

## Kopplung von Prozessen auf lokaler und regionaler Skala bei der Tollwutausbreitung: Ergebnisse eines neuen Modellansatzes

Gerd Kummer, Florian Jeltsch, Roland Brandl und Volker Grimm

### Synopsis

The problem of different scales in ecological processes is a current issue in ecological theory. The spread of rabies is an excellent object to study the interaction of processes on local and regional scales. In a "top-down" approach we present three simple, logically linked cellular automata models, which successfully demonstrate the possibility of a gradual "scaling down" in the investigation of the system which leads to a better understanding of the spread of rabies. The basic model shows that the regional oscillation pattern of rabies can be explained by the combined action of the local cycle within fox territories (consisting of infection, local extinction, and recolonization) and fox dispersal. Modelling the fox-rabies system on finer spatial and temporal scales reveals special conditions for the occurrence of the regional pattern (existence of a stand-by fox population).

*Epidemie, Tollwut, Ausbreitung, Skalen, Muster, zelluläres Automatenmodell.*

*Epidemic, rabies, dispersal, scales, pattern, cellular automaton model.*

### 1. Einleitung

Die Tollwut ist eine Viruserkrankung des zentralen Nervensystems von Säugetieren, die in Form von Epidemien auftritt. Die aktuelle Epidemie ist gekennzeichnet durch einen hohen Anteil erkrankter Rotfüchse (*Vulpes vulpes*) von etwa 75%. Sie trat vermutlich 1939 in Polen erstmals auf (ANDERSON & al. 1981), breitete sich mit einer Geschwindigkeit von 20-80 km pro Jahr westwärts aus (MURRAY & al. 1986) und ist mittlerweile am Ärmelkanal angelangt.

Auffallend ist die wellenartige Struktur der sich ausbreitenden Krankheitsfront. Auf die erste Infektionswelle, der 60-80% der Füchse zum Opfer fallen (WANDELER & al. 1974, BACON 1985), folgen weitere, allerdings schwächer ausgeprägte Wellen. An einem bestimmten Ort ist also nach dem ersten Auftreten der Tollwut im Abstand von jeweils 3-5 Jahren (BACON 1985) mit weiteren Infektionswellen zu rechnen.

Wegen dieser interessanten räumlich-zeitlichen Struktur ist die Tollwutausbreitung ein lohnendes Objekt für die ökologische Modellierung, denn hier bietet sich die Chance, beispielhaft die gegenseitige Kopplung von Vorgängen auf verschiedenen räumlichen Skalen zu demonstrieren: Wie bestimmt der lokale Prozeß der Infektion den regionalen Prozeß der Ausbreitung und "vice versa" (LEVIN 1992)?

Die bisher existierenden Modelle zur Tollwutausbreitung haben diese Chance allerdings nur teilweise genutzt. Die erste Gruppe von Modellen wählt als Ausgangspunkt die Populationsdynamik der Füchse, die dabei in drei Klassen unterteilt werden (infizierbare, infizierte und infektiöse Füchse; ANDERSON & al. 1981). Die Ausbreitung der infektiösen Füchse wird analog zu einem Diffusionsprozeß beschrieben (MURRAY & SEWARD 1992). Auf diese Weise läßt sich zwar das Ausbreitungsmuster reproduzieren, aber eine Zurückführung der regionalen Struktur auf die tatsächlichen lokalen Prozesse ist bei diesem Ansatz nicht möglich.

Die zweite Gruppe von Modellen geht von einer möglichst detailgetreuen räumlich-zeitlichen Beschreibung der Fuchspopulation aus (DAVID & al. 1982, SMITH & HARRIS 1991). Es handelt sich dabei meist um aufwendige Simulationsmodelle, die eine Vielzahl von Parametern enthalten. Die Modelle werden dadurch unübersichtlich und nur schwer handhabbar, so daß es in der Regel unmöglich ist, mit ihrer Hilfe tiefes Verständnis zu erreichen (WISSEL 1989). Diese Modelle sind aufgrund ihrer Komplexität rechentechnisch so aufwendig, daß sie bisher nur auf einer zu kleinen räumlichen Skala Anwendung finden konnten (vgl. MOLLISON 1991).

In der vorliegenden Arbeit soll eine Modellierstrategie vorgestellt werden, die die bisherigen Ansätze (Populationsdynamik, komplexe Detailbeschreibung) umgeht, indem sie als Ausgangspunkt das Ausbreitungsmuster selbst wählt (vgl. die Forderung nach "pattern"-orientierten Modellen in GRIMM 1994). Es wird ein Basismodell formuliert, das so einfach wie möglich ist (räumlich eindimensional, Jahresschritte) und doch das Ausbreitungsmuster reproduziert. Da es sich um ein regionales Muster handelt, setzt auch das Basismodell auf der regionalen Skala an. Das Basismodell enthält notwendigerweise "ad-hoc"-Annahmen, die auf der regionalen Skala nicht weiter begründet werden können. Die weiteren Modellierschritte bestehen darin, sukzessive zu einer Beschreibung auf einer feineren räumlichen und zeitlichen Skala überzugehen: auf das eindimensionale Basis-

modell folgt das zweidimensionale Jahresmodell, und darauf das zweidimensionale Monatsmodell. Summarisch zusammengefaßte biologische Prozesse werden so schrittweise aufgeschlüsselt, wobei auf logische Konsistenz und möglichst sparsamen Umgang mit Parametern geachtet wird. Diese sukzessive Aufschlüsselung erlaubt eine detaillierte Analyse des Wechselspiels von biologischer Information, betrachteter Skala und Möglichkeit modellhafter Abstraktion.

## **2. Biologischer Hintergrund**

Der Rotfuchs ist in Mitteleuropa Hauptüberträger der Tollwut. Er lebt in nichtüberlappenden Territorien, die in der Größe erheblich variieren können. MURRAY & al. (1986) gehen von 2,5-16 km<sup>2</sup> aus (Durchschnittswert 5 km<sup>2</sup>). Diese Territorien werden von einer oder mehreren Fuchsfamilien bewohnt. Die an sich wenig geselligen Tiere treffen sich verstärkt in der Ranzzeit Mitte Januar bis Mitte Februar zur Paarung, wobei es verstärkt zu Kämpfen um die Fähen kommt. Diese sind 9 Wochen trüchtig und setzen 3-12 Junge pro Wurf, die nach etwa 3 Monaten selbständig werden und dann im Herbst häufig ihr Geburtsterritorium verlassen. Ein kleiner, aber für die Tollwutepidemiologie möglicherweise entscheidender Teil der Jungfüchse wandert über enorme Distanzen von 150 km und mehr. Diese Wanderung der Jungfüchse auf Territoriumssuche wird in der Literatur häufig als entscheidender Ausbreitungsmodus der Tollwut angesehen (GARNERIN & al. 1986, DAVID & al. 1982). Außerhalb dieser saisonalen Wanderphase breitet sich die Tollwut vermutlich überwiegend durch Infektion zwischen Füchsen innerhalb eines Territoriums und unmittelbar benachbarter Territorien aus.

Nach einer Infektion mit Tollwut (meist durch einen Biß) durchläuft der Fuchs eine symptomfreie Inkubationszeit mit extrem variabler Länge (etwa 2 Wochen bis zu 6 Monaten; BACON 1985). Daran schließt sich die sogenannte klinische, ansteckende Phase von wenigen Tagen an. Das dabei auftretende Symptombild variiert von Paralyse und Apathie bis zu hoher Aggressivität und zielloser Mobilität. Von einigen Autoren (z. B. MURRAY & al. 1986) wird diese ziellose Wanderung tollwütiger Füchse als entscheidender Modus zur Tollwutausbreitung angesehen. Auf den Punkt der unterschiedlichen Ausbreitungsmodi der Tollwut werden wir im Rahmen des Monatsmodells noch genauer eingehen.

## **3. Basismodell**

Das eingangs erwähnte Ausbreitungsmuster wird meist aus Tollwutdaten auf Jahresbasis ermittelt: entweder über längere Zeiträume in einem vergleichsweise kleinen Gebiet, was zu zeitlichen Oszillationen im 3-5 Jahresrhythmus führt, oder als räumliche Variante auf großer räumlicher Skala in eindimensionaler Auftragung senkrecht zur Ausbreitungsrichtung der Tollwutfront. Um uns möglichst nahe am vorgegebenen Ausbreitungsmuster zu orientieren, legen wir dem Basismodell die gleiche Skala zugrunde. Dieser Ansatz führt - wenn das Modell handhabbar bleiben soll - zwangsläufig dazu, daß die Vorgänge auf der lokalen Skala nur summarisch erfaßt werden können. Die Dynamik der Fuchspopulationen innerhalb der Territorien wird deshalb nicht explizit beschrieben, sondern es wird nur zwischen verschiedenen Zuständen der Territorien unterschieden:

Zustand T (Tollwut): In einem voll besiedelten Fuchsterritorium tritt Tollwut auf. Als Folge davon stirbt der Fuchsbestand durch innerterritoriale Ansteckung innerhalb weniger Wochen oder Monate aus, so daß die Tollwut ebenfalls lokal verschwindet. Während der infektiösen Zeit können von dem Territorium neue Infektionen ausgehen (entweder durch Kontakte mit Nachbarterritorien, durch die Herbstwanderung infizierter Jungfüchse oder durch "tollwütige" umherirrende Füchse).

Zustand L (Leer): Das Territorium ist nicht oder nur spärlich besiedelt. Eine Infektion des Territoriums in diesem Zustand ist nicht möglich, da entweder keine Füchse vorhanden sind, oder nur so wenige, daß wegen der niedrigen Kontaktrate zwischen den Füchsen die Tollwut sich innerhalb des Territoriums nicht ausbreiten kann.

Zustand G (Gesund): Das Territorium ist voll besiedelt, aber frei von Tollwut. Das Territorium ist infizierbar.

Betrachtet man nun die Dynamik zwischen diesen Zuständen für ein Fuchsterritorium auf Jahresbasis (d. h. 1 Zeitschritt = 1 Jahr) mit einem zeitlichen Bezugspunkt, der unmittelbar vor der Wanderphase liegt, so ergibt sich vereinfacht das in Abbildung 1 (Basismodell) angegebene Schema: Der Übergang von Zustand T zu Zustand L verläuft aufgrund des engen sozialen Kontaktes innerhalb einer Fuchsgruppe nahezu deterministisch, kann sich aber aufgrund der variablen Inkubationszeit über einige Monate hinziehen. Da Neubesiedlungen im wesentlichen auf die Wanderphase im Herbst beschränkt sind, kann eine zwischenzeitliche Wiederbesiedlung vernachlässigt werden.

|                     |           |             |        |             |
|---------------------|-----------|-------------|--------|-------------|
| <b>BASISMODELL</b>  | Jahr t    | T           | L      | G           |
|                     | Jahr t+1  | L           | G      | L<br>T<br>G |
| <b>JAHRESMODELL</b> | Jahr t    | T           | L      | G           |
|                     | Jahr t+1  | L           | L<br>G | L<br>T<br>G |
| <b>MONATSMODELL</b> | Monat t   | T           | L      | G           |
|                     | Monat t+1 | T<br>L<br>G | L      | T<br>G      |
| A ▶                 |           |             |        |             |
| B ▶                 | Monat t+1 | T<br>L<br>G | L<br>G | T<br>G      |

**Abb. 1:** Vergleich der möglichen Übergänge zwischen den verschiedenen Zuständen eines Territoriums innerhalb eines Zeitschrittes für die drei verwendeten Modellvarianten (T: Tollwut; L: Leer; G: Gesund). Ein Jahres- bzw. Monatsschritt ist jeweils nur durch einen der Zustände gekennzeichnet.

**Fig. 1:** Comparison of the possible transitions between different stages of territories within one timestep for the three different models. (T: infected; L: empty; G: uninfected). Each timestep is characterized by only one stage.

Der Übergang von Zustand L nach Zustand G erfolgt im wesentlichen durch die Besiedlung im Herbst/Winter mit nachfolgendem Bestandsaufbau. Auf Grund der hohen Wander- und Reproduktionsfreudigkeit der Füchse wird im Basismodell dieser Übergang ebenfalls als automatisch angesetzt. Es muß betont werden, daß dies eine sehr grobe Vereinfachung darstellt, denn sie nimmt keine Rücksicht darauf, ob sich im Einzugsbereich eines leeren Territoriums überhaupt besetzte Territorien befinden, von denen aus eine Besiedlung stattfinden könnte. In den Folgemodellen wird dieser Punkt modifiziert werden.

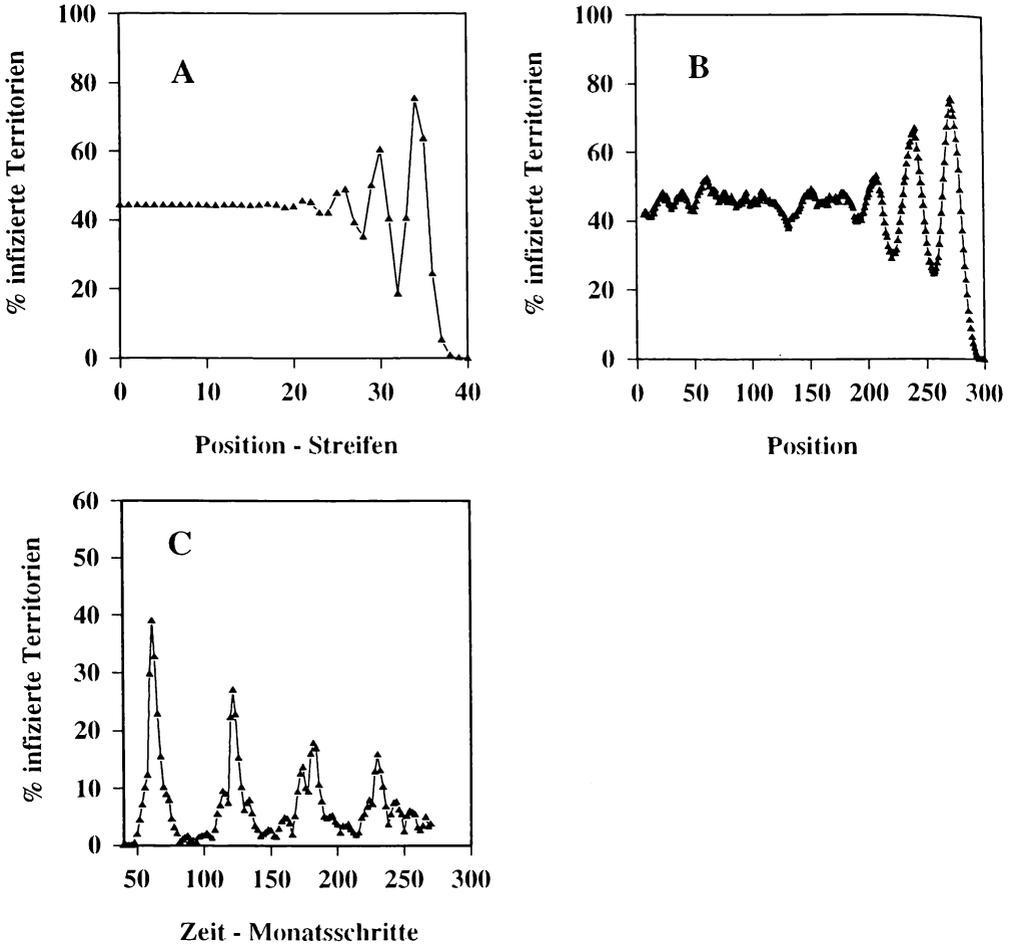
Auf Zustand G folgt ohne Infektion wieder Zustand G. Bei einer Infektion sind zwei Fälle zu unterscheiden: Erfolgt die Infektion deutlich nach der Wanderphase der Jungfüchse, z.B. durch Kontakte mit infizierten Nachbarterritorien oder durch umherirrende tollwütige Füchse, dann besteht aufgrund der Inkubationszeit eine große Wahrscheinlichkeit, daß zur nächsten Wanderphase vom Territorium Infektionen ausgehen können (Zustand T). Erfolgt die Infektion früher im Jahresschritt, vor allem während der Wanderphase, dann überwiegt die Wahrscheinlichkeit, daß der lokale Fuchsbestand zu Beginn des nächsten Zeitschritts bereits wieder ausgestorben ist. In diesem Fall folgt also auf Zustand G der Zustand L.

Die beschriebenen Übergangsregeln geben die mögliche Abfolge von Zuständen der Territorien in der Natur natürlich nur sehr grob wieder. Ob diese grobe Beschreibung der lokalen Dynamik ausreicht, um das regionale Ausbreitungsmuster zu reproduzieren, kann "a priori" nicht entschieden werden, sondern muß überprüft werden. Um von den lokalen Regeln zum Ausbreitungsmuster zu gelangen, wählen wir dieselbe Projektion wie sie dem empirisch gefunden Muster zugrunde liegt: wir betrachten als Auswertegröße den Anteil tollwutinfizierter Territorien, die sich in imaginären Raumstreifen senkrecht zur Ausbreitungsrichtung der Tollwut befinden (vgl. JELTSCH & al. 1992). Die zeitliche und räumliche Verteilung der drei Zustände T, L und G wird durch die Funktionen  $T(x,t)$ ,  $L(x,t)$  und  $G(x,t)$  beschrieben, die den Anteil des jeweiligen Zustands an den Territorien im Streifen  $x$  zur Zeit  $t$  bezeichnen.

Eine räumliche Kopplung zwischen den Streifen bzw. den Territorien findet im Basismodell nur aufgrund der Infektionsausbreitung statt. Diese Ausbreitung läßt sich mit Hilfe einer Wahrscheinlichkeit  $\phi(x,t)$ , daß ein Territorium im Streifen  $x$  im Jahr  $t$  infiziert wird, quantifizieren (zur Herleitung vgl. JELTSCH & al. 1992):

$$\begin{aligned} \phi(x,t) &= 1 - \exp(-S(x)), \text{ mit} \\ S(x) &= aT(x,t) + a\sum[\exp(-bk^2)(T(x+k,t) + T(x-k,t))] \end{aligned}$$

In der Funktion  $S(x)$  sind die Einflüsse der infizierten Territorien in den Nachbarstreifen über  $k$  aufsummiert, wobei die Einflüsse mit zunehmendem Abstand vom betrachteten Territorium ( $k$  gibt den Abstand in Einheiten von Streifenbreiten an) gemäß einer vereinfachten Normalverteilung  $a \cdot \exp(-bk^2)$  abklingen. Diese Funktion umfaßt in integraler Form so komplexe Prozesse wie die Infektionskontakte und die Infektionsfähigkeit der Füchse, ihre Infektanfälligkeit sowie vor allem ihre Wanderfähigkeit.



**Abb. 2:** Vergleich der oszillierenden Ausbreitungsmuster, produziert von den drei Modellvarianten. (A) Basismodell - räumliche Auftragung ( $a = 14$ ;  $b = 0,4$ ;  $\mu = 0,75$ ). (B) Zweidimensionales Jahresmodell - räumliche Auftragung ( $a = 0,2$ ;  $b = 0,01$ ;  $\mu = 0,75$ ). (C) Monatsmodell - zeitliche Auftragung ( $w_{TL} = 0,5$ ;  $w_{TT} = 0,3$ ;  $a_{GT} = 0,5$ ;  $b = 0,013$ ).

**Fig. 2:** Comparison of the oscillating dispersal patterns produced by the three different models. (A) Basic model - spatial representation. (B) Two dimensional model, time step: one year - spatial representation. (C) Two dimensional model, time step: two months - temporal representation.

Bevor nun die lokale Dynamik und die Infektausbreitung in Form von einfachen Bilanzgleichungen dargestellt werden kann, muß noch der oben erwähnte mögliche Übergang von Zustand G nach Zustand L berücksichtigt werden. Die Wahrscheinlichkeit für diesen Übergang sei  $\mu$ , so daß wir zu folgendem Modell gelangen:

$$\begin{aligned} T(x,t) &= \phi(x,t-1)G(x,t-1)(1-\mu) \\ L(x,t) &= T(x,t-1) + \phi(x,t-1)G(x,t-1)\mu \\ G(x,t) &= L(x,t-1) + (1-\phi(x,t-1))G(x,t-1) \\ I &= T(x,t) + L(x,t) + G(x,t) \end{aligned}$$

Bei der numerischen Lösung ergeben sich für einen weiten Bereich der Parameter  $a$ ,  $b$  und  $\mu$  gedämpfte Oszillationen in der Ausbreitungsstruktur, die qualitativ den im natürlichen System gefundenen Tollwutschwankungen entsprechen (Abb. 2A). Mit der Zeit verlagert sich die Struktur unter Formerverhaltung in Ausbreitungsrichtung. Es zeigt sich dabei eine enorme Robustheit des Systems gegenüber Parametervariationen. Auch quantitativ stimmen die entscheidenden Größen des Systems wie Ausbreitungsgeschwindigkeit, erste Amplitudenhöhe und Oszillationsdauer für einen weiten Parameterbereich mit den in der Einleitung genannten Werten überein.

#### 4. Zweidimensionales Jahresmodell

Im Basismodell gibt es eine Reihe expliziter und impliziter Vereinfachungen:

- (1) Der Raum wird nur eindimensional in Ausbreitungsrichtung betrachtet.
- (2) Leere Territorien sind im Folgejahr automatisch wieder besetzt. Bei hohen Fuchsdichten ist diese Annahme einer unbeschränkten Besiedlungsfähigkeit sicher gerechtfertigt. Bei kleinen Dichten bedeutet sie aber, daß die besiedelnden Füchse beliebig weit wandern können und daß auch von wenigen Territorien beliebig viele Füchse starten können, was implizit eine unbeschränkte Reproduktion voraussetzt.
- (3) Zeitschritte sind jeweils ein Jahr.
- (4) Die Ausbreitung der Tollwut wird durch eine Funktion beschrieben, die nicht zwischen biologisch recht unterschiedlichen Ausbreitungsprozessen unterscheidet (Infektionen im Laufe des Jahres, Infektionen in der Wanderzeit).
- (5) Die Fuchspopulation wird auf der Ebene von Territorien betrachtet, so daß ein Tollwutinfekt immer das gesamte Territorium betrifft.
- (6) Der Raum ist homogen in Bezug auf die Eignung für Fuchsterritorien.

Im zweidimensionalen Jahresmodell geben wir einige dieser Vereinfachungen auf ((1) und (2)): Der Raum bleibt homogen, aber er wird nun als zweidimensionales Gitter aneinandergrenzender, quadratischer Fuchsterritorien aufgefaßt. Somit gehört das Modell zur Klasse der "zellulären Automaten"-Modelle, die durch Zellen (hier: Territorien) mit diskreten Zuständen und durch Nachbar-Wechselwirkungen definiert sind.

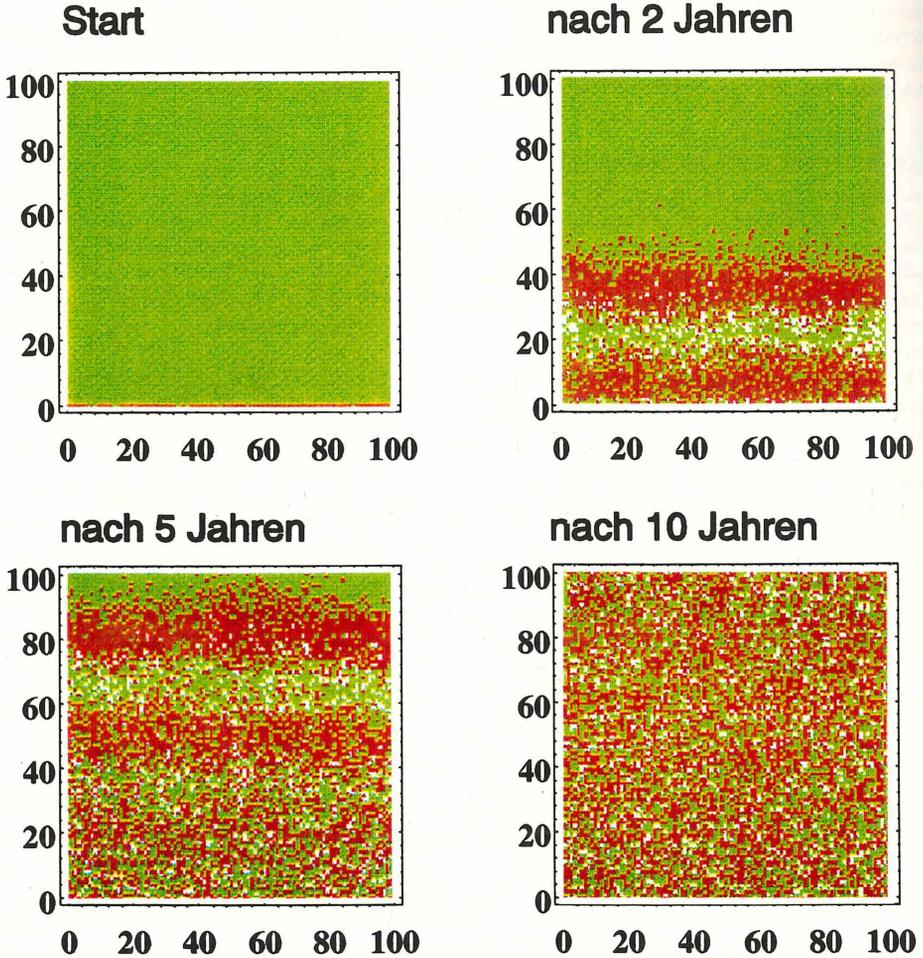
Die automatische Wiederbesiedlung eines leeren Territoriums ersetzen wir durch eine entfernungsabhängige Besiedlung aus besetzten Territorien. Die Wiederbesiedlung wird zunächst summarisch auf dieselbe Weise beschrieben wie die Infektionsausbreitung (diskretisierte Normalverteilung). Für Wiederbesiedlung und Infektionsausbreitung werden dieselben Parameter  $a$  und  $b$  verwendet, d.h. es wird nicht zwischen der Ausbreitung gesunder und infizierter Tiere unterschieden.

Es muß allerdings betont werden, daß diese Modellvariante immer noch nicht völlig realistisch ist, denn sie schränkt das von einem besetzten Territorium ausgehende Besiedlungspotential nur räumlich ein. In seiner Quantität ist es innerhalb des Einflßbereiches des Territoriums nach wie vor unbeschränkt (vgl. Punkt (2)).

Abbildung 3 zeigt Einzelbilder einer typischen Simulation. Als Anfangsbedingung wurde ein homogen mit Füchsen besetztes Gebiet gewählt sowie eine Tollwutfront, die in das Modellsystem eindringt. Um das zweidimensionale Jahresmodell mit dem Basismodell vergleichen zu können, haben wir in Abbildung 2B den Prozentsatz infizierter Territorien in Projektion senkrecht zur Ausbreitungsrichtung dargestellt. Da wir im Basismodell Streifen betrachten, wurde bei dieser Auswertung ebenfalls ein Streifen von  $\pm 5$  Territorien über das Simulationsfeld geschoben (gleitender Mittelwert!). Auch hier ergeben sich über einen weiten Parameterbereich realistische Strukturen. Da die räumliche Skala jetzt aber nicht mehr durch Streifen, sondern durch Territorien gegeben ist, ändern sich naturgemäß die Parameterwerte gegenüber dem Basismodell (Abb. 2). Die Parameter lassen sich dabei entweder grob aus Untersuchungen zur herbstlichen Fuchswanderung ableiten (vgl. DAVID & al. 1982), oder können an Hand der Frontgeschwindigkeit angepaßt werden. Aus der mittleren, im Freiland ermittelten Territoriumsgröße folgt, daß bei den quadratischen Modell-Territorien eine Kante eine Länge von ca. 2,5 km hat. Damit läßt sich die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Tollwutfront in Abbildung 3 auf etwa 50 km pro Jahr festlegen (40 Territorien in zwei Jahren; Abb. 3).

Das zweidimensionale Jahresmodell zeigt, daß das vom Basismodell produzierte Ausbreitungsmuster kein Artefakt der automatischen Wiederbesiedlung ist (Übergang Zustand L nach Zustand G), sondern auch bei einer realistischeren Beschreibung erhalten bleibt. Der Unterschied zwischen den beiden bisher vorgestellten Modellvarianten liegt aber auch in ihrer Effizienz: Das Basismodell ist extrem einfach und läßt sich leicht vollständig untersuchen, während das Jahresmodell für den gleichen Zweck hohe Rechenzeiten erfordern würde. Das Jahresmodell ist aber ein wichtiger Zwischenschritt zum Monatsmodell, in dem die lokale Dynamik detaillierter beschrieben werden kann.

## Jahresmodell



**Abb. 3:** Ausbreitung der Tollwut in einem 100x100 Territorien großem Gebiet für das Jahresmodell ( $a = 0,2$ ;  $b = 0,01$ ;  $\mu = 0,75$ ). Grün: besetzt und gesung; rot: infiziert; weiß: leer.

**Fig. 3:** Spread of rabies in a region of 100x100 territories. Time step: one year. Green: occupied and uninfected; red: infected; white: empty.

### 5. Zweidimensionales Monatsmodell

Das Basismodell sowie die zweidimensionale Erweiterung beschreiben die globale Struktur der Tollwutausbreitung recht befriedigend, obwohl wichtige und komplizierte biologische Prozesse in recht groben Beschreibungen zusammengefaßt wurden. Bei der Tollwutausbreitung ist aber bekannt, daß sich selbst innerhalb eines Jah-

res komplexe räumliche Strukturen herausbilden (HENGEVELD 1989), die natürlich mit einem Jahresmodell nicht beschrieben werden können. Das Verständnis ihres Zustandekommens trägt aber zum Verständnis des lokalen-regionalen Wechselspiels bei und kann besonders hinsichtlich möglicher Bekämpfungsstrategien wichtig werden. Daher wählen wir für ein zeitlich höher auflösendes Modell Zeitschritte von 2 Monaten. Viele biologische Prozesse der Tollwutausbreitung (Wanderung der Jungfuchse, Ranzzeit, Zeit zwischen Infektion und Tod eines Fuchses) laufen etwa auf dieser Zeitskala ab.

Die bislang summarisch zusammengefaßten Prozesse, die zu den Zustandsänderungen auf Jahresbasis führten, müssen nun in ihre Komponenten aufgelöst werden. Innerhalb eines Zweimonats-Schritts treten Übergänge, die vom Zustand T ausgehen, nur noch mit gewissen, biologisch begründbaren Wahrscheinlichkeiten auf:  $w_{TT}$ ,  $w_{TL}$  und  $w_{TG}$  (Abb. 1, Monatsmodell).  $w_{TL}$  z. B. charakterisiert die Wahrscheinlichkeit, daß ein Territorium vom Zustand T in den Zustand L übergeht (Abb. 1). Die engeren Zeitschritte erzwingen auch, daß bei der Beschreibung der Tollwutausbreitung und der Wiederbesiedlung leerer Territorien differenziert werden muß: Wir unterscheiden zwischen der Infektion während der zweimonatigen Wanderphase und der Infektion aus infizierten Nachbarterritorien (der Einfluß umherirrender tollwütiger Füchse wird bewußt nicht berücksichtigt, um zu testen, inwieweit die beiden anderen Mechanismen der Tollwutausbreitung zur Beschreibung ausreichen). Die Infektion aus einem Nachbarterritorium ist im ganzen Jahr möglich. Sie findet innerhalb eines Zweimonats-Schritts mit der Wahrscheinlichkeit  $a_{GT}$  statt. Zur Nachbarschaft eines Territoriums zählen seine acht direkten Nachbarn. Für die Wanderphase lassen wir die bisherige Annahme eines unbeschränkten Besiedlungspotentials fallen und ersetzen diese durch eine konstante Anzahl von Jungfüchsen (im Modell 4 Füchse), die von einem besetzten Territorium (gesund oder infiziert) auswandern. Die Richtung der Wanderung eines einzelnen Fuchses wird zufällig gewählt und die Wanderweite gemäß einer normierten Normalverteilung  $\exp(-bx^2)$  bestimmt.

Auch das Zweimonatsmodell ist in der Lage, das Ausbreitungsmuster zu reproduzieren (vgl. Abb. 2C, bei dem im Unterschied zu den Abb. 2A und 2B der Ort festgehalten wurde und die Zeit als unabhängige Variable auftritt). Allerdings ist in Abbildung 4 gut zu erkennen, daß die erste Infektionswelle infolge stochastischer Einflüsse im Laufe der Zeit selbst eine zufällige Form annimmt.

Darüberhinaus liefert die detailliertere Beschreibung lokaler Vorgänge im Zweimonatsmodell auch neue Einsichten in das Wechselspiel von lokalen Prozessen und regionaler Struktur. Die erste Infektionswelle ist effektiver als im räumlichen Jahresmodell (vgl. Abb. 2A und B mit Abb. 2C), d.h. der Anteil besetzter Territorien hinter der Front ist wesentlich geringer. Das läßt sich auch im Vergleich der Abbildung 3 und Abbildung 4 deutlich sehen. Der Grund für diesen Unterschied ist der Übergang zu einem begrenzten Besiedlungspotential im Monatsmodell. Im Jahresmodell reichen einzelne besetzte Territorien hinter der Infektionsfront aus, um das von der Tollwut leereräumte Gebiet schnell wieder zu besiedeln, während im Monatsmodell von einem Territorium nur vier Besiedlungen ausgehen können. Es zeigt sich aber, daß die wenigen besetzten gesunden Territorien, die hinter der Infektionsfront übrigbleiben, für die Entstehung der regionalen Struktur entscheidend sind: sie dienen als Trittsteine für die rückwärts gerichtete Ausbreitung der Tollwut (man beachte die vereinzelt Tollwut-"spots", die in Abbildung 4 nach 40 Monaten hinter der Ausbreitungsfront erscheinen). Diese "spots" dienen, wenn die Fuchsdichte sich wieder erholt hat, als Keimzellen für die Ausbildung einer zweiten Wellenfront (Abb. 4, nach 72 Monaten). In der Natur lassen sich ganz ähnliche Phänomene beobachten (HENGEVELD 1989).

Um die Bedeutung der Trittstein-Territorien genauer zu analysieren, wurde untersucht, unter welchen Bedingungen sich im Zweimonatsmodell ein oszillierendes Ausbreitungsmuster ergibt. Abbildung 5 zeigt die Ergebnisse für verschiedene Kombinationen der Infektions- ( $a_{GT}$ ) und Sterbewahrscheinlichkeit ( $w_{TL}$ ). Leere Kreise stehen für das Fehlen des Wellenmusters bei der betreffenden Parameterkombination. Statt dessen läuft nur eine einzelne Infektionswelle über das Gebiet hinweg. Gefüllte Kreise zeigen die Entstehung des Musters an. Für  $w_{TG} = 0$  (Abb. 5A) stellt sich das Wellenmuster nur für einen kleinen Bereich des Paramerraumes ein, während es für  $w_{TG} = 0,2$  (Abb. 5B) für einen großen Teil der möglichen Parameterkombinationen auftritt.

$w_{TG}$  kann als "Ausheil"-Wahrscheinlichkeit interpretiert werden. Sie beschreibt den Fall, daß die Tollwut in einem Territorium lokal ausstirbt ohne alle Tiere zu erreichen (z. B. resistente Tiere) oder daß ein lokal dezimierter Bestand kurzfristig wieder aufgestockt werden kann (z. B. durch eine nicht so stark territoriumsgebundene "stand-by" Population; vgl. Annahme (5), oben). Ist diese Wahrscheinlichkeit Null, dann gibt es in der Regel nicht genug Trittstein-Territorien, die für die Entstehung des Wellenmusters benötigt werden.

Zum Abschluß sei noch darauf hingewiesen, daß die räumlichen Muster in Abbildung 4 in einem räumlich homogenen Gebiet entstehen. Räumliche Heterogenität der Umwelt ist also keine notwendige Voraussetzung für die Entstehung einer regionalen Ausbreitungsstruktur.

# Monatsmodell

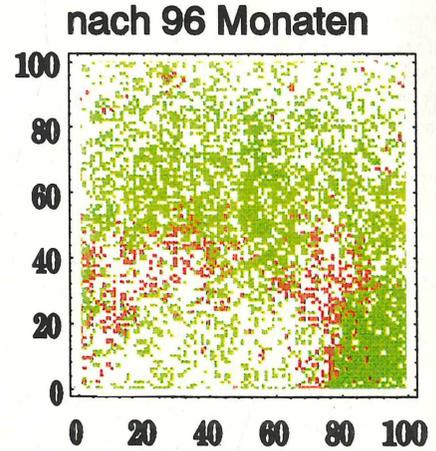
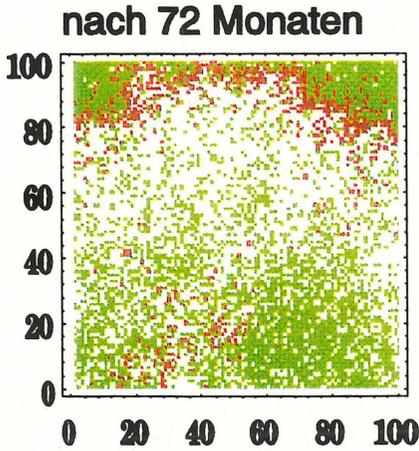
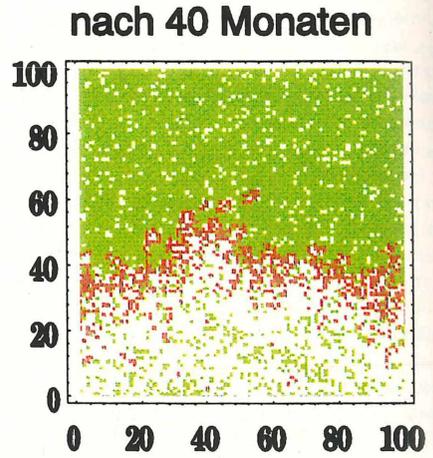
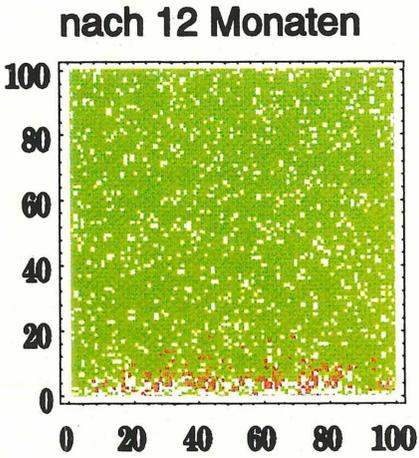


Abb. 4: Ausbreitung der Tollwut in einem 100 x 100 Territorien großem Gebiet für das Monatsmodell ( $w_{TL} = 0,5$ ;  $w_{TT} = 0,3$ ;  $a_{GT} = 0,5$ ;  $b = 0,013$ ). Bedeutung der Farben wie in Abb. 3.

Fig. 4: Spread of rabies in a region of 100 x 100 territories; time step: two months; colors see Fig. 3.

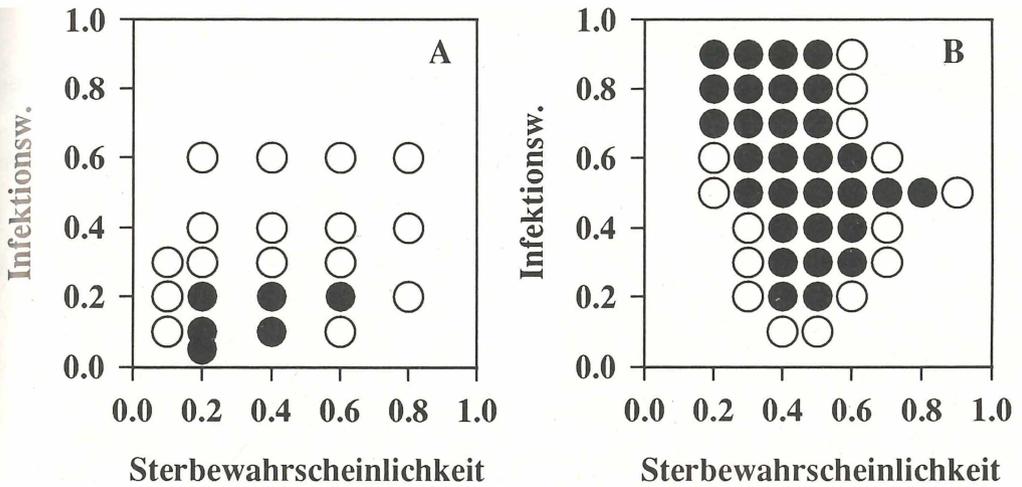


Abb. 5: Auftreten (gefüllte Kreise) bzw. Fehlen (leere Kreise) des Wellenmusters für verschiedene Kombinationen der Parameter "Infektionswahrscheinlichkeit" ( $a_{GT}$ ) und "Sterbewahrscheinlichkeit" ( $w_{TL}$ ). Linkes Bild:  $w_{TG} = 0$ ; rechtes Bild:  $w_{TG} = 0,2$ .

Fig. 5: Occurrence (filled circles) and non-occurrence (empty circles) of the wave pattern for different sets of the parameters  $a_{GT}$  (probability of infection) and  $w_{TL}$  (probability of dying). Left panel:  $w_{TG} = 0$ ; right panel:  $w_{TG} = 0,2$ .

## 6. Fazit

Ausgehend vom Phänomen einer oszillierenden Struktur bei der Tollwutausbreitung konnten mit Hilfe einfacher, überschaubarer Modelle wesentliche Aspekte des räumlich-zeitlichen Verhaltens der Tollwut auf mittlerer und großer Skala reproduziert und erklärt werden. Dabei steht das Wechselspiel zwischen der Dynamik auf lokaler Skala (Zustände der Territorien), dem regionalen biologischen "pattern" (Ausbreitungsmuster) und ihre Kopplung durch Infektionsausbreitung und Besiedlung leerer Territorien im Mittelpunkt der Betrachtungen.

In einem "top-down approach" wurde ausgehend von einem groben Basismodell sowohl die räumliche als auch die zeitliche Auflösung in den beiden Folgemodellen sukzessive verfeinert, wobei es gelang, zunächst gemachte summarische Ansätze logisch konsistent aufzuschlüsseln. Der Vorteil dieser Vorgehensweise liegt darin, daß zum einen die grob auflösenden Modelle die Richtung vorgeben, in der zu feineren Modellen übergegangen werden sollte, denn sie schärfen den Blick für die entscheidenden biologischen Prozesse. Außerdem ist durch den allmählich Übergang zu feineren Skalen der kontinuierliche Bezug zum regionalen Muster gewährleistet. Der vorgestellte Modellierungsansatz erfüllt damit die bisher auf Modellebene kaum verwirklichte Forderung nach einer nahtlosen Verknüpfung unterschiedlicher Prozeßebenen und Skalen, d. h. dem sog. "scaling down" (PIMM 1991).

Eine Fortführung dieses Prozesses, z. B. in Form einer Aufschlüsselung der angesetzten Ausbreitungsverteilungen durch Modellierung des individuellen Wander- und Suchverhaltens der Jungfüchse ist möglich und geplant. Unter Einbeziehung räumlicher Inhomogenitäten können dann auch realistische Szenarien der Tollwutbekämpfung auf verschiedenen Skalen getestet werden.

## Literatur

- ANDERSON, R. M., JACKSON, H. C., MAY, R. M. & A. M. SMITH, 1981: Population dynamics of fox rabies in Europe. - *Nature*. 289: 765-771.
- BACON, P. J., 1985: Population dynamics of rabies in wildlife. - *Acad. Press, London*: 350 S.
- DAVID, J. M., ANDRAL, L. & M. ARTOIS, 1982: Computer simulation model of the epi-enzootic disease of vulpine rabies. - *Ecol. Modell.* 15: 107-125.

- GARNERIN, P., HAZOUT, S. & A.-J. VALLERON, 1986: Estimation of two epidemiological parameters of fox rabies. - *Ecol. Modell.* 33: 123-135.
- GRIMM, V., 1994: Mathematical models and understanding in ecology. - *Ecol. Modell.* (in press).
- HENGEVELD, R., 1989: Dynamics of biological invasions. - Chapman and Hall, London: 152 S.
- JELTSCH, F., EBER, S., WISSEL, C. & R. BRANDL, 1992: Oscillation dispersal patterns of tephritid fly populations. - *Ecol. Modell.* 60: 63-75.
- LEVIN, S. A., 1992: The problem of pattern and scale in ecology. - *Ecology* 73: 1943-1967.
- MOLLISON, D., 1991: Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. - *Math. Biosci.* 107: 255-287.
- MURRAY, J. D., STANLEY, E. A. & D. L. BROWN, 1986: On the spatial spread of rabies among foxes. - *Proc. R. Soc. London.* 229: 111-150.
- MURRAY, J. D. & W. L. SEWARD, 1992: On the spatial spread of rabies among foxes with immunity. - *J. Theor. Biol.* 156: 327-348.
- PIMM, S. L., 1991: The balance of nature? - Chapman and Hall, Chicago.
- SMITH, G. C. & S. HARRIS, 1991: Rabies in urban foxes in Britain. - *Phil. Trans. R. Soc. London. B.* 334: 459-479.
- WANDELER, A., WACHENDÖRFER, G., FÖRSTER, U., KREKEL, H., SCHALE, W., MÜLLER, J. & F. STECK, 1974: Rabies in wild carnivores in central europe. - *Zbl. Vet. Med., Reihe B.* 21: 735-756.
- WISSEL, C., 1989: Theoretische Ökologie. - Springer, Berlin-Heidelberg: 293 S.

### **Adresse**

Dr. Gerd Kummer, Dr. Florian Jeltsch, Dr. Roland Brandl, Dipl.-Biol./Dipl.-Phys. Volker Grimm, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle, Sektion Ökosystemanalyse, Postfach 2, D-04301 Leipzig.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [23\\_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Jeltsch Florian, Brandl Roland, Grimm Volker,  
Kummer Gerd

Artikel/Article: [Kopplung von Prozessen auf lokaler und regionaler Skala bei der Tollwutausbreitung: Ergebnisse eines neuen Modellansatzes 355-364](#)