

Zur Analysierbarkeit von Virusinfektionsmustern in Weingärten mittels Simulation und der Einfluss des Beprobungsschemas

MARTIN TIEFENBRUNNER¹, HELMUT GANGL², GERHARD LEITNER², ASTRID TIEFENBRUNNER¹ und WOLFGANG TIEFENBRUNNER²

¹ Logistic Management Service
D-80331 München, Rosenstraße 7

² Bundesamt für Weinbau
A-7000 Eisenstadt, Gölbeszeile 1
E-mail: w.tiefenbrunner@bawb.at

In der vorliegenden Arbeit wird eine Methode entwickelt, die die Analyse der Verteilungsmuster von Rebviren in Weinbaugebieten ermöglichen soll. Basis ist der Vergleich empirischer Verteilungsmuster mit solchen, die durch Computersimulation in einem artifiziellen Weingarten durch die Aktivitäten künstlicher Vektoren erzeugt werden. Ein Vergleich der empirischen mit den artifiziellen Mustern soll Rückschlüsse auf Übertragereigenschaften erlauben. Untersucht wurde vor allem, wie sich verschiedene „Beprobungsschemata“, die sich voneinander durch Anzahl und Lage der in einem Weingarten beprobten Reben unterscheiden, auf das Resultat auswirken. Ein Beprobungsschema ist die Probennahmeeinheit, die auf der Untersuchungsfläche in vielen Wiederholungen genommen wird. In weitem Bereich ist die Anzahl der Reben pro Beprobungsschema relativ unbedeutend – solche aus fünf Reben liefern vergleichbare Resultate wie solche aus 25. Es gibt allerdings Muster, die eine bessere Schätzung der Vektoreigenschaften ermöglichen als andere. Das Resultat des Vergleichs zwischen empirischer und artifizieller Verteilung von infizierten Reben innerhalb des Beprobungsschemas ist von der relativen Häufigkeit infizierter Reben unabhängig. Damit ist das Modell auch gegen Inhomogenität bezüglich Infektionsfrequenz, wie sie sich etwa durch unterschiedliches Alter und Sorte der Reben in verschiedenen Weingärten ergeben kann, robust. Es zeigt sich, dass die vorliegende Methode eine klare Unterscheidung verschiedener Viren und damit eine gewisse Aussage über die Eigenschaften ihrer Vektoren zulässt.

Schlagwörter: ArMV, GLRaV-1, GLRaV-3, GFkV, Virusinfektionsmuster, Virusübertragung

Analysability of virus infection patterns in vineyards by means of simulation and the influence of the sampling scheme. *In the present work, a method is developed to facilitate the analysis of distribution patterns of grapevine viroses in wine regions. The basis is the comparison of empirical distribution patterns with those generated by computer simulation in an artificial vineyard by the activities of artificial vectors. A comparison of the empirical with the artificial patterns should allow to draw conclusions on vector properties. We investigated in particular how various „sampling schemes“, which differ in number and location of the sampled vines in a vineyard, affect the results. A sampling scheme is the sampling unit, which is taken at the investigated site in many repetitions. In a wide area, the number of plants per sampling scheme is relatively insignificant – five vines provide results comparable to those from 25. However, there are patterns that allow a better assessment of the vector properties than others. The result of the comparison between empirical and artificial distribution of infected vines within the sampling scheme is independent of the relative frequency of infected vines. Thus the model proves to be robust against inhomogeneity with respect to infection frequency, that might occur due to varying ages and varieties of vines in different vineyards. It was found, that the presented method allows a clear differentiation between different viroses and thus some statement about the properties of their vectors.*

Keywords: ArMV, GLRaV-1, GLRaV-3, GFkV, virus infection patterns, virus transmission

Étude relative à l'analysabilité de modèles d'infections virales dans les vignobles à l'aide de la simulation et l'influence du schéma de prélèvement d'échantillons. Dans le présent travail, il est développé une méthode qui devra permettre l'analyse des types de répartition de viroses de la vigne dans des régions viticoles. L'étude se base sur la comparaison de types de répartition empiriques avec des modèles générés par les activités de vecteurs artificiels dans un vignoble artificiel à l'aide de simulations sur ordinateur. La comparaison des types empiriques avec les types artificiels doit permettre de faire des déductions relatives aux caractéristiques des vecteurs. On a étudié en premier lieu la manière dont le résultat est influencé par les différents schémas de prélèvement, qui se distinguent par le nombre et l'emplacement des vignes-échantillons dans un vignoble. Un schéma de prélèvement est l'unité prélevée sur la surface d'essai à maintes reprises. Le nombre des vignes par schéma de prélèvement est, dans une large mesure, relativement insignifiant, étant donné que les prélèvements effectués sur cinq vignes fournissent des résultats comparables à des prélèvements effectués sur 25 vignes. Il existe cependant des types qui permettent une meilleure estimation des caractéristiques des vecteurs que d'autres. Le résultat de la comparaison entre la répartition empirique et artificielle de vignes infectées à l'intérieur du schéma de prélèvement est indépendant de la fréquence relative des vignes infectées. Le modèle est donc robuste contre l'inhomogénéité de la fréquence de l'infection, qui peut résulter, par exemple, des différences d'âge et de variété des vignes dans différents vignobles. Il s'avère que la présente méthode permet de distinguer clairement les différentes viroses et, par là même, de tirer certaines conclusions sur les caractéristiques de leurs vecteurs.

Mots clés : ArMV, GLRaV-1, GLRaV-3, GFkV, types d'infections virales, transmission de virus

Simulation und Modellrechnung haben in manchen Bereichen der Biologie eine lange Tradition. Beispielsweise versucht man seit langem durch Simulation der Neuronenfunktion die Fähigkeiten des Gehirns zur Informationsverarbeitung besser zu verstehen (RUMELHART et al., 1986; HERTZ, 1990). Aktuell werden diese Verfahren etwa in der Populationsgenetik und Selektionstheorie dazu eingesetzt, um zu untersuchen, wie Kooperation unter Lebewesen entsteht oder wie sich Superorganismen bilden (NOWAK et al., 2010; SMITH et al., 2010), oder in der Ökologie, um die Dynamik ökologischer Modelle zu modellieren (WOOD, 2010) und die Epidemiologie von Krankheitserregern zu simulieren (FRICK et al., 2010). Statt die Ausbreitung einer Krankheit bei bekanntem Übertragungsmodus zu prognostizieren, kann man aber durch Simulation auch das Verbreitungsmuster eines Erregers dazu nutzen, grundsätzliche Eigenschaften seiner Überträger herauszufinden - es ist zumindest das Ziel der vorliegenden Arbeit, an einem praktischen Beispiel zu untersuchen, inwieweit das möglich ist.

Um die Häufigkeit wichtiger Viroser in den Weinbaugebieten Österreichs festzustellen, wurde in den letzten Jahren eine große Anzahl (5081) Rebproben aus Weingärten entnommen und mittels DAS-ELISA auf insgesamt 14 verschiedene Viren untersucht. Die Probenahme sollte einerseits das gesamte Weinbauareal umfassen, andererseits sollte sichergestellt sein, dass nicht bestimmte Rebstöcke (z. B. solche mit Krankheitssymptomen) von der probenehmenden Person bewusst oder unbewusst selektiert werden, da dies zu einer fal-

schenden Abschätzung der Infektionshäufigkeit führen könnte.

Um eine gleichmäßige Probenahme zu gewährleisten, wurde mit Hilfe der Riedenkarte der Österreich Wein Marketing GmbH. ein geographisches Raster mit einer Ausdehnung von einer Minute Ost-West und einer Minute Nord-Süd über das Untersuchungsareal gelegt und jeweils eine Probe pro Untersuchungseinheit genommen. Innerhalb der Rastereinheit wurde der Weingarten zufällig gewählt, innerhalb des Weingartens aber ein Rebstock der stets gleichen Position (nach Reihe und Stockanzahl in der Reihe) herangezogen, unabhängig vom augenfälligen Gesundheitszustand. Auch die in der Reihe unmittelbar benachbarten Stöcke sowie jene Reben, die in den benachbarten Reihen der selektierten Rebe am nächsten lagen, wurden beprobt.

Vorrangiges Ziel war die Untersuchung der Viroshäufigkeit in den Weinbaugebieten. Über diesen Aspekt ist in vielen Publikationen berichtet worden (GANGL et al., 2000, 2001, 2002, 2003, 2006, 2008). Darüber hinaus interessierte aber auch die Verteilung innerhalb der Weinbaugebiete, da aus dem Infektionsmuster auf den Modus der Virenverbreitung geschlossen werden kann. So weist eine inhomogene Verteilung infizierter Reben mit deutlicher Herdbildung auf einen wenig mobilen Vektor hin, der aber ein hohes Infektionspotenzial aufweist. Verbreitung durch den Menschen mittels infizierten Rebmateriale oder etwa durch Rebschnitt sollte alle Viroser gleichermaßen betreffen, so dass zwar bezüglich der Häufigkeit der Infektion, nicht aber bezüglich der Homogenität ihrer Verteilung in den Weingärten

Unterschiede zwischen den einzelnen Viren zu erwarten wären. Eine homogene Verteilung der infizierten Reben kann verschiedene Ursachen haben, z. B. einen sehr mobilen (geflügelten) Vektor oder auch einen weniger mobilen, der außerdem ein geringes Infektionspotenzial aufweist (aber dafür vielleicht sehr häufig ist).

Da pro Weingarten ein Kreuz aus fünf Reben analysiert wurde und da andererseits etwa eintausend derartige Untersuchungseinheiten vorlagen, war es für einige Weinbaugebiete und mehrere Rebvirose möglich, diese in sechs Infektionsklassen (von „null von fünf Reben infiziert“ bis zu „alle fünf Reben infiziert“) einzuteilen. Durch Untersuchung der Häufigkeit der Untersuchungseinheiten innerhalb dieser Infektionsklassen konnten wir auf den Grad der Homogenität (oder Inhomogenität) der Verbreitung der einzelnen Virose in den Weinbaugebieten schließen. Die Ergebnisse wurden mittels verschiedener statistischer Verfahren sowie auch durch Vergleich mit einer Simulationsstudie erworben und werden gesondert publiziert (GANGL et al., 2011; im Druck). Es sei aber vorweggenommen, dass die Resultate nicht in jeder Hinsicht zufriedenstellend waren. Hier wollen wir einer anderen Frage nachgehen, nämlich der, ob wir bei einer zukünftigen Untersuchung durch Wahl eines geeigneteren Beprobungsmusters bessere Resultate erzielen könnten. Erhalten wir beispielsweise mehr Information über potenzielle Eigenschaften der Vektoren, wenn unsere Untersuchungseinheit aus mehr als fünf Reben besteht? Wie sollten dann die Reben zueinander angeordnet sein? Sollten sie kompakt stehen oder besser eine größere Fläche bedecken?

Information über die Verbreitung von Rebpathogenen - sei es auf direktem oder wie hier auf indirektem Weg - zu sammeln ist deshalb erforderlich, weil der derzeitige Wissensstand auf diesem Sektor noch keineswegs umfassend ist und immer noch neue Vektoren entdeckt werden oder große Unterschiede in der regionalen Häufigkeit eines bekannten Vektors und der assoziierten Virose festgestellt werden. Im Untersuchungsgebiet ist das z. B. bei manchen Leafroll-Spezies der Fall, die durchaus häufig sind, ihre bekannten Vektoren (Coccidae und Pseudococcidae) aber nicht.

Material und Methode

Als Ausgangsmaterial lag für jedes Weinbaugebiet und jede der 14 Virose die Verteilung der Untersuchungseinheiten (das Kreuz aus fünf Reben) innerhalb der sechs Infektionsklassen vor. Eine Auswertemöglichkeit besteht darin, diese Verteilungen mit artifiziellen zu

vergleichen, die man erhält, wenn man eine Simulationsstudie durchführt, bei der in einem artifiziellen Weingarten künstliche Vektoren mit ganz bestimmten Eigenschaften ebensolche Reben infizieren und dabei ein Infektionsmuster erzeugen, das mit den beobachteten verglichen werden kann. Durch Variation der Eigenschaften der Krankheitsüberträger erzeugt man verschiedene Infektionsmuster, von denen manche den beobachteten eventuell stark ähneln, was dann Rückschlüsse auf die Eigenschaften der realen Vektoren zulässt.

Die vorliegende Modellstudie wurde in Object Pascal (Borland International, Scott's Valley CA, USA) unter Verwendung der Entwicklungsumgebung Borland Developer Delphi 7 verfasst. Sie besteht aus folgenden Elementen:

- 1) einem homogenen Weingarten aus 500 x 500 Reben (250.000), jede davon kann in zwei möglichen Zuständen vorliegen: nicht infiziert bzw. infiziert. Um Randeffekte zu vermeiden, hat der Weingarten die Topologie eines Torus, er hat also weder Anfang noch Ende. Eine Eigenschaft, die dem Weingarten als Ganzes zukommt, ist die relative Häufigkeit infizierter Reben.
- 2) einem Vektor, der durch zwei Eigenschaften definiert ist:
 - a) „**Infektiösität**“, d. i. die Wahrscheinlichkeit, eine besuchte Rebe zu infizieren. Man beachte, dass es zwei Möglichkeiten gibt, warum die Infektiösität gering sein kann. Ein Vektor (z. B. ein pflanzensaugendes Insekt oder ein Nematode) kann tatsächlich an einer Pflanze saugen, und dennoch bleibt die Infektionswahrscheinlichkeit gering (Effizienz). Oder aber ein an sich effizienter Überträger saugt gar nicht oder selten, etwa weil die Pflanze für ihn ein unattraktiver Wirt ist, eine Infektion findet deshalb nur mit geringer Wahrscheinlichkeit statt (Attraktivität). Im Rahmen unseres Modells ist es natürlich nicht möglich, zwischen diesen beiden Fällen zu unterscheiden.
 - b) „**Langlebigkeit mal Mobilität**“, d. h. die Anzahl der Reben, die ein Vektor besucht, bevor er stirbt oder aus anderen Gründen die Infektiösität verliert. In unserem Modell bewegt sich der Vektor stets von einer Rebe zu ihren Nachbarn, er „überspringt“ also keine. Flugfähige Vektoren werden oftmals nicht eine Nachbarrebe als Ziel aussuchen. Bei hoher Mobilität muss daher die Langlebigkeit nicht sehr hoch sein, um weit zu kommen, und umgekehrt kann eine ge-

ringe Mobilität (definiert als pro Zeiteinheit ohne Richtungsbezug zurückgelegter Weg) bei entsprechender Langlebigkeit auch nicht verhindern, dass das Tier einen weiten Weg zurücklegt. Es ist dennoch nicht unerheblich, ob die Langlebigkeit groß ist und die Mobilität gering oder umgekehrt. Ist nämlich die Mobilität hoch, so wird der Vektor nicht jede Rebe besuchen, wodurch er ein ähnliches Infektionsmuster erzeugt wie ein Vektor, der jede Rebe auf seinem Weg besucht, aber eine geringe Infektiosität aufweist. Dies gilt es bei der Interpretation zu berücksichtigen.

Geringe Mobilität und hohe Attraktivität des Wirts bringen den Vektor also dazu, jede Rebe auf seinem Weg zu besuchen und auch an jeder Rebe zu saugen. Nur unter diesen Umständen könnte man die „Vektoreffizienz“ bestimmen und „Langlebigkeit“ als Anzahl der Wirte, die ein Vektor während seiner Lebensdauer (bzw. der Zeit, während der er infektiös ist) besucht (ohne eine auszulassen), definieren. Im Modell können wir geringe Mobilität und hohe Wirtsattraktivität voraussetzen, so dass unsere Vektorparameter tatsächlich „Effizienz“ und „Langlebigkeit“ sind. Für die Interpretation empirischer Daten bleiben aber nur die weniger scharf zu definierenden Begriffe „Infektiosität“ und „Langlebigkeit mal Mobilität“.

Im Allgemeinen muss ein Modell in der biologischen Forschung, so wie auch in anderen Bereichen der Naturwissenschaft, wesentlich einfacher sein als die Realität, da die Auswertbarkeit an einer zu großen Anzahl von Einflussgrößen leidet (In der physikalischen Forschung ist diese Erkenntnis eine Selbstverständlichkeit; um die Fallgesetze zu studieren, nimmt man nicht eine Feder, die man einer turbulent windbewegten Luftmasse aussetzt, sondern einen einfachen Körper im Vakuum. Trotzdem zweifelt niemand an der Aussagekraft von Fallexperimenten. In manchen Bereichen der Biologie besteht diese Akzeptanz immer noch nicht).

Das Modell

1) Wir beginnen mit einem Weingarten, in dem alle Reben nicht infiziert sind. Wir legen die „Häufigkeit infizierter Reben“ fest sowie die Vektorparameter „Effizienz“ und „Langlebigkeit“. An einer zufälligen Position startet der Überträger seinen Zufallskurs, wobei er immer auf eine Nachbarrebe springt. Jede Rebe wird mit jener Wahrscheinlichkeit infiziert, die durch „Effizienz“ bestimmt ist. So besucht er eine Anzahl von Reben, die durch „Lebensdauer“ festgelegt ist. Die „Lebensdauer“ ist normalverteilt

mit einer Standardabweichung, die der Wurzel des Mittelwerts entspricht. Es wird vorausgesetzt, dass es sich um eine persistente Transmission handelt. Diese Prozedur wird solange wiederholt, bis der relative Anteil infizierter Reben dem anfangs festgelegten Parameter entspricht. Auf diese Weise wird ein Infektionsmuster generiert.

- 2) Im Folgenden wird ein Beprobungsschema erzeugt, z. B. das eingangs erwähnte Kreuz aus fünf benachbarten Reben. Das Schema wird an zufällig ausgewählter Stelle im Weingarten positioniert und jeweils bestimmt, wie viele der Reben infiziert sind. Daraus erfolgt die Zuteilung in die entsprechende Infektionsklasse (0 bis 5). Dieser Schritt wird 500 mal wiederholt, stets mit zufällig gewählter Anfangsposition. Eine nach Infektionsklassen gegliederte Häufigkeitsverteilung ist das Resultat.
- 3) Die Schritte 1 und 2 werden 100 mal wiederholt. Damit ist eine statistische Aussage möglich - wir erhalten 100 nach Infektionsklassen gegliederte Häufigkeitsverteilungen (Abb. 1) bzw. eine mittlere Verteilung.
- 4) Wir wiederholen die Schritte 1 bis 3, wobei wir die Eingangsparameter „Vektoreffizienz“ und „Langlebigkeit“ systematisch variieren, „Häufigkeit infizierter Reben“ hingegen gleich lassen. „Vektoreffizienz“ kann Werte zwischen 1 % und 100 % (= jede besuchte Rebe wird infiziert) annehmen, „Langlebigkeit“ Werte zwischen 1 und 100 Reben. Durch unterschiedliche Kombination dieser beiden Werte ergeben sich bei einer Schrittweite von eins 10.000 Möglichkeiten und daher ebenso viele mittlere Häufigkeitsverteilungen. Jede davon wird im Folgenden mit einer „Zielverteilung“ verglichen, wobei Gleichung 1 Verwendung findet:

$$1) D = \sum_k |z_k - s_k|$$

D: Distanz, k: Infektionsklassen (0 bis 5, entsprechend der Anzahl infizierter Reben), z: Zielverteilung, s: durch Simulation ermittelte Modellverteilung.

Als Zielverteilung wurden zunächst die empirisch für verschiedene Virose in unterschiedlichen Weinbaugebieten Österreichs erhobenen Verteilungen verwendet. Näheres zu den Weinbaugebieten, die den empirischen Verteilungen zugrunde liegen, findet sich in GANGL et al. (2011; im Druck), wo auch erklärt wird, warum für die Analyse der unterschiedlichen Virose verschieden viele Weinbaugebiete zur Verfügung standen. Aus die-

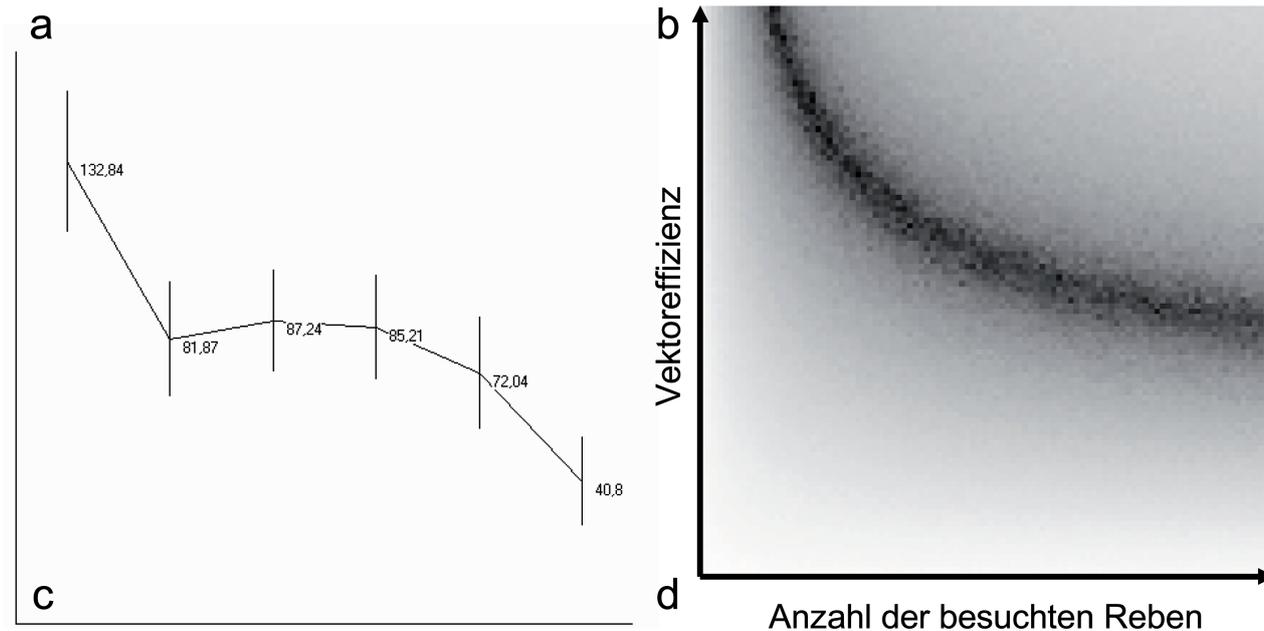
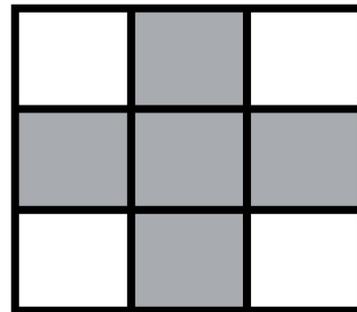
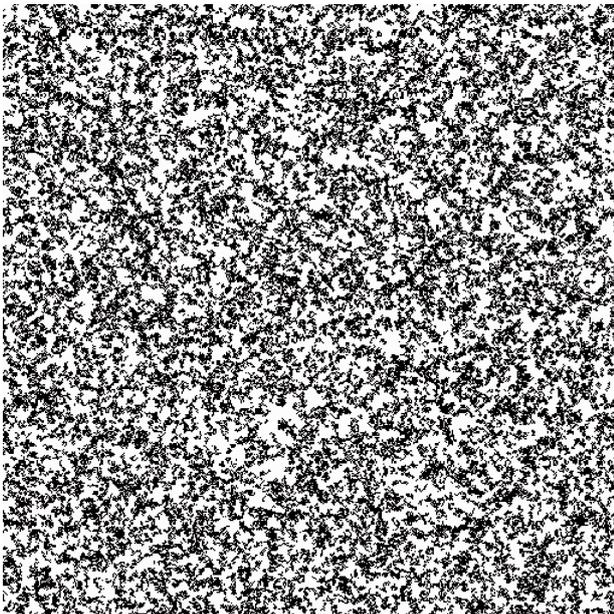


Abb. 1: Vorgehensweise bei der Simulation: a) Generieren eines Infektionsmusters (schwarz: infizierte Reben); b) Auswahl eines Beprobungsschemas (dunkel: beprobte Reben); c) Ermittlung einer nach Infektionsklassen (null bis fünf infizierte Reben) gegliederten Häufigkeitsverteilung; d) Vergleich einer Zielverteilung mit verschiedenen Modellverteilungen. Als Zielverteilung wurde gewählt: Häufigkeit infizierter Reben: 40 %; Vektoreffizienz: 80 %; Anzahl der im Mittel besuchten Reben: 20. Bei den Modellverteilungen variiert die Vektoreffizienz zwischen 1 % und 100 % und die Anzahl der besuchten Reben zwischen 1 und 100. Die Häufigkeit infizierter Reben wurde in Übereinstimmung mit der Zielverteilung mit 40 % festgelegt. Je besser die Übereinstimmung, desto dunkler der Punkt. Nähere Erläuterungen siehe Text.

sen wurde die Infektionsfrequenz ermittelt und dieser Wert auch zum Generieren aller zum Vergleich dienenden Modellverteilungen benützt.

Im Idealfall erwartet man natürlich, dass eine oder einige wenige Modellverteilungen mit der Zielverteilung am besten übereinstimmen und sich daraus Vektoreffi-

ziens und Anzahl der vom Vektor besuchten Reben für die Zielverteilung genau ermitteln lassen. Wir erwarten also einen Punkt oder Fleck auf einer Darstellung, in der die beiden Parameter gegeneinander aufgetragen sind. Stattdessen erhalten wir eine Kurve von der Art, wie sie in Abbildung 1d zu sehen ist. Regressionsanalysen haben ergeben (GANGL et al., 2011; im Druck), dass sie sich sehr gut an Funktionen mit der Gleichung

$$2) y = a + b/x^c$$

anpassen lässt. c liegt dabei zwischen $1/2$ und 1 . a ist die Mindestvektoreffizienz. b ist schwerer zu interpretieren. Jedenfalls kann man nicht unmittelbar auf die zu analysierenden Parameter zurückschließen, was natürlich nicht zufriedenstellend ist. Es ist daher erforderlich, die Methodeneffizienz zu untersuchen, etwa durch Variation des Beprobungsschemas, der Anzahl der pro Schema beprobten Reben und des Vergleichs der Kurven, die man für verschiedene Eingangsparameter erhält, um gegebenenfalls bei einer zukünftigen Probe-nahme so viel Information wie möglich zu erhalten.

Ergebnisse und Diskussion

Da alle empirischen Daten mit dem gleichen Beprobungsschema gewonnen wurden (einem Kreuz aus fünf Reben), waren wir für die Variation dieses Schemas darauf angewiesen, auch die Zielverteilungen durch Simulation zu gewinnen. Durch die Modellschritte 1 bis 3 erlangten wir also vorab mit einem gewählten Beprobungsschema eine mittlere Verteilung mit den uns be-

Eigenschafts-kombination	Vektor-effizienz	Anzahl der besuchten Reben
1	20 %	20
2	20 %	80
3	80 %	20
4	80 %	80

kannten Vektoreigenschaften Vektoreffizienz, Anzahl der besuchten Reben und natürlich dem Parameter des artifiziellen Weingartens, der Infektionshäufigkeit. Abbildung 2 zeigt die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten 16 Beprobungsschemata.

Da uns die Vektoreigenschaften bekannt waren, konnten wir für jedes Schema untersuchen, wie effizient das Schätzen dieser Eigenschaften durch Vergleich mit den Modellverteilungen möglich war. Folgende Eigenschaftskombinationen wurden für alle Schemata untersucht:

Weil die relative Häufigkeit infizierter Reben einen deutlichen Einfluss auf das Infektionsmuster hat, wurde auch dieser Parameter variiert. Alle oben angeführten Vektoreigenschaftskombinationen wurden sowohl für 20 %ige als auch für 40 %ige Infektionsfrequenz untersucht. Als Ergebnis erhielten wir einerseits die beste Übereinstimmung zwischen Zielverteilung und Modellverteilungen, und andererseits eine Grafik, in der die beiden Vektoreigenschaften gegeneinander aufgetra-

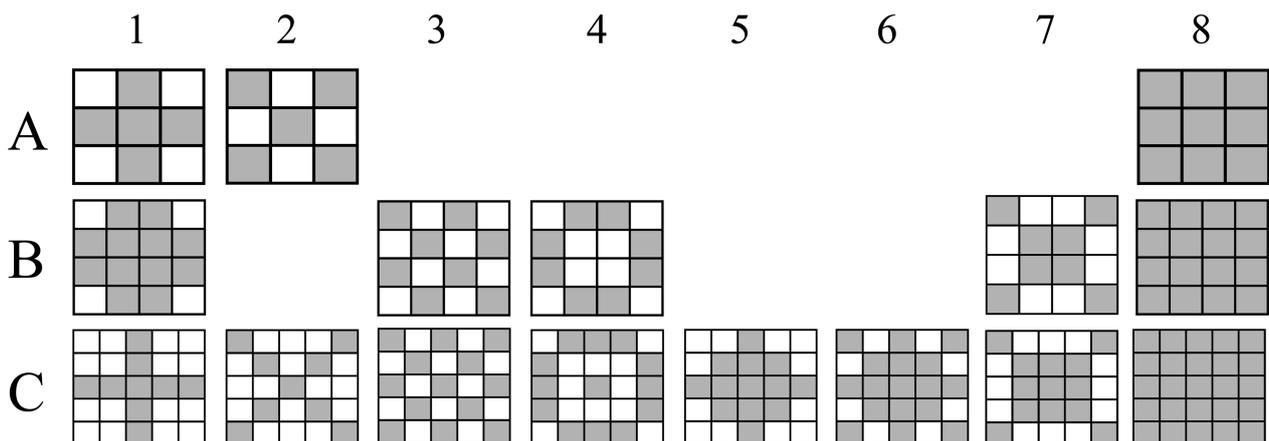


Abb. 2: Die 16 Beprobungsschemata, die daraufhin verglichen wurden, inwieweit sie eine effiziente Schätzung der Vektoreigenschaften ermöglichen. Die grauen Felder repräsentieren die beprobten Reben, deren Position zueinander aus den Schemata erkannt werden kann. Die Anzahl der beprobten Reben pro Schema variiert zwischen fünf (A1 und A2) und fünfundzwanzig (C8).

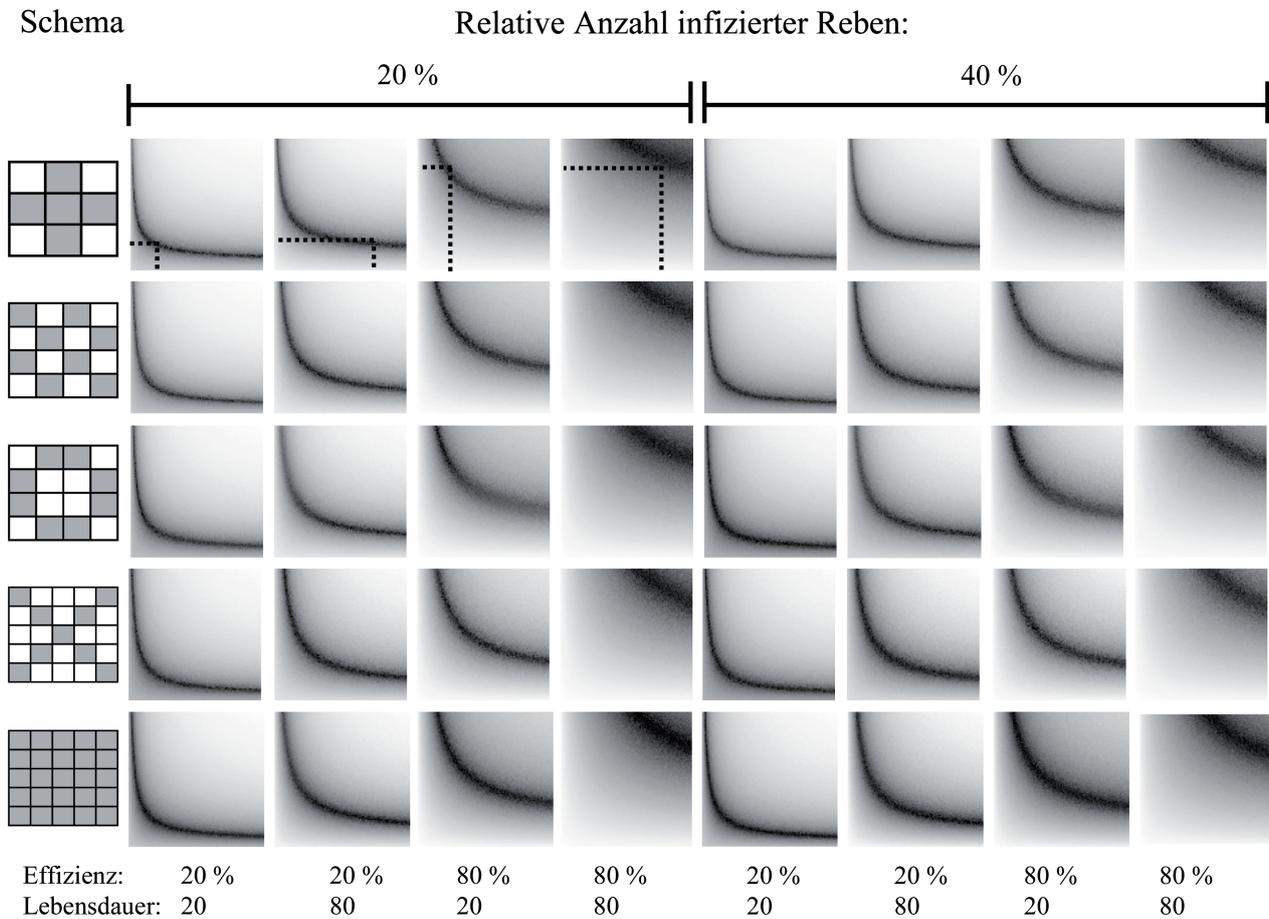


Abb. 3: Übereinstimmung zwischen Zielverteilung und Modellverteilungen für einige der 16 Beprobungsschemata. Für das erste Schema ist die Position der Zielverteilungen eingezeichnet. Ausgewählte Beprobungsschemata (von oben nach unten): A1, B3, B4, C2 und C8.

gen sind und für jede Eigenschaftskombination der Grad der Übereinstimmung angezeigt wird. Von besonderem Interesse war natürlich die Frage, ob wir für manche Beprobungsschemata statt einer Kurve eine die Schätzung der Vektoreigenschaften besser ermöglichende Darstellung (Punkt oder Fleck) erhalten und ob dieser Wechsel tatsächlich vom Schema oder eher von der Anzahl der pro Schema untersuchten Reben abhängt. Beispielhaft ist das Ergebnis für fünf Beprobungsschemata in Abbildung 3 dargestellt.

Wie sich zeigt, ist die geringe Unterscheidbarkeit aller Infektionsmuster, die Elemente der von Gleichung 2 gebildeten Kurve sind, ein modellimmanentes Problem. Das bedeutet, dass es einfach ist, Vektoren geringer Effizienz und Langlebigkeit von solchen zu unterscheiden, die hohe Vektoreffizienz und Langlebigkeit aufweisen, aber sehr schwer, solche anhand ihrer Auswir-

kungen zu differenzieren, die geringe Effizienz mit hoher Langlebigkeit oder aber hohe Effizienz mit geringer Langlebigkeit kombinieren. Weder durch Beprobungsschemata, die eine größere Fläche aufweisen, noch durch solche, bei denen mehr Reben beprobt werden, kommt man zu einer Darstellungsform, die nicht Gleichung 2 entspricht. Diese ist bemerkenswert stabil und wird auch durch die relative Häufigkeit infizierter Reben über einen weiten Bereich nicht beeinflusst, obwohl die resultierenden Infektionsmuster sehr unterschiedlich sind. Die Unabhängigkeit von der Infektionsfrequenz ist deshalb sehr wichtig, weil dem Modell die Annahme eines homogenen Weingartens zugrunde liegt, eine Annahme, die wenig realistisch ist, denn eine einheitliche Anbaufläche liegt nicht in allen Weinbaugebieten vor. Durch Inhomogenität kann die lokale Infektionsfrequenz variieren - etwa weil Weingärten

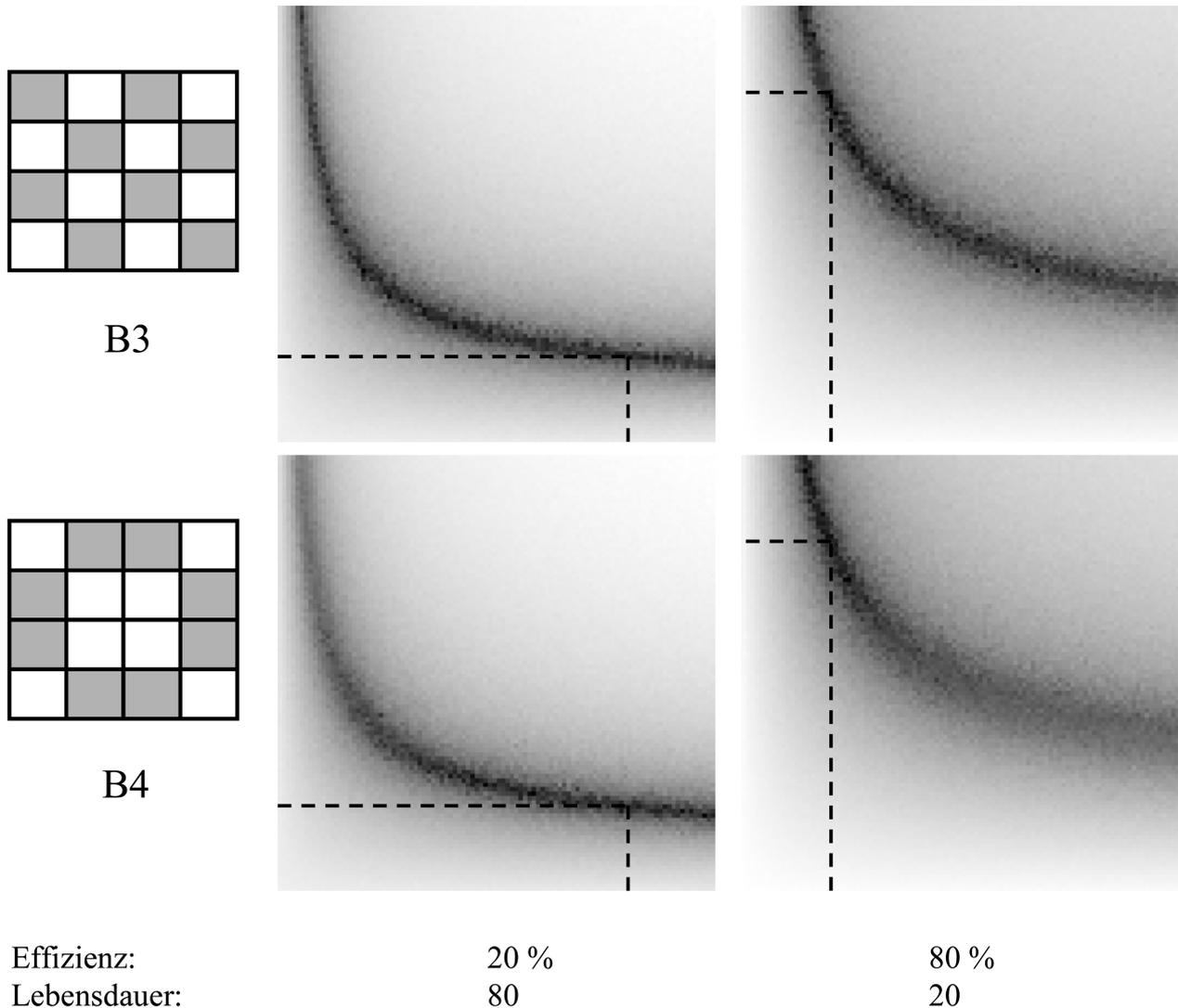


Abb. 4: Bestimmbarkeit der Vektoreigenschaften für zwei verschiedene Beprobungsschemata mit je acht beprobten Reben. In beiden Fällen liegen alle Modellverteilungen, die der Zielverteilung ähneln, auf einer Kurve der durch Gleichung 2 gegebenen Form. Dennoch sind die ähnlichen Modellverteilungen im Fall von Beprobungsschema B4 wesentlich stärker im Bereich der Zielverteilung gelegen, als dies bei B3 der Fall ist.

unterschiedlich alt sind oder aus verschiedenen stark anfälligen Sorten bestehen oder weil die Wachstumsbedingungen unterschiedlich sind, nicht aber der Modus der Pathogentransmission. Wie man aber sieht, ist das Modell gegen Variationen der Infektionsfrequenz robust, und es ist daher nicht zu erwarten, dass diese Inhomogenität die Modellaussagen über die Vektoreigenschaften wesentlich beeinflusst.

Auch wenn allgemeine Faktoren, wie die Ausdehnung des Beprobungsschemas und die Anzahl der beprobten Reben, keinen Einfluss auf die Bestimmbarkeit der

Vektoreigenschaften haben, gibt es doch zwei Muster, die in dieser Hinsicht positiv hervorstechen, nämlich B4 und C4 (dargestellt für B4 in Abbildung 4).

Bei diesen quasi kreisförmigen Beprobungsschemata sammeln sich die Modellverteilungen stärker um die Zielverteilung, und die übrigen Abschnitte der Kurve wirken daher „fahl“. Bei allen anderen Schemata, auch jenen mit sehr vielen beprobten Reben, ist dies hingegen nicht oder in einem deutlich geringeren Ausmaß der Fall.

Um die Güte verschiedener Beprobungsschemata zu

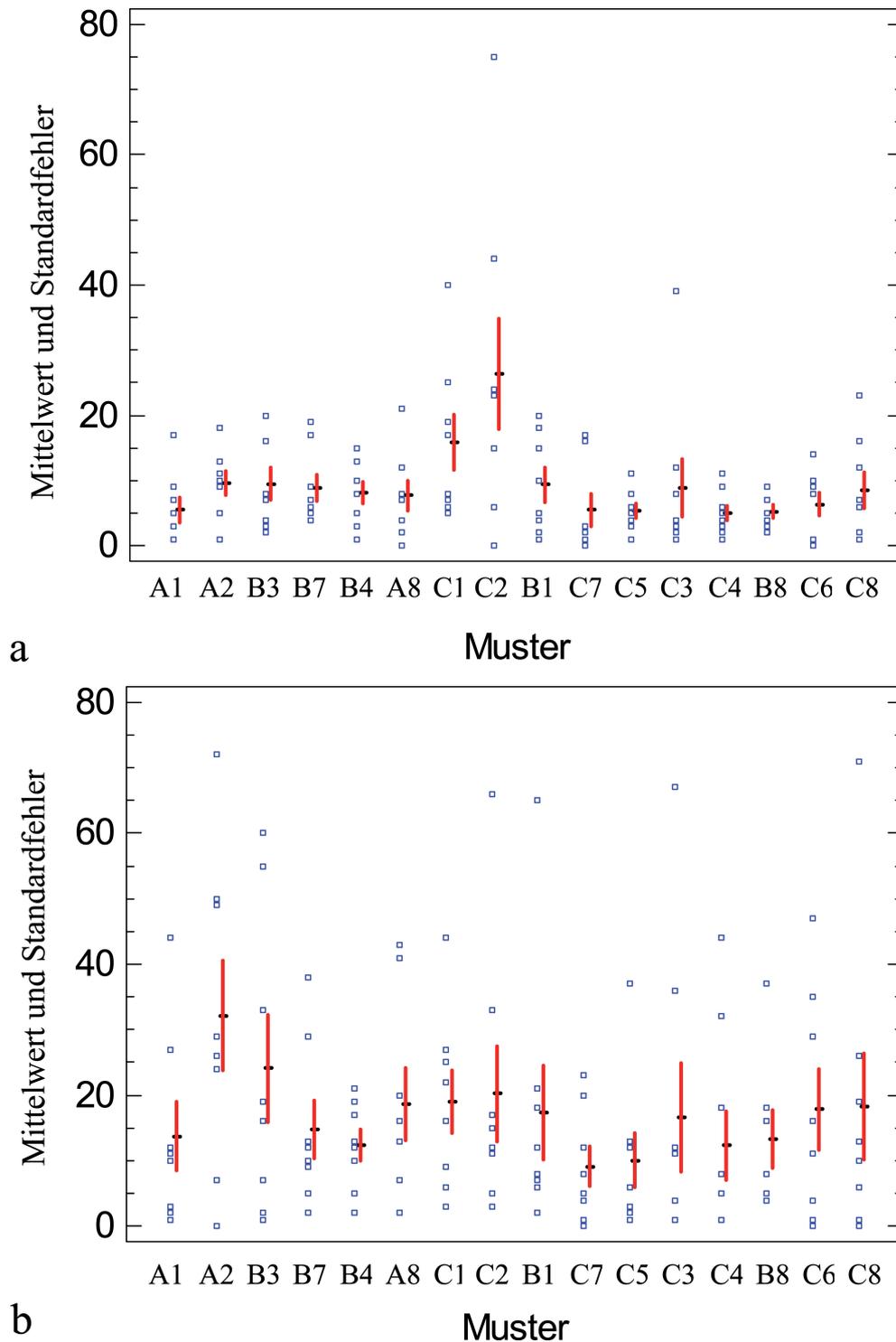


Abb. 5: Abweichung der Vektoreigenschaft „Effizienz“ (a) bzw. „Lebensdauer“ (b) zwischen Zielverteilung und jener Modellverteilung, die der Zielverteilung am ähnlichsten ist. Dargestellt sind die Absolutbeträge der Differenzen.

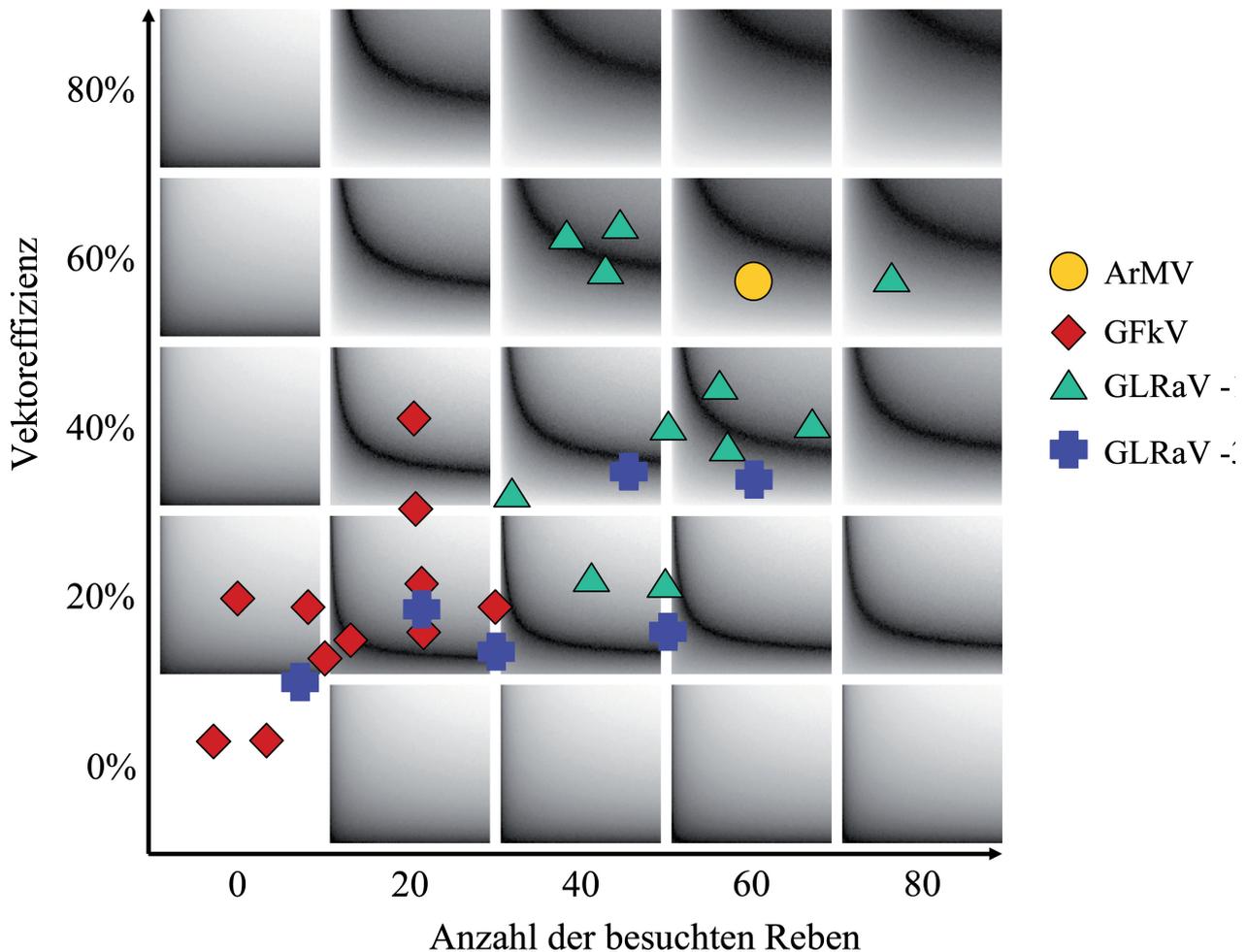


Abb. 6: Übereinstimmung zwischen Modell- und Zielverteilung. Die Vektoreigenschaften der Zielverteilung werden diskret variiert und dadurch die Hintergrundbilder vom Typ der Abbildung 1 in der dort beschriebenen Weise generiert. Indem man als Zielverteilung die empirischen Verteilungen wählt (also diejenigen, die für verschiedene Virosen in unterschiedlichen Weinbaugebieten erhoben worden sind) und die resultierenden Kurven mit denjenigen aus dem Abbildungshintergrund vergleicht, kann man deren Vektoreigenschaften schätzen (Vordergrund). Jedes Symbol in der Grafik repräsentiert für den entsprechenden Virustyp (Legende) ein Weinbaugebiet.

vergleichen, wurde die Abweichung zwischen geschätzten und tatsächlichen Vektorparametern bei jener Modellverteilung untersucht, die der Zielverteilung am ähnlichsten (Gleichung 1) ist. Das Ergebnis ist für die beiden Eigenschaften in Abbildung 5 dargestellt. Es gibt bedeutende Unterschiede zwischen den Mustern. A1, B4, B7, C7 und C5 zeigen bezüglich beider Parameter verhältnismäßig geringe Abweichungen. Wichtig ist hier vor allem die Streuung, die gering sein sollte, damit Schätzungsfehler nicht allzu groß sind. Betrachtet man beide Parameter, zeigt B4 die geringste Streuung, bezüglich der Vektoreffizienz sind C4, C5 und B8 hervorzuheben. Für die meisten Muster gilt je-

doch, dass die der Zielverteilung ähnlichste Modellverteilung irgendwo auf der Kurve Gleichung 2 liegen kann, und generell lässt sich sagen, dass die Abweichungen zu groß sind, um durch Bestimmung der ähnlichsten Modellverteilung genaue Aussagen über die Vektoreigenschaften erhalten zu können. Die Frage, ob die Höhe der Werte von „Effizienz“, „Lebensdauer“ und „Infektionsfrequenz“ deren Abschätzbarkeit beeinflusst, wurde ebenfalls untersucht, es konnte aber kein Einfluss festgestellt werden (nicht dargestellt). Wie bereits erwähnt, ist die Form jener Kurve, die die beste Übereinstimmung der Modellverteilungen mit

der Zielverteilung beschreibt, bemerkenswert robust gegenüber den Faktoren Beprobungsmuster, relative Häufigkeit infizierter Reben und damit auch gegenüber Inhomogenität der beprobten Fläche. Es ist daher zunächst interessant zu untersuchen, wie sich die Form der Kurve ändert, wenn man die Vektoreigenschaften ändert. Wir haben das für das Beprobungsschema A1 und eine Infektionsfrequenz von 30 % analysiert (Abb. 6, Hintergrund).

Ist die Vektoreffizienz null oder auch die Anzahl der besuchten Reben, ergibt sich keine Übereinstimmung zwischen Ziel und Modellverteilung, denn es entstehen keine Infektionsmuster. Mit zunehmender Vektoreffizienz wird die Krümmung der Kurve schwächer, und sie rückt von der X-Achse und auch von der Y-Achse ab. Mit zunehmender „Anzahl der besuchten Reben“ schwächt sich die Kurvenkrümmung nur wenig ab, das Abweichen von der X-Achse ist geringer und das Abweichen von der Y-Achse kaum festzustellen. Verändert man die Vektoreigenschaften der Zielverteilung in 20er-Schritten, erhält man daher recht gut voneinander unterscheidbare Kurven, die man mit denjenigen vergleichen kann, die man empirisch (für die unterschiedlichen Weinbaugebiete und Virose) ermittelt hat. Natürlich kann auch eine Kurve zwischen zwei oder sogar drei benachbarten liegen. Daraus ergibt sich die Position auf Abbildung 6 und damit die Schätzung der Vektoreigenschaften.

Das Ergebnis dieser Untersuchung stimmt qualitativ mit dem analytischeren Verfahren (GANGL et al., 2011; im Druck; eine nähere Beschreibung der empirischen Daten erfolgt in dieser Publikation) überein. Man erkennt deutlich, dass ArMV und GLRaV-1 durch Vektoren übertragen werden, die sehr effizient sind und auch langlebig. Was letztere Eigenschaft betrifft, kann die Übertragung natürlich auch in einem „Generationsstaffellauf“ erfolgen, indem die jeweils nächste Generation Position und Infektion von der vorigen übernimmt, das Resultat wäre in diesem Fall das gleiche.

Die Verbreitung von GFkV erfolgt offenbar eher durch kurzlebige und wenig effiziente oder durch sehr mobile Vektoren (dass GFkV keinen Vektor besitzt, ist zwar möglich, soll aber hier nicht diskutiert werden). Bei GLRaV-3 ist die Vektoreffizienz niedrig, die Langlebigkeit hingegen vergleichsweise höher (alle Werte liegen auf oder unterhalb der ersten Mediane).

Für die vorliegende Untersuchung ist die Beobachtung wichtig, dass trotz aller Streuung die einzelnen Virose

zwar teilweise überlappende, aber dennoch erkennbare Cluster bilden. Das zeigt nämlich, dass die Methode Eigenschaften misst, in denen sich die einzelnen Virose bzw. ihre Vektoren konstant unterscheiden.

Literatur

- FRICK, W.F., POLLOCK, J.F., HICKS, A.C., LANGWIG, K.E., REYNOLDS, D.S., TURNER, G.G., BUTCHKOSKI, C.M. and KUNZ, T.H. 2010: An emerging disease causes regional population collapse of a common North American bat species. *Science* 329(5992): 679-682
- GANGL, H., LEITNER, G. und TIEFENBRUNNER, W. 2000: Die Verbreitung rebschädigender Viren, Bakterien und bodenbürtiger Vektoren in den österreichischen Weinbaugebieten Thermenregion und Mittelburgenland. *Mitt. Klosterneuburg* 50: 119-130
- GANGL, H., LEITNER, G. und TIEFENBRUNNER, W. 2001: Rebschädigende Viren, Bakterien und bodenbürtige Vektoren im österreichischen Weinbaugebiet Carnuntum. *Mitt. Klosterneuburg* 51: 123-132
- GANGL, H., LEITNER, G., RENNER, W. und TIEFENBRUNNER, W. 2002: Rebschädigende Viren, Bakterien und bodenbürtige Vektoren in der österreichischen Weinbauregion Steiermark. *Mitt. Klosterneuburg* 52: 54-62
- GANGL, H., LEITNER, G. und TIEFENBRUNNER, W. 2003: Rebschädigende Viren, Bakterien und bodenbürtige Vektoren in den österreichischen Weinbaugebieten Wachau und Südburgenland. *Mitt. Klosterneuburg* 53: 77-85
- GANGL, H., LEITNER, G. und TIEFENBRUNNER, W. 2006: Rebschädigende Viren, Bakterien und bodenbürtige Vektoren in den donau nahen österreichischen Weinbaugebieten zwischen Krems und Wien. *Mitt. Klosterneuburg* 56: 116-123
- GANGL, H., LEITNER, G., und TIEFENBRUNNER, W. 2008: Rebschädigende Viren, Bakterien und bodenbürtige Vektoren im Weinviertel und ein Vergleich mit anderen österreichischen Weinbaugebieten. *Mitt. Klosterneuburg* 58: 35-48
- GANGL, H., LEITNER, G., HACK, C., TIEFENBRUNNER, A., TIEFENBRUNNER, M. and TIEFENBRUNNER, W. 2011: Comparison of virus infection patterns in Austrian vineyards with simulated ones and some conclusions about transmission. *Mitt. Klosterneuburg* (im Druck)
- HERTZ, J. von, KROGH, A. and PALMER, R.G. (1990): Introduction to the theory of neural computation. - Reading (Massachusetts): Addison-Wesley, 1990
- NOWAK, M.A., TARNITA, C.E. and WILSON, E.O. 2010: The evolution of eusociality. *Nature* (466): 1057-1062
- RUMELHART, D.E., HINTON, G.E., WILLIAMS, R. 1986: Learning representations by back-propagating errors. *Nature* 323(6188): 533-536
- SMITH, J., VAN DYKEN, D. and ZEE, P.C. 2010: A generalization of Hamilton's rule for the evolution of microbial cooperation. *Science* 328(5986): 1700-703
- WOOD, S.N. 2010: Statistical inference for noisy nonlinear ecological dynamic systems. *Nature* 466: 1102-1104

Manuskript eingelangt am 15. September 2010