

14. Juli 1982

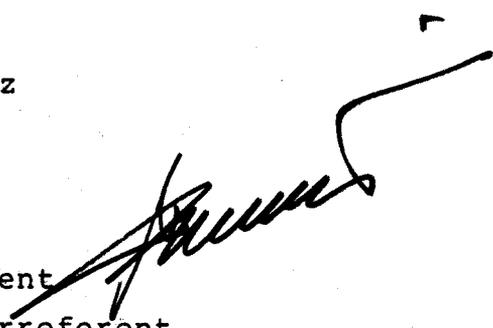
Diss. ETH Nr. 6977

ANALYSE EINES WALD-INSEKTEN-SYSTEMES:
DER SUBALPINE LAERCHEN-ARVENWALD
UND
DER GRAUE LAERCHENWICKLER
ZEIRAPHERA DINIANA GN. (LEP., TORTRICIDAE)

ABHANDLUNG
zur Erlangung des Titels eines
Doktors der Naturwissenschaften
der
EIDGENOESSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE ZUERICH

vorgelegt von
Fischlin Andreas
Dipl. Natw. ETH
geboren am 2.12.1949
von Ingenbohl Kanton Schwyz

Angenommen auf Antrag von
Prof. Dr. V. Delucchi, Referent
Prof. Dr. W. Schaufelberger, 1. Korreferent
Dr. W. Baltensweiler, 2. Korreferent



1982

Beitrag Nr. 111 der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der
Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers. Ausgeführt mit
Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds für die
wissenschaftliche Forschung.

Institut für Phytomedizin ETHZ

(vormals Entomologisches Institut ETHZ)

Verdankungen

An erster Stelle möchte ich Prof. Dr. V. Delucchi für die Ueberlassung des interessanten Themas, die kritische Durchsicht des Manuskripts, die grosszügige Unterstützung und die Betreuung während der Arbeit danken.

Insbesondere möchte ich auch Dr. W. Baltensweiler für die fruchtbaren Diskussionen und die vielen Anregungen, die wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, sowie für die grossmütige Ueberlassung unpublizierten Datenmaterials herzlich danken.

Ebenfalls zu Dank verpflichtet bin ich Prof. Dr. W. Schaufelberger für sein stets entgegenkommendes Interesse am Fortgang dieser Arbeit und seine wertvollen Anregungen zur Methodik.

Dr. J. Ruchti und Dr. J. Tötdli möchte ich für die vielen anregenden Diskussionen danken. Insbesondere schulde ich Dr. J. Ruchti für die tatkräftige Mithilfe und Mitarbeit bei der Erstellung der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT grossen Dank.

Ebenfalls herzlichen Dank gebührt Dr. D. Rubli für die Beschaffung und die Mithilfe bei der Auswertung der forstlichen Wirtschaftspläne sowie für das Zeichnen eines Teils der Figuren. Danken möchte ich auch Dr. R. Camenzind für die Beratung in photographischen Belangen.

Schliesslich möchte ich auch meinen vielen übrigen Kollegen und Mitarbeitern danken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, sei es in anregenden Diskussionen, durch ihre Kooperation oder ihre Mithilfe. Hierbei möchte ich den Herren E. Strässler, A. Manz und A. Benninger sowie Dr. T. Dalang für ihre Mitarbeit besonders danken.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. <u>PROLOG</u>	9
2. <u>EINLEITUNG</u>	12
2.1. DER LAERCHENWICKLER	12
2.2. DAS LAERCHENWICKLERPROJEKT	14
2.2.1. Der Raupenzensus	14
2.2.2. Biologie und Oekologie des Lärchenwicklers	15
2.2.3. Versuche zur Bekämpfung von <u>Z. diniana</u>	16
2.2.4. Abriss der wichtigsten Forschungsergebnisse	17
2.2.5. Mathematische Modelle	21
3. <u>PROBLEMSTELLUNG</u>	24
3.1. HYPOTHESEN ZUR ERKLAERUNG DER LAERCHENWICKLER- GRADATION	24
3.1.1. Die Antagonistenhypothese	25
3.1.2. Die Lärche-Lärchenwicklerhypothese	26
3.1.3. Die Polymorphismushypothese	27
3.1.4. Die Gradocönhypothese	27
3.1.5. Die Migrationshypothesen	28
3.1.5.1. Die Konglobationshypothese	29
3.1.5.2. Die Translokationshypothese	29
3.2. HYPOTHESENWAHL	30

	Seite
4. <u>DATEN, BEGRIFFE UND METHODEN</u>	32
4.1. DATEN	32
4.1.1. Quellen	32
4.1.2. Erstellung der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT	32
4.1.3. Daten über den Lärchen-Arvenwald und die Lärche	34
4.1.4. Raupenzensusdaten	34
4.1.5. Falterzensusdaten	35
4.1.6. Wetterdaten	36
4.1.7. Diverse Daten	37
4.2. BEGRIFFE UND METHODEN	37
4.2.1. "Ill-defined systems"	38
4.2.2. System und Systemgrenzenwahl	39
4.2.3. Hierarchische Systemstruktur und die ökolo- gische Systemanalyse	40
4.2.4. Modellkategorien: verbale, mathematische Modelle und Simulationsmodelle	45
4.2.5. Relationen zwischen den Modellkategorien: Iso- und Homomorphie	48
4.2.6. Beschaffenheit der mathematischen Modelle	49
4.2.7. Simulationstechnik	52
4.2.7.1. Hardware	52
4.2.7.2. Simulationssoftware	52
4.2.7.3. Struktur der Simulationsmodelle	53
4.2.7.4. Hilfsprozeduren	59
4.2.8. Identifikation von Parameter- und Anfangs- werten	60
4.2.9. Sensitivitätsanalyse	62
4.2.10. Stabilitätsabschätzung	62

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
5. <u>DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT</u>	63
5.1. DEFINITION DES REALEN LAERCHENWICKLERSYSTEMS	63
5.2. DAS SUBALPINE LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT	72
5.2.1. Das subalpine Lärchenwicklersystem	72
5.2.2. Die Umwelt des subalpinen Lärchenwicklersystems	75
5.3. DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM IM OBERENGADIN UND SEINE UMWELT	77
5.3.1. Das Lärchenwicklersystem im Oberengadin	77
5.3.2. Die Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin	92
6. <u>DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER</u>	99
6.1. VERBALES MODELL DER WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER	99
6.1.1. Der Frass	101
6.1.2. Die physiologische Reaktion der Lärche auf Frass	103
6.1.3. Der Lebenszyklus des Lärchenwicklers	106
6.2. MATHEMATISCHES MODELL DER WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER	109
6.2.1. Herleitung der Gleichungen des Lärchenwicklermodelles	109
6.2.1.1. Die Gleichungen zum Frass	109
6.2.1.2. Die Gleichungen zur physiologischen Reaktion der Lärche	113
6.2.1.3. Die Gleichungen zum Lebenszyklus des Lärchenwicklers	117

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

	Seite
6.2.2. Das Gleichungssystem des Lärche-Lärchenwicklermodelles	123
6.3. DAS SIMULATIONSMODELL DER LAERCHE-LAERCHENWICKLERBEZIEHUNG	128
7. <u>MIGRATION</u>	132
7.1. VERBALES MODELL DER MIGRATION	133
7.2. MATHEMATISCHES MODELL DER MIGRATION	138
7.2.1. Herleitung der Gleichungen des Migrationsmodelles	138
7.2.2. Gleichungssystem des mathematischen Modelles der Migration	148
7.3. SIMULATIONSMODELL DER MIGRATION	153
8. <u>SIMULATIONEN</u>	155
8.1. SIMULATION DES LEBENSZYKLUS VON Z. DINIANA	165
8.2. SIMULATIONEN DES LAERCHE-LAERCHENWICKLERMODELLES	166
8.2.1. Simulation mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten	166
8.2.2. Sensitivitätsanalyse des Lärche-Lärchenwicklermodelles	171
8.3. SIMULATION DES LAERCHE-LAERCHENWICKLERMODELLES KOMBINIERT MIT DEM MIGRATIONSMODELL	180
8.4. SIMULATIONEN ZUR IMMIGRATION VON FALTERN INS OBERENGADIN AUS DEM RESTLICHEN SUBALPINEN LAERCHENWICKLERSYSTEM	187

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
8.5. SIMULATIONEN ZUR BEKAEMPfung VON Z. DINIANA MIT BACILLUS THURINGIENSIS	192
8.5.1. Im Oberengadin örtlich nicht begrenzte BT-Behandlungen	193
8.5.2. Innerhalb des Oberengadins örtlich begrenzte BT-Spritzungen	196
8.6. SIMULATIONEN ZUR BEKAEMPfung VON Z. DINIANA MIT PARAPHEROMONEN	200
8.6.1. Simulation der Spritzversuche im Val Bever von 1977-1979	202
8.6.2. Andere Simulationen zur Verwirrungstaktik	204
8.7. SIMULATIONEN ZUM POPULATIONSAUFBAU VON Z. DINIANA NACH HYPOTHETISCHER AUSROTTUNG IM OBERENGADIN	207
9. <u>DISKUSSION</u>	211
9.1. WAS IST DIE URSACHE DER LAERCHENWICKLERGRADATION?	211
9.1.1. Was verursacht den Gradationsverlauf?	211
9.1.1.1. Verursacht die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung den Gradationsverlauf, resp. die Regression?	211
9.1.1.2. Verliert das Lärche-Lärchenwicklermodell seine Gültigkeit bei Aenderung der Parameterwerte?	213
9.1.1.3. Welches Modell ist das beste?	216
9.1.2. Was verursacht die Stabilität der Gradation?	220
9.1.3. Wo liegen die Grenzen der Lärche-Lärchenwicklerhypothese?	222

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Seite

9.1.4. Welchen Stellenwert nimmt die Lärche-Lärchenwicklerhypothese unter den übrigen Hypothesen ein?	223
9.1.5. Was ist die Rolle der Migration?	226
9.2. DARF DER LAERCHENWICKLER BEKAEMPFT WERDEN?	228
9.2.1. Wie gefährlich wäre die Bekämpfung mit BT?	229
9.2.2. Wie erfolgreich könnte die Bekämpfung mit Parapheromonen sein?	232
9.2.3. Wie "teuer" käme eine Bekämpfung zu stehen?	234
10. <u>ZUSAMMENFASSUNGEN</u>	238
10.1. KURZFASSUNG	238
10.2. ABSTRACT	240
11. <u>ANHANG</u>	243
11.1. STATISTISCHE AUSWERTUNGEN UND BESTIMMUNG DER PARAMETERWERTE	243
11.1.1. Parameter des Lärche-Lärchenwicklermodelles	245
11.1.1.1. Ueberwinterungsmortalität c_1	245
11.1.1.2. Mortalitätsparameter der kleinen Raupen c_2 und c_3	247
11.1.1.3. Nahrungsangebotsparameter c_4 und c_5	249
11.1.1.4. Nachfragenachfrage einer grossen Raupe c_6	251
11.1.1.5. Mortalitätsparameter der grossen Raupen c_7 und c_8	254
11.1.1.6. Weibchenanteil c_9	256

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
11.1.1.7. Fekunditätsparameter c_{10} und c_{11}	256
11.1.1.8. Wertebereich und Dekrement des Rohfasergehaltes c_{12} , c_{13} und c_{14}	258
11.1.1.9. Frassschadenbereich in dem die Lärche gestresst wird c_{15} , c_{16}	260
11.1.1.10. Lärchenstammzahl im Oberengadin c_{17}	261
11.1.2. Parameter des Migrationsmodelles	261
11.1.2.1. Erschöpfungsparameter der fliegenden Weibchen c_1 , c_2	261
11.1.2.2. Attraktivitätsparameter c_3 , c_4	262
11.1.2.3. Anteil durch Winde unerfasster Weibchen c_5	264
11.1.2.4. Häufigkeiten der Windklassen c_{6i} , c_{7i} , c_{8i} und c_{9i}	264
11.1.2.5. Häufigkeiten einzelner Winde c_{10ij} , c_{11ij}	264
11.1.2.6. Benachbarte Flächenteilstücke c_{12ijA} , c_{12ijB}	265
11.1.2.7. Gegenwindflugparameter c_{13}	265
11.1.2.8. Eigenanteil bei Flug mit dem Wind c_{14}	267
11.1.2.9. Luftliniendistanzen zwischen benachbarten Raumsegmenten c_{15ijA} resp. c_{15ijB}	269
11.1.2.10. Nummern der benachbarten Raumsegmente i_{ijA} resp. i_{ijB}	269
11.1.2.11. Lärchenstammzahlen c_{17i}	269
 11.2. PROGRAMMLISTING UND SIMULATIONSRESULTATE AUF MICROFICHE	 270
 12. <u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	 271
 Lebenslauf	 294

Seek simplicity, but distrust it!

1. PROLOG

Dempster (1975) meint im Vorwort zu seinem Buch "Animal Population Ecology": "I should like to think that this (book) will encourage ... to study real situations rather than to build elaborate theories for which the basic assumptions cannot be tested." Genau entgegengesetzter Ansicht über die Art und Weise, wie ökologisch gearbeitet werden soll, ist May (1974) mit seiner wohl noch lange unerfüllbaren Hoffnung: "... Once the "perfect crystals" of ecology are established, it is likely that a future "ecological engineering" will draw upon the entire spectrum of theoretical models, from the very abstract to the very particular, just as the more conventional branches of science and engineering do today." Es stellte sich nun zu Beginn der vorliegenden Arbeit die Frage: welche Arbeitsrichtung ist einzuschlagen? Auf welche Weise soll das Problem Lärchenwickler angepackt werden? Soll eher nach der Art Dempsters oder eher wie May vorgegangen werden?

Vom traditionellen naturwissenschaftlichen Standpunkt aus spricht vieles für die Richtigkeit Dempsters Ansicht. Beim näheren Studium ökologischer Forschung, z.B. des nun 32-jährigen Lärchenwicklerprojektes, tauchen hierzu jedoch Zweifel auf. Allein der Verlauf des Projektes zeigt es deutlich: Wissenschaftliche Theorien stellen sich nie von selbst ein, mögen noch so viele Daten vorliegen. Doch auch der Auffassung Mays ist zu misstrauen; denn was nützt die schönste Theorie, wenn sie auf wackeligen Füßen steht, bloss weil ihre Grundannahmen unrealistisch sind? Die Frage nach dem Verhältnis zwischen Theorie und Praxis scheint demnach vorerst einmal einfach beantwortbar zu sein: Man soll das eine tun und das andere nicht lassen!

Ganz so einfach, wie sich diese Forderung aufstellen lässt, ist sie allerdings nicht zu verwirklichen, denn die

PROLOG

Beantwortung folgender Fragen ist hierzu erforderlich: Wann soll in der Oekologie theoretisch, wann empirisch gearbeitet werden? Sollen die beiden Arbeitsweisen einander ablösen, oder parallel zueinander ablaufen oder miteinander verquickt werden? Was vermag die Theorie für die Praxis, was das Experiment für die Theorie zu leisten? Die Antworten ergeben sich aus den zwei folgenden Ueberlegungen:

Erstens ist die Datenerhebung sehr aufwendig, und es ist schwierig, sich zu entscheiden, wo mit dem Messen und Beobachten begonnen werden soll. Das scheint in der Oekologie ein allgemeiner, nicht bloss vorübergehender Zustand zu sein, denn es handelt sich um ein grundsätzliches Problem dieser Wissenschaft. Warum? Selbst einfachste Oekosysteme weisen eine grosse Artenzahl auf. Das Lärchenwicklersystem beispielsweise ist verglichen mit anderen Oekosystemen artenarm. Wenn nur die häufigeren Spezies berücksichtigt werden, umfasst es aber schon $n = 99$ Arten (s. Artenlisten). Bekanntlich ist es die Aufgabe jeglicher ökologischer Forschungsarbeit, die vielen Wechselbeziehungen, welche all diese Arten miteinander eingehen, zu studieren, um die Funktionsweise des Oekosystems besser verstehen zu lernen. Der Empiriker gibt natürlich zu bedenken, zwischen jedem Artenpaar könnte eine wichtige ökologische Wechselwirkung bestehen. Was er jedoch zu vergessen scheint, wenn er sich anschickt, deswegen alle Wechselwirkungen experimentell untersuchen zu wollen, ist die Tatsache, dass die Zahl der zu erforschenden Wechselwirkungen w eine Funktion mindestens des Quadrates der Artenzahl n darstellt ($w \geq (n^2 - n) / 2$). Wie schon das Beispiel des Lärchenwicklersystem zeigt, welches mehr als $w = 4851$ Wechselwirkungen enthält, muss sich jede empirische ökologische Forschung also beschränken. Aber wie? Wo darf vernachlässigt werden, wo nicht? Genau hier liegt die grösste Bedeutung der theoretischen Arbeiten; denn nur an mathematischen Modellen durchgeführte Sensitivitätsanalysen vermögen mitzuhelfen, die ökologische Forschung rationeller zu gestalten. Wird dies missachtet, so droht der ausschliesslich empirische Weg in einer Sackgasse zu enden:

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Die Sammelwut erstickt in den sich anhäufenden Datenmengen.

Zweitens ist die heutige ökologische Ausbildung meist ungenügend fachspezifisch. Zu oft werden unbesehen theoretische Arbeitsweisen, die in anderen Disziplinen zu Erfolg geführt haben, z.B. in der theoretischen Physik, auf die ökologische Forschung übertragen. Trotz aller Resultate in der Physik scheitern in der Oekologie stark theoretische Arbeitsmethoden, denn für ihren Erfolg ist es unerlässlich, dass zu den realen Vorbildern isomorphe, mathematische Modelle entwickelt werden können. Dazu sind jedoch die Oekosysteme zu komplex. Es droht deshalb dem ausschliesslich theoretischen Weg dasselbe Ende wie dem rein empirischen, eine Sackgasse: Die Deduktionen sind gehaltsleere, auf unrealistischen Annahmen aufgebaute Spekulationen, mögen die Absichten des theoretischen Oekologen noch so löblich sein.

Die Komplexität der Oekosysteme und die heute dadurch mitbedingte Arbeitsteilung drohen demnach die Erfolgsaussichten vieler ökologischer Arbeiten zum vornherein zunichte zu machen. Zurzeit scheint es nur den folgenden Ausweg zu geben: Wenn schon die erstrebenswerte, enge Verquickung des theoretischen und empirischen Arbeitens durch ein- und dieselbe Person nur selten verwirklicht werden kann, so sollten zumindest Empiriker und Theoretiker eng zusammenarbeiten. Und - wie sich beim Lärchenwicklerprojekt nur zu deutlich abzeichnet - ist es zu vermeiden, dass weder das Sammeln von Daten noch das Vorantreiben der Theorie zu lange für sich alleine andauert. Dasjenige Vorgehen scheint das erfolgreichste zu sein, bei dem sich Theorie und Praxis häufig ablösen; man kommt dann vorwärts, wenn man abwechselnd den einen Fuss vor den andern setzt.

In diesem Sinne wurde die vorliegende Arbeit angegangen: Ihr theoretischer Charakter ist aus dem Bemühen heraus, auf dem Weg des Verständnisses des Lärchenwicklersystems den nächstnotwendigen Schritt zu tun, entstanden.

2. EINLEITUNG

2.1. DER LAERCHENWICKLER

Die Heuschreckenschwärme fielen über ganz Aegypten her; sie liessen sich in allen Gebieten in grosser Menge nieder... Sie bedeckten des ganzen Landes Oberfläche, ...sie frassen alles Gewächs des Feldes und alle Baumfrüchte... Im ganzen Lande Aegypten blieb nichts Grünes an den Bäumen und Feldgewächsen übrig.

Exodus 10, 14-15

In forstwirtschaftlichen Berichten des letzten Jahrhunderts kann man ähnlich drastische Schilderungen über das verheerende Auftreten des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae) in den Europäischen Alpen finden: "Während die Eichhörnchen dieses Jahr die Lärchen zu schonen zu wollen scheinen, zeigte sich ... ein neuer, fast ebenso gefährlicher Feind der Lärche. ... die gefährliche Wirksamkeit des Lärchenwicklers springt uns von weitem in die Augen. ... ausgedehnte Lärchenbestände sehen jetzt schon ganz rot und leblos aus (Kreisförster v. Klosters an das Kantonsforstinspektorat 13.7.1881)."

Solche sogenannten Kalamitäten phytophager Insekten beschäftigen die Menschen heute noch genauso stark wie zu biblischen Zeiten. Wegen dem Lärchenwickler sorgen sich die

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

Bewohner der Alpentäler schon mindestens seit dem letzten Jahrhundert. Davon zeugen die Chroniken, soweit sie uns erhalten geblieben sind (Baltensweiler, 1962a; Baltensweiler, 1964). Was auffällt, ist die erstaunliche Regelmässigkeit, mit der vom Lärchenwickler berichtet wird. Alle 8 bis 10 Jahre sucht der Lärchenwickler die subalpinen Lärchen-Arvenwälder, Larici-Pinetum cembrae (nach Ellenberg, 1972), des ganzen Alpenbogens heim. Mitten im Sommer verlieren die Lärchen (Larix decidua Miller) ihr Grün. Stattdessen wirken sie verwüstet, und dem Beschauer sticht die ungewöhnliche rostrote Verfärbung der Bäume schon von weitem ins Auge. Die Lärchenkronen hängen voller Gespinstfäden. Einzelne Baumstämme schimmern bleich, denn sie sind von dichtem Gespinst umwoben. Und überall in den Zweigen krabbeln Lärchenwicklerraupen herum oder schweben an Fäden zu Tausenden von den Bäumen herab. Insgesamt bietet sich dem Spaziergänger ein Bild, das ebenso hässlich wie spektakulär ist.

Kein Wunder, dass der Lärchenwickler als Schädling gefürchtet wurde und es heute noch wird. Im letzten Jahrhundert versuchte man beispielsweise den Lärchenwickler zu bekämpfen, indem man seine Puppen aus der lockeren Nadelstreu des Waldbodens heraussuchte, um sie zu vernichten. Genützt haben diese Unterfangen natürlich nie viel; die Lärchenwicklerkalamitäten wiederholten sich trotzdem. All die befallenen Wälder werden genutzt, sei dies als Schutzwald gegen Lawinen, als Weidegebiet oder zur Gewinnung von Holz. Wenn in der Folge der Lärchenwicklerkalamitäten die Förster entdeckten, dass ganze Lärchenbestände absterben können, was deren Zwangsnutzung verlangt, begannen viele sich um die Existenz des Lärchen-Arvenwaldes zu sorgen.

Nach dem zweiten Weltkrieg entstand eine neue Lage: Das DDT war kürzlich erstmals synthetisiert worden und mit grossem Erfolg gegen den Kartoffelkäfer Leptinotarsa decemlineata Say eingesetzt worden (Müller, 1955). Im Zuge des wirtschaftlichen Aufschwungs der Nachkriegsjahre nahm der

EINLEITUNG

Fremdenverkehr in den Alpen, insbesondere im Oberengadin, stetig zu. Als nun die grosse Trockenheit des Sommers 1947 mit einer Massenvermehrung des Lärchenwicklers zusammenfiel, boten die rostroten Wälder des ganzen Engadins ein besonders eindrückliches Bild. Es keimte die Hoffnung, der Lärchenwicklerplage ein für allemal Herr zu werden. Das Lärchenwicklerprojekt begann.

2.2. DAS LAERCHENWICKLERPROJEKT

Das Lärchenwicklerprojekt dauert nun seit 1949 ununterbrochen an. Von Anfang an vereinigten sich in diesem Projekt mehrere, parallel verlaufende Arbeitsrichtungen: der Raupenzensus, biologische Untersuchungen und Bekämpfungsaktionen.

2.2.1. Der Raupenzensus

Eine erste Arbeitsrichtung durchläuft das ganze Projekt wie ein roter Faden: der Raupenzensus. Wozu dient er? Mit ihm wird für ein ganzes Alpental die Dichte der darin lebenden Lärchenwicklerpopulation geschätzt. Lärchen werden zufällig ausgewählt. Von diesen Bäumen wurden anfänglich Ast-, seit 1957 bloss noch Zweigstichproben entnommen. Die Zweige der Stichproben werden abgesucht und die gefundenen Lärchenwicklerraupen gezählt (Kälin & Auer, 1954; Auer, 1961; Auer, 1969). Das wichtigste Ergebnis des Raupenzensus ist das Folgende: Die Populationsdichten von Z. diniana durchlaufen im ganzen Alpenraum verblüffend ähnliche Schwankungen. Diese sog. Fluktuationen (Schwerdtfeger, 1968) umfassen, im Vergleich zu denjenigen anderer Forstinsekten, bei Z. diniana eine riesige Amplitude (Baltensweiler, 1976; Auer, 1977). Schwerdtfeger (1942) nennt die Massenvermehrung bei einer Fluktuation, deren Amplitude im Vergleich zur minimalen Dichte, dem sog. eisernen Bestand, mehrere Zehnerpotenzen umfasst, eine Gradation. Die Amplitude beim Lärchenwickler reicht in einem Alpental durchschnittlich von 0.099 bis 204.693 Raupen/kg Zweige, das Verhältnis beträgt also 1:2068

(Auer, 1977; Auer, 1978a). Die höchsten Populationsdichten sind zwischen 1700 und 2000 m ü. M. anzutreffen (Auer, 1961). Diese Zone in der oberen Hälfte der subalpinen Höhenstufe heisst deshalb auch das Optimumareal von Z. diniana (Baltensweiler, 1962a; Baltensweiler, 1962b; Baltensweiler, 1964).

2.2.2. Biologie und Oekologie des Lärchenwicklers

In einer zweiten Arbeitsrichtung wurde bald damit begonnen, die Biologie und Oekologie des Lärchenwicklers zu untersuchen. Die Systematik der Gruppe von Kleinschmetterlingen, die mit dem Lärchenwickler zusammen die Lärche besiedeln, wurde ausgearbeitet, um die anfänglich vorgekommenen Verwechslungen auszuschliessen (Maksymov, 1959).

Es ergab sich rasch ein klares Bild über die Lebensweise von Z. diniana im Oberengadin (Maksymov, 1955): Im August und September legen die weiblichen Falter ihre Eier unter die Flechten ab, welche die meisten dickeren Lärchenäste überziehen (Nägeli, 1929; Maksymov, 1959; Meyer, 1969; Benz, 1969; Van den Bos & Baltensweiler, 1977). Nach einer kurzen Phase der Embryonalentwicklung überdauern die Eier die Wintermonate in einer Diapause (Bassand, 1965).

Im darauffolgenden Frühjahr, Ende Mai, kriechen aus den Eiern die Rüpchen des ersten Stadiums (L_1). Sie reagieren positiv phototaktisch und gelangen dadurch an die Ast- und Zweigspitzen, wo sie die Lärchenkurztriebe zu besiedeln beginnen. Die Raupe durchläuft 5 Stadien, die zusammen etwa 58 Tage dauern. Alle Stadien ernähren sich von den Lärchennadeln. Dabei werden viele Nadeln bloss angenagt. Die so verletzten Nadeln verdorren im Sommer. Das verleiht dann den befallenen Bäumen und Beständen die auffällige, rostrote Farbe.

Die verpuppungsreife Raupe des L_5 -Stadiums verlässt die Lärche, indem sie sich an einem selbstgesponnenen Faden zu

EINLEITUNG

Boden gleiten lässt. Bei hohen Raupendichten spinnen sich auch schon Raupen früherer Stadien ab. Sie befinden sich auf Nahrungssuche. Dieses Verhalten ist verantwortlich für die vielen Gespinstfäden, die während der Kalamität die Bäume kreuz und quer verhängen und dem Spaziergänger auf so unangenehme Weise Gesicht und Hände verkleben. Die verpuppungsreife L₅ Raupe spinnt sich in der Nadelstreu des Waldbodens ein Kokon, in dem sie sich dann verpuppt. Das Puppenstadium selbst dauert etwa 29 Tage, von Mitte Juli bis Mitte August.

Die aus den Puppen schlüpfenden Falter fliegen teilweise weite Strecken, auch über Seen, Pässe und Gletscher (Coaz, 1894; Escherich & Bär, 1909; Fuchs, 1913; Maksymov, 1959; Burmann, 1965; Vaclena, 1977; Baltensweiler & von Salis, 1975). Dadurch werden die Eier der nächsten Generation auf anderen, viele Kilometer weit entfernten Lärchen abgelegt (Maksymov, 1959; Vaclena & Baltensweiler, 1978).

Pro Jahr durchläuft Z. diniana also eine einzige Generation.

2.2.3. Versuche zur Bekämpfung von Z. diniana

In einer dritten Arbeitsrichtung des Lärchenwicklerprojektes wurde versucht, Z. diniana zu bekämpfen. Alle gebräuchlichen Techniken kamen irgendwo oder irgendwann einmal im Verlaufe des Projektes zum Einsatz, seien es chemische (Maksymov & Auer, 1955; Auer, 1974; Benz, 1975a), mikrobiologische (Benz, 1962a; Grison & Bovey, 1970; Grison et al., 1971; Schmid, 1973; Schmid, 1974a; Schmid, 1974b; Schmid, 1975; Benz, 1975a; Martouret & Auer, 1977), biologische Bekämpfungsaktionen (Aeschlimann, 1975; Herren, 1976) oder gar die Verwirrungstechnik mittels Sexuallockstoffen (Parapheromone) (Baltensweiler & Delucchi, 1979). Auch ausserhalb des Projektes sind durch eine chemische Firma Bekämpfungsversuche mit Insektiziden durchgeführt worden (Meyer, 1947). Mit Ausnahme der DDT-Spritzungen waren aber alle Bekämpfungsversuche von mässigem Erfolg gekrönt. Wegen den

schädlichen Nebenwirkungen auf die übrigen Lebewesen des Lärchen-Arvenwaldes, hauptsächlich die Vögel (Schifferli, 1966), wurde auf die weitere Verwendung von DDT verzichtet. Bis heute gelang es also nicht, den Lärchenwickler erfolgreich zu bekämpfen.

2.2.4. Abriss der wichtigsten Forschungsergebnisse

Als sich die ursprüngliche Hoffnung, den Lärchenwickler auf einfache Weise bekämpfen zu können, als trügerisch erwiesen hatte, erhoffte man sich von gesteigerten Forschungsanstrengungen eine Lösung des Problems: Man begann nach den ökologischen Mechanismen zu forschen, die zur Entstehung der Lärchenwicklergradation beitragen. Hierbei ist ein Unmenge von Erscheinungen entdeckt und eine Fülle von Daten gesammelt worden:

Verbreitung: Z. diniana ist in einem weit grösseren Gebiet als bloss dem Alpenraum verbreitet. In der ganzen nördlichen Halbkugel, von den Lärchenwäldern Sibiriens bis zu den Lärchen Nordamerikas, der Western Larch und den Tamaracks, soll Z. diniana zu finden sein. Allerdings könnte es sich in Nordamerika um eine andere Art, Zeiraphera improbana, handeln. In Sibirien kommt die Varietät Zeiraphera diniana var. desertana Gn. vor (Baltensweiler et al., 1977).

Die Art Z. diniana: Z. diniana ist eine komplex zusammengesetzte Art. Morphologisch lassen sich 7 verschiedene Typen von Raupen unterscheiden, die sog. Morphotypen (Baltensweiler, 1977). Bei diesem Farb-Polymorphismus sind zwei extreme Morphotypen besonders hervorzuheben, die dunkle Lärchenform und die hellorange Arvenform (Bovey & Maksymov, 1959). Im subalpinen Lärchen-Arvenwald findet man die Lärchenform fast ausschliesslich auf der Lärche, die Arvenform hingegen auf der Arve Pinus cembra L. Die intermediären Zwischenformen wiederum sind auf beiden Wirtspflanzen anzutreffen. Am meisten erstaunte die Tatsache, dass sich die Morphotypenzusammensetzung der Population im

EINLEITUNG

Verläufe der Gradation gesetzmässig ändert: In der Progressionsphase herrschen auf der Lärche die dunklen Lärchenformenraupen vor; genau umgekehrt sind während der Regression die intermediären Morphotypen weit häufiger vertreten (Baltensweiler, 1970). Es keimte die Idee, dass dieser Gesetzmässigkeit eine populationsdynamische Bedeutung zukomme (Baltensweiler, 1970; Baltensweiler, 1978a). Diese Vorstellung erhielt neuen Auftrieb, als festgestellt werden konnte, dass die Weibchen der Lärchen- und Arvenform ihre Männchen mit verschiedenen Pheromonen anlocken, und dieses Merkmal an ihre Nachkommen vererben können (Baltensweiler et al., 1978; Priesner, 1979).

Falterflug: Mit der Entdeckung, dass die Antennen von Z. diniana Männchen auf den Sexuallockstoff trans-11-Tetradecenyl-acetat reagieren (Roelofs et al., 1971), wurde es möglich, auch die Dispersionsdynamik von Z. diniana mit Hilfe von Duftstofffallen zu untersuchen (Baltensweiler & Fischlin, 1979). Es wurde der Frage nachgegangen, welchen Einfluss der Falterflug auf den Gradationsverlauf ausübt (Baltensweiler, 1973; Graf, 1974; Baltensweiler & von Salis, 1975; Vaclena, 1977; Vaclena & Baltensweiler, 1978; Baltensweiler & Delucchi, 1979; Baltensweiler & Fischlin, 1979; Vrkoč et al., 1979; Delucchi, 1982).

Biotische Faktoren: Z. diniana geht mit einer Vielzahl von Arten Beziehungen ein: Wirtspflanzen, Antagonisten und Konkurrenten.

- Wirtspflanzen: Z. diniana befällt nicht nur die Lärche, sondern eine ganze Reihe von anderen Wirtspflanzenarten. Sie gehören allerdings alle zur gleichen Familie der Pinaceae. Es zeigte sich, dass die Morphotypen an eine bestimmte Wirtspflanze gebunden sind. Die sog. Fichtenform, beispielsweise, befällt im Erzgebirge die Fichte Picea abies L. In Skandinavien wie in England schädigt die Föhrenform, die der Fichtenform sehr ähnlich sieht, die Kiefer Pinus silvestris L.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Antagonisten: Zu den Antagonisten von Z. diniana gehören: Krankheitserreger, Räuber und Parasitoide.

Krankheitserreger: Nachdem die ersten 10 Jahre des Lärchenwicklerprojektes verstrichen waren, glaubte man in einem Granulosisvirus die Ursache des Zusammenbruchs der Lärchenwicklermassenvermehrungen gefunden zu haben (Auer, 1956; Martignoni, 1957; Bovey, 1958; Benz, 1962a). Diese Ansicht erwies sich bald als irrig; denn in der folgenden Gradation konnten kaum mehr viruserkrankte Raupen gefunden werden. Allerdings sind Anderson & May (1980) noch heute der Auffassung, mit dieser Granulosis die Gradationen von Z. diniana erklären zu können.

Räuber: Zu den Räubern von Z. diniana gehören v.a. Vögel und Arthropoden. Die durchgeführten Untersuchungen (Schifferli, 1966; Graf, 1973; Delucchi et al., 1975) ergaben, dass die Räuber Z. diniana während der Kulmination der Gradationen bloss deswegen fressen, weil Lärchenwickler häufig anzutreffen sind. Eigentliche Spezialisierungen zwischen Räuber und Beute scheinen sich keine herausgebildet zu haben.

Parasitoide: Sehr eingehend sind die Parasitoide von Z. diniana untersucht worden (Baltensweiler & Moreau, 1957; Baltensweiler, 1958; Gerig, 1960; Aubert, 1966; Aeschlimann, 1969; Aeschlimann, 1973a; Aeschlimann, 1973b; Aeschlimann, 1973c; Aeschlimann, 1974a; Aeschlimann, 1974b; Renfer, 1974; Aeschlimann, 1975; Renfer, 1975a; Renfer, 1975b; Herren, 1977; Delucchi & Renfer, 1977; Delucchi, 1982). Bis Mitte der 70-er Jahre wurde vermutet, dass die Parasitoide bei der Populationsdynamik von Z. diniana eine wichtige Rolle spielen.

- Konkurrenten: Die Konkurrenten von Z. diniana gehören alle der gleichen trophischen Stufe wie Z. diniana an. Näher untersucht wurden diejenigen Arten, die mit Z. diniana auf der Lärche leben (Baltensweiler, 1969a; Lovis, 1973;

EINLEITUNG

Delucchi et al., 1974; Lovis, 1975). Aus dem quantitativ erfassten Massenwechsel dieser sog. Begleitarten (Auer et al., 1959; Auer, 1974; Delucchi et al., 1974; Auer, 1978a) ist immer geschlossen worden, dass die Populationsdynamik von Z. diniana derart stark dominiere, dass bedeutsame Konkurrenz, die auf Z. diniana zurückwirkte, gar nie entstehen könne.

Abiotische Faktoren: Neben all den biotischen Faktoren ist auch der Einfluss der Witterung auf die Oekologie von Z. diniana studiert worden (Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1966a; Baltensweiler, 1966b; Baltensweiler, 1968a; Baltensweiler, 1968b; Baltensweiler, 1969b; Baltensweiler et al., 1969; Baltensweiler & Rubli, im Druck). In den Alpen wirkt sich die Witterung auf die Entwicklung von Z. diniana und der eng mit ihr verknüpften Arten auf folgende Weise aus: Es wurde bald erkannt, dass die Witterungseinflüsse sich gegenseitig in ihrer Gesamtwirkung meist gerade wieder aufheben (Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1966a; Baltensweiler, 1966b). Das bedeutet: Individuelle Unterschiede zwischen einzelnen Gradationen, wie zwischen einer sog. normalen und einer sog. beschleunigten Gradation, konnten auf ungewöhnliche Witterungseinflüsse zurückgeführt werden (Baltensweiler, 1964). Hingegen konnte die Entstehung der normalen Gradation mit keinem absonderlichen Witterungsverlauf in Zusammenhang gebracht werden (Auer, 1961; Baltensweiler, 1966b; Baltensweiler et al., 1977). Der durchschnittliche Witterungsverlauf ist in der oberen Hälfte der subalpinen Höhenstufe so beschaffen, dass die normale Gradation entstehen kann. Das gilt aber nicht für das Erzgebirge. Die dort aufgetretenen Massenvermehrungen sind durch einen bestimmten Witterungsverlauf erklärt worden (Baltensweiler, 1966b).

Dank all diesen experimentellen Untersuchungen und Beobachtungen wurde es möglich, einige wenige Hypothesen zur Erklärung der Lärchenwicklergradation aufzustellen: Die Antagonisten-, die Lärche-Lärchenwickler-, die

Polymorphismus- und die Migrationshypothese. Selbstverständlich sind auch Kombinationen obiger Hypothesen im Sinne der Gradocönhypothese von Schwerdtfeger (1942) in Betracht gezogen worden. Welche Hypothese sollte nun aber vorgezogen werden? Eine zwingende Antwort auf diese Frage, konnte trotz der Fülle von empirischen Daten nicht gefunden werden. Systemanalytische Techniken waren notwendig geworden.

2.2.5. Mathematische Modelle

Die erste mathematische Modellierung einer Lärchenwickler-gradation erfolgte in Form einer Fourieranalyse der Logarithmen der Raupendichten im Oberengadin von 1949 bis 1958 (Auer, 1968).

Der erste Versuch, auch mit ökologisch interpretierbaren Komponenten ein mathematisches Modell aufzubauen, war eine sog. Schlüsselfaktoranalyse (Morris, 1959; Varley & Gradwell, 1960; Morris, 1963a; Morris, 1963b). Auer (1968, 1971) wandelte die ursprüngliche Methode ab, indem er Morris' Modellansatz auf ein allgemeines multiples, lineares Regressionsmodell erweiterte. Er kam zum Schluss, dass keiner der verwendeten Faktoren, weder der Parasitismus, der Frassschaden noch die Krankheiten, einen Schlüsselfaktor darstellen. Auf Grund des Betrages der Modellkoeffizienten mass er allerdings dem Parasitismus und dem Schaden die grösste Bedeutung zu. Varley & Gradwell (1970) haben Auers Schlussfolgerungen kritisiert: Sie warfen Auer vor, die sog. Restmortalität, die sie als den entscheidenden Schlüsselfaktor bezeichneten, übersehen zu haben.

Die Schlüsselfaktoranalyse weist grundlegende Mängel auf (Mott, 1966; Luck, 1971). Im besten Fall vermag sie eine Antwort darauf zu geben, welche Faktoren mit den gleichzeitig ablaufenden Dichteänderungen korreliert sind. Erstens fehlt die Möglichkeit, mit Hilfe eines Systemgedächtnisses (Zustandsvariablen) Effekte, die sich über mehrere Generationen auswirken, miteinzubeziehen. Zweitens verbietet

EINLEITUNG

jede Regressionsrechnung Selbstbeeinflussung, d.h. die Rückwirkung eines Faktors auf sich selbst (Voraussetzung der Zufallsstichprobe). Einzig kybernetische Modelle weisen all diese Nachteile nicht auf (Wiener, 1948; Lerner, 1971).

Van den Bos & Rabbinge (1976) haben anfangs der 70-er Jahre mit der stark CSMP-orientierten Modellierungstechnik von De Wit & Goudriaan (1974) erstmals ein kybernetisches Modell der Populationsdynamik von Z. diniana entwickelt. In diesem Modell, das ein nichtlineares Differentialgleichungssystem 27. Ordnung darstellt, sind neben dem Lärchenwickler selbst dessen Parasitoide, die Nahrungsquantität und die Nahrungsqualität berücksichtigt. Das Modell ist nichtautonom, d.h. temperaturgesteuert. Der Falterflug fehlt. Van den Bos & Rabbinge (1976) kamen zum Schluss, dass alle berücksichtigten Prozesse und Faktoren, z.B. der Parasitismus wie die Nahrungsqualität, gleichermassen zur Entstehung der Lärchenwicklergradationen beitragen. Allerdings weist das Modell unrealistisch hohe, durch die Raupenparasitoide verursachte Mortalitäten auf. Infolge seiner Grösse war das Modell sehr unübersichtlich geworden. Dadurch erklärt sich auch die Tatsache, dass die durchgeführte empirische Sensitivitätsanalyse ebenfalls keine Wertung der Systemkomponenten erlaubte. Schliesslich wurde bei dieser Systemanalyse nur ein kleiner Teil der bis 1970 gesammelten Daten und Beobachtungen aufgenommen.

Lekkas et al. (1977) haben die Parameter des neutral-stabilen Lotka-Volterramodelles mit dem Lärchenwickler als Räuber- und der Lärche als Beutepopulation identifiziert. Es wurde eine ausserordentlich gute Uebereinstimmung zwischen Modellverhalten und den im Oberengadin beobachteten Lärchenwicklergradationen erzielt. Bei dieser Arbeit ging es jedoch hauptsächlich um methodische Fragen der Parameteridentifikation. Dass infolge der unrealistischen Modellannahmen, wie die Schnellwüchsigkeit der Lärchenpopulation oder die Kontinuität der Wechselbeziehung zwischen Räuber und Beute, keine Antwort auf die Frage nach

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

den Ursachen der Lärchenwicklergradation gefunden werden konnte, störte deshalb nicht.

Ebenfalls ein Volterra-Lotka ähnliches, zeitkontinuierliches Differentialgleichungssystem haben Anderson & May (1980) verwendet. Es berücksichtigt den Lärchenwickler als Wirt und zwei Lebensformen eines Krankheitserregers. Diese Arbeit ist unabhängig vom Lärchenwicklerprojekt entstanden. Daraus erklärt sich, dass dem Modell missverständlich interpretierte Daten über viruserkrankte Raupen zugrundegelegt wurden. Die Schlussfolgerung der Autoren, dass die Lärchenwicklergradationen durch die Krankheiten zu erklären seien, ist deshalb mit dem entsprechenden Vorbehalt zu interpretieren.

Im Verlaufe der 70-er Jahre haben sich die Kenntnisse, insbesondere über die Beziehung zwischen der Lärche und dem Lärchenwickler, dem Parasitismus und der Migration, stark vermehrt. In der vorliegenden Arbeit galt es also, neue kybernetische Modelle zu entwickeln. Diese Modelle müssen es vom Rechenaufwand her erlauben, die Migration zu berücksichtigen. Schliesslich müssen diese Modelle vollständig ökologisch interpretierbar sein, damit sie es ermöglichen, die Frage nach den Ursachen der Lärchenwicklergradation zu beantworten.

3. PROBLEMSTELLUNG

Ein mathematisches Modell des Lärchenwicklersystems muss die folgenden Anforderungen erfüllen:

- Alle Modellkomponenten (Systemelemente) sind ökologisch interpretierbar.
- Die Modellstruktur steht in keinem Widerspruch zu gesicherten Kenntnissen.
- Das Modell kann die Populationsdynamik, d.h. den Verlauf der Lärchenwicklergradation in der Zeit wie im Raum, erzeugen.
- Die mathematische Form des Modelles und die Stabilitätseigenschaften sind herausgearbeitet.
- Dem Modell liegt eine Erklärungshypothese zur Entstehung der Lärchenwicklergradation zugrunde.

3.1. HYPOTHESEN ZUR ERKLAERUNG DER LAERCHENWICKLERGRADATION

Weil sie nicht zum vornherein auszuschliessen sind, können einem Modell auf Grund des heutigen Wissensstandes (Abschnitt 2.2.4. und 2.2.5.) 5 Hypothesen zur Populationsdynamik von Z. diniana zugrundegelegt werden: Die Antagonisten-, die Lärche-Lärchenwickler-, die Polymorphismus-, die Gradocön- und die Migrationshypothese. Fluktuationen sind durch die sog. populationsdynamischen Faktoren zu erklären: die Fertilitäts-, Mortalitäts-, Immigrations- und Emigrationsfaktoren (Fig.1). Je nach Hypothese sind es verschiedene populationsdynamische Faktoren, die für die Aenderungen in der Abundanz von Z. diniana verantwortlich

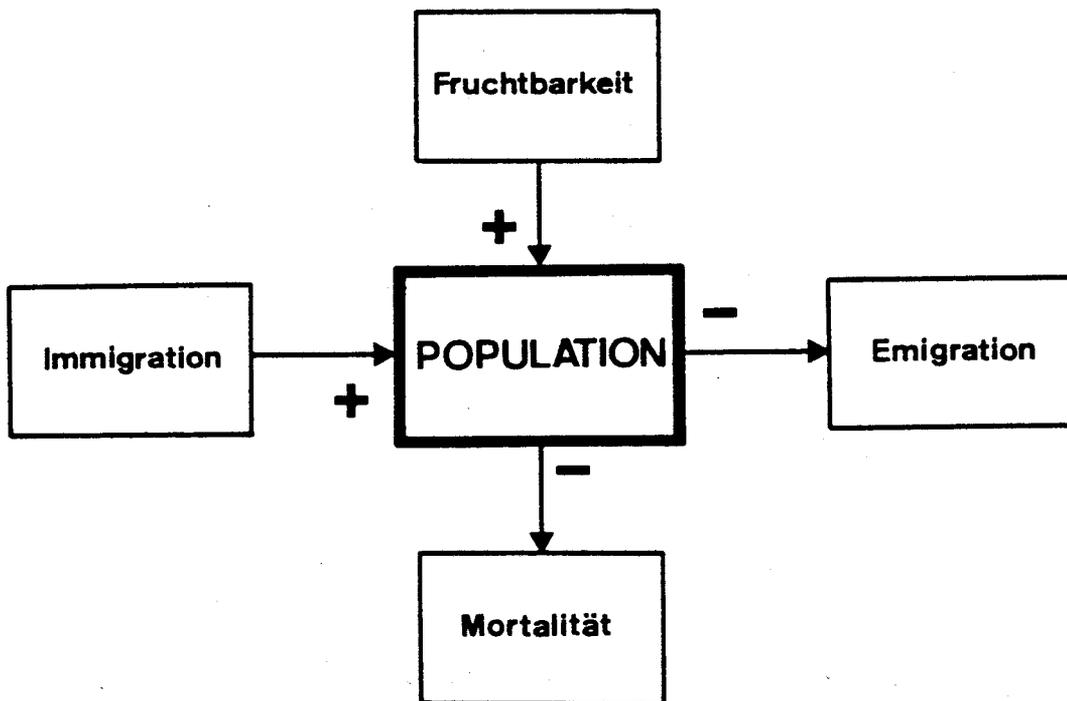


Fig. 1: Die Prozesse, welche die Abundanz einer Population verändern können.

gemacht werden.

3.1.1. Die Antagonistenhypothese

Gemäss der Antagonistenhypothese sind von den populationsdynamischen Faktoren des Lärchenwicklers lediglich die durch die Antagonisten verursachten Mortalitätsfaktoren variabel. Die Gradationen entstehen dann durch eine zeitliche Verschiebung zwischen der Massenvermehrung von Z. diniana und derjenigen ihrer Antagonisten (Howard & Fiske, 1911; Lotka, 1925; Volterra, 1926; Nicholson, 1933; Nicholson & Bailey, 1935; Royama, 1971). Unter den Antagonisten von Z. diniana könnten nur die Parasitoide des Raupenstadiums, insbesondere Phytodietus griseanae Kerrich, Elachertus argissa Walker, Sympiesis punctifrons Thomson und Dicladocerus westwoodii Westwood, diese Rolle übernehmen (Baltensweiler, 1958;

PROBLEMSTELLUNG

Aeschlimann, 1969; Renfer, 1974; Delucchi et al., 1975; Herren, 1977; Delucchi, 1982). Demgegenüber ist die Auffassung vertreten worden, dass nicht einmal diese häufigsten Parasitoide eine regulierende Wirkung auf Z. diniana auszuüben vermöchten; weil entweder die zeitliche Verschiebung zwischen Parasitoid und Wirt bloss ein Jahr beträgt oder die Effizienz der Parasitoide in den kritischen Phasen der Gradation am geringsten ist (Aeschlimann, 1973a; Delucchi et al., 1974; Herren, 1977; Delucchi, 1982). Hierbei wird die auffällige Gleichzeitigkeit der Massenvermehrungen von Z. diniana und ihren Parasitoiden (Herren, 1977; Delucchi & Renfer, 1977) folgendermassen erklärt: Die Population von Z. diniana übt einen starken Einfluss auf die Parasitoiden aus; umgekehrt aber beeinflussen die Parasitoidenpopulationen Z. diniana kaum merklich.

3.1.2. Die Lärche-Lärchenwicklerhypothese

Gemäss der Lärche-Lärchenwicklerhypothese sind von den populationsdynamischen Faktoren des Lärchenwicklers die durch die Wirtspflanze beeinflussten Mortalitäts- sowie Fertilitätsfaktoren variabel. Die Gradationen entstehen durch eine zeitliche Verschiebung zwischen der Massenvermehrung von Z. diniana und der Phase, in welcher die Lärche als Wirtspflanze Z. diniana eine maximale Vermehrung ermöglicht. Erste Ansätze dieser Hypothese sind für andere Insekten-Wirtspflanzenbeziehungen schon früh formuliert worden (Eidmann, 1937; Rudnew, 1963). Dieser Hypothese wurde vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt, als in der Folge von Lärchenwicklerfrassschäden die sog. Nachschadenreaktion entdeckt wurde: Sie ist äusserlich daran zu erkennen, dass die Lärchennadeln kürzer und härter sind (Benz, 1962b; Benz, 1974; Omlin, 1977). Es war schon lange festgestellt worden, dass sich die Sterblichkeit wie die Fruchtbarkeit von Z. diniana im Verlaufe einer Gradation teilweise aus bis anhin unbekanntem Gründen stark änderten (Baltensweiler, 1968b). Gemäss der Lärche-Lärchenwicklerhypothese kommt die Nachschadenreaktion der Lärche einer Verschlechterung der

Nahrungsqualität gleich. Die Qualität der Nahrung steuert also die populationsdynamischen Faktoren von Z. diniana.

3.1.3. Die Polymorphismushypothese

Die Polymorphismushypothese setzt die Lärche-Lärchenwicklerhypothese voraus. Zusätzlich nimmt sie an, dass der bei Z. diniana beobachtbare Farbpolymorphismus genetisch bedingt sei, also durch eine multiple Allelie verursacht wird. Mortalitäts- und Fertilitätsfaktoren hängen nicht nur von der Qualität der Nahrung ab, sondern sind zusätzlich je nach genetischer Zusammensetzung der Lärchenwicklerpopulation verschieden. Bei guter Nahrungsqualität ist die Fitness der Lärchenform von Z. diniana höher als diejenige der intermediären Formen; während den Phasen mit schlechter Nahrungsqualität ist es genau umgekehrt. Die gute Nahrungsqualität selektioniert also die Lärchenform, die schlechte die intermediären Formen heraus (Baltensweiler, 1966b; Baltensweiler, 1970; Day & Baltensweiler, 1972; Baltensweiler, 1977; Baltensweiler et al., 1977; Baltensweiler, 1978a; Baltensweiler et al., 1978). Diese Polymorphismushypothese ähnelt den sog. Selbstregulationshypothesen über den zyklischen Massenwechsel anderer Arten sehr stark (Ford, 1964; Franz, 1950; Pimentel, 1961; Chitty, 1971). Auer (1978b) hingegen hat die Richtigkeit der Polymorphismushypothese aufs heftigste bestritten.

3.1.4. Die Gradocönhypothese

Die Gradocönhypothese geht auf Schwerdtfeger (1942) zurück. Er war der Ansicht, dass eine Population normalerweise niedrige Dichten, den sog. eisernen Bestand aufweise und eine Massenvermehrung erst dann einsetze, wenn eine grosse Zahl verschiedener Faktoren, das sog. Gradocön, durch ihr Zusammenwirken das starke Populationswachstum ermöglichen. Gemäss dieser Gradocönhypothese sind nicht bloss der Antagonismus, die Nahrungsqualität oder der Polymorphismus Ursache der Aenderungen der abundanzdynamischen Faktoren des

Lärchenwicklers, sondern alle zusammen. Da die Polymorphismus- die Lärche-Lärchenwicklerhypothese schon voraussetzt, sind nur zwei Kombinationen der bislang erwähnten Hypothesen denkbar: Die Antagonisten- kann mit der Lärche-Lärchenwickler- sowie mit der Polymorphismushypothese kombiniert werden.

3.1.5. Die Migrationshypothesen

Die ersten Ansätze zu einer Migrationshypothese sind in der sog. Herdtheorie zu finden. In den Herden können sich die Lärchenwickler aus irgendwelchen, nicht näher bekannten Gründen stark vermehren. Teilweise verlassen diese Tiere den Herd und überschwemmen in grosser Zahl das angrenzende Gebiet, wo sie zur Entstehung einer neuen Gradation beitragen. Trotzdem die Herdtheorie nie eindeutig formuliert worden ist, lässt sich an ihr bei allen Autoren ein gemeinsames Merkmal erkennen: Das Anwachsen von Lärchenwicklerpopulationen ausserhalb eines Herdes wird zu einem wesentlichen Teil auf Immigration zurückgeführt (Coaz, 1894; Escherich & Bär, 1909; Fuchs, 1913; Prell, 1930; Kälin & Auer, 1954; Auer, 1961; Burmann, 1965). So ist beispielsweise Coaz (1894) der Ansicht, dass die Bräunung der Wälder des ganzen Oberengadins, bloss auf die Ueberschwemmung des Tales durch Falter aus den wenigen, kleinen Herden an den Sonnenhängen zurückzuführen sei.

Im Unterschied zur Herdtheorie können gemäss der Migrationshypothese Massenvermehrungen überall wo sie auftreten, also auch ausserhalb der Herde, autochthon entstehen. Die Migrationshypothese beinhaltet nämlich - im Gegensatz zu den bisherigen rein abundanzdynamischen Hypothesen (s.o.) -, dass Immigration und/oder Emigration auf den Gradationsverlauf einen wesentlichen Einfluss ausüben. Es sind, je nachdem aus welchem Ursprungsgebiet die immigrierenden Falter stammen, zwei verschiedene Varianten der Migrationshypothese zu unterscheiden: die Konglobations- und die Translokationshypothese.

3.1.5.1. Die Konglobationshypothese

Infolge irgendwelcher besonderer Eigenschaften können vagile Organismen ein bestimmtes Habitat anderen vorziehen. Baut sich dadurch ein Kollektiv auf, so spricht man von einer Konglobation (Schwerdtfeger, 1963). Nach der Konglobationshypothese sammeln sich Lärchenwickler in der oberen Hälfte der subalpinen Höhenstufe (1700 bis 2000 m ü.M.) infolge ihres Flugverhaltens und der alpinen Windverhältnisse an (Baltensweiler & Fischlin, 1979; Delucchi, 1982). Die immigrierenden Falter stammen aus einem Gebiet, in dem keine Massenvermehrungen stattfinden. Zu einem solchen Gebiet sind beispielsweise Lärchenbestände der montanen oder der unteren Hälfte der subalpinen Höhenstufe zu zählen. Weil die Populationsdichten niedrig sind, treten kaum Uebervölkerungserscheinungen auf, die einen Massenexodus bewirken. Der Einflug von Faltern aus diesen unteren Lagen in die obere Hälfte der subalpinen Höhenstufe erfolgt demnach gleichmässig.

3.1.5.2. Die Translokationshypothese

Verlässt eine ganze Population oder doch ihr überwiegender Teil ihren Lebensort, so findet eine Umsiedelung oder eine Translokation statt (Schwerdtfeger, 1968). Nach der Translokationshypothese sammeln sich Lärchenwickler wiederum in der oberen Hälfte der subalpinen Höhenstufe (1700 bis 2000 m ü.M.) an; nur stammen die immigrierenden Falter diesmal aus einem Gebiet, in dem ebenfalls Massenvermehrungen stattfinden. Weil im Herkunftsgebiet wie im Zielgebiet Gradationen stattfinden, sind beide ökologisch gleichwertig; es handelt sich demnach bei dieser Art der Migration um eine Translokation. Gemäss der Translokationshypothese nomadisieren also die Lärchenwickler regelmässig in ihrem Optimumareal herum, indem sie bei Massenvermehrungen ihr Heimatgebiet verlassen und versuchen, ein ähnliches Habitat neu zu besiedeln. Weil im Herkunftsgebiet der Falter

PROBLEMSTELLUNG

ausgeprägte Fluktuationen stattfinden, ist der Einflug - im Gegensatz zur Konglobationshypothese - ebenfalls grossen Schwankungen unterworfen.

3.2. HYPOTHESENWAHL

Sämtliche Hypothesen zu modellieren wäre in dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Es musste deshalb eine Auswahl getroffen werden, die auf folgenden Begründungen beruht: Die geringe zeitliche Verschiebung zwischen der Lärchenwicklergradation und der Massenvermehrung der Parasitoide lässt vermuten, dass der Antagonistenhypothese nur eine Nebenrolle zukommt (Abschnitt 3.1.1.). Die Polymorphismus- (Abschnitt 3.1.3.) wie die Gradocönhypothese (Abschnitt 3.1.4.) setzen die Lärche-Lärchenwicklerhypothese ohnehin voraus. Damit nimmt die Lärche-Lärchenwicklerhypothese unter den rein abundanzdynamischen Hypothesen eine Vorrangstellung ein. Es sind demzufolge als erste die folgenden zwei Hypothesen näher in Betracht zu ziehen: Die abundanzdynamische Lärche-Lärchenwickler- und die dispersionsdynamische Migrationshypothese. Sie schliessen sich gegenseitig keineswegs aus; im Gegenteil, es scheint fragwürdig, allein mit der Migrationshypothese eine Lärchenwicklergradation erklären zu wollen (Baltensweiler & Fischlin, 1979). Demzufolge bleiben schliesslich nur noch zwei Hypothesen zur Modellierung übrig: Die abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklerhypothese und eine Kombination derselben mit der dispersionsdynamischen Migrationshypothese, in ihren beiden Varianten, der Konglobations- und der Translokationshypothese.

Die Problemstellung der vorliegenden Arbeit lautet demnach: Ist es möglich, den Verlauf der Gradationen von Z. diniana quantitativ mit der Lärche-Lärchenwicklerhypothese allein oder kombiniert mit der Migrationshypothese zu erklären? Ist es möglich, mit einer dieser zwei Hypothesen auch die Stabilitätseigenschaften der Lärchenwicklergradationen zu erklären? Und schliesslich: Was für

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Konsequenzen ergeben sich aus den Antworten für allfällige Bekämpfungsmassnahmen gegen Z. diniana?

4. DATEN, BEGRIFFE UND METHODEN

4.1. DATEN

4.1.1. Quellen

Im Verlaufe des Lärchenwicklerprojektes hat sich eine riesige und derart vielfältige Informationsfülle angesammelt, dass es viel zu unübersichtlich wäre, die Quelle jeder Detailinformation anzugeben. Die wichtigsten, bei der Modellbildung verwendeten Angaben wurden a) den 110 Publikationen und b) den internen Berichten der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers entnommen. Weitere wichtige Informationen stammen aus c) persönlichen Gesprächen mit den am Lärchenwicklerprojekt beteiligten Forschern, und schliesslich wurden d) im Oberengadin seit 1975 eigene Beobachtungen angestellt.

4.1.2. Erstellung der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT

Die Vielfalt und Menge der im Verlaufe des Lärchenwicklerprojektes gesammelten Daten machten den Einsatz der elektronische Datenverarbeitung unumgänglich. Dr. C. Auer (Chur) hatte schon 1969 damit begonnen, einen Teil der Raupenzensusdaten mit dem Computer des RZETH (Rechenzentrum der ETHZ) auszuwerten. Um auf all die Daten rasch zugreifen, sie statistisch auswerten und die neu anfallenden Daten kompatibel abspeichern zu können, wurde die Erstellung der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT in Angriff genommen. Sie war zur Benutzung für das gesamte Lärchenwicklerteam gedacht.

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

Beim Erstellen der Datenbank LAWIDAT stellte sich heraus, dass an der ETHZ (Eidgenössische Technische Hochschule Zürich) keine geeignete Datenbanksoftware vorhanden war. In Zusammenarbeit mit Dr. J. Ruchti (EAWAG, Dübendorf) wurde deshalb eine auf wissenschaftliche Datenbanken ausgerichtete Software namens DDL DML entwickelt und zur Herstellung der Datenbank LAWIDAT verwendet (Ruchti et al., 1977). Mit der Software DDL DML können Datenstrukturen definiert (Data Description Language) und Daten abgespeichert, abgefragt und modifiziert werden (Data Manipulation Language). Die Datenmanipulation erfolgt durch Precompilation eines sog. DML-Programmes in ein gewöhnliches PASCAL 2.4 oder PASCAL 3 Programm. Die Syntax der DML-Programme stellt eine Erweiterung der Programmiersprache PASCAL dar.

Folgende Arten von Daten wurden bis heute in die Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT aufgenommen:

- Geographische Beschreibungen aller Untersuchungsgebiete des Lärchenwicklerprojektes.
- Forstliche Angaben über den Lärchen-Arvenwald der subalpinen Höhenstufe der Alpen für die Jahre 1957-1975.
- Daten über die einzelnen Stichprobenbäume des Raupenzensus im Alpenraum für die Jahre 1957-1975.
- Daten über die Lärchenwicklerraupen, deren Parasitierung und Gesundheitszustand im Alpenraum für die Jahre 1957-1975.
- Temperaturmessungen im Oberengadin für die Jahre 1970-1974.

Nur ein Teil der Daten, welche in dieser Arbeit verwendet wurden, konnte in die Datenbank LAWIDAT aufgenommen werden. Auf nähere Angaben über die Zusammensetzung der Datengruppen in LAWIDAT wird deshalb verzichtet und stattdessen auf die folgenden Abschnitte 4.1.3. bis 4.1.7. verwiesen.

4.1.3. Daten über den Lärchen-Arvenwald und die Lärche

Quantitative Angaben über den Lärchen-Arvenwald, wie Stammzahlen, Bestockungsfläche, etc., wurden a) den unter 4.1.1. erwähnten Publikationen und Berichten, b) den Wirtschaftsplänen der Oberengadiner Forstbezirke und c) Computer-Programmen, die Dr. C. Auer zur Auswertung des Raupenzensus verwendet hatte, entnommen. Für einige Oberengadiner Gemeinden fehlten in den Wirtschaftsplänen die Flächenangaben. Diese Waldflächen wurden deshalb nach den Eidgenössischen Landeskarten im Massstab 1:25'000 gezeichnet und ausgeschnitten. Die Papierschnitzel wurden dann mit einem Blattflächenintegrator (portable area meter A-Li-Cor 3000, Lambda instruments corp.) ausgemessen, und die so geschätzten Flächen wurden anschliessend auf die gesuchte Waldfläche umgerechnet. Die Schätzgenauigkeit betrug 0.05 ha.

Die seit 1961 im Oberengadin von Dr. W. Baltensweiler durchgeführten, unpublizierten Nadellängenmessungen wurden abgelocht und statistisch ausgewertet. Mit dem nichtlinearen Regressions-Programm WACURV von Prof. Dr. F. Würgler (Institut für Toxikologie ETHZ und Universität Zürich, Schwerzenbach) wurden hierbei Schätzungen der drei Parameter Endlänge e , b und der Wachstumsrate r der sigmoiden Gleichung zum Wachstum der Nadellänge $l = e / (1 + \exp(b - r * t))$ berechnet (t =Zeit in Tagen). Bislang musste auf eine endgültige Abspeicherung der Nadellängenmessungen in die Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT verzichtet werden.

4.1.4. Raupenzensusdaten

Zusätzlich zu den Daten über Lärchennadeln (Abschnitt 4.1.3.) sind bei dem seit 1949 durchgeführten Raupenzensus noch weitere forstliche Informationen gesammelt worden (Auer, 1961). Es handelt sich um Angaben über a) den Stichprobenbestand (Artenzusammensetzung, Pflanzengesellschaft, Boden und Exposition), b) den Probebaum (Brusthöhendurchmesser BHD,

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Baumhöhe, Kronentyp und soziale Stellung) und c) die entnommenen Zweige (Zweiglänge, Frisch- und Trockengewichte und die Anzahl Kurztriebe). Diese Daten wurden zusammen mit den Angaben über den Lärchenwickler (Stadienverteilung und Gesundheitszustand), über die Ectoparasitoiden (Angaben über andere Parasitoide fehlen) und über die Begleitarten für die Jahre 1957 bis 1975 in der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT abgespeichert (Abschnitt 4.1.2.).

Vor 1957 war der Raupenzensus andersartig organisiert. Für die Jahre 1949 bis 1956 konnten deshalb keine Raupenzensusdaten in die Datenbank LAWIDAT aufgenommen werden. Die Daten nach 1975 fehlen leider infolge des Austritts von Dr. C.Auer aus dem Vertragsverhältnis mit dem damaligen Entomologischen Institut der ETHZ ebenfalls. Das wichtigste Ergebnis des Raupenzensus stellen die sog. beobachteten Raupendichten dar. Die letzten 3 Gradationen dauerten im Oberengadin von 1949 bis 1977. Um trotz der Lücken in der Datenbank LAWIDAT für diese ganze Periode die beobachteten mit den simulierten Raupendichten vergleichen zu können, wurden ausserhalb der Jahre 1957 bis 1975 auf die Auswertungen von Auer (1961, 1977, 1978a) zurückgegriffen.

4.1.5. Falterzensusdaten

Die wichtigsten Daten des Falterzensus stellen die gefangenen Falter pro Fallenfangtag dar. Sie entstammen ausschliesslich Falterfängen mit Blechtafelfallen (Baltensweiler & Delucchi, 1979). Diese Daten wurden einer speziellen Syntax folgend in den Rechner des RZETH eingegeben und abgespeichert (Programm FALTER), sortiert und ausgegeben (Programm FALPRIN) sowie statistisch ausgewertet und geplottet (Programm CSTAT). Es wurde darauf verzichtet, diese Daten in die Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT aufzunehmen.

4.1.6. Wetterdaten

Beim Modellbau wurden auch Witterungsdaten verwendet. Diese sind durch die Schweizerische Meteorologische Anstalt (SMA) und durch Mitarbeiter des Lärchenwicklerprojektes gesammelt worden.

Zur statistischen Auswertung der SMA-Beobachtungen aus der Periode von 1949 bis 1977 wurde die wissenschaftliche SMA-Datenbank (Subroutine DIREAD) bis 1970 und durch H. Bantle (SMA) zur Verfügung gestellte Datenfiles (ab 1971) auf dem Rechner des RZETH benutzt. Zur Modellierung des Falterfluges wurden die Daten der Bündnerischen Klimastationen Davos-Weissfluhjoch (1963-1977), Davos (1949-1977), Arosa (1949-1977), Schuls (Unterengadin, 1949-1977), Buffalora (Ofenpass, 1971-1977), Bever (Oberengadin, 1949-1977), St. Moritz (Oberengadin, 1959-1977), Sils Maria (Oberengadin, 1971-1977), Bivio (westlich vom Julierpass, 1971-1977) und Robbia/San Carlo (Zwischen Berninapass und Poschiavo, 1961-1977) ausgewertet. Mit Hilfe des Programmes WINDANA wurden unter alleiniger Berücksichtigung der Abendbeobachtungen (bis 1970 21h30, ab 1971 19h30) zwischen dem 15. Juli und dem 30. September bei Temperaturen über 7°C (notwendig für Falterflug) folgende Werte bestimmt: Mittlere Häufigkeit und deren Standardabweichung der 3 Wetterlagen schön (Bewölkungsgrad ≤ 0.4), wechselhaft ($0.4 < \text{Bewölkungsgrad} < 0.8$) und bewölkt (Bewölkungsgrad ≥ 0.8); mittlere Häufigkeit und deren Standardabweichung der Windklassen Windstille ($0 - 0.5 \text{ m/s}$), schwache Winde ($0.5 - 2.8 \text{ m/s}$) und starke Winde ($> 2.8 \text{ m/s}$); mittlere Häufigkeit (Windrose) und deren Standardabweichung, sowie Mittelwert und Standardabweichungen der Geschwindigkeiten der Winde ($> 0.5 \text{ m/s}$) aus den Richtungen NE, E, SE, S, SW, W, NW und N für sämtliche Wetterlagen- und Windklassenkombinationen.

Zur Schätzung der Dauer der einzelnen Stadien des Lärchenwicklers mit Hilfe des Entwicklungsnullpunktes ENP und der

linear temperaturabhängigen Entwicklungsgeschwindigkeit wurden die langjährigen Temperaturmittel der Oberengadiner SMA-Klimastationen Bever, St. Moritz und Sils Maria verwendet.

Die im Verlaufe des Lärchenwicklerprojektes mittels Thermohygrographen nach Lamprecht an 9 verschiedenen Orten innerhalb des Oberengadins stündlich gemessenen Temperaturen wurden in der Datenbank LAWIDAT abgespeichert. Diese Daten wurden dazu benutzt, die mittlere Dauer der tageszeitlichen Periode mit Temperaturen über 7°C (notwendig für Falterflug) zu schätzen.

4.1.7. Diverse Daten

Weitere bei der Modellkonstruktion verwendete Daten stellen die unpublizierten Erhebungen dar, die Dr. W. Baltensweiler für diese Arbeit in verdankenswerter Weise zur Verfügung stellte. Infolge der grossen Heterogenität konnte dieses Datenmaterial nicht in die Datenbank LAWIDAT aufgenommen werden.

4.2. BEGRIFFE UND METHODEN

Die Unmenge von Ansätzen, Auffassungen und Verfahren, die in der kybernetischen Oekologie heute angewandt werden (Watt, 1966; Patten, 1971, 1972, 1975 u. 1976; De Wit & Goudriaan, 1974; Smith, 1974; May, 1976a; Gilbert et al., 1976; Arnold & De Wit, 1976; Pielou, 1977; Bennet & Chorley, 1978; Vemuri, 1978; Innis, 1979; Norton & Holling, 1979) erfordert eine eindeutige Festlegung des Vorgehens und der verwendeten Begriffe.

4.2.1. "Ill-defined systems"

Zusammen mit den meisten ökologischen Systemen gehört das Lärchenwicklersystem zu den sog. "ill-defined systems" (Innis, 1972; Cellier & Fischlin, 1980). Das bedeutet: a) Messungen und Beobachtungen können nur unter grossem Aufwand durchgeführt werden. Ein Beispiel: Zur Ermittlung eines einzigen Punktes der Massenwechselkurve der Lärchenwickler-
raupen wurden allein im Oberengadin jedes Jahr 400 Lärchen bestiegen, je 3 Aeste abgesägt, 1-3 kg Zweige abgewogen und in Papiersäcken ins Labor transportiert, wo die Zweige schliesslich in mühsamer Kleinarbeit noch nach den Raupen abgesucht werden mussten (Auer, 1961). b) Im Verhältnis zur Dauer einer Generation des Menschen ändern sich viele Systemkomponenten nur sehr langsam, was die Erfassung des Systemverhaltens über eine genügend lange Zeitperiode äusserst stark erschwert. Beispielsweise wird eine Lärche im Durchschnitt im Oberengadin 160-220 Jahre alt. c) Alle ökologischen Systeme tauschen mit ihrer Umwelt Materie aus, sind also offen. Es bestehen deshalb über die Systemgrenzen hinweg immer Wechselwirkungen, deren Vernachlässigung heikel ist. d) Oekologische Systeme weisen eine grosse Komplexität auf, und e) verlässliche, mathematische Modelle fehlen meist.

Trotzdem lassen sich Aussagen über ökologische Modellsysteme machen: Fast alle Modellgleichungen, mit der Ausnahme der sog. "compartmental models" (O'Neill, 1979), sind nichtlinear. Daraus ergeben sich weitreichende Konsequenzen: Im Unterschied zu den linearen Systemen können im allgemeinen nichtlineare Differential- wie Differenzgleichungssysteme nicht analytisch, sondern nur mit Hilfe der Simulation auf einem Computer gelöst werden. Methoden zur Untersuchung der Beobachtbarkeit und Steuerbarkeit nichtlinearer Systeme fehlen, und Stabilitätsuntersuchungen bleiben stark heuristisch. Nur wenige Klassen nichtlinearer Gleichungssysteme, die meist ökologisch unrealistische Annahmen voraussetzen, sind mathematisch schon untersucht

worden (Lotka, 1925; Volterra, 1926; May, 1974; Kalman, 1979). Die mathematische Untersuchung von nichtlinearen Gleichungssystemen ist bedeutungsvoll, weil ihr Verhalten viele, das Systemverständnis erschwerende Ueberraschungen mit sich bringen kann. Das gilt insbesondere für die mathematisch wenig erforschten Differenzgleichungssysteme mit grossem Zeitschritt, wie sie in dieser Arbeit verwendet wurden (May, 1975; May, 1976b).

4.2.2. System und Systemgrenzenwahl

Trotz der zentralen Bedeutung, die dem Begriff System in der Systemtheorie zukommt, gibt es dafür keine allgemein akzeptierte Definition. Für diese Arbeit genügte jedoch eine heuristische Definition: Als System ist eine ausgewählte Menge von Elementen dann zu bezeichnen, wenn die Elemente miteinander Wechselbeziehungen eingehen, sich z.B. gegenseitig direkt oder indirekt beeinflussen. Nach dieser Definition wurde ein Element, das zwar andere Elemente beeinflusst, selbst aber von keinem Systemelement beeinflusst wird, nicht mehr zum System gezählt, sondern bloss noch zu dessen sog. Umwelt. Würde angenommen, dass die Lärche den Lärchenwickler nicht beeinflusst, so gehörte sie lediglich noch zur Umwelt des Lärchenwicklersystems. Solche Umweltelemente wurden je nachdem als Steuergrössen oder Eingangsgrössen, z.B. einfliegende Falter, resp. als Störgrössen oder "forcing functions", z.B. Witterungsfaktoren, bezeichnet. Das System selbst kann gemäss dieser Definition seine Umwelt gar nie beeinflussen; umgekehrt wird bei den nichtautonomen Modellen davon ausgegangen, dass die Umwelt das Modellsystem beeinflusst. Mindestens jedes messbare oder beobachtbare Systemelement wurde zu den Ausgangsgrössen gezählt. Die wichtigste, bei jedem Modell verwendete Ausgangsgrösse stellt die Raupendichte von Z. diniana dar.

Die Auswahl der Systemelemente, also die sog. qualitative Systemgrenzenwahl, war einmal durch die zu untersuchenden,

ökologischen Prozesse bestimmt; denn sie konstituieren die ökologischen Wechselbeziehungen. So entsteht die Wechselbeziehung zwischen der Lärche als Wirtspflanze und dem phytophagen Insekt Lärchenwickler durch die folgenden zwei Prozesse: dem Wachstum der Lärchennadeln und dem Nadelverzehr durch die Lärchenwicklerraupen. Die Auswahl der zu berücksichtigenden Prozesse hing aber nicht nur von der zu modellierenden Hypothese, sondern zu einem wesentlichen Teil auch von der grundlegenden Problemstellung, also der Frage nach den Ursachen der Gradation von Z. diniana, ab.

Die sog. zeitliche und räumliche Systemgrenzenwahl war durch mehrere, gleichzeitig wirksame Einflüsse bedingt: die räumliche Strukturiertheit des realen Systems, dem Wissensstand - der eine Konzentration auf das Oberengadin nötig machte -, und dem gerade noch vertretbaren Aufwand (Abschnitt 4.2.3).

4.2.3. Hierarchische Systemstruktur und die ökologische Systemanalyse

Ein Schema über das grundsätzliche Vorgehen bei der ökologischen Systemanalyse ist in Fig.2 dargestellt. Ein allgemeines Ziel der ökologischen Systemanalyse ist es, Modellsysteme derart zu entwerfen, dass möglichst all diejenigen Analogien zwischen Modellsystem und realem System entstehen, die für die grundlegende Fragestellung von Interesse sind. Dem steht die Komplexität ökologischer Systeme entgegen. Diese Komplexität ist einerseits durch die grosse Zahl von Komponenten, z.B. der Artenzahl, und andererseits durch die grossen zeitlichen und räumlichen Dimensionen bedingt. Durch die Grossflächigkeit terrestrischer Oekosysteme wird eine ausgeprägte räumliche Strukturiertheit sehr wahrscheinlich. Beispielsweise umfasst das reale Lärchenwicklersystem mindestens 110 Arten (s. Artenlisten in Kap.5) und allein die acht im Verlaufe des Lärchenwicklerprojektes untersuchten Waldgebiete erstrecken sich über ein Fläche von 90'700 ha (Auer, 1977).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

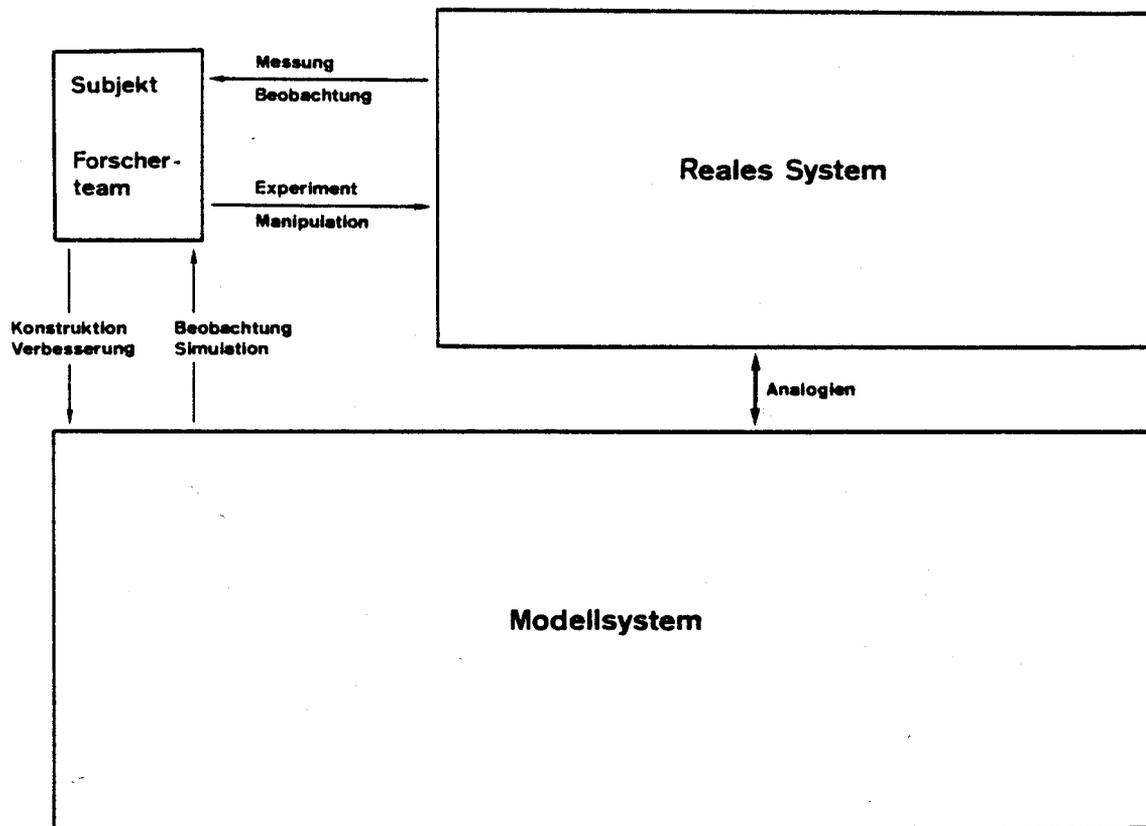


Fig. 2: Allgemeines Grundschema der ökologischen Systemanalyse und der Verwendung von Modellen.

Reale ökologische Systeme weisen meist eine hierarchische Struktur auf. Dank dieser Tatsache können sie trotz ihrer grossen Komplexität analysiert werden. Fig.3 zeigt schematisch ein hierarchisch strukturiertes System. Ein und dasselbe reale System kann bei grösserer oder kleinerer Auflösung betrachtet werden. Für ein einzelnes Systemelement ist jedoch der Auflösungsgrad nicht willkürlich wählbar. Er hängt von der Genauigkeit ab, mit der die anderen Systemelemente betrachtet werden; denn die wirkliche, hierarchische Struktur des realen Systems bedingt welche Systemelemente zusammen dem gleichen Auflösungsgrad angehören. Durch jede Ebene wird ein bestimmter

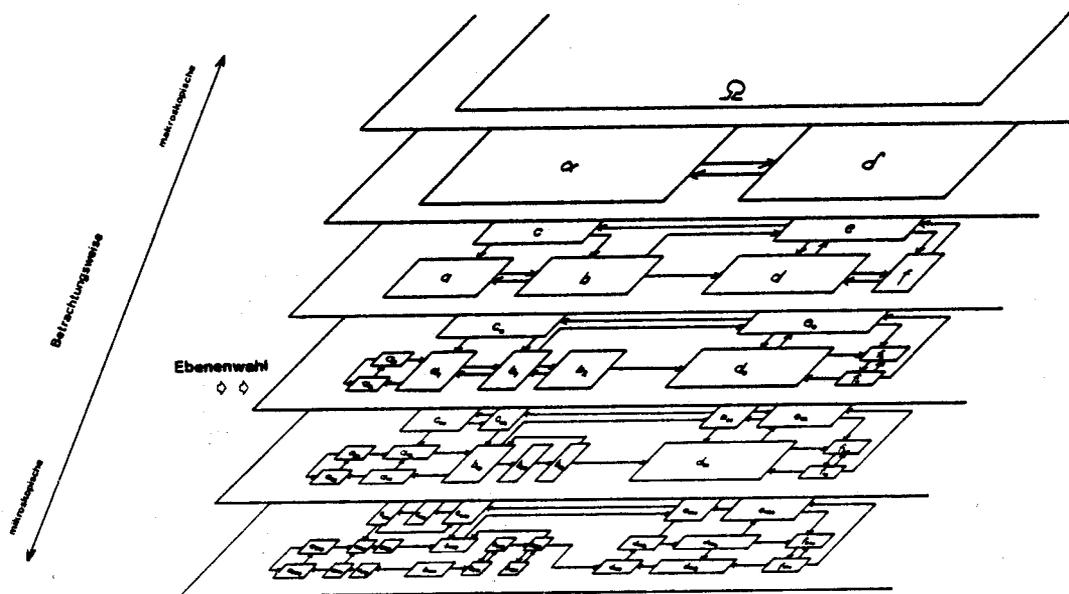


Fig. 3: Schema eines hierarchisch strukturierten Systemes: Bei makroskopischer Betrachtungsweise genügt eine der oberen Ebenen, bei detaillierter, mikroskopischer Betrachtungsweise wird eine der unteren Ebenen bevorzugt. Beim Modellieren erfolgt die Ebenenwahl gemäss der Struktur des realen Systems und dem Untersuchungsziel.

Auflösungsgrad angedeutet, der für alle sich in dieser Ebene befindlichen Systemelemente gilt. In Fig.3 sind die Systemelemente, die Zustandsvariablen entsprechen können, durch Kästchen symbolisiert und mit Buchstaben gekennzeichnet. Kästchen mit gleichen Buchstaben gehören zusammen; denn sie lösen sich auf einer genügend hohen Ebene immer in ein einziges Element auf. Jedes Element nimmt also auf irgendeiner höheren Ebene eine atomare Form an, in der

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

nur sein Wirken als Systemelement, d.h. der funktionelle Zusammenhang zwischen Ein- und Ausgängen, noch berücksichtigt wird. Auf die innere Struktur und deren Systemnatur braucht deshalb nicht eingegangen zu werden, das Element wird als sog. black box aufgefasst. Die unterste, durch den momentanen Wissensstand bestimmte Ebene enthält vorwiegend black boxes. Damit ist der vorläufig maximal erzielbare Grad der Auflösung gegeben. Er ist beschränkt durch die Systemelementgruppe mit dem geringsten Auflösungsgrad, der höchstliegenden, nicht mehr weiter auflösbaren black box. Die oberste Ebene enthält die sog. white boxes, d.h. die Struktur und der übrige innere Aufbau dieser Elemente sind genau bekannt und können auf einer unteren Ebene eingesehen werden (Fig.3). "Ill-defined systems" enthalten nur wenige white boxes.

Bei der ökologischen Systemanalyse ist es zweckmässig, mit der unter Abschnitt 4.2.2. beschriebenen, qualitativen Systemgrenzenwahl zu beginnen. Beim ersten Schritt der Analyse des Lärchenwicklersystems erfolgte dies auf einer hohen Ebene (Kap.5).

Im darauffolgenden Schritt musste die hierarchische Struktur des Systems erarbeitet werden. Dann hatte eine Ebenenwahl zu erfolgen, ein Auflösungsgrad musste bestimmt werden. Es hätten natürlich bei der anschliessenden Modellierung auch gleichzeitig mehrere Ebenen, statt nur einer einzigen, berücksichtigt werden können. Hierbei wäre ein sog. hierarchisches Modellsystem entstanden. Solche Modelle wurden jedoch keine entwickelt. Es wurde lediglich die hierarchische Struktur des realen Systems zur schrittweise verfeinernden Modellierung ausgenutzt. Dank dem Umstand, dass alle interessierenden Ebenen nicht zu weit auseinanderlagen, machte die Analyse bald halt. Der Entscheid für die unterste, noch zu berücksichtigende Ebene konnte so leicht gefällt werden. Auf der gewählten Ebene wurden all die Informationen, die in den darüberliegenden Ebenenstrukturen vorlagen, miterfasst, ohne dass die Informationsfülle ins Unermessliche angestiegen wäre (Fig.3).

Bei der Ebenenwahl mussten zwei widersprüchliche Grundsätze gleichzeitig optimal mitberücksichtigt werden: Der Auflösungsgrad sollte einerseits möglichst klein sein, um einfache und verständliche Modellsysteme zu erhalten, die klare Resultate zu liefern vermochten. Andererseits musste der Auflösungsgrad möglichst gross sein, um kausale und realistische Modelle zu erhalten, die im Hinblick auf den Untersuchungszweck aussagekräftig genug waren.

Die Ebenenwahl wurde auch durch das angestrebte Untersuchungsziel mitbestimmt. Die Art dieses Einflusses wird an der folgenden, beispielhaft zu verstehenden Ueberlegung deutlich: Für die Abschätzung der forstwirtschaftlichen Schäden des Lärchenwicklerbefalles genügte die Kenntnis der Zuwachsverluste, der Baummortalität und der durchschnittlichen Häufigkeit der Massenvermehrungen von Z. diniana, welche diese Folgeerscheinungen verursachen. Bestünde jedoch das Ziel darin, Z. diniana mit einem Insektizid zu bekämpfen, so müsste die Wahl auf eine tieferliegende Ebene fallen. Eingehende Kenntnisse zur Biologie wären vonnöten. Der Jahresverlauf der Populationsdichte, also die Oszillation, bräuchten jedoch nicht berücksichtigt zu werden; diese und alle übrigen tieferliegenden Ebenen dürften vernachlässigt werden.

Schliesslich musste bei der Ebenenwahl noch ein letzter Sachverhalt mitberücksichtigt werden: der Wissensstand. Die reale Struktur des Lärchenwicklersystems und die Zielsetzung dieser Arbeit machten die Wahl einer Ebene wünschenswert, in der nicht für alle Systemelemente die erforderliche Informationsmenge schon erarbeitet worden war. Beispielsweise fehlen über die Lärche als Wirtspflanze, im Gegensatz zu den detaillierten Kenntnissen über das Raupenstadium von Z. diniana, viele wichtige Angaben; oder der Vererbungsmechanismus von Z. diniana ist weitgehendst unbekannt. Erfordert Fragestellung und reale Struktur die Wahl einer Ebene, welche für einige Systemteile unterhalb der durch den Wissensstand bedingten untersten Ebene zu liegen

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

kommt, so können grundsätzlich zwei Wege eingeschlagen werden: Die erste, ideale Möglichkeit besteht darin, durch Experimente und Beobachtungen die benötigte Information zu erarbeiten, d.h. black boxes zu erhellen, indem deren innere Struktur so lang und so weit experimentell aufgeklärt wird, bis lediglich noch auf der erwünschten Ebene black boxes vorhanden sind. Der zweite Weg, der in dieser Arbeit vorwiegend eingeschlagen wurde, besteht darin, vorläufige Annahmen über die unbekannte Struktur zu machen. Erwies sich das derart gebaute Modell beim Ersetzen der Annahmen durch andere, ebenso plausible Annahmen als nicht sensitiv, so wurde auf die Einschlagung des ersten Weges verzichtet. Es lohnte sich gar nicht, die aufwendigen, meist schon einmal in ähnlicher Art durchgeführten Experimente erst auszuführen. Bei grosser Sensitivität gegenüber den gemachten Annahmen ist dieser zweite Weg natürlich naturwissenschaftlich nicht mehr tolerierbar. Da erst nach der Konstruktion eines Modelles über dessen Sensitivitäten etwas ausgesagt werden kann, wurde bei der Analyse des Lärchenwicklersystems nicht davor zurückgeschreckt, auch Prozesse zu modellieren, über die im Verhältnis zum gewünschten Auflösungsgrad viel zu wenig experimentell und durch Beobachtung gewonnene Daten vorlagen. Mit Hilfe der anschliessenden Sensitivitätsanalyse dieser hypothetischen Modellteile wurde nachträglich immer geprüft, ob die getroffenen Annahmen die Aussagekraft der Modelle bezüglich der grundlegenden Problemstellung nun schwächten oder nicht. Bei der schrittweisen Entwicklung der beiden in dieser Arbeit dargestellten Modelle (Kap.6 und Kap.7) sind insgesamt 12 verschiedene Modellvarianten miteinander verglichen worden.

4.2.4. Modellkategorien: verbale, mathematische Modelle und Simulationsmodelle

Bei der schrittweisen verfeinernden Modellierung wurden drei Kategorien von Modellen unterschieden: verbale Modelle, mathematische Modelle und Simulationsmodelle (Fig.4).

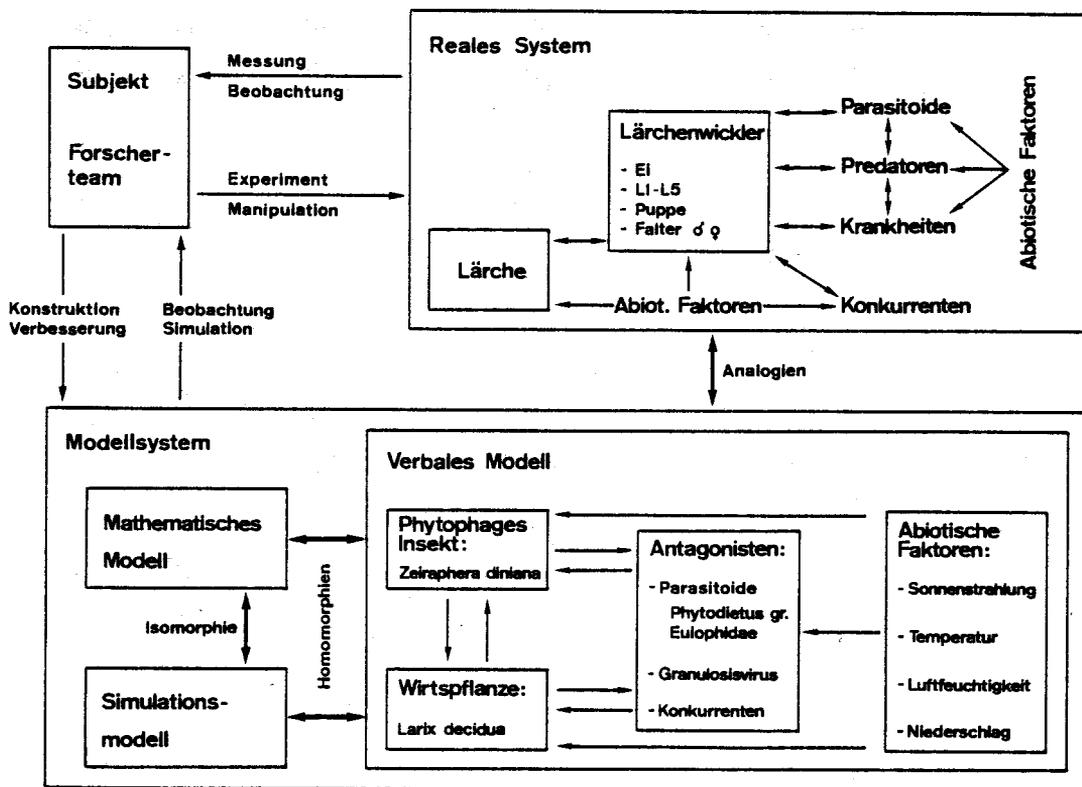


Fig. 4: Grundschemata der Systemanalyse des Lärchenwicklersystems: die unterschiedlichen Modellkategorien und die zwischen ihnen bestehenden Relationen.

Erstens wurde die Kategorie der sog. verbalen Modelle eingeführt. Statt direkt ein mathematisches Modell zu bilden, wurden vorgängig rein verbal all die experimentell und durch Beobachtung gewonnenen Kenntnisse über das Lärchenwicklersystem zusammengetragen und rein verbal festgehalten. Dabei wurden diese Fakten ihrer zeitlichen Abfolge entsprechend geordnet, um so die ablaufenden ökologischen Prozesse herauszuschälen und möglichst nahe an ein dynamisches, mathematisches Modell heran zu kommen. Die Formulierung der verbalen Modelle brachte zudem folgende Vorteile: Viele Angaben über das Lärchenwicklersystem mussten

mühsam zusammengesucht werden, da sie trotz ihrer inhaltlichen Zusammengehörigkeit von verschiedenen Autoren zu verschiedenen Zeitpunkten bearbeitet und publiziert worden waren. Da beim vorgenommenen Modellbau Ermessensfragen immer wieder eine Rolle spielten, wäre ohne die verbalen Modelle die Konstruktion der mathematischen Modelle viel zu zeitraubend gewesen; denn so war ein Rückgriff auf die ursprüngliche Gesamtinformation jederzeit leicht möglich. Schliesslich konnte die Aussagekraft der mathematischen Modelle, die Vereinfachungen enthalten, vor dem Hintergrund der explizit formulierten verbalen Modelle klarer abgeschätzt werden.

Zweitens wurden die mathematischen Modelle von den verbalen Modellen und den Simulationsmodellen unterschieden. Die mathematischen Modelle stellen ein eindeutig definiertes Gleichungssystem dar. Durch ein mathematisches Modell können beliebig viele Lösungen beschrieben werden. Es müssen lediglich die Gültigkeitsbereiche der Zustandsvariablen definiert sein. Jedoch sind weder bestimmte Parameterwerte noch die Anfangswerte der Zustandsvariablen erforderlich. Die ökologisch interpretierbaren Parameter wurden mit c_i , die identifizierbaren Parameter wurden mit p_i bezeichnet.

Drittens wurde die Kategorie der Simulationsmodelle eingeführt. Sie entsprechen dem programmierten Algorithmus zur Simulation eines mathematischen Modelles. Obwohl mathematische Gleichungen und Programmanweisungen sich bloss formal unterscheiden, sind das mathematische Modell und sein Simulationsmodell nicht identisch: Einerseits wurden viele mathematische Gleichungen formal umgewandelt, um die Simulationsmodelle möglichst überall ökologisch interpretierbar zu lassen. Z.B. wurden im Simulationsmodell bloss die ökologisch interpretierbaren Parameter c_i und keine identifizierbaren Parameter p_i verwendet. Andererseits sind in den Simulationsmodellen, im Gegensatz zu den mathematischen Modellen, nur endliche Zahlen mit einer durch die Stellenzahl beschränkten Genauigkeit darstellbar.

4.2.5. Relationen zwischen den Modellkategorien: Iso- und Homomorphie

Lässt sich ein System eineindeutig, d.h. umkehrbar, in ein anderes abbilden, so besteht zwischen diesen zwei Systemen Isomorphie. Lässt sich ein System eindeutig in ein anderes, jedoch dieses nicht mehr eindeutig zurück in das ursprüngliche System, das sog. Vorbild, abbilden, so besteht zwischen ihnen Homomorphie. Zwischen realen Systemen und verbalen Modellsystemen können Homo- wie Isomorphie bestehen. Sehr oft, wie das für die "ill-defined systems" gilt, besteht jedoch lediglich Homomorphie zwischen Modell und realem System. Ein verbales Modell lässt sich immer in irgendeine Art von mathematischen Gleichungen umsetzen. Bildete man hierbei das verbale Modell isomorph auf das mathematische Modell ab, so wäre dieser Schritt, - ganz abgesehen davon, dass er unvollziehbar ist -, sinnlos. Ein zum realen Lärchenwicklersystem isomorphes mathematisches Modell hätte keinen einzigen Vorteil, sondern bloss Nachteile gegenüber dem in gewohnter Form dargestellten verbalen Modell. Durch eine vereinfachende Mathematisierung entstand jedoch Homomorphie und so konnte ein übersichtliches, mathematisches Modell gewonnen werden. Im Gegensatz zur Isomorphie schränkt aber die Homomorphie die Möglichkeiten von Rückschlüssen auf das verbale Modell, die anhand des mathematischen Modelles gewonnen wurden, ein. Wiederum musste also ein Ausgleich zwischen widersprüchlichen Forderungen, derjenigen nach Isomorphie und derjenigen nach ausgeprägtester Homomorphie zwischen verbalen und mathematischen Modellen des Lärchenwicklersystems, gefunden werden. Wie bei der Systemgrenzenwahl (Abschnitt 4.2.2) und der Ebenenwahl (Abschnitt 4.2.3) beeinflusste das Untersuchungsziel diesen Ausgleich ebenfalls stark. Unter Ausnützung der hierarchischen Struktur des realen Systems konnte der Forderung nach Isomomorphie weitgehendst entsprochen werden. Dies geschah dadurch, dass die Vereinfachungen den Strukturen der unmittelbar darüberliegenden Ebene folgten, also nicht

quer dazu verliefen. Dieses Vorgehen entsprach im Grunde genommen der Wahl einer neuen Ebene, die für das mathematische Modell höher als für das verbale Modell zu liegen kam (Fig.3).

Die konstruierten, nichtlinearen mathematischen Modelle mussten zwecks deren Untersuchung im Computer nochmals abgebildet werden. Durch die Programmierung der mathematischen Modelle entstanden die sog. Simulationsmodelle. Um korrekte Simulationsresultate zu erzielen, musste selbstverständlich zwischen den mathematischen Modellen und den Simulationsmodellen Isomorphie bestehen. In qualitativer Hinsicht bot die Ueberprüfung dieser Isomorphie dank strukturierter Programmierung (Wirth, 1975) keine Schwierigkeiten. Die quantitativen Differenzen zwischen den mathematischen Modellen und den Simulationsmodellen wurden hingegen folgendermassen untersucht: Eine Simulation des Modelles ohne Falterflug wurde jener des Modelles mit Falterflug, wobei jedoch Windverhältnisse angenommen wurden, die keinen Flug erlauben, gegenübergestellt. Bei idealer Isomorphie, also beim Fehlen jeglicher numerischer Fehler, müssten diese Simulationsresultate identisch ausfallen. Der in Wirklichkeit aber auftretende Unterschied zwischen den beiden Simulationen wurde als Schätzmass für die bei der Simulation auftretenden numerischen Fehler verwendet (experimentelle Fehleranalyse). Blieben die relativen numerischen Fehler im Bereiche von einem Promill, so wurde auf nahezu unverletzte Isomorphie zwischen dem mathematischen Modell und dem Simulationsmodell geschlossen.

4.2.6. Beschaffenheit der mathematischen Modelle

Bei allen vorgenommenen Simulationen handelte es sich um dieselbe mathematische Aufgabe: die Lösung des Anfangswertproblems. Als Anfangswerte wurden nach Möglichkeit beobachtete Systemzustände verwendet; fehlten Daten über die Anfangswerte, so wurden sie identifiziert (Abschnitt 4.2.8).

Z. diniana ist ein univoltines Insekt. Die saisonal bedingten Witterungsschwankungen sind in der subalpinen Höhenstufe derart ausgeprägt, dass jeden Winter erneut eine starke Synchronisierung zwischen den Entwicklungen einzelner Individuen innerhalb der Lärchenwicklerpopulation zustandekommt. Zur Modellierung der Populationsentwicklung während der Vegetationsperiode wurden deshalb Differenzgleichungen, nicht Differentialgleichungen verwendet.

Das reale System zeigte schon wiederholt bei Bekämpfungsaktionen mit Insektiziden (Grison et al., 1971; Auer, 1974; Martouret & Auer, 1977) ein Verhalten, das auf asymptotische Stabilität der Lärchenwicklergradation hindeutet. Zusätzlich lässt sich aus dendrochronologischen Analysen und den bis ins letzte Jahrhundert zurückreichenden Beobachtungen von Lärchenwicklerschäden schliessen, dass das reale Lärchenwicklersystem potentiell, d.h. wenn keine Klimaschwankungen aufträten, in der Lage wäre, unendlich lange zu schwingen. Ein lineares, asymptotisch stabiles und autonomes Differenzgleichungssystem mit dem Zustandsvektor $\underline{x}(t)$ (t : Zeit) hat ja bekanntlich eine Lösung $\underline{x}(t \rightarrow \infty) = \underline{0}$, kann also nie das verlangte Verhalten aufweisen. Um einen asymptotisch stabilen Grenzzyklus zu erhalten, müsste also entweder das Modellsystem nichtautonom oder nichtlinear sein.

Ein sinnvolles nichtautonomes Modellsystem hätte dadurch konstruiert werden können, dass als Eingangsvariable die Differenz zwischen ein- und ausfliegender Faltermenge gewählt worden wäre. Wäre dies gemäss der klassischen Herdtheorie erfolgt (Abschnitt 3.1.5.), so hätte trotzdem auf die Linearität des Gesamtmodelles, das dann mehrere nichtautonome, lineare Teilmodelle umfasst hätte, verzichtet werden müssen; denn das Gesamtmodell wäre per definitionem autonom. Lediglich die Konglobationshypothese (Abschnitt 3.1.5.1.) hätte hier einen Ausweg geboten. Allerdings wäre auch in diesem Fall ein unrealistisches Systemverhalten zu erwarten; denn die Gradationen verschwänden, da für die Lösung gilt $\underline{x}(t \rightarrow \infty) = \underline{\text{konstant}} > \underline{0}$.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Schon allein diese grundsätzlichen Ueberlegungen zeigen, dass lineare Modelle auszuschliessen waren. Es mussten aber noch weitere, genauso stichhaltige Gesichtspunkte mitberücksichtigt werden: Die Natur der realen ökologischen Prozesse und die grundlegende Fragestellung. Die Zustandsvariablen des realen Lärchenwicklersystems, z.B. die Raupendichte von Z. diniana, bewegen sich in riesigen Wertebereichen ($0.006 \leq \text{Raupen/kg Zweige} \leq 933.524$). Auf Grund der Fragestellung interessierten diese ganzen Wertebereiche und nicht nur ausgewählte Zustände $x_0(t)$, um die herum das Modellsystem hätte linearisiert werden können. Die Fragestellung erforderte es, das Modellsystem ökologisch in jedem Teil interpretierbar zu halten, und schliesslich scheinen die realen ökologischen Prozesse ebenfalls nichtlinearer Natur zu sein.

Aus all den erwähnten Gründen wurden deshalb für alle Modelle nichtlineare Differenzgleichungssysteme verwendet.

Wurde kein Einflug von Faltern aus der Systemumwelt ins System hinein angenommen, so waren das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell sowie das Kombinationsmodell zur Abundanzdynamik mit der Migration autonom. Freilich sind beim Kombinationsmodell die einzelnen, lokalen Teilmodelle immer nichtautonom. Bei der Annahme des Einfluges von Faltern aus der Systemumwelt gemäss der Konglobations- wie auch der Translokationshypothese wurden die Modelle nichtautonom formuliert. Je nachdem ob das rein abundanzdynamische oder das Kombinationsmodell verwendet wurden erhielten die Modelle einen, beziehungsweise 20 Eingänge (Kap.8).

4.2.7. Simulationstechnik

4.2.7.1. Hardware

Mit Ausnahme kleinerer statistischer Auswertungen (s. Anhang) wurden alle Simulationen und sonstigen Berechnungen auf dem Rechnersystem des RZETH durchgeführt. In dem ETH-Multimainframe-Betriebssystem EMOS, welches auf dem CDC Betriebssystem SCOPE 3.4.1 basiert, werden drei Zentralrechner betrieben: CYBER 170-721, 170-722 und 174. Alle drei Maschinen arbeiten mit einer Wortlänge von 60 Bit und enthalten je acht 60 Bit Operandenregister, acht 18 Bit Adressregister und acht 18 Bit Indexregister. Die Zykluszeit beträgt 400 ns. Die Instruktionsausführungszeiten für Gleitkommaoperationen betragen für die Summation und die Subtraktion 4.4 μ s (CYBER 174) beziehungsweise 6.4 μ s (CYBER 170-721, 722). Für die Multiplikation und Division betragen sie 23.2 μ s (CYBER 174) beziehungsweise 25.2 μ s (CYBER 170-721, 722). Die Simulation des rein abundanzdynamischen Modelles (SIMKIND=NOMIGRATION) kostete ca. Fr. 30.-, wobei etwa 80% dieser Kosten auf die Compilation des Programmes und bloss ca. 2% auf die eigentliche Simulation entfielen. Als Benutzer konnte nicht bestimmt werden, auf welcher Maschine eine Simulation gerechnet werden sollte. Die Rechenkosten schwankten deshalb, je nachdem auf welcher Maschine die Simulation des abundanz- sowie dispersionsdynamischen Modelles (SIMKIND=BOTH) gerade gerechnet wurde, ca. zwischen Fr. 1300.- und 1600.-.

4.2.7.2. Simulationssoftware

Die am RZETH vorhandene Simulationssoftware wurde auf ihre Tauglichkeit zur Simulation der Lärchenwicklermodelle geprüft. MIMIC schied auch in seiner neuesten Version, aus den in Cellier (1975) erwähnten Gründen, zum vornherein aus. CSMP-III, FORSIM-V und GASP-IV wiesen alle ebenfalls

Nachteile auf, die ihre Verwendung ausschlossen. CSMP-III ist nur für gewöhnliche, kontinuierliche Differentialgleichungen gedacht; also für die verwendeten Differenzgleichungen ungeeignet. GASP-IV wäre in dieser Beziehung geeignet gewesen, jedoch erwies sich der Speicherplatzbedarf als zu gross. Es mussten immer eine Vielzahl von Subroutinen mitgeschleppt werden, die bei der Simulation der deterministischen Differenzgleichungen gar nie verwendet wurden. FORSIM-V hätte die Simulation der Modelle mit distributiven Prozessen, also mit dem Falterflug, ermöglicht, falls partielle, im Raum kontinuierliche Differentialgleichungen hätten simuliert werden sollen. Solche Modellgleichungen lagen aber nicht vor, und es erschien angesichts der Fragestellung als sinnlos, die Art der mathematischen Modelle auf die Simulationssoftware auszurichten. CSMP-III, GASP-IV und FORSIM-V unterstützen die strukturierte Programmierung nicht, und rekursive Unterprogramme sind infolge der Verwendung von FORTRAN-IV als Gastsprache ausgeschlossen.

Auf den Gebrauch schon bestehender Simulationssoftware wurde deshalb trotz des grösseren Arbeitsaufwandes verzichtet. Es musste auf eine Programmiersprache zurückgegriffen werden. FORTRAN-IV unterstützt weder die strukturierte Programmierung noch gestattet diese Sprache die Verwendung rekursiver Unterprogramme. Deswegen blieb noch die Wahl zwischen ALGOL 60, ALGOLJ und PASCAL 2.4. Weil die Programmiersprache PASCAL 2.4 bezüglich der Datentypen und -strukturen und der klar definierten INPUT/OUTPUT-Möglichkeiten den beiden ALGOL deutlich überlegen ist, wurden alle Simulationsmodelle in PASCAL 2.4 geschrieben.

4.2.7.3. Struktur der Simulationsmodelle

Eine Uebersicht über die Struktur der zur Simulation verwendeten Programme ist in Fig.5 dargestellt. Auf der Ebene des Hauptprogrammes werden lediglich die Rahmenbedingungen der Simulation festgelegt: Beispielsweise der Zeitbereich, in

DATEN, BEGRIFFE UND METHODEN

dem die Simulation durchgeführt werden soll. Im Hauptprogramm wird auch das zu simulierende Modell, beziehungsweise die Hypothese, ausgewählt. Damit wird bestimmt, ob a) das rein abundanzdynamische Modell - also ohne jeglichen Falterflug - (SIMKIND=NOMIGRATION/ ABUNDANZDYNAMIK), oder ob b) das abundanzdynamische Modell zusammen mit Einflug (SIMKIND=IMMIGRATION/ EINFLUG UND ABUNDANZDYNAMIK), oder ob c) das abundanz- kombiniert mit dem dispersionsdynamischen Modell (SIMKIND=BOTH/ ABUNDANZ- UND DISPERSIONSDYNAMIK = POPULATIONSDYNAMIK) mit Falterflug innerhalb des Tales, mit Ausflug und eventuellem Einflug, simuliert werden sollte. Alle INPUT/OUTPUT-Vorgänge, z.B. die Darstellung der gerade berechneten Simulationsresultate, wurden vom Hauptprogramm aus gesteuert.

Figurenlegende

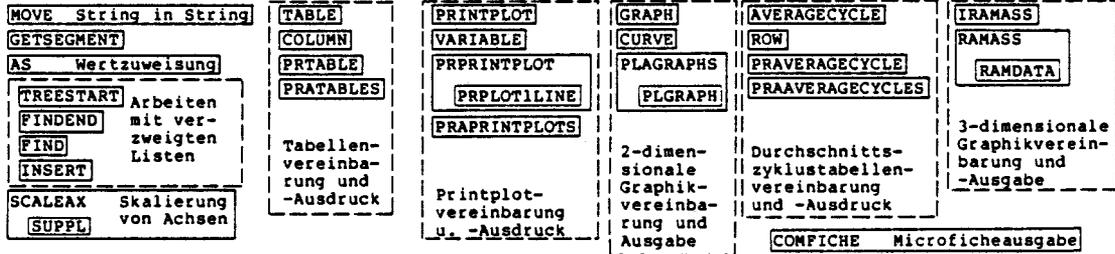
Fig. 5 (s. S.56): Programmstruktur der verwendeten Simulationsmodelle: Der äusserste Block stellt die Ebene des Hauptprogrammes, innerhalb eines Rahmens ausgezogen gezeichnete Blöcke stellen die jeweils darunter liegenden Unterprogramme dar. Gestrichelt umrahmt sind logisch zusammengehörende Programmteile. Pfeile stellen den Programmablauf dar. Bezeichner sind originalgetreu mit Grossbuchstaben, Erläuterungen und Schlüsselwörter aus Anweisungen in Kleinschreibweise dargestellt.

DATEN, BEGRIFFE UND METHODEN

LWMOD3U Hauptprogramm zur Simulation von Modellen des Lärchenwicklersystems

const Begrenzung der Zeitschleife, Ausgabespezifikationen wie z.B. Titellänge etc.
 type Datenstrukturen aller Hilfs- und Resultatsvariablen, die zur Aufbereitung der Simulationsresultate benötigt werden
 var Files für die Zwischenspeicherung von Messreihen und Simulationsresultaten. Verzweigte Liste zum Speichern der Vereinbarungen für die Darstellung der Simulationsresultate

Hilfsprozeduren und Funktionen zur Darstellung der Simulationsresultate

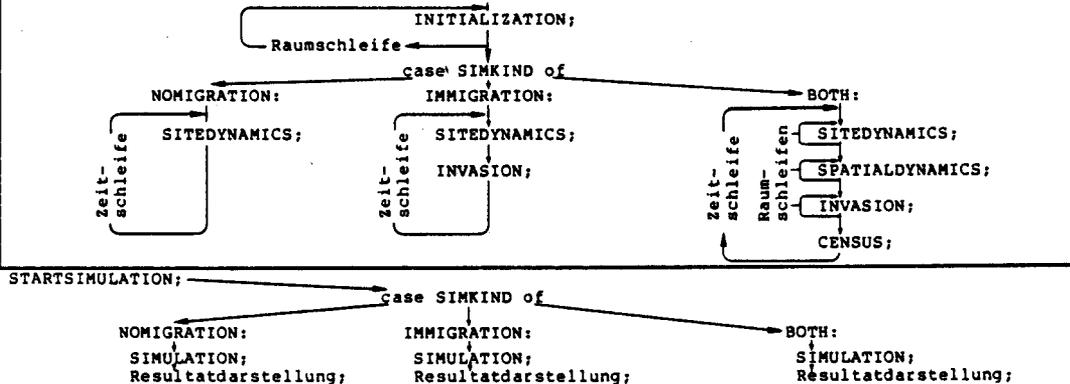
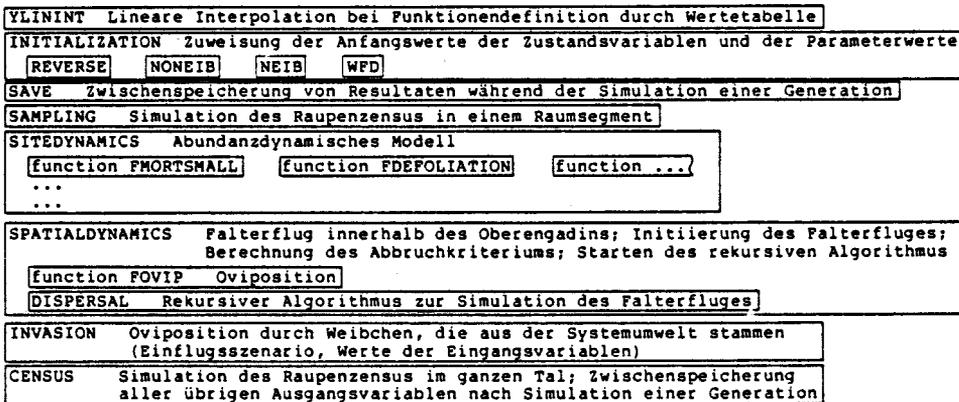


STARTSIMULATION

READOBSERVATIONS Messreihen einlesen
 Labels und Einheiten der Resultatvariablen definieren; Pointers für verzweigte Liste initiieren

SIMULATION

const Global benötigte Modellparameter
 type Datenstrukturen der Zustands- und Hilfsvariablen der Modelle
 var Zustands- und Hilfsvariablen der Modelle



ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Die Simulation selbst wird durch die Prozedur SIMULATION durchgeführt. Durch Aufruf der entsprechenden Modellteile organisiert sie den eigentlichen Simulationsvorgang, der dadurch sauber von allen rein computertechnischen Vorgängen, z.B. der Zwischenspeicherung und Darstellung von Resultaten, getrennt werden kann. Die Modellteile, welche von der Prozedur SIMULATION aus aufgerufen werden, beschreiben lediglich eine einzige Oszillation, eine Generation des Lärchenwicklers. Die Fluktuationen von Z. diniana werden erst durch die Prozedur SIMULATION erzeugt. Innerhalb der Zeitschleife in der Prozedur SIMULATION werden verschiedene Modellteile zusammengestellt. Dadurch wird entsprechend dem Wert, den die Variable SIMKIND aufweist, das eigentliche Simulationsmodell definiert. Es sind folgende 3 Fälle zu unterscheiden:

- Im Falle von SIMKIND=NOMIGRATION (ABUNDANZDYNAMIK) ist das Modellsystem vollumfänglich durch die Prozedur SITEDYNAMICS definiert. Diese Prozedur simuliert die Abundanzdynamik gemäss der Lärche-Lärchenwicklerhypothese. Sie beschreibt eine vollständige Oszillation. Es wird kein Falterflug berücksichtigt. Das Modellsystem ist demnach autonom.
- Im Falle von SIMKIND=IMMIGRATION (EINFLUG UND ABUNDANZDYNAMIK) kommt ein Element der Dispersionsdynamik hinzu: Gemäss der Konglobations- oder Translokationshypothese simuliert die Prozedur INVASION die aus der Umwelt in das Modellsystem immigrierenden Falter. Das Simulationsmodell ist nun durch die zwei Prozeduren SITEDYNAMICS und INVASION definiert. Durch die Einführung eines Eingangs in der Prozedur INVASION ist das Modellsystem nichtautonom geworden.
- Für den Fall von SIMKIND=BOTH (mit oder ohne EINFLUG; ABUNDANZ- UND DISPERSIONSDYNAMIK = POPULATIONSDYNAMIK) ist das Modellsystem räumlich in mehrere Teilsysteme (Raumsegmente) unterteilt worden. Mit Ausnahme der Adulten

sind alle Stadien von Z. diniana ortstreu. Abgesehen vom Falterstadium beschreibt die Prozedur SITEDYNAMICS für jeden Ort innerhalb des Oberengadins eine Oszillation, die sog. lokale Abundanzdynamik gemäss der Lärche-Lärchenwicklerhypothese. Die Prozedur SPATIALDYNAMICS enthält das dispersionsdynamische Migrationsmodell. Es simuliert den Falterflug innerhalb des Oberengadins und damit notgedrungenermassen auch den Wegflug von Faltern aus dem Tal. Der allfällige Einflug von Faltern aus der Systemumwelt ins Oberengadiner Tal wird wiederum durch die Prozedur INVASION, entweder gemäss der Konglobations- oder der Translokationshypothese, simuliert. Jedes Teilsystem innerhalb des Tales erhält einen eigenen Eingang; das Modellsystem ist nichtautonom (mit EINFLUG). Das Simulationsmodell wird also durch die drei Prozeduren: SITEDYNAMICS, SPATIALDYNAMICS und INVASION definiert. Es ist möglich, eine autonome Version dieses Modellsystems zu erzielen, indem in der Prozedur INVASION alle Eingänge auf den Wert 0 gesetzt werden (ohne EINFLUG).

Was die menschlichen Aktivitäten im Feld anbetrifft, so wurde ebenfalls auf Analogien zwischen dem realen System und den Modellen geachtet. Sie äussern sich wiederum in der Programmstruktur: Der Raupenzensus an einem bestimmten Ort wird immer durch die Prozedur SAMPLING simuliert (SIMKIND=NOMIGRATION, SIMKIND=IMMIGRATION u. SIMKIND=BOTH). Im Falle von SIMKIND=BOTH wird der Raupenzensus des ganzen Tales durch die Prozedur CENSUS durchgeführt.

Die Parallelen zwischen realem System und Modellsystem zeigen sich auch im Folgenden: Bei jeder Simulation werden die simulierten den beobachteten Daten zwecks tabellarischem und graphischem Vergleich einander gegenübergestellt. Um hierzu nicht bei jeder Simulation eine Datenbankabfrage durchführen zu müssen, wurde dies in einem von der Simulation getrennten, vorgängigen Schritt gemacht. Zu diesem Zweck ist das segmentierte File OBSERVATION erzeugt worden, das bei jeder Simulation durch die Prozedur READOBSERVATIONS gelesen

wird.

Im Anhang (Microfiche) befindet sich ein Listing, dem weitere Einzelheiten des Programmes entnommen werden können.

4.2.7.4. Hilfsprozeduren

Dadurch, dass alle Simulationsmodelle in PASCAL 2.4 geschrieben worden sind, mussten viele Hilfsprozeduren, zur Darstellung der Simulationsresultate, neu entwickelt werden. Mit diesen Prozeduren konnten die Ergebnisse eines Simulationslaufs auf die folgende Art und Weise dargestellt werden: a) numerische Werte in Tabellenform, b) Druckergraphiken (Printplots = Graphische Darstellung mit dem Schnelldrucker) und c) zweierlei Arten von Plottergraphiken (=Strichzeichnungen). Jede Programmvariable, ungeachtet davon, ob es sich nun um eine Zustands-, Hilfsvariable oder um eine Rate handelte, konnte so je nach Bedarf, tabellarisch oder graphisch, in beliebigen Kombinationen dargestellt werden.

Die Vereinbarung einer Tabelle erfolgte mit der Prozedur TABLE und den nachfolgenden Prozeduraufrufen COLUMN. Der Ausdruck von Tabellen konnte mit den Prozeduren PRTABLE (Print TABLE), resp. PRATABLES (Print All TABLES) nach erfolgter Vereinbarung an beliebiger Stelle vom Hauptprogramm aus verlangt werden (Fig.5).

Mit der Prozedur AVERAGECYCLE und durch die nachfolgenden Aufrufe der Prozedur ROW wurde der tabellarische Ausdruck der durchschnittlichen Gradation vereinbart. Der Ausdruck der Tabellen erfolgte durch die Prozeduren PRAVERAGECYCLE (Print AVERAGECYCLE), resp. PRAAVERAGECYCLES (Print All AVERAGECYCLES).

Mit der Prozedur PRINTPLOT und durch die nachfolgenden Aufrufe der Prozedur VARIABLE wurden die Druckergraphiken vereinbart. Pro Druckergraphik war es möglich, bis zu zehn

Variablen gleichzeitig über der Modellzeit als Abszisse darzustellen. Der Ausdruck der Druckergraphiken erfolgte durch die Prozeduren PRPRINTPLOT (Print PRINTPLOT), resp. PRAPRINTPLOTS (Print All PRINTPLOTS).

Plottergraphiken mit bis zu fünf Kurven wurden mit den Prozeduren GRAPH und CURVE vereinbart und mit der Prozedur PLAGRAPHS (Plot All GRAPHS) durch Erzeugung eines Files, das anschliessend als besonderer Job (SIMPLOT) an den RZETH Rechner übergeben werden konnte, hergestellt. Für alle fünf Kurven konnte jede beliebige Programmvariable entweder als Abszisse oder auch als Ordinate gewählt werden, was z.B. für Zustandsraumdarstellungen sehr nützlich ist.

Schliesslich konnten mit der Prozedur RAMASS für die Simulationen der Modelle mit Falterflug innerhalb des Oberengadiner Tales (SIMKIND=BOTH) parallel-perspektivisch dargestellte Projektionen dreidimensionaler Funktionen geplottet werden. Jede beliebige Variable konnte so als Funktion von Raum und Zeit gezeichnet werden. Wie bei der Prozedur PLAGRAPHS wurde die Graphik nicht unmittelbar hergestellt, sondern das Simulationsprogramm erzeugte zunächst ein File, das erst anschliessend an die Simulation bei Bedarf unverändert als Job an den Rechner übergeben werden konnte. Erst dieser Job (PLOTAMREPR) stellte dann die eigentliche Plottergraphik her.

4.2.8. Identifikation von Parameter- und Anfangswerten

Parameterwerte sind ebenso wichtige Bestandteile einer Hypothese wie deren qualitative Inhalte. Sie durften also bei der Modellierung einer Hypothese nicht willkürlich manipuliert werden, weil allein durch eine geschickte Parameterwahl eine Uebereinstimmung zwischen dem Verhalten des Modelles und demjenigen des realen Systems hätte erzielt werden können. Damit wäre aber die Falsifizierung einer Hypothese, die ja auf einem Vergleich des Verhaltens der beiden Systeme beruht, verunmöglicht worden. Trotzdem konnte

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

nicht auf jegliche Identifikation verzichtet werden. Freilich wurden hierzu keine Algorithmen verwendet. Die durchgeführten, intuitiven Identifikationen gleichen den gängigen Verfahren nur insofern, als in ihnen Parameter- und Anfangswerte unter Beurteilung des Modellverhaltens bezüglich Messungen variiert wurden. Hierbei wurde als Mass für die Abweichung zwischen dem Verhalten des realen Systems und demjenigen des Modelles die Quadratsumme SQ der Differenzen zwischen Messung und simulierten Werten als sog. performance Index berechnet.

- Identifikation von Parameter- und Anfangswerten, über die keine experimentellen Schätzungen vorlagen und auf deren Verwendung im Modell unmöglich hätte verzichtet werden können: Es wurden für diese Parameter Startwerte angenommen und mittels mehrerer Simulationen bessere, aber immer noch ökologisch plausible Werte identifiziert. Auf die Verwendung von Identifikationsalgorithmen wurde verzichtet, da die Modelle mit Falterflug zu kostspielige Simulationen erfordert hätten (Pro Simulationslauf ca. Fr. 1450.- (Abschnitt 4.2.7.1.)).

- Bestmögliche Anpassung des Modellverhaltens an das Verhalten des realen Systems unter Freihaltung sämtlicher Parameter: Falls nur dadurch eine zufriedenstellende Übereinstimmung zwischen Modell und realem System erzielt werden konnte, dass ein Parameterwert sein Konfidenzintervall oder seinen Plausibilitätsbereich verliess, so wurde das Modell als falsifiziert aufgefasst. Wiederum musste hierbei wegen der zu hohen Kosten auf die Verwendung eines systematisch vorgehenden Algorithmus verzichtet werden. Die Wahl der zu prüfenden Parameterwerte erfolgte wie bei der obigen Vorgehensweise rein intuitiv.

4.2.9. Sensitivitätsanalyse

Es wurde keine analytische, sondern lediglich eine empirische Sensitivitätsanalyse der ökologisch interpretierbaren Parameter c_i durchgeführt. Dazu wurden die Modelle mit Parameterwerten, die den Endpunkten der Konfidenz- resp. Plausibilitätsintervalle (Abschnitt 4.2.8.) entsprachen, simuliert. Es wurde jeweils nur ein Parameterwert verändert. Die übrigen Parameterwerte wurden auf ihren ursprünglichen Werten belassen.

4.2.10. Stabilitätsabschätzung

Eine eigentliche Stabilitätsanalyse wurde nicht durchgeführt; denn es wurden weder Liapunovfunktionen ermittelt noch Stabilitätsbereiche abgeschätzt. Es wurde lediglich das transiente Verhalten der Modelle verfolgt und notfalls so lange simuliert, bis sich ein konstantes Verhalten, z.B. eine gleichbleibende Schwingung oder eine Gleichgewichtslage, ergab. Bei kleiner Variation des Anfangszustandes war es so leicht, instabile oder neutrale, also asymptotisch instabile Grenzzyklen, die den Stabilitätseigenschaften des realen Systems (Abschnitt 4.2.6.) widersprachen, zu erkennen.

5. DAS LÄRCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

5.1. DEFINITION DES REALEN LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

Das Lärchenwicklersystem ist durch die Art Z. diniana definiert. Zum realen Lärchenwicklersystem gehören neben dem Lärchenwickler selbst sämtliche biotischen und abiotischen Faktoren, die die Populationsgrösse von Z. diniana direkt beeinflussen. Die biotischen Faktoren bestehen aus all den Arten, die mit Z. diniana eine ökologische Wechselbeziehung eingehen. Arten, die Z. diniana nur indirekt, also z.B. über eine andere Art beeinflussen, werden durch diese Definition ausgeschlossen. Der Begriff Lärchenwicklersystem ist demnach ein demökologischer und nicht ein synökologischer Begriff. Für eine demökologische Definition des Lärchenwicklersystems sprechen folgende Gründe: a) Z. diniana kommt in mehreren Ökosystemen in ähnlich hohen Dichten, die sichtbare Frassschäden verursachen, vor: z.B. im Fichtenwald des Erzgebirges (ca. 900 m ü.M.) und im Lärchen-Arvenwald der Alpen (1700-1900 m ü.M.) (Baltensweiler, 1966b; Baltensweiler et al., 1977). b) Die Pflanzengesellschaften, in denen Z. diniana lebt, lassen sich noch erfassen. Jedoch ist es beim heutigen Wissensstand nicht möglich, die Tiergesellschaften, denen Z. diniana angehört, zu beschreiben. c) Beim Modellieren müssen Systemgrenzen irgendwo gewählt werden. Aus vielerlei forschungsstrategischen Gründen erwies es sich schon öfters als günstig, die Systemgrenzen unmittelbar nach den direkt benachbarten trophischen Stufen zu wählen (Gilbert et al., 1976). Einflüsse der ausgeschlossenen trophischen Stufen gehen stets über die angrenzenden Nachbarstufen und können deshalb mittels einer Umgestaltung dieser Nachbarn oder als Systemumwelt notfalls immer noch berücksichtigt werden. d) Die bisherigen Forschungsergebnisse (Kap.2 und Kap.3) deuten

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

darauf hin, dass nach den Z. diniana unmittelbar benachbarten trophischen Stufen im realen Oekosystem natürliche Grenzen vorhanden sind. Die demökologische Definition des Lärchenwicklersystems lässt sich demnach vom realen System her gesehen ebenfalls begründen.

Wie wurde das Lärchenwicklersystem demökologisch definiert? Aus der Systemdefinition (Abschnitt 4.2.2.) folgt, dass sich das konkrete Lärchenwicklersystem durch die Aufzählung seiner Elemente und den zwischen ihnen bestehenden Relationen, der sog. Struktur, definieren lässt. Dies entspricht der qualitativen Systemgrenzenwahl. Um das Lärchenwicklersystem weiter zu konkretisieren, wird die Systemgrenze auch in den Dimensionen Raum und Zeit festgelegt. Alles ausserhalb der gewählten Systemgrenze gehört dann per definitionem entweder qualitativ, räumlich oder zeitlich zur Umwelt des Lärchenwicklersystems.

Zur qualitativen Systemgrenzenwahl des Lärchenwicklersystems wurden die Faktoren, welche die Z. diniana Population beeinflussen, in Gruppen gegliedert: Faktoren, auf die Z. diniana nicht zurückwirkt, gehören bloss zur Systemumwelt. Dies gilt für die abiotischen Faktoren, wie alle Witterungsfaktoren und den Luftsauerstoff. Weitere abiotische Faktoren, wie z.B. anorganische Nährstoffe, konnten ausgeschlossen werden, da Z. diniana herbivor ist. Zur restlichen Aufteilung blieben nur noch biotische Faktoren übrig.

Da lebende Organismen immer Energiequellen benötigen, sind alle ökologischen Beziehungen, bei denen ein Partner den andern, von dem er energetisch abhängt, negativ beeinflusst, Wechselbeziehungen. Dies gilt für alle Typen der sog. vertikalen Beziehungen, den Beziehungen zwischen Angehörigen unmittelbar übereinander liegender trophischer Stufen. Zum Lärchenwicklersystem gehören demnach mit Bestimmtheit die Wirtspflanzen sowie die Antagonisten von Z. diniana. Auch unter den sog. horizontalen Beziehungen, den Beziehungen

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

innerhalb ein- und derselben trophischen Stufe, gibt es gegenseitige negative Beeinflussung: Konkurrenz. Intraspezifische Konkurrenz um Nahrung und Raum gehört zweifellos zur Struktur des Lärchenwicklersystems. Bei der interspezifischen Konkurrenz zwischen zwei Phytophagen um Nahrung sind die Verhältnisse etwas verwickelter: Zwar liegen Wechselbeziehungen vor, doch dürfen diese kaum als direkte Wechselbeziehungen angesehen werden. Die Konkurrenz ergibt sich ja bloss dadurch, dass zwei vertikale, direkte Wechselbeziehungen zwischen je einem Konkurrenten und der gemeinsamen Resource bestehen (Margalef, 1975). Allerdings gilt dies nicht für die interspezifische Raumkonkurrenz. All die auf der Lärche lebenden Herbivoren wurden deshalb als Raumkonkurrenten von Z. diniana zum Lärchenwicklersystem gezählt. Horizontale synergistische Beziehungen, die Z. diniana mit anderen Arten einginge, sind keine bekannt. So wurde die Flechte Parmelia exasperatula Nyl., unter der Z. diniana Weibchen ihre Eier ablegen, lediglich als zur Umwelt des Lärchenwicklersystems gehörig betrachtet.

Geordnet nach den Relationstypen Primärkonsumation, Predation, Parasitismus und Krankheiten (vertikal) sowie interspezifische Konkurrenz (horizontal) sind die Elemente des realen Lärchenwicklersystems in Form von Artenlisten aufgeführt: Tab.1 enthält die Wirtspflanzen von Z. diniana, Tab.2 bis 4 die Antagonisten (Predatoren, Parasitoide und Krankheitserreger) des Ei-, Raupen- und Puppen-Stadiums von Z. diniana. Tab.5 enthält die herbivoren Konkurrenten von Z. diniana.

Alle angeführten Arten gehen mit Z. diniana regelmässig Beziehungen ein. Seltene Arten oder solche, die bloss zufällig mit Z. diniana eine ökologische Beziehung aufnehmen, wurden weggelassen. Nur in wenigen Fällen konnte ein quantitatives Mass, wie beispielsweise die Abundanz, herangezogen werden, um zu entscheiden, ob eine Spezies noch als Element des Lärchenwicklersystems betrachtet werden sollte oder nicht.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Wirtspflanzenart	Referenz
<u>Larix decidua</u> Miller *	
<u>Larix sibirica</u> Lebed. nur var. desertana	Geiler 1974
<u>Larix dahurica</u> Turcz. nur var. desertana	Geiler 1974
<u>Larix americana</u> Michk.	Geiler 1974
<u>Larix occidentalis</u> Nutt.	
<u>Pinus cembra</u> L. *	
<u>Pinus silvestris</u> L. *	Mac Dougall 1922
<u>P. silvestris</u> var. <u>engadinensis</u> *	
<u>Pinus mugo</u> Turra *	
(= <u>P. montana</u> Miller)	Fritz 1903
<u>Pinus contorta</u> Dougl.	Day 1976
<u>Picea abies</u> (L.) H.Karsten *	
(= <u>P. excelsa</u> Link)	Prell 1930
<u>Picea sitkaensis</u> (Boug.) Carr.	McDougall 1922
<u>Picea engelmanni</u> Engelm.	Geiler 1974
<u>Abies concolor</u> Lindl.	Geiler 1974
<u>Pseudotsuga taxifolia</u> Britt.	Geiler 1974

Tab. 1: Arten als Systemelemente des realen Lärchenwicklersystems: Wirtspflanzen von Z. diniana (*: Vorkommen im Alpenraum über 1700 m ü.M.).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Antagonistenart des Eistadiums	Referenz
Räuber:	
<u>Balaustium murorum</u> Herrmann *	
(<u>Acarina</u> , <u>Erythraeidae</u>)	Delucchi et al. 1975
<u>Bdella vulgaris</u> Herrmann *	
(<u>Acarina</u> , <u>Bdellidae</u>)	Delucchi et al. 1975
<u>Deraeocoris annulipes</u> Herrich-Schäffer	
(<u>Heteroptera</u> , <u>Miridae</u>)	Graf 1973
Parasitoide:	
<u>Trichogramma evanescens</u> Westwood *	Baltensweiler
(<u>Hymenoptera</u> , <u>Trichogrammatidae</u>)	1958

Tab. 2: Arten als Systemelemente des realen Lärchenwicklersystems: Antagonisten des Eistadiums von Z. diniana (*: Vorkommen im Alpenraum über 1700 m ü.M.).

Antagonistenart des Raupenstadiums	Referenz
Räuber:	
<u>Dendrocopos major</u> *	Schifferli 1966
<u>Anthus trivialis</u> *	ebenda
<u>Motacilla alba</u> *	ebenda
<u>Troglodytes troglodytes</u> *	ebenda
<u>Prunella modularis</u> *	ebenda
<u>Phoenicurus ochruros</u> *	ebenda
<u>Phoenicurus phoenicurus</u> *	ebenda
<u>Passer domesticus</u> *	ebenda
<u>Erithacus rubecula</u> *	ebenda
<u>Turdus pilaris</u> *	ebenda
<u>Turdus merula</u> *	ebenda
<u>Turdus philomelos</u> *	ebenda

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

<u>Turdus viscivorus</u> *	ebenda
<u>Sylvia borin</u> *	ebenda
<u>Phylloscopus bonelli</u> *	ebenda
<u>Regulus regulus</u> *	ebenda
<u>Regulus ignicapillu</u> *	ebenda
<u>Musciacapa striata</u> *	ebenda
<u>Parus montanus</u> *	ebenda
<u>Parus caeruleus</u> *	ebenda
<u>Parus cristatus</u> *	ebenda
<u>Parus ater</u> *	ebenda
<u>Parus major</u> *	ebenda
<u>Sitta europaea</u> *	ebenda
<u>Certhia familiaris</u> *	ebenda
<u>Fringilla coelebs</u> *	ebenda
<u>Carduelis spinus</u> *	ebenda
<u>Carduelis flammea</u> *	ebenda
<u>Carduelis citrinella</u> *	ebenda
<u>Serinus serinus</u> *	ebenda
<u>Pyrrhula pyrrhula</u> *	ebenda
<u>Coccothraustes coccothraustes</u> *	ebenda
<u>Loxia curvirostra</u> *	ebenda
<u>Sturnus vulgaris</u> *	ebenda
<u>Garrulus glandarius</u> *	ebenda
<u>Corvus corone</u> *	ebenda

Parasitoide:

Ichneumonidae (Hymenoptera):

<u>Triclistus podagricus</u> Grav. *	Baltensweiler 1958
<u>Triclistus pygmaeus</u> Cresson *	ebenda
<u>Pimpla turionellae</u> L.	ebenda
<u>Diadegma dinianator</u> Aub. *	Delucchi 1982
<u>Diadegma patens</u> Townes *	ebenda
<u>Itoplectis alternans</u> Gravenhorst *	Baltensweiler 1958
<u>Itoplectis griseana</u> Perh. *	ebenda
<u>Phytodietus griseanae</u> Kerrich *	Renfer 1974

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

<u>Chorinaeus funebris</u> Gravenhorst *	Baltensweiler 1958
<u>Tranosema striolatus</u> Thoms. *	Delucchi 1982
<u>Trieceles dinianae</u> Aeschlimann *	Aeschlimann 1973c
<u>Braconidae (Hymenoptera):</u>	
<u>Apanteles murinanae</u> Cap.&Zwoelf. *	Delucchi 1982
<u>Eubadizon extensor</u> L. *	Baltensweiler 1958
<u>Bracon stabilis</u> Wesm. *	ebenda
<u>Eulophidae (Hymenoptera):</u>	
<u>Elachertus argissa</u> Walker *	Aeschlimann 1969
<u>Sympiesis punctifrons</u> Thomson *	ebenda
<u>Di cladocerus westwoodii</u> Westwood *	ebenda
<u>Tachinidae (Diptera):</u>	
<u>Lypha dubia</u> Fall. *	Baltensweiler 1958
<u>Nemorilla maculosa</u> Meig.	Delucchi 1982
<u>Phryxe longicauda</u> Wainw.	ebenda
Krankheitserreger:	
<u>Baculovirus</u> sp. Typ Granulosis *	Martignoni 1954
<u>Entomopoxvirus</u> sp. *	Baltensweiler et al. 1977

Tab. 3: Arten als Systemelemente des realen Lärchenwicklersystems: Antagonisten des Raupenstadiums von Z. diniana (*: Vorkommen im Alpenraum über 1700 m ü.M.).

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Parasitoidenart des Puppenstadiums	Referenz
<u>Phaeogenes lascivus</u> Wesm. *	Baltensweiler
(<u>Hym., Ichneumonidae</u>)	1958
<u>Phaeogenes osculator</u> Thunb. *	
(<u>Hym., Ichneumonidae</u>)	ebenda

Tab. 4: Arten als Systemelemente des realen Lärchenwicklersystems: Parasitoide des Puppenstadiums von Z. diniana (*: Vorkommen im Alpenraum über 1700 m ü.M.).

Konkurrentenart des Raupenstadiums	Referenz
<u>Thripidae (Thysanoptera):</u>	
<u>Taeniothrips laricivorus</u> Krat. et Farsky	
<u>Lachnidae (Sternorhyncha):</u>	
<u>Lachnus</u> sp.	
<u>Adelgidae (Sternorhyncha):</u>	
<u>Adelges laricis</u> Vallot	
(= <u>Cnaphalodes strobilobius</u>)	
<u>Chermes viridis</u> Ratz. *	
(= <u>Sacchiphantes viridis</u> Ratz.)	
<u>Tortricidae (Lepidoptera):</u>	
<u>Zeiraphera ratzeburgiana</u> Sax.	Geiler 1974
<u>Exapate duratella</u> Heyden *	Maksymov 1959
<u>Tmetocera laricana</u> Heinemann *	
(= <u>Spilonota laricana</u> Hein.)	ebenda
<u>Ptycholomoides aeriferana</u> H.S. *	ebenda
<u>Gelechiidae (Lepidoptera):</u>	
<u>Teleia saltuum</u> Zeller *	ebenda
<u>Geometridae (Lepidoptera):</u>	
<u>Oporinia autumnata</u> Borkhausen *	Auer 1961
<u>Erannis aurantiaria</u> Hübner *	Delucchi et al. 1974

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

<u>Eupithecia indigata</u> Hübner *	ebenda
<u>Eupithecia laricata</u> Freyer *	ebenda
<u>Poecilopsis isabellae</u> Harrison *	ebenda
<u>Coleophoridae (Lepidoptera):</u>	
<u>Coleophora laricella</u> Hübner *	Delucchi et al. 1974
<u>Tenthredinidae (Hymenoptera):</u>	
<u>Pristiphora laricis</u> Hartig *	
(= <u>Lygaenomatus laricis</u> Htg.)	Auer 1961
<u>Pachynematus imperfectus</u> Zaddach *	Lovis 1975
<u>Anoplonyx avatus</u> Zaddach *	ebenda
<u>Anoplonyx duplex</u> Lepeletier *	ebenda
<u>Cecidomyiidae (Diptera):</u>	
<u>Dasyneura laricis</u>	Benz 1975b

Tab. 5: Arten als Systemelemente des realen Lärchenwicklersystems: Herbivore Konkurrenten des Raupenstadiums von Z. diniana (*: Vorkommen im Alpenraum über 1700 m ü.M.).

Die räumliche Systemgrenzenwahl erfolgte entlang den Grenzen der paläarktischen Zone.

Die zeitliche Systemgrenze des realen Lärchenwicklersystems verläuft von der Gegenwart bis weit zurück in die Vergangenheit. Dendrochronologische Analysen deuten daraufhin, dass das Lärchenwicklersystem schon in der spätneolithischen Zeit existiert hat (Röthlisberger, 1976; Schweingruber, 1979).

5.2. DAS SUBALPINE LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Ein verbales, zum realen Lärchenwicklersystem isomorphes Modell ist nicht formulierbar. Bei der schrittweise verfeinernden Modellierung wurden deshalb zunächst die Systemgrenzen enger gewählt. Als erstes wurde das sog. subalpine Lärchenwicklersystem eingeführt.

5.2.1. Das subalpine Lärchenwicklersystem

In den Alpen wird der Teil der subalpinen Höhenstufe zwischen 1700 und 2000 m ü.M. mit Lärchen-Arvenwäldern als Optimumgebiet oder auch als Hauptschadgebiet von Z. diniana bezeichnet. Die räumliche Systemgrenze des subalpinen Lärchenwicklersystems verläuft entlang den Waldgrenzen des subalpinen Lärchen-Arvenwaldes oder den Höhenlinien 1700 resp. 2000 m ü.M. Dazu gehören die sog. Hauptuntersuchungsgebiete des Lärchenwicklerprojektes, nämlich von Ost nach West: Lungau (Bundesland Salzburg, Oesterreich), Ahrntal/Val Aurina (Provinz Bozen/Bolzano, Italien), Oberengadin (Kanton Graubünden, Schweiz), Goms (Kanton Wallis, Schweiz), Val Guisane und Montgenèvre sowie Névache/Val de la Clarée (Briançonnais (Département Hautes Alpes), Frankreich).

Qualitativ lässt sich das subalpine Lärchenwicklersystem durch die Arten, die im oben beschriebenen Raum leben, definieren. All diese Spezies wurden in den Tabellen des vorangehenden Abschnittes 5.1. mit '*' gekennzeichnet (Tab.1 bis 5).

Schliesslich musste die zeitliche Systemgrenzenwahl des subalpinen Lärchenwicklersystems vorgenommen werden. Der Massenwechsel von Z. diniana verläuft innerhalb des Alpenbogens nicht völlig synchron (Auer, 1977). Dadurch kann das subalpine Lärchenwicklersystem nicht über der wirklichen Zeit, sondern nur über einer virtuellen Zeit betrachtet

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

werden. Diese virtuelle Zeit wird in den sog. Gradationsjahren angegeben. Die durchschnittliche Gradationsdauer definiert das subalpine Lärchenwicklersystem zeitlich.

Als wichtigste Ausgangsgrösse des subalpinen Lärchenwicklersystems wurde die Populationsdichte von Z. diniana angesehen. Das beobachtete Verhalten dieses Ausgangs wurde folgendermassen ermittelt: Aus sämtlichen Hauptuntersuchungsgebieten wurden die insgesamt 12 beobachteten Gradationen von Z. diniana übereinandergelegt und daraus die sog. Durchschnittsgradation berechnet (Tab.6 und Fig.6). Als gemeinsamer Fixpunkt diente dabei das Kulminationsjahr (= Gradationsjahr 0 nach Aeschlimann, 1973a). Da die Hauptuntersuchungsgebiete längs des ganzen Alpenbogens verteilt liegen, wurde diese Durchschnittsgradation als repräsentativ für das subalpine Lärchenwicklersystem angesehen.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

	Gradationsjahre T (0=Kulminationsjahr)								
	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4
1:	0.09	0.56	8.79	107.94	232.80	40.06	0.30	0.04	
2:	0.71	3.91	29.52	36.17	117.35	17.91	3.70	0.84	
3:	0.03	0.14	2.41	39.16	179.55	21.63	0.28	0.02	
4:	0.05	0.15	0.77	3.45	7.55	3.94	3.73	4.26	0.38
5:	0.08	0.44	4.17	68.80	331.76	126.54	21.28	2.25	0.08
6:	0.08	0.37	1.64	22.88	248.82	184.27	3.12	0.02	0.002
7:	0.20	1.07	10.57	173.93	249.61	176.02	4.75	0.01	0.01
8:	0.46	1.78	11.10	151.13	245.87	1.98	0.01	0.02	0.02
9:	0.16	1.52	10.20	76.49	77.62	7.74	0.18	0.05	
10:			4.1	32.02	363.38	53.62	71.35	0.44	0.01
11:	0.45	3.36	21.95	110.39	227.74	1.38	0.52	0.26	
12:		0.14	0.76	7.09	174.24	128.77	1.12	0.49	1.09
N'	0.03	0.14	0.76	3.45	7.55	1.38	0.01	0.01	0.002
Y'	0.23	1.22	8.83	69.12	204.69	63.65	9.19	0.73	0.23
X'	0.71	3.91	29.52	173.93	363,38	184.27	71.35	4.26	1.09
s _y :	0.23	1.32	8.94	56.12	101.13	70.23	20.43	1.28	0.40
s _{Yq} :	0.07	0.40	2.58	16.20	29.20	20.27	5.90	0.37	0.15
vc:	0.30	0.33	0.29	0.23	0.14	0.32	0.64	0.51	0.65

Tab. 6: Berechnung der Raupendichten der Durchschnittsgradation (Mittel Y') des subalpinen Lärchenwicklersystems (Gradationen (Auer 1977, 1978a): Lungau: 1,2; Val Aurina: 3,4; Oberengadin: 5,6,7; Goms: 8,9; Val Guisane u. Montgenève: 10,11; Névache: 12. N' resp. X' Extremwerte; s_y, s_{Yq}=Standardabweichungen der Einzelwerte resp. von Y'; vc=s_{Yq}/Y').

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

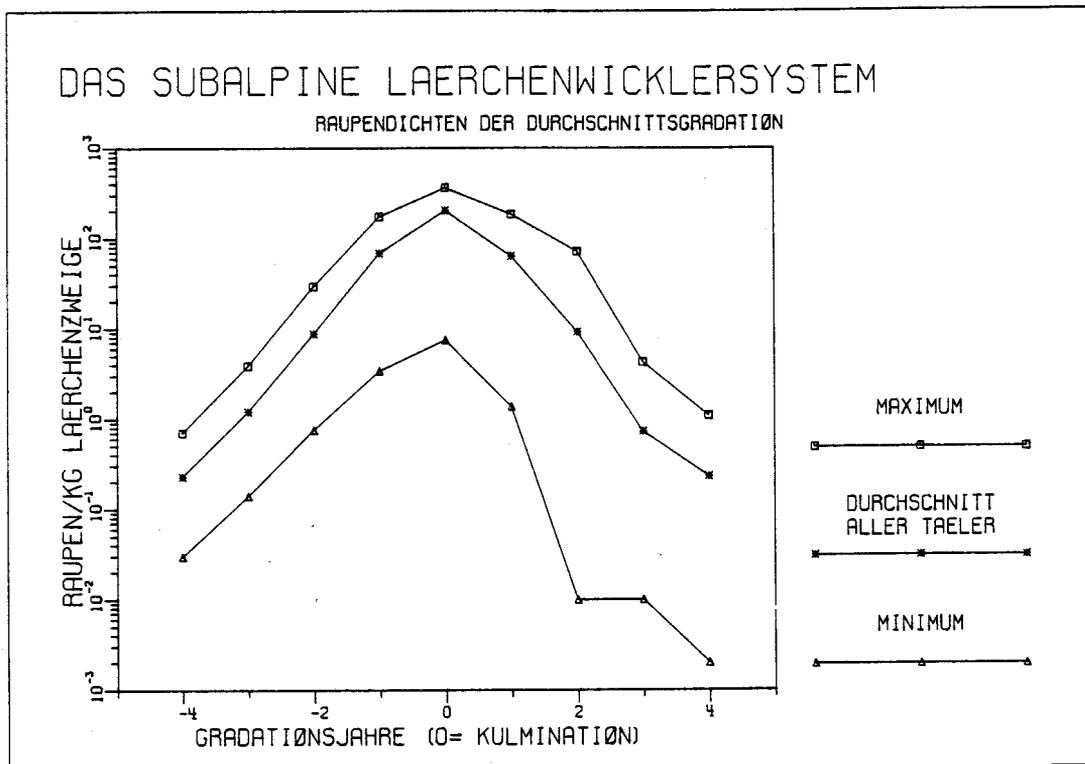


Fig. 6: Raupendichte der Durchschnittsgradation des subalpinen Lärchenwicklersystems mit den Extremwerten einzelner Hauptuntersuchungsgebiete.

5.2.2. Die Umwelt des subalpinen Lärchenwicklersystems

Die Umwelt des subalpinen Lärchenwicklersystems umfasst in räumlicher Hinsicht alle Gebiete mit montanen Fichtenwäldern oder Lärchenbeständen unterhalb der Höhe von 1700 m ü.M. Für den Fall des Unterengadins grenzt diese Umwelt unmittelbar an das subalpine Lärchenwicklersystem. An anderen Stellen, z.B. der Standort bei Brienz (Mittelbünden), sind die Systemumwelt und das subalpine Lärchenwicklersystem durch Alpenpässe

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

getrennt. Zur Umwelt des subalpinen Lärchenwicklersystems gehören die Nebenuntersuchungsgebiete des Lärchenwicklerprojektes: Unterengadin (Kanton Graubünden, Schweiz); Mittelbünden (Kanton Graubünden, Schweiz): Brienz, Scheid, Filisur, Glaris, Sertig, Dischma, Bergün, Preda, Marmorera, Avers; Alpensüdfuss (Kanton Graubünden/Schweiz, Veltlin/Italien): La Rösa, Tirano; Alpennordfuss (Kanton Graubünden, Schweiz): Trimmis, Maienfeld; Ostschweiz (Kanton Thurgau, Schweiz): Hüttlingen, Kreuzlingen, Weinfelden, Klarsreuti, Schönholzerswilen; Westschweiz (Kantone Baselland/Aargau/Zürich, Schweiz): Liestal, Etzgen, Wintersingen, Oberzeihen, Leuggern, Lenzburg, Weiach-Stadel; (Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT; Auer, 1975b).

Qualitativ gehören zur Umwelt des subalpinen Lärchenwicklersystems die sog. Randelemente. Dazu sind zunächst abiotische Faktoren wie die Grosswetterlagen zu zählen. Allerdings wurde lediglich deren durchschnittlicher Verlauf, das Klima in der Höhenstufe zwischen 1700 und 2000 m ü.M., berücksichtigt.

Biotische Randelemente sind meist Eingangsgrössen. Sie sind demnach einmal durch die Systemelemente selbst gegeben. Da die zu überbrückenden Distanzen bei einer Migration zwischen Umwelt und subalpinem Lärchenwicklersystem vielerorts sehr gross sind, kommen nur Arten in Frage, die gute Flieger sind: Hierzu gehören die sich von Z. diniana räuberisch ernährenden Vögel (Tab.3) und Z. diniana selbst. Was die Vögel anbetrifft, so ist nicht bekannt, dass sie gezielt aus der Umwelt in das subalpine Lärchenwicklersystem hinein, oder umgekehrt wieder herausfliegen würden. Da für die Vögel Z. diniana nicht die Hauptnahrungsquelle darstellt (Schifferli, 1966), ist es zweifelhaft, ob die Vögel überhaupt als Systemelement betrachtet werden können. Damit würde es auch hinfällig, die Vögel als Randelement aufzufassen. Als einziges in Betracht zu ziehendes Randelement blieb demnach Z. diniana selbst übrig. Doch auch hier waren Einschränkungen anzubringen: Die Umwelt des

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

subalpinen Lärchenwicklersystems liegt per definitionem ausserhalb des Optimumgebietes. Sie weist nur vernachlässigbar selten Massenvermehrungen von Z. diniana auf. Gemäss der Translokationshypothese musste deshalb Z. diniana als Randelement ausgeschlossen werden. Einzig bei der Konglobationshypothese wurde Z. diniana als ein Randelement betrachtet.

5.3. DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM IM OBERENGADIN UND SEINE UMWELT

Bei der Definition des subalpinen Lärchenwicklersystems (Abschnitt 5.2) zeigte sich, dass immer noch weiter verfeinert werden musste. Das reale subalpine Lärchenwicklersystem ist derart heterogen (s. z.B. Standardabweichung s_y in Tab.6), dass nochmals eine Einschränkung vorgenommen wurde. Es wurde das am besten erforschte Hauptuntersuchungsgebiet, das Oberengadin, ausgewählt.

5.3.1. Das Lärchenwicklersystem im Oberengadin

Abb.7 zeigt die räumlichen Systemgrenzen des Lärchenwicklermodellsystems im Oberengadin.

Es zeigte sich, dass das Oberengadin nur bedingt unstrukturiert betrachtet werden durfte. Das Tal ist beispielsweise nur unzusammenhängend bewaldet (bewaldete Totalfläche 5'936.4 ha). Die Waldflächen fallen dadurch auf, dass sie eine langgestreckte, schmale Form aufweisen, und dass sie sich alle längs der Talseiten hinziehen. Die system-internen, räumlichen Strukturen spielen v.a. beim Falterflug eine wichtige Rolle. Für das Migrationsmodell wurde deshalb das Oberengadin in Untereinheiten, die sog. Raumsegmente (sites), eingeteilt. Jedes der 20 unterschiedenen Raumsegmente wird im Modell als in sich völlig homogen aufgefasst. Es wurde versucht, den natürlichen Grenzen möglichst zu folgen, indem die Topographie, die Bewaldung,

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

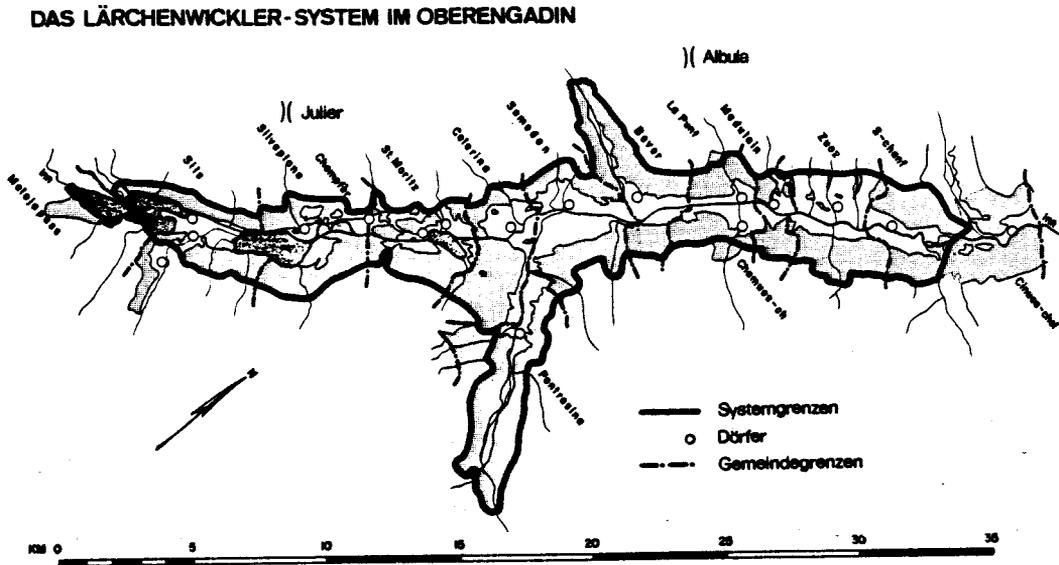


Fig. 7: Räumliche Grenzen des Lärchenwicklermodell-systems im Oberengadin.

die Grösse und die Artenzusammensetzung der Waldbestände beachtet wurden. Die Topographie ist durch die Exposition, die Höhe und die Anordnung der Raumsegmente bestimmt. Ausgeprägte Expositionsänderungen stellen neben den Waldgrenzen (Fig.8) die wichtigsten Trennstellen zur Einteilung des Oberengadins in Raumsegmente dar (s. z.B. Grenze zwischen Raumsegment 4 und 5 in Fig.8). Es musste darauf geachtet werden, dass die Raumsegmente nicht zu klein ausfielen, da sonst eine experimentelle Schätzung der Dichte der lokalen Populationen unmöglich geworden wäre. Es musste ebenfalls versucht werden, die Raumsegmente nicht zu gross,

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

insbesondere nicht zu lang, werden zu lassen; andernfalls hätten bedeutungsvolle Flüge von Z. diniana Faltern, welche im Modell nur zwischen verschiedenen Raumsegmenten dargestellt werden konnten, vernachlässigt werden müssen. Eine Unterteilung eines langen, aber im übrigen homogenen Raumsegmentes hätte willkürlich erfolgen dürfen. Um die Abfrage der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT, welche nur eine beschränkte Raumauflösung gestattete (kleinste Raumeinheit in LAWIDAT entspricht der Mengenoperation des Durchschnittes zwischen dem sog. Teilgebiet (Talseite einer Gemeinde) und der sog. Höhenregion (≤ 1800 , $1800-2000$, >2000 m ü.M.)), möglichst einfach zu halten, wurden die willkürlich wählbaren Raumsegmentgrenzen entlang von Gemeindegrenzen gelegt (s. z.B. Grenzen zwischen den Raumsegmenten 1/2, 2/3, 3/4, 18/19 und 19/20 in Fig.8).

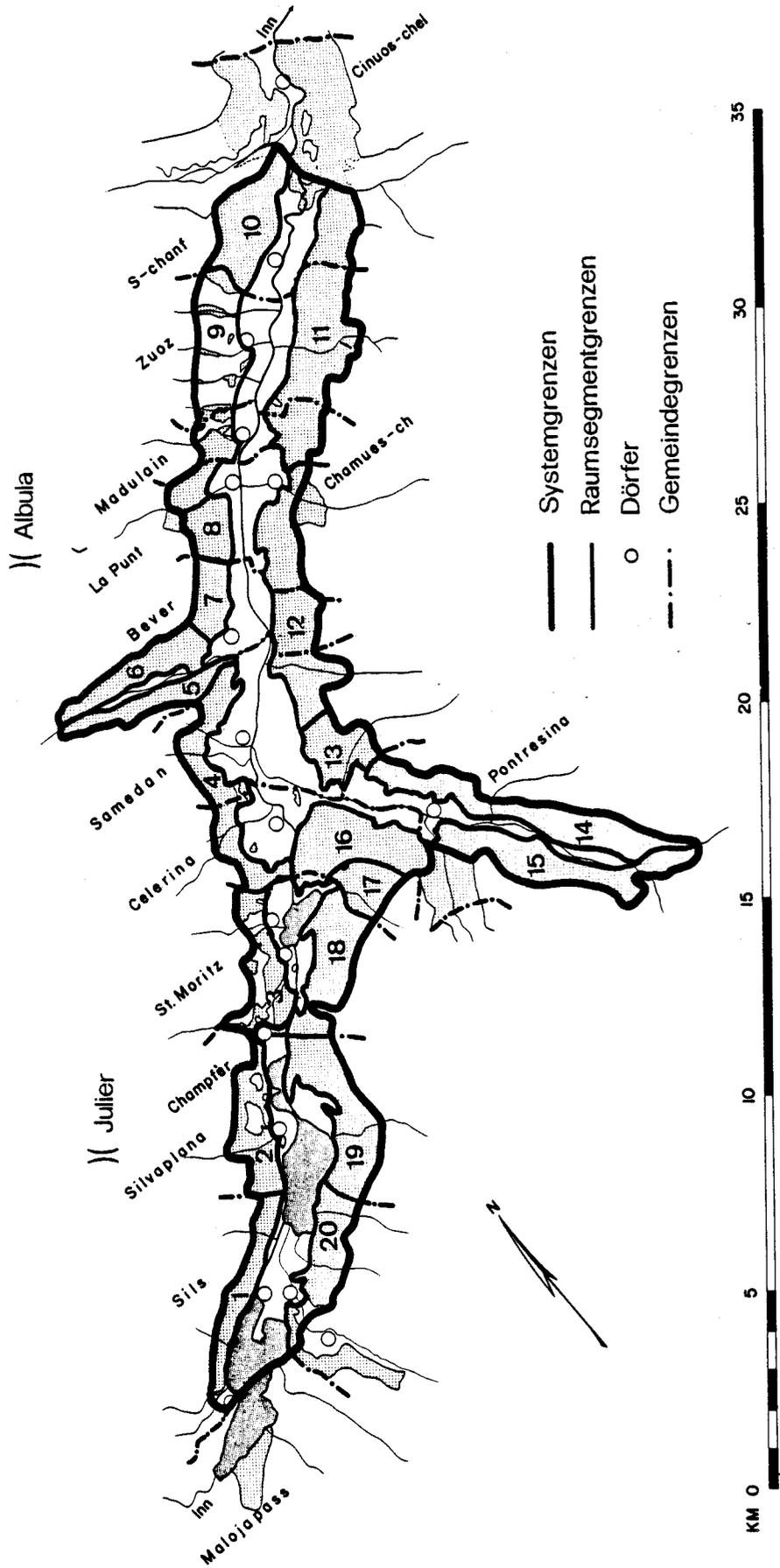
Vielfach widersprachen sich die verwendeten Kriterien zur Raumgliederung des Oberengadins. Sie mussten deshalb gegeneinander abgewogen werden. Das Schlussresultat des Versuches, jedes möglichst optimal zu berücksichtigen, ist in Fig.8 dargestellt.

Tab.7 enthält die in dem Modell für das Oberengadin verwendeten Eigenschaften der Raumsegmente: Nummer, Name, Exposition, Lärchenstammzahl, Flächen (Gesamtfläche, Hochwaldfläche) und die Nummern der benachbarten Raumsegmente. Der Unterschied zwischen Gesamtfläche und bewaldeter Fläche rührt daher, dass bei der Gesamtfläche Lichtungen, Jungwüchse und lockere Bestände miterfasst wurden. Diese Fläche wirkt, vom Zentrum der benachbarten Raumsegmente aus gesehen, optisch als Wald.

Figurenlegende

Fig. 8: Räumliche Struktur des Lärchenwicklersystems im Oberengadin. Das Tal ist in 20 möglichst homogene Raumsegmente eingeteilt.

DAS LÄRCHENWICKLER-SYSTEM IM OBERENGADIN



DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

N	Name	Ex- po- si- tion	Lär- chen- stamm- zahl	Gesamt- fläche (ha)	Hoch- wald- fläche (ha)	Nummern der Nachbarn
1	Sils L	SE	25525	304.7	147.3	2,19,20
2	Silvaplana L	SE	16072	270.1	148.2	1,3,18,19,20
3	St.Moritz L	SE	13630	248.7	227.4	2,4,16,18,19
4	Celerina Samedan L	SE	42885	410.3	301.0	3,5,7,12,13, 16,18
5	Val Bever R	N	14739	223.1	182.7	4,6,7,12
6	Val Bever L	S	13673	277.9	196.4	5,7,12
7	Bever L	SE	10922	225.4	172.4	4,5,6,8,12,16
8	God Arvins L	E	6724	127.7	103.2	7,9,11,12
9	Madulain-Zuoz L	SE	19612	269.9	177.7	8,10,11,12
10	God God L	SE	28884	396.8	305.4	9,11
11	S'Chanf-Zuoz- Madulain R	NW	54772	810.6	635.4	9,10,12
12	Bever R	NW	38788	667.1	509.6	4,5,7,8,9,11,13
13	Samedan R	SW	24260	217.0	187.4	4,7,12,14,15,16
14	Pontresina R	SW	40504	615.0	571.9	15,16
15	Pontresina L	NE	37402	570.0	522.0	14,16
16	Stazerwald R/L	N	23195	326.6	253.6	3,4,13,14,15 17,18
17	Alp Staz R	N	22967	321.7	251.4	3,4,13,14,15, 16,18
18	St.Moritz R	NW	18261	391.8	364.8	3,4,16,17,19
19	Silvaplana R	NW	31059	491.5	339.5	1,2,3,18,20
20	Sils Maria R	NW	27273	360.9	339.1	1,2,19

Tab. 7: Eigenschaften der Raumsegmente des Lärchenwicklersystems im Oberengadin: Nummer, Name, Exposition, Lärchenstammzahl, Flächenangaben und Nummern der benachbarten Raumsegmente für jedes der 20 Raumsegmente (L=linke, R=rechte Talseite).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Um die nachbarschaftlichen Beziehungen zwischen den Raumsegmenten zu modellieren, wurden wie für die Exposition die 8 Himmelsrichtungen NE, E, SE, S, SW, W, NW und N unterschieden. Es zeigte sich, dass diese Himmelsrichtungen keine eindeutige Festlegung der nachbarschaftlichen Beziehungen ermöglicht hätten; denn innerhalb eines durch eine Himmelsrichtung festgelegten Sektors kamen öfters bis zwei benachbarte Raumsegmente zu liegen. Trotzdem die Messungen es nicht zuließen, Exposition und Windrichtungen feiner zu unterteilen, wurde zur Definition der Nachbarschaftsverhältnisse jeder dieser 8 Richtungssektoren nochmals in einen Untersektor A (von Sektormitte in Richtung des positiven Drehsinns) und B (von Sektormitte in Richtung des negativen Drehsinns) unterteilt (Fig.9).

Tab.8 und Tab.9 enthalten die quantitativen Grössen, welche ein Nachbarschaftsverhältnis charakterisieren: die Grösse der bewaldeten Flächenstücke der benachbarten Raumsegmente und die Distanzen zwischen den Raumsegmenten. Für jedes Nachbarschaftsverhältnis sind die Flächenmasse verschieden. Vom Zentrum jedes Raumsegmentes (in Fig.9 mit  bezeichnete Punkte) aus gesehen, schneidet jeder Sektor meist nur einen Teil aus seinem Nachbar heraus, und dieser Teil kann natürlich von einem Nachbarschaftsverhältnis zum anderen beträchtlich variieren (Tab.9). Fig.9 zeigt am Beispiel des Raumsegmentes 16 (Stazerwald) für den Sektor W, wie die Parametrisierung der Nachbarschaftsverhältnisse vorgenommen wurde.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

			2:270.1 19:201.9		3:248.7 18:278.8		4:280.0 16:182.5						
1			19:227.5 20:173.8		18:83.8 19:185.6		18:391.8						
20:360.9		20:360.9		20:105.0		19:44.4		19:491.5					
				1:304.7		20:248.1		2:270.1					
			5:223.1		7:225.4 12:350.6		6:277.9		6:277.9				
4			12:253.8 13:91.9		5		7:125.0 12:405.6		6				
3:248.7		16:108.8		13:217.0 16:260.6		4:410.3		4:410.3		7:225.4			
			8:127.7		9:269.9		10:396.8						
5:115.6		6:227.5		12:667.1		8		11:395.0 12:32.5		9			
4:410.3		12:270.0		12:667.1		7:225.4		12:667.1		11:810.6			
5:105.0		16:355.6						8:127.7		11:115.0 12:435.0			
			9:269.9		10:396.8		7:225.4		8:127.7 9:245.0		11:810.6		
10			9:269.9		11		4:184.4 5:223.1		12				
11:183.8		11:810.6		11:810.6		12:667.1		13:81.9 4:238.1					
4:410.3		7:225.4		12:667.1		15:20.0 16:290.6		16:326.6		14:615.0		14:615.0	
4:410.3		12:345.0				15:570.0		14		15		14:615.0	
16:326.6		15:170.0		14:615.0		15:570.0		15:570.0				14:615.0	
16:48.1													
4:410.3		4:410.3		13:217.0		3:26.9 4:248.1		16:326.6		13:54.4 14:106.9		3:248.7	
3:95.0		14:615.0				18:391.8		16:326.6		3:248.7		3:54.4 4:410.3	
4:70.6		16		14:400.6		18:391.8		17		15:570.0		17:163.1	
18:391.8		17:321.7		15:570.0						19:491.5		17:321.7	
18:391.8													
2:270.1		3:248.7		18:391.8		1:304.7		1:65.0 2:270.1		19:491.5		NW A	
2:270.1						1:304.7		20				NW B	
20:360.9		19										W A	
1:120.6												W B	
												SW A	
												SW B	
												N A	
												N B	
												NE A	
												NE B	
												E A	
												E B	
												S A	
												S B	
												SE A	
												SE B	

Tab. 9: Parametrisierung der Nachbarschaftsverhältnisse zwischen den Raumsegmenten 1-20 des Lärchenwicklersystems im Oberengadin: Werte hinter dem Doppelpunkt sind Flächenteilstücke in ha der benachbarten Raumsegmente innerhalb der Richtungssektoren vom Zentrum des jeweiligen Raumsegmentes aus gesehen.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

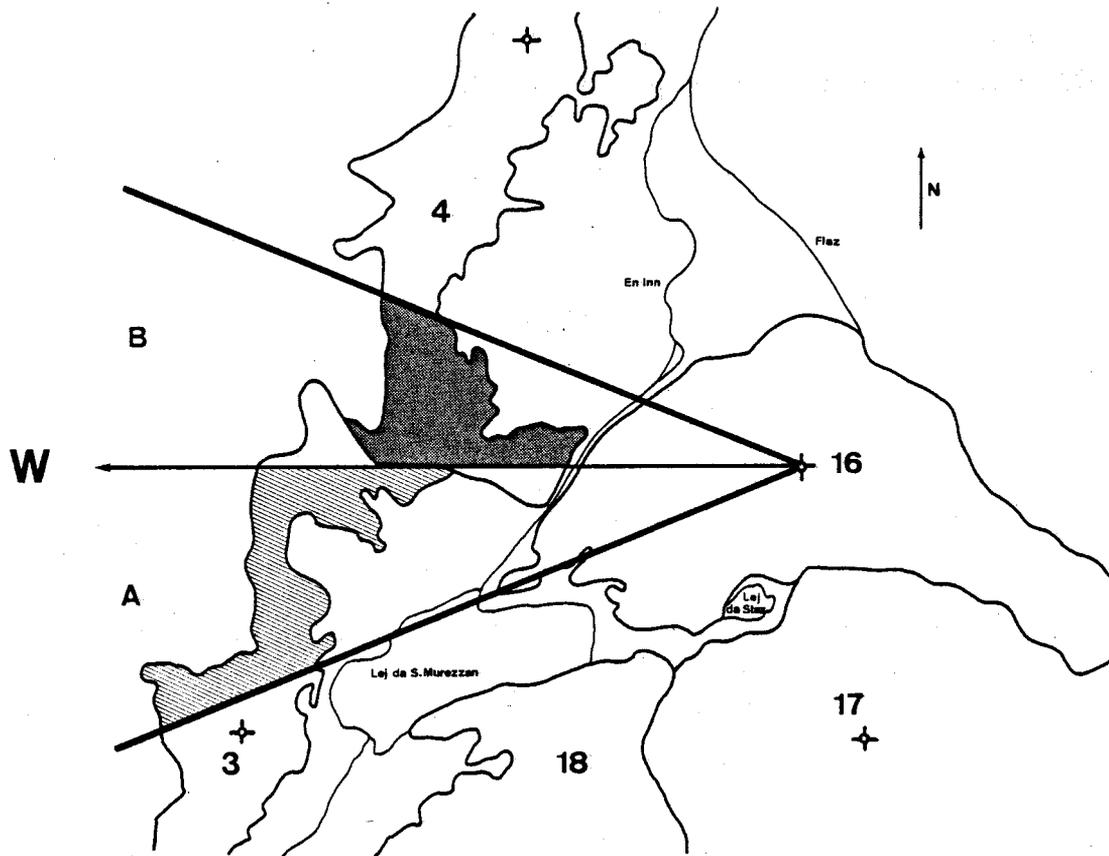


Fig. 9: Parametrisierung der Nachbarschaftsverhältnisse, gezeigt am Beispiel des Raumsegmentes 16 (Stazerwald) für den Sektor West (Innerhalb des Sektors W gelegene Waldstücke der beiden Nachbarn 3 und 4 sind für die Untersektoren A resp. B schraffiert worden; Zentren der Raumsegmente sind mit '+' bezeichnet).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Die qualitative Systemgrenzenwahl war einfach vorzunehmen: Sämtliche Spezies des subalpinen Lärchenwicklersystems kommen auch im Lärchenwicklersystem des Oberengadins vor (Tab.1 bis 5).

Die zeitliche Systemgrenzenwahl des Lärchenwicklersystems im Oberengadin stützt sich auf folgenden Sachverhalt: Für das reale Lärchenwicklersystem des Oberengadins liegt heute für die Raupendichte eine kontinuierliche, 1949 beginnende Datenreihe vor. Die letzte vollständig erfasste Gradation war 1977 zu Ende. Zeitlich umfasst das Lärchenwicklersystem deshalb die Periode von 1949 bis 1977.

Als wichtigste Ausgangsgrösse des Lärchenwicklersystems im Oberengadin wurde wiederum die Populationsdichte von Z. diniana angesehen. Das beobachtete Verhalten dieses Ausgangs ist für die folgenden 3 Gradationen bekannt: 1949-1956, 1957-1967 sowie 1967-1977. Tab.10 enthält diese Ergebnisse des Raupenzensus, nämlich a) ein für das gesamte Oberengadin mittels Stammzahlen gewogener Durchschnitt \bar{y}_t' , b) die Raupendichte für jedes einzelne Raumsegment $y_{t,i}'$ und c) die Extremdichten y_{MIN}' , resp. y_{MAX}' , wie sie in einem Raumsegment in einem bestimmten Jahr beobachtet worden sind. In Fig.10 sind das gewogen Mittel \bar{y}_t' und die Extremwerte y_{MIN}' sowie y_{MAX}' dargestellt. Fig.11 zeigt für jedes der 20 Raumsegmente die lokale Dichte $y_{t,i}'$.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

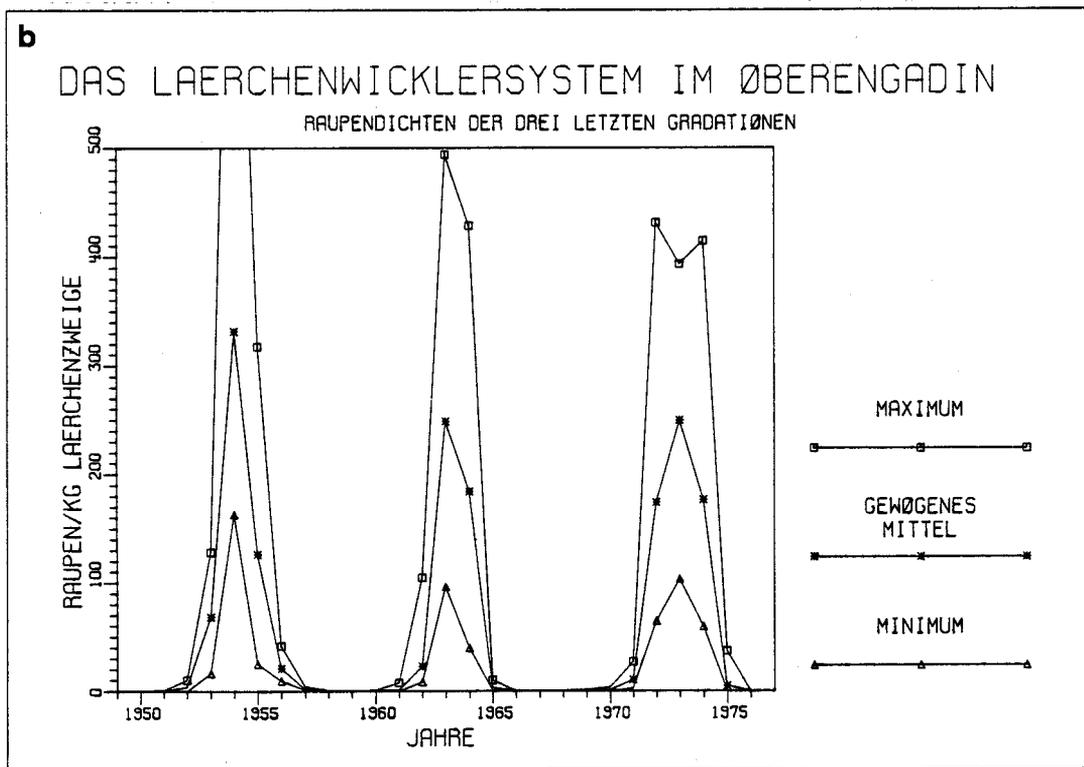
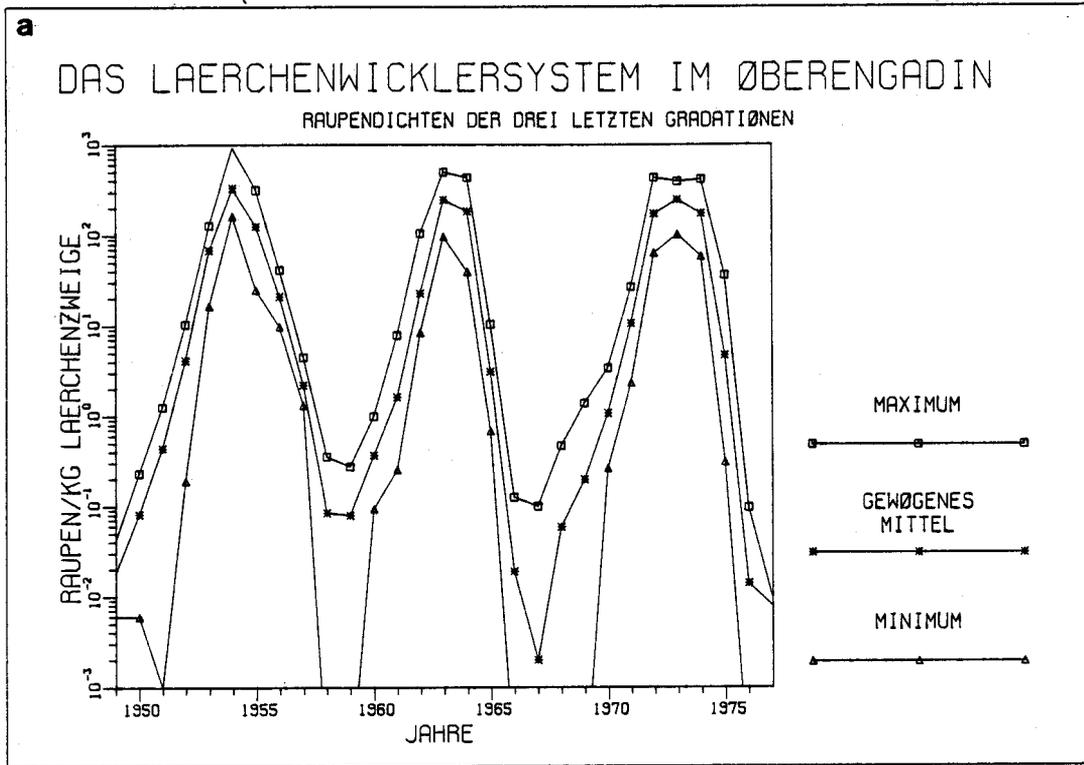


Fig. 10: Die Raupendichten der drei letzten Gradationen des Lärchenwicklersystems im Oberengadin: Dargestellt sind das gewogene Mittel \bar{y}_t' für das Gesamttal und die Extremwerte y_{MIN}' resp. y_{MAX}' , wie sie in einzelnen Raumsegmenten im Oberengadin beobachtet worden sind (a logarithmische, b lineare Skala).

Tabellenlegende

Tab. 10 (s. S.90): Die Raupendichten der drei letzten Gradationen des Lärchenwicklersystems im Oberengadin: Es sind für das Gesamttal das mittels der Stammzahlen (Tab.7) gewogene Mittel \bar{y}_t , für die Raumsegmente 1 bis 20 die lokalen Dichten $y_{t,i}$ sowie die Extremwerte y_{MIN} , y_{MAX} aufgeführt (Angaben in Raupen/kg Lärchenzweige; aus Daten von Auer (1977, 1978a) berechnet).

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Das Lärchenwicklersystem im Oberengadin:
Schätzungen der beobachteten Raupendichten in den Raumsegmenten 1 bis 20 während den Jahren 1949 bis 1977

JAHR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	\bar{y}_t	y_{MIN}	y_{MAX}
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20			
1949	0.023 0.028	0.008 0.026	0.006 0.017	0.014 0.011	0.012 0.011	0.013 0.008	0.016 0.008	0.041 0.006	0.037 0.008	0.021 0.023	0.018 0.006		0.041
1950	0.216 0.105	0.056 0.076	0.012 0.050	0.060 0.027	0.068 0.014	0.132 0.010	0.139 0.007	0.195 0.006	0.232 0.029	0.134 0.111	0.082 0.006		0.232
1951	1.266 0.527	0.376 0.336	0.052 0.755	1.132 0.144	0.127 0.054	0.339 0.006	0.341 0.001	0.358 0.019	1.211 0.141	0.596 0.473	0.444 0.001		1.266
1952	10.464 3.710	7.281 3.672	0.276 4.259	3.493 6.941	2.963 3.217	3.176 0.365	3.579 0.191	6.711 0.840	8.753 2.448	5.571 4.113	4.174 0.191		10.464
1953	128.490 92.656	52.780 55.014	19.267 54.033	53.342 93.262	74.334 55.400	122.211 28.439	118.153 16.667	86.614 53.560	94.148 68.922	61.199 51.596	68.797 16.667		128.490
1954	279.448 347.229	933.524 299.168	466.096 237.444	235.485 364.468	270.630 352.532	163.340 325.810	184.172 358.984	346.082 348.824	302.896 700.436	209.408 292.784	331.760 163.340		933.524
1955	25.048 83.734	217.940 83.741	317.868 110.294	139.398 186.852	76.046 194.912	99.106 138.489	92.076 124.834	37.442 203.968	135.284 264.376	96.146 79.264	126.541 25.048		317.868
1956	18.996 28.189	23.368 19.194	31.532 16.270	22.884 10.948	20.432 9.888	19.446 22.915	19.898 20.880	23.412 11.332	25.489 13.196	41.974 10.692	21.280 9.888		41.974
1957	1.788 2.358	2.457 2.394	2.836 2.176	3.383 2.434	3.818 2.582	4.538 2.645	4.308 1.836	2.516 1.873	1.789 1.594	1.330 1.402	2.246 1.330		4.538
1958	0.094 0.033	0 0.062	0.167 0.072	0.171 0.051	0.154 0	0.359 0.157	0.318 0.064	0 0.154	0.103 0.153	0.031 0.052	0.085 0		0.359
1959	0.276 0.020	0.024 0.025	0.050 0	0.051 0.024	0.098 0	0.029 0.015	0.027 0.003	0.015 0.037	0.076 0.067	0.037 0.046	0.080 0		0.276
1960	1.009 0.122	0.303 0.373	0.167 0.586	0.561 0.259	0.615 0.293	0.827 0.457	0.780 0.457	0.417 0.128	0.678 0.413	0.094 0.219	0.371 0.094		1.009
1961	7.906 0.510	1.667 1.231	0.567 1.229	2.491 1.864	2.739 1.147	1.199 1.913	1.155 1.181	0.813 0.872	1.936 0.254	2.080 0.521	1.638 0.254		7.906
1962	104.974 8.885	23.727 25.096	8.400 23.143	32.322 33.808	54.436 15.080	51.019 20.004	46.457 9.489	11.000 11.231	12.120 12.619	16.500 8.562	22.878 8.400		104.974
1963	494.170 96.486	478.550 191.875	180.070 288.645	301.097 387.000	252.645 251.120	217.460 232.177	216.673 159.595	210.560 242.540	128.226 280.670	166.730 364.910	248.817 96.486		494.170
1964	42.080 159.849	308.910 91.415	429.000 54.845	141.282 156.180	39.680 207.400	88.365 168.747	91.181 189.210	113.070 313.770	160.365 308.620	196.280 164.590	184.272 39.680		429.000
1965	10.310 2.050	7.090 1.126	10.100 1.930	3.084 1.300	0.705 0.680	2.075 2.406	2.102 1.010	2.310 1.770	6.519 4.350	4.220 1.530	3.116 0.680		10.310
1966	0.051 0	0 0	0.100 0	0 0.037	0 0	0 0.010	0 0.012	0 0	0.038 0	0 0.125	0.019 0		0.125
1967	0 0	0 0	0.100 0	0 0	0.002 0		0.100						
1968	0.468 0.015	0.100 0.010	0 0	0.064 0.037	0.039 0	0.298 0	0.256 0	0 0	0.067 0	0.036 0.062	0.059 0		0.468
1969	1.386 0.049	0.169 0.202	0.192 0.223	0.210 0.040	0.216 0	0.253 0.109	0.391 0.072	0 0.118	0.274 0.100	0.206 0.069	0.197 0		1.386
1970	3.430 0.302	1.707 0.284	0.384 0.261	1.936 0.941	1.419 0.399	1.550 0.789	1.272 0.471	0.580 0.916	2.665 0.618	1.557 0.409	1.068 0.261		3.430
1971	18.358 10.653	9.613 7.299	2.348 6.206	19.776 9.305	15.182 7.133	16.642 12.660	26.821 8.495	10.084 6.671	15.044 4.993	10.875 5.053	10.569 2.348		26.821
1972	431.580 144.824	171.840 137.449	69.100 196.400	358.082 162.110	125.520 92.080	396.150 177.092	171.161 128.530	121.740 64.760	239.429 73.360	160.520 64.390	173.932 64.390		431.580
1973	393.560 237.614	319.180 231.447	185.670 316.260	275.430 290.260	325.500 103.220	214.400 322.563	108.081 298.870	186.040 173.390	369.994 181.200	321.555 125.100	249.612 103.220		393.560
1974	71.050 131.462	268.790 187.842	414.940 139.460	93.452 148.270	182.050 329.470	82.420 159.220	105.371 182.990	103.980 224.940	74.896 299.360	59.540 343.610	176.023 59.540		414.940
1975	4.322 0.944	24.441 1.823	36.950 1.974	4.406 4.875	2.974 5.873	0.309 6.962	0.850 5.349	1.391 5.156	1.882 8.082	1.298 4.245	4.749 0.309		36.950
1976	0.031 0.008	0 0	0 0	0 0.034	0.088 0	0 0	0.097 0	0 0	0 0	0 0.057	0.014 0		0.097
1977	0.010 0	0.010 0	0 0	0.010 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0.008 0		0.010

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

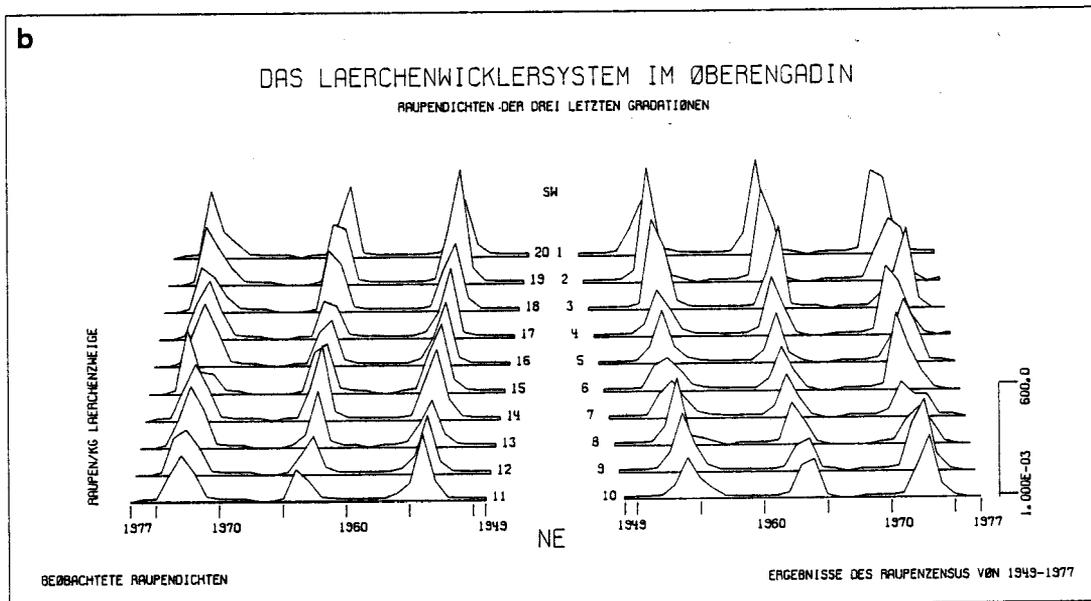
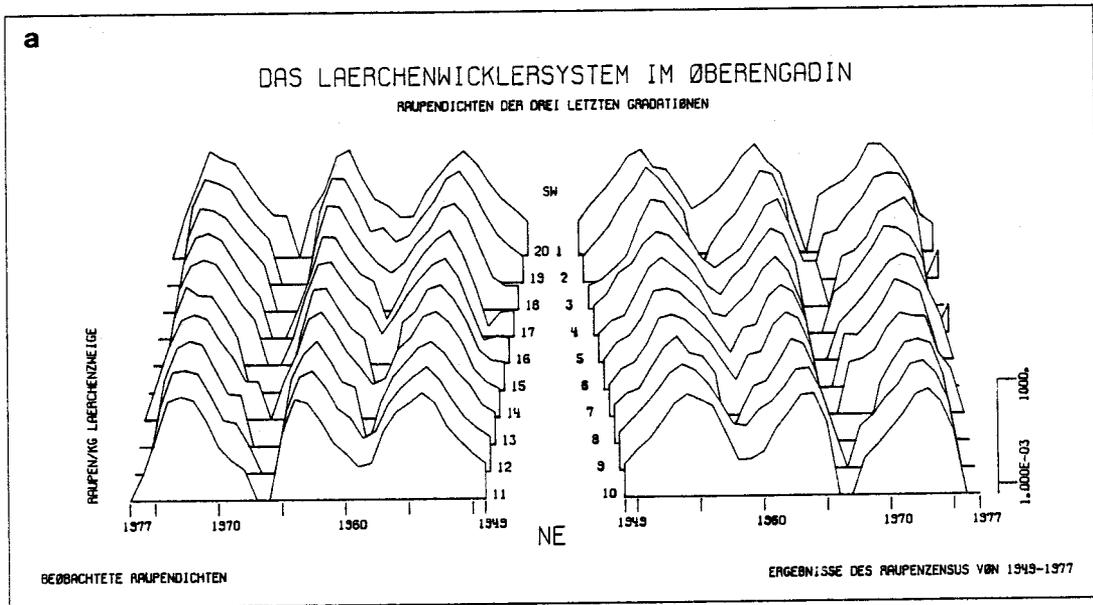


Fig. 11: Die Raupendichten der drei letzten Gradationen des Lärchenwicklersystems im Oberengadin: Für jedes der 20 unterschiedenen Raumsegmente (Tab.7) ist die Populationsdichte $y_{t,i}$ logarithmisch (a) und linear (b) in Raupen/kg Lärchenzweige aufgetragen (in (b) $y_{1954,2}$ bei 600 Raupen/kg Zweige beschnitten)

5.3.2. Die Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin

Räumlich lässt sich die Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin wie folgt definieren: Im NE des Tales schliesst sich das Unterengadin ohne natürliche Grenze an das Oberengadin an. Die in Fig.7 eingezeichnete Systemgrenze wurde als einer natürlichen Grenze noch am nächsten kommend angesehen. Im SW bildet die grosse Waldlücke von Sils Plaun da Lej-Isola bis zur Maloja-Wasserscheide einen natürlicheren Abschluss. Längs des Tals bilden die seitlichen Bergspitzen und die Pässe eine deutliche, natürliche Grenze; dies gilt auch für die Stellen, an denen die Waldgrenze hoch hinaufreicht.

Qualitativ wurden in der Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin abiotische wie biotische Faktoren berücksichtigt. Unter den abiotischen Faktoren kommt der Temperatur eine besondere Bedeutung zu. Was die Entwicklung der Lärche und des Lärchenwicklers anbetrifft, so wurden bloss die langjährigen Mittel der Monatstemperaturen berücksichtigt. Für die Modellierung des Falterfluges musste ein anderer Weg eingeschlagen werden: Vaclena & Baltensweiler (1978) geben als Mindesttemperatur der Luft, bei der noch Falterflug möglich ist, 7°C an. Bei der Analyse der Wetterdaten durften deshalb nur Witterungen, bei denen die Temperatur über diesem Schwellenwert lagen, berücksichtigt werden. Für die Witterungskategorien schönes, wechselhaftes und schlechtes Wetter sowie für jede der Himmelsrichtungen NE, E, SE, S, SW, W, NW und N wurden die prozentualen Häufigkeiten und Stärken der Winde ermittelt (Abschnitt 4.1.6.). Fig.12 zeigt diese Resultate in Form von sog. Windrosen für die Messstationen von Bever und Sils Maria. Hierbei wurden nur die Häufigkeiten, aber nicht die Stärken der Winde, wie sie sich auf die einzelnen Richtungen verteilen, dargestellt. Tab.11 enthält einen Teil dieser Werte für sämtliche analysierten Stationen.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

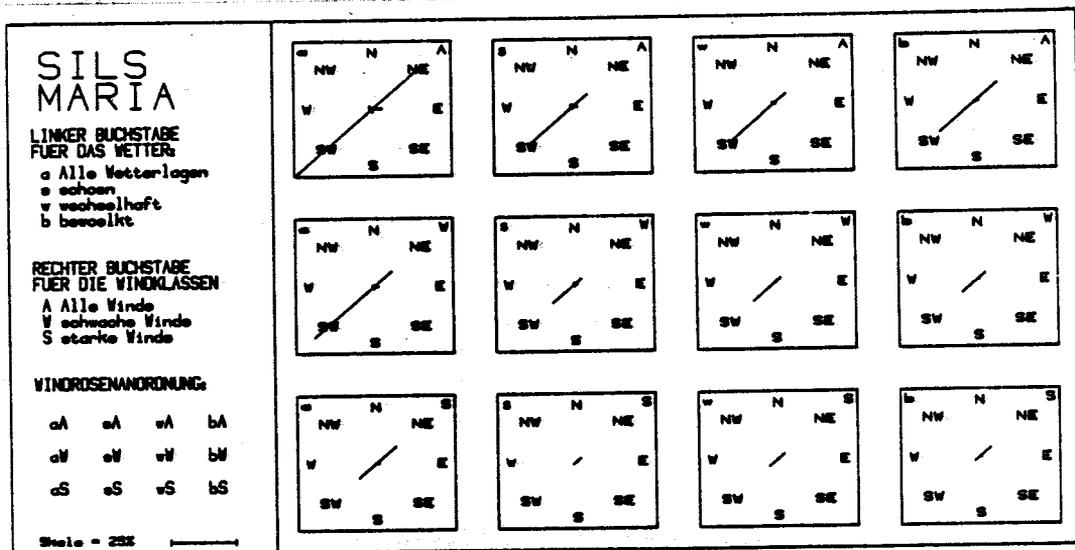
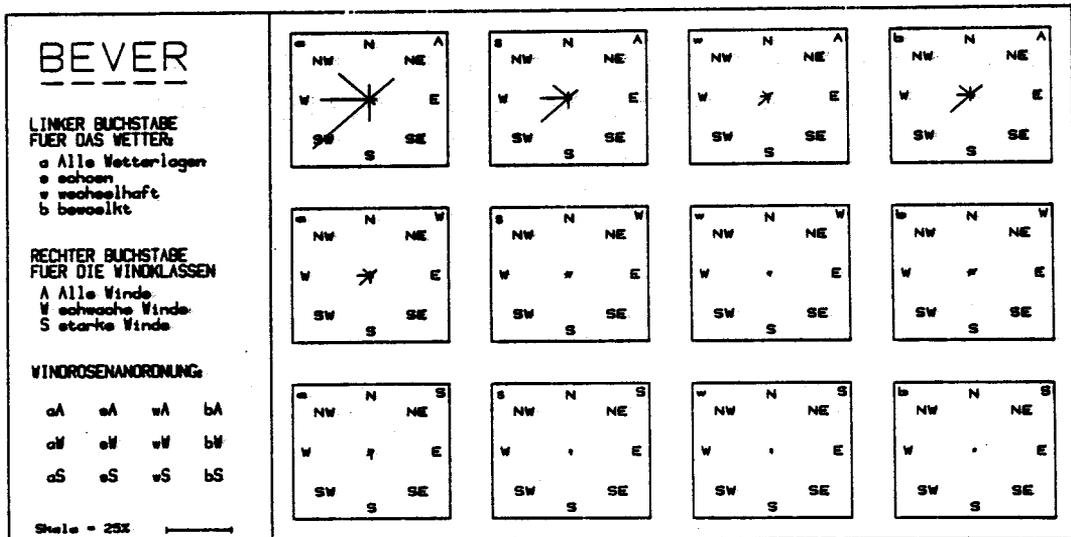


Fig. 12: Windrosen für die SMA-Messstationen Bever (1949-1977) und Sils Maria (1971-1977). Es sind die Häufigkeiten von Abendwinden bei einer Lufttemperatur über 7 ° C zwischen dem 15. Juli und dem 30. September dargestellt.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Messstation	(a)	(b)	(c)	(d)	Histogramme (b)-(d)
Weissfluhjoch	22	14	48	38	...+++++++00000000
Davos	78	4	56	4+++++++0
Arosa	65	72	23	5+++++0
Schuls	88	74	19	8+++00
Buffalora	68	81	12	7+++0
Bever	71	65	25	11+++++00
St. Moritz	72	64	18	18+++0000
Sils Maria	75	34	45	21+++++++0000
Bivio	73	24	43	33+++++++00000000
Robbia	95	55	37	8+++++++00
Durchschnitte	77	60	30	10	. (b) + (c) 0 (d)

Tab. 11: Analyse von Bündnerischen SMA-Messungen an Abenden zwischen dem 15. Juli und dem 30. Sept. mit einer Lufttemperatur über 7 ° C (Auswertung für die Jahre 1949 -1977): (a) Häufigkeit der warmen Abende. (b) Häufigkeit der Windkategorie Windstille (0-0.5 m/s), (c) schwache (0.5-2.8 m/s) und (d) starke Winde (>2.8 m/s) während diesen Abenden (Häufigkeiten in %).

Die Angaben in Tab.11 zusammen mit einer Analyse der Temperaturen aus der Lärchenwicklerdatenbank LAWIDAT und kontinuierlichen Windmessungen von Dr. W. Baltensweiler (unpubl. Daten) dienten als Grundlage, um die Windverhältnisse in den 20 Raumsegmenten des Oberengadins zu schätzen. Dabei wurde die Tagesperiodik von Windsystemen in Alpentälern, wie sie von Urfer-Henneberger (1964) studiert worden ist, mitberücksichtigt. Bei schönem Wetter oder ganz stark bewölktem Himmel ist an Abenden mit einer Lufttemperatur über 7 ° C ein Kaltluftabfluss entlang der Falllinie der Seitenhänge und entlang der Talsohle zu beobachten. Für den Falterflug sind diese von der Topographie bestimmten und damit mit grosser Regelmässigkeit auftretenden

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Winde entscheidend (Kap.7).

Die Tabellen 12 bis 14 enthalten die geschätzten Häufigkeiten der Windkategorien Windstille (Windgeschwindigkeit 0-0.5 m/sec), schwache Winde (Windgeschwindigkeit 0.5-2.8 m/sec) und starke Winde (Windgeschwindigkeit >2.8 m/sec) für jedes einzelne Raumsegment des Oberengadins. Zusätzlich sind für die Windkategorien mit schwachen und starken Winden auch noch die Häufigkeiten der einzelnen Winde in Abhängigkeit der Wehrichtungen bezüglich der zugehörigen Windkategorie (=100%) angegeben (Tab.13 und 14).

Code Raumseg. Windst.	%	Code Raumseg. Windst.	%
1	40	11	70
2	40	12	50
3	60	13	50
4	65	14	60
5	60	15	60
6	60	16	65
7	50	17	55
8	45	18	45
9	40	19	55
10	65	20	50

Tab. 12: Häufigkeitsschätzungen der Windkategorie Windstille (0-0.5 m/s) für die Raumsegmente 1 bis 20 des Oberengadins: Die Prozentzahlen geben die Häufigkeiten von Abenden mit Windstille zwischen dem 15. Juli und dem 30. September bei einer Lufttemperatur über 7 ° C an.

DAS LAERCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

Raum- seg- ment	Häufigk. d. Wind- systems	Häufigkeiten der schwachen Winde (< 2.8 m/s) für die Richtungen:							
		NE	E	SE	S	SW	W	NW	N
1	40	10				50		40	
2	40	10				50		40	
3	20					40		60	
4	30					20		80	
5	25				75		25		
6	25						25		75
7	30					25		75	
8	35					25	75		
9	40					25		75	
10	25						100		
11	25			75		25			
12	30			75		25			
13	30		75	25					
14	20	75		25					
15	20			25		75			
16	30			15	75	10			
17	25				75	25			
18	30			70		30			
19	25	5		75		20			
20	35			60		40			

Tab. 13: Häufigkeitsschätzungen der Windkategorie schwache Winde ($0.5-2.8$ m/s) für die Raumsegmente 1 bis 20 des Oberengadins: Die Prozentzahlen geben die Häufigkeiten dieser Winde an Abenden zwischen dem 15. Juli und dem 30. September mit einer Lufttemperatur über 7° C an.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Raum- seg- ment	Häufigk. d. Wind- systems	Häufigkeiten der starken Winde (> 2.8 m/s) für die Richtungen:							
		NE	E	SE	S	SW	W	NW	N
1	20	50				50			
2	20	50				50			
3	20					40		60	
4	5					20		80	
5	15	15			75		25		
6	15						25		75
7	20					25		75	
8	20					25	75		
9	20					25		75	
10	10						100		
11	5			75		25			
12	20			75		25			
13	20		75	25					
14	20	75		25					
15	20			25		75			
16	5			20	75	5			
17	20				75	25			
18	25			70		30			
19	20			75		25			
20	15			50		50			

Tab. 14: Häufigkeitsschätzungen der Windkategorie starke Winde (>2.8 m/s) für die Raumsegmente 1 bis 20 des Oberengadins: Die Prozentzahlen geben die Häufigkeiten dieser Winde an Abenden mit einer Lufttemperatur über 7 ° C an.

Den biotischen Faktoren kommt überall dort die grösste Bedeutung zu, wo das Lärchenwicklersystem des Oberengadins schlecht ausgeprägte, natürliche Grenzen besitzt. Dies gilt für die Raumsegmente 1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16 und 20 (Fig.8). Für alle diese Raumsegmente musste die Möglichkeit von Migrationen zwischen Umwelt und System

DAS LÄRCHENWICKLERSYSTEM UND SEINE UMWELT

besonders berücksichtigt werden. Wie schon im Abschnitt 5.2.2. erwähnt, kommt hierfür hauptsächlich Z. diniana selbst in Frage. Lärchenwicklerfalter wurden deshalb als einziges biotisches Randelement der Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin aufgefasst. Im Unterschied zum subalpinen Lärchenwicklersystem wurde Z. diniana aber sowohl bei der Translokations- als auch bei der Konglobationshypothese als Randelement aufgefasst.

6. DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

6.1. VERBALES MODELL DER WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Lärche und Lärchenwickler beeinflussen sich gegenseitig (Fig.13).

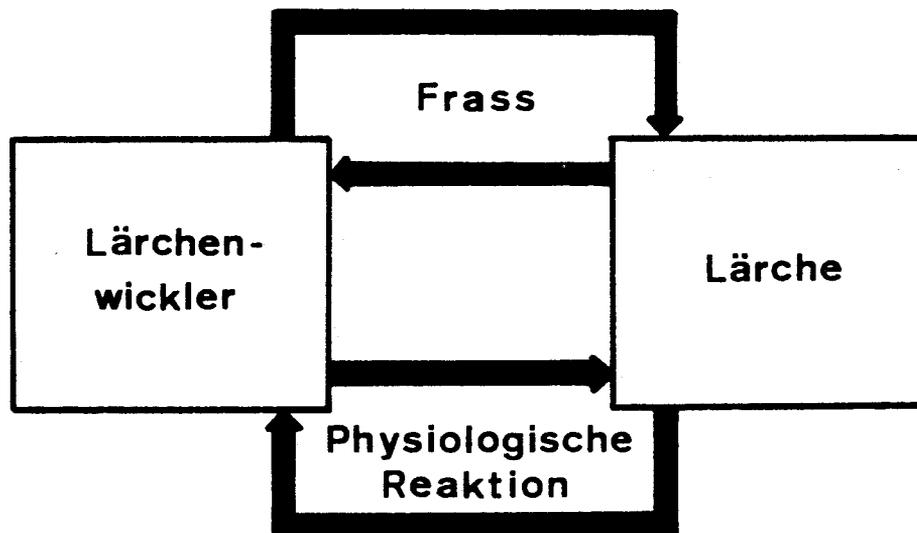


Fig. 13: Relationenmodell der ökologischen Wechselbeziehung zwischen der Lärche L. decidua als Wirtspflanze und dem phytophagen Lärchenwickler Z. diniana.

Als Nahrungsquelle stellt die Wirtspflanzenpopulation für Z. diniana eine lebensnotwendige Voraussetzung dar. Hierbei spielen nicht bloss qualitative Merkmale, wie beispielsweise die Artenzusammensetzung eines Waldes oder die Physiologie des Wirtsbaumes, die sich in der chemischen Zusammensetzung der Nadeln äussert, eine Rolle, sondern auch quantitative Merkmale können wichtig sein. Dazu gehören: a) Die Populationsgrösse, z.B. gemessen an der Anzahl Bäume mit

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

einem Brusthöhendurchmesser (BHD) von über 16 cm (darunter fallen alle Bäume ab einer Höhe von 16 m (Auer, 1975a)); b) die Populationsdichte (sie beträgt für die Lärchen im Oberengadin durchschnittlich 86.1 Bäume/ha (Tab.7, Kap.5)); c) die Bestandesgrösse als Hochwaldfläche (bedeutungsvoll für die Orientierung beim Falterflug (Kap.7)); schliesslich d) die Artenverhältnisse innerhalb eines Bestandes (Baltensweiler, 1962a). Qualitative wie quantitative Merkmale der Wirtspflanzenpopulation wirken einerseits über die Nahrungssuche und -aufnahme auf die Mortalität und die Fertilität von Z. diniana ein, andererseits modifizieren sie auch die Immigration und die Emigration der Falter (Kap.7). Immigration wie Emigration können in diesem Zusammenhang jedoch nicht berücksichtigt werden, da in diesem Kapitel lediglich die abundanzdynamischen Prozesse modelliert werden sollen.

Der Lärchenwickler vermag die Lärche ebenfalls zu beeinflussen, dies jedoch nur während den Perioden hoher Populationsdichte. Die Lärche reagiert auf starken Frassschaden auf die verschiedenartigste Weise: Nach einem Kahlfrass bildet sie den sog. Wiederaustrieb noch innerhalb derselben Vegetationsperiode, in der sie geschädigt wurde. Der dadurch verursachte Zuwachsverlust kann jährlich bis zu 50 Prozent betragen, liegt im Mittel jedoch bei 38.9 Prozent (Geer, 1975). Die bei jeder Kulmination auftretenden Zuwachsverluste führen zu einer starken Reduktion der Jahrringbreiten (Geer, 1975), was eine retrospektive, dendrochronologische Analyse von Lärchenwicklerschäden über mehrere Jahrhunderte hinweg erlaubt (Röthlisberger, 1976). In seltenen Fällen führen Frassschäden auch zum Absterben ganzer Lärchen (Coaz, 1894; Ganzoni, 1911; Auer, 1961; Geer, 1975; Rappo, 1977; Baltensweiler & Rubli, im Druck). Da dieses Lärchensterben infolge starker Witterungsabhängigkeit nur unregelmässig nach einem Kahlfrass auftritt, und es dann bloss etwa ein Prozent des Holzvorrates ausmacht (Baltensweiler, 1978b; Baltensweiler & Rubli, im Druck), so kann die Lärchenpopulation als zeitlich konstant angesehen

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

werden.

Im Gegensatz zu den bislang erwähnten Erscheinungen erfolgt nach jedem Kahlfrass mit Bestimmtheit im darauffolgenden Jahr die sog. Nachschadenreaktion: Das Nadelwachstum verläuft andersartig, z.B. ist der Austrieb verlangsamt, oder die Nadellänge ist verkürzt, und die Nadeln sind chemisch anders zusammengesetzt, was sich u.a. in einem erhöhten Rohfasergehalt manifestiert (Benz, 1974). Weil diese Erscheinungen so gesetzmässig auftreten, muss deshalb ein Modell in erster Linie das veränderte Nadelwachstum und die andersartige chemische Zusammensetzung der Nadeln berücksichtigen.

Zusammenfassend lässt sich festhalten: Lärche und Lärchenwickler beeinflussen sich gegenseitig im Verlaufe einer Vegetationsperiode immer wieder von Neuem. Alle diese Beeinflussungen sind entweder unmittelbar mit dem Frass verknüpft oder werden doch zumindest durch den Frass entscheidend mitverursacht. Sie sind also als eine Folgeerscheinung des Frasses anzusehen. Der Frass rückt dadurch in das Zentrum des abundanzdynamischen Modelles zur Wechselbeziehung Lärche-Lärchenwickler.

6.1.1. Der Frass

Es sind hauptsächlich die älteren Raupenstadien, die Lärchennadeln in grossen Mengen fressen. Dieser eigentliche Frass hängt von dem vorangegangenen Nadelwachstum und der bisherigen Raupenentwicklung ab.

Das Wachstum der Lärchennadeln verläuft sigmoid (Baltensweiler, unpubl. Daten 1961-1970; Baltensweiler, 1972-1981) und ist witterungsabhängig (Baltensweiler, 1972-1981; Baltensweiler, 1981). Es lässt sich durch zwei Parameter charakterisieren: die Wachstumsrate und die Nadellänge. Witterungsabhängig ist ebenfalls die Entwicklungsgeschwindigkeit der Z. diniana Raupen (Maksymov,

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

1959; Baltensweiler, 1962a; Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1972-1981). Das Klima im subalpinen Lärchenwicklersystem, z.B. im Oberengadin, ist so beschaffen, dass das Nadelwachstum und die Raupenentwicklung zeitlich aufeinander abgestimmt sind. Dies erlaubt der Population von Z. diniana einen maximalen Zuwachs (Baltensweiler, 1964; Baltensweiler, 1966a; Baltensweiler, 1966b; Baltensweiler, 1968a; Baltensweiler, 1968b; Baltensweiler, 1970; Baltensweiler et al., 1977). Gemäss Maksymov (1959) beträgt die Nadellänge zu Beginn des L₃ Stadiums 16-20 mm. Zur Zeit des L₄ Stadium ist die Nadelendlänge im allgemeinen erreicht. Es wurde deshalb davon ausgegangen, dass das totale Nahrungsangebot, d.h. die gesamte Nadelmasse (Frischgewicht), zu Beginn des eigentlichen Frasses schon vorhanden ist. Das Nahrungsangebot ist jedoch von Vegetationsperiode zu Vegetationsperiode verschieden, es hängt vom physiologischen Zustand der Lärchenbäume ab. In Jahren nach starkem Frass ist es geringer als in den Jahren, in denen ein Kahlfrass weit zurückliegt.

Die Raupen der ersten Stadien verzehren nur unbedeutende Mengen von Nadeln. Im Verlauf des L₃-Stadiums nimmt jedoch der Nahrungsanspruch ständig zu und bleibt bis ans Ende der Larvalentwicklung auf gleicher Höhe bestehen. Die Resultate von Gerig (1966) ergaben, dass ab 40 mg frischer Nadeln pro Tag die Nahrungsansprüche einer Raupe gesättigt sind. Die Raupen fressen verschwenderisch (Maksymov, 1959; Benz, 1974; Baltensweiler & Rubli, im Druck; Baltensweiler, 1981). Viele Nadeln werden bloss angenagt. Solchermassen verletzte Nadeln können bei kühlem und feuchtem Wetter eine Zeitlang grün bleiben (Baltensweiler & Rubli, im Druck). In der Regel bräunt das warme Sommerklima jedoch die verletzten Nadeln rasch, so dass sie als mögliche Nahrung für Lärchenwickler-raupen völlig ausfallen. Sie verursachen dann die auffällige, rostrote Färbung der Lärchenkronen. Bei hohen Raupendichten wird die Nahrung dann kaum mehr effizient ausgenützt. Die Dauer des frassaktiven Raupenstadiums kann von Standort zu Standort in Abhängigkeit von Exposition und Höhenlage stark

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

variieren. Doch lässt sich, ausgehend vom Durchschnittsklima, eine mittlere Gesamtdauer des L₃-, L₄- und L₅-Stadiums schätzen. Sie beträgt im Oberengadin 34.2 d (s. Anhang). Aus dem Ausmass der Verschwendung, dem täglichen, individuellen Nadelmassenbedarf, der Frassdauer und der Populationsgrösse ergibt sich dann die totale Nahrungsnachfrage einer Z. diniana Population. Die Nahrungsnachfrage braucht keineswegs gedeckt zu sein. Bei hohen Populationsdichten sterben viele Tiere Hungers ganz ab oder sind zumindest infolge ungenügender Ernährung kleiner und leichter (Gerig, 1966; Gerig, 1967). Verhungerte Raupen haben zeitlebens viel weniger Nadeln verzehrt als die überlebenden, guternährten Raupen. Durch das Verhungern einzelner Tiere reduziert sich die Nahrungsnachfrage der Population, die sich deshalb leicht unterhalb des Nahrungsangebotes einpendelt.

Es besteht ein Unterschied zwischen dem sichtbaren Frassschaden und dem Photosyntheseausfall: Der sichtbare Frassschaden entspricht dem Anteil gebräunter Nadeln an der potentiellen Nadelmasse einer Lärche. Der Photosyntheseausfall besteht nicht nur aus dem sichtbaren Frassschaden, sondern zusätzlich noch aus dem Anteil bloss verletzter, also photosynthetisch nicht mehr aktiver Nadelbiomasse. Einmal gebräunte Nadeln können von keiner Raupe mehr verzehrt werden. Einzig der sichtbare Frassschaden ist deshalb für Z. diniana bedeutungsvoll. Für die Lärche hingegen ist allein der Photosyntheseausfall entscheidend.

6.1.2. Die physiologische Reaktion der Lärche auf Frass

Die biometrischen Eigenschaften der Lärchenbäume sind gut bekannt. Beispielsweise trägt im Durchschnitt eine Lärche im Oberengadin eine Zweigmenge von 91.3 kg (Frischgewicht), was einer Nadelmasse von 40.3 kg (Frischgewicht) entspricht (Auer, 1975a). Dieser sog. Standardbaum ist durch Frass unbeeinflusst. Die Physiologie des Standardbaumes zeichnet sich dadurch aus, dass Photosyntheseendprodukte in optimaler Menge vorhanden sind, und dass der Rohfasergehalt bezüglich

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

des Frischgewichtes minimal ist. Die Standardlärche weist einen Rohfasergehalt von 11.99 ± 0.2 % (95% Vertrauensintervall) auf (Fischlin et al., in Vorb.).

Grundsätzlich ist die physiologische Reaktion der Lärche auf Lärchenwicklerfrass als eine Reaktion auf den Ausfall der Photosynthese und deren Endprodukte anzusehen. Durch diesen Stress wird der Baum geschwächt. Es wäre zwar durchaus denkbar, auch andere Reaktionen der Lärche in Betracht zu ziehen: Die Lärche könnte z.B. auf Verletzungen, wie sie von den Lärchenwicklerraupen verursacht werden, durch Produktion und Abgabe von Substanzen reagieren, die auf Insekten wachstumshemmend oder gar toxisch wirken. Da diesbezüglich jedoch keinerlei experimentell erhärtete Fakten vorliegen, wurde von solchen Annahmen abgesehen. Viele der beobachteten Erscheinungen lassen sich durch die Annahme einer generellen Schwächung der Lärche infolge Kahlfrasses schon ohne weiteres erklären, beispielsweise warum in gewissen Jahren der Wiederaustrieb der Lärche Nachteile bringt. Bedingt kühle Witterung im Juli und August einen langsamen Wiederaustrieb, und lässt ein frühzeitiger Wintereinbruch die Nadeln absterben, ohne dass sie je viel Photosyntheseendprodukte hätten erzeugen können, so erleidet der Baum einen zusätzlichen Stress. Das ist um so bedeutungsvoller, als dass zur Bildung des Wiederaustriebes die Lärche vermutlich gespeicherte Photosyntheseendprodukte aus vorangegangenen Jahren hat verbrauchen müssen. Wiederum ist jedoch das Klima im subalpinen Raum so beschaffen, dass im Durchschnitt Nutzen wie Aufwand beim Wiederaustrieb in jedem Kahlfrassjahr als gleich gross angesehen werden konnten (Baltensweiler & Rubli, im Druck; Baltensweiler, 1981). Ob nun im Durchschnitt Aufwand oder Nutzen überwiegt, ist nicht bekannt. Dies erwies sich aber für das Modell als bedeutungslos. Entscheidend war hierbei lediglich, dass der Wiederaustrieb regelmässig nach Kahlfrass auftritt.

Die Nachschadenreaktion, d.h. die Reaktion der Lärche in den Jahren nach dem starken Frass, besteht aus zwei

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

nachgewiesenen Komponenten:

Erstens verläuft das Nadelwachstum andersartig: Die Lärche treibt langsamer aus, die Wachstumsrate ist kleiner, und die Nadelendlänge ist deutlich kürzer (Baltensweiler, unpubl. Daten 1961-1970; Baltensweiler, 1972-1981). Zudem klaffen die Nadeln im Kurztrieb stärker auseinander, was zu der typischen, sparrigen Benadelung der Lärchenzweige führt. Dies kann auf rein mechanische Weise die Raupen beim Bau von Wickeln behindern und Raupen dazu veranlassen, häufiger den Kurztrieb zu wechseln. Die Koinzidenz zwischen Nadelwachstum und Lärchenwicklerraupenentwicklung wird durch das veränderte Nadelwachstum ebenfalls beeinträchtigt. Dies äussert sich in einer erhöhten Mortalität der betroffenen Raupenstadien, insbesondere des L₁- und des L₂- Stadiums. Schliesslich bewirkt die kürzere Nadelendlänge von durchschnittlich 19.01 mm, dass das Nahrungsangebot quantitativ geringer ausfällt.

Die zweite nachgewiesene Komponente der Nachschadenreaktion besteht darin, dass die Nadeln chemisch anders zusammengesetzt sind. Es gibt Hinweise darauf, dass der N₂-Gehalt der Nadeln in Prozenten des Frischgewichtes leicht reduziert sein könnte (Benz, 1974; Omlin, 1977). Signifikante Unterschiede wurden jedoch keine nachgewiesen. Hingegen sind für den Rohfasergehalt (in Prozenten des Frischgewichtes) deutliche Unterschiede festgestellt worden: Stark geschädigte Bäume weisen einen Rohfasergehalt von 18 % auf (Benz, 1974), was einer Zunahme gegenüber dem Standardbaum von 6 Prozent entspricht.

Bleibt der Photosyntheseausfall jedoch geringfügig, so vermag die Lärche noch genügend Photosyntheseendprodukte aufzubauen. Sie erholt sich, und der Rohfasergehalt nimmt allmählich ab. Benz (1974) hat aufgrund unpublizierter Daten angegeben, dass die Schadenreaktion, insbesondere der erhöhte Rohfasergehalt, nicht nur 2 Jahre, sondern bis zu 5 Jahre lang abklingend nachgewiesen werden könne. Die Ergebnisse von Fischlin et al. (in Vorb.) ergaben, dass sogar noch 7 Jahre

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

nach dem Kahlfrass im Oberengadin eine signifikante, jährliche Abnahme des durchschnittlichen Rohfasergehaltes um 1.7 % stattgefunden hatte.

Die physiologische Reaktion der Lärche kann demnach folgendermassen zusammengefasst werden: Uebersteigt der Photosyntheseausfall ein gewisses Mass, so reagiert die Lärche mit der Erhöhung des Rohfasergehaltes. Bleibt der Photosyntheseausfall jedoch unter einem bestimmten Schwellenwert, so vermag sich die Lärche zu erholen, und der Rohfasergehalt nimmt ab.

6.1.3. Der Lebenszyklus des Lärchenwicklers

Das abundanzdynamische Modell zur Lärche- Lärchenwicklerbeziehung musste mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell gekoppelt werden können. Das Migrationsmodell simuliert, wieviele Eier in einem bestimmten Raumsegment abgelegt werden (Kap.7). Es erwies sich deshalb als zweckmässig, den Lebenszyklus des Lärchenwicklers beim Ei, d.h. im Herbst, zu Beginn des Oktobers, aufzubrechen.

Das Eistadium ist von folgenden Mortalitätsfaktoren betroffen: a) Predation (Tab.4), b) endogene Faktoren und c) abiotische Witterungseinflüsse. Diese Mortalitätsfaktoren wurden, mit Ausnahme der Predation, zum vornherein als konstant angesehen. Die Analyse der Daten ergab (s. Anhang), dass die Predationsmortalität jedoch ebenfalls als unabhängig von der Lärchenwicklerdichte, d.h. als konstant angesehen werden durfte (Delucchi et al., 1975; Baltensweiler, 1972-1981).

Z. diniana durchläuft fünf Raupenstadien. Da L₁- und L₂-Raupen nur geringe Mengen von Nadeln verzehren und sich auch sonst sehr ähnlich sind, wurden diese beiden Stadien zu den sogenannten kleinen Raupen zusammengefasst. Der Frass erfolgt durch die L₃-, L₄- und L₅- Stadien (Abschnitt 6.1.1.). Diese Stadien wurden deswegen zu den sog. grossen Raupen

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

zusammengefasst. Die kleinen wie die grossen Raupen leben auf der Lärche und werden dementsprechend auch durch sie beeinflusst.

Folgende Faktoren verursachen die Mortalität der kleinen Raupen: a) Das verlangsamte Nadelwachstum führt zu einer Inkoinzidenz zwischen der Larvalentwicklung und der Nadellänge. b) Die Sparrigkeit der Kurztriebe führt infolge der teilweise verunmöglichten Einnistung zu häufigerem Abspinnen (Omlin, 1977) und zu einer erschwerten, d.h. zeitlich aufwendigeren Nahrungsaufnahme. c) Die Qualität der Nahrung ist infolge der veränderten chemischen Zusammensetzung, dem erhöhten Rohfasergehalt, verringert. Da alle Mortalitätsfaktoren mit dem Rohfasergehalt gekoppelt sind, wurde der Rohfasergehalt als ein Indikator für die Gesamtheit der Mortalitätsfaktoren angesehen.

Die Mortalität der grossen Raupen wird durch folgende Faktoren verursacht: a) Das Nahrungsangebot, d.h. die Quantität der Nahrung; sie wirkt sich v.a. bei grosser intraspezifischer Konkurrenz aus. Der Standardbaum, mit minimalem Rohfasergehalt, vermag ein maximales Nahrungsangebot aufzubringen. Trotzdem können Tiere zum Hungertod verurteilt sein, wenn die Raupendichte zu hoch wird (Abschnitt 6.1.1.). Bei minimalem Nahrungsangebot ist der Anteil verhungender grosser Raupen dementsprechend grösser. b) Der sichtbare Frassschaden führt zu einer zusätzlichen Verringerung des Nahrungsangebots, was viele grosse Raupen in noch nicht verpuppungsreifem Zustand veranlasst, sich abzuspinnen. Haben solche Raupen einmal den Waldboden erreicht, so finden sie nurmehr selten auf eine Wirtspflanze zurück und sterben ab. c) Der erhöhte Rohfasergehalt bewirkt eine erhöhte Mortalität der grossen Raupen (Benz, 1974). Da alle aufgezählten Mortalitätsfaktoren mit Ausnahme der Hungermortalität mit dem Rohfasergehalt gekoppelt sind, wurde auch hier der Rohfasergehalt als Indikator für die Gesamtheit der Mortalitätsfaktoren angesehen.

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Verpuppungsreife L₅- Raupen spinnen sich ab und bauen sich in der Nadelstreu des Waldbodens (A₀) ein Kokkon, das sie weitgehend vor dem Zugriff durch Räuber schützt. Sämtliche lebenserhaltenden Vorgänge, wie die Atmung oder die Metamorphose, hängen vom Ernährungszustand der grossen Raupen ab. Dies äussert sich einerseits im Gewicht und andererseits in der Mortalität der Puppen (Benz, 1974).

Aus den Puppen schlüpfen die männlichen und weiblichen Falter. Der Anteil der Weibchen, das sog. Sexverhältnis, schwankt rein zufällig, weder dichteabhängig noch korreliert mit irgendeiner anderen Grösse (wie z.B. dem Rohfasergehalt), um den Mittelwert von 0.44 (Baltensweiler, 1968b). Im Durchschnitt erfolgen 1.24 Paarungen pro Falter (Benz, 1969). Es wurde deshalb davon ausgegangen, dass sämtliche Weibchen begattet werden. Das Eipotentiale hängt stark von der dem Falterstadium vorangegangenen Entwicklung ab, z.B. variiert die Anzahl Eier pro Ovariole in Abhängigkeit von der Quantität und der Qualität des Futters, das die grossen Raupen zu sich genommen haben. Die Entwicklung der Eier verläuft postmetabol und kann deshalb durch die Futteraufnahme der Falter noch beeinflusst werden (Maksymov, 1959). Im Freiland finden die Falter aber genügend Wasser, Honigtau und Pollen, so dass ihre Ernährung als sichergestellt angenommen wurde. Die Fekundität hängt damit ausschliesslich vom Ernährungszustand der vorangegangenen Stadien ab. Da der Rohfasergehalt als Indikator für die Nahrungsqualität diene, konnte die Fekundität wiederum als eine Funktion des Rohfasergehaltes aufgefasst werden.

6.2. MATHEMATISCHES MODELL DER WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell besteht aus zwei Differenzgleichungen. Die erste Gleichung beschreibt die Dynamik der Lärche, die zweite die Dynamik von Z. diniana. Für die Lärche wurde als Zustandsvariable der Rohfasergehalt r_t der Nadeln in Prozent des Frischgewichtes gewählt. Die Zustandsvariable r_t diente also als Indikator der Nahrungsqualität. Die zweite Differenzgleichung beschreibt die Aenderungen in der absoluten Populationsgrösse des Lärchenwicklers im Verlaufe aller seiner Stadien.

Das Modellsystem ist zeitdiskret. Da Z. diniana univoltin ist, wurde als Zeitschritt ein Jahr gewählt. Um eine Verwechslung mit der Laufvariablen k des Migrationsmodelles (Kap.7) zu vermeiden, wurde die diskrete Zeit entgegen den Gepflogenheiten mit t bezeichnet. Ebenfalls wurden die Zustandsvariablen nicht als Funktionen der Zeit in der üblichen Form mit Hilfe von Klammern dargestellt, z.B. wie $r(t)$, sondern wurden mit der Zeit t bloss indiziert, z.B. r_t , um in den Ausdrücken zu viele Klammern zu vermeiden. Auf eine detaillierte Herleitung der Parameterwerte c_i wurde in diesem Kapitel verzichtet (s. Anhang). Es sind lediglich die wahrscheinlichsten Werte der Parameter aufgeführt (Tab.15).

6.2.1. Herleitung der Gleichungen des Lärche-Lärchenwicklermodelles

6.2.1.1. Die Gleichungen zum Frass

Das Nahrungsangebot oder die Biomasse der Nadeln fol (foliage) in kg ist eine Funktion des Rohfasergehaltes r_t :

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

$$f_{ol} = g_{fol}(r_t) \quad (1)$$

Daten von Benz (1974) und Omlin (1977) deuten auf eine lineare Korrelation zwischen der Nadellänge und dem Rohfasergehalt hin. Nimmt man an, dass der Nadelquerschnitt immer gleich bleibt, so wird die Funktion g_{fol} ebenfalls linear:

$$f_{ol} = c_4 r_t + c_5 \quad (2)$$

Das Nahrungsangebot innerhalb eines ganzen Bestandes hängt natürlich auch von der Anzahl Bäume ab. Im Oberengadin befinden sich insgesamt $nrt=511'147$ Lärchen (number of trees). Für das ganze Oberengadin betragen die Parameterwerte deshalb:

$$\begin{aligned} c_4 &= nrt \cdot c_4' = -1'154'850.7 \quad \text{kg/\%} \\ c_5 &= nrt \cdot c_5' = 34'445'883.4 \quad \text{kg} \end{aligned}$$

Die Nahrungsnachfrage dem (food demand) der Z. diniana Population wurde als direkt proportional zur Populationsgrösse der grossen Raupen ll (large larvae) angenommen:

$$dem = c_6 \cdot ll \quad (3)$$

Der Parameter c_6 setzt sich aus drei Komponenten zusammen: Dem Verschwendungsfaktor w_f (waste factor), dem täglichen Nadelmassenbedarf einer grossen Raupe d_n (daily need) und der Lebensdauer einer grossen Raupe $lali$ (large life duration). Für das Oberengadin beträgt c_6 dann 0.005472 kg/Raupe.

Die Hungermortalität nimmt in dem Masse zu, wie die intraspezifische Konkurrenz und die Nahrungsnachfrage ansteigen. Die Ueberlegungen, die Nicholson (1933) für den Erfolg beim zufälligen Absuchen von Flächen bei der Futteraufnahme angestellt hat, wurden auf die Nahrungssuche der Z. diniana Raupen übertragen. Angenommen wurde ebenfalls

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

zufälliges Suchen ("random search"). Anstelle der durchwanderten Fläche ("area traversed") wurde jedoch die abgesuchte Nadelmenge n_{as} pro Einheit der vorhandenen Nadelmasse fol gesetzt:

$$n_{as} = d_{fsc} \cdot lali \cdot ll / fol \quad (4)$$

wobei d_{fsc} der täglichen Suchkapazität (dayly food searching capacity) in kg Nadelmasse entspricht. Die "area of discovery" a entspricht dann dem Verhältnis zwischen tatsächlich aufgenommenener und bloss abgesuchter Nahrung:

$$a = w_f \cdot d_n / d_{fsc} \quad (5)$$

Wenn die "area covered" durch den Anteil der erfolgreich abgesuchten Nadelmasse n_e ersetzt wird, so lautet dann die "competition curve" für den Frass von Z. diniana:

$$\begin{aligned} n_e &= 1 - \exp(-a \cdot n_{as}) \\ &= 1 - \exp(-w_f \cdot d_n \cdot lali \cdot ll / fol) \\ &= 1 - \exp(-dem / fol) \end{aligned} \quad (6)$$

Der Anteil der nicht erfolgreich abgesuchten Nadelmasse n_n ist dann:

$$n_n = \exp(-dem / fol) \quad (7)$$

Analog zu dieser auf Z. diniana angewandten "competition curve" lässt sich nun die Hungermortalität g_{mstarv} formulieren. Sie entspricht der nicht erfolgreich abgesuchten Nadelmasse n_n , wobei das Argument dem/fol mit dessen Kehrwert ersetzt werden muss:

$$g_{mstarv}(fol, dem) = \exp(-fol / dem) \quad (8)$$

Stirbt die Lärchenwicklerpopulation aus, dann wird dem den Wert 0 annehmen. Die Gleichung (8) muss demnach noch ergänzt werden durch eine Fallunterscheidung:

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

$$g_{mstarv} = \begin{cases} 0 & \text{dem} = 0 \\ \exp(-fol/dem) & \text{dem} > 0 \end{cases} \quad (9)$$

Fig.14 zeigt die Funktion g_{mstarv} in Abhängigkeit ihrer beiden Argumente Nahrungsangebot fol und Nahrungsnachfrage dem .

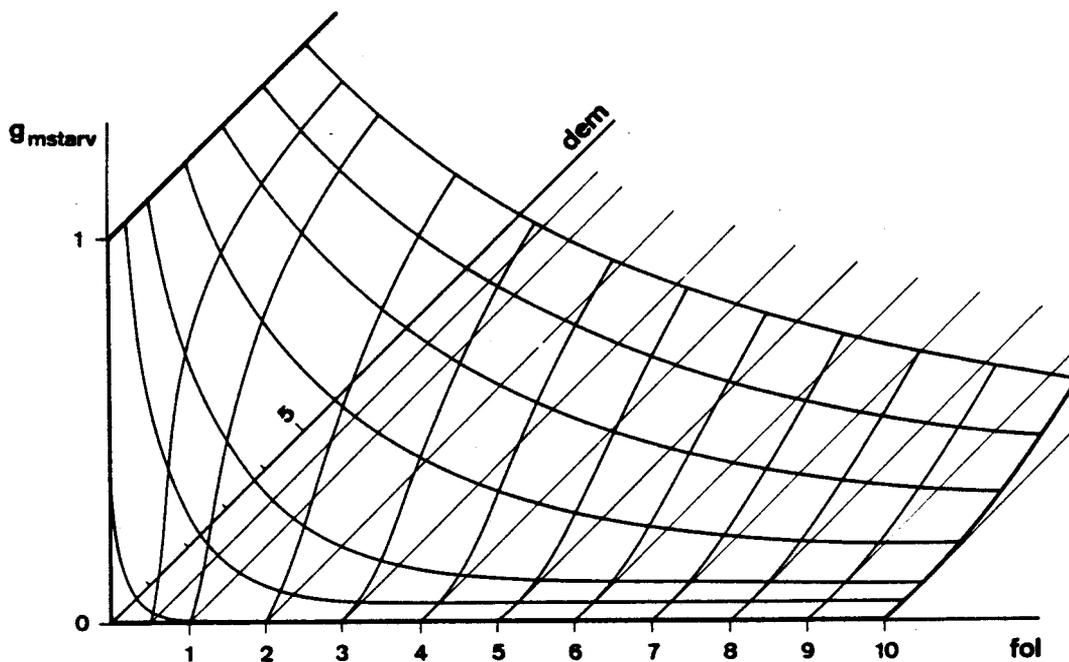


Fig. 14: Hungermortalität $g_{mstarv}(fol,dem)$ der grossen Raupen (L_3 , L_4 und L_5) in Funktion des Nahrungsangebotes fol und der Nahrungsnachfrage dem .

Die Anzahl nicht verhungender Raupen errechnet sich durch die Anweisung:

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$$l_1 := (1 - g_{mstarv}(fol, dem)) \cdot l_1 \quad (10)$$

Aus der Grösse l_1 der verbleibenden Population lässt sich nun der effektive Nadelverzehr $eaten$ errechnen:

$$eaten = c_6 \cdot l_1 \quad (11)$$

wobei zu beachten ist, dass l_1 durch die Anweisung (10) bestimmt sein muss. Der Photosyntheseausfall def (defoliation) und die übrigbleibende Nadelmasse fol werden demnach zu:

$$\begin{aligned} def &= eaten/fol \\ fol &:= fol - eaten \end{aligned} \quad (12)$$

6.2.1.2. Die Gleichungen zur physiologischen Reaktion der Lärche

Besonders anschaulich lässt sich die Reaktion der Lärche modellieren, wenn man dazu die sog. "recruitment function" g_{recre} herleitet (Ricker, 1954; Clark et al., 1979). Sie ist definiert durch

$$g_{recre} = r_{t+1}/r_t \quad (13)$$

Aus (13) ergibt sich dann sogleich die Zustandsgleichung der ersten Zustandsvariablen r_t wie folgt:

$$r_{t+1} = g_{recre} \cdot r_t \quad (14)$$

Ist der Photosyntheseausfall def geringer als der Schwellenwert $c_{15} = def_{th}$ (defoliation threshold), so erholt sich die Lärche, d.h. der Rohfasergehalt r_{t+1} ist geringer als der Rohfasergehalt r_t im vorangegangenen Jahr. Dabei darf der Rohfasergehalt jedoch nicht unter seinen minimalen Wert $c_{12} = rf_{min}$ (rawfiber minimum) fallen. Hat der Rohfasergehalt r_t $c_{12} = rf_{min}$ schon erreicht, so muss g_{recre} einen Wert von 1

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

aufweisen. In allen übrigen Fällen muss g_{recr} kleiner als 1 werden, um eine Abnahme des Rohfasergehaltes zu gewährleisten. Nahe bei $c_{12} = r_{f_{\text{min}}}$ wird $g_{\text{recr}} = r_{f_{\text{min}}}/r_t$ betragen. Befindet sich r_t aber weit von $c_{12} = r_{f_{\text{min}}}$ weg, so muss ein anderer Ansatz, z.B. der folgende, formuliert werden:

$$g_{\text{recr}} = 1 - z \quad (15)$$

Ist r_t maximal gross, d.h. gleich $c_{14} = r_{f_{\text{max}}}$ (rawfiber maximum), so wird z einen minimalen Wert $c_{13} = r_{f_{\text{decr}}}$ (rawfiber decrement) annehmen. Dies deshalb, weil im Jahr unmittelbar nach dem Kahlfrass sich die Lärche noch wenig erholen kann. Mit zunehmendem Abstand vom Kahlfrass erfolgt die Erholung jedoch immer rascher. Ein möglicher Ansatz für z , der vollumfänglich den obigen Annahmen entspricht, ist:

$$z = (r_{f_{\text{decr}}} + \text{abs}((r_{f_{\text{max}}} - r_t)/(r_t - r_{f_{\text{min}}})))/r_t \quad (16)$$

Damit ein Absinken des Rohfasergehaltes r_t unter das Minimum $c_{12} = r_{f_{\text{min}}}$ vermieden werden kann, darf z aber auch nicht zu gross werden. Es muss deshalb $z \cdot r_t \leq r_t - c_{12}$ bleiben. Für die Erholphase der Lärche ergeben sich nun folgende Gleichungen:

$$g_{\text{recr}} = \begin{cases} 1 & \text{a} \\ c_{12}/r_t & \text{b} \\ 1 - (c_{13} + \text{abs}((c_{14} - r_t)/(r_t - c_{12}))) / r_t & \text{c} \end{cases} \quad (17)$$

Bedingungen:

- a (def<c15)^(rt=c12)
 - b (def<c15)^(rt>c12)^(z·rt> rt-c12)
 - c (def<c15)^(rt>c12)^(z·rt≤rt-c12)
- wobei $z \cdot r_t = c_{13} + \text{abs}((c_{14} - r_t)/(r_t - c_{12}))$

Parameter:

- $c_{12} = 11.99 \quad \%$
- $c_{13} = 0.425 \quad \%$
- $c_{14} = 18.0 \quad \%$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$$c_{15} = 0.4$$

Ist der Photosyntheseausfall def grösser als der Schwellenwert $c_{15} = def_{th}$, so wird die Lärche gestresst, der Rohfasergehalt nimmt zu. Die Funktion g_{recr} muss also grösser als 1 werden. Dies führt zu folgendem Ansatz:

$$g_{recr} = 1 + w \tag{18}$$

Der Stress, den die Lärche erleidet, ist um so grösser, je stärker der Photosyntheseausfall def den Schwellenwert $c_{15} = def_{th}$ überschreitet: w wird dadurch direkt proportional zum Ausdruck $def - def_{th}$. Ab einem gewissen Ausmass des Photosyntheseausfalles $c_{16} = def_{max}$ ist die Schädigung der Lärche maximal, auch wenn der Photosyntheseausfall nicht ganz 100% ausmachen sollte. Der Rohfasergehalt steigt in diesen Fällen auf seinen maximalen Wert $c_{14} = rf_{max}$ an, übersteigt ihn aber nicht. Es erwies sich deshalb als naheliegend, als Proportionalitätsfaktor zwischen w und $def - def_{th}$ die Steigung der Verbindungsgeraden zwischen dem momentanen Rohfasergehalt r_t bei def_{th} und dem maximalen Rohfasergehalt bei def_{max} pro Prozent Rohfasergehalt zu nehmen (Fig.15). Aus diesen Annahmen ergibt sich folgender Ausdruck für w :

$$w = (def - def_{th}) \frac{(rf_{max} - r_t)}{(def_{max} - def_{th})} / r_t \tag{19}$$

Nahe beim Maximum des Rohfasergehaltes $c_{14} = rf_{max}$ wird g_{recr} jedoch einen anderen Wert annehmen müssen, um zu verhindern, dass r_f grösser als $c_{14} = rf_{max}$ wird:

$$g_{recr} = rf_{max} / r_t \tag{20}$$

Für die Stressphase der Lärche ergeben sich für g_{recr} nun die folgenden Gleichungen:

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

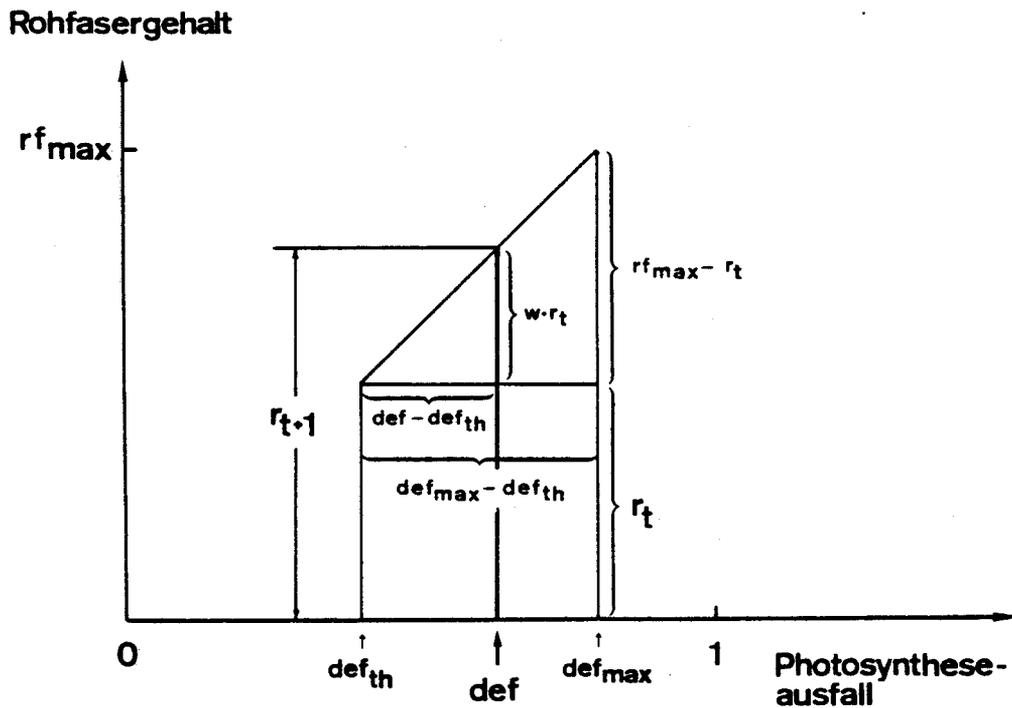


Fig. 15: Graphische Herleitung der Gleichung (19) zur Zunahme des Rohfasergehaltes bei einem Photosyntheseausfall def zwischen def_{th} und def_{max} .

$$g_{regr} = \begin{cases} 1 + (def - c_{15})(c_{14} - r_t) / (c_{16} - c_{15}) / r_t & d \\ c_{14} / r_t & e \end{cases} \quad (21)$$

Bedingungen:

$$d \quad (def \geq c_{15}) \wedge (def < c_{16})$$

$$e \quad (def > c_{15}) \wedge (def \geq c_{16})$$

Parameter:

$$c_{14} = 18.0 \quad \%$$

$$c_{15} = 0.4$$

$$c_{16} = 0.8$$

Die gesamte physiologische Reaktion der Lärche kann nun aus (17) und (21) folgendermassen zusammengestellt werden (s.a.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Fig.16):

$$g_{\text{reocr}} = \begin{cases} 1 & \text{a} \\ c_{12}/r_t & \text{b} \\ 1 - (c_{13} + \text{abs}((c_{14} - r_t)/(r_t - c_{12}))) / r_t & \text{c} \\ 1 + (\text{def} - c_{15}) (c_{14} - r_t) / (c_{16} - c_{15}) / r_t & \text{d} \\ c_{14}/r_t & \text{e} \end{cases} \quad (22)$$

Bedingungen:

- a $(\text{def} < c_{15}) \wedge (r_t = c_{12})$
 - b $(\text{def} < c_{15}) \wedge (r_t > c_{12}) \wedge (z \cdot r_t > r_t - c_{12})$
 - c $(\text{def} < c_{15}) \wedge (r_t > c_{12}) \wedge (z \cdot r_t \leq r_t - c_{12})$
 - d $(\text{def} \geq c_{15}) \wedge (\text{def} < c_{16})$
 - e $(\text{def} > c_{15}) \wedge (\text{def} \geq c_{16})$
- wobei $z \cdot r_t = c_{13} + \text{abs}((c_{14} - r_t)/(r_t - c_{12}))$

Parameter:

- $c_{12} = 11.99 \quad \%$
- $c_{13} = 0.425 \quad \%$
- $c_{14} = 18.0 \quad \%$
- $c_{15} = 0.4$
- $c_{16} = 0.8$

6.2.1.3. Die Gleichungen zum Lebenszyklus des Lärchenwicklers

Im Modell wurde durchwegs mit absoluten Populationen, nicht mit Populationsdichten gerechnet. Die Einheiten der Hilfsvariablen, die den einzelnen Stadien von Z. diniana entsprechen, sind deshalb alle in Anzahl Tieren angegeben worden.

Die Zahl der Eier, die sich im Herbst im Oberengadin befinden, entspricht der Zustandsvariablen e_t . Die Eizahl eggs im darauffolgenden Frühling beträgt dann:

$$\text{eggs} := (1 - c_1) \cdot e_t \quad (23)$$

Nach Delucchi et al. (1975) beträgt $c_1 = 0.5728$. Aus den

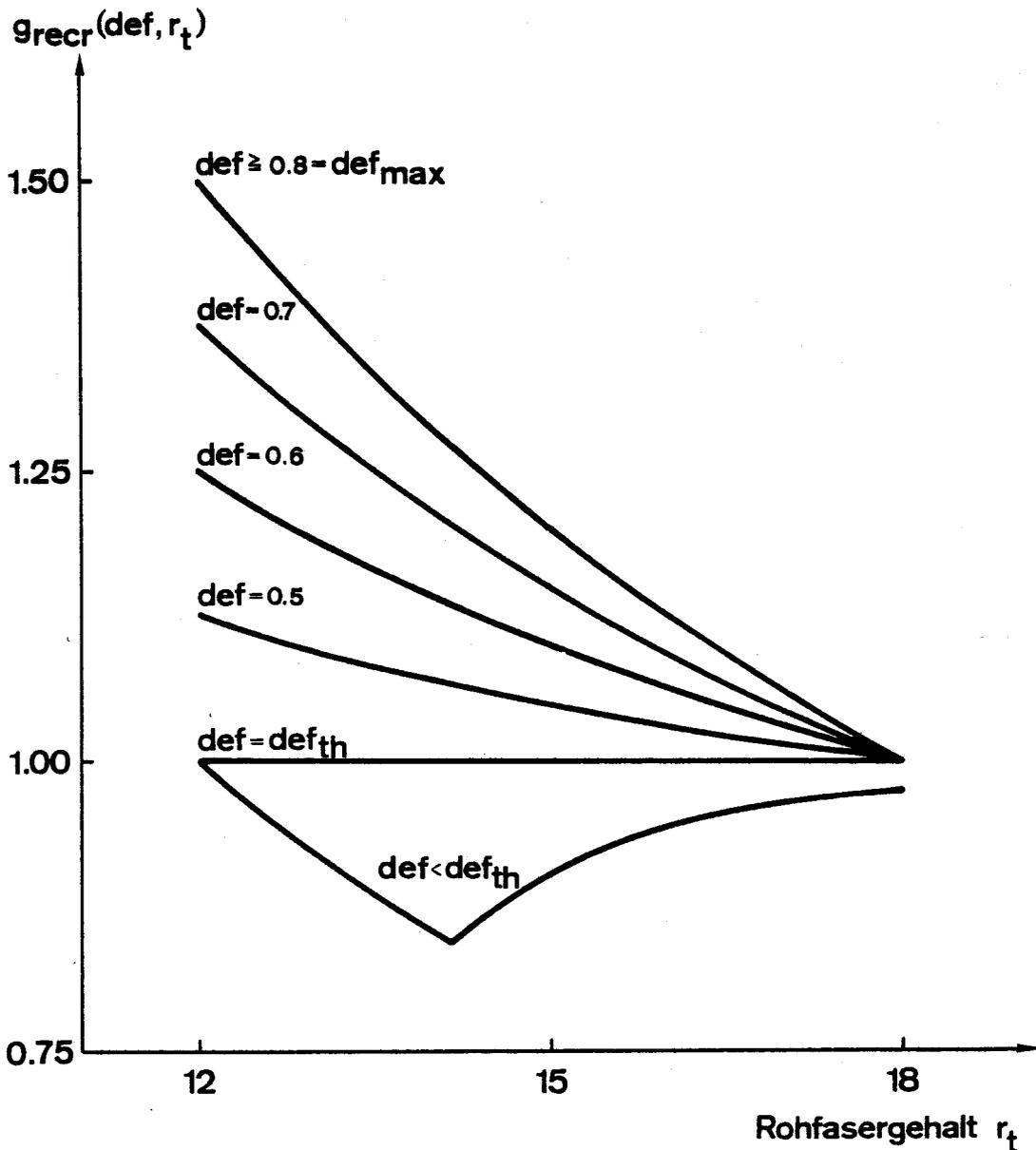


Fig. 16: Die physiologische Reaktion der Lärche, dargestellt als "recruitment function" $g_{\text{recr}}(\text{def}, r_t)$ der Zustandsvariablen r_t , dem Rohfasergehalt der Lärchennadeln.

Eiern schlüpfen im Frühling die kleinen Raupen sl (small larvae):

$$sl := \text{eggs}$$

(24)

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Die kleinen Raupen erleiden eine Mortalität g_{msl} , die eine Funktion des Rohfasergehaltes r_t ist:

$$sl := (1 - g_{msl}(r_t)) \cdot sl \quad (25)$$

Diese Mortalitätsfunktion $g_{msl}(r_t)$ ist linear (Fig.17):

$$g_{msl}(r_t) = c_2 \cdot r_t + c_3 \quad (26)$$

Die lineare Regressionsrechnung (s. Anhang) ergab folgende Werte für die Parameter:

$$c_2 = 0.0511 \quad \text{/\%}$$

$$c_3 = -0.1793$$

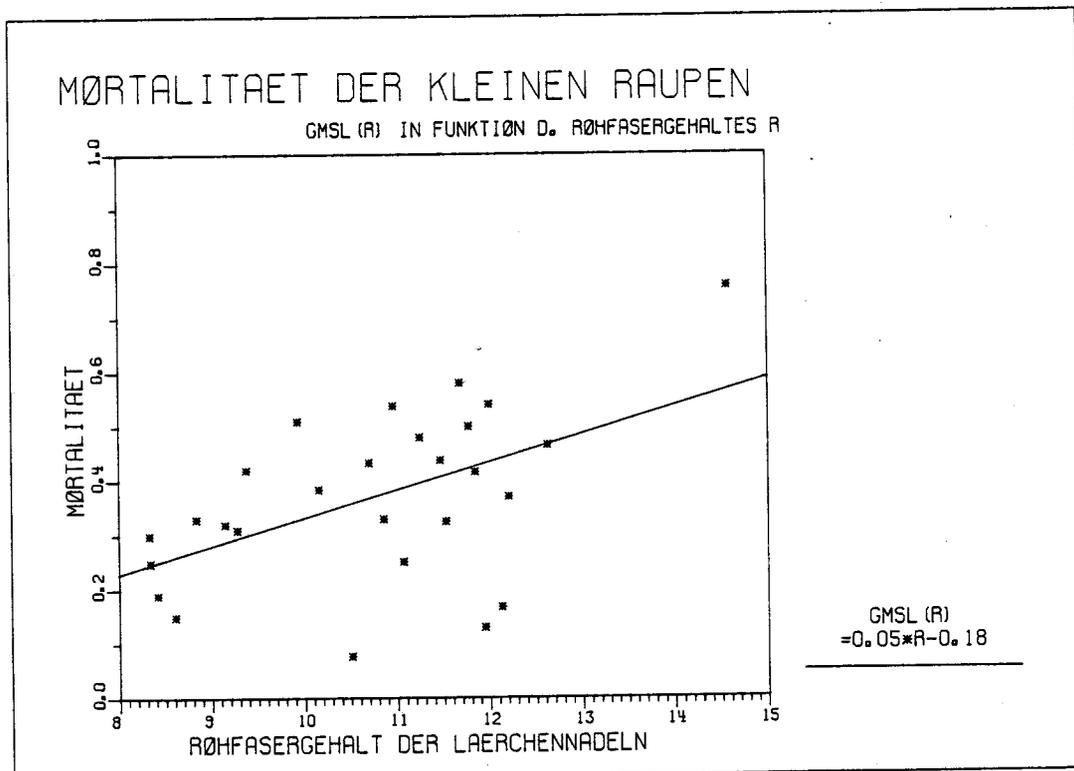


Fig. 17: Mortalität $g_{msl}(r_t)$ der kleinen Raupen (L_1, L_2) in Funktion des Rohfasergehaltes r_t der Lärchennadeln (Daten Omlin (1977) und Benz (1974), s. Anhang).

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Aus den kleine Raupen schlüpfen die grossen Raupen l_1 (large larvae):

$$l_1 = s_1 \quad (27)$$

Gewöhnlich ist zu diesem Zeitpunkt der jährliche Raupenzensus erfolgt (Auer, 1961). Die Ausgangsvariable y_t , die der Raupendichte pro kg Zweige entspricht, wurde deshalb aus der Populationsgrösse wie folgt errechnet:

$$y_t = l_1 / nrt / bpt \quad (28)$$

Der Parameter nrt steht für die Anzahl der Bäume, die sich im System befinden. Der Wert dieses Parameters ist verschieden, je nachdem ob das mathematische Modell auf das ganze Tal oder ein einzelnes Raumsegment angewendet werden soll. Die Lärchenstammzahlen in Tab.7 entsprechen den Werten für diesen Parameter nrt . Der Parameter $bpt = c_{17}$ (branches per tree) entspricht der Zweigmenge der Standardlärche, beträgt also 91.3 kg frische Zweige pro Lärche (Auer, 1975a).

Die Gleichungen zum Frass der grossen Raupen (Abschnitt 6.2.1.1., die Gleichungen (2), (3), (9), (10), (11) und (12)) beinhalten neben der Hungermortalität noch keine anderen Mortalitäten. Die grossen Raupen und die Puppen erleiden jedoch in Funktion des Rohfasergehaltes r_t noch eine Mortalität $g_{m11p}(r_t)$ (mortality of large larvae and pupae). Die Datenanalyse (s. Anhang) ergab, dass diese Funktion linear ist (Fig.18):

$$g_{m11p}(r_t) = c_7 \cdot r_t + c_8 \quad (29)$$

Durch die Regressionsrechnung wurden folgende Parameterwerte ermittelt:

$$c_7 = 0.1240 \quad /\%$$

$$c_8 = -1.4353$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

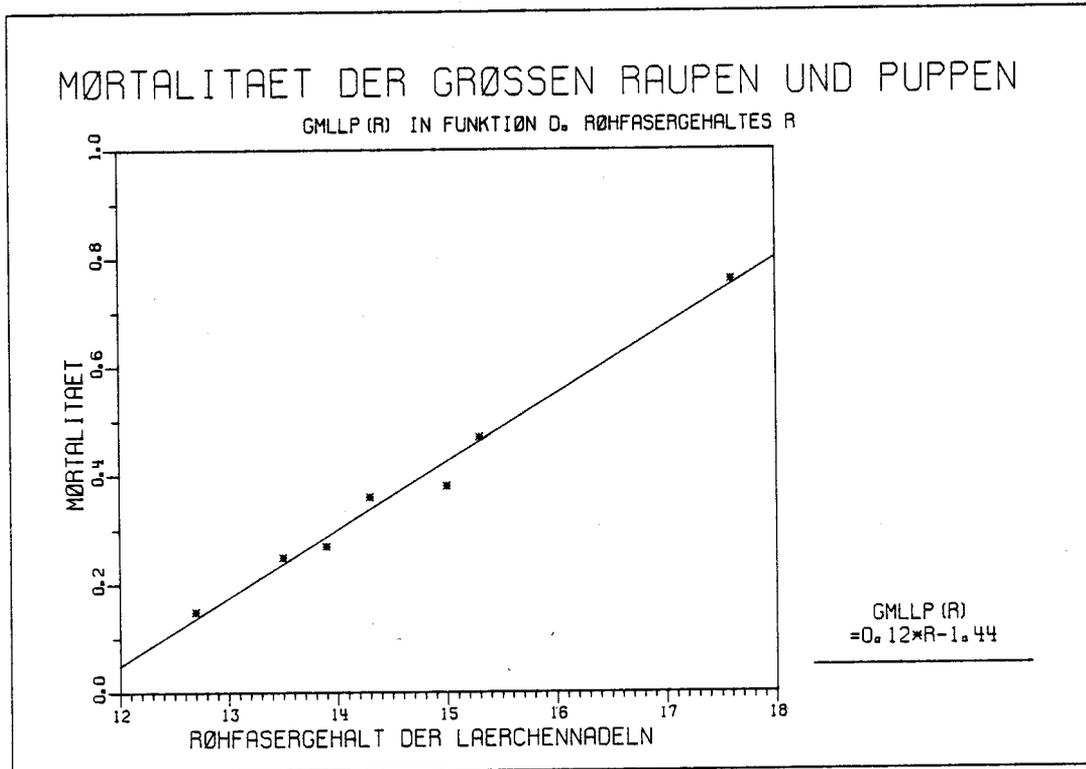


Fig. 18: Mortalitæt $g_{mllp}(r_t)$ der grossen Raupen (L_3, L_4, L_5) sowie der Puppen in Funktion des Rohfasergehaltes r_t der Lärchennadeln (Daten Benz (1974), s. Anhang).

Bei einem Sexverhältnis $s_r = c_9$ (sex ratio) von 0.44 (s. Anhang) ergibt sich nun die Zahl der schlüpfenden Weibchen f (females) gemäss folgender Gleichung:

$$f = c_9 \cdot (1 - g_{mllp}(r_t)) \cdot ll \quad (30)$$

Die Fekunditæt g_{fec} (fecundity) in Eiern/Weibchen kann als eine lineare Funktion des weiblichen Puppengewichtes fpw (female pupal weight) in mg aufgefasst werden:

$$g_{fec}(fpw) = c_{10} \cdot fpw + c_{11} \quad (31)$$

mit den Parameterwerten

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

$$c_{10}'' = 9.1 \quad \text{Eier/Weibchen/mg}$$

$$c_{11}'' = -155.6 \quad \text{Eier/Weibchen}$$

(Benz, 1974). Das Puppengewicht ist seinerseits eine lineare Funktion $g_{fpw}(r_t)$ des Rohfasergehaltes r_t (s. Anhang):

$$g_{fpw}(r_t) = c_{10}' \cdot r_t + c_{11}' \quad (32)$$

Die lineare Regressionsrechnung (s. Anhang) ergab folgende Parameterwerte:

$$c_{10}' = -2.0303 \quad \text{mg/\%}$$

$$c_{11}' = 56.2996 \quad \text{mg}$$

Setzt man (32) in (31) ein, so kann die Fekundität g_{fec} auch als Funktion $g_{fec}(r_t)$ des Rohfasergehaltes r_t definiert werden (Fig.19):

$$g_{fec}(r_t) = c_{10} \cdot r_t + c_{11} \quad (33)$$

mit den Parametern

$$c_{10} = c_{10}'' \cdot c_{10}' = -18.4755 \quad \text{Eier/Weibchen/\%}$$

$$c_{11} = c_{10}'' \cdot c_{11}' + c_{11}'' = 356.7264 \quad \text{Eier/Weibchen}$$

Erfolgt nun keine Migration, was beim rein abundanzdynamischen Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung ja der Fall ist, so lässt sich leicht die Anzahl Eier e_{t+1} der nächsten Generation berechnen:

$$\begin{aligned} e_{t+1} &= g_{fec}(r_t) \cdot f \\ &= (c_{10} r_t + c_{11}) \cdot f \end{aligned} \quad (34)$$

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

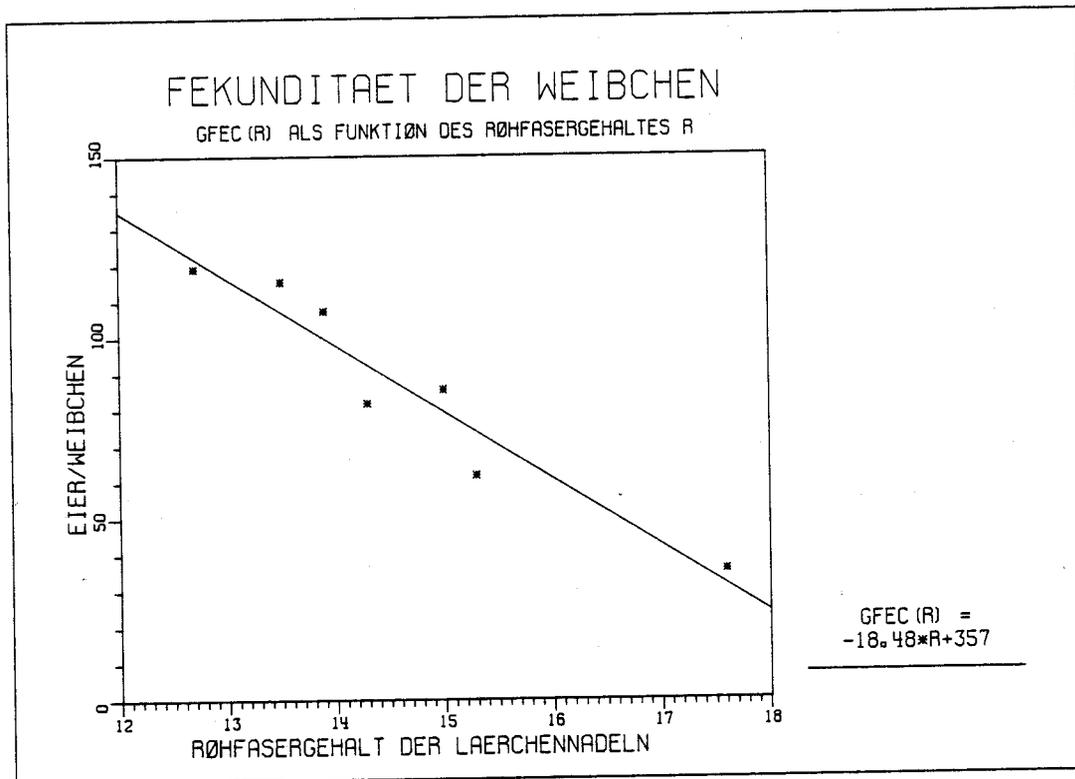


Fig. 19: Die Fekundität $g_{fec}(r_t)$ der Z. diniana Weibchen in Funktion des Rohfasergehaltes r_t der Lärchennadeln (Daten Benz (1974); s. Anhang).

6.2.2. Das Gleichungssystem des Lärche-Lärchenwicklermodelles

Wie 6.2.1. zu entnehmen ist, entspricht das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell einem Differenzgleichungssystem zweiter Ordnung. Die erste Differenzgleichung (s. (14) und (22)) zur Zustandsvariablen r_t modelliert die physiologische Reaktion der Lärche. Die Zustandsvariable r_t entspricht dem Rohfasergehalt der

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Lärchennadeln in Prozent des Frischgewichtes. Die zweite Differenzgleichung zur Zustandsvariablen e_t modelliert die Populationsdynamik von Z. diniana. Die Zustandsvariable e_t entspricht der absoluten Populationsgrösse des Lärchenwicklers im Eistadium.

Da als Zeitschritt 1 Jahr gewählt wurde, verschwinden alle funktionalen Zusammenhänge zwischen den einzelnen Stadien in der Differenzgleichung für e_t , obwohl diese Stadien zu verschiedenen Zeitpunkten innerhalb des Jahres erreicht werden. Dieser Sachverhalt wurde bei der Herleitung der Differenzgleichungen (Abschnitt 6.2.1) berücksichtigt. Das Nahrungsangebot fol (2), die Nahrungsnachfrage dem (3), die Menge gefressener Nadeln eaten (11), der Photosyntheseausfall def (12) sowie alle Stadien des Lärchenwicklers (s. (25), (10) und (30)) entsprechen bloss Hilfsvariablen. mit Ausnahme des Photosyntheseausfalles def sind diese Hilfsvariablen in dem folgenden Differenzgleichungssystem (35) nicht mehr explizit aufgeführt. Durch Einsetzen von (30) in (34), (10) in (30), (27) in (10), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24), sowie von (11) in (12), (2) in (12), (10) in (11), (27) in (10), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24) ergibt sich aus (14), (9), (12), (22) und (34) das folgende Differenzgleichungssystem (35). Es beschreibt die gesamte Dynamik der Lärche-Lärchenwicklerbeziehung:

$$\begin{aligned}
 r_{t+1} &= g_{\text{recre}}(\text{def}, r_t) \cdot r_t \\
 e_{t+1} &= (1 - g_{\text{mstarv}}(p_1 r_t + p_2, p_3 r_t e_t + p_4 e_t)) \\
 &\quad \cdot (p_5 r_t^3 + p_6 r_t^2 + p_7 r_t + p_8) e_t
 \end{aligned}
 \tag{35}$$

wobei

$$\begin{aligned}
 \text{def} &= (1 - g_{\text{mstarv}}(p_1 r_t + p_2, p_3 r_t e_t + p_4 e_t)) \\
 &\quad \cdot (p_3 r_t e_t + p_4 e_t) / (p_1 r_t + p_2)
 \end{aligned}$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$$g_{mstarv}(p_1 r_t + p_2, p_3 r_t e_t + p_4 e_t) = \begin{cases} 0 & a \\ \exp(-(p_1 r_t + p_2) / (p_3 r_t e_t + p_4 e_t)) & b \end{cases}$$

$$g_{recre}(def, r_t) = \begin{cases} 1 & c \\ p_9 / r_t & d \\ 1 - (p_{10} + \text{abs}((p_{11} - r_t) / (r_t - p_9))) / r_t & e \\ 1 + (def - p_{12}) (p_{11} - r_t) / (p_{13} - p_{12}) / r_t & f \\ p_{11} / r_t & g \end{cases}$$

Bedingungen:

- a $p_3 r_t e_t + p_4 e_t = 0$
 - b $p_3 r_t e_t + p_4 e_t > 0$
 - c $(def < p_{12}) \wedge (r_t = p_9)$
 - d $(def < p_{12}) \wedge (r_t > p_9) \wedge (z \cdot r_t > r_t - p_9)$
 - e $(def < p_{12}) \wedge (r_t > p_9) \wedge (z \cdot r_t \leq r_t - p_9)$
 - f $(def \geq p_{12}) \wedge (def < p_{13})$
 - g $(def > p_{12}) \wedge (def \geq p_{13})$
- wobei $z \cdot r_t = p_{10} + \text{abs}((p_{11} - r_t) / (r_t - p_9))$

Anfangsbedingungen:

$$r_t = r_0$$

$$e_t = e_0$$

Gültigkeitsbereiche der Zustandsvariablen:

$$p_9 \leq r_t \leq p_{11}$$

$$0 \leq e_t < \infty$$

Parameter p_i :

$$p_1 = c_4$$

$$p_2 = c_5$$

$$p_3 = -c_2 c_6 (1 - c_1)$$

$$p_4 = c_6 (1 - c_1) (1 - c_3)$$

$$p_5 = c_2 c_7 c_9 c_{10} (1 - c_1)$$

$$p_6 = c_9 (1 - c_1) (c_2 c_7 c_{11} - c_{10} (c_2 (1 - c_8) + c_7 (1 - c_3)))$$

$$p_7 = c_9 (1 - c_1) (c_{10} (1 - c_3) (1 - c_8) - c_{11} (c_2 (1 - c_8) + c_7 (1 - c_3)))$$

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

$$p_8 = c_9 c_{11} (1-c_1) (1-c_3) (1-c_8)$$

$$p_9 = c_{12}$$

$$p_{10} = c_{13}$$

$$p_{11} = c_{14}$$

$$p_{12} = c_{15}$$

$$p_{13} = c_{16}$$

Setzt man (27) in (28), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24) ein, so definiert (28) die Ausgangsvariable y_t wie folgt:

$$y_t = (p_3 r_t + p_4) e_t / p_{14} \tag{36}$$

Parameter p_i :

$$p_3, p_4 \text{ s. (35)}$$

$$p_{14} = c_6 c_{17} \cdot n r t$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Symbol	Wert	Herleitung, Bedeutung	Quellen
c ₁	0.5728	Wintermortalität der Eier	Delucchi et al. 1975
c ₂	0.05112	Regressionskoeffizient L.R. Mortalität der L ₁ , L ₂ pro Prozent Rohfasergehalt	Omlin 1977; Benz 1974
c ₃	-0.17932	Achsenabschnitt L.R. Mortalität L ₁ , L ₂ bei 0 Prozent Rohfasergehalt	Omlin 1977; Benz 1974
c ₄ '	-2.25933	Nadelmasse (kg) pro Prozent Rohfasergehalt und Baum	Auer 1975a; Baltensweiler unpubl. Daten
c ₅ '	67.38939	Nadelmasse (kg) bei 0 Prozent Rohfasergehalt pro Baum	Auer 1975a; Baltensweiler unpubl. Daten
c ₆	0.005472	Nahrungsbedarf (kg) pro Raupe	Baltensweiler mündl. Mitt., 1972-1980; Gerig 1966; Maksymov 1959; SMA
c ₇	0.124017	Regressionskoeffizient L.R. Mortalität L ₃ , L ₄ , L ₅ pro Prozent Rohfasergehalt	Benz 1974
c ₈	-1.435284	Achsenabschnitt L.R. Mortalität L ₃ , L ₄ , L ₅ pro Prozent Rohfasergehalt	Benz 1974
c ₉	0.44	s _r Weibchenanteil	Baltensweiler 1968b
c ₁₀	-18.475457	Regressionskoeffizient L.R. Fekundität pro Prozent Rohfasergehalt	Benz 1974
c ₁₁	356.726360	Achsenabschnitt L.R. Fekundität bei 0 Prozent Rohfasergehalt	Benz 1974
c ₁₂	11.99	rf _{min} minimaler Rohfasergehalt (%)	Fischlin et al. in Vorb.

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

c ₁₃	0.425	rf _{decr} minimale Abnahme des Rohfasergehaltes bei beginnender Erholung der Lärche (%)	Fischlin et al. in Vorb.
c ₁₄	18.00	rf _{max} maximaler Rohfasergehalt (%)	Benz 1974
c ₁₅	0.4	def _{th} Frassschaden oder Photosyntheseausfall, ab dem die Lärche gestresst wird	Schätzung
c ₁₆	0.8	def _{max} Frassschaden oder Photosyntheseausfall, ab dem die Lärche maximal gestresst wird	Schätzung
c ₁₇	91.3	bpt kg Zweige pro Baum	Auer 1975a
nrt	511147	Lärchenstammzahl im Oberengadin	Wirtschaftspläne

Tab. 15: Parameter des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles (Im einzelnen ist die Herleitung der Werte im Anhang dargelegt).

6.3. DAS SIMULATIONSMODELL DER LAERCHE-LAERCHENWICKLER-BEZIEHUNG

Zwischen dem mathematischen Modell, wie es durch das Gleichungssystem (35) und (36) definiert wurde, und dem Simulationsmodell bestehen einige kleine Unterschiede: a) Da das Gleichungssystem (35) und (36) physikalisch nicht in allen Teilen interpretierbar ist, wurde es nicht als solches codiert, sondern es wurde bei der Programmierung auf die Herleitungsgleichungen aus Abschnitt 6.2.1. zurückgegriffen. Die Forderung nach Isomorphie zwischen mathematischem Modell und Simulationsmodell wurde dadurch nicht verletzt. Das Simulationsmodell ist in jedem seiner Teile physikalisch vollständig interpretierbar. b) Dank seiner physikalischen Interpretierbarkeit wurden im Simulationsmodell im Unterschied zum mathematischen Modell mehrere Ausgänge

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

verwendet. Neben der Lärchenwicklerdichte y_t (s. (36)) wurden alle Hilfsvariablen, wie z.B. fol, dem oder eaten, wie Ausgangsvariablen behandelt. c) Sämtliche Zustands- und Hilfsvariablen zu den verschiedenen Stadien von Z. diniana, also e_t resp. e_{t+1} , eggs, sl, ll und f, sind im Simulationsmodell vom Typ INTEGER. Bei der Multiplikation einer dieser Variablen mit einer Zahl vom Typ REAL, z.B. beim Berechnen der überlebenden kleinen Raupen (s. Gleichung (25)), ist das Resultat dieser Operation wiederum vom Typ REAL. Die Zuweisung an die INTEGER-Variable sl erfordert dann eine Typenumwandlung. Hierzu wurde die PASCAL-Rundungsfunktion TRUNC verwendet (Jensen & Wirth, 1975), die immer auf die nächsttiefere ganze Zahl abrundet. Dieses Vorgehen hatte den Vorteil, dass das Aussterben einer Lärchenwicklerpopulation realistisch simuliert werden konnte. Im Weiteren bestehen zwischen dem mathematischen Gleichungssystem (35) sowie (36) und dem Simulationsmodell keine Unterschiede mehr, d.h. sie sind zueinander isomorph.

Tab.16 enthält die Bezeichner der wichtigsten Konstanten, Variablen und Funktionen, wie sie im Simulationsmodell (s. Anhang) verwendet wurden. Um den Zusammenhang zum mathematischen Modell herzustellen, wurden diesen Bezeichnern die mathematischen Symbole, wie sie in 6.2. verwendet wurden, gegenübergestellt.

DIE WECHSELBEZIEHUNG LAERCHE-LAERCHENWICKLER

Bezeichner im Simulationsmodell	mathematisches Symbol
BRANCHPERTREE	bpt, c_{17}
C1	c_{11}'
C4	c_4
C4DASH	c_4'
C5	c_5
C5DASH	c_5'
C10	c_{10}
C11	c_{11}
DAYNEED	d_n
DEFOLMAX	def_{max} , c_{16}
DEFOLTHRESHOLD	def_{th} , c_{15}
FFECUNDITY (FPW)	$g_{fec}(fpw)$
M	c_{10}''
C	c_{11}''
FFEMPUPW (RF)	$g_{fpw}(r_t)$
FFOLIAGE (RF)	$g_{fol}(r_t)$
FMORTLARGELAPUMO (RF)	$g_{mlp}(r_t)$
M	c_7
C	c_8
FMORTSMALL (RF)	$g_{msl}(r_t)$
M	c_2
C	c_3
FOLPERTREE	- (Nadelmasse der Standardlärche) in c_4' resp. c_5' enthalten
FSTARVATION (FOL, DEM)	$g_{mstarv}(fol, dem)$
LARGELIFE	lali
M1	c_{10}'
MAXRAWFIB	rf_{max} , c_{14}
MINRAWFIB	rf_{min} , c_{12}
MORTEGGS	c_1
RAWFIBDECR	rf_{decr} , c_{13}
RFTRANSFORM (DEF, RF)	$g_{regr}(def, r_t)$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

R[SNR].Z[LADE]	Y_t
SEXRATIO	s_r, c_g
SITE[SNR].BUDMOTH.EGGS	$e_t, e_{t+1}, \text{eggs}$
SITE[SNR].BUDMOTH.FECUNDITY	g_{fec}
SITE[SNR].BUDMOTH.FEMALES	f
SITE[SNR].BUDMOTH.FEMPUPWEIGHT	g_{fpw}
SITE[SNR].BUDMOTH.LARGELARVAE	l_l
SITE[SNR].BUDMOTH.MORTLARGELAPUMO	g_{mllp}
SITE[SNR].BUDMOTH.MORTSMALL	g_{msl}
SITE[SNR].BUDMOTH.SMALLARVAE	sl
SITE[SNR].GRAZING.EATEN	$eaten$
SITE[SNR].GRAZING.FOODDEMAND	dem
SITE[SNR].GRAZING.STARVATION	g_{mstarv}
SITE[SNR].LARCH.DEFOLIATION	def
SITE[SNR].LARCH.FOLIAGE	fol
SITE[SNR].LARCH.RAWFIBER	r_t, r_{t+1}
SITE[SNR].LARCH.TREES	nrt
WASTEFACTOR	w_f
WASTEFACTOR*DAYNEED*LARGELIFE	c_6

Tab. 16: Codierungstabelle zum Lärche-Lärchenwicklermodell: Die wichtigsten einander entsprechenden Parameter, Variablen und Funktionen sind mit dem im Simulationsprogramm verwendeten Bezeichner und dem mathematischen Symbol einander gegenübergestellt.

7. MIGRATION

Der Flug von Z. diniana Faltern dient zwei arterhaltenden Zwecken: Die Männchen fliegen, um den weiblichen Geschlechtspartner aufzuspüren. Die Weibchen fliegen nach erfolgter Begattung, um einen geeigneten Ort zur Eiablage zu finden. Beim Falterflug tragen allein die Weibchen zu einer räumlichen Umverteilung der Populationsdichte bei; d.h., der Ovipositionsflug der Weibchen ist das wichtigste dispersionsdynamische Element der Populationsdynamik von Z. diniana. Ein Migrationsmodell hat deshalb in erster Linie den Ovipositionsflug zu berücksichtigen.

Nicht der Flug an sich, sondern bloss die Ortsveränderung ist von Bedeutung. Dadurch wurde es notwendig, sämtliche Systemelemente als Funktion des Raumes aufzufassen. Die zu diesem Zweck erfolgte Diskretisierung des Raumes wurde gemäss der Raumstruktur, wie sie in Kap. 5 begründet sowie in Fig.8 und Tab.7 dargestellt ist, vorgenommen.

Bei der Modellierung des Falterfluges wurde hauptsächlich vom Verhalten der Z. diniana Weibchen ausgegangen. Gegeben ist für jedes einzelne Raumsegment Anzahl und Fekundität der Z. diniana Weibchen. Weiterhin bekannte Eingangsdaten sind die den Flug beeinflussenden Eigenschaften der Raumsegmente, wie beispielsweise der Raupenfrassschaden. Alle diese Angaben waren durch den vorgängigen, abundanzdynamischen Modellteil berechnet worden. Aufgabe des Teilmodelles Migration ist es, zu ermitteln, wieviele Eier in jedem Raumsegment von den Faltern abgelegt werden. Da sich Z. diniana Weibchen beim Ovipositionsflug gegenseitig nicht beeinflussen, wurde das Migrationsmodell so gestaltet, dass es lediglich den Flug der Falter eines einzigen Raumsegmentes modelliert. Das Migrationsmodell für das Gesamtsystem ergibt sich demnach erst durch die wiederholte Anwendung dieses einen Modellteiles, bis die Falter sämtlicher unterschiedener Raumsegmente des

Modellsystems ihren Ovipositionsflug abgeschlossen haben.

7.1. VERBALES MODELL DER MIGRATION

Der Ovipositionsflug der Weibchen beginnt unmittelbar nach der Begattung, kurz nach dem Ausschlüpfen der ersten Falter ab ca. dem 15. Juli (Meyer, 1969; Von Salis, 1974; Baltensweiler & Fischlin, 1979). Männchen und Weibchen begatten sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, denn im Durchschnitt erfolgen 1.24 Paarungen pro Falterpaar (Benz, 1969). Die Kopulation dauert 5 Stunden (Meyer, 1969). Vor der Begattung werden kaum Eier abgelegt. Kommt es trotzdem zur Ablage unbefruchteter Eier, so wird dadurch der Eiervorrat kaum merklich geschwächt (Benz, 1969). Zu Beginn des Ovipositionsfluges verfügen deshalb die Weibchen noch über ihr volles Eipotential.

Der Ovipositionsflug ist einer tageszeitlichen Rhythmik unterworfen. Ganz allgemein erfolgen sämtliche Falteraktivitäten, das Herumkrabbeln, die Aufnahme von Wasser oder Honigtau, die Kopulation sowie die Eiablage in der Dämmerung, zwischen 18 Uhr und Mitternacht (Maksymov, 1959; Meyer, 1969; Vaclena & Baltensweiler, 1978). All diese Aktivitäten erfordern jedoch eine Temperatur über 7 ° C, sonst verharren die Falter in einer Ruhestellung (Maksymov, 1959; Von Salis, 1974; Vaclena & Baltensweiler, 1978). Der Ovipositionsflug wird gelegentlich unterbrochen. Diese Unterbrüche brauchen jedoch nicht nur temperaturbedingt zu sein, sondern die Weibchen suchen nach Nahrung, erholen sich nach längeren Flügen oder prüfen, ob der Anflugsort zur Eiablage geeignet ist (Maksymov, 1959; Vaclena, 1977; Vaclena & Baltensweiler, 1978). Wird der Anflugsort als für eine Eiablage ungeeignet befunden, so wird der Flug fortgesetzt. Hierbei spielt einmal die Wirtspflanzenart und dann hauptsächlich das Ausmass des Frassschadens an einzelnen Bäumen und damit des ganzen Bestandes eine Rolle. Lärchen werden bevorzugt: So werden im Wahlversuch im Labor 79.1% der

MIGRATION

Eier auf Lärche, 15.8% auf Arve und 5.1% auf Fichte abgelegt (Maksymov, 1959). Kahlgefressene Bestände werden gemieden, grüne werden bevorzugt (Vaclena & Baltensweiler, 1978). Haben die Weibchen die Wahl zwischen grünen und gebräunten Zweigen, so bevorzugen sie im Wahlversuch diejenigen mit den grünen Nadeln zu 90% (Maksymov, 1959). Der Prozentsatz eierlegender Weibchen beträgt in einem Bestand, der zwischen 65 und 100% Frassschaden durch Raupen aufweist, im Mittel nur 27%, bei einem Frassschaden von weniger als 40% beträgt er im Mittel 82.5 % (Vaclena & Baltensweiler, 1978; s.a. Fig.22).

Es verhalten sich also nicht alle Falter gleich: Einige Falter empfinden einen Bestand als zur Eiablage geeignet, andere Weibchen verlassen ihn (Fig.20). Die Eier werden bevorzugt unter der Flechte P. exasperatula abgelegt (Nägeli, 1929; Maksymov, 1959; Van den Bos & Baltensweiler, 1977). Da diese Flechte jedoch im subalpinen Lärchenwicklersystem auf keiner Lärche fehlt, ist durch das Fehlen von Flechten keine Reduzierung der Eiablageeffizienz, die bis zu 50% betragen kann (Van den Bos & Baltensweiler, 1977), möglich. Bevor es jedoch zur eigentlichen Eiablage kommt, müssen die Eier erst gebildet werden. Dies erfolgt ebenfalls während des Ovipositionsflugflugs (Maksymov, 1959). Die postmetabole Eiproduktion wird nicht nur durch die Kopulation, sondern ebenso stark durch die Präsenz von grünen Lärchenzweigen stimuliert (Maksymov, 1959; Benz, 1969; Altwegg, 1971; Vaclena & Baltensweiler, 1978). Die Fekundität der Falter hängt auch von der schon erbrachten Flugleistung ab. Ist ein Weibchen 24 Stunden ohne Unterbrüche geflogen, so ist es erschöpft und hungrig, und seine Fekundität ist um 31% reduziert (Vaclena, 1977). Die Erholung und damit die Rückgewinnung der ursprünglichen Fekundität erfolgt jedoch rasch, etwa innert 2 Tagen (Vaclena, 1977). Die Eier werden in den oberen Kronenpartien zu Gelegen von 2 bis 3 Stück abgelegt (Maksymov, 1959). Pro Tag werden 1 bis 2 Eigelege abgelegt (Van den Bos & Baltensweiler, 1977). Doch nicht alle Eier sind fertil. Im Durchschnitt sind bloss 90.4% der Eier befruchtet (Benz, 1969; Vaclena, 1977).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Wird das Anflugsziel als zur Eiablage ungeeignet befunden, so setzen die Weibchen ihren Ovipositionsflug fort. Hierbei wird die Richtungswahl entscheidend durch die Windverhältnisse beeinflusst. Dabei versuchen die Falter, gegen den Wind anzufliegen; sie sind positiv anemotaktisch.

Im Flugmühleexperiment fliegen Weibchen während 5 Stunden mit einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 0.6 m/s (Vaclena, 1977). Dabei haben die Weibchen aber eine zusätzliche Leistung zu erbringen, da sie den Befestigungsbalken der Flugmühle mitdrehen müssen. Green (1962) hat für Rhyacionia buoliana Schiff. ein Verfahren postuliert, das es gestattet, Flugmühlegeschwindigkeiten auf Geschwindigkeiten bei unbehindertem Flug umzurechnen. Die Körpermasse, wie z.B. die Spannweite, die Flügelfläche, die Körperlänge und der Körperdurchmesser, sind bei Z. diniana wie bei R. buoliana Faltern gleich. Z. diniana würde demnach bei Windstille mit 1.86 m/s fliegen, was etwas über den 1.55 m/s für R. buoliana liegt.

Je stärker der Wind weht, gegen den der Falter anfliegt, umso grösser wird der Winkel zwischen Flugrichtung und Windrichtung. Für R. buoliana beträgt dieser Winkel bei 1.56 m/s 45° , bei einer Windstärke über 2.7 m/s 180° (Green & Pointing, 1962). Vaclena & Baltensweiler (1978) geben an, dass Z. diniana Falter bei über 2.8 m/s Windstärke Pheromonfallen nicht mehr gerichtet anfliegen können. Fliegende Z. diniana Falter werden demzufolge genau gleich wie R. buoliana Falter ab 2.8 m/s vom Wind in Windrichtung fortgetragen. Die Durchschnittsgeschwindigkeit für Winde der Stärkekatgorie über 2.8 m/s betrug 5.26 m/s an den SMA-Messstationen Bever, St. Moritz und Sils Maria. Bei extrem starken Winden mit einer Geschwindigkeit über 9 m/s können sitzende Lärchenwicklerfalter sogar von der Unterlage weggerissen und passiv vom Wind fortgetragen werden (Vaclena & Baltensweiler, 1978). Es ist demnach anzunehmen, dass Z. diniana Weibchen sich bei der Windgeschwindigkeit von 5.26 m/s, wie sie bei der Kategorie starke Winde vorherrscht, beim

MIGRATION

Ueberflug von Lärchen blitzschnell fallen lassen können, um ihren bisherigen Flug zu unterbrechen, wie das Green (1962) bei R. buoliana Weibchen direkt beobachtet hat.

Für die Windkategorie der schwachen Winde (Geschwindigkeit unter 2.8 m/s) ergab sich eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 1.93 m/s an den drei SMA-Messstationen. Ueberträgt man die Beziehung von Green & Pointing (1962) zwischen dem Anflugswinkel und der Windgeschwindigkeit bei R. buoliana auf Z. diniana, so fliegt Z. diniana bei einer Windstärke von 1.93 m/s mit einem Winkel von 60° gegen den Wind. Beim Versuch, zum Wind einen möglichst spitzen Winkel einzuhalten, bleiben die Falter im Wind; denn an den Randzonen einer schwachen Luftströmung nimmt die Windstärke ab. Dadurch fliegen die Z. diniana Falter in einem Zickzackflug windaufwärts. Sie fliegen dabei in Wirklichkeit aber eine doppelt so lange Strecke, als sie relativ zum Boden zurücklegen. Ist die Windströmung über eine weite Strecke gleichgerichtet, so bewegen sich die Tiere gegenüber dem Boden nicht windaufwärts, sondern seitlich, im Durchschnitt mit einem Winkel von 60° , vom Wind weg. Schliesslich fliegen die Z. diniana Weibchen bei völliger Windstille in beliebiger Richtung.

Wenn ungerichtete, turbulente Windströmungen vorherrschen, so fliegen die Z. diniana Falter nicht. Höchstens können sie über kurze Strecken von Böen passiv verfrachtet werden. In den Baumbeständen, wo sich die Falter ja hauptsächlich aufhalten, falls sie nicht von plötzlicher Kälte ausserhalb des Waldes überrascht worden sind, werden die Böen gebrochen, und die daraus resultierenden Luftbewegungen sind so wechselhaft in ihrer Richtung, dass keine signifikant gerichtete Ortsveränderung von Faltern mehr auftritt.

Neben der Flugrichtungswahl ist die zurückgelegte Flugdistanz ebenso wichtig. Vaclena (1977) fand, dass Z. diniana Weibchen auf der Flugmühle im Durchschnitt während 24 Stunden eine Strecke von 13.3 km fliegen (Maximum 55

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

km/24h). Davon haben sie 8.64 km während den ersten 6 Flugstunden zurückgelegt (Vaclena, 1977). Die Flugleistung, gemessen in km, wird durch zwei Faktoren beeinflusst: Erstens steht der Frassschaden (x) am Herkunftsort der Falter in einem linearen Zusammenhang zum prozentualen Anteil (y) der weiblichen Falter, die mehr als 5 km fliegen: $y=96.6-0.21x$ (Vaclena, 1977). Obwohl langsamer, scheinen Z. diniana ausdauerndere Flieger zu sein als R. buoliana Falter, die im Maximum nur 13 km zurücklegen (Green, 1962). Zweitens hängen die maximal erreichbaren Flugleistungen stark vom Alter der Falter ab. Im Durchschnitt wird ein Weibchen 25 Tage alt (Maksymov, 1959; Graf, 1974; Von Salis, 1974; Vaclena, 1977). Können die Falter sich jedoch nicht ernähren, wie das während den durchgeführten Flugmühleversuchen der Fall war, so leben sie lediglich wenige Tage. Ihre maximale, aktiv zurückgelegte Flugstrecke beträgt 86.7 km (Vaclena, 1977). Bei Unterstützung durch warme Gradientwinde sind jedoch sogar Flugstrecken bis zu 220 km nachgewiesen worden (Baltensweiler & von Salis, 1975). Es ist deshalb anzunehmen, dass guternährte Z. diniana Weibchen bei günstigen Witterungslagen gegenüber dem Boden ohne weiteres mehr als 300 km zu fliegen vermögen.

Falterflug ist im Oberengadin bis Ende September festzustellen (Baltensweiler & Fischlin, 1979).

7.2. MATHEMATISCHES MODELL DER MIGRATION

7.2.1. Herleitung der Gleichungen des Migrationsmodelles

Die Dispersionsdynamik wird als rekursiver Entscheidungsprozess aufgefasst: An jedem Punkt im Raum, d.h. in jedem Raumsegment, wählen die Weibchen von Z. diniana zwischen Eiablage und Ovipositionsflug. Entscheiden sie sich für den Ovipositionsflug, so müssen sie noch die Richtung in Abhängigkeit der Windverhältnisse wählen. Je nach Richtung gelangen die weiblichen Falter zu einem im Modellsystem definierten Ort, worauf der Entscheidungsprozess von neuem beginnt. Diese Rekursion wird solange fortgesetzt, bis sich alle Weibchen für die Eiablage entschieden, oder das Modellsystem verlassen haben (Fig. 20).

Als Rekursionsvariable wird k verwendet. Das aktuelle Raumsegment wird mit der Variablen $i(k)$ oder auch kurz nur mit i bezeichnet. Das Raumsegment, in dem die Rekursion beginnt, ist i_0 . In ihm haben sich die Weibchen f_0 mit der Fekundität fec_0 , bestimmt durch die vorangegangene Abundanzdynamik, entwickelt. Die Falter f_0 sind noch nicht geflogen; ihre anfängliche Flugdistanz d_0 beträgt demnach 0. Der Schadenindex, gemessen als prozentualer Anteil der durch Raupenfrass beschädigten Nadelmenge an der ursprünglich vorhandenen Nadelmasse, beträgt in diesem Raumsegment def_0 . Der Schadenindex in den übrigen Raumsegmenten, ebenfalls bestimmt durch die dort abgelaufene lokale Abundanzdynamik, ist mit def_i bezeichnet. Eier sind noch in keinem Raumsegment abgelegt worden.

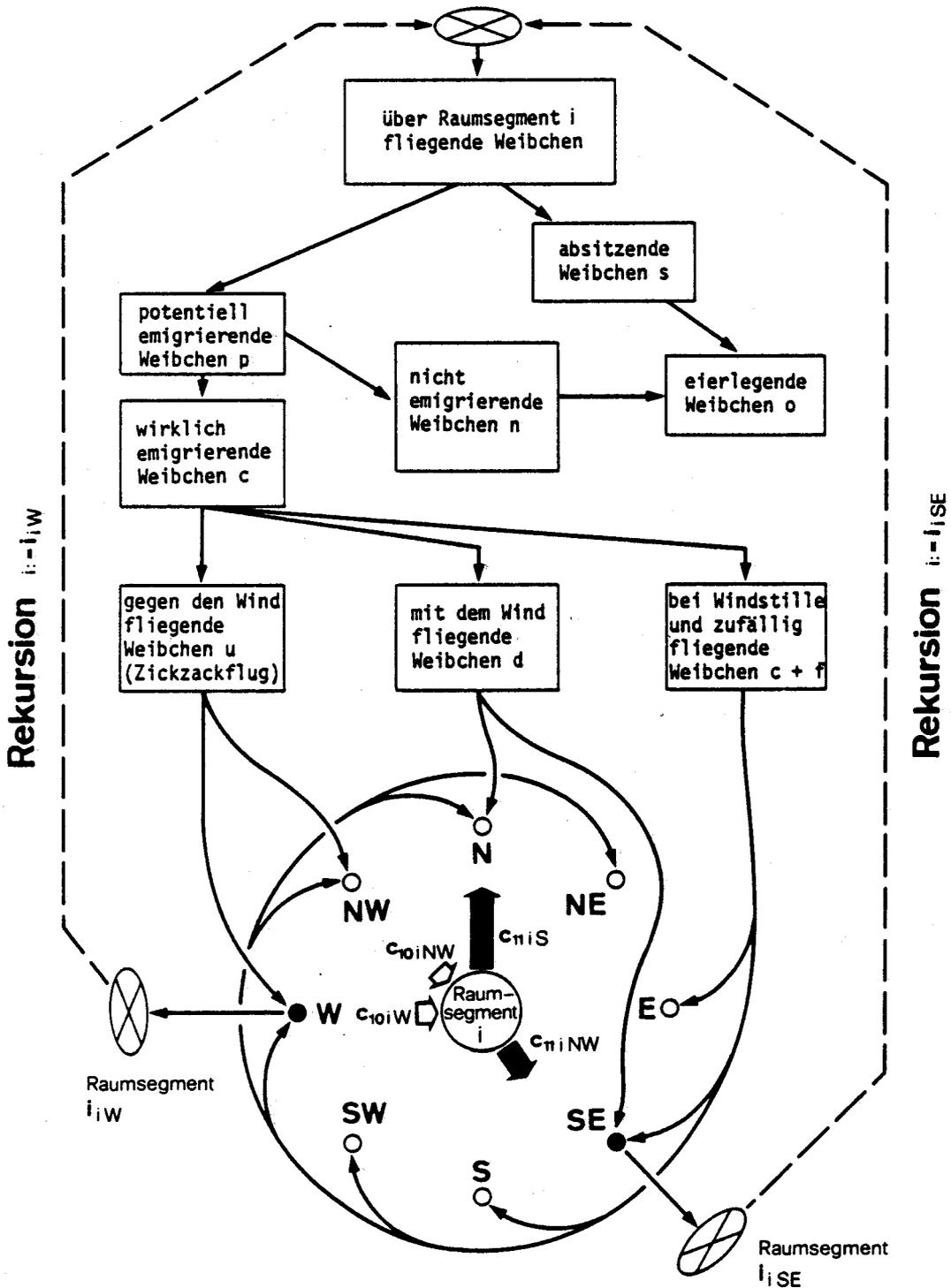


Fig. 20: Die Dispersionsdynamik von Z. diniana als rekursiver Prozess: Gemäss dem dargestellten Entscheidungsbaum teilen sich die Weibchen in eierlegende und weiterfliegende Falter auf. Windstärken und -häufigkeiten beeinflussen die Richtungswahl der emigrierenden Falter.

MIGRATION

$$\begin{aligned}
 k &:= 0 \\
 i &= i(k) := i_0 \\
 f(k) &:= f_0 \\
 fec_0 &:= fec_i \quad i = i_0 \\
 d(k) &:= d_0 = 0 \\
 def_i & \quad \forall i \in \{1, 2, 3, \dots, 20\} \\
 def_0 &= def_i \quad i = i_0
 \end{aligned}
 \tag{37}$$

Mit (37) sind sämtliche Anfangsbedingungen für die Rekursion gegeben.

Die noch verbleibende Flugleistungsfähigkeit der Weibchen hängt einerseits von der Konstitution, bedingt durch den Schadenindex def_0 des ursprünglichen Herkunftsortes i_0 , und andererseits von der schon zurückgelegten Distanz $d(k)$ ab (Fig. 21).

Aus den Angaben Vaclenas (1977) über den prozentualen Anteil der Weibchen, die mehr als 5 km fliegen, lässt sich, unter der Annahme einer linearen Beziehung zwischen Erschöpfungsgrad und Flugstrecke, die in Fig. 21 dargestellte Funktion herleiten. Hierbei wurde angenommen, dass alle noch nicht geflogenen Weibchen noch weiterzufliegen vermöchten, und dass ab einer maximalen Flugstrecke alle Falter erschöpft seien. Dadurch entsteht die folgende nichtlineare Funktion g_{exh} (exhausted):

$$g_{exh}(def_0, d(k)) = \begin{cases} (c_1 + c_2 def_0) d(k) & a \\ 1 & b \end{cases}
 \tag{38}$$

$$\begin{aligned}
 \text{Bedingungen:} \quad a & \quad d(k) < 1 / (c_1 + c_2 def_0) \\
 & \quad b \quad d(k) \geq 1 / (c_1 + c_2 def_0) \\
 \text{Parameter:} \quad c_1 &= (1 - 0.966) / 5 = 0.0068 \\
 & \quad c_2 = 0.21 / 5 = 0.042
 \end{aligned}$$

Neben den Weibchen, die ohnehin zu erschöpft sind, um den Ovipositionsflug fortsetzen zu können, gibt es solche, die

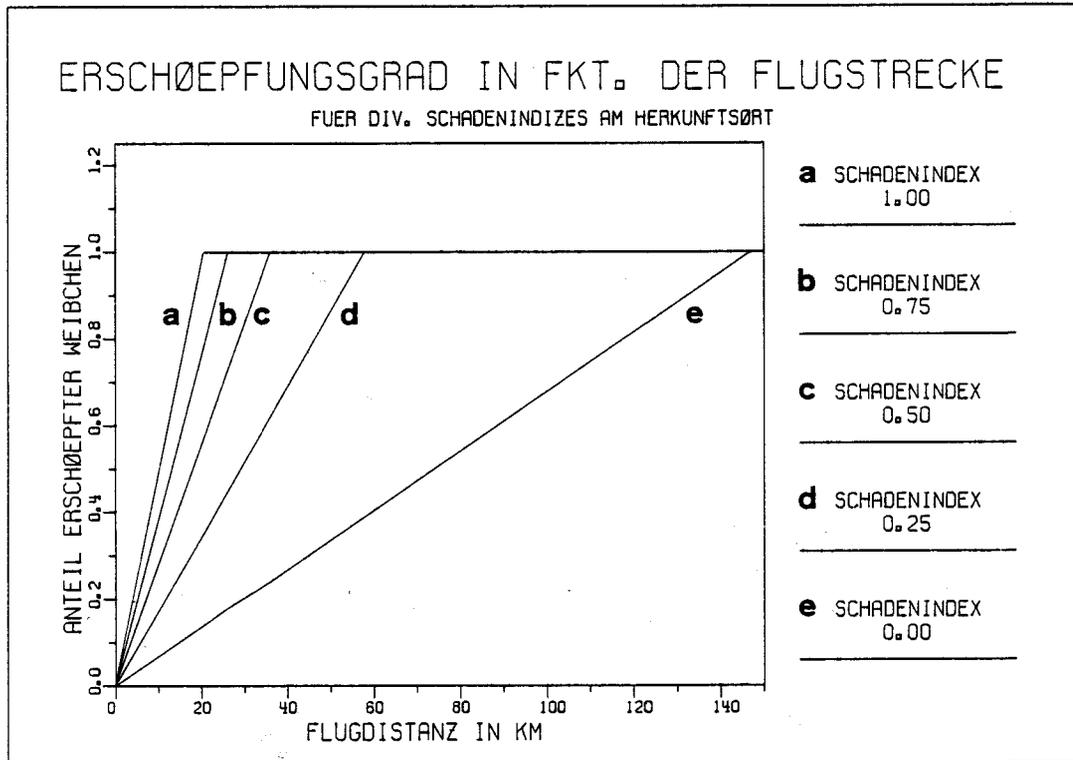


Fig. 21: Erschöpfungsgrad der Weibchen in Funktion der schon zurückgelegten Flugstrecke: Für verschiedene Frassschadenindizes des Herkunftsortes der Weibchen ist die jeweilige Beziehung dargestellt (nach Daten von Vaclena (1977)).

nicht weiterfliegen, weil sie das Raumsegment $i=i(k)$ zur Eiablage als genug attraktiv empfinden. Mit Hilfe der Angaben von Vaclena & Baltensweiler (1978) wurde der prozentuale Anteil $g_{attr}(def_i)$ (attractivity) eierlegender Weibchen als lineare Funktion des Frassschadens def_i formuliert (Fig.22):

$$g_{attr}(def_i) = c_3 + c_4 def_i$$

(39)

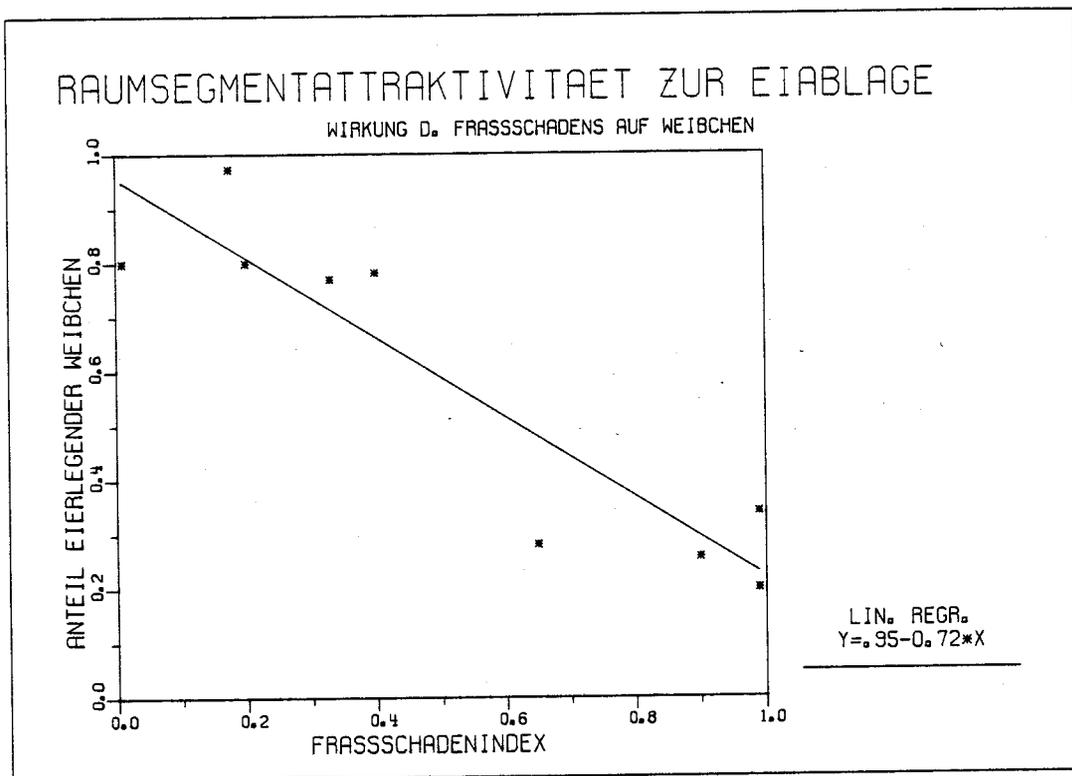
Parameter: $c_3 = 0.95$ $c_4 = -0.72$ 

Fig. 22: Anteil eierlegender Weibchen als Mass für die Attraktivität eines Raumsegmentes in Funktion des Raupenfrassschadens (nach Daten von Vaclena & Baltensweiler (1978)).

Der Anteil $g_{ovip}(def_0, d(k), def_i)$ (ovipositing females) der im Raumsegment verbleibenden Weibchen ergibt sich durch den Anteil der erschöpften Tiere ($g_{exh}(def_0, d(k))$ s. (38)) einschliesslich dem Anteil der Weibchen, die durch die Eigenschaften des Raumsegmentes zur Eiablage angeregt werden

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

($g_{attr}(def_i)$ s. (39)):

$$g_{ovip}(def_0, d(k), def_i) = g_{exh}(def_0, d(k)) + (1 - g_{exh}(def_0, d(k))) g_{attr}(def_i) \quad (40)$$

(38) und (39) in (40) eingesetzt, ergibt:

$$g_{ovip}(def_0, d(k), def_i) = \begin{cases} c_3 + c_4 def_i + (c_1 + c_2 def_0) \cdot (1 - c_3 - c_4 def_i) \cdot d(k) & a \\ 1 & b \end{cases} \quad (41)$$

Bedingungen: a $d(k) < 1 / (c_1 + c_2 def_0)$

b $d(k) \geq 1 / (c_1 + c_2 def_0)$

Parameter: $c_1 = 0.0068$ $c_2 = 0.042$

$c_3 = 0.95$ $c_4 = -0.72$

Die Anzahl sich niederlassender Weibchen s (settling) beträgt demnach:

$$s = g_{ovip}(def_0, d(k), def_i) \cdot f(k) \quad (42)$$

Alle übrigen Weibchen p (potentially emigrating females) gehören zu den potentiell emigrierenden Faltern:

$$p = f(k) - s = (1 - g_{ovip}(def_0, d(k), def_i)) \cdot f(k) \quad (43)$$

Hiervon können jedoch nicht sämtliche Tiere wirklich wegfliegen, da ungünstige, turbulente Windverhältnisse dies verunmöglichen. Die Anzahl der Weibchen n (not emigrating females), die aus diesen Gründen das Raumsegment $i=i(k)$ nicht verlassen können, ist proportional zur Häufigkeit c_{6i} dieser Windverhältnisse im Raumsegment i :

$$n = c_{6i} \cdot p \quad (44)$$

Die Anzahl eierlegender Weibchen o (ovipositing females) und damit die Anzahl abzulegender Eier l (laid eggs) berechnet

sich nach:

$$o = s + n \quad (45)$$

$$l = fec_o \cdot o$$

Die Zahl der nun wirklich emigrierenden Weibchen e (really emigrating females) beträgt:

$$e = p - n = (1 - c_{6i}) (1 - g_{ovip}(def_o, d(k), def_i)) \cdot f(k) \quad (46)$$

Die Anzahl der Tiere f (fools), die durch die vorherrschenden Windverhältnisse kaum beeinflusst werden, wählt die Flugrichtung zufällig:

$$f = c_5 \cdot e \quad (47)$$

Die restlichen Falter r (rest),

$$r = (1 - c_5) \cdot p \quad (48)$$

werden proportional zur Häufigkeit der Winde bei den Windkategorien Windstille (< 0.5 m/s), schwache Winde ($0.5 - 2.8$ m/s) und starke Winde (> 2.8 m/s) aufgeteilt: Für das Raumsegment $i = i(k)$ ist die Häufigkeit der Kategorie Windstille mit c_{7i} (Tab.12 in Abschnitt 5.3.2), diejenige der Kategorie schwache Winde mit c_{8i} (Tab.13 in Abschnitt 5.3.2) und diejenige der Kategorie starke Winde mit c_{9i} (Tab.14 in Abschnitt 5.3.2) bezeichnet. Diese Parameter müssen der Randbedingung $\sum_{n=7}^9 c_{ni} = 1$ genügen. Die Weibchen c (calmflyers), die bei Windstille fliegen, die Weibchen u (upwindflyers), die im Zickzackflug gegen den Wind, und die Weibchen d (downwindflyers), die mit dem Wind fliegen, berechnen sich auf die folgende Weise:

$$\begin{aligned} c &= c_{7i} \cdot r \\ u &= c_{8i} \cdot r \\ d &= c_{9i} \cdot r \end{aligned} \quad (49)$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Nun kann für jede der acht unterschiedenen Richtungen j (NE, E, SE, S, SW, W, NW, N) berechnet werden, wieviele weibliche Falter f_j in dieser Richtung fliegen:

$$f_j = 1/8(f+c) + c_{10ij} \cdot u + c_{11im} \cdot d \quad \forall j \in \{NE, E, SE, \dots, N\} \quad (50)$$

Hierbei bedeutet m die j diametral entgegengesetzte Richtung. Die Parameter c_{10ij} (Tab.13) beziehungsweise c_{11ij} (Tab.14) stehen für die Häufigkeiten der schwachen beziehungsweise der starken Winde, mit der diese im Raumsegment i aus der Richtung j wehen. Die Parameter c_{10ij} resp. c_{11ij} müssen jeweils für das Raumsegment i die folgende Randbedingung erfüllen: $\sum_{j=NE}^N c_{10ij} = 1$ resp. $\sum_{j=NE}^N c_{11ij} = 1$. Eindeutige Nachbarschaften zwischen den Raumsegmenten konnten jedoch bloss durch eine weitere Richtungsunterteilung erzielt werden (vgl. Abschnitt 5.3.1). Naheliegend ist es, f_j gemäss dem Verhältnis q der Flächenanteile c_{12ija} resp. c_{12ijb} der benachbarten Raumsegmente, wie sie durch die Untersektoren A resp. B in der Richtung j herausgeschnitten werden, aufzuteilen (Fig.9 und Tab.9 in Abschnitt 5.3.1):

$$\begin{aligned} q &= c_{12ija} / (c_{12ija} + c_{12ijb}) \\ f_{jA} &= q \cdot f_j \\ f_{jB} &= (1-q) \cdot f_j \end{aligned} \quad (51)$$

Schliesslich muss nun noch die Distanz, die die fliegenden Falter zurückzulegen haben, bestimmt werden. Um im Zickzackflug gegen den Wind zu fliegen, muss bei einem durchschnittlichen Anflugswinkel von 60° , bei gleicher Ortsveränderung wie bei einem Flug bei Windstille, ein Weibchen die doppelte Leistung vollbringen ($c_{13}=2$). Fliegt es jedoch mit dem Wind, so vollbringt es eine viel geringere Leistung, die dem Anteil der eigenen mittleren Geschwindigkeit von 1.86 m/s an der effektiven Fluggeschwindigkeit entspricht. Letztere setzt sich aus der mittleren Windgeschwindigkeit von 5.26 m/s und der Eigengeschwindigkeit des Falters von 1.86 m/s zusammen. Verglichen mit der Flugleistung bei Windstille entspricht

MIGRATION

also eine gleiche Ortsveränderung mit Hilfe des Windes nur einem Anteil von $c_{14} = 1.86 / (1.86 + 5.26) = 0.261$. Statt nun die gegenüber dem Boden zurückgelegte Distanz zu berechnen, ist es zweckmässig, die Flugstrecke $d(k)$ zur sog. physiologischen Flugdistanz umzudefinieren. Fliegen f_{jA} resp. f_{jB} Falter vom Raumsegment $i=i(k)$ zu den Nachbarsegmenten i_{ijA} resp. i_{ijB} , so legen sie dabei gegenüber dem Boden im Mittel eine Distanz c_{15ijA} resp. c_{15ijB} zurück (s. für Flugliniendistanzen zwischen den Zentren der Raumsegmente Tab.8 in Abschnitt 5.3.1). Dies entspricht einer physiologischen Flugdistanz von d_{ijA} resp. d_{ijB} . Gewichtet nach dem Anteil der Falter, die ohne Wind, gegen den Wind oder mit dem Wind fliegen, ergeben sich die physiologischen Flugdistanzen als gewichtetes Mittel gemäss der folgenden Formel:

$$\begin{aligned}
 t &= (1/8(f+c) + c_{13} \cdot c_{10ij} \cdot u + c_{14} \cdot c_{11im} \cdot d) / f_j \\
 d_{ijA} &= t \cdot c_{15ijA} \\
 d_{ijB} &= t \cdot c_{15ijB}
 \end{aligned}
 \tag{52}$$

Falls ein benachbartes Raumsegment vorhanden ist, fliegen in die Richtung jA resp. jB f_{jA} resp. f_{jB} Falter in das Raumsegment i_{ijA} resp. i_{ijB} ein. Sie legen dabei die physiologische Flugdistanz d_{ijA} resp. d_{ijB} zurück. Damit ergeben sich die folgenden Rekursionsgleichungen:

$$\begin{aligned}
 f(k+1) &= f_{jA} \text{ resp. } = f_{jB} \\
 d(k+1) &= d(k) + d_{ijA} \text{ resp. } + d_{ijB} \\
 i(k+1) &= i_{ijA} \text{ resp. } = i_{ijB} \\
 k &:= k+1
 \end{aligned}
 \tag{53}$$

Als Abbruchkriterium für die Rekursion gilt: $f_{jA} = 0$ resp. $f_{jB} = 0$.

Am Beispiel des Raumsegmentes 1 ist das Vorgehen bei der Aufteilung der weiblichen Falter in eierlegende und in emigrierende für jede der 16 unterschiedenen Flugrichtungen, gemäss den Gleichungen (41) bis (53), in Fig.23 graphisch dargestellt. Beispielsweise wird deutlich, dass Falter, die

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

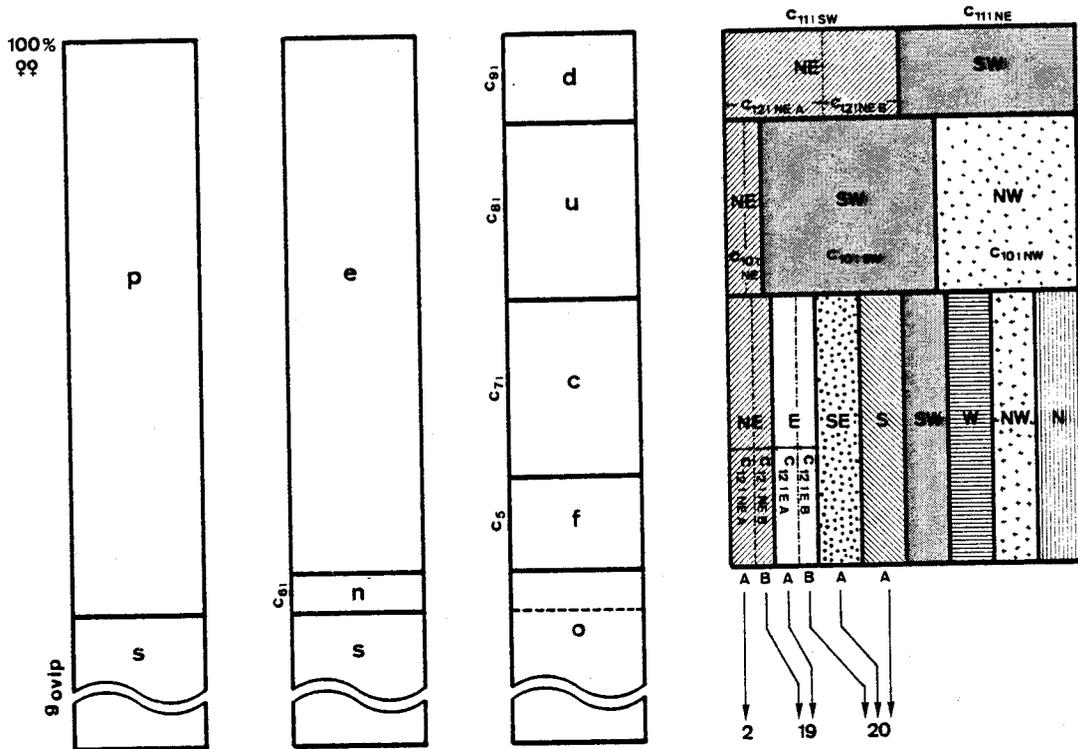


Fig. 23: Aufteilung der Lärchenwicklerweibchen über dem Raumsegment $i=1$ in eierlegende und emigrierende Falter gemäss der Rekursionsformel des Migrationsmodelles (s. Gleichungen (41) bis (53)). Die emigrierenden Falter fliegen in die benachbarten Raumsegmente 2, 19 und 20.

in einer Richtung j fliegen, in der keine benachbarten Raumsegmente vorhanden sind, nicht mehr in das System zurückkehren können.

MIGRATION

7.2.2. Gleichungssystem des mathematischen Modelles der Migration

Das Gleichungssystem (53) enthält die Rekursionsgleichungen und stellt zusammen mit den Anfangsbedingungen (37), dem Abbruchkriterium, den Parametern c_1 bis c_{15} sowie i_{ijA} resp. i_{ijB} das mathematische Modell der Migration der weiblichen Falter eines einzelnen Raumsegmentes i_0 dar. Die Gleichungen (45) definieren die mit dem Ovipositionsflug der Weibchen aus dem Raumsegment i_0 verknüpfte Eiablage. Setzt man nun in (53) die Gleichungen (41) bis (44) und (46) bis (52), sowie in (45) die Gleichungen (41) bis (44) ein, und wendet man das so erhaltene Gleichungssystem der Reihe nach auf sämtliche 20 Raumsegmente an, so erhält man das vollständige Gleichungssystem des Modelles der Migration für das Gesamttal:

<u>Gegeben:</u>	Weibchen	f_i	}	$\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, 20\}$
	Fekundität	fec_i		
	Frassschaden	def_i		
	Abgelegte Eier	$l_i=0$		

FOR $i_0 := 1$ TO 20 DO

Anfangsbedingungen:

$k=0$

$i(k) := i_0$

$f(k) := f_0 = f_i$ wobei $i = i_0$

$fec_0 := fec_i$ wobei $i = i_0$

$d(k) := d_0 = 0$

$def_0 = def_i$ wobei $i = i_0$

REKURSIONSFORMEL:

$x(k) = d(k)$ $y(k) = f(k)$ $i = i(k)$

-Eiablage:

$l_i := l_i + fec_0 \cdot ((1 - c_{6i}) g_{ovip}(def_0, x(k), def_i) + c_{6i}) \cdot y(k)$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

-Ovipositionsflug:

FOR j:=NE TO N DO $j \in \{NE, E, SE, \dots, N\}$

$$f(k+1) := c_{12ijA} / (c_{12ijA} + c_{12ijB}) \cdot (1/8c_5(1-c_{6i}) + (1-c_5)(1/8c_{7i} + c_{10ij}c_{8i} + c_{11lim}c_{9i})) \cdot (1-g_{ovip}(def_0, x(k), def_i)) \cdot y(k)$$

$$d(k+1) := x(k) + c_{15ijA} \cdot (1/8(c_5(1-c_{6i}) + c_{7i}(1-c_5)) + c_{13}c_{10ij}c_{8i}(1-c_5) + c_{14}c_{11lim}c_{9i}(1-c_5)) / (1/8c_5(1-c_{6i}) + (1-c_5)(1/8c_{7i} + c_{10ij}c_{8i} + c_{11lim}c_{9i}))$$

i(k+1):=i_{ijA}

IF f(k+1)>0 THEN k:=k+1 (REKURSION)

(54)

$$f(k+1) := c_{12ijB} / (c_{12ijA} + c_{12ijB}) \cdot (1/8c_5(1-c_{6i}) + (1-c_5)(1/8c_{7i} + c_{10ij}c_{8i} + c_{11lim}c_{9i})) \cdot (1-g_{ovip}(def_0, x(k), def_i)) \cdot y(k)$$

$$d(k+1) := x(k) + c_{15ijB} \cdot (1/8(c_5(1-c_{6i}) + c_{7i}(1-c_5)) + c_{13}c_{10ij}c_{8i}(1-c_5) + c_{14}c_{11lim}c_{9i}(1-c_5)) / (1/8c_5(1-c_{6i}) + (1-c_5)(1/8c_{7i} + c_{10ij}c_{8i} + c_{11lim}c_{9i}))$$

i(k+1):=i_{ijB}

IF f(k+1)>0 THEN k:=k+1 (REKURSION)

Hilfsfunktionen:

$$g_{ovip}(def_0, d(k), def_i) = \begin{cases} c_3 + c_4 def_i + (c_1 + c_2 def_0) \cdot (1 - c_3 - c_4 def_i) d(k) & a \\ 1 & b \end{cases}$$

Bedingungen: a $d(k) < 1/(c_1 + c_2 def_0)$
 b $d(k) \geq 1/(c_1 + c_2 def_0)$

m = { NE j=SW
 E j=W
 SE j=NW
 S j=N
 SW j=NE
 W j=E

MIGRATION

NW	j=SE
N	j=S

Resultat: l_i $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, 20\}$

Tab.17 enthält Angaben über die Werte, die Bedeutung und die Herleitung der Parameter c_1 bis c_{15} sowie ijA resp. ijB .

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Symbol	Wert	Herleitung, Bedeutung	Quellen
c ₁	0.0068	(1-0.966)/5 Minimaler Anteil erschöpfter Weibchen pro geflogenen km	Vaclena, 1977
c ₂	0.042	0.21/5 Zunahme Anteil erschöpfter Weibchen pro geflogenen km bei Kahlfrass	Vaclena, 1977
c ₃	0.95	Achsenabschnitt L.R. Maximale Attraktivität zur Eiablage	Vaclena & Baltensweiler, 1978
c ₄	-0.72	Regressionskoeffizient L.R. Attraktivitätsabnahme durch Kahlfrass	Vaclena & Baltensweiler, 1978
c ₅	0	Schätzung Anteil durch Winde unerfasster Weibchen	SMA-Klimadaten
c _{6i}	0	Schätzung Häufigkeit von Turbulenzen im Raumsegment i	SMA-Klimadaten
c _{7i}	s.Tab.12	Schätzung Häufigkeit Windstille (0-0.5 m/s) im Raumsegment i	SMA-Klimadaten
c _{8i}	s.Tab.13	Schätzung Häufigkeit schwache Winde (0.5-2.8 m/s) im Raumsegment i	SMA-Klimadaten
c _{9i}	s.Tab.14	Schätzung Häufigkeit starke Winde (>2.8 m/s) im Raumsegment i	SMA-Klimadaten
c _{10ij}	s.Tab.13	Schätzung Häufigkeit eines schwachen Windes (0.5-2.8 m/s) im Raumsegment i aus Richtung j	SMA-Klimadaten; unpubl. Windmessungen
c _{11ij}	s.Tab.14	Schätzung Häufigkeit eines starken Windes (>2.8 m/s) im Raumsegment i aus Richtung j	SMA-Klimadaten; unpubl. Windmessungen

MIGRATION

c _{12ijA} c _{12ijB}	s.Tab.9	Flächenteilstück des dem Raumsegment i in Richtung j im Untersektor A resp. B benachbarten Raumsegmentes	Schätzung Karte 1:25'000 Schw. Landes- topographie
c ₁₃	2	$1/\cos(x)$ Verhältnis Zickzackflugstrecke zur Luftliniendistanz bei dem Windmittel von 1.93 m/s (Anflugswinkel $x=60^\circ$) der schwachen Winde (0.5-2.8 m/s)	SMA-Klimadaten (Bever, St. Moritz und Sils Maria); Green & Pointing, 1962
c ₁₄	0.261	$1.86/(1.86+5.26)$ Anteil Eigengeschwindigkeit von 1.86 m/s an Gesamtgeschwindigkeit bei Flug mit starkem Wind (>2.8 m/s) mit einem Mittel von 5.26 m/s	Vaclena, 1977; Green, 1962; SMA-Klimadaten (Bever, St. Moritz und Sils Maria)
c _{15ijA} c _{15ijB}	s.Tab.8	Luftliniendistanz zwischen Zentrum des Raumsegmentes i und dem Zentrum des in Richtung j im Untersektor A resp. B benachbarten Raumsegmentes	Karte 1:25'000 Schw. Landes- topographie
i _{ijA} i _{ijB}	Tab.8,9	Index des Raumsegmentes, das dem Raumsegment i in der Richtung j im Untersektor A resp. B benachbart ist	Begehung des Oberengadins; Karte 1:25'000 Schw. Landes- topographie

Tab. 17: Parameter des Migrationsmodelles (i: Index der Raumsegmente 1 bis 20; j: Richtungsindex NE, E, SE, S, SW, W, NW, N; A resp. B: Untersektoren von j in positiver resp. negativer Drehrichtung) (Im einzelnen ist die Herleitung der Werte im Anhang dargelegt).

7.3. SIMULATIONSMODELL DER MIGRATION

Das Gleichungssystem (54) des mathematischen Modelles der Migration konnte nicht unverändert in das Simulationsmodell übernommen werden. Dies hätte ein viel zu ineffizientes Simulationsprogramm ergeben. Es wurde deshalb bei der Erstellung des Simulationsmodelles teilweise auch auf die Gleichungen, wie sie bei der Herleitung des mathematischen Modelles verwendet wurden, zurückgegriffen. Tab.18 enthält die Symbole aller wichtigen Variablen und Parameter des mathematischen Modelles und deren entsprechende Bezeichner, wie sie im Simulationsmodell verwendet worden sind.

Bezeichner im Simulationsmodell	mathematisches Symbol
AFD	$x(k)$
ATTRMAX	c_3
ATTRRED	c_4
AUTOHEGGS+STRANGEGGS	l_i
CALMFLYERS	c
DI	j
DOWNWINDFLYERS	d
EXHINC	c_2
FD	$c_{14} c_{11} i_j \cdot d$
FECUNDITYO	fec_0
FFC	$1/8(f+c)$
FLY.DIST	$d(k)$
FLY.FLYERS	$f(k)$
FOOLS	f
FRSNR	i_0
FU	$c_{13} c_{10} i_j \cdot u$
LAIDEGGS	l
MINEXH	c_1
NOTEMIGRATING	n
NOTGRASPED	c_5

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

OVIPOSITING	o
OWNCONTRB	c ₁₄
PA	q
POOLDIR	f _j
POTEMIGRATING	p
REST	r
SETTLING	s
SITE[TOW].WIND.TURB.FREQUENCY	c _{6i}
SITE[TOW].WIND.LULL.FREQUENCY	c _{7i}
SITE[TOW].WIND.FIELD.WEAK.FREQUENCY	c _{8i}
SITE[TOW].WIND.FIELD.STRONG.FREQUENCY	c _{9i}
SITE[TOW].WIND.FIELD.WEAK.DIR[DI].FREQUENCY	c _{10ij}
SITE[TOW].WIND.FIELD.STRONG.DIR[DI].FREQUENCY	c _{11ij}
SITE[TOW].NEIBOURA[DI].AREA	c _{12ija}
SITE[TOW].NEIBOURB[DI].AREA	c _{12ijb}
SITE[TOW].NEIBOURA[DI].DISTANCE	c _{15ija}
SITE[TOW].NEIBOURB[DI].DISTANCE	c _{15ijb}
TOW	i=i(k)
UPWINDFLYERS	u
W	t
ZIGZAGF	c ₁₃

Tab. 18: Codierungstabelle zum Simulationsmodell der Migration: Die wichtigsten einander entsprechenden Variablen und Parameter sind mit dem im Simulationsprogramm verwendeten Bezeichner und dem mathematischen Symbol einander gegenübergestellt.

8. SIMULATIONEN

Sämtliche Simulationen wurden bloss für das Lärchenwicklersystem im Oberengadin durchgeführt. Ergaben sich in der simulierten Populationsdichte y_t von Z. diniana Gradationen, so wurde aus allen verfügbaren Zyklen die sog. simulierte Durchschnittsgradation errechnet. Da das Oberengadin als repräsentativ für das subalpine Lärchenwicklersystem betrachtet worden ist, wurde die Durchschnittsgradation als Simulation des subalpinen Lärchenwicklersystems aufgefasst.

Für die Simulationen wurden Anfangswerte der Zustandsvariablen benötigt. Der Rohfasergehalt r_t ist mit Ausnahme von Fischlin et al. (in Vorb.) nur für einzelne Bäume und nicht für das ganze Oberengadiner Tal geschätzt worden (Benz, 1974; Omlin, 1977). Alle diese Daten waren deshalb zur Bestimmung von r_0 ungeeignet. Es blieb nichts anderes übrig, als den Anfangswert r_0 zu identifizieren. Der Einfachheit halber wurde bei den Simulationen mit dem Migrationsmodell in jedem Raumsegment derselbe Wert für r_0 verwendet ($r_{0,i} = r_0$). Mit Ausnahme der Simulationen des Abschnittes 8.7. zum Wiederaufbau der Population von Z. diniana nach einer hypothetischen Ausrottung, wurde r_0 gleich 15% gesetzt. Im Abschnitt 8.7. wurde ein r_0 von $rf_{\min} = c_{12} = 11.99\%$ verwendet.

Für den Anfangswert der zweiten Zustandsvariablen e_t konnte auf die beobachteten Dichteschätzungen y_t' zurückgegriffen werden (Tab.10). Setzt man (27) in (28), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24) ein, so erhält man aus (28) die sog. Ausgangsfunktion $g_y(r_t, e_t)$:

$$\begin{aligned}
 y_t &= g_y(r_t, e_t) \\
 &= (1-c_2r_t-c_3)(1-c_1)e_t/nrt/c_{17} \\
 &= (p_3r_t+p_4)e_t/p_{14}
 \end{aligned}
 \tag{55}$$

SIMULATIONEN

Ersetzt man r_t mit r_0 sowie e_t mit e_0 , so lässt sich aus dem ersten Wert y_{t_0}' der beobachteten Dichteschätzungen y_t' mit Hilfe der Umkehrfunktion zur Ausgangsfunktion (55) der Anfangswert e_0 wie folgt berechnen:

$$\begin{aligned} e_0 &= y_{t_0}' \cdot nrt \cdot c_{17} / (1 - c_2 r_0 - c_3) / (1 - c_1) \\ &= y_{t_0}' \cdot p_{14} / (p_3 r_0 + p_4) \end{aligned} \quad (56)$$

In allen Simulationen wurde der Anfangswert e_0 gemäss (56) bestimmt. Wurden mehrere Raumsegmente unterschieden (Migrationsmodell), so wurde $e_{0,i}$ für das Raumsegment i sinngemäss zu Gleichung (56) bestimmt: Es wurde in (56) e_0 durch $e_{0,i}$ und nrt durch nrt_i (Lärchenstammzahlen in Tab.7) ersetzt.

Die Periode von 1949 bis 1977 umfasst 3 ganze Gradationen von Z. diniana, und es liegen für diesen ganzen Zeitbereich lückenlose Dichteschätzungen vor (Tab.10). Um den Vergleich zwischen Simulation und Beobachtung zu ermöglichen, wurden die meisten Simulationen im gleichen Zeitbereich durchgeführt. Lediglich zur empirischen Untersuchung der Stabilität des Modellsystems musste dieser Zeitbereich manchmal verlängert werden.

Grundsätzlich sind folgende Typen von Simulationen zu unterscheiden:

- Simulationen im Falle von SIMKIND=NOMIGRATION ergaben die Anbundanzdynamik des Lärchenwicklers. Sie wurden alle mit dem Gleichungssystem (35) und (36) durchgeführt.
- Für die Simulationen im Falle von SIMKIND=IMMIGRATION wurde das Gleichungssystem (35) leicht abgeändert: Die Differenzgleichung $e_{t+1} = g_e(r_t, e_t)$ wurde um den additiven Term u , der Anzahl immigrierter Tiere, erweitert:

$$e_{t+1} = g_e(r_t, e_t) + u_t \quad (57)$$

Es wurden zwei Szenarien, d.h. Datensätze für die Eingangsvariable u_t , verwendet: Gemäss der Konglobationshypothese kommen ständig, jedes Jahr ähnlich viele Falter von der Umwelt in das Oberengadin herein. Die Eingangsvariable u_t erhielt deshalb einen konstanten Wert von $u_0 = nrt \cdot 0.1174$ Eier/Baum, was z.B. 2000 einfliegenden Weibchen mit einer Fekundität von 30 Eiern/Weibchen entspricht.

Gemäss der Translokationshypothese darf u_t nicht konstant sein. In Jahren mit hoher Lärchenwicklerdichte am Herkunftsort, dem sog. Herd, immigrieren weit mehr Falter in das Lärchenwicklersystem hinein als in Jahren mit niederen Dichten. Die Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin besteht aus einem Teil des subalpinen Lärchenwicklersystems. Aus diesem Grund wurde die Durchschnittsgradation des subalpinen Lärchenwicklersystems (Tab.6) dazu verwendet, die Werte u_t zu bestimmen. Die Durchschnittsgradation wurde als symmetrisch bezüglich dem Kulminationsjahr angesehen. Tab.19 enthält die Raupendichten dieser symmetrisierten Durchschnittsgradation und die zugehörigen Vermehrungskoeffizienten, wobei als Basis die niedrigste Dichte im Gradationsjahr +4 diente.

SIMULATIONEN

Gradations- jahr	Raupendichte	Vermehrungs- koeffizient
0	204.693	889.970
<u>+1</u>	66.390	288.630
<u>+2</u>	9.010	39.630
<u>+3</u>	0.980	4.239
<u>+4</u>	0.230	1.000

Tab. 19: Raupendichten der symmetrisierten Durchschnittsgradation im subalpinen Lärchenwicklersystem und die zugehörigen Vermehrungskoeffizienten (Basis: Dichte im Gradationsjahr +4; Daten aus Tab.6)

Im subalpinen Lärchenwicklersystem traten in den letzten 30 Jahren Kulminationen in folgenden Jahren auf: 1954, 1963 und 1973. Ausgehend von einer immigrierenden Basiszahl von Tieren u_0 und den Vermehrungskoeffizienten aus Tab.19 konnten die Werte für u_t nun gemäss Tab.20 bestimmt werden.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Jahr t	u_t
1954, 1963, 1973	889.970 u_0
1953, 1955, 1962, 1964, 1972, 1974	288.630 u_0
1952, 1956, 1961, 1965, 1971, 1975	39.174 u_0
1951, 1957, 1960, 1966, 1970, 1976	4.239 u_0
1949, 1950, 1958, 1959, 1967, 1968, 1969, 1977	1.000 u_0

Tab. 20: Zahl u_t (Eingangsvariable) der ins Oberengadin aus dem übrigen subalpinen Lärchenwicklersystem immigrierenden Falter. Szenario des Einfluges gemäss der Translokationshypothese.

Um die Simulationsergebnisse möglichst vergleichbar zu halten, wurde in allen Simulationen als Wert für u_0 nrt·0.1174 Eier/Baum eingesetzt.

- Im Falle von SIMKIND=BOTH musste das abundanzdynamische Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell gekoppelt werden. Das Modellsystem entsprach jetzt nicht mehr bloss dem Oberengadiner Tal als Ganzem, wie dies in allen Simulationen vom Typ SIMKIND=NOMIGRATION und SIMKIND=IMMIGRATION der Fall ist, sondern das Modell des Oberengadiner Tals wurde jetzt räumlich strukturiert, d.h. es wurden die 20 Raumsegmente wie sie in Fig.8 und den Tabellen 7, 8, 9 und 12 bis 14 definiert und

SIMULATIONEN

charakterisiert wurden, unterschieden. Das lokale abundanzdynamische Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung, definiert durch das Differenzgleichungssystem (35) und (36), wurde nun auf jedes dieser Raumsegmente angewendet. Zu diesem Zweck mussten die Zustandsvariablen r und e , die Eingangsvariable u sowie die Ausgangsvariable y für jedes einzelne der 20 Raumsegmente undefiniert werden. Das dispersionsdynamische Migrationsmodell, definiert durch den rekursiven Algorithmus (54), stellte dann die Verknüpfung zwischen den verschiedenen Raumsegmenten her. Dadurch entstand ein System 40. Ordnung mit den Zustandsvariablen $r_{t,i}$ und $e_{t,i}$, den Eingangsvariablen $u_{t,i}$ und den Ausgangsvariablen $y_{t,i}$.

Die Koppelung zwischen dem abundanzdynamischen Differenzgleichungssystem (35) sowie (36) und dem dispersionsdynamischen, rekursiven Algorithmus (54) wird leicht ersichtlich, wenn die Gleichungssysteme (35) und (36), resp. (54) vorerst umgeschrieben werden: Das abundanzdynamische Differenzgleichungssystem (35) und (36), angewandt auf ein einzelnes Raumsegment i , wird folgendermassen geschrieben:

$$\begin{aligned} r_{t+1,i} &= g_r(r_{t,i}, e_{t,i}) \\ e_{t+1,i} &= g_e(r_{t,i}, e_{t,i}) + u_{t,i} \\ y_{t,i} &= g_y(r_{t,i}, e_{t,i}) \end{aligned} \quad (58)$$

Das dispersionsdynamische Migrationsmodell (54), angewandt auf ein einzelnes Raumsegment i , kann kurz als

$$l_i = M(\underline{f}, \underline{fec}, \underline{def}, i) \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, 20\} \quad (59)$$

geschrieben werden. Die Vektoren \underline{f} , \underline{fec} und \underline{def} bestehen je aus 20 Elementen. Das i -te Element steht für den betreffenden Wert im Raumsegment i . Um die Koppelung durchzuführen, muss die Gleichung (58) nochmals leicht modifiziert werden. Die zweite Differenzgleichung in

(58) kann auch folgendermassen geschrieben werden:

$$\begin{aligned} e_{t+1,i} &= fec_i \cdot f_i + u_{t,i} \\ &= g_{fec}(r_{t,i}) \cdot g_f(r_{t,i}, e_{t,i}) + u_{t,i} \end{aligned} \quad (60)$$

Berücksichtigt man (33) und setzt man (10) in (30), (29) in (30), (27) in (10), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24) ein, so lassen sich die in (60) noch unbestimmten Terme durch folgende Gleichungen definieren:

$$fec_i = g_{fec}(r_{t,i}) = c_{10} r_{t,i} + c_{11} \quad (61)$$

$$\begin{aligned} f_i &= g_f(r_{t,i}, e_{t,i}) \\ &= (1 - g_{mstarv}(p_1 r_{t,i} + p_2, p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i})) \\ &\quad \cdot (c_2 c_7 c_9 (1 - c_1) r_{t,i}^2 - c_9 (1 - c_1) (c_2 (1 - c_8) \\ &\quad + c_7 (1 - c_3)) r_{t,i} + c_9 (1 - c_1) (1 - c_3) (1 - c_8)) e_{t,i} \end{aligned}$$

wobei:

$$g_{mstarv}(p_1 r_{t,i} + p_2, p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i}) = \begin{cases} 0 & a \\ \exp(-(p_1 r_{t,i} + p_2) / (p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i})) & b \end{cases}$$

Bedingungen

$$\begin{aligned} a \quad & p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i} = 0 \\ b \quad & p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i} > 0 \end{aligned}$$

Parameter:

$$\begin{aligned} p_1 &= c_4 \\ p_2 &= c_5 \\ p_3 &= -c_2 c_6 (1 - c_1) \\ p_4 &= c_6 (1 - c_1) (1 - c_3) \end{aligned}$$

Setzt man (61) in (60) ein und ersetzt man die zweite Differenzgleichung in (58) durch (60), so erhält man ein zu (35) sowie (36) immer noch isomorphes Gleichungssystem:

SIMULATIONEN

$$\begin{aligned}
 r_{t+1,i} &= g_r(r_{t,i}, e_{t,i}) \\
 e_{t+1,i} &= g_{fec}(r_{t,i}) \cdot g_f(r_{t,i}, e_{t,i}) + u_{t,i} \\
 Y_{t,i} &= g_y(r_{t,i}, e_{t,i}) \\
 &\text{für } g_{fec}(r_{t,i}) \text{ und } g_f(r_{t,i}, e_{t,i}) \text{ s. (61)}
 \end{aligned}
 \tag{62}$$

Das Gleichungssystem (62) hat nun den Vorteil, dass die ersten beiden Argumente des Migrationsmodelles $M(\underline{f}, \underline{fec}, \underline{def}, i)$ bestimmbar werden. Das dritte benötigte Argument entspricht dem Frassschadenindex, der für jedes Raumsegment noch bestimmt werden muss. Setzt man (11) in (12), (2) in (12), (10) in (11), (27) in (10), (25) in (27), (26) in (25), (24) in (25) und (23) in (24) ein, so lässt sich der Frassschadenindex def_i im Raumsegment i wie folgt berechnen:

$$\begin{aligned}
 d_{efi} &= g_{def}(r_{t,i}, e_{t,i}) \\
 &= (1 - g_{mstarv}(p_1 r_{t,i} + p_2 p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i})) \\
 &\quad \cdot (p_3 r_{t,i} e_{t,i} + p_4 e_{t,i}) / (p_1 r_{t,i} + p_2) \\
 &\text{für } p_1, p_2, p_3, p_4 \text{ und } g_{mstarv} \text{ s. (61)}
 \end{aligned}
 \tag{63}$$

Die soweit vorbereitete Koppelung zwischen den beiden Modellen wird nun durch die Definition einer Schnittstelle durchführbar:

Schnittstelle:

$$e_{t+1,i} = l_i + u_{t,i} = M(\underline{f}, \underline{fec}, \underline{def}, i) + u_{t,i}
 \tag{64}$$

Setzt man (64) in (62) ein und wendet man (61) und (63) zur Berechnung der einzelnen Vektorkomponenten in (64) an, so entsteht das folgende, nun gekoppelte Differenzgleichungssystem:

$$\begin{aligned}
 r_{t+1,i} &= g_r(r_{t,i}) && i=1, 2, 3, \dots, 20 \\
 e_{t+1,i} &= M(\underline{f}, \underline{fec}, \underline{def}, i) + u_{t,i} && i=1, 2, 3, \dots, 20 \\
 Y_{t,i} &= g_y(r_{t,i}, e_{t,i})
 \end{aligned}
 \tag{65}$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Bei Simulationen zur Immigration von Faltern aus der Umwelt in das System nimmt $u_{t,i}$ Werte verschieden von Null an. Genau gleich wie bei SIMKIND=IMMIGRATION wurden auch bei SIMKIND=BOTH die zwei Szenarien, das eine gemäss der Konglobationshypothese und das zweite gemäss der Translokationshypothese, verwendet. Es wurden im Gegensatz zu SIMKIND=IMMIGRATION jedoch zwei Klassen von Raumsegmenten unterschieden: Die Raumsegmente 1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16 und 20 grenzen an Lärchen-Arvenwälder der Umwelt des Lärchenwicklersystems im Oberengadin. Es wurde deshalb angenommen, dass in ihnen eine stärkere Immigration stattfindet als in den übrigen Raumsegmenten. Die Eingangsvariablen $u_{t,i}$ wurden deshalb auf folgende Weise bestimmt:

$$u_{t,i} = m_i \cdot v_t \cdot u_{0,i} \quad (66)$$

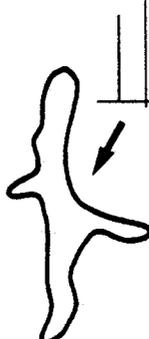
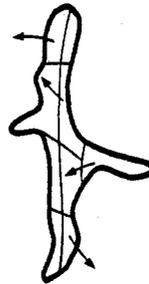
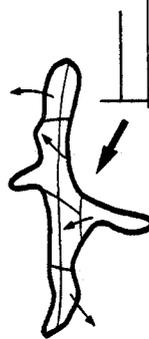
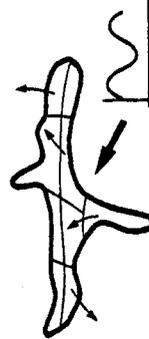
wobei m_i wie folgt definiert wurde

i	m _i
2, 3, 4, 7, 13, 17, 18, 19	1
1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 20	4

Die Vermehrungskoeffizienten v_t betragen gemäss der Konglobationshypothese immer 1. Im Fall der Translokationshypothese entsprechen die Vermehrungskoeffizienten den Werten wie sie in Tab.20 verwendet wurden. Für $u_{0,i}$ wurde in allen Simulationen der Wert $u_{0,i} = nrt_i \cdot 0.1174$ Eier/Baum verwendet. Die Werte für nrt_i entsprechen den Lärchenstammzahlen in Tab.7.

Es ergeben sich nun die folgenden, auf der nächsten Seite dargestellten Grundtypen von Simulationen:

SIMULATIONEN

Populations- dynamische Faktoren	Oekolog. Prozesse (Hinweis auf die ent- sprechenden Simulationen)	SIMKIND	Einflugs- szenario	Schema
Fertilität, Mortalität	ABUNDANZDYNAMIK (Abschnitt 8.2.)	NOMIGRATION	-	
Fertilität, Mortalität, Immigration	EINFLUG UND ABUNDANZ- DYNAMIK (Abschnitt 8.4.)	IMMIGRATION	Konglobation	
Fertilität, Mortalität, Immigration	EINFLUG UND ABUNDANZ- DYNAMIK (Abschnitt 8.4.)	IMMIGRATION	Translokation	
Fertilität, Mortalität, Immigration, Emigration	ABUNDANZ- UND DISPERSIONS- DYNAMIK (= POPULATIONSDYNAMIK) (Abschnitt 8.3.)	BOTH	-	
Fertilität, Mortalität, Immigration, Emigration	EINFLUG, ABUNDANZ- UND DISPERSIONSDYNAMIK (= POPULATIONSDYNAMIK) (Abschnitt 8.4.)	BOTH	Konglobation	
Fertilität, Mortalität, Immigration, Emigration	EINFLUG, ABUNDANZ- UND DISPERSIONSDYNAMIK (= POPULATIONSDYNAMIK) (Abschnitt 8.4.)	BOTH	Translokation	

8.1. SIMULATION DES LEBENSZYKLUS VON Z. DINIANA

Fig.24 zeigt die Resultate einer Simulation mit dem leicht abgeänderten lokalen, abundanzdynamischen Modell (SIMKIND=NOMIGRATION) nach den Gleichungen (35) und (36).

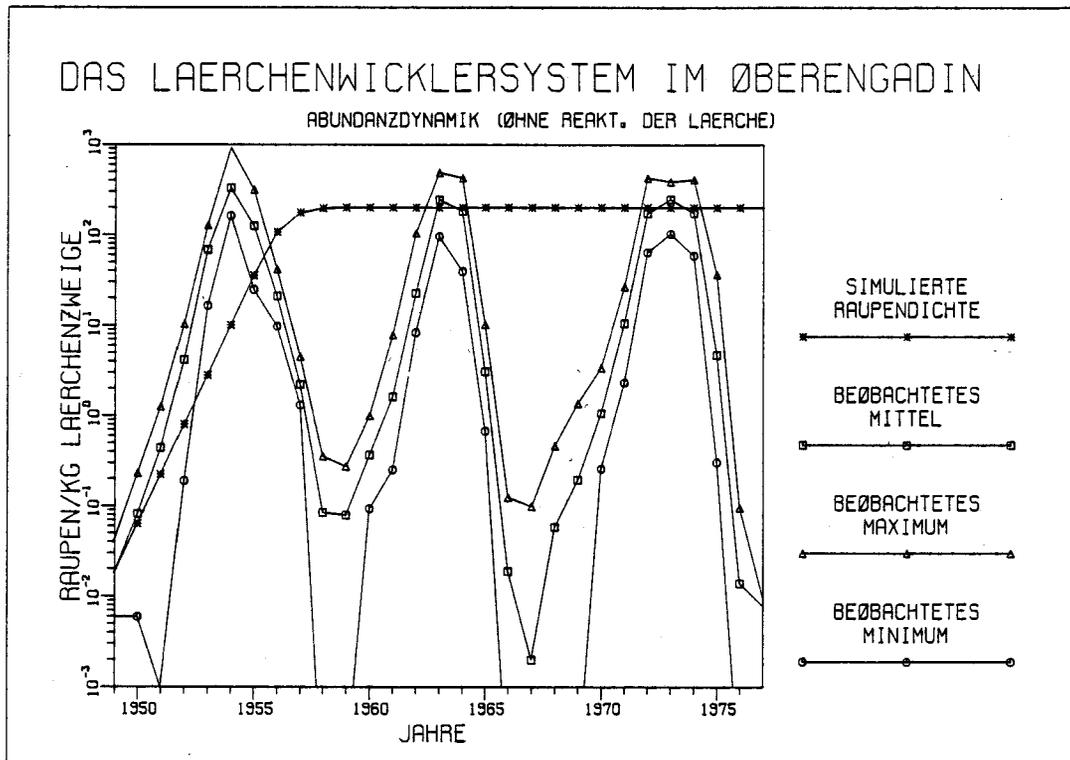


Fig. 24: Simulation mit dem unvollständigen abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell: Die physiologische Reaktion der Lärche wurde weggelassen.

Die physiologische Reaktion der Lärche wurde weggelassen, d.h. die in (35) angeführte "recruitment function" g_{recr} wurde ersetzt durch $g_{recr} = 1$. Das transiente Verhalten dauert bis und mit dem Jahr 1966. Ab 1967 beträgt die Gleichgewichtsdichte 202.631 Raupen/kg Zweige.

8.2. SIMULATIONEN DES LAERCHE-LAERCHENWICKLERMODELLES

Die folgenden Simulationen wurden alle mit dem lokalen, abundanzdynamischen Modell (SIMKIND=NOMIGRATION) der Lärche-Lärchenwicklerbeziehung durchgeführt (Gleichungssystem (35) und (36)).

8.2.1. Simulation mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten

Die Herleitung der wahrscheinlichsten Parameterwerte befindetet sich im Anhang.

Die Simulation des subalpinen Lärchenwicklersystems in Form der Durchschnittsgradation ist in Tab.21 den Beobachtungen aus Tab.6 gegenübergestellt.

Die Quadratsumme der Abweichungen zwischen simulierten und beobachteten Raupendichten SQ_{sa} beträgt 37'126.3 Raupen²/kg Zweige². Die Quadratsumme der Anteile der Abweichungen, die ausserhalb des Wertebereichs liegen, SQ_{sa-out} , hat einen Wert von 675.2 Raupen²/kg Zweige².

Fig.25 zeigt die Resultate der Simulation des Lärchenwicklersystems im Oberengadin. Es sind die Ausgangsvariable y_t und die simulierte Dichte in Lärchenwicklerraupen/kg Lärchenzweige im Vergleich zu den beobachteten durchschnittlichen Raupendichten y_t' und deren Extremwerte, wie sie in den einzelnen Raumsegmenten innerhalb des Oberengadins beobachtet worden sind (Fig.10 und Tab.10), dargestellt. Tab.22 enthält die simulierten Werte der wichtigsten Ausgangsvariablen. Die Summe der Quadrate der Abweichungen zwischen der simulierten Raupendichte y_t und der beobachteten Raupendichte y_t' SQ_{OE} beträgt 134'268.6 Raupen²/kg Zweige².

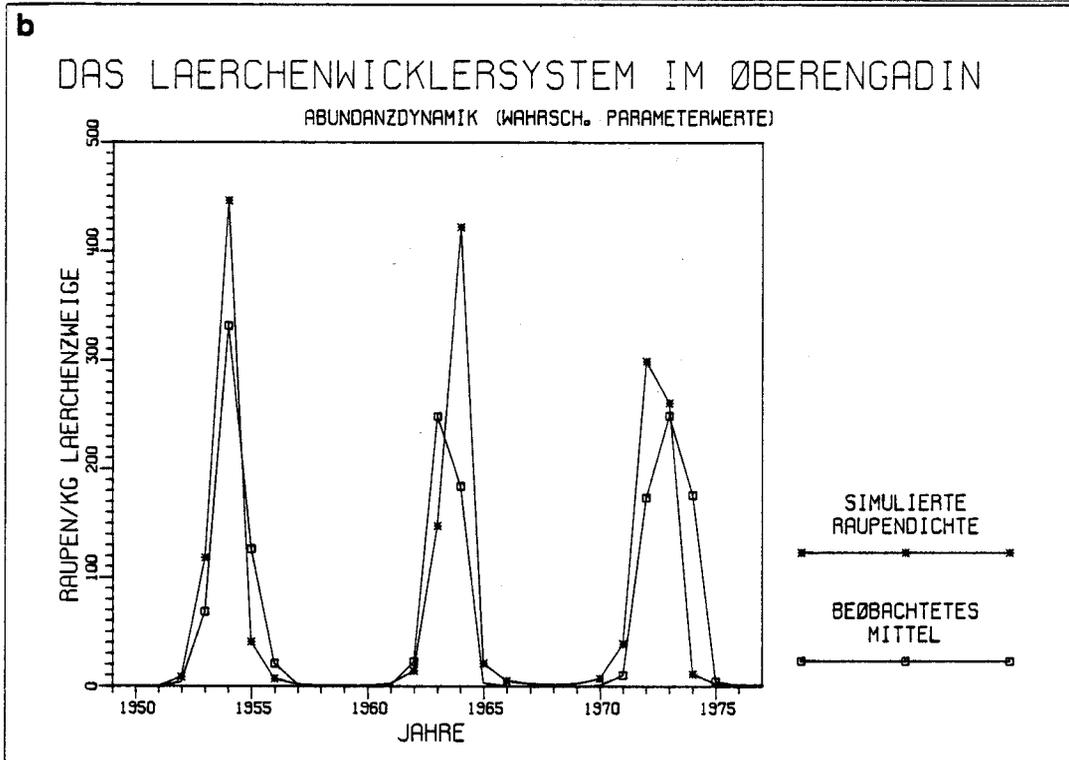
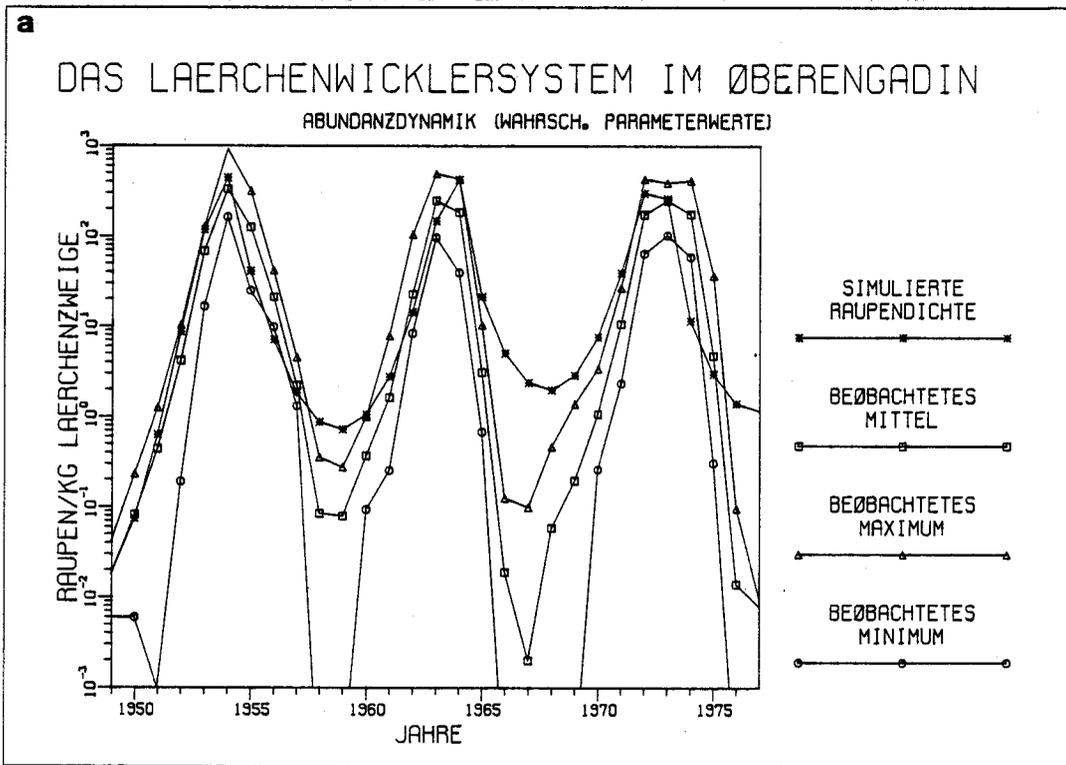


Fig. 25: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles im Oberengadin. Für sämtliche Parameter wurden die wahrscheinlichsten Werte (s. Tab.15 od. Anhang) eingesetzt. Die simulierten Raupendichten y_t sind den beobachteten y_t' (a u. b) sowie dem beobachteten Wertebereich (nur a), begrenzt durch die Extreme, gegenübergestellt (a logarithmische, b lineare Skala).

SIMULATIONEN

T: Gradationsjahr
 R: Rohfasergehalt der Lärchennadeln (%)
 Y: simulierte Lärchenwicklerdichte (Raupen/kg Zweige)
 Y': beobachtete Lärchenwicklerdichte (Raupen/kg Zweige)
 N': minimale beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
 X': maximale beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)

T	R	Y	Y'	N'	X'
-4	15.2	1.039	0.230	0.030	0.710
-3	14.1	2.109	1.220	0.140	3.910
-2	13.2	10.241	8.830	0.760	29.520
-1	12.3	101.852	69.120	3.450	173.930
0	16.0	389.361	204.693	7.550	363.380
+1	18.0	107.735	63.650	1.380	184.270
+2	17.9	7.914	9.190	0.010	71.350
+3	17.4	2.398	0.730	0.010	4.260
+4	16.9	1.417	0.230	0.002	1.090

Tab. 21: Simulation des subalpinen Lärchenwicklersystems mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten (s. Tab.15 od. Anhang).

Die Quadratsumme der Anteile der Abweichungen, die ausserhalb des beobachteten Wertebereiches liegen, SQ_{OE-out} , hat einen Wert von 2'637.6 Raupen²/kg Zweige².

Tabellenlegende

Tab. 22 (s. S.170): Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles im Oberengadin. Für sämtliche Parameter wurden die wahrscheinlichsten Werte (s. Tab.15 od. Anhang) eingesetzt.

SIMULATIONEN

t: Zeit (Jahre)
 rt: Rohfasergehalt der Lärchennadeln (%)
 eggs: Zahl der Eier im Frühling
 sl: Zahl der kleinen Raupen (L1, L2)
 gmsl: Mortalität der kleinen Raupen
 Yt: simulierte Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
 Yt': beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
 fol: Nadelmasse (kg)
 gmsta: Hungermortalität der grossen Raupen (gmstarv)
 ll: Zahl der grossen Raupen (L3, L4 u. L5)
 def: Photosyntheseausfall od. Frassschadenindex
 gmllp: Mortalität der grossen Raupen und Puppen
 f: Zahl der Weibchen
 gfec: Fekundität (Eier/Weibchen)

t	rt	eggs	sl	gmsl	Yt	Yt'	fol	gmsta	ll	def	gmllp	f	gfec
1949	15.0	2036024	840018	0.587	0.018	0.018	17118527.1	0	840018	0.000	0.425	212535	79.6
1950	13.6	7226779	3506783	0.515	0.075	0.082	18745760.0	0	3506783	0.001	0.249	1159307	105.9
1951	12.0	52428117	29697233	0.434	0.636	0.444	20436720.8	0.000	29697233	0.008	0.052	12391493	135.2
1952	12.0	715730719	405416475	0.434	8.687	4.174	18380990.9	0.000	405378867	0.108	0.052	169148740	135.2
1953	12.0	9770005068	5534093923	0.434	118.585	68.797	5654735.2	0.506	2731083501	0.725	0.052	1139574290	135.2
1954	16.9	65821634788	20829689841	0.684	446.340	331.760	939130.6	0.877	2560735868	0.937	0.658	385137205	44.9
1955	18.0	7379561981	1913003852	0.741	40.992	126.541	6029809.9	0.271	1394145059	0.559	0.797	124511541	24.2
1956	18.0	1285535198	333249289	0.741	7.141	21.280	11836050.1	0.001	333063147	0.133	0.797	29745976	24.2
1957	17.6	307116101	86285589	0.719	1.849	2.246	13677228.5	0.000	86285588	0.033	0.744	9707257	32.0
1958	17.1	132785867	40707945	0.693	0.872	0.085	14505321.2	0.000	40707945	0.015	0.682	5692805	41.3
1959	16.5	100387175	33891119	0.662	0.726	0.080	15243804.9	0.000	33891119	0.012	0.607	5862364	52.5
1960	15.7	131470577	49542758	0.623	1.062	0.371	16044500.7	0.000	49542758	0.017	0.512	10644591	66.7
1961	14.7	303198624	130455943	0.570	2.795	1.638	16808880.6	0.000	130455942	0.041	0.382	35470278	86.0
1962	13.0	1302960972	672579565	0.484	14.412	22.878	15802300.1	0.005	669183965	0.188	0.174	243331547	117.0
1963	12.0	12167009683	6891846410	0.434	147.679	248.817	4727435.2	0.579	2900546223	0.771	0.052	1210284454	135.2
1964	17.6	69905842928	19705289217	0.718	422.247	184.272	891633.0	0.877	2426670094	0.937	0.742	275410603	32.4
1965	18.0	3806856098	986851306	0.741	21.146	3.116	8688967.4	0.080	908187918	0.364	0.797	81110553	24.2
1966	17.6	837436192	235281299	0.719	5.042	0.019	12861945.7	0.000	235277330	0.091	0.744	26469052	32.0
1967	17.1	362070977	110999505	0.693	2.379	0.002	14120685.8	0.000	110999504	0.041	0.682	15522734	41.3
1968	16.5	273728578	92411884	0.662	1.980	0.059	14923579.3	0.000	92411883	0.033	0.607	15985075	52.5
1969	15.7	358484571	135089651	0.623	2.895	0.197	15576388.1	0.000	135089650	0.045	0.512	29024910	66.7
1970	14.7	826740339	355717944	0.570	7.622	1.068	15576486.6	0.000	355674142	0.111	0.382	96705911	86.0
1971	13.0	355238331	1833716094	0.484	39.293	10.569	10872216.6	0.144	1570149519	0.441	0.174	570944510	117.0
1972	13.5	28548239912	13976755024	0.510	299.495	173.932	2146128.7	0.781	3054964654	0.886	0.238	1024079617	107.4
1973	18.0	46998161488	12183333402	0.741	261.066	249.612	1308311.3	0.815	2256992031	0.904	0.797	201572680	24.2
1974	18.0	2081162702	539499807	0.741	11.560	176.023	10735322.4	0.010	534219527	0.214	0.797	47711316	24.2
1975	17.6	492601533	138398518	0.719	2.966	4.749	13392066.5	0.000	138398516	0.054	0.744	15570040	32.0
1976	17.1	212983056	65293865	0.693	1.399	0.014	14370787.0	0.000	65293865	0.024	0.682	9131025	41.3
1977	16.5	161016899	54359961	0.662	1.165	0.008	15131799.4	0.000	54359961	0.019	0.607	9402990	52.5

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Im Durchschnitt dauert eine simulierte Gradation $G_1 = 10$ Jahre. Die im Oberengadin beobachteten Gradationen dauerten durchschnittlich $G_1' = 9 \frac{1}{3}$ Jahre (Tab.10). Das simulierte Durchschnittsminimum y_{\min} liegt bei einer Dichte von 1.353 Raupen/kg Zweige, das beobachtete y_{\min}' bei einer von 0.099 Raupen/kg Zweige. Das simulierte, durchschnittliche Kulminationsmaximum y_{\max} beträgt 389.361 Raupen/kg Zweige, gegenüber dem beobachteten Wert y_{\max}' von 204.693 Raupen/kg Zweige. Die simulierte Amplitude a hat demzufolge einen Wert von 388.008 Raupen/kg Zweige, die beobachtete Amplitude a' umfasst dagegen 204.594 Raupen/kg Zweige. Das transitive Verhalten des Modellsystems ist auch nach 28 Jahren noch nicht abgeschlossen. Ein stabiler Grenzzyklus wird exakt erst nach 43 Jahren oder ca. 5 Gradationen erreicht.

8.2.2. Sensitivitätsanalyse des Lärche-Lärchenwicklermodelles

Um die Sensitivität des Lärche-Lärchenwicklermodelles zumindest teilweise empirisch zu untersuchen, wurde jeder Parameterwert den Endpunkten der Konfidenz- resp. der Plausibilitätsintervalle gleichgesetzt. Die übrigen Parameter wurden auf ihren wahrscheinlichsten Werten belassen. Mit wenigen Ausnahmen (s. Anhang u. Tab.23) wurden so zu jedem Parameter je zwei Simulationen durchgeführt.

In Fig.26 sind für die 32 durchgeführten Simulationen der Sensitivitätsanalyse die Raupendichten y_t den beobachteten Dichten y_t' sowie deren Extreme gegenübergestellt.

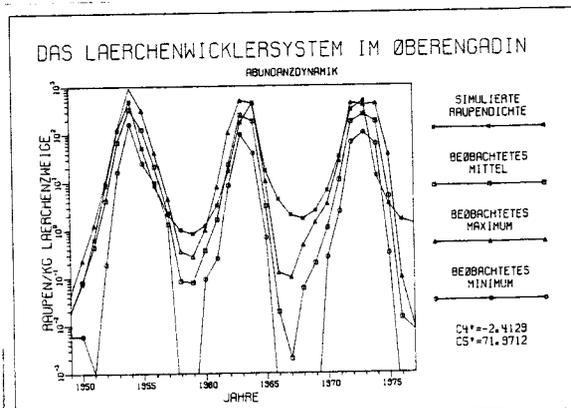
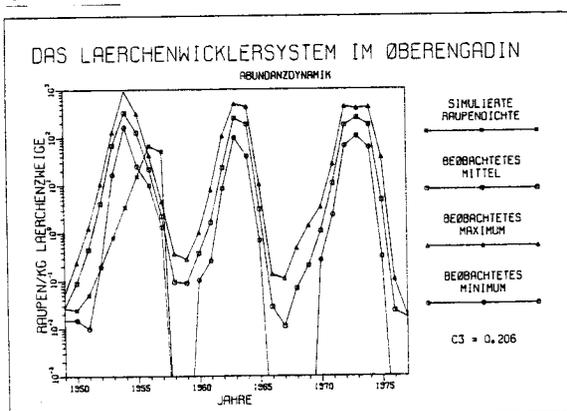
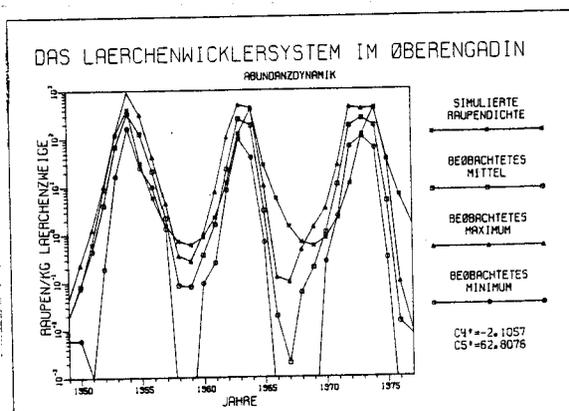
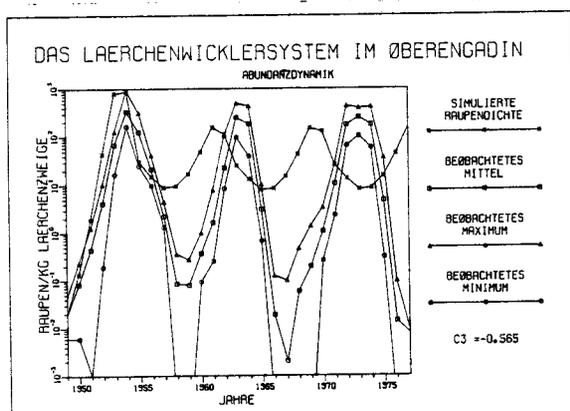
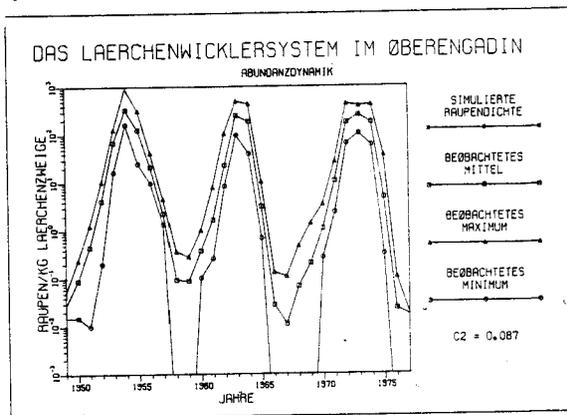
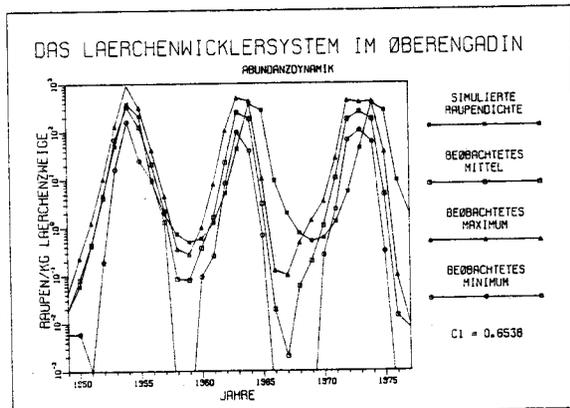
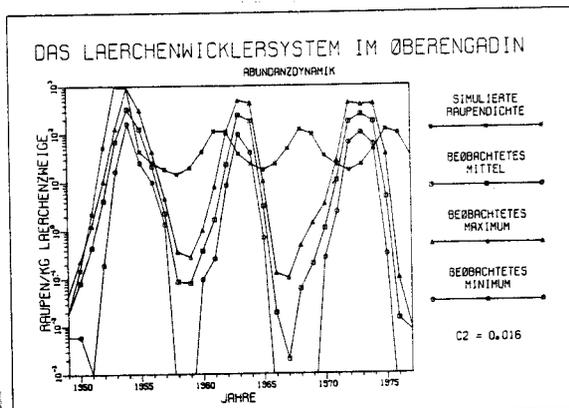
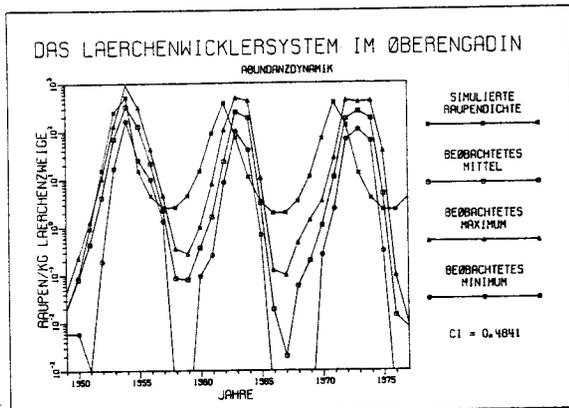
Tab.23 enthält die wichtigsten Resultate dieser Sensitivitätsanalyse: 4 verschiedene Summen von Abweichungsquadraten sowie Merkmale der simulierten Durchschnittsgradation. Zu jeder Simulation sind der Parameter c_i und sein Wert, auf den er verändert wurde, angeführt. Jede Simulation erfolgte im Zeitbereich von 1949 bis 1977.

SIMULATIONEN

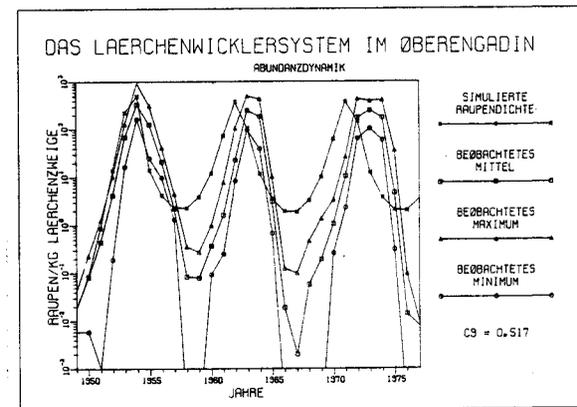
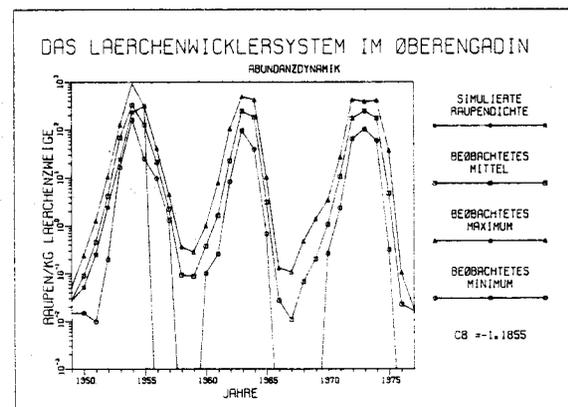
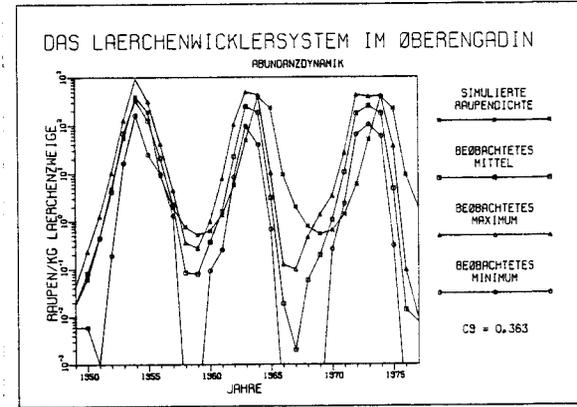
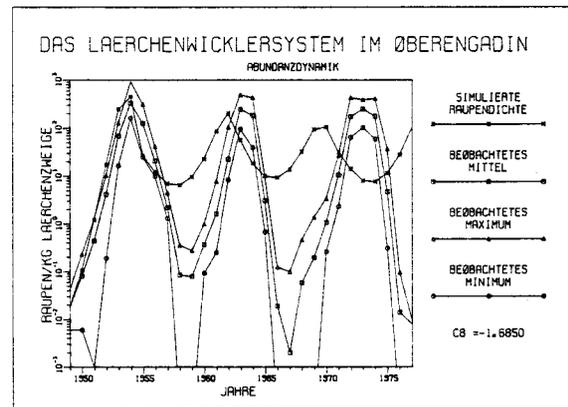
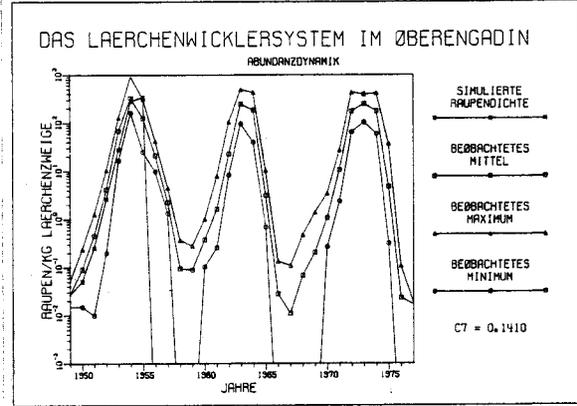
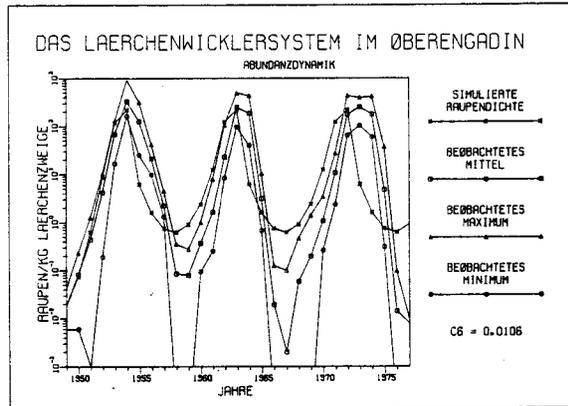
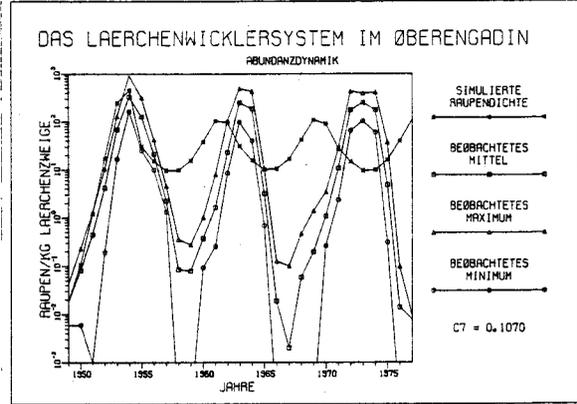
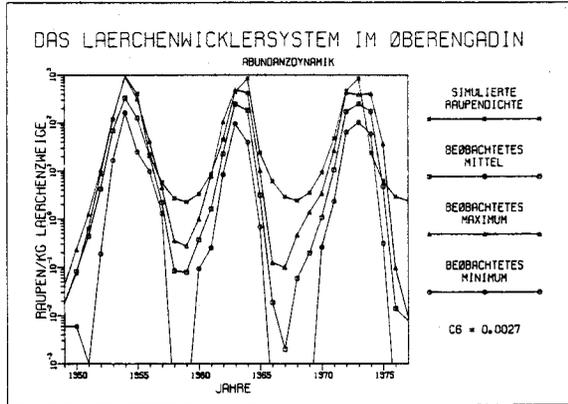
Figurenlegende

Fig. 26 (s. S.173-176): Simulierte Raupendichten y_t aus der Sensitivitätsanalyse des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles sind den beobachteten Dichten y_t' und deren Extreme gegenübergestellt.

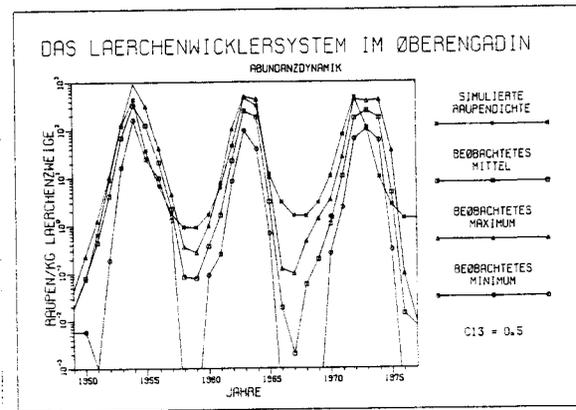
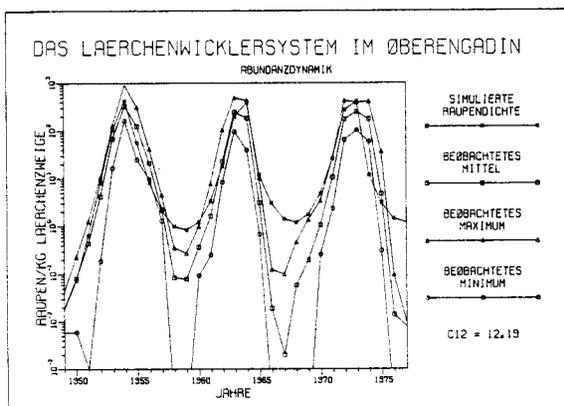
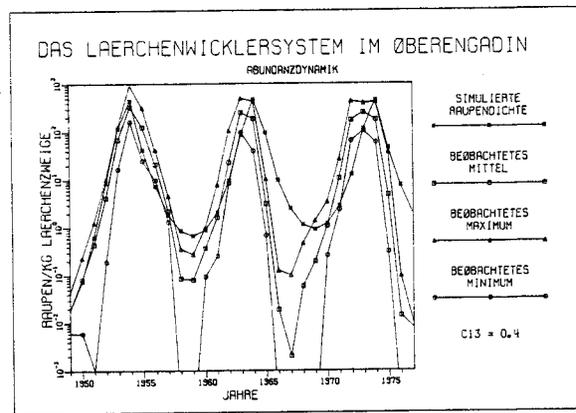
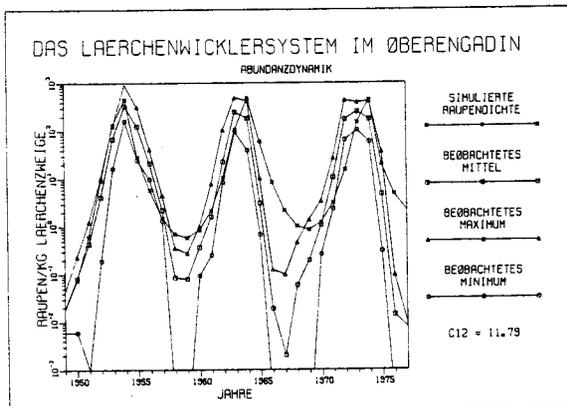
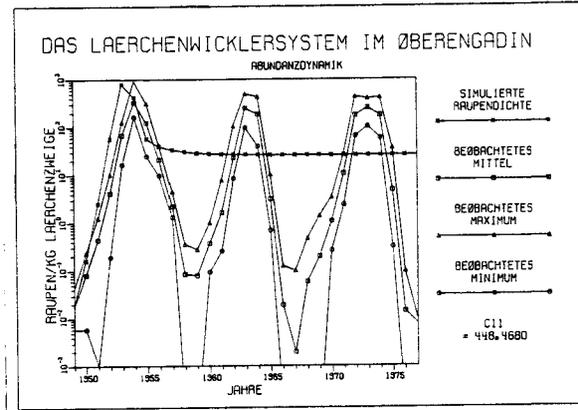
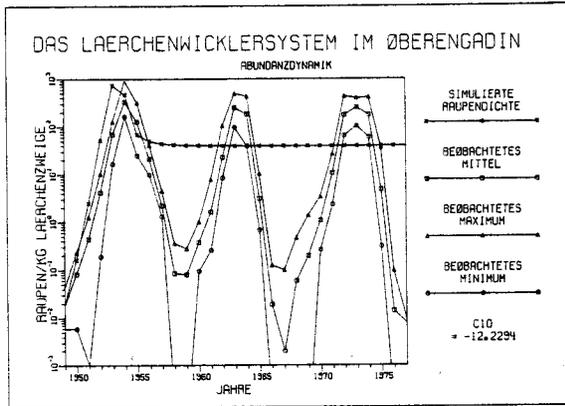
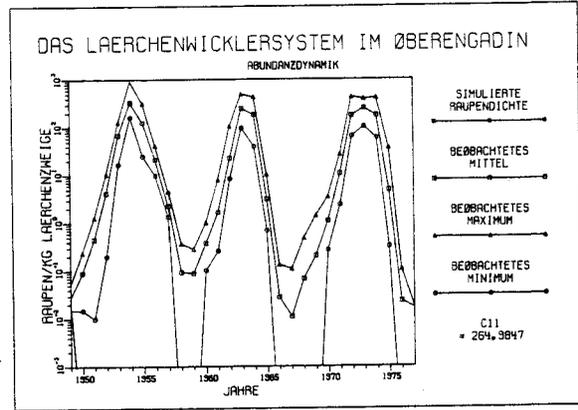
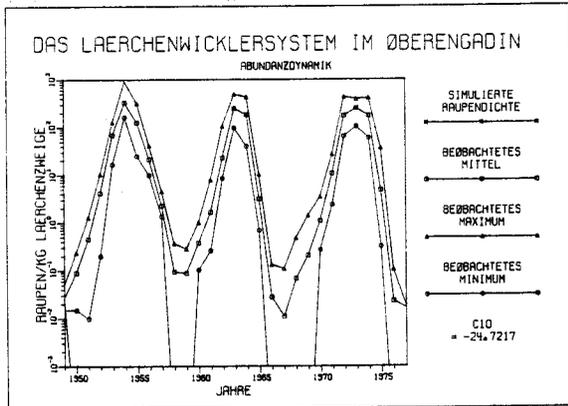
ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS



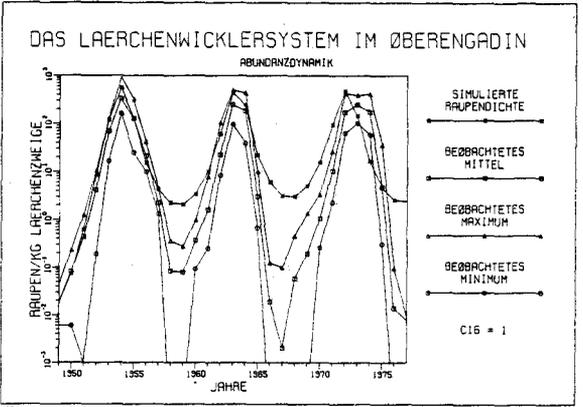
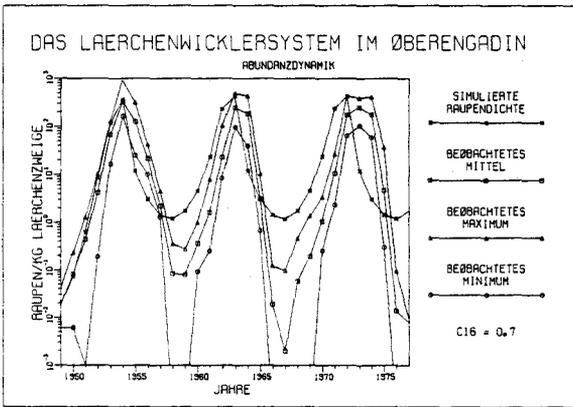
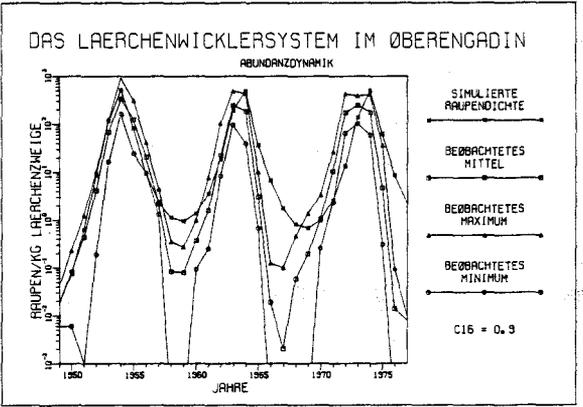
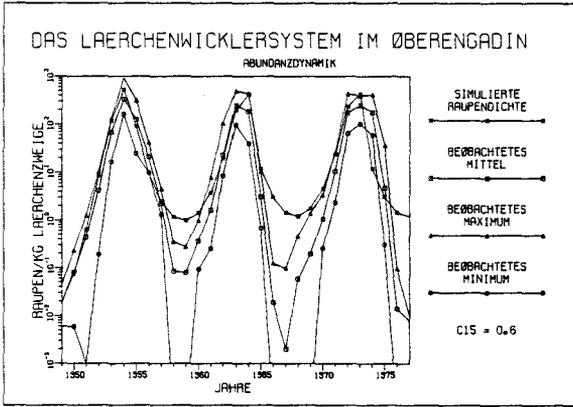
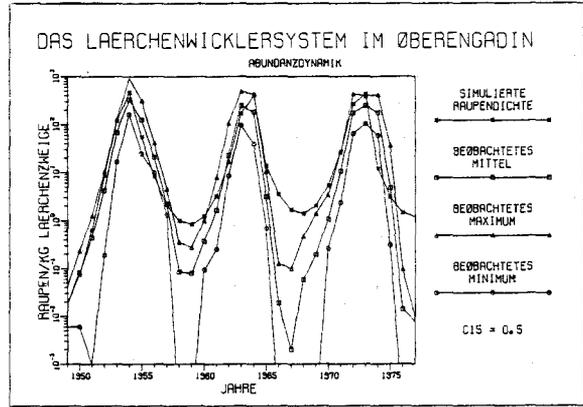
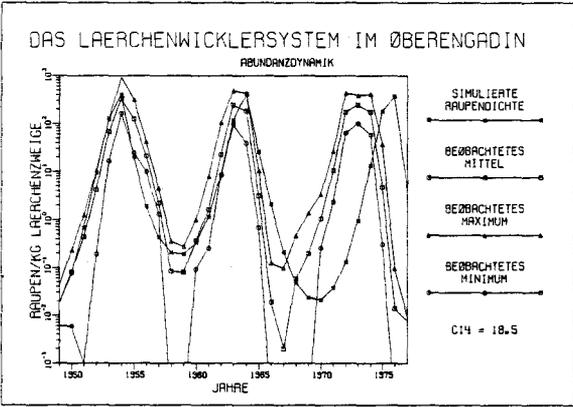
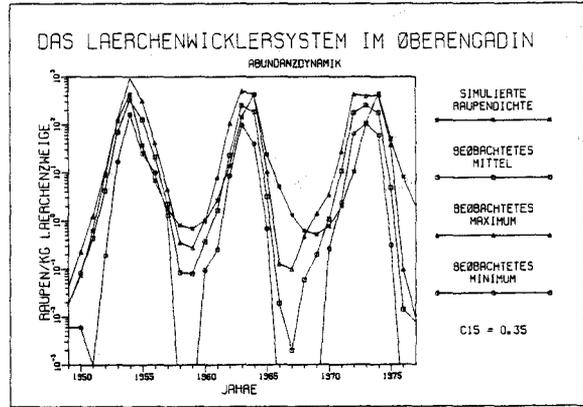
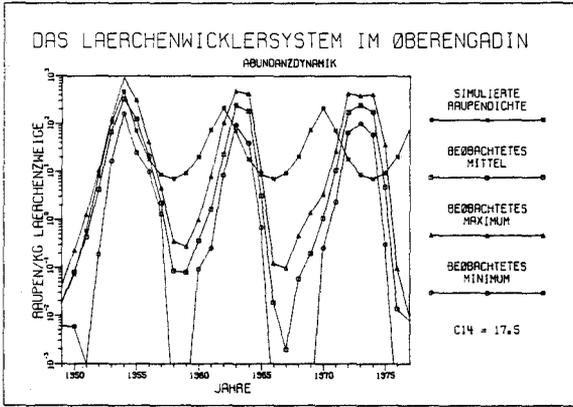
SIMULATIONEN



ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS



SIMULATIONEN



SIMULATIONEN

ci	Wert	SQOE	SQOE-out	SQsa	SQsa-out	G1	Ymin	Ymax	a	bf
c1	0.4841	517'246.7	248'214.8	55'904.7	4'617.4	9.75	2.231	431.319	429.088	0.14
c1	0.6538	345'167.6	133'772.7	66'893.0	4'911.7	11.00	0.502	380.098	379.596	0.60
c2	0.016	1'373'646.0	752'597.2	75'896.6	15'561.9	8.20	16.151	326.466	310.315	0.33
c2	0.087	251'365.9	56'991.0	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c3	-0.565	1'156'084.4	572'867.4	91'954.2	17'311.6	8.75	8.379	396.991	388.612	0.14
c3	0.206	349'192.8	57'882.3	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c4	-2.1057.nrt	184'504.2	3'223.9	45'220.7	2'064.1	11.00	0.584	408.812	408.228	0.14
c5	62.8076.nrt	184'504.2	3'223.9	45'220.7	2'064.1	11.00	0.584	408.812	408.228	0.14
c4	-2.4129.nrt	198'305.0	8'346.1	86'503.7	11'028.9	10.33	1.259	464.888	463.629	0.14
c5	71.9712.nrt	198'305.0	8'346.1	86'503.7	11'028.9	10.33	1.259	464.888	463.629	0.14
c6	0.0027	1'441'729.4	399'436.5	553'012.9	305'486.6	10.33	2.343	888.374	886.031	0.60
c6	0.0106	176'902.0	23'786.3	6'239.8	0	10.00	0.623	219.791	219.168	2.20
c7	0.1070	295'240.1	77'383.2	2'531.7	198.4	8.75	9.637	221.539	211.901	1.67
c7	0.1410	271'918.1	30'115.0	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c8	-1.6850	308'053.2	79'421.4	9'147.5	104.2	9.00	7.883	254.540	246.657	1.67
c8	-1.1855	267'053.2	29'405.8	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c9	0.363	304'491.7	90'274.5	58'527.6	1'783.6	11.00	0.530	393.481	392.951	0.14
c9	0.517	472'661.6	227'679.7	48'791.7	2'989.0	9.75	2.089	418.037	415.948	0.14
c10	-24.7217	351'365.9	56'991.0	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c10	-12.2294	649'698.3	407'429.0	36'660.8	5'646.7	0	39.685	39.685	0	0.14
c11	264.9847	351'365.9	56'991.0	50'892.7	71.4	0	0	0	0	0.14
c11	448.4680	743'152.4	487'611.5	38'369.0	2'218.6	0	25.989	25.989	0	0
c12	11.79	252'119.3	9'083.2	71'012.5	9'822.5	11.00	0.719	462.489	461.770	0.14
c12	12.19	126'207.1	2'680.3	59'700.4	2'726.9	10.33	1.025	412.359	411.334	0.33
c13	0.4	263'755.3	13'493.8	65'105.4	8'803.8	11.00	0.781	457.209	456.427	0.14
c13	0.5	234'150.2	7'406.6	75'634.0	9'999.3	10.00	1.258	463.376	462.118	0.23
c14	17.5	301'658.8	91'092.1	10'530.9	78.2	9.00	7.091	304.025	296.934	1.67
c14	18.5	377'264.1	172'712.0	44'652.1	1'129.5	12.00	0.106	396.987	396.881	0.14
c15	0.35	214'620.0	4'362.1	56'822.2	5'238.2	11.00	0.6	435.755	435.156	0.14
c15	0.5	154'654.4	3'981.6	69'541.6	5'811.6	10.33	1.109	438.918	437.809	0.14
c15	0.6	159'757.1	3'394.5	76'960.2	8'645.7	10.33	1.094	455.826	454.732	0.14
c16	0.7	325'899.0	74'082.8	59'768.2	2'368.0	10.33	1.205	406.400	405.195	0.23
c16	0.9	291'030.6	17'226.8	97'761.8	20'494.4	11.00	0.824	506.539	505.714	0.14
c16	1	234'252.8	9'450.3	95'999.7	16'852.3	10.00	2.603	493.180	490.576	0.07
-	beobachtet	134'268.6	2'637.6	37'126.3	675.2	10.00	1.353	389.361	388.008	1
-		0	0	0	0	9.33	0.099	204.693	204.594	-

Tabellenlegende

c_i	Parameter, dessen Wert verändert wurde
Wert	Wert des Parameters c_i
SQ_{OE}	Quadratsumme der Abweichungen zwischen simulierten und im Oberengadin beobachteten Raupendichten
SQ_{OE-out}	Quadratsumme der Anteile der obigen Abweichungen, die ausserhalb des beobachteten Wertebereichs liegen
SQ_{sa}	Quadratsumme der Abweichungen zwischen simulierten und beobachteten Raupendichten der Durchschnittsgradation im subalpinen Lärchenwicklersystem
SQ_{sa-out}	Quadratsumme der Anteile der obigen Abweichungen, die ausserhalb des beobachteten Wertebereichs liegen
G_1	Länge der Durchschnittsgradation in Jahren
Y_{min}	Durchschnittliche minimale Raupendichte in Raupen/kg Zweige
Y_{max}	Durchschnittliche maximale Raupendichte in Raupen/kg Zweige
a	Amplitude in Raupen/kg Zweige ($a = Y_{max} - Y_{min}$)
b_f	Bewertungsfaktor (Definition s. Text)

Tab. 23 (s. S.178): Sensitivitätsanalyse des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Zur Berechnung der ersten beiden Quadratsummen SQ_{OE} und SQ_{OE-out} wurden die beobachteten, durchschnittlichen sowie extremen Raupendichten aus dem Oberengadin verwendet. Die zwei weiteren Quadratsummen SQ_{sa} und SQ_{sa-out} wurden mit Hilfe der beobachteten, durchschnittlichen sowie extremen Raupendichten aus dem subalpinen Lärchenwicklersystem bestimmt.

Die simulierten Durchschnittsgradationen sind durch ihre folgenden Merkmale charakterisiert: Die Gradationslänge G_1 , der minimalen Raupendichte y_{min} , der maximalen Raupendichte y_{max} und der Amplitude a , der Differenz zwischen y_{max} und y_{min} .

Alle Simulationen wurden verglichen mit der Simulation, bei der kein Parameter verändert wurde. Zu diesem Zweck wurde der Bewertungsfaktor b_f eingeführt, der wie folgt berechnet wurde: Es wurde gezählt, wie oft eine Quadratsumme niedriger als beim unveränderten Modell ist, oder eine Raupendichtenangabe näher beim beobachteten Wert liegt. Diese Zahl heisst p . Es wurde ebenfalls gezählt, wie oft das umgekehrte eintraf, d.h. wie oft eine Quadratsumme höher war, oder ein Merkmal der simulierten Durchschnittsgradation noch weiter von dem entsprechenden beobachteten Wert weg lag. Dies führte zur Zahl n . Waren die miteinander zu vergleichenden Simulationen in Bezug auf eine Angabe, z.B. der Gradationslänge, genau gleich, so wurde sowohl p als auch n je um $1/2$ erhöht. Der Bewertungsfaktor b_f ist dann definiert durch den Quotienten $b_f=p/n$. Simulationen mit einem b_f grösser als 1 sind demnach insgesamt als besser, solche mit einem $b_f=1$ als gleich gut und diejenigen mit einem b_f kleiner als 1 als schlechter anzusehen als die Simulation mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten. Hierbei wird allerdings vorausgesetzt, dass es zulässig sei, alle in b_f eingegangenen Angaben gleich stark zu bewerten.

SIMULATIONEN

8.3. SIMULATION DES LAERCHE-LAERCHENWICKLERMODELLES
KOMBINIERT MIT DEM MIGRATIONSMODELL

In Tab.24 ist für das subalpine Lärchenwicklersystem die Simulation mit SIMKIND=BOTH des lokalen, abundanzdynamischen Modelles zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung kombiniert mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell dargestellt.

- T: Gradationsjahr (Kulminationsjahr=0)
- R: simulierter Rohfasergehalt der Lärchennadeln (%)
- Y: simulierte Lärchenwicklerdichte (Raupen/kg Zweige)
- Y': beobachtete Lärchenwicklerdichte (Raupen/kg Zweige)
- N': minimale beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
- X': maximale beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)

T	R	Y	Y'	N'	X'
-4	14.8	1.215	0.230	0.030	0.710
-3	13.5	6.310	1.220	0.140	3.910
-2	12.6	36.251	8.830	0.760	29.520
-1	13.0	128.038	69.120	3.450	173.930
0	16.4	266.905	204.693	7.550	363.380
+1	18.0	43.135	63.650	1.380	184.270
+2	17.8	4.466	9.190	0.010	71.350
+3	17.3	1.289	0.730	0.010	4.260
+4	16.9	0.725	0.230	0.002	1.090

Tab. 24: Simulation des subalpinen Lärchenwicklersystems mit dem abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell kombiniert mit dem Migrationsmodell.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Für das Lärchenwicklersystem im Oberengadin enthält Fig.27 die Raupendichten der Simulation mit dem abundanzdynamischen und dispersionsdynamischen Kombinationsmodell. Dieses Modell wird ja definiert durch die Gleichung (65), wobei jedoch die Ausgangsvariable $y_{t,i}$ lediglich die Raupendichte eines einzigen Raumsegmentes angibt. Zur übersichtlichen Erfassung des Populationsverlaufes im ganzen Tal wurde die zusätzliche Ausgangsvariable \bar{y}_t eingeführt. Sie entspricht dem gewogenen Mittel der Raupendichten $y_{t,i}$, das wie folgt berechnet wurde:

$$\bar{y}_t = \frac{\sum_{i=1}^{20} nrt_i \cdot y_{t,i}}{\sum_{i=1}^{20} nrt_i} \quad (67)$$

Fig.27 zeigt die simulierte mittlere Raupendichte \bar{y}_t im Vergleich zu dem beobachteten gewogenen Mittel \bar{y}_t' und den beobachteten extremen Raupendichten y_{MIN}' und y_{MAX}' , wie sie in einzelnen Raumsegmenten gefunden worden sind (Fig.27 und Tab.10).

Fig.28 zeigt die simulierte Raupendichten $y_{t,i}$ im Vergleich zu den beobachteten Raupendichten $y_{t,i}'$ für jedes einzelne der 20 Raumsegmente (Fig.11 und Tab.10). In der logarithmischen Darstellung (Fig.28 a) fällt auf, dass die beobachteten Raupendichten im Unterschied zu den simulierten zwischen den Gradationen, z.B. im Jahre 1967, sehr stark abfallen. Es ist jedoch nicht anzunehmen, dass die Population 1967 in Wirklichkeit ausgestorben war, sondern die vielen Nullwerte in den einzelnen Raumsegmenten sind auf den vergleichsweise zu 1957 und 1958 reduzierten Stichprobenumfang zurückzuführen.

Anmerkung: Der Umstand, dass in der logarithmischen Darstellung die beobachteten Raupendichten $y_{t,i}'$ stark abfallen, bringt einen Vorteil mit sich: In Figuren vom Typ wie Fig.28 können die Kurven der beobachteten Raupendichten dadurch leicht identifiziert werden. Dies erlaubt in den noch folgenden Figuren, die Kurven zu den simulierten und den beobachteten Raupendichten meist auseinanderhalten zu können. In Zweifelsfällen kann auch

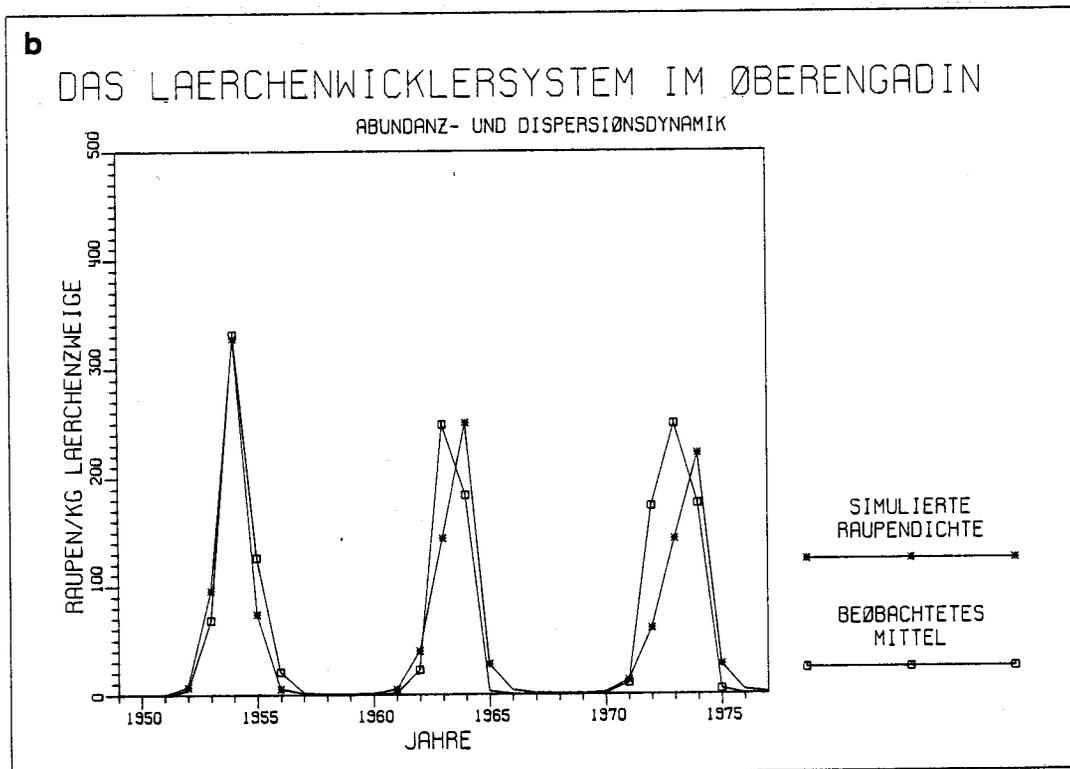
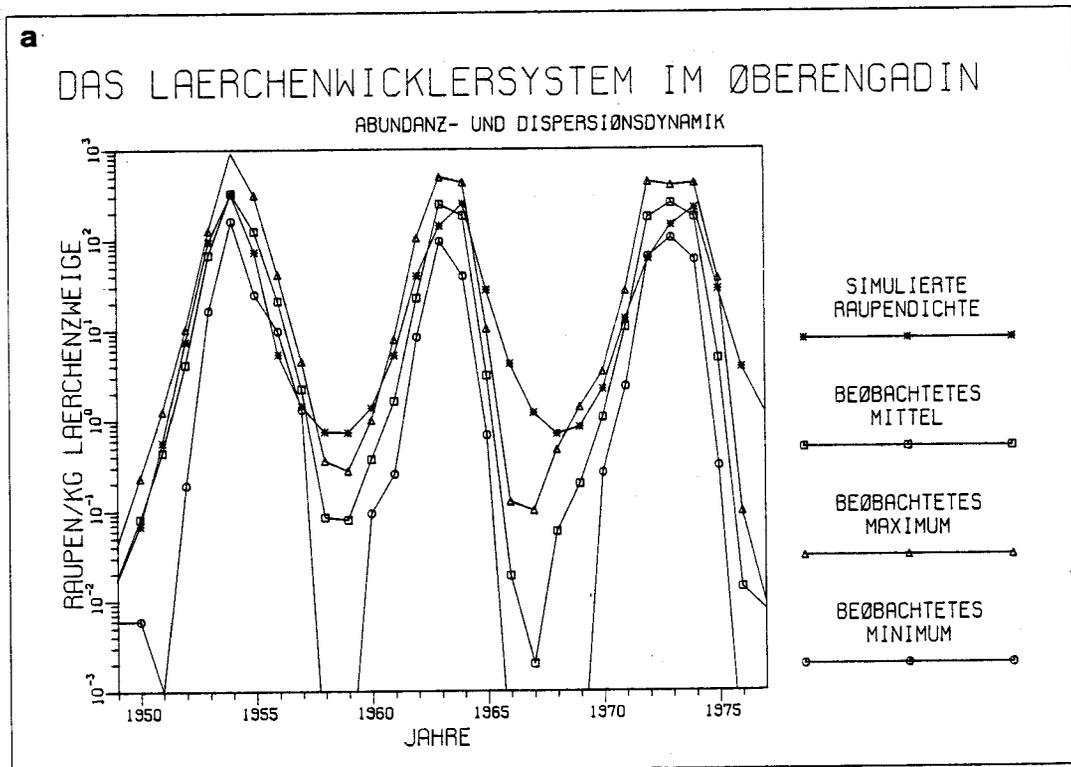


Fig. 27: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell im Oberengadin: Für das ganze Oberengadiner Tal ist das gewogene Mittel der simulierten \bar{y}_t demjenigen der beobachteten Raupendichten \bar{y}_t' (a u. b) sowie dem beobachteten Wertebereich (nur a), begrenzt durch die Extreme, gegenübergestellt (a logarithmische, b lineare Skala).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

ein Vergleich mit Fig.11, die nur die beobachteten Raupendichten $y_{t,i}$ enthält, weiterhelfen.

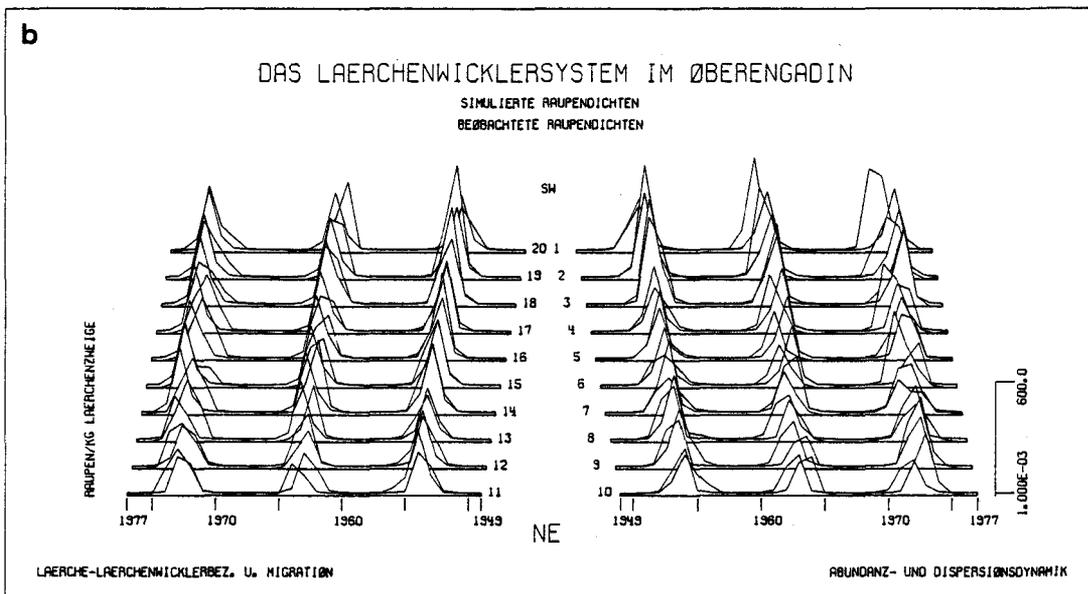
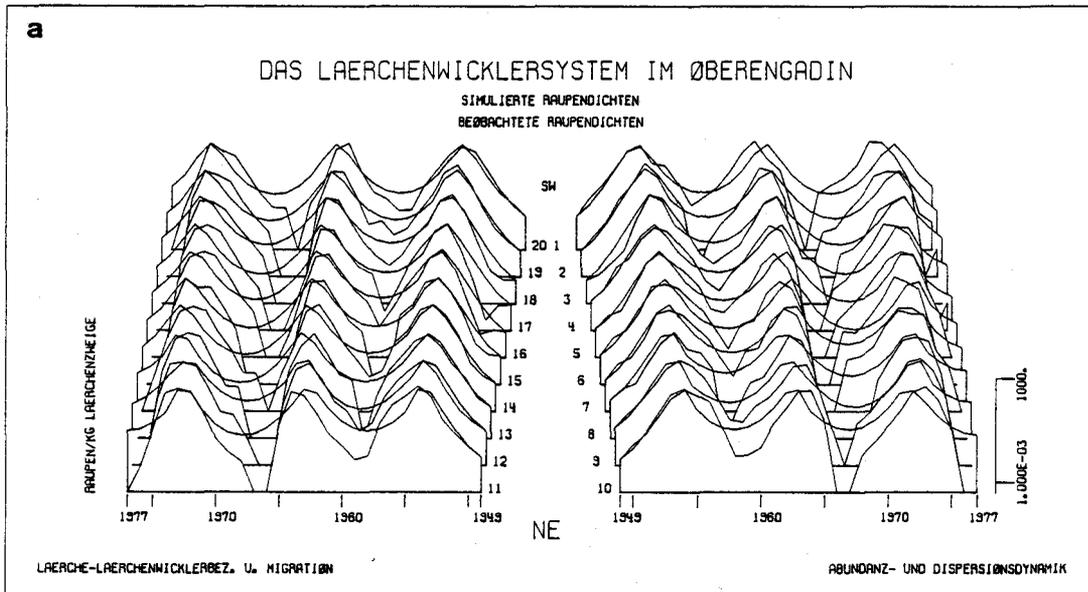


Fig. 28: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell im Oberengadin: Für jedes Raumsegment i sind die simulierten und die beobachteten Populationsdichten $y_{t,i}$ resp. $y_{t,i}'$ logarithmisch (a) und linear (b) in Raupen/kg Zweige dargestellt (in (b) ist $y_{1954,2}'$ bei 600 Raupen/kg Zweige beschnitten).

SIMULATIONEN

Tab.25 enthält neben \bar{y}_t weitere Ausgangsvariablen, die für das ganze Tal gültigen Durchschnittswerte der Zustands- und der wichtigsten Hilfsvariablen. Analog zu (67) sind für die Zustandsvariablen $r_{t,i}$ und die Hilfsvariablen def_i die gewogenen Mittel \bar{r}_t und \overline{def} berechnet worden. Für alle übrigen Hilfsvariablen enthält Tab.25 sinngemäss entweder die Summe, z.B. für die Weibchenzahl f , oder ein arithmetisches Mittel, z.B. für die Hungermortalität \bar{g}_{mstarv} .

Tabellenlegende

Tab. 25: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell im Oberengadin: Die für das ganze Oberengadiner Tal gültigen Angaben entsprechen einem gewogenen oder arithmetischen Mittel resp. einer Summe der Werte, wie sie in den einzelnen Raumsegmenten berechnet worden sind.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

t: Zeit (Jahre)
 \bar{r}_t : Rohfasergehalt der Lärchennadeln (%)
 eggs: Zahl der Eier im Frühling
 sl: Zahl der kleinen Raupen (L_1, L_2)
 \bar{g}_{msl} : Mortalität der kleinen Raupen
 \bar{y}_t : simulierte Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
 \bar{y}'_t : beobachtete Raupendichte (Raupen/kg Zweige)
 \bar{g}_{msta} : Hungermortalität der grossen Raupen (\bar{g}_{mstarv})
 ll: Zahl der grossen Raupen (L_3, L_4 u. L_5)
 def: Photosyntheseausfall od. Frassschadenindex
 \bar{g}_{mlp} : Mortalität der grossen Raupen und Puppen
 f: Zahl der Weibchen
 \bar{g}_{fec} : Fertilität (Eier/Weibchen)
 fol: Nadelmasse (kg)

t	\bar{r}_t	eggs	sl	\bar{g}_{msl}	\bar{y}_t	\bar{y}'_t	fol \bar{g}_{msta}	ll	def \bar{g}_{mlp}	f	\bar{g}_{fec}		
1949	15.0	1925484	794402	0.587	0.017	0.018	17118776.7	0	794402	0.000	0.425	200983	79.6
1950	13.6	6656610	3230098	0.515	0.069	0.082	18747274.0	0.000	3230098	0.001	0.249	1067827	105.9
1951	12.0	47063393	26658443	0.434	0.571	0.444	20453349.1	0.000	26658443	0.007	0.052	11123515	135.2
1952	12.0	624723203	353866427	0.434	7.583	4.174	186665541.1	0.001	353377736	0.094	0.052	147450693	135.2
1953	12.0	7928983933	4491271131	0.434	96.239	68.797	7359694.4	0.389	2419504697	0.643	0.052	1009564634	135.2
1954	15.6	40091243494	15310963932	0.614	328.085	331.760	1548030.4	0.822	2715908194	0.904	0.489	625550285	70.1
1955	18.0	13342435643	3458759581	0.741	74.115	126.541	5543606.4	0.401	1482998049	0.594	0.797	132447019	24.2
1956	17.9	965914015	252524460	0.736	5.411	21.280	12382871.1	0.000	252433608	0.101	0.786	23183929	25.7
1957	17.5	235890060	67305523	0.714	1.442	2.246	13905614.2	0.000	67305518	0.026	0.732	7909444	33.9
1958	16.9	111438325	35068086	0.687	0.751	0.085	14687067.5	0.000	35068086	0.013	0.667	5230121	43.5
1959	16.3	97506992	34354732	0.655	0.736	0.080	15431996.9	0.000	34354731	0.012	0.588	6520218	55.3
1960	15.5	159065827	64251535	0.612	1.377	0.371	16223774.0	0.000	64251527	0.021	0.486	15784484	70.5
1961	14.3	505311296	245428589	0.553	5.259	1.638	16609430.4	0.004	243248415	0.071	0.340	81373094	92.2
1962	12.8	3381930796	1874829959	0.474	40.174	22.878	14032596.6	0.122	1037234480	0.282	0.149	410404667	120.7
1963	13.2	15718479240	6730000125	0.491	144.211	248.817	5092456.5	0.546	2585399189	0.745	0.192	930928557	114.3
1964	16.8	35251935638	11686190458	0.681	250.413	184.272	2894180.6	0.699	2218078570	0.797	0.651	369837117	45.9
1965	18.0	4991937017	1294652567	0.740	27.742	3.116	8135283.1	0.172	1014441424	0.406	0.794	90777857	24.6
1966	17.8	746650539	196245115	0.733	4.205	0.019	12770827.4	0.000	196234197	0.078	0.778	18347200	27.0
1967	17.4	193687405	55928224	0.710	1.198	0.002	14063772.1	0.000	55928222	0.021	0.722	6801381	35.4
1968	16.8	100984821	32588909	0.682	0.698	0.059	14818910.4	0.000	32588908	0.012	0.655	5173754	45.4
1969	16.2	104994398	38925529	0.648	0.834	0.197	15561397.0	0.000	38925527	0.013	0.572	8244723	57.7
1970	15.3	229271394	102684730	0.603	2.200	1.068	16242772.8	0.000	102281339	0.031	0.462	30462585	74.0
1971	14.1	1146806685	611357976	0.541	13.100	10.569	15922318.3	0.034	415042317	0.116	0.313	154093223	96.2
1972	13.0	5840369167	2846546654	0.482	60.996	173.932	12685606.4	0.197	1240909323	0.349	0.170	462262425	117.6
1973	13.8	17323740866	6704408064	0.524	143.663	249.612	4989459.9	0.554	2464840271	0.740	0.272	819985976	102.4
1974	16.9	30880918951	10370438922	0.688	222.219	176.023	3922447.7	0.621	2013917287	0.721	0.669	345315495	43.2
1975	17.9	4951680382	1285596806	0.736	27.548	4.749	8775644.6	0.161	911648964	0.365	0.786	82011309	25.7
1976	17.7	663169335	176439905	0.725	3.781	0.014	13062796.1	0.000	176426555	0.070	0.758	17163280	29.9
1977	17.2	193131749	57162252	0.700	1.225	0.008	14276466.2	0.000	57162251	0.022	0.698	7431838	38.9

SIMULATIONEN

Um den Vergleich mit weiteren Simulationen zur Bekämpfung von Z. diniana zu ermöglichen (Abschnitt 8.5. und 8.6.), sind in Fig.29 für jedes der 20 Raumsegmente noch die simulierten Frassschadenindizes def_i dargestellt.

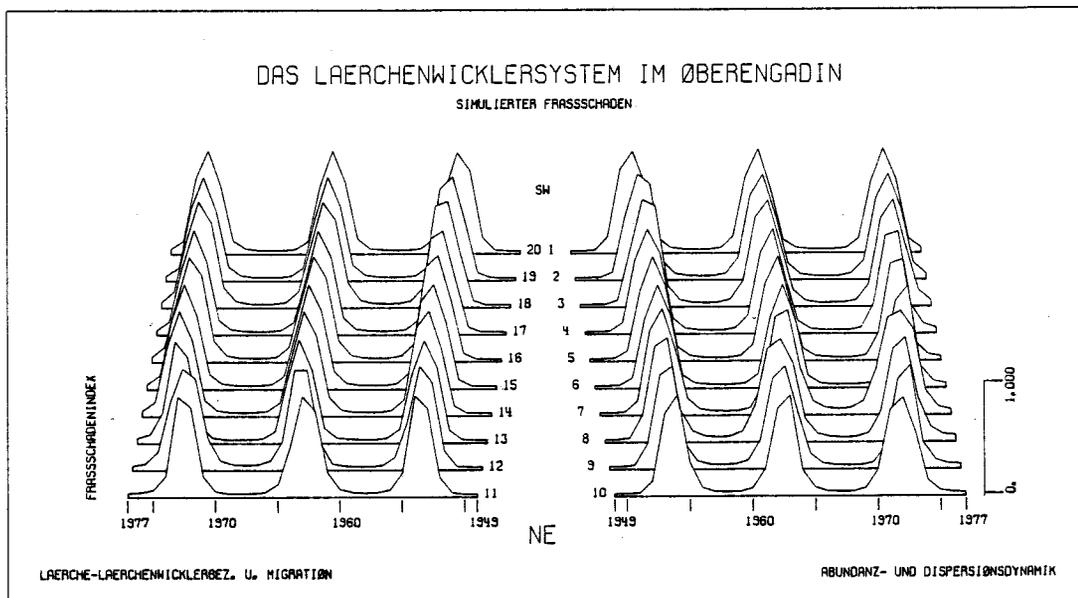


Fig. 29: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell im Oberengadin: Für jedes Raumsegment i sind die simulierten Frassschadenindizes def_i dargestellt.

Die in Fig.27, 28 und 29, sowie in Tab.24 und 25 dargestellte Simulation ist mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten (Tab.15 und 17 od. Anhang) gerechnet worden. Die Summen der Fehlerquadrate sind gegenüber der Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell (Abschnitt 8.2.1.) niedriger ausgefallen:

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

SQ_{OE}	=	46'693.6	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{OE-out}	=	368.9	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa}	=	8'564.2	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa-out}	=	51.3	Raupen ² /kg Zweige ²

Die Merkmale der simulierten Durchschnittsgradation liegen den beobachteten Werten ebenfalls näher als bei der Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell (Abschnitt 8.2.1.):

G_1	=	10.66	Jahre
Y_{min}	=	0.717	Raupen/kg Zweige
Y_{max}	=	266.905	Raupen/kg Zweige
a	=	266.188	Raupen/kg Zweige

8.4. SIMULATIONEN ZUR IMMIGRATION VON FALTERN INS OBERENGADIN AUS DEM RESTLICHEN SUBALPINEN LAERCHENWICKLERSYSTEM

Es wurden 4 verschiedene Simulationen zur Immigration von Faltern, die aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem stammen und ins Tal des Oberengadins hinein fliegen, durchgeführt. In den ersten beiden Simulationen wurde bloss das abundanzdynamische Modell kombiniert mit dem Einflug verwendet. Falterflug innerhalb des Tals wurde nicht berücksichtigt (SIMKIND=IMMIGRATION). In den anderen beiden Simulationen wurde dieser Falterflug miteinbezogen. Es wurde also das lokale, abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell mit dem Migrationsmodell kombiniert (SIMKIND=BOTH). Bei allen 4 Simulationen wurden die wahrscheinlichsten Parameterwerte verwendet.

Bei der ersten Simulation wurde das Szenario für den Einflug gemäss der Konglobationshypothese (d.h. es fliegen jedes Jahr gleichviele Falter in das Tal hinein) gestaltet. Fig.30 zeigt die simulierte Raupendichte y_t im Vergleich zu der beobachteten Raupendichte y_t' und deren Wertebereich. Die

SIMULATIONEN

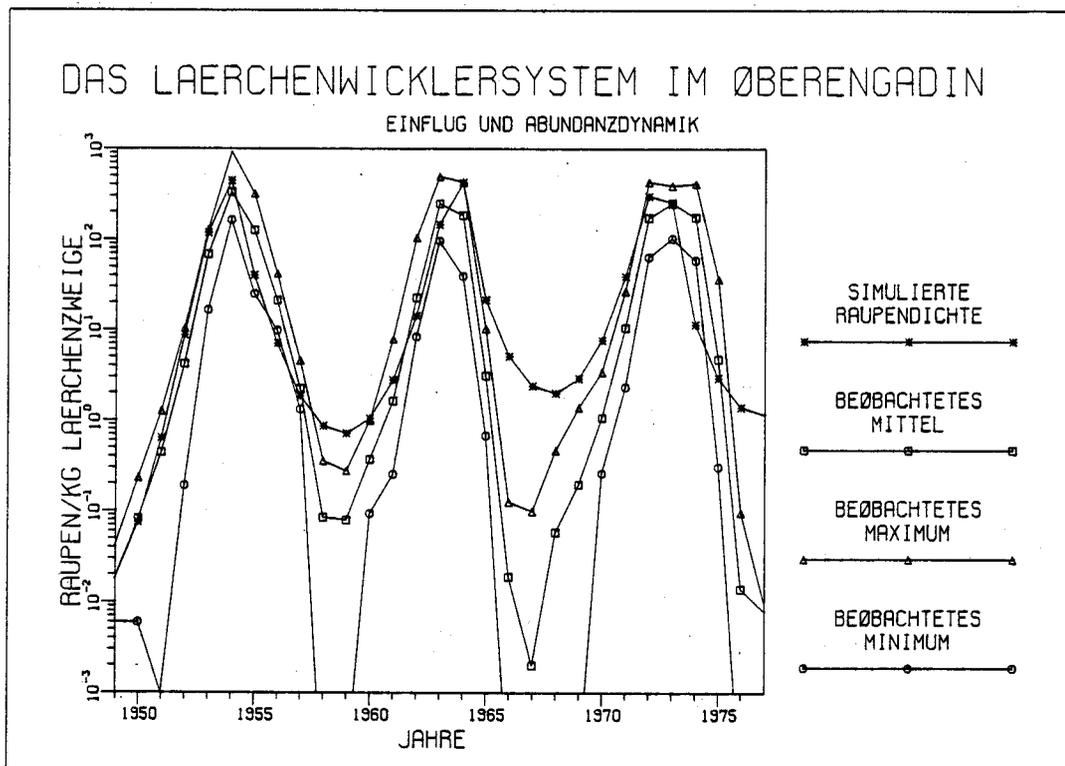


Fig. 30: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles zusammen mit der Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen, subalpinen Lärchenwicklersystem: Szenario des Einflugs gemäss der Konglobationshypothese (oder auch gemäss der Translokationshypothese).

Quadratsummen sind alle gegenüber der Simulation ohne jeglichen Einflug leicht erhöht:

SQ_{OE}	=	134'949.8	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{OE-out}	=	2'661.7	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa}	=	37'142.6	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa-out}	=	696.3	Raupen ² /kg Zweige ²

Die Merkmale der Durchschnittsgradation sind:

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$$\begin{aligned}
 G_1 &= 10.00 \text{ Jahre} \\
 Y_{\min} &= 1.364 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 Y_{\max} &= 389.762 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 a &= 388.399 \text{ Raupen/kg Zweige}
 \end{aligned}$$

Die Resultate der Simulation mit SIMKIND=IMMIGRATION und dem Szenario für den Einflug gemäss der Translokationshypothese sind sehr ähnlich ausgefallen wie diejenigen der vorhergehenden Simulation. In der graphischen Darstellung der Raupendichten unterscheiden sich die Simulationen mit den verschiedenen Szenarien gemäss der Konglobations- resp. der Translokationshypothese nicht (Fig.30). Die Quadratsummen sind alle gegenüber der Simulation ohne jeglichen Einflug leicht erniedrigt:

$$\begin{aligned}
 SQ_{OE} &= 133'478.7 \text{ Raupen}^2/\text{kg Zweige}^2 \\
 SQ_{OE-out} &= 2'597.0 \text{ Raupen}^2/\text{kg Zweige}^2 \\
 SQ_{sa} &= 37'001.3 \text{ Raupen}^2/\text{kg Zweige}^2 \\
 SQ_{sa-out} &= 634.4 \text{ Raupen}^2/\text{kg Zweige}^2
 \end{aligned}$$

Die wichtigsten Merkmale der Durchschnittsgradation betragen:

$$\begin{aligned}
 G_1 &= 10.00 \text{ Jahre} \\
 Y_{\min} &= 1.340 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 Y_{\max} &= 388.564 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 a &= 387.224 \text{ Raupen/kg Zweige}
 \end{aligned}$$

In Fig.31 sind die simulierten Raupendichten $y_{t,i}$ in allen 20 Raumsegmenten für die Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell (SIMKIND=BOTH) gegenüber den beobachteten Raupendichten $y_{t,i}$ dargestellt. Es wurde die Immigration von Faltern gemäss der Konglobationshypothese angenommen. Die Quadratsummen betragen:

SIMULATIONEN

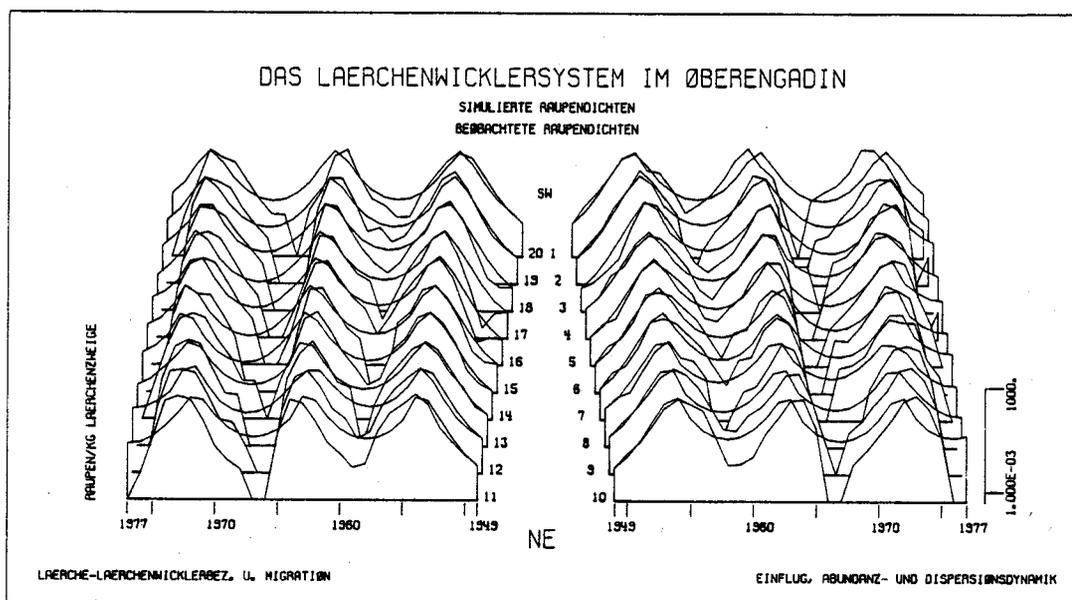


Fig. 31: Simulation des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles kombiniert mit dem Migrationsmodell zusätzlich der Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem. Szenario des Einfluges gemäss der Konglobationshypothese (oder auch gemäss der Translokationshypothese; Skala logarithmisch).

SQ_{OE}	=	29'211.7	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{OE-out}	=	314.2	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa}	=	8'921.1	Raupen ² /kg Zweige ²
SQ_{sa-out}	=	1'023.1	Raupen ² /kg Zweige ²

Die Durchschnittsgradation lässt sich charakterisieren durch:

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$G_1 = 11.00$ Jahre
 $y_{min} = 0.853$ Raupen/kg Zweige
 $y_{max} = 234.052$ Raupen/kg Zweige
 $a = 233.199$ Raupen/kg Zweige

Die letzte Simulation zur Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem erfolgte wiederum mit dem abundanzdynamischen Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung kombiniert mit dem Migrationsmodell (SIMKIND=BOTH). Zwar wirkte sich die Aenderung des Einflugsszenarios, im Gegensatz zum rein abundanzdynamischen Modell, etwas stärker aus; doch blieben diese Abweichungen immer noch derart geringfügig, dass die Raupendichten der beiden Simulationen graphisch nicht auseinandergehalten werden können (Fig.31). Die Quadratsummen bei dieser Simulation sind:

$SQ_{OE} = 46'755.5$ Raupen²/kg Zweige²
 $SQ_{OE-out} = 302.1$ Raupen²/kg Zweige²
 $SQ_{sa} = 8645.0$ Raupen²/kg Zweige²
 $SQ_{sa-out} = 63.6$ Raupen²/kg Zweige²

Die wichtigsten Merkmale der Durchschnittsgradation betragen:

$G_1 = 10.66$ Jahre
 $y_{min} = 0.731$ Raupen/kg Zweige
 $y_{max} = 266.185$ Raupen/kg Zweige
 $a = 265.454$ Raupen/kg Zweige

8.5. SIMULATIONEN ZUR BEKAEMPfung VON Z. DINIANA MIT BACILLUS THURINGIENSIS

Die Bekämpfung von Z. diniana mit Hilfe von Präparaten des Bakteriums Bacillus thuringiensis (BT) erfolgt im Raupenstadium, nahe dem Zeitpunkt des Raupenzensus. Mit der heute üblichen Spritztechnik wird beim Lärchenwickler eine Mortalität BT_{mort} von 0.83 erzielt (Maksymov & Schwarzenbach, mündl. Mittlg.). Um eine BT-Behandlung zu simulieren, musste die Gleichung (27) des abundanzdynamischen Modelles durch folgende 2 Gleichungen ersetzt werden:

$$\begin{aligned} l_l &:= s_l \\ l_l &:= (1 - BT_{mort}) \cdot l_l \end{aligned} \quad (68)$$

Die solchermassen simulierte BT-Behandlung käme einer blossen Steuerung der Populationsdynamik des Lärchenwicklers gleich. Da die Kosten der Helikopterflüge und der Preis für das zu verspritzende BT-Präparat hoch sind, ist jede unnötige Behandlung zu vermeiden. Einer Steuerung ist also eine Regelung vorzuziehen. Ein Regler benötigt Informationen über den Systemzustand. Der Raupenzensus erlaubt es, die für die folgende Regelung benötigten Informationen zu beschaffen: Die Gleichungen (68) werden ersetzt mit:

$$l_l := \begin{cases} l_l & Y_t < BT_{th} \\ (1 - BT_{mort}) \cdot l_l & Y_t \geq BT_{th} \end{cases} \quad (69)$$

Ergibt der Raupenzensus, dass die Raupendichte Y_t unterhalb der Schwelle BT_{th} liegt, so erfolgt keine BT-Behandlung. Uebersteigt die Raupendichte Y_t die Schwelle BT_{th} , so wird gespritzt. Um im Modell den Effekt der BT-Spritzungen deutlich zu zeigen, wurde nach der BT-Behandlung nochmals gleich ein Raupenzensus durchgeführt, d.h. die Ausgangsvariable Y_t wurde nochmals gleich berechnet. Die so

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

bestimmten Raupendichten waren nun niedriger als die Werte von y_t , die bei der Regelung (s. Gleichung (69) verwendet worden sind. Die neu berechneten Werte von y_t , die in den folgenden Figuren dargestellt werden, entsprechen also der Populationsgrösse unmittelbar nach der BT-Behandlung.

8.5.1. Im Oberengadin örtlich nicht begrenzte BT-Behandlungen

Fig.32 zeigt die simulierte Raupendichte y_t bei einer Regelung des abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles (SIMKIND=NOMIGRATION) nach (69). Bei jeder Spritzung wurde also immer gleich das ganze Tal behandelt.

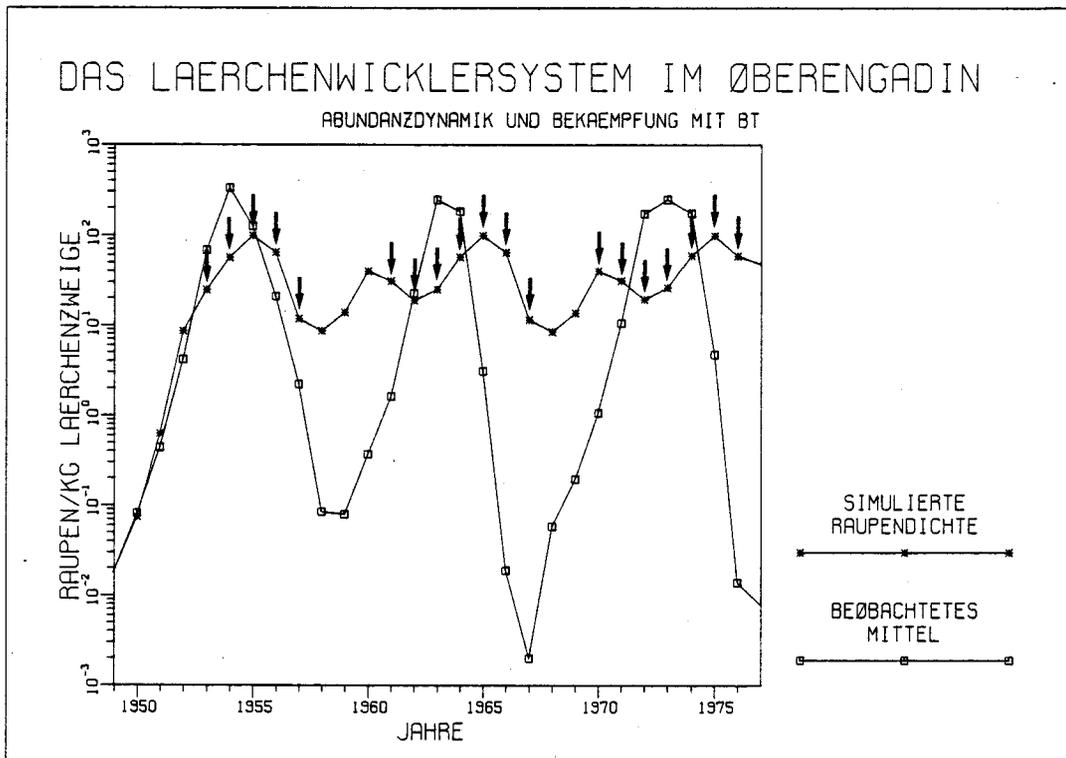


Fig. 32: Simulation der Regelung der Abundanzdynamik von Z. diniana mit Hilfe von B. thuringiensis. Ueberstieg die Raupendichte y_t den Schwellenwert $BT_{th} = 50$ Raupen/kg Zweige, so wurde gespritzt (\downarrow Behandlung).

SIMULATIONEN

Bei dieser Regelung wurde im Durchschnitt ca. während 2 von 3 Jahren gespritzt (18 Spritzungen auf 29 mögliche: $18/29 = 0.621$). Trotz diesen häufigen Eingriffen schwankt die simulierte Populationsdichte von Z. diniana zwischen 8.5 und 100 Raupen/kg Zweige, also auf einem hohen Niveau. Die hohe Raupendichte äussert sich auch in den grossen Frassschadenindizes, die bis zu 0.65 ansteigen. Eine Unterdrückung des Frassschadens bis zu einem vernachlässigbaren Grad vermag der verwendete Regler nicht zu bewerkstelligen.

Um abzuklären, ob der Regler grundsätzlich versagt, oder ob es nur an der Wahl der Parameterwerte des Reglers liegt, wurde eine Simulation mit verändertem Parameterwert durchgeführt. Hierbei wurde die Schwelle BT_{th} , ab welcher die BT-Sporensuspension auszubringen ist, auf $BT_{th} = 10$ Raupen/kg Zweige herabgesetzt. Fig.33 zeigt die Simulationsresultate einer solchen Regelung. Es musste jetzt noch häufiger gespritzt werden, nämlich rund 3 Mal auf 4 Jahre (genau $22/29 = 0.759$). Trotzdem gelang es wiederum schlecht, die Raupendichte unter Kontrolle zu bringen. Sie schwankt auf hohem Niveau zwischen ca. 3 und 102 Raupen/kg Zweige. Der Frassschadenindex steigt in einigen Jahren sogar auf 0.68 an.

Es stellte sich nun noch die Frage, ob bei räumlicher Differenzierung der BT-Behandlungen eine bessere Kontrolle der Massenvermehrungen von Z. diniana zu erzielen wären. Zu diesem Zwecke wurde das lokale, um die Reglergleichung (69) erweiterte, abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell kombiniert (SIMKIND=BOTH). Die Resultate sind in Fig.34 dargestellt.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

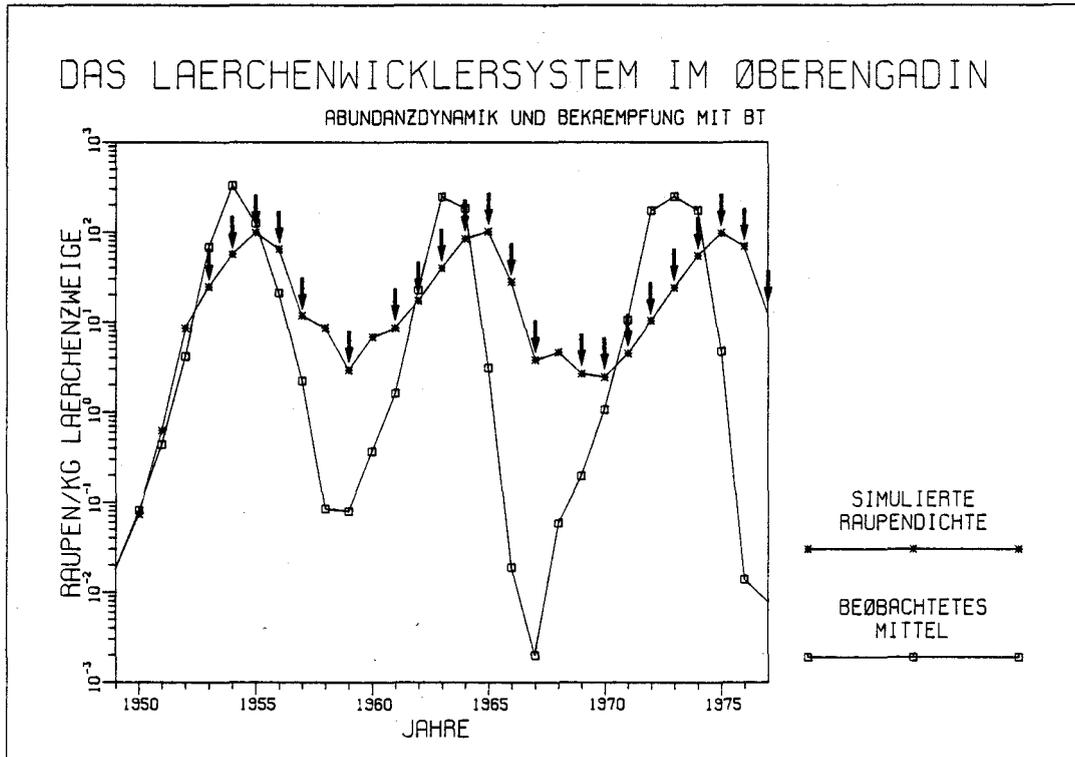


Fig. 33: Simulation der Regelung der Abundanzdynamik von Z. diniana mit Hilfe von *B. thuringiensis*. Ueberstieg die Raupendichte y_t den Schwellenwert $BT_{th} = 10$ Raupen/kg Zweige, so wurde gespritzt (\downarrow Behandlung).

Im Durchschnitt musste 4 Mal auf 5 Jahre das BT-Präparat in jedem Raumsegment ausgebracht werden (genau $467/580 = 0.805$). Die Raupendichten bewegen sich zwischen 23.2 und 56.8 Raupen/kg Zweige, die Frassschadenindizes erreichen durchschnittlich einen Maximalwert von 0.456, in einzelnen Raumsegmenten sogar eine Höhe von 0.609. Die grösste Raupendichte beträgt im Raumsegment 7 im Jahre 1977 sogar 92.002 Raupen/kg Zweige. Die simulierten Frassschadenindizes in Funktion von Raum und Zeit sind in Fig.35 dargestellt.

SIMULATIONEN

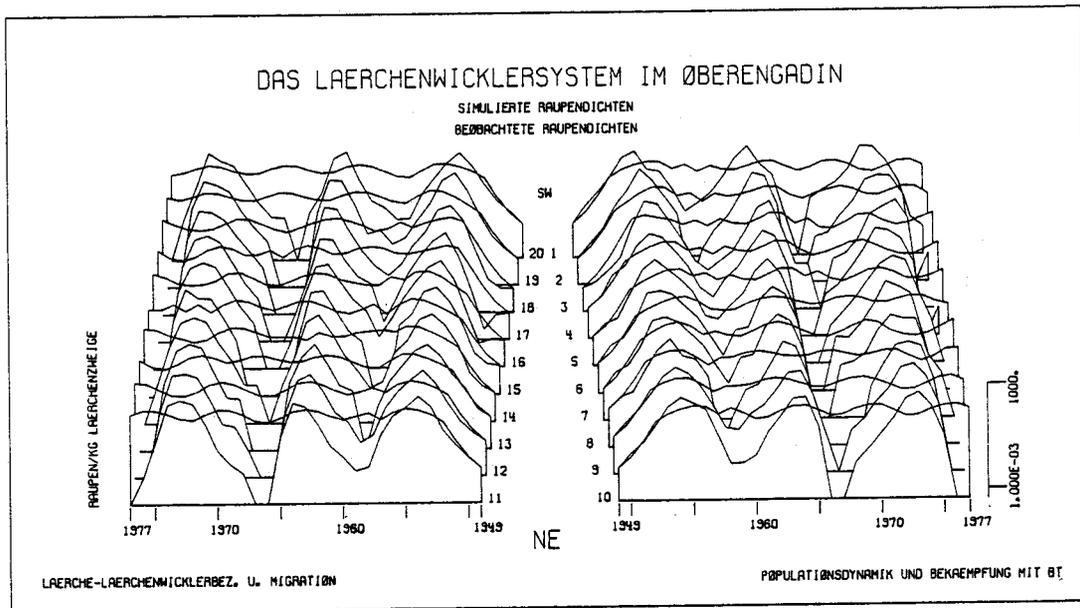


Fig. 34: Simulation der Regelung der Populationsdynamik von Z. diniana (Kombination abundanzdynamisches Lärche-Lärchenwickler- mit Migrationsmodell) mit Hilfe von B. thuringiensis. Ueberstieg in einem Raumsegment i die Raupendichte $y_{t,i}$ den Schwellenwert $BT_{th} = 50$ Raupen/kg Zweige, so wurde gespritzt.

8.5.2. Innerhalb des Oberengadins örtlich begrenzte BT-Spritzungen

Da es mit den bislang angewandten Regelungen offensichtlich nicht möglich ist, im Modell die Lärchenwicklerpopulation auf tiefem Niveau zu kontrollieren, so wurde versucht, zumindest ein bescheideneres Ziel zu erreichen: Dem Fremdenverkehrsgewerbe würde vielleicht schon ein Dienst

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

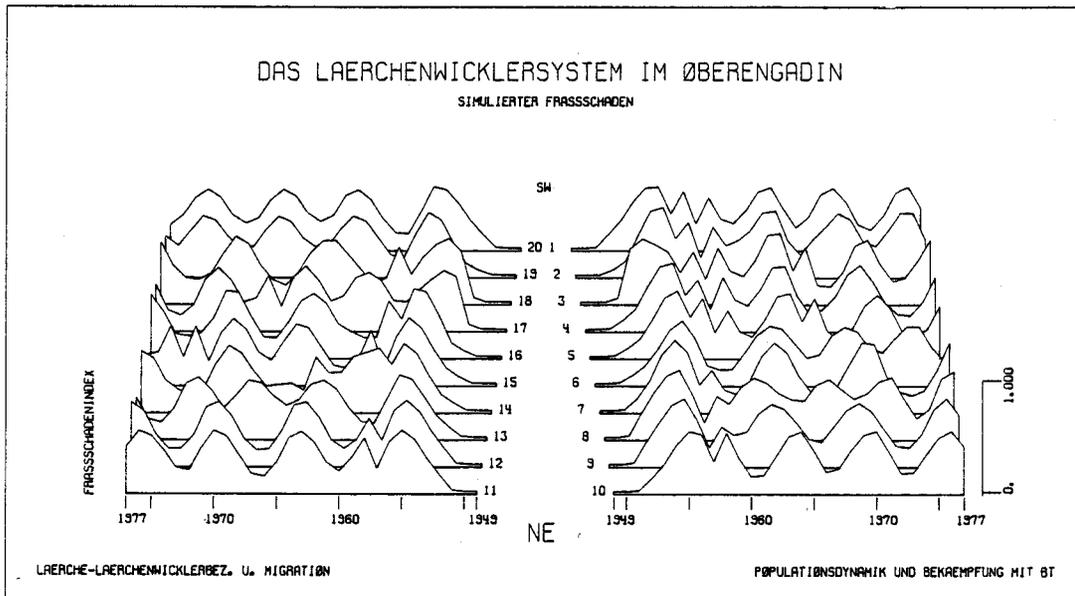


Fig. 35: Simulierte Frassschadenindizes bei einer Regelung der Populationsdynamik von Z. diniana mit Hilfe von B. thuringiensis. Im Raumsegment i wurde gespritzt, sobald die Raupendichte $y_{t,i}$ den Schwellenwert $BT_{th} = 50$ Raupen/kg Zweige überstieg.

erwiesen sein, falls einige wenige Wälder, die von Touristen häufig begangen werden, von Frassschäden freigehalten werden könnten. Viele Touristen lieben es, durch die Wälder rund um den Stazersee in der Nähe von St. Moritz zu spazieren. Es wurde nun im Modell versucht, das Raumsegment 16, in dem diese Wälder liegen, mit Hilfe von BT-Spritzungen von Lärchenwicklerfrassschäden freizuhalten. Es wurde wiederum derselbe Regler wie im vorangehenden Abschnitt 8.5.1. verwendet. Allerdings wurde die Gleichung (69) folgendermassen modifiziert:

SIMULATIONEN

$$\begin{aligned}
 ll_{16} &:= sl_{16} \\
 ll_{16} &:= \begin{cases} sl_{16} & Y_{t,16} < BT_{th} \\ (1 - BT_{mort}) \cdot ll_{16} & Y_{t,16} \geq BT_{th} \end{cases} \quad (70)
 \end{aligned}$$

Fig.36 a enthält die Raupendichten $Y_{t,i}$ sämtlicher Raumsegmente, Fig.36 b die Raupendichte $Y_{t,16}$ des behandelten Raumsegmentes 16 aus der Simulation mit dem Regler nach Gleichung (70). Der Schwellenwert BT_{th} für die BT-Spritzung war wiederum auf 50 Raupen/kg Zweige gesetzt worden. Fig.37 zeigt die Frassschadenindizes der gleichen Simulation.

Die Bedingung zum Spritzen war jedes zweite Jahr gegeben (genau $16/29 = 0.552$). Wie Fig.36 und Fig.37 zeigen, gelingt es mit BT-Spritzungen nicht einmal, ein örtlich begrenztes Gebiet von Frassschäden freizuhalten. Die Einwanderung von Faltern aus den umliegenden Raumsegmenten ist viel zu gross. Die Raupendichten im Raumsegment 16 schwanken zwischen 10.0 und 100.7, im restlichen Tal durchschnittlich zwischen 2.291 und 233.531 Raupen/kg Zweige. Die höchsten simulierten Frassschadenindizes betragen im Raumsegment 16 0.65, im übrigen Tal im Durchschnitt 0.85.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

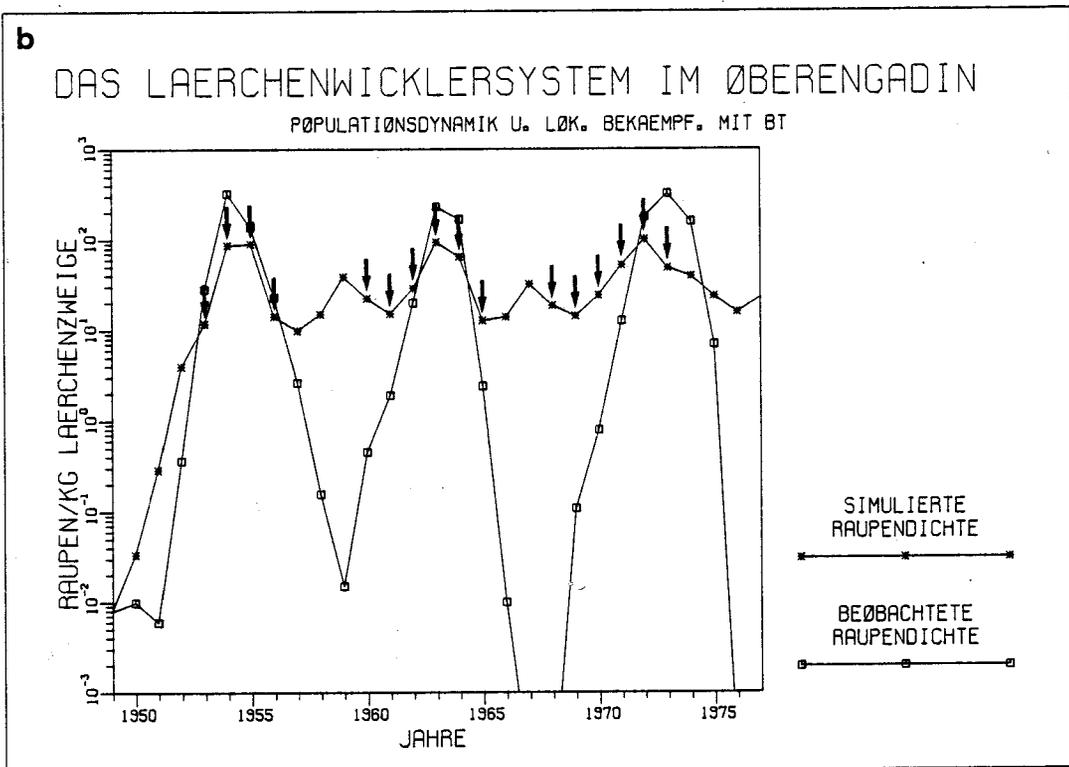
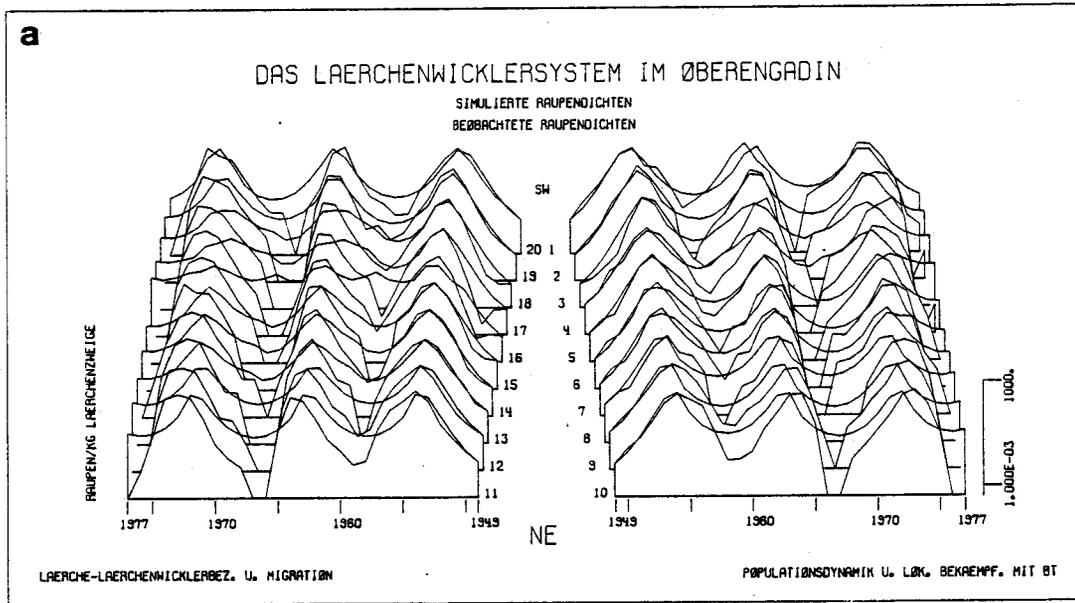


Fig. 36: Simulation der Regelung der Populationsdynamik von Z. diniana im Raumsegment 16 (Stazerwald) mit Hilfe von B. thuringiensis (Kombination abundanzdynamisches Lärche-Lärchenwickler- mit Migrationsmodell). Im Raumsegment 16 wurde gespritzt, sobald darin die Raupendichte $y_{t,16}$ den Schwellenwert $BT_{th} = 50$ Raupen/kg Zweige überstieg. a) Log. Raupendichten $y_{t,i}$; b) Ausschnitt aus a) für Raumsegment 16 (↓ Behandlung).

SIMULATIONEN

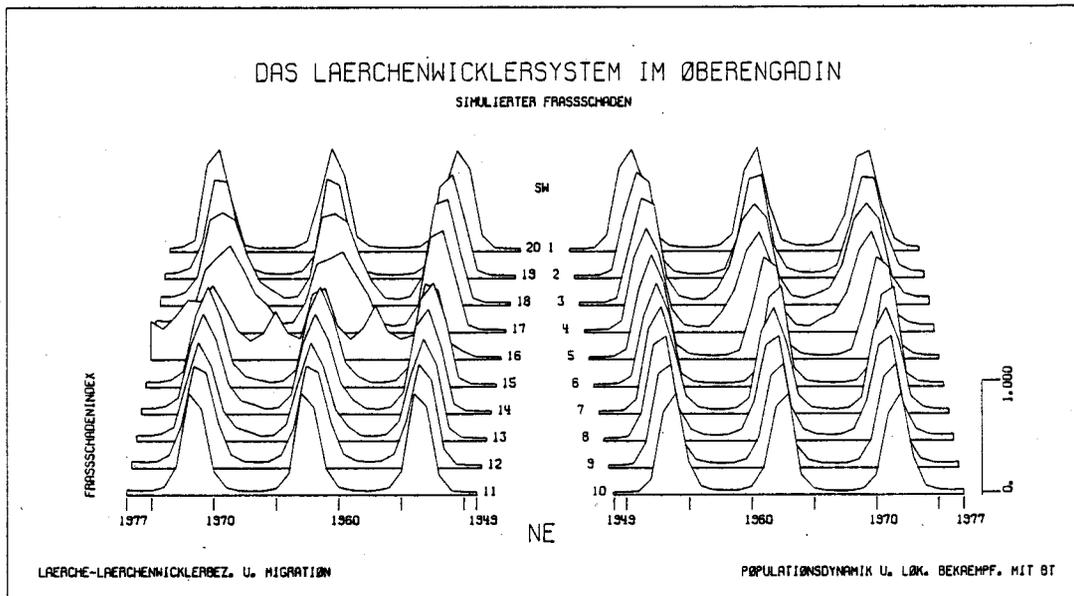


Fig. 37: Simulierte Frassschadenindizes bei der Regelung der Populationsdynamik von Z. diniana im Raumsegment 16 (Stazerwald) mit Hilfe von B. thuringiensis Sporensuspensionen (Kombination abundanzdynamisches Lärche-Lärchenwickler- mit Migrationsmodell). Im Raumsegment 16 wurde gespritzt, sobald darin die Raupendichte $Y_{t,16}$ den Schwellenwert $BT_{th} = 50$ Raupen/kg Zweige überstieg.

8.6. SIMULATIONEN ZUR BEKÄMPFUNG VON Z. DINIANA MIT PARAPHEROMONEN

Bei niederen Populationsdichten ist es möglich, die Männchen von Z. diniana durch das Versprühen von Sexuallockstoffen zu verwirren. Die männlichen Falter finden dann ihren Geschlechtspartner nicht mehr, und es kommt zu keiner Befruchtung. Das Verspritzen des Parapheromons (E)-11-tetra-

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

decenylacetat hat in den betroffenen Lärchenwicklerpopulationen die Fertilität während den Jahren 1977, 1978 und 1979 im Durchschnitt um 97.12 % reduziert (Baltensweiler & Delucchi, 1979). Die Modellierung einer Parapheromonbehandlung ist einfach vorzunehmen. Gleichung (34) ist zu ersetzen mit:

$$e_{t+1} = (1 - c_{matdisr}) \cdot g_{fec}(r_t) \cdot f \quad (71)$$

Parameter:

$$c_{matdisr} = 0.9712$$

Ab einer gewissen Populationsdichte PP_{th} finden sich die Geschlechtspartner auch rein zufällig, d.h. die Kommunikation über Sexuallockstoffe ist nicht mehr notwendig. Dann vermag das Versprühen von Parapheromonen auch keine Männchen mehr zu verwirren. Da keine Kopulationen mehr verhindert werden können, ist auf die wirkungslose und teure Spritzung zu verzichten. Es wurde deshalb wiederum ein Regler entworfen: Die Gleichung (71) ist zu erweitern zu:

$$e_{t+1} = \begin{cases} g_{fec}(r_t) \cdot f & Y_t \geq PP_{th} \\ (1 - c_{matdisr}) \cdot g_{fec}(r_t) \cdot f & Y_t < PP_{th} \end{cases} \quad (72)$$

Parameter:

$$c_{matdisr} = 0.9712$$

$$PP_{th} = 50 \text{ Raupen/kg Zweige}$$

Soll in den einzelnen Raumsegmenten differenziert vorgegangen werden, so wird (72) wie folgt geschrieben:

$$e_{t+1,i} = \begin{cases} g_{fec}(r_{t,i}) \cdot f_i & Y_{t,i} \geq PP_{th} \\ (1 - c_{matdisr}) \cdot g_{fec}(r_{t,i}) \cdot f_i & Y_{t,i} < PP_{th} \end{cases} \quad (73)$$

Parameter:

$$c_{matdisr} = 0.9712$$

$$PP_{th} = 50 \text{ Raupen/kg Zweige}$$

SIMULATIONEN

8.6.1. Simulation der Spritzversuche im Val Bever von 1977-1979

Fast das ganze Val Bever, welches die Raumsegmente 5 und 6 umfasst, ist in den Jahren 1977, 1978 und 1979 mit einem (E)-11-trans-tetradecenylacetat (Mikrokapseln-Slurry) besprüht worden (Baltensweiler & Delucchi, 1979). Noch unpubl. Daten zeigen, dass die Wirkung des versprühten Parapheromons fast gänzlich durch einwandernde Falter wieder aufgehoben wurde. Die Raupendichten zwischen behandeltem und unbehandeltem Kontrollgebiet unterscheiden sich nicht mehr signifikant. Um den längerfristigen Vergleich der simulierten Populationsdichte, die durch Parapheromonspritzungen beeinflusst wurde, mit einer unbeeinflussten Populationsentwicklung zu ermöglichen, wurden im Modell die Spritzungen von den Jahren 1977 bis 1979 auf die Jahre 1949 bis 1951 vorverlegt. Die beobachteten Raupendichten $y_{t,i}$ dienten als Kontrolle. Fig.38 zeigt für die Raumsegmente 5 und 6 die simulierte, durch die Parapheromonspritzung beeinflusste Raupendichte im Vergleich zu der beobachteten Raupendichte, die durch keinerlei menschliche Eingriffe beeinflusst worden ist. Die erste Spritzung zeigt noch deutlich eine Wirkung: 1950 ist die Raupendichte geringer als 1949. Doch schon die zweite Parapheromonbehandlung scheint wirkungslos zu sein, die Populationsdichte ist 1951 höher als 1950. Wie im Val Bever wirklich beobachtet, wächst auch die simulierte Population ungeachtet der Parapheromonbehandlungen an. Die aus den unbehandelten Raumsegmenten stammenden Weibchen sind befruchtet und legen im Val Bever derart viele Eier, dass die Population des Val Bever grösser wird. Es besteht jedoch ein einziger Unterschied zwischen dem Modell und der Wirklichkeit: Schon nach der ersten Spritzung im Jahre 1977 ist die Raupendichte angestiegen (Baltensweiler & Delucchi, 1979), was in der Simulation erst ab der zweiten Behandlung zutraf.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

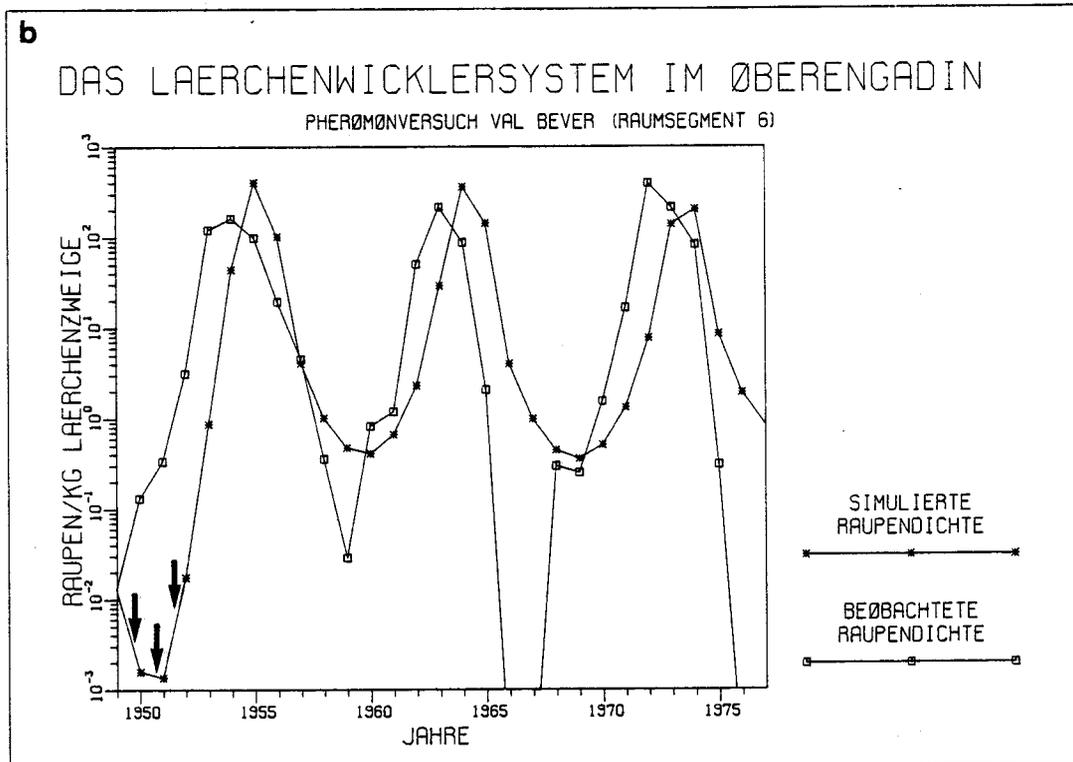
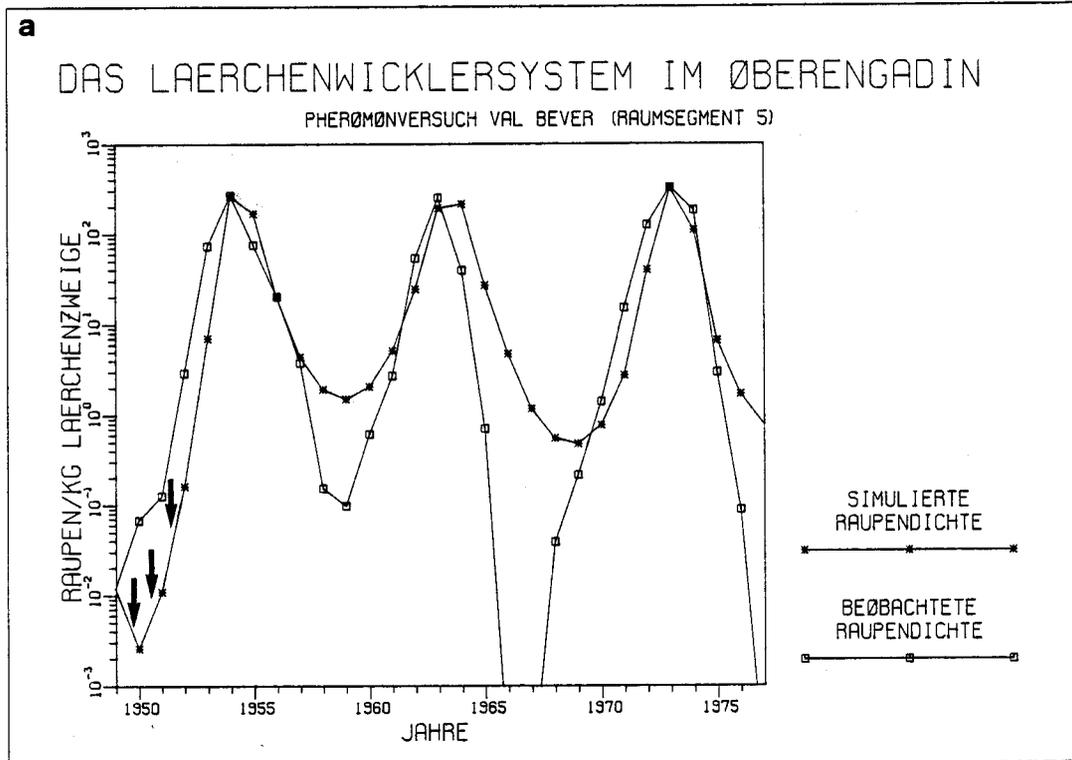


Fig. 38: Simulation des Parapheromonspritzversuches im Val Bever (Raumsegmente 5 und 6): Im Modell sind die Spritzungen von den Jahren 1977 bis 1979 auf die Jahre 1949 bis 1951 vorverschoben worden. a) Raupendichten im Raumsegment 5; b) im Raumsegment 6 (↓ Behandlung).

SIMULATIONEN

8.6.2. Andere Simulationen zur Verwirrungstaktik

Da im Modell leicht zwischen autochthonen und immigrierten Tieren unterschieden werden kann, wurde zuerst einmal die Wirkung der Parapheromonbehandlungen auf eine autochthone Population untersucht. Es wurde hierzu das abundanzdynamische Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung (SIMKIND=NOMIGRATION) um den Regler (72) erweitert und eine Simulation durchgeführt: Die simulierte Populationsdichte nimmt ständig ab, und im Jahre 1961 ist die Population vollständig ausgestorben.

Wie der vorhergehende Abschnitt 8.6.1. zeigt, kann starke Immigration die Ausrottung der autochthonen Population jedoch zunichte machen. Es wurden deshalb Simulationen zur Immigration von Faltern ins parapheromonbehandelte Oberengadin aus dem unbehandelten restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem durchgeführt. Dazu wurden beide Modelle, das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell (SIMKIND=NOMIGRATION) sowie das abundanz- und dispersionsdynamische Kombinationsmodell (SIMKIND=BOTH), verwendet. Ebenfalls wurden die beiden Einflugsszenarien gemäss der Konglobations- und gemäss der Translokationshypothese simuliert. Insgesamt ergab dies 4 Simulationen. In jeder dieser 4 Simulationen wurde ein u_0 resp. $u_{0,i}$ von $nrt \cdot 0.1174$ resp. $nrt_i \cdot 0.1174$ Eier/Baum angenommen.

In der ersten Simulation mit dem abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell und dem Einflugsszenario gemäss der Konglobationshypothese starb die Population von Z. diniana im Jahre 1961 nicht mehr aus. Gemäss dem Regler (72) musste jedes Jahr gespritzt werden. Ab 1961 erreichte das System eine nichtzyklische Gleichgewichtslage bei einer Dichte von 0.001 Raupen/kg Zweige.

Die zweite Simulation wurde mit dem gleichen Modell, dem abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell,

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

durchgeführt. Das Szenario des Einfluges war aber gemäss der Translokationshypothese gestaltet. Wiederum erreichte das System bald eine Gleichgewichtslage, diesmal aber eine zyklische. Die Merkmale dieser Gradation sind:

$$\begin{aligned}
 G_1 &= 10.75 \text{ Jahre} \\
 y_{\min} &= 0.002 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 y_{\max} &= 0.314 \text{ Raupen/kg Zweige} \\
 a &= 0.312 \text{ Raupen/kg Zweige}
 \end{aligned}$$

Fig.39 zeigt die Resultate dieser Simulation.

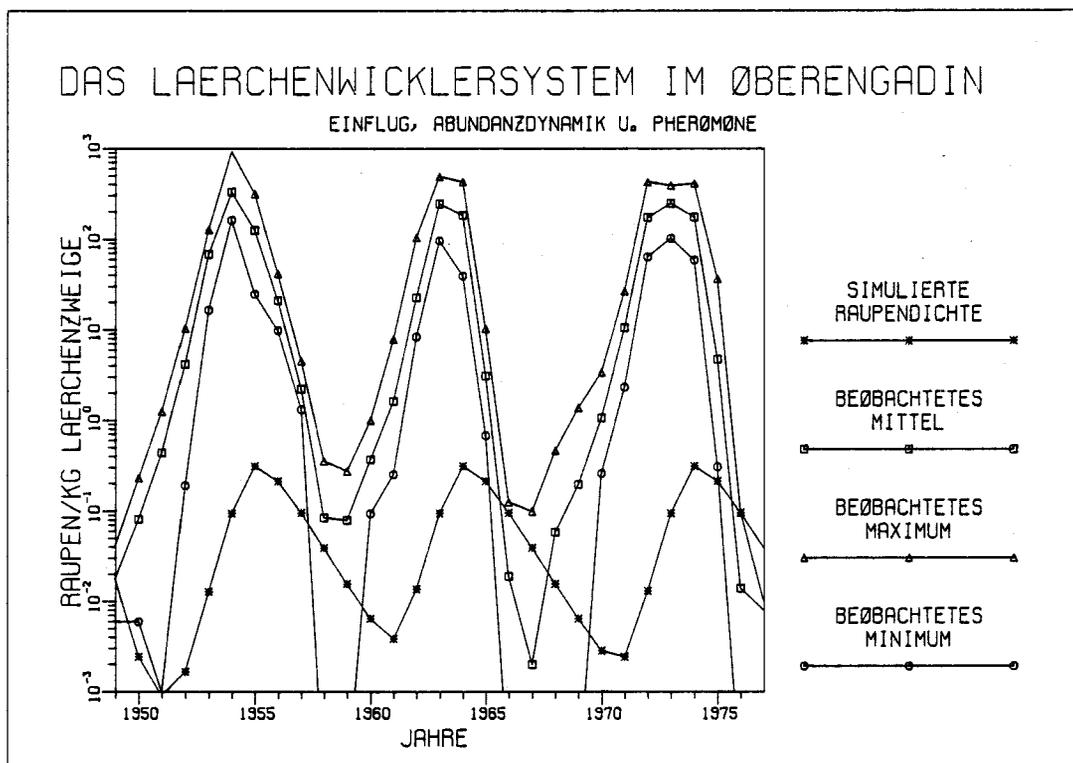


Fig. 39: Simulation der Bekämpfung von Z. diniana mit Parapheromonen: Es wurde das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell verwendet, und es wurde Immigration von Faltern gemäss der Translokationshypothese angenommen (Jedes Jahr eine Spritzung).

SIMULATIONEN

Bei der dritten Simulation wurde das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell mit dem Migrationsmodell kombiniert. Als Szenario für den Faltereinflug wurde die Konglobationshypothese angenommen. Wiederum geriet das System ab 1961 in eine nichtzyklische Gleichgewichtslage bei einer Dichte von 0.001 Raupen/kg Zweige. Es musste ebenfalls jedes Jahr in jedem der 20 Raumsegmente Parapheromon versprüht werden.

Für die vierte und letzte Simulation wurde dasselbe Modell wie in der vorigen Simulation, das abundanz- und dispersionsdynamische Kombinationsmodell, verwendet. Das Szenario zum Faltereinflug war diesmal gemäss der Translokationshypothese gestaltet. In dieser Simulation wurde keine Gleichgewichtslage mehr erreicht, die auftretenden Gradationen sind voneinander alle leicht verschieden. Fig.40 zeigt im Vergleich zu den beobachteten Raupendichten \bar{y}_t das simulierte gewogene Mittel \bar{y}_t für das ganze Oberengadiner Tal.

Die Merkmale der Durchschnittsgradation nahmen folgende Werte an:

$$\begin{aligned}G_1 &= 10.75 \text{ Jahre} \\Y_{\min} &= 0.006 \text{ Raupen/kg Zweige} \\Y_{\max} &= 0.922 \text{ Raupen/kg Zweige} \\a &= 0.916 \text{ Raupen/kg Zweige}\end{aligned}$$

In jeder der 4 Simulationen sind die Populationsdichten genügend tief ausgefallen, um sichtbare Frassschäden zu verhindern. Der höchste aufgetretene Frassschadenindex beträgt 0.011.

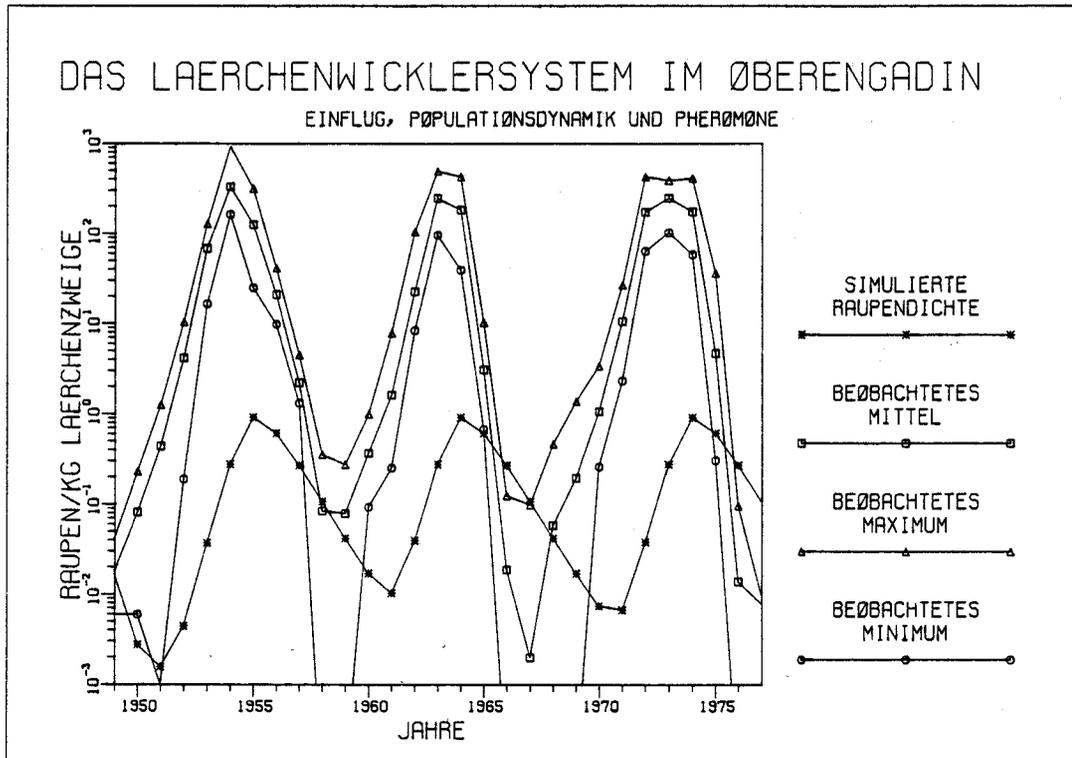


Fig. 40: Simulation der Bekämpfung von Z. diniana mit Parapheromonen: Es wurde das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell mit dem Migrationsmodell kombiniert und die Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen unbehandelten subalpinen Lärchenwicklersystem gemäss der Translokationshypothese angenommen (Jedes Jahr in jedem Raumsegment eine Spritzung).

8.7. SIMULATIONEN ZUM POPULATIONSAUFBAU VON Z. DINIANA NACH HYPOTHETISCHER AUSROTTUNG IM OBERENGADIN

Trotzdem eine Ausrottung von Z. diniana im Oberengadin praktisch unmöglich zu sein scheint, ist es interessant zu untersuchen, was im Modell nach einer angenommenen, hypothetischen Ausrottung geschieht. Simulationen zur

SIMULATIONEN

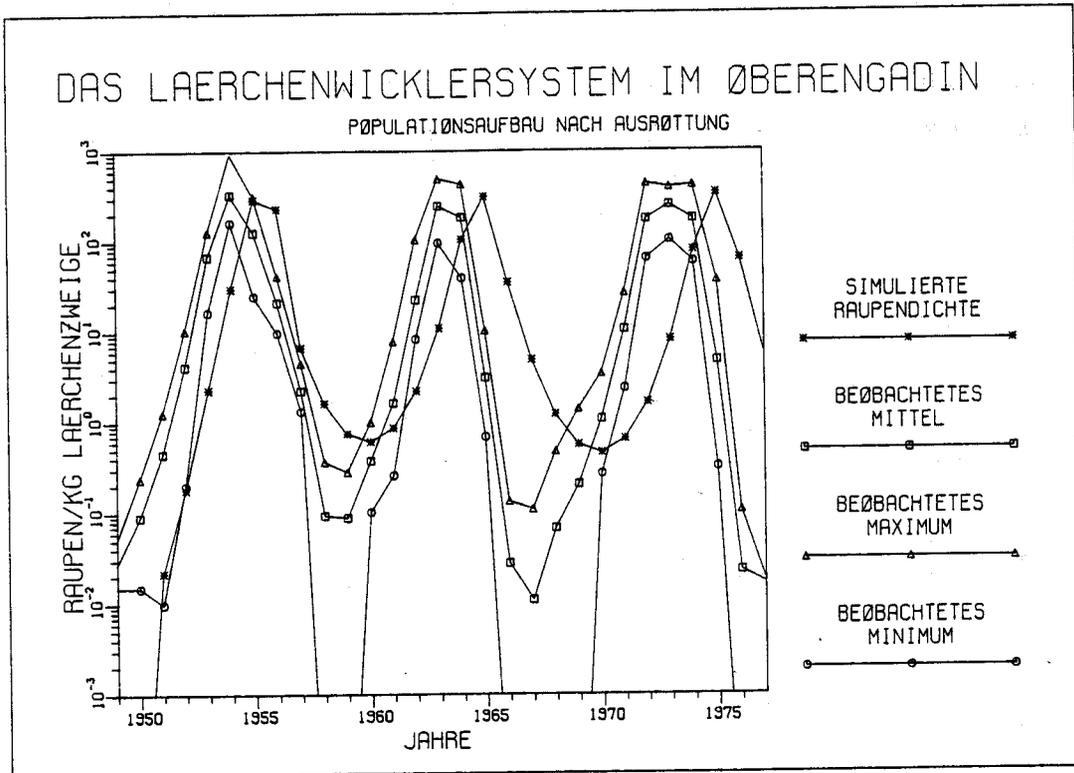


Fig. 41: Simulation zum Wiederaufbau der Population von Z. diniana nach hypothetischer Ausrottung im Oberengadin. Es wurde das abundanz- und dispersionsdynamische Kombinationsmodell verwendet. Zusätzlich wurde angenommen, dass Falter ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem gemäss der Konglobationshypothese einwandern.

Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem können die Frage beantworten, wie schnell sich eine Lärchenwicklerpopulation nach einer vorangegangenen Ausrottung wieder aufbaut. Unabhängig vom Modell und dem Szenario zum Faltereinflug lautet die Antwort immer gleich: Schon 2 Jahre nach der Ausrottung ist die folgende Populationsentwicklung von einer solchen, bei der nie eine Ausrottung stattgefunden hat, nicht mehr zu unterscheiden. Fig.41 zeigt stellvertretend für alle

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Simulationen mit verschiedenen Modellen und Einflugsszenarien die Resultate der folgenden Simulation: Es wurde das abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklermodell mit dem Migrationsmodell kombiniert (SIMKIND=BOTH), und es wurde der Faltereinflug gemäss der Konglobationshypothese gestaltet.

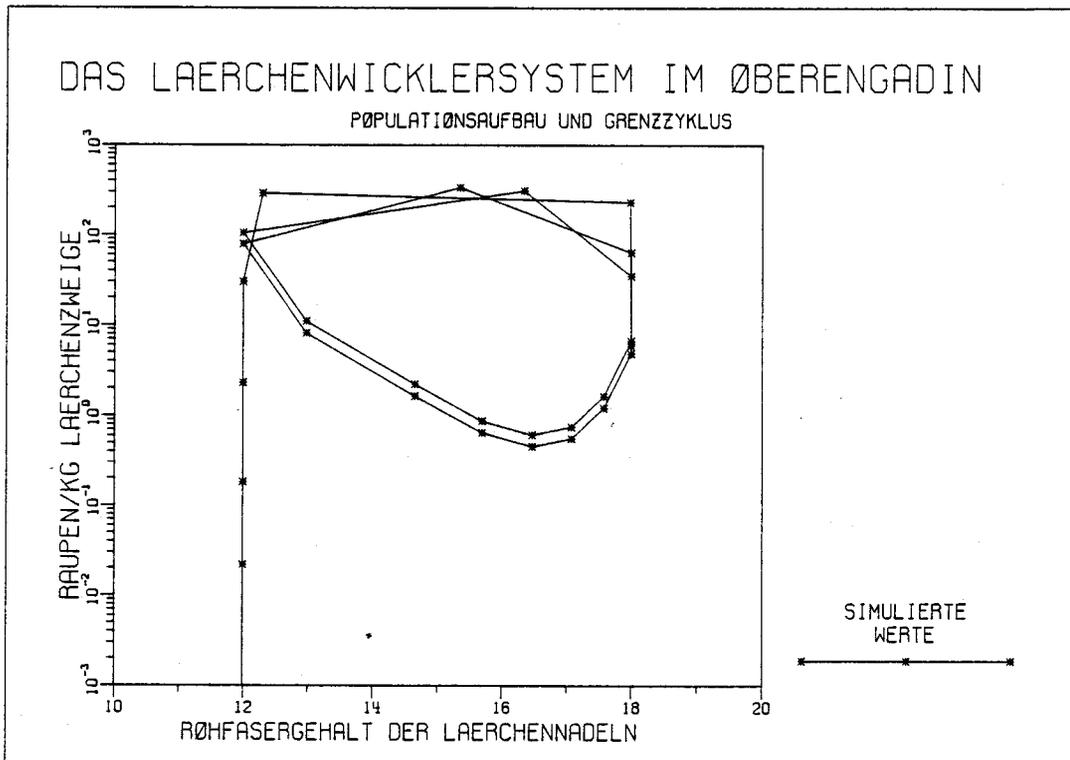


Fig. 42: Simulation zum Wiederaufbau der Population von Z. diniana nach erfolgter, hypothetischer Ausrottung. Darstellung des asymptotisch stabilen Grenzzklus: Die Ausgangsvariable \bar{y}_t ist als Ersatz für die Zustandsvariable \bar{e}_t in Funktion der andern Zustandsvariablen \bar{r}_t dargestellt (Pseudo-Zustandsraumdarstellung).

Die Grundmenge immigrierender Tiere $u_{0,i}$, die für die Simulation verwendet wurde, beträgt $nrt_i \cdot 0.1174$ Eier/Baum. Wäre die Lärchenwicklerpopulation nicht ausgerottet worden, so entspräche dieser Wert von $u_{0,i}$ einem Verhältnis der

SIMULATIONEN

immigrierenden zur autochthonen Population von 0.039. Ein Jahr nach der Ausrottung existiert im Modell schon wieder eine kleine autochthone Population. Das Verhältnis zwischen immigrierender und autochthoner Population beträgt dann 1.0001. Im darauffolgenden Jahr beträgt es nur noch 0.0705, und es sinkt dann sehr schnell ab. Seine Werte pendeln in allen folgenden Jahren zwischen 0.000'002 und 0.001'217 hin und her.

Die Simulationen zum Wiederaufbau der Population von Z. diniana nach erfolgter hypothetischer Ausrottung zeigen: Der in Fig.42 dargestellte, simulierte und asymptotisch stabile Grenzzyklus ist im ganzen Zustandsraum, mit Ausnahme des Achsenabschnittes, in dem $e_t=0$ ist, attraktiv.

9. DISKUSSION

In den Naturwissenschaften muss man die aus den Erscheinungen durch Induktion geschlossenen Sätze, wenn nicht entgegengesetzte Voraussetzungen vorhanden sind, entweder genau oder sehr nahe für wahr halten, bis andere Erscheinungen eintreten, durch welche sie entweder grössere Genauigkeit erlangen oder Ausnahmen unterworfen werden.

nach Isaac Newton
Principia (1687)

9.1. WAS IST DIE URSACHE DER LAERCHENWICKLERGRADATION?

Die Frage nach den ökologischen Ursachen der asymptotisch stabilen Gradation von Z. diniana wird zweckmässigerweise in zwei Teile zerlegt: in die Frage nach den Ursachen einerseits des Verlaufes und andererseits der Stabilität der Gradation.

9.1.1. Was verursacht den Gradationsverlauf?

9.1.1.1. Verursacht die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung den Gradationsverlauf, resp. die Regression?

Der Vergleich der Simulation, bei der die physiologische Reaktion der Lärche ausgeschaltet wurde (Fig.24), mit der Simulation des Modelles, das die physiologische Reaktion der

DISKUSSION

Lärche enthält (Fig.25), zeigt: Die autökologischen Eigenschaften von Z. diniana und die Eigenheiten ihrer Umwelt sind derart beschaffen, dass ein Anwachsen der Lärchenwicklerpopulation erfolgt. Dieses Populationswachstum entspricht der Progressionsphase einer Gradation von Z. diniana. Die Wechselwirkung zwischen Nahrungsquantität und Populationsentwicklung, die durch den Frass entsteht (Abschnitt 6.1.1.), hat zur Folge, dass sich die Lärchenwicklerpopulation bei der Tragkapazität des Lärchenwicklersystems stabilisiert (Fig.24). Es entsteht eine Art logistisches Wachstum. Verfügte die Lärche über keine physiologische Reaktionsmöglichkeit, so wäre diese Tragkapazität sehr hoch, bei 202.631 Raupen/kg Zweige. Dies entspricht recht genau der beobachteten Raupendichte y_{max} während der Kulmination, die ja 204.693 Raupen/kg Zweige beträgt.

Inwiefern lässt sich nun der Verlauf der Gradationen durch die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung erklären? Es bereitet keine Mühe, die Progressionsphase durch das ausgeprägte Populationswachstum zu erklären. Die Fähigkeit, sich stark zu vermehren, ist nicht weiter erstaunlich; sie hat Z. diniana mit vielen andern r-Strategen gemeinsam. Es ist ebenfalls leicht möglich, mit der genauso selbstverständlichen Tatsache, dass die Nahrungsmenge begrenzt ist, auch die Kulmination der Lärchenwicklergradation zu erklären. Die eigentliche, noch nicht gelöste Aufgabe besteht demnach darin, zu begründen, warum die Population nach der Kulmination abnimmt. Die Teilfrage nach den Ursachen des Gradationsverlaufes wird demzufolge besser folgendermassen neu gestellt: Was bewirkt die Abnahme der Populationsgrösse während der Regressionsphase? Sobald die physiologische Reaktion der Lärche in der vorgenommenen Art und Weise (Abschnitt 6.1.2.) im Modell miteinbezogen wird, kann die Regression und damit die ganze Gradation recht realistisch simuliert werden (Fig.25). Die Frage nach den Ursachen des Gradationsverlaufes lässt sich also so beantworten: Z. diniana hat die potentielle Fähigkeit, im subalpinen

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Lärchenwicklersystem exponentiell anzuwachsen. Dieses Wachstum wird abgebremst durch die begrenzte Tragkapazität, d.h. das Nahrungsangebot des Systems. Bei Raupendichten nahe der Tragkapazität wird durch die physiologische Reaktion der Lärche die Nahrungsqualität derart verschlechtert, dass auch die Tragkapazität des Systems kleiner wird. Darum bricht die Population von Z. diniana zusammen.

Zusatz: Die experimentellen Daten zur physiologischen Reaktion der Lärche, auf die sich die gemachten Aussagen stützen, vermögen nicht ganz zu befriedigen. Die Nahrungsqualität lässt sich trotz vielen weiteren Hinweisen (Benz, 1974) zurzeit lediglich durch den Rohfasergehalt charakterisieren. Doch auch die Daten über den Rohfasergehalt sind lückenhaft: Entweder ist der Rohfasergehalt nur von Einzelbäumen bekannt (Benz, 1974; Omlin, 1977), oder es sind nur Angaben für wenige Jahre vorhanden (Fischlin et al., in Vorb.). Was fehlt, sind Rohfaseranalysen über eine ganze Gradation hinweg, die als Schätzung für ein grosses Gebiet, z.B. das ganze Oberengadin, gelten dürfen. Die Ursache des Gradationsverlaufes, resp. der Regression, mit der Lärche-Lärchenwicklerbeziehung zu deuten, steht zwar in keinem offensichtlichen Widerspruch zu den zurzeit bekannten Daten. Trotzdem haftet dieser Antwort auf die erste, eingangs gestellte Teilfrage, infolge der Lücken in den Daten über die physiologische Reaktion der Lärche noch ein stark hypothetischer Charakter an.

9.1.1.2. Verliert das Lärche-Lärchenwicklermodell seine Gültigkeit bei Aenderung der Parameterwerte?

Aussagen über ein Modell hängen nicht bloss von der Struktur desselben, also der Form der Gleichungssysteme und der damit berücksichtigten, ökologischen Prozesse, ab, sondern ebenfalls von der Wahl der Parameterwerte. Die Sensitivitätsanalyse zeigt, dass bei einigen Parameterwerten das zyklische Verhalten der Populationsdichte von Z. diniana verschwindet (Tab.23). Allerdings trifft dies nur in 8 Fällen

DISKUSSION

zu, in den übrigen 26 Simulationen bleibt das zyklische Verhalten erhalten. Bei genauerer Betrachtung der Fälle, bei denen die Gradationen verschwinden, ergibt sich, dass zwei Typen unterschieden werden können: Entweder stirbt die Population von Z. diniana ganz aus, oder es wird eine Gleichgewichtslage verschieden von Null erreicht.

Zur ersten Gruppe gehören diejenigen Simulationen, bei welchen die Parameter c_2 , c_3 , c_7 und c_8 verändert wurden. Diese Parameter bestimmen die Mortalität der kleinen, resp. der grossen Raupen in Funktion des Rohfasergehaltes. Die Tatsache, dass die Lärchenwicklerpopulation im Modell ausstirbt, dies aber im realen System nicht tut, lässt den einen Schluss zu: Die statistischen Vertrauensintervalle dieser Parameter überragen ihre Plausibilitätsintervalle. Die experimentellen Daten, deren statistische Analyse zur Bestimmung der Parameterwerte führte, stammten aus zu kleinen Stichproben.

Zur zweiten Gruppe gehören diejenigen Simulationen, bei welchen c_{10} und c_{11} verändert wurden. Genaugenommen gehören allerdings nur die beiden Simulationen, bei denen c_{10} resp. c_{11} auf den oberen Wert des Vertrauensintervalles gesetzt wurde, zu dieser Gruppe. Wurde c_{10} oder c_{11} auf den unteren Wert des Vertrauensintervalles gesetzt, so starb die Lärchenwicklerpopulation aus. Diese 2 letzten Simulationen gehören also noch zur ersten Gruppe. Deshalb lautet der Schluss gleich: Die Vertrauensintervalle der Parameter c_{10} und c_{11} überragen ihre Plausibilitätsintervalle. Wiederum sind hierfür die zu kleinen Stichprobenumfänge verantwortlich, nicht das Modell selbst.

Berücksichtigt man den Mechanismus, der zu einer Stabilisierung der Lärchenwicklerdichte führt, so wird obige Schlussfolgerung nochmals bestätigt: Verantwortlich für die Gleichgewichtslage im Modellverhalten ist, dass die Dynamik der physiologischen Reaktion der Lärche nach der ersten Kulmination verschwindet. Die hohen Werte der Parameter c_{10}

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

und c_{11} bedeuten eine derart grosse Vermehrungskapazität von Z. diniana, dass die Dichte sprunghaft, innerhalb einer Generation, bis an die Tragkapazität herankommt und dann dort verbleibt. Dadurch erfolgt ein nicht nachlassender Stress der Lärche, der jede Erholung verunmöglicht. Der simulierte Rohfasergehalt bleibt immer auf seinem maximalen Wert. Verfügte Z. diniana auch in Wirklichkeit über eine derart hohe Vermehrungskapazität, so zerstörte sich Z. diniana die eigene Nahrungsgrundlage. Ein über viele Jahre hinweg andauernder Stress der Lärche, der keine Erholung mehr zulässt, tötete bald die meisten Lärchen ab. Weil im realen System lediglich selten Lärchen absterben, kann geschlossen werden: Die wahren Werte der Parameter c_{10} und c_{11} liegen tiefer als die oberen Endpunkte ihrer Vertrauensintervalle, vermutlich nahe bei den wahrscheinlichsten Parameterwerten, ihren Schätzungen. Diese Interpretation beinhaltet, dass die Art Z. diniana ihren Nahrungsansprüchen durch Einschränkung der Vermehrungsrate Zurückhaltung auferlegt (prudent predation). Ein verblüffendes Ergebnis, da Z. diniana sicherlich zu den r-Strategen gezählt werden muss. Oder hat bloss Z. diniana ihre Vermehrungskapazität nicht stärker zu steigern vermocht?

Die Sensitivitätsanalyse kann folgendermassen zusammengefasst werden: Abgesehen von den durch zu geringe Stichprobenumfänge bedingten Ausnahmen bleibt das Modellverhalten im untersuchten Teil des Parameterraumes zyklisch, d.h. es stimmt qualitativ mit dem Verhalten des realen Systems überein. Diese Uebereinstimmung hängt nicht notwendigerweise davon ab, dass genau die wahrscheinlichsten Parameterwerte im Modell eingesetzt werden. Dies ist bedeutungsvoll, weil die verwendeten Parameterwerte lediglich dem ersten Moment parametrisierter Zufallsvariablen entsprechen und deswegen anzunehmen ist, dass die wahren Parameterwerte von ihren Schätzwerten abweichen. Die Frage nach der Bedeutung einer Parametervariation lässt sich also wie folgt beantworten: Verändert man die Parameterwerte innerhalb ihrem Vertrauens- oder Plausibilitätsintervall, so

DISKUSSION

bleibt qualitativ die Übereinstimmung zwischen dem Modellverhalten und dem beobachteten Verhalten des realen Systems erhalten. Dieses Ergebnis bestätigt die Antwort auf die Frage nach den Ursachen des Gradationsverlaufes nochmals: Das abundanzdynamische Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung ist homomorph zum realen System.

9.1.1.3. Welches Modell ist das beste?

Einige Simulationen, die um der Sensitivitätsanalyse willen vorgenommen wurden, verdienen besondere Beachtung: Es sind all die Simulationen, bei denen das Modellverhalten dem beobachteten Verhalten des realen Systems näherkam. Dies trifft auf 4 Simulationen zu, denn in 4 Fällen ist der Bewertungsfaktor b_f grösser als 1 (Tab.23). Sind diese 4 Simulationen der Simulation mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten nun wirklich überlegen?

Bei dreien dieser 4 Simulationen ist die minimale Raupendichte y_{\min} sehr hoch, nämlich ca. 83 mal höher als die beobachtete minimale Raupendichte $y_{\min}' = 0.099$ Raupen/kg Zweige. Im Vergleich dazu bedeutet das Überschreiten der beobachteten maximalen Raupendichte y_{\max}' um einige Prozente durch die simulierte Raupendichte y_{\max} nicht viel. Dies um so mehr, als dass lokal an einzelnen Standorten, innerhalb dem Engadin, schon öfters weit grössere y_{\max}' beobachtet worden sind, als die höchsten simulierten Werte betragen (vgl. Tab.10 mit Tab.23). Je nachdem ob man das abundanzdynamische Modell auf das ganze subalpine Lärchenwicklersystem, auf das ganze Oberengadiner Tal oder bloss auf ein einzelnes Raumsegment innerhalb dem Oberengadin anwendet, stimmt das simulierte Modellverhalten schlecht (subalpines Lärchenwicklersystem, Oberengadin) oder gut (Raumsegment) mit dem realen Verhalten überein. Hier versagt also der Bewertungsfaktor b_f : Die massive Überschreitung von y_{\min}' durch y_{\min} wäre weit stärker zu werten als die Überschreitung von y_{\max}' durch y_{\max} , resp. der Amplitude a' durch a (Die Grössen, die zur Berechnung von b_f verwendet

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

wurden, sind voneinander nicht unabhängig: Wird y_{\max}' durch y_{\max} nur um wenige Prozente überschritten, so führt dies schon rasch zu einer grossen Erhöhung der Quadratsummen, und die Amplitude a wird a' ebenfalls überragen). Dies führt zur Schlussfolgerung: Es gibt nur eine einzige unter den Simulationen der Sensitivitätsanalyse, die der beobachteten Wirklichkeit näher kommt als die Simulation mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten: Es ist die Simulation, bei welcher der Parameter c_6 von 0.005472 kg Nadelmasse/Raupe auf 0.010611 kg Nadelmasse/Raupe erhöht wurde.

Die Erhöhung des Parameters c_6 wurde hauptsächlich durch das Heraufsetzen des Verschwendungsfaktors w_f bewirkt. Da keine experimentellen Daten über diesen Verschwendungsfaktor vorlagen, konnte er nicht statistisch geschätzt werden. Das bedeutet: Es könnte durchaus sein, dass in Wirklichkeit der Verschwendungsfaktor grösser ist als im Modell angenommen wurde.

Es gibt Gründe, die gegen obige Interpretation sprechen: Erstens führt der hohe Wert von w_f , bei tiefen Populationsdichten von Z. diniana, zu allzu grossen Frassschadenindizes. Änderte man das Modell ab, indem man den Verschwendungsfaktor w_f nicht mehr als konstant, sondern als positiv korreliert mit der Populationsdichte betrachtete, so könnte diesem Argument allerdings ausgewichen werden. Der zweite, schon angedeutete Grund, ist da stichhaltiger: Ergebnisse der Simulation mit dem Modell, welches das abundanzdynamische lokale Geschehen innerhalb eines Raumsegmentes mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell kombiniert, zeigen, dass durch die Zufügung der Migration eine ähnliche Verbesserung des Modellverhaltens erzielt werden kann, wie dies durch die Erhöhung des Verschwendungsfaktors w_f beim rein abundanzdynamischen Modell bewerkstelligt wurde (vgl. Fig.25 b und Tab.22 mit Fig.27 b und Tab.25, sowie die Quadratsummen und Gradationsmerkmale in Tab.23 mit denjenigen in Abschnitt 8.3.). Die Frage, ob das Modell mit dem erhöhten Wert für den Parameter c_6 demjenigen

DISKUSSION

mit dem tiefen Wert wirklich vorzuziehen sei, kann demnach nicht abschliessend beantwortet werden, ohne gleichzeitig das Migrationsmodell in die Diskussion miteinzubeziehen.

Zur Verdeutlichung: Um zu klären, welches Modell dem realen System am ehesten entspricht, müssen die folgenden 3 Simulationen einander gegenübergestellt werden:

- A: Die Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung, wobei die wahrscheinlichsten Parameterwerte verwendet wurden (Abschnitt 8.2.1: Fig.25 sowie Tab.21 und 22).
- B: Die Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung, wobei ausser dem Parameter c_6 die wahrscheinlichsten Parameterwerte verwendet wurden. Der Parameter c_6 wurde auf 0.010611 kg Nadelmasse/Raupe erhöht (Abschnitt 8.2.2: Fig.26 und Tab.23).
- C: Die Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell zur Lärche-Lärchenwicklerbeziehung kombiniert mit dem dispersionsdynamischen Migrationsmodell, wobei die wahrscheinlichsten Parameterwerte verwendet wurden (Abschnitt 8.3: Fig.27, 28 und 29 sowie Tab.24 und 25).

Simulation A ist den übrigen beiden eindeutig unterlegen. Sämtliche Quadratsummen sind am höchsten, und die Gradationsmerkmale sind am weitesten von den beobachteten Werten entfernt. Damit scheidet Simulation A aus, und der Vergleich reduziert sich auf die Frage, ist Simulation B oder C besser? Da Simulation B als einzige vollständig innerhalb dem Wertebereich des subalpinen Lärchenwicklersystems liegt ($SQ_{sa-out} = 0$, Tab.23), scheint sie der Realität am nächsten zu kommen. Was spricht dagegen?

a) Die Unterschiede zwischen den beiden Simulationen sind nicht sehr gross (ähnlich grosse Quadratsummen und Gradationsmerkmale).

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

b) Die Quadratsummen SQ_{OE} und SQ_{OE-out} sind in der Simulation C im Vergleich zu den beiden übrigen Simulationen am kleinsten (vgl. Quadratsummen im Abschnitt 8.3. mit denjenigen unten in Tab.23).

c) Das Migrationsmodell berücksichtigt v.a. spezifische Eigenschaften des Oberengadins. Es ist gut möglich, dass das um die Migration erweiterte Modell allzu spezifisch auf dieses Gebiet abgestimmt ist. Das hiesse, das Lärchenwicklersystem im Oberengadin lässt sich nicht mehr uneingeschränkt auf das subalpine Lärchenwicklersystem übertragen. Diese Interpretation erklärt, warum die Simulation B in Bezug auf SQ_{sa} , SQ_{sa-out} und G_1 der Simulation C überlegen ist, aber im Hinblick auf SQ_{OE} und SQ_{OE-out} genau das umgekehrte zutrifft.

d) In der Simulation C wurden lokal in einzelnen Raumsegmenten hohe Raupendichten erreicht. Dies stimmt mit den Beobachtungen vollkommen überein. Die hohen Raupendichten liegen alle im beobachteten Wertebereich (Tab.10 und Fig.28, insbesondere Teil b). Hier wirkte sich ein hoher Wert von c_6 sogar verschlechternd aus; denn dann fielen die lokalen Raupendichten wie in Simulation B für die einzelnen Raumsegmente unrealistisch niedrig aus.

e) Neben den quantitativen Simulationsergebnissen müssen auch qualitative Aspekte mitberücksichtigt werden. Die folgenden Überlegungen qualitativer Art, die grundsätzlich für die Simulation C sprechen, sind bedeutungsvoll: Z. diniana ist im Vergleich zu vielen anderen Tortriciden, wie dem Eichenwickler Tortrix viridana L. (Schwerdtfeger, 1961), dem Apfelwickler Laspeyresia pomonella L. (Charmillot, 1980), dem Traubenwickler Clysia ambiguella Hb. (Von Arx, 1977) oder dem Kiefertriebwickler Rhyacionia buoliana (Green, 1962) ein guter Flieger (s Abschnitt 7.1.). Das kann kein Zufall sein. Damit Z. diniana zum derart leistungsstarken Flieger evolvierte, musste ein entsprechend grosser Selektionsdruck bestanden haben und immer noch bestehen. Höchstwahrscheinlich spielt die Migration in der Ökologie von Z. diniana eine bedeutende Rolle. Also: Bei ähnlicher Qualität muss das um die Migration erweiterte Modell dem rein abundanzdynamischen Modell a priori vorgezogen werden. Ist die Simulation C der

DISKUSSION

Simulation A nur dann überlegen, wenn der Parameter auf seinem wahrscheinlichsten Wert belassen wird, so spricht das für die Richtigkeit des verwendeten Wertes von c_6 ; und in Wirklichkeit trifft genau das zu (s.o.).

All die aufgezählten Gründe führen zum folgenden Schluss: Vermutlich ist der wahre Wert des Parameters c_6 nahe dem als wahrscheinlichsten geschätzten Parameterwert. Es wäre lediglich noch denkbar, dass der wahre Wert von c_6 etwas höher als die Schätzung sein könnte. Das bedeutet: Simulation C ist besser, d.h. realistischer als Simulation B.

9.1.2. Was verursacht die Stabilität der Gradation?

Die reale Gradation weist, wie die Spritzversuche mit DDT und Phosphamidon zeigten (Auer, 1974), asymptotische Stabilität auf. Wie gross der Stabilitätsbereich ist, ist nicht bekannt. Doch kommt dieser Frage keine grosse Bedeutung zu. Wichtig ist, dass das Modell in seiner Lösung nicht nur den Gradationsverlauf wiedergeben sollte, sondern, dass das Modell in der Nähe dieser Lösung auch die gleichen Stabilitätseigenschaften wie das reale Vorbild aufweisen muss. Die zu beantwortende Frage lautet demnach: Welche Mechanismen verursachen die asymptotische Stabilität der Gradation von Z. diniana?

Es wurde schon argumentiert, dass die Migration eine bedeutende Rolle spiele, indem sie notwendig sei, um die Progressionsphase immer wieder neu einzuleiten (Baltensweiler & Fischlin, 1979). Danach fliegen Falter gemäss der Konglobationshypothese ständig von ausserhalb des Oberengadins ins Tal hinein und verursachen so, dass lokal die Population niemals ausstirbt. Bei hohen Dichten fliegen die Falter weg und verhindern dadurch, dass die Population allzu stark ansteigt. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Auffassungen jedoch nicht.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Ein Vergleich zwischen den beiden Simulationen ohne (Fig.25) und inklusive Migrationsmodell (Fig.27) zeigt, dass im Gradationsverlauf nur geringfügige Unterschiede bestehen. Bei beiden Simulationen liegen die Anfangswerte e_0 ausserhalb des Grenzzyklus. Das erlaubt das transiente Verhalten der Modellsysteme zu beobachten. Schon im rein abundanzdynamischen Modell laufen die Trajektorien auf den Grenzzyklus zu. Das weist auf eine asymptotische Stabilität des Grenzzyklus des Modelles ohne Migration hin. Noch deutlicher sichtbar wird dieses Systemverhalten nach erfolgter Ausrottung; geringste Abweichungen des Anfangswertes e_0 von Null bewirken, dass die Trajektorie zum Grenzzyklus führt (Fig.42). Dank Simulationen von verschiedensten Anfangswerten e_0 und r_0 aus, sowie über längere Zeiträume hinweg, konnte zumindest empirisch gezeigt werden, dass das abundanzdynamische Modellsystem sogar im ganzen Zustandsraum, mit Ausnahme von $e_t=0$, asymptotisch stabil ist. Der Grenzzyklus ist nicht nur von aussen, sondern auch von innen her asymptotisch stabil. Neben dem Grenzzyklus konnten beim abundanzdynamischen Modell mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten keine weiteren Attraktoren mehr gefunden werden. Wegen den hohen Rechenkosten konnten die Stabilitätseigenschaften des um die Migration erweiterten Modelles weniger gut untersucht werden. Soweit sie bekannt wurden, zeigen sie: Die Stabilität der Modellsysteme entsteht durch Eigenschaften des abundanzdynamischen Modelles mit den wahrscheinlichsten Parameterwerten.

Die Antwort auf die Frage nach den Ursachen der asymptotischen Stabilität der Lärchenwicklergradationen lautet: Es trifft zwar zu, dass die Migration, insbesondere bei hohen Populationsdichten, durch das Wegfliegen von vielen Faltern aus dem Gebiet, in dem die Tragkapazität am Sinken ist, zusätzlich stabilisierend wirkt. Dieser Beitrag ist jedoch geringfügig. Beim heutigen Wissensstand ergibt sich aus den vorliegenden Untersuchungen die folgende Schlussfolgerung: Die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung stellt den entscheidenden ökologischen Mechanismus dar, der die

Gradation asymptotisch stabil macht.

9.1.3. Wo liegen die Grenzen der Lärche-Lärchenwicklerhypothese?

Das Verhalten der Modelle, denen die Lärche-Lärchenwicklerhypothese zugrunde liegt, stimmt mit dem Verhalten des realen Systems grösstenteils, jedoch nicht ganz, überein (Abschnitt 8.2.1: Fig.25, Tab.21 und 22 sowie Abschnitt 8.3: Fig.27, 28 sowie Tab.24 und 25). Welches sind die verbleibenden Unterschiede zwischen den Modellen und dem realen System?

Als wichtigster Unterschied sind die Abweichungen im Gradationsverlauf während dem Tiefpunkt zu werten. Die simulierte minimale Raupendichte y_{\min} ist im Falle des rein abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodelles um das 13.7-fache höher als die beobachtete minimale Dichte y_{\min}' . Im Falle des um die Migration erweiterten Modelles beträgt das Verhältnis y_{\min}/y_{\min}' immer noch 7.2. In diesem Punkt befriedigen die Modelle nicht. Eine einfachere, aber in ihrer Grundstruktur ähnliche Version des abundanzdynamischen Gleichungssystems (35) und (36) (Fischlin & Baltensweiler, 1979) war in dieser Beziehung den Modellen dieser Arbeit überlegen. Doch sind die vorliegenden Modelle vorzuziehen, da sie auf eingehenderen und umfassenderen statistischen Auswertungen der beobachteten und experimentell gewonnenen Daten gründen (s. Anhang).

Die Begrenztheit der ökologischen Wechselwirkung Lärche-Lärchenwickler die Population von Z. diniana zu regulieren, zeigt sich in folgendem Sachverhalt: Die simulierten Minimumsdichten y_{\min} übersteigen den beobachteten Wert y_{\min}' ungefähr um das zehnfache. Dieser ökologische Mechanismus vermag es also nicht, am Ende der Regressionsphase eine der Beobachtung genügende Abnahme der Lärchenwicklerpopulation zu bewerkstelligen.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Die Migrationshypothese, sei das in Form der Konglobations- oder der Translokationshypothese, hilft auch nicht weiter. Im Gegenteil: Wie die Simulationen zur Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem andeuten, erhöht sich die minimale Raupendichte Y_{\min} sogar (Abschnitt 8.4.).

Zur lückenlosen Erklärung der Populationsdynamik von Z. diniana müssen zusätzlich weitere ökologische Wechselwirkungen herangezogen werden: Der Parasitismus (Delucchi, 1982) im Sinne der Antagonistenhypothese (Royama, 1971) und/oder ein genetischer Polymorphismus (Baltensweiler, 1970; Chitty, 1971; Baltensweiler, 1977). Allerdings ist zu befürchten, dass die Qualität der zurzeit vorhandenen Daten und die Tatsache, dass durch die Lärche-Lärchenwicklerhypothese die Gradation grösstenteils schon erklärt werden kann, es nicht mehr zulassen, sich eindeutig für eine der übrigen in Frage kommenden Hypothesen zu entscheiden.

Zu einem ähnlichen Schluss ist auch Clark (1979) beim Studium des Balsamtannentriebwicklers Choristoneura fumiferana Clem., der die Wälder Ostkanadas heimsucht, gelangt. Allerdings zieht Clark diese Schlussfolgerung aus einem anderen Grund: Seiner Meinung nach besteht zwischen der erforderlichen Qualität sowie Quantität der Daten und der zu lösenden Fragen ein unverbesserbares Missverhältnis. Dank der Beschränkung, resp. Konzentration auf das Oberengadin, wie dies im Verlaufe des Lärchenwicklerprojektes geschehen ist, scheint dieses Missverhältnis, zumindest was die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung anbetrifft, weit weniger folgenschwer zu sein.

9.1.4. Welchen Stellenwert nimmt die Lärche-Lärchenwicklerhypothese unter den übrigen Hypothesen ein?

Beim heutigen Wissensstand kommen zur Erklärung der Lärchenwicklergradation nur die Antagonisten-, die Lärche-Lärchenwickler-, die genetische Polymorphismushypothese oder eine

DISKUSSION

Kombination dieser Hypothesen in Frage. Die Migrationshypothese nimmt eine Sonderstellung ein, auf die in einem getrennten Abschnitt noch einzugehen ist (Abschnitt 9.1.5.). Zur Migrationshypothese sei hier nur soviel gesagt: Im Modell bewirkt die Migration, dass zwischen den Raumsegmenten riesige Mengen von Tieren ausgetauscht werden. Der Austausch erfolgt aber meist zu ähnlich grossen Anteilen. Das bedeutet, die lokale Dichte eines Raumsegmentes ändert sich kaum. Die Migration vermag also den Verlauf der Abundanzdynamik nicht wesentlich zu beeinflussen. Dies wird bestätigt durch die geringfügigen Unterschiede im Verhalten zwischen den Modellen mit und ohne Migration (vgl. Fig.25 mit Fig.27).

Im populationsdynamischen Modell von Van den Bos & Rabbinge (1976) wurde der Parasitismus von Z. diniana, gleichzeitig neben einer auf blossen Vermutungen formulierten Lärchenreaktion, mitberücksichtigt. Aus grundsätzlichen Ueberlegungen wurde die Polymorphismushypothese abgelehnt. Die Migration wurde ebenfalls vernachlässigt. Mittels Simulationen wurde dieses Modell untersucht, und die Autoren kamen zum Schluss, dass die beiden im Modell enthaltenen ökologischen Prozesse gleichermassen zur Entstehung der Lärchenwicklergradation beitragen. Die Resultate dieser Autoren stimmen mit denjenigen der vorliegenden Arbeit darin überein, dass für eine vollständige Erklärung der Lärchenwicklergradation neben der Lärche-Lärchenwicklerbeziehung weitere ökologische Prozesse miteinbezogen werden müssen. Hingegen zeigen die Simulationsresultate der vorliegenden Arbeit, dass die Rolle der Antagonisten als weit unwichtiger angesehen und diejenige der physiologischen Reaktion der Lärche entsprechend aufgewertet werden muss. Dieses Ergebnis ist weder auf den neuen Ansatz noch die andere Technik, wie sie in dieser Arbeit angewandt wurden, zurückzuführen, sondern beruht hauptsächlich auf der Mitberücksichtigung und Neuauswertung der im letzten Jahrzehnt erarbeiteten Daten (Benz, 1974; Auer, 1975a; Baltensweiler & von Salis, 1975; Delucchi et al., 1975; Omlin & Herren, 1976; Baltensweiler et

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

al., 1977; Delucchi & Renfer, 1977; Herren, 1977; Omlin, 1977; Baltensweiler, 1978b; Baltensweiler & Delucchi, 1979; Baltensweiler & Fischlin, 1979; Fischlin et al., in Vorb.). Viele der wichtigsten im Modell von Van den Bos & Rabbinge (1976) verwendeten Parameterwerte sind falsch oder beruhen zu sehr bloss auf Vermutungen.

Bisherige Arbeiten, wie z.B. Baltensweiler et al. (1977), schälen die einzelnen ökologischen Prozesse heraus, werten sie aber kaum. Gemäss der vorliegenden Arbeit kommt der Lärche-Lärchenwicklerhypothese eine Schlüsselrolle zu. Ein krasser Widerspruch entsteht dadurch nicht. Doch wird die Rolle der Lärche-Lärchenwicklerbeziehung im Verhältnis zu den übrigen ökologischen Prozessen, dank der quantitativen Untermauerung durch die Simulationsresultate, aufgewertet. Die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung erhält dadurch einen ähnlichen Stellenwert wie ihn schon Benz (1974) formulierte. Im Vergleich zu seiner Arbeit liegen folgende neue Resultate vor: Es konnte quantitativ und im Systemzusammenhang die Richtigkeit der Vermutung, dass die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung die Population von Z. diniana reguliert, bestätigt werden. Es konnte gezeigt werden, wo die Grenzen in der Fähigkeit der ökologischen Wechselwirkung zwischen der Wirtspflanze Lärche und dem Insekt Z. diniana liegen, die Populationsdynamik des Insektes zu bestimmen. Angesichts der heutigen Kenntnisse und der zurzeit verfügbaren Daten über das subalpine Lärchenwicklersystem sowie das Lärchenwicklersystem im Oberengadin lässt sich abschliessend sagen: Im Gegensatz zur Antagonisten-, zur Polymorphismushypothese und/oder zu einer deren Kombinationshypthesen ist die ökologische Wechselwirkung Lärche-Lärchenwickler zur Deutung der Populationsdynamik von Z. diniana notwendig, aber nicht ganz hinreichend.

9.1.5. Was ist die Rolle der Migration?

Einerseits wurde gezeigt, dass die Migration nur geringfügig zur Entstehung der asymptotisch stabilen Lärchenwicklergradation beiträgt (Abschnitte 9.1.1. und 9.1.2.). Andererseits wurde die Behauptung aufgestellt, dass die Migration in der Oekologie von Z. diniana eine bedeutungsvolle Rolle spiele (Abschnitt 9.1.1.3.). Wie vertragen sich diese Aussagen?

Wie die Simulationen zum Populationsaufbau nach hypothetischer Ausrottung zeigen (Fig.41), besteht die Rolle der Migration einmal darin zu verhindern, dass der Zustand $e_t=0$, sollte er je auftreten, nicht lange bestehen bleibt. Nur in diesem Zustand verliert der Grenzyklus seine Attraktivität (Abschnitt 9.1.2.). Das bedeutet, die Migration ist verantwortlich für die Resilienz des Lärchenwicklersystems im Sinne von Holling (1973).

Besteht denn nun je die Gefahr, dass im realen System die Lärchenwicklerpopulation ausstirbt? Schätzt man die absolute Populationsgrösse von Z. diniana im Tiefpunkt der Gradation, z.B. für das Jahr 1967, sowie im Tiefpunkt der Oszillation, d.h. im Falterstadium, so ergibt sich für das Oberengadin immer noch eine stattliche Populationsgrösse, nämlich $f_{1967}=29'680$ Falter ($f_{1967}=Y_{1967} \cdot c_{17} \cdot nrt \cdot (1-g_{mstarv,1967}) \cdot (1-g_{mllp}(r_{1967})) = 0.002 \cdot 91.3 \cdot 51147 \cdot (1-0) \cdot (1-0.682)$; Tab.22). Das bedeutet: Etwa auf jedem 17. Baum sitzt ein Falter. Die mittlere Distanz zwischen den Bäumen beträgt ca. 13 m, diejenige zwischen den Faltern also ca. 220 m (Tab.7). Im Verhältnis zur viele km umfassenden Flugleistung von Z. diniana ist dies eine geringe Distanz. Durchfliegen werden muss sie aber trotzdem. Weil dies geschieht, stirbt die Lärchenwicklerpopulation grossflächig, beispielsweise in der Grössenordnung eines Raumsegmentes, nie aus. Dies bestätigt auch die Simulation (Fig.28). Die Resilienzfunktion der Migration besteht also darin, im

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Tiefpunkt der Gradation, die mittlere Distanz von ca. 200 m zwischen den Tieren zu überwinden. Im Modell sind die Raumsegmente allerdings zu gross, um diese Art der Resilienzfunktion noch zu zeigen.

Zur Frage, ob die Konglobations- oder die Translokationshypothese der Realität eher entspricht, liefern die Simulationen zur Immigration von Faltern ins Oberengadin aus dem restlichen subalpinen Lärchenwicklersystem keine Entscheidungsgrundlagen (Abschnitt 8.4., insbesondere Fig.30 und 31). Sie besagen lediglich, dass sich die Immigration auf die Populationsdynamik nur sehr schwach auswirkt, solange eine autochthone Population schon vorhanden ist (vgl. Fig.25 mit Fig.30 und mit Fig.41, sowie Fig.28 a mit Fig.31). Hingegen erlauben es die obigen Ueberlegungen zur Resilienzfunktion der Migration, auf die aufgeworfene Frage eine Antwort zu wagen: Da es als sehr unwahrscheinlich anzusehen ist, dass die Lärchenwicklerpopulation in einem Tal des subalpinen Lärchenwicklersystems, wie z.B. dem Oberengadin, je ausstirbt, wird die Bedeutung einer allfälligen Konglobation nebensächlich; denn die Regelmässigkeit der Gradationen ist durch die autochthone Population ohnehin schon gewährleistet. Die genaue Analyse des Geschehens im Migrationsmodell (s. Mikrofiche im Anhang, z.B. das Verhältnis zwischen den autochthonen und den immigrierten Tieren in den einzelnen Raumsegmenten) ergibt, dass zwischen den Raumsegmenten grosse Populationsanteile ausgetauscht werden. Dies entspricht einer Art von Translokation; allerdings bloss innerhalb des Tales. Als Gedankenexperiment könnte man die einzelnen Raumsegmente als Täler und das gesamte System als Modell des ganzen subalpinen Lärchenwicklersystems auffassen. Es ist dann zu erwarten, dass die im vorliegenden Modell aufgetretenen Translokationen in einem geringeren Masse wiederum beobachtet werden könnten. Auf diese Weise liessen sich viele der im Alpenbogen festgestellten Phänomene (Auer, 1977) deuten: Sowohl die starke Synchronisation der Populationsentwicklungen innerhalb eines Tals, als auch die teilweise Autonomie, welche die

DISKUSSION

Talpopulationen innerhalb des Alpenbogens aufweisen, wäre auf die mengenmässig umfassenden und häufigen Translokationen innerhalb des Tales zurückzuführen. Die gerade noch erkennbare Synchronisation zwischen den einzelnen Gradationen innerhalb des Alpenbogens rührte von den weniger stark ausgeprägten Translokationen zwischen den Tälern her. Dies alles spricht für die Richtigkeit der Translokationshypothese.

Die Rolle der Migration beschränkt sich nicht bloss auf die Resilienzfunktion: Erstens ermöglicht es der Falterflug, über die Pheromonkommunikation die Kopulationsrate zu steigern. Zweitens verhilft die Migration von Z. diniana einem Grossteil der Population ein Gebiet, in dem die Tragkapazität am Sinken begriffen ist, zu verlassen. Da die Synchronisation der Gradationen innerhalb des subalpinen Lärchenwicklersystems nicht vollkommen ist, besteht für die emigrierenden Falter die Möglichkeit, einen Zielstandort mit höherer Tragkapazität zu finden. Andeutungsweise lässt sich die Bedeutung dieses Mechanismus in einigen Simulationen erkennen (vgl. Fig.28 a und Fig.29 mit Fig.36 a und Fig.37). Dies führt zur Vermutung, dass die Migration bei der Art Z. diniana im Verlaufe der Evolution deswegen derart ausgeprägt herausselektionierte wurde, weil sie neben der Resilienzfunktion im Sinne der Translokationshypothese zur Steigerung der Fitness beiträgt.

9.2. DARF DER LÄRCHENWICKLER BEKÄMPFT WERDEN?

Zurzeit gibt es im Kanton Graubünden verschiedentliche Interessengruppen, die Anstrengungen unternehmen, den Lärchenwickler zu bekämpfen. Dies hat sogar schon zu zwei Vorstössen im Schweizerischen Nationalrat geführt. Dabei wurde versucht, den Bund zu einer finanziellen Unterstützung der Lärchenwicklerbekämpfungsaktionen zu bewegen. Viele Leute halten den Lärchenwickler also für einen Schädling. Bei den angestrebten Bekämpfungsaktionen handelt es sich, im

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Gegensatz zu den bisherigen chemischen und mikrobiologischen Bekämpfungsversuchen (Meyer, 1947; Maksymov & Auer, 1955; Martignoni & Auer, 1957; Grison & Bovey, 1970; Grison et al., 1971; Auer, 1974; Martouret & Auer, 1977), um sehr grossflächige Spritzaktionen. Mindestens ein ganzes Tal, wie beispielsweise das Oberengadin, soll behandelt werden. Im Vordergrund steht eine Behandlung mit Bacillus thuringiensis (BT). Eine grosse, schweizerische Chemiefirma ist daran interessiert, ihre neuen BT-Präparate in Grossapplikationen zu prüfen.

Angenommen, dass die Lärche-Lärchenwicklerhypothese wirklich zutrifft, müsste es, angesichts der Tragweite der angestrebten Bekämpfungsaktionen, von grossem Interesse sein, verschiedene Bekämpfungstechniken und Bekämpfungsstrategien in Simulationen, wie sie in den Abschnitten 8.5. und 8.6. dargestellt sind, miteinander vergleichen zu können.

9.2.1. Wie gefährlich wäre die Bekämpfung mit BT?

Die Simulationen zur Bekämpfung von Z. diniana mit BT (Fig.32, 33, 34, 35, 36 und 37) zeigen eines deutlich: Die Mortalität, die durch die heutigen BT-Präparate erzielt werden kann, ist im Verhältnis zur Vermehrungskapazität von Z. diniana viel zu gering. Vergleicht man Fig.32 mit Fig.33, so wird ersichtlich, dass selbst bei Erniedrigung der Schwellendichte BT_{th} , ab der behandelt wird, keine wesentliche Verbesserung erzielt werden kann. Da die Simulation mit der niedrigeren Schwellendichte BT_{th} eine hohe Behandlungshäufigkeit aufweist - in den späteren Jahren nahe bei 1 - ist anzunehmen, dass selbst ständiges Spritzen nie zum gewünschten Erfolg führen kann (Fig.33). Eine genaue Analyse der Simulationsresultate macht dieses Ergebnis verständlich: Erst wenn die physiologische Reaktion der Lärche, nach einer Phase verlangsamten Wachstums der Lärchenwicklerpopulation, doch noch einsetzt, nimmt die Population von Z. diniana ab. Nur zusammen mit der Unterstützung durch die reduzierte Tragkapazität des Lärchenwicklersystems

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

ermöglicht es die BT-Spritzung, das Populationswachstum zu stoppen.

Damit wird ein Mechanismus erkennbar, der bei allen möglichen Bekämpfungen von Z. diniana im Raupenstadium eine bedeutende Rolle spielen dürfte: Von dem Augenblick an, da Populationsdichten ab ca. 1 Raupe/kg Zweige einmal erreicht sind, vermögen selbst sehr grosse, durch den Menschen erzeugte Mortalitäten, die Population kaum im Zaume zu halten. Erforderlich wären nämlich unrealisierbar hohe Mortalitäten über 0.99, um weiteres Populationswachstum zu verhindern. Solch hohe Mortalitäten sind im Lärchenwicklersystem durch kein Insektizid zu erzielen, sei es noch so giftig. Im Modell und - es ist zu befürchten - gleichermaßen in der Realität, entsteht folgende Situation: Es muss jedes Jahr gespritzt werden; die Population wächst dadurch zwar langsamer aber trotzdem an, bis endlich die Populationsdichte so hoch geworden ist, dass die physiologische Reaktion der Lärche einsetzt und Frassschäden sichtbar werden.

In genau dieser Situation befinden sich heute die Wälder der kanadischen Provinz New Brunswick (Bradford Marshal, 1975; Miller & Varty, 1975; Baskerville, 1975b; Baskerville, 1976). Die Oekologie des Balsamtannentriebwicklers Choristoneura fumiferana ist derjenigen von Z. diniana recht ähnlich. Der Balsamtannentriebwickler wird in New Brunswick alljährlich durch grossangelegte Spritzaktionen per Flugzeug bekämpft. Der forstwirtschaftlich wesentliche Unterschied zwischen diesen beiden Wicklern besteht darin, dass Ch. fumiferana immergrüne Tannen- und Fichtenarten (Abies balsamea (L.) Mill., Picea glauca (Moech) Voss, Picea rubens Sarg., Picea mariana (Mill.) B.S.P.), hingegen Z. diniana bloss die laubabwerfende Lärche L. decidua befällt. Die Konsequenzen sind, dass die immergrünen Nadelbäume im Gegensatz zur Lärche bei Verlust ihres ganzen Nadelkleides kein neues bilden können und deswegen absterben. Bei Ch. fumiferana muss sich der ganze Wald, nicht bloss der am Leben gebliebene Baum, erholen. Der Zyklus dauert deswegen auch entsprechend länger;

DISKUSSION

statt 9 1/3 Jahre ca. 35 Jahre (Morris, 1963a; Baskerville, 1975a). Ansonsten ähneln sich aber die beiden Arten Ch. fumiferana und Z. diniana sehr stark, und die Erfahrungen, die beim grossräumigen Bekämpfen von Ch. fumiferana gemacht worden sind, müssen deshalb als Warnung sehr ernst genommen werden: Trotzdem mit modernsten Techniken versucht wird, Ch. fumiferana unter Kontrolle zu halten (Kettela, 1975), steht heute die ganze Provinz unmittelbar vor der Gefahr einer neuen Massenvermehrung. Im Gegensatz zu Situationen, wie sie im letzten Jahrhundert bestanden haben, ist die heutige Lage weit gefährlicher; denn eine Massenvermehrung droht nicht nur in einzelnen Regionen, sondern in der ganzen Provinz New Brunswick überall gleichzeitig auszubrechen (Clark et al., 1979).

Die kanadischen Erfahrungen scheinen die Simulationsergebnisse der vorliegenden Arbeit zu bestätigen. Die Frage stellt sich, ob dies immer noch zutrifft, wenn die Unterschiede zwischen dem Balsamtannentriebwickler- und dem Lärchenwicklersystem genau berücksichtigt werden.

Die zusätzliche Gefahr, die von der Gleichzeitigkeit einer Massenvermehrung herrührt, darf beim Lärchenwicklersystem getrost missachtet werden. Ebenfalls führten die bisherigen Frassschäden nur selten zum Absterben ganzer Lärchen (Rappo, 1977; Baltensweiler, 1978b; Baltensweiler & Rubli, im Druck). Trotzdem lässt sich vermuten, dass beim Lärchenwickler vegleichbar grosse Gefahren entstünden: Denn es liegt durchaus im Bereich des Möglichen, dass die Lärche infolge des während mehreren Jahren andauernden, schwachen, schleichenden und langsam zunehmenden Stresses, durch den schlussendlich doch nicht zu verhindernden Frassschaden dann derart geschwächt wird, dass sie abstirbt. Es wäre sogar mit einer erhöhten Lärchenmortalität zu rechnen (Baltensweiler & Rubli, im Druck). Bei diesem möglichen Ausgang grossangelegter BT-Bekämpfungsaktionen drängt sich die folgende Schlussfolgerung auf: In Anbetracht der Tolerierbarkeit der Schäden, die Z. diniana im heute noch

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

verhältnismässig ungestörten Lärchenwicklersystem verursacht, scheint eine weiträumige Bekämpfung des Lärchenwicklers mit BT unverantwortbare Gefahren mit sich zu bringen.

Dem ist allerdings noch etwas beizufügen. Sorgfältig geplante Pilotstudien, bei denen örtlich begrenzt und über viele Jahre hinweg gespritzt würde, wären vermutlich nicht sehr gefährlich. Wie die Simulation zu den BT-Behandlungen allein im Raumsegment 16 (Fig.36 und 37) und zum Spritzversuch im Val Bever (Fig.38) zeigen, besteht wohl kaum die Gefahr, dass wie beim Balsamtannentriebwickler ein Zwang zum Weiterspritzen - um das Schlimmste zu verhüten - entstehen könnte. Die Synchronisationskraft durch die im übrigen Tal noch ablaufenden Massenvermehrungen ist stark genug, die Z. diniana Population im behandelten Gebiet bald wieder in den üblichen Populationsverlauf hinein zu zwingen. So könnte Aufschluss über die langfristige Reaktion der Lärche auf mehrjährigen schwachen Stress erforscht werden. Allerdings wäre das Risiko einzugehen, dass im behandelten Gebiet viele Lärchenbäume geopfert werden müssten.

9.2.2. Wie erfolgreich könnte die Bekämpfung mit Parapheromonen sein?

Die Tatsache, dass zwischen der Simulation des Spritzversuches im Val Bever und den Beobachtungen im realen System die erwähnten Unterschiede (Abschnitt 8.6.1. und Fig.38) bestehen, lässt sich folgendermassen interpretieren: Der Austausch von Tieren zwischen den verschiedenen Raumsegmenten, die Translokation innerhalb des Tals (Abschnitt 9.1.5.), erfolgt im realen System im Unterschied zum Migrationsmodell in weit stärkerem Ausmass. Der Verlauf der Populationsdichte im Raumsegment 5 (Fig.38 a) im Vergleich zu der aussterbenden Lärchenwicklerpopulation, bei der Simulation mit dem abundanzdynamischen Modell zur Bekämpfung von Z. diniana mittels Parapheromonen (s. erster Abschnitt in 8.6.2.), wäre sonst kaum zu deuten. Das heisst: Eine Behandlung mit Parapheromonen ist gar nicht so

DISKUSSION

aussichtslos, wie die Ergebnisse der im Val Bever durchgeführten Spritzversuche andeuteten (Baltensweiler & Delucchi, 1979). Gelingt es nämlich, das richtige Verhältnis zwischen behandeltem Gebiet und Einzugsgebiet, aus dem die immigrierenden Falter stammen, zu finden, so besteht die Aussicht auf eine erfolgreiche Bekämpfung (Fig.39 und 40). Es müsste hierzu lediglich ein grösseres Gebiet behandelt werden, als dies beim Versuch im Val Bever der Fall war.

Was bestimmt das Verhältnis zwischen dem zu behandelnden Gebiet und dem Einzugsgebiet? Die Simulationsergebnisse besagen, dass dieses Verhältnis stark von der Flugleistung abhängt. Die Ergebnisse von Charmillot (1980) welcher den Apfelwickler L. pomonella mittels Parapheromon bekämpfte, bestätigen diese Auffassung. Im Verhältnis zur Grösse der behandelten Obstanlage und der Distanz zu den benachbarten Einzugsgebieten ist die Flugleistung des Apfelwicklers klein genug. Die Behandlung war erfolgreich, weil die autochthone Apfelwicklerpopulation durch die Parapheromone rascher unterdrückt wurde, als sie dank Immigration hatte anwachsen können.

Es stellt sich die Frage, ob ein durchschnittliches Tal innerhalb des subalpinen Lärchenwicklersystems im Verhältnis zur Flugleistung von Z. diniana gross genug ist. Die Translokationen innerhalb des Tals sind ja so häufig und umfassen derart grosse Populationsanteile, dass nur das Ausnutzen der natürlichen Talgrenzen den Erfolg einer Parapheromonbehandlung ermöglichen könnte. Die Simulationen zur Bekämpfung von Z. diniana mit Parapheromonen, bei denen zusätzlich Falter ins Tal hineingeflogen sind (Abschnitt 8.6.2., insbesondere Fig.39 und 40), zeigen, dass bei den angenommenen Immigrationsraten jegliche Massenvermehrungen verhindert werden können. Wie gross aber die realen, über die Grenzen des Lärchenwicklersystems im Oberengadin immigrierenden Faltermengen sind, ist unbekannt. Es ist lediglich zu vermuten, dass sie höher liegen als die im Modell angenommenen Werte für u_0 . Für eine abschliessende

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Beurteilung der Erfolgsaussichten einer Parapheromonbehandlung des ganzen Oberengadins müssten noch genauere Daten über das Ausmass und die Häufigkeiten des Einfluges erarbeitet werden. Die erforderlichen Angaben könnten nicht nur mit Hilfe von Experimenten, sondern auch über eine Reihe von Simulationen abgeschätzt werden.

Schliesslich sei noch auf einen Unterschied zwischen der Bekämpfung von Z. diniana mit BT und mit Parapheromon hingewiesen. Die beiden Bekämpfungsstrategien, d.h. die entsprechenden Reglergleichungen (69) und (72), resp. (70) und (73), unterscheiden sich grundlegend: BT wird erst bei hohen, Parapheromon lediglich bei tiefen Lärchenwicklerdichten gespritzt. Bei der Behandlung mit Parapheromonen kann deswegen das Bekämpfungsziel nicht dadurch gefährdet werden, dass sich menschliche und natürliche Regulationskräfte gegenseitig stören, wie das für die BT-Bekämpfungsstrategie zutrifft (Abschnitt 9.2.1.). Uebersteigt die Lärchenwicklerpopulation die Dichte (PP_{th}), bis zu der die Parapheromonbehandlungen noch wirksam sind, so lässt man den Dingen ihren Lauf. Die Lärche-Lärchenwicklerbeziehung sorgt dann dafür, dass die Schäden zumindest nicht grösser werden können als sie bei keiner Behandlung schon ohnehin sind.

9.2.3. Wie "teuer" käme eine Bekämpfung zu stehen?

Eine quantitative Kosten-Nutzenanalyse, auf Grund der Simulationsergebnisse zu den verschiedenen Bekämpfungsstrategien, sprengte den Rahmen dieser Arbeit. Einige wenige Schlussfolgerungen qualitativer Art lassen sich aber trotzdem ziehen.

Die Simulationen zur Bekämpfung von Z. diniana mit BT zeigen, dass selbst bei verbesserten BT-Präparaten damit zu rechnen ist, dass sehr häufig gespritzt werden muss (Fig. 32 und 33). Im bergigen Gelände des subalpinen Lärchenwicklersystems kommen nur die teuren Helikopterflüge in Frage, um die Spritzmittel auszubringen (Preis einer Behandlung des

DISKUSSION

Oberengadins: ca. Fr. 250'000.-). Dadurch wird jede einzelne, zusätzliche Behandlung, auch bei einem billigen Spritzmittel, zu einem Faktor, der die Kosten-Nutzenbilanz völlig umwerfen kann. In noch weit stärkerem Mass gilt dieses Argument für die Bekämpfung mit Parapheromonen. Allerdings sind hier die maximalen Kosten zum voraus abzuschätzen: Es muss bei Erfolg der Aktion bestimmt jedes Jahr gespritzt werden. Bei einem Misserfolg würden die Behandlungskosten entfallen. Stattdessen fielen dann die Kosten der gewöhnlichen Lärchenwicklerfrassschäden an, wie sie schon heute durch die Oberengadiner Gemeinden und durch das Fremdenverkehrsgewerbe getragen werden müssen.

Von ausschlaggebender Bedeutung im Zusammenhang mit einer Kosten-Nutzenanalyse ist die Resilienzfunktion der Migration (Abschnitt 8.1.5.): Selbst wenn es gelänge, die Population von Z. diniana auszurotten - was kaum durchführbar ist -, so könnten die Kosten für die nicht mehr notwendigen Behandlungen nicht lange eingespart werden. Die Simulation zum Wiederaufbau der Population von Z. diniana nach hypothetischer Ausrottung zeigt dies eindrücklich (Fig.41). Bedenkt man, dass bei dieser Simulation unrealistisch kleine Immigrationsraten angenommen wurden (Abschnitt 8.7.), und dass im Migrationsmodell das Ausmass der Translokationen innerhalb des Tals eher unterschätzt wird (Abschnitt 9.2.2.), so erhält obiges Argument noch weit mehr Gewicht.

Die Lärchenwicklerfrassschäden treten im Durchschnitt nur alle $9 \frac{1}{3}$ Jahre ($=G_1'$) auf. In seltenen Fällen verursachen sie, dass Lärchen absterben. Wenn dies geschieht, so betrifft dies höchstens etwa 1% des Holzvorrates. Eine ins Gewicht fallende Beeinträchtigung der Schutzfunktion des Lärchen-Arvenwaldes ist dadurch kaum zu befürchten. Was übrig bleibt sind der Holzzuwachsverlust, das unschöne Bild befallener Lärchenbestände und die beim Spazieren unangenehm fühlbaren Gespinstfäden. Es darf demzufolge bezweifelt werden, dass Z. diniana ein gefährlicher Schädling ist. Im Lichte der vorliegenden Simulationsergebnisse scheint deshalb zumindest

ANALYSE DES LÄRCHENWICKLERSYSTEMS

die Bilanz einer Kosten-Nutzenanalyse festzustehen: Es lohnt sich nicht, den Lärchenwickler zu bekämpfen; denn seine Resilienz ist zu stark entwickelt, und zu vieles spricht für die Richtigkeit der Lärche-Lärchenwicklerhypothese.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

"Looking back, I think it was more difficult to see
what the problems were than to solve them."

Charles Darwin, 1859

10. ZUSAMMENFASSUNGEN

10.1. KURZFASSUNG

Es wurden zwei Hypothesen zur Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Gn. im subalpinen Lärchen-Arvenwald der Alpen modelliert: die abundanzdynamische Lärche-Lärchenwicklerhypothese und die Migrationshypothese in ihren beiden Varianten, der Konglobations- wie der Translokationshypothese. Gemäss der Lärche-Lärchenwicklerhypothese entstehen die regelmässigen Gradationen von Z. diniana durch folgenden ökologischen Mechanismus: Auf starken Frass durch Raupen von Z. diniana reagiert die Lärche so, dass sie in den Folgejahren nur noch Nadeln hervorbringt, die für die Insekten eine minderwertige Nahrung darstellen. Dadurch werden Mortalität und Fekundität von Z. diniana derart verändert, dass die Population abnimmt. Erst nach einer mehrjährigen Erholungsphase der Lärche wachsen auf ihr Nadeln, die es der Lärchenwicklerpopulation wieder erlauben anzuwachsen. Nach der Migrationshypothese wird die Populationsdichte von Z. diniana auch durch Ein- und Ausflug von Faltern beeinflusst. Gemäss der Konglobationshypothese entstehen die Massenvermehrungen von Z. diniana u.a. durch ständigen Einflug von Faltern, die aus einem grossen Einzugsgebiet stammen, in dem nur selten Massenvermehrungen stattfinden. Laut der Translokationshypothese entstehen die Massenvermehrungen von Z. diniana u.a. durch zyklischen Einflug von Faltern, die aus einem Massenvermehrungsgebiet stammen.

Die Simulationen des Modelles für das Oberengadin zeigen, dass schon allein mit dem abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell der asymptotisch stabile Grenzzyklus des realen Massenwechsels von Z. diniana erzeugt werden kann. Beim

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

heutigen Wissenstand wird deshalb der Lärche-Lärchenwicklerhypothese vor den andern abundanzdynamischen Hypothesen, der Antagonisten- und der Polymorphismushypothese, der Vorzug gegeben. Die Sensitivitätsanalyse des Lärche-Lärchenwicklermodelles führt zum Schluss, dass durch die Mitberücksichtigung dieser anderen Hypothesen im Sinne der Gradocöhypothese die verbleibenden, kleinen Differenzen zwischen dem Verhalten des Lärche-Lärchenwicklermodelles und dem realen Systemverhalten auch noch erklärt werden könnten.

Der Miteinbezug der Migration macht das Modell nur geringfügig realistischer. Das Flugverhalten des Lärchenwicklers ist so beschaffen, dass bei natürlichen Populationen die Migration lediglich eine starke Durchmischung der Lärchenwicklerpopulationen zur Folge hat, ohne dass dadurch die Populationsdichte wesentlich beeinflusst wird. Die Migrationshypothese wird in Form der Tranlokationshypothese als möglicherweise zutreffend angesehen, doch als nebensächlich eingeschätzt, was die Ursachen der asymptotisch stabilen Lärchenwicklergradationen betrifft. Die Rolle der Migration ist trotzdem nicht unbedeutend; denn allein durch sie kann die grosse Resilienz des Lärchenwicklersystems erklärt werden.

In weiteren Simulationen wurde untersucht, wie sich grossräumige und wiederholte Bekämpfungsaktionen mit Hilfe von Bacillus thuringiensis (BT) und Parapheromonen auf die Populationsdynamik von Z. diniana auswirken:

Die Simulationen zeigen, dass bei einer Bekämpfung mit BT der sichtbare Frassschaden eine zeitlang unterdrückt werden kann. Es kann aber nicht verhindert werden, dass trotzdem früher oder später eine Lärchenwicklermassenvermehrung stattfindet. Die Lärchen sind zusätzlich zur Gefahr eines Kahlfrasses einem mehrjährigen schwelenden Stress ausgesetzt. Dies bedeutet, dass weder der Holzzuwachsverlust noch das Absterben der Lärchen vermindert werden könnten. Vielmehr ist damit zu rechnen, dass durch die Bekämpfung mit BT das Risiko

ZUSAMMENFASSUNGEN

des Absterbens von Lärchen erhöht wird. Vom forstwirtschaftlichen Standpunkt aus gesehen scheint auf Grund dieser Ergebnisse eine Bekämpfung mit BT nicht nur in Bezug auf den verbleibenden, allein ästhetisch störenden Schaden unverhältnismässig teuer zu sein, sondern für die Lärchen sogar eine zusätzliche Gefahr darzustellen.

Die Bekämpfung des Lärchenwicklers mit Parapheromonen scheint aussichtsreich zu sein, falls ein genügend grosses Gebiet, in das nur wenig Falter einfliegen, jedes Jahr behandelt wird.

Selbst wenn das Unwahrscheinliche gelänge, nämlich den Lärchenwickler in einem ganzen Tal der Alpen auszurotten, so ist die Resilienz des Lärchenwicklersystems derart gross, dass es sich innert zwei Jahren wieder genau gleich verhält, wie wenn der Lärchenwickler nie ausgerottet worden wäre. Allfällige Bekämpfungsaktionen liessen sich deshalb nie auf wenige Jahre beschränken, sondern es müsste mit einer ständigen Wiederholung derselben gerechnet werden.

10.2. ABSTRACT

Two hypotheses to explain the population dynamics of the larch bud moth Zeiraphera diniana Gn. in the subalpine larch-cembraan pine forest of the European Alps have been modelled. They are: the larch-larch bud moth hypothesis and the migration hypothesis. The latter has two versions: the conglobation and the translocation hypothesis.

According to the larch-larch bud moth hypothesis the regular cyclic fluctuations in the density of the larch bud moth can be explained by the following mechanism: Heavy defoliation of larch trees by larch bud moth larvae results in the production of needles of poor nutritional value for the insects. Once stressed, host plants need several years to recover. When they produce normal needles again, the

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

population of the herbivorous insect increases, and a new cycle starts.

According to the migration hypothesis the population density of larch bud moth is significantly influenced by immigrating and emigrating moths. In the conglobation hypothesis, outbreaks of larch bud moth are triggered and supported by the regular immigration of moths from a large area in which outbreaks rarely occur. In the translocation hypothesis outbreaks are caused by the immigration of moths originating from an outbreak area.

Simulations of the model for the Upper Engadine Valley indicate that the larch-larch bud moth relationship is sufficient to explain most of the dynamics of larch bud moth, especially the asymptotically stable cycles. Hence, in light of the available data, the larch-larch bud moth hypothesis is preferred over other hypotheses to explain the local dynamics, such as the antagonism and the polymorphism hypotheses. It has been concluded from the sensitivity analysis of the larch-larch bud moth model that the incorporation of these other hypotheses would explain the remaining, minor differences between the behaviour of the larch-larch bud moth model and the real system.

When migration is added to the model its output is slightly more realistic. The translocation hypothesis appears more plausible than the conglobation hypothesis. However, the flight behaviour of larch bud moth is such, that all migration results in nothing more than a mixing of animals within and between natural populations, without remarkable impact on the dynamics of its numbers. Thus migration is not considered to be a fundamental mechanism for the asymptotically stable cycles of larch bud moth. Nevertheless migration is essential for the explanation of the conspicuous resilience of the larch bud moth system.

ZUSAMMENFASSUNGEN

Further simulations were made to test the effects of Bacillus thuringiensis (BT) and Parapheromone treatments on the population dynamics of larch bud moth.

BT-treatments allow temporary avoidance of heavy defoliation. However, in spite of all treatments an outbreak occurs sooner or later. After persistent exposure to moderate stress, this leads to an additional hazard for the trees. Thus, not only is loss in wood production the same as without treatment, but also tree mortality even increases. Compared to the high costs of the treatments, these risks may not be outweighed by the small benefit of having suppressed for a few years nothing more than the visible aspects of defoliation.

Pheromone treatments look much more promising. However, success depends completely on the treatment of sufficiently large areas with low levels of moth immigration.

Despite the fact that it is impossible in reality to eradicate larch bud moth within a whole valley, this has been assumed in some simulations. They demonstrate how remarkable the resilience of the system is: Two years after extinction, the model system behaves as it did before. From this follows that eventual treatments can never be limited to a few years; they would have to be repeated all the time. If it should ever start, a pest management program with no end has to be faced.

11. ANHANG

11.1. STATISTISCHE AUSWERTUNGEN UND BESTIMMUNG DER PARAMETER-
WERTE

Symbole

S_x, S_y	Summe aller Einzelwerte x_i resp. y_i einer Stichprobe
S_{xx}, S_{yy}	Summe der Quadrate aller Einzelwerte x_i resp. y_i einer Stichprobe
S_{xy}	Summe der Produkte zwischen allen Einzelwerten x_i und y_i zweier Stichproben
n	Umfang einer Stichprobe
x_q	Mittelwert einer Stichprobe ($=S_x/n$)
y_q	Mittelwert einer Stichprobe ($=S_y/n$)
s_x	Standardabweichung der Einzelwerte einer Stichprobe ($=\sqrt{((S_{xx}-S_x \cdot S_x/n)/(n-1))}$)
s_y	Standardabweichung der Einzelwerte einer Stichprobe ($=\sqrt{((S_{yy}-S_y \cdot S_y/n)/(n-1))}$)
s_{xq}	Standardabweichung des Mittelwertes einer Stichprobe ($=s_x/\sqrt{n}$)
s_{yq}	Standardabweichung des Mittelwertes einer Stichprobe ($=s_y/\sqrt{n}$)
L.R.	Lineare Regression $y = a + b \cdot x$
a	Schätzung des Achsenabschnittes oder der Nullpunktsordinate der Regressionsgeraden $y=a+bx$
b	Schätzung der Steigung oder des Regressionskoeffizienten der Regressionsgeraden $y=a+bx$
s_a	Standardabweichung der Schätzung des Achsenabschnittes a
s_b	Standardabweichung der Schätzung der Steigung b

ANHANG

B	Bestimmtheitsmass der L.R. ($=S_{xy} \cdot S_{xy} / S_{xx} / S_{yy}$)			
s_{res}	Standardabweichung der Residuen			
F(a=0)	F-Test der Nullhypothese a=0 (Riedwyl, 1980)			
F(b=0)	F-Test der Nullhypothese b=0 (Riedwyl, 1980)			
F _{fg}	Freiheitsgrade obiger F-Tests			
$t_{a;f}$	Signifikanzschranke der Studentverteilung bei einem Signifikanzniveau a (zweiseitiger Test) und f Freiheitsgraden			
ug	untere	Vertrauensgrenze	des	95%
	Vertrauensintervalles			
	(z.B. $=\bar{x}_q - s_{xq} \cdot t_{95\%;n-1}$)			
og	obere	Vertrauensgrenze	des	95%
	Vertrauensintervalles			
	(z.B. $=\bar{a} + s_a \cdot t_{95\%;n-1}$)			

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

11.1.1. Parameter des Lärche-Lärchenwicklermodelles

Die Parameter c_1 bis c_{12} sowie c_{17} wurden statistisch, die Parameter c_{14} bis c_{16} wurden gestützt auf Beobachtungen und experimentell gewonnene Daten mit Hilfe von Plausibilitätsüberlegungen geschätzt. Der Parameter c_{13} wurde gestützt auf systemverhaltensunabhängige statistische Auswertungen identifiziert (Zur Uebersicht s. Tab.15).

11.1.1.1. Ueberwinterungsmortalität c_1

Für die Schätzung der Ueberwinterungsmortalität der Lärchenwicklereier c_1 wurden 2 Phasen unterschieden:

1.Phase ca. 12.8. bis ca. 30.10.

2.Phase ca. 31.10. bis ca. 25.5.

Ueberall wo es angebracht war, wurden die Mortalitäten akkumuliert berechnet.

Quellen:

1.Phase: Delucchi et al. 1975, S.41 Tab.2 Perioden 1-3	a
S.42 Tab.3 Perioden 1-4	b
S.42 Tab.4 Perioden 1-3	c
2.Phase: ebenda	
S.41 Tab.2 Perioden 4-5	d
S.42 Tab.4 Perioden 4-5	e

Wertetabellen:

Mortalität	Quelle	Berechnung
------------	--------	------------

1.Phase:

0.595	a
-------	---

0.470	a
-------	---

ANHANG

0.515	b		
0.307	b		
0.509	b		
0.378	b		
0.554	c	=	0.124 +0.377(1-0.124) +0.183(1-(0.124+0.377(1-0.124)))
0.420	c	=	0.129 0.208(1-0.129) +0.159(1-(0.129+0.208(1-0.129)))
0.525	c	=	0.304 +0.318(1-0.304) +0.210(1-(0.304+0.318(1-0.304)))
0.583	c	=	0.254 +0.234(1-0.254) +0.271(1-(0.254+0.234(1-0.254)))

2. Phase:

0.133	d	=	0.078 +0.060(1-0.078)
0.164	d	=	0.107 +0.064(1-0.107)
0.174	e	=	0.056 +0.125(1-0.056)
0.240	e	=	0.177 +0.077(1-0.177)
0.088	e	=	0.088 +0.000(1-0.088)
0.218	e	=	0.034 +0.190(1-0.034)

Statistik

Sx	Sxx	n	xq	s _x	s _{xq}	ug	og
----	-----	---	----	----------------	-----------------	----	----

1. Phase:

4.586	2.435194	10	0.4856	0.0926	0.0293	0.4194	0.5518
-------	----------	----	--------	--------	--------	--------	--------

2. Phase:

1.017	0.187729	6	0.1695	0.0554	0.0226	0.1114	0.2276
-------	----------	---	--------	--------	--------	--------	--------

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Parameterwerte

u_g : 0.4841 (=0.4194 +0.1114(1-0.4194))
 c_1 : 0.5728 (=0.4856 +0.1695(1-0.4856)) (wahrsch. Wert)
 o_g : 0.6538 (=0.5518 +0.2276(1-0.5518))

11.1.1.2. Mortalitätsparameter der kleinen Raupen c_2 und c_3

Die Mortalität der kleinen Raupen (L_1, L_2) ist durch die lineare Funktion $g_{msl}(r)$ gegeben. Der Rohfasergehalt r (in %) entspricht den x -Werten, die Mortalität $g_{msl}(r)$ den y -Werten der untenstehenden L.R.

Quellen:

Omlin 1977, Tab.15	a
Omlin 1977, Tab.16 und Tab.10	b
Benz 1974, S.204 Abb.4	c

Wertetabelle:

x	y	Quelle
8.61	0.15	a
9.15	0.32	a
11.25	0.48	a
8.34	0.25	a
10.86	0.33	a
9.93	0.51	a
8.84	0.33	a
8.42	0.19	a
9.38	0.42	a
11.78	0.50	a
8.33	0.30	a
9.28	0.31	a
10.51	0.077	b

ANHANG

11.95	0.130	b
14.57	0.757	b
11.07	0.251	b
11.53	0.325	b
12.63	0.465	b
12.13	0.167	b
11.68	0.580	b
11.47	0.438	b
10.96	0.538	b
11.85	0.416	b
10.16	0.384	b
10.70	0.433	b
12.21	0.370	b
12.0	0.54	c

Statistik:

Sx	Sxx	xq	s _x	s _{xq}
289.59	3168.83	10.726	1.554	0.299

Sy	Syy	yq	s _y	s _{yq}
9.961	4.30711	0.369	0.156	0.030

Sxy	n	B
110.048	27	0.260

$$y = -0.17932 + 0.05112 \cdot x$$

s _a	s _b	s _{res}	F(a=0)	F(b=0)	F _{fg}
0.187	0.017	0.137	0.9192	8.7660	1,25

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Parameterwerte:

ug: 0.016
c₂: 0.05112 (wahrscheinlichster Wert)
og: 0.087

ug: -0.565
c₃: -0.17932 (wahrscheinlichster Wert)
og: 0.206

11.1.1.3. Nahrungsangebotsparameter c₄ und c₅

Die lineare Funktion $g_{fol}(r)$ bestimmt das Nahrungsangebot fol (in kg) in Abhängigkeit des Rohfasergehaltes r. Die Parameter der Funktion $g_{fol}(r) = c_4 \cdot r + c_5$ wurden aus Extremwerten l_{max} resp. l_{min} der Endlängen von Lärchennadeln, die im Verlaufe einer Gradation beobachtet worden sind, aus den Extremwerten des Rohfasergehaltes rf_{min} (=c₁₂) resp. rf_{max} (=c₁₄), aus der durchschnittlichen Nadelmasse pro Baum npt (needles per tree) sowie aus der Anzahl der Lärchen nrt (=c₁₇) berechnet. Die Nadellänge nl ist mit dem Rohfasergehalt r negativ linear korreliert. fol wird direkt proportional zu nl bestimmt. Das Nahrungsangebot einer Standardlärche heisst fol'.

Quellen:

Baltensweiler, unpubl. Daten	a
Auer 1975a, S.126	b
Auer 1975a, S.112	c
Auer 1975a, S.114 Abb.5 u. S.115	d

Wertetabelle:

l_{min}	19.01 mm	a
l_{max}	28.67 mm	a

ANHANG

rf _{max}	18.00 %		=c ₁₄	(s.u.)
rf _{min}	11.99 %		=c ₁₂	(s.u.)
ug	37.56 kg		b,c u. d	(=npt - 0.068·40.30)
npt	40.30 kg		b	
og	43.04 kg		b,c u. d	(=npt + 0.068·40.30)
nrt	511'147 Bäume		=c ₁₇	(s.u.)

Es gilt:

$$\begin{aligned}
 g_{fol} &= nrt \cdot fol' \\
 fol' &= npt \cdot n1 / l_{max} \\
 &= c_4' \cdot r + c_5'
 \end{aligned}$$

hierbei ist

$$\begin{aligned}
 n1 &= (rf_{min} \cdot l_{min} - rf_{max} \cdot l_{max}) / (rf_{min} - rf_{max}) \\
 &\quad + (l_{max} - l_{min}) / (rf_{min} - rf_{max}) \cdot r
 \end{aligned}$$

$$c_4' = npt(l_{max} - l_{min}) / (rf_{min} - rf_{max}) / l_{max}$$

$$c_5' = npt(rf_{min} \cdot l_{min} - rf_{max} \cdot l_{max}) / (rf_{min} - rf_{max}) / l_{max}$$

Parameterwerte:

ug :	-2.105720	
c ₄ ' :	-2.259332	(wahrscheinlichster Wert)
og :	-2.412944	
ug :	62.807578	
c ₅ ' :	67.389388	(wahrscheinlichster Wert)
og :	71.971197	

wobei

$$c_4 = nrt \cdot c_4'$$

$$c_5 = nrt \cdot c_5'$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

11.1.1.4. Nahrungsnachfrage einer grossen Raupe c_6

Die Nahrungsnachfrage einer grossen Raupe (L_3, L_4, L_5) ergibt sich aus dem Produkt des Verschwendungsfaktors w_f , dem täglichen Nadelmassenbedarf d_n und der Lebensdauer l_{ali} . Die Lebensdauer l_{ali} ist gestützt auf die Entwicklungsnullpunkte ENP und eine linear temperaturabhängige Wachstumsgeschwindigkeit der kleinen (L_1, L_2) und grossen Raupen, dem Schlüpfzeitpunkt d_o der kleinen Raupen in Funktion der Meereshöhe x , sowie dem langjährigen Temperaturverlauf an den 2 SMA-Klimastationen St. Moritz und Bever berechnet worden.

Quellen:

Gerig 1966, S.139 Abb.1	a
Maksymov 1959, S.293 Tab.5	b
Baltensweiler 1972-1980 div. Tab.	c
SMA (Schuepp 1967, S.81)	d

Wertetabelle:

ug	2		Schätzung
w_f	4		Schätzung
og	6		Schätzung
ug	0.000040	kg	a
d_n	0.000040	kg	a
og	0.000050	kg	a
ug	34.2	d	b,c und d
l_{ali}	34.2	d	b,c und d
og	35.37	d	b,c und d

wobei

$$l_{ali} = d_{ge} - d_{gb}$$

ANHANG

$$d_{gb} = d_k + f^{-1}(TS_{12} - TS_k)$$

$$\begin{aligned} TS_{12} &= TS_k + f(d_k, d_{ke}) \\ &= (d_1 - d_0) ((t_1 + t_0)/2 - ENP_{12}) \\ &\quad + (d_2 - d_1) ((t_2 + t_1)/2 - ENP_{12}) \\ &\quad + \dots \\ &\quad + (d_{ke} - d_k) ((t_{ke} + t_k)/2 - ENP_{12}) \\ &= 130.0 \text{ } ^\circ \text{ C} \end{aligned}$$

Schlüpfzeitpunkt d_0 der L_1 (15.3. = 0):

$$d_0 = -1.1386 + 0.038004x$$

(L.R.: $B = 0.781$, $n = 87$, $F(b=0) = 303.514$, $s_{res} = 7.766$)

(15.3.	0
1.4.	17	15.4.	31
1.5.	47	15.5.	61
1.6.	78	15.6.	92
1.7.	108	15.7.	122
1.8.	139	15.8.	153
		etc.)

$$d_{ke} = \frac{(2(md_k + ENP_{12} - t_k) + \sqrt{4(t_k - md_k - ENP_{12})^2 + 8mD - 4md_k(md_k - 2t_k + 2ENP_{12})})}{2m}$$

wobei

$$m = (t_{k+1} - t_k) / (d_{k+1} - d_k)$$

$$D = TS_{12} - TS_k$$

$$ENP_{12} = 2.5 \text{ } ^\circ \text{ C}$$

$$d_{gb} = d_{ke}$$

$$d_{ge} = d_{k+n} + f^{-1}(TS_{345} - TS_{k+n})$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

$$\begin{aligned}
 TS_{345} &= f(d_{gb}, d_{ge}) \\
 &= (d_{k+1} - d_{gb}) ((t_{k+1} + t_{gb}) / 2 - ENP_{345}) \\
 &\quad + (d_{k+2} - d_{k+1}) ((t_{k+2} + t_{k+1}) / 2 - ENP_{345}) \\
 &\quad + (d_{k+3} - d_{k+2}) ((t_{k+3} + t_{k+2}) / 2 - ENP_{345}) \\
 &\quad + \dots \\
 &\quad + (d_{ge} - d_{k+n}) ((t_{ge} + t_{k+n}) / 2 - ENP_{345}) \\
 &= 241.1 \text{ d}^\circ \text{ C}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 d_{ge} &= (2(m d_{k+n} + ENP_{345} - t_{k+n}) \\
 &\quad + \sqrt{4(t_{k+n} - m d_{k+n} - ENP_{345})^2 + 8mD} \\
 &\quad - 4m d_{k+n} (m d_{k+n} - 2t_{k+n} + 2ENP_{345})) / 2m \\
 &\quad / 2m
 \end{aligned}$$

wobei

$$\begin{aligned}
 m &= (t_{k+n+1} - t_{k+n}) / (d_{k+n+1} - d_{k+n}) \\
 D &= TS_{345} - TS_{k+n}
 \end{aligned}$$

$$ENP_{345} = 3.4 \text{ }^\circ \text{ C}$$

St. Moritz 1825 m ü.M.

d_i		d_i	t_i	t_i
61	(15.5.)	d_o	5.8 ° C	t_o
68	(22.5.)	d_k	6.6 ° C	t_k
91.7	(15.6.)	$d_{ke} = d_{gb}$	9.4 ° C	$t_{ke} = t_{gb}$
92	(15.6.)	d_{k+1}	9.4 ° C	t_{k+1}
122	(15.7.)	$d_{k+2} = d_{k+n}$	11.3 ° C	$t_{k+2} = t_{k+n}$
125.9	(19.7.)	d_{ge}	11.2 ° C	t_{ge}
153	(15.8.)	d_{k+n+1}	10.7 ° C	t_{k+n+1}

$$l_{ali} = 125.9 - 91.7 = 34.2 \text{ d}$$

ANHANG

Bever 1712 m ü.M.

d_i			t_i	
63.9	(18.5.)	$d_0=d_k$	6.2	° C $t_0=t_k$
89.1	(12.6.)	$d_{ke}=d_{gb}$	9.1	° C $t_{ke}=t_{gb}$
92	(15.6.)	d_{k+1}	9.4	° C t_{k+1}
122	(15.7.)	$d_{k+2}=d_{k+n}$	11.1	° C $t_{k+2}=t_{k+n}$
124.5	(17.7.)	d_{ge}	11.0	° C t_{ge}
153	(15.8.)	d_{k+n+1}	10.3	° C t_{k+n+1}

$$l_{ali}=124.5-89.1=35.37 \text{ d}$$

Parameterwerte:

ug:	0.002736	(=2·0.00004·34.2)
c ₆ :	0.005472	(=4·0.00004·34.2) (wahrsch. Wert)
og:	0.010611	(=6·0.00005·35.37)

11.1.1.5. Mortalitätsparameter der grossen Raupen c₇ und c₈

Die Mortalität der grossen Raupen (L₃, L₄, L₅) ist durch die lineare Funktion $g_{mllp}(r)$ gegeben. Der Rohfasergehalt r (in %) entspricht den x-Werten, die Mortalität $g_{mllp}(r)$ den y-Werten der untenstehenden L.R.

Quelle:

Benz 1974, S.211 Tab.8

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Wertetabelle:

x	Y
12.7	0.15
13.5	0.25
13.9	0.27
14.3	0.36
15.0	0.38
15.3	0.47
17.6	0.76

Statistik:

Sx	Sxx	xq	s _x	s _{xq}
102.3	1510.09	14.61	1.58	0.60
Sy	Syy	Yq	s _y	s _{Yq}
2.64	1.2304	0.3771	0.1978	0.0748
Sxy	n	B		
40.448	7	0.986		

$$y = -1.43527 + 0.12402 \cdot x$$

s _a	s _b	s _{res}	F(a=0)	F(b=0)	F _{fg}
0.0972	0.0662	0.0257	218.15	351.36	1,5

Parameterwerte:

u _g :	0.1070	
c ₇ :	0.124017	(wahrscheinlichster Wert)
o _g :	0.1410	
u _g :	-1.6850	
c ₈ :	-1.435284	(wahrscheinlichster Wert)
o _g :	-1.1855	

11.1.1.6. Weibchenanteil c_9

Quelle:

Baltensweiler1968b, S.93

Wertetabelle:

0.31
 0.26
 0.51
 0.52
 0.53
 0.48
 0.44
 0.37
 0.50

Statistik:

Sx	Sxx	n	xq	s _x	s _{xq}
3.92	1.786	9	0.44	0.10	0.033

Parameterwerte:

ug: 0.363
 c₉: 0.44 (wahrscheinlichster Wert)
 og: 0.517

11.1.1.7. Fekunditätsparameter c_{10} und c_{11}

Die Fekundität ist durch die lineare Funktion $g_{fec}(r)$ gegeben. Der Rohfasergehalt r (in %) entspricht den x -Werten, das Puppengewicht fpw (in mg) den y -Werten der untenstehenden linearen Regression. Die Fekundität $g_{fec}(r)$ ergibt sich aus der linearen Beziehung zwischen y und $g_{fec}(r)$.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Quellen:

Benz 1974, S.203 Abb.2	a
Benz 1974, S.211 Tab.8	b

Es gilt:

$$\begin{aligned}
 g_{fec} &= c_{10}'' \cdot y + c_{11}'' = c_{10}'' \cdot fpw + c_{11}'' \\
 &= 9.1 \cdot y - 155.6 \qquad \qquad \qquad (L.R. \text{ in } a) \\
 &= c_{10}' \cdot x + c_{11}'
 \end{aligned}$$

wobei

$$\begin{aligned}
 y &= c_{10}' \cdot x + c_{11}' \\
 c_{10} &= c_{10}' \cdot c_{10}'' \\
 c_{11} &= c_{10}'' \cdot c_{11}' + c_{11}''
 \end{aligned}$$

Wertetabelle:

x	y	Quelle
12.7	30.2	b
13.5	29.8	b
13.9	28.9	b
14.3	26.1	b
15.0	26.5	b
15.3	23.9	b
17.6	21.0	b

ANHANG

Statistik:

Sx	Sxx	xq	s _x	s _{xq}
102.3	1510.09	14.614	1.584	0.599

Sy	Syy	yq	s _y	s _{yq}
186.4	5030.96	26.629	3.352	1.267

Sxy	n	B
2693.55	7	0.920

$$y = 56.2996 - 2.03027 \cdot x$$

s _a	s _b	s _{res}	F(a=0)	F(b=0)	F _{fg}
3.922	0.267	1.036	206.042	57.804	1,5

Parameterwerte:

ug:	-24.7217	
c ₁₀ :	-18.475457	(wahrscheinlichster Wert)
og:	-12.2294	

ug:	264.9847	
c ₁₁ :	356.726360	(wahrscheinlichster Wert)
og:	448.4680	

11.1.1.8. Wertebereich und Dekrement des Rohfasergehaltes c₁₂, c₁₃ und c₁₄

Die Parameter c₁₂ und c₁₄ definieren den Wertebereich des Rohfasergehaltes r. Der Parameter c₁₃ entspricht der minimalen Abnahmerate im ersten Jahr der Erholungsphase der Lärche.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Quellen:

Fischlin et al., in Vorb.	a
Benz 1974, S.216	b
Benz 1974, S.211 Tab.8	c

Wertetabelle:

r	Quelle
13.71	a (1979 6.Jahr nach dem Schaden)
11.99	a (1980 7.Jahr nach dem Schaden)
18.5	b
18.2	c
17.6	c

Identifikation von c_{13} :

Annahme: $c_{13} = 0.425$

Es ergeben sich folgende jährliche Dekremente d_r des Rohfasergehaltes:

1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	
0.4	0.5	0.6	0.8	1.0	1.7		d_r

$$13.71 - 11.99 = 1.72 \approx 1.7$$

Statistik (nur Werte aus a):

x_q	n	s_x	ug	og
13.71	288	2.09	13.47	13.95
11.99	288	1.70	11.79	12.19

ANHANG

Parameterwerte:

ug: 11.79
c₁₂: 11.99 (wahrscheinlichster Wert)
og: 12.19

ug: ca. 0.4
c₁₃: 0.425 (wahrscheinlichster Wert)
og: ca. 0.5

ug: ca. 17.5
c₁₄: 18.0 (wahrscheinlichster Wert)
og: ca. 18.5

11.1.1.9. Frassschadenbereich in dem die Lärche gestresst wird c₁₅, c₁₆

Ab dem Frassschaden $def_{th}=c_{15}$ beginnt sich der Rohfasergehalt r zu erhöhen. Ab dem Frassschaden $def_{max}=c_{16}$ ist die Lärche maximal gestresst. Es wurden nur Plausibilitätsintervalle geschätzt.

Quellen:

Auer 1961, S.230 Abb.24

Parameterwerte:

ug: ca. 0.35
c₁₅: 0.4 (wahrscheinlichster Wert)
og: 0.5-0.6

ug: ca. 0.7
c₁₆: 0.8 (wahrscheinlichster Wert)
og: 0.9-1.0

11.1.1.10. Lärchenstammzahl im Oberengadin c_{17}

Total befinden sich im Oberengadin $c_{17} = nrt_1 = 511'147$ Lärchen.

11.1.2. Parameter des Migrationsmodelles

Die Parameterwerte basieren auf statistischen Auswertungen, teilweise kombiniert mit Plausibilitäts- oder theoretisch begründbaren Ueberlegungen sowie auf Schätzungen gestützt auf analoge Erhebungen, Beobachtungen und Daten (zur Uebersicht s. Tab.17).

11.1.2.1. Erschöpfungsparameter der fliegenden Weibchen c_1 , c_2

Der Anteil y der Weibchen die mehr als 5 km fliegen ist eine lineare Funktion des Frassschadenindex def_0 am Herkunftsort dieser Tiere. Der Anteil der erschöpften Weibchen, der sog. Erschöpfungsgrad e , ist gleich dem Anteil der Weibchen $1-y$ die nur bis höchstens 5 km fliegen.

Quelle:

Vaclena 1977, S.118 Fig.4

L.R. (Flugstrecke $d=5$ km):

$$y = 0.966 - 0.21 \cdot def_0$$

Es gilt:

$$\begin{aligned} e &= 1-y \\ &= 1-(0.966-0.21def_0) \\ &= 0.034 + 0.21 \cdot def_0 \quad (\text{Flugstrecke } d=5 \text{ km}) \end{aligned}$$

ANHANG

Ansatz für $g_{\text{exh}}(\text{def}_0, d)$:

Es muss erfüllt sein

$$g_{\text{exh}} = 0 \quad (\text{Flugstrecke } d=0 \text{ km})$$

$$0 \leq g_{\text{exh}} \leq 1 \quad (\text{Wertebereich von } e)$$

$$g_{\text{exh}}(\text{def}_0, d) = e(\text{def}_0)/5 d \quad \text{falls } d < d_{\text{max}}$$

$$g_{\text{exh}}(\text{def}_0, d) = 1 \quad \text{falls } d \geq d_{\text{max}}$$

$$\text{wobei } d_{\text{max}} = 1/(0.0068 + 0.042 \text{def}_0)$$

Parameterwerte:

$$c_1: 0.0068$$

$$c_2: 0.0420$$

11.1.2.2. Attraktivitätsparameter c_3, c_4

Die Attraktivität $g_{\text{attr}}(\text{def}_i)$ des Raumsegmentes i zur Eiablage entspricht den y -Werten, der Frassschadenindex def_i im Raumsegment i den x -Werten untenstehender L.R.

Quellen:

Vaclena & Baltensweiler 1978, S.81 Tab.3 a

Vaclena & Baltensweiler 1978, S.81 Tab.4 b

Vaclena & Baltensweiler 1978, S.84 c

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Wertetabelle:

x	y	Herleitung	Quelle
0.200	0.800	$y=(17.1/17.1) \cdot 0.8$	a
0.400	0.782	$y=(16.7/17.1) \cdot 0.8$	a
0.650	0.281	$y=(6.0/17.1) \cdot 0.8$	a
0.900	0.257	$y=(5.5/17.1) \cdot 0.8$	a
0.175	0.973		b
1.000	0.200		b
0.330	0.770	(x=10 mm/ 30 mm)	b
1.000	0.340		c
0.000	0.800		c

Statistik:

Sx	Sxx	xq	s _x	s _{xq}
4.655	3.57203	0.5172	0.382	0.127

Sy	Syy	yq	s _y	s _{yq}
5.203	3.73176	0.5781	0.301	0.100

Sxy	n	B
1.85113	9	0.837

$$y = 0.9512 - 0.7214 \cdot x$$

s _a	s _b	s _{res}	F(a=0)	F(b=0)	F _{fg}
0.076	0.120	0.130	157.641	35.986	1,7

Parameterwerte:

c ₃ :	0.95
c ₄ :	-0.72

ANHANG

11.1.2.3. Anteil durch Winde unerfasster Weibchen c_5

Dieser Parameter wurde abgesehen von der Phase der Modellentwicklung und -Validierung immer auf den Wert 0 geschätzt.

Parameterwert: $c_5: 0$

11.1.2.4. Häufigkeiten der Windklassen c_{6i} , c_{7i} , c_{8i} und c_{9i}

Die Häufigkeiten der Windklasse Turbulenz c_{6i} im Raumsegment i wurden abgesehen von der Phase der Modellentwicklung und -Validierung immer auf den Wert 0 geschätzt. Für jedes Raumsegment i sind die Häufigkeiten der Windklasse Windstille (<0.5 m/s) c_{7i} , der schwachen Winde ($0.5-2.8$ m/s) c_{8i} sowie der starken Winde (>2.8 m/s) c_{9i} analog zu den SMA-Beobachtungen und den von Dr. W. Baltensweiler durchgeführten Windmessungen (unpubl. Daten) geschätzt worden.

Parameterwerte:

c_{6i} :	0
c_{7i} :	Tab.12
c_{8i} :	Tab.13
c_{9i} :	Tab.14

11.1.2.5. Häufigkeiten einzelner Winde c_{10ij} , c_{11ij}

Für jedes einzelne Raumsegment i und für jede Richtung j (NE, E, SE, S, SW, W, NW, N) sind die Häufigkeiten der Winde der Windklasse schwache Winde ($0.5-2.8$ m/s) c_{10ij} und der Windklasse starke Winde (> 2.8 m/s) c_{11ij} analog zu den SMA-Beobachtungen und den von Dr. W. Baltensweiler durchgeführten Windmessungen (unpubl. Daten) geschätzt worden.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Parameterwerte:

c_{10ij} Tab.13

c_{11ij} Tab.14

11.1.2.6. Benachbarte Flächenteilstücke c_{12ijA} , c_{12ijB}

Innerhalb jedem Richtungssektor j wurde vom Zentrum des Raumsegmentes i aus die benachbarte Fläche innerhalb dem Untersektor A (positiver Drehsinn oder Gegenuhrzeigersinn) resp. dem Untersektor B (negativer Drehsinn oder Uhrzeigersinn) c_{12ijA} resp. c_{12ijB} (Fig.9) auf der Landestopographischen Karte 1:25'000 ausgemessen.

Parameterwerte:

c_{12ijA} Tab.9

c_{12ijB} Tab.9

11.1.2.7. Gegenwindflugparameter c_{13}

Aus den mittleren Stärken x (in m/s) der einzelnen Winde wurde ein gewichtetes Mittel x_g (Gewichte g entsprechen den Häufigkeiten) der Windstärke der Wirkklasse schwache Winde (0.5-2.8 m/s) berechnet.

Quelle:

Wissenschaftliche Datenbank SMA
und Datenfiles (Hrn. Bantle, SMA)

ANHANG

Wertetabelle:

	NE	E	SE	S	SW	W	NW	N	
x	1.9	1.6	1.8	1.7	1.7	1.6	1.7	1.9	Bever
g	53	14	18	53	92	81	59	26	
x	1.4	1.9	1.8	2.1	1.8	1.9	1.9	1.8	St. Moritz
g	6	22	6	18	35	73	12	25	
x	2.5	1.8	-	1.5	2.5	1.5	2.6	-	Sils Maria
g	38	6	0	4	132	2	3	0	

Statistik:

xq	n
1.93	778

$$1.93 \text{ m/s} = 4.3 \text{ miles/h}$$

Zwischen Windgeschwindigkeit v (in miles/h) und Anflugswinkel x besteht der untenstehende Zusammenhang.

Quellen:

Green & Pointing 1962, S.301	a
Green & Pointing 1962, S.302 Fig.3	b

Wertetabelle:

v	x	Quelle
2.8	37 °	a,b
4.8	69 °	a,b
7.2	137 °	a,b

Es folgt:

für $v=4.3$ ist x ca. 60 °

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Für das Verhältnis y zwischen effektiv durchflogener Strecke und der gegenüber dem Boden zurückgelegten Strecke gilt:

$$y = 1/\cos(x)$$

$$= 2 \quad \text{für } x=60^\circ$$

Parameterwert:

$$c_{13}: 2$$

11.1.2.8. Eigenanteil bei Flug mit dem Wind c_{14}

Aus den mittleren Stärken x (in m/s) der einzelnen Winde wurde ein gewichtetes Mittel x_q (Gewichte g entsprechen den Häufigkeiten) der Windstärke der Windklasse starke Winde (>2.8 m/s) berechnet.

Quelle:

Wissenschaftliche Datenbank SMA
und Datenfiles (Hrn. Bantle, SMA)

Wertetabelle:

	NE	E	SE	S	SW	W	NW	N	
x	4.7	4.4	5.1	5.1	4.5	4.0	6.1	5.1	Bever
g	15	6	7	52	35	19	28	9	
x	9.8	5.0	6.2	5.0	5.9	5.4	4.9	6.4	St. Moritz
g	1	9	2	12	36	113	12	7	
x	5.6	5.1	-	-	5.1	3.6	5.1	-	Sils Maria
g	43	4	0	0	38	1	1	0	

Statistik:

xq	n
5.26	450

ANHANG

Beim Flug mit dem Wind müssen die fliegenden Falter eine eigene Leistung vollbringen. Dieser sog. Eigenanteil c_{14} ist gleich dem Verhältnis zwischen der eigenen Fluggeschwindigkeit v_e und der Summe gebildet aus der mittleren Windstärke x_q bei der Windkategorie starke Winde (>2.8 m/s) sowie der eigenen Fluggeschwindigkeit v_e .

Quellen:

Vaclena 1977, S.124 Fig.7 a

Green 1962, S.291ff. b

Green 1962, S.292 Fig.8 c

Messungen an Flugmühle d

Flugmühlegeswindigkeit v_{FM} :

$$v_{FM} = 0.6 \text{ m/s} \quad a$$

Umrechnung der Flugmühlegeswindigkeit v_{FM}
auf die Geschwindigkeit v_{FF} im freien Flug:

$$v_{FF} = \sqrt[3]{v_{FM}^3 (s+s')/s} \quad b$$

wobei $s = 0.3241 \text{ cm}^2$ (Körperquerschnittsfläche) c

$s' = 9.28125 \text{ cm}^2$ (Fläche der Befestigungsvorrichtung
der Flugmühle die Luftwiderstand
verursacht) d

Es gilt:

$$\begin{aligned} v_e &= v_{FF} \text{ bei } v_{FM} = 0.6 \text{ m/s} \\ &= 1.86 \text{ m/s} \end{aligned}$$

Parameterwert:

$$c_{14}: \quad 0.261 \quad (=1.86/(1.86+5.26))$$

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

11.1.2.9. Luftliniendistanzen zwischen benachbarten Raumsegmenten c_{15ijA} resp. c_{15ijB}

Die Luftliniendistanzen zwischen den Zentren benachbarter Raumsegmente c_{15ijA} resp. c_{15ijB} wurden auf der Landestopographischen Karte 1:25'000 ausgemessen.

Parameterwerte:

c_{15ijA} : Tab.8
 c_{15ijB} : Tab.8

11.1.2.10. Nummern der benachbarten Raumsegmente i_{ijA} resp. i_{ijB}

Überall wo ein wesentlicher Teil eines Raumsegmentes vom Zentrum eines Raumsegmentes i aus betrachtet, innerhalb dem Untersektor A resp. B in einer bestimmten Himmelsrichtung j (NE, E, SE, S, SW, W, NW und N) liegt, wurde ein nachbarschaftliches Verhältnis zwischen dem Raumsegment i und dem Raumsegment i_{ijA} resp. i_{ijB} angenommen.

Parameterwerte:

i_{ijA} : Tab.8 od. Tab.9
 i_{ijB} : Tab.8 od. Tab.9

11.1.2.11. Lärchenstammzahlen c_{17i}

Für die Simulationen mit dem Migrationsmodell (SIMKIND=BOTH) wurden im abundanzdynamischen Lärche-Lärchenwicklermodell zur Simulation der lokalen Populationsdynamik im Raumsegment i der Parameter $nrt=c_{17}$ (Lärchenstammzahl im ganzen Oberengadin) durch einen Wert für jedes einzelne Raumsegment $nrt_i=c_{17i}$ ersetzt. Entsprechend änderten sich für jedes Raumsegment i die Parameterwerte c_4 resp. c_5 , da gilt: $c_4 \cdot nrt_i = c_{4i}$ resp. $c_5 \cdot nrt_i = c_{5i}$ (Abschnitt 11.1.1.3.).

Seite Leer /
Blank leaf

12. LITERATURVERZEICHNIS

- Aeschlimann, J.P. 1969. Contribution à l'étude de trois espèces d'eulophides (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasites de la tordeuse grise du mélèze, Zeiraphera diniana Gueneé (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute-Engadine. Entomophaga 14: 261-320.
- Aeschlimann, J.P. 1973a. Efficacité des parasites eulophides de Zeiraphera diniana Gueneé (Lep., Tortricidae) en fonction de l'état de l'hôte. Entomophaga 18: 95-102.
- Aeschlimann, J.P. 1973b. Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre Triclistus Foerster (Hymenoptera: Ichneumonidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 46: 219-252.
- Aeschlimann, J.P. 1973c. Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre Trieceus (Hym. Ichneumonidae). Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 9: 975-987.
- Aeschlimann, J.P. 1974a. Hibernation chez trois espèces de métopiines: Hymenoptera, Ichneumonidae. Ent. exp. & appl. 17: 487-492.
- Aeschlimann, J.P. 1974b. Biologie et comportement de Chorinaeus funebris Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ann. zool. ecol. animale 6: 529-538.
- Aeschlimann, J.P. 1975. Biologie, comportement et lacher expérimental de Triclistus pygmaeus Cresson (Hym. Ichn.). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 165-171.
- Altwegg, P. 1971. Ein semisynthetisches Nährmedium und Ersatzsubstrate für die Oviposition zur von der Jahreszeit

LITERATURVERZEICHNIS

- unabhängigen Zucht des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Gn.) (Lepidoptera, Tortricidae). Z. ang. Ent. 69: 135-170.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. Science 210: 658-661.
- Arnold, G.W. & De Wit, C.T. (eds.) 1976. Critical evaluation of systems analysis in ecosystems research and management. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 108pp.
- Aubert, J.F. 1966. Ichneumonides parasites de la tordeuse du mélèze (Zeiraphera diniana Gn.) comprenant quatre espèces nouvelles. Bull. Soc. Entomol. Mulhouse 1966: 1-7.
- Auer, C. 1956. Ergebnisse der populationsstatistischen Untersuchungen über den grauen Lärchenwickler. Interner Bericht, Chur.
- Auer, C. 1961. Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana Hübner (= diniana Gueneé) im Oberengadin (1949/1960). Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 37: 173-263.
- Auer, C. 1968. Erste Ergebnisse einfacher stochastischer Modelluntersuchungen über die Ursachen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Gn. (= Z. griseana Hb.) im Oberengadin 1949/1966. Z. angew. Entomol. 62: 202-235.
- Auer, C. 1969. Some analysis of the quantitative structure in populations and dynamics of larch bud moth 1949-1968. In: Patil, G.P. (ed.) Statistical Ecology Vol. 2, 151-173, Penn. State University Press, University Park, Penn., 420pp.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Auer, C. 1971. A simple mathematical model for "key-factor" analysis and comparison in population research work. In: Patil, G.P. (ed.) Statistical Ecology Vol. 2, 33-48, Penn. State University Press, University Park, Penn., 420pp.
- Auer, C. 1974. Ein Feldversuch zur gezielten Veränderung zyklischer Insektenpopulationsbewegungen. Schweiz. Z. Forstwesen 125: 333-358.
- Auer, C. 1975a. Dendrometrische Grundlagen und Verfahren zur Schätzung absoluter Insektenpopulationen. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 50: 88-131.
- Auer, C. 1975b. Jährliche und langfristige Dichteveränderungen bei Lärchenwicklerpopulationen (Zeiraphera diniana Gn.) ausserhalb des Optimumgebietes. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 47-58.
- Auer, C. 1977. Dynamik von Lärchenwicklerpopulationen längs des Alpenbogens. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 53: 71-105.
- Auer, C. 1978a. Ergebnisse der populationsstatistischen Untersuchungen über den grauen Lärchenwickler. Interner Bericht, Chur.
- Auer, C. 1978b. Ursache oder Wirkung? Kritische Betrachtung zum Aufsatz "Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations". Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51: 255-259.
- Auer, C., Baltensweiler, W. & Bovey, P. 1959. Observations sur la dynamique des populations de quelques insectes du mélèze dans des alpes suisses. Actes Soc. Helv. Sc. Nat.: 175-177.
- Baltensweiler, W. 1958. Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner) im Oberengadin. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 34:

LITERATURVERZEICHNIS

399-477.

- Baltensweiler, W. 1962a. Die zyklischen Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hb., Tortricidae, Lepidoptera) in den Alpen. XI. Intern. Kongress für Entomologie, Wien (1960) 2: 185-189.
- Baltensweiler, W. 1962b. Zur Historik der Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner; Lepidoptera, Tortricidae). Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges.: 121-123.
- Baltensweiler, W. 1964. Zeiraphera griseana Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European alps. A contribution to the problem of cycles. Can. Ent. 96: 792-800.
- Baltensweiler, W. 1966a. The influence of climate and weather on population age distribution and its consequences. Proc. FAO Symp. on Integrated Pest Control 2: 15-24.
- Baltensweiler, W. 1966b. Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hb. = diniana Gn.). I. Die Massenvermehrungen in Mitteleuropa. Schweiz. Z. Forstwesen 117: 466-491.
- Baltensweiler, W. 1968a. Ein Modellobjekt tierökologischer Forschung: der Graue Lärchenwickler, Zeiraphera griseana (= Semasia diniana). Biol. Rundschau 6: 160-167.
- Baltensweiler, W. 1968b. The cyclic population dynamics of the grey larch tortrix, Zeiraphera griseana Hübner (= Semasia diniana Gueneé) (Lepidoptera: Tortricidae). In: Southwood, T.R.E. (ed.) Insect Abundance, Symp. Royal Entomol. Soc., London 4: 88-98.
- Baltensweiler, W. 1969a. Zur Verteilung der Lepidopterenfauna auf der Lärche des Schweizerischen Mittellandes. Mitt.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Schweiz. Ent. Ges. 42: 221-229.

Baltensweiler, W. 1969b. The influence of climate and weather on the population dynamics of the larch bud moth, Zeiraphera diniana Gn. in the Engadine. Int. J. Biomet. 13 (Suppl.): 47.

Baltensweiler, W. 1970. The relevance of changes in the composition of larch bud moth populations for the dynamics of its numbers. In: Den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) Dynamics of populations, 208-219, Proc. Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeek, the Netherlands, Sept. 7-18, 1970, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen (1971), 611pp.

Baltensweiler, W. 1973. Gehört der Graue Lärchenwickler Zeiraphera diniana (Guenée, 1845) zu den Wanderfaltern? Atalanta 4: 193-199.

Baltensweiler, W. 1976. Insect population dynamics. Proc. XVith IUFRO World Congress, Group 6, Oslo, Norway, June 24, 1976: 1-6.

Baltensweiler, W. 1977. Colour-polymorphism and dynamics of larch bud moth populations (Zeiraphera diniana Gn., Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 50: 15-23.

Baltensweiler, W. 1978a. Ursache oder Wirkung? Huhn oder Ei? Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51: 261-267.

Baltensweiler, W. 1978b. Die Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers im Alpenraum. Allg. Forst- u. Jagd-Ztg. 149: 168-172.

Baltensweiler, W. 1981. The impact of weather on the life system larch-larch bud moth in the European Alps. Proc. of the IUFRO/MAB-Conference "Population Dynamics of Forest

LITERATURVERZEICHNIS

Pests", Irkutsk, USSR, August 24-28, 1981: im Druck.

Baltensweiler, W. 1971-1981. Jahresberichte Oekologie (für die Jahre 1970-1980). Interner Bericht der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Institut für Phytomedizin ETHZ (vormals Entomologisches Institut ETHZ), Zürich.

Baltensweiler, W. & Delucchi, V. 1979. The study of larch bud moth migration in the Engadine Valley by means of a parapheromone. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 52: 291-296.

Baltensweiler, W. & Fischlin, A. 1979. The rôle of migration for the population dynamics of the larch bud moth, Zeiraphera diniana Gn. (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 52: 259-271.

Baltensweiler, W. & Moreau, J.P. 1957. Ein Beitrag biologisch-systematischer Art zur Kenntnis der Gattung Phytodietus (Hymenoptera). Z. angew. Entomol. 41: 272-276.

Baltensweiler, W. & Rubli, D., im Druck. Forstliche Aspekte der Lärchenwickler-Massenvermehrungen im Oberengadin. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt.

Baltensweiler, W. & von Salis, G. 1975. Zur Dispersionsdynamik der Falter des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn., Tortricidae). Z. angew. Entomol. 77: 251-257.

Baltensweiler, W., Benz, G., Bovey, P. & Delucchi, V. 1977. Dynamics of larch bud moth populations, Zeiraphera diniana (Gn.) (Lepidoptera, Tortricidae). Ann. Rev. Entomol. 22: 79-100.

Baltensweiler, W., Giese, R.L. & Auer, C. 1969. The grey larch bud moth: its population fluctuation in optimum and suboptimum areas. In: Patil, G.P. (Ed.) Statistical

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Ecology 2, 401-420, Penn. State University Press, University Park, Penn., 420pp.
- Baltensweiler, W., Priesner, E., Arn, H. & Delucchi, V. 1978. Unterschiedliche Sexuallockstoffe bei Lärchen- und Arvenform des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn., Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51: 133-142.
- Baskerville, G.L. 1975a. Spruce budworm: super silviculturist. For. Chron. 51: 4-6.
- Baskerville, G.L. 1975b. Spruce budworm: the answer is forest management: or is it? For. Chron. 51: 23-26.
- Baskerville, G.L. (ed.) 1976. Report of the task-force for evaluation of budworm control alternatives. Department of Natural Resources, Fredericton, New Brunswick, Canada, 210 pp.
- Bassand, D. 1965. Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire et de l'embryogénèse de Zeiraphera griseana Hübner (= Z. diniana Guenée) (Lepidoptera: Tortricidae). Rev. Suisse de Zool. 72: 429-542.
- Bennet, R.J. & Chorley, R.J. 1978. Environmental systems, philosophy, analysis and control. Methuen, London.
- Benz, G. 1962a. Untersuchungen über die Pathogenität eines Granulosis-Virus des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana (Guenée). Agronomski glasnik: 566-574.
- Benz, G. 1962b. Einige Beobachtungen über die Auswirkungen des Lärchenkahlfrasses auf das Austreiben der Lärche, auf den weiteren Lärchenwicklerbefall und die Entwicklung der Lärchenwicklerraupen. Interner Bericht Nr. 8 der Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Institut für Phytomedizin ETHZ

LITERATURVERZEICHNIS

(vormals Entomologisches Institut ETHZ), Zürich.

- Benz, G. 1969. Influence of mating, insemination, and other factors on oögenesis and oviposition in the moth Zeiraphera diniana. J. Insect Physiol. 15: 55-71.
- Benz, G. 1974. Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Guenée) (Lep. Tortricidae). Z. angew. Entomol. 76: 196-228.
- Benz, G. 1975a. Action of Bacillus thuringiensis preparation against larch bud moth, Zeiraphera diniana (Gn.), enhanced by exotoxin and DDT. Experientia 31: 1288-1290.
- Benz, G. 1975b. Forstentomologisches Praktikum. Entomologisches Institut ETHZ, Zürich.
- Bovey, P. 1958. Le problème de la tordeuse grise du mélèze Eucosma griseana (Hübner) (Lepitoptera: Tortricidae) dans les forêts alpines. In: Proc. X Intern. Congr. of Entomology, 1956, 4: 123-131.
- Bovey, P. & Maksymov, J.K. 1959. Le problème des races biologiques chez la Tordeuse grise du mélèze Zeiraphera griseana (Hb.). Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Ges. Zürich 104: 264-274.
- Bradford Marshal, K. 1975. The spruce budworm and the dollar in New Brunswick. For. Chron. 51: 9-12.
- Burmann, K. 1965. Beobachtungen über Massenflüge des grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana Gn.). Anz. Schädlingskde. 38: 4-6.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Cellier, F.E. 1975. Continuous-systems simulation by use of digital computers: a state-of-the-art-survey and perspectives for development. In: Hamza, H. (ed.) Proc. of the international Symposium SIMULATION'75, 18-25, Zurich, Switzerland, June 1975, (To be ordered from:) Acta Press, P.O. Box 354, CH-8053 Zurich.
- Cellier, F.E. & Fischlin, A. 1980. Computer-assisted modelling of ill-defined systems. In: Proc. of the Fifth European Meeting on Cybernetics and Systems Research, Vienna, Austria, April 8-11, 1980 (in press).
- Charmillot, P.J. 1980. Etude des possibilités d'application de la lutte par la technique de confusion contre le Carpocapse, Laspeyresia pomonella L. (Lep. Tortricidae). Thèse EPFZ (ETHZ) No. 6598, Zurich.
- Chitty, D. 1971. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. In: McLaren, I.A. (ed.) Natural Regulation of Animal Populations, 136-170, Lieber-Atherton Inc., Australia, 195pp.
- Clark, W.C. 1979. Spatial structure and population dynamics in an insect epidemic ecosystem. Ph.D. thesis, Department of Zoology, University of British Columbia, Vancouver B.C.
- Clark, W.C., Jones, D.D. & Holling, C.S. 1979. Lessons for ecological policy design: a case study of forest ecosystem management. Ecol. Modelling 7: 1-53.
- Coaz, J. 1894. Ueber das Auftreten des grauen Lärchenwicklers (Steganoptycha pinicolana Zell.) in der Schweiz und den angrenzenden Staaten. Buchdruckerei Karl Stämpfli & Cie, Bern, 21pp.
- Darwin, Ch. 1859. Letter to C. Lyell. In: Darwin, F. (ed.) 1958 The autobiography of Charles Darwin and selected letters, 215-216, Dover Publications, New York.

LITERATURVERZEICHNIS

- Day, K.R. 1976. An ecological study of Zeiraphera diniana Gn. (=griseana Hb.) on conifers in Britain. Ph.D. thesis, University of London, London (England).
- Day, K.R. & Baltensweiler, W. 1972. Change in proportion of larval colourtypes of the larchform Zeiraphera diniana when reared on two media. Ent. exp. & appl. 15: 287-298.
- Delucchi, V. 1982. Parasitoids and Hyperparasitoids of Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae) and their role in control in outbreak areas. Entomophaga 27: in press.
- Delucchi, V. & Renfer, A. 1977. The level of abundance of Phytodietus griseanae Kerrich (Hym. Ichneumonidae) determined by its host Zeiraphera diniana Guenée (Lep. Tortricidae) at high altitude. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 50: 233-248.
- Delucchi, V., Renfer, A. & Aeschlimann, J.P. 1974. Contribution à la connaissance des lépidoptères associés au mélèze en haute altitude et leurs parasitoides. Rech. agron. Suisse 13: 435-451.
- Delucchi, V., Aeschlimann, J.P. & Graf, E. 1975. The regulating action of egg predators on the populations of Zeiraphera diniana Guenée (Lep. Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 37-45.
- Dempster, J.P. 1975. Animal Population Ecology. Academic Press, London, New York, San Francisco, 155pp.
- De Wit, C.T. & Goudriaan, J. 1974. Simulation of ecological processes. Simulation Monographs, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 159pp.
- Eidmann, H. 1937. Zur Theorie der Bevölkerungsbewegung der Insekten. Anz. f. Schädlingskde. 13: 25-26 und 47-52.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Ellenberg, H. & Klötzli, F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 48: 589-930.
- Escherich, K. & Bär, W. 1909. Einiges über den grauen Lärchenwickler. Naturw. Z. Land- u. Forstw. 7: 188-194.
- Fischlin, A. & Baltensweiler, W. 1979. Systems analysis of the larch bud moth system. Part I: the larch-larch bud moth relationship. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 52: 273-289.
- Fischlin, A., Baltensweiler, W., Delucchi, V., Francesci, G. & Seiffert, F. in Vorb. Is the rawfiber content really correlated with the population cycles of larch bud moth? Some results from chemical analysis of larch needles from the Upper Engadine Valley.
- Ford, E.B. 1964. Ecological genetics. Methuen, London, 410pp.
- Franz, J. 1950. Ueber die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen. Z. angew. Entomol. 31: 228-260.
- Fritz, N. 1903. Two tortricids. Tidskr. Skovvaesen 15: 38-48.
- Fuchs, G. 1913. Der graue Lärchenwickler, Tortrix (Grapholita) diniana Gn. Naturw. Z. Land- u. Forstw. 11: 8-12.
- Ganzoni, Z. 1911. Die Waldungen des Oberengadins. Schweiz. Z. Forstwesen 62: 40-44.
- Geer, G.A. 1975. Einfluss des Grauen Lärchenwicklers auf den Zuwachs der Lärche im Oberengadin. Diss. ETHZ No. 5499, Zürich.
- Geiler, H. 1974. Vorkommen und Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Guenée (Lepidoptera,

LITERATURVERZEICHNIS

- Tortricidae), in Fichtenbeständen des sächsischen Erzgebirges. Wissenschaftl. Zeitschr. d. Techn. Univers. Dresden 23: 301-304.
- Gerig, L. 1960. Zur Morphologie der Larvenstadien einiger parasitischer Hymenopteren des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner). Z. angew. Entomol. 46: 121-177.
- Gerig, L. 1966. Ergebnisse über Fütterungsversuche am Grauen Lärchenwickler (Zeiraphera griseana Hb. = diniana Gn.). Z. angew. Entomol. 58: 139-143.
- Gerig, L. 1967. Physiologische Untersuchungen am Grauen Lärchenwickler Zeiraphera diniana Gn. (= Z. griseana Hb.) während einer Periode der Massenvermehrung. Z. angew. Entomol. 59: 187-211.
- Gilbert, N., Guttierrez, A.P., Frazer, B.D. & Jones, R.E. 1976. Ecological Relationships. W.H. Freeman and Co., Reading and San Francisco, 157pp.
- Graf, E. 1973. Beitrag zur Biologie des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep.: Tortricidae) im schweizerischen Mittelland. Diss. ETHZ No. 5175, Zürich.
- Graf, E. 1974. Zur Biologie und Gradologie des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae), im schweizerischen Mittelland. Z. angew. Entomol. 76: 233-251 und 347-379.
- Green, G.W. 1962. Flight and dispersal of the European Pine Shoot Moth, Rhyacionia buoliana (Schiff.). I. Factors affecting flight, and the flight potential of females. Can. Ent. 94: 282-299.
- Green, G.W. & Pointing, P.J. 1962. Flight and dispersal of

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- the European Pine Shoot Moth, Rhyacionia buoliana (Schiff.). II. Natural dispersal of egg-laden females. Can. Ent. 94: 299-314.
- Grison, P. & Bovey, P. 1970. Modificatin du taux de croissance d'une population de Zeiraphera diniana Gn. (Lep. Tortricidae) par une application du complexe spores-cristaux de Bacillus thuringiensis Berliner. C. R. Acad. Sc. Paris, Série D: 1261-1263.
- Grison, P., Martouret, D. & Auer, C. 1971. La lutte microbiologique contre la tordeuse du mélèze. Ann. Zool. & Ecol. Animale, no. hors-série: 91-121.
- Herren, H.R. 1976. Manipulation d'une population de la tordeuse grise du Mélèze en vue d'augmenter l'efficacité de ses parasitoides. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 49: 307-308.
- Herren, H.R. 1977. Le rôle des eulophides dans la gradation de la tordeuse grise du mélèze, Zeiraphera diniana GUENEE (Lep., Tortricidae) en Haute-Engadine. Thèse EPFZ (ETHZ) No. 6037, Zurich.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. and Systemat. 4: 1-23.
- Howard, L.O. & Fiske, W.F. 1911. The importation into the United States of the parasites of the Gipsy Moth and Brown-Tail Moth: A report of progress with some considerations of previous and concurrent efforts of this kind. U.S. Dept., Bur. Ent., Bull. 91: 105-109.
- Innis, G.S. 1972. Simulation of ill-defined systems: some problems and progress. Simulation, 19: 33-36.
- Innis, G.S. 1979. A spiral approach to ecosystem simulation, I. In: Innis, G.S. & O'Neill, R.V. (eds.) Systems analysis of ecosystems (Vol. 9, Patil, G.P. (general ed.)

LITERATURVERZEICHNIS

- Statistical Ecology Series), 211-386, Internat. Co-operative Publish. House, Fairland, Maryland, 402pp.
- Jensen, K. & Wirth, N. 1975. PASCAL User Manual and Report. Springer, New York, Heidelberg, 2'nd edit., S.166.
- Kälin, A. & Auer, C. 1954. Statistische Methoden zur Untersuchung von Insektenpopulationen. Z. angew. Entomol. 36: 241-282 und 423-461.
- Kalman, R.E. 1979. Nichtlineare Systemtheorie. Vorlesung SS 1979 ETHZ, Zürich.
- Kettela, E.G. 1975. Aerial spraying for protection of forests infested by Spruce Budworm. For. Chron. 51: 7-8.
- Lekkas, G., Rufer, D. & Schaufelberger, W. 1977. Identifikation dynamischer Systeme durch nichtlinearen Modellabgleich. Fachbericht Nr. 77-04. Fachgruppe für Automatik (Her.), ETHZ, Zürich.
- Lerner, A.J. 1971. Grundzüge der Kybernetik. VEB Verlag Technik, Berlin, (2. Ausg. der Uebers. der russ. Originalausg. von 1967), 344pp.
- Lotka, A.J. 1925. Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore, 465pp.
- Lovis, C. 1973. Contribution à l'étude des tenthrèdes du mélèze (Hymenoptera: Symphyta) en relation avec l'évolution dynamique des population de Zeiraphera diniana Guenée (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute Engadine. Thèse EPFZ (ETHZ) No. 5165, Zurich.
- Lovis, C. 1975. Contribution à l'étude des tenthrèdes du mélèze (Hymenoptera: Symphyta) en relation avec l'évolution dynamique des populations de Zeiraphera diniana Guenée (Lepidoptera: Tortricidae) en Haute

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Engadine. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 181-192.
- Luck, R.F. 1971. An appraisal of two methods of analyzing insect life tables. Can. Ent. 103: 1261-1271.
- Mac Dougall, R.S. 1922. Insect and Arachnid pests of 1921. Trans. Highland & Agricultural Soc. of Scotland 34: 166-172.
- Maksymov, J.K. & Auer, C. 1955. Versuch zur Bekämpfung des grauen Lärchenwicklers (Eucosma griseana Hb. = Semasia diniana Gn.) mit einer DDT-Gamma Lösung im Nebelverfahren. Z. angew. Entomol. 37: 427-491.
- Maksymov, J.K. 1955. Der graue Lärchenwickler (Semasia diniana GN. = Eucosma griseana HB.) und seine Biologie im Engadin. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 28: 295-296.
- Maksymov, J.K. 1959. Beitrag zur Biologie und Oekologie des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana (Hb.) (Lepidoptera, Tortricidae) im Engadin. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 35: 277-315.
- Margalef, R. 1975. Perspectives in Ecological Theory. The University of Chicago Press, Chicago, London, 111pp.
- Martignoni, M.E. 1954. Ueber zwei Viruskrankheiten von Forstinsekten im Engadin. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 27: 147-152.
- Martignoni, M.E. 1957. Contributo alla conoscenza di una granulosa di Eucosma griseana (Hübner) (Tortricidae, Lepidoptera) quale fattore limitante il pullulamento dell'insetto nella Engadina alta. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 32: 371-418.
- Martignoni, M.E. & Auer, C. 1957. Bekämpfungsversuch gegen Eucosma griseana (Hübner) (Lepidoptera, Tortricidae) mit

LITERATURVERZEICHNIS

- einem Granulosis-Virus. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 33: 73-93.
- Martouret, D. & Auer, D. 1977. Effets de Bacillus thuringiensis chez une population de Tordeuse du mélèze, Zeiraphera diniana (Lep.: Tortricidae) en culmination gradologique. Entomophaga 22: 37-44.
- May, R.M. 1974. Stability and complexity in model ecosystems. Monographs in population biology (edited by May, R.M.), Vol.6, Princeton University Press, New Jersey, 265pp.
- May, R.M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. J. Theor. Biol. 51: 511-524.
- May, R.M. (ed.) 1976a. Theoretical ecology. Principles and applications. Blackwell, Oxford, 317pp.
- May, R.M. 1976b. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261: 459-467.
- Meyer, A. 1947. Untersuchungen über die Bekämpfung des grauen Lärchenwicklers (Semasia diniana Gn.) in den Wäldern des Ober-Engadins. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 20: 1-23.
- Meyer, D. 1969. Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers Zeiraphera diniana (Gn.) (Lepidoptera: Tortricidae). Rev. Suisse de Zool. 76: 93-141.
- Miller, C.A. & Varty, I.W. 1975. Current tactics in Spruce Budworm management. For. Chron. 51: 19-22.
- Morris, R.F. 1959. Single-factor analysis in population dynamics. Ecology 40: 580-588.
- Morris, R.F. (ed.) 1963a. The dynamics of epidemic Spruce

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Budworm populations. Mem. Ent. Soc. Can. 31: 1-332.
- Morris, R.F. 1963b. Predictive population equations based on key factors. Mem. Ent. Soc. Can. 32: 16-21.
- Mott, D.G. 1966. The analysis of determination in population systems. In: Watt, K.E.F. (ed.) Systems analysis in ecology, 179-194, Academic Press, New York, 276pp.
- Müller, P. 1955. DDT. Das Insektizid Dichlordiphenyltrichloräthan und seine Bedeutung. Vol. I. Birkhäuser, Basel, 299pp.
- Nägeli, W. 1929. Die Eiablage des grauen Lärchenwicklers (Grapholita diniana Gn.). Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 15: 293-304.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2: 132-178.
- Nicholson, A.J. & Bailey, V.A. 1935. The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 3: 551-598.
- Norton, G.A. & Holling, C.S. (eds.) 1979. Pest management. Proc. of an Internat. Conference, October 25-29, 1976, (Vol. 4, IIASA (International Institute for Applied Systems Analysis) Proceedings Series), Pergamon Press, Oxford, 352pp.
- O'Neill, R.V. 1979. A review of linear compartmental analysis in ecosystem science. In: Matis, J.H., Patten, B.C. & White, G.C. (eds.) Compartmental analysis of ecosystem models (Vol. 10, Patil, G.P. (general ed.) Statistical Ecology Series), 3-27, Internat. Co-operative Publish. House, Fairland, Maryland, 368pp.
- Omlin, F.X. & Herren, H.R. 1976. Zur Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Guenée) (Lep.

LITERATURVERZEICHNIS

- Tortricidae), im Ahrntal (Südtirol, Italien): Lebensstafel-
untersuchungen und Nahrungsverhältnisse während der
Vegetationsperiode 1975. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 49: 203-
228.
- Omlin, F.X.N. 1977. Zur populationsdynamischen Wirkung der
durch Raupenfrass und Düngung veränderten Nahrungsbasis
auf den Grauen Lärchenwickler Zeiraphera diniana Gn.
(Lep.: Tortricidae). Diss. ETHZ No. 6054, Zürich.
- Patten, B.C. 1971, 1972, 1975 u. 1976. Systems analysis and
simulation in ecology. Academic Press, New York, Vol. I
(1971), 607pp; Vol. II (1972), 592pp; Vol. III (1975),
601pp; Vol. IV (1976), 593pp.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. Wiley & Sons, New
York, London, 383pp.
- Pimentel, D. 1961. Animal population regulation by the
genetic feed-back mechanism. Am. Nat. 95: 65-79.
- Prell, H. 1930. Der Graue Lärchenwickler (Enarmonia diniana
Z.) als Grossschädling im Sächsischen Fichtenwald.
Tharandter Forstliches Jahrbuch 81: 49-92.
- Priesner, E. 1979. Specificity studies on pheromone receptors
of noctuid and tortricid lepidoptera. In: Ritter, F.J.
(ed.) Chemical ecology: odour communication in animals,
57-71, Elsevier/ North-Holland Biomedical Press, 427pp.
- Rappo, H. 1977. Contribution à l'étude de la mortalité du
mélèze en Haute-Engadine, suite à la pullulation de la
tordeuse du mélèze de 1972 à 1974. Interner Bericht,
Institut für Phytomedizin ETHZ (vormals Entomologisches
Institut ETHZ), Zurich.
- Renfer, A. 1974. Caractéristique biologiques et efficacité de
Phytodietus griseanae KERRICH (Hym., Ichneumonidae)

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- parasitoide de Zeiraphera diniana GUENEE (Lep., Tortricidae) en haute montagne. Thèse EPFZ (ETHZ) No. 5278, Zurich.
- Renfer, A. 1975a. Contribution à l'étude de la diapause larvaire de Phytodietus griseanae Kerrich (Hym., Ichneumonidae) parasitoide de la tordeuse grise du mélèze, Zeiraphera diniana Guenée (Lep., Tortricidae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 59-67.
- Renfer, A. 1975b. Caractéristiques biologiques de Phytodietus griseanae (Hym., Ichneumonidae) parasitoide de la tordeuse grise du mélèze Zeiraphera diniana (Lep., Tortricidae) en haute montagne. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 11: 425-455.
- Ricker, W.E. 1954. Effects of compensatory mortality upon population abundance. J. Wildlife Management 18: 45-51.
- Riedwyl, H. 1980. Regressionsgerade und Verwandtes. Uni-Taschenbücher 923, Paul Haupt, Bern und Stuttgart, 141pp.
- Roelofs, W.L., Carde, R., Benz, G. & von Salis, G. 1971. Sex attractant of the larch bud moth found by electroantennogram method. Experientia 27: 1438-1439.
- Röthlisberger, F. 1976. Gletscher- und Klimaschwankungen im Raum Zermatt, Ferpècle und Arolla. Die Alpen (Z. d. Schweizer Alpen Club) 52: 61-150.
- Royama, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. Res. Popul. Ecol., Suppl. 1: 1-91.
- Ruchti, J., Fischlin, A. & Strässler, E. 1978. DDLML. Hilfsprogramm für PASCAL Programmierer zur Definition und Verwaltung von INFOSYS-Datenfiles (MANUAL). Institut für Phytomedizin ETHZ (vormals Entomologisches Institut ETHZ), Zürich.

LITERATURVERZEICHNIS

- Rudnew, D.F. 1963. Physiologischer Zustand der Wirtspflanze und Massenvermehrung von Forstschädlingen. Z. angew. Entomol. 53: 48-68.
- Schifferli, A. 1966. Auswirkung einer Insektizid-Aktion gegen den Grauen Lärchenwickler auf die Vogelwelt im Goms (Oberwallis). Orn. Beob. 63: 25-60.
- Schmid, A. 1973. Beitrag zur mikrobiologischen Bekämpfung des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Gn.). Diss. ETHZ No. 5045, Zürich.
- Schmid, A. 1974a. Untersuchungen über die Umweltpersistenz des Granulosisvirus des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana (Gn.) und die Schutzwirkung verschiedener Stoffe. Z. angew. Entomol. 76: 31-49.
- Schmid, A. 1974b. Untersuchungen zur Trans-Ovum-Uebertragung des Granulosisvirus des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Lep.: Tortricidae) und Auslösung der akuten Virose durch Stressfaktoren. Entomophaga 19: 279-292.
- Schmid, A. 1975. Interferenz zwischen dem spezifischen Granulosis-Virus und zwei Bakterienpräparaten bei Raupen des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Gn.). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 48: 173-179.
- Schüepp, M. 1967. Klimatologie der Schweiz C. Lufttemperatur (3. und 4. Teil). Beiheft zu den Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt (SMA) (Jahrgang 1966), Fotorotar AG, Zürich.
- Schweingruber, F.H. 1979. Auswirkungen des Lärchenwicklerbefalls auf die Jahrringstruktur der Lärche. Ergebnisse einer Jahrringanalyse mit röntgendensitometrischen Methoden. Schweiz. Z. Forstwesen 130: 1071-1093.

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

- Schwerdtfeger, F. 1942. Ueber die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Z. angew. Entomol. 28: 254-303.
- Schwerdtfeger, F. 1961. Das Eichenwicklerproblem. Auftreten, Schaden, Massenwechsel und Möglichkeiten der Bekämpfung von Tortrix viridana L. in Nordwestdeutschland. Forschung und Beratung. Reihe C. Wiss. Berichte u. Diskussionsbeiträge, Heft 1. Landesausschuss für landwirtschaftliche Forschung, Erziehung und Wirtschaftsberatung beim Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen, BRD.
- Schwerdtfeger, F. 1963. Oekologie der Tiere. I. Autökologie. Paul Parey, Hamburg, 461pp.
- Schwerdtfeger, F. 1968. Oekologie der Tiere. II. Demökologie. Paul Parey, Hamburg, 448pp.
- Smith, M.J. 1974. Models in ecology. University Press, Cambridge, 146pp.
- Urfer-Henneberger, C. 1964. Wind- und Temperaturverhältnisse an ungestörten Schönwettertagen im Dischmatal bei Davos. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes., Mitt. 40: 389-441.
- Vaclena, K. 1977. Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae): 1. Morpho- biometrische Untersuchungen des Puppen- und Falterstadiums. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 50: 107-134.
- Vaclena, K. & Baltensweiler, W. 1978. Untersuchungen zur Dispersionsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae): 2. Das Flugverhalten der Falter im Freiland.
- Van den Bos, J. & Baltensweiler, W. 1977. Oviposition efficiency of the grey larch bud moth (Zeiraphera diniana)

LITERATURVERZEICHNIS

- on different substrates and its relevance to the population dynamics of the moth. Ent. exp. & appl. 21: 88-97.
- Van den Bos, J. & Rabbinge, R. 1976. Simulation of the fluctuations of the grey larch bud moth. Simulation monographs, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 83pp.
- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. 1960. Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. 29: 399-401.
- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. 1970. Recent advances in insect population dynamics. Ann. Rev. Entomol. 15: 1-24.
- Vemuri, V. 1978. Modeling of complex systems. An introduction. Academic Press, New York, 448pp.
- Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Memorie della R. Accademia dei Lincei (Cl. di Sci. Fis. - Mem.) 2: 31-113.
- Von Arx, R. 1977. Oekologische Untersuchungen am einbindigen Traubenwickler (Clysia ambiguella HB.). Diplomarbeit SS 1977. Institut für Phytomedizin ETHZ (vormals Entomologisches Institut ETHZ), Zürich.
- Von Salis, G. 1974. Beitrag zur Oekologie des Puppen- und Falterstadiums des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (Gn.). Diss. ETHZ No. 5265, Zürich.
- Vrkoc, J., Skuhravy, V. & Baltensweiler, W. 1979. Freilanduntersuchungen zur Sexuallockstoff-Reaktion der Fichtenform des grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana Gn. (Lep., Tortricidae). Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 52: 129-130.
- Watt, K.E.F. 1966. Systems analysis in ecology. Academic

ANALYSE DES LAERCHENWICKLERSYSTEMS

Press, New York, 276pp.

Wiener, N. 1948. Kybernetik. 2. Aufl. der deutschen Uebersetzung (1963), Econ, Düsseldorf, 287pp.

Wirth, N. 1975. Systematisches Programmieren. (Leitfäden der angewandten Mathematik und Mechanik LAMM, Band 17), Teubner Studienbücher Informatik, Stuttgart, 160pp.

Lebenslauf

Andreas Fischlin, geboren am 2.12.1949 in
Bern, Bürger von Ingenbohl, Schwyz

1956-1963	Primar- und Sekundarschule in Bern
1963-1968	Kantonsschule Solothurn, Oberrealschule
1968	Matura Typus C
1968-1970	Studium an der ETHZ, Abteilung X für Naturwissenschaften, Richtung A Biologie
1970-1972	Vier Semester Urlaub zwecks Studienfinanzierung
1975	Diplom als Naturwissenschaftler mit Auszeichnung
1975	Assistent II am Entomologischen Institut der ETHZ (Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers)
1976-1979	Nachdiplomstudium in Automatik an der ETHZ als regulärer Nachdiplomstudent und Abschluss mit Diplom.
1980	Assistent I am Institut für Phytomedizin der ETHZ (früher Entomologisches Institut)
ab 1981	Lehrbeauftragter an den Abt.VII (Landwirtschaft) und X (Naturwissenschaften) der ETHZ für die Vorlesung "Systemanalyse"