

# Kåluglen (*Mamestra brassicae* (L.), Lepidoptera, Noctuidae). Udviklingsmuligheder i Danmark belyst ved simpel simulation

LEIF ØGAARD.

Øgaard, L.: The cabbage moth (*Mamestra brassicae* (L.), Lepidoptera, Noctuidae). Development in Denmark illustrated by a simpel simulation. Ent. Meddr 50: 36-46. Copenhagen, Denmark 1983. ISSN 0013-8851.

The developing conditions for this species are generally so favourable in Denmark that massive attacks against various crops ought to occur frequently. Such attacks do not, however, take place and this may be caused by climatic and diapause conditions. A simple model describes how simulation can be used in helping to understand developing possibilities in relation to changing climatic conditions. The calculations indicate that three weeks of flying is optimal. Larvae, in contrast to pupae, are incapable of overwintering.

Leif Øgaard, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, Zoologisk Institut, Bülowvej 13, DK-1870 København V, Denmark.

## Summary

The cabbage moth, *Mamestra brassicae* (L.), is widely distributed in most of Europe and Asia. The female moth is highly fecund, and the larva is polyphagous. Furthermore, no efficient natural enemy has yet been found, so optimal conditions for development and population growth should be present. However, though common in Denmark, the moth seldom reaches pest-status. Searching for an explanation for this it has appeared that the presence of facultative diapause (instead of obligatory) in the over-wintering pupae adds substantially to the mortality in parts of the population.

The present investigation is made to show that a combination of facultative diapause and certain climatic conditions can be disadvantageous to an insect species. This is demonstrated by means of a very simpel simulation model, which describes the relationship between temperature and time for development. This model is derived from a formula used by Davidson (1944) in his investigations on *Drosophila* eggs:

$$\frac{1}{D_x} = \frac{1}{GD_x} (T^\circ - t_0) dx$$

where	D	=	developing time
	GD	=	degree-days for development
	T°	=	temperature during development
	t <sub>0</sub>	=	lower temperature treshold
	d	=	days at T
	x	=	development state (egg, larva, pupa)

Using simulated data from different monthly temperatureaverages and assuming different times for egg-laying, calculations has resulted in a series of estimates as shown in Fig. 5. Each line in this figure shows in 1/D and in obtained degree-days how development progresses from eggs until pupation and emerge of imagines. Based on these estimates some conclusions may be drawn:

1. The model predicts that the Danish summer will never be so cold as to prevent the development, and never warm enough as to allow the development of two generations. These cases are empirically experienced.
2. During 5 years light-trap catches have shown that the cabbage moth has an extended flight period of 8-10 weeks each year. Nevertheless, the present calculations indicate that only offspring from flight in a short period (2-3 weeks) will develop properly and overwinter as diapausing pupae.

3. It seems that in areas where the climate favours development of one to one and a half generation, an extended flight period is a good survival strategy for species with facultative diapause. In this way it is ensured that at least some part of the population will have its flight at the right time. Certainly, under such conditions an obligatory diapause would have been more advantageous.

## INTRODUKTION.

Kåluglen er vidt udbredt tværs over det Eurasiske kontinent, fra ca. 30° N. i syd til ca. 70° N. i nord. I den centrale del af dette udbredelsesområde optræder kåluglens larve som meget alvorligt skadedyr på bl.a. sukkerroe. En lang række forhold ligger til grund herfor, bl.a. kan nævnes kåluglens store fekunditet, optimale klimaforhold i dette område givende mulighed for to årlige generationer, samt tilsyneladende mangel på effektive naturlige fjender.

I Danmark er kåluglen almindelig og den har mindst een generation om året. Også her er formeringspotentiallet stort (2500-3000 æg/hun er ikke usædvanligt), og der er heller ikke herhjemme fundet effektive naturlige fjender. Da larverne tillige er polyfage, skulle der være muligheder for voldsomme og hyppige opformeringer af kåluglen i Danmark. En gennemgang af »Månedsoversigt over plantesygdomme« udgivet af Statens Plantepatologiske Forsøg – nu Statens Planteværnscenter – fra 1940 – 1980 afslører imidlertid, at der aldrig er registreret større angreb af kåluglen i Danmark. Ganske vist omtales enkelte mindre angreb af ugerne kålugle, bedeugle (*Discestra trifolii*, (Hufn.)) og haveugle (*Lacanobia oleraceae*, (L.)) sammen, men disse angivelser er værdiløse i denne forbindelse, da kåluglens andel i angrebene ikke kan udledes.

Årsagerne til, at kåluglen ikke optræder i større omfang herhjemme, er vanskelige at få øje på. Der er imidlertid tegn på, at noget af forklaringen kan ligge i kombinationen af diapauseforhold og suboptimale danske klimaforhold.

En del undersøgelser har vist, at kåluglen har både sommer- og vinterdiapause, begge fakultative og begge optrædende i puppestadiet. Sommerdiapausen induceres af en kombination af lange dage og stærk varme, og vil derfor ikke forekomme i danske populationer. Vinterdiapausen, derimod, er helt nødvendig for at pupperne kan overvintre, og den optræder derfor hvert år, når mindst 14 dage af larvetiden er tilbragt ved

døgn med mindre end 16 timers dagslys (Hansen, 1979). Videre udvikling kan ikke ske førend pupperne har tilbragt mindst 10 uger i kulde (under ca. 5°C). Specielt dette forhold angives i litteraturen som hovedårsag til, at kåluglen ikke kan trives syd for Middelhavet, hvor en sådan lang kuldeperiode ikke forekommer.

Den her foreliggende undersøgelse er foretaget med henblik på at vise, hvordan simulationsprincippet kan anvendes til at give større forståelse for insekters udviklingsmuligheder under forskellige klimatiske omstændigheder.

### Simulation

Fremfor at foretage utallige temperaturmålinger og populationstællinger, er undersøgelsen baseret på en meget simpel simulationsmodel. Simulation er idag en hyppigt anvendt forskningsmetode, når man står overfor hændelser, hvori mange faktorer ændrer sig samtidig. I sådanne tilfælde søger man at simplificere hændelsesforløbet ved at opstille en forklarende model heraf – sædvanligvis som en formel, regressionsligning eller lignende.

Modellen benyttes derefter til simulation, der foregår ved, at alle faktorer, undtagen een, holdes konstant i en række beregninger. Dette gentages ved, at man lader modellens andre faktorer variere enkeltvis på skift, og man får til sidst en mængde resultater, der viser hvordan den enkelte faktor virker i hændelsesforløbet. Når hændelsen er analyseret på denne måde, kan man foretage en sammenligning mellem det beregnede resultat og resultater fra empiriske observationer af samme hændelse i naturen.

Hvis der er god overensstemmelse (fit) mellem de to typer resultater, har man opnået to ting:

1. Fingerpeg om, at modellen er et tilfredsstillende udtryk for hændelsen.
2. Forståelse for de enkelte faktors virkning i den undersøgte hændelse.

Hvis der imidlertid er dårlig fit mellem det beregnede og det observerede resultat, må modellen underkastes en revision. Oftest

viser det sig, at nogle af modellens forudsætninger ikke har været holdbare.

I den aktuelle situation bestemmes kåluglens udviklingshastighed af temperaturen, og udviklingen nået på et bestemt tidspunkt vil afhænge af æglægningstidspunktet og temperaturen i tiden herefter. I det følgende søges opstillet en model, der kan beskrive disse to forhold.

## MODELLEN

### Kåluglens udviklingsdata

Med henblik på at komme frem til modellen, må udviklingstidens afhængighed af temperaturen undersøges empirisk. De forskellige udviklingstrin påvirkes forskelligt af temperaturen, og må derfor undersøges hver for sig. Udviklingstiden  $D$  (Fig. 1) er målt for æg ( $D_{\text{æ}}$ ), larver ( $D_{\text{l}}$ ) og præpupper + pupper ( $D_{\text{p}}$ ) ved tre forskellige temperaturer (14°, 19,5° og 25°C), der er valgt efter de tilstedeværende faciliteter (Tabel 1). Dersom man i et koordinatsystem, i stedet for  $D$ , afbilder  $1/D$  over temperaturen under udviklingen ( $T$ ), fås tilnærmelsesvis rette linier, der erfaringsmæssigt kan ekstrapoleres til skæring med  $X$ -aksen. Selv om denne linearitet er en tilnærmelse, kan udviklingsnulpunktet ( $t_0$ ) aflæses med god tilnærmelse hvor  $1/D = 0$ . Kun temperaturer over  $t_0$  bidrager til udviklingen og de betegnes derfor: effektive temperaturer ( $T - t_0$ ) (Fig. 2).

temperaturer med tiden ( $d$ ) tilbragt ved disse temperaturer (formel 1). Faktorerne  $GD$  og  $t_0$  er konstanter, der er karakteristiske for hver art, og ofte for hvert udviklingstrin. For at kende det samlede antal  $GD$  til gennemførelse af en bestemt udvikling, må  $t_0$  bestemmes, enten ved aflæsning på Fig. 2, eller ved beregning som angivet med formel 2.

For kåluglens æg, larver og pupper er  $t_0$  (Tabel 2) udregnet ved formel 2 og  $GD$  (Tabel 3) er beregnet efter formel 1 på basis af data fra Tabel 1 og 2.

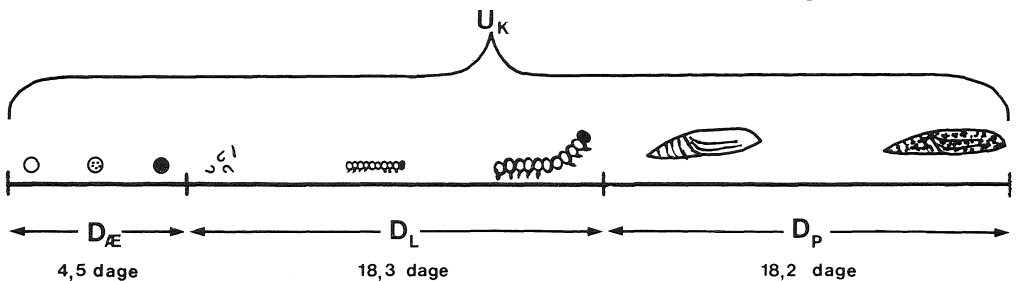
Ved en omstrukturering af formel 1 fås et udtryk, hvorved udviklingstiden  $D$ , ved en hvilken som helst konstant temperatur, kan beregnes (formel 3). Efter yderligere omstrukturering af formel 3 fås formel 4, der allerede for små 40 år siden blev benyttet af Davidson (1944) til at udtrykke sammenhængen mellem temperatur og udviklingstid hos æg af bananfluer (*Drosophila* sp.). Dersom denne formel tilføres faktor  $d$ , fremkommer formel 5, der beskriver den opnåede udvikling ved et tal mellem 0 og 1:

Når udviklingen starter, er  $d = 0 \rightarrow 1/D = 0$

Når udviklingen er slut, er  $d = D \rightarrow 1/D = 1$

Det er udtryk 5, der i det følgende anvendes som model til beskrivelse af udviklingens forløb i såvel laboratorium som i fri natur. Kåluglens udvikling ( $U_k$ ) fra æg til puppeklækning kan beskrives således:

$$U_k = 1/D_{\text{æ}} + 1/D_{\text{l}} + 1/D_{\text{p}}$$



Figur 1. - Kåluglens livscyklus og definition af  $D$ , her ved 25°C.

Figure 1. Development of the cabbage moth shown to define  $D$  for the three stages.

### Modellens opbygning

For at forstå modellens opbygning, vil det være hensigtsmæssigt at gennemgå nogle principper vedrørende forholdet mellem temperatur og udviklingstid. Et hyppigt anvendt udtryk for den påkrævede mængde af effektive temperaturer er begrebet grad dage ( $GD$ ), der beregnes ved at gange effektive

### Svingende temperatur

Medens modellen giver en tilfredsstillende beskrivelse af et insekts udvikling ved konstante temperaturforhold indenfor et interval på ca. 10° - 30°C, kan visse usikkerheder opstå, hvis modellen benyttes til beskrivelse af en udvikling i naturen, hvor temperaturen svinger kontinuerligt. I sådan-

ne situationer behøves ingen ændringer af modellen, blot man kan få det svingende temperaturforløb udtrykt ved en gennem-

snitstemperatur, der kan indgå som konstanttemperatur på T's plads i modellen.

### FORMLER

$$(1) \quad GD = d(T^{\circ} - t_0)$$

$$(2) \quad GD \text{ v. } 25^{\circ} = GD \text{ v. } 14^{\circ} : D_{25}(25 - t_0) = D_{14}(14 - t_0)$$

$$(3) \quad D = \frac{GD}{T - t_0}$$

$$(4) \quad 1/D = 1/GD (T - t_0)$$

$$\text{æg:} \quad 1/D = 1/70,5 (T - 9,3) = -0,138 + 0,0144 \times T$$

$$\text{larver:} \quad 1/D = 1/299,5 (T - 8,6) = -0,028 + 0,0033 \times T$$

$$\text{pupper:} \quad 1/D = 1/363 (T - 5,2) = -0,014 + 0,0028 \times T$$

$$(5) \quad \frac{1}{D_x} = \frac{1}{GD} (1 - t_0) d_x$$

$$\frac{1}{D_{\text{æ}}} = 0,0140 (T - 9,3) d_{\text{æ}}$$

$$\frac{1}{D_l} = 0,0033 (T - 8,6) d_l$$

$$\frac{1}{D_p} = 0,0028 (T - 5,2) d_p$$

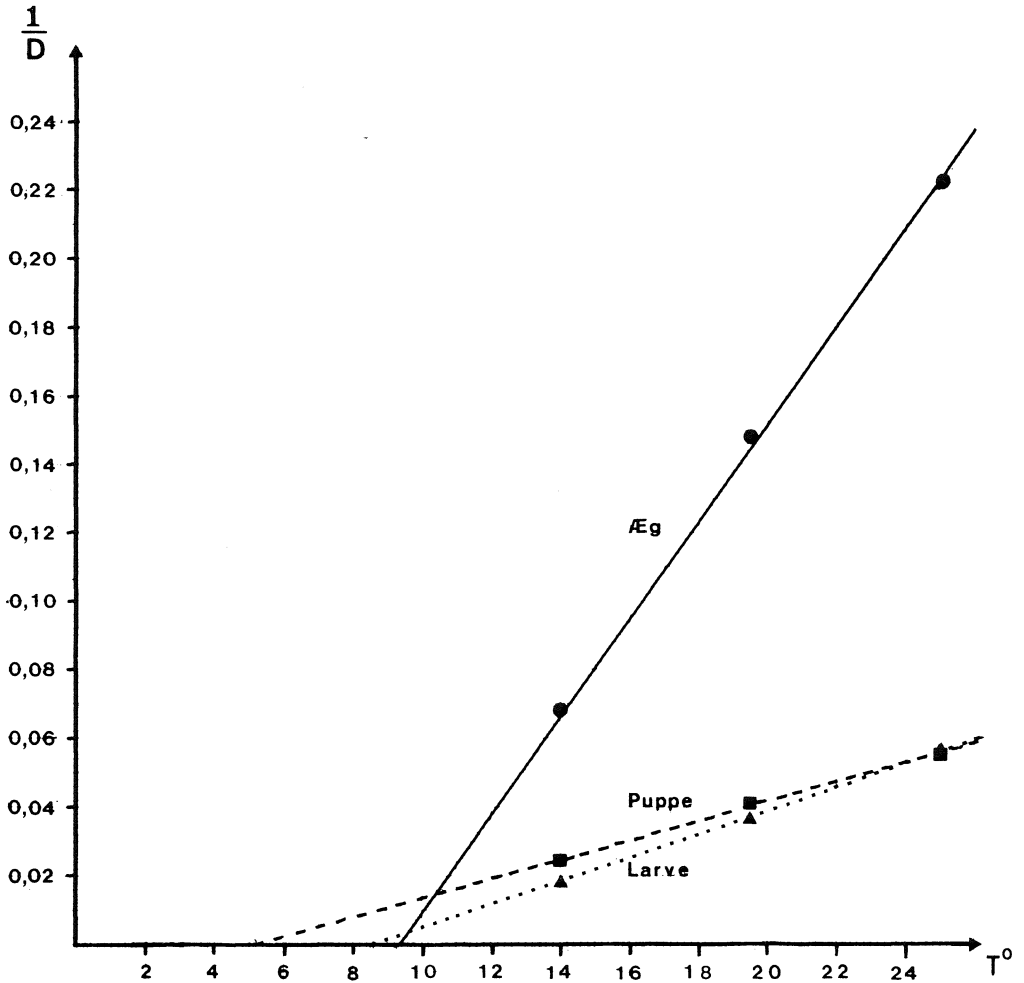
Tabel 1. Udviklingstider i dage for æg, larver og pupper

Stadium	T°	D	var.	no. obs.	no indiv./obs.
Æg	14	15,4	0,1 <sup>1</sup>	1	ca. 200
	19,5	6,7	0,1 <sup>1</sup>	1	ca. 200
	25	4,5	0,1 <sup>1</sup>	1	ca. 200
Larve	14	54,9*	—	—	—
	19,5	27,5	0,89 <sup>2</sup>	23	1
	25	18,3	0,10 <sup>2</sup>	89	1
Puppe	14	41,7	0,84 <sup>2</sup>	14	1
	19,5	24,6	0,40 <sup>2</sup>	20	1
	25	18,2	0,15 <sup>2</sup>	21	1

\* Anslået ved ekstrapolation af data for enkelte larvestadier

<sup>1</sup> Direkte usikkerhed på observationen

<sup>2</sup> Standardafvigelse på middeltallene (S.E.)



Figur 2. – Sammenhængen mellem T og 1/D, hvor D = udviklingstiden og T = temperaturen

Figure 2. Relationship between T and 1/D. D = Time for development. T = Temperature during development

Tabel 2. Udviklings-nulpunkter ( $t_0$ ) for æg, larver og pupper

Stadium:	Æg	Larve	Puppe
14°/19,5°C:	9,8	8,5	6,1
14°/25°C:	9,5	8,6	5,5
19,5°/25°C:	8,2	8,6	3,9
Gennemsnit:	9,2	8,6	5,2
Variation*:	8,6-9,8	6,4-9,9	3,0-6,6

\* Beregnet ud fra variationen angivet i Tabel 1

Tabel 3. Graddageantal for æg, larve og puppe, beregnet efter formel 2.

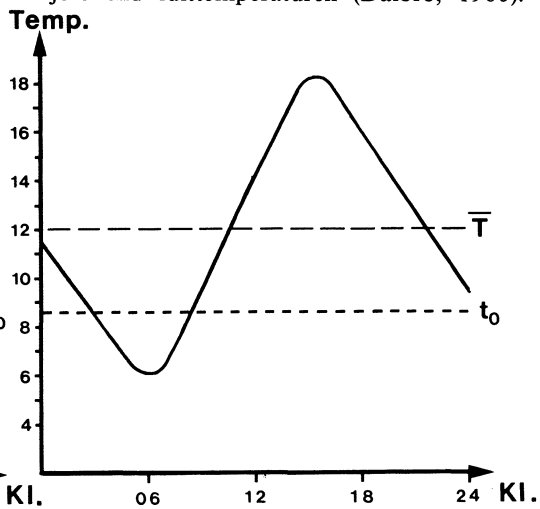
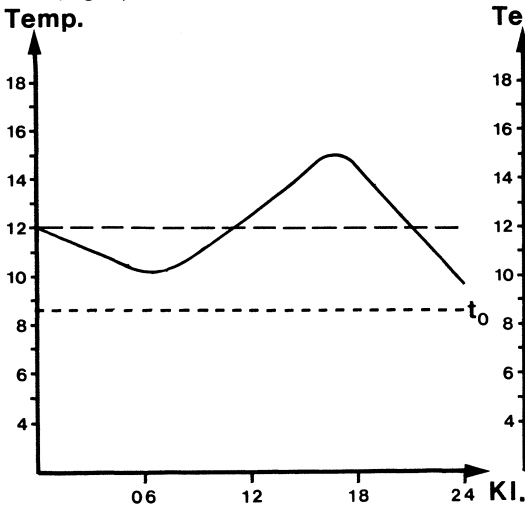
Stadium:	Æg	Larve	Puppe
ved 14°C:	74	297	377
ved 19,5°C:	69	300	352
ved 25°C:	71	301	360
Gennemsnit:	71,3	299,5	363,0

Til graddageberegninger ud fra svingende temperaturer kan benyttes adskillige metoder, bl.a. har Allen (1976) udarbejdet en række ret komplicerede sinus/cosinus relationer. I nærværende undersøgelse skelnes i stedet mellem to typer af døgnkurver:

- A. I tilfælde, hvor døgnets temperatur ikke kommer under  $t_0$ , kan døgnets middeltemperatur benyttes direkte.
- B. I tilfælde, hvor temperaturen en del af tiden er lavere end  $t_0$ , beregnes gennemsnitstemperaturen på basis af de timer, hvor temperaturen var over  $t_0$  (Fig. 3).

### Simulationsdata.

Den udvikling kålugleindivider vil have nået på et givet tidspunkt (Y) i naturen, vil være bestemt af, 1) hvornår æggene blev lagt (X) samt, 2) temperaturen i tiden X til Y. Ud fra denne betragtning er der foretaget en række beregninger, dels med forskellige simulerede æglægningstidspunkter (mellem 1. juni og 9. august), dels med forskellige simulerede temperaturer indsat i modellen for T (5 forskellige sommertyper som angivet i Tabel 4). En række målinger har vist, at jordtemperaturen i sommerperioden er op til 5° højere end lufttemperaturen (Dalbro, 1960).

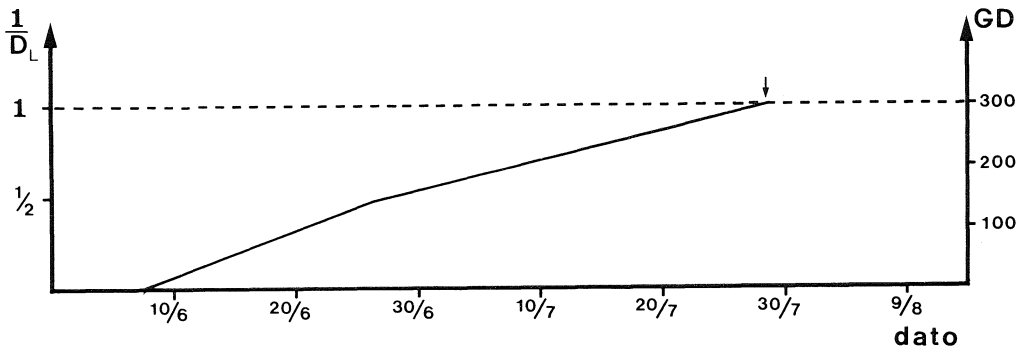


Figur 3. - Vurdering af termohydrografkurver illustreret ved to skematiserede døgnkurver med samme døgn gennemsnit ( $\bar{T}$ ) på 12°C. Med udgangspunkt i f. eks.  $t_0 = 8,6$  for larveudvikling fås:

- 3 a:  $T > t_0$  i 24 timer og døgnets graddagebidrag beregnes derfor ud fra  $\bar{T}$  i 24 timer:  $GD = 24/24 (12,0 - 8,6) = 3,4$  GD
- 3 b:  $T > t_0$  i 18 timer og graddagebidrag beregnet ud fra  $\bar{T}$  i disse 18 timer:  $GD = 18/24 (13,7 - 8,6) = 3,8$  GD

Figure 3. Two hypothetical temperature courses, for 2 days with the same average (12°C), is shown to illustrate how the sum of degeedays (GD) can be calculated. If  $t_0 = 8,6$  for larval development we get:

- 3a.  $T > t_0$  during all 24 hours, so the amount of GD is calculated from all 24 hours:  $GD = 24/24 (12,0 - 8,6) = 3,4$  GD.
- 3b.  $T > t_0$  during only 18 hours, and the average temperature for these 18 hours is used:  $GD = 18/24 (13,7 - 8,6) = 3,8$  GD



Figur 4. – Test af modellen, her til beskrivelse af larveudvikling. Ud fra principperne i Figur 3 a og b beregnes T og indføres i:  $1/D_1 = 0.0033 (T - 8,6) d_1$   
Fra forsøgets start (d. 8./6. 1978) til forpupning indledes (ca. 28./7. 1978) angiver kurven, dels i  $1/D$  (venstre ordinat), dels i GD (højre ordinat), hvor langt udviklingen er nået.

Figure 4. An initial test of the model was performed for the larval development in nature. Using the principles described in Figs. 3a and 3b the daily sum of GD were calculated:  $1/D_1 = 0.0033 (T - 8,6) d_1$   
From start of larval development (June 8 1978) until pupation takes place (July 28 1978) the figure shows the progress of development in  $1/D$  (left ordinate) as well as in number of GD (right ordinate)

Beregninger af puppernes udvikling i jorden i ca. 5 centimeters dybde foretages af denne grund med temperaturer der er ca. 12 – 22% højere end de registrerede lufttemperaturer.

### Prøvesimulation

For at få indtryk af modellens evne til at beskrive en udvikling i naturen, foretoges en prøvesimulation med et kuld nyklækkede kåluglelarver, der blev udsat på små blomkålsplanter i en voliere. Ved siden af opstillede en termohygrograf, der registrerede temperaturen i larvernes udviklingsperiode (8/6 til ca. 30/7 1978). Konstanttemperaturen, der indgår som T i modellen, blev udregnet døgn for døgn, efter princippet angivet i Fig. 3, hvorefter udviklingen blev beregnet ved hjælp af delmodellen for larveudviklingen:

$$\frac{1}{D_1} = 0,0033 (T - 8,6) d_1$$

## RESULTATER

### Prøvesimulationen

I Fig. 4 ses resultatet af prøvesimulationen. Beregningerne er angivet ved en linie, der starter ved  $1/D = 0$  den 8. juni og slutter ved

$1/D = 1$  den 28. juli. Modellen angiver således en udviklingstid på 50 dage.

Samme resultat opnås med formel 3, dersom udviklingstiden beregnes efter at udviklingen er fulden. For den pågældende periode var gennemsnitstemperaturen =  $14,6^{\circ}\text{C}$ :

$$D = \frac{299,5 \text{ GD}}{14,6 - 8,6 \text{ G}} = 50 \text{ dage}$$

Larvernes udvikling fulgtes empirisk ved jævnlige tilsyn, men da udviklingen sluttede mellem to tilsyn kan udviklingstiden ikke angives helt præcist:

$$D = 48 \text{ dage} \pm 2 \text{ dage}$$

Det ses heraf, at det beregnede resultat tilsyneladende ligger indenfor den usikkerhed, der er på det observerede resultat. På denne baggrund er modellen benyttet i et forsøg på at forudsige, hvordan udviklingen vil forløbe under forskellige hypotetiske temperaturforhold.

### Simulationsresultater

Som angivet tidligere, følges 8-9 kåluglehold gennem 5 forskellige sommertyper ud fra de

data, der er opstillet i Tabel 4. På samme måde som i Fig. 4 angives udviklingen for 42 kombinationer af æglægningstidspunkt og sommertype, og der lægges specielt vægt på, hvornår ægudviklingen er slut ( $U_k = 1$ ), hvornår larveudviklingen er slut ( $U_k = 2$ ), og hvornår puppeudviklingen er slut ( $U_k = 3$ ). Resultatet af de 42 beregninger ses i Fig. 5 a-e. På disse figurer er endvidere anført – ved skravering – i hvilken periode diapause-induktion indledes. I dagene efter ca. 22. august vil der være mindre end 16 timers dagslys, og kun larver, der forpupper sig senere end 14 dage fra denne dato, vil kunne overvinde puppe.

For at sammenligne disse kurver med kåluglens reelle forekomst, er i Fig. 5 f anført fangst af kålugler på 20 danske lokaliteter gennem 5 år (Thygesen, in litt.).

Ved en gennemgang af Fig. 5 ses, at den mest hensigtsmæssige æglægningsperiode kun strækker sig over 2-4 uger hver sommer. Æg lagt i denne gunstige periode vil i løbet af sommeren udvikles under temperaturforhold, der medfører forpupning på et tidspunkt, hvor diapause vil være induceret i pupperne (prikket på Fig. 5). Som konsekvens heraf kan man skelne mellem 3 æglægningsperioder: præ-gunstig, gunstig og post-gunstig.

## DISKUSSION

### *Prægunstig æglægning*

For æg lagt i denne periode gælder, at larveudviklingen fuldendes førend der induceres diapause i pupperne. Dette vil resultere i forekomst af en sen 2. generations flyvning i den post-gunstige periode. I visse tilfælde kan sensommer og efterår være så kølige, at non-diapausepupper ikke når at klækkes, men må overvinde sammen med normale diapause-pupper. Da førstnævnte ikke tolererer frost, vil de omkomme hvis vinteren bliver kold.

### *Post-gunstig æglægning*

For afkom af sentflyvende hunner, efter såvel en 1. generation som en eventuel 2. generation, vil der ikke være mulighed for at udviklingen når til puppestadiet. Da hverken imagines, æg eller larver kan overleve selv den mildest tænkelige vinter, vil denne del af populationen gå til grunde.

### *Udviklingsmuligheder*

Selv om det stadig må holdes klart, at den store variation på  $t_0$  maner til forsigtighed når Fig. 5 skal tolkes videre, kan man dog søge at se på, hvad modellen fortæller om ting, vi på forhånd er bekendt med.

Det er en kendsgerning at kåluglen optræder i Danmark hvert år, og da kåluglen tydeligt ikke er en migratorisk art, må dette betyde, at selv den koldeste sommer og vinter kan overleves. Ligeledes tyder enkelte års flyvekurver på, at en 2. generations flyvning ofte forekommer fra sidst i august til ind i september. Begge disse forhold forudsiges af modelberegninger, d.v.s. dels at kåluglen kan overleve en hvilken som helst tænkelig dansk sommer, dels at en 2. generations flyvning kan indledes mellem 15. august og 1. oktober, afhængigt af sommertypen.

Man kan nu vælge at tro på, at nærmere undersøgelser vil vise, at de  $t_0$ , der er benyttet, er sande, og ud fra den synsvinkel benytte modellen til at give svar på forhold vi er usikre overfor: a) Kan to generationer gennemføres? b) er forekomst af diapause udelukkende gunstig? og c) hvorfor er flyveperioden så lang?

a. Af Fig. 5 fremgår, at kun i en usandsynlig varm sommer (HVS) eller i den varmeste sommer i nyere tid (RVS) skulle der være mulighed for gennemførsel af to årlige generationer, forudsat at flyvningen indledes allerede omkring 1. juni. Somre af denne type er karakteristiske for en middelsommer syd for Danmark, i områder, hvor kåluglen gennemfører to årlige generationer efter indledende flyvning sidst i maj (nordgrænse: ca. 52° N.)

b. Da kåluglen i hele udbredelsesområdet har en fakultativ diapause, kan den med succes gennemføre to, evt. tre generationer om året i Mellem- og Sydeuropa. Udviklingsmæssigt ligger Danmark i et klimabælte, der muliggør udvikling af mere end een generation, men altså ikke to fulde generationer. Dette medfører bl.a., at der ud af en flyveperiode på 2-3 måneder kun vil være afkom fra en begrænset flyvning over ca. 3 uger, der overlever. Forekomsten af den fakultative diapause, hvor nødvendig den end er for vinter-overlevelsen, kan således tænkes at være en medvirkende årsag til, at store dele af kåluglepopulationen omkommer hvert år.



Tabel 4. – Simulationsdata.

4 a: Temperaturdata.

Måned	HVS	RVS	HMS	RKS	HKS
Juni	16,9 (1970)	16,5	14,2	14,3	12,2 (1929)
Juli	18,8 (1941)	17,2	16,0	14,0	13,5 (1898)
August	19,2 (1975)	18,9	15,3	12,8	12,8 (1902)
September	15,5 (1947)	15,5	12,3	10,6	10,2 (1912)
Oktober	11,3 (1907)	9,5	8,1	7,4	5,4 (1922)

HVS = Hypotetisk varm sommer ud fra varmeste måneder gennem 90 år.

RVS = Reelle varmeste sommer – år 1947.

HMS = Hypotetisk middelsommer sammensat af månedsmiddel.

RKS = Reelle koldeste sommer – år 1902.

HKS = Hypotetisk kold sommer ud fra koldeste måneder gennem 90 år.

Ifølge Dalbro (1960) er jordtemperaturen i forpupningsdybde ca. 10% – 20% højere end lufttemperaturen. For præpuppen- og puppeudviklingen må ovenstående data korrigeres op med en bestemt procentsats: for juni: + 21,8%, for juli: + 18,3%, for august + 11,8%, for september: + 11,5%

4 b: Tidsdata.

Udviklingen følges for æg-hold (kohorder) lagt med 10 dages mellemrum fra 1/6 – 19/8:

1/6 – 10/6 – 20/6 – 30/6 – 10/7 – 20/7 – 30/7 – 9/8 – (19/8)

Figur 5. – Forudsigelser af kåluglens udviklingsmuligheder i naturen, baseret på modelberegninger med data fra Tabel 4. Efter samme princip, som er benyttet i Fig. 4, viser hver kurve udviklingsforløbet fra æglægning til imagines' fremkomst.

Figur 5a-e. Definition af HVS, RVS, HMS, RKS og HKS ses i Tabel 4. Uk er defineret p. 38.

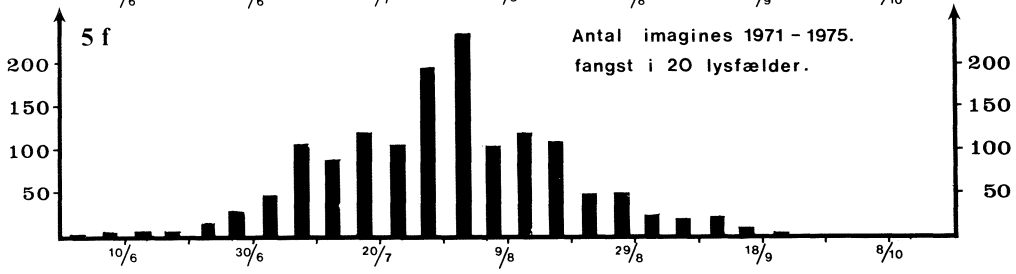
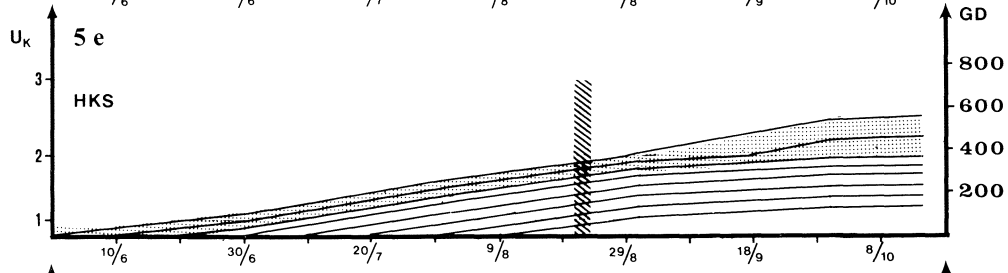
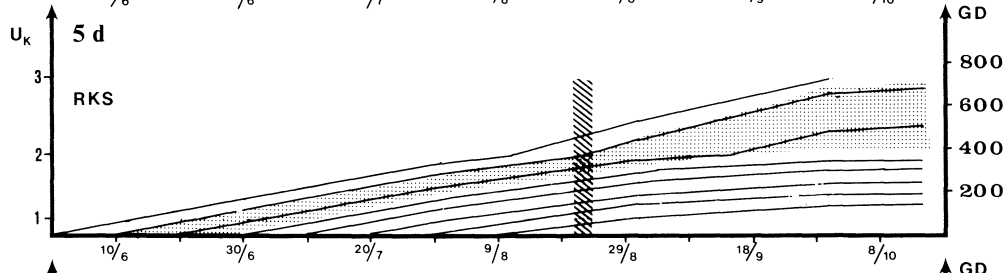
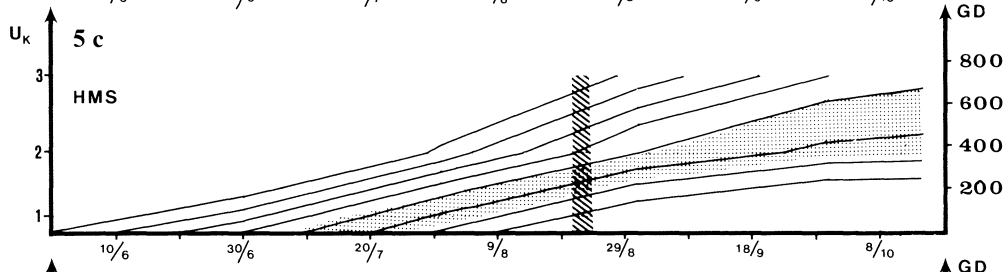
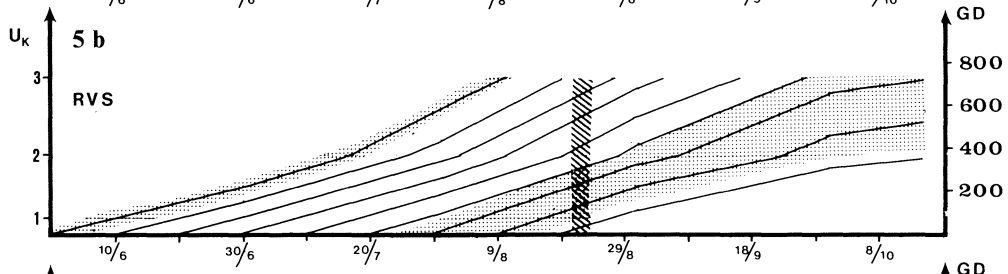
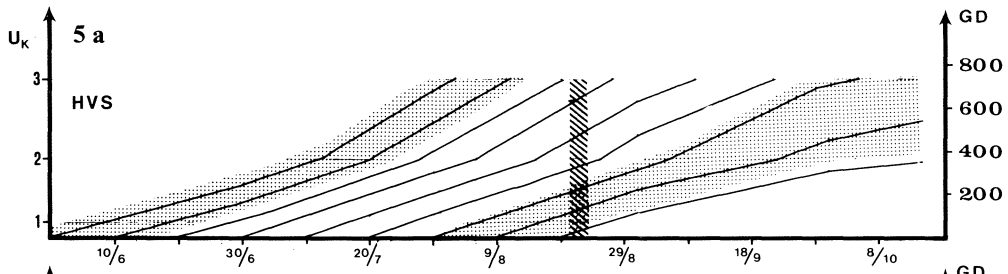
De lodret skraverede felter angiver perioden, hvor diapauseinducering indledes (21.-23./8.).

Figur 5f. Flyvning gennem 5 år på 20 danske lokaliteter er her anført for at give sammenligningsgrundlag med den naturlige population, (Thygesen, in litt.).

Figure 5. The chances for cabbage moth development in nature, predicted by the model using calculations with data from Table 4. As in Fig. 4 each line shows how development progresses from eggs are laid until adults emerge.

Figure 5a-5e The data for HVS (hypothetical hottest summer), RVS (actual hottest summer), HMS (average summer), RKS (actual coldest summer) and HKS (hypothetical coldest summer) i shown in Table 4. The vertical hatching shows the period where diapause-induction is initiated.

Figure 5f 5 years flight on 20 Danish localities are shown to compare with the presence of the actual natural population.



For kåluglens vedkommende ville det være hensigtsmæssigt at have obligatorisk diapause i Danmark, således som en lang række ugle og spindere har det.

c. Afhængigt af sommertypen vil den korte, gunstige flyveperiode på 2-3 uger ligge på forskellige tidspunkter. I varme somre er det fra ca. 25. juli til 15. august, i middelsomre fra 10. til 25. juli og i kolde somre fra 10. til 30. juni. Man må gøre sig klart, at en kåluglepopulation naturligvis ikke på forhånd kan »vide« hvor varm den kommende sommer vil blive. Af denne grund er det sandsynligt, at der ikke er selektion i retning af en bestemt kort flyveperiode hvert år, men snarere selektion mod en udstrakt flyveperiode, hvorved kåluglepopulationen garderes mod et hvilken som helst udfald af sommervejret.

Med denne række af betragtninger mener jeg at have påvist, hvordan en simpel simulationsmodel kan være med til at øge forståelsen af uoverskuelige hændelser eller systemer. Dette på trods af, at de forhåndenværende oplysninger (især  $t_0$ ) er påhæftet de store usikkerheder, der er forårsaget af, at udviklingstiderne er målt ved relativt høje (i forhold til  $t_0$ ) temperaturer. Sidstnævnte forhold viser, at det er af yderste vigtighed at måle udviklingstiden ved lavest mulige temperaturer, når man laver undersøgelser, der baserer sig på  $t_0$ -værdier og graddage.

Som afslutning vil jeg gerne takke Zoologisk Institut, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole samt Statens Planteværnscenter for at stille materialer og faciliteter til rådighed for disse undersøgelser i forbindelse med mit hovedfag-speciale. Endvidere

en hjertelig tak til Jens Kvist Nielsen og Holger Philipsen, som har været behjælpelige med kommentarer og gennemlæsning af manuskriptet.

### Litteratur

- Allen, J. C., 1976: A modified sine wave method for calculating degree days. – Environ. Entomol. 5: 388-396.
- Campbell, A. and M. Mackauer, 1975: Thermal constants for the development of the pea aphid and some of its parasites. – Canad. Entomol. 107: 419-423.
- Dalbro, K., 1960: Temperaturmålinger over og under jordoverfladen ved Statens Forsøgsstation Blangstedgaard 1935-1958. – Tidsskrift for Landøkonomi 1960, s. 197-218.
- Davidson, J., 1944: On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. – Journ. Anim. Ecol. 13: 26-38.
- Dreisig, H., 1977: Autøkologi – Zoologi 2 & 4. – Kompendium v. Zoologisk Laboratorium KU 1977.
- Hansen, L. Ø., 1979: Undersøgelser af kåluglens biologi og laboratorieopdrætsbetingelser med særlig henblik på biologisk bekæmpelse i Danmark. – Hovedfags-speciale fremlagt på biblioteket ved Afd. for Landbrugs- og Havebrugszoologi, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København.
- Hopkins, A. D., 1918: Periodical events and natural law as a guide to agricultural research and practice. – Month. Weath. Rev. U. S. Dep. Agric. Suppl. 9: 1-42.
- Shelford, V. E., 1927: An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate. – Bull. Ill. St. Nat. Hist. Surv. 16: 311-440.
- Thygesen, Th., in litt.: Upublicerede fangstdata, venligst udlånt af personalet ved Statens Planteværnscenter.