

Institut für Pflanzenschutzforschung
der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR zu Berlin
Bereich Eberswalde
Abteilung Überwachung
Eberswalde Finow (DDR)

HANNELORE KURTH

unter Mitarbeit von DIETMAR ROSSBERG und HERBERT KÖPPEN

Ein Simulationsmodell der Populationsdynamik des Kartoffelkäfers, *Leptinotarsa decemlineata* SAY (Coleoptera: Chrysomelidae)

Konzeption und ökologische Grundlagen von SIMLEP

Mit 2 Textfiguren

1. Einleitung

Die Nutzung der Systemanalyse und der dynamischen Modellierung für die Abbildung, gezielte Nutzung und Steuerung ökologischer Systeme ist international verbreitet (WATT 1966, PIELOU 1969, PATTEN 1971, 1972, HOLLING 1973). Speziell bei der Schaffung gezielter und integrierter Bekämpfungssysteme im landwirtschaftlichen und forstlichen Pflanzenschutz fanden die Systemkonzeption und die Modellmethode eine breite Anwendung (STARK & SMITH 1971, CONWAY & MURDIE 1972, CONWAY 1973, HARMSSEN et al. 1974, LOEWER et al. 1974, METCALF & LUCKMANN 1975, HOLLING et al. 1976, RUESINK 1976, MCCLENDON 1977, RODOLPHE et al. 1977, SHOEMAKER 1977, DE WIT & GOUDRIAAN 1978).

In der Mehrzahl der Schaderreger-Simulationsmodelle stehen Wachstum und Entwicklung der Population in ihren Abhängigkeiten von abiotischen und biotischen Einflüssen der Umwelt sowie die Wechselwirkungen mit der Kulturpflanze im Mittelpunkt.

Ihre vorrangige Zielfunktion besteht darin, aus der Simulation aktuelle und prognostische Aussagen über das Verhalten der Schaderregerpopulation abzuleiten und diese als energie- und kostensparende Entscheidungshilfen für den praktischen Pflanzenschutz zu nutzen. Schaderregermodelle sind eine wesentliche Komponente von Agroökosystem-Modellen, die für verschiedene Kulturpflanzen (Baumwolle, Luzerne, Mais, Sojabohne und andere) bereits entwickelt und zur praktischen Anwendung gebracht wurden (vgl. PEART 1979).

Die Biologie des Kartoffelkäfers wurde in den vergangenen Jahrzehnten in vielen Ländern intensiv untersucht (einen umfassenden Literaturüberblick gibt KURTH 1978). Da der Schädling in den Befallsgebieten seine ökonomische Bedeutung gleichbleibend aufrechterhielt, erlangten Verfahren der Abundanz- beziehungsweise Terminprognose einen besonderen Stellenwert. Die Hauptursachen der Abundanzdynamik des Kartoffelkäfers unter europäischen Bedingungen sind Witterungselemente wie Temperatur, relative Luftfeuchte und Niederschlag sowie die Nahrungsbedingungen. Parasiten, Prädatoren und Pathogene spielen eine untergeordnete Rolle bei der Regulation der Populationsdichte des Schädlings. Die Witterung beeinflusst sowohl die Entwicklungsdauer der Stadien als auch die Vermehrungs- und Überlebensraten entscheidend. Sie wurde daher vorrangig für empirische vorausschauende Befallseinschätzungen genutzt (MÜLLER 1941, LEIB 1951, WEGOREK 1957, IVANOV et al. 1961, KITTLAUS 1961, BUHL & SCHÜTTE 1971, BENEDEK et al. 1974). In verschiedenen Ländern wurde mittels Effektivtemperatursummen die Terminbestimmung und kurzfristige Prognose von Entwicklungsstadien des Käfers vorgenommen. Die

dabei verwendeten Temperatursummen gehen entweder auf Untersuchungen unter temperaturkonstanten Laborbedingungen zurück (DE WILDE 1950, ŽURAVLEV 1966, CHLODNY 1975) oder wurden auf der Basis von Tagesmittelwerten im Freiland gewonnen (LARČENKO 1958, АРАПОВА 1971), wobei kaum Angaben über Art, Höhe und Wirkungen der täglichen Temperaturschwankungen gemacht werden. АРАПОВА wendete das Verfahren von ПОДОЛСКИЙ (1967, 1974) zur phänologischen Prognose des Kartoffelkäfers an (АРАПОВА 1972).

Dies arbeitsaufwendige, graphische Verfahren arbeitet ohne Einbeziehung der Temperatursummenregel mit empirischen Beobachtungsdaten und langjährigen Temperaturverläufen definierter Befallszonen (Netz der regionalen Wärmeressourcen). Auf Dichtevorhersagen sind die Regressionsformeln von HARCOURT beschränkt (1971). Er schätzt die Dichte des nächstfolgenden Entwicklungsstadiums jeweils in Abhängigkeit von der Abundanz des davorliegenden. Der Zeitfaktor findet keine Berücksichtigung.

Aus der Literaturanalyse wird insgesamt deutlich, daß vorliegende Prognoseansätze und -verfahren jeweils nur Teilbereiche der Populationsdynamik abbilden. Benachbarte Zusammenhänge bleiben unberücksichtigt beziehungsweise werden von der Zielstellung her nicht erforderlich. Die enthaltenen biologischen Informationen und andere, in der internationalen Literatur vorhandenen Angaben über die Autökologie und Biologie des Kartoffelkäfers werteten wir als ausreichende Basis für die Synthese eines algorithmischen Populationsmodells. Dieser Beitrag enthält in gedrängter Form die Ergebnisse der Systemanalyse und den generellen Aufbau eines Simulationsmodells für *Leptinotarsa decemlineata* SAY (SIMLEP) (vgl. Fig. 1 und 2).

2. Aufbau von SIMLEP

2.1. Allgemeine Modellkonzeption

SIMLEP stellt eine diskrete Simulation der Populationsentwicklung des Kartoffelkäfers dar. Die Population eines gegebenen Areals wird als Menge von Individueinheiten abstrahiert, die taktweise durch eine definierte Menge von ökologischen Compartments

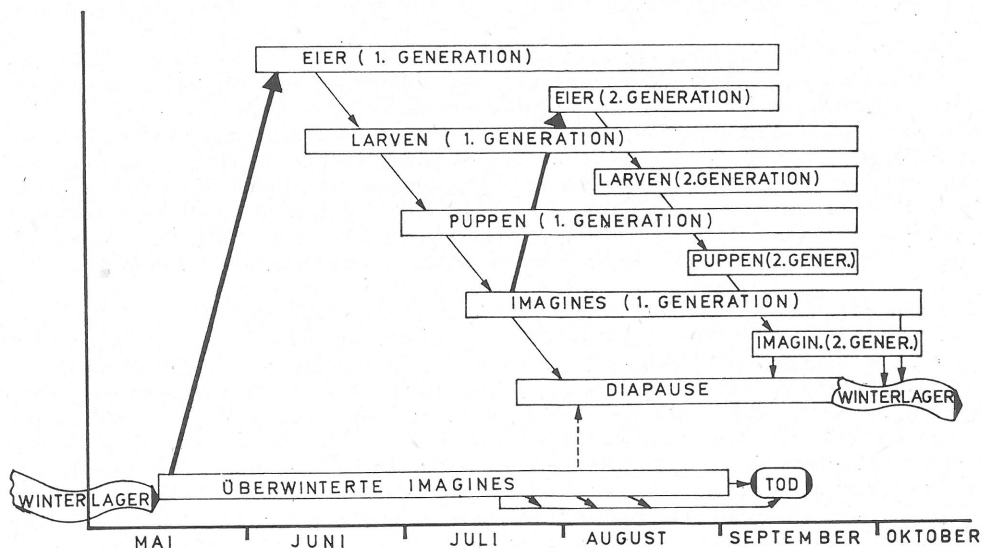


Fig. 1 PHÄNOLOGIE VON *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY MIT ANGABE DES ZEITRAUMES, IN DEM DIE ONTOGENETISCHEN STADIEN UNTER DEN BEFALLSBEDINGUNGEN DER DDR ANZUTREFFEN SIND

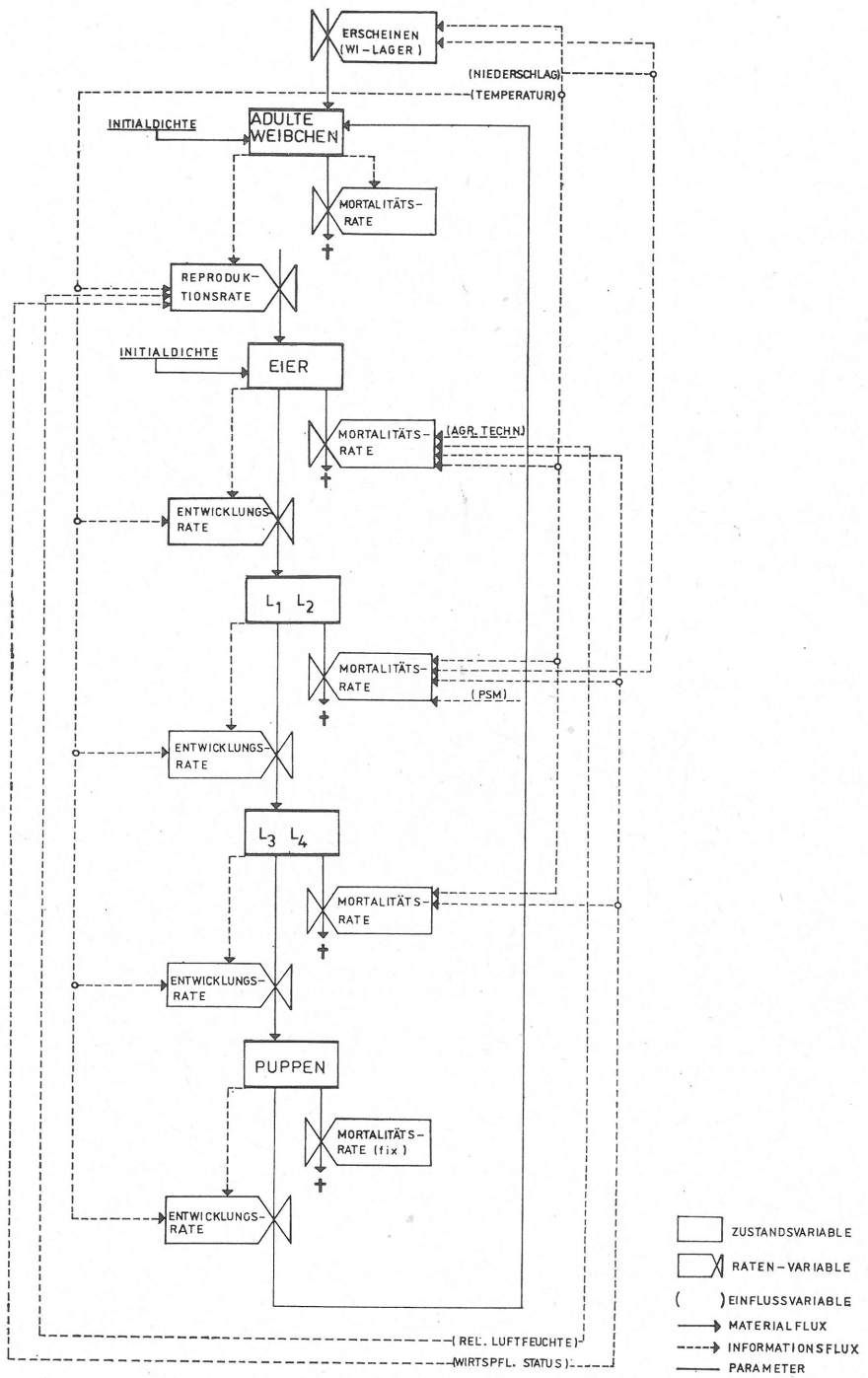


Fig. 2
BEZIEHUNGSDIAGRAMM FÜR POPULATIONSWACHSTUM UND ENTWICKLUNG VON LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY

SYMBOLIK NACH FORRESTER (1961)

fließt. Die Compartmentierung der Kartoffelkäferpopulation erfolgte nach ontogenetischen Aspekten und entspricht damit gleichzeitig praktischen Anforderungen. Eine Individualeinheit entspricht einem Individuum (adultes Weibchen = Compartment 1; Ei = Compartment 2; Junglarve = Compartment 3; Altlarve = Compartment 4; Puppe = Compartment 5; vgl. auch Fig. 2).

Die biologischen Grundfunktionen des Modells: Aktivitäts-, Entwicklungs- und Sterberaten der ontogenetischen Stadien, beinhalten Abhängigkeiten von abiotischen, trophischen und anthropogenen Einflüssen. Die Wirkung der abiotischen Umweltgrößen, Temperatur und relative Feuchtigkeit der Luft, vollzieht sich im Modell mit Ausnahme der Abbildung des Erscheinens aus dem Winterlager in 3-Stunden-Intervallen.

Auf diese Weise wird erreicht, daß die täglichen Schwankungen dieser beiden Umweltgrößen, die die Übergangs- und Sterberaten der Individualeinheiten entscheidend beeinflussen, genauer verrechnet werden können. Die Eingabe des Faktors „Wirtspflanzenstatus“ erfolgt zunächst in grob-qualitativen Stufen. Von den agrotechnischen Maßnahmen soll das Hochfahren der Dämme als Ereignis-Input berücksichtigt werden. Bekämpfungsmaßnahmen wurden in die erste Modellversion nicht mit aufgenommen.

Die Ausgabe der erreichten Abundanzen in jedem Compartment wird tageweise realisiert. Dies gilt auch für die verbrauchte Blattmasse durch die fressenden Stadien, das heißt Käfer und Larven. Die Fraßleistungen werden deshalb betrachtet, damit in der Zukunft die Kopplung mit einem Wirtspflanzenmodell durchgeführt werden kann, um von Befalls- zu sortenspezifischen Ertrags einschätzungen zu gelangen. Sämtliche ökologische Abhängigkeiten werden im Modell deterministisch gelöst. Die Simulation beginnt in der Regel im April und endet am 30. 9. Programmsprache ist Fortran.

2.2. Ergebnisse der Systemanalyse

Modellierte, ökologische Beziehungen

2.2.1. Compartment 1: adulte Weibchen — Altkäfer

Das Erscheinen der Altkäfer aus dem Winterlager im Frühjahr erfolgt nach Beendigung ihrer thermischen und hygrischen Quieszens, die sich der Diapause anschließt. Der Erscheinungsprozeß weist oft längere Verzögerungen auf. Als abiotische Eingangsgrößen für seine Nachbildung in SIMLEP dienen die Tagesdurchschnittstemperatur der Luft, der in bestimmten Intervallen definierte Erscheinungsraten zugeordnet werden sowie als Startkriterium eine definierte Niederschlagssumme der zurückliegenden zwei Wochen (Simulationsbeginn = April). Anhaltspunkte bei der Erarbeitung des Algorithmus waren Daten von MÜLLER (1941), LEIB (1951), IVANOV et al. (1961), KITTLAUS (1961), POPOV (1962), PIEKARZCYK (1971) sowie BUHL & SCHÜTTE (1971). Der Berechnung liegt außerdem eine Analyse mehrjähriger Datenreihen (1972–1977) von Überwinterungsdepots (KÖPPEN, unveröffentlicht) zugrunde.

Für die Algorithmierung der Dauer der Praeovipositionsperiode nutzten wir die von DE WILDE (1957) unter Konstanttemperaturen ermittelten Werte. Als Temperaturschwelle gilt 11,5 °C.

Die Abbildung der Reproduktionstätigkeit der Weibchen stützt sich im wesentlichen auf experimentelle Ergebnisse von GRISON (1950), DE WILDE (1957) und KOWALSKA (1969). Sie beobachteten die Eiablageleistungen der Käferweibchen unter temperaturkonstanten Bedingungen im Bereich von 15 °C (Prolifikationsschwelle) bis 38 °C (obere Eiablagegrenze).

Der qualitative Nahrungsfaktor (GRISON 1952, KURTH 1978) aber auch das aktuell vorhandene Blattmasseangebot auf dem befallenen Bestand spielen weiterhin eine wichtige Rolle für die aktuelle Fertilität. Ihre Einflüsse wurden daher mit entsprechenden Hypothesen belegt und in SIMLEP aufgenommen. Die Nahrungsqualität wird nach dem erreichten Entwicklungsstadium der Kartoffelpflanze (I Auflauf bis Ende der Blühphase, II bis zur beginnenden Krautvergilbung, III Vergilbung) abgestuft.

Das aktuelle Blattmasseangebot ergibt sich aus der Differenz zwischen der Blattmasse im Bestand und dem durch die Käfer (Geschlechtsverhältnis: 70% ♀♀, 30% ♂♂) und Larven verbrauchten Anteils. Dieser Anteil (mg Blattmasse) wird nach Daten von BONGERS

(1970) in Abhängigkeit von der Lufttemperatur tageweise berechnet. Das Absterben der Adulten nach Beendigung der Praeovipositionsperiode bis zum 80. Tag ihrer Aktivität erfolgt kontinuierlich. Den Individuen der frühen und späten Erscheinungsgruppe werden höhere Anfangsmortalitäten (39%, 5%) als denen der Periode des Massenerscheinens (0,7%) zugeordnet (siehe IVANOV et al. 1961).

2.2.2. Compartment 2: Eier

Im Modell werden Eientwicklung und -mortalität abgebildet. Die Zeit der Embryonalentwicklung als Funktion der Lufttemperatur (konstantes Niveau) untersuchten unter anderem DE WILDE (1950), ŽURAVLEV (1966) und CHLODNY (1975). In SIMLEP wird die Dauer des Eistadiums, wie auch der Larven und Puppen, durch relative Zahlen im Intervall 0 1 gemessen (= physiologische Zeit des ontogenetischen Stadiums), wobei der jeweilige temperaturabhängige Entwicklungsfortschritt in der Taktzeit von 3 Stunden berechnet wird. Die Raten wurden an Hand von Angaben von oben genannten Autoren bestimmt.

Die in der Literatur vorhandenen Daten über die Eimortalität sind sehr lückenhaft. Die Aussagen sind für die Modellbildung größtenteils zu allgemein (zum Beispiel KARG und TROJAN 1968). KITTLAUS (1961) meint, daß nahezu 25% der insgesamt von einer Population abgelegten Eier durch ungünstige Temperatureinflüsse zugrunde gehen. Dabei kann ein längeranhaltendes Absinken der Tagesmittel der Lufttemperatur unter 17 °C wesentlich zur Stagnation der Embryonalentwicklung beitragen.

Neben einer hieraus formulierten Modellhypothese wurde für die Einbeziehung der relativen Luftfeuchte, als weiterer Mortalitätsfaktor (Feuchtestunden $\leq 50\%$), eine Regressionsbeziehung genutzt, die aus eigenen Freilandbeobachtungen stammt (KURTH 1978).

Für die Lebensfähigkeit der Eier hat weiterhin der Zustand des Kartoffellaubs Bedeutung, sowohl als Nahrungsbasis der fertilen Weibchen als auch als Ablagesubstrat. Der Zusammenhang wurde in Form fixer Werte für die Eifertilität pro Entwicklungsstadium der Kartoffelpflanze definiert.

Eigelege werden von älteren Larven und Imagines gelegentlich befressen. Kannibalismus tritt auch bei den Eilarven auf, da der Schlupf innerhalb eines Geleges nicht synchron erfolgt und bei der Aufnahme der Eihüllen als erste Nahrung auch die noch nicht geschlüpften „Geschwister“ aufgezehrt werden. Nach unseren Schätzungen betrifft dies jedoch im Höchstfall um 3% der Eier und wurde daher für die Modellbildung vernachlässigt. Als viertes Sterbekriterium soll das Hochfahren der Dämme Berücksichtigung finden. Nach JURČVIČ (1975) können dadurch bis zu 80% der vorhandenen Eier mechanisch zerstört werden.

2.2.3. Compartment 3: Junglarven (L₁—₂)

In Arbeiten über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsdauer der Larven des Kartoffelkäfers werden Effektivtemperatursummen zwischen 60 und 80 °Cd für den Abschluß der Junglarvenentwicklung angegeben. (LARČENKO 1958, CHLODNY 1975). In SIMLEP wird die Entwicklungsdauer ebenfalls streng temperaturabhängig betrachtet. Es wurden Daten von DE WILDE (1950) bei der Algorithmierung verwendet beziehungsweise modifiziert.

Zur Abbildung des temperaturabhängigen täglichen Nahrungsbedarfs nutzten wir die Untersuchungen von CHLODNY (1967). Nach seinen Ergebnissen verbrauchen die beiden Junglarvenstadien 9,2% der insgesamt während der Larvalperiode konsumierten Blattmasse. Davon entfallen auf das L₁-Stadium 0,0362 g und auf das L₂-Stadium 0,0802 g (Frischgewicht), jeweils bis zur Häutung.

Zur Sterblichkeit der Junglarven findet man in der Literatur dagegen nur sehr grobe quantitative Angaben. So nehmen zum Beispiel auch KARG & TROJAN (1968) keinen Bezug auf die Mortalitätsfaktoren, wenn sie globale Raten von 45% für den Monat Juni und 69% für den Monat Juli angeben.

Ursache für das Absterben der Junglarven sind unter anderem anhaltend niedrige Temperaturen. Als Kriterium formulierten wir mindestens 5tägiges Unterschreiten von 15 °C im Tagesmittel.

Weiterhin können durch starke Regenfälle die Larven von den Blättern gespült beziehungsweise direkt getötet werden. Die Einbeziehung dieses Faktors für schlagbezogene Simulationen wird geprüft. In Abhängigkeit vom vorhandenen Blattmasseangebot werden den Junglarven zunächst fixe Grundmortalitäten zugeordnet. Eigene experimentelle Erfahrungen dienten als Grundlage der Hypothesenbildung.

Die vorgestellten Betrachtungen gelten für unbekämpfte Populationen. Die Einflüsse von PSM, die in der Praxis gezielt gegen die empfindlichen Junglarvenstadien angewendet werden, sind in der ersten Modellstufe noch nicht enthalten.

2.2.4. Compartment 4: Altlarven (L_3-4)

Auch die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Altlarven wird an Hand der Untersuchungen von DE WILDE (1950) abgebildet. Der Nahrungsverbrauch beträgt nach CHLODNY (1967) 90,8% der insgesamt von den Larven konsumierten Blattmasse (0,2644 g Verbrauch der L_3 und 0,8911 g (Frischgewicht) Verbrauch der L_4).

Die Mortalität der Altlarven ist deutlich geringer als die der Junglarven. KARG & TROJAN (1968) geben Sterberaten von 6,5% für den Monat Juni und 5,4% für den Monat Juli an. Als Ursachen für die Mortalität können niedrige Temperaturen ($<15^\circ\text{C}$) und Nahrungsmangel in Erscheinung treten. Beide Einflüsse sind in SIMLEP enthalten.

2.2.5. Compartment 5: Puppen

Die Entwicklung der Puppe bis zur Imaginalhäutung erfolgt im Boden, etwa in 5 bis 10 cm Tiefe. Nach Daten von DE WILDE (1950) und ŽURAYEV (1966) wurde eine Formel über den Einfluß der Lufttemperatur auf die Dauer der Entwicklung erarbeitet. Die Korrelation zwischen Lufttemperatur und Temperatur im Boden ist implizit enthalten.

Die Mortalitätsrate wird als konstant angenommen.

2.2.6. Compartment 1: adulte Weibchen — Jungkäfer

Bei normalem phänologischen Verlauf erscheinen die Jungkäfer der 1. Jahresgeneration ab Mitte Juli. Männchen und Weibchen treten in gleichen Anteilen auf. Die Aktivitätsdauer der Jungkäfer hängt im wesentlichen vom Wirtspflanzenstatus ab, der entsprechend des Erscheinungsdatums der Käfer sehr unterschiedlich sein kann. Ein Teil der Käferweibchen findet auf späterreifen Kartoffelsorten noch eiweißreiche Nahrung vor, die für die Eiablage erforderlich ist. Dieser Teil kommt im Anschluß an den Reifungsfraß noch zu Eiablagen. Die daraus hervorgehende zweite Jahresgeneration entwickelt sich unter den klimatischen Bedingungen der DDR nur selten vollständig bis zum Imaginalstadium. Reifefraß und Eiablage der Jungkäferweibchen werden in SIMLEP analog zu 2.2.1. abgebildet. Bei der zeitabhängigen Aufspaltung der Menge der Weibchen in solche Individuen, die noch zur Eiablage gelangen und solche, die nach einer bestimmten Fraßdauer in die Diapause eintreten, gingen wir von mehrjährigen Beobachtungen der polnischen Autorin KOWALSKA (1960) aus.

Die Befallssimulation endet jeweils am 30. September. Die Überwinterungsphase wird nicht im Modell betrachtet.

3. Diskussion

SIMLEP wurde für mehrere Zielstellungen erarbeitet. Das Verhalten von regionalen Käferpopulationen kann in Abhängigkeit von der Ausgangsdichte im Frühjahr, vom aktuellen oder angenommenen Witterungsverlauf sowie vom Zustand der befallenen Wirtspflanzenbestände simuliert werden. Der Überwachungs- und Bekämpfungsaufwand während der Vegetationsperiode läßt sich dadurch wesentlich reduzieren.

Die prognostische Funktion des Modells läßt sich erweitern, wenn in Anlehnung an die experimentellen Ergebnisse von KOWALSKA (1969) und PIEKARCYK (1969) Aussagen über die Überwinterungspotenz der in die Diapause eintretenden Jungkäfer abgeleitet werden.

Für die Zukunft wird die Einbindung von SIMLEP in ein Ökosystem-Modell „Kartoffel“ erforderlich sein. Damit verbunden ist die Kopplung mit einem dynamischen Wirtspflanzenmodell sowie mit Modellen anderer Schaderreger (unter anderem *Phytophthora*

infestans MONT. DE BARY, „SIMPHYT“, vgl. STEPHAN & GUTSCHE 1980) und Ökosystemkomponenten.

Für die Verifizierung von SIMLEP liegen Beobachtungsreihen aus dem Freiland vor, die in den Jahren 1976 und 1977 sowie 1979 und 1981 gewonnen wurden.

Zusammenfassung

Mit SIMLEP wird die Populationsentwicklung des Kartoffelkäfers vom Erscheinen der Adulten im Frühjahr bis Ende September nachgebildet. Die Population wurde in die Compartments Adulte, Eier, L_{1-2} , L_{3-4} und Puppen untergliedert. Berücksichtigte ökologische Faktoren sind Lufttemperatur, Niederschlag, relative Luftfeuchte und Zustand der Wirtspflanze (qualitativ, quantitativ). — Bekämpfungseinflüsse werden in der 1. Version nicht betrachtet. Die Änderung der Compartmentszustände erfolgt diskret. Die ökologischen Abhängigkeiten werden deterministisch betrachtet. Sie basieren vorwiegend auf autökologischen Daten, die aus der internationalen Literatur entnommen wurden, und auf ergänzenden Experimenten. — Grundlage für die Verifizierung von SIMLEP sind Freilandbeobachtungen von fünf Jahren. — Programmsprache ist Fortran. — Es ist vorgesehen, SIMLEP als eine effektive Entscheidungshilfe für den praktischen Pflanzenschutz zu nutzen.

Summary

Population development of the Colorado beetle is simulated by SIMLEP from spring emergence of adults till the end of September. Population has been subdivided into compartments: adults, eggs, larvae (1–2 instar), larvae (3–4 instar), pupae. Ecological factors as air temperature, rainfall, relative air humidity and crop status (quality, quantity) are considered. — Insecticide application is not taken into account in the first model version. Change of compartment status is realized discretely. Ecological relationships are solved deterministically. They are mainly based upon ecophysiological data, available in international publications, and supplementary experiments. Verification of SIMLEP will be made with 5 years field data. The programme is written in Fortran. SIMLEP is to be used as an effective tool for decision-making in practical plant protection.

Резюме

С помощью модели SIMLEP динамика колорадского жука имитируется с появления жуков весной до конца сентября. Популяция была подразделена на следующие компартменты: жуки, яйца, личинки (1–2-го возраста), личинки (3–4-го возраста) и куколки. Включаются экологические факторы (в количественном и качественном выражении): температура воздуха, осадки, относительная влажность воздуха и состояние растения-хозяина. Влияние мер химической борьбы на первом этапе моделирования не учитываются. Перемена состояния компартментов осуществляется дискретно. Экологические отношения решаются детерминистическим образом. Они базируются на экофизиологических данных из международной литературы и дополнительных экспериментов. Основанием верификации модели служили проведенные в полевых условиях пятилетние обследования. Язык программирования — Фортран. Предусмотрено использовать SIMLEP как эффективное вспомогательное средство в практической защите растений.

Literatur

- АРАПОВА, Л. Определение сроков развития колорадского жука. [Bestimmung der Entwicklungsfristen des Kartoffelkäfers]. *Zašć. Rast.* 8, 13–14; 1971.
- Оценка климатических ресурсов европейской территории СССР для развития колорадского жука. [Einschätzung der klimatischen Ressourcen des europäischen Teils der UdSSR für die Entwicklung des Kartoffelkäfers]. *Trudy vsesojuzn. nauchn.-issled. inst. zašć. rast. Leningrad* 38, 106–111; 1972.
- BENEDEK, P., SURJAN, J. & FÉSTES, I. Burgonya karosítok előreljes. [Die Prognose der Kartoffelschädlinge]. *Nóvény-veltemi előreljes Budapest, Mezőgazdasági Kiadó*, 143–154; 1974.
- BONGERS, A. Aspects of host-plant relationship of the Colorado beetle. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 70/10, 1–71; 1970.
- BUHL, C. & SCHÜTTE, F. Prognose wichtiger Schädlinge in der Landwirtschaft. P. PAREY, Berlin und Hamburg, 1971.
- CHLODNY, J. The amount of food consumed and production output of larvae of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. *Ecol. Pol.* A 15, 531–541; 1967.
- Bioenergetics of the larval development of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. *Ann. Zool. Warszawa* 33/10, 149–187; 1975.
- CONWAY, G. R. Experience in insect pest modeling: a review of models, uses and future directions. *Mem. Ecol. Soc. Aust.* 1, 103–130; 1973.
- CONWAY, G. R. & MURDIE, G. Population models as a basis for pest control. In: *Math. Models in Ecology*. JEFFERS J. N. R. Oxford, 195–213; 1972.
- GRISON, P. Influence de la température sur l'activité du doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* SAY au stade imaginal. *Proc. VIII Internat. Congr. Entomol. Stockholm* 1948, 226–234; 1950.
- Relation entre l'état physiologique de la plante-hôte *Solanum tuberosum* et la fécondité du doryphore. *IX. Congr. Int. Entomol. Amsterdam*, 331–337; 1952.
- HARCOURT, D. G. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* SAY in eastern Ontario. III. Major population processes. *Canad. Ent.* 103, 1049–1061; 1971.
- HARMSEN, R., CHENG, H. & REID, D. G. Dynamics of cutworm populations on tobacco crops in south-western Ontario. I A preliminary simulation model for the crop-pest system. *Proc. Ent. Soc. Ontario* 105, 80–85; 1974.
- HOLLING, C. S. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23; 1973.
- HOLLING, C. S., JONES, D. D. & CLARK, W. C. Ecological policy design: lessons from a study of forest pest management. Internal paper R-6-B, Inst. of Res. Ecol., Univ. of British Columbia, Vancouver, B. C., 1976.
- IVANOV, E. N., GUSEV, G. V. & ŽURAVLEV, V. N. Fenologija kolordakog žuka. [Phänologie des Kartoffelkäfers]. *Zašć. Rast.* 6, 50–51; 1961.
- JUREVIČ, J. A. O faktorach ograničavajuščih čislennost' i vredonosnost' kolordakog žuka. [Über Faktoren, die die Schädlichkeit des Kartoffelkäfers eingrenzen]. *Vestn. sel'skochoz. nauki Moskva* 2, 136–139; 1975.
- KARG, J. & TROJAN, P. Fluctuations in numbers and reduction of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY in natural conditions. *Ecol. Pol.* A 16, 119–147; 1968.
- KITTLAUS, E. Die Embryonalentwicklung von *Leptinotarsa decemlineata* SAY, *Epilachna sparsa* HERBST und *E. virginio-maculata* MOTSCH in Abhängigkeit von der Temperatur. *Dtsch. Ent. Ztschr. (N. F.)* 8, 41–62; 1961.

- KOWALSKA, T. Badania nad wpływem niektórych czynników na diapauzę i zimowanie stonki ziemniaczanej, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. [Der Einfluß einiger Faktoren auf die Überwinterung des Kartoffelkäfers]. Prace Nauk. Inst. Ochr. Roslin Poznań 2, 109–198; 1960.
- Fecundity of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY in relation to ecological factors. Ecol. Pol. A 17, 167–184; 1969.
- KURTH, H. Biologisch-ökologische Grundlagen zur Modellierung der Populationsdynamik des Kartoffelkäfers, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. Dissertation, AdL der DDR (unveröff.), 1978.
- LARČENKO, K. J. Der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsdauer des Kartoffelkäfers (russ.). Roczn. Nauk. Rolnic. A 78/1, 27–41; 1958.
- LEIB, E. Beiträge zur Überwinterung des Kartoffelkäfers, *Leptinotarsa decemlineata* SAY und sein Erscheinen im Frühjahr in seinen Beziehungen zu meteorologischen Faktoren. Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutz. 3/3, 42–44; 1951.
- LOEWER, O. J.; HUBER, R. T., BARRETT, J. R. & PEART, R. M. Simulation of the effects of weather on an insect population. Simulation 22/4, 113–118; 1974.
- MCCLENDON, R. W.; BROWN, L. G.; JONES, J. W., HESKETH, J. D., HARTSOG, J., HARRIS, F. R. & PARVIN, D. W. Modeling crop-insect pest ecosystems for studying conflicting alternatives caused by species interactions. Suppl. JFAC-Symp. on control mechanisms in bio- and ecosystems. Leipzig 1977/5, 121–130; 1977.
- METCALF, R. L. & LUCKMANN, W. H. Introduction to pest management. WILEY & Sons, New York, London, Sydney u. Toronto, 1975.
- MÜLLER, K. Das Erscheinen der überwinternden Kartoffelkäfer im Frühjahr in seinen Beziehungen zur Bodentemperatur. Ztschr. Pflanzenkrankh. u. Pflanzensch. 51, 139–146; 1941.
- PATTEN, B. C. Systems analysis and simulation in ecology. Academic Press, New York u. London, 1971/72.
- PEART, R. M. Modification of the aerial environment of plants. The role of simulation. Journ. Paper of Purdue University Agr. Exp. Stn., ASAE, 467–480; 1979.
- PIEKARCYK, K. Metoda fizjologiczno-biochemiczna prognozowania nasilenia stonki ziemniaczanej. In: Prognozowanie i sygnalizacja chrob i szkodników roślin uprawnych. [Eine physiologisch-biochemische Methode für die Prognose des Auftretens des Kartoffelkäfers]. Skrypty wyższej szkoły rolniczej w Poznaniu, Poznań, 24–25; 1969.
- Fenologia stonki ziemniaczanej, *Leptinotarsa decemlineata* SAY w aspekcie prognozowania długoterminowego. [Die Phänologie des Kartoffelkäfers unter dem Aspekt einer langfristigen Prognose]. Prace Nauk. Inst. Ochr. Roslin Poznań 13/1, 170–190; 1971.
- PIELOU, E. C. An introduction to mathematical ecology. WILEY Interscience New York, London, Sydney u. Toronto, 1969.
- PODOL'SKIĬ, A. S. Neue Erkenntnisse in der phänologischen Prognose (russ.). Moskva „Kolos“, 1967.
- Fenologičeskij prognoz. [Phänologische Prognose]. Moskva „Kolos“, 1974.
- POPOV, P. Possible prognosis and warning about Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY in Bulgaria. Rasteniyevod. Nauki 6, 107–121; 1962.
- RHODOLPHE, F.; PRUM, B., SILVA, G. & ONNILLON, J. C. Modellierung der Populationsdynamik eines Zitruschädlings. Suppl. IFAC-Symp. on control mechanisms in bio- and ecosystems. Leipzig 1977/5, 111–120; 1977.
- RUESSINK, W. G. Status of the systems approach to pest management. Ann. Rev. Ent. 21, 27–44; 1976.
- SHOMAKER, C. A. Optimal integrated control of alfalfa weevil, *Hyperica postica* (GYLL.) Coleopt. Curcul. In: NORTON, G. A. u. HOLLING, C. S. Proc. of a Conf. on pest management, 25.–29. 10. 1976, JAASA, 301–315; 1977.
- STARK, R. W. & SMITH, R. F. Systems analysis and pest management. Biol. Contr., New York u. London, 331–345; 1971.
- STEPHAN, S. & GUTSCHE, V. Ein algorithmisches Modell zur Simulation der *Phytophthora*-Epidemie (SIMPHYT). Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschutz, Berlin 16/3, 183–191; 1980.
- WATT, K. E. F. Systems analysis in ecology. Academic Press, New York u. London, 1966.
- WEGOREK, W. Untersuchungen über die Biologie und Ökologie des Kartoffelkäfers (poln.). Roczn. Nauk. Rolnic. A 74, 135–185; 1957.
- WILDE, J. DE Development embryonnaire et postembryonnaire du doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* SAY en fonction de la température. Trans. 8th Int. Congr. Ent. Stockholm 1948, 310–328; 1950.
- Breeding the Colorado beetle under controlled conditions. Ztschr. Pflanzenkrankh. u. Pflanzensch. 64, 589–593; 1957.
- WIT, C. T. DE & GOUDRIAAN, J. Simulation of ecological processes. Wageningen, Centre Agric. Public. Doc. Pudoc, 1974.
- ŽURAVLEV, V. Opredelenie srokov razvitiya koloradskogo žuka. [Die Bestimmung der Entwicklungsfristen des Kartoffelkäfers]. Zašč. Rast. 11, 49–50; 1966.