

VOLKER GRIMM; ROLAND BRANDL; FLORIAN JELTSCH, (Leipzig);
MICHAEL S. MÜLLER, (Marburg)

Ein gitterbasiertes Simulationsmodell als Werkzeug zur Untersuchung der Tollwutausbreitung und -bekämpfung

Einleitung

Die interessante Wellenstruktur, mit der sich die Tollwut - mit dem Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) als Hauptüberträger - ausbreitet, war schon mehrfach Ausgangspunkt theoretischer Untersuchungen mit Hilfe von Modellen (SMITH und HARRIS 1991). Die bisher existierenden Modelle lassen sich in zwei Klassen einteilen: Auf der einen Seite stehen mathematische Modelle (z.B. ANDERSON et al. 1981; MURRAY 1988; MURRAY et al. 1986). Sie reproduzieren zwar das Wellenmuster, aber in ihnen wird die Ausbreitung der Füchse nur summarisch erfaßt, so daß sie sich für angewandte Fragestellungen in der Regel nicht eignen. Auf der anderen Seite stehen sehr detaillierte Simulationsmodelle, in denen eine Fülle an biologischer Information über das Fuchs-Tollwut-System explizit berücksichtigt wird (BACON 1985; SMITH und HARRIS 1991). Obwohl diese Modelle für die Anwendung erstellt wurden, sind sie in der Regel doch so detailreich, daß es schwierig erscheint mit ihrer Hilfe zu einem Verständnis der zugrundeliegenden Prozesse beizutragen. Dies gilt um so mehr, als eine Anwendung dieser Modelle auf regionaler Skala - also z.B. für Gebiete der Größe von Bundesländern und darüber hinaus - aufgrund ihrer Komplexität äußerst aufwendig wäre. Die Tollwutausbreitung ist aber ein regionales Phänomen, und muß daher auch auf der regionalen und überregionalen Ebene untersucht werden. In dem vorliegenden Beitrag stellen wir ein Modell vor, das zwischen den beiden

erwähnten Modellklassen einzuordnen ist. Es ist *konzeptionell* (vgl. WISSEL 1989), d.h. es ist so übersichtlich wie möglich gehalten, und nicht jede verfügbare Detailinformation wird in das Modell integriert. Andererseits ist es räumlich explizit und bezüglich der Wanderung der Jungfüchse im Herbst sogar individuenbasiert. Aufgrund dieser Eigenschaften lassen sich mit dem Modell ökologische und angewandte Fragestellungen - auch auf regionaler Ebene - mit relativ geringem Aufwand untersuchen. Am Anschluß an die Modellbeschreibung werden wir einige dieser Fragestellungen aufführen und unsere Ergebnisse hierzu vorstellen. Bei der Diskussion der Ergebnisse werden wir den Werkzeug-Charakter unseres Modells betonen. Modelle sind niemals Selbstzweck, sondern sie sind immer an bestimmten Fragestellungen ausgerichtet. Aus diesem Grund sollte das im Folgenden dargestellte Modell nicht als fertiges Endprodukt angesehen werden, sondern als eine Ausgangsbasis für Weiterentwicklungen. Ziel des vorliegenden Beitrages ist es, das prinzipielle Potential unseres Modellansatzes aufzuzeigen.

Das Modell

Der biologische Hintergrund des Modells findet sich in der umfangreichen Literatur zum Rotfuchs und zum Fuchs-Tollwut-System (WANDELER et al. 1974; BACON 1985; MACDONALD und VOIGT 1985; MACDONALD 1993). Die schrittweise Konstruktion des Modells sowie die biologische Motivation für die Gestaltung

Tabelle 1 Sensitivität der Auswertegrößen gegenüber kleinen Änderungen der Modellparameter. Es wurde - ausgehend vom Referenzparametersatz - jeweils nur ein Parameterwert geändert, die Simulation erneut ausgeführt, und dann die Änderung der Auswertegröße bestimmt.

Parameter	Bedeutung	var-	Ref.	var+	S-	S+	S-	S+	S-	S+
Auswertegröße für Referenzparametersatz:					v=27,5		dx=92,3		tollwut=7,9	
wgt	WS mit der ein gesundes Terr. von einem infizierten aus angesteckt wird.	0,3	0,4	0,5	-0,52	0,16	-0,59	0,19	0,45	-0,27
wtg	WS mit der ein infiziertes Terr. wieder gesund wird	0,1	0,15	0,2	-0,01	-0,06	0,35	-0,16	-0,68	0,07
wtl	WS mit der ein infiziertes Terr. leer wird	0,7	0,8	0,9	-0,06	-0,03	-0,05	0,71	1,59	-1,58
wgtwa	WS mit der ein durchwandernder infizierter Jungfuchs ein gesundes Terr. infiziert	0,05	0,1	0,2	-0,07	-0,003	-0,007	-0,02	0,03	-0,01
wgtnig	WS mit der ein sich niederlassender Jungfuchs ein gesundes Terr. infiziert	0	0,7	1,0	-0,16	0,09	-0,17	0,09	0,12	-0,24
maxweite	Maximale Wanderdistanz der Jungfuchse (in Territorien)	30	60	90	-0,43	0,24	-0,44	0,34	-0,25	-0,07
wurft	Zahl der aus einem infizierten Terr. im Herbst auswandern den Jungfuchse	2	4	6	-0,22	0,09	-0,10	0,06	0,20	-0,49

WS: Wahrscheinlichkeit; Ref: Referenzparameterwert; var+/var-: Variationen des Referenzwertes; S+/S-: Sensitivitäten der Auswertegröße gegenüber Variationen des Parameters (S=relative Änderung der Auswertegröße/relative Änderung des Parameters). Sensitivitäten mit einem Betrag größer als 0,5 sind hervorgehoben.

der Modellkomponenten wurden bereits ausführlich dargestellt (JELTSCH et al. 1992; KUMMER et al. 1994; BRANDL et al. 1994; GRIMM et al. 1996). Wir beschränken uns daher im Folgenden auf eine kurze Beschreibung des Modells. Das Modell ist *gitterbasiert*, d.h. die Landschaft ist in ein Gitter räumlicher Einheiten eingeteilt. Als Einheit bietet sich beim Rotfuchs das Territorium an, für das wir eine mittlere Größe von $(2,5 \text{ km})^2$ annehmen. Die Populationsdynamik innerhalb der Territorien wird nicht explizit beschrieben, sondern summarisch mit Hilfe von *Zuständen* erfasst: „gesund“, „infiziert“ und „leer“. Die Zeit wird ebenfalls in diskrete Schritte eingeteilt, wobei ein Zeitschritt zwei Monaten entspricht. Diese Einteilung wurde gewählt, um die Wanderpha-

se der Jungfuchse, die im Herbst ihr Heimatterritorium verlassen, im Modell gesondert beschreiben zu können. Die Übergänge zwischen den Zuständen der Territorien finden gemäß bestimmter Wahrscheinlichkeiten statt, die vom Zustand der Territorien selbst sowie denen der acht Nachbarterritorien abhängen (*wtl*, *wtg*, *wgt* in Tab. 1). In der Wanderphase wird zusätzlich zu diesen Prozessen auf der Territorienebene die Wanderung der Jungfuchse beschrieben. Aufgrund telemetrischer Untersuchungen (z.B. MACDONALD 1993) ist bekannt, daß Jungfuchse weite Strecken zurücklegen können (bis zu 200 km). Es ist daher anzunehmen, daß dieser Wanderung bei der Verbreitung der Tollwut und bei der Wiederbesiedlung der infolge der Tollwut fuchs-

freien Gebiete eine besondere Bedeutung zukommt. Im Modell wird angenommen, daß sich aus jedem besetztem Territorium 4 Jungfuchse auf den Weg machen. Die Wanderung jedes einzelnen Jungfuchses wird explizit simuliert. Er bewegt sich dabei gemäß bestimmter Regeln von Territorium zu Territorium. Zunächst wird angenommen, daß er die Richtung seiner Wanderung nicht zufällig wählt, sondern einer bestimmten Hauptrichtung folgt. Diese zu Beginn zufällig festgelegte Hauptrichtung wählt er in jedem Wanderschritt mit der Wahrscheinlichkeit 0,5 und die beiden nach links oder rechts von der Hauptrichtung abweichenden Richtungen mit einer Wahrscheinlichkeit von jeweils 0,25. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein Jungfuchs in einem Territorium niederläßt, ist zunächst recht gering, und steigt dann mit jedem Wan-

derschritt bis zur maximalen Wanderdistanz von *maxweite* Territorien (Tab. 1) linear an (BRANDL et al. 1994). Dabei wird angenommen, daß sich der Fuchs mit höherer Wahrscheinlichkeit in leeren Territorien ansiedelt als in besetzten. Ist der Jungfuchs mit Tollwut infiziert, dann überträgt er die Infektion während der Durchquerung eines Territoriums mit der Wahrscheinlichkeit *wgtwa*, und beim Ansiedeln in einem besetztem Territorium mit der Wahrscheinlichkeit *wgmig* (Tab. 1).

Fragestellungen und Ergebnisse

Die erste Frage an das Modell lautet, ob es trotz der zahlreichen Idealisierungen, die ihm zugrunde liegen, in der Lage ist, die Wellenstruktur der Tollwutausbreitung angemessen wiederzugeben. Abb. 1 zeigt das Ergebnis

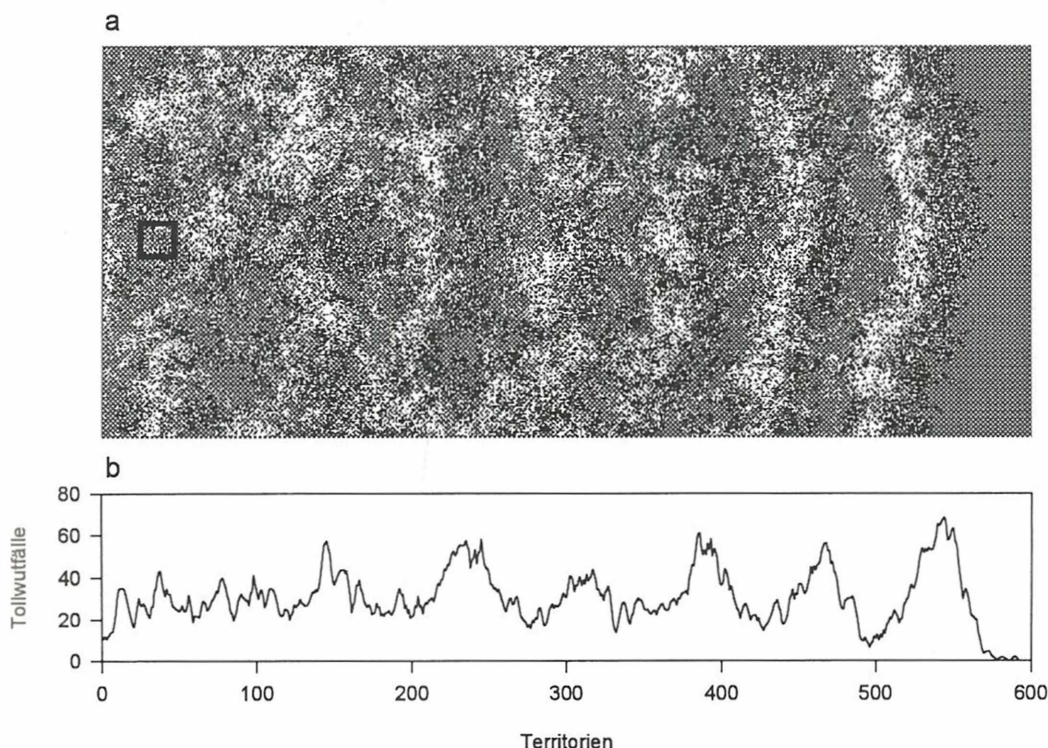


Abb. 1 Ausbreitung der Tollwut. Die Simulation beginnt mit einem 600x300 Territorien großen tollwutfreiem Gebiet, sowie einem 1-Territorium-breiten infizierten Streifen am linken Rand. Der Referenzparametersatz (Tab. 1) wurde verwendet. (a) Räumliche Verteilung der „gesunden“ (grau), „infizierten“ (schwarz) und „leeren“ (weiß) Territorien nach 11 Jahren. (b) Projektion der infizierten Territorien aus (a). Die Kurve wurde durch Bildung eines gleitendes Mittelwertes über einen 3-Territorien-breiten Streifen quer zur Ausbreitungs richtung ermittelt.

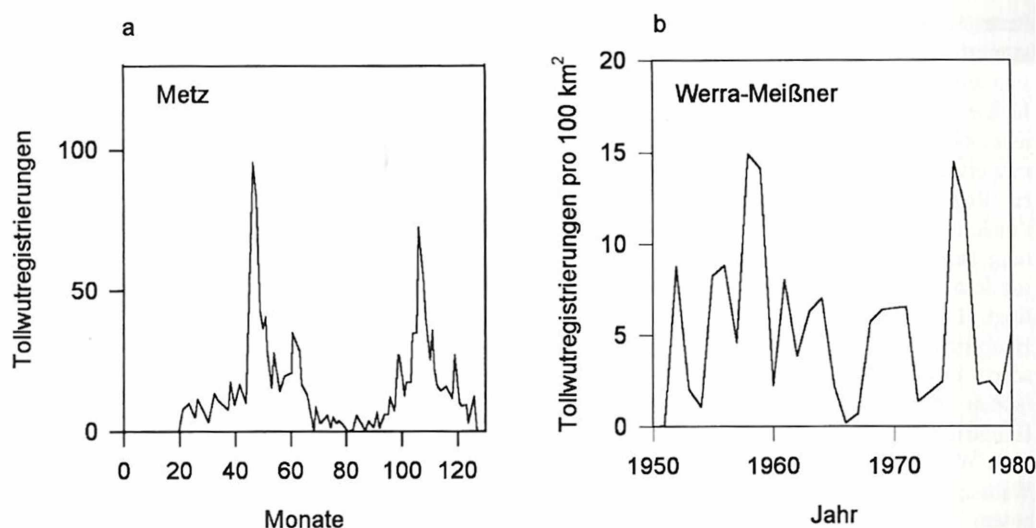


Abb. 2 Dynamik des Auftretens der Tollwut (a) in einem Gebiet bei Metz (nach SAYERS et al. 1985) und (b) im Werra-Meißner-Kreis in Hessen (nach JACKSON 1982).

einer Simulation für den Referenzparametersatz aus Tab. 1. Ein Wellenmuster ist - vor allem in der Projektion in Abb. 1b - deutlich zu erkennen. Um das Muster quantitativ auszuwerten, wurden die folgenden drei Größen bestimmt (Tab. 1): (1) Die mittlere Geschwindigkeit v , mit der die Wellenfront vorschreitet. Sie liegt mit 27,5 Territorien/Jahr bzw. ca. 70 km/Jahr im Bereich der beobachteten Geschwindigkeiten, die zwischen 30 und 80 km/Jahr liegen (MURRAY et al. 1986). (2) Der mittlere räumliche Abstand dx zweier Wellenmaxima. Er beträgt 92,3 Territorien bzw. ca. 230 km. Da mit Ausnahme von STECK und WANDELER 1980 keine flächendeckenden Aufnahmen der Tollwutfälle vorliegen, und die Aufnahme von STECK und WANDELER sich „nur“ über 5 Jahre und eine Distanz von ca. 100 km erstreckt, kann dx nicht direkt mit empirischen Daten verglichen werden. Der Quotient aus dx und v gibt aber die mittlere Länge der zeitlichen Zyklen wieder, die an einem Ort zu beobachten sind (vgl. Abb. 2). Der sich ergebende Wert von ca. 3,5 Jahren liegt etwas unterhalb des Bereichs von 4-5 Jahren, der von MACDONALD und VOIGT (1985) angegeben wird. (3) Die Größe *tollwut* gibt den mittleren prozentualen Anteil an „infizierten“ Territori-

en an, die in einem 30x30 Territorien großen Testgebiet registriert wurden, das sich 30 Territorien vom linken Rand des simulierten Gebietes entfernt befindet (Abb. 1). *Tollwut* ist somit ein Maß für das über die Jahre gemittelte Vorkommen der Tollwut in einem bestimmten Gebiet. Diese Größe wurde hauptsächlich zur Analyse des Modells eingeführt. Ein wesentlicher Schritt bei der Auswertung eines Modells besteht nämlich darin, die Sensitivität der Auswertegrößen gegenüber kleinen Änderungen der Modellparameter (10-20%) zu bestimmen. Keiner der Modellparameter ist exakt bekannt, sondern sie beruhen auf Schätzungen. Wenn das Auftreten des Wellenmusters oder die Auswertegrößen extrem sensitiv auf Parameteränderungen reagieren würden, dann spräche das gegen das Modell. Tab. 1 zeigt, daß die mit dem Referenzparametersatz erzielten Ergebnisse sehr robust sind: Ihre Sensitivität ist für sämtliche Parameter klein, für die meisten sogar vernachlässigbar. Die Sensitivität zeigt aber auch, welche Parameter, und damit welche Prozesse die Eigenschaften der Tollwutausbreitung am stärksten beeinflussen. Die meisten Sensitivitäten in Tab. 1 sind sowohl in ihrer relativen Stärke als auch in ihrem Vorzeichen nicht überraschend, mit

einer Ausnahme: Eine Erhöhung der Nachbar-Ansteckwahrscheinlichkeit w_{gt} bewirkt eine Abnahme des mittleren Tollwutauftommens $tollwut$ ($S+/-0,27$). Hier wird eine Rückkopplung deutlich, die nur aufgrund räumlicher Wechselwirkungen zu erklären ist: Je virulenter die Tollwut, desto mehr entzieht sie sich mittel- und langfristig gesehen die eigene Grundlage, nämlich eine möglichst hohe Fuchsdichte.

Zu beachten ist in Abbildung 1, daß das Wellenmuster mit zunehmender Entfernung von der Wellenfront zwar undeutlicher wird, aber die räumliche Verteilung der infizierten Territorien nicht homogen wird. Das wurde auch durch Simulationen über größere Gebiete und Zeiträume bestätigt. Überraschend war das Ergebnis, daß sich das zeitliche Wellenmuster im Gegensatz zum räumlichen Muster nicht auflöst. Abb. 3 zeigt den zeitlichen Verlauf der registrierten Tollwutfälle in dem 30x30 Territorien großen Gebiet am linken Rand, in dem auch die Größe $tollwut$ aufgenommen wurde (Abb. 1). Ein Zyklus von ca. 3 Jahren Periodenlänge ist deutlich zu erkennen. Diese Zyklen sind auch bei kleineren Erfassungsgebieten zu erkennen, werden aber bei einer Vergrößerung des Gebietes ab einer Größe von ca. 100x100 Territorien undeutlich. Das Modell hat somit einen wesentlichen Aspekt des Fuchs-Tollwut-Systems aufgedeckt, der bisher nicht beschrieben wurde: Eine andauernde Zyklicität auf einer kleinen bis mittleren räumlichen Skala. Sie ist auf folgende Vorgänge zurückzuführen: Ein zunächst dicht besiedeltes Gebiet wird von der Tollwut überzogen und binnen kurzer Zeit so dünn besiedelt, daß sich

die Tollwut in diesem Gebiet nicht mehr halten kann, d.h. es bleiben nur noch einige wenige „gesunde“ Territorien übrig. Die nun erfolgende Wiederbesiedlung braucht eine gewisse Zeit, bis sie den Fuchsbestand wieder aufgebaut hat. Diese Zeit bestimmt im wesentlichen die Periodendauer des Zyklusses. Ab einer gewissen Dichte an „gesunden“ Territorien ist das Gebiet wieder anfällig für eine schnelle Ausbreitung der Tollwut, und der Zyklus beginnt von neuem. Eine wichtige Schlußfolgerung aus diesem Ergebnis ist, daß die Tollwut eine Mindestfläche braucht, um sich auf Dauer halten zu können. Simulationen zeigten, daß unterhalb einer Gesamtflächengröße von 20x20 Territorien die Tollwut fast sicher ausstirbt.

Eine viel diskutierte Frage zu Tollwutausbreitung ist, wie das räumliche Wellenmuster eigentlich zustande kommt. Als mögliche Ursachen wurden bisher vor allem die Ausbreitung über Infektionen der Nachbarterritorien und die ziellose Wanderung tollwütiger, infektiöser Füchse diskutiert. Ersteres führt für Parameter im Bereich des Referenzparametersatzes nicht zu räumlichen Wellen, und letzteres produzierte nur dann Wellen, wenn für die nur kurze klinische, tollwütige Phase eine unrealistisch hohe Wanderdistanz angesetzt wurde. Der wesentliche Motor des räumlichen Wellenmusters ist nach unserem Modell die Wanderung der infizierten Jungfüchse. Die Untersuchung einer Modellvariante, in der die Wanderung der infizierten Füchse künstlich unterdrückt wurde, führte zu nahezu unveränderten zeitlichen Zyklen wie in Abb. 3, aber das räumliche Wellenmuster aus Abb. 1 entstand

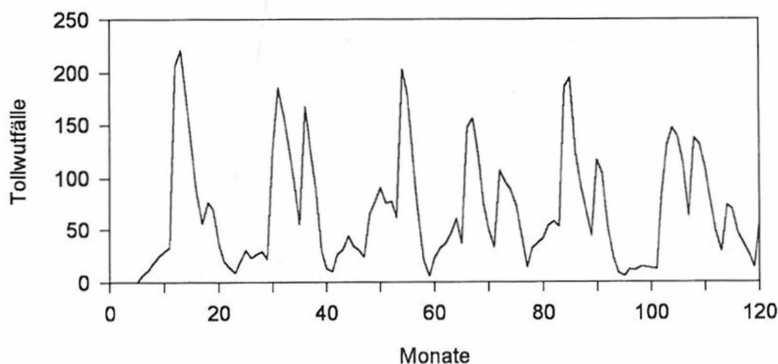


Abb. 3 Zeitlicher Verlauf der Zahl der Tollwutfälle in einem 30x30 Territorien großen Erfassungsgebiet, das sich 30 Territorien vom linken Rand des Gebietes in Abb. 1a entfernt befindet (s. markiertes Gebiet in Abb. 1a).

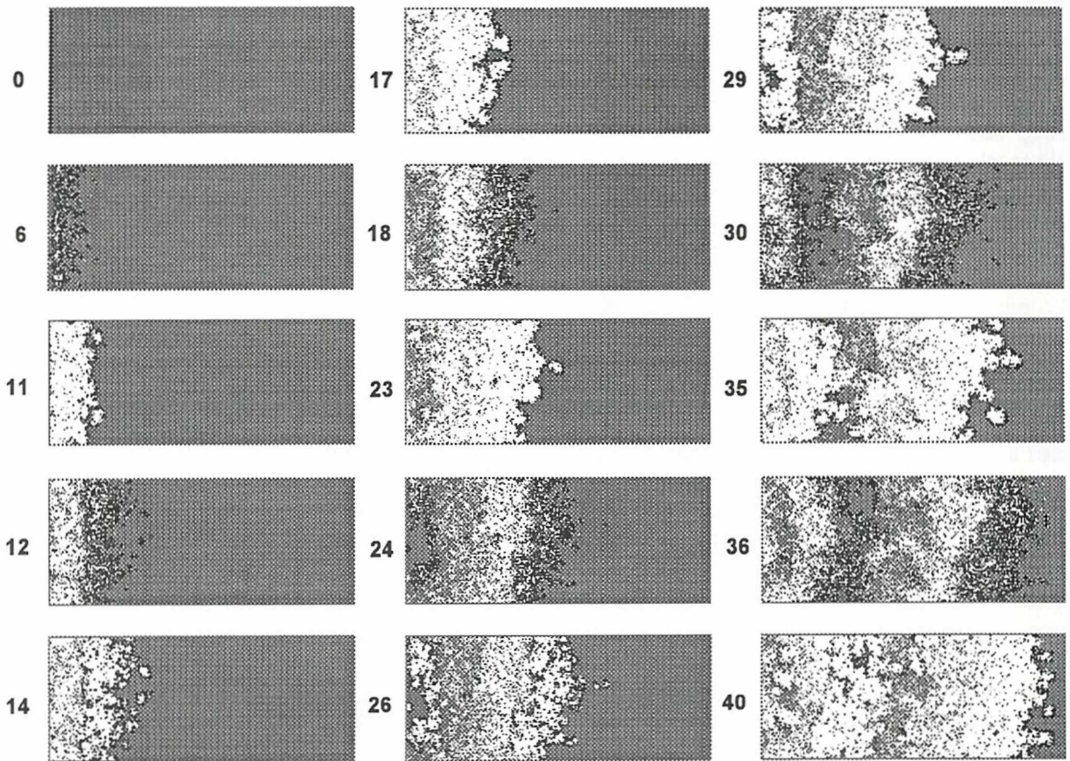


Abb. 4 Entstehung der Wellen bei der Tollwutausbreitung. Das 200x80 Territorien große Gebiet ist gezeigt zu verschiedenen Zeitpunkten (angezeigt durch die Zahl der 2-Monats-Schritte, die seit der Ausgangssituation verstrichen sind). Die Zustände der Territorien sind „gesund“ (grau), „infiziert“ (schwarz) und „leer“ (weiß).

nicht! Um die Entstehung des räumlichen Wellenmusters besser zu verstehen, ist sie in Abb. 4 in einer Abfolge von räumlichen Bildern dargestellt. Ausgehend von einer homogenen, tollwutfreien Landschaft und einem infizierten Streifen am linken Rand frßt sich eine erste Wellenfront in das gesunde Gebiet hinein (Zeitschritt 6-12). Hinter dieser ersten Wellenfront entsteht ein leerer Streifen, der langsam von gesunden Füchsen wiederbesiedelt wird. Dabei gibt es zwei Quellen für die Besiedlung: Hinter der Wellenfront gibt es noch vereinzelt „gesunde“ Territorien, und auch die „gesunden“ Territorien vor der Wellenfront üben aufgrund ihrer großen Dichte einen hohen Besiedlungsdruck durch Jungfüchse aus. Die resultierende Zunahme „gesunder“ Territorien hinter der Wellenfront ermöglicht eine kleine rücklaufende Tollwut-Welle (Zeitschritte 12-17), die jedoch bald ausläuft. Es verbleiben

nur einzelne kleine infizierte Zentren (Zeitschritt 18-23). Mittlerweile hat die Dichte „gesunder“ Territorien hinter der Tollwutfront aber so zugenommen, daß die Tollwut wieder die Chance hat, sich ausgehend von den einzelnen Tollwutzentren neu auszubreiten. Hierdurch entsteht eine neue, zweite Welle (Zeitschritt 24). Diese folgt nun hauptsächlich der ersten Welle, weil dort inzwischen genug „gesunde“ Territorien vorhanden sind, aber von ihr gehen auch kleine Ausläufer in Gegenrichtung aus, die dort den Keim für die dritte Welle bilden.

Neben grundsätzlichen Fragen zur Tollwutausbreitung sollte mit unserem Modellansatz auch ein Werkzeug geschaffen werden, das bei der Planung und Bewertung von Tollwutbekämpfungsmaßnahmen helfen kann. Die im folgenden dargestellte Untersuchung der Wirksamkeit räumlicher Barrieren soll das Po-

tential des Modells für angewandte Fragestellungen verdeutlichen. Es muß aber betont werden, daß es sich hierbei um ein theoretisches Beispiel handelt. Für tatsächliche Anwendungen des Modells wäre eine enge Zusammenarbeit mit Experten aus der Praxis unerlässlich. Je nach verfügbarer Information und anstehendem Problem müßte das in diesem Beitrag vorgestellte Modell angepaßt werden, was aber aufgrund der Übersichtlichkeit unseres Ansatzes leicht möglich ist. In Abb. 5 sind zwei Szenarien einer räumlichen Barriere dargestellt, die die Ausbreitung der Tollwut in die Schutzzone rechts von der Barriere verhindern soll. Wir untersuchen dabei die Frage, welche räumliche Kombination von Bejagungs- und Impfmaßnahmen am effektivsten wäre. Als Maß für die Effektivität der Barriere dient die Zahl der in der Schutzzone auftretenden Tollwutfälle (Abb. 5b). Natürlich würde in der Realität u.U. schon ein einziger Tollwutfall in der Schutzzone ausreichen, um die Tollwutepidemie weiterzutragen. Dieses ist aber für einen Vergleich der Effektivität verschiedener Szenarien zunächst unerheblich. Im Modell wurde die Immunisierung durch eine um 70% verminderte Infektionswahrscheinlichkeit (BRANDL et al. 1994) beschrieben,

und die Bejagung durch eine der Bejagungsintensität entsprechende Wahrscheinlichkeit, daß einmal im Jahr besetzte Territorien in den Zustand „leer“ überführt werden. Szenarium 2 erscheint auf den ersten Blick unverständlich: Wozu soll in einem schon beimpften Gebiet auch noch zusätzlich bejagt werden? Trotzdem ist dieses Szenarium effektiver als Szenarium 1 (Abb. 5b). Dieser Effekt ist darauf zurückzuführen, daß jede Bekämpfungsmaßnahme auch ihre Nachteile hat. Aufgrund unserer Annahme, daß wandernde Jungfüchse sich eher in leeren Territorien niederlassen als in besetzten, übt ein bejagter und somit nur dünn besiedelter Streifen eine Art „Sogeffekt“ auf Jungfüchse aus. Da einige der Jungfüchse infiziert sind, entstehen auf diese Weise im bejagten Streifen Tollwutzentren, die daraufhin einen großen „Druck“ infizierter Füchse auf das Schutzgebiet ausübt. Immunierte Gebiete andererseits sind dicht besiedelt. Hier kann sich eine Art „Beschleunigungseffekt“ einstellen: Jungfüchse durchwandern eher dieses Gebiet, als daß sie sich dort niederlassen. Auch dieser Effekt führt zu einem erhöhten Druck infizierter Füchse auf das Schutzgebiet. Die Kombination von Bejagung und Impfung in Szenarium 2 bewirkt

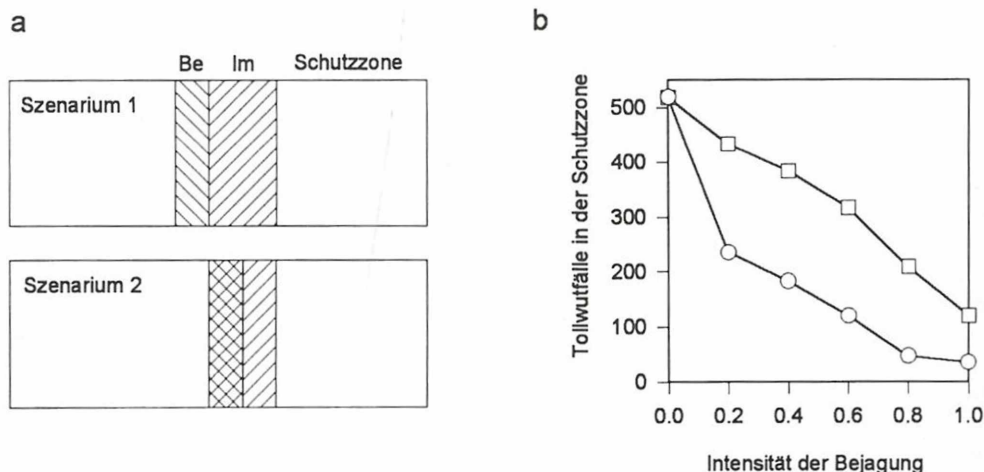


Abb. 5 Vergleich der Effektivität zweier Barrierenszenarien. (a) In Szenarium 1 ist einem 10 Territorien breiten Impfstreifen („Im“) ein 5 Territorien breiter Bejagungsstreifen („Be“) vorgelagert. In Szenarium 2 befindet sich der Bejagungsstreifen innerhalb des Impfgebietes. (b) Zahl der Tollwutfälle im Schutzgebiet rechts von der Barriere. Dabei wird angenommen, daß sämtliche auftretenden Tollwutfälle sofort erfolgreich bekämpft werden. Die Bejagungsintensität 1 entspricht einer einmal im Jahr stattfindenden völligen Auslöschung der Fuchspopulation im Bejagungsstreifen. Kreise: Szenarium 1; Quadrate: Szenarium 2 (nach BRANDL et al. 1994).

aber, daß sich diese beiden nachteiligen Effekte der Bekämpfungsmaßnahmen nicht voll entfalten können, so daß die Effektivität der Barriere steigt, obwohl in Szenarium 2 exakt derselbe Aufwand getrieben wird wie in Szenarium 1.

Diskussion

Bei der Entwicklung des vorgestellten Modells stützten wir uns auf die umfangreiche Literatur zum Rotfuchs und zur Epidemiologie der Tollwut. Die darin enthaltene biologische Information ist aber zu vielen Fragen noch lückenhaft, und bezüglich einiger Punkte auch widersprüchlich. Es ist somit durchaus möglich, daß das Modell z.T. auf Annahmen aufbaut, die sich in dieser Form nicht halten lassen. Was aber davon unberührt bestehen bleibt ist das Potential unserer Ansatzes, der aufgrund seiner Handhabbarkeit zwei Vorteile bietet: Er kann ohne Probleme auch auf großer räumlicher Skala angewendet werden, und das Einbauen und Testen modifizierter Modellannahmen ist sehr einfach möglich. Natürlich wurde das Modell weitaus intensiver getestet und variiert als es hier dargestellt werden kann. Es zeigte sich dabei, daß die beiden wichtigsten Ergebnisse äußerst robust sind: Die Bildung zeitlicher Zyklen auf einer kleinen bis mittleren räumlichen Skala, und die Bedeutung der Wanderung infizierter Jungfüchse für die Entstehung des räumlichen Wellenmusters. Diese Ergebnisse müssen nun durch Vergleich mit empirischen Befunden auf ihre Stichhaltigkeit überprüft werden.

Die wichtigste Einschränkung des vorgestellten, *gitterbasierten* Modellansatzes ist, daß unterschiedliche Fuchsdichten in verschiedenen Regionen nicht berücksichtigt werden. Außerdem bleibt die Frage offen, wie sich die räumliche Heterogenität einer Landschaft auf die Tollwutausbreitung auswirkt. Auch die Modellierung der Wanderung der Jungfüchse stützt sich stark auf *ad hoc*-Annahmen, die dringend einer Überprüfung bedürfen. All diese Fragen lassen sich unserer Auffassung nach nur in enger Zusammenarbeit mit Experten aus der Praxis angehen, wobei eine Aus-

richtung des Modells an konkreten Bekämpfungsproblemen oder bestimmten Regionen wünschenswert erscheint.

Literatur

- ANDERSON, R.M.; JACKSON, H.C.; MAY, R.M.; SMITH, A.M. (1981): Population dynamics of fox rabies in Europe. - *Nature* **289**: 765-771.
- BACON, P.J. (1985): Population dynamics of rabies in wildlife. - Academic Press, London.
- BRANDL, R.; JELTSCH, F.; GRIMM, V.; MÜLLER, M.; KUMMER, G. (1994): Modelle zu lokalen und regionalen Aspekten der Tollwutausbreitung. - *Z. Ökologie und Naturschutz* **3**: 207-16.
- GRIMM, V.; FRANK, K.; JELTSCH, F.; BRANDL, R.; UCHMAŃSKI, J.; WISSEL, C. (1996): Pattern-oriented modelling in population ecology. - *Science of the Total Environment* **183**: 151-166.
- JACKSON, H.C. (1982): Rabies in the Federal Republic of Germany. - *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* **5**: 309-313.
- JELTSCH, F.; WISSEL, C.; EBER, S.; BRANDL, R. (1992): Oscillating dispersal patterns of tephritid fly populations. - *Ecol. Model.* **60**: 63-75.
- KUMMER, G.; JELTSCH, F.; BRANDL, R.; GRIMM, V. (1994): Die Kopplung von lokalen und regionalen Prozessen bei der Tollwutausbreitung: Ergebnisse eines neuen Modellansatzes. - *Verh. Gesellschaft für Ökologie* **23**: 355-64.
- MACDONALD, D.W. (1993): Unter Füchsen - eine Verhaltensstudie. - Knesbeck, München.
- MACDONALD, D.W.; VOIGT, D.R. (1985): The biological basis of rabies models. - In: BACON, R. (ed.): Population dynamics of rabies in wildlife. - Academic Press, London, S. 71-108.
- MURRAY, J.D. (1988): Spatial dispersal of species. - *Trends Ecol. Evol.* **3**: 307-9.
- MURRAY, J.D.; STANLEY, E.A.; BROWN, D.L. (1986): On the spatial spread of rabies among foxes. - *Proc. R. Soc. Lond.* **229**: 111-150.
- SAVERS, B.M.; ROSS, J.A.; SAENGCHAROENRAT, P.; MAN-SOURIAN, B.G. (1985): Pattern analysis of the case occurrences of fox rabies in Europe. - In: BACON, R. (ed.): Population dynamics of rabies in wildlife. - Academic Press, London, S. 235-254.
- SMITH, G.C.; HARRIS, S. (1991): Rabies in urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Britain: the use of a spatial stochastic simulation model to examine the pattern of spread and evaluate the efficacy of different control regimes. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **334**: 459-79.
- STECK, F.; WANDELER, A. (1980): The epidemiology of fox rabies in Europe. - *Epidemiologic Reviews* **2**: 71-96.
- WANDELER, A.; WACHENDÖRFER, G.; FÖRSTER, U.; KREKEL, H.; SCHALE, W.; MÜLLER, J.; STECK, F. (1974): Rabies in wild carnivores in Central Europe. - *Zbl. Vet. Med. B.* **21**: 735-56.
- WISSEL, C. (1989): Theoretische Ökologie - Eine Einführung. - Springer, Berlin Heidelberg New York.

Zusammenfassung

Es wird ein gitterbasiertes Simulationsmodell vorgestellt, das in einfacher Weise die Untersuchung der Tollwutausbreitung und -bekämpfung erlaubt. Im Modell wird die Landschaft in ein Gitter von Territorien unterteilt, die nur nach den Zuständen „gesund“, „infiziert“ oder „leer“ unterschieden werden. Die Wanderung der Jungfüchse, die im Herbst ihr Heimatterritorium verlassen, wird für jeden Jungfuchs individuell simuliert. Das Modell produziert ein räumliches Wellenmuster „infizierter“ Territorien, das im wesentlichen auf der Wanderung infizierter Jungfüchse beruht. Auf kleiner bis mittlerer räumlicher Skala zeigen sich Zyklen im Tollwutauftreten, die nicht an das räumliche Wellenmuster gekoppelt sind. Beim Vergleich zweier Szenarien mit Barrieren, die die Ausbreitung der Tollwut aufhalten sollen, erweist sich eine Kombination von Bejagung und Impfung im selben Gebiet als effektiver als der räumlich getrennte Einsatz dieser Maßnahmen.

Summary

Title of the paper: A grid-based simulation model as a tool for studying the proliferation and combatting of rabies

A grid-based model is presented which allows to investigate the spread and fight of rabies in a simple way. In the model, the landscape consists of a grid of territories. The territories are distinguished by the three possible states „healthy“, „infected“ and „occupied“. Migration of juvenile foxes, which leave their home territory in autumn, is modelled in an individual-based way. The model produces a spatial wave-pattern in the distribution of „infected“ territories, which is due mainly to the migration of infected juvenile foxes. On a small to medium spatial scale temporal cycles of rabies appear, which are not necessarily coupled to the spatial waves. A comparison of two scenarios, which use spatial barriers against the spread of rabies, shows that a combination of culling and vaccination within a the same area is more effective than applying these measures spatially separated.

Anschriften der Verfasser:

Dr. VOLKER GRIMM, Dr. ROLAND BRANDL, Dr. FLORIAN JELTSCH
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Ökosystemanalyse
PF2
D-04301 Leipzig

MICHAEL S. MÜLLER, Philipps-Universität Marburg,
Fachbereich Physik
Renthof 5
D-35032 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Jagd- und Wildforschung](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Grimm Volker, Brandl Roland, Jeltsch Florian, Müller Michael S.

Artikel/Article: [Ein gitterbasiertes Simulationsmodell als Werkzeug zur Untersuchung der Tollwutausbreitung und -bekämpfung 277-285](#)