS und SIKORA 1981,1983; BEANE und PERRY, 1990). Auch wenn in der Schlupfphase zahlreiche biochemische Prozesse ablaufen, die den Schlupfverlauf beeinflussen (CLARKE et al., 1977) und dementsprechend modelliert werden können (VAN DE WERE et al., 1985), so wird hier die Schlupfwahrscheinlichkeit auf folgende Funktion vereinfacht:

$$p_{h,i}(\theta_{h,n}) = p_{h0} \cdot (1 - e^{-\theta_h})$$

GI. 3

wobei gilt:

ph0 = c/gi
c = maximale Schlupfwahrscheinlichkeit
gi = Gewichtungsfaktor für den Schlupf in Abhängigkeit von der i-ten Generation.

- θ = Einfluss der Kulturart auf den Schlupf
- n = Jahr n

Es wind angenommen, dass immer nur ein Anteil der Population schlüpft und das Schlupfverhalten nicht von der räumlichen Verteilung im Boden beeinflusst ist. D.h. die Schlupfwahrscheinlichkeit unterliegt einer zufälligen Verteilung. θ_h ist der kulturspezifische Einfluss auf den Schlupfprozess. Die exponentielle Formulierung der Schlupfwahrscheinlichkeit ist näherungsweise aus den allgemeinen Überlegungen des Wirt -Parasit - Befalls abgeleitet (RICHTER, 1985).

Die Kenntnisse über die Populationsdynamik von Nematoden Während der fortschreitenden Vegetationsperiode sind gering (FERRIS, 1976). Aus Untersuchungen her abgeleitet, wird vermutet, dass das Schlupfverhalten in den folgenden Generationen innerhalb einer Vegetationsperiode verringert ist (THOMAS, 1990). Diesbezüglich ist noch keine Klärung erfolgt. Eine Begründung für einen verminderten Schlupf ist ein mangelndes Feinwurzelsystem in den entsprechenden Bodenhorizonten. CRUMP und KERRY (1987) beobachteten eine verminderte Fruchtbarkeit in der 2. Generation, begründet durch die Wurzelseneszenzen im Herbst. Der Gewichtungsfaktor c/gi, berücksichtigt den beobachtbaren Rückgang der Schlupfwahrscheinlichkeit neugebildeter Eier und Larven mit zunehmender Vegetationsdauer. In dem Modellansatz sinkt die Schlupfwahrscheinlichkeit linear mit der Generationenzahl.



3.2.2 pp: Die Penetrationswahrscheinlichkeit

Biologisch komplexer ist die Wahrscheinlichkeit für das Auffinden der Wirtswurzel, hier als Penetrationswahrscheinlichkeit bezeichnet. Der Penetrationsprozess beinhaltet mehrere interspezifische Prozesse zweier verschiedener Systeme. Einerseits wachst die Wirtswurzel über die Zeit, anderseits verfügt der Nematode über einen gewissen Grad an Mobilität (WALLACE, 1958). Trotz der Wachstumsprozesse der Wirtswurzel ist die Kapazität des Wurzelsystems für den Nematoden ab einer gewissen Ausgangsverseuchung limitiert. Diese mehreren, parallel stattfindenden Prozesse sind in dem Modellansatz über eine Weibullfunktion mathematisch abstrahiert worden. In diesem Fall bezeichnen die Faktoren der Funktion eine maximale Penetrationswahrscheinlichkeit und einen dichteabhängigen Term, der das Eindringen der freien L2-Stadien begrenzt.

$$p_{p}\left(L2_{n,i}\left(\theta_{p,n}\right)\right) = \theta_{p} \cdot p_{p0} \cdot e^{-\left(\frac{L2_{n,i}}{\theta_{p} \cdot D_{p}}\right)^{2}}$$

Die Zusammensetzung der

Gl. 4 auf der Ba-

GI. 4

sis der Weibullverteilung muss

ausführlicher erläutert werden. Die Weibullverteilung beschreibt mit nur 2 Parametern typische dichteabhängige Prozesse, wie sie in biologischen System aufzufinden sind. In Abhängigkeit von einer kritischen Dichte D_p und dem Formparameter γ können sogenannte Pufferprozesse beschrieben werden. Bei geringer Ausgangsverseuchung

und zunehmender Dichte ändert sich die Wahrscheinlichkeit nicht, erst bei überschreiten der kritischen Dichte sinkt die entsprechende Wahrscheinlichkeit (Abb. 2a). Das Ausmaß der Änderung ist von dem Formparameter abhängig (Abb. 2b). In Anwendung der Funktion zur Beschreibung der Penetrationswahrscheinlichkeit von *H. schachtii* in die Wurzel, wird, in Anlehnung an die Untersuchungen von APEL et al. (1957) und SEINHORST (1985), davon ausgegangen, dass mit geringer Eindringungsrate keine Änderung in der Wahrscheinlichkeit erfolgt. Erst mit zunehmender Ausgangsverseuchung ändert sich diese Wahrscheinlichkeit.

Die Penetrationswahrscheinlichkeit ist abhängig von der Dynamik des Wurzelwachstums und dem Anteil an Feinwurzein (KÄMPFE, 1960; CASWELL et al., 1986) und ist damit ein zeitabhängiger Prozess. Hier wurden diese Wachstumsprozesse auf einen konstanten Parameter vereinfacht. Dieselbe Problematik besteht bezüglich der Wurzelkapazität für den Nematoden. Aufgrund der relativ langen und variablen Zeit, die für die Vollendung einer Generation benötigt wird, wurde die kritische Dichte D_p konstant gesetzt. Diese konstante kritische Dichte gilt für den Bodenhorizont von 0-30 cm Tiefe. Da der Nematode nur kurz hinter der Wurzelspitze in die Pflanze eindringt, wird im Folgenden der attraktive Anteil des Feinwurzelsystems am Gesamtwurzel system betrachtet. Bei jungen Wirtspflanzen ist der Anteil der Feinwurzeln am Gesamtwurzelsystem groß. Mit zunehmendem Wurzelwachstum sinkt dieser Anteil,





Abb. 2 a) Änderung der Penetrationswahrscheinlichkeit p bei zunehmender Verseuchungsdichte, variabler kritischer Dichte D_p und konstanten Formparameter; b) variabler Formparameter

so dass, trotz vermehrter Wurzelbiomasse, die Penetrationswahrscheinlichkeit konstant bleibt. Damit heben sich die zwei dynamischen Prozesse, nämlich das Wurzelwachstum einerseits und der Anteil von Feinwurzeln am Gesamtwurzelsystem anderseits auf und sind im Mittel über die Zeit konstant. D ist natürlich wiederum abhängig von der Kulturart.

Die formulierten Dichteabhängigkeiten in der Entwicklungsdynamik von *H. schachtii* leiten sich aus Experimenten ab (COOKE et al., 1979). Biologisch ist es durchaus sinnvoll und erklärbar, eine dieser Dichteabhängigkeiten in der Penetrationswahrscheinlichkeit einzusetzen (MOLTMANN et al., 1985). Bei gegebener Wahrscheinlichkeit auf der Basis einer Weibullfunktion zeigt die Penetrationsrate einen charakteristischen Verlauf (Abb. 3). Die Anzahl eingedrungener Larven steigt bis zu einem Optimum linear mit zunehmender Ausgangsverseuchung in der Bodenlösung. Mit Überschreiten dieses Optimums sinkt die Anzahl der in der Wurzel befindlichen Larven wieder ab. Wann dieses Optimum überschritten wird ist abhängig von der kritischen Dichte D_p. In Untersuchungen über die Penetrationsrate des Getreidezystennematoden *H. avenae* ist genau dieser beschrieben Verlauf beobachtet worden (OHNESORGE, 1991). Damit sind die komplizierten Prozesse der Penetration, die in der Realität im mehrdimensionalen Raum ablaufen (GILLIGAN, 1990), auf einen Wurzelfaktor und einen einfachen Dichteabhängigkeitsterm reduziert worden.





Abb. 3: Anzahl eingedrungener Larven in Abhängigkeit von der Ausgangsverseuchung und verschiedenen kritischen Dichten D_p

3.2.3 pd: Die Wahrscheinlichkeit der Adultenentwicklung

Die Wahrscheinlichkeit für die Adultenentwicklung kann in ähnlichen Relationen wie die Penetrationswahrscheinlichkeit angenommen und diskutiert werden. Auch hier wird eine kapazitätslimitierende Dichteabhängigkeit bezüglich der Larvenentwicklung angenommen.

$$p_{p}\left(L\S_{n,i}\left(\theta_{d,n}\right)\right) = \theta_{d} \cdot p_{d0} \cdot e^{-\left(\frac{LS_{n,i}}{\theta_{d}}\right)}$$

GI. 5

wobei

- $L3_{n,i}$ = Anzahl der I2Larven, die erfolgreich in die Wurzel eingedrungen sind und sich zu L3-, L4-Larven und Adulte weiterentwickeln
- P_{d0} = maximale Wahrscheinlichkeit für die Entwicklung zum adulten Weibchen
- D_d = kritische Dichte bezüglich der Nematodenstadien L2,L3,L4,Ad in der Wurzel (Kulturabhängig)

 λ = Formparameter

 θ_d = Kulturspezifischer Faktor

Der Anteil der Nematoden, der in die Wurzel eingedrungen und sich über die verschiedenen Stadien weiterentwickelt hat, ist wiederum dichteabhängig formuliert. Die maximale Entwicklungswahrscheinlichkeit p berücksichtigt die stattfindende Geschlechtsdifferenzierung der weiblichen Adulten (KÄMPFE et al., 1964; MÜLLER, 1987). Es kommt zur Reduzierung der in der Wurzel befindlichen Nematoden. Theoretischer Hintergrund für diese Dichteabhängigkeiten ist vermutlich ein verändertes "Source - Sink" Verhältnis bei Nematodenbefall (JOHNSON et al., 1969 b).

3.2.4 F: Die Fertilitätsrate

Die potentielle Möglichkeit der Embryonalentwicklung ist ein Prozess, der ebenfalls stark von exogenen und endogenen Faktoren abhängt (SEINHORST, 1984; JOHN-SON et al., 1969a). Mögliche Einflussgrößen bestehen in der Nährstoffverfügbarkeit des Wirts oder wiederum in angenommenen Dichteabhängigkeiten. In diesem Modell



wird die Vermehrungsrate konstant gesetzt (JONES und KEMPTON, 1978b), da die verschiedenen Einflussgrößen, z.B. durch den Wirt, nur diskutiert werden. Diese Interaktionen sind aber nicht soweit quantifiziert, dass eine Beschreibung der Verhältnisse durch Funktionen möglich wäre:

$$F(A)\theta_{F,n} = F_0 \cdot \theta_F$$

GI. 6

F₀ = maximale Fertilitätsrate

 θ_p = kulturspezifischer Faktor

Die Fertilitätsrate ist wiederum mit der angebauten Kulturart des Jahres n gekoppelt.

3.2.5 Der Parameter G: Anzahl der Generationen/Vegetationsperiode

Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Nematoden ist vom Wirt und von den Umweltfaktoren beeinflusst und ergibt die potentielle Generationenzahl/Vegetationsperiode. Die Spanne der tatsachlich durchlaufenen Generationen/Vegetationsperiode schwankt unter hiesigen Bedingungen zwischen 1 und 3 {MÜLLER, 1979; THOMAS, 1979), wobei 2 Generationen unter den durchschnittlichen Klimabedingungen in Deutschland als normal anzusehen sind, Während in Teilen der USA bis zu 5 Generationen beobachtet werden können (THOMASON und FIFE, 1962; GRIFFIN, 1988). Auch wenn diese Anzahl von Generationen in der Literatur diskutiert wird, so fällt auf, dass eine der Generationenanzahl entsprechende Endverseuchung überhaupt nicht berücksichtigt wird, bzw. nur ansatzweise zugeordnet wird (FICHTNER. 1985).

Zu den die Entwicklung einer Generation beeinflussenden Umweltfaktoren zahlen die Temperatur (RASKI und JOHNSON, 1959; GRIFFIN, 1988), die Bodenfeuchtigkeit (WALLACE, 1955, 1956; PICHTNER, 1985), Boden-Gas-Verhältnisse, Bodenart (WALLACE, 1956; HEIJBRQEK, 1973; SANTO und BORLANDER, 1979) aber auch Herbizidmaßnahmen (KRAUS und SIKORA, 1981, 1983; BEANE u. PERRY, 1990) und sonstige Verfahren. Diese exogenen Faktoren wirken fördernd, bzw. hemmend auf die Entwicklungsgeschwindigkeit des Nematoden, wobei die Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Faktoren unbekannt sind. Der Einfluss der Temperatur wird als herausragend dargestellt, der die anderen Einflussgrößen überlagert (SANTO et al, 1979). Nur in Extremsituationen lässt sich eine Gradation anderen Umweltfaktoren zuordnen. So ist z.B. im Zuckerrübenberegnungsanbau eine sehr starke Vermehrungsrate des Nematoden zu beobachten (HEIDE, 1971).

Im ursprünglichen Konzept wurde der Parameter G mit Hilfe einer adäquat formulierten Temperaturresponsefunktion vom Logan- oder O'Neill-Typ (SPAIN, 1982) ermittelt. Der zusätzliche Einfluss der Bodenfeuchtigkeit kann in ähnlichen Funktionen berücksichtigt werden. Da über die abiotischen Faktoren und deren Wechselwirkungen keine Datengrundlage und nur sehr geringe Kenntnisse vorhanden sind, wird der Parameter G in Beziehung zu den generellen klimatischen Bedingungen gesetzt. Das Ergebnis sind diskrete, abgeschlossene Generationen Während einer Vegetationsperiode im Bereich der natürlich vorkommenden Anzahlen. Diese Vorgehensweise beinhaltet zwei sehr bedeutende Vorteile:

1. Ist die diskrete Anzahl von Generationen/Vegetationsperiode mit einer potentiellen Vermehrungsrate unter Zuckerrüben korreliert;



2. die unbekannten Wechselwirkungen der verschiedenen abiotischen Einflussgrößen auf die Populationsdynamik des Nematoden werden in dieser Anzahl zusammengefasst und sind als adäquate Größe für die klimatischen Verhältnisse sehr einfach zu handhaben.

3.2.6 Der Parameter 0: Wirt/Nicht-Wirtseigenschaften

Neben den abiotischen Faktoren hat der Wirt als Nahrungsgrundlage eine herausragende Bedeutung. Für *H. schachtii* als polyphager Parasit existieren vornehmlich aus den Pflanzenfamilien der Chenopodiaceen und Kruziferen eine Anzahl von potentiellen Wirten. Die Dynamik des Nematoden als Fruchtfolgeschädling ist aber nicht nur durch die Vermehrung unter einem Wirt charakterisiert, sondern durch die Dynamik Während einer ganzen Rotation, d.h. die Abbaudynamik der Population unter Nichtwirten ist für ein Prognosemodell von gleichrangiger Bedeutung. Es werden bezüglich der Wirtseignung drei Gruppen unterschieden:

- 1. die Wirtspflanzen, z.B. die Chenopodiaceen und Kruziferen (STEELE, 1984);
- 2. die Neutralpflanzen, z.B. die Kulturgramineen, wo der Populationsruckgang nicht eindeutig auf den Einfluss der Kulturpflanze zu beziehen ist, sowie
- 3. die Feindpflanzen, wie z.B. Leguminosen und Solanaceen, die die Population offensichtlich reduzieren (HOFFMANN et al., 1985). Auf die Spezialfälle der resistenten Zwischenfrüchte wird gesondert eingegangen.

In den in der Modellentwicklung vorgestellten Parametern $\theta_{h,p,d,F}$ werden die unterschiedlichen Wirtseinflusse verschiedener Kulturarten im Sinne dieser Wirtsklassifizierung berücksichtigt. Für die Modellierung sind die anbauüblichen Fruchtfolgeglieder entsprechend zu parametrisieren, bzw. ins Verhältnis zueinander zu stellen. Dieses Verhältnis ergibt sich aus der Bonitierung der einzelnen Kulturen als Wirtseignung, wobei für die Rübe als guter Wirt der Parameter auf 1 gesetzt wird. (beispielhafte Reihenfolge der Wirtseignung: Rübe > Getreide > Kartoffeln > Ackerbohne). In dieser Parametrisierung der einzelnen Kulturen sind implizit die Begleitflora der Kultur, aber auch die Anbaumaßnahmen, wie z.B. Grad der Unkrautbekämpfung, Düngung und Bodenbearbeitungsmaßnahmen oder aber spezifische Sorteneigenschaften der Kulturpflanze enthalten. Sollten sich die Verfahrenstechniken ändern, ändern sich somit auch die Wirtsparameter 0h,p,d,F. Der Einfluss verschiedener Unkräuter auf die Populationsdynamik von H. schachtii wurde z.B. von GEISSL und BACHTHALER (1989) untersucht, und konnte in einer Wirtsfunktion berücksichtigt werden. Weiterhin wird anhand der Untersuchungen von RÖMPLER und SIKORA (1988) vermutet, dass verstärkte Bodenbearbeitung sich negativ auf die Entwicklung des Nematoden auswirkt. Einen Einfluss verschiedener Intensitätsstufen der Bearbeitungs- und Pflegemaßnahmen auf die Populationsdynamik von H. schachtii lässt sich aber nicht ohne weiteres ermitteln (HEYLAND und HAMBÜCHEN, 1991).

Anhand der Modellentwicklung ist ersichtlich, dass sich die verschiedenen $\theta_{h,p,d,F}$ in gleicher Weise auf die einzelnen Übergangswahrscheinlichkeiten auswirken. Zwecks notwendiger Parameterreduzierung ist es erforderlich und aufgrund der gleichgerichteten Formulierung auch möglich, die einzelnen Parameter zu einem θ für alle Stadien zusammenzufassen. Mit der Realisation dieser zwei beschriebenen Prozesse, einmal die Parametrisierung der Fruchtfolgeglieder und die Anzahl der Generationen/Vegetationsperiode anhand der globalen klimatischen Verhältnisse, sind die the-



oretischen Grundlagen für die Simulation verschiedener Fruchtfolgeszenarien geschaffen.

4 Ergebnisse

4.1 Kalibrierung der Modellparameter

Das aufgestellte Modell ist stark an der Biologie des Nematoden orientiert. Der Nachteil in dieser Vorgehensweise besteht darin, dass die berücksichtigten Relationen teilweise hypothetischen Ursprungs sind und schon aus versuchstechnischen Gründen nicht quantifizierbar sind. Durch experimentelle Daten sind einige der in dem Modell und in den verschiedenen Übergangswahrscheinlichkeiten enthaltenen Parameter nicht verifizierbar oder nicht im statistischen Sinne schätzbar.

Wegen dieser offensichtlichen Schwierigkeiten wurde eine andere Vorgehensweise gewählt. Die Gesamtheit der Parameter innerhalb der biologischen Zusammenhänge wird an gewisse, bekannte Eckwerte kalibriert. Dazu wird die derzeitige zeitliche Auflösung (eine Generation) verlassen, um diese Eckwerte in einer größeren Zeiteinheit (z.B. eine Vegetationsperiode) zu berücksichtigen. Für die Modellierung von ganzen Fruchtfolgen sind in diesem Zusammenhang zwei populationsdynamische Prozesse von Interesse: einmal der Populationszuwachs unter Wirten, und, speziell für die Prognose, die Abnahme unter Nichtwirtspflanzen einer Rotation. Diese beiden unterschiedlichen Prozesse müssen in einem Modell erfasst werden.

Folgende Eckwerte bezüglich des Populationsaufbaus und der Dynamik sind aus der Literatur bekannt:

1. Unter Rübenanbau in Monokultur existiert eine Grenzdichte von 5000 - 10000 Eier und Larven/100 g (oder pro 100 ml) Boden (THIELEMANN und STEUDEL. 1970; STELTER, 1976; FISCHER, 1990). Dieser Grenzwert wird bei 2 - 3 Generationen / Vegetationsperiode innerhalb von 3 - 4 Jahren erreicht. Die Gesamtheit der vorgestellten Modellparameter wird an diese Situation kalibriert und dient als Maß für den Populationsanstieg unter Zuckerrüben. Der Parameter θ der Kultur "Zuckerrübe" wird auf 1 gesetzt. Bei Zuckerrübenmonokultur erreicht die Population je nach Anzahl der Generationen/Vegetationsperiode unterschiedliche Grenzdichten, auf denen sich die Population schon nach wenigen Jahren einpendelt (**Abb. 4**). Die Stabilität der in





Abb. 4: Modellierung der Populationsdynamik von *H. schachtii* unter Monokultur Zuckerrübe bei unterschiedlichen Generationen/Vegetationsperiode

Abb. 4 ermittelten Grenzdichten über die Simulationszeit ist idealisiert und so in Feldsituationen nicht beobachtbar. Anhand dieser Kalibrierung wurden die Parameter der Differenzengleichung wie in Tab. 1 dargestellt, gesetzt. Einige der kalibrierten Parameter lassen sich anhand der Literatur belegen, z.B. die Überwinterungsrate (FICHTNER et al., 1982; DUNCAN et al., 1987) oder die Form der Penetrationswahrscheinlichkeit (MOLTMANN et al., 1985).

Der ermittelte Zysteninhalt von 40 Eiern und Larven liegt erheblich unter den in der allgemeinen Literatur angegebenen Werten von durchschnittlichen 200-300 Eier und Larven/Zyste (THOMASON et al.. 1962; STEELE, 1984; HOFFMANN et al., 1985; CASWELL et al., 1986). Diese 40 Eier und Larven/Zyste setzen sich aus den durchschnittlichen Befunden der letzten Jahre aus dem Rheinland zusammen. Nach STEUDEL et al. (1981) schwankt die durchschnittliche Anzahl der lebensfähigen Eier und Larven/Zyste zur Saat Zuckerrübe zwischen 20 und 50 in Abhängigkeit von der Rotationsdauer. Andererseits ergibt sich die angegebene Fertilitätsrate aus der Systemanalyse der Differenzengleichung. Bei einer höheren Fertilitätsrate und den gegebenen übrigen Parametern geht das Modell von einem Gleichgewichtszustand in einen oszillatorischen Bereich über, d.h. es treten die sogenannten Grenzzyklen auf (RICHTER, 1985). Nimmt man diesen Übergang in den quasi stationären Zustand als Grenze für das Nematodenmodell an, so basiert der angegebene Wert für die Fertilität auf dem Resultat verschiedener Forschungsrichtungen.

Formel Nr.	Parameter	Wert
GI. 1	p _{ov}	0.6
GI. 2	p _{surv}	0.9
GI. 3	С	0.8
	gi	i

Tab.	1: Kalibrierte	Parameter	der Dif	ferenzengleichu	Jng
------	----------------	-----------	---------	-----------------	-----



Gl. 4	p _{p0}	0.7
	Dp	5000
	γ.	4
GI. 5	P _{d0}	0.4
	D _d	1600
	λ	2.5
Gl. 6	F ₀	40

2. Ein weiterer Eckwert ergibt sich aus den Ergebnissen von FICHTNER (1985). Er stellt dar. dass sich bei einer Ausgangsverseuchung von 500 E.u.L./100 g Boden zu Zuckerrüben und einer bestimmten Temperatursumme die Population auf 2000 -2500 E.u.L./100 g Boden nach Ruben erhöht. Unter Nichtwirten reduziert sich die Population um durchschnittlich 33%. Nach ENGEL und STELTER (1976) existieren unter Nichtwirten Reduzierungsraten von 60% im ersten Jahr und um die 40% in den folgenden Jahren. Übertragt man, wie HAMBÜCHEN (1990) die Modellvorstellungen der wirtspezifischen Verseuchungsdichten einer Kultur (STELTER, 1976) auf sich wiederholende Anbauverfahren, so kommt man zu dem Begriff der fruchtfolgespezifischen Verseuchungsdichten. In Abb. 3.7 wird eine dreigliedrige Fruchtfolge, z.B. die Rheinische Fruchtfolge Zuckerrüben (ZR) Winterweizen (WW) Wintergerste (WG) mit Hilfe der Differenzengleichung simuliert. Es zeigt sich einen langsamer Populationsanstieg unter Zuckerrüben, wobei sich im Laufe der Zeit eine mittlere fruchtfolgespezifische Verseuchungsdichte von 2000 E.u.L./100 g Boden nach Zuckerrüben einstellt. Innerhalb der Dynamik der Fruchtfolge sinkt die Population zu Saat Zuckerrübe bei wiederholter Rotation auf eine untere Grenzdichte von ca. 800 E.u.L./100g Boden. Für diese Dynamik werden 2 Generationen pro Vegetationsperiode angenommen.

In der Differenzengleichung existiert eine allgemeine Absterberate in Form der Überwinterungswahrscheinlichkeit. Das Modell beinhaltet aber keine zusätzlich formulierte Mortalität durch entsprechende Funktionen. Ein Populationsrückgang wird aber erreicht, wenn die modellierte Zuwachsrate kleiner ist als die Absterberate. Dieser Effekt wird erreicht, wenn die erläuterten dichteabhängigen Begrenzungen schon bei geringeren Dichten einsetzen. Es wird modellhaft angenommen, dass auch bei Anbau von Nichtwirtspflanzen der Lebenszyklus des Nematoden wie unter Zuckerrüben stattfindet. Über den Parameter "Zuckerrübe" ($\theta = 1$) werden alle in dem Model! formulierten Dichteabhängigkeiten gesteuert. Der modellierte Populationsrückgang wird also durch eine entsprechende Zuordnung des Parameters θ erreicht. Die kulturspezifische Identifizierung dieses Parameters ergibt sich aus der potentiellen Wirtseignung der Kultur (STEELE, 1984) und aus den modellinternen Relationen. Die in Tab. 2 den entsprechenden Kulturen zugeordneten θ 's ergeben sich aus den diskutierten Eckwerte (WW,WG), sind andererseits aber aus Anpassungen an die zur Verfugung stehenden Datensätze hervorgegangen. Wie sich der Parameter θ für die Nichtwirte auswirkt, ist in Abb. 5 beispielhaft für die Penetrationswahrscheinlichkeit dargestellt. Die maximale Penetrationswahrscheinlichkeit ist verringert. Die dichteabhängigen Begrenzungen setzen bei viel niedrigeren Verseuchungen ein. In gleicher Weise werden alle definierten Wahrscheinlichkeiten beeinflusst





Abb. 5: Einfluss des Parameter θ für verschiedene Kulturen auf die Penetrationswahrscheinlichkeit von *H. schachtii*

Auf die erwähnten Datensätze wird in den folgenden Kapiteln noch genauer eingegangen. Es wind hier nur von Anbausystemen ausgegangen, die die Population reduzieren. Sollte eine Kultur ein potentiell besserer Wirt als die Zuckerrübe sein, wie z.B. Mangold oder Raps als Hauptkultur, so kann $\theta > 1$ gesetzt werden.

Kultur	Parameter θ	Datengrundlage
Zuckerrübe (ZR)	1	
Winterweizen (WW)	0,475	Ham, S. ,St., BLPB, Hei., Du.
Wintergerste (WG)	0,444	S., St., Hei.
Winterroggen (WR)	0,485	BLPB, Hei., Aug.
Sommergerste (SG)	0,535	BLPB, Aug
Sommerweizen (SW)	0,576	BLPB
HAFER (Ha)	0,546	BLPB, Aug.
Ackerbohne	0,394	Keine
Erbsen	0,354	Hei.
Mais (M)	0,394	BLBP, Aug., Du.
Kartoffel (K)	0,374	Du.

Tab. 2: Der Modellparameter θ für die verwendeten Kulturen

Abkürzungen Ham.: HAMBÜCHEN(1990) S.: SCHLANG(1990) St :STEUDEL et al. (1981) Hei.: HEINICKE, Pflanzenschutzamt Hannover; BLPB: ARNDT. Bayerische Landesanstalt für Pflanzenbau und Bodenkultur, Sachgebiet Nematoden; Aug.: AUGUSTIN, Pflanzenschutzamt Mainz; Du.: DUDA und FISCHER (1990b);

4.2 Systemsimulationen



Die so formulierte Differenzengleichung ermöglicht die Simulation langjähriger Populationsdynamiken im Rahmen verschiedener Fruchtfolgeszenarien. Der eingestellte Parametersatz bleibt konstant und nur die Anzahl der Generationen/Vegetationsperiode unter Zuckerrübe ist als variabler Parameter verfügbar.



Abb. 6: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* in einer 2feldrigen Rotation bei verschiedenen Generationen / Vegetationsperiode



Abb. 7: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* in einer 3feldrigen Rotation bei verschiedenen Generationen / Vegetationsperiode

2-feldrigen Generatio-In einer Rotation werden je nach Anzahl der nen/Vegetationsperiode unterschiedliche Grenzdichten simuliert (Abb. 6). Schon nach 6 Jahren wird die fruchtfolgespezifische Verseuchung erreicht. In der schon erwähnten 3-feldrigen Fruchtfolge benötigt die Population unter den für Deutschland angenommenen zwei bzw. drei Generationen/Vegetationsperiode 10 - 13 Jahre, ehe sie sich auf der fruchtfolgespezifischen Verseuchungsdichte einpendelt (Abb. 7). Die Grenzdichten sind insgesamt auf einem niedrigeren Niveau als in der 2-feldrigen Fruchtfolge. Bei nur einer vorgegebenen Generation/Vegetationsperiode sinkt die



Population unter die Schadensschwelle von 500 E.u.L./100 g³ Boden. Diese eine Generation entspricht für den Nematoden sehr ungünstigen klimatischen Verhältnissen. Es ist zu vermuten, dass *H. schachtii* den klimatischen Verhältnissen der Zuckerrübe angepasst ist. Unter diesen konstant schlechten klimatischen Bedingungen werden wahrscheinlich keine Zuckerrüben mehr angebaut.



Abb. 8: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* in einer 5feldrigen Fruchtfolge bei verschiedenen Generationen / Vegetationsperiode

Die Simulationen 5jahriger Rotationen (**Abb. 8**) beschreiben deutlich den Effekt der Gesundungsfruchtfolgen. Unter konstant guten Bedingungen gelingt das Unterschreiten der Schadensschwelle von 500 E.u.L./100 g Boden erst in diesem Rotationszeitraum. Die fruchtfolgespezifischen Verseuchungsdichten liegen weit unter den vorherigen Beispielen. Die simulierten 3- jährigen und 5-jährigen Fruchtfolgen erfolgen anhand der in Tab. 2 angegebenen Parameter für die Kulturen WW und WG.

Die biologischen und exogenen Faktoren, die die Dynamik unter Nichtwirten beeinflussen können, sind zwar deskriptiv bekannt (NICOLAY, 1989; DUDA und FI-SCHER, 1990a), aber quantitativ nicht bestimmt. Deshalb wird in der Modellierung der Dynamik unter Nichtwirten eine Generation als zusammenfassende Variable für diese Faktoren angenommen. Es handelt sich bei dieser einmaligen Iteration nicht um eine Generation im biologischen Sinne, sondern um die notwendige Vereinfachung der komplexen Kausalzusammenhänge. In jeder Simulation werden spezifische Grenzdichten erreicht, die einerseits von der Fruchtfolge, andererseits aber auch von den Umweltbedingungen abhängen. Diese rotationsspezifischen Grenzdichten werden ebenfalls anhand von Versuchsergebnissen vermutet (GOFFART, 1952; ENGEL und STELTER, 1976; HEYLAND und HAMBÜCHEN, 1991). Der relative Populationsanstieg unter Zuckerrüben ist aufgrund der formulierten Dichteabhängigkeiten von der Ausgangsverseuchung abhängig.

 $^{^3}$ STEUDEL et al. (1981) bezeichnen die Schadensschwelle in 500 E.u.L./100 ml Boden



4.3 Modellvalidierung anhand des Vergleichs von beobachteten und simulierten Populationsdynamiken

Auch wenn nicht alle Parameter der Differenzengleichung anhand von Dalen geschätzt werden können, so lassen sich aufgrund des komplexen Reaktionsmusters dieses kalibrierten Ansatzes die Simulationen mit Untersuchungsergebnissen vergleichen. An der Übertragbarkeit auf verschiedene experimentelle Situationen und verschiedene Regionen scheitern die meisten Modellansatze. Die Überprüfung der Modellergebnisse erfolgt anhand verschiedener Untersuchungen in Deutschland Abb. 9. Diese Daten sind entweder aus der Literatur entnommen oder von den Experimentatoren zur Verfugung gestellt worden⁴. Bezeichnet man die bisherigen Simulationen als idealisierte Grenzsimulationen, so ist zu erwarten, dass der tatsächliche Verlauf der Populationsdynamik innerhalb des dargestellten Dichteintervalls der theoretischen Simulationen stattfindet. Es gilt zu überprüfen, ob sich anhand des Ansatzes die unter Feldbedingungen gemessene Populationsdynamik von H. schachtii nachbilden lässt. Es wird in diesem Fall bewusst nicht von einer Modellanpassung an die Daten gesprochen. da alle modellinternen Parameter konstant gehalten werden und neben der Wahl der Fruchtfolge als einzige Steuergröße die diskrete Anzahl Generationen / Vegetationsperiode unter Zuckerrüben zur Verfügung steht.



🖄 gute Übereinstimmung

größere Abweichungen

Abb. 9: Anwendung der Differenzengleichung auf die Dynamik von *H. schachtii* in den verschiedenen Regionen der Bundesrepublik Deutschland

⁴ Ein direkter Vergleich der Untersuchungsergebnisse verschiedener Autoren erscheint schwierig. Die Angaben erfolgen in Eier und Larven (als Zielgröße zur Saat Zuckerrübe) pro verschiedener physikalischer Einheit. In den letzten Jahren hat sich die Einheit E.u.L/100 g Boden durchgesetzt. Deshalb werden im Folgenden alle Angaben untransformiert in E.u.L./100 g Boden angegeben, ungeachtet der Einheit, die die Autoren angegeben und ungeachtet der potentiellen Fehlerquelle, die in einem solchen Vorgehen liegt.



3.4.1 Modellvalidierung anhand der Daten von HAMBÜCHEN (1990)

In den letzten 20 Jahren sind auf dem Versuchsgut des Institutes für Speziellen Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Bonn populationsdynamische Daten des Rübennematoden erhoben worden. Diese Daten sind der Durchschnitt aus 6 Wiederholungen mit verschiedenen, ackerbaulichen Maßnahmen. Anhand der Daten (HAMBÜCHEN, 1990) wurde abgeschätzt, wie viele Generationen / Vegetationsperiode stattgefunden haben könnten.



Abb. 10: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen/Vegetationsperiode bei hoher Ausgangsverseuchung, 1971-1992 (Daten Dikopshof, Rheinland, HAMBÜCHEN, 1990)

Die Schwierigkeit besteht darin, dass nur die Dichten zur Saat der Zuckerrüben gemessen worden sind, nicht aber die Dichten nach Zuckerrüben. Die Simulation erfolgte unter Vorgabe der abgeschätzten Generationenzahl. Abb. 10 stellt den simulierten Verlauf (ZR-WW-WW) mit den Messpunkten Zuckerrüben (ZR)-Winterweizen (WW) - WW dar. Für den gesamten Untersuchungszeitraum von 21 Jahren zeigt die Simulation eine kontinuierliche Übereinstimmung. Eventuelle Abweichungen liegen noch weit innerhalb des hier nicht dargestellten Streuungsbereichs der Originaldaten. Es sei darauf hingewiesen, dass es sich hierbei um keine Modellanpassung handelt. sondern dass sich das Modell bei vorgegebenen Generationen / Vegetationsperiode durchaus realistisch verhält. Der starke Populationsanstieg unter Zuckerrüben 1983 ist nicht ohne weiteres zu erklären, da im Programm für deutsche Witterungsverhältnisse 4 Generationen vorgegeben wenden mussten. Andererseits war die Vegetationsperiode von 1983 extrem warm, aber durch eine lange Trockenperiode von Juli November mit abnehmender Bodenfeuchte gekennzeichnet (SCHLANG, 1985). Bei einer Temperatursumme von TS₈ 1751 °C waren zwar die Temperaturanspruche für die simulierte Generationenzahl (4) erfüllt, aber aufgrund der mangelnden Feuchtigkeit müsste mit einer verminderten Entwicklungsrate gerechnet werden. Dies ist nicht zu beobachten. Es bestätigt sich die Hypothese von SANTO et al. (1979) von der überlagernden Wirkung der Temperatur über die übrigen abiotischen Faktoren. Als Schlussfolgerung ergibt sich, dass der Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Abundanz des Nematoden eindeutig kleiner als bisher angenommen ist. Oder der Feuchtigkeitsanspruch von H. schachtii über den Wirt kompensiert werden kann. Betrachtet



man die Populationsdynamik bis 1983, so kommt man zu dem Fehlschluss, dass eine dreigliedrige Fruchtfolge (ZR-WW-WW) zur Unterdrückung des Nematoden ausreicht, da die Population unter die Schadensschwelle sinkt. Durch die Gradation in der Vegetationsperiode 1983 erreicht die Nematodenpopulation erneut eine scheinbare Gleichgewichtsdichte von ungefähr 1500 E.u.L./100 g Boden zur Saat Zuckerrübe.



Abb. 11: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode bei niedriger Ausgangsverseuchung, 1971 - 1989 (Daten Dikopshof, Rheinland, HAMBÜCHEN, 1990)

HAMBÜCHEN (1990) unterscheidet in eine Dynamik bei hoher und bei niedriger Verseuchungsdichte. Die eben beschriebene Übereinstimmung zwischen Versuchsdaten und Simulation gelang nur für den Bereich der hohen Verseuchung. Bei niedriger Verseuchung, aber im gleichen Rotationszeitraum und damit unter gleichen Umweltbedingungen, ließ sich keine solche Übereinstimmung zu den Bonner Daten erzielen (Abb. 11). Insbesondere nach 1983 kommt es zu größeren Abweichungen. Für diese Daten steht in der Simulation kein variabler Parameter mehr zur Verfugung, da aufgrund der angenommenen gleichen Umweltbedingungen mit den gleichen Generationen / Vegetationsperiode wie bei hoher Verseuchung simuliert werden muss.

4.3.1 Modellvalidierung anhand der Experimente der Bayerischen Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau (BLBP), Fruchtfolgeversuche von 1976-1990 bezüglich der Populationsdynamik von *H. schachtii*.

Die BLBP hat verschiedene Fruchtfolgen und Bekämpfungsmaßnahmen bezüglich *H. schachtii* in ihren Langzeitexperimenten getestet. Diese Daten wurden mit den Simulationsergebnissen des Modells verglichen. Bei diesen Datensätzen besteht der Vorteil, dass zu jeder Kultur der Rotation Dichteerhebungen erfolgten. In der allgemeinen Validierung des Modells hinsichtlich dieser Daten war es von Bedeutung, dass auf eine Parameteränderung verzichtet werden konnte. Das Modelt musste bezüglich der zusätzlichen Kulturen ergänzt werden. Das gilt insbesondere für die Sommergetreide, Mais und Winterroggen. Die Parameter der übrigen Wintergetreide konnten ohne Änderung übernommen werden. Eine regionale Unterscheidung war nicht notwendig. Variabel bleibt die Anzahl der Generationen pro Vegetationsperiode, die anhand der Daten abgeschätzt wurden (Abb. 12 - Abb. 14 a,b). Die dargestellten



Messpunkte sind Mittelwerte aus 4 Wiederholungen. Die Möglichkeit, weitere anbauübliche Kulturen aufgrund von Versuchsdaten in das Modellkonzept einzubinden, hat die Einsatzmöglichkeit des Modells um ein vielfaches erhöht. Während der Rotationen sind einige Abweichungen zwischen der beobachteten und der simulierten Dynamik aufgetreten. Jedoch wird die Zielgröße, die Ausgangsverseuchung zur Saat Zuckerrüben, größtenteils sehr genau prognostiziert. Gewisse Phänomene, wie z.B. ein Ansteigen der Population unter Nichtwirten, entsprechen nicht dem Modellkonzept und können daher nicht simuliert werden. Sie sind rein biologisch hinsichtlich *H. schachtii* nicht erklärbar. Als Erklärungsmöglichkeit werden Feldbestellungsverfahren diskutiert. So kann durch tiefes Pflügen die Population der oberen 30 cm Boden durch das nicht unerhebliche Populationsreservoir tieferer Bodenschichten (STEU-DEL et al., 1989; DUDA und FISCHER, 1990 b) angereichert werden.



Abb. 12: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode,1977 - 1993 (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)



Abb. 13: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode, 1977 - 1993 (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)





Abb. 14: a,b: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode, 1976 - 1993 (Daten Oberspiesheim, Bayern, BLBP)

Warum die Sommerungen (Sommergerste, Hafer) laut Modell ein schlechteres Reduzierungspotential bezüglich des Nematoden besitzen (Tab. 2), ist nicht eindeutig zu ergründen. Diskutiert werden Hypothesen über andere Feldbestellungsverfahren oder eine veränderte Begleitflora der Sommerungen. Diesbezüglich ist aber nur eine geringe Datengrundlage vorhanden (GEISSL el al., 1989). Auch DUDA et al. (1990 a) veröffentlichten für Lößstandorte ein geringeres Reduzierungspotential für Sommergerste im Vergleich zur Wintergerste, allerdings bei höherer Ausgangsverseuchung immer noch niedriger als bei Winterweizen. Andererseits gelang es den Autoren nicht, signifikante Differenzen zwischen den einzelnen Kulturen mit Ausnahme der Luzerne zu finden. Begleitend zu den Kulturarten einer Fruchtfolge ist der Einfluss eines spezifischen, antagonistischen Potential möglich (NICOLAY und SIKORA, 1989, 1991), welches die Reduzierungsraten beeinflussen kann. Des weiteren sind die zu beobachtenden Abweichungen der Daten von den Simulationen in den letzten Jahren nicht durch Unzulänglichkeiten des Modells zu erklären, sondern sind in den unbeeinflussbaren Varianzen solcher Experimente zu suchen.

Bei den in den Abbildungen dargestellten Populationsverlaufen des Nematoden handelt es sich partiell um echte Prognosen, da die Untersuchungsergebnisse ab 1990 erst im Nachhinein übermittelt wurden.



4.3.2 Weitere Datensätze aus anderen Regionen

Weitere Datensätze aus den Jahren 1969 - 1984 sind vom Landespflanzenschutzamt Mainz zur Verfugung gestellt worden. Dieser Datensatz ist aufgrund mehrerer Faktoren von Bedeutung:

- es handelt sich eine weitere Region Deutschlands;
- es bestanden nur 20% Zuckerrüben in der Rotation;
- es existieren niedrige Verseuchungsdichten;

Da die Populationsdichte jeweils an der unteren Nachweisgrenze verläuft, sind hier natürlich Abweichungen zu erwarten (**Abb. 15** a,b). Die Messungen sind jeweils der Mittelwert aus vier verschiedenen Düngungsvarianten. Tendenziell wird der Populationsverlauf auch in sehr niedrigen Populationsdichten realistisch simuliert. Die zu beobachtenden Abweichungen sind einerseits auf den Messfehler zurückzuführen, anderseits durch die graphische Auflösung der Abbildungen bedingt.

Ergänzt wurde der Parameter θ für die Kultur "Mais", wobei die Ergebnisse von DU-DA et al. (1990 a) hinzugezogen wurden. Der ermittelte Parameter (Tab. 2) war auch auf die Versuche der BLBP (siehe auch Abb. 14 b) übertragbar. Die Region hat durchschnittlich ein wärmeres Klima als die anderen Untersuchungsgebiete. In der Anzahl der Generationen / Vegetationsperiode macht sich dieses klimatische Verhältnis 1979 bemerkbar, wo statt einer. zwei Generationen unter Zuckerrüben stattgefunden haben.

Weitere Daten aus dem Rheinland stehen aus der Literatur zur Verfügung (STEU-DEL et al., 1981; SCHLANG, 1990). In Abb. 16 sind die Simulationsergebnisse dargestellt. Für die Jahre ab 1987 werden die Simulationsergebnisse mit den Elsdorfer Messdaten als "angenähert übereinstimmend" bezeichnet (SCHLANG, mündl. Mitt.). Die beobachtbaren Abweichungen liegen innerhalb der natürlichen Streuung der Originaldaten, so dass auch in diesem Fall von einer zuverlässigen Prognose gesprochen werden kann.





Abb. 15: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode, 1969 - 1984 (Oben: Standort Ruchheim, Unten: Standort Limburger Hof, Pflanzenschutzamt Mainz)



Abb. 16: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode, 1984 – 1993 (Daten Rheinland, SCHLANG, 1990)





Abb. 17: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen / Vegetationsperiode, 1981 – 1989 (Standort Schladen, Daten Pflanzenschutzamt Hannover)



Abb. 18: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* ohne Parameteränderung, 1978 – 1989 (Standort Hornburg, Daten Pflanzenschutzamt Hannover)



Abb. 19: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* ohne Parameteränderung, 1978 – 1990 (Standort Soßmar, Daten Pflanzenschutzamt Hannover)



4.3.4 Modellvalidierung anhand der Untersuchungen des Pflanzenschutzamtes Hannover;

Weitere Datensatze basieren auf den Untersuchungen des Pflanzenschutzamtes Hannover (Region Niedersachsen). Im Unterschied zu den bisherigen Daten, die auf Kleinparzellen im Versuchswesen gewonnen wurden, handelt es sich bei diesen Daten um Erhebungen auf Praxisschlagen. In einigen Beispielen lassen sich die Untersuchungsergebnisse mit dem Modell in tolerierbaren Bereichen nachbilden (Abb. 17). In den meisten Fällen kommt es aber zu größeren Abweichungen zwischen Modell und den Beobachtungen (Abb. 18, Abb. 19). Durch Änderung von θ ließ sich aber auch hier eine Übereinstimmung erzielen, die für den gesamten Untersuchungszeitraum konstant blieb (Abb. 20, Abb. 21). Dieses Ergebnis bedeutet, dass (Or detaillierte Aussagen der spezifische Wirtsparameter θ weitere Größen benötigt, bzw. dass die Summe der Einflussgrößen wieder in ihre Einzelkomponenten zerlegt werden muss. Anfänglich standen für diese Abweichungen unterschiedliche Bodentypen zur Diskussion. Diese Hypothese wurde aber verworfen, da die meisten niedersächsischen Untersuchungsstandorte relativ einheitliche Bodentypen aufwiesen. Ober eventuelle Feuchtigkeitseinflüsse ist nichts bekannt Zusätzliche Informationen über Beregnungsmaßnahmen oder einen Nematizideinsatz sind nicht verfügbar. Es gibt jedenfalls weitere, über den gesamten Untersuchungszeitraum konstante, aber unbekannte Faktoren, die in das Modell übernommen werden müssen. Das Problem besteht, diese zusätzlichen Einflussgrößen zu klassifizieren und zu quantifizieren. Auch wenn damit die allgemeine Übertragbarkeit des Modells gemindert wird, muss das Modellkonzept aber nicht geändert werden.



Abb. 20: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* mit Parameteränderung, (Standort Hornburg)





Abb. 21: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* mit Parameteränderung, (Standort Soßmar)

4.3.5 Ergebnisse von Extremstandorten

Die vorherrschenden Bodenarten, auf denen die bisherigen Daten erhoben wurden, entsprachen den typischen Rübenstandorten mit Lössböden oder Parabraunerden. Anhand der Simulationen ist zu vermuten, dass der Unterschied zwischen diesen Bodentypen einen geringen Einfluss auf die langfristige Populationsdynamik des Nematoden hat. Der Zuckerrübenanbau weitet sich zunehmend auch auf Boden minderer Qualität aus. Aus dem Forschungszentrum für Bodenfruchtbarkeit in Müncheberg stehen Daten zur Verfügung, die auf sandigen Boden erhoben wurden.



Abb. 22: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen auf Sandboden , 1978 – 1991 (Standort Müncheberg, Brandenburg, Forschungszentrum Müncheberg)

Als Beispiel für die zahlreichen Untersuchungen ist eine komplexe Fruchtfolge ausgewählt worden. (Abb. 22). Bei sehr geringer Ausgangsverseuchung im Jahre 1977 ist das Modell nur bedingt in der Lage den starken Populationsanstieg bis 1980 zu simulieren. Dafür ,wird der zweimalige Zuckerrübenanbau 1984,1985 durch das Mo-



dell sehr gut wiedergegeben, während in den folgenden Jahren nur eine sehr schwache Übereinstimmung erreicht wird. Inwieweit diese Abweichung auf den Bodentyp zurück zuführen ist, kann nicht geklärt werden. Eine weitere Untersuchung des Pflanzenschutzamtes Hannover auf Sandboden zeigt keine mögliche Übereinstimmung zu den Simulationen ab 1985 (Abb. 23). Diese beobachteten Massenwechsel lassen sich | mit dem Modell nicht nachvollziehen. Hier ist der nicht bekannte Einfluss des Bodens offensichtlich. Schon WALLACE (1955, 1956) hatte gezeigt, dass die Populationsdynamik des Nematoden auf Sandboden durch stärkere Fluktuationen gekennzeichnet ist.



Abb. 23: Simulation der Populationsdynamik von *H. schachtii* anhand der Generationen auf Sandboden , 1979 – 1988 (Standort Backhausenhof, Daten Pflanzenschutzamt Hannover)

4.4 Rekursive Modellvalidierung

Die Modellergebnisse lassen sich auch auf eine andere Art auf ihre Güte bin überprüfen. So müsste z.B. anhand der Anzahl der verwendeten Generationen ein Rückschluss auf die Temperatur oder Klimabedingungen des jeweiligen Jahres möglich sein. Des weiteren sollte das Modell eine ähnliche Varianz aufweisen, wie sie in den Experimenten zu beobachten ist und wie sie in der Nematologie durch das dichteabhängige Verhältnis der Ausgangsverseuchung zur Endverseuchung verdeutlicht wird.

4.4.1 Vergleich "Generationen" - Klimadaten

Simulationen Von Interesse sind die in allen verwendeten Generation en/Vegetationsperiode. Die Anzahl der Generationen ist temperaturabhängig (APEL et al., 1957; RASKI und JOHNSON, 1959; THOMASON et al., 1962; JONES, 1975 a; SANTO el al., 1979; GRIFFIN, 1988). Entsprechend wird die Verbindung zwischen den in den Simulationen verwendeten Generationen und den allgemeinen klimatischen Verhältnissen, bzw. Temperatursummen der jeweiligen Jahre gesucht. Auf das sehr warme Jahr 1983 im Rheinland wurde im Kapitel 3.4.3 schon nahereingegangen. in Tabelle 3 sind die Anzahlen von Generationen den beschriebenen Klimadaten gegenübergestellt. Eine Verbindung zwischen den Generationen und den angegebenen Wetterbedingungen ist mehrheitlich möglich. Es wird davon ausgegangen,



dass der Unterschied zwischen 1 Oder 2 Generationen nicht eindeutig auf die Temperatursummen zurück zuführen ist. Punktuell kommt es zu Abweichungen, d.h. 1 bis 3 Generationen in den Vegetationsperioden 1976 und 1987. In diesem Ansatz ist vorerst keine Aussage über die Verbindung Temperatur – Entwicklungsrate - Generationen gemacht werden. Es ist aber aufgrund der modellierten Hintergrunde möglich, einer diskreten Generationenanzahl eine bestimmte quantitative Endverseuchung zuzuordnen.

Tab. 3:	Vergleich der in	das Modell	eingegebenen	Anzahl von	Generationen/	Vegetations-
	periode mit den	klimatischer	n Verhältnissen	einzelner Z	Luckerrübenjahr	e

	Rheinland		Bayern			Niedersachsen							
Relation	ZR WW WW	ZR WW WG⁺	ZR WW WG ²	ZR WW SG	ZR WW SG	ZR Ha WR	ZR WW	ZR WW	ZR WG WG WG WG	ZR WW WW WW	ZR WW WG	ZR WW M Ha WW ³	Klima (Lit.)
1968			2										
1969	Γ		Γ			Τ		Γ					
1970	Γ	Τ	Γ	Γ	T		Γ	Γ	Γ			3	
1971	1		1										
1972													
1973													
1974	2		E										TS ₁₀ 879 ⁴
1975	Γ	Τ	Γ	Γ	T		Γ	Γ	Γ			2	
1976					3	2		2					warm
1977	1		2	2		Ι	1				T		kühl-feucht
1978								2		1			kühl-feucht
1979					3	2	1						
1980	1			i				1				2	sehr kalt
1981							2				1		TS ₁₀ 600 ⁴
1982	1				2	2		2		3			TS ₁₀ 976 ⁴
1983	4 ⁺	3		2			1						TS ₈ 1751⁵
1984		3						2			1		TS ₁₀ 832 ⁴
1S85					3	2	2						
1986	2			2					2	1			
1987		3					1				2		
1988					2	2							TS ₈ 1390 ⁵
1989	3	3											TS ₈ 1609 ⁵

Legende:

- + 1983, niedrige und hohe Ausgangsverseuchungen;
- 1 SCHLANG (1990)
- 2 STEUDEL et al. (1981)
- 3 Daten aus Rheinland-Pfalz
- 4 TS₁₀ °C Temperatursumme zur Basis 10 °C
- 5 \oslash TS₈ 1545 °C zur Basis 8°C in 10 cm Bodentiefe 1981-1989 Rheinland (SCHLANG, 1990)





Abb. 24: Gegenüberstellung der simulierten Vermehrungsraten von *H. schachtii* in Abhängigkeit von der Ausgangsverseuchung und Generationen und dem Streuungsbereich natürlicher Varianz (Daten BLBP)

4.4.2 Vergleich der Vermehrungsraten unter Zuckerrüben

Die Güte eines Modells lässt sich über die Korrelation zwischen den beobachteten und simulierten Daten demonstrieren. Die Modellgüte ist schon anhand der Beispiele ausreichend dargestellt worden. In diesem Fall wird ein Schritt weitergegangen, indem man die Verhältnisse beeinflussender Größen vergleicht. In Abbildung.24 sind die durch das Modell generierten Vermehrungsraten von H. schachtii in Abhängigkeit von den Ausgangsverseuchungen und den vorgegebenen Generationen dargestellt. Zum Vergleich ist der Rahmen aus Feldversuchen beobachteter Varianzen eingezeichnet. Deutlich ist die diskrete Struktur des mathematischen Modells erkennbar, sowie der eingeschränkte Genauigkeitsbereich der diskreten Generationen. Über die Wahl der Generationen ist es möglich, diesen deterministischen Ansatz um biologisch und klimatisch begründbare Elemente zu erweitern. Auch wenn es auf den ersten Blick wenig Übereinstimmung zwischen den simulierten und den experimentellen Vermehrungsraten gibt, so ist doch festzustellen, dass das Modell in gewissen Dichtebereichen eine durchaus realistische Varianz erzeugt. Der Vorteil des Modells ist, dass jedes Verhältnis von Ausgangsverseuchung und Vermehrungsrate durch das Modell erklärbar ist. Die aus Feldversuchen ermittelten Vermehrungsraten sind das Ergebnis der zahlreichen exogenen und endogenen Einflussgrößen und nicht näher bestimmbar.





Abb. 25: Simulierte Reduzierungsraten von *H. schachtii* unter den parameterisierten Nichtwirtspflanzen

4.4.3 Vergleich der Reduzierungsraten unter Nichtwirten

In Abb. 25 sind die simulierten Reduzierungsraten unter den verschiedenen Fruchtfolgen dargestellt. Das Modell erzeugt Kultur und dichteabhängige Reduzierungsraten in Größenordnungen, wie sie auch von GRIFFIN (1980), FICHTNER et al. (1983, 1984) oder DUDA el al. (1990 a) für einzelne Kulturen beobachtet wurden. Die in 25 dargestellten Abbauraten schlie8en die konstante Überwinterungswahr-Abb. scheinlichkeit mit ein. Modellrelevante Dichteabhängigkeiten im Populationsabbau sind erst bei hohen Ausgangsverseuchungen zu beobachten. Dieses Ergebnis entspricht den Reduzierungsraten von 60% im ersten Jahr nach Zuckerrüben und ungefähr 40% in den folgenden Jahren (STELTER, 1976). In praktischen Versuchen sind die Unterschiede zwischen den einzelnen verwendeten Kulturen bezüglich der Abbauraten nicht nachweisbar (DUDA, et al. 1990 a). In den unteren Dichtebereichen sind die Reduzierungsraten konstant. STEUDEL et al. (1989) vermuten mit abnehmender Dichte eine Abnahme der Abbauraten. Zusätzlich wäre der Einfluss einer Vorfruchtwirkung zu berücksichtigen. Überlegungen dieser Art sind in dem einfachen Modell nicht realisierbar und anhand der Datenlage auch nicht verifizierbar.

Die vom Klima unabhängige Formulierung der Abbaudynamik ist biologisch zu hinterfragen. hat sich aber anhand der Simulationen durchaus als sehr gute Näherung erwiesen. In der Abbaudynamik werden zahlreiche weitere Einflussfaktoren diskutiert. Hervorzuheben ist die Parasitierung von *H. schachtii* Populationen (CRUMP und KERRY, 1987; NICOLAY und SIKORA, 1991). Diese Parasitierungsraten, sowie weitere Faktoren, wie z.B. Bodenbearbeitung, sind in einer mittleren Abbaurate zusammengefasst. In dem Modell sind nicht die genauen Ursachen für den Populationsabbau berücksichtigt worden, sondern alle möglichen Einflussgrößen werden in der mittleren Abbaurate durch die Parameter θ und pov beschrieben. Die Stabilität der beiden Parameter über alle Simulationen und Regionen deutet an, dass die diskutierten und beobachtbaren Einzelfaktoren auf den Populationsrückgang in ihrer Summe keine unterscheidbare Wirkung haben. Gelingt es z.B. die angesprochenen Parasitierungseffekte quantitativ und qualitativ zu erfassen, so lassen sie sich ohne weiteres in das Modell integrieren, um den Nutzen der Antagonisten In die gewünschte Richtung zu erhöhen. Aufgrund der vorteilhaften Vereinfachungen sind damit Langzeit-



prognosen der Populationsdichte nach Zuckerrüben bis zur Saat Zuckerrfiben über eine ganze Rotation hinweg möglich.

3.5 Weiterentwicklung zur praxisorientierten Anwendung

Der Bedarf an solchen Modellen ist vorhanden. Es besteht sowohl seitens der Praxis, als auch seitens der Forschung und Industrie die Forderung der leichten Handhabung solcher Modelle, ohne auf die modellinternen Einzelprozesse zugreifen zu müssen. Aus diesem Grund wurde das Model) unter einer Benutzeroberflache nach dem SAA-Standard programmiert (**Abb. 26**, HASELIER et al., 1989). Diese Weiterentwicklung erlaubt eine komfortable Handhabung an die jeweilige zu untersuchende Situation. Eingeschlossen sind Schnittstellen zu verschiedenen Dateien, sowie zu diversen Ausgabemedien. Weitere Optionen erlauben die Simulation verschiedenster Fruchtfolgen und die Simulation sogenannter "worst-case' und "best-case" Situationen unter künstlichen Temperaturszenarien. Geliefert wird eine konkrete Anbauempfehlung inklusive Bekämpfungsmaßnahmen für die zu planende Fruchtfolge.



Abb. 26: Programmoberfläche von NEMAPLOT 1.0, 1990



Abb. 27: Beispiel für die Uberprüfung von Versuchsergebnissen anhand des Prognosemodells. Die eingegebenen Generationen (5 - 6) stimmen mit den klimatischen Bedingung nicht überein.

Inwieweit Bedarf an solchen Modellen manifestiert werden kann, soll an einem weiteren Beispiel mit Untersuchungen der BLBP gezeigt werden. Die BLBP hat in ihrem Versuchsspektrum sogenannte Gesundungsfruchtfolgen mit einem 25%igen Anteil



von Zuckerrüben in der Rotation. Als Ergebnis dieser weit gestellten Fruchtfolgen ließ sich ein unerwarteter, kontinuierlicher Anstieg der Population über die Rotation hinweg beobachten. Als Ursache wird eine stark erhöhte Vermehrungsleistung bei niedriger Ausgangsverseuchung sowie ein geringeres Potential natürlicher Gegenspieler vermutet (BLBP, unveröffentlicht). Mit dem Modell ließen sich diese Versuche nachvollziehen (**Abb. 27**). Um diesen Anstieg der Population simulieren zu können, mussten unrealistische Generationenzahlen (5 - 6) eingegeben werden, die nicht mal ansatzweise mit den klimatischen Bedingungen in Einklang zu bringen sind. Wahrscheinlicher ist es, dass es sich um eine Mischpopulation mit *Heterodera avenae* handelt, die die Ergebnisse verfälscht. Ein Indiz für diese Hypothese ist der hohe Sommergetreideanteil in der Fruchtfolge. Phänologisch sind diese beiden Nematoden nur durch sehr aufwendige mikroskopische Untersuchungen und Biotest-Verfahren zu unterscheiden.

5 Diskussion

Die unterschiedlichen Prozesse, die innerhalb einer Rotation *H. schachtii* beeinflussen, sind in dem einfachen Modell zusammengefasst worden. Die Differenzengleichung ist, basierend auf rein theoretischen, an der Biologie des Nematoden angelehnten Überlegungen und parametrisiert anhand gewisser Eckwerte, durchaus in der Lage, die meisten der im Pflanzenbau vorkommenden Populationsdynamiken nachzubilden. Neben der Wahl der Fruchtfolge bleibt als Variable die diskrete Anzahl von Generationen/Vegetationsperiode. In der Anwendung auf Versuchsdaten lässt sich die Populationsdynamik von *H. schachtii* über sehr lange Zeiträume hinweg gut prognostizieren. Sogar die gewünschte allgemeine Übertragbarkeit ist für große Bereiche ohne Parameteränderung möglich, was durch die Verwendung mehrerer Datensatze aus verschiedenen räumlichen Regionen gezeigt wurde.

Dieses Modell beinhaltet, stark vereinfacht, die biotischen und abiotischen Interaktionen, die in der Nematologie bezüglich der Populationsdynamik von *H. schachtii* diskutiert werden. Der Populationsanstieg unter Zuckerrüben resultiert aus den verschiedenen Übergangswahrscheinlichkeiten für jedes Stadium. Das Ergebnis ist eine an der Ausgangsverseuchung und den Klimabedingungen abhängige nicht-lineare Vermehrungsrate. Diese Nicht-Linearität lässt sich mit den beiden Abhängigkeiten und größtenteils in denselben Größenordnungen in Experimenten beobachten (COOKE et I,, 1979). Bei niedrigen Ausgangsverseuchungen lassen sich aber nicht Vermehrungsraten von 40-80 simulieren (COOKE et al., 1976; SCHLANG, 1987). Dieses Modell unterscheidet sich von den zumeist schwach korrelierten und biologisch wenig begründeten Regressionsmodellen durch die Konstanz der Parameter über alle Vergleichsszenarien mit den beobachteten Daten.

Der unterschiedliche Populationsabbau unter den Nichtwirten ist für jede einzelne ur durch den Parameter θ charakterisiert. Auch hier ergibt sich aufgrund der modellierten Übergangswahrscheinlichkeiten eine bestimmte Reduzierungsrate in Abhängigkeit von der vorliegenden Populationsdichte. Für die Kultur Winterweizen stimmen die modellierten Reduzierungsraten genau mit den beobachteten Reduzierungsraten von Winterweizen im Bereich von 0 bis 4000 E.u.L/100 g Boden überein (DUDA et al.,1990a).



Die Hypothese der spezifischen Fruchtfolgedichte, bzw. -verseuchung, abgeleitet aus dem Einfluss der wirtsspezifischen Verseuchungsdichte der Einzelkulturen (ENGEL et al., 1976), lässt sich anhand dieses Modells bestätigen.

Die hohe Übertragbarkeil des Modells beruht auf:

- 1. der Quantifizierung der Populationsdichten in verschiedenen Generationen;
- 2. der Einfluss verschiedener Nichtwirte einer Fruchtfolge auf die Reduzierung der Population;
- 3. dem modellinternen, komplexen Reaktionsmuster, ohne das die Modellstruktur geändert wird.

Durch das Modell wird es ermöglicht, die Summe der hypothetischen Einflussfaktoren, wie Temperatur. Feuchtigkeit, Bodenart, Wirtseinfluss, usw., sowie deren Wechselwirkungen, auf die mittlere Populationsdynamik von *H. schachtii* numerisch abzubilden. Damit werden über das Modell Datensatze aus unterschiedlichen Regionen vergleichbar. Ein weiterer Vorteil besteht in dem geringen Bedarf an Vorinformationen, der für eine Prognose benötigt wird.

Auch wenn der hier vorgestellte Modellansatz sehr gute Übereinstimmung mit verschiedenen Datensätzen zeigt, so soll nochmals auf das einfache Konzept des Modells hingewiesen werden. Man darf nicht vergessen, dass eine Anzahl der dynamischen Parameter zwar aus dem biologischen Hintergrund hergeleitet, aber vorerst näherungsweise konstant gesetzt wurde. Die gesamten Interaktionen zwischen Zuckerrübe und Nematode sind ausgelassen worden. Verschiedene Übergangswahrscheinlichkeiten, z.B. die konstante Überwinterungswahrscheinlichkeil (DUNCAN et al., 1987), sind sehr einfach formuliert worden. Im Rahmen der schon erwähnten Antagonistenproblematik müssen die Übergangswahrscheinlichkeiten von der Dynamik dieser Antagonisten abhängig gemacht werden. Der Parameter θ reduziert ein gesamtes Anbausystem mit seinen systemimmanenten Variabilitäten auf einen einzigen Faktor. In Bezug auf eine individuelle, schlagspezifische Beratung ist zu vermuten, dass der Parameter e sich aus einer Funktion von Anbaumaßnahmen, wie Düngung, Pflanzenschutz, Sorteneigenschaften, usw., zusammensetzt. Die Vereinfachung der exogenen Umweltfaktoren ermöglichte eine beträchtliche Leistungssteigerung des rein deterministischen Ansatzes. Gelingt es z.B., aufgrund von Temperaturexperimenten die spezifische Temperaturresponsefunktion des Nematoden zu ermitteln, so ist hiermit ein großer Teil der Gesamtvariabilität erklärbar. Andererseits wäre in diesem Modell kein weiterer Fortschritt zu erreichen, da das Ergebnis wiederum eine abgeschlossene Generation bedeuten wurde. Das diese Form der abgeschlossenen Generation nicht unproblematisch ist, zeigt die in der Literatur geführten Diskussion über die Anzahl der Generationen/ Vegetationsperiode (THOMASON et al., 1962; MÜLLER, 1979; THOMAS, 1979) Es ist daher zu vermuten, dass diese diskrete Generationenform unrealistisch ist. Von der Biologie her ist zu erwarten, dass es innerhalb der genetischen und umweltbedingten Variabilität einer Population zu überlappenden Generationen kommt.

Modelle, in denen Kohorten von Individuen einer Population in den Kreislauf eingehen, berücksichtigen die Beobachtung der überlappenden Generation. Diese Modellformen mit sogenannten altersstrukturierten Populationen sind für viele phytomedizinische und biologische Aspekte zu verwenden (RICHTER und SONDGERATH, 1990). Sie zeichnen sich durch eine größere Flexibilität aus. Einzelne Umweltfaktoren können wesentlich effizienter Verwendung finden. Die bisher nicht berücksichtigten Interaktionen, z.B. Kopplung mit einem Pflanzenwachstumsmodell, lassen sich in den Modellaufbau einbinden.