SABINE RIEWENHERM UND HELMUT LIETH (HRSG.) 1991: VERHANDLUNGEN DER GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE (OSNABRÜCK 1989) BAND XIX/III: 737-746

EIN MODELL ZUR ERKLÄRUNG DES RÄUMLICH-ZEITLICHEN AUSBREITUNGSMUSTERS DER BOHRFLIEGE *UROPHORA CARDUI*

Florian Jeltsch, Sabine Eber, Christian Wissel und Roland Brandl

ABSTRACT

Field investigations of the dispersal of the gallforming tephritid *Urophora cardui* L.(Diptera: Tephritidae) show unusual fluctuations in population density (damped oscillations) during invasions into an unoccupied area. A mathematical model, discrete in time and space, is presented that gives a possible explanation of this temporal and spatial pattern. Using the knowledge of local population dynamics we obtain global results which agree qualitatively and quantitatively with the field data. Additionally this new approach in modelling global patterns provides the maximum dispersal rate of *Urophora cardui*, a variable very difficult to measure in the field.

keywords: *dispersal, Urophora cardui, oscillations, ecological modelling, spatial-temporal pattern*

1. EINLEITUNG

Die Frage nach Ursachen und Mechanismen, die für die Ausbreitung von Arten und die entstehenden räumlichen Verbreitungsmustern verantwortlich sind, ist ein generelles Thema der Biogeographie (BROWN und GIBSON 1983). Besonders spektakuläre biogeographische Phänomene sind dabei die Neubesiedlung geographischer Räume (HENGEVELD 1989). Diese Ausbreitungsvorgänge waren auch immer schon ein Ansatzpunkt für mathematische Modelle (vor allem Reaktions-Diffusionsgleichungen). Im Folgenden wollen wir kurz über einen etwas abweichenden Modellierungsansatz berichten. Ausgangspunkt dabei ist ein lokales Ausbreitungsphänomen der Bohrfliege *Urophora cardui* L. (Tephritidae), wobei wir zunächst einmal die biologischen Beobachtungen zusammenfassen wollen.

2. BIOLOGISCHER HINTERGRUND

U. cardui gehört zur Familie der Bohrfliegen. Sie lebt in Mitteleuropa monophag an der Ackerdistel *Cirsium arvense* (L.) SCOP. Als einzige Art der Gattung *Urophora* induziert sie an ihren Wirtspflanzen auffallende Stengelgallen. Der Lebenszyklus dieser Bohrfliegenart ist univoltin. Hauptperiode der Eiablage ist der Juni. Die Larven überwintern im ausgewachsenen dritten Larvenstadium in der Galle und verpuppen sich erst im nächsten Frühjahr. Die adulten Fliegen schlüpfen zwischen Ende Mai und spätestens Ende Juni (ZWÖLFER 1979, LALONDE und SHORTHOUSE 1982). Die unverholzten Gallen mit *U. cardui*-Junglarven sind Angriffspunkte für verschiedene Parasitoide, den Endoparasiten *Eurytoma serratulae* LATR. (Hymenoptera, Eurytomidae) und den Ektoparasiten *Eurytoma robusta* MAYR (CLARIDGE 1961, ZWÖLFER 1979). Beide Eurytoma-Arten sind wichtige Mortalitätsfaktoren in Populationen von *U. cardui* und können bei Parasitierungsraten von über 90% zur Extinktion der Wirtspopulationen führen (ZWÖLFER 1982). Dies könnte der Grund sein für die offensichtlich kurze Lebensdauer der Populationen von *U. cardui* an Ackerdistel-Standorten (ZWÖLFER 1979).
Besonders bemerkenswert erscheint das Verbreitungsmuster von *U. cardui* in Mitteleuropa. Es gibt große Verbreitungslücken, die weder auf das Fehlen der Wirtspflanze noch auf klima-

tische Faktoren zurückzuführen sind (ZWÖLFER 1982). Basierend auf Auslassungsexperimenten und populationsgenetischen Befunden (SEITZ und KOMMA 1984) hat ZWÖLFER (1982) die These entwickelt, daß *U. cardui* aufgrund ihres geringen Ausbreitungspotentials nach der letzten Eiszeit der anthropogen bedingten, rapiden Expansion ihrer Wirtspflanze nicht folgen konnte. Man sollte daher erwarten, daß die Verbreitungslücken sich im Laufe der Zeit langsam schließen. Eben diesen Vorgang konnte ZWÖLFER (mdl. Mitteilung) während der letzten 10 Jahre in der nördlichen Oberpfalz beobachten (Abb. 1a).

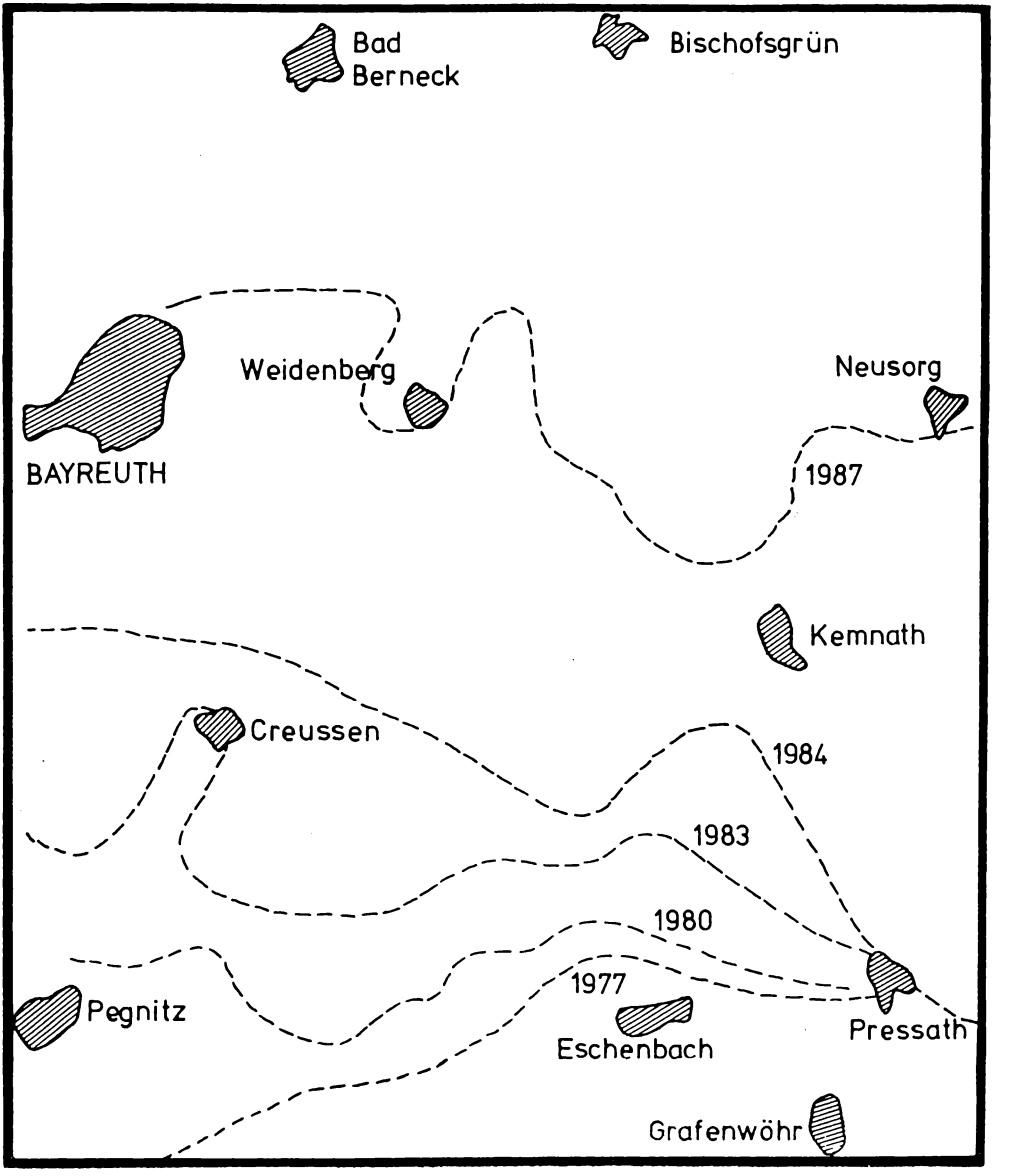

Abb. 1a: Verbreitungsgrenzen von *Urophora cardui* in der nördlichen Oberpfalz im Laufe von zehn Beobachtungsjahren (ZWÖLFER, mdl. Mitteilung).

Dabei ergaben sich jedoch zwei überraschende Ergebnisse:

1. Die jährliche Ausbreitung der Bohrfliege war mit Werten von mehr als 3 km beträchtlich größer als ursprünglich angenommen. Dieser Wert wurde durch weitere Untersuchungen in Nordbayern bestätigt (SCHLUMPRECHT 1989).
2. Im Gegensatz zu gängigen biogeographischen Vorstellung nahm die Anzahl besetzter Standorte zur Verbreitungsgrenze hin nicht kontinuierlich ab (BROWN und GIBSON 1983). Man findet dagegen gedämpfte Oszillationen, die sich allem Anschein nach unter Formerhaltung nordwärts verlagern (Abb. 1b).

3. Fragestellung

Welche Mechanismen könnten für die ungewöhnliche Form dieser Ausbreitungskurve verantwortlich sein? Hinweise auf einen möglichen Modellierungsansatz ergaben sich aus Ansiedlungsexperimenten mit *U. cardui* (ZWÖLFER 1979). Dabei kam es regelmäßig zu lokalem Aussterben der Populationen an einzelnen Distelstandorten 2 bis 4 Jahre nach der Ansiedlung (vgl. Abb. 2). Diese lokale Extinktion war vermutlich auf den Einfluß der Parasitoide zurückzuführen. Genügt nun diese lokale Dynamik zur Erklärung der globalen räumlich-zeitlichen Struktur?

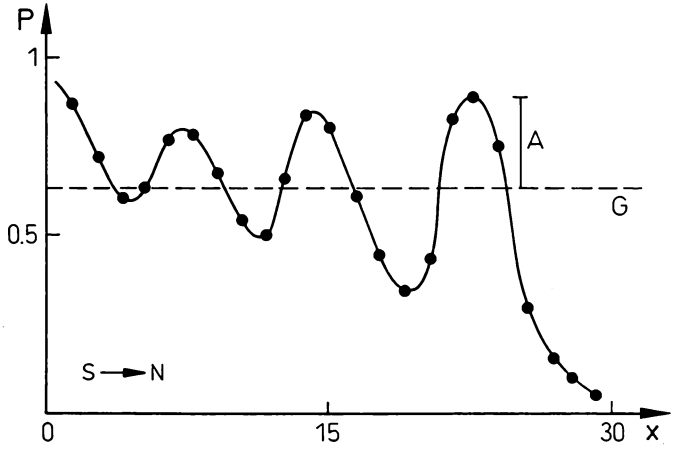

Abb. 1b: Prozentsatz P von Distelstandorten mit Gallenvorkommen von *Urophora cardui*. Ausbreitungskurve von Süd nach Nord mit maximaler Amplitude A und Gleichgewichtswert G für das Jahr 1987.

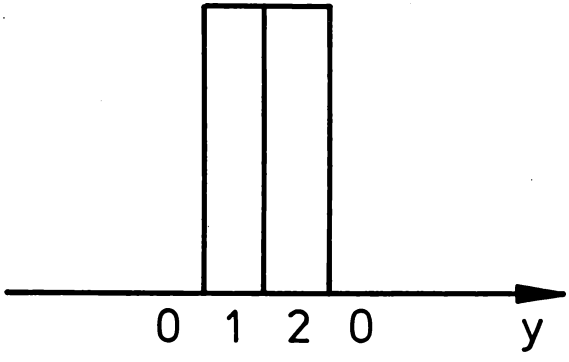

Abb. 2: Vereinfachter Verlauf (Vorkommen/Nichtvorkommen) der Populationsdynamik von *Urophora cardui* an einem einzelnen Distelstandort. y bezeichnet das Jahr bzw. die sog. Jahrgangsstufe des Standortes in der Dynamik.

4. Das Modell

Bei unserer Fragestellung steht die globale Struktur im Vordergrund, wobei sowohl der Ort, in Form der einzelnen Distelstandorte, als auch die Zeit, vorgegeben durch den univoltinen Lebenszyklus der Bohrfliege, diskret aufzufassen sind. Diese Bedingungen lassen einen neuen, von der üblichen Reaktions-Diffusionsgleichung (WISSEL 1989, MURRAY 1989) abweichenden Modellierungsansatz sinnvoll erscheinen. Dabei wird die Notwendigkeit einer numerischen Lösung zur Tugend gemacht, indem man a priori mit einem diskreten Modellansatz arbeitet. Ferner gründet sich unser Modellansatz darauf, daß die lokale Dynamik am einzelnen Distelstandort bereits durch Felduntersuchungen bekannt ist und somit direkt in das Modell integriert werden kann. Die Ausbreitung soll dabei durch "Kopplung" der lokalen Dynamik an den Standorten modelliert werden.

Bevor wir diese Modellierung exakter beschreiben, noch ein Hinweis zur Sprachregelung. Aus den Freilanddaten konnten wir eine Art Ausbreitungskurve dadurch erstellen, imdem der Prozentsatz der durch *U. cardui* besetzten Distelstandorte in der eindimensionalen Projektion auf die Ausbreitungsrichtung in Abb. 1b aufgetragen wird. Um eine analoge Größe modellieren zu können, werden im folgenden die einzelnen Distelstandorte zu "Patches" zusammengefaßt, d.h. ein "Patch" besteht aus einem Anteil besetzter und einem Anteil unbesetzter Standorte (der Anteil liegt jeweils zwischen 0 und 100 %). Ferner wird von vornherein eindimensional modelliert, was man wieder als Projektion auf die Ausbreitungsrichtung der Population auffassen kann. Wie sich zeigte, spielt die genaue Größe dieser imaginären "Patches" keine Rolle für die Ergebnisse.

4.1. Ein erster Modellansatz

Betrachten wir eine vereinfachte Populationsdynamik an einem einzelnen Distelstandort entsprechend Abb. 2. $P_j(x)$ sei der Bruchteil der Standorte im "Patch" am Ort x im Jahre j, der sich in der ersten besetzten Jahrgangsstufe befindet. Das bedeutet, im Jahr zuvor wurden am unbesetzten Standort durch zufliegende Weibchen Eier abgelegt, aus denen sich dann im betrachteten Jahr adulte Individuen entwickelt haben.
$P_{j-1}(x)$ ist der Bruchteil der Standorte im "Patch" x, die im Jahr j-1 in der ersten besetzten Jahrgangsstufe sind und sich deshalb im Jahre j in der Jahrgangsstufe 2 befinden. Analog ist $P_{j-2}(x)$ der Bruchteil der Standorte, die im Jahre j in der Jahrgangsstufe 3 sind. Im folgenden gehen wir davon aus (Abb. 2), daß eine Population nach 3 Jahren die lokale Dynamik durchlaufen hat und wieder ausstirbt. Dadurch sind die Standorte der dritten Jahrgangsstufe wieder unbesetzt (siehe Gleichungen 1 und 2).
$Q_j(x)$ sei der Bruchteil der Standorte im "Patch" x, die im Jahre j unbesetzt sind. Als vereinfachende Annahme setzen wir im folgenden voraus, daß jeder besetzte Standort in gleichem Maße zur Ausbreitung der Population beitragen kann. Wie sich bei Untersuchungen zu verschiedenen Modellansätzen zeigte, ist der Einfluß dieser Vereinfachungen auf die qualitativen und quantitativen Ergebnisse zu vernachlässigen.
Somit ergibt sich durch einfache Bilanzierung:

$$Q_j(x) = P_{j-2}(x) + (1-\Phi_{j-1}(x)) \cdot Q_{j-1}(x) \quad (1)$$

und

$$P_j(x) = \Phi_{j-1}(x) \cdot Q_{j-1}(x) \quad (2)$$

wobei $\Phi_{j-1}(x)$ die Besiedlungswahrscheinlichkeit im Jahre j-1 im "Patch" x ist. Ferner gilt natürlich: $Q_j(x) + P_{j-1}(x) + P_j(x) = 1$, da es sich um Bruchteile handelt.
Der Bruchteil unbesetzter Standorte setzt sich aus den Standorten zusammen, die vor 2 Jahren in der ersten Jahrgangsstufe waren und daher die lokale Dynamik durchlaufen haben (siehe Abb. 2), und denen, die im Vorjahr unbesiedelt blieben. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist $1-\Phi_{j-1}(x)$. Der Bruchteil besetzter Standorte in der ersten Jahrgangsstufe setzt sich aus den im Vorjahr besiedelten Standorten zusammen.

Wie sieht nun die oben benutzte Besiedlungswahrscheinlichkeit $\Phi(x)$ aus? Diese Größe beschreibt die Ausbreitung der Bohrfliege. Wie man sich leicht überlegen kann, hängt die Be-

siedlung eines freien Distelstandortes von der Zahl besiedelter Standorte in der Umgebung sowie der Entfernung zu diesen besiedelten Standorten ab.
Dabei muß der Beitrag, den ein besetzter Nachbarstandort zur Besiedlung eines freien Standortes leistet, mit seiner Entfernung abnehmen. Die exakte Form dieser Beziehung, im folgenden kurz "Ausbreitungsverteilung" genannt, wird in der Natur sicherlich variieren. Orientiert am Ziel globaler Aussagen ist es aber völlig ausreichend, im vorliegenden Modell eine Normalverteilung zu wählen, wobei sich auch hier die Unempfindlichkeit der Modells gegenüber biologisch vertretbaren Änderungen dieser Annahme zeigt. Zur Beschreibung der Form dieser Normalverteilung benötigen wir zwei Parameter:

1. a ergibt als Höhe der Ausbreitungsverteilung im "Patch" selbst ein Maß für die absolute Höhe des Beitrags, den die besetzten "Nachbarpatches" liefern.
2. 1/b bildet ein Maß für die Entfernung, aus der die "Nachbarpatches" noch zur Besiedlung eines betrachteten Standortes beitragen können.

Berücksichtigt man noch, daß es sich um eine Besiedlungswahrscheinlichkeit handelt, also ihr Wert kleiner als 1 bleiben muß, so kann man nun leicht einen Ausdruck für $\Phi(x)$ ableiten (siehe Anhang). Es ergibt sich:

$$\Phi(x) = (1 - \exp(-\Phi'(x))) \qquad (3)$$

mit $$\Phi'(x) = a \cdot P(x) + a \cdot \Sigma \exp(-b \cdot k^2) \cdot (P(x + k) + P(x - k))$$

hierbei wird über alle diskreten Abstände k vom "Patch" x, die noch einen biologisch sinnvollen Beitrag liefern, aufsummiert. Im Jahre j der Besiedlung setzt sich der Anteil der Standorte P(x), die zur Besiedlung beitragen, aus den verschiedenen Jahrgangsstufen $P(x) = P_j(x) + P_{j-1}(x)$ zusammen (analog P(x + k) und P(x - k)).

Damit ist das Modell in sich abgeschlossen und die Gleichungen 1 und 2 können numerisch gelöst werden.
Es ergeben sich für einen großen Parameterbereich Ausbreitungskurven wie in Abb. 3. Man erhält analog zu den Feldergebnissen Oszillationen bestimmter Wellenlänge um einen "Gleichgewichtswert". Die Struktur breitet sich unter Formerhaltung mit konstanter Geschwindigkeit aus, so daß es an einem festen Ort zu Schwankungen der Populationsdichte (bzw. Bruchteilen besetzter Standorte) mit bestimmter Periodendauer kommt.

Vergleicht man nun die markanten Größen dieser Modellausbreitungskurve mit den Felddaten, so ergibt sich für einen hinreichend großen Parameterbereich bereits eine gute Übereinstimmung (Tab. 1). Um die Kurven vergleichen zu können, muß eine oder mehrere der beschriebenen Größen angepaßt werden. Die übrigen unabhängigen Größen dienen der Überprüfung der Modellergebnisse. In diesem Fall wurden sowohl die maximale Amplitudenhöhe als auch die Wellenlänge angepaßt. Lediglich die Dämpfung der Schwankungsamplituden, d.h. das Maß, das die Abnahme der Oszillationen beschreibt, weicht deutlich von den Felduntersuchungen ab. Dies läßt sich bereits mit bloßem Auge beim Vergleich der Kurven feststellen. Auch der Gleichgewichtswert der Oszillationen liegt etwas zu hoch.

Tab. 1: Vergleich der charakteristischen Größen der Ausbreitungskurven aus den Felddaten und aus dem ersten Modellansatz (Gleichungen 1 und 2)

	Felddaten	**Modell**
Ausbreitgeschwindigkeit:	3,9 km/Jahr	3,9 km/Jahr
Gleichgewicht:	60 %	65 %
Wellenlänge:	10..12 km	9,8..11,9 km
max. Amplitude:	25 %	23 %
Dämpfung:	0,6..0,9	0,14
Periodendauer am Ort:	2,6..3,1 Jahre	3 Jahre

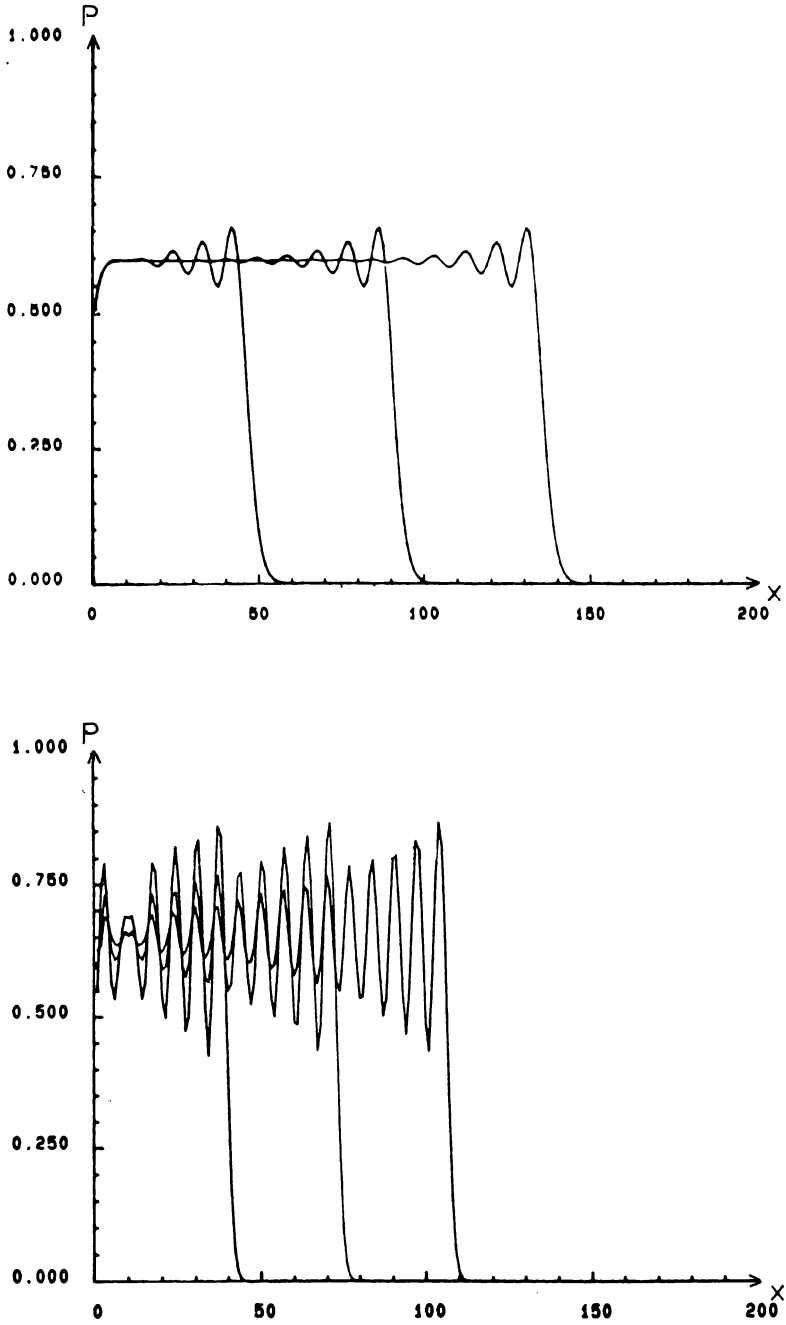

Abb. 3: Prozentsatz P von Distelstandorten mit Gallen von *Urophora cardui* im "Patch" x (Ausbreitungskurve). Numerische Lösung der Modellgleichungen (1 und 2; oben: a = 0,4 ; b = 0,1 ; unten : a = 1,4 ; b = 0,3). Es sind jeweils drei Kurven im Abstand von 15 Jahren aufgetragen, d.h. die Ausbreitungskurve bewegt sich unter Formerhaltung von links nach rechts.

4.2. Das erweiterte Modell

Bereits mit unserem ersten Modell erhalten wir eine recht gute Übereinstimmung mit den Felddaten. Es bestehen aber noch Diskrepanzen, die eine Modifikation notwendig machen. Es muß noch Effekte geben, die eine wichtige Rolle spielen, aber in unserem bisherigen Modell noch nicht berücksichtigt sind.
Als entscheidende Modifikation erweist sich die Einführung einer zusätzlichen Aussterbewahrscheinlichkeit. Bisher waren wir davon ausgegangen, daß an einem Distelstandort nach der Besiedlung durch *U. cardui* automatisch die Dynamik der Altersstufen entsprechend Abb. 2 abläuft. Bedenkt man aber, daß die Individuenzahl einer solchen *U. cardui*-Population sehr klein sein kann (bereits einzelne befruchtete Weibchen genügen zur Besiedlung!), so wird deutlich, daß stochastische Extinktionseinflüsse wie Witterungsschwankungen oder ähnliches berücksichtigt werden müssen (Abb. 4, vgl. auch SCHLUMPRECHT 1988). Um unser Modell weiterhin möglichst einfach zu halten, wird diese Extinktionswahrscheinlichkeit μ orts- und zeitunabhängig angesetzt. Modifikationen dieser Bedingung zeigten keinen wesentlichen Einfluß.

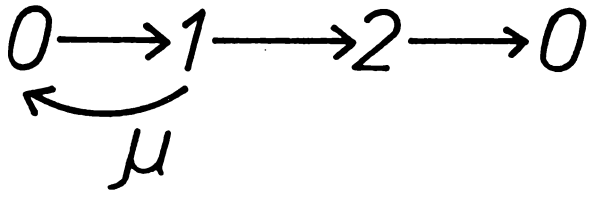

Abb. 4: Schematischer Ablauf der Populationsdynamik an einem einzelnen Distelstandort mit einer zusätzlichen Extinktionswahrscheinlichkeit μ nach der ersten besetzten Jahrgangsstufe.

Wie sehen nun die neuen Modellgleichungen aus? Die Modifikation macht die Einführung einer neuen Variablen notwendig. $Z_j(x)$ sei der Bruchteil der Standorte in der zweiten besetzten Jahrgangsstufe im "Patch" x im Jahre j. Er ist wegen der zusätzlichen Extinktionswahrscheinlichkeit jetzt von P_{j-1} verschieden. Die neuen Gleichungen lauten nun analog zum anfänglichen Modellansatz:

$$\begin{aligned} Q_j(x) &= Z_{j-1}(x) + (1-\Phi_{j-1}(x)) \cdot Q_{j-1}(x) + \mu \cdot P_{j-1}(x) \\ P_j(x) &= \Phi_{j-1}(x) \cdot Q_{j-1}(x) \\ Z_j(x) &= (1-\mu) \cdot P_{j-1}(x) \\ \text{mit} \quad 1 &= P_j(x) + Q_j(x) + Z_j(x) \end{aligned} \qquad (4)$$

Zu den unbesetzten Standorten im "Patch" x kommen also nun diejenigen Standorte hinzu, die im Vorjahr zwar erst in der ersten besetzten Jahrgangsstufe waren, aber aufgrund der neuen zusätzlichen Extinktionswahrscheinlichkeit μ ausgestorben sind. Analog erreicht nur der Rest der ersten Alterssstufe auch die zweite besetzte Altersstufe Z(x). Natürlich muß in der Besiedlungswahrscheinlichkeit $\Phi(x)$ auch Z(x) berücksichtigt werden.

Löst man die neuen Modellgleichungen, so erhält man Ausbreitungskurven wie in Abb. 5. Wie man sieht, bleiben die Charakteristiken der Ausbreitung erhalten, wobei die Amplitudenhöhe nun wesentlich schneller abnimmt, d.h. wir haben eine größere Dämpfung erreicht. Vergleicht man diese Ausbreitungskurve mit den Felddaten, so ergibt sich Tabelle 2. Für einen hinreichend großen Parameterbereich ($2 < a < 5$; $0.2 < b < 0.6$; $0.2 < \mu < 0.6$) finden sich sehr gute qualitative und sogar quantitative Übereinstimmungen.

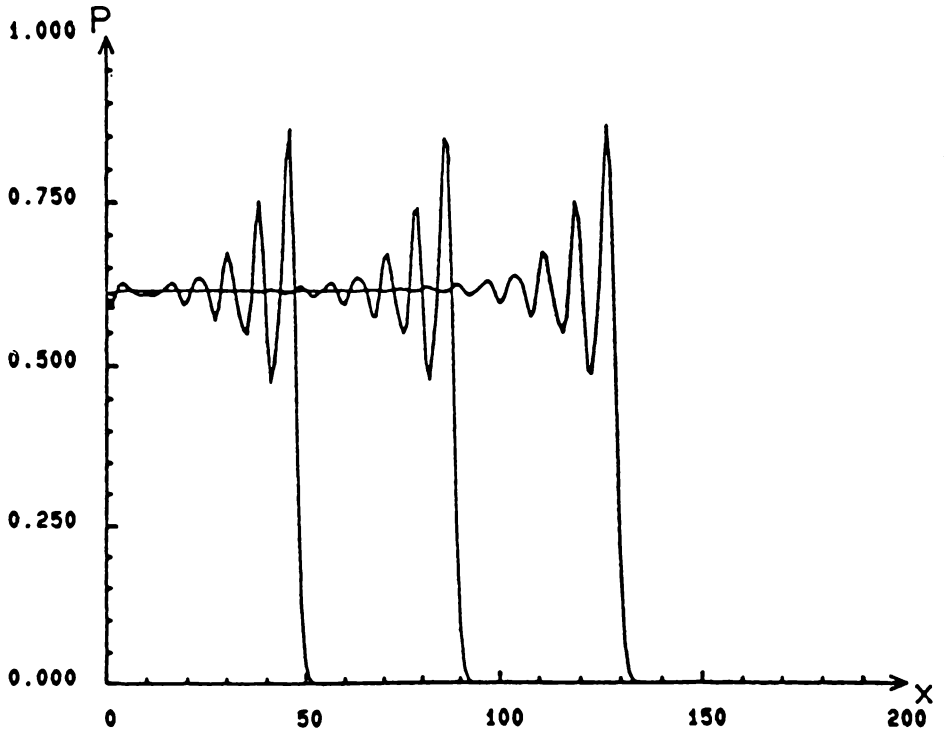

Abb. 5: Prozentsatz P von Distelstandorten mit Gallen von *Urophora cardui* im "Patch" x (Ausbreitungskurve). Numerische Lösung der Modellgleichungen (3; a=3 ; b=0,3 ; μ=0,4). Es sind jeweils drei Kurven im Abstand von 15 Jahren aufgetragen.

Tab. 2: Vergleich der charakteristischen Größen der Ausbreitungskurven aus den Felddaten und aus dem erweiterten Modell (Gleichung 4; vgl. auch Tab. 1)

	Felddaten	**Modell**
Ausbreitungsgeschwindigkeit:	3,9 km/Jahr	3,6..4,3 km/Jahr
Gleichgewicht:	60 %	61 %
Wellenlänge:	10..12 km	10..12 km
max. Amplitude:	25 %	25 %
Dämpfung:	0,6..0,9	0,85
Periodendauer am Ort:	2,6..3,1 Jahre	2,9 Jahre

Welche Informationen haben wir in das Modell eingeführt und welche Aussagen hat es geliefert? Wir haben die Periodendauer am Ort, die maximale Amplitudenhöhe und die Wellenlänge zur Anpassung der drei Parameter (jetzt noch μ zusätzlich) in das Modell aufgenommen und haben unabhängig davon als Ergebnis den Dämpfungswert, den Gleichgewichtswert und die Strukturausbreitungsgeschwindigkeit erhalten, an Hand deren nachprüfbare Vorhersagen gemacht werden können. Das auf diese Weise abgesicherte Modell liefert mit Hilfe des maximalen Abstands (Abstand, bei dem die Besiedlungswahrscheinlichkeit auf 0.001 abgefallen ist), aus dem noch relevante Beiträge zur Besiedlung eines Standortes möglich sind, auch eine

zusätzliche Aussage über die Ausbreitungsfähigkeit einer einzelnen Bohrfliege. Die Aussage des Modells liegt mit 7 bis 8 km über den Vermutungen aus den Freilandarbeiten (ZWÖLFER 1979, SCHLUMPRECHT 1988). Diese Angabe ist insofern von Interesse, als biologische Messungen hierzu nur sehr schwer möglich sind. Auf jeden Fall wird dadurch nahegelegt, daß die beobachteten Verbreitungslücken von *U. cardui* in Mitteleuropa nicht bis auf die Eiszeit zurückgehen können (SCHLUMPRECHT 1989).

5. Bewertung

Mit Hilfe eines neuen, einfachen Modellansatzes, der bekannte lokale Vorgänge in das Modell integriert, um globale Aussagen zu erhalten, gelingt es uns, gute qualitative und quantitative Resultate zu erhalten. Das Modell kann anhand von Felddaten überprüft und validiert werden und liefert zusätzlich zur Beschreibung der beobachteten Vorgänge Daten über eine biologisch relevante Größe (Ausbreitungskapazität einer Art), die einer direkten Beobachtung nur schwer zugänglich ist. Insgesamt mag diese Methode des Modellierens, die Ähnlichkeit zur Theorie der zellulären Automaten aufweist, einen neuen Ansatzpunkt zur Beschreibung von globalen, räumlich-zeitlichen Strukturen und Ausbreitungsphänomenen bieten.

6. Anhang

Herleitung der Besiedlungswahrscheinlichkeit Φ:
Die Wahrscheinlichkeit $\tilde{\Phi}(x, x+k)dt$ eines bestimmten Standortes in "Patch" x, von irgendeinem Standort in "Patch" x+k im Zeitintervall dt besiedelt zu werden, ist proportional zur Zahl besetzter Standorte im "Patch" x+k. Der Proportionalitätsfaktor hängt noch vom Abstand k der "Patches" ab:

$$\tilde{\Phi}(x,x+k) = \tilde{f}(k)\cdot P(x+k)$$

wobei $\tilde{f}(k)$ neben der Gesamtzahl der Standorte im "Patch" x+k auch die Wahrscheinlichkeit eines Standortes beinhaltet, über den "Patchabstand" k noch zur Besiedlung beizutragen. Dann ergibt sich die Wahrscheinlichkeit $\tilde{\Phi}dt$ der Besiedlung eines Standortes innerhalb dt durch einen Standort in einem beliebigen "Patch" aus der Summe:

$$\tilde{\Phi}dt = [\tilde{f}(0)\cdot P(x)+\Sigma\tilde{f}(k)\cdot(P(x+k)+P(x-k))]dt$$

wobei über alle diskreten Abstände k mit noch sinnvoll großem Beitrag aufsummiert wird. Betrachtet man nun die Wahrscheinlichkeit $\tilde{W}(t+dt)$ eines Standortes, zum Zeitpunkt t+dt nicht besetzt zu sein, so gilt:

$$\tilde{W}(t+dt) = \tilde{W}(t)\cdot(1-\tilde{\Phi}dt)$$

d.h. sie hängt ab von der Wahrscheinlichkeit, zum Zeitpunkt t frei zu sein und innerhalb dt nicht besetzt zu werden. Daraus ergibt sich die Differentialgleichung:

$$d\tilde{W}/dt = -\tilde{W}(t)\cdot\tilde{\Phi}$$

deren Lösung für $t>0$ lautet:

$$\tilde{W}(t) = \exp(-\tilde{\Phi}\cdot t)$$

da $\tilde{W}(0)=1$. Für t setzen wir die Zeit ein, in welcher jedes Jahr eine Besiedlung erfolgen kann. Es ergibt sich somit die Besiedlungswahrscheinlichkeit zu:

$$\Phi := (1-\exp(-\Phi')) \qquad \text{mit } \tilde{\Phi}\cdot t := \Phi' \text{ , ebenso } \tilde{f}\cdot t := f'$$

Also gilt analog zu $\tilde{\Phi}$:

$$\Phi' = f'(0)\cdot P(x)+\Sigma f'(k)\cdot(P(x+k)+P(x-k))$$

Die Ausbreitungsverteilung f' soll, wie bereits erwähnt, die Form einer Normalverteilung mit den diskreten Abständen k und zwei Parametern haben:

$$f'(k) := a\cdot\exp(-b\cdot k^2)$$

Damit ergibt sich die in 4.1. mit Gleichung (3) angegebene Form.

Literatur

BROWN J.H., GIBSON A.C., 1983: Biogeography. - C.V. Mosby Company.

CLARIDGE M.F., 1961: Biological observations on some Eurytomid parasites associated with *Compositae*, and some taxanomic implications. - Proc.R.Ent.Soc.Lond.(A) 36: 153-158.

HENGEVELD R., 1989: Dynamics of biological invasions. - Chapman and Hall.

LALONDE R.G., SHORTHOUSE J.D., 1982: Exit strategy of *Urophora cardui* (Diptera: *Tephritidae*) from its gall on Canada thistle. - Can.Ent. 114: 873-878.

MURRAY J.D., 1989: Mathematical Biology. - Springer.

SCHLUMPRECHT H., 1989: Dispersal of the thistle gallfly *Urophora cardui* and its endoparasitoid *Eurytoma serratulae* (Hymenoptera: *Eurytomidae*). - Ecol.Entomol. 14: 341-348.

SEITZ A., KOMMA M., 1984: Genetic polymorphism and its ecological background in tephtitid populations (Diptera: Tephritidae). - In: WÖHRMANN K., LÖSCHKE V. (Ed.): Population biology and evolution. Springer: 143-158.

WISSEL C., 1989: Theoretische Ökologie. Eine Einführung. - Springer.

ZWÖLFER H., 1979: Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. - Fortschr.Zool. 25: 331-353.

ZWÖLFER H., 1982: Das Verbreitungsareal der Bohrfliege *Urophora cardui* L. (Diptera: *Tephritidae*) als Hinweis auf die ursprünglichen Habitate der Ackerdistel (*Cirsium arvense* (L.) Scop.). - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1982: 298.

Adresse

Dipl.-Phys. Florian Jeltsch
Prof. Dr. Christian Wissel
FB Biologie und Physik
Phillips Universität Marburg
Renthof 6
D-W-3550 Marburg

Dipl.-Biol. Sabine Eber
Dr. Roland Brandl
Lehrstuhl Tierökologie I
Universität Bayreuth
Postfach 101251
D-W-8580 Bayreuth

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 19_3_1991

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Brandl Roland, Jeltsch Florian, Eber Sabine

Artikel/Article: Ein Modell zur Erklärung des räumlich-zeitlichen Ausbreitungsmusters der Bohrfliege Urophora cardui 737-746