

The background image shows a field with a green stake in the foreground. The stake is covered in small insects, likely flies. To the left of the stake is a green measuring cup with markings. The field is sandy and appears to be a study site. In the distance, there are trees and a clear sky.

Populationsökologische Untersuchungen zur Spargelfliege
(*Platyparea poecilopectera*) und Zwiebelfliege (*Delia antiqua*)
unter besonderer Berücksichtigung des Einsatzes von
Simulationsmodellen im Integrierten Pflanzenschutz

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
am Fachbereich Biologie / Chemie / Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

vorgelegt von
Mathias W. Otto
aus Erpen

Bayreuth, Februar 2002

Der praktische Teil der vorliegenden Arbeit erstreckte sich vom November 1996 bis zum März 2000 und wurde vom Verfasser am Institut für Pflanzenschutz im Gartenbau der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft (BBA) in Braunschweig sowie an der Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz in Mainz durchgeführt. Die Betreuung der Arbeit während dieser Zeit oblag Dr. Martin Hommes der BBA. Darüber hinaus wurde die Arbeit extern von Herrn Prof. Dr. K. Fiedler am Lehrstuhl für Tierökologie I der Universität Bayreuth begleitet.

Eine Einschreibung für ein Promotionsstudium in Bayreuth erfolgte zwischen dem SS 1998 und dem WS 2000/2001.

Erstgutachter: Prof. Dr. K. Fiedler

Zweitgutachter: Prof. Dr. K. Dettner

Gliederung

	Seite
1. Einleitung	
1.1. <i>Einführung und Zielsetzung</i>	1
1.2. <i>Problematik der behandelten Kulturen und Schadorganismen</i>	3
1.3. <i>Einsatz von Computermodellen im Integrierten Pflanzenschutz</i>	5
1.4. <i>Arbeitsziele</i>	7
A. Spargelfliege <i>Platyparea poeciloptera</i>	
A.1. Material und Methoden	
A.1.1. Biologie und Verbreitung	8
A.1.2. Lebensdauer und Fekundität	11
A.1.3. Ressourcennutzung	12
A.1.4. Ausbreitung („Dispersal“)	12
A.1.4.1. Wiederfang-Versuche	13
A.1.4.2. Temperaturabhängige Aktivität	14
A.1.5. Versuchsflächen	14
A.1.6. Entwicklung eines geeigneten Fallentyps	16
A.1.6.1. Fallenfarben	16
A.1.6.2. Fallenformen	18
A.1.6.3. Optimierung von Stableimfallen	19
A.1.7. Erfassung der Populationsdynamik im Freiland	20
A.1.8. Erfassung des Flugverlaufs	21
A.1.9. Befallskontrollen und Sammeln von Puppen	22
A.1.10. Schlupf von Puppen im Freiland	22
A.1.11. Schlupf von Puppen unter kontrollierten Bedingungen	23
A.1.12. Einfluß von Puppenherkunft, Anlagenalter und Befallszeitpunkt auf den Schlupf von Puppen im Folgejahr	24
A.1.13. Statistische Auswertung	25
A.2. Ergebnisse	
A.2.1. Lebensdauer und Fekundität	27
A.2.2. Ressourcennutzung	28
A.2.2.1. Räumliche Verteilung von Puppen und Befall	28
A.2.2.2. Puppendichte in Trieben und ihre Konsequenzen für die Fitneß von <i>P. poeciloptera</i> und die Pflanzengesundheit	30
A.2.3. Ausbreitung („Dispersal“)	34
A.2.3.1. Wiederfang-Versuche	34
A.2.3.2. Temperaturabhängige Aktivität	37

A.2.4.	Entwicklung eines geeigneten Fallentyps	38
A.2.4.1.	Fallenfarbe	38
A.2.4.2.	Fallenform	41
A.2.4.3.	Optimierung von Stableimfallen	42
A.2.5.	Zusammenhang zwischen Fallenfängen und Befall	44
A.2.6.	Flugverläufe 1997-99	45
A.2.7.	Einfluß des Geschlechts auf den Puppenschlupf	50
A.2.8.	Schlupf von Puppen im Freiland	51
A.2.9.	Schlupf von Puppen unter kontrollierten Bedingungen	54
A.2.9.1.	Einfluß von konstanten und alternierenden Temperaturen	54
A.2.9.2.	Einfluß der Puppenherkunft und des Anlagenalters	56
A.2.9.3.	Einfluß des Befallszeitpunkts	60
A.3.	<i>Diskussion und Schlußfolgerungen</i>	
A.3.1.	Lebensdauer, Fekundität und allgemeine Biologie	63
A.3.2.	Ressourcennutzung	64
A.3.3.	Ausbreitung („Dispersal“)	68
A.3.4.	Fallendesign und Wirtsfindung	71
A.3.5.	Populationsdynamik	73
A.3.5.1.	Flugverläufe	73
A.3.5.2.	Puppenschlupf im Freiland und Labor	76
A.3.5.3.	Steuerung der Populationsdynamik	78
A.3.6.	Bedeutung der Ergebnisse hinsichtlich einer Modellierung	79
A.3.7.	Bedeutung der Ergebnisse für den Integrierten Pflanzenschutz	80
A.3.8.	Zusammenfassende Betrachtung der Ökologie von <i>P. poeciloptera</i>	83
B.	Zwiebelfliege <i>Delia antiqua</i>	
B.1.	<i>Material und Methoden</i>	
B.1.1.	Biologie, Verbreitung und Schadbilder	86
B.1.2.	Insektenzuchten	88
B.1.3.	Versuche zu Entwicklungsgeschwindigkeiten unter naturnahen und kontrollierten Bedingungen	89
B.1.4.	Versuchsflächen	91
B.1.5.	Verwendete Fallen	92
B.1.6.	Aufstellung und Kontrolle von Fallen	93
B.1.7.	Befallsverteilung und Befallsstärke	95
B.1.8.	Modellierung	95
B.1.9.	Statistische Auswertung	96

B.2. Ergebnisse	
B.2.1. Temperaturabhängige Entwicklung	97
B.2.2. Populationsdynamik	99
B.2.2.1. Fang von Imagines	99
B.2.2.2. Flugverläufe	103
B.2.2.3. Schlupfkäfige	103
B.2.2.4. Verteilung von Diapausepuppen auf dem Feld	105
B.2.2.5. Zuchten im Freilandinsektarium	106
B.2.3. <i>Simulationsmodell</i>	
B.2.3.1. Modellstruktur	107
B.2.3.2. Entwicklungsfunktionen	108
B.2.3.3. Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen Altersklassen und Entwicklungsstadien	110
B.2.3.4. Reproduktion	112
B.2.3.5. Dormanz	112
B.2.3.6. Flugaktivität	113
B.2.3.7. Benutzeroberfläche	113
B.2.3.8. Simulationsbeispiel für den Standort Papenburg 1999	114
B.2.4. <i>Vergleich von Simulation und Flugverlauf</i>	114
B.3. Diskussion	
B.3.1. Labor- und Freilanduntersuchungen zur Populationsdynamik	119
B.3.2. Modellstruktur und Anpassung der biologischen Parameter	124
B.3.3. Simulationsgüte	126
B.3.4. Nutzung des Modells als Expertensystem im Integrierten Pflanzenschutz	129
3. Schlußbetrachtung	131
4. Zusammenfassung	133
5. Summary	136
6. Literatur	139
Anhang	150
Danksagung	171

Abbildungsverzeichnis

	Seite
Einleitung	
Abb. 1: Überblick und Zusammenhang der verschiedenen Arbeitsbereiche.	2
Methodenteil <i>P. poeciloptera</i>	
Abb. 2: <i>Platyparea poeciloptera</i> ; a) Männchen; b) Weibchen mit ausgefahrenem Ovipositor.	9
Abb. 3: Ei von <i>P. poeciloptera</i> a) in einem Spargeltrieb, b) auf Fließpapier.	12
Abb. 4: Fallenpaar für Farbversuche bestehend aus einer grasgrünen Kontrollfalle und einer Falle mit Testfarbe.	18
Abb. 5: Vergleich der Attraktivität verschiedener Fallenformen	19
Ergebnisteil <i>P. poeciloptera</i>	
Abb. 6: Zusammenhang zwischen der Anzahl befallener Pflanzen und Stengel.	30
Abb. 7: a) Häufigkeitsverteilung der Anzahl von Spargelfliegenpuppen in befallenen Trieben. b) Zusammenhang zwischen Triebdurchmesser und Belegzahl. Daten 1997 mit Pflanzenmaterial aus kommerziellen Spargelflächen.	32
Abb. 8: Zusammenhang zwischen der Seneszenz von Spargeltrieben („vertrocknete“ Triebe), der Belegzahl und dem Triebdurchmesser.	34
Abb. 9: Spontane Flugaktivität in Abhängigkeit von der Temperatur.	38
Abb. 10: Relative Fängigkeit von Stableimfallen unterschiedlicher Farbe.	39
Abb. 11: Einfluß der Reflektivität verschiedener Fallenfarben auf die Attraktivität für <i>P. poeciloptera</i>	40
Abb. 12: Fanghöhe von <i>P. poeciloptera</i> an Stableimfallen in Abhängigkeit von der Vegetationshöhe.	42
Abb. 13: Zusammenhang zwischen Fallenfängen und Befall.	44
Abb. 14: Exemplarische Flugverläufe 1999.	47
Abb. 15: Flugaktivität, Lufttemperatur und Niederschlag für die Region Braunschweig 1998.	49
Abb. 16: Vergleich der Emergenz aus Schlupfkäfigen und Fallenfängen.	52
Abb. 17: Puppenschlupf 2000 unter kontrollierten Bedingungen im Labor.	58
Abb. 18: Schlupf der Puppen der Befallszeitversuche 1998 und 1999 im Labor.	61
Methodenteil <i>D. antiqua</i>	
Abb. 19: Lebenszyklus <i>Delia antiqua</i> mit Überdauerungsstadien.	87
Abb. 20: Wasserfalle zum Fang von <i>D. antiqua</i>	93
Ergebnisteil <i>D. antiqua</i>	
Abb. 21: Präovipositionsperiode unter konstanten (Labor) und unter Wechseltemperaturen (Freilandinsektarium).	98
Abb. 22: Vergleich von Wasserfallen und Klebetafeln zum Fang von <i>D. antiqua</i> 1998.	100
Abb. 23: Vergleich von Wasserfallen, Klebefallen mit und ohne Folienüberzug. Aufstellung der Fallen unabhängig voneinander.	102
Abb. 24: Attraktivität verschiedener Fallenfarben für <i>D. antiqua</i>	103
Abb. 25: Modellstruktur angelehnt an Söndgerath (1987).	108
Abb. 26: Temperaturabhängige Entwicklungsraten; Experimentelle Daten und im Modell verwendete Entwicklungsfunktionen.	110

Abb. 27:	Übergangswahrscheinlichkeit vom Larval- in das Pupalstadium in Abhängigkeit vom biologischen Alter und der Umgebungstemperatur.	111
Abb. 28:	Simulationsbeispiel für den Standort Papenburg 1999.	114
Abb. 29:	Beobachtete und simulierte Flugaktivität 1997.	116
Abb. 30:	Beobachtete und simulierte Flugaktivität 1998.	117
Abb. 31:	Beobachtete und simulierte Flugaktivität 1999.	118
Anhang		
Abb. A-1:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1997; Regionen Braunschweig und Mainz.	164
Abb. A-2a:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1998; Regionen Bonn, Hannover, Mainz, Mannheim, Münster, und Salzwedel.	165
Abb. A-2b:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1998; Region Braunschweig.	166
Abb. A-3a:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1999; Region Braunschweig.	167
Abb. A-3b:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1999; Regionen Mainz und Münster.	168
Abb. A-3c:	Flugverlauf <i>P. poeciloptera</i> 1999; Regionen Bonn, Darmstadt, Freiburg, Hannover, Potsdam und Salzwedel.	169
Abb. A-4:	Beispiel der graphischen Darstellung der simulierten Alterklassenverteilung; Zwiebelfliegenmodell (SWAT 3.5); Standort Papenburg 1997.	170

Tabellenverzeichnis

	Seite
Methodenteil <i>P. poeciloptera</i>	
Tab. 1: Versuchsstandorte und Anzahl der Versuchsflächen Spargel 1997-99.	15
Tab. 2: Abkürzungen und Farbkennzeichnungen der in Versuchen verwendeten Farben.	17
Tab. 3: Übersicht über die Versuche zur Attraktivität verschiedener Fallenfarben.	17
Tab. 4: Befall von Spargel zu unterschiedlichen Zeitpunkten in Freilandkäfigen.	25
Ergebnisteil <i>P. poeciloptera</i>	
Tab. 5: Lebensdauer im Labor bei unterschiedlichen Temperaturen und Nährangebot.	27
Tab. 6: Verteilung befallener Pflanzen und Triebe in Spargelanlagen.	28
Tab. 7: Sektion unterirdischer Teile von Spargeltrieben nach dem Abreifen.	29
Tab. 8: Belegzahlen und Durchmesser befallener Triebe.	31
Tab. 9: Zustand, Durchmesser und Belegzahl befallener Triebe bei hohem Befallsdruck.	34
Tab. 10: Übersicht über die Wiederfangversuche.	35
Tab. 11: Ergebnisse der Wiederfangversuche.	36
Tab. 12: Wetterdaten über den Zeitraum der Wiederfangversuche.	37
Tab. 13: Lebensdauer markierter und unmarkierter Spargelfliegen im Labor.	37
Tab. 14: Attraktivität verschiedener Fallenfarben.	39
Tab. 15: Attraktivität verschiedener Fallenformen.	41
Tab. 16: Attraktivität verschieden dicker Stabfallen.	41
Tab. 17: Summe gefangener Fliegen in Anlagen mit und ohne Vegetation in Abhängigkeit der Fanghöhe an Stableimfallen.	42
Tab. 18: Attraktivität verschieden hoher Stabfallen.	43
Tab. 19: Attraktivität von Stabfallen mit unterschiedlichem Aufstellwinkel.	43
Tab. 20: Übersicht über die Altersstruktur und mittlere Tagestemperatur der Versuchsflächen, auf denen der Flugverlauf aufgezeichnet wurde.	45
Tab. 21: Einfluß der Standorttemperatur auf den Flugverlauf in Altanlagen.	48
Tab. 22: Einfluß des Anlagenalters auf den Flugverlauf.	50
Tab. 23: Einfluß des Geschlechts auf die Entwicklungszeit überwinterter Puppen im Labor.	51
Tab. 24: Vergleich der Emergenz aus Freilandschlupfkäfigen mit dem Flugverlauf.	53
Tab. 25: Vergleich der Emergenz aus Freilandschlupfkäfigen zwischen Puppen gleicher Herkunft an den Standorten Braunschweig und Mainz.	53
Tab. 26: Einfluß der Temperatur (T=konstant) auf die Entwicklungszeit überwinterter Puppen im Labor.	55
Tab. 27: Einfluß von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungszeit überwinterter Puppen im Labor.	55
Tab. 28: Einfluß des Anlagenalters auf die Entwicklungszeit überwinterter Puppen im Labor.	56
Tab. 29: Entwicklungszeit von Puppen unterschiedlicher Herkunft unter kontrollierten Bedingungen (20°C; L:D 16:8); Puppenschlupf 1997-2000.	57
Tab. 30: Einfluß des Versuchsjahrs, der Region und des Anlagenalters auf die Entwicklungszeit von überwinterten Puppen.	59
Tab. 31: Schlupf von überwinterten Puppen der Befallszeitversuche 1998 und 1999.	61
Tab. 32: Schlupf von Puppen mit und ohne zusätzliche Warmperiode vor der Überwinterung.	62

Diskussion *P. poeciloptera*

Tab. 33:	Vorschlag für eine Einteilung verschiedener Befallsstärken in Erwerbsanlagen.	82
Tab. 34:	Nahrungsnutzungsstrategien von Tephritiden nach Zwölfer (1983).	84

Ergebnisteil *D. antiqua*

Tab. 35:	Entwicklungsdauer von Zwiebelfliegeniern und -larven (L1-L3) bei konstanter Temperatur.	97
Tab. 36:	Entwicklungsdauer von Puppen bei konstanter Temperatur.	97
Tab. 37:	Summe gefangener Fliegen pro Falle in Abhängigkeit vom Fallentyp (Wasserfalle; Klebetafel ohne und mit Folienüberzug).	100
Tab. 38:	Vergleich von Klebetafeln und Wasserfallen anhand einzelner Boniturtermine.	101
Tab. 39:	Summe gefangener Fliegen pro Falle. Vergleich von Klebetafeln mit und ohne Folienüberzug in Wahl- und Nichtwahlsituationen.	102
Tab. 40:	Einfluß der Fallenfarbe und der Fallenposition innerhalb einer Fallengruppe auf die Attraktivität von Wasserfallen.	102
Tab. 41:	Erstes Auftreten von <i>D.-antiqua</i> -Imagines in Schlupfkäfigen und Fallen.	104
Tab. 42:	Schlupf von Diapausepuppen 1998 aus Schlupfkäfigen: Einfluß des Verpuppungsdatums auf den Schlupfzeitpunkt.	104
Tab. 43:	Schlupf von Diapausepuppen aus Schlupfkäfigen 1999.	105
Tab. 44:	Schlupf von Diapausepuppen aus Schlupfkäfigen 1998.	105
Tab. 45:	Räumliche Verteilung von Puppen in Schnittlauchfeldern Ende Oktober.	106
Tab. 46:	Entwicklung von <i>D. antiqua</i> im Freilandinsektarium 1997.	107
Tab. 47:	O'Neil-Parameter und untere Temperaturschwellen (T_{\min}) zur Modellierung der Entwicklungsgeschwindigkeit einzelner Stadien.	110
Tab. 48:	Übereinstimmung zwischen simuliertem und realem Flugverlauf.	115

Anhang

Tab. A-1:	Flugverlauf von <i>P. poeciloptera</i> 1997-1999; Beitrag (%) der Monate April bis Juli zum Gesamtflug.	150
Tab. A-2:	Flugverlauf von <i>P. poeciloptera</i> 1997-1999; Deskriptive Statistik der Flugkurven.	151
Tab. A-3:	Test auf geschlechtsspezifische Unterschiede der Entwicklungszeiten von überwinterten <i>P.-poeciloptera</i> -Puppen unter konstanten Bedingungen im Labor (20°C; L:D 16:8) und im Freiland.	152
Tab. A-4:	Wetterdaten der Versuchsstandorte 1997-1999.	155
Tab. A-5:	Lufttemperaturen (2 m Höhe) Braunschweig 1997 auf dem Gelände der Biologischen Bundesanstalt.	163
Tab. A-6:	Präovpositionsperiode <i>D. antiqua</i> bei Wechseltemperaturen (Freilandinsektarium).	163
Tab. A-7:	Präovpositionsperiode <i>D. antiqua</i> unter konstanten Temperaturen.	164

1. Einleitung

1.1. Einführung und Zielsetzung

Zahlreiche Resistenz- und Umweltprobleme lösten in den 60er Jahren scharfe Kritik am massiven Einsatz chemischer Insektizide aus (z.B. Carson 1962) und führte zu einem Paradigmenwechsel in der Politik, der eine Förderung und Entwicklung von alternativen Bekämpfungskonzepten zur Folge hatte (Übersicht in Perkins 1982). Die vor diesem Hintergrund entwickelten Konzepte für eine sogenannte „Integrierte Schädlingsbekämpfung“ („Integrated Pest Management“ oder IPM) beruhen auf einem sparsamen Einsatz von Pflanzenschutzmitteln, berücksichtigen den Nutzen natürlicher Gegenspieler sowie deren Gefährdung durch Pflanzenschutzmaßnahmen und schließen das weite Spektrum alternativer Maßnahmen zur Schädlingsbekämpfung, wie z.B. Fruchtfolgen, Untersaaten, die Verwendung resistenter Sorten, die Abstimmung der Anbauzeiten auf den Befallsdruck oder mechanische Verfahren ein (Dent 1995, Burth & Freier 1996).

Die Grundlagen der maßgeblich in den USA entwickelten Strategien für einen sämtliche Bereiche der Phytopathologie umfassenden Integrierten Pflanzenschutz erwiesen sich auch für Europa als richtungweisend. Elemente des Integrierten Pflanzenschutzes wurden in die entsprechende europäische und nationale Gesetzgebung (RL 91/414/EWG; PflSchG) aufgenommen. Demnach dürfen Pflanzenschutzmittel nur unter Berücksichtigung der „guten fachlichen Praxis“ angewandt werden. Dies bedeutet, daß unter der vorrangigen Anwendung biologischer, biotechnischer, pflanzenzüchterischer sowie anbau- und kulturtechnischer Maßnahmen der Einsatz von Pflanzenschutzmitteln auf das notwendige Maß reduziert werden muß.

Die europäische Richtlinie (RL 91/414/EWG) sieht außerdem eine einheitliche Wirkstoffliste und eine sogenannte Indikationszulassung vor. Im Gegensatz zu bisherigen Vorgaben ist mit der Indikationszulassung, die seit Anfang Juli 2001 auch für alte Wirkstoffe verbindlich ist, eine Anwendung von Pflanzenschutzmitteln auf die in der Zulassung ausgewiesenen Anwendungsgebiete (Kulturarten und Schadorganismen) beschränkt (PflschG i.d. Fassung vom 14.05.1998). Durch diese Einschränkungen wird voraussichtlich die Anzahl zugelassener Mittel, besonders für Kulturen mit nur geringer Anbaufläche wie z.B. Gemüsekulturen, sinken (Pallutt et al. 2000) und der Druck auf eine optimierte, integrierte Anwendung vorhandener Mittel erhöht werden.

Ein Verzicht auf breit wirksame Insektizide als ausschließliche, unspezifische Methode zur Insektenbekämpfung setzt u.a. gute Kenntnisse über die Biologie, Ökologie und Populationsdynamik des Zielorganismus und seines Ökosystems voraus. Besonders für „intelligente“ Lösungen der biologischen oder integrierten Schädlingsbekämpfung spielt das Verständnis der Ökologie von Schädling und Wirtspflanze eine entscheidende Rolle (z.B. Michelbacher 1945; Price 1997; Huffacker & Gutierrez 1999). Dies gilt ebenso für die Entwicklung von mathematischen,

prädiktiven Modellen, die als Unterstützung im Integrierten Pflanzenschutz neue Möglichkeiten der Bekämpfung eröffnen können (Kap. 1.3.). Die Entwicklung solcher Modelle muß andererseits auch im Zusammenhang mit dem erhöhten Kontrollaufwand zur Überwachung von Schädlingspopulationen gesehen werden, der durch den Einsatz umweltschonender, selektiver Pflanzenschutzmittel und durch die Anwendung von Schad- bzw. Bekämpfungsschwellenkonzepten erforderlich ist.

Die soeben aufgeführten Entwicklungen bilden die Rahmenbedingungen für die vorliegende Arbeit, die auf einem Forschungsvorhaben¹ des Bundesministeriums für Landwirtschaft (BMVEL, früher BML) basiert, mit dem die Entwicklung von Simulationsmodellen für Zwiebelfliege (*Delia antiqua* MEIGEN) und Spargelfliege (*Platyparea poeciloptera* SCHRANK) gefördert wurde. Das Projekt schließt thematisch an vorhergehende Vorhaben zur Entwicklung von Simulationsmodellen für Wurzelfliegen im Gemüsebau an (vgl. Kap. B.1.8.). Die Gründe für die Auswahl von Spargel- und Zwiebelfliege als Schadorganismen liegen zum einen in der bereits genannten Problematik der Zulassungssituation für Pflanzenschutzmittel im Gemüsebau und zum anderen in der Bedeutung beider Schädlinge für Spargel- und Zwiebelkulturen (Kap. A.1.2.). Der starke, vom Projekt vorgegebene Praxisbezug und eine auf Populationsdynamik und Modellierung ausgerichtete, oft pragmatische Vorgehensweise, spiegeln sich in dieser Arbeit wieder.

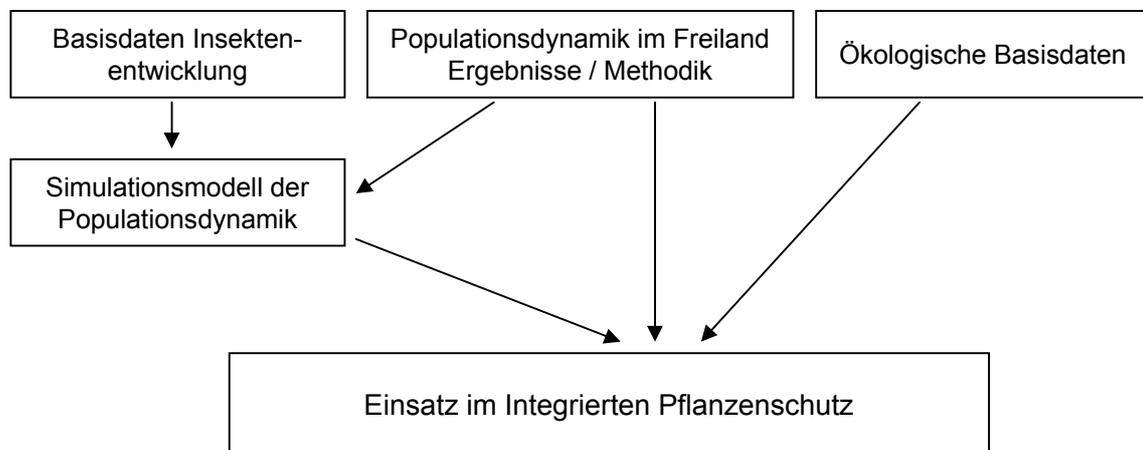


Abb. 1: Überblick und Zusammenhang der verschiedenen Arbeitsbereiche

Die in der vorliegenden Arbeit behandelten Fragestellungen lassen sich im Wesentlichen drei Bereichen zuordnen. Diese sind: i) die Erhebung von Basisdaten zur Modellierung sowie zur Ökologie der Organismen, ii) die Aufnahme der Populationsdynamik im Freiland und den Test bzw. die Entwicklung der hierfür notwendigen Methoden und iii) die computergestützte Simula-

¹ „Entwicklung von Simulationsmodellen zur Populationsdynamik von Zwiebelfliege (*Delia antiqua*) und Spargelfliege (*Platyparea poeciloptera*)“; Forschungsauftrag 95 HS 047

tion der Populationsdynamik und die Nutzung der Ergebnisse im Rahmen eines IPM-Ansatzes für die entsprechenden Kulturarten. Das Zusammenspiel der eng aufeinander abgestimmten Arbeitsbereiche wird in Abb. 1 verdeutlicht. Der Einsatz von mathematischen Simulations- oder Prognosemodellen besitzt in diesem Zusammenhang eine Reihe von Vorteilen und Möglichkeiten für IPM-Konzepte, auf die in Kapitel A.1.3. näher eingegangen wird. Eine Darstellung der einzelnen Arbeitsziele erfolgt als Überleitung zum Methodenteil in Kapitel 1.4.

Die als Teil der Arbeit durchgeführte Modellierung der Populationsdynamik setzt auf zwei bereits etablierte Modelle für *Delia radicum* (Kleine Kohlflye) und *Psila rosae* (Möhrenflye) auf. Beide Modelle wurden in Zusammenarbeit mit der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Braunschweig sowie den Pflanzenschutzdienststellen der Länder entwickelt (Kap. B.1.8.). Eine Modellierung der Populationsdynamik von *D. antiqua* und *P. poeciloptera* war von Anfang an auf Basis der bestehenden Computerprogramme vorgesehen, da eine völlige Neuentwicklung von Programmstruktur und Benutzeroberfläche im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht möglich war. Die Programmierarbeiten beschränken sich somit auf die Anpassung der Funktionen zur Entwicklung und zur Dormanz. Simulationsergebnisse wurden in einem ersten Schritt zur Prüfung des Modells mit der im Freiland beobachteten Populationsdynamik abgeglichen.

Beide Fliegenarten werden in dieser Arbeit in separaten Teilen bearbeitet. Diese Einteilung basiert zum einen auf Unterschieden in der Biologie und Ökologie der Arten und zum anderen auf der Notwendigkeit, die einzelnen Arbeitsschritte aufgrund des unterschiedlichen Wissenstands unterschiedlich auszugestalten. *D. antiqua* stellt eine sehr gut erforschte Art dar, die über viele Jahre intensiv in den USA² und den Niederlanden³ untersucht wurde (Kap. B.1.1.). Im Gegensatz zu den bisherigen Untersuchungen, die ausschließlich mit *D. antiqua* als Schädling in Zwiebeln (*Allium cepa*) befaßten, wurden die Freilandarbeiten der vorliegenden Arbeit in Schnittlauchkulturen (*Allium schoenoprasum*) durchgeführt. Im Vergleich zu *D. antiqua* ist der Wissensstand über *P. poeciloptera* überraschend gering (Kap. A.1.1.). Als Folge konnten sich die Arbeiten zu *D. antiqua* von Anfang an auf die Modellierung konzentrieren, während bei den Untersuchungen zu *P. poeciloptera* grundlegende Fragen zur Biologie, Ökologie und zum Verhalten stärker im Vordergrund standen und unerwartete Ergebnisse eine Modellierung verhierten.

² z.B. Kenneth & Smith 1922; Perron et al. 1953; Workman 1958; Ellington 1963; Eckenrode et al. 1975; Vernon et al. 1978 a,b; Whitfield 1981; Eymann & Friend 1985; Whitfield et al. 1985; McDonald & Borden 1988, 1996

³ z.B. Maan 1945; Zurlini 1948; Keldermann 1972; Loosjes 1976; Theunissen 1976

1.2. Problematik der behandelten Kulturen und Schadorganismen

Spargel (*Asparagus officinalis*) und Zwiebelgewächse (*Allium* spp.) gehören zu den wichtigsten Kulturen des deutschen Feldgemüsebaus und werden auf einem Viertel der Gesamtanbaufläche kultiviert (ZMP 2001). Spargel stellt dabei eine stark expandierende Kultur dar, deren Anbaufläche sich zwischen 1990 und 2000 mehr als verdoppelt hat. Beide Kulturen sind arbeits- und kostenintensiv und rechtfertigen aus ökonomischen Gründen den intensiven Einsatz von Pflanzenschutzmitteln. Sowohl Spargel- als auch Zwiebelfliegen können im Extremfall zu Totalausfällen in den entsprechenden Pflanzenbeständen führen und werden aus diesem Grund oft routinemäßig bekämpft. Im Folgenden sollen die für das Verständnis der Arbeit notwendigen Hintergrundinformationen für beide Kulturen sowie die durch *D. antiqua* bzw. *P. poeciloptera* verursachten Schäden dargestellt werden.

Spargelfliege: *P. poeciloptera* gehört neben den verschiedenen Arten von Spargelhähnchen (*Crioceris* spp.) zu den wichtigsten Schadinsekten im Spargelanbau und kann besonders in Junganlagen verheerende Schäden anrichten (Kotte 1960; Hennequin & Coutin 1961; Crüger 1991). Noch bis in die 50er Jahre konnten bei einem starken Auftreten von Spargelfliegen keine Junganlagen gepflanzt werden (Becker 1950; Kotte 1960). Mit der Anwendung von Insektiziden z.B. aus der Gruppe der Phosphorsäureester oder chlorierten Kohlenwasserstoffen konnten in der Folgezeit gute Bekämpfungserfolge gegen *P. poeciloptera* erzielt werden. Bis heute werden zur prophylaktischen Bekämpfung der Spargelfliege vielfach Spritzroutinen mit mehreren Applikationen durchgeführt.

Der Anbau von Spargel unterscheidet sich deutlich von anderen Kulturarten im Gemüse- und Ackerbau. Das Verständnis des Anbaus ist grundlegend für das in dieser Arbeit vorgestellte Bekämpfungskonzept und soll deshalb im Folgenden kurz umrissen werden. Spargel ist eine mehrjährige Kultur, die über einen Zeitraum von mehr als zehn Jahren genutzt werden kann. Die Anzucht von Jungpflanzen erfolgt aus Saatgut in speziellen Vermehrungsbetrieben, über die einjährige Jungpflanzen als Pflanzgut zu beziehen sind. Die Pflanzung durch die Landwirte erfolgt, je nach Witterung und Bodenbeschaffenheit, gegen Anfang bis Ende April auf den eigentlichen Spargelflächen. Das Jahr der Pflanzung wird in dieser Arbeit als erstes Standjahr definiert. Spargel kann sowohl als „Grünspargel“ oder als sogenannter „Bleichspargel“ kultiviert werden. Bleichspargel stellt die in Deutschland vorherrschende Anbauform dar (z.B. Vogel et al. 1996). Untersuchungen zur Populationsdynamik von *P. poeciloptera* konzentrieren sich aus diesem Grund auf Bleichspargelanlagen. Für die Ernte werden die Pflanzreihen im Bleichspargel mit Erde überschichtet und sogenannte „Dämme“ geformt, die nach dem Stechende wieder eingeebnet werden. Die Ernte der Triebe erfolgt bevor diese die Erdoberfläche durchbrochen haben. Während die Anlagen im ersten Standjahr nicht beerntet werden, findet – abhängig von der verwendeten Spargelsorte – im zweiten Standjahr eine eingeschränkte Ernte von Trieben

über einen Zeitraum von ein bis drei Wochen statt. Im dritten Standjahr endet die Ernte zumeist einige Wochen vor dem Stechende der Altanlagen. Ab dem vierten Standjahr werden Ertragsanlagen in der Regel vom Beginn der Vegetationsperiode bis zum 20. Juni beerntet und kurz darauf abgedämmt. Das Wachstum und die Assimilationsleistung der Triebe nach dem Abdämmen sind ausschlaggebend für die Ertragsleistung in den Folgejahren. Ein Befall mit *P. poeciloptera* schädigt die Triebe und setzt die Assimilationsleistung herab. Darüber hinaus wird angenommen, daß Pilzerkrankungen als Sekundärinfektionen mit einem Spargelfliegenbefall in Verbindung stehen.

Zwiebelfliege: *D. antiqua* befällt eine Reihe von Zwiebelgewächsen (*Allium* spp.) (Kap. B.1.1), stellt jedoch in Deutschland derzeit hauptsächlich für den Anbau von Schnittlauch eine ernsthafte Gefahr dar. In anderen Kulturen, wie z.B. Speisezwiebeln, können größere Schäden durch geeignete Maßnahmen (Saatgutinkrustierung mit insektiziden Wirkstoffen wie z.B. Chlorpyrifos oder Imidachlopid) verhindert werden. Aus diesem Grund wurden Untersuchungen zur Populationsdynamik von *D. antiqua* ausschließlich in Schnittlauchfeldern durchgeführt. Die Anbauform von Schnittlauch wird maßgeblich vom Verwendungszweck des Ernteguts (Frischmarkt oder Verarbeitung wie z.B. Trocknungs- oder Tiefkühlindustrie) bestimmt. Dabei erlaubt die sogenannte Ballenkultur mit gerodeten und anschließend im Gewächshaus kultivierten Pflanzen eine Produktion über die Wintermonate. Die Anzucht der Ballen erfolgt üblicherweise in einer ein- bzw. eineinhalbjährigen Kultur auf dem Feld mit Aussatterminen im März oder späten Juni. Schnittlauch, der im Juni gesät wurde, überwintert auf dem Feld und wird im November oder Dezember des folgenden Jahres gerodet, anschließend gelagert und zur Erzeugung von Schnitt- oder Topfware bei Bedarf in Gewächshäusern getrieben. Schnittlauch ist besonders kurz nach der Pflanzung bzw. dem Auflaufen durch *D. antiqua* gefährdet (Kap. B.1.1.). Allerdings können auch Schäden in einem späteren Entwicklungsstadium die Pflanzendichte so stark reduzieren, daß eine Treiberei der Ballen nicht mehr erfolgen kann. Die meisten gegen *D. antiqua* verwendeten Insektizide, mit z.B. Dimethoat als Wirkstoff, sind halbsystemisch und eignen sich vorwiegend zur Bekämpfung der Eier und Junglarven. Damit ist ein wirkungsvoller Insektizideinsatz pro Generation auf einen Zeitraum von ein bis maximal zwei Wochen begrenzt.

1.3. Einsatz von Computermodellen im Integrierten Pflanzenschutz

Mit der Entwicklung von Personalcomputern in den 80er Jahren und dem rasanten Anstieg der Rechnerleistung insbesondere in den letzten zehn Jahren wurden erstmals die technischen Voraussetzungen geschaffen, Simulationsmodelle zur Vorhersage oder Prognose eines Krankheits- oder Schädlingsbefalls im Pflanzenschutz nutzen zu können. Parallel zu dieser Entwicklung konnten große Fortschritte in den Bereichen der Informationstechnologie verzeichnet werden, die sich positiv auf den Ausbau diverser Wetter-Meßnetze und den Zugang zu Wetterdaten

ausgewirkt haben. Als Folge findet seit den 90er Jahren eine kontinuierliche Entwicklung von Simulations- oder Prognosemodellen für unterschiedlichste Pflanzenkrankheiten, Pflanzenschädlinge oder Unkräuter statt (EPPO 1996, 2000). Eine weitere Tendenz besteht darin, Modelle für verschiedene Schadorganismen und Kulturen zu bündeln und unter einer einheitlichen Benutzeroberfläche für die Pflanzenschutzberatung zur Verfügung zu stellen. In Deutschland stehen mit PASO (Prognose Agronomischer SchadOrganismen) (Kleinhenz et al. 1996) und PRO_PLANT (Frahm et al. 1996) zwei derartige Systeme zur Verfügung.

Die Modellstruktur und die Anforderungen an die Qualität der Eingabedaten variieren stark und sind u.a. vom zu bekämpfenden Entwicklungsstadium, der Entwicklungsgeschwindigkeit aber auch dem Schadpotential des Zielorganismus abhängig. Während bei vielen Modellen die Übermittlung von Tagesmittelwerten für z.B. Luft- und Bodentemperaturen ausreichend sind, kann die Prognose und nachfolgende rechtzeitige Einleitung von Bekämpfungsmaßnahmen bei z.B. Pilzinfektionen stündliche, spezifische Meßwerte (z.B. Blattfeuchte) erforderlich machen.

Modelle bieten sich sowohl für Gewächshaus- als auch für Freilandkulturen an. Die Nutzung von Modellen für Pflanzenschutzmaßnahmen in Gewächshäusern, auf die im Folgenden nicht näher eingegangen werden soll, besitzt durch die mögliche gezielte Beeinflussung von abiotischen Faktoren wie z.B. Temperatur oder Luftfeuchte und die guten Einsatzmöglichkeiten von natürlichen Gegenspielern ein besonders hohes Potential, um biologische oder integrierte Pflanzenschutzmaßnahmen zu unterstützen (Lange & Tantau 1996a, b; Friederich et al. 1998). Im Acker- oder Feldgemüsebau können Simulations- oder Prognosemodelle für Krankheiten oder Schädlinge dazu verwendet werden, von einer sogenannten „Routinespritzung“ mit festen Zeitintervallen zu einer gezielten, auf das Entwicklungsstadium des Zielorganismus abgestimmten Spritzung zu gelangen bzw. durch kulturtechnische Maßnahmen, wie z.B. die Verschiebung von Pflanzterminen, einem besonders hohen Schädlingsdruck auszuweichen. Mit den soeben genannten Verfahrensweisen kann die Anzahl von Spritzterminen und folglich die absolute Menge des verwendeten Pflanzenschutzmittels deutlich reduziert und somit ein Beitrag zur Entlastung der Umwelt geleistet werden (Hommes et al. 1993; 1994).

Darüber hinaus kann durch den Einsatz von Modellen der erhöhte Kontrollaufwand, der mit Schadensschwellen- bzw. Bekämpfungsschwellenkonzepten oder mit der Verwendung selektiver Wirkstoffe verbunden ist, vermindert werden. In diesem Fall erfolgt eine Aufstellung von Fallen nur während „kritischer“ Zeitintervalle, die über das Modell bestimmt werden. Im Idealfall – eine langjährige, erfolgreiche Testphase vorausgesetzt – kann der Kontrollaufwand von Fallen fast gänzlich reduziert werden. Die damit verbundenen Zeit- und Kosteneinsparungen können u.U. eine wichtige Voraussetzung für die Implementierung von IPM-Ansätzen im Feldgemüsebau sein.

1.4. Arbeitsziele

Die Arbeitsziele, deren Motivation bereits in den vorigen Kapiteln erläutert wurde, lassen sich in ihrem Grundschema für beide Fliegenarten wie folgt zusammenfassen:

- a) Erhebung der Basisdaten zur Ökologie sowie der für die Modellierung notwendige Daten
 - Abhängigkeit der Entwicklungszeiten einzelner Entwicklungsstadien von der Umgebungstemperatur
 - Art und Steuerung der Dormanzphasen im Lebenszyklus
 - Untersuchungen zur Ressourcennutzung und Ausbreitung
- b) Erfassung der Populationsdynamik im Freiland
 - Vergleich und Bewertung vorhandener Methoden bzw. Entwicklung neuer Fangmethoden für Imagines
 - Entwicklung geeigneter Methoden für Befallserhebungen auf Basis von Pupalstadien
- c) Programmierung/Anpassung eines Simulationsmodells zur Populationsdynamik unter Berücksichtigung der einzelnen Entwicklungsstadien der Insekten
- d) Abgleich der Modellsimulationen mit Freilanddaten
- e) Entwicklung von in der Praxis verwendbaren Bekämpfungsansätzen für einen integrierten Pflanzenschutz in Zwiebel- bzw. Spargelkulturen

Die zeitliche Abfolge der Arbeitsschritte entspricht dabei im Groben der eben aufgeführten Gliederung, unterscheidet sich jedoch – aufgrund der Ökologie sowie der Verfügbarkeit von Basisdaten (Kap. 1.1.) – in der Gewichtung der einzelnen Arbeitsziele (a-d) erheblich für beide Arten. Den größten Unterschied stellt dabei die Tatsache dar, daß eine befriedigende Modellierung der Populationsdynamik für *P. poeciloptera* nicht erfolgen konnte (Arbeitsziele c+d).

Generell setzt die Simulation der Populationsdynamik einen hohen Wissensstand über die Steuerung des Lebenszyklus und die Beeinflussung der einzelnen Entwicklungsstadien durch abiotische Umweltfaktoren voraus. Die hierfür notwendigen Daten stellen für beide Arten einen Arbeitsschwerpunkt dar, und wurden sowohl in Labor- als auch in Freilanduntersuchungen ermittelt.

Ein weiterer zentraler Schwerpunkt der Arbeit liegt in der Beobachtung der Populationsdynamik im Freiland, da diese zum einen für die Beurteilung der Simulationsgüte notwendig ist und zum anderen wichtige Rückschlüsse über die Steuerung der Populationsdynamik erlaubt. Der Erhebung von Freilanddaten zur Populationsdynamik von *P. poeciloptera* wurde dabei besondere Aufmerksamkeit geschenkt, da entsprechende Daten bisher so gut wie nicht vorlagen. Der Umstand, daß für beide Arten nur sehr wenige erprobte Methoden zur Beobachtung der Populationsdynamik im Freiland zur Verfügung standen, macht den hohen Stellenwert verständlich, der der Entwicklung und Optimierung von Fallen sowie einem Vergleich verschiedener Fangmethoden eingeräumt wurde.

A. Spargelfliege *P. poeciloptera*

A.1. Material und Methoden

A.1.1. Biologie und Verbreitung

Obwohl die Spargelfliege (*Platyparea poeciloptera* SCHRANK) neben den beiden Spargelkäfern (*Crioceris asparagi*, *C. duodeimpunctata*) den wichtigsten tierischen Schädling im Spargelanbau darstellt (Kotte 1960; Hennequin & Coutin 1961; Crüger 1991), sind die Kenntnisse über die Biologie und den Lebenszyklus der Fliege sehr eingeschränkt und basieren auf wenigen Publikationen (Dingler 1934; Eckstein 1934; Nijvelt 1957; Fischer et al. 1989; Thibout & Auger 1999), von denen vor allem die Untersuchungen von Dingler zur Morphologie und zum Eiablageverhalten von *P. poeciloptera* hervorzuheben sind.

Die Spargelfliege wird seit kurzer Zeit (Merz 1994) der Gattung *Plioreocepta* (*Plioreocepta* Korneyev, 1987') zugeordnet und unter dem Artnamen *Plioreocepta poeciloptera* (Schrank) geführt. Taxonomisch gehört die Spargelfliege zur Familie der echten Frucht- oder Bohrfiegen (Tephritidae). Die Familie ist weltweit mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den Tropen vertreten (Robinson & Hooper 1989). Unser Wissen über Fruchtfliegen konzentriert sich auf frugivore Arten mit hohem ökonomischen Schadpotential, von denen in Europa z.B. *Ceratitis capitata* (Mittelmeerfruchtfliege), *Dacus oleae* (Olivenfliege) oder *Rhagoletis cerasi* (Kirschfruchtfliege) Bedeutung besitzen. Darüber hinaus liegen eine Reihe von Arbeiten zu gallbildenden Arten vor, die im Rahmen der biologischen Bekämpfung von Cardueen (Übersichten: Schröder 1980; Harris 1989; Turner 1996) oder im Rahmen der Forschung an Kleinökosysteme in Gallen (z.B. Zwölfer 1988; Zwölfer & Arnhold-Rinehart 1993) näher untersucht wurden. Eine Übersicht über die Biologie und Ökologie von Fruchtfliegen ist in Christenson & Foote (1960), Bateman (1972, 1976) Zwölfer (1983) und Headrick & Goeden (1998) zu finden. Von den zuvor genannten Publikationen befassen sich lediglich Zwölfer (1983) als auch Headrick & Goeden (1998) näher mit der Ökologie und Biologie nicht-frugivorer Bohrfiegen.

Zur Identifikation von *P. poeciloptera* können die Publikation von Dingler (1934) und die Schlüssel von Hendel (1949) und Merz (1994) verwendet werden. Die Spargelfliege ist mit einer Körperlänge von etwa 6 mm größer als die bekanntere Kirschfruchtfliege (*Rhagoletis cerasi*) und besitzt wie diese ein für Bohrfiegen typisches gebändertes Flügelmuster (Abb. 2), das zur Unterscheidung der einzelnen Arten verwendet werden kann. Für Spargelfliegen sind zudem das schwarze, glänzende Scutellum, gelbliche Halteren sowie gegenüber dem Körper deutlich hellere, rotbraune Beine charakteristisch, deren Färbung basal oft in ein dunkleres Braun übergeht. Die Geschlechter von *P. poeciloptera* sind äußerlich leicht an der Form des Hinterleibs zu unterscheiden (Abb. 2). Dieser ist beim Weibchen durch das konische Basalglied des Ovipositors

(7. Abdominalsegment) deutlich zugespitzt (Abb. 2b). Im Gegensatz zum eigentlichen Ovipositor, der ebenfalls in Abb. 2b zu erkennen ist, ist das Basalglied des Ovipositors nicht einziehbar.



Abb. 2: *Platyparea poeciloptera*; a) Männchen; b) Weibchen mit ausgefahrenem Ovipositor.

Sexualpheromone, die für eine Reihe von Bohrfliegen nachgewiesen wurden und in der Schädlingsbekämpfung genutzt werden (Koyama et al. 1989), wurden kürzlich auch bei *P. poeciloptera* nachgewiesen (Thibout & Auger 1999). Bei dem Lockstoff handelt es sich um ein Pheromongemisch des Männchens, das über seitliche Ausstülpungen, die sogenannten erektilen Ampullen (Eckstein 1934, Nijvelt 1957), abgegeben wird. Obwohl sowohl die Morphologie (Eckstein beschrieb schon 1934 mehrere Paare von Rectaldrüsen), die Biologie und der Vergleich zu anderen Fruchtfliegenarten darauf hindeuten, daß chemische Signale für die innerartliche Kommunikation bei *P. poeciloptera* eine Rolle spielen, ist die chemische Ökologie der Art bisher nahezu völlig unbekannt.

Die Spargelfliege bildet nur eine Generation pro Jahr aus und ist damit strikt univoltin. Der Lebenszyklus wird von der Zeitdauer der Pupalstadien dominiert, die zirka 10 Monate des Jahres einnimmt und das bislang einzige bekannte Überwinterungsstadium von *P. poeciloptera* darstellen. Der Schlupf der Imagines aus den Puppen in alten Spargelstrünken beginnt im Frühjahr und kann sich über einen langen Zeitraum erstrecken, der bereits von Eckstein (1934) mit mehreren Monaten angegeben wird. Dieser ungewöhnlich lange Schlupfzeitraum ist dafür verantwortlich, daß selbst aktuelle Fachliteratur (z.B. Vogel et al. 1996) fälschlicherweise von der Existenz mehrerer Generationen von Spargelfliegen im Jahr ausgeht. Die Ursachen des lang andauernden Schlupfzeitraums sind nicht geklärt und wurden von Eckstein (1934) und Kotte (1960) mit einer ungleichmäßigen Erwärmung des Bodens in Verbindung gebracht. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sprechen jedoch gegen eine derartige Interpretation (Kap. A.2.8.; A.2.9.; A.3.5.).

Über die Lebensdauer der Imagines von *P. poeciloptera* existieren Berichte von Dingler (1934) und Lesne (1913 in Dingler 1934) sowie eigene Untersuchungen (Kap. A.2.1.). Dingler beobachtete eine mittlere Lebensdauer von *P. poeciloptera* von 1-2 Wochen und schätzt, daß die von Lesne angegebene Lebensdauer von 20 Tagen nur von wenigen Individuen im Freiland

erreicht wird. Eigene Untersuchungen deuten jedoch darauf hin, daß zumindest unter Laborbedingungen eine mittlere Lebensdauer von annähernd drei Wochen erreicht werden kann (Kap. A.2.1.; A.3.1.).

Zum Verhalten von *P. poeciloptera* finden sich bei Dingler (1934) neben dem ausführlich beschriebenen Eiablageverhalten Notizen zur Territorialität von Spargelfliegenmännchen, die hier erwähnt werden sollen. Die Eiablage selbst wurde von Dingler lediglich an abgeschnittenen, zirka 15-20 cm langen Triebspitzen im Labor untersucht. Aus seinen Beobachtungen schätzt Dingler, daß für eine erfolgreiche Eiablage ein Zeitraum von mindestens 45-80 Sekunden notwendig ist. Die Beobachtungen werden von Nijvelt (1957) bestätigt. Dinglers Laborbeobachtungen zeigten zudem, daß nur ein geringer Anteil der Einstechversuche tatsächlich zur Eiablage führt. Ein derartiges Verhalten ist auch von *Urophora cardui* (Tephrididae) bekannt, die ihre Eier ebenfalls in die Stengel ihrer Wirtspflanze ablegt (Freese 1997; Burkhardt 1999). Eine Verpaarung von *P. poeciloptera* kann unmittelbar nach dem Schlupf beobachtet werden.

Die in der Literatur mit Daten unterlegten Angaben zur maximalen Fekundität von *P. poeciloptera* gehen von 60 bis 80 Eiern pro Weibchen aus (Lesne 1913 in Dingler 1934; Dingler 1934). Diese Angaben beruhen auf Sektionen von Weibchen, denen keine Eiablagemöglichkeit gegeben wurde, sowie auf der experimentellen Arbeit von Dingler (1934), die sich mit dem Eiablageverhalten von *P. poeciloptera* auseinandersetzt. Eine Eiablage von Spargelfliegenweibchen ist nach Dingler (1934) ab dem zweiten Lebenstag möglich. Die zirka 1 mm langen und 0,3 mm breiten Eier werden vom Weibchen direkt und parallel zur Faserrichtung in das Pflanzengewebe der Hauptsproßachse von Spargeltrieben eingestochen. Nach Dingler (1934) eignen sich lediglich Triebe vor der Verholzung für die Eiablage. Nach dem Schlupf der Eier ernähren sich die madenförmigen Larven vom Pflanzengewebe, in dem charakteristische Bohrgänge zurückbleiben. Ei- und Larvalentwicklung von *P. poeciloptera* werden nach Lesne (1913 in Dingler 1934) und Dingler (1934) in etwa einem Monat durchlaufen. Detailliertere Studien wurden von Nijvelt (1957) angestellt, der die Entwicklungszeiten von Eiern bzw. Larven mit 3-10 Tagen bzw. 17-35 Tagen in Abhängigkeit von der Temperatur angibt. Die Angaben von Nijvelt basieren jedoch auf sehr kleinen Stichproben und lassen zudem eine ausreichende Beschreibung der Methodik vermissen.

Spargelfliegen durchlaufen drei Larvalstadien. Von Larven anderer Dipteren, die in Spargeltrieben zu finden sind, können ältere Spargelfliegenlarven aufgrund der Analplatte und der auf dieser Platte sitzenden Doppelhakenstruktur („Cremaster“, vgl. Dingler 1934) unterschieden werden. Spargelfliegenlarven erreichen vor der Verpuppung eine Länge von zirka 1,0 cm. Die Fraßgänge von Spargelfliegenlarven sind relativ geradlinig und verlaufen parallel zur Sproßachse. Während ihrer Entwicklung fressen sich die Larven sproßabwärts in den unterirdischen Teil des Triebes, in dem sich die Larven verpuppen. Als Verpuppungstiefe wurden von Dingler

(1934) je nach Anlagenalter Tiefen von 6,5 cm bis 15,5 cm über dem Wurzelansatz beobachtet. Sowohl von Lesne (1913 in Dingler 1934) als auch von Dingler (1934) wird das Anlegen von sogenannten „Ausfluglöchern“ beschrieben. Puparien der Spargelfliege, die im folgenden als Puppen bezeichnet werden, weisen eine typische Größe von 7-8 mm auf und besitzen in der Regel eine rötlichbraune Färbung, die jedoch bis ins Hellbraune variieren kann. Puppen überwintern bis zum nächsten Jahr im Trieb. Da die Triebe (nicht jedoch das mehrjährige Rhizom des Spargels) zum Winter absterben, wird der Schlupf der Puppen durch die Verrottung der Triebe bis zum nächsten Frühjahr erleichtert.

Parasitoide von Ei-, Larval- oder Puppenstadien von *P. poeciloptera* sind bisher nicht beschrieben worden. Auch während der umfangreichen Schlupfversuche dieser Arbeit mit mehreren tausend Puppen konnte kein Schlupf von Parasitoiden aus Spargelfliegenpuppen beobachtet werden.

Berichte über die Spargelfliege als Schädling finden sich, mit Ausnahme der Länder des ehemaligen Ostblocks, aus fast allen europäischen Ländern, in denen Spargel angebaut wird. Die Liste der Länder umfaßt Belgien (Decraemer & Gillard 1966), Frankreich (Lesne 1913; Coutin et al. 1957; Thibout & Auger 1999), Deutschland (Eckstein 1934; Hassan 1970; Kolata 1980), die Niederlande (Nijvelt 1957), die Schweiz (Freuler & Fischer 1985; Fischer et al. 1989) und Spanien (Salmeron de Diego 1973). Weiterhin werden in Dingler (1934) Berichte für ein Auftreten der Fliege in Ungarn, der Tschechoslowakei und Rußland angeführt. Als Verbreitungsgebiet von *P. poeciloptera* wird in Merz (1994) Nord-, Mittel- und Osteuropa mit fehlendem Vorkommen im Mittelmeerraum angegeben. Ähnliche Angaben finden sich in Hendel (1949), der als Verbreitungsgebiet von *P. poeciloptera* den mittel- und in beschränktem Maße den südeuropäischen Raum angibt. Als Verbreitungsgebiet von *P. poeciloptera* kann somit das gesamte südlichere Mitteleuropa angenommen werden. Im nordamerikanischen Raum ist ein Auftreten der Spargelfliege bisher nicht berichtet worden.

A.1.2. Lebensdauer und Fekundität

Die Lebensdauer von *P. poeciloptera* wurde 1997 unter kontrollierten Bedingungen bei verschiedenen Temperaturen (10 °C; 20 °C; ± 1 °C) und Nahrungsangeboten (H₂O; H₂O + Pollen + Zuckerlösung) in Klimakammern untersucht. Pro Versuchsansatz wurden zirka 30 frisch geschlüpfte Tiere (± 1d) in einem großen Plexiglaskäfig (Höhe 60 cm, Breite 50 cm, Tiefe 50 cm) bei den gewünschten Versuchsbedingungen im Langtag (16:8 L:D) gehalten. Eine Kontrolle der Mortalität fand alle 1-2 Tage statt. Weitere Daten zur Lebensdauer von *P. poeciloptera* wurden im Rahmen der Wiederfangversuche (Kap. A.1.3.1.) unter naturnahen (Freilandinsektarium) und kontrollierten Bedingungen (Labor) aufgenommen.

Eine Einschätzung der minimalen potentiellen Fekundität erfolgte durch Sektionen von Weibchen, bei denen die Anzahl der reifen Eier ermittelt wurde. Für die Messungen wurden zirka 20 Weibchen unterschiedlicher Puppenherkunft kurz nach dem Schlupf ($\pm 0,5$ d) eingefroren. Bei der nachfolgenden Sektion der Weibchen wurde die Anzahl der reifen Eier in den Ovarien bestimmt. Reife Eier können aufgrund ihrer Größe und charakteristischen, leicht gebogenen, ellipsoiden Form sicher erkannt werden (Abb. 3). Versuche zur Abschätzung der tatsächlich realisierbaren Fekundität über die gesamte Lebensspanne wurden aufgrund des hohen Arbeitsaufwands nicht in Angriff genommen.

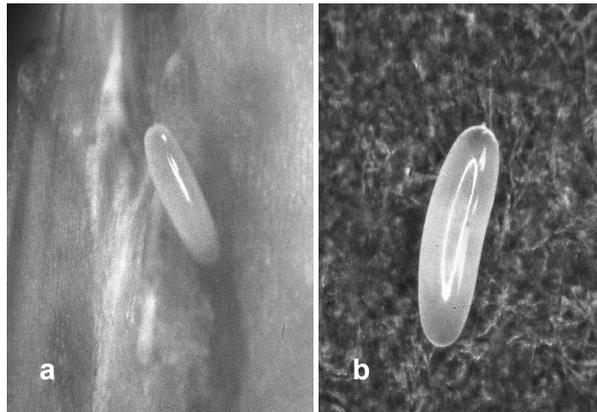


Abb. 3: Ei (Länge ca. 1 mm) von *Platyparea poeciloptera*
a) in einem Spargeltrieb, b) auf Fließpapier.

A.1.3. Ressourcennutzung

Mit den kombinierten Daten aus Befallskontrollen zum Ende der Vegetationsperiode (sogenannte Endbonituren; Kap. A.1.9.) und nachfolgenden Sektionen von Spargelstengeln im Labor konnten Aspekte der Ressourcennutzung von *P. poeciloptera* untersucht werden. Als Untersuchungsparameter für die Ressourcennutzung wurden die Belegzahl (Anzahl von Puppen pro Stengel), der Stengeldurchmesser sowie die Gangtiefe und das Puppengewicht ausgewählt. Die Zusammenhänge zwischen Befallsintensität, Ressourcengröße und Fitness von Spargelfliegen basieren zum Großteil auf Daten, die anhand von Trieben aus einer aufgelassenen Anlage mit hohem Befallsdruck (BSeb-99 vgl. Kap. A.1.5.) erhoben wurden. Im Gegensatz zu Erhebungen in allen anderen Anlagen wurden im Fall der Fläche BSeb-99 Proben bereits im Juni aus der Fläche entnommen.

A.1.4. Ausbreitung („Dispersal“)

Über die Fähigkeiten von Spargelfliegen, neue Felder zu besiedeln, liegen bisher keine Informationen vor. Aufgrund der Aussagen von Dingler (1934) kann jedoch vermutet werden, daß Spargelfliegen standortfest sind und eine erhöhte Flugaktivität nur bei hohen Temperaturen aufweisen. Um diese Aussagen zu überprüfen und ansatzweise quantifizieren zu können, wur-

de die Verweildauer von Spargelfliegen in einer Spargelanlage sowie die spontane Flugaktivität unter kontrollierten Bedingungen im Labor untersucht.

A.1.4.1. Wiederfang-Versuche

Um die Verweildauer von *P. poeciloptera* in einer Spargelanlage zu untersuchen, wurden markierte Fliegen in einer isolierten, relativ kleinen (Länge 20 m, Breite 40 m; Reihenausrichtung längs) Spargelanlage auf dem Gelände der Biologischen Bundesanstalt (BBA) Braunschweig ausgesetzt und der Verbleib der Fliegen in der Anlage mit Fallenfängen überwacht („Mark-Recapture“). Zwei Randreihen (Reihen 1 und 2) der Fläche wurden zum Großteil von Versuchszelten aus weißer Gaze (Kap. A.1.12.) eingenommen.

Für die Versuche wurden aus den Schlupfversuchen stammende Spargelfliegen beider Geschlechter über 1-2 Tage zusammengefaßt und mit einem farbigem Lackstift („Edding 780 paint marker“, fein) durch einen Punkt auf dem Thorax markiert. Fliegen, die vor dem Tag der Freilassung geschlüpft waren, wurden während der Zeitspanne vom Schlupf bis zum Morgen des Versuchstags im Kühlschrank bei 6 °C aufbewahrt. Zum Anbringen der Markierung war eine kurzzeitige Betäubung der Tiere mit CO₂ nötig. Um mögliche negative Auswirkungen der Markierung zu erkennen, wurde die Lebensdauer einer Stichprobe markierter und unmarkierter Fliegen unter kontrollierten Bedingungen (20 °C konstant; L:D 16:8) verglichen. Weiterhin wurde die Lebensdauer von markierten Fliegen anhand einer Stichprobe von Spargelfliegen aus der letzten Freilassung im Freilandinsektarium ermittelt. Die Fliegen wurden zu diesem Zweck in einem Holzkäfig (Höhe 70 cm; Grundfläche 40 x 40 cm) gehalten und mit Wasser, Pollen und Honig versorgt. Die Mortalität der Fliegen wurde in Abständen von 1-2 Tagen kontrolliert.

Eine Freisetzung von jeweils 50-60 Fliegen erfolgte an 5 Terminen zwischen dem 23. Mai und dem 7. Juni 1999 am Nachmittag des entsprechenden Tages nach der Kontrolle der Fallen. Die unterschiedlichen Freilassungstermine wurden mit unterschiedlichen Farben codiert. Bei jeder Freilassung wurden die Fliegen mit einem Mindestabstand von 5 m vom Feldrand an mehreren Punkten im Feld regelmäßig verteilt.

Eine Aufstellung von grünen Stableimfallen (vgl. „Standard“-Fallen Kap. A.1.6.) erfolgte drei Tage nach der ersten Freisetzung von Spargelfliegen. Die Fallen wurden jeweils zwischen den Pflanzreihen plaziert. Zwölf der insgesamt 16 Fallen in der Fläche wurden in einem regelmäßigen Raster mit Punktabständen von 4-5 m aufgestellt. Vier weitere Fallen wurden auf die ersten zwei Feldreihen zwischen die Freilandkäfige verteilt. Verschmutzungen der Fallen wurden bei den täglichen Kontrollterminen entfernt und die Fallen gegebenenfalls erneuert. Vier zusätzliche Fallen wurden in 10 m Entfernung an den Seiten des Versuchsfelds aufgestellt.

Nach starken Regenfällen zwischen dem 30. Mai und dem 3. Juni 1999 wurden sämtliche Fallen am 7. Juni abgebaut. Aufgrund der hohen Effizienz der Fallen, die während des Versuchs

deutlich wurde, erfolgte eine Aufstellung von Fallen nach der letzten Freilassung von Spargelfliegen am 7. Juni mit einem Abstand von vier Tagen am 11. Juni.

Die Wetterdaten für die Versuchsdauer wurden über die Wetterstation der BBA auf dem Versuchsschlag erfaßt. Während der gesamten Versuchsdauer waren Triebe in verschiedenen Entwicklungsstadien für *P. poeciloptera* vorhanden, da die Anlage nicht beerntet wurde und ständig, wenn auch nur in begrenztem Umfang, neue Triebe gebildet wurden.

A.1.4.2. Temperaturabhängige Aktivität

Die Leistung der Flugmuskulatur von Insekten ist temperaturabhängig. Da Insekten als wechselwarme Tiere ihre Körpertemperatur nur in beschränktem Maße aktiv beeinflussen können, wird die Fähigkeit zum Abflug ausschlaggebend von der Umgebungstemperatur bestimmt (Johnson 1969). Größere Insekten müssen die Temperatur ihrer Flugmuskulatur für den Abflug aufwärmen. Dies kann durch die Ausnutzung von Strahlungswärme oder durch Muskelwärme geschehen.

Die Rolle der Temperatur für den Flug von *P. poeciloptera* wurde anhand der spontanen Flugaktivität bei verschiedenen konstanten Temperaturen unter Laborbedingungen untersucht. Als Versuchstiere wurden jeweils sechs Weibchen und Männchen mit einer Tränke in einem Plexigaskäfig (Breite 22 cm, Tiefe 26 cm, Höhe 28 cm) untergebracht. Der Käfig wurde in eine programmierbare Klimakammer überführt und von einer starken Lichtquelle ausgeleuchtet (Philips HPI Metallhalogenhochlampe; 400 W; ca. 8000 Lux in Käfighöhe). Die Temperatur der Kammer wurde von einer Ausgangstemperatur von 14 °C in Intervallen von je zwei Stunden und drei Grad bis zu einer Endtemperatur von 26 °C erhöht. Um die tatsächlich im Käfig herrschende Innentemperatur zu messen, wurde die Temperatur am Käfigboden durch einen Datenlogger („Tiny tag“; GEMINI Data Loggers UK) in Meßintervallen von einer Minute protokolliert. Die Aktivität der Fliegen wurde mit einem sogenannten Zeitraffer-Videorecorder („Time Lapse Video Cassette Recorder“: TLS-1500P, Sanyo; CCD-Kamera: SSC-C180P, Sony; Objektiv: TS2VE, Cosmicar/Pentax; Aufnahme: 72 Stunden-Modus) aufgezeichnet. Derartige Recorder erlauben durch die Steuerung der Anzahl von Aufnahmebildern pro Sekunde und unterschiedliche Geschwindigkeiten bei der Wiedergabe eine verlangsamte oder, wie im Fall des Experiments, eine geraffte Darstellung der Aufnahme.

Für die Auswertung wurden eine halbe Stunde nach Einstellung der jeweiligen Temperatur alle Flüge im Käfig für eine Stunde registriert und über Intervalle von 10 Minuten summiert.

A.1.5. Versuchsflächen

Als Versuchsflächen des Projekts wurden für die Überwachung der Populationsdynamik ausnahmslos kommerziell genutzte Spargelanlagen ausgewählt, die ohne Folieneinsatz bewirt-

schaftet wurden. Das Aufstellen von Fallen blieb ohne Einfluß auf die Ernte oder die Pflanzenschutzmaßnahmen der Landwirte. Der Hauptteil (95%) der insgesamt 66 Versuchsflächen wurde für Bleichspargel genutzt.

Da eine sortenabhängige Anfälligkeit von Spargel gegenüber *P. poeciloptera* nicht bekannt ist, wurde die angebaute Spargelsorte bei der Flächenauswahl nicht berücksichtigt. Bei der Flächenauswahl wurden neben praktischen Kriterien (z.B. Erreichbarkeit oder anzunehmender Befallsdruck) gezielt unterschiedliche alte Flächen in die Versuche einbezogen, da Junganlagen länger als Ertragsanlagen von *P. poeciloptera* befallen werden können (Kap. A.3.5.3.).

Durch das große Interesse von Anbauern und Pflanzenschutzämtern an den Versuchen konnte nach der ersten Vegetationsperiode die Anzahl von Untersuchungsflächen von den ursprünglich 14 Flächen im Jahr 1997 auf 29 Flächen im Jahr 1999 ausgedehnt werden. Insgesamt wurden in den Jahren 1997-1999 66 Flächen, verteilt auf sieben Bundesländer, betreut (Tab. 1).

Tab. 1: Versuchsstandorte und Anzahl der Versuchsflächen Spargel 1997-99.

Standort	Bundesland	N Flächen		
		1997	1998	1999
Bruchsal	Baden-Württemberg	2	2	-
Freiburg	Baden-Württemberg	-	1	1
Mannheim	Baden-Württemberg	-	-	3
Erlangen	Bayern	1	-	-
Würzburg	Bayern	-	1	-
Cottbus	Brandenburg	-	2	-
Potsdam	Brandenburg	-	-	1
Bürrstadt	Hessen	2	2	-
Darmstadt	Hessen	-	-	3
Braunschweig	Niedersachsen	3	5	7
Hannover	Niedersachsen	2	3	3
Münster	Nordrhein-Westfalen	-	2	2
Bonn	Nordrhein-Westfalen	-	2	3
Mainz	Rheinland-Pfalz	2	2	5
Salzwedel	Sachsen-Anhalt	2	1	1

Neben den Flächen zur Überwachung der Populationsdynamik von *P. poeciloptera* wurde 1997 eine 20 x 20 m große Spargelanlage der Sorte „Huchels Leistungsauslese“ auf dem Gelände der Biologischen Bundesanstalt in Braunschweig gepflanzt. Die Fläche der Anlage wurde im Jahr 1998 auf 20 x 40 m ausgedehnt.

Für die Untersuchungen zur Ressourcennutzung (Kap. A.1.3.) wurden zudem die Versuchsfläche BSeb-99 genutzt. Bei dieser Fläche handelte es sich um eine aufgelassene Altanlage, die im Jahr 1999 völlig aus der Nutzung gezogen und im September des Jahres umgebrochen

wurde. Die Fläche war durch einen zirka 25 m breiten Grasstreifen von angrenzenden Spargelflächen, darunter Anlage BS4-99, getrennt.

A.1.6. Entwicklung eines geeigneten Fallentyps

Obwohl der Fang von *P. poeciloptera* gelegentlich in gemüsebaulichen Fachzeitschriften erwähnt wurde (Becker 1950; Freuler & Fischer 1985; Fischer et al. 1989), existierten zum Beginn des Projekts keinerlei ausführliche Informationen über einen Fallentyp für *P. poeciloptera*. In den drei zur Verfügung stehenden Versuchsjahren wurden detaillierte Untersuchungen zur Eignung verschiedener Fallenfarben und -formen zum Fang von *P. poeciloptera* angestellt. Die Untersuchungen konzentrierten sich auf unterschiedliche Fallenformen und -farben, da diesen speziell beim Fang von Fruchtfliegen eine besondere Bedeutung zukommt (Kring 1970; Prokopy 1972; Russ et al. 1973; Prokopy et al. 1975; Reissig 1976).

Ausgehend von den Erfahrungen von Fischer et al. (1989) wurden zum Beginn des ersten Versuchsjahrs 1997 Stableimfallen für den Fang von *P. poeciloptera* verwendet. Die Dicke der Stäbe von 2 cm sowie die grasgrüne Farbe wurden in Anlehnung an junge Spargeltriebe gewählt. Die grüne Farbe bot zudem den Vorteil, daß die Fallen für Passanten relativ unscheinbar und damit sicher vor mutwilliger Zerstörung waren. Durch die guten Erfahrungen mit diesem, anfangs noch nicht getesteten Fallentyp, wurden grasgrüne Stableimfallen mit Durchmessern von 24-25 mm und einer Höhe von 400 mm als Standard zum Test von anderen Fallen verwendet und dienten über den gesamten Versuchszeitraum (1997-1999) zur Erhebung des Flugverlaufs von *P. poeciloptera*. Die Handhabung der Fallen wurde durch die Verwendung eines leicht streichfähigen, transparenten Insektenleims (Firma Temmen) stark vereinfacht.

A.1.6.1. Fallenfarben

Die Attraktivität von verschiedenen Farben auf *P. poeciloptera* wurde anhand der Fangzahlen von farbigen Stableimfallen auf dem Feld beurteilt. Als Fallen dienten 40 cm lange Pappröhren mit einem Außendurchmesser von 24-25 mm (Wandstärke 2,0-2,5 mm), die mit der gewünschten Farbe (Brillux Lacryl Glanzlack) (Tab. 2) gestrichen wurden. Die verwendeten Graustufen wurden aus den Farben Schwarz (RAL 9900) und Weiß (RAL 0095) gemischt. Zwei Farbschichten gewährleisteten einen möglichst hohen Deckungsgrad. Um die verwendeten Farben physikalisch genauer charakterisieren zu können, wurde die Gesamtrefektivität von Farbproben im Bereich von 300-700 nm mittels eines Spektralphotometers (Photometer: Ultrospec III, Pharmacia LB, Cambridge; Lichtfluter: Sicompact-Lichtfluter 5NA 718, Siemens AG, Erlangen; Lampe: HQI TS 400/D, Osram; Lux-Meter: LX-101, Bioblock Scientific, Taiwan) gemessen. Versuche zur Farbattraktivität wurden an zwei Standorten zu drei verschiedenen Zeiten durchgeführt (Tab. 3).

Tab. 2: Abkürzungen und Farbkennzeichnungen der in den Versuchen verwendeten Farben.

Nr.	Farbbezeichnung	RAL Code.
1	Weiß	0095
2	Rapsgelb	1021
3	Lichtblau	5012
4	Ocker	8001
6	Feuerrot	3000
5	Grasgrün *	6010
7	Moosgrün	6005
8	Grau_1	-
9	Grau_2	-
10	Grau_3	-
11	Grau_4	-

* als Standard in allen Versuchen verwendet

Tab. 3: Übersicht über die Versuche zur Attraktivität verschiedener Fallenfarben für *P. poeciloptera*.

Jahr	Monat	Ort	Farbe Nr.
1997	Juni	Braunschweig	1-7
1998	Mai-Juni	Mainz	1-7
1999	Mai-Juni	Braunschweig	5, 8-11

Der Vergleich der Farben erfolgte in Wahlversuchen anhand einzelner Fallenpaare, bestehend aus einer Testfalle und einer grasgrünen Standardfalle. Test und Kontrollfalle eines Fallenpaares wurden im Feld im rechten Winkel zur Pflanzreihe und im Abstand von 25 cm zueinander platziert (Abb. 4). Die räumliche Anordnung der Fallenpaare erfolgte in allen Versuchsblöcken (Tab. 3) über zwei 10 m voneinander getrennte Reihen. Pro Reihe war jede Testfarbe des entsprechenden Versuchsblocks einmal vertreten. Der Abstand zwischen zwei Fallenpaaren innerhalb einer Reihe betrug 12 m. In der ersten Reihe wurde sowohl die Abfolge der Fallenfarben als auch die Stellung von Test- zu Kontrollfallen innerhalb eines Fallenpaares nach jedem Kontrolltermin randomisiert. In der zweiten Reihe erfolgte lediglich eine Randomisierung der Abfolge der Fallenfarben. Um einen möglichen Einfluß der Windrichtung auf das Versuchsergebnis zu vermeiden, wurde die Position von Test- und Kontrollfalle jeder Farbe in Reihe 2 gegenüber Reihe 1 vertauscht.



Abb. 4: Fallenpaar bestehend aus einer grasgrünen Kontrollfalle (links) und einer Falle mit Testfarbe.

Die Kontrolle der Fallen fand, in Abhängigkeit vom Flugverlauf und der Wetterlage, alle ein bis drei Tage statt. Während der Kontrollen wurden die Anzahl der Spargelfliegen notiert, die Fallen gesäubert und neu eingeleimt. Ein Auswechseln der Fallen erfolgte beim ersten Anzeichen einer Beschädigung, wie z.B. dem Aufweichen oder Verkrümmen einer Falle. Ein Umkreis von 4 m um die Fallen wurde, falls erforderlich, von Fremdvegetation freigehalten. Alle Farbversuche wurden in Ertragsanlagen während der Stechzeit durchgeführt.

A.1.6.2. Fallenformen

Die Attraktivität von verschiedenen Fallenformen wurde, ähnlich wie bei den Farbversuchen, anhand eines Vergleichs zwischen einer Testfalle beliebiger Form und einer Standard-Stableimfalle (Höhe 40 cm; Durchmesser 2,0 cm) ermittelt. Als Fallenformen (Abb. 5) für Testfallen wurden horizontale Tafeln (flächig-horizontale Form; Tafel 21 x 17 cm), vertikale Tafeln (flächig-vertikale Form; Tafel 21 x 17 cm), Kugeln (Kugelkörper aus Styropor; Durchmesser 6 cm) und Kegel (aus Photokarton angefertigter Kegel; Seitenlänge 10 cm; untere Kreisfläche 6 cm Radius) verwendet. Um den Abfluß von Regenwasser zu ermöglichen, wurden horizontale Klebetafeln um fünf Grad geneigt. Alle Testfallen wurden an Stäben so befestigt, daß sich ihre Unterkante 6 cm über dem Boden befand. Sämtliche Fallen wurden grün gestrichen (Brillux Lacryl Glanzlack RAL 6010 „grasgrün“) und kurz vor Versuchsbeginn eingeleimt. Die Aufstellung von Test- und Standardfallen erfolgte analog zum Versuchsaufbau für verschiedene Fallenfarben mit dem Unterschied, daß die Fallenpaare längs der Reihenrichtung des Felds ausgerichtet wurden. Zwischen den einzelnen Fallenpaaren wurde ein Mindestabstand von 15 m eingehalten. Eine Kontrolle der Fallen erfolgte wie bei den Farbversuchen in Abständen zwischen ein und drei Tagen.

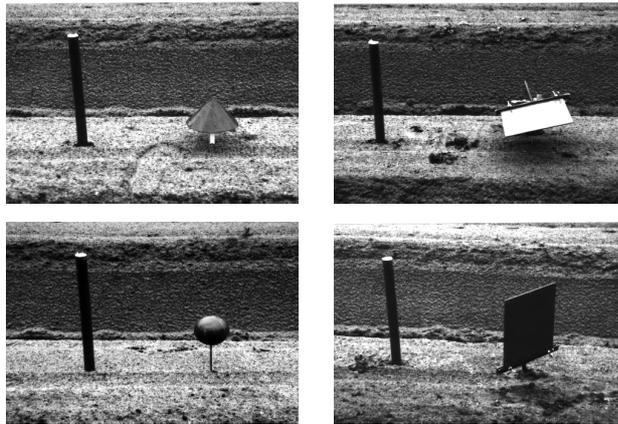


Abb. 5: Vergleich der Attraktivität verschiedener Fallenformen zum Fang von *P. poeciloptera*; Wahlversuche zwischen einer Testfalle und einer als Standard verwendeten grünen Stabfalle; Testfallenformen: a) Kegel; b) horizontale Tafel; c) Kugel; d) vertikale Tafel.

Der Versuchszeitraum erstreckte sich über den gesamten Juni 1998. Als Versuchsfläche wurde eine Spargelanlage mit hohem Befall in der Braunschweiger Region ausgewählt.

In einem weiteren Versuch wurden verschieden dicke Rundstäbe (14, 20, 27 und 34 mm Durchmesser) gegen Standardfallen (25 mm Durchmesser) getestet. Alle Fallen besaßen eine Länge von 40 cm. Die Versuchsanordnung entsprach dem zuvor beschriebenen Test von verschiedenen Fallenformen.

A.1.6.3. Optimierung von Stableimfallen

Fanghöhe

Bei den Versuchen mit Stableimfallen wurde bald deutlich, daß der Großteil der Spargelfliegen im unteren Fallenteil von Stableimfallen gefangen wurde. Um diesen Eindruck zu quantifizieren, wurde im Mai und Juni des Versuchsjahrs 1998 in Mainz und Braunschweig die Höhe der auf Standard-Stableimfallen gefangenen Spargelfliegen bei einer Stichprobe von zirka 50 Fallen in Ertragsanlagen während der Stechzeit notiert. Hierbei wurden die Fallen, ausgehend von der Erdoberfläche, in drei Fangzonen wie folgt eingeteilt: Zone 1 ≤ 10 cm; 10 cm < Zone 2 ≤ 20 cm; Zone 3 > 20 cm.

Da ein Einsatz von Fallen sowohl in Jung- als auch in Altanlagen vor und nach der Stechzeit angestrebt wird, wurde als weitere Fragestellung der Einfluß der Höhe der umgebenden Vegetation auf die Fanghöhe untersucht. Zu diesem Zweck wurde zwischen Juni und Juli 1999 die Fanghöhe einer weiteren Stichprobe von Fallen auf Feldern mit unterschiedlicher Vegetationshöhe aufgenommen.

Fallenhöhe

Der Einfluß der Fallenhöhe auf die Attraktivität von Stableimfallen wurde anhand von Fallenpaaren bestehend aus je einer Testfalle (Höhe 20 cm) und einer Kontrollfalle (Höhe 40 cm) in einer Altanlage im Juni 1998 untersucht. Die Abstände innerhalb und zwischen den Fallenpaaren, die Verteilung auf zwei Blöcke in verschiedenen Pflanzreihen sowie die Randomisierung der Fallenstellung wurden analog dem Versuchsdesign zur Fallenfarbe (Kap. A.1.6.1.) gewählt. Die Anordnung von Test- und Kontrollfallen erfolgte wie bei den Versuchen zur Fallenform (Kap. A.1.6.2.) längs zur Reihenrichtung. Mit einer Anzahl von drei Wiederholungen und einer Kontrolle (zwei 40 cm hohe Fallen) pro Block ergab sich eine gesamte Anzahl von acht Fallenpaaren.

Als Zusatzinformation wurde bei den Kontrollfallen jedes Fallenpaares die Anzahl von Fliegen in der unteren und oberen Fallenhälfte aufgenommen. Eine Kontrolle und Säuberung der Fallen erfolgte je nach Flugverlauf in Abständen zwischen ein und drei Tagen.

Fallenwinkel

Der Einfluß des Fallenwinkels auf die Attraktivität von Stableimfallen wurde anhand von Fallenpaaren, bestehend aus je einer Testfalle (variabler Winkel von 30, 60 bzw. 90° gemessen zur Horizontalen) und einer Kontrollfalle (90° zur Horizontalen), in einer Altanlage im Juli 1999 untersucht. Die Anlage zeichnete sich durch einen extrem schlechten Durchwuchs aus. Dies ermöglichte eine Aufstellung der Fallenpaare in Pflanzlücken, d.h. an Stellen der Pflanzreihe ohne Spargeldurchtrieb. Die Abstände innerhalb und zwischen den Fallenpaaren, die Verteilung auf zwei Blöcke in verschiedenen Pflanzreihen sowie die Randomisierung der Fallenstellung wurden analog dem Versuchsdesign zur Fallenfarbe (Kap. A.1.6.1.) gewählt. Die Anordnung von Test- und Kontrollfallen erfolgte wie bei den Versuchen zur Fallenform (Kap. A.1.6.2.) längs zur Reihenrichtung. Mit einer Anzahl von einer Wiederholung pro Block ergab sich eine gesamte Anzahl von sechs Fallenpaaren. Eine Kontrolle und Säuberung der Fallen erfolgte je nach Flugverlauf in Abständen zwischen ein und drei Tagen.

A.1.7. Erfassung der Populationsdynamik im Freiland

Die Erfassung der Populationsdynamik im Freiland konzentrierte sich auf adulte Spargelfliegen, da Ei-, Larval- und Pupalstadien der Fliege im Pflanzengewebe verborgen und somit schlecht zugänglich sind. Die Beobachtung von immaturren Stadien von *P. poeciloptera* wird zudem durch die Tatsache erschwert, daß sich ein Befall durch *P. poeciloptera* nicht eindeutig über ein äußerliches Schadbild der Pflanzen ableiten läßt und für einen Zensus der oben genannten Entwicklungsstadien in erheblichem Umfang ganze Triebe entnommen und sezirt werden müssen. Eine derartige Entnahme von Trieben während der Vegetationsperiode ist jedoch für den Landwirt aufgrund von Ernteverlusten in den Folgejahren nicht akzeptabel. Neben Flugkur-

ven besteht jedoch die Möglichkeit einer Entnahme und Sektion von Trieben am oder nach dem Ende der Vegetationsperiode, da in diesem Fall keine Ertragsverluste mehr zu erwarten sind (vgl. Kap. A.1.9.).

Die Möglichkeiten, die Populationsdynamik im Labor zu untersuchen beschränken sich auf den Schlupf der Imagines aus Puppen, die im Freiland gesammelt wurden. Im Gegensatz zu *D. antiqua* steht bisher keine Methode zur Verfügung, um Spargelfliegen im Labor zu züchten.

A.1.8. Erfassung des Flugverlaufs

Der Flugverlauf von *P. poeciloptera* wurde auf allen Versuchsflächen mittels grüner Stableimfallen erfaßt. Als Fallen wurden beleimte Papphülsen (Firma Paul & Co) mit einer Randstärke von 1,5-2,5 mm, einer Länge von 400 mm und einem Durchmesser von 23-25 mm verwendet. Die Hülsen wurden mit einem grünen Lack auf Acryllharzbasis (Brillux Lacryl Glanzlack; „Grasgrün“ RAL 6010) gestrichen. Unmittelbar vor ihrer Verwendung wurden die Fallen mit einem streichfähigen Insektenleim (Temmen Insektenleim) bestrichen.

Bei der Aufstellung auf dem Feld wurden die Hülsen über Bambusstäbe gestülpt, die zuvor senkrecht in den Boden gesteckt wurden. Die Hülsen selbst wurden leicht in den Boden gedrückt und verdeckten die Bambusstäbe völlig. Typischerweise wurden pro Feld fünf Fallen aufgestellt, wobei vier Fallen in zirka 5 m Abstand zu den Feldecken aufgestellt wurden. Die fünfte Falle wurde zirka 40 m vom Feldrand bzw. nahe der Feldmitte plaziert. Ab dem Versuchsjahr 1998 wurden auf einem Teil der Felder nur noch drei Fallen in 10 m Abstand zum Feldrand aufgestellt.

Eine Kontrolle der Fallen erfolgte an zwei Terminen pro Woche in Abständen von maximal vier Tagen. An jedem Kontrolltermin wurden die Fallen von Schmutz gereinigt und gefangene Spargelfliegen nach den Geschlechtern getrennt gezählt. Zum Reinigen der Fallen kann ein flexibler Spatel benutzt werden, mit dem sich Schmutz und Leim rasch von der Falle schieben lassen. Aufgeweichte bzw. verformte oder beschädigte Fallen wurden ausgewechselt. Bis auf die Flächen in der Region Braunschweig wurden die Kontrollen durch Mitarbeiter von Pflanzenschutzämtern in einer standardisierten Weise durchgeführt.

Die Auswertung der Flugkurven erfolgte sowohl deskriptiv anhand der Flugkurven als auch statistisch anhand ausgewählter Charakteristika der Flugkurven wie z.B. Mittelwert, Quartilabstände, Variabilität oder Spannweite der Flugdauer. Die Berechnung basiert auf der Zeitspanne zwischen dem 1. März des entsprechenden Versuchsjahrs und dem Zeitpunkt des Fangs sowie auf der mittleren Anzahl von Fliegen pro Falle und Versuchsfläche. Um die Temperatur der einzelnen Flächen mit den Flugverlauf in Verbindung zu setzen, wurde die mittlere Tagestemperatur (Lufttemperatur 2 m Höhe; DWD bzw. lokale Wetterstation) zwischen dem 1. März und dem 30. Juni des entsprechenden Jahres berechnet.

A.1.9. Befallskontrollen und Sammeln von Puppen

Befallskontrollen und das Sammeln von Puppen erfolgten nach dem Abreifen der Spargelanlagen in den Monaten Oktober und November (Endbonituren). Die Beurteilung des Befallsgrades mit *P. poeciloptera* wurde anhand der im Herbst deutlich sichtbaren Fraßgänge in den Trieben vorgenommen. Die Fraßgänge von Spargelfliegenlarven verlaufen relativ geradlinig in den Trieben, und sind aus diesem Grund gut von Fraßgängen anderer Dipterenlarven wie z.B. der Bohnenfliege (*Delia platura*) zu unterscheiden. Die anfangs mit weißem Kot gefüllten Gänge verfärben sich mit der Zeit rotbraun.

Da keinerlei Vorinformationen über die Verteilung der Puppen auf dem Feld vorhanden waren, wurden die Probenpunkte in einem regelmäßigen Gitter über die Felder verteilt. Die Anzahl von Kontrollpflanzen variierte mit der Feldgröße, unterschritt jedoch in der Regel nie 45 Pflanzen. Pro Probenpunkt wurden die Triebe einer ganzen Pflanze in 3 cm Höhe über dem Erdboden abgeschnitten, und die Anzahl von befallenen Stengeln notiert.

Um Puppen für den Schlupf aus Schlupfkäfigen und für andere Versuche zu sammeln, wurden die unterirdischen Teile von befallenen Trieben ausgegraben, die Puppen im Labor aus den Trieben seziiert und in feuchten Sand eingeschlagen. Die Überwinterung der Puppen erfolgte im Boden eines Freilandinsektariums bzw. unter konstanten Bedingungen bei 4 °C. Bis auf das Jahr 1996 wurden die Puppen verschiedener Versuchsflächen getrennt voneinander gelagert.

Während der Sektion von Puppen aus den Trieben wurden in verschiedenen Jahren der Durchmesser und die Länge der unterirdischen Triebteile, die Lage der Puppen in Trieben und die Länge der Fraßgänge aufgenommen.

A.1.10. Schlupf von Puppen im Freiland

Mit der Aufstellung von Schlupfkäfigen wurde die Möglichkeit geprüft, ob der Flugverlauf von *P. poeciloptera* auch ohne Fallen anhand des Puppenschlupfs im Freiland nachgebildet werden kann. Als weitere Fragestellung wurde mit Schlupfkäfigen a) der Schlupf von Puppen unterschiedlicher Herkunft unter den gleichen klimatischen Freilandbedingungen und b) der Schlupf von identischem Puppenmaterial in verschiedenen klimatischen Regionen untersucht.

Ein Teil der im Herbst gesammelten und überwinterten Puppen wurde in der ersten Märzwoche des nächsten Jahres in Schlupfkäfige überführt und an einem vegetationsfreien, nicht beschatteten Ort eingegraben. Als Schlupfkäfige wurden runde Schraubdosen (Firma Gies; PP-Kunststoff; Höhe 10 cm; Durchmesser 11 cm) verwendet. Um einen optimalen Feuchte- und Wärmeaustausch zwischen Boden und Käfigen zu ermöglichen, wurden Großteile der Deckel- und Bodenfläche der Dosen durch Siebgewebe (0,5 mm Maschenweite) ersetzt. Im eingegrabenen Zustand entsprach die Tiefe der Puppen 7 cm unter der Erdoberfläche. Eine Kontrolle der Käfige erfolgte alle zwei bis drei Tage. Während trockener Perioden im Sommer wurden die

Dosen befeuchtet, um ein Austrocknen der Puppen zu verhindern. Der Temperaturverlauf wurde auf den Standorten der Käfige in Braunschweig und Mainz entweder durch eine Wetterstation oder durch einen zusätzlichen Schlupfkäfig mit Datenlogger („Tiny tag“; GEMINI Data Loggers UK) protokolliert.

A.1.11. Schlupf von Puppen unter kontrollierten Bedingungen

Zur Untersuchung von Schlupfzeiten und –zeiträumen wurden überwinterte Puppen der Endbonituren verwendet. Wenn nicht anders angegeben, wurden alle Versuche in Klimakammern oder Klimaschränken bei konstanten Temperaturen (± 1 K) und einem Lichtregime von 16L:8D durchgeführt.

Im Gegensatz zu Schlupfkäfigen im Freiland bieten Versuche unter definierten Bedingungen bessere Vergleichsmöglichkeiten zwischen den einzelnen Gruppen von Puppen. Die Schlupfversuche unter kontrollierten Bedingungen konzentrierten sich auf die folgenden Fragestellungen:

Bei den 1997 durchgeführten Versuchen stand die temperaturabhängige Entwicklungszeit von Puppen im Vordergrund. Wie bei der Zwiebelfliege sollten die Entwicklungsdaten aus den Versuchen dazu verwendet werden, die temperaturabhängige Entwicklung von *P. poeciloptera* zu modellieren. Für diese Versuche wurden die Puppen der Befallskontrollen 1996 nach einer Überwinterung im Freiland unter verschiedenen konstanten Temperaturen (8, 10, 13, 16 und 20 °C) zum Schlupf gebracht. Die Überwinterung der Puppen erfolgte von November bis Ende Januar im Boden des Freilandinsektariums und ab Februar bis zum Versuchsstart in einer Klimakammer bei 4 °C. Im Gegensatz zu den Versuchen der Folgejahre wurde eine Mischprobe aus den im Herbst 1996 gesammelten Puppen aller Felder gebildet. Die Fallenfänge im Sommer 1997 zeigten jedoch deutlich, daß der Flugverlauf von *P. poeciloptera* nicht nur zwischen einzelnen Regionen, sondern selbst zwischen Feldern in enger räumlicher Nähe um mehrere Wochen variieren kann. Damit trat in den Folgejahren 1998 und 1999 die Untersuchung der Variabilität des Schlupfs von Puppen in und zwischen verschiedenen Anbauregionen in den Vordergrund. Für diese Versuche wurden die Puppen jedes Versuchsfeldes nach der Sektion aus den Trieben separat gelagert und nach einer wie oben beschriebenen Überwinterung bei konstanten 20 °C zum Schlupf gebracht. Eine Kontrolle des Schlupfs fand in Abständen zwischen einem und zwei Tagen statt. Der Temperaturverlauf wurde, mit Ausnahme der Versuche des Jahres 1997, mit Hilfe von Datenloggern („Tiny tag“; GEMINI Data Loggers UK) kontrolliert.

Zusätzlich wurde beim Schlupf von Puppen in den Jahren 1999 und 2000 der Einfluß von Wechseltemperaturen auf die Entwicklungszeit von Puppen untersucht. Um den Einfluß von Wechseltemperaturen zu studieren, wurden bei einer Durchschnittstemperatur von 20 °C unterschiedliche Temperaturschwankungen innerhalb des Tagesverlaufs simuliert. Neben einer Va-

riante mit konstanter Temperatur wurde die Entwicklungsdauer von Puppen bei einer Stufentemperatur (ein Wechsel zwischen 17 °C und 23 °C) sowie bei einem kontinuierlichen Tagesgang (Minimum: 12 °C; Maximum 27 °C) untersucht.

A.1.12. Einfluß von Puppenherkunft, Anlagenalter und Befallszeitpunkt auf den Schlupf von Puppen im Folgejahr

Bereits nach den Fallenfängen und Schlupfversuchen der ersten Vegetationsperiode 1997 wurde deutlich, daß der stark verstreute und langandauernde Schlupf von *P. poeciloptera* nicht allein auf den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungszeit (z.B. regionale Unterschiede der Umgebungstemperatur) zurückgeführt werden kann. Als Folge konzentrierten sich die Untersuchungen in den Folgejahren 1998 und 1999 auf weitere Einflußgrößen, unter ihnen das Anlagenalter und der Befallszeitpunkt, die für eine Beeinflussung der pupalen Entwicklungszeit in Betracht kommen.

Während der Einfluß des Anlagenalters auf den Schlupfzeitpunkt durch das Sammeln und den Schlupf von Puppen (Kap. A.1.9.) aus verschiedenen alten Anlagen untersucht werden konnte, erforderte die Fragestellung nach dem Einfluß des Befallszeitpunkts auf den Schlupf von Puppen im Folgejahr spezielle Versuchsansätze:

Im ersten Versuchsansatz wurden Spargelpflanzen einer Versuchsfläche mit Käfigen vor Flugbeginn eingeschlossen und durch die Freisetzung von Spargelfliegen ein Befall zu unterschiedlichen Zeitpunkten ausgelöst („*Befallszeit-Versuche*“). Befallszeit-Versuche fanden in den Jahren 1998 und 1999 auf einer Spargelanlage (Sorte „Huchels Leistungsauslese“; Pflanzung 1997) auf dem Gelände der Biologischen Bundesanstalt in Braunschweig statt. Wie Befallskontrollen im Herbst 1997 zeigten, war die Anlage zu diesem Zeitpunkt nicht befallen. In beiden Versuchsjahren wurden über einer Doppelreihe der Spargelanlage drei Zelte (Breite 2,2 m; Länge 4,0 m; Höhe 2,0 m) mit einer für Spargelfliegen undurchlässigen weißen Gaze aufgebaut. Der Aufbau der Zelte erfolgte 1998 am 15. April bzw. am 13. Mai und 1999 am 26. April. Die Zelte wurden zu unterschiedlichen Zeitpunkten mit ein bis zwei Tage alten Spargelfliegen bestückt (Tab. 4). Als Tiermaterial wurden Spargelfliegen aus den Schlupfversuchen (Kap. A.1.11.) verwendet. Um einen Befall durch Zuflug von *P. poeciloptera* nach Versuchsende zu vermeiden, wurden die Zelte erst nach dem Ende der Flugzeit von *P. poeciloptera* (1998 Anfang September; 1999 Mitte Oktober) abgebaut. Die Befallskontrollen der Parzellen und das Sammeln der in den Trieben vorhandenen Spargelfliegenpuppen fand 1998 am 21. Oktober und 1999 am 11. August statt. Die Sektion der Puppen aus den befallenen Trieben wurde unmittelbar im Anschluß an die Befallsbonituren durchgeführt. Die Puppen wurden wie in Kapitel A.1.11. angegeben gelagert und im Folgejahr zum Schlupf gebracht.

Tab. 4: Gezielter Befall von Spargel durch *P. poeciloptera* zu unterschiedlichen Zeitpunkten in Freilandkäfigen.

Jahr	Zeit	Infektionszeitraum	N Fliegen	
			♂	♀
1998	1	28.04.– 08.05.	9	14
	2	05.06.– 19.06.	29	29
	3	09.07.– 26.07.	21	22
1999	1	28.04.– 03.05.	26	28
	2	21.05.– 23.05.	26	25
	3	07.07.– 08.07.	10	12

Im zweiten Versuchsansatz wurden in mehreren Ertragsanlagen in denen der Flugverlauf beobachtet wurde, ein jeweils 20 m langer Reihenabschnitt von der Ernte ausgenommen. Die Befallskontrolle und das Sammeln von Puppen aus denen in diesen Reihenabschnitten erfolgte zusammen mit dem Rest der Anlagen nach dem Ende der Vegetationsperiode (vgl. Kap. A.1.9.). Prinzipiell, d.h. bei einem entsprechend frühen Auftreten von Spargelfliegen vor dem 20. Juni (vgl. Kap. 1.2.), konnten somit Triebe aus dem von der Ernte ausgenommenen Reihenstück zu einem früheren Zeitpunkt befallen werden. Die Versuchsauswertung zielte auf einen Vergleich der Entwicklungszeiten von Puppen aus dem von der Ernte ausgenommenen Reihenstück mit dem restlichen Feld sowie mit Junganlagen mit ähnlichem Flugverlauf aus der Region ab. Darüber hinaus konnten Puppen aus einer aufgelassenen Altanlage im Raum Braunschweig (BSeb-99; vgl. Kap. A.1.5.) für den Vergleich genutzt werden.

Ein anderer Versuchsansatz wurde entworfen, um Rückschlüsse über die Bedeutung der Temperatursumme nach der Verpuppung für die Entwicklungszeit der Puppen nach der Überwinterung ziehen zu können. Hierzu wurden Puppen nach den Endbonituren (Kap. A.1.9.) für vier Wochen bei 20 °C unter Langtag (L:D 16:8) im Labor gelagert und anschließend überwintert. Als Kontrolle wurden Puppen gleichen Ursprungs ohne die zusätzliche Warmperiode verwendet.

A.1.13. Statistische Auswertung

Soweit nicht anders angegeben, erfolgte die statistische Auswertung mit dem Programmpaket SPSS 8.0 (SPSS Inc. 1998). Die Auswertung des Datenmaterials orientiert sich an den Methoden in Krebs (1999), Sokal & Rohlf (1995) sowie in Scheiner & Gurevitch (1993). Fehlerbalken und Vertrauensbereiche basieren, wenn nicht anders angegeben, auf den Standardfehlern der arithmetische Mittelwerte. Versuchspläne wurden mit der Prozedur PROC PLAN des Programmpakets SAS 6.12 (SAS Institute Inc. 1996) randomisiert.

Zur Auswertung der räumlichen Verteilung von Puppen wurde unter anderem eine Methode zur Analyse von Distanzmaßen von zweidimensionalen Daten (SADIE: Spatial Analysis by Distance IndiceEs) verwendet (Perry & Hewitt 1991; Perry 1995, 1998; Perry et al. 1996, 1999). Diese Methode berücksichtigt, im Gegensatz zu den rein auf der Varianz und dem Mittelwert einer Probe basierenden Aggregationsindizes (Krebs 1999), die räumliche Anordnung der Datenpunkte. Eine Auswertung mittels SADIE erfolgte mit dem Programm RBRELV14.EXE (© J.N. Perry; IACR Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts. AL5 2JQ, UK), das freundlicherweise von Prof. J. Perry zur Verfügung gestellt wurde.

Folgende Abkürzungen für statistische Kennwerte finden in Tabellen und Abbildungen Verwendung: \bar{x} : arithmetisches Mittel; SE: Standardfehler von \bar{x} ; Var: Varianz; MIN: Minimum; MAX: Maximum. Wenn nicht anders angegeben, kennzeichnen unterschiedliche Buchstaben statistisch signifikant unterschiedliche Gruppen.

A.2. Ergebnisse

A.2.1. Lebensdauer und Fekundität

Die Lebensdauer von Spargelfliegen im Labor bei verschiedenen Temperaturen und Nahrungsangeboten ist in Tabelle 5 aufgeführt.

Tab. 5: Lebensdauer von *P. poeciloptera* im Labor bei verschiedenen Temperaturen und Nahrungangebot. Nahrung „+“: Pollen, Honig und H₂O; Nahrung „-“: H₂O.

Temperatur	Nahrung	Geschl.	N	Lebensdauer				
				\bar{x}	SE	Var.	Min.	Max.
10 °C	+	♀	17	28,8	2,6	111,2	9	44
	+	♂	15	26,3	2,8	113,8	10	44
20 °C	+	♀	13	19,8	2,4	77,7	4	31
	+	♂	18	20,4	2,5	110,3	7	37
	-	♀	22	7,8	0,5	5,2	2	12
	-	♂	16	10,3	0,8	10,2	4	14

Aus der Tabelle wird deutlich, daß sowohl die zur Verfügung stehende Nahrung als auch die Temperatur Einfluß auf die Lebensdauer von *P. poeciloptera* haben. Unterschiede in der Lebensdauer zwischen den Geschlechtern konnten in den Varianten mit Nahrungsangebot nicht nachgewiesen werden (T-Test: 20 °C: N=31; DF=29; T=-0,173; P=0,864; 10 °C: N=32; DF=30; T=0,665; P=0,511), wurden jedoch in der Variante ohne Nahrung beobachtet, in der Männchen eine signifikant höhere Lebensdauer aufwiesen (Mann-Whitney U-Test: N=38; Z=-2,509; P=0,012).

Während Spargelfliegen bei 20 °C und vorhandenem Nahrungsangebot eine durchschnittliche Lebensdauer von 20,1 Tagen aufwiesen, verlängerte sich die Lebensdauer bei niedrigeren Temperaturen signifikant auf 27,6 Tage (T-Test: N=63; DF=61; T=2,931; P=0,005). Im Vergleich zur Kontrollgruppe mit Nahrungsangebot sank die Lebensdauer von Spargelfliegen bei 20 °C signifikant auf zirka 8,9 Tage ohne Nahrungsangebot (Mann-Whitney U-Test: Männchen: N=34; Z=-2,802; P=0,005; Weibchen: N=35; Z=-4,054; P<0,001).

Die im Rahmen der Wiederfangversuche erhobenen Lebensdauern von Versuchstieren einer Kontrollgruppe im Freiland-Insektarium sind in Kapitel A.2.3.1. dargestellt.

Sektionen von Spargelfliegenweibchen ergaben, daß reife Eier bereits unmittelbar nach dem Schlupf zur Verfügung stehen. Bei einem Stichprobenumfang von 20 Weibchen konnten im Mittel 10,1 (\pm 0,84) Eier pro Weibchen ermittelt werden. Pro Ovarienschlauch war zudem eine Reihe von unreifen Eiern vorhanden.

A.2.2. Ressourcennutzung

A.2.2.1. Räumliche Verteilung von Puppen und Befall

Spargelfliegenbefall kann am besten anhand der Fraßgänge in den Spargeltrieben erkannt und quantifiziert werden. Die in der vorliegenden Arbeit entwickelte Methodik wurde in Kapitel A.1.9. beschrieben. Bereits während der Durchführung der Befallskontrollen ergab sich der Eindruck einer gleichmäßigen bis zufälligen Befallsverteilung. Insbesondere eine Konzentration auf die Randreihen konnte während der Kontrollen nicht festgestellt werden. Eine Ausnahme stellte hierbei die Spargelfläche BO-A (jung) im Versuchsjahr 1999 dar. Hier konnte ein erhöhter Befall in dem Feldteil gemessen werden, der direkt an die im Vorjahr stark befallene Fläche BO-A (alt) anschloß.

Tab 6: Verteilung mit Spargelfliege befallener Pflanzen und Triebe; SADIE: Methode zur Analyse räumlich verteilter Daten (Perry 1995); *,ns: signifikante Abweichung des Dispersionsindex von 1 (T-Test).

	Befall	
	Pflanzen ¹⁾	Stengel
N _{Felder}	21	21
Dispersionsindex s^2 / \bar{x}		
Mittelwert	-	1,15 *
SE	-	0,06
Dispersionsindex SADIE		
Mittelwert	0,98 ns	1,20 *
SE	0,06	0,08

¹⁾ Befall der Pflanze als dichotome Variable (befallen / unbefallen)

Um ein objektives Maß für die Verteilung von Puppen und damit des Befalls zu erlangen, wurden für 21 der kontrollierten Spargelflächen zwei Dispersionsindizes ermittelt. Verwendung fanden zum einen ein relativ einfacher Index, bestehend aus dem Verhältnis von Varianz zum Mittelwert (Southwood 1978; Krebs 1999), und zum anderen ein Aggregationsindex nach Perry (1995), der direkt die räumliche Verteilung der Daten berücksichtigt. Beide Indizes erreichen bei einer Zufallsverteilung (Poissonverteilung) den Wert 1. Mit einer zunehmenden Klumpung (Aggregation) bzw. mit zunehmender Regelmäßigkeit des Befalls nehmen beide Indizes Werte über bzw. unter 1 an. Die Aggregationsindizes aller Felder wurden gemittelt und sind in Tabelle 6 zusammen mit den Streumaßen der Indizes aufgeführt. Wie aus der Tabelle entnommen werden kann, weist der Aggregationsindex nach SADIE auf eine zufällige Verteilung von befallenen Pflanzen im Feld hin. Der Befall der Triebe läßt im Gegensatz dazu bei beiden Indizes einen Trend zu einer stärker geklumpten Verteilung erkennen.

Tab. 7: Sektion unterirdischer Teile von Spargeltrieben nach dem Abreifen im November; Sektionen 1999.

Feld	N	Puppentiefe cm				N	Gangtiefe cm			
		\bar{x}	SE	Min	Max		\bar{x}	SE	Min	Max
Bo-A jung	66	11,8	0,4	5	21	64	21,0	0,6	9	30
Bo-A alt	74	9,5	0,4	5	28	71	20,1	0,7	8	40
Bo-G jung	159	16,8	0,4	3	29	75	27,3	0,8	16	45
BS0-99 jung	64	9,5	0,3	5,5	18	59	17,7	0,5	10	25
BS3-99 alt	139	10,3	0,3	4	23	127	21,4	0,4	9	34
BS6-99 alt	121	12,7	0,3	5	24	91	22,9	0,4	13	34
Cheinitz jung	72	11,1	0,4	4	24	64	22,0	0,7	10	36
Münster1-99	63	11,0	0,5	5	20	63	18,4	0,6	9	30
Münster2-99	26	14,8	0,9	5	23	26	24,8	0,9	10	33
<i>gesamt</i>	<i>784</i>	<i>12,3</i>	<i>0,2</i>	<i>3</i>	<i>29</i>	<i>640</i>	<i>21,7</i>	<i>0,2</i>	<i>8</i>	<i>45</i>

Feld	N	Stengeldurchmesser mm				N	Stengellänge cm			
		\bar{x}	SE	Min	Max		\bar{x}	SE	Min	Max
Bo-A jung	22	17,5	1,0	8	24	22	33,8	1,5	21	43
Bo-A alt	29	17,9	0,7	10	28	29	36,2	0,6	30	42
Bo-G jung	43	17,7	0,5	10	25	43	35,3	1,6	21	57
BS0-99 jung	33	11,8	0,4	8	16	33	21,8	0,3	19	25
BS3-99 alt	67	13,7	0,4	7	24	65	33,1	0,5	25,5	42
BS6-99 alt	56	15,3	0,6	4	29	47	31,1	0,5	22	40
Cheinitz jung	32	12,7	0,8	5	23	32	33,3	0,5	29	42
Münster1-99	37	13,4	0,4	9	20	37	34,5	0,7	27	44
Münster2-99	44	14,2	0,5	9	21	15	35,3	1,1	26	41
<i>gesamt</i>	<i>363</i>	<i>14,7</i>	<i>0,2</i>	<i>4</i>	<i>29</i>	<i>323</i>	<i>32,6</i>	<i>0,4</i>	<i>19</i>	<i>57</i>

Feld	N	Puppen pro Stengel				Befall %	
		\bar{x}	SE	Min	Max	Pflanzen	Stengel
Bo-A jung	22	3,0	0,3	1	7	-	-
Bo-G alt	29	2,6	0,3	1	6	88,2	34,0
Bo-G jung	43	3,9	0,3	1	8	100,0	60,8
BS0-99 jung	87	2,1	0,2	1	9	69,0	16,1
BS3-99 alt	67	2,1	0,1	1	6	86,8	48,9
BS6-99 alt	58	2,4	0,2	1	6	94,4	44,4
Cheinitz jung	52	2,3	0,2	1	6	-	-
Münster1-99	37	1,7	0,1	1	3	74,1	26,3
Münster2-99	37	1,5	0,2	1	7	24,4	5,2
<i>gesamt</i>	<i>432</i>	<i>2,3</i>	<i>0,1</i>	<i>1</i>	<i>9</i>		

Die Ergebnisse der Sektionen unterirdischer Triebteile des Versuchsjahrs 1999 sind in Tabelle 7 zusammengefaßt. Bei den in der Tabelle aufgeführten Junganlagen waren zwei bis drei Jahre alt. Die auf alle Standorte bezogene mittlere Puppentiefe entsprach 12 cm. In Einzelfällen konnten Puppen in bis zu 29 cm Tiefe gefunden werden. Wie in Dingler (1934) beschrieben, sitzen Puppen nicht an der tiefsten Stelle der Fraßgänge, sondern näher zur Erdoberfläche. Fraßgänge waren im Mittel 21,7 cm tief und erreichten maximale Tiefen von 40 cm. Gangtiefe und Puppentiefe sind positiv miteinander korreliert (N=304; $R^2=0,382$; $F=188,61$; $P<0,001$). In

Bezug auf die Trieblänge und den Triebdurchmesser zeigt die einzige nicht aufgedämmte Anlage BS0-99 gegenüber den Durchschnittswerten deutlich verminderte Werte (T-Test: Trieblänge: $T=-40,47$; $DF=32$; $P<0,001$; Triebdurchmesser: $T=-7,86$; $DF=32$; $P<0,001$).

Der Prozentsatz befallener Pflanzen ist mit dem Prozentsatz befallener Triebe in der Regel eng korreliert (Abb. 6). Ein nicht-lineares Regressionsmodell nach Gleichung (1) beschreibt den Zusammenhang zwischen beiden Parametern auf den Einzelflächen sehr gut ($N=48$; $F=239,29$; $P<0,001$; $R^2=0,84$) und kann zur Umrechnung der beiden Befallsgrößen ineinander verwendet werden.

$$(1) \quad B_{Triebe} = 4,50 \exp \left(0,0263 B_{Pflanzen} \right) - 4,50$$

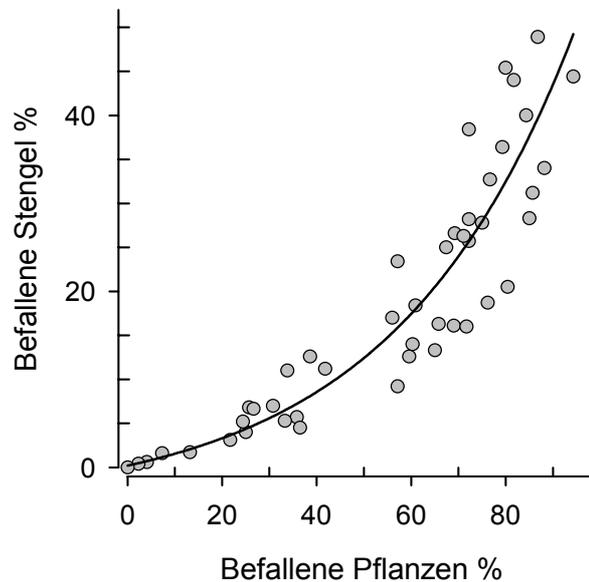


Abb. 6: Zusammenhang zwischen der Anzahl befallener Pflanzen und befallener Stengel mit *P. poeciloptera*.

A.2.2.2. Puppendichte in Trieben und ihre Konsequenzen für die Fitneß von *P. poeciloptera* und die Pflanzengesundheit

Bei der Sektion befallener Spargeltriebe wurden in den Jahren 1997 und 1999 die Anzahl von Puppen pro Trieb (Belegzahl) und der Triebdurchmesser aufgenommen. Die Ergebnisse der Sektionen sind in Tabelle 8 dargestellt. Eine Gruppierung der Flächen erfolgte nach Versuchsjahr und Nutzungsform, da vier der in Tabelle 8 aufgeführten Flächen des Jahres 1999 landwirtschaftlich nicht genutzt wurden (offengelassene Felder und Versuchsareale). Sowohl die Belegzahlen als auch die mittleren Triebdurchmesser der Gruppen unterschieden sich signifikant

voneinander (KRUSKAL-WALLIS Test; Belegzahl: $\chi^2=136,9$; DF=2; P<0,001; Triebdurchmesser: $\chi^2=58,7$; DF=2; P<0,001).

Tab. 8: Belegzahl und Durchmesser befallener Triebe verschiedener Spargelanlagen. Grp.:Gruppenvariable; BS:Raum Braunschweig; Biss:Bissendorf; Bo:Raum Bonn; Ham:Hambrücken; BBA-Z:Versuchszelt (vgl. Kap. A.1.1.2.). Mittelwertsvergleiche der Untergruppen: MANN-WHITNEY U-Tests mit BONFERRONI-Korrektur.

Jahr	Grp.	Feld	N Puppen / Trieb					Triebdurchmesser mm				
			N _{Stengel}	\bar{x}	SE	Min	Max	N	\bar{x}	SE	Min	Max
1997	a	BS1	38	2,2	0,28	1	9	38	13,3	0,57	6	19
		BS2	16	1,9	0,32	1	6	16	10,9	0,44	8	15
		BS3	123	1,8	0,08	1	5	123	11,0	0,32	3	22
		BS4	34	2,2	0,20	1	5	34	16,3	0,85	9	30
		BS5	52	2,5	0,19	1	6	52	12,7	0,52	6	22
		Ham	28	2,2	0,23	1	5	28	14,3	0,92	3	23
1999	b	Bo-A jung	22	3,0	0,32	1	7	22	17,5	0,95	8	24
		Bo-G alt	29	2,6	0,27	1	6	29	17,9	0,69	10	28
		Bo-G jung	43	3,9	0,30	1	8	43	17,7	0,51	10	25
		BS0	87	2,1	0,15	1	9	33	11,8	0,38	8	16
		BS3	67	2,1	0,15	1	6	67	13,7	0,45	7	24
		BS6	58	2,4	0,16	1	6	56	15,3	0,63	4	29
		Cheinitz	52	2,3	0,17	1	6	32	12,7	0,82	5	23
		Münster1	37	1,7	0,13	1	3	37	13,4	0,44	9	20
	c	Münster2	37	1,5	0,18	1	7	44	14,2	0,54	9	21
		Biss-20m ¹⁾	27	4,8	0,44	2	11	16	16,9	1,43	8	30
		BS-eb ¹⁾	73	3,8	0,25	1	11	73	8,6	0,35	3	15
		BBA-Z1 ¹⁾	39	6,5	0,73	1	20	39	15,6	0,90	7	28
		BBA-Z3 ¹⁾	17	3,9	0,62	1	11	17	15,7	1,57	7	27
		<i>a</i>	<i>gesamt</i>	291	2,1 b	0,07	1	9	291	12,6 b	0,25	3
<i>b</i>	<i>gesamt</i>	432	2,3 b	0,07	1	9	363	14,5 a	0,22	4	29	
<i>c</i>	<i>gesamt</i>	156	4,7 a	0,25	1	20	145	12,2 b	0,49	3	30	

¹⁾: Flächen nicht kommerziell genutzt

In kommerziell genutzten Spargelflächen konnte eine mittlere Belegzahl zwischen 1,5 und 3,9 (Mittel 2,2) Spargelfliegenpuppen pro Trieb festgestellt werden. Bei den leichten Unterschieden der Belegzahlen 1997 und 1999 ist zu berücksichtigen, daß im Versuchsjahr 1999 gezielt stark befallene Flächen (z.B. Flächen Raum Bonn) ausgewählt wurden. Bei einem schwachen bis mittleren Befallsdruck, wie z.B. auf den Versuchsfeldern 1997, waren durch Spargelfliege befallene Triebe typischerweise mit ein bis zwei Puppen belegt. Die Sektion befallener Spargeltriebe im Jahr 1997 zeigte, daß 75 % aller befallenen Triebe lediglich mit 1-2 Puppen belegt waren (N_{Triebe}=291 aus 6 Flächen; mittlere Belegzahl 2,1 ± 0,07 Puppen/Trieb) (Abb. 7a).

Die von der landwirtschaftlichen Nutzung ausgenommenen Flächen Bissendorf-20m, BS-eb, BBA-Z1 und BBA-Z3 des Jahres 1999 wiesen im Vergleich zu den anderen Gruppen signifikant erhöhte mittlere Belegzahlen von bis zu 6,5 Puppen/Trieb auf (Tab. 8). Bei den Flächen handelte es sich um ein vom Stechen ausgenommenes Reihenstück (20m) der auch für Fallenfänge genutzten Versuchsfläche Bissendorf (Biss-20m), um eine aus der Nutzung genommene Altanlage (BS-eb) sowie um Spargelpflanzen der Freilandzelle (BBA-Z1, BBA-Z3) (Kap. A.1.12.). Auf allen Flächen kann von einem erhöhten Befallsdruck ausgegangen werden. Der Flug von *P. poeciloptera* auf der Fläche Bissendorf war mit dem Stechende am 20. Juni quasi abgeschlossen (Abb. A-3c im Anhang), so daß die 20 m Versuchsreihe im Feld die einzige Eiablagemöglichkeit für Spargelfliegen darstellte. Eine ähnliche Situation kann auf der Fläche BS-eb erwartet werden, da die wahrscheinlich selbst stark befallene Anlage in unmittelbarer Nähe von Ertragsanlagen mit starkem Flug vor dem Stechende gelegen war.

Der Befallsdruck, ausgedrückt durch den Prozentsatz befallener Pflanzen, und die Belegzahl der Boniturdaten aus dem Jahr 1999 (Tab. 7, sowie stark befallene Standorte: Bissendorf-20m 98 %, BS-eb 95 %, BBA-Z1 95 %, BBA-Z3 95 % befallener Pflanzen) sind positiv miteinander korreliert. Eine lineare Regression zwischen der Belegzahl (ln-transformiert; Y) und dem Befallsdruck (% befallener Pflanzen, X) erwies sich als signifikant (N=16; $R^2=0,412$; $P=0,007$; $Y=0,259 + 9,7E-3 * X$).

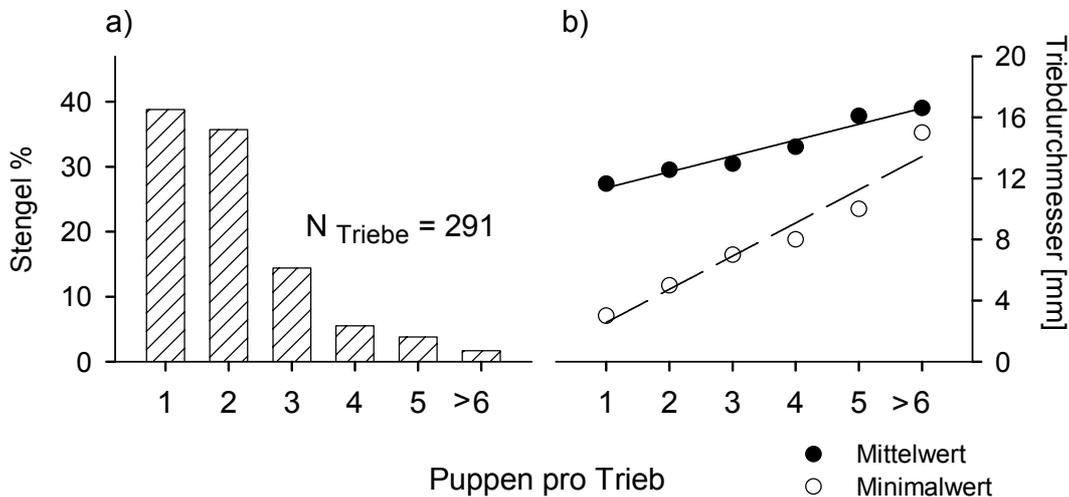


Abb. 7: a) Häufigkeitsverteilung der Anzahl von Spargelfliegenpuppen in befallenen Trieben. Daten 1997 mit Pflanzenmaterial aus kommerziellen Spargelflächen (N=6). Mittlere Belegzahl = 2,1 ($\pm 0,07$) Puppen/Trieb. b) Zusammenhang zwischen Triebdurchmesser und Belegzahl.

Die Sektionen von Trieben im Jahr 1997 weisen auf einen positiven Zusammenhang zwischen der Belegzahl und dem Triebdurchmesser hin (Abb. 7b). Ein positiver Zusammenhang konnte zwischen der in Klassen eingeteilten Belegzahl und dem mittleren (N=6; $R=0,978$; $P=0,001$)

bzw. minimalen ($N=6$; $R=0,968$; $P=0,001$) Triebdurchmesser der Klassen ermittelt werden. Ein derartiger Zusammenhang konnte zwischen der Belegzahl und dem maximalen Triebdurchmesser der jeweiligen Klasse nicht nachgewiesen werden ($N=6$; $R=-0,311$; $P=0,548$).

Der zuvor beschriebene positive Zusammenhang zwischen Belegzahl und Ressourcengröße (approximiert durch den Triebdurchmesser) legt die Frage nahe, ob zu hohe Belegzahlen die Fitneß von Spargelfliegen in Abhängigkeit von der Ressourcengröße beeinflussen. Diese Frage wurde anhand von Gewichtsschwankungen der Puppen aus Trieben einer stark befallenen Anlage (BS-eb-99) untersucht. Bei der Sektion der Triebe konnte eine starke Variabilität im Puppengewicht von *P. poeciloptera* festgestellt werden ($N=202$; Min=5,7 mg; Max=26,6 mg; $\bar{x}=18,04$ mg \pm 0,260 mg). Starke Unterschiede ergaben sich ebenfalls zwischen den mittleren Puppengewichten der einzelnen Triebe ($N=60$; Min=10,2 mg; Max=24,5 mg; $\bar{x}=18,53$ mg \pm 0,378 mg). In einem multiplen Regressionsmodell mit dem mittleren Puppengewicht pro Trieb als abhängiger Variable sowie der Anzahl von Puppen pro Trieb (N_{Trieb}) und dem Triebdurchmesser ($\varnothing_{\text{Trieb}}$; In-transformiert) als unabhängige Variablen konnten 41 % der in den Puppengewichten beobachteten Variabilität erklärt werden (Gesamtmodell bei gleichzeitiger Eingabe beider unabhängigen Variablen: $N=60$; $DF=1$; $R^2=0,406$; $P<0,001$; N_{Trieb} : $B=-10,506$; $T=-5,835$; $P<0,001$; $\varnothing_{\text{Trieb}}$: $B=61,916$; $T=5,443$; $P<0,001$). Die starke Kolinearität der beiden unabhängigen Variablen ($N=60$; $R=0,658$; $P<0,001$) hat zur Folge, daß sowohl N_{Trieb} als auch $\varnothing_{\text{Trieb}}$ jeweils für sich die Variabilität des Puppengewichts nicht oder nur unwesentlich erklären können (N_{Trieb} : $N=60$; $DF=1$; $R^2=0,01$; $P=0,015$; $\varnothing_{\text{Trieb}}$: $N=60$; $DF=1$; $R^2=0,05$; $P=0,080$).

Ebenso wie die Fitneß von *P. poeciloptera* scheint auch die Pflanzengesundheit von einer Kombination aus Belegzahl und Triebdurchmesser beeinflusst zu werden (Abb. 8). Dies wurde bei den Befallskontrollen (20. Oktober 1999) der Versuchszelte auf dem Gelände der Biologischen Bundesanstalt deutlich, bei denen klare Unterschiede im Vegetationszustand der einzelnen Triebe beobachtet werden konnten. Die in Abb. 8 und Tab. 9 dargestellten Ergebnisse der Bonitur zeigen, daß sich vertrocknete (bereits abgestorbene) und grüne Triebe durch eine Kombination von Triebdurchmesser und Belegzahl charakterisieren lassen. Eine Diskriminanzanalyse bestätigt dieses Ergebnis ($N=56$; Eigenwert 1,70; $R=0,79$; Wilks-Lambda=0,370; $P<0,001$). Grüne und vertrocknete Triebe ließen sich demnach zum Zeitpunkt der Bonitur anhand des Triebdurchmessers und der Belegzahl klassifizieren (Klassifizierungsfunktion vgl. Abb. 8). Triebe mit großem Durchmesser können demnach mehr Puppen als Triebe mit kleinem Durchmesser beherbergen, ohne frühzeitig abzureifen.

Tab. 9: Zustand, Durchmesser und Belegzahl befallener Triebe bei hohem Befallsdruck. Freilandkäfig, Datum der Bonitur: 20. Oktober 1999.

Triebe	N	Triebdurchmesser [mm]		Puppen/Trieb	
		\bar{x}	SE	\bar{x}	SE
grün	39	17,59	0,920	3,92	0,415
vertrocknet	17	11,06	0,667	9,88	1,060

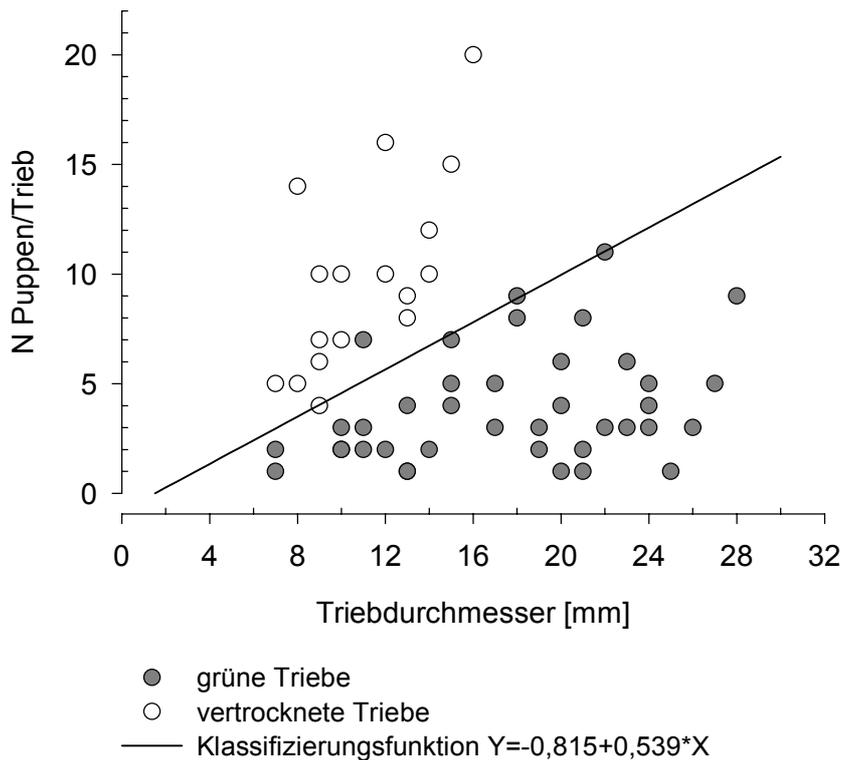


Abb. 8: Zusammenhang zwischen Seneszenz von Spargeltrieben (‘vertrocknete’ Triebe), Belegzahl und Triebdurchmesser. Versuche im Freilandkäfig 1999 bei extrem hohem Befallsdruck; Klassifizierungsfunktion: Lineare Diskriminanzfunktion nach Fisher.

A.2.3. Ausbreitung (‘Dispersal’)

A.2.3.1. Wiederfangversuche

Tabelle 10 gibt einen Überblick über die Versuchswiederholungen sowie die Zeitintervalle zwischen der Freilassung der markierten Fliegen und dem ersten Aufstellen der Fallen. Da die Freilassungen mit den Nummern 1-4 eine zeitliche Einheit bilden, besteht nur zwischen der Freilassungsnummer 1 und dem Start der Fallenfänge ein zeitlicher Abstand. Die fünfte Freilas-

sung von Fliegen, die wegen der starken Regenfälle (Tab. 12) einen größeren Zeitabstand zu den anderen Freilassungen besitzt, wurde mit einem Lebensdauerversuch von markierten Fliegen im Insektarium gekoppelt.

Tab. 10: Übersicht über Wiederfangversuche mit markierten Spargelfliegen 1999.

Freilassungsnr.	1	2	3	4	5
Start Freilassung	23. Mai	26. Mai	27. Mai	29. Mai	7. Juni
Start Fallenfang	25. Mai	27. Mai	28. Mai	30. Mai	12. Juni
N ♂	25	29	32	32	54
N ♀	28	36	37	34	60
N Summe	53	65	69	66	114

Alle Freilassungen führten zu unerwartet hohen Wiederfangraten (Tab. 11). Die höchsten Wiederfangraten mit Werten zwischen 48 % und 75 % wurden bei denjenigen Freilassungen erzielt, bei denen Fallen von Anfang an auf der Fläche vorhanden waren. Der Prozentsatz wiedergefangener Fliegen sank mit ansteigenden Abständen zwischen der Freilassung der Fliegen und der ersten Fallenaufstellung auf 34 % nach einem Abstand von drei Tagen bzw. auf 25 % nach einem Abstand von fünf Tagen. Ein Nachweis markierter Fliegen auf dem Feldstück gelang bis zu einem Zeitpunkt von sieben Tagen nach der Freilassung. Die Fangergebnisse lassen keine Bevorzugung eines Geschlechts beim Fang über den gesamten Zeitraum erkennen.

Auf den um die Spargelfläche aufgestellten Fallen konnten zu keinem Zeitpunkt Spargelfliegen nachgewiesen werden.

Da sowohl die Temperatur als auch der Niederschlag die Aktivität und die Lebensdauer von *P. poeciloptera* beeinflussen können, sind die Wetterdaten für den gesamten Versuchszeitraum in Tabelle 12 aufgeführt. Niederschläge während des Versuchszeitraums beschränken sich im wesentlichen auf den Zeitraum zwischen dem 30. Mai und dem 5. Juni. An 64 % der Versuchstage wurden Tageshöchstwerte von 20 °C überschritten.

Sowohl für unmarkierte als auch für markierte Fliegen konnten keine signifikanten Unterschiede in der Lebensdauer zwischen den Geschlechtern von *P. poeciloptera* nachgewiesen werden (MANN-WHITNEY U-Test; unmarkierte Fliegen: N=20; Z=-0,194; P=0,846; markierte Fliegen: N=25; Z=-0,441; P=0,659). Aus diesem Grund wurden beide Geschlechter für die nachfolgenden Untersuchungen zusammengefaßt. Ein Vergleich zwischen markierten und unmarkierten Fliegen ergab keine signifikanten Unterschiede (MANN-WHITNEY U-Test; N=45; Z=-1,115; P=0,265) (Tab. 13). Bei der Freilassung der Fliegen konnte zudem keine Beeinträchtigung der Flugaktivität von markierten im Vergleich zu unmarkierten Fliegen festgestellt werden.

Tab. 11: Ergebnisse der Wiederfangversuche mit markierten Spargelfliegen 1999. Start: Start der Freilassung; graue Balken: Start Fallenfang (vgl. Tab. 10).

Tage nach der Freilassung			1	2	3	4	5	6	7	8
Start 23. Mai	N	♂ / ♀ SUMME			6 / 4 10	3 / 3 6	2 / 0 2	0 / 0 0		
	Kumulativ %	♂ / ♀ SUMME			24,0 / 14,3 18,9	36,0 / 25,0 30,2	44,0 / 25,0 34,0			
Start 26. Mai	N	♂ / ♀ SUMME	5 / 16 21	5 / 7 12	3 / 1 4	3 / 0 3	0 / 1 1	0 / 0 0		
	Kumulativ %	♂ / ♀ SUMME	17,2 / 44,4 32,3	34,5 / 63,9 50,8	44,8 / 66,7 56,9	55,2 / 66,7 61,5	55,2 / 69,4 63,1			
Start 27. Mai	N	♂ / ♀ SUMME	12 / 15 27	11 / 6 17	3 / 4 7	0 / 1 1	0 / 0 0			
	Kumulativ %	♂ / ♀ SUMME	37,5 / 40,5 39,1	71,9 / 56,8 63,8	81,3 / 67,6 73,9	81,3 / 70,3 75,4				
Start 29. Mai	N	♂ / ♀ SUMME	9 / 12 21	3 / 3 6	0 / 1 1	1 / 1 2	1 / 1 2	0 / 0 0		
	Kumulativ %	♂ / ♀ SUMME	28,1 / 35,3 31,8	37,5 / 44,4 40,9	37,5 / 47,1 42,4	40,6 / 50,0 45,5	43,8 / 52,9 48,5			
Start 7. Juni	N	♂ / ♀ SUMME					5 / 13 18	1 / 6 7	2 / 1 3	0 / 0 0
	Kumulativ %	♂ / ♀ SUMME					9,3 / 21,7 15,8	11,1 / 31,7 21,9	14,8 / 33,3 24,6	

Tab. 12: Wetterdaten über den Zeitraum der Wiederfangversuche mit *P. poeciloptera* 1999.

Datum 1999	23.Mai	24.Mai	25.Mai	26.Mai	27.Mai	28.Mai	29.Mai	30.Mai	31.Mai
Tagesmittelwert [°C]	12,6	15,8	14,6	14,4	18,3	19,2	20,7	21,2	14,2
Tagesmaximalwert [°C]	19,6	21,2	20,0	22,8	27,7	30,0	27,5	27,7	17,6
Niederschlagssumme [mm]	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	12,2	14,2
Tagesmittel Wind [m/s]	1,9	1,3	1,7	1,1	1,0	1,5	1,2	1,3	1,2
Datum 1999	1.Jun	2.Jun	3.Jun	4.Jun	5.Jun	6.Jun	7.Jun	8.Jun	9.Jun
Tagesmittelwert [°C]	15,1	19,7	18,3	16,4	14,0	13,7	16,0	13,7	13,7
Tagesmaximalwert [°C]	21,3	26,8	22,4	18,8	18,3	18,1	21,0	17,3	19,4
Niederschlagssumme [mm]	1,6	9,0	29,8	0,0	6,0	0,0	0,0	2,3	0,0
Tagesmittel Wind [m/s]	1,3	1,5	1,8	2,0	1,5	1,8	1,1	1,1	1,2
Datum 1999	10.Jun	11.Jun	12.Jun	13.Jun	14.Jun	15.Jun	16.Jun		
Tagesmittelwert [°C]	14,9	14,1	13,9	16,0	17,0	17,9	18,5		
Tagesmaximalwert [°C]	20,6	17,2	20,4	21,9	23,3	24,9	24,8		
Niederschlagssumme [mm]	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
Tagesmittel Wind [m/s]	0,8	1,4	1,3	1,4	1,4	1,5	1,5		

Eine Stichprobe von markierten Fliegen ($N_{\sigma}=14$; $N_{\varphi}=20$) der letzten Freilassung wies im Freilandinsektarium eine mittlere Lebensdauer von 7,29 Tagen auf (MIN=2d; MAX=18d). Unterschiede der Lebensdauer zwischen den Geschlechtern erwiesen sich wiederum als nicht signifikant (MANN-WHITNEY U-Test; $N=34$; $Z=-1,169$; $P=0,242$).

Tab. 13: Lebensdauer markierter und unmarkierter, für Wiederfangversuche verwendeter Spargelfliegen; Labor 20°C. Vergleich der Mittelwerte: MANN-WHITNEY U-Test.

Markierung	N	\bar{x}		SE	MAX	MIN
-	20	6,40	a	1,52	30	2
+	25	7,60	a	1,41	30	2
Gesamt	45	7,07		1,03	30	2

A.2.3.2. Temperaturabhängige Aktivität

Bei Laborversuchen wurde eine enge positive Korrelation zwischen Temperatur und der spontanen Flugaktivität von Spargelfliegen deutlich (Abb. 9). Flugaktivitäten von *P. poeciloptera* konnten nur oberhalb Temperaturen von 16 °C beobachtet werden und stiegen mit zunehmenden Temperaturen stark an. Der beobachtete Zusammenhang kann durch eine exponentielle Regressionsgleichung ($y=a*\exp(b*x)-c$; $a=0,074$; $b=0,240$; $c=-4$; $N=5$; $DF=1$; $P<0.001$; $R^2=0,98$) beschrieben werden (Abb. 9).

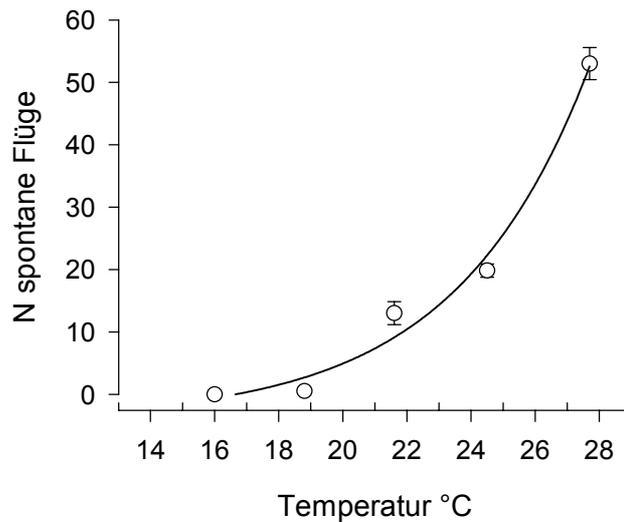


Abb. 9: Spontane Flugaktivität von *P. poeciloptera* in Abhängigkeit von der Temperatur. Balken: SE des Mittelwerts.

A.2.4. Entwicklung eines geeigneten Fallentyps

A.2.4.1. Fallenfarbe

Das Geschlechterverhältnis (Summe Weibchen / Summe Total) aller Fallenfänge war mit einem Wert von 0,47 sehr ausgeglichen. Da keine geschlechtsspezifischen Unterschiede der Attraktivität der Fallenfarben beobachtet werden konnten (G-Test: N=1504; DF=11; G=14,735; P=0,195), wurden beide Geschlechter für die folgenden Analysen zusammengefaßt.

Die Attraktivität wurde als das Verhältnis der Fänge auf Testfallen zu grasgrünen Kontrollfallen ausgedrückt. Obwohl sich alle Fallenfarben prinzipiell zum Fang von *P. poeciloptera* eigneten, konnten deutliche Unterschiede der Farben bezüglich ihrer Attraktivität für Spargelfliegen beobachtet werden. Die Attraktivität von Fallen mit verschiedenen Farben schwankte zwischen 44 % (Farbe Weiß) und 139 % (Farbe Ocker).

Die verwendeten Farben lassen sich, gemessen an ihrer Attraktivität, wie folgt ordnen (Tab. 14): Weiß < Rapsgelb < Grau_1 < Lichtblau < Grau_3 < Grau_2 < Grau_4 ≤ Feuerrot < Grasgrün (Kontrolle b) < Dunkelgrün < Grasgrün (Kontrolle a) < Ocker. Im direkten Vergleich fingen weiße, gelbe sowie Fallen der hellsten Graustufe (Grau_1) signifikant weniger und ockerfarbene Fallen signifikant mehr Fliegen als grasgrüne Kontrollfallen (Tab. 14).

Ein Vergleich der Attraktivität von Fallen aller Farben durch ANOVA wies signifikante Unterschiede zwischen den Farben auf (DF=11; F=5.739; P<0,001). Mit der SCHEFFÉÉ Prozedur ($\alpha=0,05$) kann die Attraktivität der Farben in zwei sich überlappende Gruppen eingeteilt werden

(Abb. 10). Die Unterschiede zwischen den Extremen von einerseits Ocker und andererseits Weiß, Grau_1 oder Rapsgelb sind diesbezüglich signifikant unterschiedlich voneinander.

Tab. 14: Attraktivität verschiedener Fallenfarben für *P. poeciloptera*. Termine: Anzahl der zeitlichen Wiederholungen (Kontrolltermine).

Farbe	% Reflektivität 300-700 nm	Termine	N Fliegen				WILCOXON Test	
			Summe	Test	Kontrolle	Test/Kont.	Z	p*
Weiß	60,4	N=8	378	116	262	0,44	-2,371	0,016
Rapsgelb	34,7	N=13	494	178	316	0,56	-2,972	0,001
Lichtblau	18,2	N=12	462	194	268	0,72	-1,380	0,183
Feuerrot	14,0	N=12	547	246	301	0,82	-1,692	0,098
Ocker	13,5	N=12	510	297	213	1,39	-2,091	0,035
Grasgrün ^{a)}	5,3	N=11	495	250	245	1,02	-0,460	0,697
Moosgrün	1,7	N=12	524	258	266	0,97	-0,393	0,732
Grau_1	41,6	N=12	431	161	270	0,60	-2,746	0,003
Grau_2	20,9	N=12	385	167	218	0,77	-1,650	0,104
Grau_3	10,7	N=12	390	168	222	0,76	-1,993	0,049
Grasgrün ^{b)}	5,3	N=12	395	193	202	0,96	-0,554	0,580
Grau_4	4,5	N=11	445	201	244	0,82	-1,650	0,107

* exakt

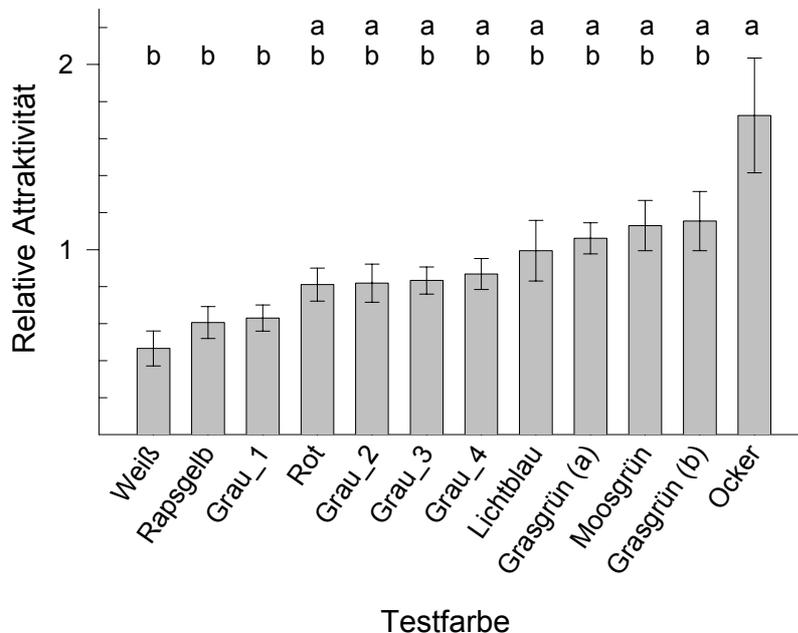


Abb. 10: Relative Fängigkeit von Stableimfallen unterschiedlicher Farbe; a,b: homogene Untergruppen (SCHEFFÉ Prozedur $\alpha=0,05$).

Die Gesamtrefektivität im Bereich von 300-700 nm der Fallenfarben variierte zwischen 1,7 % (Moosgrün) und 60,4 % (weiße Fallen) (Tab. 14). Dieser Bereich schließt Lichtmengen ein, die von verschiedensten Teilen der Spargelpflanze reflektiert werden (7-18 % des Lichts). Wie in Abbildung 11 deutlich wird, besteht eine starke lineare Korrelation zwischen der wurzeltransformierten Reflektivität der Fallenfarben und deren Attraktivität für *P. poeciloptera* (N=12; R=-0,612; P=0,017). Ocker weicht von allen Farben am stärksten von der Regression ab (64 % der gesamten Cook-Distanzen der Korrelation) und kann aus diesem Grund als Ausreißer aus der Korrelation ausgeschlossen werden. Mit dem Ausschluß von Ocker als Fallenfarbe steigt der Korrelationskoeffizient stark an (N=11; R=-0,901; P<0,001).

$$\text{Attraktivität} = 1,242 - 0,0976 \sqrt{\text{Reflektivität}} \quad (2)$$

Ein lineares Regressionsmodell nach Gleichung 2 ist hoch signifikant (DF=10; R²=0,791 F=38,824; P<0,001).

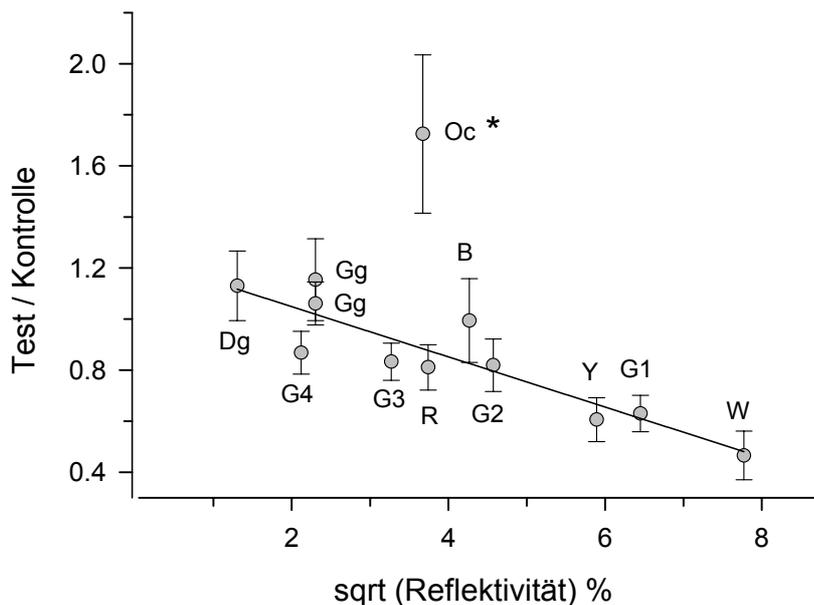


Abb. 11: Einfluß der Reflektivität verschiedener Fallenfarben auf die Attraktivität für *P. poeciloptera*. B: Blau; Gg: Grasgrün (Kontrolle); G1-G4: Graustufen; Dg: Moosgrün; Oc: Ocker; R: Rot; W: Weiß; Y: Rapsgeib; Gerade: Regression vgl. Gl.2; *von der Regression ausgeschlossen.

A.2.4.2. Fallenform

Vergleich verschiedener Fallenformen: Von allen verwendeten Fallenformen erwiesen sich lediglich Rundstäbe für *P. poeciloptera* als attraktiv (Tab. 15). Keine der anderen Fallenformen erreichte 5 % der mit Stableimfallen gefangenen Anzahl von Fliegen.

Tab. 15: Vergleich verschiedener Fallenformen (Fallenpaare bestehend aus je einer Testfalle und einer Stableimfalle) zum Fang von *P. poeciloptera*. *: Kontrolle (zwei Stabfallen); Fänge basierend auf 18 Kontrollterminen mit je 2 Wiederholungen.

Summe Fliegen	Kugel	Kegel	Tafel horizontal	Tafel vertikal	Stab *
N _{Test}	3	1	0	2	59
N _{Kontrolle}	97	102	112	100	66
% (Test / Kontrolle)	3,1	1,0	0,0	2,0	89,4

Vergleich verschiedener Fallendicken von Stableimfallen: Fallen mit den verwendeten Durchmessern von 14 bis 34 mm besaßen ausnahmslos eine hohe Attraktivität für *P. poeciloptera*. Im direkten Vergleich der Fangzahlen zwischen Test- und Kontrollfallen eines Fallenpaares konnten bis auf Testfallen mit einem Durchmesser von 27 mm keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Tab. 16). Ein Einfluß des Fallendurchmessers auf die Fallenattraktivität konnte beim Vergleich zwischen den verschiedenen Fallenpaaren nicht nachgewiesen werden (ANOVA: N= 39; DF=4; F=1,703; P=0,172).

Tab. 16: Vergleich von Stabfallen verschiedener Durchmesser (Fallenpaare bestehend aus je einer Testfalle und einer 25 mm dicken Kontrollfalle) zum Fang von *P. poeciloptera*. Durchmesser: Ø der Testfalle. *: Kontrolle (Fallenpaare mit zwei identischen Fallendurchmessern).

Durchmesser mm	Bonituren N	Summe Fliegen			WILCOXON-Test	
		N _{Test}	N _{Kontrolle}	% (N _{Test} / N _{Kont})	Z	P
14	9	128	136	94,1	-0,853	0,394
20	9	150	170	88,2	-0,631	0,528
25*	9	166	159	104,4	-0,239	0,811
27	9	206	162	127,2	-2,201	0,028
34	9	176	158	111,4	-0,422	0,673

A.2.3.4. Optimierung von Stableimfallen

Fanghöhe

Stableimfallen wurden besonders im unteren Bereich von Spargelfliegen angefliegen. Im Mittel wurden auf den unteren 15 cm der Fallen zirka 75 % der Fliegen in Anlagen vor dem Stechende (ohne Vegetation) bzw. 66 % der Fliegen in Anlagen mit Vegetationshöhen zwischen 50 und 180 cm gefangen (Abb. 12; Tab. 17).

Sowohl in Anlagen mit als auch ohne oberirdische Vegetation konnten keine Unterschiede in den Fanghöhen zwischen den Geschlechtern gefunden werden (ohne Vegetation, G-Test: N=516; DF=2; G=0,191; P=0,909; mit Vegetation G-Test: N=305; DF=2; G=2,224; P=0,329).

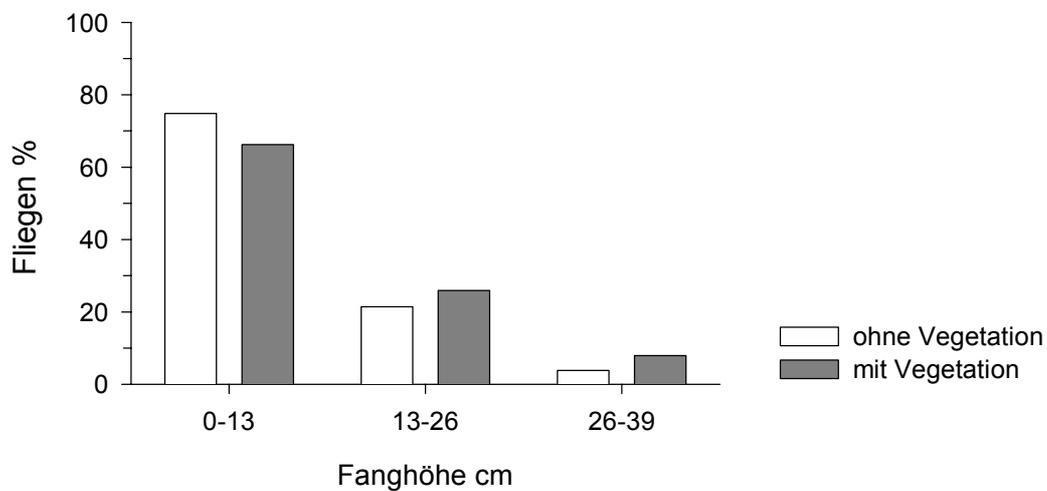


Abb. 12: Fanghöhe von *P. poeciloptera* an Stableimfallen in Abhängigkeit von der Vegetationshöhe.

Tab. 17: Summe gefangener Spargelfliegen in Anlagen mit und ohne Vegetation in Abhängigkeit der Fanghöhe an Stableimfallen.

Vegetationshöhe cm	Geschl.	N Fliegen in Fanghöhen			Summe
		0-12,9 cm	13-25,9 cm	26-39 cm	
0	Σ	433	124	22	579
	(♂ / ♀)	191 / 197	55 / 55	8 / 10	516
50-180	Σ	202	79	24	305
	(♂ / ♀)	114 / 88	38 / 41	15 / 9	305

Die Verteilung von Spargelfliegen auf Stableimfallen zeigte zwischen Feldern mit und ohne Vegetation signifikante Unterschiede (N=884; DF=2; G=9,795; P=0,006). Die Unterschiede sind auf erhöhte Anteile von Fliegen im mittleren und oberen Fallenbereich in Anlagen mit oberirdischer Vegetation zurückzuführen.

Fallenhöhe

Die Fangergebnisse von langen bzw. kurzen Fallen, die in Wahlversuchen angeboten wurden, sind in Tab. 18 zusammengefaßt. Lange Fallen erwiesen sich im Vergleich zu kurzen Fallen als deutlich fängiger (WILCOXON-Test; N=24; Z=-3,669; P<0,001). Die höhere Attraktivität der längeren Fallen wird auch an der Gesamtsumme der über den Versuchszeitraum gefangenen Fliegen deutlich (79 % lange, 21 % kurze Fallen), die zwischen den Geschlechtern keine Unterschiede aufwies (G-Test; N=143; DF=1; G=0,761; P=0,460).

Tab. 18: Attraktivität von Stableimfallen für *P. poeciloptera* in Abhängigkeit von der Fallenhöhe; sechs Fallenpaare mit 5 zeitlichen Wiederholungen.

Geschl.	Fallenhöhe cm	N Fliegen		
		Summe	\bar{x}	SE
♂	19	18	0,75	0,20
	39	53	2,21	0,39
♀	19	23	0,96	0,21
	39	49	2,04	0,26
♂ + ♀	19	41	1,71	0,34
	39	102	4,25	0,57

Fallenwinkel

Die Fangergebnisse von *P. poeciloptera* der Wahlversuche mit verschiedenen Fallenwinkeln sind in Tabelle 19 dargestellt.

Tab. 19: Fangergebnisse *P. poeciloptera* an Stableimfallen mit verschiedenem Aufstellwinkel. Versuchsaufbau bestehend aus einzelnen Fallenpaaren mit je einer Testfalle (variabler Fallenwinkel) und einer Kontrollfalle (Fallenwinkel 90°); Test der relativen Attraktivität mittels ONEWAY-ANOVA mit nachgeschaltetem Scheffé Vergleich; $\alpha=0,05$.

Winkel Testfalle	Summe Fliegen			N Einzelfallen	
	N _{Kont}	N _{Test}	N _{Kont} / N _{Test}	$\bar{x}_{Kont} \pm SE$	$\bar{x}_{Test} \pm SE$
30°	248	78	31 % c	13,8 ± 2,06	4,3 ± 0,68
60°	182	137	75 % b	13,0 ± 1,16	9,8 ± 1,08
90°	109	105	104 % a	17,5 ± 2,93	18,2 ± 3,42

Das Verhältnis von Test- zu Kontrollfallen variierte signifikant zwischen Fallenpaaren mit unterschiedlichen Aufstellwinkeln (ONEWAY-ANOVA; N=38; DF=2; F=26,567; P<0,001). Alle drei Winkelvarianten unterschieden sich dabei signifikant voneinander (Scheffé-Prozedur; $\alpha=0,05$).

Fallen mit senkrechtem Aufstellwinkel besaßen die höchste Attraktivität für Spargelfliegen. Die Attraktivität der Fallen sank mit zunehmender Abweichung des Aufstellwinkels der Fallen von der Senkrechten.

A.2.5. Zusammenhang zwischen Fallenfängen und Befall

Zwischen der Zahl gefangener Fliegen und der Befallsstärke – ermittelt durch Kontrollen am Ende der Vegetationsperiode – konnte eine starke Korrelation ($R^2=0,85$) gefunden werden (Abb. 13). Da ein Befall mit *P. poeciloptera* in Ertragsanlagen nur nach dem Stechende erfolgen kann, wurden Fallenfänge vor diesem Zeitpunkt nicht berücksichtigt.

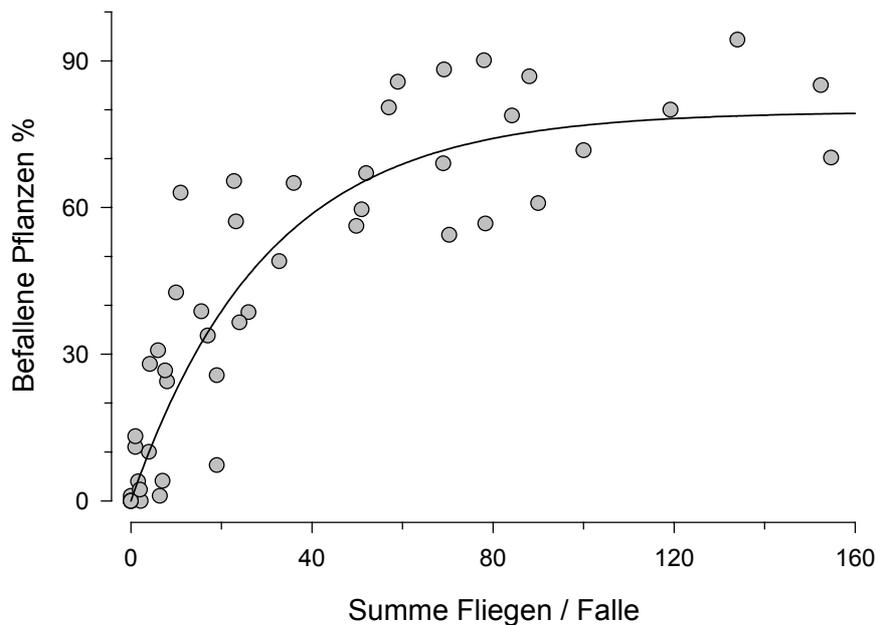


Abb. 13: Zusammenhang zwischen der Anzahl von *P. poeciloptera* nach Stechende und Befallsgrad; Daten aus kommerziell genutzten Spargelanlagen 1997-99.

Der Zusammenhang zwischen den Anzahlen von Fliegen pro Falle (N_f) und dem Prozentsatz befallener Pflanzen ($B_{Pflanzen}$) am Ende der Vegetationsperiode läßt sich mit einem Regressionsmodell nach Gleichung (3) darstellen (N=51; F=281,49; P<0,001; $R^2=0,85$).

$$(3) \quad B_{Pflanzen} = 78,459 \left(1 - \exp \left(- 0,0385 N_f \right) \right)$$

A.2.6. Flugverläufe 1997-99

Die Flugaktivität von *P. poeciloptera* wurde in insgesamt sieben verschiedenen Regionen in kommerziellen Spargelanlagen unterschiedlichen Alters mittels Stableimfallen aufgenommen. Tabelle 20 gibt eine Übersicht über die Regionen, die Anlagenalter der Versuchsflächen und die während des Flugzeitraums herrschenden Temperaturen. Abbildung 14 stellt exemplarisch eine Reihe von typischen Flugverläufen dar. Da entsprechende Daten bisher nicht veröffentlicht wurden, findet sich eine Darstellung aller Flugkurven zusammen mit einer tabellarischen Charakterisierung der Kurven im Anhang (Tab. A-1, A-2; Abb. A-1 bis A-3c).

Tab. 20: Übersicht über die Altersstruktur und mittlere Tagestemperatur der Versuchsflächen, auf denen der Flugverlauf von *P. poeciloptera* aufgezeichnet wurde. (Flugaktivität >30 Fliegen/Falle und Jahr); T_F: mittlere Tagestemperatur 1. März – 30. Juli basierend auf Tagesmittelwerten.

Jahr	Region	N Anlagen nach Alter					T _F °C
		1	2	3	≥ 4	Σ	
1997	Braunschweig		1		2	3	11,94
	Mainz				2	2	13,34
1998	Braunschweig	1	1	1	2	5	12,44
	Hannover		1		1	2	12,46
	Münster				1	1	12,58
	Bonn				1	1	13,04
	Mainz				2	2	13,68
	Freiburg				1	1	15,17
1999	Gardelegen				1	1	12,94
	Braunschweig		2	1	4	7	12,96
	Hannover			1		1	13,02
	Münster				1	1	13,26
	Bonn		1		2	3	13,60
	Mainz	1	1	1	2	5	14,30
	Freiburg				1	1	14,96
	Summe	2	7	4	23	36	

Flugkurven weisen, sozusagen als Rohdaten, den höchsten Informationsgehalt über den eigentlichen Flugverlauf von *P. poeciloptera* auf. Aus diesem Grund soll der Flug von Spargelfliegen zuerst anhand des graphischen Eindrucks der Flugkurven kurz charakterisiert werden, da mit dieser Vorgehensweise u.a. auch die räumliche Lage einzelner Felder zueinander berücksichtigt werden kann. Nachfolgend werden einzelne Hypothesen, wie z.B. der Einfluß der Region oder des Anlagenalters auf den Flugverlauf näher untersucht.

Der Flug von *P. poeciloptera* konnte – über alle Standorte betrachtet – von Mitte April bis Anfang August (141 Tage) nachgewiesen werden. Die mittlere Flugdauer pro Versuchsfläche ($N_{\text{Fliegen}} > 50$ pro Saison) betrug dabei $86,5 \pm 3,37$ Tage ($N_{\text{Felder}}=40$). Die Hauptflugzeit von Spargelfliegen wurde generell im Mai und Juni beobachtet. Ein verstärkter Flug von *P. poeciloptera* im Juli stellt jedoch entgegen bisherigen Annahmen keine Ausnahme dar, und kann sich bis Ende des Monats erstrecken (vgl. Abb. 14). Spargelfliegenflug im August konnte nur vereinzelt beobachtet werden. Wie Abb. 14 sowie die Abbildungen des Flugverlaufs im Anhang (Abb. A-1 bis A-3c) zeigen, kann die Flugintensität von *P. poeciloptera* während des Flugzeitraums erheblich schwanken und mehrere diskrete Flugspitzen aufweisen. Flugspitzen sind jedoch nicht für alle Flächen charakteristisch. Die große Variabilität des Flugzeitraums, die über das gesamte Beobachtungsgebiet festgestellt werden konnte, scheint weniger von der Region als von der Charakteristik des Flugs in einzelnen Anlagen abhängig zu sein. Als Beispiele für Flächen mit sehr ausgedehnter Flugdauer von bis zu vier Monaten können die Flächen MZ2-97 (132 Tage), Mainz 2-98 (105 Tage), BS4-98 (115 Tage) oder BS3-99 (101 Tage) dienen (vgl. Anhang Abb. A-1 bis A-3c).

Unterschiede im Flugverlauf zwischen einzelnen Regionen (Tab. 21) werden bereits aus den Flugkurven ersichtlich (z.B. Vergleich Mainz-Braunschweig 1997 Abb. A-1; früher Flug Hambrücken und Freiburg 1998, Abb. A-2a). Die zeitlichen Unterschiede zwischen dem Flugbeginn der Regionen sind allerdings, gemessen an der Variabilität des Flugbeginnes innerhalb der Regionen, gering.

Ebenso können charakteristische Unterschiede im Flugverlauf zwischen Jung- und Altanlagen bereits anhand der Flugkurven erkannt werden. Wie aus den Abbildungen A-2a und A-2b des Anhangs hervorgeht, beginnt die Flugaktivität 1998 in Junganlagen früher als in Altanlagen. Darüber hinaus ist auffallend, daß eine späte Flugaktivität im Juli in Junganlagen 1998 mit Ausnahme der einjährigen Fläche BS4-98 nicht beobachtet werden konnte. Auch im Versuchsjahr 1999 kann ein Trend zu einem zeitlich vorgezogenen Flug in Junganlagen erkannt werden. Dies trifft jedoch nicht auf alle Flächen zu. So war z.B. der Flugverlauf von *P. poeciloptera* auf den räumlich direkt aneinander angrenzenden Flächen BS4-99, BS5-99 und BS6-99 nahezu identisch. Im Gegensatz hierzu ist der Flugverlauf der Fläche BS3-99 (1998 dreijährige Anlage mit um zwei Wochen verkürzter Stechzeit) deutlich nach vorne verlagert. Die erste Flugaktivität konnte auf den Flächen BS0-99 bis BS3-99 fast gleichzeitig um den ersten Mai 1999 festgestellt werden. Der Flugbeginn von *P. poeciloptera* findet in den Junganlagen in Nienburg und Bissendorf zeitgleich statt, endet jedoch im Vergleich zu älteren Anlagen (z.B. BS5-99) einen Monat früher. Die 1999 in Bonn beobachteten Felder eignen sich nicht für einen Vergleich der

P. poeciloptera ERGEBNISSE

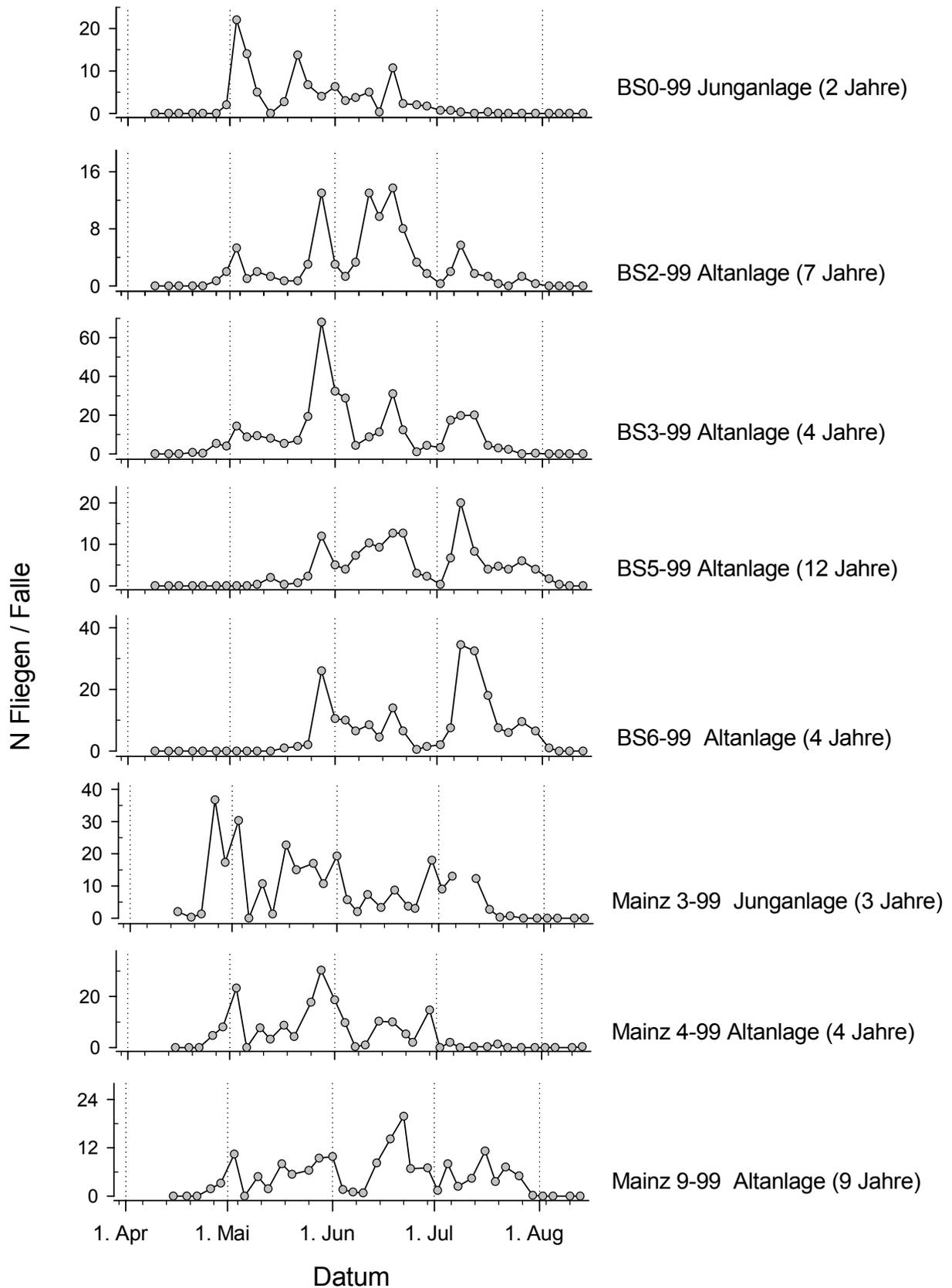


Abb. 14: Exemplarische Flugverläufe *P. poeciloptera* 1999; BS: Region Braunschweig; die Nummer unmittelbar nach der Region dient zur Identifikation der Fläche.

Flugverläufe unterschiedlich alter Anlagen einer Region, da die ausgewählte Junganlage sich bei Befallskontrollen im Herbst 1998 als befallsfrei herausstellte und 1999 auf der Fläche gefangene Spargelfliegen zugeflogen sein müssen.

Einfluß der Region und der Temperatur auf den Flugverlauf

Flugkurven für einzelne Regionen und Versuchsjahre liegen in stark unterschiedlicher Anzahl vor (Tab. 20). Aus diesem Grund wurde der Einfluß von Region und Versuchsjahr auf den Flugverlauf von *P. poeciloptera* über den Effekt der mittleren Tagestemperatur (1. März – 30. Juli) auf den Flugverlauf untersucht. Tabelle 21 faßt die Ergebnisse einer linearen Regression auf verschiedene Parameter des Flugs von Spargelfliegen zusammen. Um den Effekt des Anlagenalters zu eliminieren, wurden in die Analyse lediglich Altanlagen (>3 Jahre) einbezogen. Flächen mit schwachem Flug (<30 Fliegen pro Falle und Jahr) wurden aus der Analyse ausgeschlossen. Die Analyse zeigt einen signifikant negativen Zusammenhang zwischen Mittelwert, 25 %-Quartil und dem Median der Flugkurven mit der Temperatur. Darüber hinaus läßt sich ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen dem ersten und letzten Auftreten von Spargelfliegen auf einer Fläche und der Temperatur nachweisen. Ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Variationskoeffizienten (Standardabweichung/Mittelwert*100) sowie der Länge des Flugzeitraums mit der Standorttemperatur konnte nicht beobachtet werden.

Tab. 21: Einfluß der mittleren Standorttemperatur auf den Flugverlauf von *P. poeciloptera* in Altanlagen; lineares Modell 1. Ordnung; Δ=Geradensteigung; CV=Standardabweichung / \bar{x} * 100; Q=Quartil; Flugzeiten basierend auf Tagen nach dem 1. März des entsprechenden Jahres.

abhängige Variable	DF	Modell			Steigung		
		R ²	F	P	Δ	T	P
Q ₂₅	21	0,47	17,487	> 0,001	-9,372	-4,182	>0,001
Q ₅₀	21	0,24	6,228	0,021	-7,863	-2,496	0,021
\bar{x}	21	0,36	11,178	0,003	-8,271	-3,334	0,003
MIN	21	0,17	4,141	0,055	-5,638	-2,035	0,055
MAX	21	0,308	8,885	0,007	-8,826	-2,981	0,007
CV	21	0,09	2,109	0,162	1,317	1,425	0,162
Spannweite	21	0,03	0,637	0,434	-3,188	-0,798	0,434

Die Umgebungstemperatur beeinflusst erwartungsgemäß auch den Flugverlauf innerhalb einzelner Flächen. Wie exemplarisch in Abb. 15 dargestellt, sind Fallenfänge von *P. poeciloptera* stark an die Umgebungstemperatur gebunden und korrelieren eng mit maximalen Tagestemperaturen über 20 °C.

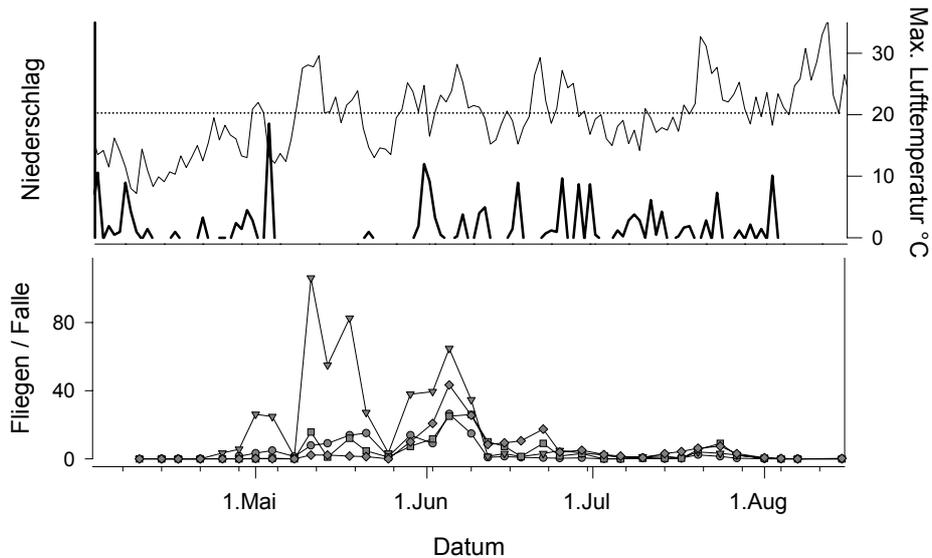


Abb. 15: Flugaktivität (*P. poeciloptera*), Lufttemperatur (max. Tagestemperatur; dünne Linie) und Niederschlag (dicke Linie) für die Region Braunschweig 1998.

Einfluß des Anlagenalters auf den Flugverlauf

Um den Einfluß des Anlagenalters auf den Flugverlauf von *P. poeciloptera* zu untersuchen, wurde die wärmste Region (Freiburg) aus der Analyse ausgeschlossen und das Anlagenalter in drei Klassen unterteilt (2 Jahre, 3 Jahre und Altanlagen > 3 Jahre). Flächen mit schwachem Flug (< 30 Fliegen pro Falle und Jahr) sowie einjährige Anlagen wurden für die Berechnungen nicht berücksichtigt. Tabelle 22 zeigt, daß durch die räumliche und zeitliche Aufteilung der Versuchsflächen (Tab. 20) keine signifikanten Unterschiede der mittleren Umgebungstemperatur zwischen Flächen der ausgewählten unterschiedlichen Altersklassen beobachtet werden konnten. Deutliche Unterschiede im Flug von *P. poeciloptera* in Spargelanlagen unterschiedlichen Anlagenalters zeigen sich jedoch bezüglich des zeitlichen Verlaufs des Schlupfs. Mittels KRUSKAL-WALLIS Ranganalyse konnten signifikante Unterschiede zwischen Alt- und Junganlagen bezüglich der folgenden Ausprägungen ermittelt werden: dem prozentualen Schlupf in den Monaten April, Mai und Juni sowie des Datums, an dem 25, 50 bzw. 75 % des Flugs abgeschlossen waren (Tab. 22). Die deutlichsten Unterschiede zwischen den Altersklassen weisen dreijährige Anlagen im Vergleich zu Altanlagen auf. Eine Bildung von signifikanten Untergruppen innerhalb der verschiedenen Altersklassen konnte jedoch nicht erreicht werden ($\alpha=0,05$; multiple paarweise Vergleiche mittels MANN-WHITNEY U-Test und BONFERRONI Korrektur). Wie aus Tabelle 22 erkennbar ist, weisen Junganlagen im Vergleich zu Altanlagen einen zeitlich früheren Schlupf auf. Tendenziell kann aus den Daten eine mit dem Alter zunehmende Spannweite der Flugdauer erkannt werden.

Tab. 22: Einfluß des Anlagenalters auf den Flugverlauf *P. poeciloptera*; Jahre 1997-1999; Flugzeiten basierend auf Tagen nach dem 1. März des entsprechenden Jahres; Temperatur: Tagesmitteltemperatur 1.März-31.Juli; Gültige N: Anzahl von Flächen; Q=Quartil.

Anlagenalter (Jahre) Gültige N	2		3		≤ 4		KW-Test	
	7		5		22		χ^2	P
	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE		
Temperatur 03-07 [°C]	13,0	± 0,30	13,1	± 0,30	13,1	± 0,15	0,478	0,788
Schlupf %								
April	4,6	± 3,98	12,2	± 3,69	3,8	± 1,50	6,079	0,048
Mai	32,8	± 10,54	53,8	± 4,36	28,2	± 3,57	7,031	0,030
Juni	48,1	± 8,58	27,8	± 2,11	52,9	± 3,99	8,470	0,014
Juli	14,2	± 7,85	6,2	± 2,80	14,7	± 3,26	1,916	0,384
August	0,2	± 0,13	0,0	± 0,01	0,5	± 0,22	1,803	0,406
Flugzeitpunkt [d]								
Q ₂₅	84,2	± 6,91	67,3	± 1,99	86,2	± 2,46	7,828	0,020
Q ₅₀	93,9	± 5,98	80,6	± 3,28	98,7	± 2,73	8,375	0,015
Q ₇₅	108,6	± 8,12	95,6	± 3,36	110,6	± 2,65	6,776	0,034
\bar{x}	96,3	± 6,32	83,5	± 2,11	99,3	± 2,33	7,218	0,027
CV	18,3	± 1,77	23,7	± 2,09	19,1	± 0,84	4,596	0,100
MIN	61,1	± 2,91	52,0	± 4,98	57,8	± 2,74	2,042	0,360
MAX	141,9	± 5,87	141,6	± 4,83	153,8	± 2,48	4,996	0,082
Spannweite	80,7	± 3,58	91,6	± 8,02	96,0	± 3,22	5,602	0,061

A.2.7. Einfluß des Geschlechts auf den Puppenschlupf

Mit der Geschlechtsbestimmung der Fliegen aus den Schlupfversuchen in Labor und Freiland können Aussagen über das Geschlechterverhältnis von *P. poeciloptera* sowie über den Einfluß des Geschlechts auf die Entwicklungszeit der Puppen getroffen werden.

Das mittlere beobachtete Geschlechterverhältnis, definiert als der Prozentsatz von Weibchen am Gesamtschlupf, ist mit einem Wert von 50,8 ± 0,83 % ausgeglichen (66 Einzelproben mit 4165 Puppen). Für die Berechnung wurden lediglich Einzelproben berücksichtigt, aus denen mehr als 30 Fliegen schlüpften. Der geringfügig höhere Anteil an Weibchen beim Schlupf von *P. poeciloptera* kann weder für die Gesamtmenge an Fliegen, noch in Untergruppen, aufgeteilt nach Versuchsjahren und Schlupfort (Labor oder Freiland), statistisch abgesichert werden (Gesamtprobe: N=4164; $\chi^2=3,121$; P=0,077; Untergruppen: $\chi^2 \leq 1,936$; P $\geq 0,164$).

Signifikante Unterschiede in den Entwicklungszeiten von Spargelfliegenpuppen zwischen den Geschlechtern konnten beim Schlupf von Puppen aus identischen Feldern nur in 9 % aller Fälle beobachtet werden (Tab. 23; Anhang Tab. A-3). Signifikanzen einzelner Proben können durch

die Anwendung einer sequentiellen BONFERRONI-Korrektur gänzlich eliminiert werden und weisen zudem keine einheitliche Tendenz für eine verkürzte bzw. verlängerte Entwicklungszeit eines der Geschlechter auf. Folglich wurden die Entwicklungszeiten für beide Geschlechter bei weiteren Untersuchungen zusammengefaßt.

Tab. 23: Test auf Unterschiede der Pupalzeiten zwischen männlichen und weiblichen Spargelfliegen; Labor: 20 °C konstant; L:D 16:8; N_{Proben}: Anzahl von Proben aus unterschiedlichen Versuchsflächen; ♀ > ♂: längere Entwicklungszeit von Weibchen.

Ort	Jahr	N _{Proben}	N MANN-WHITNEY U-Test		
			P > 0,05	P < 0,05	
				♀ > ♂	♂ > ♀
Labor	1998	6	6	0	0
	1999	24	20	2	2
	2000	24	23	1	0
Freiland	1998	5	4	0	1
	1999	11	11	0	0
	2000	5	4	1	0
<i>Summe</i>		75	68	4	3

A.2.8. Schlupf von Puppen im Freiland

Bei der Aufstellung von Schlupfkäfigen stand ein Vergleich der Emergenz aus Schlupfkäfigen mit den in Freiland aufgenommenen Flugkurven neben Unterschieden im Schlupfverlauf an verschiedenen Standorten der Schlupfkäfige im Vordergrund.

Die Schlupfrate aus den in Kapitel A.1.10. beschriebenen Käfigen lag bei 64,2 % ($\pm 2,65$; N=17). Vergleiche zwischen der Emergenz von Fliegen aus Schlupfkäfigen und dem Flugverlauf von *P. poeciloptera* auf der entsprechenden Spargelanlage konnten in fünf Fällen durchgeführt werden. Der Flug- bzw. Schlupfverlauf dieser Flächen ist in Tabelle 24 zusammengefaßt. Exemplarisch werden Flugverläufe und Schlupf aus Schlupfkäfigen für das Jahr 1999 in Abbildung 16 graphisch gegenübergestellt.

Mit Ausnahme der Fläche BS3_98 verlief der Schlupf in allen Schlupfkäfigen im Vergleich zum Flugverlauf auf dem Feld verzögert und wies einen geringeren Variationskoeffizienten auf (Tab. 24). Ein verzögerter Schlupf mit einer, im Vergleich zu den Schlupfkurven, eingeschränkten Gesamtdauer, kann jedoch lediglich bezüglich der Spannweite und des längsten beobachteten Flugs/Schlupfs statistisch abgesichert werden (gepaarter T-Test; DF=4; $T \geq 3,442$; P=0,026). Die Größenordnung des verzögerten Schlupfs von *P. poeciloptera* in Schlupfkäfigen zeigt sich besonders deutlich am 25 %-Quartil, (Tab. 24) das, mit Ausnahme der Fläche BS3-98, 13 bis 28 Tage später als auf dem Feld beobachtet werden konnte.

Auch aus Abbildung 16 wird deutlich, daß Schlupfkäfige für eine Nachbildung des Flugverlaufs als problematisch angesehen werden müssen. Obwohl in den meisten Fällen eine gute Übereinstimmung einzelner „Peaks“ zwischen Schlupf und Flugverlauf vorhanden ist (Ausnahme BS5-98; Tab. 24), entsprechen sich diese „Peaks“ bezüglich ihres relativen Beitrags zum Gesamtflug bzw. -schlupf, und es kommt zu einer deutlichen Überbetonung des Schlupfs von *P. poeciloptera* aus Schlupfkäfigen im Juli.

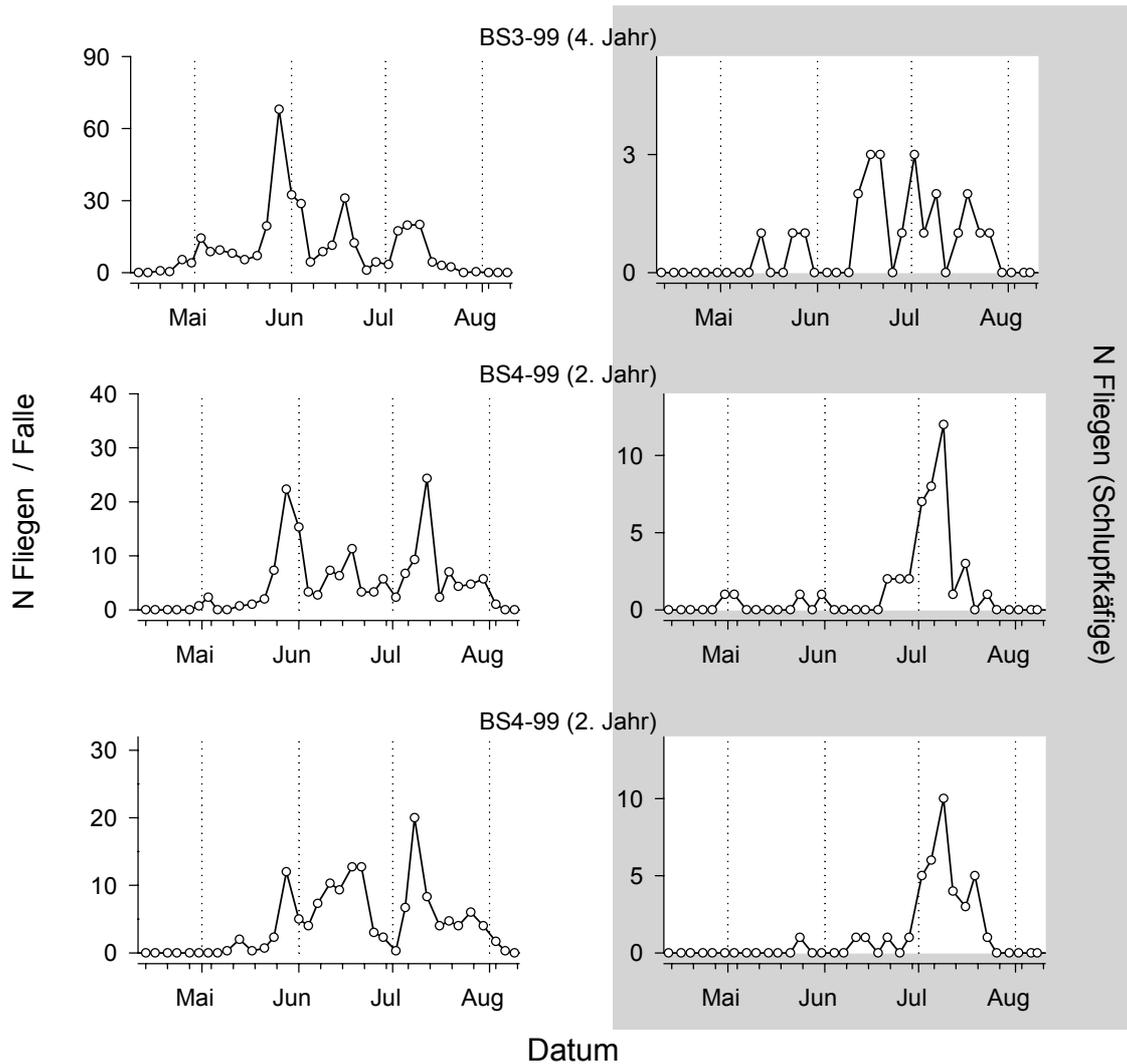


Abb. 16: Schlupfkäfige und Fallenfänge *P. poeciloptera* im Vergleich; BS=Braunschweig.

Tab. 24: Vergleich der Emergenz aus Freilandschlupfkäfigen mit dem Flugverlauf von *P. poeciloptera*; P: Populationsdynamik (F=Flugkurve; SK=Schlupfkäfig); A: Anlagenalter in Jahren; Schlupf- und Flugzeitenzeiten: Tage nach dem 1. März des entsprechenden Jahres. Feld: Puppenherkunft, BS=Braunschweig; CV: Variationskoeffizient (Standardabweichung/ \bar{x} *100); Q=Quartil; SPW: Spannweite.

Jahr	Feld	P	N _F	A	Flug- / Schlupfzeitpunkt [d]								Flug / Schlupf [%]				
					\bar{x}	SE	CV	MIN	MAX	SPW	Q ₂₅	Q ₇₅	April	Mai	Juni	Juli	Aug
1998	BS3-98 *	F	544	3	82,7	0,70	19,6	38	153	115	71,0	93,0	1,9	66,7	28,6	2,8	0,0
		SK	35		81,4	3,53	25,7	55	120	65	61,0	101,0	17,1	48,6	34,3	0,0	0,0
	BS5-98 *	F	191	>4	105,9	1,25	16,3	38	148	106	96,0	113,0	0,0	9,1	75,5	14,8	0,5
		SK	18		111,5	1,78	6,8	96	127	31	109,0	117,0	0,0	0,0	94,4	5,6	0,0
1999	BS4-99 *	F	163	2	112,6	1,76	20,0	60	155	95	92,0	133,0	0,4	21,9	36,1	41,0	0,6
		SK	44		120,5	2,52	13,9	60	144	84	120,0	128,0	2,3	6,82	25,0	65,9	0,0
	BS3-99 *	F	355	4	97,7	1,12	21,6	50	151	101	88,0	109,3	2,9	39,5	37,8	19,8	0,0
		SK	23		115,9	4,00	16,6	72	146	74	107,0	130,0	0,0	13,0	47,8	39,1	0,0
	BS5-99 *	F	144	>4	115,4	1,65	17,1	69	158	89	102,0	129,0	0,0	12,2	46,2	40,2	1,4
		SK	39		126,4	1,85	9,2	83	144	61	122,0	133,0	0,0	2,6	17,9	79,5	0,0

Tab. 25: Vergleich der Emergenz aus Freilandschlupfkäfigen zwischen Puppen gleicher Herkunft an den Standorten (ORT) Braunschweig (BS) und Mainz (MZ) 1999. A: Anlagenalter 1999; MW-U: MANN-WHITNEY U; Q=Quartil; CV: Variationskoeffizient (Standardabweichung/ \bar{x} *100); Q=Quartil; SPW: Spannweite.

Feld	A	ORT	N _F	MW-U	Schlupfzeitpunkt [d]								Schlupf [%]			
					\bar{x}	SE	CV	Q ₂₅	Q ₇₅	MIN	MAX	SPW	April	Mai	Juni	Juli
BS-W	>4	BS	36	125,5 ***	119,4	1,73	8,7	114,0	126,0	81	136	55	0,0	2,8	58,3	38,9
		MZ	37		102,1	1,91	11,4	98,5	108,0	71	127	56	0,0	13,5	83,8	2,7
MZ2	3	BS	52	1056,5 **	99,2	3,02	21,9	81,0	118,0	56	133	77	5,8	34,2	51,9	7,7
		MZ	64		86,5	2,11	19,5	74,0	100,5	49	112	63	9,4	42,2	48,4	0,0
MZ3	4	BS	63	1261,0 ***	106,5	1,83	13,6	98,0	118,0	68	128	60	0,0	15,9	66,7	17,5
		MZ	70		98,7	1,32	11,2	94,5	106,0	57	120	63	1,4	14,3	84,3	0,0
MZ-F	>4	BS	61	1729,5 ns	104,5	1,79	13,3	94,0	116,0	65	130	65	0,0	18,0	75,4	6,6
		MZ	59		104,5	1,49	10,9	92,0	101,0	63	133	70	0,0	6,8	91,5	1,69

Durch die Aufstellung von Schlupfkäfigen mit Puppen gleicher Herkunft an den Standorten Braunschweig und Mainz kann der Einfluß der Temperatur auf den Schlupf im Freiland abgeschätzt werden. Tabelle 25 faßt den Schlupf von Puppen aus Schlupfkäfigen an beiden Standorten zusammen. Längere Schlupfzeiten in Braunschweig konnten für drei von vier Proben nachgewiesen werden (Tab. 25) und korrelieren mit der in Braunschweig niedrigeren Temperatur (Tagesmittelwert zwischen dem 1. März und 31. Juli: Mainz = 14,30 °C, Braunschweig = 12,96 °C). Puppen der Probe MZ-F, bei denen dieser Unterschied nicht signifikant nachgewiesen werden konnte, lassen eine gleiche Tendenz erkennen.

Ein späterer Schlupf in Braunschweig kann ebenfalls anhand der in Tabelle 25 aufgeführten Mittelwerte nachgewiesen werden. Dies ist mittels gepaarten T-Tests des Schlupfbeginns sowie des 75 %-Quartils möglich (T-Test für verbundene Stichproben: DF=3; $T \geq 3,712$; $P \leq 0,034$). Die Unterschiede zwischen den beiden Standorten betragen $7,5 \pm 2,02$ Tage für den Schlupfbeginn sowie $15,3 \pm 1,38$ Tage zum Erreichen des 75 %-Quartils.

A.2.9. Schlupf von Puppen unter kontrollierten Bedingungen

Gegenüber der Betrachtung von Phänologiekurven im Freiland (Kap. A.2.6.) bzw. der Bestimmung der pupalen Entwicklungszeit im Freiland (Kap. A.2.8.) eröffnet die Untersuchung der pupalen Entwicklungszeit unter kontrollierten Bedingungen im Labor die Möglichkeit, Unterschiede zwischen einzelnen Proben frei von äußeren Umwelteinflüssen zu beobachten und einzelne Einflußfaktoren auf die Entwicklungszeit besser aufspüren zu können.

Die wichtigsten Ergebnisse der Laboruntersuchungen zur pupalen Entwicklungszeit werden in den folgenden Kapiteln dargelegt.

A.2.9.1. Einfluß von konstanten und alternierenden Temperaturen

Die Entwicklungszeiten von überwinterten Spargelfliegenpuppen aus dem Jahr 1997 bei verschiedenen konstanten Temperaturen sind in Tabelle 26 zusammengefaßt.

Die Entwicklungszeiten von Puppen aus Sammelproben verschiedener Felder nehmen mit zunehmender Temperatur deutlich ab (ANOVA: DF=2; $F=69,323$; $P < 0,000$; SCHEFFÉ-Prozedur $\alpha=0,05$: alle Mittelwerte signifikant voneinander unterschieden). Um einen Anhaltspunkt für die temperaturabhängige Entwicklung von *P. poeciloptera* zu erhalten, wird ein lineares Regressionsmodell anhand der drei Mittelwerte wie folgt formuliert: Entwicklungsdauer [d] = $268,9 - 9,91 \cdot \text{Temperatur } [^{\circ}\text{C}]$. Aufgrund der geringen Wertemenge (N=3; DF=1) läßt sich das Modell statistisch nicht absichern.

Tab. 26: Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungszeit [d] überwinterter Spargelfliegenpuppen unter konstanten Temperaturen im Labor. Einteilung signifikanter Untergruppen nach SCHEFFÉ-Prozedur ($\alpha=0,05$).

Temperatur [°C]	N	Entwicklungszeit [d]	
		\bar{x}	SE
10	65	185,29 a	6,70
13	120	151,62 b	4,35
16	102	103,14 c	3,33

Die Entwicklungsgeschwindigkeiten von Spargelfliegenpuppen nach der Kaltperiode (Überwinterung) bei einer Durchschnittstemperatur von 20 °C bei unterschiedlichen Temperaturamplituden sind in Tabelle 27 aufgelistet. Die Versuche wurden in den Versuchsjahren 1999 und 2000 durchgeführt. Da die Herkunft der Puppen (vgl. Kap. A.2.9.3.) den Schlupfzeitpunkt beeinflussen kann, sollen Puppen der gleichen Herkunft (Probe) miteinander verglichen werden. In allen in Tabelle 24 aufgeführten Proben konnten signifikante Unterschiede zwischen den Entwicklungszeiten aller drei Temperaturregime festgestellt werden (ONEWAY-ANOVA; alle Proben: DF=2; $F \geq 23,498$; $P < 0,001$). Die Entwicklungsdauer von Puppen verkürzt sich signifikant von konstanter Schlupftemperatur > Wechseltemperatur (Temperaturwechsel 17 °C/23 °C mit einer Stufe) > Tagesgang (kontinuierlicher Wechsel zwischen 12 °C und 27 °C) (SCHEFFÉ Prozedur; $\alpha=0,05$). Im Vergleich zum Schlupf bei konstanter Temperatur verkürzte sich der Schlupf bei Wechseltemperatur zwischen 12,1 und 15,3 % und bei tagesperiodischer Schwankung zwischen 18,9 und 30,8 %. Neben dem Temperaturregime konnte die Probenherkunft als weiterer, die Entwicklungszeit beeinflussender Faktor identifiziert werden (ANOVA Puppenmaterial 2000; DF=8; $F=182,19$; $P > 0,001$; Temperaturregime: DF=2; $F=657,70$; $P > 0,001$; Puppenherkunft: DF=2; $F=81,945$; $P > 0,001$; Interaktionen: DF=4; $F=158,46$; $P=0,275$).

Tab. 27: Entwicklungszeiten [d] von *P.-poeciloptera*-Puppen bei konstanter Temperatur, Wechseltemperatur (17 °C / 23 °C) und Tagesgang (min=12 °C; max=27 °C); mittlere Temperatur aller Versuche 20 °C; sämtliche Mittelwerte innerhalb einer Probe voneinander signifikant unterschiedlich (SCHEFFÉ-Prozedur, $\alpha=0,05$).

Nr.	Jahr	Probe	Temperatur								
			Konstant			Wechsel			Tagesgang		
			N	\bar{x}	SE	N	\bar{x}	SE	N	\bar{x}	SE
1	1999	BS6-98	76	63,6	1,27	113	55,9	1,04	102	51,6	0,94
3	2000	a10	77	52,4	1,23	75	44,4	1,15	69	40,0	1,50
4	2000	a14	74	76,7	1,58	94	66,9	1,28	87	60,3	1,28
5	2000	a30	72	36,7	1,11	70	31,1	1,07	73	25,4	1,01

A.2.9.2. Einfluß von Puppenherkunft und Anlagenalter

Die im Labor aufgenommenen Entwicklungszeiten von überwinterten Puppen unterschiedlicher Herkunft sind in Tabelle 29 zusammengefaßt. Die in der Tabelle aufgeführten Parameter zur Variabilität des Schlupfs sowie die Perzentilwerte helfen, den Schlupfverlauf näher zu charakterisieren. Abbildung 17 stellt zudem den Schlupfverlauf charakteristischer Proben im Jahr 2000 dar.

Die Schupfversuche zeigen, daß trotz der hohen Temperatur (20 °C) und der im Vergleich zum Freiland geringen Individuenzahlen, Spannweiten von über 100 Tagen zwischen dem ersten und letzten Schlupf von Puppen eines Feldes beobachtet werden konnten. Analog zum Freiland konnten zudem erhebliche Unterschiede der Entwicklungsdauer (Hamb-97: 14,3 Tage; BS6-99: 76,7 Tage; vgl. Tab. 29) und des Schlupfverlaufs (z.B. BS0-99, BS6-99; Abb. 17; Tab. 29) zwischen einzelnen Proben nachgewiesen werden. Die Daten lassen einen Test von mehreren Faktoren als mögliche Einflußgrößen auf die pupale Entwicklungszeit von *P. poeciloptera* zu.

Einfluß des Anlagenalters: In allen Versuchsjahren konnte eine signifikante Beeinflussung der Entwicklungsdauer durch das Anlagenalters festgestellt werden (Tab. 28).

Tab. 28: Einfluß des Anlagenalters auf die Entwicklungszeit überwinterter Spargelfliegenpuppen im Labor (L:D 16:8; 20 °C konst.); Alter: Alter der Spargelanlage zum Zeitpunkt der Verpuppung; aufg.: aufgelassene Altanlage; Buchstaben: homogene Untergruppen (SCHEFFÉ-Prozedur, $\alpha=0,05$).

Schlupf	Alter [a]	N	Entwicklungszeit [d]		
			\bar{x}	SE	
1998	3	67	26,1	1,94	T-Test: T=-11,62; P<0,001
	≥ 5	165	46,2	0,78	
1999	2	75	50,5	a 2,26	ONEWAY: DF=3; F=20,011; P<0,001
	3	115	38,7	b 1,10	
	4	142	51,2	a 1,08	
	≥ 5	651	51,7	a 0,69	
	< 4	190	43,4	1,18	T-Test: T=-6,060; P<0,001
	≥ 4	793	51,6	0,60	
2000	aufg.	280	40,6	c 1,01	ONEWAY: DF=3; F=207,93; P<0,001
	3	461	40,1	c 0,76	
	4	132	57,5	b 1,34	
	≥ 5	471	64,6	a 0,81	
	< 4	741	40,3	0,61	T-Test: T=-24,452; P<0,001
	≥ 4	603	63,0	0,71	

In Einklang mit den Ergebnissen der Flugkurven bzw. der Freiland-Schlupfkäfige lassen Puppen aus Junganlagen eine verkürzte Entwicklungszeit erkennen, wobei der Effekt bei Puppen aus zweijährigen Anlagen (3-jährige Anlagen zum Schlupfzeitpunkt) am stärksten zu beobachten ist.

Tab. 29: Entwicklungszeit [d] überwintertter Spargelfliegenpuppen unter kontrollierten Bedingungen (20 °C; L:D 16:8); A: Alter der Versuchsfläche zum Zeitpunkt des Schlupfs; *: offengelassene, nicht beerntete Felder bzw. Feldabschnitte; CV: Variationskoeffizient (Standardabweichung/ \bar{x} *100); SWP: Spannweite; Q: Perzentil; Buchstaben: signifikante Untergruppen (Scheffé $\alpha=0,05$) innerhalb eines Versuchsjahrs und Altersgruppe.

Jahr	Feld	A	N	\bar{x}	SE	CV	MIN	MAX	SPW	Q ₀₅	Q ₂₅	Q ₅₀	Q ₇₅	Q ₉₅
1998	BS3-97	3	45	31,8	2,44	51,4	12	77	65	12,0	14,0	33,0	44,0	61,7
	Hamb-97	3	22	14,3	0,88	28,8	12	27	15	12,0	12,0	12,5	14,0	26,4
	BS1-97	>4	31	44,2 a	1,45	18,3	27	65	38	28,2	40,0	44,0	47,0	60,8
	BS5-97	>4	42	50,5 a	1,53	19,6	33	70	37	33,0	44,0	50,0	56,5	67,6
	Eltze-97	>4	46	46,2 a	1,61	23,7	21	72	51	29,8	37,0	45,5	54,0	71,3
	MZ-F-97	>4	46	43,7 a	1,34	20,9	18	65	47	27,7	37,0	42,0	49,0	62,6
1999	BS1-98	2	32	48,6	3,88	45,2	15	86	71	15,0	26,0	52,5	66,5	84,7
	BS4-98	2	43	51,9	2,71	34,2	14	84	70	14,2	43,0	53,0	62,0	81,6
	Nienb-j-98	3	56	36,3	1,47	30,2	14	63	49	15,0	28,3	35,0	41,8	57,3
	MZ2-98	3	59	41,1	1,59	29,8	15	62	47	18,0	33,0	41,0	52,0	59,0
	BS3-98	4	77	48,4 a	1,17	21,1	22	76	54	32,8	42,0	48,0	54,5	68,2
	MZ3-98	4	65	54,6 a	1,83	27,1	17	92	75	32,0	44,5	52,0	65,0	81,4
	BS2-98	>4	29	49,0 a	2,08	22,9	18	70	52	25,0	41,5	50,0	54,0	70,0
	BS5_98	>4	60	66,1 a	1,31	15,4	48	88	40	50,1	59,0	67,5	74,0	85,8
	BS8-98	>4	76	63,6 a	1,27	17,5	43	92	49	47,6	55,3	61,0	71,5	83,2
	BS9-98	>4	40	57,4 a	1,81	20,0	19	78	59	38,2	50,0	60,0	65,0	72,0
	BS-W-98	>4	25	60,5 a	2,00	16,5	46	84	38	46,3	53,0	57,0	68,0	81,6
	Eltze-98	>4	34	57,9 a	2,46	24,8	24	86	62	27,8	49,0	57,0	68,5	80,0
	MZ5-98	>4	89	58,8 a	1,24	19,9	35	88	53	41,0	50,5	58,0	67,0	82,0
	MZ7-98	>4	67	48,8 a	2,04	34,2	15	88	73	17,0	36,0	50,0	62,0	74,0
	MZ-F-98	>4	49	60,6 a	2,03	23,5	22	88	66	41,0	50,0	60,0	72,0	84,0
	MÜ2-98	>4	48	45,1 a	1,75	26,9	16	68	52	21,0	37,0	44,5	54,0	65,0
BOA-98	>4	60	31,3 b	1,36	33,5	14	50	36	14,0	23,5	31,5	41,0	48,0	
BOG-98	>4	74	28,9 b	1,69	50,5	12	74	62	12,0	15,8	25,5	41,0	54,3	
2000	BS-eb-99	0	48	38,6 b	1,99	35,7	11	60	49	11,5	32,3	41,5	49,3	56,0
	Biss-o-99	0	77	52,4 a	1,23	20,7	32	78	46	34,0	46,0	51,0	60,0	72,3
	MZ9-o-99	0	90	38,8 b	2,19	53,6	11	113	102	13,0	23,0	35,5	49,3	76,9
	FB-o-99	0	65	30,7 c	1,14	30,1	12	61	49	16,3	25,5	30,0	36,0	48,1
	BS0-99	3	72	49,5 a	2,36	40,4	8	97	89	9,7	40,3	54,0	61,0	80,0
	Cheinitz-99	3	99	35,3 b	1,19	33,6	11	77	66	19,0	28,0	34,0	40,0	57,0
	Mü3-99	3	42	36,4 b	1,28	22,9	23	65	42	25,2	32,0	35,0	40,0	55,1
	BOA-j-99	3	125	50,0 a	1,17	26,3	22	103	81	32,0	40,5	47,0	58,0	74,0
	BOG-j-99	3	123	29,7 b	1,24	46,1	8	75	67	12,0	20,0	28,0	36,0	59,6
	MZ3-99	4	132	57,5 a	1,37	27,3	30	117	87	33,7	47,0	55,5	68,0	88,1
	BS3-99	>4	71	65,3 a	1,75	22,6	41	113	72	43,6	55,0	63,0	76,0	91,2
	BS2-99	>4	73	67,8 a	1,54	19,4	42	97	55	45,4	60,0	65,0	80,0	87,9
	MZ4-99	>4	33	48,4 a	2,57	30,6	19	80	61	23,9	36,0	50,0	60,5	73,7
	MZ9-99	>4	70	75,3 a	2,04	22,6	44	118	74	48,6	63,3	71,0	87,0	108,0
	Mü2-99	>4	64	59,8 a	1,86	24,9	32	98	66	37,8	48,3	57,0	70,8	90,5
	BOG-99	>4	86	52,0 a	1,62	28,9	12	85	73	28,4	41,8	52,0	63,0	75,7
BS6-99	>4	74	76,7 a	1,58	17,7	47	110	63	54,3	68,0	75,5	84,3	105,8	

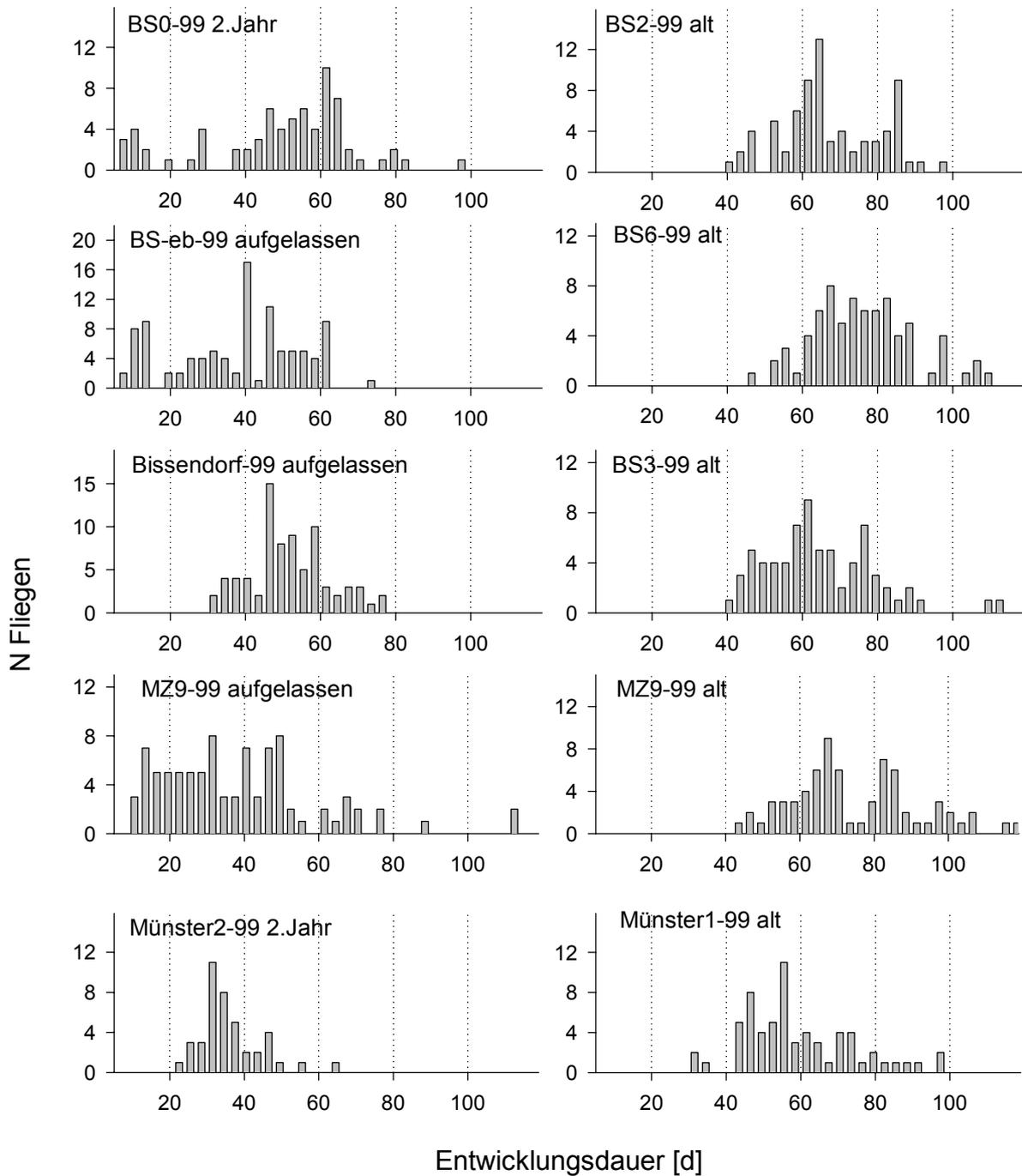


Abb. 17: Schlupf von überwinterten *P.-poeciloptera*-Puppen bei 20 °C (konstant) im Labor. Versuchsjahr 2000 (Puppen 1999). Aufgelassene Anlagen: Puppen aus Feldarealen, die nicht beerntet wurden; Anlagenalter: Bezug 1999; alt: Altanlagen > 4 Jahre.

Puppen aus aufgelassenen, d.h. nicht beernteten Altanlagen, lassen sich in ihrer Entwicklungszeit nicht von 3-jährigen Junganlagen unterscheiden (T-Test: N=741; T=0,401; P=0,688; bzw. SCHEFFÉ-Prozedur in Tab. 29). Trotz der relativ kürzeren mittleren Entwicklungsdauer von Puppen aus Junganlagen konnten auch in Junganlagen Puppen mit relativ langen, den Maximal-

werten von Altanlagen entsprechenden, Entwicklungsdauern beobachtet werden (z.B. BS3-97, BS1-98, BS4-98, MZ9-o-99, BoA-j-99; Tab. 29).

Einfluß des Versuchsjahres und der Region: Auch innerhalb einer bestimmten Kombination von Versuchsjahr und Anlagenalter wiesen die Entwicklungszeiten von Puppen signifikante Unterschiede innerhalb der Gruppen auf (ONEWAY: Altanlagen Schlupf 1998: N=165; DF=3; F=4,219; P=0,007; Altanlagen Schlupf 1999: N=793; DF=13; F=50,047; P<0,001; Junganlagen Schlupf 2000: N=461; DF=4; F=44,178; P<0,001; Altanlagen Schlupf 2000: N=603; DF=7; F=30,819; P<0,000). Eine Unterteilung in signifikant unterschiedliche Untergruppen (Scheffé-Prozedur; $\alpha=0,05$; Tab. 29) kann jedoch nicht in allen Fällen erfolgen und steht in keinem offensichtlichen Bezug zur geographischen Region der Puppenherkunft. Innerhalb der Puppen aus Altanlagen nahmen im Versuchsjahr 1999 Puppen von Feldern aus Bonn mit sehr kurzen Entwicklungszeiten eine Sonderstellung ein. Die kurzen Entwicklungszeiten der Puppen aus Bonn decken sich mit dem sehr frühen Start des Flugs auf den beiden Freilandflächen BO-A-99 und BO-G-99 (Kap. A.2.6.).

Der Einfluß des Versuchsjahres, der Region und des Anlagenalters läßt sich mittels Varianzanalyse aus den Daten der Tabelle 29 abschätzen. Für die Berechnung wurden allen Proben eine Region zugewiesen, wobei Proben aus Braunschweig und Hannover aufgrund der ähnlichen Wetterdaten und der räumlichen Nähe zusammengefaßt wurden. Für die Berechnungen wurde lediglich zwischen Jung- (2- und 3-jährige sowie aufgelassene Anlagen) sowie Altanlagen (>3 Jahre) unterschieden. Die Varianzanalyse (Proc GLM; SPSS 9.0; gesättigtes Modell mit festen Faktoren) weist auf eine signifikante Beeinflussung der mittleren Entwicklungszeit durch die Faktoren Versuchsjahr, Region und Anlagenalter hin. Ein Einfluß auf den Variationskoeffizienten des Schlupfs (Standardabweichung / Mittelwert * 100) konnte durch das Anlagenalter und die Region, ein Einfluß auf den Schlupfbeginn (5 % Perzentil) lediglich durch das Anlagenalter nachgewiesen werden (Tab. 30).

Tab. 30: Einfluß von Versuchsjahr, Region und Anlagenalter auf die Entwicklungszeit von überwinterten Spargelfliegenpuppen. Modell: korrigiertes Modell (GLM Prozedur SPSS 9.0; feste Faktoren: Jahr; Region, Anlagenalter zum Zeitpunkt des Schlupfs); keine signifikanten Interaktionen 1. oder 2. Ordnung (P>0,061); Q₀₅: 5 % Perzentil; CV: Variationskoeffizient (Standardabweichung/ \bar{x} *100)

	DF	\bar{x}		Q ₀₅		CV	
		F	P	F	P	F	P
Modell	18	4,705	<0,001	2,948	0,009	3,952	0,001
Jahr	2	5,454	0,012	1,704	0,205	0,774	0,473
Region	5	3,405	0,020	0,936	0,477	2,781	0,043
Alter	1	15,710	0,001	10,785	0,003	16,092	0,001

A.2.9.3. *Einfluß des Befallszeitpunkts auf den Schlupf von Puppen im Folgejahr*

Der Einfluß des Befallszeitpunkts auf den Schlupf und somit die Populationsdynamik von *P. poeciloptera* im Folgejahr wurde auf verschiedenen Wegen untersucht (Kap. A.1.12.). Im ersten Versuchsansatz wurden Spargelpflanzen einer Versuchsfläche mit Käfigen vor Flugbeginn eingeschlossen und durch die Freisetzung von Spargelfliegen ein Befall zu unterschiedlichen Zeitpunkten ausgelöst („Befallszeit-Versuche“). Im zweiten Fall wurde die Warmperiode nach der Verpuppung künstlich vor der Überwinterung verlängert. Die Entwicklungszeiten der überwinterten Puppen aus beiden Versuchsansätzen wurden im Folgejahr verglichen.

„*Befallszeit-Versuche*“: Die Auslösung von Spargelfliegenbefall in Versuchszelten verlief mit unterschiedlichem Erfolg. Pro freigelassenem Weibchen konnten je nach Freilassungstermin der Weibchen zwischen 1,0 und 14,6 Puppen am Ende der Vegetationsperiode in den Versuchszelten gefunden werden. In beiden Versuchsjahren konnten signifikante Unterschiede der Puppenentwicklungsdauer im Folgejahr zwischen den einzelnen Freilassungsterminen beobachtet werden (Tab. 31; Abb. 18) (1998: KRUSKAL-WALLIS Test; N=152; DF=2; $\chi^2=54,65$; $P<0,001$; 1999: KRUSKAL-WALLIS Test; N=432; DF=2; $\chi^2=114,12$; $P<0,001$). Unterschiede in den Entwicklungszeiten aufgrund des Geschlechts konnten in einigen Gruppen statistisch nachgewiesen werden (MANN-WHITNEY U-Test), blieben jedoch bei der Analyse der Daten unberücksichtigt, da keine eindeutige geschlechtsspezifische Tendenz für eine Verkürzung oder Verlängerung der Entwicklungsdauer festgestellt werden konnte (vgl. auch Kap. A.2.7.).

Unterschiede zwischen den Entwicklungszeiten von Puppen der Befallszeitpunkte zwei und drei 1998 lassen sich statistisch nicht absichern (MANN-WHITNEY U-Test: N=66; Z=-0,143; $P=0,886$). Puppen aus dem Zelt, das zum ersten Zeitpunkt infiziert wurde, unterschieden sich mit einer um 25,9 Tage (56,6 %) kürzeren Entwicklungszeit signifikant von Puppen der späteren Befallszeitpunkte (MANN-WHITNEY U-Test: N=152; Z=-7,387; $P<0,001$).

Die Entwicklungszeiten der Untergruppen aus dem Befallszeit-Versuch 1999 lassen eine deutliche Verlängerung der Entwicklungsdauer der Puppen im Folgejahr bei einem späteren Befallszeitpunkt erkennen. Alle Gruppen sind statistisch gegeneinander absicherbar (MANN-WHITNEY U-Test nach Bonferroni-Korrektur bei $\alpha=0,05$). Im Vergleich zu Puppen des dritten Freilassungstermins (Tab. 31) wiesen Puppen des ersten bzw. zweiten Freilassungstermins eine um 43,6 Tage (60,6 %) bzw. 27,8 Tage (38,7 %) kürzere Entwicklungszeit im Labor auf.

Tab. 31: Schlupf von überwinterten Spargelfliegenpuppen 1999 und 2000 aus dem Befallszeit-Versuchen 1998 und 1999; T=20 °C konstant; N_♀: Zahl der eingesetzten Weibchen; \bar{F} : mittlere Anzahl von Puppen pro eingesetztem Weibchen. N: Nicht alle für \bar{F} verrechnete Puppen wurden für die Schlupfversuche verwendet; multiple Mittelwertvergleiche: MANN-WHITNEY U-Test mit BONFERRONI-Korrektur.

Jahr	Nr.	Freilassung	N _♀	\bar{F}	Schlupf [d]		
					N	\bar{x}	SE
1998	1	28.04. – 08.05.	14	14,35	86	19,9 b	0,82
	2	05.06. – 19.06.	29	1,03	22	47,1 a	3,30
	3	09.07. – 26.07.	22	3,36	44	45,1 a	2,96
1999	1	28.04. - 03.05.	28	14,64	167	28,3 c	1,13
	2	21.05. - 23.05.	25	8,96	207	44,1 b	1,60
	3	07.07. - 08.07.	12	5,75	58	71,9 a	3,09

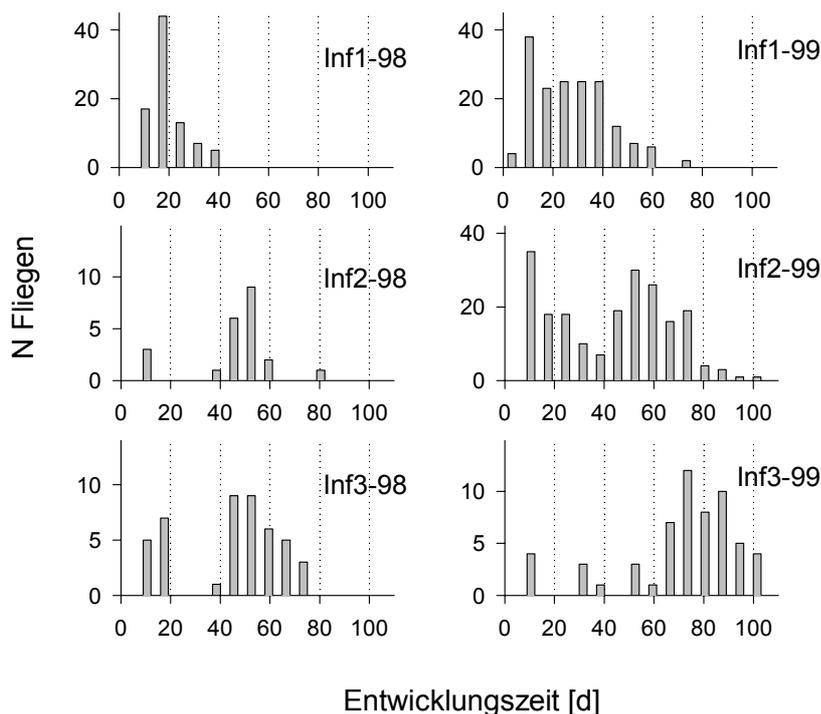


Abb. 18: Schlupf von überwinterten *P.-poeciloptera*-Puppen 1999 und 2000 der Befallszeit-Versuche 1998 und 1999 vgl. Tab. 31.

Experimentelle Verlängerung der Warmperiode vor der Überwinterung: Puppen der Probe MZ5-98, die vor ihrer Überwinterung ab Oktober für einen Monat bei 20 °C gelagert wurden, besaßen gegenüber Puppen ohne diese Warmperiode eine um 19,1 Tage (32,5 %) signifikant verkürzte Entwicklungsdauer (T-Test: DF=186; T=-11,994; P<0,001) (Tab. 32). Unterschiede der Ent-

wicklungszeiten aufgrund des Geschlechts der Fliegen konnten nicht festgestellt werden (MZ5 ohne Warmperiode: T-Test; DF=87; T=-0,246; P=0,807; MZ5 mit Warmperiode: T-Test; DF=97; T=1,548; P=0,125).

Tab. 32: Schlupf überwinterter Puppen mit und ohne zusätzliche Warmperiode (20 °C; 4 Wochen: Mitte Oktober – Mitte November) vor der Überwinterung; Gruppenvergleiche basierend auf T-Test.

Probe	Warmperiode	N _{Schlupf}	Entwicklungsdauer [d]	
			\bar{x}	SE
MZ5	ohne	89	58,79 a	11,72
MZ5	mit	99	39,69 b	10,21

Beobachtungen, die einen deutlich verfrühten Schlupf von Puppen aus Junganlagen belegen, wurden bereits in den Kapiteln A.2.6. bis A.2.8. dargestellt.

A.3. Diskussion

Mit den in Kapitel A.2. vorgestellten Ergebnissen ist es gelungen, einen wesentlichen Beitrag zur Biologie, Ökologie und Populationsdynamik von *P. poeciloptera* zu leisten und die Ergebnisse in ein Konzept für eine integrierte Bekämpfung der Fliege im Spargelanbau umzusetzen.

Während sich die Diskussion in den Kapiteln A.3.1. bis A.3.5. stärker direkt am Ergebnisteil orientiert, erfolgt in den Kapiteln A.3.6. bis A.3.7. die Verknüpfung zu den übergeordneten Projektzielen der Modellierung bzw. der Bekämpfung von *P. poeciloptera* mit Methoden des Integrierten Pflanzenschutzes. Kapitel A.3.8. faßt die biologischen Ergebnisse abschließend zusammen und vergleicht die Ökologie von *P. poeciloptera* mit anderen Fruchtfliegenarten.

A.3.1. Lebensdauer, Fekundität und allgemeine Biologie

Die Lebensdauer ist eine wesentliche Größe der bionomischen Strategie („life history“) und notwendig, um die Populationsdynamik zu verstehen. Die bei 20°C unter Ausschluß von Nahrung ermittelte Lebensdauer von *P. poeciloptera* von 8,9 Tagen deckt sich mit Angaben aus Dingler (1934) und Fischer et al. (1989), die eine Lebensdauer von 4-10 Tagen bzw. 6-20 Tagen angeben. Es ist jedoch zu beachten, daß bei Fischer et al. (1989) jegliche Angaben zum Stichprobenumfang fehlen und die Ergebnisse von Dingler (1934) zur Lebensdauer von Spargelfliegen auf fünf Individuen beruhen.

Im Gegensatz zu bisher veröffentlichten Arbeiten ließ sich ein deutlich positiver Effekt des Nahrungszugangs auf die Lebensdauer von Spargelfliegen nachweisen. Die beobachtete Lebensdauer von Fliegen, denen Nahrung zur Verfügung stand (Mittel: 20,1 / 27,6 d; Maximalwerte: 37 / 44 d bei 20 / 10°C) übertraf die bisherigen Literaturwerte. Während Lesne (1913 in Dingler 1934) und Dingler (1934) die Lebensdauer von *P. poeciloptera* auf 20 bzw. maximal 14 Tage schätzen (keine oder nur unzureichend publizierte Datengrundlage), gibt Nijvelt (1957) für Spargelfliegen eine Lebensdauer von 9 bis 21 Tagen an (Temperaturbereich 13°C-23°C; aus den Daten der Publikation errechneter Mittelwert: 14,2 Tage). Der Grund für die kürzere Lebensdauer von *P. poeciloptera* in den Versuchen von Nijvelt (1957) geht meiner Meinung nach jedoch auf Unterschiede in der Qualität der Nährmedien zurück. Die von Nijvelt eingesetzten Nährmedien enthielten keine Proteinquelle, die in den Versuchen der vorliegenden Arbeit in Form von Pollen zur Verfügung stand und wahrscheinlich für die längere Lebensdauer von Spargelfliegen ausschlaggebend war. Da Untersuchungen zur Nahrungsökologie adulter Spargelfliegen fehlen, kann die maximal erreichbare Lebensdauer von *P. poeciloptera* im Freiland nur grob abgeschätzt werden. Die Bedeutung von Stimulanzien zur Nahrungsaufnahme, die für andere Bohrfliegenarten nachgewiesen wurde (z.B. Galun et al. 1981), ist ein weiterer Aspekt, der für die Lebensdauer unter Laborbedingungen ausschlaggebend sein kann, bisher für *P. poeciloptera* jedoch noch nicht untersucht wurde.

Weiterhin kann bei Spargelfliegen eine Nutzung anderer Nahrungsquellen im Freiland nicht ausgeschlossen werden. Im Freiland können Honigtau (Boush et al. 1969; Tsitsipis 1989) sowie Bakterien und Pilze (Howard 1989) eine wichtige Rolle bei der Ernährung von Bohrfliegen einnehmen (z.B. *Ceratitis*- oder *Rhagoletis*-Arten). Eine Funktion von Mikroorganismen bei der Bereitstellung von wichtigen Aminosäuren ist nicht nur für Larvalstadien, sondern auch für eine Reihe adulter Bohrfliegen wahrscheinlich (Boush et al. 1969). Für weibliche Spargelfliegen ist zudem bekannt, daß sie Flüssigkeitstropfen, die nach einer Eiablage oder einem Eiablageversuch aus der Pflanze austreten, aufnehmen (Dingler 1934; Nijvelt 1957). Es ist anzunehmen, daß diese Flüssigkeitstropfen außer Wasser auch Nährstoffe enthalten und somit eine Rolle für die Ernährung der Fliegen spielen.

Die Präsenz ausgereifter Eier beim Schlupf und die unmittelbar an den Schlupf anschließende Paarung belegen, daß Spargelfliegen keine obligatorische Präovipositionsperiode besitzen. Die in dieser Arbeit ermittelten Eizahlen frisch geschlüpfter Weibchen von zehn reifen Eiern ($10,1 \pm 0,8$) stimmen mit Angaben von Dingler (1934) überein, der bei Sektionen von Spargelfliegen kurz nach dem Schlupf 8-12 Eier pro Weibchen fand. Die von Lesne (1913 in Dingler 1934) und Dingler (1934) angegebene maximal zu erwartende Zahl von 60-80 gelegten Eiern pro Spargelfliegenweibchen (Kap. A.1.1.) erscheint meiner Meinung nach möglich. Für eine Abschätzung der maximal im Freiland realisierbaren Nachkommenzahl von *P. poeciloptera* fehlen jedoch vor allem experimentelle Untersuchungen, die Aufschluß über die zu erwartende Mortalität des Eistadiums geben. Mit Bezug auf die maximal realisierbare Nachkommenzahl liegen die höchsten in dieser Arbeit beobachteten Werte von 14,6 Puppen (Weibchen in Freilandkäfigen Kap. A.2.9.3.; Tab. 30) mit hoher Wahrscheinlichkeit unter den maximal erreichbaren Werten. Dies mag vor allem auf die begrenzte Anzahl von Spargelpflanzen (zirka 25) in den Versuchszelten zurückzuführen sein. Auch ist es möglich, daß die in den Zelten angebotene Nahrung von den Weibchen nicht angenommen wurde und sich dies, oder der Umstand einer hohen intraspezifischen Konkurrenz, negativ auf die Fortpflanzungsrate ausgewirkt hat.

Das aus dem Puppenschlupf berechnete Geschlechterverhältnis von 0,508 (\varnothing / total; N=4165) läßt auf ein Geschlechterverhältnis von 1:1 im Freiland schließen. Die in Dingler (1934) beschriebene leichte Abweichung des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Männchen ist wahrscheinlich auf den geringen Stichprobenumfang von 200 Fliegen zurückzuführen. Generell erfüllt *P. poeciloptera* die Voraussetzungen, unter denen nach Fisher (1930) ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis selektiert wird.

A.3.2. Ressourcennutzung

Endbonituren, die sich auf das Vorhandensein von Puppen in Spargeltrieben stützen (Kap. A.1.3.), stellen die einfachste Methode dar, um ein detailliertes Bild über die Befallsintensität und die Verteilung des Befalls durch *P. poeciloptera* zu erlangen. Anhand der Befallsbonituren

konnte typischerweise eine zufällige Verteilung befallener Spargelpflanzen innerhalb einer Spargelanlage sowie die Tendenz zu einer aggregierten Verteilung befallener Spargeltrieben beobachtet werden.

Im Gegensatz zu anderen Schadfliegen, wie z.B. *Delia* spp., konzentriert sich der Befall durch *P. poeciloptera* nicht auf Randbereiche der Felder. Das Ausbleiben solcher Randeffekte läßt indirekt Rückschlüsse auf das Verhalten und das Habitat von *P. poeciloptera* zu. Randbefall wird maßgeblich durch einen Wechsel der Aufenthaltsorte verursacht. Dies ist z.B. der Fall, wenn die Fliegen ihre Wirtspflanzen lediglich zur Eiablage oder zur Suche nach Geschlechtspartnern nutzen, für ihre Nahrungs- und Schutzbedürfnisse jedoch andere Habitate aufsuchen. Der Wechsel zwischen den Habitaten ist oft an die Tageszeit gekoppelt. Solche tagesperiodischen Aktivitätszyklen sind z.B. für *D. antiqua* (Loosjes 1976; Whitfield 1981) oder *Psila rosae* (Finch et al. 1999) bekannt. Beim Einflug in den Wirtspflanzenbestand landen die Insekten, durch optische (Prokopy & Owens 1983) und olfaktorische Reize (Bernays & Chapman 1994; Bernays 1996) geleitet, meist innerhalb der ersten Meter des Feldes und verursachen in dieser Zone verstärkten Befall. Im Gegensatz dazu deutet das Fehlen eines verstärkten Randreihenbefalls und die zufällige, in vielen Fällen gleichmäßigen Befallsverteilung darauf hin, daß *P. poeciloptera* in der Regel das Habitat nicht wechselt (vgl. Kap. A.3.3.).

Es kann angenommen werden, daß die vereinzelt beobachtete geklumpte Verteilung von Spargelfliegenbefall mit einem Zuflug von Fliegen aus benachbarten, stark befallenen Feldern in Verbindung steht. Diese Hypothese kann jedoch nur anhand weniger konkreter Beispiele, so z.B. durch die 1999 zweijährige Spargelanlage Bo-A-99 (jung), unterstützt werden, da in den meisten Fällen notwendige Hintergrundinformationen über den Befall von umliegenden Anlagen fehlen. Während die zuvor genannte Junganlage nach dem Ende des ersten Standjahrs 1998 als befallsfrei einzustufen war, konnte in einer angrenzenden Altanlage (Bo-A-99 alt) im Jahr 1998 ein extrem starker Befall von über 90 % der Pflanzen festgestellt werden. Beide Flächen waren über einen Abschnitt von 30 m lediglich durch einen zirka 4 m breiten Weg getrennt. Der geklumpte, und relativ zur restlichen Fläche stark erhöhte Befall der Junganlage im Jahr 1999 trat lediglich in den Rendreihen (Reihen 1-4) der Überlappungszone auf. Dieser Befall ist wahrscheinlich auf den Zuflug aus der unmittelbar angrenzenden, stark befallenen Altanlage zurückzuführen. Diese Annahme wird durch die Tatsache gestützt, daß der Schlupf von Spargelfliegen aus der Altanlage zum großen Teil vor dem Stechende stattgefunden hat (vgl. Anhand Abb. A-3c) und den Fliegen während dieser Zeit am Schlupfort keine Ressource zur Verfügung stand.

Die Tendenz zur geklumpten Verteilung von befallenen Stengeln steht möglicherweise mit den Unterschieden in der zeitlichen Abfolge der Triebbildung zwischen den einzelnen Pflanzen in Verbindung. Obwohl über die Präferenz von *P. poeciloptera*, ihre Eier nur in bestimmte Triebstadien zu legen, bisher unzureichend bekannt ist, ist eine Bevorzugung bzw. höhere Eignung

junger Triebe zur Eiablage unter bestimmten Voraussetzungen plausibel. Dingler (1934) vermutet in diesem Zusammenhang, daß alte Triebe aufgrund des zunehmenden Verholzungsgrades für eine Eiablage nicht mehr in Betracht kommen. Ist diese Annahme korrekt, so ist es wahrscheinlich, daß die geklumpte Verteilung befallener Triebe die räumliche Verteilung junger Trieben zum Flugzeitpunkt widerspiegelt. Bestandsdaten, mit denen diese Hypothese überprüft werden könnte, stehen aus.

Wie bereits im vorigen Absatz erwähnt, liegen keine oder lediglich unzureichende Untersuchungen zur Eiablagepräferenz von *P. poeciloptera* für bestimmte Pflanzenstadien oder deren Eignung zur Eiablage vor. Allgemein wird angenommen, daß *P. poeciloptera* Spargeltriebe schon in einem sehr frühen Stadium, d.h. unmittelbar nach dem überirdischen Austrieb, befällt. Diese Annahme beruht nach meiner Einschätzung jedoch auf der wirtschaftlichen Bedeutung eines Befalls zu diesem Zeitpunkt und läßt keine Rückschlüsse über eine Präferenz, bzw. Eignung junger Triebe für eine Eiablage zu. Die Meinung, daß Eier vornehmlich in die Spitzen junger Triebe gelegt werden, mögen maßgeblich auf die Publikationen von Lesne (1905, 1913 in Dingler 1934) und Dingler (1934) zurückzuführen sein. Nach beiden Autoren legen Weibchen ihre Eier in den Spitzenbereich junger Spargeltriebe. Die Untersuchungen von Lesne scheinen, ähnlich wie die Beobachtungen von Dingler, auf Laborversuchen mit zirka 20 cm hohen, abgeschnittenen Spargeltrieben zu basieren. In den Versuchen fanden Einstiche in der Regel 3–130 mm unterhalb der Triebspitze statt, wobei nur ein Bruchteil der Einstiche zur Eiablage führte. Die Wachstumszone junger Spargeltriebe ist in der Spitze lokalisiert. Das Meristem sorgt bei günstigen Witterungsbedingungen binnen weniger Tage für einen beachtlichen Höhenzuwachs, wobei nach eigenen Beobachtungen ein Höhenzuwachs von 30 cm pro Tag erreicht werden kann. Aus der Überlegung, daß die Verpuppung von Spargelfliegenlarven im unterirdischen Teil der Triebe stattfindet und die Länge der Fraßgänge, die Larven vor der Verpuppung anfertigen können, begrenzt ist, erscheint eine Eiablage in die obere Triebspitze unwahrscheinlich. Die fehlenden Wahlmöglichkeiten und der wahrscheinlich hohe Eidruck bei den von Dingler (1934) verwendeten Weibchen lassen eine Übertragung der Daten auf das Freiland nur bedingt zu. Die in der vorliegenden Arbeit beobachteten extrem hohen Befallsdichten in Altanlagen deuten darauf hin, daß auch ältere Pflanzen von *P. poeciloptera* akzeptiert werden und sich als Wirtspflanzen eignen. Ein weiterer Hinweis zur Nutzung von älteren Pflanzen ergibt sich aus der Präferenz für höhere Fallen, die im Rahmen dieser Arbeit festgestellt werden konnte (Kap. A.2.4.3.). Die einzige Primärliteratur, die sich mit einem Befall von älteren Pflanzenstadien auseinandersetzt, stammt von Dingler (1934), der mit Käfigversuchen nachwies, daß ein Befall von bereits 50 cm hohen Pflanzen durch *P. poeciloptera* möglich ist. Auch diese Versuche, die eine Wahlmöglichkeit weiblicher Spargelfliegen ausschlossen, lassen jedoch keine Aussagen über eine Eiablagepräferenz für ein bestimmtes Entwicklungsstadium der Pflanzen zu.

Befallskontrollen in Ertragsanlagen deuten darauf hin, daß sich in der Mehrzahl der Triebe, relativ unabhängig von der Befallsintensität, lediglich 1-2 Spargelfliegenpuppen entwickeln. Rückschlüsse auf die Anzahl tatsächlich in die Triebe abgelegten Eier sind schwierig, da insbesondere die Eimortalität für *P. poeciloptera* unbekannt ist. Die Larvalmortalität von Spargelfliegen kann als gering eingeschätzt werden, da bei den umfangreichen Sektionen von Spargeltrieben keinerlei Anzeichen auf tote Larven, wie z.B. zurückbleibende Pharyngalskelette oder Afterplatten bzw. ohne Puppe endende Bohrgänge, gefunden wurden.

Hohe Befallszahlen mit Mittelwerten von mehr als drei Puppen pro Trieb konnten lediglich in einer kommerziell genutzten Anlage (Bo-G-jung 1999) festgestellt werden. Weitere Flächen mit hohen Belegzahlen beschränkten sich auf die aufgelassene Altanlage BS-eb-99, Teilstücke von Feldern, die in Absprache mit den Landwirten nicht beerntet wurden, sowie die Flächen der Versuchszelte (Kap. A.2.10). Mit Ausnahme der Versuchszelte wiesen alle diese Flächen zwei Charakteristika auf: zum einen waren entweder die Flächen selbst oder unmittelbar angrenzende Flächen stark befallen, zum anderen stellten die Pflanzen über einen langen Zeitraum die einzige Eiablagemöglichkeit für Weibchen der Umgebung dar. Diese Hintergrundinformation läßt auf einen ungewöhnlich hohen Befallsdruck schließen, der sich in den hohen Belegzahlen widerspiegelt, unter normalen Verhältnissen in bewirtschafteten Spargelflächen jedoch die Ausnahme darstellen sollte.

Spargeltriebe stellen für Larven eine begrenzte Ressource dar, die während der Larvalentwicklung nicht verlassen oder gewechselt werden kann. Ausgehend von dieser Situation stellt sich die Frage, ob – und wenn ja über welche Mechanismen – Spargelfliegen die Größe und Qualität ihrer Ressource erkennen können. Eine Markierung der Ressource („host marking“) ist für viele phytophage Insekten bekannt (Prokopy 1981) und dient zur Vermeidung von Larvalkonkurrenz („exploitation“ und „interference“ Konkurrenz sensu Begon et al. 1996, S. 215), die Fitneßverluste mit sich ziehen würde. „Host marking“ ist bei Bohrfiegen, in besonderem Maße bei einer Vielzahl von Trypetinen (darunter viele *Rhagoletis* spp), bekannt (z.B. Averill & Prokopy 1989). Dabei ist ein Markieren der Ressource nicht strikt an Pheromone gebunden, wie das Beispiel von *Dacus olea* zeigt. Bei dieser Art wird vom Weibchen aus dem Wirt (*Olea europaea*) austretender Pflanzensaft zur Markierung verwendet (Girolami et al. 1981). *P. poeciloptera* weist eine Reihe ökologischer Charakteristika auf, die eine Wirtsmarkierung aus evolutiver Sicht begünstigen. Darunter fallen eine monophage Ernährungsweise, die Nutzung eines perennen Wirts, die Standortfestigkeit von Weibchen (Kap. A.2.3., A.3.3.) sowie Fitneßverluste bei einer Übernutzung der Ressource (Kap. A.2.2.2.). Untersuchungen, die sich mit einem potentiellen „host-marking“ von *P. poeciloptera* auseinandersetzen, existieren bisher nicht.

Eine Übernutzung der Ressource, ausgelöst durch zu hohe Dichte von Larven pro Trieb, führen zu einer Abnahme des Gewichts von Puppen und Imagines. Eine positive Korrelation zwischen

Größe und Fitneß von adulten Spargelfliegen ist meiner Meinung nach wahrscheinlich (vgl. Strategie als ‚capital breeder‘). Fitneßverluste bei Mehrfachbelegungen von Trieben sollten jedoch erst nach Überschreiten der Kapazitätsgrenze der Ressource auftreten, die von der Belegzahl und dem Durchmesser des Triebs bestimmt wird. Große Ressourcen, d.h. Triebe mit großem Durchmesser, beinhalten mehr Nahrung und können eine höhere Anzahl von Larven mit den notwendigen Nährstoffen bis zur Verpuppung versorgen. Eine Überbelegung des Triebs kann nicht nur zu einer Konkurrenz um Nahrung (‚exploitation competition‘) führen, sondern die Nahrungsgrundlage durch Schädigung des Triebs weiter verschlechtern. Im Extremfall sind stark befallene Triebe gänzlich von Bohrgängen ausgefüllt. In den zerstörten Leitungsbahnen kommen die Stoffströme zwischen Trieb und Rhizom völlig zum Erliegen, was ein Absterben des Triebs zur Folge hat. Geschieht dies, bevor die Larven eine für die Verpuppung notwendige Größe erreicht haben, sinkt ihre Fitneß auf null.

Die negative Korrelation zwischen Triebdurchmesser und der Schädigung des Triebs bzw. die positive Korrelation zwischen der Belegzahl und der Schädigung des Triebs (Abb. 7; Kap. A.2.2.2.) kann zudem erklären, warum Junganlagen – mit im Vergleich zu Altanlagen geringeren Triebdurchmessern – in der Regel stärker als Ertragsanlagen geschädigt werden können.

A.3.3. Ausbreitung (‚Dispersal‘)

Der Begriff der Ausbreitung (‚dispersal‘) wird in der Literatur mit einer Vielzahl verschiedener Bedeutungen gebraucht (z.B. Übersicht in Johnson 1969). Die Definitionenvielfalt spiegelt die verschiedenen Einflußgrößen (biotische, abiotische und physiologische Zustände, wie z.B. Temperatur, Ressourcenverfügbarkeit, Alter) und Blickwinkel (z.B. Evolution, „life history“, räumliche Ebene) wieder, unter denen das Phänomen untersucht werden kann, die jedoch nicht im Fokus dieser Arbeit stehen. Die Diskussion der Ausbreitung von *P. poeciloptera* bezieht sich aus diesem Grund auf eine von Turchin & Omland (1999) vorgenommene Einteilung, die zwischen einer Ausbreitung innerhalb des Habitats (‚movement‘) sowie der räumlichen Ausbreitung zur Erschließung neuer Habitats (‚dispersal‘ oder ‚migration‘) unterscheidet. Die Diskussion des Ausbreitungsverhaltens von *P. poeciloptera* wird sich an diesen beiden Aspekten orientieren. Aufgrund der Bedeutung der Ausbreitung von *P. poeciloptera* für den Pflanzenschutz soll im Folgenden vor allem versucht werden, anhand der vorliegenden Ergebnisse die Standorttreue (Ortsfestigkeit) und die Besiedlung neuer Habitats (Neubesiedlung zuvor unbefallener Spargelfelder) durch Spargelfliegen näher zu charakterisieren.

Bereits Dingler (1934) beschreibt den Flug von *P. poeciloptera* treffend als „weder weit noch hoch“. Flugbewegungen innerhalb der Felder dürften, wie die Verteilung der Fliegen auf Stableimfallen zeigt, nahezu ausschließlich in Bodennähe stattfinden (Abb. 12). Bei schönem Wetter und einer ausreichenden Populationsdichte kann der lebhafteste Flug von Spargelfliegen leicht in Spargelanlagen beobachtet werden. Der Flug innerhalb der Felder führt nach meinen

Beobachtungen zu einer raschen und relativ gleichmäßigen Verteilung von *P. poeciloptera* innerhalb einer Spargelfläche und trägt zu der in Kap. A.2.2.1. beschriebenen zufälligen bzw. gleichmäßigen Verteilung des Befalls bei.

Der Flug von Spargelfliegen und damit die Ausbreitung innerhalb und zwischen verschiedenen Habitaten hängt stark von der Umgebungstemperatur ab. Die Fähigkeit bzw. Bereitschaft zum Abflug scheint dabei, wie Laborversuche zeigen (Kap. A.2.4.2.), an Umgebungstemperaturen über 20 °C gebunden zu sein. Eigene Freilandbeobachtungen bestätigen dies. Aus Versuchen mit anderen Insekten (Johnson 1969) kann angenommen werden, daß auch bei *P. poeciloptera* die Muskeltemperatur für einen Abflug über 20°C angehoben werden muß. Bei Umgebungstemperaturen unter der für den Abflug notwendigen Temperatur kann dies wie bei anderen Insekten z.B. durch die Bereitstellung zusätzlicher Muskelwärme geschehen. Der Anstieg von Abflügen bei hohen Temperaturen kann in diesem Zusammenhang mit einer verkürzten „Aufwärmphase“ der Flugmuskulatur bei höheren Temperaturen zusammenhängen. Im Freiland sollte zudem die Aufnahme von direkter Strahlungswärme über den schwarzen Thorax es den Fliegen ermöglichen, die Körpertemperatur über die Umgebungstemperatur anzuheben. Laborversuche zur temperaturabhängigen Flugaktivität von Spargelfliegen decken sich mit älteren Literaturstellen (Dingler 1934; Fischer et al. 1989), nach denen *P. poeciloptera* bei 20-25 °C eine „normale“ und bei 30 °C „maximale“ Aktivität aufweist.

Die in Kapitel A.2.3.1. dargestellten Ergebnisse der Wiederfangversuche, bei denen hohe Wiederfangraten zwischen 24 % und 75 % beobachtet werden konnten, belegen die hohe Ortsfestigkeit von *P. poeciloptera*. Bei diesen Versuchen war zudem ein Nachweis von Spargelfliegen auf Fallen in unmittelbarer Nähe zur Versuchsfläche (7-15 m) nicht möglich. Diese Ergebnisse bestätigen die Literaturangaben zur Ortsfestigkeit von *P. poeciloptera* (Eckstein 1934; Dingler 1934; Nijvelt 1957; Fischer et al. 1989) und stellen gleichzeitig den ersten experimentellen Beleg für die Ortsfestigkeit dar. Bei der Interpretation der Wiederfangversuche müssen jedoch die Versuchsbedingungen berücksichtigt werden. Da 1-2 Tage alte Fliegen markiert wurden, können keine Aussagen über eine mögliche Ausbreitung von *P. poeciloptera* direkt nach dem Schlupf in der sogenannten ‚teneral stage‘ getroffen werden, die bei Insekten zuweilen eine Rolle spielen kann (Johnson 1969). Die Temperaturen während der Wiederfangversuche waren für einen Flug von *P. poeciloptera* ausreichend und repräsentierten mit Maximalwerten von 29 °C für Deutschland warme Sommertage. Weiterhin kommt nach meiner Auffassung der Vegetation der Versuchsfläche bei den Wiederfangversuchen eine entscheidende Bedeutung zu (siehe unten).

Angaben von Dingler (1934) zur Übernachtung von Spargelfliegen in den Feldern können von mir bestätigt werden. Der Fang von Fliegen ist in den frühen Morgenstunden, kurz nach Sonnenaufgang einfach, da zu diesem Zeitpunkt die Tiere sehr träge sind und regelrecht von den

Pflanzen „abgesammelt“ werden können. Diese Beobachtungen stützen die Vermutung, daß *P. poeciloptera* in der Regel in der Spargelanlage verbleibt und ihr Habitat nicht verläßt. Die Situation ändert sich, wenn nach dem Schlupf noch keine oberirdischen Spargeltriebe vorhanden sind. In diesem Fall ist davon auszugehen, daß Spargelfliegen ihren Schlupfort auf der Suche nach Wirtspflanzen verlassen. Auf Fallen, die während der Stechzeit in der Mitte eines Wiesenstreifens (Breite 50 m) zwischen zwei befallenen Anlagen aufgestellt wurden, konnte ein starker Flug von *P. poeciloptera* nachgewiesen werden. Die Höhenverteilung von Spargelfliegen auf den Fallen des Wiesenstreifens entsprach dabei der von Fallenfängen auf den angrenzenden Spargelflächen und deutet auf einen Flug von *P. poeciloptera* in Bodennähe hin. Der Fang von Fliegen auf dem Wiesenstreifen belegt unter anderem, daß ein Austausch von Fliegen zwischen nah entfernten Feldern stattfinden kann.

Die Ausbreitung von *P. poeciloptera* außerhalb der ‚boundary layer‘ der Vegetation ist unbekannt und konnte auch in dieser Arbeit nicht untersucht werden. Bei *Urophora cardui*, einer ökologisch ähnlichen und gut untersuchten Art (Kap. A.3.8.), wurden jährliche Ausbreitungsraten von 1-4 km nachgewiesen (Schlumprecht 1989, Eber & Brandel 1994). Berücksichtigt man zudem die hohe Ausbreitungsfähigkeit vieler anderer Bohrfliegenarten (z.B. Fletcher 1989), kann meiner Meinung nach angenommen werden, daß ein Austausch von *P. poeciloptera* zwischen verschiedenen Habitaten in einer Größenordnung von 1-2 km möglich ist. In diesem Zusammenhang wären Untersuchungen über die Erstbesiedelung von Neuanlagen ohne direkten Kontakt zu bereits bestehenden Spargelanlagen von großer Bedeutung.

Mehrere Überlegungen sprechen dafür, daß die enge Wirtsbindung sowie die Biologie und Verbreitung der Pflanze ausschlaggebend für die Ortsfestigkeit von *P. poeciloptera* sind. Spargelfliegen zeigen eine enge Bindung aller Entwicklungsstadien an die Wirtspflanze (Kap. A.1.1.). Der fehlende Nachweis von Spargelfliegen außerhalb des Genus *Asparagus* spricht für einen hohen Spezialisierungsgrad von *P. poeciloptera* bzw. für einen Wirtswechsel von einem unbekanntem Wirt. Wie bei anderen Tephritiden (Zwölfer 1974), die sich im Larvalstadium von vegetativen Strukturen oder Infloreszenzen ernähren (Strategie IIIb sensu Zwölfer 1983; Kap. A.3.8.), besitzt die Wirtspflanze für *P. poeciloptera* die Funktion des Balz- und Paarungsortes. Für diese Annahme sprechen u.a. die gleichermaßen hohe Attraktivität von spargeltriebähnlichen Stabfallen für beide Geschlechter (Kap. A.2.4.) und die von Dingler (1934) beobachtete Territorialität männlicher Spargelfliegen. Aus evolutionärer Sicht begünstigen die ausdauernde Wuchsform von Spargel und die univoltine Generationenfolge von *P. poeciloptera* eine hohe Ortsfestigkeit. Es kann zudem angenommen werden, daß *Asparagus* im natürlichen Habitat eine stark heterogene Verteilung besitzt und somit ein unnötiger Wechsel zwischen zerstreut verteilten Ressourcen mit einer höheren Mortalität und geringerem Fortpflanzungserfolg für Spargelfliegen verbunden ist.

A.3.4. Fallendesign und Wirtsfindung

Wie in zahlreichen Untersuchungen an Schadinsekten im Allgemeinen und an Fruchtfliegen im Speziellen nachgewiesen wurde, können Form, Farbe und chemische Signalstoffe ausschlaggebend für ein effektives Fallendesign sein. Die Verwendung von Pheromonen bzw. Allomonen zum Fang von *P. poeciloptera* scheidet derzeit aus. Untersuchungen zu Sexualpheromonen von Spargelfliegen befinden sich noch in den Anfängen (Thibout & Auger 1999). Eine Nutzung von pflanzenbürtigen Allelomonen ist derzeit aufgrund fehlender Grundlagenkenntnisse ausgeschlossen und erscheint wegen der hohen Verfügbarkeit solcher Stoffe in Spargelanlagen als wenig aussichtsreich. Meine Untersuchungen konzentrierten sich statt dessen auf die Rolle optischer Reize bei der Wirtsfindung, denen besonders bei Dipteren mit ihren funktionell hoch entwickelten Augen eine besondere Rolle zukommt. Die Bedeutung von Farbe und Form wird bei einer Reihe von Bohrfiegen (z.B. *Rhagoletis cerasi*; *R. pomonella*; *R. completa*) zum Fang genutzt (Übersicht z.B. in Economopoulos 1989).

Die Untersuchungen zur Fallenform und -farbe der vorliegenden Arbeit zeigen, daß die Attraktivität von Fallen für *P. poeciloptera* zum Großteil von der Fallenform bestimmt wird. Stableimfallen erwiesen sich von allen Fallenformen als einzige für den Fang von *P. poeciloptera* geeignete Fallenform. Damit sind die normalerweise zum Fang von Schadfliegen verwendeten Fallentypen wie z.B. Wasserfallen oder Klebetafeln zum Fang von Spargelfliegen nicht geeignet. Die Mißerfolge, Spargelfliegen mit anderen Fallenformen zu fangen, legen nahe, daß die Landung von *P. poeciloptera* auf der Falle – und somit der Fangerfolg – durch den optischen Reiz der stabförmig-vertikalen Form der Falle ausgelöst wird. Die Bedeutung der vertikalen Ausrichtung wird durch die Untersuchung zum Einfluß des Aufstellwinkels von Stableimfallen auf deren Attraktivität unterstrichen. Die Versuche ließen deutliche Attraktivitätsverluste von Fallen mit Aufstellwinkeln von kleiner als 90° erkennen.

Obwohl *P. poeciloptera* alle angebotenen Fallendurchmesser von 14-34 mm akzeptierte, kann davon ausgegangen werden, daß die Attraktivität von Stableimfallen auf eine begrenzte Bandbreite von Fallendicken beschränkt ist. Fallendurchmesser außerhalb der in den Versuchen verwendeten Durchmesser spielen jedoch für die Praxis keine Rolle. Während Fallen mit Durchmessern kleiner als 14 mm eine entsprechend kleine Klebefläche besitzen und schnell verschmutzen, verursachen Fallen mit großen Durchmessern höhere Materialkosten (vor allem Leim), die sich nicht in einem höheren Fangerfolg niederschlagen.

Die starke Konzentration von Spargelfliegen im unteren Drittel von Standard-Stableimfallen ist, wie bereits zuvor beschrieben, aller Wahrscheinlichkeit nach auf den Flug von *P. poeciloptera* in Bodennähe zurückzuführen. Auch die Verwendung von zirka 30 cm hohen Papiermanschetten, die um die Pflanzen zum Schutz vor Spargelfliegenbefall gelegt wurden (Eckstein 1934), beruht auf dem Flug von *P. poeciloptera* in Bodennähe. Die starke Konzentration von Fliegen im unte-

ren Fallendrittel von Stableimfallen läßt jedoch nicht den Rückschluß zu, daß kürzere Fallen zum Fang von *P. poeciloptera* ausreichend sind. Obwohl der Großteil der Fliegen (zirka 75 %) auf den unteren 15 cm von Standard-Stableimfallen gefangen wurden, erwiesen sich 40 cm hohe Fallen im Gegensatz zu 20 cm hohen Fallen als deutlich attraktiver.

Ein Einfluß der umgebenden Vegetationshöhe auf die Fanghöhe konnte zwar statistisch abgesichert werden, ist jedoch für die Praxis ohne Bedeutung. Unterschiede der Fangergebnisse in der beobachteten Größenordnung (5 % höhere Fangergebnisse im mittleren bzw. oberen Fallenabschnitt bei Fallen mit höherwüchsiger Vegetation) können zudem auf unbekannte Faktoren, wie z.B. unterschiedliche Wetterverhältnisse zwischen den Kontrollterminen, unterschiedliche Kulturbedingungen (Vorhandensein von Spargeldämmen und deren Höhe) bzw. auf saisonale Faktoren zurückzuführen sein.

Die unterschiedliche Attraktivität von Fallen der beiden verwendeten Höhen läßt zwei Interpretationsmöglichkeiten zu. Zum einen könnten höhere Fallen besser von *P. poeciloptera* wahrgenommen werden. Zum anderen könnten höhere Fallen von Spargelfliegen bevorzugt werden, da höhere Pflanzen möglicherweise einen geeigneteren Balzplatz bzw. eine bessere Ressource zur Eiablage darstellen (vgl. A.3.2.). Die Bedeutung der höheren Attraktivität von längeren Fallen sollte in weiterführenden Versuchen geklärt werden.

Die von Fischer et al. (1989) vertretene Meinung, daß die Fallenfarbe keinerlei Rolle für den Fang von Spargelfliegen spielt, kann nur teilweise bestätigt werden. Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit zeigen, daß für *P. poeciloptera* mindestens zwei Farbqualitäten unterschieden werden müssen. Diese sind die spektrale Zusammensetzung der Farbe und ihre Intensität (Anteil des zurückgestrahlten Lichts). Fallenfarbe, als Kombination von verschiedenen Wellenlängen, scheint für den Anflug an die Fallen und somit für den Fangerfolg keine oder nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Statt dessen konnte eine gute Korrelation zwischen Reflektivität und Attraktivität von Fallenfarben gefunden werden. Betrachtet man die Residuen dieser Korrelation (Abb. 11), kann mit Ausnahme von Ocker auf keine erhöhte Attraktivität einer verwendeten Fallenfarbe geschlossen werden. Die beobachteten Unterschiede in der Attraktivität der untersuchten Fallenfarben sind deshalb mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den Anteil des zurückgeworfenen Lichts, nicht aber auf die spezifischen Wellenlängen (Farbe) zurückzuführen. Der fehlende Unterschied zwischen grauen und farbigen Fallen der gleichen Reflektivität deutet ebenfalls darauf hin, daß Farbe für den Anflug der Fallen durch *P. poeciloptera* keine bedeutende Rolle spielt. Echtes Farbsehen wurde bisher nur für wenige Insekten nachgewiesen (Menzel & Backhaus 1991). Wichtiger als das Erkennen von Farben kann der Kontrast eines Objekts zum Hintergrund sein (Lythgoe 1979). Die geringe Attraktivität der verwendeten hellen Farben ist daher wahrscheinlich auf einen schlechteren Kontrast zur Umgebung zurückzuführen. Die Bedeutung der optischen Eigenschaften des Hintergrunds für die Objekterkennung ist

sowohl für Fruchtfliegen (z.B. Haisch & Levinson 1980; Owens & Prokopy 1984) als auch für andere Insekten (Smith 1976; Finch 1995) bekannt. Die ungewöhnlich hohe Attraktivität von Ocker sollte aufgrund der schwachen Abgrenzung gegenüber der Kontrollfarbe (Wilcoxon-Test; $P=0,034$; vgl. Tab. 14) und des negativen Ergebnisses des multiplen Mittelwertvergleichs (Abb. 10) vorsichtig interpretiert und einer erneuten experimentellen Prüfung unterzogen werden.

Die gute Eignung einer Vielzahl von Fallenfarben ist unter verschiedenen Aspekten von Bedeutung (Kap. A.3.7.). Da dunkle Fallenfarben eine in etwa gleich hohe Fängigkeit wie hellere Farben besitzen, setzen Verschmutzungen durch Flugsand oder gefangene Insekten die Attraktivität von Klebefallen nicht herab. Die Attraktivität der Fallen ist somit zwischen den Boniturterminen weitgehend konstant und führt zu einer guten Vergleichbarkeit der Fangergebnisse zwischen einzelnen Terminen. Die Verwendung von braunen oder grünen Fallen reduziert darüber hinaus die Zahl anderer Insekten auf den Fallen. Diese „Nebenfänge“ vermindern die Klebeeigenschaften der Fallen, erschweren die Identifikation der Spargelfliegen auf den Fallen und erhöhen folglich den Zeitaufwand für Kontrollen. Darüber hinaus sind Nebenfänge, sofern Nützlinge gefangen werden, aus dem Blickwinkel des integrierten Pflanzenschutzes unerwünscht. Die meisten der soeben aufgeführten Probleme können für Spargelfliegenfallen durch die Auswahl einer geeigneten Fallenfarbe umgangen oder zumindest minimiert werden.

Die Bedeutung der gleichermaßen hohen Attraktivität von Stableimfallen für beide Geschlechter von *P. poeciloptera* für die Interpretation der Lebensweise und für die praktische Verwendung der Fallen wurde bzw. wird in den Kapiteln A.3.3. und A.3.7. behandelt.

A.3.5. Populationsdynamik

A.3.5.1. Flugverläufe

Die geringe Attraktivität von Klebetafeln und Wasserfallen für Spargelfliegen, sowie unzureichende bzw. nicht verbreitete Kenntnisse über die Verwendung von Stableimfallen, haben maßgeblich dazu beigetragen, daß bislang nur sehr wenige Informationen über die Populationsdynamik und den Flugverlauf von *P. poeciloptera* in der Literatur vorliegen.

Ein Vergleich der Flugkurven der vorliegenden Arbeit mit den von Fischer et. al. (1989) im Wallis (Schweiz) aufgenommenen, ist nur bedingt möglich, da die Schweizer Ergebnisse auf wöchentlichen Befallskontrollen und auf wesentlich geringeren Fangzahlen basieren. Während die geringeren Fangzahlen auf einen niedrigeren Befallsdruck und/oder auf die nicht näher spezifizierten Fallen zurückgehen können, fehlen vor allem Hintergrundinformationen über die Anzahl und das Alter der Kontrollflächen. Der längste von Fischer et al. (1989) beobachtete Flugzeitraum betrug drei Monate und liegt damit nur wenig unter den längsten Flugdauern, die im Rahmen dieser Arbeit beobachtet wurden. Die in Fischers Publikation erkennbaren Unterschiede

zwischen den Versuchsjahren sind weder ungewöhnlich noch spezifisch für Unterschiede zwischen einzelnen Versuchsjahren. Wie z.B. Abbildung 14 (Kap. A.2.6.) zeigt, können ähnlich große Unterschiede innerhalb eines Jahres und einer Anbauregion auftreten.

Der Flugverlauf von *P. poeciloptera* im Bundesgebiet ist durch einen langen Flugzeitraum von typischerweise drei, teilweise sogar bis zu vier Monaten (Mitte April bis Anfang August) mit oft mehreren Flugspitzen („Peaks“) gekennzeichnet. Obwohl bei den meisten Schadfliegen derartige Peaks mit verschiedenen Generationen in Verbindung gebracht werden können, ist der Flugverlauf von *P. poeciloptera* im Gegensatz zu einzelnen gegensätzlichen Angaben in der Fachliteratur (z.B. Vogel et al. 1996) auf nur eine Generation zurückzuführen (siehe auch Kap. A.1.1.). Dies konnte erstmals anhand von Vergleichen von Flugkurven mit dem Puppenschlupf unter Freiland- und Laborbedingungen (Kap. A.2.8., A.2.9.) nachgewiesen werden. Die Existenz von nur einer Generation pro Jahr ist zudem durch die Verpuppung im Pflanzenstengel vorgegeben. Ähnlich wie bei *Urophora cardui* (Peschken & Harris 1975) muß das Pflanzengewebe vor dem Schlupf des Imago nach dem Absterben des Gewebes verwittern und auf diese Weise „mürbe“ sein, um den Schlupf der adulten Fliegen zu ermöglichen.

Wie die Fallenfänge dieser Arbeit zeigen, endet der Flug von *P. poeciloptera* nicht, wie bisher im Pflanzenschutz angenommen, im Juni, sondern zieht sich regelmäßig bis in den Juli, in Einzelfällen sogar bis in den frühen August. Dabei wird die Länge des Flugzeitraums größtenteils durch den lang andauernden Flug auf einzelnen Flächen bestimmt. Die im Vergleich zum Flugzeitraum kurze Lebensdauer von *P. poeciloptera* (Kap. A.1.1.; A.2.1.) weist auf einen fortdauernden Schlupf von *P. poeciloptera* von April bis Juli hin. Versuche zum Puppenschlupf bestätigen diese Annahme (Kap. A.3.5.2.). Der Flug von *P. poeciloptera* ist außerdem von der Umgebungstemperatur abhängig. Aufgrund der Laborergebnisse (Kap. A.2.3.) kann erwartet werden, daß die Flugaktivität auch im Freiland mit hohen Temperaturen positiv korreliert ist. Tatsächlich scheint dies im Freiland der Fall zu sein (Abb. 15, Kap. A.2.6; Kap. A.3.3.).

Sowohl die Länge des Flugzeitraums als auch die zeitliche Lage der Flugspitzen können zwischen und innerhalb einzelner Anbauregionen stark variieren. Unterschiede im Flugverlauf, die aufgrund unterschiedlicher regionaler Temperaturverhältnisse zu erwarten gewesen wären, wurden durch die starke Variation des Flugs innerhalb einzelner Anbauregionen völlig überdeckt. Aus diesem Grund kann ein zeitlich vorgezogener Schlupf in den beiden wärmsten Standorten Hambrücken und Freiburg (Wetterstationen Karlsruhe und Freiburg; vgl. Anhang Tab. A-4) nicht belegt werden. Starke Unterschiede im Flugverlauf zwischen einzelnen Flächen einer Anbauregion wurden vornehmlich in den Anbaugebieten um Braunschweig und Mainz beobachtet. Ähnliche Verhältnisse sollten jedoch, bei einer entsprechend ausgeweiteten Anzahl an Beobachtungsflächen, auch in allen anderen Regionen zu finden sein.

Da mit Ausnahme des Standorts Freiburg nur Bleichspargelanlagen ohne Folieneinsatz als Beobachtungsflächen ausgewählt wurden, ist es unwahrscheinlich, daß Unterschiede im Flugverlauf auf die Bewirtschaftungsform zurückzuführen sind. Ebenso ist die von Eckstein (1934) aufgeführte heterogene Bodenerwärmung bzw. der Schlupf aus unterschiedlichen Tiefen nicht ausreichend, um die beobachtete Länge und Variation des Flugverlaufs zu erklären (Kap. A.3.5.3.).

Hingegen weisen die Flugkurven zwischen jüngeren (1-3 Jahre) und älteren (≥ 4 Jahre) Anlagen deutliche Unterschiede auf. Im Gegensatz zu Altanlagen lassen Junganlagen eine Tendenz zu einem früheren Flugbeginn mit einem stärkeren Flug in den ersten beiden Flugmonaten April und Mai erkennen. In Junganlagen ist zudem ein später Flug bis Ende Juli seltener zu beobachten. Diese Beobachtungen decken sich mit den Schlußfolgerungen des nächsten Kapitels (A.3.5.3.). Dabei bestimmt das Anlagenalter die Kulturmaßnahmen, die wiederum das zeitliche Fenster für einen Befall durch *P. poeciloptera* vorgeben. Einjährige Anlagen werden in der Regel nicht und zweijährige Anlagen lediglich für eine kurze Zeit (ca. 1-3 Wochen) beerntet (Kap. 1.2.). Im dritten Standjahr endet die Ernte in der Regel einige Wochen vor dem Stechende der Altanlagen. Da Spargelfliegen auf oberirdische Pflanzenteile zur Eiablage angewiesen sind, unterscheiden sich die möglichen Befallsfenster, d.h. die zur Eiablage zur Verfügung stehenden Zeitspannen. Wie Kapitel A.2.9.3. zeigt, sind der Befallszeitpunkt und der Schlupf im Folgejahr korreliert. Dieser Zusammenhang ermöglicht eine sinnvolle Interpretation für den im Vergleich zu Altanlagen zeitlich vorgezogenen Flug von *P. poeciloptera* in Junganlagen.

Innerhalb der Junganlagen (Anlagenalter 1-3 Jahre) besitzen neu gepflanzte Anlagen eine Sonderstellung, da davon ausgegangen werden kann, daß befallsfreie Jungpflanzen in den Handel kommen. Von einer Befallsfreiheit der Pflanzen ist auszugehen, da am Pflanzgut keine alten Triebe vorhanden sind, die im Falle eines Befalls die Puppen beherbergen. Tatsächlich weisen einjährige Anlagen den Daten dieser Arbeit zufolge selten den für zwei- und dreijährige Anlagen typischen Flugverlauf auf. Spargelfliegenflug, der auf Anlagen im ersten Jahr beobachtet wird, sollte demnach auf Zuflug von benachbarten Flächen zurückzuführen sein. Hinweise hierfür lassen sich aus dem Vergleich von Flugkurven der Junganlagen BS4-98 und BS0-99 mit den Flugkurven der direkt an die Junganlagen angrenzenden Altanlagen BS5-98 und BS1-99 ableiten. Sowohl Jung- als auch Altanlagen dieser Felder weisen zeitlich sehr synchrone Flugverläufe auf. Die räumliche Beziehung der Felder zueinander ist auch bei der Beurteilung des Flugverlaufs aus anderen Flächen von Bedeutung. So schließen die Versuchsflächen BS4-99, BS5-99 und BS6-99 direkt aneinander an und weisen nahezu identische Flugverläufe auf. In ähnlicher Weise ist die räumliche Nähe der Jung- und der Altanlage Bonn-A-99 zu werten. Der Flug 1999 auf der zweijährigen Junganlage stammt aller Wahrscheinlichkeit vom Zuflug von *P. poeciloptera* aus der nur durch einen Weg getrennten und massiv befallenen Altanlage (Kap. A.3.2.).

Prinzipiell kann bei Fallenfängen, die die Datengrundlage für die Flugkurven darstellen, nicht zwischen im Feld geschlüpften und zugeflogenen Spargelfliegen unterschieden werden. Es ist dennoch unwahrscheinlich, daß die auf vielen Einzelflächen beobachteten Schwankungen im Flugverlauf („Peaks“) maßgeblich auf Zuflug zurückzuführen sind. Wie der Schlupf aus Schlupfkäfigen im Freiland zeigt (Kap. A.1.10.), ist eine starke Streuung des Schlupfs – und somit das Auftreten von Flugspitzen – auch ohne Zuflug zu erwarten. Damit können sich die Flugverläufe und Befallsintensitäten zwischen räumlich nahen Flächen eines Anbaugesbietes stark unterscheiden. Zuflug kann allerdings, wie der Befall von im Vorjahr unbefallenen Anlagen zeigt (z.B. Fläche Bonn-A 99 jung), in Junganlagen von großer Bedeutung sein.

Zuflug ist nach meiner Meinung an Tagestemperaturen über 25°C und an das Vorhandensein befallener Flächen in der Nähe gebunden, die zum Zeitpunkt des Schlupfs keine Wirtspflanzen aufweisen (Kap. A.3.2.; A.3.3.). Die Ortsfestigkeit legt nahe, daß *P. poeciloptera* beim Vorhandensein von Trieben in der unmittelbaren Umgebung des Schlupfortes nur eine schwache Tendenz zur Ausbreitung zeigt. Dieses Verhalten wäre auch aus evolutionsbiologischer Sicht adaptiv, da es sich bei Spargel um eine mehrjährige, jedoch in der natürlichen Vegetation stark geklumpte Ressource handelt. Die Situation verändert sich schlagartig, wenn keine oberirdischen Spargeltriebe während des Schlupfs von Spargelfliegen zur Verfügung stehen. Dieser Fall tritt im Freiland relativ häufig, nämlich beim Schlupf von *P. poeciloptera* in Ertragsanlagen vor dem Stechende, auf. Ohne oberirdische Spargeltriebe in der Nähe sollte *P. poeciloptera* auf der Suche nach Wirten verstärkt in andere Anlagen zu fliegen. Ein derartiges Verhalten von *P. poeciloptera* würde sowohl die zuweilen starken Unterschiede im Flugverlauf zwischen eng benachbarten Feldern als auch einen starken Befall von Junganlagen in unmittelbarer Nähe stark befallener Altanlagen erklären.

A.3.5.2. Puppenschlupf im Freiland und Labor

Der Puppenschlupf von *P. poeciloptera* im Freiland ist durch einen langen Schlupfzeitraum einzelner Proben (Puppen aus denselben Feldern) und große Unterschiede zwischen verschiedenen Feldern gekennzeichnet und ähnelt den Charakteristika des Flugverlaufs. Damit liegt nahe, daß zeitlich stark auseinandergezogene Flugspitzen auf einzelnen Feldern nicht auf Zuflug, sondern primär auf die lokale Variabilität des Puppenschlupfs zurückzuführen sind.

Obwohl die Charakteristika des natürlichen Flugverlaufs von den Schlupfkäfigen im Freiland wiedergegeben werden können, waren in den meisten Fällen Abweichungen von Beginn und Ende des Schlupfs bzw. Flugs zwischen dem Flugverlauf auf einer Fläche und dem korrespondierenden Schlupfkäfig zu beobachten. Ebenso konnte die Stärke des Flugverlaufs nur bedingt mit Schlupfkäfigen im Freiland nachgebildet werden. Eine völlige Übereinstimmung ist jedoch schon aufgrund der geringen Individuenzahlen von *P. poeciloptera* in Schlupfkäfigen (ca. 60-

100 Individuen) im Vergleich zu den Fallenfängen (oft >1000 Individuen) nicht zu erwarten. Weitere Abweichungen sind durch die räumliche Trennung zwischen Anbaufläche und dem Ort des Schlupfkäfigs sowie durch die unterschiedliche Bodenerwärmung in Spargeldämmen und Schlupfkäfigen zu erwarten. Letztere kann z.B. durch unterschiedliche Temperaturamplituden (Kap. A.2.9.1.) den Schlupfzeitpunkt von Spargelfliegen beeinflussen. Als Ergebnis kann festgehalten werden, daß Schlupfkäfige generell nicht als Ersatz für Fallenfänge angesehen werden können. Schlupfkäfige im Freiland stellen jedoch im Gegensatz zu Fallenfängen die geeignetere Methode dar, sichere Daten über die Emergenz im Freiland zu erhalten. Bei der Verwendung von Schlupfkäfigen sollte die hohe Varianz des Schlupfs berücksichtigt und die Käfige mit mindestens 70 Puppen bestückt werden. Anzahlen von mindestens 100 Puppen pro Schlupfkäfig sind anzustreben.

Der Puppenschlupf unter kontrollierten Bedingungen im Labor eignet sich von allen verwendeten Versuchsansätzen am besten, um Unterschiede in den Entwicklungszeiten von Puppen aus verschiedenen Feldern zu untersuchen. Dies ist der Fall, da störende Einflußgrößen wie Temperaturschwankungen zwischen einzelnen Tagen oder mikroklimatische Unterschiede aufgrund verschiedener Verpuppungstiefen vermieden werden können. Zwei Ergebnisse des Puppenschlupfs im Labor bei konstanter Temperatur sind in Bezug auf die Populationsdynamik im Freiland von Bedeutung. Zum einen existieren beim Schlupf von Spargelfliegen unter konstanten Bedingungen große Unterschiede zwischen einzelnen Feldern einer Region, die auf das Anlagenalter zurückzuführen sind (Kap. A.3.5.3.). Ein derartiger Zusammenhang wurde bereits von Nijvelt (1957) vermutet und wird im folgenden Kapitel näher betrachtet werden. Zum anderen weist der Schlupfverlauf bei konstanter Temperatur eine große Variabilität auf und läßt in einer Reihe von Fällen mehrgipfelige Verteilungen erkennen. Dieses Ergebnis relativiert den Einfluß des Temperaturverlaufs auf den Schlupf und somit die Populationsdynamik von *P. poeciloptera* im Freiland.

Die bei Wechseltemperaturen im Vergleich mit konstanten Temperaturen verkürzte Entwicklungszeit von Spargelfliegenpuppen kann auf verschiedenen Mechanismen beruhen. Es konnte nicht geklärt werden, ob die kurzfristig angehobene Temperatur oder die Höhe der Temperaturamplitude ausschlaggebend für die Verkürzung der Entwicklungszeit ist. Generell sind hohe Temperaturamplituden in unserem Klima mit warmen Wetterlagen verbunden. Da die Aktivität von *P. poeciloptera* als Imago, ebenso wie Wachstumsphasen des Spargels, an hohe Tagestemperaturen gebunden ist, kann ein Schlupf bei hohen tagesperiodischen Temperaturschwankungen positiv selektiert worden sein. Gründe für eine verkürzte Entwicklungszeit bei Wechseltemperaturen können andererseits auch rein biochemisch bedingt sein. Dies ist möglich, da physiologische Änderungen der Entwicklungsgeschwindigkeit bei Wechseltemperaturen über Kompensationsvorgänge auf Enzymebene beeinflusst werden können. Eine Beeinflussung dieser Art kann über eine veränderte Enzymaktivität oder durch die erhöhte Expression von Enzy-

men bei Wechseltemperaturen erfolgen und wurde für andere Insektenarten nachgewiesen (Hoffmann 1985, 1995). Darüber hinaus ist es möglich, daß die Temperaturoptima unterschiedlicher Auf- und Abbauvorgänge in der Puppenentwicklung auf ein tagesperiodisches Temperaturprofil mit hohen Temperaturspitzen abgestimmt sind. In diesem Fall kann sich das Insekt bei einer kurzfristigen Anhebung der Temperatur schneller als bei konstanten Temperaturen entwickeln.

A.3.5.3. Steuerung des Puppenschlupfes

Da *P. poeciloptera* pro Jahr nur eine einzige Generation ausbildet, ist die Steuerung des Puppenschlupfes für die gesamte Populationsdynamik von *P. poeciloptera* und damit sowohl für eine Modellierung als auch für den Pflanzenschutz von zentraler Bedeutung.

Wie die vorliegende Arbeit zeigt, wird der Schlupf von Spargelfliegenpuppen von unterschiedlichen Faktoren beeinflusst. Erwartungsgemäß konnte eine positive Korrelation zwischen der Entwicklungsrate der Puppen nach der Überwinterung und der Temperatur nachgewiesen werden. Dabei ist hervorzuheben, daß tagesperiodische Temperaturschwankungen, wie sie im Freiland ausschließlich auftreten, bei gleicher Durchschnittstemperatur die Entwicklungsdauer von Spargelfliegenpuppen verkürzen (Kap. A.2.9.1.). Wie bereits im vorigen Kapitel dargestellt, konnte nicht geklärt werden, ob die kurzfristig angehobene bzw. abgesenkte Temperatur (Thermo- bzw. Cryophase; Beck 1983) oder die Höhe der Temperaturamplitude ausschlaggebend für die Verkürzung der Entwicklungsdauer ist. Eine Beeinflussung der Entwicklungsdauer durch unterschiedliche Temperaturbedingungen am Schlupfort kann, z.B. durch unterschiedliche Verpuppungstiefen, unterschiedliche Bodentypen oder die durch den Landwirt vorgenommene Bodenbearbeitung (z.B. unterschiedliche Dammhöhen), erwartet werden. Der Beitrag dieser exogenen Faktoren zur Variabilität des Schlupfes im Freiland darf jedoch nicht überschätzt werden, da eine starke Streuung des Schlupfes auch unter konstanten Bedingungen zu beobachten ist (Kap. A.2.9.).

Aus den Kapiteln A.2.9. und A.2.6. wurde deutlich, daß Puppenschlupf und Flugverlauf – beide korrelieren durch die relativ kurze Lebensdauer von *P. poeciloptera* direkt miteinander – vom Anlagenalter beeinflusst werden. Um diesen Einfluß zu verstehen und die Bedeutung des Anlagenalters für die Populationsdynamik von *P. poeciloptera* einschätzen zu können, sind mehrere Zusammenhänge von Bedeutung. Da Spargelfliegen für eine Eiablage auf oberirdische Triebe angewiesen sind, bedingen die unterschiedlich langen Erntezeiten von Jung- und Altanlagen (vgl. A.1.2.; A.3.5.1) zeitliche und wohl auch quantitative (z.B. deutlich höherer Anteil von Jungtrieben in Altanlagen Anfang Juli) Unterschiede in der Ressourcenverfügbarkeit. Dies hat zur Folge, daß sich Spargelfliegen in Junganlagen früher als in Altanlagen entwickeln können. Der nächste zu berücksichtigende Faktor ist, daß die Überwinterung von *P. poeciloptera* nicht zu

einer Synchronisation des Schlupfverlaufs führt, wie er bei einer echten Diapause (sensu Tauber & Tauber 1976) zu erwarten wäre. Dies schafft die Voraussetzungen dafür, daß das biologische Alter der Puppen im Frühjahr vom Zeitpunkt der Verpuppung im Vorjahr abhängen kann. Gleichzeitig kann angenommen werden, daß eine enge Korrelation zwischen dem Zeitpunkt der Eiablage und dem Verpuppungszeitpunkt besteht. Damit kann die Verbindung zwischen dem Anlagenalter und unterschiedlichen Schlupf- bzw. Flugzeiten zwischen Alt- und Junganlagen erklärt werden. Dieser Ansatz erklärt auch die starke Variabilität des Schlupfs von *P. poeciloptera* innerhalb eines Feldes, da eine breite zeitliche Streuung des Befalls durch den langen Flugzeitraum gegeben ist.

Die soeben entwickelte Argumentationskette kann durch eine Reihe von Versuchsergebnissen gestützt werden. Diese sind a) der statistische Nachweis des Zusammenhangs zwischen Anlagenalter und Entwicklungszeit, b) der Nachweis, daß sich der Schlupfzeitpunkt von Puppen aus Altanlagen verkürzt, wenn diese zu einem früheren Zeitpunkt befallen werden können (vgl. of-fengelassene Anlage in Tab. 29, Kap. 2.9.3.), c) die Ergebnisse der Experimente der Befallszeitversuche (Tab. 31, Kap. A.2.9.3.) und d) die Verkürzung der Entwicklungszeit bei einer künstlichen Verlängerung der Warmperiode vor der Überwinterung (Tab. 32, Kap. A.2.9.3.).

Die Bedeutung einer Kaltperiode für eine Dormanz und die Entwicklung von Puppen kann allerdings durch die Versuchsbedingungen, unter denen die Warmperiode vor der Überwinterung verlängert wurde, nicht beurteilt werden, da die Puppen erst im November ins Labor überführt wurden. Ein Versuch, Puppen, die im Juni gebildet wurden, direkt im Labor (20°C; L:D 16:18) zum Schlupf zu bringen scheiterte aufgrund technischer Probleme. Es kann meiner Meinung nach dennoch angenommen werden, daß eine Kaltperiode für die Entwicklung der Puppen eine Rolle spielt. Eine zufriedenstellende Klärung der Entwicklung und Überwinterung von Spargelfliegenpuppen wird erst nach weiteren Untersuchungen, die auch physiologische Ansätze einbeziehen, erfolgen können.

Eine Reihe weiterer Faktoren und Erklärungsansätze kommen für eine Variabilität des Schlupfs in Frage. Darunter fallen z.B. die Existenz verschiedener Biotypen innerhalb der Population. Derartige Biotypen mit unterschiedlichen Reaktionsnormen sind für andere Schadinsekten gut belegt (Willis et al. 1974; Finch & Collier 1983; Waldbauer & Sternburg 1986; Collier et al. 1989). Für die Spargelfliege fehlen jedoch derartige Untersuchungen völlig.

A.3.6. Bedeutung der Ergebnisse hinsichtlich einer Modellierung

Obwohl *P. poeciloptera* als univoltine Art einfacher als *D. antiqua* zu modellieren sein sollte, ist eine Modellierung der Populationsdynamik – auch nach dem Erkenntnisgewinn durch die vorliegende Arbeit – aufgrund der vielen offenen Fragen nicht möglich. Die unzureichend geklärte Dormanz sowie die enorme Varianz im Schlupfverlauf stellen in diesem Zusammenhang die

größten Hindernisse für die Erstellung eines entsprechenden Simulationsmodells dar. Zudem fehlen die nötigen Basisdaten zur Modellierung der temperaturabhängigen Entwicklungsraten oder lassen sich durch den starken, jedoch noch nicht quantifizierten Einfluß von Wechseltemperaturen nicht direkt auf das Freiland übertragen.

Der derzeitige Wissenstand über die Populationsdynamik macht deutlich, daß der Aufbau eines Modells für *P. poeciloptera*, abgesehen von der Vereinfachung durch den Wegfall von überlappenden Generationen, in wesentlichen Punkten von der Struktur des im Rahmen dieser Arbeit erstellten Simulationsmodells für *D. antiqua* (Kap. B.2.3) abweichen muß. Eine relativ einfache Erweiterung der bisher bestehenden Modelle für Gemüsefliegen (Müller-Pietrella et al. 1991; Crüger et al. 1993; Müller-Pietrella & Hommes 1996; Otto & Hommes 2000) erscheint aus diesem Grund nicht möglich. Die Berücksichtigung des Anlagenalters, gegebenenfalls durch verschiedene Untermodelle, erscheint sinnvoll. Ebenso kann angeregt werden, Informationen aus dem Vorjahr, wie z.B. die Temperatursumme nach dem Stechende oder Charakteristika des Flugverlaufs, als Abfrageoptionen in das Modell aufzunehmen. Da die Schadensschwelle für *P. poeciloptera* niedrig anzusetzen ist (Kap. A.2.5.), sollte auch die Aufnahme zusätzlicher Hintergrundinformationen wie z.B. die Befallstärke des Vorjahrs, in einem Modell angedacht werden.

A.3.7. Bedeutung und Umsetzung der Ergebnisse im Integrierten Pflanzenschutz

Das große Interesse von Anbauern und Pflanzenschutzämtern an der Bekämpfung von *P. poeciloptera* zeigt, daß ein Spargelfliegenbefall nach wie vor ein aktuelles Problem im Spargelanbau darstellt. Der fortlaufende Schlupf von Spargelfliegen über mehrere Monate erschwert eine effektive Bekämpfung. Die Länge der Flugdauer hat in Kombination mit der derzeitigen Zulassungslage (Kap. 1.2.) zur Folge, daß eine routinemäßige Bekämpfung höchstens die Hälfte des Flugzeitraums von *P. poeciloptera* abdecken kann. Eine gezielte, auf den Flug abgestimmte Bekämpfungsstrategie ist daher sinnvoll. Wie viele der im Projekt betreuten Versuchsfelder zeigen, ist die Bekämpfung der Fliege in der Praxis oft unzureichend. Obwohl in den Versuchsfeldern des Projekts Insektizidbehandlungen von den Landwirten durchgeführt wurden, konnte auf vielen Flächen ein massiver Befall durch *P. poeciloptera* festgestellt werden. Die Schlußfolgerung einer mangelhaften Bekämpfung läßt sich ebenfalls aufgrund des starken Zusammenhangs zwischen Fallenfängen und Spargelfliegenbefall (Kap. A.2.5.) ziehen, der bei einer wirksamen Bekämpfung von *P. poeciloptera* nicht zu beobachten sein dürfte.

Das lückenhafte Wissen über die Biologie und Populationsdynamik von *P. poeciloptera* stellt ein Kernproblem für die Bekämpfung dar. Viele der hier erarbeiteten Ergebnisse sind von grundlegender Bedeutung für einen erfolgreichen, integrierten Ansatz zur Kontrolle von *P. poeciloptera*. An dieser Stelle ist vor allem auf die Ergebnisse dieser Arbeit zu verweisen, die präzise und dennoch einfache Methoden zur Überwachung der Populationsdynamik und des Befalls ermög-

lichen. Bisher beschränkten sich die Warnmeldungen der Pflanzenschutzämter auf das Erstauftreten der Fliegen, das anhand von Feldbeobachtungen ohne Fallen festgestellt wurde. Bekämpfungsmaßnahmen konzentrierten sich auf Junganlagen, und der Flug von *P. poeciloptera* im Juli wurde als unerheblich betrachtet. Durch die Ergebnisse dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß ein Flug von *P. poeciloptera* im Juli keine Ausnahme darstellt und ein hohes Befallspotential bergen kann. Zudem sind allgemein gehaltene Warnmeldungen für eine ganze Anbauregion nur für einen Teil der Anbauflächen in diesem Gebiet relevant. Die bisherige Pflanzenschutzpraxis zur Bekämpfung der Spargelfliege sollte daher überdacht und an die Ergebnisse des Projekts angepaßt werden.

Das im Folgenden vorgestellte Konzept beruht zum Großteil auf den im Projekt erarbeiteten Informationen zum Fang und zur Durchführung von Befallskontrollen von *P. poeciloptera*. Grundsätzlich bleibt bei Überlegungen zur Bekämpfung von *P. poeciloptera* die Trennung von Spargelanlagen in Jung- und Ertragsanlagen sinnvoll. Neben der höheren Anfälligkeit von Junganlagen läßt sich diese Einteilung vor allem mit dem höheren Risiko des Zuflugs von Spargelfliegen aus Ertrags- in Junganlagen während der Stechzeit begründen. Aufgrund der hohen Variabilität des Flugs zwischen einzelnen Feldern sind generelle Warnmeldungen nur bedingt sinnvoll. Deshalb beruht das hier vorgestellte Konzept, im Gegensatz zur gängigen Pflanzenschutzpraxis, auf Entscheidungen, die anhand von Befallskontrollen und Fallenfängen auf den einzelnen Anbauflächen getroffen werden.

Unabhängig vom Alter der Anlagen sollte im Herbst eine Befallskontrolle der Spargelflächen durch den Landwirt erfolgen. Ein besonderer Vorteil solcher Kontrollen ist deren einfache und effiziente Durchführung, für die keine besonderen Kenntnisse benötigt werden. Die zufällige, in der Regel nicht geklumpfte Verteilung des Befalls (Kap. A.2.2.1.) erlaubt eine starke Reduzierung des Stichprobenumfangs und Vereinfachungen bei der Probennahme gegenüber der in Kap. A.1.9. angegebenen Methode. Um die Befallskontrollen so einfach wie möglich zu halten, kann eine Bonitur von insgesamt 30 Pflanzen empfohlen werden, die aus zwei bzw. mehreren, nicht benachbarten Reihen eines Feldes ausgewählt werden sollten (Otto et al. 1999). Diese Methode ist ausreichend, um mittleren bis starken Befall zu erkennen. Fehler bei einem geringen Befall sind in der Praxis akzeptabel. Die Befallskontrollen sollen im Zeitraum zwischen Oktober und November durchgeführt werden, da zu diesem Zeitpunkt der Befall am leichtesten zu erkennen ist und der Schnitt von Trieben keine Ertragseinbußen im Folgejahr mit sich zieht. Befallskontrollen geben Auskunft darüber, ob und in welchem Maß eine Anlage durch Spargelfliegen befallen ist. Darüber hinaus ermöglichen sie dem Landwirt, die Wirksamkeit seiner Bekämpfungsversuche zu überprüfen. Da *P. poeciloptera* nach dem Schlupf nur eine geringe Tendenz zur Ausbreitung besitzt (Kap. A.3.3.), läßt sich mit der Befallsstärke im Herbst das Befallsrisiko und die Notwendigkeit für Pflanzenschutzmaßnahmen im kommenden Jahr ab-

schätzen. Nach dem derzeitigen Wissensstand kann eine Einteilung der Befallsstärke in drei Kategorien mit hohem, mittlerem und leichtem Befall erfolgen (Tab. 33).

Tab. 33: Vorschlag für eine Einteilung der Befallsstärke durch *P. poeciloptera* in Erwerbsanlagen.

Befall	Befallsstärke		
	niedrig	mittel	hoch
Pflanzen %	≤ 10	> 10 ≤ 40	> 40
Triebe %	≤ 3	> 3 ≤ 7	> 7

Maßnahmen, die im folgenden Jahr zur Überwachung des Flugverlaufs und zur Bekämpfung der Fliege durchgeführt werden sollen, orientieren sich ebenfalls am Befallsgrad der Anlage und an deren Alter. In Ertragsanlagen mit keinem oder nur leichtem Befall müssen nach meiner Ansicht im Folgejahr keine Bekämpfungsmaßnahmen gegen Spargelfliegen durchgeführt werden. Auf Ertragsanlagen mit mittlerem bis starkem Befall sollte im Folgejahr der Flugverlauf von Spargelfliegen nach dem Stechende mittels Fallen beobachtet werden; gegebenenfalls sollten Insektizidbehandlungen gegen *P. poeciloptera* erfolgen. Bei einem starken Befall ist die Notwendigkeit einer Spritzung wahrscheinlich. Es wird angeraten Fallen auf diesen Flächen aufzustellen und die Spritztermine anhand des Flugverlaufs festzulegen (siehe unten). Aufgrund der erhöhten Gefährdung junger Pflanzen (Kap. A.2.2.2.) sowie der erhöhten Wahrscheinlichkeit des Zuflugs (Kap. A.3.3.) während der Stechperiode sollten in Junganlagen immer Fallen aufgestellt werden. Befallskontrollen in umliegenden Flächen können in diesem Zusammenhang wertvolle Zusatzinformationen liefern.

Im Gegensatz zu den oft routinemäßig durchgeführten Insektizideinsätzen in der Praxis eröffnet sich anhand der Informationen aus Fallenfängen die Möglichkeit, Insektizidbehandlungen gegen *P. poeciloptera* präzise auf den Flugverlauf abzustimmen. Fallen sind, auch wenn sie derzeit noch nicht kommerziell bezogen werden können, mit geringem Aufwand selbst herzustellen (Kap. A.1.6.; Otto et al. 2000). Die geringe Bedeutung der Fallenfarbe für die Attraktivität von Fallen für *P. poeciloptera* besitzt in der Praxis klare Vorteile (Kap. A.2.4.). Braune, graue oder grüne Fallen sind für nur wenige andere Insekten attraktiv, minimieren aus diesem Grund Nebenfänge und erweisen sich als nützlingsschonend. Unauffällige Fallenfarben begrenzen zudem das Risiko von Fremdbeschädigungen. Die in dieser Arbeit als Standard verwendeten grasgrünen Stableimfallen haben sich unter den zuvor genannten Gesichtspunkten bewährt. Für eine Kontrolle des Flugverlaufs sind drei Fallen pro Feld ausreichend. Die Fallen sollten in zirka 15 m Entfernung vom Feldrand in verschiedenen Reihen jeweils zwischen zwei Pflanzen aufgestellt werden. Um die Fangzahlen einzelner Kontrolltermine miteinander vergleichen zu können, sollte eine Kontrolle der Fallen in Abständen von 3-4 Tagen erfolgen, auch wenn bei

günstigen Wetterbedingungen Kontrollabstände von einer Woche ohne Einbußen der Klebefähigkeit möglich sind. Durch ungünstige Wetterbedingungen, wie z.B. heftige Regenfälle oder durch Wind verfrachtete Bodenpartikel, können die Fangeigenschaften einer Falle schon nach kurzer Zeit so stark herabgesetzt sein, daß der Flug bis zum nächsten Kontrolltermin nicht mehr registriert wird. Unter diesen Umständen kann der Flug stark unterschätzt werden. Da ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis vorherrscht und der Schlupf von beiden Geschlechtern zeitgleich stattfindet, kann das Geschlecht der Fliegen bei den Fallenkontrollen unberücksichtigt bleiben.

Die enge, nicht lineare Korrelation zwischen Fallenfängen und Spargelfliegenbefall legt die Anwendung einer Befallsschwelle für die Fallenfänge nahe. Wird diese Schwelle überschritten, ist eine Bekämpfung notwendig. Da bisher keine relevanten Untersuchungen über die Beziehung zwischen einem Befall mit *P. poeciloptera* und Ertragsverlusten existieren, erscheint es derzeit sinnvoll, die Befallsintensitäten unter 40 % befallener Pflanzen im Bereich des niedrigen bis mittleren Befalls zu halten (Tab. 33). Dieses Befallsniveau ist nach Gleichung 3 (S.44) bei kumulativen Fallenfängen nach zirka 20 Fliegen pro Falle erreicht. Als vorläufige Bekämpfungsschwelle wird daher ein Richtwert von 10 Fliegen pro Falle bei wöchentlichen Kontrollterminen empfohlen.

Alternativ oder zusätzlich zur chemischen Bekämpfung besteht die Möglichkeit auf eine mechanische Bekämpfung von *P. poeciloptera* zurückzugreifen, wie sie in den 30er Jahren praktiziert wurde (Eckstein 1934). Diese Methode ist in besonderem Maße für den ökologischen Landbau attraktiv. Bei einer mechanischen Kontrolle werden die unterirdischen Triebteile entfernt und entweder verbrannt oder klein gehäckselt. Nach meinen Untersuchungen dürften bei einer Tiefe von 15 cm zirka 75 % der gesamten Puppen erfaßt werden (Kap. A.2.2.1.). Besonders bei stark befallenen Anlagen könnte somit der Befallsdruck im nächsten Jahr durch mechanische Bekämpfungsmaßnahmen erheblich gesenkt werden. Wegen der hohen Attraktivität von Stableimfallen (Kap. A.2.3.1., A.2.4.) sollte darüber hinaus die Möglichkeit geprüft werden, Fallen in hinreichend großer Anzahl als Bekämpfungsmaßnahme gegen *P. poeciloptera* anzuwenden. In Kombination mit den zuvor genannten mechanischen Bekämpfungsmaßnahmen kann möglicherweise gänzlich auf Insektizide gegen *P. poeciloptera* verzichtet werden. Diese Möglichkeit könnte für den Ökolandbau sowie auf kleinen Spargelflächen eine Option darstellen.

A.3.8. Zusammenfassende Betrachtung der Ökologie von *P. poeciloptera*

Die Diskussion der Kapitel A.3.1. bis A.3.8. besitzt einen starken Bezug zum Ergebnisteil sowie zu den Projektzielen der Modellierung und des Integrierten Pflanzenschutzes. In diesem Kapitel soll die bionomische Strategie („life history“) von *P. poeciloptera* mit der anderer Tephritiden verglichen, und Aspekte der Ressourcennutzung, Ortstreue und der Synchronisation zwischen

Wirt und Pflanze miteinander in Verbindung gesetzt werden. Zudem soll der fehlende Parasitoidenkomplex an *P. poeciloptera* und dessen evolutionäre Bedeutung diskutiert werden.

Obwohl viele Aspekte der Biologie, der Ökologie, des Verhaltens oder des Wirtsspektrums von *P. poeciloptera* auch nach Abschluß dieser Arbeit unbekannt bleiben, lassen die derzeitigen Kenntnisse eine ökologische Einordnung innerhalb der Tephritiden anhand der Konzepte von Zwölfer (1983) und Headrick & Goeden (1994) zu.

Die von Zwölfer (1983) vorgeschlagene Einteilung von Bohrfliegen (Tab. 34) basiert auf der Nahrungsökologie, der Ressourcenstabilität sowie auf Merkmalen der Interaktionen zwischen Pflanze und Insekt. *P. poeciloptera* läßt sich in diesem Schema sehr gut der Typ-III-Strategie zuordnen. Nach Zwölfer (1983) weisen Bohrfliegen dieses Typs eine Larvalentwicklungszeit von 20-30 Tagen auf und überwintern in der Regel im Wirt als Larve oder Puppe. Die Zeitspanne des physischen Kontakts zwischen den Juvenilstadien der Insekten und der Wirtspflanze beträgt bei den meist univoltinen Mitgliedern der Gruppe bis zu 300 Tage. Auch die meist relativ kurzlebigen Imagines (25-30 Tage) der Gruppe weisen eine enge Bindung an den Wirt auf. *P. poeciloptera* stimmt in allen der soeben genannten Charakteristika überein.

Tab. 34: Nahrungsnutzungsstrategien von Tephritiden nach Zwölfer 1983.

	Nahrungstyp	
	Früchte	Vegetative Strukturen und Infloreszenzen
Insekt-Pflanzen-Interaktion	‚non-interactive systems‘	‚interactive systems‘
Ressource	relativ kurzlebig	relativ langlebig
Wirtskontakt	relativ kurz	relativ lang
Breites Wirtsspektrum	Typ I Strategie (<i>Dacus</i> spp.)	Typ IIIa Strategie (<i>Acantiophilus</i> spp.)
Enges Wirtsspektrum	Typ II Strategie (<i>Rhagoletis</i> spp.)	Typ IIIb Strategie (<i>Urophora</i> spp.)

Ebenso läßt sich *P. poeciloptera* der ‚Circumnatal Life History‘ Strategie von Headrick & Goeden (1994, 1998) zuordnen. Die bionomische Strategie dieser Gruppe, läßt sich, ähnlich der Typ-III-Strategie (Zwölfer 1983), durch die enge Beziehung zwischen Insekt und Wirtspflanze charakterisieren. Kennzeichnend ist weiterhin, daß Adulte, die eine hohe zeitliche Synchronisation mit ihrem Wirt zeigen, sich direkt nach dem Schlupf verpaaren und Eier ablegen.

Sowohl die Typ-III-Strategie Zwölfer (1983) als auch die ‚Circumnatal-Life-History‘-Strategie (Headrick & Goeden 1994) fassen wichtige Aspekte der Biologie und Ökologie zusammen, die die bionomische Strategie von *P. poeciloptera* verdeutlichen und damit helfen, die Populationsdynamik dieser Art zu verstehen.

Ressourcennutzung, Ortsfestigkeit und Steuerung der Emergenz, die in den vorigen Kapiteln getrennt behandelt wurden, bilden – aus dem Blickwinkel der oben aufgeführten Strategien – eine Einheit und scheinen auf die enge Bindung von *P. poeciloptera* an ihren Wirt abgestimmt zu sein. Spargel stellt dabei als perenne Pflanze eine äußerst stabile und vorhersagbare Ressource dar, die meiner Meinung nach maßgeblich im Rahmen evolutiver Prozesse zur Ortsfestigkeit von *P. poeciloptera* beigetragen hat. Eine ähnlich hohe Ortsfestigkeit kann beispielsweise auch bei *Urophora cardui* beobachtet werden (Schlumprecht 1990; Zwölfer & Arnold-Rinehart 1993), deren Wirt (*Cirsium arvense*) ebenfalls eine mehrjährige Wuchsform aufweist.

Die enge Wirtsbindung, der univoltine Lebenszyklus und die relativ kurze Lebensdauer von *P. poeciloptera* legen nahe, daß ein hoher Selektionsdruck auf der zeitlichen Synchronisation zwischen dem Puppenschlupf und den für die Eiablage und die Larvalentwicklung geeigneten Pflanzenstadien bestehen muß. Obwohl bisher nicht geklärt ist, ob *P. poeciloptera* auf gewisse Entwicklungsstadien ihres Wirts angewiesen ist, kann eine derartige Beziehung nicht ausgeschlossen werden (Kap. A.3.2.). In diesem Fall würde sich der Selektionsdruck auf die Synchronisation mit dem Wirt verstärken. Die in dieser Arbeit beobachtete Verkürzung der Entwicklungsdauer bei Wechseltemperaturen kann ebenfalls in Verbindung mit der Synchronisation der Wirtspflanze stehen und wurde bereits in Kapitel A.3.5.2. diskutiert.

Ein weiterer Aspekt der Untersuchungen dieser Arbeit, auf den hier eingegangen werden soll, ist der fehlende Parasitoidkomplex an *P. poeciloptera*. Parasitoide stellen eine der artenreichsten Insektengruppen dar (Askew 1971, Waage & Greathead 1986), von denen besonders Endoparasitoide eine hohe Wirtsspezifität aufweisen (Godfray 1993; Quicke 1997). Es ist daher nicht verwunderlich, daß auch die meisten Bohrfiegen von Parasitoiden als Wirte genutzt werden (Hoffmeister & Vidal 1994). Die im Stengel verborgene Lebensweise kommt nicht in Frage, das fehlende Parasitoidenspektrum von *P. poeciloptera* zu erklären. Zum einen weist die ebenfalls im Stengel lebende, und durch das Gallgewebe sicher besser geschützte *U. cardui* einen Vielzahl von Parasitoiden auf (Schlumprecht 1990, Zwölfer & Arnold-Rinehart 1993, Freese 1997), zum anderen konnte Freese (1997) bei seinen Untersuchungen an Insektenkomplexen von Pflanzenstengeln für 55 % aller in Stengeln nachgewiesener Insektenarten Parasitoide nachweisen. Meiner Meinung nach kann das fehlende Parasitoidenspektrum jedoch möglicherweise in Beziehung mit einem Wirtswechsel stehen, durch den sich *P. poeciloptera* ihren Parasitoiden entzogen hat ('enemy free space'). Wie das Beispiel der Bohrfliege *Eurosta solidaginis* zeigt, kann selbst ein Wechsel des Fraßorts innerhalb der Wirtspflanze einen 'enemy free space' nach sich ziehen (Stolzfus 1989, Craig et al. 1994). *E. solidaginis*, von der ursprünglich angenommen wurde, daß sie obligat gallbildend ist, kann nachweislich stengelminierend sein und weist in diesem Fall – im Gegensatz zur gallbildenden Lebensweise – so gut wie keine Parasitoide mehr auf.

B. Zwiebelfliege *Delia antiqua*

B.1. Material und Methoden

B.1.1. Biologie, Verbreitung und Schadbilder

Die Zwiebelfliege *Delia antiqua* (Meigen) gehört zur Familie der Blumenfliegen (Diptera: Anthomyiidae). Als Synonyme sind in der Literatur *Anthomyia antiqua* Meig., *A. ceparum* Meig., *Chorotrophia antiqua* (Meig.), *Hylemya antiqua* (Meig.), *Hylemyia antiqua* (Meig.), *H. cepetorum* (Meade), *H. ceparum* (Meig.), *Leptohylemyia antiqua* (Meig.), *Pegomyia cepetorum* (Meade), *P. ceparum* (Meig.), *Phorbia antiqua* (Meig.), *P. ceparum* (Meig.) oder *P. cepetorum* Meade zu finden. Zur Bestimmung der Zwiebelfliege eignen sich die Abhandlungen von Kästner (1929), Brooks (1949), Hennig (1974) und Loosjes (1976), in denen detailliert auf die Morphologie der Fliege und die Abgrenzung zu ähnlichen Arten wie z.B. *D. platura* oder *D. florilega* eingegangen wird. Zur Bestimmung von Eiern und Larven der Zwiebelfliege kann zudem auf die Publikationen von Hartman & Southern (1988) und Dušek (1969) verwiesen werden.

Die Zwiebelfliege ist eine ursprünglich in der paläarktischen Region vorkommende Art, die sich im 19. Jahrhundert über Nordamerika bis nach Japan ausgebreitet hat. Über die Verbreitung von *D. antiqua* geben Ellington (1963), Hennig (1974) und Loosjes (1976) Auskunft. Das Wirtsspektrum von *D. antiqua* erstreckt sich auf nahezu alle kultivierten Zwiebelgewächse (Alliaceae) unserer Breiten, darunter Speisezwiebeln (*Allium cepa* L. var. *cepa*), Schalotte (*Allium cepa* L. var. *ascalonicum* Backer), Winterzwiebel (*Allium fistulosum* L.), Knoblauch (*Allium sativum* L.), Schnittlauch (*Allium schoenoprasum* L.) und Porree (*Allium porrum* L. var. *porrum*).

Die Anzahl der Generationen von *D. antiqua* hängt stark von den klimatischen Gegebenheiten ab. In Europa bildet die Zwiebelfliege zwischen einer und vier Generationen im Jahr aus. Im Norden Norwegens ist die Zwiebelfliege univoltin (Rygg 1960), während in der Türkei und in Teilen Österreichs bis zu vier Generationen pro Jahr beobachtet wurden (Keyder & Atak 1972; Schreier 1953). Unter Laborbedingungen kann *D. antiqua* kontinuierlich ohne Diapause gezüchtet werden.

Der Lebenszyklus von *D. antiqua* ist in Abb. 19 dargestellt und wird im Folgenden kurz erläutert. Zwiebelfliegen überwintern in der Regel in einer Diapause (sensu Tauber & Tauber 1976; Tauber et al. 1986) als Puppe im Boden. Die Diapause wird als prospektive Dormanz (Müller 1992) vor dem Eintritt der zu überdauernden Witterungsbedingungen ausgelöst. Eine Induktion der Diapause erfolgt bei *D. antiqua* nach Keldermann (1972, aus Whitfield 1981) im dritten Larvenstadium und wird durch eine Kombination von Photoperiode und Temperatur ausgelöst (Ramakers 1973). Nach der Induktion einer Diapause wird der Stoffwechsel in einem späteren Entwicklungsstadium extrem stark reduziert. Bei *D. antiqua*, wie bei den meisten cyclorrhaphen

Fliegen (Fraenkl & Hsiao 1968), stellt das phanerocephalische Puppenstadium dieses Überdauerungsstadium dar. Erst nach einer anhaltenden Kälteperiode wird der „Entwicklungsstop“ aufgehoben und die Diapause beendet. Die Zeitspanne, die zum Beenden der Diapause nötig ist, wird in Workman (1958) mit 6 Wochen bei zirka 3 °C und von Nomura (unpublizierte Daten, zitiert in Ishikawa et al. 2000, S. 167) mit 18 Wochen bei Temperaturen zwischen 4 °C und 15 °C angegeben. Mit der Beendigung der Diapause – dieser Zeitpunkt ist in Deutschland für die Zwiebelfliege nach meinen Erfahrungen Mitte Januar erreicht – entwickeln sich die Puppen mit normaler Geschwindigkeit weiter. Nach Theunissen (1976) entspricht das Alter von Puppen nach der Beendigung der Diapause einer normalen Puppenentwicklung im Alter von drei Tagen bzw. 7 % der pupalen Entwicklungsspanne (Ishikawa et al. 2000). Diapausepuppen können prinzipiell in jeder der drei Generationen ausgebildet werden. Hierbei nimmt der Prozentsatz von Diapausepuppen mit fortschreitendem Jahresverlauf zu. Beobachtungen von Perron & LaFrance (1961) in Kanada ergaben Prozentsätze von Diapausepuppen von 0-19, 43-91 und 99-100 % für die erste, zweite bzw. dritte Generation von *D. antiqua*. Ähnliche Prozentsätze wurden bei meinen Zuchten im Freilandinsektarium beobachtet (Kap. B.2.2.5.). Neben der eigentlichen Diapause zur Überwinterung ist für *D. antiqua* eine Aestivation von Puppen bei hohen Sommertemperaturen bekannt (Maki et al. 1959, Park et al. 1990, in Ishikawa et al. 2000; Ishikawa et al. 2000). Die Art der Dormanz – Diapause oder Quieszenz – ist dabei nicht völlig geklärt (Kap. B.3.1.).

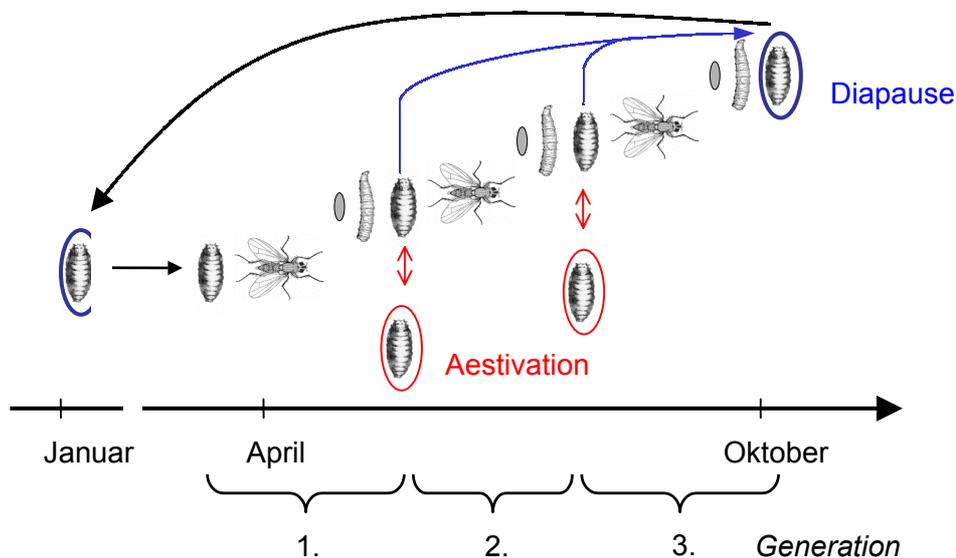


Abb. 19: Lebenszyklus von *Delia antiqua* mit Überdauerungsstadien (mit ovaler Umrandung markiert).

Zwiebelfliegen sind protandrisch, d.h. die Männchen schlüpfen vor den Weibchen einer Population. Die Paarung von *D. antiqua* findet etwa ein bis zwei Wochen nach dem Schlupf statt und ist nach Loosjes (1976) selbst in Massenzuchten selten zu beobachten. Männchen besitzen die

Fähigkeiten, sich innerhalb weniger Stunden mehrfach zu verpaaren (Bol 1972). Ovarien von Zwiebelfliegen weisen kurz nach dem Schlupf noch keine reifen Eier auf. Eine Eiablage kann erst nach Nahrungsaufnahme und nachfolgender Reifung der Eier erfolgen. Die Zeitspanne zwischen Schlupf und der ersten Eiablage wird als Präovipositionsperiode bezeichnet und kann bei ungünstiger Witterung bei *D. antiqua* mehrere Wochen betragen. Der Eiablage der Zwiebelfliege liegt ein gut untersuchtes, komplexes Verhaltensmuster zu Grunde (Kästner 1929; Vernon et al. 1978; Hough et al 1981; Harris 1982; Harris & Miller 1982, 1983, 1988; Havukkalla & Miller 1987; Mowry et al. 1989; Borden & Judd 1991; Spencer et al. 1992). Zwiebelfliegenlarven werden in Gruppen zu 5-20 Stück in den Boden in unmittelbarer Nähe der Wirtspflanze bzw. direkt an der Pflanze abgelegt. Die Eiablage wird unter anderem vom Alter der Weibchen (Spencer et al. 1988), den chemischen Inhaltsstoffen (Harris & Miller 1991) und der Struktur der Pflanze (Harris & Miller 1984; Judd & Borden 1991) sowie von Bodentemperatur und Feuchtigkeit (Keller & Miller 1990) beeinflusst. Zwiebelfliegen besitzen wie alle cyclorraphen Fliegen drei Larvenstadien (Jacobs & Renner 1988). Die Verpuppung der Larven findet außerhalb der Wirtspflanze im Boden statt (Carruthers 1979). Adulte Zwiebelfliegen können unter günstigen Witterungsbedingungen eine Lebensdauer von über vier Monaten erreichen. Perron & LaFrance (1961) ermittelten in Zuchten in großen Freilandkäfigen eine mittlere Lebensdauer von 67 Tagen. Das Aufsuchen von Wirtspflanzen und die Eiablage unterliegen tagesperiodischen Schwankungen mit der größten Aktivität am späten Nachmittag (Perron et al. 1953; Havukkalla & Miller 1987).

Schäden von *D. antiqua* werden durch den Fraß der Larven hervorgerufen und lassen sich am deutlichsten am Absterben von ganzen Pflanzen erkennen. Der Befall mit *D. antiqua* ist zudem in der Regel mit dem Eindringen von Bakterienfäulen in die Pflanze verbunden (Everts et al. 1985). Die Bakterien begünstigen das Wachstum der Larven, stellen aber keine essentielle Voraussetzung für ihre Entwicklung dar (Eymann & Friend 1985). Die Stärke der Schädigung bzw. die Anzahl von zerstörten Pflanzen hängt von der Pflanzenmasse und damit vom Entwicklungszustand der Pflanzen ab. Kurz nach dem Austreiben der Zwiebeln kann eine einzelne Larve bis zu fünf Jungpflanzen zerstören (Kendall 1931, in Workman 1958). Die Zahl der zerstörten Pflanzen nimmt mit zunehmendem Pflanzenalter, besonders aber nach der Ausbildung der eigentlichen Zwiebel ab. Schäden durch *D. antiqua* an Zwiebeln können derzeit durch die Inkrustierung von Saatgut mit Insektiziden zum Großteil vermieden werden. Aus Schnittlauchkulturen in Deutschland werden jedoch vereinzelt massive Schäden durch Zwiebelfliegenbefall berichtet. Bei der Produktion von Bulben zur Topftreiberei besteht zudem die Gefahr, daß durch den Befall von *D. antiqua* die Bulben zu stark ausgedünnt werden und so zur kommerziellen Nutzung nicht mehr geeignet sind.

B.1.2. Insektenzuchten

Für die Zucht von *D. antiqua* diente eine 1989 an der Biologischen Bundesanstalt Braunschweig etablierte Fliegenzucht, die 1997 mit Zwiebelfliegen aus dem Freiland (Raum Bürstadt) aufgefrischt wurde. Adulte Fliegen wurden unter konstanten Bedingungen bei 20 °C (± 1 K) und einem Lichtregime von 16L:8D in Plexiglaskäfigen (Höhe 60 cm, Breite 50 cm, Tiefe 50 cm) gehalten. Neben Wasser wurde den Fliegen ein Gemisch aus Bierhefe, Milchpulver, Sojamehl und Honig sowie in separater Form Pollen als Nahrung angeboten. Zur Eiablage der Fliegen dienten Zwiebelhälften, die mit der Schnittfläche nach unten in eine mit feuchtem Quarzsand gefüllte Plastikschaale (15 x 8 x 5 cm) gedrückt wurden. Die Schalen wurden in regelmäßigen Abständen gewechselt und die sich in den Schalen befindenden Eier ausgeschwemmt. Um eine neue Kolonie anzusetzen, wurden jeweils 300 Eier auf vier Zwiebelhälften transferiert und zusammen mit Sand in einer Kunststoffdose (transparent; 20 x 20 x 8 cm) im Zuchtraum gelagert. Die geschlüpften Larven wurden regelmäßig mit Zwiebeln nachgefüttert, die ohne Insektizide eigens für diesen Zweck angebaut wurden. Alle Puppen, die sich vier Wochen nach der Eiablage gebildet hatten, wurden ausgewaschen und in einen Plexiglaskäfig überführt.

Im Versuchsjahr 1997 wurden Zuchten im Freilandinsektarium durchgeführt, um den Schlupf von *D. antiqua* im Jahresverlauf bei natürlich schwankenden Temperaturen zu beobachten. Die Zuchtmethode entsprach der Zucht im Labor. Zuchtgefäße befanden sich auf 1,2 m hohen Tischen und waren durch das Dach des Insektariums gegen Regen, jedoch nicht gänzlich gegen direkte Sonneneinstrahlung geschützt. Die aus den Zuchtgefäßen ausgewaschenen Puppen wurden mit feuchtem Quarzsand vermischt und verblieben bis Ende November in den Versuchsgefäßen (durchsichtige Plastikdosen: 20 x 20 x 8 cm) auf den Tischen des Insektariums. Zur Überwinterung wurden die Gefäße mit den Puppen in einer Tiefe von 10 cm im Boden des Insektariums vergraben.

B.1.3. Versuche zu Entwicklungsgeschwindigkeiten unter naturnahen und kontrollierten Bedingungen

Entwicklungszeiten von Eiern, Larven und Puppen sowie die Präovipositionsperiode (Zeitraum vom Schlupf bis zur ersten Eiablage der Weibchen) der Zwiebelfliege wurden bei konstanten Temperaturen (± 1 K) sowie einem Lichtregime von 16L:8D in Klimakammern und Klimaschränken ermittelt. Zusätzlich wurde die Dauer der Präovipositionsperiode unter naturnahen Bedingungen (Freilandinsektarium) sowie die Entwicklungsdauer von Diapausepuppen im Freiland (Schlupfkäfige) verfolgt.

Eier

Die für Versuche verwendeten Eier stammten aus Zuchtkolonien. Die Eiablagemöglichkeit der Weibchen wurde auf vier Stunden begrenzt. Die während dieser Zeit abgelegten Eier wurden ausgewaschen und in Gruppen von 30 bis 40 Eiern auf feuchte Filterpapierstücke gepinselt. Pro Versuchsansatz wurden zirka 300 dieser Eier in Petrischalen (Durchmesser 10 cm; Höhe 2 cm) überführt und bei der gewünschten Temperatur zum Schlupf gebracht. Je nach Temperatur wurde der Schlupf der Eier alle 3-24 h mit einer Handlupe kontrolliert und eine ausreichende Feuchte der Filterpapiere sichergestellt.

Larvenstadien

Da eine Unterscheidung der drei Larvenstadien der Zwiebelfliege in der Modellstruktur nicht vorgesehen war, wurde lediglich die gesamte Entwicklungsdauer der Larvalperiode untersucht. Hierzu wurden junge Larven direkt nach dem Schlupf (± 3 h) bei 20 °C auf zirka 3 mm dicke Zwiebelscheiben übertragen, mit Vermiculit vermischt und in Gruppen zu je 50 Larven auf Rechteckdosen (11 x 10 x 5 cm; durchsichtiges PS) verteilt. Die Dosen wurden anschließend in die gewünschte Temperatur überführt. Während des Versuchs wurden die Larven ständig mit frischen Zwiebelscheiben nachgefüttert. Verschlechterte sich die Qualität der Zwiebeln, z.B. durch eingeschleppte Verpilzungen, wurden die Larven aus den Proben ausgewaschen und in neues Nährmedium übergesiedelt. Auf diese Weise wurde sichergestellt, daß das Wachstum der Larven unter den gegebenen Bedingungen weder von der Larvendichte noch von der Nahrungsqualität negativ beeinflusst wurde. Ab dem dritten Larvenstadium fand eine tägliche Kontrolle der Boxen auf Puppen statt. Die Verpuppung wurde als der Zeitpunkt definiert, an dem das Pupparium von der hellen Larvenfarbe zur typischen rotbraunen Farbe wechselte.

Puppenstadien

Die Untersuchung der Entwicklungsdauer der Puppenstadien von *D. antiqua* gestaltete sich schwierig. Der Grund hierfür ist vor allem der Eintritt von Puppen in eine Diapause bei Temperaturen unter 16 °C und einer künstlichen Tageslänge von kleiner als 16 h oder der Eintritt in eine Aestivation bei hohen Temperaturen. Um die nötigen Daten für eine Modellierung der Puppaldauer zu erhalten, wurden sowohl Puppen mit „direkter Entwicklung“ (ohne eine Unterbrechung der Entwicklung durch eine Dormanz) als auch Puppen nach Beendigung der Diapause (sensu Tauber & Tauber 1976) in den Versuchen verwendet.

Um Diapausepuppen für Laborversuche zu erzeugen, wurden Zuchtkolonien im dritten Larvenstadium aus dem Zuchtraum (20 °C) in einen lichtlosen Raum mit einer Temperatur von 10 °C überführt. Nach der Verpuppung wurden die Kolonien ausgewaschen und für weitere drei Monate bei 3 °C in einem Kühlschrank gelagert, um die Diapause abzuschließen. Die Puppen

wurden anschließend unter definierten Bedingungen zum Schlupf gebracht. Der Schlupf von Diapausepuppen im Freiland wurde mit Hilfe von Schlupfkäfigen beobachtet. Das hierzu verwendete Tiermaterial bestand aus Diapausepuppen von Zuchten aus dem Freilandinsektarium sowie aus Puppen, die bei Endbonituren der Versuchsflächen gesammelt werden konnten. Die Überwinterung von Puppen, die in Schlupfkäfigversuchen verwendet wurden, fand im Boden des Freilandinsektariums in einer Tiefe von 10 cm statt. Als Schlupfkäfige fanden runde Schraubdosen (PP-Kunststoff; Höhe 8 cm; Durchmesser 11 cm) Verwendung, wobei annähernd die gesamte Deckel- und Bodenfläche der Dosen entfernt und durch Siebgewebe (0,5 mm Maschenweite) ersetzt wurde. Auf diese Weise konnte ein optimaler Wärme- und Feuchtigkeitsaustausch zwischen Dosen und Boden gewährleistet werden. Die Schlupfkäfige wurden in allen Versuchsjahren am 1. März mit Puppen befüllt und im Freiland vergraben. Die in den Schlupfkäfigen eingegrabenen Puppen befanden sich 7 cm unter der Erdoberfläche. Eine Kontrolle der Käfige fand 1998 alle drei Tage und 1999 täglich statt.

Präovipositionsperiode

Der Einfluß der Temperatur auf die Präovipositionsperiode wurde sowohl unter konstanten Temperaturen im Labor als auch unter Wechseltemperaturen im Freiland untersucht. Neben der Datenaufnahme zur Modellierung wurde damit gleichzeitig exemplarisch die Annahme überprüft, daß für *D. antiqua* Versuchsergebnisse, die unter konstanten Temperaturbedingungen aufgenommen wurden, auf Bedingungen im Freiland mit Wechseltemperaturen übertragen werden können. Eine derartige Übertragbarkeit wird zwar in den meisten Fällen angenommen, jedoch selten experimentell überprüft.

Als Versuchsmaterial wurden in allen Fällen einen Tag alte Weibchen (± 12 h) aus Zuchtkolonien verwendet. Pro Versuchsansatz wurden jeweils acht Männchen und Weibchen in einen kleinen Holzkäfig (Höhe 30 cm; Breite 15 cm; Tiefe 15 cm) in die gewünschte Temperatur bzw. in das Freilandinsektarium überführt. Die Temperaturen im Insektarium wurden in Zeitintervallen von 15 min mit einem Datenlogger (Tinytag; Gemini Data Loggers UK Ltd.) protokolliert. Neben einer Tränke und Nahrung wurde den Fliegen vom ersten Tag an eine Eiablagemöglichkeit (siehe Zuchten) angeboten. Diese wurde täglich gewechselt und auf Eier untersucht. Die einzelnen Versuchsansätze wurden 5 Tage nach der ersten Eiablage beendet.

B.1.4. Versuchsflächen

Bei der Auswahl von geeigneten Untersuchungsflächen bestand die Hauptschwierigkeit darin, Flächen mit einem ausreichend starken Befall zu finden. Aus diesem Grund liegen alle Untersuchungsflächen in Gebieten, in denen Schnittlauch seit mehreren Jahrzehnten in größerem Maßstab regelmäßig angebaut wird. Obwohl Schäden durch *D. antiqua* auch bei anderen Zwiebel-

gewachsen auftreten können, standen z.B. Zwiebel- oder Porreeflächen mit ausreichend starkem Befall nicht zur Verfügung (vgl. Kap. B.1.1.).

Daten über den Flugverlauf und die Verteilung von Puppen von *D. antiqua* wurden in den Jahren 1997-1999 mit Fallen in kommerziell genutzten Schnittlauchfeldern in Papenburg (Niedersachsen), Bürstadt (Hessen) und Mainz (Rheinland-Pfalz) aufgenommen. Bei allen Versuchsfeldern handelte es sich um Pflanzungen des Vorjahres. Mit den Versuchsfeldern in Papenburg und Bürstadt wurden Flächen in den beiden größten deutschen Schnittlauchanbaugebieten ausgewählt. Die Flächen in diesen Gebieten zeichnen sich durch große Schläge (mehrere ha) aus. Im Gegensatz hierzu sind die Schnittlauchflächen in der Umgebung von Mainz kleiner (meist unter 1 ha) und in andere Gemüsekulturen eingebunden.

B.1.5. Verwendete Fallen

Sowohl Wasserfallen als auch Klebetafeln sind zum Fang von *D. antiqua* beschrieben worden (Vernon et al. 1983; Finch & Collier 1989; Broatch & Vernon 1997). Ein direkter Vergleich der beiden Fallentypen wurde zwar für *Delia*-Arten in Kanada bereits durchgeführt (Broatch & Vernon 1997), ließ jedoch *D. antiqua* unberücksichtigt. In Deutschland liegen keine ausreichenden Erfahrungen zum Fang von Zwiebelfliegen sowie zum Einfluß der Fallenfarbe auf die Fangergebnisse vor. Aufgrund der großen Bedeutung von Fallenfängen, einerseits für die Validierung des Simulationsmodells, andererseits für die Pflanzenschutzpraxis (Kap. 1.1., 1.3), wurde im Rahmen dieser Arbeit deshalb die Eignung von Wasserfallen und Klebetafeln sowie separat der Einfluß der Fallenfarbe auf die Fangergebnisse untersucht. Hierbei standen die Fängigkeit (ausschlaggebend für die Nachweisschwelle) und die Präzision (ausschlaggebend für die Abbildungsgüte des Flugverlaufs) der Fallen im Vordergrund. Da es sich bei *D. antiqua* um eine schwer zu bestimmende Art handelt, wurde bei der Eignung der Fallentypen zudem der Aufwand zur Bestimmung des Tiermaterials aus den Fallen berücksichtigt. Im Folgenden werden die beiden verwendeten Fallentypen vorgestellt.

Wasserfallen: Wasserfallen konservieren, im Gegensatz zu Klebefallen, gefangenes Tiermaterial unbeschädigt. Da die Identifikation von Zwiebelfliegen schwierig ist und nur anhand von Feinstrukturen, wie der Anordnung von Thorakalborsten oder anhand von Genitalpräparaten, erfolgen kann, wurden Wasserfallen vornehmlich für die Beobachtung des Flugverlaufs von *D. antiqua* verwendet. Um Beifänge in den Wasserfallen möglichst gering zu halten, wurde als Farbton für die Fallen ein helles Blau (RAL 5012 Lichtblau; Brillux Impedur Hochglanzlack) gewählt. Blau stellt eine bevorzugte Farbe für *D. antiqua* dar (Vernon 1985). Der zuerst verwendete Fallentyp (1997; runde Plastikschalen; 20 cm Durchmesser; 10 cm Höhe; 314 cm² Grundfläche) wurde nach Problemen mit der Haltbarkeit der Farbe auf den Fallen durch blau gestrichene Metall Dosen (19 cm Durchmesser; 6,5 cm Höhe; 283,5 cm² Grundfläche; Abb. 20) ersetzt. Diese Fallen wurden 1998 und 1999 verwendet. Um ein Ausschwemmen der Fliegen bei

starkem Regen zu verhindern, wurden in die Oberränder der Dosen feine Abflußöffnungen eingearbeitet. Alle Wasserfallen wurden mit einem Gitter abgedeckt, um die Fänge vor Vögeln zu schützen und um den Fang von großen Insekten wie z.B. Tagfaltern zu vermeiden.



Abb. 20: Wasserfalle zum Fang von *D. antiqua*.

Klebetafeln: Als Klebetafeln wurden blaue Plexiglastafeln („Temmen Colortrap®“ Temmen GmbH; 17 x 21 cm; 357 cm² Grundfläche) verwendet. Der Hersteller sieht bei der Verwendung der Fallen einen durchsichtigen Folienüberzug vor, auf den der Leim aufgetragen wird. Da keine Angaben darüber vorlagen, ob der Folienüberzug die Attraktivität der Fallen beeinflusst, wurden Klebetafeln ohne Folienüberzug (Typ A) und mit Folienüberzug (Typ B) untersucht. Unterschiede zwischen den beiden Klebefallentypen sind nicht unwahrscheinlich, da die Reflektivität nach Vernon & Bartels (1985) eine Rolle für die Attraktivität von Fallen für *D. antiqua* spielt.

Daten für die Populationsdynamik von *D. antiqua* wurden im Jahr 1999 teilweise mit Klebetafeln ohne Folienüberzug erhoben. Fallenfänge ohne weitere Angaben beziehen sich auf Klebetafeln ohne Folienüberzug (Typ A).

Farbversuche: Die Attraktivität verschiedener Fallenfarben zum Fang von *D. antiqua* wird von verschiedenen Autoren unterschiedlich beurteilt (Vernon & Bartels 1985; Vernon 1986; Ishikawa et al. 1985). Aus diesem Grund wurden die drei Farben Weiß, Gelb und Blau (Weiß RAL 0095, Raps gelb RAL 1021; Lichtblau RAL 5012; Brillux Impedur Hochglanzlack) in Feldversuchen im Jahr 1998 einem direkten Vergleich mittels verschiedenfarbiger Wasserfallen unterzogen. Die drei ausgewählten Farben wurden alle in der Literatur als attraktiv für Zwiebelfliegen beschrieben (Vernon & Borden 1983; Ishikawa et al. 1985; Vernon & Bartels 1985).

B.1.6. Aufstellung und Kontrolle von Fallen

Die Aufstellung der Fallen erfolgte waagrecht in 10 cm Höhe über der Vegetationsoberkante. Um die Fallenhöhe der wachsenden Vegetation anzupassen, wurde die Fallenhöhe sukzessive mittels eines Gestänges an die jeweilige Vegetationshöhe angeglichen. Klebefallen wurden

leicht (2-3°) aus der Horizontalen gekippt, um den schnellen Abfluß von Wasser zu ermöglichen. Eine Kontrolle der Fallen erfolgte an zwei Terminen in der Woche in Intervallen zwischen drei und vier Tagen. Die Kontrolle der Fallen wurde von Pflanzenschutzberatern oder Personen ähnlicher Qualifikation der entsprechenden Pflanzenschutzstellen nach ausführlicher Einweisung durchgeführt, so daß die Kontrollen so weit wie möglich standardisiert erfolgten. In Wasserfallen gefangene Insekten wurden auf dem Feld grob vorsortiert und anschließend für die Bestimmung im Labor in 70%igen Alkohol überführt. Am Ende jeder Kontrolle wurden die Fallen gesäubert, mit klarem Wasser befüllt und das Wasser mit einem Tropfen Spülmittel zur Herabsetzung der Oberflächenspannung versehen.

Im Gegensatz zu den Wasserfallen wurde die Anzahl von Zwiebelfliegen auf Klebefallen im Feld direkt, ohne Binokular, bestimmt. Die Qualität dieser Bestimmung wurde durch eine Stichprobe von 20 Fliegen, die später im Labor bestimmt wurden, überprüft. Klebetafeln wurden nach einer Kontrolle von Leim und Insektenresten gereinigt und mit einer neuen Leimschicht (Temmen Insektenleim; Temmen GmbH) versehen. Bei Fallen mit Folienüberzug wurde die Folie bei jedem Kontrolltermin gewechselt.

Zwiebelfliegen halten sich nur zu gewissen Zeiten an ihren eigentlichen Wirtspflanzen auf (Elington 1963; Finch et al. 1986, Watari & Arai 1997). Wie auch bei anderen *Delia*-Arten sind deshalb die meisten Fänge von Fliegen durch den Zuflug innerhalb der ersten Meter vom Feldrand zu erwarten (Finch & Skinner 1982; Vernon et al. 1989). Aus diesem Grund wurden pro Versuchsfläche vier Fallen nahe der Feldecken mit 10 m Abstand zum Feldrand plziert.

Vergleich von Klebe- und Wasserfallen:

Wasserfallen (284 cm²) und Klebefallen der Typen A und B (357 cm²) wurden hinsichtlich ihrer Fängigkeit und Präzision miteinander verglichen. Die entsprechenden Versuche wurden auf den Versuchsflächen zur Ermittlung der Flugaktivität in Bürstadt durchgeführt (Bü-1-98, Bü-2-98) und erstreckten sich über die gesamte Vegetationsperiode des Jahres 1998. In der Versuchsfläche Bü-1-98 wurden zwei Klebetafeln vom Typ A in 10 m Entfernung zu zwei Wasserfallen aufgestellt. Dies entspricht einer „No-choice“-Situation (keine Wahlmöglichkeit), da bei Abständen zwischen Fallen von über vier Metern die Fallen als unabhängig voneinander gelten können (Finch & Skinner 1982). Auf der Versuchsfläche Bü-2-98 wurden neben Wasserfallen beide Klebefallentypen (Typ A und B) in den Versuchsaufbau einbezogen. Hierbei wurden zwei Gruppen mit jeweils einer Wasserfalle, einer Klebetafel vom Typ A und einer Klebetafel vom Typ B gebildet. Um Unterschiede in den absoluten Fangzahlen zwischen den beiden Fallengruppen so klein wie möglich zu halten, erfolgte die Aufstellung der beiden Gruppen im gleichen Beet mit einem Abstand von 15 m voneinander. Beide Gruppen unterschieden sich durch die Abstände der beiden Klebetafeln voneinander. Während die zwei Klebetafeln der einen Gruppe in 10 m Abstand zueinander aufgestellt wurden und somit als unabhängig voneinander gelten können

(„No-choice“-Situation), wurden die Klebetafeln der zweiten Gruppe mit einem Abstand von 10 cm zueinander aufgestellt, so daß eine Wahlsituation gegeben war. Um den Einfluß der Fallenposition über die Vegetationsperiode auszuschließen, wurde die Reihenfolge innerhalb der Fallenpaare nach jedem Kontrolltermin neu randomisiert.

B.1.7. Befallsverteilung und -stärke

Schnittlauch wird in so genannten Ballen gepflanzt. Die einzelnen Ballen bestehen in der Regel aus 30-60 Einzelpflanzen, die während der Vegetationsperiode miteinander verwachsen. Schnittlauch bildet ein dichtes Wurzelgeflecht und bis zu 50 cm hohes Laub. Schäden durch Zwiebelfliegenlarven an Ballen lassen sich bei geringem Befall nicht durch einfache Befallskontrollen an oberirdischen Pflanzenteilen feststellen. Aus diesem Grund wurden Informationen über die Stärke und die Verteilung von Zwiebelfliegenbefall anhand der Puppen aus Wurzelproben gewonnen. Hierzu wurden Bodenproben aus Schnittlauchflächen, auf denen zuvor der Flugverlauf von *D. antiqua* untersucht worden war, am Ende der Vegetationsperioden 1997 und 1998 entnommen und die Puppen aus diesen Proben ausgewaschen. Da keine Vorinformationen über die Verteilung und den Schaden von Zwiebelfliegen in Schnittlauch zur Verfügung standen, wurden Bodenproben (15 cm Kantenlänge) in regelmäßigen Abständen (Krebs 1999) aus der gesamten Versuchsfläche ausgestochen. Die Koordinaten der einzelnen Proben wurden notiert und die Proben einzeln im Labor ausgewaschen. Jede Probe enthielt typischerweise die Wurzelmasse eines Schnittlauchballens mit zirka 20-30 Pflanzen. Die Abstände zwischen den einzelnen Probepunkten wurden so gewählt, daß pro Feld je nach Feldgröße zwischen 150 und 300 Einzelproben gezogen wurden.

Das Auswaschen von Puppen aus den Erdproben erfolgte im Labor in mehreren Schritten. In einem ersten Schritt wurden die Proben einzeln eingeweicht, die Erde von der Wurzelmasse des Ballens abgespült und in einem Eimer (Volumen 10 l) aufgefangen. Erdklumpen wurden dabei im Wasser aufgebrochen und der Eimer anschließend mit Wasser aufgefüllt. Um die Puppenextraktion aus dem Boden zu standardisieren, wurde das Gemisch aus Wasser und Boden im Eimer in mehreren Gängen (min. drei) so lange aufgerührt, bis keine neuen Puppen mehr an der Oberfläche erschienen. Die rotbraunen, relativ auffälligen Puppen konnten direkt von der Wasseroberfläche abgesammelt oder durch ein Sieb mit einer maximalen Maschenweite von 1,3 mm abgesehen werden. Die Verwendung eines Siebs erwies sich jedoch nur bei Böden ohne hohen organischen Grobanteil als vorteilhaft, da dieser das Auffinden der Puppen im Sieb erschwert.

B.1.8. Modellierung

Das Simulationsmodell für *D. antiqua* wurde als Modul des Programmpakets SWAT 3.5 in der Programmiersprache C++ geschrieben. Die Erstellung des Programmcodes erfolgte mittels des Borland C++ 4.52 Compilers (Borland International 1995). Die Anpassung der Entwicklungs-

funktionen erfolgte mittels der Programme Sigmaplot 4.0 (SPSS Inc. 1997) sowie SPSS 8.0 (SPSS Inc. 1998).

B.1.9. Statistische Auswertung

Soweit nicht anders angegeben, erfolgte die statistische Auswertung mit dem Programmpaket SPSS 8.0 (SPSS Inc. 1998). Die Auswertung des Datenmaterials orientiert sich an den Methoden in Krebs (1999), Sokal & Rohlf (1995) sowie in Scheiner & Gurevitch (1993). Fehlerbalken und Vertrauensbereiche basieren, wenn nicht anders angegeben, auf den Standardfehlern der arithmetische Mittelwerte. Versuchspläne wurden mit der Prozedur PROC PLAN des Programmpakets SAS 6.12 (SAS Institute Inc. 1996) randomisiert.

Zur Auswertung der räumlichen Verteilung von Puppen wurde unter anderem eine Methode zur Analyse von Distanzmaßen von zweidimensionalen Daten (SADIE: Spatial Analysis by Distance Indices) verwendet (Perry & Hewitt 1991; Perry 1995, 1998; Perry et al. 1996, 1999). Diese Methode berücksichtigt, im Gegensatz zu den rein auf der Varianz und dem Mittelwert einer Probe basierenden Aggregationsindizes (Krebs 1999), die räumliche Anordnung der Datenpunkte. Eine Auswertung mittels SADIE erfolgte mit dem Programm RBRELV14.EXE (© J.N. Perry; IACR Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts. AL5 2JQ, UK), das freundlicherweise von Prof. J. Perry zur Verfügung gestellt wurde.

Folgende Abkürzungen für statistische Kennwerte finden in Tabellen und Abbildungen Verwendung: \bar{x} : arithmetisches Mittel; SE: Standardfehler von \bar{x} ; Var: Varianz; MIN: Minimum; MAX: Maximum. Wenn nicht anders angegeben, kennzeichnen unterschiedliche Buchstaben statistisch signifikant unterschiedliche Gruppen.

B.2. Ergebnisse

B.2.1. Temperaturabhängige Entwicklung

Die Entwicklungszeiten von Eiern, Larven und Puppen sind in den Tabellen 35 und 36 aufgelistet und in Abbildung 26 (Kap. B.2.2.3.) dargestellt. Bei der Puppenentwicklung (Tab. 36) wurde zwischen Entwicklungszeiten nach Beendigung der Diapause und Entwicklungszeiten von Puppen ohne Diapause („Sommerpuppen“), unterschieden (vgl. Kap. B.1.3.).

Tab. 35: Entwicklungsdauer von *D.-antiqua*-Eiern und Larven (L1-L3) bei konstanter Temperatur (Labor).

Temp. [°C]	Eier			Larven		
	N	\bar{x} [d]	SE [d]	N	\bar{x} [d]	SE [d]
10	342	9,20	0,02	-	-	-
13	323	7,66	0,05	67	30,26	0,24
16	309	4,59	0,01	480	23,75	0,07
18	374	4,23	0,01	412	16,85	0,05
20	428	3,12	0,01	68	14,56	0,07
25	312	2,43	0,03	82	9,74	0,08
30	308	1,88	0,01	55	11,53	0,15
35	208	2,59	0,03	-	-	-

Tab. 36: Entwicklungsdauer [d] von *D.-antiqua*-Puppen bei konstanter Temperatur (Labor).

Temperatur [°C]	ohne Diapause			nach Diapause						
	18	20	25	10,0	13,0	17,3	18,2	19,6	23,9	27,8
♀ + ♂										
N	87	344	77	18	139	217	210	237	204	194
\bar{x}	19,0	17,8	12,0	55,9	34,7	22,7	21,1	18,8	15,1	11,5
SE	0,10	0,09	0,13	1,13	0,23	0,13	0,09	0,08	0,06	0,10
♀										
N	35	193	41	9	62	94	98	110	103	93
\bar{x}	19,6	18,3	12,1	57,1	35,9	23,5	21,5	19,2	15,5	11,7
SE	0,15	0,12	0,08	1,73	0,34	0,21	0,12	0,11	0,08	0,16
♂										
N	52	151	36	9	77	123	112	127	101	101
\bar{x}	18,6	17,0	11,9	54,8	33,8	22,2	20,7	18,4	14,8	11,4
SE	0,09	0,13	0,25	1,45	0,26	0,14	0,13	0,10	0,08	0,14
T-Test (♀/♂)										
T	5,652	7,352	0,820	1,034	4,811	5,437	4,149	5,702	6,255	1,154
P	< 0,001	< 0,001	0,415	0,316	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,250

Wie aus Tabelle 36 ersichtlich, ließen sich bei den meisten Temperaturen signifikant kürzere pupale Entwicklungszeiten von Männchen beobachten. Geschlechtspezifische Unterschiede der Entwicklungszeiten ließen sich bei der niedrigsten Temperatur (10 °C) sowie bei den beiden höchsten Temperaturen 25 °C und 27,8°C nicht nachweisen.

Die Präovipositionsperiode von *D. antiqua* unter konstanten Temperaturbedingungen (Labor) und unter dem Einfluß von Wechseltemperaturen (Freilandinsektarium; Versuchszeitraum 26. Mai bis 23. September 1998; vgl. Anhang Tab. A-6) ist in Abbildung 21 sowie in den Tabellen A-6 und A-7 (Anhang) dargestellt. Die Daten zeigen eine deutliche Temperaturabhängigkeit der Präovipositionsperiode von der mittleren Umgebungstemperatur (Regressionsmodell: Präovipositionsperiode = $5,3277 + 106,242 \cdot \text{EXP}[-0,1895 \cdot \text{Temperatur}]$; N=27; DF=2; R²=0,864; P<0,001). Da sowohl die Präovipositionsperiode unter konstanten als auch unter Wechseltemperaturen sich gut in das selbe Regressionsmodell einpassen, erscheint eine Beeinflussung der Dauer der Präovipositionsperiode durch die im Freiland auftretenden Temperaturschwankungen unwahrscheinlich.

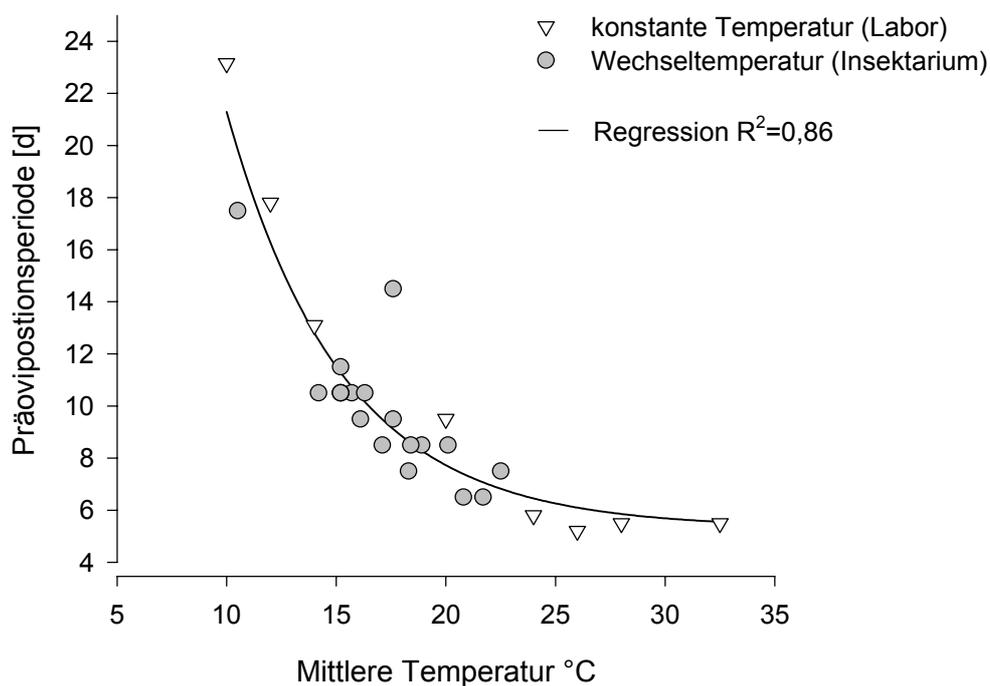


Abb. 21: Präovipositionsperiode von *D. antiqua* unter konstanter Temperatur und unter Wechseltemperatur (Freilandinsektarium). Temperaturwerte für Daten aus dem Freilandinsektarium stellen Tagesmittelwerte dar. Regressionsmodell siehe Text.

B.2.2 Populationsdynamik

B.2.2.1. Fang von *Imagines*

Vergleich von Wasserfallen und Klebetafeln

Grundsätzlich unterscheiden sich Wasser- und Klebefallen in ihrer Art, Tiermaterial für die Bestimmung zu konservieren. Während Fliegen aus Wasserfallen anhand ihrer Färbung vorsortiert werden können, geht die ursprüngliche Färbung von Fliegen aus Klebefallen als Bestimmungsmerkmal verloren. Zudem sind verklebte Weibchen von *D. antiqua* schwer oder nicht zu bestimmen, da wichtige Bestimmungsmerkmale wie z. B. die Anordnung der Thorakalborsten schlecht zu erkennen sind. Auch das Ausklappen des männlichen Genitals, das einfachste und sicherste Bestimmungsmerkmal von *D. antiqua*, läßt sich bei nicht-verklebten Fliegen leichter bewältigen. Aus diesen Gründen ist die Bestimmung von Fliegen aus Klebefallen mit größeren Fehlern behaftet und erfordert einen höheren Zeitaufwand als eine entsprechende Bestimmung von Fliegen aus Wasserfallen.

Ein Vergleich der Fängigkeit der einzelnen Fallentypen kann entweder über die Summe der gefangenen Fliegen, über den ganzen Versuchszeitraum oder über die relativen Fangergebnisse pro Kontrolltermin erfolgen. Eine Variananalyse (ANOVA) ist aufgrund des Versuchsaufbaus und der unterschiedlichen, teilweise sehr kleinen Fangzahlen an einzelnen Boniturterminen nur bedingt für die Analyse der Fragestellung geeignet und wurde daher im Folgenden bewußt nicht verwendet.

Flugverläufe von *D. antiqua*, die auf Wasser- oder Klebefallen beruhen, wiesen in ihrem Verlauf generell nur geringe Unterschiede auf (Abb. 22). Bei der Verwendung von Klebetafeln können Fehlbestimmungen jedoch zu ernsthaften Fehlinterpretationen der Fallenfänge führen. Dies kann am Beispiel der Versuchsfläche Bü-I-98 im Zeitraum zwischen Mitte September und Anfang Oktober verdeutlicht werden. In diesem Zeitraum wurde fälschlicherweise eine andere Dipterenart als *D. antiqua* identifiziert und der Flugverlauf von Zwiebelfliegen stark überschätzt (Abb. 22). Erst durch die Nachbestimmung der auf dem Feld genommenen Stichprobe wurde diese Fehlidentifikation deutlich. Von den 230 Stichproben, die von Klebetafeln genommen wurden, traten Fehlbestimmungen von *D. antiqua* auf dem Feld in 48 Fällen (21 %) auf. Der Prozentsatz der falsch bestimmten Fliegen überschritt in 29 Fällen (13 % der Gesamtprobenzahl) 10 % und in 17 Fällen (7 % der Gesamtprobenzahl) 25 % der nachbestimmten Stichproben.

Wasserfallen konnten im Vergleich zu Klebefallen lediglich zwischen 14-32 % der Fangzahlen der Klebefallen erreichen (Tab. 37). Klebetafeln erwiesen sich somit als die effektivere Fallenart. Die relativen Fangergebnisse zwischen den drei Fallenpaaren (Tab. 37) waren jedoch nicht homogen (G-Test; N= 4976; DF=2; G=12,639; P=0,002).

Tab. 37: Summe gefangener *D. antiqua* pro Falle mit unterschiedlichen Fallentypen; W=Wasserfalle; K=Klebetafel ohne Folienüberzug (Typ A); Bü-1, Bü-2: Versuchsflächen 1998 Bürstadt 1 und 2.

	Bü-1		Bü-2	Summe
	Fallenpaar 1	Fallenpaar 2	Fallenpaar 1	
N_W	209	270	329	808
N_K	745	870	2100	3715
N_W / N_K	28,1 %	31,0 %	13,5 %	21,7 %

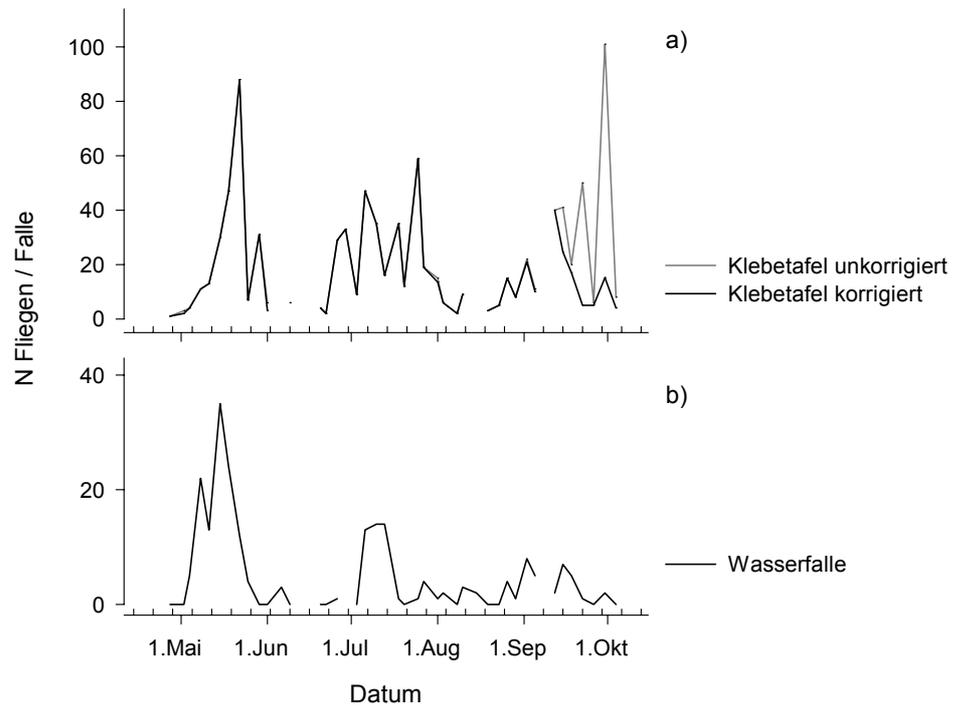


Abb. 22: Vergleich von Wasserfallen und Klebetafeln ohne Folienüberzug zum Fang von *D. antiqua* 1998. Klebefallen unkorrigiert = Bestimmung der Fliegen auf dem Feld. Klebefalle korrigiert = Anzahl tatsächlicher *D. antiqua* nach Bestimmung einer Stichprobe im Labor. Versuchsfläche Bü-I-98.

Tab. 38: Vergleich von Klebefallen mit Wasserfallen anhand einzelner Boniturtermine. K=Klebefall; Typ A=KF ohne Folienüberzug; Typ B=mit Folienüberzug; W=Wasserfalle; Kriterium für unterschiedliche Fangen: 20 % bei einer Minstdifferenz von 5 Fliegen; Boniturtermine ohne Fliegenfänge blieben unberücksichtigt.

Klebefallen-Typ	Standort BÜ II			
	no-choice		choice	
	A	B	A	B
N _{Kontrollen}	36	36	39	39
K "besser" W	86 %	64 %	92 %	59 %
K "gleich" W	6 %	22 %	8 %	36 %
K "schlechter" W	8 %	14 %	0 %	5 %
K Typ	Standort BÜ I		Alle Standorte	
	A _{Falle 1}	A _{Falle 2}	A	
N _{Kontrollen}	40	40	155	
K "besser" W	60 %	26 %	75 %	
K "gleich" W	37 %	13 %	21 %	
K "schlechter" W	3 %	1 %	4 %	

Auch bei einem direktem Vergleich von Fangergebnissen pro Kontrolltermin schnitten Wasserfallen im Vergleich zu Klebefallen des Typs A schlechter ab. Für den Vergleich wurden Fangergebnisse als schlechter bzw. als besser eingestuft, wenn die Anzahl gefangener Fliegen an Klebefallen diejenige in Wasserfallen um 20 % über- bzw. unterschritten. Als absolute Minstdifferenz für einen Unterschied wurden fünf Fliegen festgesetzt. Boniturtermine ohne Fangen blieben unberücksichtigt. Klebefallen vom Typ A lieferten an den einzelnen Kontrollterminen im Mittel in 75 % aller Fälle bessere, in 21 % etwa gleich gute und nur in 4 % aller Fälle schlechtere Ergebnisse als Wasserfallen (Tab. 38).

Folienüberzüge über Klebefallen beeinflussten die Fangeneigenschaften der Fallen negativ. Sowohl in der vorgegebenen Wahl- („choice“= Abhängigkeit der Fallen voneinander) als auch Nichtwahlsituation („no choice“) konnte eine Verringerung der Attraktivität um 57,0 % in der Wahlsituation und um 62,8 % in der Nichtwahlsituation festgestellt werden (Tab. 39). Die Unterschiede in der Attraktivitätsverminderung zwischen Wahl- und Nichtwahlversuch sind statistisch signifikant (G-Test; N= 5242; DF=1; G=5,539; P=0,019). Ein ähnlicher Effekt des Folienüberzugs auf die Fangeneigenschaften von Klebefallen ist bei einem Vergleich der Fangergebnisse einzelner Kontrolltermine erkennbar (Tab. 38). Abb. 23 zeigt zusammenfassend die deutlichen Attraktivitätsunterschiede zwischen den verwendeten Fallentypen.

Tab. 39: Summe gefangener *D. antiqua* pro Falle. Vergleich von Klebetafeln ohne Folienüberzug (Typ A) und mit Folienüberzug (Typ B) in Wahl- und Nichtwahl-situationen (Fallen unabhängig); Versuchsfläche Bürstadt 2, 1998.

Versuchsanordnung	Klebefallentyp		B / A
	A	B	
1) Wahlsituation	1650	710	43,0 %
2) Fallen unabhängig	2100	782	37,2 %

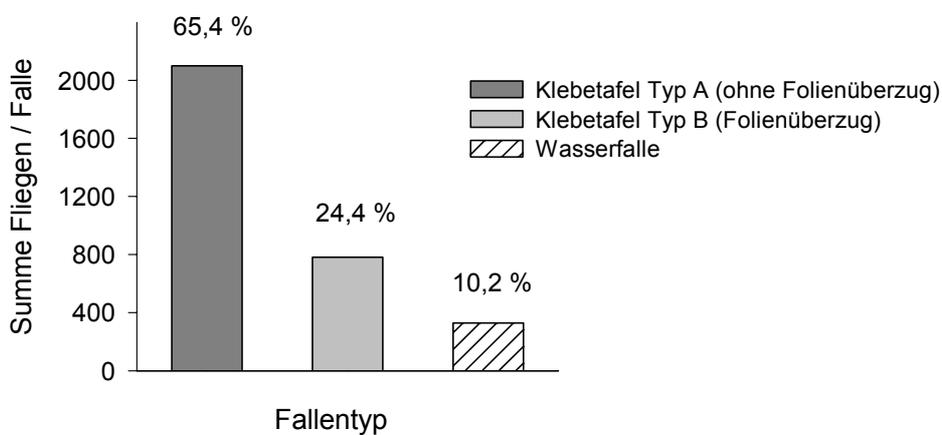


Abb. 23: Vergleich von Wasserfallen, Klebefallen Typ A und Klebefallen Typ B. Versuchsfläche Bürstadt 1998 (Bü-2-98). Aufstellung der Fallen unabhängig voneinander.

Einfluß der Fallenfarbe auf die Fangergebnisse

Die mittleren Fangzahlen pro Falle und Boniturtermin wurden von der Fallenfarbe für beide Geschlechter signifikant beeinflusst (Tab. 40). Weiße und blaue Fallen erwiesen sich in den Versuchen als deutlich attraktiver für beide Geschlechter von *D. antiqua* als gelbe Fallen (SCHEFFÉ-Test, $\alpha = 0,05$) (Abb. 24). Ein Einfluß der Fallenposition konnte nicht festgestellt werden.

Tab. 40: Einfluß der Fallenfarbe und der Fallenposition innerhalb der Fallengruppe auf die Attraktivität von Wasserfallen für *D. antiqua* (ANOVA); Gesamtstichprobe N=5101 Fliegen, 17 Boniturtermine.

Quelle	N	DF	♂ + ♀		♂		♀	
			F	P	F	P	F	P
Modell*	23	8	6,117	0,000	6,673	0,000	2,654	0,015
Farbe	23	2	21,685	0,000	22,524	0,000	9,953	0,000
Fallenposition	23	2	1,709	0,190	2,271	0,112	0,445	0,643
Farbe * Fallenposition	23	4	0,337	0,852	0,760	0,555	0,128	0,972

* korrigiert ohne ‚intercept‘

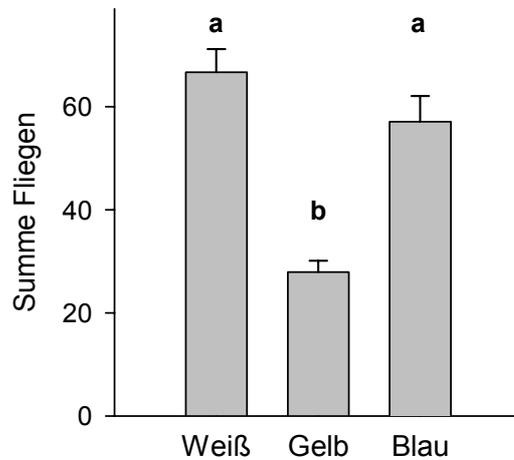


Abb. 24: Mittelwerte pro Kontrolltermin gefangener *D. antiqua* (beide Geschlechter) in Wasserfällen verschiedener Farbe. Gleiche Buchstaben kennzeichnen homogene Untergruppen (SCHEFFÉ-Prozedur, $\alpha=0,05$).

B.2.2.2. Flugverläufe

Anhand der Fallenfänge ist erkennbar, daß *D. antiqua* in Schnittlauchkulturen normalerweise drei Generationen in Deutschland ausbildet (Abb. 29-31). Die Abgrenzung der einzelnen Generationen ist allerdings schwierig und aufgrund der geringen Fangzahlen 1997 am schlechtesten zu erkennen. Die relativ geringen Fangzahlen im Versuchsjahr 1997 konnten durch Verbesserungen der Fallenkonstruktion und eine geeignetere Auswahl von Versuchsflächen in den Folgejahren vermieden werden. Überlappungen der Generationen lassen sich wie erwartet am stärksten zwischen den Generationen 2 und 3 beobachten. Auch eine vierte Generation von *D. antiqua* kann anhand der Fallenfänge nicht ausgeschlossen werden.

Die Höhe der Flugaktivität schwankt zwischen den einzelnen Generationen eines Versuchsfeldes und läßt keine eindeutige Tendenz zu einem An- oder Abstieg im Jahresverlauf erkennen. Dies kann gut an der Flugaktivität der dritten Generation von *D. antiqua* auf der Versuchsfläche Papenburg demonstriert werden. Hier trat im Versuchsjahr 1997 die höchste Flugaktivität während der dritten Generation auf. Im Folgejahr 1998 wurde die Ausbildung einer dritten Generation hingegen durch das relativ späte Auftreten der zweiten Generation nahezu unterbunden.

B.2.2.3. Schlupfkäfige

In den Jahren 1998 und 1999 wurden Schlupfkäfige mit Diapausepuppen von *D. antiqua* in Braunschweig, Bürstadt, Freiburg, Mainz und Papenburg aufgestellt. Der erste Flug von Zwiebelfliegen auf dem Feld konnte, mit Ausnahme der Versuchsfläche Papenburg im Jahr 1998,

zwischen dem zweiten und achten Tag nach dem ersten Schlupf von Fliegen in den Schlupfkäfigen beobachtet werden. Auf der Versuchsfläche Papenburg wurde der erste Schlupf 1998 in Schlupfkäfigen 25 Tage vor dem ersten Fang von Zwiebelfliegen auf dem Feld festgestellt (Tab. 41).

Tab. 41: Erstes Auftreten *D. antiqua* in Fallen in Schlupfkäfigen und Fallen. BÜ = Bürstadt; MZ = Mainz; PAP = Papenburg; SK=Schlupfkäfig.

Ort	BÜ		MZ		PAP	
	1998	1999	1998	1999	1998	1999
T _{Falle}	3. Mai	11. April	27. April	26. April	30. April	29. April
T _{SK}	27. April	-	23. April	24. April	5. April	21. April

Tabelle 42 stellt zusammenfassend die Schlupfzeitpunkte von Diapausepuppen aus den Insektariumszuchten des Jahres 1997 dar. Da die Zeitpunkte des Koloniestarts und der Verpuppung korreliert sind, zeigen die Daten, daß der Zeitpunkt des Eintritts in die Diapause keinen Einfluß auf den Schlupf der Fliegen im Frühjahr hat. Im Vergleich zu Braunschweig verkürzten die im Mittel höheren Temperaturen in Mainz den Schlupf von *D. antiqua* aus Zuchtkolonien im Jahr 1998 um vier bzw. fünf Tage.

Tab. 42: Schlupf von Diapausepuppen *D. antiqua* 1998 aus Schlupfkäfigen. Einfluß des Verpuppungsdatums auf den Schlupfzeitpunkt. Ort: Aufstellungsort des Schlupfkäfigs; BS = Braunschweig; MZ = Mainz; Koloniestart: Indikator für die Verpuppungszeit; T₁ = Schlupfbeginn; T₅₀ = 50 % des Schlupfs erreicht.

Ort	Start der Kolonie 1997	N Puppen	% Schlupf	Datum T ₁	Datum T ₅₀
BS	29.05	175	68,0	22. April	7. Mai
BS	19.06	100	84,0	2. Mai	8. Mai
BS	04.07	286	95,4	28. April	8. Mai
BS	04.08	45	66,7	3. Mai	7. Mai
BS	18.08	114	93,9	26. April	6. Mai
BS	04.09	360	88,9	29. April	5. Mai
BS	16.09	292	93,8	28. April	8. Mai
BS	26.09	132	81,8	2. Mai	8. Mai
MZ	29.05	75	64,0	22. April	3. Mai
MZ	16.09	70	67,1	30. April	3. Mai

Tabellen 43 und 44 stellen den Schlupf von *D. antiqua* Puppen unterschiedlicher Herkunft an verschiedenen Versuchsstandorten den Jahren 1998 bzw. 1999 gegenüber. Während in beiden Jahren der Schlupf von Puppen unterschiedlicher Herkunft innerhalb eines Standorts sehr homogen verlief, traten deutliche Unterschiede im Schlupf von *D. antiqua* zwischen den einzelnen

Standorten auf. Ein Vergleich zwischen den beiden Versuchsjahren kann anhand der Standorte Mainz und Papenburg durchgeführt werden. In beiden fällt der Schlupf von 50 % der Tiere (T_{50}) in beiden Jahren auf ein nahezu identisches Datum. Dies trifft auch für den ersten Schlupf von Fliegen aus Schlupfkäfigen in Mainz zu. Im Gegensatz hierzu fand der erste Schlupf in Papenburg 1998 zwanzig Tage früher als 1999 statt.

Tab. 43: Schlupf von Diapausepuppen *D. antiqua* aus Schlupfkäfigen 1999. Puppen aus Versuchsflächen und Zuchten 1998; Ort: Aufstellungsort des Schlupfkäfigs; BS = Braunschweig; BÜ = Bürstadt; FB = Freiburg; MZ = Mainz; PAP = Papenburg; T_1 = Schlupfstart; T_{50} = 50 % des Schlupfs erreicht.

Ort	Puppenherkunft	N Puppen	Schlupf %	Datum T_1	Datum T_{50}
BS	BS Zucht 98	100	84,0	28. April	1. Mai
BS	Bürstadt 98	120	70,0	29. April	2. Mai
BS	Mainz 98	120	60,8	29. April	3. Mai
FB	BS Zucht 98	100	93,0	18. April	22. April
FB	Bürstadt 98	120	59,2	18. April	26. April
MZ	BS Zucht 98	100	88,0	24. April	1. Mai
MZ	Bürstadt 98	120	55,0	25. April	2. Mai
MZ	Mainz 98	120	38,3	24. April	27. April
PAP	BS Zucht 98	100	87,0	25. April	29. April
PAP	Bürstadt 98	120	67,5	23. April	28. April
PAP	Papenburg 98	61	75,4	21. April	27. April

Tab. 44: Schlupf von Diapausepuppen *D. antiqua* aus Schlupfkäfigen 1998. Puppen aus Versuchsflächen 1997; Ort: Aufstellungsort des Käfigs; MZ = Mainz; BÜ = Bürstadt; PAP = Papenburg; T_1 = Schlupfstart; T_{50} = 50 % des Schlupfs erreicht.

Ort	Puppenherkunft	N Puppen	Schlupf %	Datum T_1	Datum T_{50}
BÜ	Bürstadt-1 97	180	58,9	27. April	5. Mai
BÜ	Bürstadt-2 97	140	41,4	28. April	5. Mai
MZ	Mainz 97	70	35,7	23. April	30. April
PAP	Papenburg 97	114	84,2	5. April	27. April

B.2.2.4. Verteilung von Befall und Puppen auf dem Feld

Die hohen Quotienten aus Varianz und Mittelwert (gemittelter Wert $10,6 \pm 2,17$) von Zwiebelfliegenpuppen der einzelnen Versuchsflächen lassen auf eine geklumpfte Verteilung der Puppen im Feld schließen (Tab. 45). In drei von acht beprobten Feldern (38 %) konnte eine starke Aggregation der Puppen auf eine oder mehrere Randreihen beobachtet werden (Flächen: Bürstadt-1-97, Mainz-97, Bürstadt-1-98).

Die Analyse der räumlichen Verteilung der Puppen anhand von Distanzindizes (SADIE-Methodik; Perry 1995, 1998) weist mit einem mittleren Aggregationsindex von 1,23 eine aggregierten Verteilung der Zwiebelfliegenpuppen auf dem Feld aus.

Tab. 45: Verteilung von *D.- antiqua* Puppen Ende Oktober. N_{Sim} : Anzahl der Simulationen; N_{Proben} : Gesamtzahl der Stichproben; N_{Puppen} : Gesamtzahl der Puppen; I, P: Aggregationsindex und Signifikanz nach Perry et. al (1999) für N_{Sim} ; \bar{x} , $var.$: Mittelwert und Varianz der Anzahl von Puppen pro Probe; .D: Dispersionsindex, var / \bar{x} .

Standort	N_{Sim}	N_{Proben}	N_{Puppen}	I	P	\bar{x}	$var.$	D
Papenburg 97	1950	150	234	0,796	0,734	1,560	21,456	13,75
Mainz 97	1950	29	461	1,028	0,346	15,897	125,382	7,89
Bürstadt 1-97	1950	57	1252	1,550	0,024	21,965	490,892	22,35
Bürstadt 2-97	1950	55	997	1,205	0,141	18,127	164,261	9,06
Papenburg 98	1950	48	63	1,041	0,360	1,313	19,156	14,59
Mainz 98	1950	27	104	1,304	0,112	3,852	18,539	4,81
Bürstadt 1-98	1950	30	60	1,656	0,046	2,000	6,483	3,24
Bürstadt 2-98	1950	45	696	1,297	0,101	15,464	138,830	8,98

B.2.2.5. Zuchten im Freilandinsektarium

Die wichtigsten Daten der Zuchten aus dem Insektarium sind in Tabelle 46 zusammengefaßt. Die Schlupfraten der Imagines aus den Insektariumszuchten variierten zwischen null und neunzig Prozent. Die während des Versuchs beobachteten Parasitierungsraten bewegten sich zwischen einem und neunzehn Prozent und waren ausschließlich auf Pathogene (Pilze, Bakterien, Viren) zurückzuführen. Wie von Zuchtcolonien im Labor bekannt, schlüpften die Männchen zirka 1-2 Tage vor den Weibchen. Die Schlupfdauer aller Colonien war auf ein relativ enges zeitliches Fenster von ein bis zwei Wochen begrenzt. Ein Schlupf von Zwiebelfliegen nach diesem Zeitraum konnte nur vereinzelt beobachtet werden. Die Anteile von geschlüpften und ungeschlüpften, aber gesunden Puppen („Ruhepuppen“) variierten stark im Jahresverlauf. Ruhepuppen wurden im folgenden Jahr für Schlupfkäfigversuche im Freiland verwendet (Kap. B.2.2.3.) und wiesen im Folgejahr durchschnittliche Schlupfraten zwischen 75-85 % auf. Durch den Eintritt der Puppen in die Diapause konnte aus den beiden zuletzt angesetzten Colonien kein Schlupf mehr im selben Jahr beobachtet werden.

Tab. 46: Entwicklung von *D. antiqua* im Freilandinsektarium 1997. ‚Ruhe‘: dormante Puppen. Der Schlupfzeitraum > 95 % des Gesamtschlupfs.

Start (Ei)	N Puppen				Schlupf	Schlupf	% ‚Ruhe‘
	Summe	parasitiert	‚Ruhe‘	Schlupf			
97-05-29	563	32	496	35	09.07 – 17.07	93,4	
97-06-19	409	76	207	126	05.08 – 11.08	62,2	
97-07-04	506	12	431	63	13.08 – 21.08	87,2	
97-08-04	603	40	55	508	01.09 – 23.09	9,8	
97-08-18	336	10	241	85	22.09 – 04.10	73,9	
97-09-04	504	15	489	0	-	100,0	
97-09-16	562	6	556	0	-	100,0	

B.2.3. Simulationsmodell *Delia antiqua*

B.2.3.1. Modellstruktur

Eine Grundvoraussetzung für die Struktur jedes Simulationsmodells ist die korrekte Wiedergabe des Lebenszyklus des betreffenden Lebewesens. Da die Zwiebelfliege sowohl in ihrem Lebenszyklus als auch in ihrer Biologie anderen, sogenannten „Wurzelfliegen“ sehr nahe steht, konnte auf den bereits vorhandenen Simulationsmodellen für die Möhrenfliege (*Psila rosae*) und die Kleine Kohlflye (*Delia radicum*) aufgebaut werden (Müller-Pietralla et al. 1991; Crüger et al. 1993; Hommes et al. 1993; Hommes & Gebelein 1996). Wie die beiden anderen Modelle basiert das Simulationsmodell für *D. antiqua* auf der Grundlage eines ‚Erweiterten Leslie-Modells‘ (Söndgerath 1987; Söndgerath & Richter 1990). Leslie-Modelle (Leslie 1945, 1948) können grundsätzlich dazu verwendet werden, den Lebenszyklus eines Organismus anhand der altersspezifischen Überlebens- (l_x) und Fortpflanzungsraten (m_x) zu berechnen. Mit der Erweiterung des Modells von Söndgerath (1987) lassen sich Entwicklung und Fortpflanzung in Abhängigkeit von Umwelteinflüssen, wie z.B. der Temperatur, modellieren und mehrere Entwicklungsstadien sowie überlappende Generationen berücksichtigen.

Abbildung 25 verdeutlicht die von Söndgerath (1987) erarbeitete Modellstruktur. Die Populationsmatrix des Modells ist in vier diskrete Entwicklungsstadien (S_1 - S_4) eingeteilt. Diese repräsentieren Eier, Larven, Puppen und Imagines. Eine Unterscheidung zwischen den einzelnen Larven- oder Pupalstadien findet nicht statt. Ebenso wenig kann das Geschlecht der Fliegen berücksichtigt werden. Jedes Entwicklungsstadium (S_i) kann in bis zu 120 Altersklassen (x_i) unterteilt werden. Der Unterschied zwischen den Altersklassen x_n und x_{n+1} entspricht mit einem Tag einem einzelnen Simulationsschritt. Alle Individuen, die dem gleichen Entwicklungsstadium und innerhalb diesem der gleichen Altersklasse angehören, besitzen das gleiche biologische Alter (vgl. Kap. B.2.3.2.). Dieses wird über die temperaturabhängigen Entwicklungsfunktionen der einzelnen Insektenstadien berechnet. Durch Teilmodelle zu den beiden Dormanzformen der

Aestivaton und der Diapause kann die Entwicklung von Teilen der Puppenpopulation zeitweise oder dauerhaft angehalten werden.

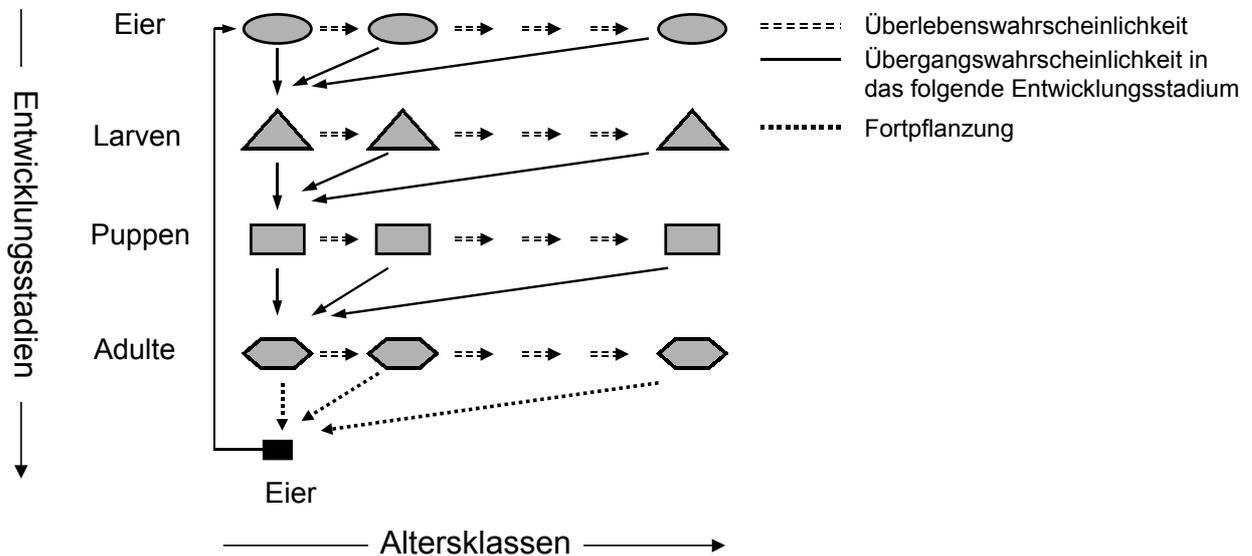


Abb. 25: Modellstruktur des Simulationsmodell für *D. antiqua*, angelehnt an Söndgerath (1987).

Das Modell startet mit einer fiktiven Überwinterungspopulation aus 1000 Puppen, deren Diapause beendet ist. Der vorgegebene Startzeitpunkt am 1. März kann vom Benutzer beliebig verändert werden. Die Berechnung der Altersstruktur erfolgt in Simulationsschritten von einem Tag und benötigt als Wetterdaten Tagesmittelwerte der Luft- und Bodentemperatur sowie der Windgeschwindigkeit.

B.2.3.2. Entwicklungsfunktionen

Die Entwicklungsgeschwindigkeit aller Insekten wird maßgeblich von der Temperatur beeinflusst. Um die Entwicklung unabhängig von der Temperatur und dem kalendarischen Datum darstellen zu können, wird das biologische Alter (*biol*) eingeführt, mit dem sich der physiologische Alterszustand jedes Entwicklungsstadiums genau beschreiben lässt. Um das biologische Alter eines bestimmten Entwicklungsstadiums (*S*) in einer bestimmten Altersklasse (*x*) berechnen zu können, werden die Entwicklungszuwächse über die einzelnen Tage der Simulation (*d*) nach Gleichung 4 addiert, wobei *T_n* die entsprechenden Tagesmittelwerte der Temperatur repräsentiert.

$$\text{biol}_S(x) = \sum_{n=0}^d f_S(T_n) \quad (4)$$

Die Entwicklungsraten zwischen den einzelnen Simulationsschritten wurden anhand von temperaturabhängigen Entwicklungsfunktionen (*f_S*) berechnet, die spezifisch für jedes Entwicklungs-

stadium sind. Hierbei wurde, wie in den vorigen Modellen, auf die von Spain (1982) beschriebene O'Neil-Funktion zurückgegriffen, die leicht modifiziert wurde. Funktionen des O'Neil-Typs beschreiben den Anstieg und Abfall zu einem Optimum und eignen sich daher dazu, die funktionelle Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsraten korrekt wiederzugeben. Weitere Vorteile sind, daß die Parameter der Funktion leicht biologisch interpretierbar sind und sich über Versuche gut abschätzen bzw. berechnen lassen. Die im Zwiebelfliegenmodell verwendete O'Neil-Funktion für die Entwicklungsraten der einzelnen Stadien (r_s) ist in den Gleichungen 5 a-c beschrieben. Die Parameter K_{max} , T_{opt} und T_{max} stehen für die maximal mögliche Entwicklungsrate, die dazugehörige Temperatur und die obere Temperaturschwelle, ab der die Entwicklung durch die sprunghaft ansteigende Mortalität beendet wird. Der Parameter Q beschreibt, wie schnell der An- und Abstieg zum bzw. von T_{opt} stattfindet.

$$r_s(T) = K_{max} \left(\frac{T_{opt} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^X \exp \left(- \left(\frac{T_{opt} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^X \right) \quad (5 a)$$

$$X = W \left(1 + \sqrt{1 + \frac{40}{W}} \right)^2 \quad (5 b)$$

$$W = (Q - 1) (T_{max} - T_{opt}) \quad (5 c)$$

Im Gegensatz zum Simulationsmodell für *D. radicum* wird im Zwiebelfliegenmodell nicht zwischen den Entwicklungsfunktionen von Sommer- und Winterpuppen unterschieden. Winterpuppen, deren biologisches Alter nach Abschluß der Diapause fortgeschritten ist, wird allerdings ein biologisches Alter von 0,2 zugewiesen.

Da die Entwicklungsrate durch Gleichung 5 die tatsächliche Entwicklung bei niedrigen Temperaturen überschätzt, wurde die O'Neil-Funktion bei Temperaturen unterhalb von 10°C durch eine lineare Funktion ersetzt, die durch die untere Schwellentemperatur für das jeweilige Entwicklungsstadium und den Wert der O'Neil-Funktion bei 10°C festgelegt wurde. Die O'Neil-Parameter und die unteren Schwellentemperaturen für alle Entwicklungsstadien sind in Tabelle 47 zusammengefaßt. Darüber hinaus sind die einzelnen Entwicklungsfunktionen in Abbildung 26 dargestellt. Die Entwicklungsfunktion für adulte Zwiebelfliegen wurde aus der Präovipositionsperiode, deren Ende bei einem biologischen Alter von 0,3 definiert wurde, abgeleitet.

Tab 47: O'Neil-Parameter und untere Temperaturschwellen (T_{\min}) für die Entwicklungsstadien von *D. antiqua*; R_{\max} : maximale Entwicklungsrate (1/Entwicklungsdauer); T_{opt} : Temperatur, bei der R_{\max} erreicht wird; T_{\max} : obere Schwellentemperatur ab der keine Entwicklung mehr stattfindet; Q: definiert den An- und Abstieg der Funktion.

Stadium	T_{\min} [°C]	O'Neil-Parameter			
		T_{\max} [°C]	T_{opt} [°C]	Q	R_{\max} [1/d]
Ei	3.1	40.0	29.5	1.005	0.620
Larven	3.8	36.0	26.5	1.006	0.112
Puppen	4.0	37.0	31.0	1.003	0.100
Adulte	0.0	37.0	29.0	1.003	0.062

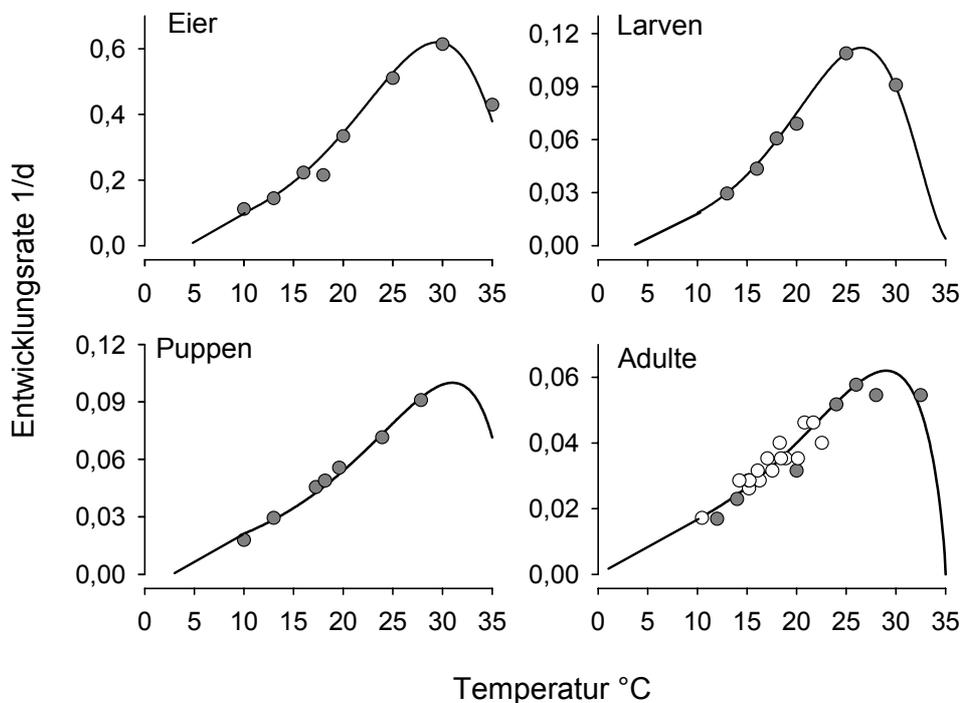


Abb. 26: Temperaturabhängige Entwicklungsraten *D. antiqua*. Kurven: Modellfunktionen; geschlossene Punkte ●: Entwicklungsdaten unter konstanten Temperaturen (Mittelwerte Labor); offene Punkte ○: Entwicklungsdaten bei fluktuierenden Temperaturen (Mittelwerte Freilandinsektarium).

B.2.3.3. Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen Altersklassen und Entwicklungsstadien

Der Übergang in die nächste Altersklasse von x_n nach x_{n+1} von Individuen eines bestimmten Entwicklungsstadiums erfolgt mit einer definierten Überlebenswahrscheinlichkeit. Diese wurde für Eier mit 0,93, für Larven mit 0,97, für Puppen mit 0,96 und für Adulte mit 0,95 festgelegt, um

die Populationsdynamik der Simulation zu stabilisieren. Eine solche Vorgehensweise ist möglich, da das Modell keine quantitativen, sondern lediglich qualitative Aussagen über die Populationsstruktur geben soll.

Die Übergangswahrscheinlichkeit für Individuen einer definierten Altersklasse der Entwicklungsstadien S_1 - S_3 (Ei bis Puppe) in die erste Altersklasse des nächsten Entwicklungsstadiums S_{n+1} wird stochastisch anhand einer Weibull-Funktion (Gl. 6) berechnet. In Gleichung 6 bezeichnen W_b und r die Übergangswahrscheinlichkeit ins nächste Entwicklungsstadium und den Fortschritt des biologischen Alters ($biol$) von der Altersklasse x nach $x+1$. Der Parameter α verändert die Kurvenform der Funktion.

Die Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen den Entwicklungsstadien lassen sich auch direkt als Funktion des biologischen Alters und der Umgebungstemperatur darstellen (Abb. 27).

$$W_b(biol, r) = \frac{\left(1 - e^{-biol^\alpha}\right) - \left(1 - e^{-(biol-r)^\alpha}\right)}{1 - \left(1 - e^{-(biol-r)^\alpha}\right)} \quad (6)$$

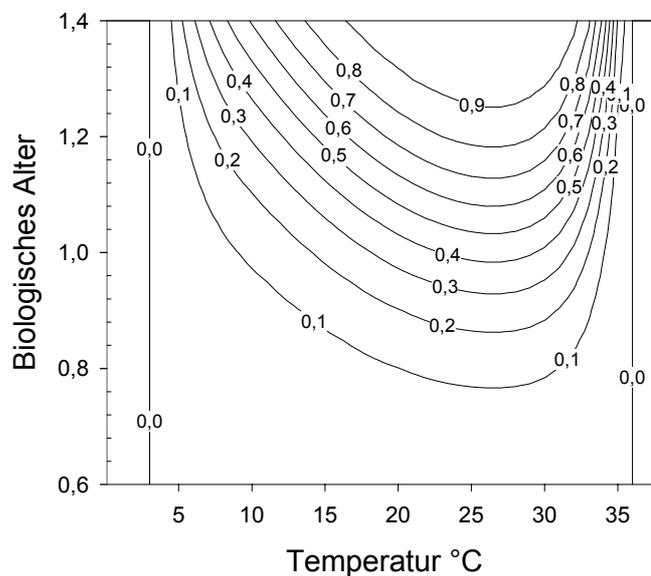


Abb. 27: Übergangswahrscheinlichkeit vom Larval- in das Pupalstadium von *D. antiqua* in Abhängigkeit vom biologischen Alter und der Umgebungstemperatur eines Individuums.

B.2.3.4. Reproduktion

Um Eier nach dem Schlupf ablegen zu können, muß ein Zwiebelfliegenweibchen sich zuerst paaren und Eier ausreifen. Das letzere ist an die Aufnahme von proteinreicher Nahrung gebunden. Die Zeitspanne vom Schlupf bis zur ersten Eiablage wird als Präovipositionsperiode bezeichnet. Wie bei den meisten Insekten steigt die Reproduktionsleistung kurz nach dem Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit schnell an und nimmt gegen Ende der Lebenserwartung ab. Aufgrund der ähnlichen Biologie von *D. antiqua* und *D. radicum* wurde die zuvor für die Kohlflyge entwickelte Fertilitätsfunktion benutzt, um die Fortpflanzung der Zwiebelfliege zu simulieren (Gl. 7). F bezeichnet hierbei die Fertilität, $biol_A$ (0,30) und $biol_B$ (0,72) stehen für das biologische Alter am Anfang bzw. am Ende der Fortpflanzung. Die Konstanten α (10) und β (3) kontrollieren den An- bzw. Abstieg der Funktion. Mit dem Skalierungsfaktor a (0,07751) wird die Fläche unter dem Integral (maximale Fortpflanzung über die gesamte Lebenszeit) auf 30 Eier pro Individuum begrenzt. Dieser Wert ist nur halb so groß wie die im Freiland geschätzte Fortpflanzung, da im Modell nicht zwischen männlichen und weiblichen Fliegen unterschieden wird.

$$F = \int_{biol_d}^{biol_d-1} \left(a \left(1 - e^{-\left(x/biol_A\right)^\alpha} \right) \left(e^{-\left(x/biol_B\right)^\beta} \right) \right) dx \quad (7)$$

B.2.3.5. Dormanz

Diapause (sensu Tauber & Tauber 1976) tritt bei *D. antiqua* im Puppenstadium auf. Die Bildung von Diapausepuppen wird bei *D. antiqua* durch kombinierte Effekte von Photoperiode und Temperatur ausgelöst und im frühen Puppenstadium induziert (Ramakers 1973 in Loosjes 1976). Generell können Diapausepuppen in allen Generationen gebildet werden (Perron & LaFrance 1961; Ellington 1963). Für das Simulationsmodell *D. antiqua* ist vor allem die zweite Generation von Puppen von Bedeutung, da sie bei entsprechenden jahreszeitlichen und klimatischen Voraussetzungen nicht mehr zum Schlupf gelangt und die dritte Generation von Fliegen somit ausfällt. Um eine Diapause von Puppen der ersten Generation auszuschließen, kann im Modell eine Diapause erst nach dem 15. August induziert werden. Für die Induktion sind mittlere Bodentemperaturen unter 13,5 °C über einen Zeitraum von mindestens drei Monaten notwendig.

Von anderen Anthomyiiden wie z.B. *D. radicum* ist neben der Diapause die Aestivation als weitere Dormanzform bekannt (Finch & Collier 1985). Bei der Aestivation wird die Entwicklung nur kurzfristig, und im Gegensatz zur Diapause nicht prospektiv, angehalten. Die Aestivation von *D. antiqua* ist bisher nur unzureichend untersucht. Die ähnliche Ökologie von *D. antiqua* und *D. radicum* legt jedoch nahe, daß auch bei *D. antiqua* eine Aestivation oder eine andere Form

der Sommerdormanz als Schutz vor heißen und trockenen Bedingungen existiert. Aus diesem Grund wurde im Modell die Möglichkeit einer Aestivation von Zwiebelfliegenpuppen berücksichtigt. In Anlehnung an das Kohlfiegenmodell wird die Entwicklung der Puppen von *D. antiqua* bei Tagesmittelwerten von Bodentemperaturen oberhalb von 20,5 °C angehalten und erst nach dem Rückgang des Tagesmittelwerts unter 19,5 °C wieder fortgesetzt.

B.2.3.6. Flugaktivität

Um nicht nur das Auftreten der adulten Fliegen, sondern auch deren Flugaktivität (A_{fl}) vorauszusagen, wird im Modell der Einfluß der Windgeschwindigkeit (ω) auf die Flugaktivität modelliert.

$$A_{fl} = 1.6 - 0.2 \omega \quad (8)$$

Das Modell berücksichtigt den Einfluß der Windgeschwindigkeit auf die Aktivität wie folgt. Während unterhalb einer mittleren Windgeschwindigkeit von 3 m/s keine Beeinträchtigung im Flug von *D. antiqua* auftritt ($A_{fl}=1$), nimmt die Flugaktivität mit zunehmender Windgeschwindigkeiten bis 8 m/s linear ab (Gl. 8) und kommt bei Windgeschwindigkeiten von über 8 m/s ($A_{fl} = 0$) ganz zum Erliegen. Die festgesetzten Werte stellen eine grobe Schätzung der Flugaktivität dar und beruhen auf den Erfahrungen bei der Modellierung der Flugaktivität von *D. radicum* (Kohlfiegenmodell SWAT 3.4).

B.2.3.7. Benutzeroberfläche

Das Modell wurde als Teil des Programmpakets SWAT 3.5, das in früheren Forschungsvorhaben zur Simulation der Populationsdynamik der Kleinen Kohlfiege (*Delia radicum*) und der Möhrenfliege (*Psila rosae*) entwickelt wurde, entworfen. Die Benutzeroberfläche sowie die abrufbaren Optionen der verschiedenen Menüs entsprechen den vorausgegangenen Programmversionen und sind bereits ausreichend dokumentiert (Hommes & Gebelein 1996). Das Programm basiert auf einer MS-DOS-Plattform. Mit dem graphischen Modul von SWAT läßt sich neben der simulierten Populationsdynamik die Altersklassenstruktur zu einem bestimmten Datum oder einer definierbaren Zeitspanne darstellen. Weiterhin ist ein graphischer Vergleich der Fangergebnisse mit dem simulierten Flugverlauf möglich und erlaubt somit eine Überprüfung des Modells durch Fallenfänge. Anhand der manuellen Eingabe der Wetterdaten kann die Entwicklung der Alterstruktur der Population prognostiziert werden. Das Modell besitzt eine detaillierte Hilfsfunktion.

B.2.3.8. Simulationsbeispiel für den Standort Papenburg 1999

Die Simulation der Populationsdynamik mit SWAT ist als Beispiel in Abbildung 28 für den Standort Papenburg dargestellt. In der Simulation ist der Ablauf der Entwicklungsstadien sowie die Generationenabfolge für drei Generationen von *D. antiqua* deutlich erkennbar.

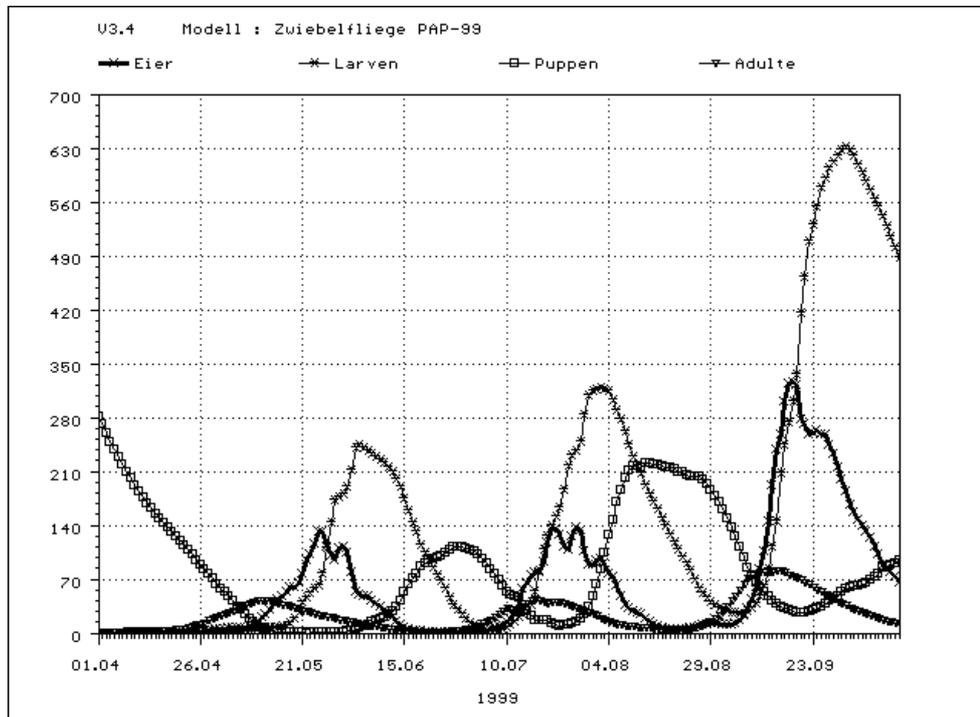


Abb. 28: Simulation der Populationsdynamik von *D. antiqua* für den Standort Papenburg 1999. X=Eier; *=Larven; □=Puppen; ▽=Adulte.

B.2.4. Vergleich von Simulation und Flugverlauf

Für den Vergleich zwischen der Populationsdynamik auf dem Feld und der Simulation muß auf den Flugverlauf zurückgegriffen werden. Simulierte und beobachtete (Fallen) Flugverläufe von *D. antiqua* sind für die Versuchsjahre 1997 bis 1999 in den Abbildungen 29 bis 31 dargestellt. Bei den Darstellungen ist zu beachten, daß der simulierte Flugverlauf - in den Graphiken durch eine dickere Linie ohne Punkte dargestellt - von einer fiktiven Population ausgeht und daher nicht dazu geeignet ist, quantitative Aussagen über die Population zu geben. Die absolute Höhe der simulierten Flugkurve ist daher unbedeutend und wurde entsprechend der Höhe der Fallenfänge skaliert.

Flugkurven und Simulationen zeigen – mit Ausnahme des Jahres 1997, in dem der Flug auf keiner ausreichenden Datenmenge beruht – eine gute Übereinstimmung für die ersten beiden Generationen von *D. antiqua*. Die Übereinstimmung von Simulation und Flugverlauf nimmt jedoch sukzessive über die zweite und dritte Generation von *D. antiqua* ab. Während die Simula-

tion und der Flugverlauf der dritten Generation 1998 grob übereinstimmen, wurde der Flugverlauf 1999 in fast allen Standorten um zwei bis vier Wochen zu spät simuliert. Die Übereinstimmungen zwischen Modell und Flugverlauf sind in Tab. 48 zusammengefaßt.

Tab. 48: Zeitliche Differenz (Wochen) zwischen Simulation (SWAT) und beobachtetem Flugverlauf von *D. antiqua*. Bei negativen Werten tritt der reale Flugverlauf nach, bei positiven Werten vor der Simulation auf. „0“: Übereinstimmung von Flug und Simulation; „-“: Flugverlauf diffus, keine Aussage möglich; „nv“: Flug wurde nicht vorausgesagt.

Standort	Generation					
	1		2		3	
	Start	Ende	Start	Ende	Start	Ende
Papenburg 97	-	-	-0,5	+1	-	-
Mainz 97	-1	+1	+1	+1,5	-	-
Bürstadt 1-97	0	0	+0,5	0		nv
Bürstadt 2-97	+2	0	-	-		nv
Papenburg 98	0	0	+0,5	0	-	-
Mainz 98	-1	0	-1,5	0	0	0
Bürstadt 1-98	0	0	0	-	0	0
Bürstadt 2-98	0	0	0	-0,5	-1,5	0
Papenburg 99	-0,5	0	0	+2	+4	+1
Mainz 1-99	0	-	-	-	-1	0
Mainz 2-99	-1	0	0	0	+2	>4
Bürstadt 1-99	0	0	-1	-1	+2	+3
Bürstadt 2-99	-1	0	+2	+0,5	+3,5	+3

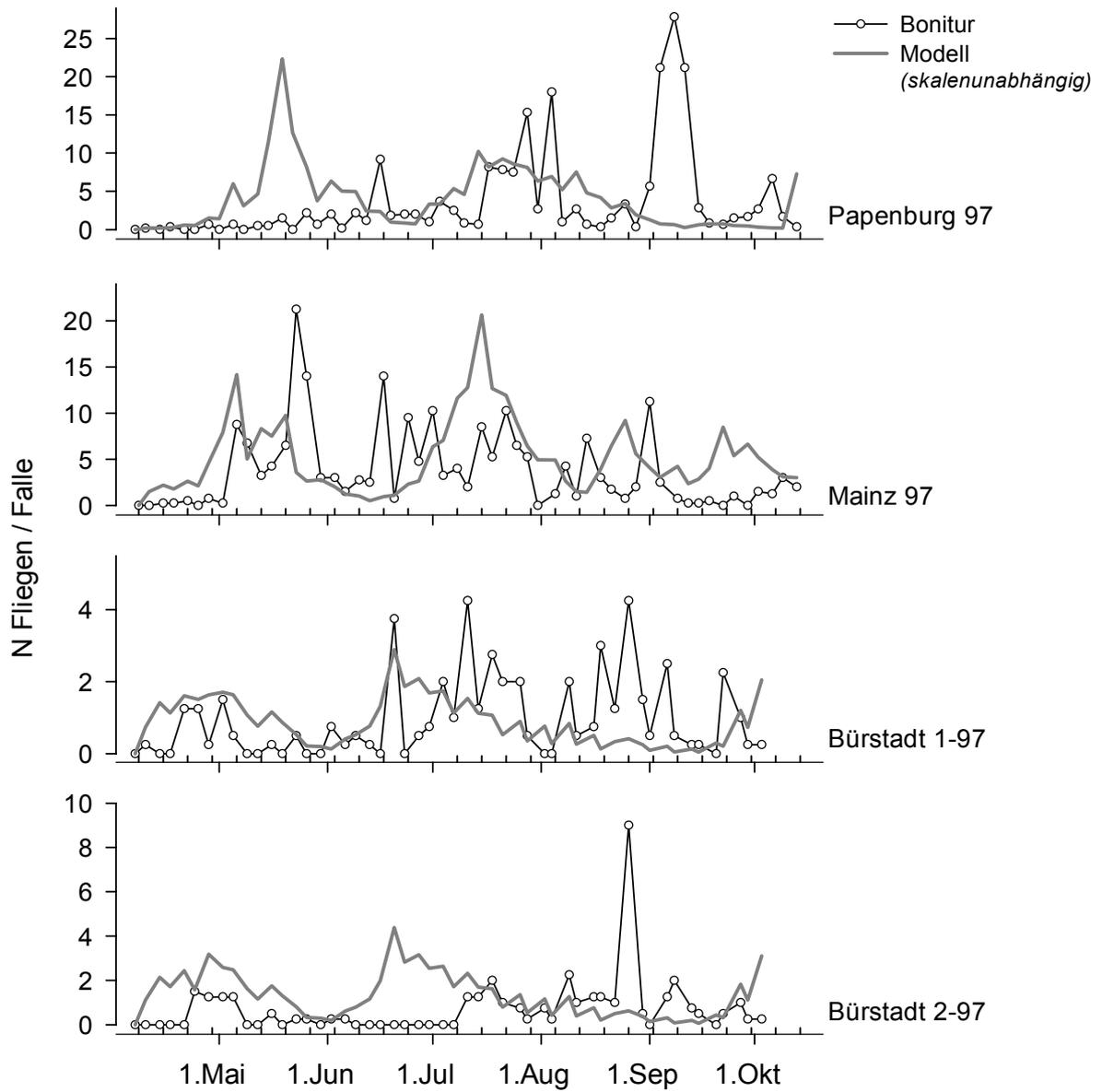


Abb. 29: Fallenfänge und simulierte Flugaktivität von *D. antiqua* 1997. Die simulierte Flugaktivität basiert auf dem potentiellen Auftreten von adulten *D. antiqua* und ist folglich skalunenabhängig.

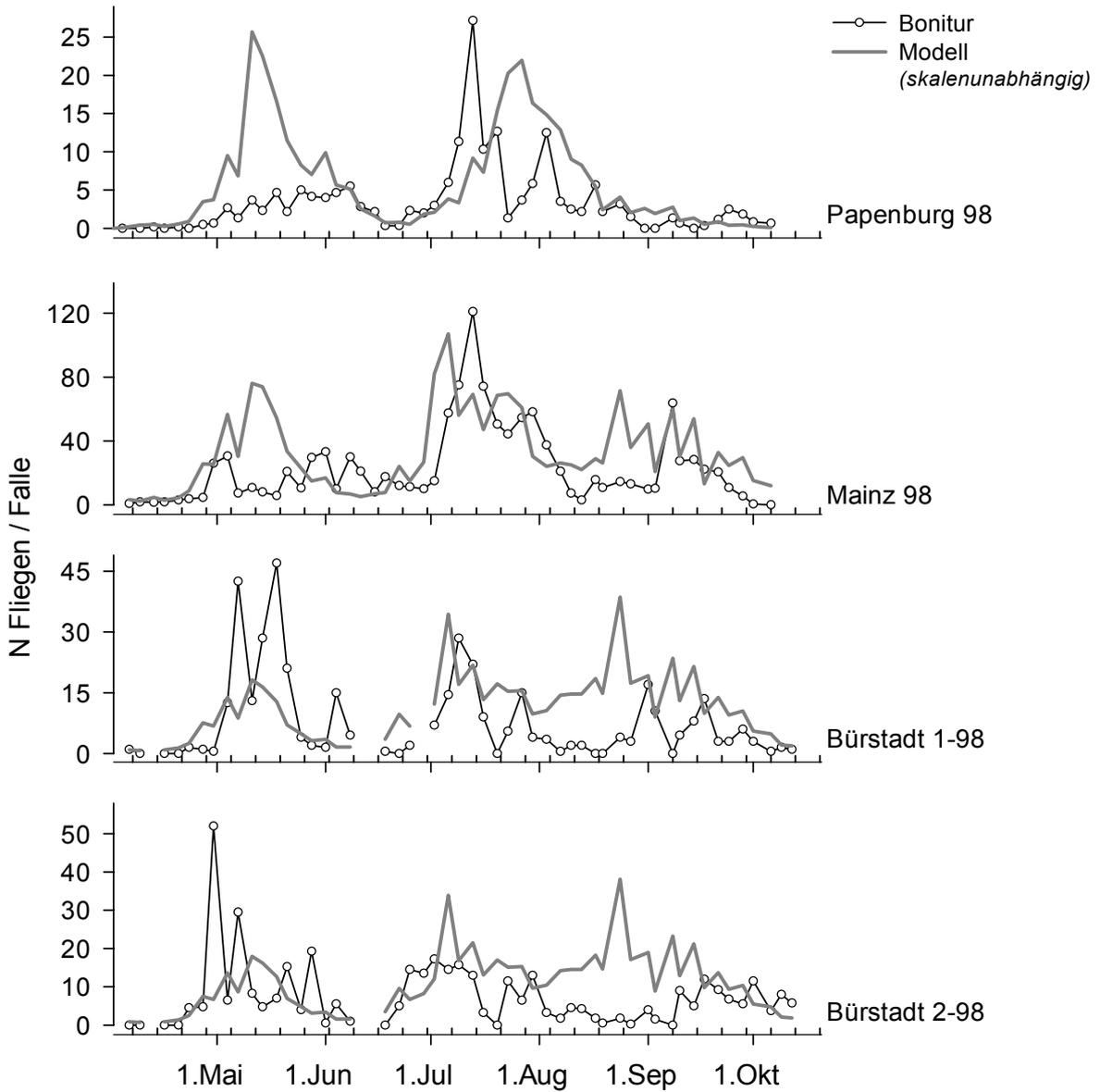


Abb. 30: Fallenfänge und simulierte Flugaktivität von *D. antiqua* 1998. Die simulierte Flugaktivität basiert auf dem potentiellen Auftreten von adulten *D. antiqua* und ist folglich skalunenabhängig.

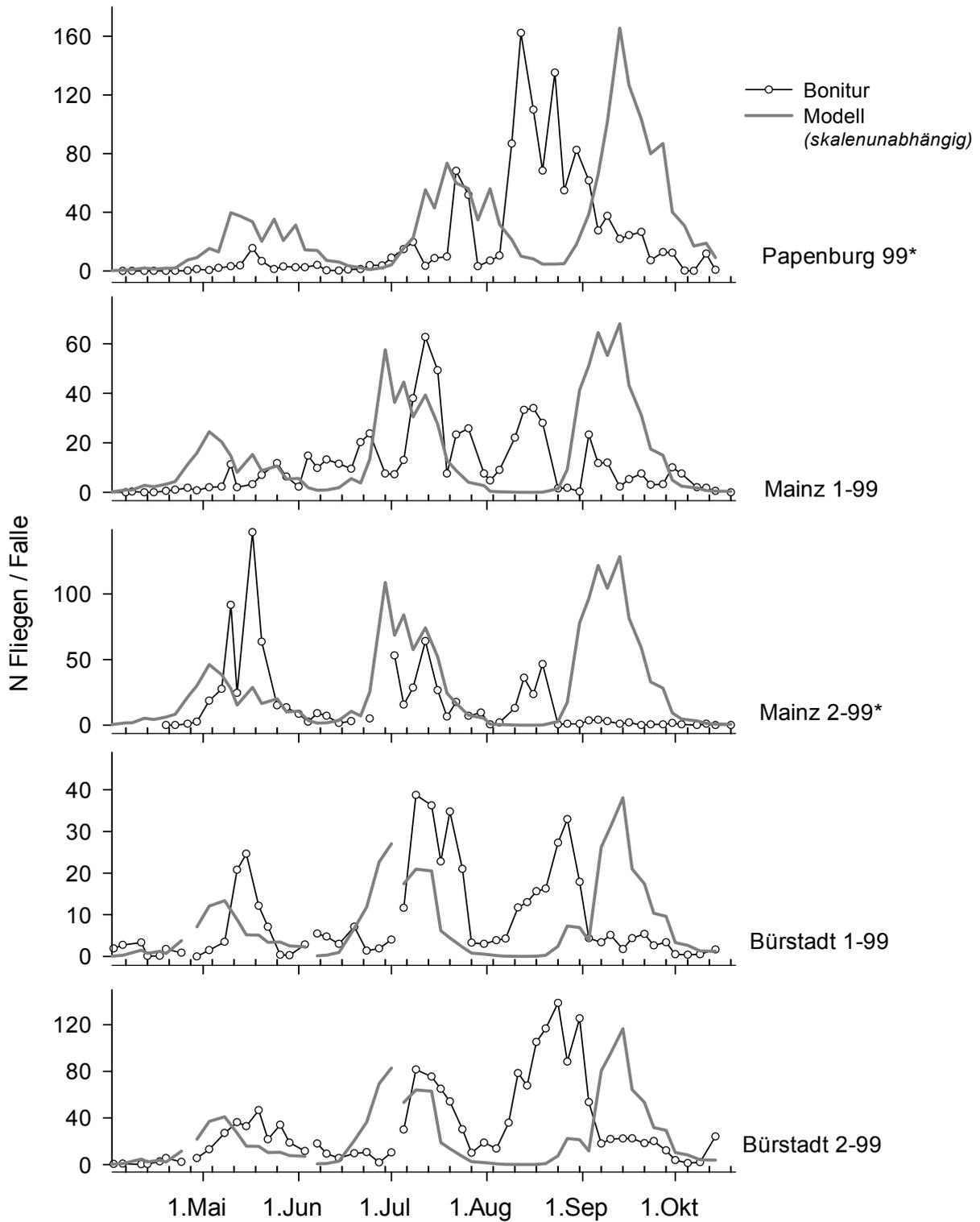


Abb. 31: Fallenfänge und simulierte Flugaktivität von *D. antiqua* 1999. Die simulierte Flugaktivität basiert auf dem potentiellen Auftreten von adulten *D. antiqua* und ist folglich skalunenabhängig.

B.3. Diskussion

B.3.1. Labor- und Freilanduntersuchungen zur Populationsdynamik

Die in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen zur Populationsdynamik orientierten sich, wie in Kapitel 1.1 angeführt, zum einen an den für das Modell notwendigen Parametern und zum anderen an der Notwendigkeit, das Modell anhand von Freilanddaten einem ersten Test zu unterziehen. Unter diesem Gesichtspunkt konnten Untersuchungen zur Dormanz von *D. antiqua* nur in eingeschränktem Maß stattfinden. Diese Vorgehensweise kann damit begründet werden, daß Parameter zur Dormanz aufgrund der spezifischen Anforderungen an das Modell auch empirisch ermittelt werden können, während den Parametern zu den stadienspezifischen Entwicklungsraten ein hoher Stellenwert bei der Modellentwicklung zukommt. Entsprechend des experimentellen Ansatzes wird die Dormanz von *D. antiqua* lediglich knapp diskutiert.

Entwicklungsgeschwindigkeiten und Dormanz

Wie bei den meisten Modellen zur Populationsdynamik von Schadinsekten wurde die Datengrundlage, auf die sich die Modellierung der Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Stadien stützt, nahezu ausschließlich im Labor bei konstanten Temperaturen und Langtag erhoben. Neben dem Vorteil einer guten Vergleichbarkeit der Daten mit anderen Arbeiten sprechen vor allem technische und zeitliche Gründe für eine solche Vorgehensweise. Zudem werden Temperaturdaten meist als Tagesmittelwerte aus verschiedenen Meßnetzen zur Verfügung gestellt. Technisch stellt sich das Problem, daß ein und derselbe Tagesmittelwert durch verschiedene Tagesverläufe zustande kommen kann und von weiteren Faktoren, wie z.B. dem Bodentyp, der geographischen Lage oder der Jahreszeit, abhängig ist. Tagesgänge sind somit nur schlecht standardisierbar. Auch diese Tatsache spricht für die Modellierung der temperaturabhängigen Entwicklungsraten auf der Basis von konstanten Temperaturen.

Eine Voraussetzung für die oben beschriebene Vorgehensweise ist, daß die bei konstanter Temperatur im Labor aufgenommenen Entwicklungsgeschwindigkeiten auf das Freiland übertragbar sind. Damit dürfen Wechseltemperaturen innerhalb der typischen tagesperiodischen Schwankungen die Entwicklungszeiten nicht wesentlich beeinflussen. Daß diese Annahme nicht generell erfüllt sein muß, zeigen die Schlupfversuche von Spargelfliegenpuppen dieser Arbeit (Kap. A.2.9.1.) sowie eine Reihe von Studien, die in Beck (1983) zusammengefaßt sind. Thermoperioden können sowohl beschleunigend als auch verlangsamen auf die Entwicklungszeiten von Insekten wirken. Neben der Rolle, die Wechseltemperaturen als Auslöser von Dormanz zukommen kann (Tauber et al. 1986; Zaslavski 1988), sind Wechselwirkungen zwischen tagesperiodischen Temperaturschwankungen und Entwicklungsgeschwindigkeiten von Insekten über Kompensationsvorgänge auf Enzymebene bekannt. Die zuletzt genannte Wech-

selwirkung kann auf einer veränderten Enzymaktivität oder auf einer erhöhten Expression von Enzymen beruhen (Hoffmann 1985, 1995).

Für das Simulationsmodell für *D. antiqua* wurde die Übertragbarkeit der Entwicklungszeiten vom Labor auf das Freiland anhand der Präovipositionsperiode experimentell getestet. Die Untersuchungen ergaben keine Unterschiede zwischen der Präovipositionsperiode unter Freilandbedingungen (tagesperiodische Temperaturschwankung) und der Präovipositionsperiode unter konstanter Temperatur im Labor (vgl. Abb. 31). Aufgrund dieses Ergebnisses wurde von einer allgemeinen Übertragbarkeit der Entwicklungsgeschwindigkeiten von konstanten auf tagesperiodisch schwankende Temperaturen ausgegangen. Die Entwicklungsgeschwindigkeit unter konstanten Temperaturen verhält sich zudem über einen großen Temperaturbereich linear zur Temperatur und begünstigt die Verwendung von Tagesmittelwerten zur Berechnung von Änderungen des biologischen Alters. Kurzfristige Schwankungen der Umgebungstemperatur außerhalb des linearen Bereichs (Extremtemperaturen) können von Insekten zudem durch ein aktives Aufsuchen von günstigeren Mikroklimaten umgangen werden (Schowalter 1996).

Der Anteil von gesunden, jedoch nicht geschlüpften Puppen aus den Zuchten im Freilandinsektarium erlaubt Rückschlüsse über die Form der Dormanz bei der Zwiebelfliege. Die Induktion der Diapause als prospektive Dormanzform (sensu Müller 1992) erfolgt zeitlich deutlich vor dem Eintreten der winterlichen Kälteperiode. Daß es sich bei der Dormanz über den Winter um eine echte Diapause (sensu Tauber et al. 1986) handelt, wird am synchronen Schlupf von überwinterten Zwiebelfliegen mit unterschiedlichen Verpuppungsdaten im Vorjahr deutlich (Tab. 42, Kap. B.2.2.3.). Die Synchronisation wird durch die Termination der Diapause (=Entwicklungsstop) durch die winterliche Kaltphase bewirkt, nach der sich alle Puppen im gleichen physiologischen Alter befinden. Kombinationen von kühlen Temperaturen in Verbindung mit kurzen Photoperioden sind nach Ramakers (1973) dafür bekannt, eine Diapause bei *D. antiqua* zu induzieren. Wissenslücken bestehen jedoch darin, das Zusammenspiel zwischen Photoperiode, Temperatur und möglichen weiteren Faktoren bei der Induktion der winterlichen Diapause zu quantifizieren. Mehrere Größen bleiben unbekannt: Unklar bleibt, ob die Dunkel- oder die Hellphase bzw. nur ein bestimmter Teil des Lichtspektrums für die Induktion der Diapause verantwortlich ist oder ob die Induktion der Diapause von der Abnahme der Tageslänge (bzw. Zunahme der Dunkelperiode) beeinflusst wird. Die zuletzt genannten Faktoren stellen verlässliche Indikatoren für den Wintereintritt in unseren Breiten dar und sind dazu geeignet, als Auslöser für eine Diapause selektioniert zu werden. Wie bei anderen Arten ist anzunehmen, daß der Eintritt in die Diapause von mehreren Faktoren ausgelöst werden kann, die sich gegenseitig beeinflussen und sich von Art zu Art stark unterscheiden können (Tauber et al. 1986; Leather et al. 1993; Nechols et al. 1999). Die Kombination von auslösenden Faktoren kann höchst unterschiedlich ausgeprägt sein.

Die zur Induktion der Diapause nötigen Reize müssen bei *D. antiqua* während des dritten Larvalstadiums vorliegen (Keldermann 1972 aus Whitfield 1981). Nach meinen Erfahrungen ist davon auszugehen, daß eine Induktion der Diapause erst ab dem Ende des 3. Larvalstadiums bis zum Beginn des Puppenstadiums erfolgen kann. Die Induktion kann jedoch maximal bis zur phanerocephalen Pupalphase erfolgen, da während dieser Phase die als Diapause im engeren Sinne bekannte Verzögerung der Entwicklung stattfindet.

Wie sich mit den Zuchten im Freilandinsektarium zeigen ließ, erreichte das Klima im Freiland die Voraussetzungen für eine Diapauseinduktion ab dem letzten Septemberviertel. Dies ist an dem rasch wachsenden Anteil von Dormanzpuppen ab dem Ansatzdatum der Kolonien am 18. August deutlich zu erkennen.

Die niedrige Schlupfrate von Kolonien, die zwischen dem 29. Mai und 4. Juli angesetzt wurden, kann aufgrund der hohen Temperaturen und der langen Tageslänge nicht auf das Einsetzen der Winter-Diapause zurückgeführt werden. Die hohen Temperaturen im Sommer 1997 deuten auf eine Aestivation dieser Puppen hin. In den Monaten Juni bis September 1997 wurden in der Wetterstation der BBA in Braunschweig über längere Zeitspannen Tagesmittelwerte von über 20 °C mit Temperaturspitzen von über 30 °C aufgezeichnet (Anhang Tab. A-5). Da die Kolonien im Insektarium nicht völlig vor direkter Sonneneinstrahlung geschützt standen, ist es wahrscheinlich, daß die maximalen Temperaturen in den Zuchtgefäßen phasenweise die oben genannten Temperaturen überschritten und die Puppenentwicklung durch eine Aestivation angehalten wurde. Im Gegensatz zum normalen Ablauf einer Aestivation, z.B. bei *Delia radicum* (Finch & Collier 1985), wurde die Aestivation von *D. antiqua* im Freilandinsektarium durch das Einsetzen von kühlen Temperaturen nicht beendet, so daß Individuen, die sich im Sommer verpuppten, bis in das nächste Frühjahr überdauerten. Da alle Puppen der Insektariumszuchten eine normale Entwicklung im Folgejahr aufwiesen (Kap. B.2.2.3.), liegt ein direkter Übergang von der Aestivation in die Winter-Diapause nahe. Eine derartige Kopplung der zwei, physiologisch verschiedenen, Dormanzformen ist bisher für *D. antiqua* nicht beschrieben worden. Die Art der Aestivation von *D. antiqua* ist bisher ungeklärt. Aus Laborversuchen (Ishikawa et al. 2000) unter konstanten Temperaturen ist bekannt, daß Zwiebelfliegenpuppen bei Temperaturen zwischen 23 °C und 25 °C in eine Aestivation eintreten. Die Aestivation arretiert die Entwicklung im für die Diapause typischen phanerocephalen Puppenstadium. Die Entwicklung wird nach Ishikawa et al. (2000) erst nach einem Absinken der mittleren Temperatur auf Werte unter 15,8 °C wieder aufgenommen. Dabei steigt die Anzahl von Puppen, die das Ruhestadium verlassen, nach einem Tag auf 20 % und erreicht nach fünf Tagen nahezu 100 %. Die Abhängigkeit der Fortsetzung der Puppenentwicklung von der Zeitspanne unterhalb der angegebenen Schwellentemperatur wird von Ishikawa et al. (2000) als Beleg für eine echte Diapause gedeutet, ohne daß sich die Autoren in der Diskussion des Artikels auf den Begriff der Diapause festlegen wollen. Meiner Meinung nach ist der Begriff der Diapause (sensu Tauber et al. 1986, S.

25) hier nicht zutreffend, da *D. antiqua* mit der Dormanz direkt auf ungünstige Klimabedingungen reagiert und die Dormanz nicht den von Tauber geforderten prospektiven Charakter aufweist. Sowohl die Ergebnisse im Rahmen der vorliegenden Arbeit als auch diejenigen von Ishikawa et al. (2000) zeigen, wie wenig über den eigentlichen physiologische Prozeß der Dormanz und deren Steuerung bekannt ist. Dies gilt in vielleicht noch größerem Maß für die ökologischen Faktoren, die diese Anpassungen hervorgebracht haben.

Erfassung der Populationsdynamik in der Praxis

Wasserfallen und Klebetafeln stellen derzeit die geeignetsten Methoden dar, die Populationsdynamik von *D. antiqua* im Freiland zu erfassen. Mit dem Einsatz derartiger Fallen kann allerdings nur ein Entwicklungsstadium, nämlich das der adulten Fliegen, direkt beobachtet werden.

Larven und Puppen eignen sich, aufgrund der arbeitsaufwendigen Bonituren, nicht dazu, schnelle Rückschlüsse über die Altersstruktur einer Population zu erhalten. Die Bonitur von Eiern wäre allerdings sowohl für die Praxis als auch für die Beobachtung der Populationsdynamik von Nutzen. Es gelang jedoch nicht, Eier mittels Fallen oder Auswaschen von Erdproben in zufriedenstellender Weise im Freiland zu erfassen. Eine Methode zum Auswaschen der Eiern aus Bodenproben um die Wirtspflanze wurde von Whitfield (1981) beschrieben. Die in Whitfield beschriebene Methode für Zwiebeln ist jedoch wegen der völlig anderen Pflanzenstruktur von Zwiebeln nicht auf Schnittlauch übertragbar. Eifallen, die z.B. in der Form von sogenannten Eimanschetten für die Kleine Kohlflye (*Delia radicum*) Anwendung finden (Freuler & Fischer 1982; Freuler 1988; Bilgaard et al. 1999), würden eine Alternative zur Auswaschung von Eiern aus dem Boden darstellen. Derartige Fallen wurden bisher für Zwiebelfliegen jedoch nicht entwickelt und konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht in Angriff genommen werden. Schwierigkeiten bei der Konstruktion solcher Fallen liegen vor allem in der komplexen, hierarchischen und teilweise noch unbekanntem Reihenfolge von Reizen, die vom Weibchen vor einer Eiablage erfahren werden müssen (Harris 1982; Harris & Miller 1988). Bekannt ist, daß nach der Landung auf der Wirtspflanze eine Vielzahl chemischer (Harris & Miller 1991), mechanischer (Harris & Miller 1984, Borden & Judd 1991) und optischer (Harris & Miller 1983) Reize in Kombination (Harris & Miller 1982; Mowry et al. 1989; Borden & Judd 1991) für eine Eiablage notwendig ist.

Sowohl die getesteten Klebe- als auch Wasserfallen können dazu verwendet werden, den Flugverlauf von *D. antiqua* zu beobachten. Von den verwendeten Fallen eignen sich Klebetafeln ohne Folienüberzug aufgrund der höheren Attraktivität am besten, das Auftreten von *D. antiqua* schon bei geringer Anzahl von Fliegen nachweisen zu können. Da jedoch auch Wasserfallen den Beginn der ersten Generation von Zwiebelfliegen korrekt wiedergeben, besitzt die höhere Attraktivität von Klebetafeln ohne Folienüberzug für die Praxis keinen entscheidenden Vorteil. Unterschiedliche Fallenattraktivitäten werden für die Praxis erst interessant, wenn die Entscheidung eines Insektizideinsatzes an einen konkreten Schwellenwert für Fallenfänge gebunden

werden sollen. Ein derartiges Konzept liegt für die Bekämpfung von *D. antiqua* jedoch derzeit nicht vor.

Wie die Erfahrungen mit dem Fang von *D. antiqua* zeigen, sollte für die Wahl des geeignetsten Fallentyps den Möglichkeiten und den Erfahrungen bei der Bestimmung von *D. antiqua* eine hohe Bedeutung eingeräumt werden. Auch die Handhabung und das für die Fallenkontrollen benötigte Material sollten in die Entscheidung für oder gegen einen bestimmten Fallentyp mit einfließen. Wasserfallen z.B. sind mit einem gewissen organisatorischen Mehraufwand verbunden, der durch den Transport von Wasser zum Nachfüllen bzw. zum Austausch der Fangflüssigkeit entsteht. Der Hauptunterschied zwischen Wasserfallen und Klebetafeln besteht jedoch in der Qualität, das gefangene Tiermaterial zu konservieren. Wasserfallen konservieren Fliegen in einer für die Bestimmung wesentlich geeigneteren Weise als Klebetafeln. Dies liegt vor allem daran, daß Feinstrukturen wie z.B. Borsten für eine genaue Bestimmung von *D. antiqua* nötig sein können. Diese Strukturen sind bei Fliegen auf Klebetafeln teilweise nicht mehr zu erkennen. Von einer ausschließlichen Bestimmung von Zwiebelfliegen auf dem Feld muß, wie im Versuchsjahr 1998 deutlich wurde, selbst bei geschultem Personal abgeraten werden. Eine stichprobenartige Nachbestimmung der Fliegen im Labor unter einem Binokular ist ratsam, um Verwechslungen mit Arten ähnlicher Größe und Aussehen erkennen und so weit wie möglich vermeiden zu können.

Klebefallen des Typs „COLOR-TRAP®“ (Temmen) eignen sich gut zum Fang von *D. antiqua*, sollten jedoch ohne Folienüberzüge verwendet werden, da der Folienüberzug die Attraktivität der Fallen stark vermindert. Vernon und Bartel (1985) beobachteten, daß die Attraktivität von Zwiebelfliegenfallen verschiedener Farbe mit sinkender Reflektivität stark abnahm. Es kann deshalb vermutet werden, daß der Folienüberzug selbst oder eine Kondenswasserbildung zwischen Falle und Folie die Reflektivität und somit die Wirksamkeit der Fallen herabsetzen. Ein weiteres Problem ist, daß die Attraktivität der Fallen durch die nur temporär auftretende Kondenswasserbildung starken Schwankungen unterliegt.

Obwohl die drei am häufigsten in der Praxis verwendeten Fallenfarben Weiß, Gelb und Blau alle zum Fang von *D. antiqua* geeignet sind, sollten blaue Fallen zur Überwachung der Populationsdynamik der Zwiebelfliege bevorzugt werden. Aufgrund der geringeren Attraktivität für andere Insekten (mit Ausnahme einer Reihe von Hymenopteren) weisen blaue Fallen nach meinen Erfahrungen bedeutend weniger Nebenfänge auf. Blaue Fallen vermindern somit den Zeitaufwand der Fallenkontrollen und erleichtern die Identifikation von Zwiebelfliegen.

Neben den oben genannten Fallentypen kann mit Schlupfkäfigen das erste Auftreten der Zwiebelfliege gut nachvollzogen werden. Der Beginn der ersten Generation kann jedoch auch mit Hilfe des Modells sehr genau simuliert werden. Der routinemäßigen Verwendung von Schlupfkäfigen steht der Mehraufwand für das Sammeln und Lagern von Puppen für die Käfige entge-

gen. Aus diesem Grund ist zu erwarten, daß Schlupfkäfigen auch in Zukunft keine Bedeutung in der Praxis zukommen wird.

B.3.2. Modellstruktur und Anpassung der biologischen Parameter

Wie in den Kapiteln 1.1. und B.1.8. bereits erläutert, baut das Simulationsmodell für *D. antiqua* unmittelbar auf zwei bestehenden Modellen für Wurzelfliegen mit ähnlicher Biologie und Ökologie auf. Die eigentliche Modellstruktur sowie die Auswahl und die Ermittlung der Parameter wurden in Kapitel B.2.3. bereits ausführlich beschrieben. Aus dieser Beschreibung wird deutlich, daß Bereiche der Biologie und des Lebenszyklus empirisch und oft mit starken Vereinfachungen im Modell behandelt wurden. Da die Erklärung für diese Vorgehensweise bereits in Kapitel B.2.3. gegeben wurde, soll im Folgenden nur auf einige Aspekte der Modellstruktur und der biologischen Parameter näher eingegangen werden.

Die Modellstruktur spiegelt grundlegende Eigenschaften der Populationsdynamik von *D. antiqua*, wie z.B. einen in mehrere Stadien untergliederten Lebenszyklus und eine Altersstruktur mit überlappenden Generationen, korrekt wider. Die Verwendung der Leslie-Matrix bringt jedoch einige Nachteile mit sich. Als einer dieser Nachteile muß die Tatsache angesehen werden, daß keine Trennung der einzelnen Generationen erfolgen kann. Dies ist lediglich durch den Betrachter anhand der Interpretation der simulierten Populationsdynamik möglich. Ein weiterer wichtiger Aspekt ist, daß Witterungseinflüsse einen zeitlich unmittelbaren Einfluß auf die Population haben müssen. Damit ist eine korrekte Wiedergabe einer Vielzahl von Lebensprozessen von Insekten, bei denen die Induktion zeitlich nicht mit der Ausprägung des Prozesses übereinstimmt, nicht möglich. Beispiele für solche Prozesse sind die Ausbildung verschiedener Morphen bei Blattläusen (Dixon 1985) oder eine Reihe von Dormanzformen in den verschiedensten Taxa (Müller 1992).

Ein weiteres Merkmal des Modells ist die Beschränkung auf qualitative (Aufteilung der Altersstruktur), nicht jedoch auf quantitative Merkmale (Individuenzahlen) einer Population. Das Modell basiert auf einer fiktiven Population mit einer fest definierten Ausgangsgröße von 1000 Puppen, deren Überwinterung (Diapause) abgeschlossen ist. Informationen über die tatsächliche Größe von Populationen im Freiland fließen als Information nicht in das Modell ein. Demzufolge gibt die Simulation lediglich über die zu erwartende Altersstruktur und das biologische Alter der einzelnen Entwicklungsstadien Aufschluß. Dies heißt auf der anderen Seite auch, daß insbesondere dichteabhängige Einflüsse auf die Population (dichteabhängige Mortalität, Feinddruck, Migration) nicht im Modell berücksichtigt werden können.

Die im Modell verwendeten Mortalitätsraten sind in allen Altersklassen konstant und nicht von der Witterung oder einem zeitlich variierendem Feinddruck abhängig. Dies stellt eine klare Vereinfachung des Zustands in natürlichen Populationen dar, beeinflusst jedoch nicht die Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Stadien und hat demnach keine Konsequenzen für die qua-

litative Zusammensetzung der Altersstruktur. Die für das Modell wichtigen Prozesse – wie der Fortschritt des biologischen Alters, die Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen den Entwicklungsstadien oder die Reproduktion – basieren nicht auf derartig starken Vereinfachungen, sondern werden über nichtlineare Funktionen oder stochastische Prozesse nachgebildet.

Die Parameter der Funktionen zur Bestimmung des biologischen Alters stammen aus Laborversuchen unter kontrollierten, meist konstanten Bedingungen. Auf die Übertragbarkeit dieser Ergebnisse auf die im Freiland herrschenden Wechseltemperaturen wurde bereits in Kapitel B.3.1. eingegangen. Für die Beschreibung der temperaturabhängigen Entwicklungsraten wurde im Temperaturbereich von 10-40 °C für alle Stadien auf eine O'Neil-Funktion zurückgegriffen (Gl. 5a-c; Tab. 41), die, im Vergleich zu anderen Funktionen, nicht notwendigerweise die mathematisch beste Anpassung ergab. Die Verwendung der O'Neil-Funktion ist dennoch sowohl aus praktischen Gründen, wie z.B. der guten Abschätzbarkeit und Interpretierbarkeit der Parameter der Funktion (Kap. B.2.3.2), als auch aus biologischen Gründen zu rechtfertigen. Mit der Hilfe von glockenförmigen, asymmetrischen Funktionen läßt sich eine Verlangsamung der Entwicklungsrate nach dem Überschreiten des Temperaturoptimums korrekt beschreiben (Gordon 1999). Eine derartige Verminderung der Entwicklungsrate ist bei den meisten Tieren zu beobachten (Hoffmann 1995) und führt in der Regel bald nach dem Überschreiten des Optimums durch die Schädigung von Proteinen, insbesondere von Enzymen, zum Tod und damit zum vollständigen Entwicklungsstillstand. Das Temperaturoptimum und die untere Temperaturschwelle für die Entwicklung sind als bionomische Kenngrößen z.B. in Bezug auf eine genotypisch festgelegte Anpassung an ein Klima gut interpretierbar.

Entwicklungsraten bei Temperaturen unter 10 °C wurden durch eine Geradengleichung simuliert, die durch die Entwicklungsrate der jeweiligen O'Neil-Funktion bei 10 °C und der unteren Temperaturschwelle für die Entwicklung definiert wurde. Diese Approximation wurde aus mehreren Gründen gewählt. Zum einen nähern sich O'Neil-Funktionen gemäß Gleichung 5a-c der X-Achse nur asymptotisch und überschätzen somit die Entwicklung bei niedrigen Temperaturen. Zum anderen ist die untere Temperaturschwelle für eine Reihe von *Delia*-Arten, unter ihnen auch *D. antiqua*, ähnlich und aus der Literatur bekannt (Eckenrode et al. 1975; Halldorsson 1985; Kim & Eckenrode 1987; Collier et al. 1989). Die Durchführung von Versuchen zu Entwicklungsgeschwindigkeiten bei niedrigen Temperaturen zwischen 3 °C und 10 °C gestaltet sich wegen der extrem langen Versuchsdauer schwierig. Zudem trägt die Entwicklung bei derartig niedrigen Temperaturen unter natürlichen Bedingungen in unseren Breiten nur unwesentlich zum biologischen Alter von Zwiebelfliegen bei.

Die Untermodelle zur Diapause und Aestivation stellen eine empirisch-beschreibende Annäherung an die natürlichen Verhältnisse dar und berücksichtigen nicht alle vorliegenden Erkenntnisse und Mechanismen, die zur Ausbildung der möglichen Dormanzen bei *D. antiqua* beitragen. Von den beiden bei *D. antiqua* zu erwartenden Dormanzformen spielt die Aestivation bei

der Simulation die potentiell größere Rolle, da Individuen, die in die Winter-Diapause eintreten, die Populationsstruktur im Wesentlichen nur quantitativ verändern. Flexible Kriterien, die einen Eintritt in die Winter-Diapause in der zweiten oder in der dritten Generation erlauben, sind insofern nötig, da die weitgehende Unterdrückung der 3. Generation durch eine in der zweiten Generation erfolgte Diapause in manchen Jahren für die Praxis von Bedeutung ist (vgl. Populationsdynamik *D. antiqua* Papenburg 1998; Abb. 30). Die einfachen Kriterien, die für den Eintritt in die Diapause im Modell definiert sind (Kap. B.2.3.5.), genügen diesen Anforderungen. Im Gegensatz zur Winter-Diapause kann eine Aestivation entscheidend in die zeitliche Abfolge der einzelnen Entwicklungsstadien eingreifen, da hier die Entwicklung nur kurzfristig angehalten wird. Die im Modell formulierten Kriterien für den Beginn und die Beendigung einer Aestivation wurden ähnlich wie im Kohlfiegenmodell festgelegt, da die Aestivation von *D. antiqua* bisher nur unzureichend untersucht ist (Kap. B.3.1.).

B.3.3. Simulationsgüte

Die Simulationsgüte kann zum derzeitigen Stand ausschließlich anhand eines Vergleichs von simulierten und beobachteten Flugverläufen erfolgen. Der Vergleich basiert zudem – mit dem Ende des Projekts im März 2000 – auf einer sehr begrenzten Anzahl von Versuchsjahren und wenigen Einzelflächen. Aus diesem Grund ist lediglich eine erste, Vorläufige Bewertung der Simulationsgüte möglich, und muß in den kommenden Jahren fortgesetzt werden..

Im Rahmen der bisherigen Untersuchungen konnte der Flugverlauf der ersten beiden Generationen gut nachgebildet werden (Abb. 30, 31). Die Simulation der dritten Generation verlief in einem der drei Versuchsjahre nicht zufriedenstellend. In der Tendenz kann eine Abnahme in der Übereinstimmung von Simulation und Flugverlauf mit fortschreitenden Generationen beobachtet werden. Diese Tendenz ist damit zu erklären, daß sich mit der steigenden Anzahl von Simulationsschritten im Jahresverlauf Fehler in der Simulation akkumulieren können. Gründe für Abweichungen zwischen den Flugkurven von Fallen und Simulation können auf verschiedenen Ebenen, wie z.B. der Biologie von *D. antiqua*, der Modellstruktur oder der Qualität und Beschaffenheit der Wetter- und Boniturdaten, zu finden sein.

Tabellarische Auswertungen wie in Tab. 42, um die Übereinstimmung von simuliertem und beobachtetem Flug von *D. antiqua* zu ermitteln, sind unter mehreren Gesichtspunkten problematisch. Beim Übergang von der graphischen Darstellung in Form von Flugkurven zur tabellari-schen Darstellung geht ein Großteil der Informationen über den Flugverlauf verloren, die für die Interpretation des Flugverlaufs genutzt werden können. Als generell schwierig kann in diesem Zusammenhang die Abgrenzung der einzelnen, mehr oder weniger stark überlappenden Generationen gesehen werden, da das Modell selbst keine Möglichkeit bietet, die verschiedenen Entwicklungsstadien diskreten Generationen zuzuordnen. Allgemein anwendbare, für die Praxis relevante Kriterien für den Generationenstart und das Generationenende sind, u.a. aufgrund der

i.d.R. unbekanntem Populationsgröße im Freiland, schwer zu definieren. Der Interpretationsspielraum, wann z.B. vom ersten Anstieg einer Generation gesprochen werden kann, ist darüber hinaus bei kalten Witterungsbedingungen durch einen sehr langsam verlaufenden Aufbau der Population und nur geringen Fallenfängen sehr groß (vgl. erste Generation am Standort Papenburg 1998; Abb. 30). Dennoch bietet eine tabellarische Gegenüberstellung von Simulation und Fallenfängen eine für den Betrachter einfach zu erfassende Möglichkeit, einen Eindruck von der allgemeinen Simulationsgüte zu gewinnen. Meiner Meinung nach ist jedoch ein direkter graphischer Vergleich von simulierten und beobachteten Flugkurven die geeignetste Darstellungsform, um die Simulationsgüte zu interpretieren. Bei der Gegenüberstellung der Flugkurven ist jedoch darauf zu achten, daß beide Kurven relativ zueinander skaliert werden sollten. Die für die Praxis wichtige Bedeutung der Interpretation der Simulationsergebnisse des Modells wird in Kapitel B.3.4. aufgegriffen werden.

Die Qualität von Wetterdaten und die Auswahl der für die Simulation relevanten Meßgrößen spielen für die Güte der Simulation eine wichtige Rolle. Als relevante Wetterdaten werden im Modell ausschließlich Tagesmittelwerte der Bodentemperatur, der Lufttemperatur und der Windgeschwindigkeit berücksichtigt. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch andere klimatische Faktoren Einfluß auf die Entwicklung und die Aktivität von *D. antiqua* nehmen. Viele der meteorologisch erfaßbaren Größen sind jedoch mit der Temperatur autokorreliert oder lassen sich nur bedingt vom Standort der Wetterstation auf die Verhältnisse im Feld interpolieren. So wurde z.B. der Niederschlag nicht im Modell berücksichtigt, obwohl anzunehmen ist, daß Niederschlag sowohl für die Aktivität von Fliegen als auch für die Entwicklung von Larven im Boden und die Sommerdormanz eine Rolle spielt. Niederschlag kann jedoch kleinräumig so stark variieren, daß die Übertragung des Meßwerts der Wetterstation auf die Anbaufläche in vielen Situationen nicht möglich sein dürfte. Zudem wird die Bodenfeuchtigkeit maßgeblich von anderen Faktoren, wie z.B. dem Wasserhaltevermögen des Bodens und dem Deckungsgrad der Vegetation, beeinflußt (Scheffer & Schachtschabel 1989).

Da die Simulation der Entwicklungsgeschwindigkeiten von *D. antiqua* allein auf Temperaturdaten beruht, stellen Abweichungen zwischen der Meßgröße der Wetterstation und den wirklichen Verhältnissen auf dem Feld und im Mikroklima des Pflanzenbestandes eine potentiell große Fehlerquelle dar. Eine positive Abweichung der mittleren Tagestemperatur um nur 1 K verschiebt z.B. für den Standort Papenburg im Jahr 1998 den Zeitpunkt des Schlupfs der ersten und zweiten Generation um 10 bzw. 21 Tage nach vorn und hätte die deutliche Ausbildung einer dritten Generation mit einem Peak Mitte August zur Folge. Fehlerquellen bei den Wetterdaten können auf Meßfehler, auf klimatische Unterschiede zwischen den Standorten der Wetterstation und den Anbauflächen oder auf spezifische Anbaumethoden zurückzuführen sein. Da Wetterdaten in der Praxis nicht schlagspezifisch aufgenommen werden können, muß generell mit Diskrepanzen zwischen den klimatischen Bedingungen auf dem Feld und den Meßwerten

der nächsten Wetterstation gerechnet werden. Unter diesem Aspekt muß darauf geachtet werden, daß die von der Wetterstation bereitgestellte Bodentemperatur auf den am Standort herrschenden Bodentyp abgestimmt ist. Da die Bodenerwärmung vom Bodentyp (Struktur, Wassergehalt, Farbe) und von der Vegetation der Bodenoberfläche abhängt (Scheffer & Schachtschabel 1989), existieren verschiedene Modelle des Deutschen Wetterdienstes, mit denen die Erwärmung unterschiedlicher Bodentypen berechnet werden kann. Die Benutzeroberfläche PASO bietet derzeit Bodentemperaturen für zwei Bodentypen mit einem unterschiedlichen Sand/Lehm Verhältnis an. Wird der Bodentyp nicht berücksichtigt, so ist durch die unterschiedliche Erwärmung und das unterschiedliche Speichervermögen von Wärme der verschiedenen Böden mit einer deutlichen Temperaturverschiebung zu rechnen, die sich negativ auf die Güte der Simulation auswirkt. Schwankungen in der Güte der Simulation der Flugaktivität für die erste und zweite Generation von *D. antiqua* sind möglicherweise auf solche Unterschiede zurückzuführen. Prinzipiell stellen die Erfassung der Bodentemperaturen und die ungleichmäßige Erwärmung von Böden des gleichen Typs – als Folge einer ungleichmäßigen Bodenbedeckung oder Bodenfeuchte – erhebliche Fehlerquellen dar.

Das zeitliche Auftreten der zweiten, besonders jedoch der dritten Generation kann bei zu hohen Bodentemperaturen durch eine Aestivation von Puppen verzögert werden. In den ausgewählten Versuchsstandorten kann eine Aestivation lediglich am Standort Papenburg durch das vom Meer geprägte milde Klima ausgeschlossen werden. Da die Aestivation und ihre Auslöser für *D. antiqua* bisher nur unzureichend geklärt sind, wurde die Anpassung der Modellparameter für die Aestivation vornehmlich durch einen Abgleich der Flugkurven mit der simulierten Flugaktivität vorgenommen. Der vom Modell zu spät simulierte dritte Flug von *D. antiqua* im Jahr 1999 kann nach meiner Sicht nicht auf unzutreffende Parameter für die Aestivation im Modell zurückgeführt werden. Wahrscheinlicher ist, daß der verfrühte Flug durch Unterschiede zwischen den vom Modell verwendeten und den auf dem Feld herrschenden Bodentemperaturen hervorgerufen wurde. Zuflug von Fliegen aus anderen Feldern bietet einen alternativen Ansatz, die Unstimmigkeiten zwischen Simulation und Fallenfängen im Juli 1999 zu erklären. Diese Möglichkeit darf jedoch nicht überbewertet werden, da ein Zuflug von Zwiebelfliegen aus anderen Kulturen, in denen *D. antiqua* möglicherweise eine andere Entwicklungsgeschwindigkeiten aufweist, nicht erwartet werden muß. Die Bedeutung des Zuflugs müßte differenzierter beurteilt werden, wenn sich die Entwicklungsgeschwindigkeiten von *D. antiqua* zwischen den einzelnen *Allium*-Arten – maßgeblich *Allium cepa* und *Allium schoenoprasum* – unterscheiden würde. In diesem Fall würde es zu einer Verschiebung der Entwicklung von *D.-antiqua*-Populationen auf unterschiedlichen Wirtspflanzen kommen, die vom Modell nicht erfaßt werden könnte. Es gibt jedoch derzeit keine Untersuchungen, die auf eine solche Verschiebung der Populationsdynamik zwischen einzelnen Wirtspflanzen hindeuten.

B.3.4. Nutzung des Modells als Expertensystem im Integrierten Pflanzenschutz

Das Modell wurde als Expertensystem konzipiert und soll somit vor allem als Entscheidungshilfe für Pflanzenschutzdienste und -berater Verwendung finden. Die wichtigste Funktion des Modells besteht darin, das zeitliche Auftreten der unterschiedlichen Entwicklungsstadien voraussagen zu können. Die so gewonnenen Informationen können in vielfältiger Weise für den Pflanzenschutz genutzt und in ein Integriertes Pflanzenschutzkonzept eingebunden werden.

Eine unmittelbare Nutzung des Zwiebelfliegenmodells kann durch eine Eingrenzung der Zeiträume für Bonituren und Fallenkontrollen und die damit verbundene Arbeitersparnis erfolgen. In diesem Zusammenhang kann das Modell dazu verwendet werden, die kritischen Zeiträume, wie z.B. die Hauptflugzeiten der ersten und zweiten Generation zu bestimmen, in denen das Auftreten des Schädlings auf dem Feld quantifiziert werden sollte. Die so gewonnenen Informationen über die Populationsgröße können nachfolgend mit dem Konzept einer Bekämpfungsschwelle verbunden werden.

Eine weitere wichtige Funktion des Modells liegt im Bereich der Optimierung von Spritzterminen. Die zeitliche Prognose der Ei- und frühen Larvalstadien ist in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, da der hohe Aufwand, Eier bzw. Larven auf dem Feld nachzuweisen, in der Praxis nicht geleistet werden kann oder technisch – wie im Falle von Eifallen – noch nicht gelöst ist. Zeitlich optimal abgestimmte Spritztermine lassen sich zudem dazu einsetzen, überflüssige Insektizidspritzungen zu vermeiden und so die Menge des in das Agroökosystem ausgebrachter Wirkstoffs auf ein Mindestmaß zu beschränken. Damit kann ein weiteres Grundziel des Integrierten Pflanzenschutzes erfüllt werden.

Als Expertensystem setzt die Verwendung des Modells ein grundlegendes Verständnis der Modellhypothesen und der Biologie von *D. antiqua* voraus. Das hier vorgestellte Modell integriert zudem keine konkreten Bekämpfungskonzepte, die z.B. die speziellen Anforderungen verschiedener Kulturarten und/oder Insektiziden mit den entsprechenden Bekämpfungsschwellen beinhalten. Bei der Umsetzung der Simulationsergebnisse im Rahmen integrierter Bekämpfungskonzepte kommt daher der Interpretation der vom Modell gelieferten Graphiken und Tabellen eine entscheidende Rolle zu, auf die näher eingegangen werden soll.

Mehrere Aspekte sind für die Interpretation der Simulationsergebnisse wichtig. In diesem Zusammenhang muß vor allem berücksichtigt werden, daß lediglich die Populationsdynamik einer fiktiven Population simuliert wird und keine realen Werte über die Populationsgröße in die Simulation einfließen. Aus diesem Grund kann das Modell keine Angaben über die Populationsgröße vor Ort geben. Bei der Interpretation ist dies vor allem im graphischen Modul zur Gegenüberstellung des simulierten mit dem durch Fallenfänge ermittelten Flugverlauf zu berücksichtigen, da hier quantitative Beobachtungen rein qualitativen Werten gegenübergestellt werden. Obwohl diesem Umstand durch eine fehlende Skalierung der Achsen Rechnung getragen wur-

de, besteht die Gefahr, daß die beiden Kurven direkt anhand ihrer Höhe und nicht anhand der Parameter Start, Peak und Ende einer Generation verglichen werden. Ich halte es trotzdem für sinnvoll, diese graphische Option zu erhalten, da diese Darstellungsweise die meisten Informationen enthält und eine strikte Unterteilung der Individuen zu diskreten Generationen weder auf dem Feld noch in der Simulation möglich ist.

Wie bereits dargelegt, ist die wichtigste Information, die das Modell liefert, die Altersstruktur der fiktiven Population, die mit der Altersstruktur von Freilandpopulationen identisch ist. Die Altersstruktur der Population und besonders das biologische Alter der einzelnen Entwicklungsstadien erlauben beispielsweise eine Abschätzung, ob der Höhepunkt der Eiablage noch bevorsteht. Diese Informationen sind im Modell über die Benutzeroberfläche am leichtesten über das graphische Fenster der Altersklassenverteilung (Menü: *Graphik* → *AK-Verteilung*) zu erhalten. Ein Beispiel für eine derartige Ausgabe ist im Anhang aufgeführt (Abb. A-4), in der die Altersklassenverteilung von *D. antiqua* am 15.05.1997 für den Standorts Papenburg simuliert wurde. In der Graphik läßt sich erkennen, daß die ersten Weibchen die Präovipositionsperiode abgeschlossen haben und somit bereits eine relative geringe Anzahl von Eiern gelegt wurde. Wichtiger jedoch ist die aus der Graphik ablesbare Erkenntnis, daß der Puppenschlupf der Generation so gut wie abgeschlossen ist und der Großteil von Weibchen kurz vor der Eiablage steht. Besteht ein hohes Befallsrisiko (hohe Fallenfänge), so sollte demnach im Laufe der folgenden Woche eine Spritzung mit Dimethoat (dem derzeit einzigen gegen Zwiebelfliege zugelassenem Insektizid) erfolgen, um eine optimale Wirkung zu erzielen.

In diesem Zusammenhang soll auch darauf hingewiesen werden, daß das Modell durch die manuelle Eingabe von verschiedenen Temperaturszenarien (z.B. Wettervorhersage oder die Verwendung des langjährigen Tagesmittels) eine Prognosemöglichkeit über die zu erwartende Populationsentwicklung geben kann.

3. Schlußbetrachtung

Aus Sicht des Gemüsebaus können sowohl Zwiebel- als auch Spargelfliegen zu den sogenannten „Wurzelfliegen“ gerechnet werden, deren Larven durch die verborgene, halb unterirdische Lebensweise im Pflanzengewebe wenig exponiert und daher schwer zu bekämpfen sind. Dies mögen einige der Gründe gewesen sein, beide Organismen in den ursprünglichen Forschungsauftrag (vgl. Kap. 1.1.) aufzunehmen.

Aus biologischer Sicht unterscheiden sich beide Fliegenarten jedoch sehr stark bezüglich ihres Lebenszyklus, ihrer bionomischen Strategie und ihrer Ökologie. Diese Unterschiede bleiben nicht ohne Konsequenzen für die Praxis und zeigen, daß Bekämpfungskonzepte zum Scheitern verurteilt sind, wenn wir die Biologie, Ökologie oder das Verhalten der Schädlinge nicht kennen oder unberücksichtigt lassen. Da *P. poeciloptera* und *D. antiqua* bisher lediglich in getrennten Kapiteln behandelt wurden, folgt eine kurze Gegenüberstellung beider Arten.

Dem univoltinen Lebenszyklus von *P. poeciloptera* steht die Ausbildung mehrerer Generationen von *D. antiqua* gegenüber. Obwohl ungünstige Witterungseinflüsse von beiden Fliegen im Puppenstadium überdauert werden, bestehen grundlegende Unterschiede in der Art und Induktion der Dormanz sowie der Synchronisation der Überdauerungsstadien mit der Umwelt. Dies hat zur Folge, daß keine gemeinsame Struktur für ein Modell der Populationsdynamik genutzt werden kann.

Weitere Unterschiede zwischen beiden Arten werden im Bereich der bionomischen Strategie (Stearns 1992) deutlich. Spargelfliegen besitzen im Vergleich zu Zwiebelnfliegen eine sehr kurze adulte Lebensdauer und weisen typische Kennzeichen eines ‚capital breeders‘ (Sibly & Carlow 1986) auf, der die für die Fortpflanzung notwendigen Ressourcen größtenteils bis zum Eintritt in das Erwachsenenstadium angesammelt hat. Im Gegensatz hierzu weist *D. antiqua* eine ausgeprägte Präovipositionsperiode auf. Zwiebelnfliegen fallen damit unter die Kategorie der ‚income breeder‘ (Sibly & Carlow 1986), die den energetischen Aufwand für die Reproduktion während des Erwachsenenstadiums sammeln. Die Länge der Präovipositionsdauer ist entscheidend, wenn der Zeitpunkt der Eiablage in ein Bekämpfungskonzept einfließt.

Hinsichtlich der Bindung an die Wirtspflanze unterscheiden sich Spargel- und Zwiebelnfliegen ebenfalls deutlich. Während *D.-antiqua*-Imagines eine lose Bindung an ihre Wirtspflanze aufweisen und zwischen verschiedenen Habitaten für die Nahrungs- und Wirtssuche wechseln, weisen Spargelfliegen eine sehr hohe Ortsfestigkeit auf und sind damit in allen Entwicklungsstadien räumlich eng an ihre Wirtspflanze gebunden. Informationen über die Ortsfestigkeit, tagperiodische Aktivitätsphasen und die Ausbreitung spielen eine wichtige Rolle, wenn sich Bekämpfungsmaßnahmen gegen adulte Tiere richten.

Die aufgezeigten Unterschiede verdeutlichen, warum ein einheitliches Bekämpfungskonzept für Spargel- und Zwiebelnfliege nicht erfolgreich sein kann. Gleichzeitig – und damit wird das Thema

der Einleitung aufgegriffen – demonstrieren die Ergebnisse die Verbindung zwischen ökologischer Forschung und einem „intelligenten“ Pflanzenschutz, der zu einer nachhaltig umweltgerechten Landwirtschaft beitragen kann.

4. Zusammenfassung

Spargelfliege (*Platyparea poeciloptera*, Syn.: *Plioreocepta poeciloptera*; Diptera: Tephritidae) und Zwiebelfliege (*Delia antiqua*; Diptera: Anthomyiidae) sind durch den Fraß ihrer Larven Schädlinge in Spargel- (*Asparagus officinalis*) bzw. Zwiebelkulturen (*Allium* spp.). In der vorliegenden Arbeit wird die Populationsökologie beider Schadfliegen untersucht und die Ergebnisse in ein Konzept für den Integrierten Pflanzenschutz (IPM) umgesetzt. Als Teil des IPM-Ansatzes wurde ein Simulationsmodell zur Populationsdynamik erstellt.

Entwicklungsgeschwindigkeit, Lebensdauer, Fekundität und Ressourcennutzung beider Arten wurden unter Labor- und Freilandbedingungen untersucht. Um die Flugaktivität im Freiland zu erfassen, wurden Fangmethoden evaluiert und teilweise neu entwickelt. Der Fang von Fliegen erfolgte auf verschiedenen, kommerziell genutzten Standorten in mehreren Bundesländern. Für beide Fliegenarten wurden Methoden zur Befallskontrolle entwickelt, die auf dem Nachweis der Pupalstadien aufbauen, die Befallsverteilung widerspiegeln und in der Praxis einsetzbar sind.

Die wesentlichen Ergebnisse für beide Fliegenarten können wie folgt zusammengefaßt werden:

Spargelfliege *P. poeciloptera*

In Felduntersuchungen wiesen Spargelanlagen bei leichtem bis mittlerem Befall (< 40% befallener Pflanzen) größtenteils Belegzahlen von 1-2 Puppen pro Trieb auf. Der Befall der Pflanzen zeigte dabei eine starke Tendenz zu einer zufälligen, nicht auf Randreihen konzentrierten, Verteilung. Die Anzahl der Puppen pro Trieb stieg mit zunehmendem Befallsdruck in z.B. offengelassenen Feldreihen auf Mittelwerte von bis zu 4,8 und Maximalwerte von bis zu 11 Puppen pro Trieb an. Hohe Belegzahlen führten zu einem vorzeitigen Abreifen oder einer unmittelbaren Schädigung der Triebe. Das Ausmaß der Schädigung des Triebes hing dabei sowohl vom Triebdurchmesser als auch von der Belegzahl ab. Mit zunehmenden Belegzahlen wurde zudem eine Verminderung des Puppengewichts beobachtet. Aufgrund der Reproduktionsstrategie ist mit Fitneßverlusten bei abnehmenden Puppengewicht zu rechnen.

Die hohe Bindung aller Entwicklungsstadien von *P. poeciloptera* an die Wirtspflanze, der univoltine Lebenszyklus und die relativ kurze adulte Lebensdauer (ca. 20 Tage) entsprechen der von Zwölfer (1983) aufgestellten IIIb-Strategie zur ökologischen Klassifizierung von Bohrfiegen. Hohe Wiederfangraten von bis zu 70 % der markierten und im Freiland ausgesetzten Fliegen belegen in diesem Zusammenhang die hohe Ortsfestigkeit von *P. poeciloptera*, die bereits von Dingler (1935) postuliert wurde.

In Laborversuchen konnte eine starke Korrelation zwischen spontanen Abflügen und der Umgebungstemperatur beobachtet werden, wobei die Anzahl der Abflüge oberhalb von 19 °C stark anstieg. Feldbeobachtungen deuten darauf hin, daß ein nennenswerter Spargelfliegenflug erst bei Temperaturen über 20 °C stattfindet.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit zeigen, daß der Flug von Spargelfliegen – im Gegensatz zu den meisten anderen Schadfliegen – nicht mittels Klebetafeln oder Wasserfallen erfaßt werden kann. Lediglich Stabfallen erwiesen sich als attraktiv für *P. poeciloptera*. Stabfallen mit Durchmessern zwischen 14 und 34 mm unterschieden sich nicht in ihrer Attraktivität für Spargelfliegen. Eine Verminderung des Fangerfolgs konnte mit zunehmendem Neigungswinkel der Fallen sowie mit einer Verkürzung der Fallenlänge von 40 auf 20 cm festgestellt werden. Beim Einfluß der Farbe auf die Attraktivität der Fallen muß zwischen zwei Farbqualitäten unterschieden werden. In Freilanduntersuchungen konnte kein Zusammenhang zwischen der eigentlichen Farbe (Spektrum des reflektierten Lichts), jedoch ein deutlich negativer Zusammenhang zwischen dem Anteil des von den Fallen reflektierten Lichts und der Attraktivität der Fallen nachgewiesen werden. Helle Fallen sind aus diesem Grund zum Fang von Spargelfliegen weniger geeignet.

Unter Verwendung von Stableimfallen (grasgrün; Höhe 400 mm; Durchmesser 25 mm) konnte eine starke Korrelation ($R^2=0,85$) zwischen der Anzahl der über die Vegetationsperiode gefangenen Fliegen und dem Prozentsatz befallener Pflanzen ermittelt werden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden erstmals detaillierte Ergebnisse zum Flugverlauf von *P. poeciloptera* erarbeitet, der über drei Jahre auf insgesamt 44 Einzelflächen aufgenommen wurde. Als Versuchsstandorte wurden mehrere Anbauregionen und Anlagen unterschiedlichen Alters berücksichtigt. Eine Flugaktivität von *P. poeciloptera* konnte von Mitte April bis Anfang August mit Flugspitzen im Mai, Juni und Juli nachgewiesen werden. Die Dauer der Flugperiode konnte dabei in einzelnen Anlagen bis zu 132 Tage betragen und mehrere Flugspitzen aufweisen. Der Flugverlauf variierte stark innerhalb der Regionen und korrelierte mit dem Anlagenalter. Im Vergleich zu Altanlagen (> 4. Pflanzjahr) konnte in Junganlagen (2. und 3. Pflanzjahr) ein deutlich verfrühter Flugverlauf beobachtet werden.

Schlupfversuche unter Labor- und Freilandbedingungen mit überwinterten Puppen belegen, daß der im Feld beobachtete Flugverlauf mit mehreren Flugspitzen nicht maßgeblich durch Zuflug, sondern durch einen stark gestreuten Schlupf von Spargelfliegen in den Einzelflächen zustande kommt. Puppen aus Junganlagen sowie aus Feldarealen, die von der Ernte ausgeschlossen wurden, wiesen im Vergleich zu Altanlagen signifikant kürzere Entwicklungszeiten auf. Durch Freilandversuche konnte nachgewiesen werden, daß ein positiver Zusammenhang zwischen dem Befallszeitpunkt und dem Schlupfzeitpunkt der Adulten im Folgejahr besteht. Dieser Befund erklärt den beobachteten früheren Schlupf von *P. poeciloptera* aus Junganlagen, da diese nicht oder nur über einen kurzen Zeitraum beerntet werden und somit zeitlich früher von Spargelfliegen für eine Eiablage genutzt werden können.

Aufbauend auf den Ergebnissen dieser Arbeit wurde ein alternatives Bekämpfungskonzept gegen *P. poeciloptera* entwickelt, das auf Routinespritzungen verzichtet und Insektizidapplikatio-

nen vom Befallsgrad des Vorjahrs und dem aktuellen Flugaufkommen abhängig macht.

Zwiebelfliege *D. antiqua*

Anhand von Laborversuchen wurde die temperaturabhängige Entwicklungsdauer aller Stadien von *D. antiqua* ermittelt, und in ein Simulationsmodell zur Populationsdynamik überführt. Die Struktur des Modells entspricht einem erweiterten Leslie-Modell (Söndgerath 1987; Söndgerath & Richter 1990) und baut auf zwei existierenden Simulationsmodellen für *D. radicum* und *Psila rosae* auf, die bereits als Expertensysteme im Pflanzenschutz eingesetzt werden. Eine Bekämpfung von *D. antiqua* besitzt im Ei- und frühen Larvalstadium die höchsten Erfolgsaussichten. Sowohl Ei- als auch Larvalstadien sind im Freiland jedoch nur schwer zu ermitteln. Es kann daher erwartet werden, daß mit der Simulation der Altersstruktur der Zeitpunkt der Insektizidanwendung gegen *D. antiqua* optimiert werden kann. Die Güte der Simulation wurde durch den Vergleich der simulierten und der realen Flugverläufe abgeschätzt. Erwartungsgemäß werden in den kommenden Jahren weitere Tests und eine Feinanpassung des Modells erforderlich sein. Aus diesem Grund wurde das Modell Anfang des Jahres 2000 in die Benutzeroberfläche von PASO (Prognose Agrarischer Schadorganismen) integriert, das über die Zentrale der Pflanzenschutzdienste für computergestützte Entscheidungshilfen (ZEPP, Mainz) verfügbar ist. Das Zwiebelfliegenmodell steht somit den Pflanzenschutzdienststellen zur Evaluierung und Anwendung zur Verfügung.

Als Fangmethoden für Zwiebelfliegen-Imagines in Schnittlauchfeldern (*Allium schoenoprasum*) wurden Wasserfallen und Klebetafeln getestet. Beide Fallentypen erwiesen sich als geeignet, wobei mit Klebetafeln im Vergleich zu Wasserfallen deutlich höhere Fangergebnisse erzielt werden konnten. Da die Bestimmung der Fliegen auf Klebetafeln jedoch schwieriger ist, sollte der verwendete Fallentyp auf die vorhandenen Kenntnisse zur Identifikation der Fliegen abgestimmt sein. Von den drei im Feld getesteten Fallenfarben erwiesen sich Weiß und Blau attraktiver für *D. antiqua* als Gelb.

Die Populationsdynamik von Zwiebelfliegen wurde in mehreren Regionen in kommerziell genutzten Schnittlauchfeldern beobachtet. Die Flugkurven lassen den Schluß zu, daß *D. antiqua* in Deutschland bis zu drei Generationen ausbildet. Untersuchungen an Zuchten im Freilandinsektarium belegen in diesem Zusammenhang, daß die Entwicklung der zweiten und dritten Generation bei entsprechend hohen Temperaturen durch eine Sommerruhe (Aestivation) unterbrochen werden kann. Zudem konnte eine Kopplung der Sommer- und Winterdormanz beobachtet werden, die zuvor noch nicht beschrieben wurde.

Bei Befallskontrollen konnte in Schnittlauchfeldern eine aggregierte Verteilung von Puppen und eine Tendenz zu einem erhöhten Randreihenbefall festgestellt werden. Die Befallsverteilung in Schnittlauch weist somit ähnliche Charakteristika wie in Zwiebeln (*Allium cepa*) auf (Loosjes 1976; Whitfield 1981).

5. Summary

The asparagus fly (*Platyparea poeciloptera*, syn.: *Plioreocepta poeciloptera*; Diptera: Tephritidae) and onion fly (*Delia antiqua*; Diptera: Anthomyiidae) are common pests in asparagus (*Asparagus officinalis*) and onions (*Allium* spp.) respectively. In this study, the population ecology of both fly species has been investigated with the goal of providing integrated control measures. The Integrated Pest Management approach included the development of a computer model to simulate the population structure, and considers the potential use of such models as decision making tools for extension services.

For both species developmental times, longevity, fecundity, and resource utilisation were investigated under laboratory and/or field conditions. Different trap designs were tested or newly developed to monitor the flight activity. Trapping took place in commercial fields spread over several regions and states (Bundesländer). Moreover, methods, based on the occurrence of pupae, were developed to determine the degree of fly infestation.

The main results for each of the two fly species can be summarised as follows:

Asparagus fly *P. poeciloptera*

In the situation of slight to medium infestation (< 40 % infested plants) usually 1-2 pupae per stem were found. The distribution of pupae in the field showed no border effect and was typically random. The number of pupae per stem increased with increasing infection pressure, and reached average numbers of 4.8 and maximum numbers of 11 pupae per shoot. A high number of pupae per shoot can lead to severe damage of phloem tissue causing the plant to wilt earlier or to show signs of immediate damage. The degree of damage was found to be positively correlated with the number of pupae per shoot and to be negatively correlated with shoot diameter. High number of pupae per shoot were also found to reduce pupal weight, which can be assumed to be crucial for adult fitness.

P. poeciloptera is univoltine, closely associated in all stages with the host plant, and relatively short lived as adult. Overwintering takes place in the pupal stage inside the host plant. Following the system of Zwölfer (1983) the ecology and resource exploitation strategy of *P. poeciloptera* can be clearly classified as IIIb-type within the Tephritidae.

Mark-release-recapture experiments, in which up to 70% of the individuals released could be recaptured, showed a very low tendency of *P. poeciloptera* to disperse. Flight activity of asparagus flies under laboratory conditions was found to be highly dependent on temperature and increased sharply with temperatures over 19 °C. Field observations indicate that there is little flight activity until temperatures of 20 °C are reached.

Field experiments showed that *P. poeciloptera* could not be monitored with either water-pan traps or sticky plates, which are usually used to monitor other fly species in arable or vegetable

crops. Of all trap shapes tested, only pole traps proved to be suitable to monitor asparagus fly flight activity. Pole traps with diameters between 14 mm and 34 mm were of equal attractiveness. Attractiveness of traps was significantly reduced when using shorter (20 cm) as compared to longer (40 cm) traps or decreasing trap angle. Colour hue was not found to have an effect on the attractiveness of traps. However, the total reflectivity of colours used was negatively correlated with the number of flies caught. For this reason, pale colours should not be used when monitoring *P. poeciloptera*.

When using sticky pole traps (grass green; height 400 mm; diameter 25 mm) a strong correlation ($R^2=0,85$) between the numbers of flies caught over the vegetation period and the percentage of infested plants could be established. This correlation should be used to establish a control threshold for asparagus fly.

Flight activity, which had never been studied in detail before, was recorded over three years in several regions and fields of different age. Flight could be observed from mid-April to the beginning of August. The flight period recorded in individual fields lasted up to 132 days. Peaks in flight activity were recorded in May, June, and July and differed significantly within regions. Several flight peaks could be observed in individual fields. Field age could be shown to correlate with the timing of adult occurrence. In comparison to established plantings (> 4 years), new plantings (2-3 years) clearly showed an earlier flight activity.

Adult emergence, which was monitored under field and laboratory conditions, showed distinct peaks in the course of fly emergence. Emergence peaks were comparable to flight peaks. Thus, it can be concluded that flight peaks were not primarily a result of population fluctuations between fields, but rather caused by a strong heterogeneity of pupal emergence within fields. Pupae from either non-harvested field areas or from young plantations had a significantly shorter developmental time than pupae from established plantations. Further experiments showed a positive correlation between the time of infestation and the development time of pupae in the following year. These results give an explanation for the shorter developmental times of pupae from young plantations since young plantations are only harvested for a short time period and can, therefore, be infested earlier than established plantations.

The results of this study were used to develop an alternative control strategy for *P. poeciloptera* which is at present often controlled with routine insecticide applications. This new strategy relies on estimates of the infection pressure derived from pupal counts at the end of the last vegetation period and a threshold for fly catches.

Onion fly *D. antiqua*

The temperature dependent development time of all stages of *D. antiqua* was examined under controlled conditions, modelled and fitted into a computer programme to simulate the population dynamics. The onion fly model is based upon two previously developed simulation models for

the root flies *D. radicum* and *Psila rosae* respectively. As in the previous models, mathematical theory is based on an Extended Leslie Model (Söndgerath 1987, Söndgerath & Richter 1990). Onion flies can be controlled best in the egg- and early larval stage, both of which are difficult to monitor in the field. For this reason, it can be expected that a simulation of the age structure given by the onion fly model can be used to optimise the timing of insecticide applications. A preliminary test of the model was carried out by comparing the simulated and the observed flight activity. Further tests will be necessary to evaluate and adjust the model to regional conditions. To facilitate further tests, the onion fly model was integrated into the PASO (Agricultural Pest Forecast) software and is now available for extension services (ZEPP, Centre for Computer Aided Plant Protection Advice, Mainz, Germany).

Water-pan traps and sticky-board traps were tested to monitor the flight activity of *D. antiqua* in the field. Both trap types are suitable to monitor *D. antiqua*. However, the number of flies caught on sticky-board traps was significantly higher. As the identification of flies from sticky traps is more difficult, it is advisable to choose the trap type according to the identification skills of the people involved in the trapping. Of the three colours tested in the field, white and light-blue were similarly attractive and yellow least attractive to onion flies.

The population dynamics of *D. antiqua* were monitored in several regions in commercial chives (*Allium schoenoprasum*) fields. Flight curves indicate that onion flies build three, partly overlapping generations per year. Rearing of insects in an insectary showed evidence of an aestivation period during high summer temperatures. Aestivation was observed to occur during the second and third generation. Experiments also showed that aestivation can be immediately followed by winter diapause.

The distribution of onion fly pupae in chives was found to be aggregated and showed a distinct border effect in three out of eight fields. The results are similar to earlier work on the distribution of plant damage caused by *D. antiqua* in onions (*Allium cepa*) (Loosjes 1976; Whitfield 1981).

6. Literatur

- Askew, R.R. (1971) Parasitic Insects. London: Heinemann Educational Books. 316 pp.
- Averill, A. L., Prokopy, R. J. (1989). Host-Marking Pheromones. In: A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.), Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Vol. 3a, Kapitel 3.5, 207-219.
- Bateman, M.A. (1972) The Ecology of Fruit Flies. *Annual Review of Entomology* **17** 493-518.
- Bateman, M. A. (1976). Fruit flies. In: V. L. Delucchi (Ed.), Studies in biological control. Cambridge: Cambridge University Press; 11-49.
- Beck, S.D. (1983) Insect Thermoperiodism. *Annual Review of Entomology* **28**. 91-108.
- Becker, J. (1950) Handbuch des gesamten Gemüsebaues. 5. Auflage; Berlin: Paul Parey.
- Begon, M, Harper, J.L., Townsend, C.R. (1996) Ecology: Individuals, populations, and communities. Oxford: Blackwell Science Ltd. 1068 pp.
- Bernays, E.A. (1996) Selective attention and host-plant specialization. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **80**, 125-131.
- Bernays, E.A., Chapman, R.K. (1994) Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. New York: Chapman & Hall, 312 pp.
- Bilgaard, J., Meadow, R., Nielsen, O., Percy-Smith. (1999) Evaluation of felt traps to estimate egg numbers of cabbage root fly, *Delia radicum*, and turnip root fly, *Delia floralis* in commercial crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **90** (2), 141-148.
- Bol, A. (1972) Paringsgedrag van de uievlieg. Riksuniversiteit Leiden, Doktoraalsverlag biologie.
- Borden, J.H., Judd, G.J.R. (1991) Sensory interaction during trap-finding by female onion flies: implications for ovipositional host-plant finding. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **58** (3), 239-249.
- Boush, G.M., Baerwald, R.J., Miyazaki, S. (1969) Development of a chemically defined diet for adults of the apple maggot based on amino acid analysis of hoeydew. *Annals of the Entomological Society of America* **62**, 19-21.
- Broatch, J.S., Vernon, R.S. (1997) Comparison of water pan traps and sticky traps for monitoring *Delia* spp. (Diptera: Anthomyiidae) in canola. *Canadian Entomologist* **129**, 979-984.
- Brooks, A.R. (1949) The identification of the commoner root maggots of garden crops in Canada. Dept. of Agriculture; Division of Entomology; pamphlet.
- Burth, U., Freier, B. (1996) Zur Entwicklung von Inhalt und Begriff des integrierten Pflanzenschutzes. *Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzdienstes* **48**, 10-13.
- Burkhardt, B. (1999) Eiablageverhalten, Gallentyp und Fitness von *Urophora*-Arten (Diptera: Tephritidae) bei unterschiedlicher Wirtsqualität. Dissertation, Universität Bayreuth. Bayreuther Forum Ökologie, Band 68.
- Carson, R. (1962) Silent spring. Boston: Houghton Mifflin Co. 368 pp.
- Carruthers, R.I. (1979) Population sampling and spatial distribution of the immature life stages of the onion maggot, *Hylema antiqua* (Meigen). MS Thesis; Michigan State University; East Lansing.
- Christenson, L.D., Foote, R.H. (1960) Biology of Fruit Flies. *Annual Review of Entomology* **5**, 171-192.

- Collier, R.H., Finch, S., Anderson, M. (1989) Laboratory studies on late emergence in the cabbage root fly (*Delia radicum*). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **50**, 233-240.
- Coutin, R., Dusaussoy G, Hennequin, J. (1957) La culuture de l'asperge en Sologne et la lutte contre la mouche (*Platyparea poecilioptera* Schrank). *Phytoma* **86**, 9-14.
- Craig, T.P., Itami, J.K., Abrahamson, W.G., Horner, J.D. (1994) Behavioral evidence for host-race formation in *Eurosta solidaginis*. *Evolution* **47**, 1696-1710.
- Crüger, G. (1991) Pflanzenschutz im Gemüsebau. 3. Auflage; Stuttgart: Ulmer.
- Crüger, G., Hommes, M., Pölking, A., Müller-Pietralla, W., Forster, R., Gebelein, D. (1993) Entwicklung von Simulationsmodellen für die Gemüseschädlinge Kleine Kohlflye, Möhrenflye und Kohlmotte. Endbericht des Teilprojektes 4 des Forschungs- und Entwicklungsvorhabens "Pflanzenschutz-Warndienst/Wetterdienst".
- Decraemer, S., Gillard A. (1966) Contribution a l'etude de la distribution géographique, le cycle biologique et la lutte contre la mouche de l'asperge (*Platyparea poecilioptera* Schrank) en Belgique. *Rev.Agr.(Bruxelles)* **4**, 453-460.
- Dent, D. (1995) Integrated Pest Management. CAB International.
- Dingler, M. (1934) Die Spargelflye (*Platyparea poecilioptera*, Schrank). *Arbeiten über Physiologie und angewandte Entomologie Berlin-Dahlem* **1** (2+3), 131-162, 185-217.
- Dixon, A.F.G. (1985) Aphid Ecology. Bishopbriggs: Blackie & Son Limited. 157 pp.
- Dusek, J. (1969) Präimaginale Stadien mitteleuropäischer Anthomyiiden (Diptera). *Práce úst Českosl Akad Brne* **3**, 1-37.
- Eber, S., Brandl, R. (1994) Ecological and genetic spatial patterns of *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae) as evidence for population structure and biogeographical processes. *Journal of Animal Ecology* **63**, 187-199.
- Eckenrode, C.J., Veal, E.V., Stone, K.W. (1975) Population trends of onion maggots correlated with air thermal unit accumulations. *Environmental Entomology* **4** (5), 785-789.
- Eckstein, F. (1934) Untersuchungen zur Epidemiologie und Bekämpfung von *Pyrausta nubilalis* Hb. und *Platyparea poecilioptera* Schr. *Arbeiten über Physiologie und angewandte Entomologie Berlin-Dahlem* **1** (2), 109-131.
- Economopoulos, A. P. (1989). Use of Traps Based on Color and/or Shape. In: A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.), *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier; Vol. 3b, Kap. 9.2, 315-327.
- Ellington, J.J. (1963) Field and laboratory observations on the life history of the onion maggot, *Hylemya antiqua* (Meigen). PhD Thesis; Cornell University, New York State, USA.
- EPPO (1996) Conference on forecasting in plant protection, Potsdam, DE, 21.-24. November 1995. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **26**, (3/4), 441-715.
- EPPO (2000) Conference on warning services for plant protection, Piacenza, IT, 12.-14. May 1999. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **30** (1), 19-163.
- Everts, K.L., Schwartz, H.F., Epsky, N.D., Capinera, J.L. (1985) Effects of maggots and wounding on occurrence of fusarium basal rot of onions in Colorado. *Plant Disease* **69** (10), 878-882.
- Eymann, M., Friend, W.G. (1985) Development of onion maggots (Diptera: Anthomyiidae) on bacteria-free onion agar supplemented with vitamins and amino acids. *Annals of the Entomological Society of America* **78** (2), 182-185.

- Finch, S. (1995) Effect of trap background on cabbage root fly landing and capture. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **74**, 201-208.
- Finch, S., Skinner, G. (1982) Upwind flight by the cabbage root fly, *Delia radicum*. *Physiological Entomology* **7**, 387-399.
- Finch, S., Collier, R.H. (1983) Emergence of flies from overwintering populations of cabbage root fly pupae *Ecological Entomology* **8**, 29-36.
- Finch, S., Collier, R.H. (1985) Laboratory studies on aestivation in the cabbage root fly (*Delia radicum*). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **38**, 137-148.
- Finch, S., Eckenrode C.J., Cadoux, M.E. (1986) Behavior of onion maggot (Diptera: Anthomyiidae) in commercial onion fields treated regularly with parathion sprays. *Journal of Economic Entomology* **79** (1), 107-113.
- Finch, S., Collier, R.H. (1989) Effects of the angle of inclination of traps on the numbers of large Diptera caught on sticky boards in certain vegetable crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **52** (1), 23-27.
- Finch, S., Freuler, J., Collier, R.H. (1999) Monitoring Populations of the Carrot Fly *Psila rosae*. IOBC/WPRS, Working Group on Integrated Control of Field Vegetable Crops.
- Fisher, R.A. (1930) The Genetical Theory of Natural Selection. 1st ed; Oxford: Clarendon Press.
- Fischer S., Freuler, J., Mittaz, C., Terrettaz, C. (1989) La mouche de l'asperge *Platyparea poeciloptera* Schrank (Diptera, Tephritidae) en Valais. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **21** (5), 295-306.
- Fletcher, B.S. (1989) Movements of tephritid fruit flies. In: A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.), Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier; Vol. 3b, Kap. 8.2, 208-219.
- Fraenkl, G., Hsiao, C. (1968) Manifestations of a pupal diapause in two species of flies, *Sarcophaga argyrostoma* and *S. bullata*. *Journal of Insect Physiology* **14**, 689-705.
- Frahm, J., Volk, T., Johnen, A. (1996) Development of the PRO_PLANT decision-support system for plant protection in cereals, sugarbeet and rape. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **26** (3/4), 609-622.
- Freese, G. (1997) Insektenkomplexe in Pflanzenstengeln. Dissertation, Universität Bayreuth. Bayreuther Forum Ökologie, Band 44.
- Freier, B., Pallutt, W., Hommes, M. (1994) Zur Anwendung von flexiblen Schwellenwerten im integrierten Pflanzenschutz. *Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzdienstes* **46** (8), 170-175.
- Freuler, J. (1988) Efficacy and acceptance of the cabbage root fly egg trap. *IOBC/WPRS Bulletin* **11** (1), 60-67.
- Freuler, J., Fischer, S. (1982) Description d'un piège à oeufs pour la mouche du chou, *Delia brassicae* Wiedemann. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **55**, 77-85.
- Freuler, J., Fischer S. (1985) Méthodes de contrôle et utilisation des seuils de tolérance pour les ravageurs des cultures maraîchères de pleine terre. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **17** (4), 227-246.
- Friedrich, S., Gebelein, D., Boyle, C. (1998) Integrierte Bekämpfung von *Botrytis cinerea* im Unterglasanbau durch gezielte Klimaführung. Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft (Hrsg.). 51. Deutsche Pflanzenschutztagung in Halle/Saale, Oktober 1998; Heft **357**, 307.

- Fritz, D., Stolz, W. (1980) Erwerbsgemüsebau. Stuttgart: Ulmer.
- Galun, R., Blondheim, N. Y., Lachman, S. (1981) Protein and sugar hunger in the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. In: Determination of Behavior by Chemical Stimuli. 5th European Chemoreception Research Organization Symposium; 245-251.
- Girolami, V., Vianello, A., Stapazzon, A., Ragazzi, E., Veronese, G. (1981) Ovipositional deterrents in *Dacus oleae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **29**, 177-188.
- Godfray, H.C.J. (1994) Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. 473 pp.
- Gordon, H.T. (1999). Growth and Development of Insects. In: C.B. Huffaker & A.P. Gutierrez (Eds.), Ecological Entomology. New York: John Wiley & Sons. pp. 55-82.
- Haisch, A., Levinson, H.Z. (1980) Influences of fruit volatiles and coloration on oviposition of the cherry fruit fly. *Naturwissenschaften* **67**, 44-45.
- Halldorsson, G. (1985) Influence of the temperature on development of the cabbage root fly (*Delia radicum* L.) Kongelige Veterinær- og Landbohøjskole, Copenhagen (Denmark). Zoologisk Inst.
- Harris, M.O. (1982) Role of Alium visual and chemical stimuli in the oviposition behavior of *Delia antiqua* (Meigen). MS Thesis; Michigan State University.
- Harris, M.O., Miller, J.R. (1982) Synergism of visual and chemical stimuli in the oviposition behaviour of *Delia antiqua*. *Proceedings of the 5th International Symposium on Insect Plant Relationships*; Visser, J.H., Minks, A.K. (Eds.), 117-122.
- Harris, M.O., Miller, J.R. (1983) Color Stimuli and Oviposition Behavior of the Onion Fly, *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae). *Annals of the Entomological Society of America* **76** (4), 766-771.
- Harris, M.O., Miller, J.R. (1984) Foliar form influences ovipositional behavior on the onion fly. *Physiological Entomology (United Kingdom)* **9**, 145-155.
- Harris, M.O., Miller, J.R. (1988) Host-acceptance behaviour in an herbivorous fly, *Delia antiqua* *Journal of Insect Physiology* **34** (3), 179-190.
- Harris, M.O., Miller, J.R. (1991) Quantitative Analysis of Oviposition Behavior: Effects of a Host-Plant Chemical on the Onion Fly (Diptera: Anthomyiidae) *Journal of Insect Behavior* **4** (6), 773-792.
- Harris, P. (1989) The use of Tephritidae for the biological control of weeds. *Biocontrol News & Information* **10**, 7-16.
- Hartman, T.P.V., Southern, D.I. (1988) An investigation into the variations in the fine surface details of the eggs of five species of *Delia* (Diptera: Anthomyiidae) *J Zool Proc Zool Soc Lond* **216** (4), 735-741.
- Hassan, S.A. (1970) Untersuchungen ueber die Spargelfliege *Platyparea poeciloptera* Schrank (Trypetidae), die Spargelminierfliege *Melanagromyza simplex* Loew (Agromyzidae) und die Bohnenfliege *Delia (Hylemya) platyura* Meigen (Anthomyiidae) an Spargel in Nordbaden. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **77** (2-3), 122-131.
- Havukkala, I.J., Miller, J.R. (1987) Daily Periodicity in the Ovipositional Behavior of the Onion Fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) *Environmental Entomology* **16** (1), 41-44.
- Havukkala, I.J., Harris, M.O., Miller, J.R. (1992) Onion fly egg distribution in soil: a new sampling method and the effect of two granular insecticides. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **63** (3), 283-289.

- Headrick, D.H., Goeden, R.D. (1994) Reproductive behavior of California fruit flies and the classification and evolution of Tephritidae (Diptera) mating systems. *Stud Dipterol* **1**, 194-252.
- Headrick, D.H., Goeden, R.D. (1998) The biology of nonfrugivorous tephritid fruit-flies. *Annual Review of Entomology* **43**, 217-241.
- Hendel, F. (1949). Trypetidae. In: E. Lindner (Ed.), Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. V; Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Hennequin, J., Coutin, R. (1961) Importance économique des ravages provoqués par la mouche de l'asperge (*Platyparea poecilioptera*) dans les jeunes plantations. *Adv Hort Sc and Appl* **1**, 533-540.
- Hennig, W. (1974). Anthomyiidae. In: E. Lindner (Ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region. Vol. 63a, 681-776.
- Hoffmann, H.K. (1985) Environmental physiology and biochemistry of insects. Heidelberg: Springer.
- Hoffmann, H.K. (1995). Stoffwechsel. In: M. Gehwecke (Ed.), Physiologie der Insekten. Stuttgart: Gustav Fischer. Kap. 1, 1-66.
- Hoffmeister, T. S., Vidal, S. (1994). The diversity of fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids. In: B. A. Hawkins & W. Sheehand (Eds.), Parasitoid Community Ecology, Oxford University Press, 47-76.
- Hommes, M., Müller-Pietralla, W., Gebelein, D. (1993) Simulationsmodelle für Gemüsefliegen - Entscheidungshilfen für Beratung und Anbau. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem* **289**, 111-121.
- Hommes, M., Crüger, G., Forster, R., Gebelein, D., Müller-Pietralla, W., Pölking, A. (1994) Simulationsmodelle für die Gemüseschädlinge Kleine Kohlflye, Möhrenfliege und Kohlmotte – Entscheidungshilfen für Beratung und Praxis. In: Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Hrsg.); Internationales Symposium „Computergestützte Prognose- und Entscheidungsmodelle im Pflanzenschutz“. Bonn-Bad Godesberg 29. und 30.11.1993, 59-77.
- Hommes, M., Gebelein, D. (1996) Simulation models for the cabbage root fly and the carrot fly. *IOBC/WPRS Bulletin* **19** (11), 60-65.
- Hough, J.A., Harman, G.E., Eckenrode, C.J. (1981) Microbial Stimulation of Onion Maggot Oviposition. *Environmental Entomology* **10** (2), 206-210.
- Howard, D.J. (1989). The Symbionts of *Rhagoletis*. In: A. S. Robinson & G. Hooper (Eds.), Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Vol. 3a, Kapitel 3.1.2, 121-129.
- Huffacker, C.B. Gutierrez, A.P. (Eds.) (1999) Ecological Entomology. John Wiley & Sons, 756 pp.
- Ikeshoji, T., Ishikawa, Y., Matsumoto Y. (1981) Behavioural and EGA synergism of various compounds to dipropyl disulfide in the oviposition attraction of the onion fly, *Hylemya antiqua* Meigen. *Appl Entomol Zool* **16**, 432-442.
- Ishikawa, Y., Tanaka S, Matsumoto Y, Yamashita K, Yoshida M, Shirai E. (1985) Color Preference of the Onion Fly, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) with Reference to Ultraviolet Reflection. *Appl Entomol Zool* **20** (1), 20-26.
- Ishikawa, Y., Yamashita, T., Nomura, M. (2000) Characteristics of summer diapause in the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Insect Physiology* **46**, 161-167.

- Jacobs, W., Renner, M. (1988) *Biologie und Ökologie der Insekten*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Johnson, C.G. (1969) *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. London: Methuen & Co Ltd, 763 pp.
- Judd, G.J.R., & Borden, J.H. (1991) Sensory interaction during trap-finding by female onion flies: implications for ovipositional host-plant finding. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **58** (3), 239-249.
- Kästner, A. (1929) Untersuchungen zur Lebensweise und Bekämpfung der Zwiebelfliege (*Hylemyia antiqua* Meigen). II Teil. Morphologie und Biologie. *Zeitschrift für die Morphologie und Ökologie der Tiere* **15**, 363-422.
- Keldermann, W. (1972) Bestrijding van de uievlieg, *Hylemyia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae), door middel van de steriele mannetjes techniek. Een eerste loslaatsperiment en diapuzeonderzoek. Doctoraalverslag Afd. Entomologie, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Keller, J.E., Miller, J.R. (1990) Onion fly oviposition as influenced by soil temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **54** (1), 37-42.
- Kendall, E.W. (1931) Notes on the onion maggot (*Hylemyia antiqua*, Meigen). *Report of the Entomological Society of Ontario* **62**, 62-84.
- Kenneth, M., Smith, A.R.C.S. (1922) A study of the life-history of the onion fly (*Hylemyia antiqua*, Meigen). *Annales of Applied Biology* **3**, 177-183.
- Keyder, S., Atak, U. (1972) Studies on vegetable flies (*Hylemyia* spp.). Pl. Prot. Res. annual, Ankara: 136.
- Kim, T.H., Eckenrode, C.J. (1987) Bionomics of the bean seed maggot, *Delia florilega* (Diptera: Anthomyiidae), under controlled conditions. *Environmental Entomology* **16** (4), 881-886.
- Kleinhenz, B., Jörg, E., Gutsche, V., Kluge, E., Rossberg, D. (1996) PASO - computer-aided models for decision making in plant protection. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **26** (3/4), 461-468.
- Kolata, R. (1980) Spargel schädigende Insekten im Braunschweigischen Anbaugesbiet. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* **1**(1), 51-67.
- Kotte, W. (1960) *Krankheiten und Schädlinge im Gemüsebau und ihre Bekämpfung*. 3. Auflage; Berlin: Paul Parey.
- Koyama, J., Mazomenos, B.E., Jones, O.T., Nation, J.L. (1989). Mating Pheromones. In: A.S. Robinson & G. Hooper (Eds.), *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier, Vol. a, Kapitel 3.4, 165-205.
- Krebs, C.J. (1999) *Ecological Methodology*. 2nd ed. Menlo Park: Benjamin/Cummings. 620 pp.
- Kring, J.B. (1970) Red spheres and yellow pannels combined to attract apple maggot flies. *Journal of Economic Entomology* **63**, 466-469.
- Lalonde, R.G., Mangel, M. (1994) Seasonal effects on superparasitism by *Rhagoletis completa*. *Journal of Animal Ecology* **63**, 583-588.
- Lange, D., Tantau, H.J. (1996a) Climate management for disease control – investigations on control strategies, plant densities and irrigation systems. *Acta Horticulturae* **406**, 105-113.

- Lange, D., Tantau, H.J. (1996b) A crop canopy model for optimal climate control in integrated pest management. In: 13th IFAC World Congress, 30 June – 5. July 1996 in San Francisco, USA. Oxford: Pergamon, 477-482.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A., Bale, J.S. (1993) The Ecology of Insect Overwintering. Cambridge University Press. 255 pp.
- Leslie, P.H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**, 183-212.
- Leslie, P.H. (1948) Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* **35**, 213-245.
- Lesne, P. (1905) Notes sur les moeurs et sur l'habitat du *Platyparea poeciloptera* Schrank et de l'*Agromyza* de l'asperge (Dipt.). *Bull Soc ent France* **1**.
- Lesne, P. (1913) La mouche de l'asperge aux environs de Paris *Annales du Service des Epiphyties* **1**, 228-247.
- Loosjes, M. (1976) Ecology and Genetic Control of the Onion Fly, *Delia antiqua* (Meigen). PhD Thesis, University of Leiden.
- Lythgoe, L. (1979) The ecology of vision. Oxford: Clarendon Press.
- Maan, W.J. (1945) Biologyan phaenologie von de uienvlieg, *Chortophila antiqua* (Meigen) en de preimot, *Acrolapia assectella* (Zeller), als grondslag voor de vestrijding. Meded Tuinb Voorlichtingsdienst 39. 92 pp.
- McDonald, R.S., Borden, J.H. (1988) Courtship behavior and discrimination between potential mates by male *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Insect Behavior* **9** (6), 871-885.
- McDonald, R.S., Borden, J.H. (1996) Dietary constraints on sexual activity, mating success, and survivorship of male *Delia antiqua*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **81** (3), 243-250.
- Maki, Y., Yamaguchi, F., Yamashita, M. (1959) Ecology and Management of the Onion Maggot, *Delia antiqua* in Hyogo prefecture, Japan. *Agriculture and Horticulture* **34**, 957-960.
- Menzel, R., Backhaus, W. (1991). Colour Vision in Insects. In P. Gouras (Ed.), The Perception of Colour. Boston: CRC Press; 315-327.
- Merz, B. (1994). *Insecta Helvetica*: 10. Diptera; Tephritidae.
- Michelbacher, A.E., (1945) The importance of ecology in insect control. *Journal of Economic Entomology* **38**, 129-130.
- Mowry, T.M., Spencer, J.L., Keller, J.E., Miller, J.R. (1989) Onion fly (*Delia antiqua*) egg depositional behaviour: Pinpointing host acceptance by an insect herbivore. *Journal of Insect Physiology* **35** (4), 331-339.
- Müller, H.J. (1992) *Dormanz bei Arthropoden*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Müller-Pietrella, W., Hommes, M., Söndgerath, D. (1991). Using an extended Leslie model to forecast the development of *Delia radicum* L. populations. IOBC/WPRS Bulletin: Working Group "Integrated Control in Field Vegetable Crops".
- Müller-Pietrella, W., Hommes, M. (1996) Entwicklung und Überprüfung von Prognosemodellen für die Kleinen Kohlflye (*Delia radicum* L.) und die Möhrenflye (*Psila rosae* F.). *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, Berlin-Dahlem (Germany, F.R.) **238**, 143.

- Nechols, J.R., Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S. (1999). Adaptions to hazardous seasonal conditions: Dormancy, migration, and polyphenism. In: C.B. Huffaker & A.P. Gutierrez (Eds.), *Ecological Entomology*. New York: John Wiley & Sons. 159-200 pp.
- Nijvelt W.C. (1957) Levenswijze en Bestrijding von de aspergevlieg (*Platyparea poeciloptera* Schrank). *Nederland Versl Lanbouwk Onderz* **63** (4), 1-40.
- Otto, M., Hommes, M., Burghause, F. (1999) Spargelfliegenbefall im November kontrollieren. *Gemüse* **35** (11), 666.
- Otto, M., Hommes, M. (2000) Development of a simulation model for the onion fly (*Delia antiqua*) in Germany. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **30**, 115-119.
- Otto, M., Burghause, F., Hommes, M. (2000) Die Spargelfliege in der Falle - Entwicklung und Test eines Fallentyps. *Gemüse* **36** (3), 35-37.
- Owens, E.D., Prokopy, R.J. (1984) Habitat background characteristics influencing *Rhagoletis pomonella* (Walsch) (Diptera, Tephritidae) fly response to foliar and fruit mimic traps. *Journal of Applied Entomology* **98**, 98-103.
- Pallutt, W., Müller, R., Linder, K. (2000) Lückenindikation - gegenwärtiger Stand und Probleme. *Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzdienstes* **52** (7), 111-115.
- Park, C.G., Hyun, J.S., Cho, D.J., Choi, K.M. (1990) Seasonal occurrence and summer diapause of the onion maggot, *Delia antiqua* Meigen. (Diptera: Anthomyiidae). *Korean Journal of Applied Entomology* **29**, 230-237.
- Perkins, J.H. (1982) *Insects, Experts, and the Insecticide Crisis: The Quest for New Pest Management Strategies*. Plenum Press, 304 pp.
- Perron, J.P., Lafrance, J., Hudon, N. (1953) Notes on the behavior of the adult of the onion maggot, *Hylemya antiqua* (Meig.), in captivity. *Report of the Quebec Society for the Protection of Plants* **33**, 144-148.
- Perron, J.P., Lafrance, J. (1961) Notes on the life history of the onion maggot, *Hylemyia antiqua* (Meig.) (Diptera:Anthomyiidae) reared in field cages. *Canadian Entomologist* **93**, 101-106.
- Perry, J.N. (1995) Spatial analysis by distance indices. *Journal of Animal Ecology* **64**, 303-314.
- Perry, J.N. (1998) Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* **79** (3), 1008-1017.
- Perry, J.N., Hewitt, M. (1991) A new index of aggregation for animal counts. *Biometrics* **47**, 1505-1518.
- Perry, J.N., Bell, E.D., Smith, R.H., Woiwod, I.P. (1996) SADIE: Software to measure and model spatial pattern. *Aspects of Applied Biology* **46**, 95-102.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M., Alston, R.D. (1999) Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* **2**, 106-113.
- Peschken, D.P., Harris, P. (1975) Host specificity and biology of *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae). A biocontrol agent for Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Canadian Entomologist* **107**, 1101-1110.
- Price, P. (1997) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, 874 pp.
- Prokopy, R.J. (1981). Epideictic Pheromones that Influence Spacing Patterns of Phytophagous Insects. In: D.A. Nordlund, R.L. Jones, W.J. Lewis (Eds.), *Semiochemicals: Their Role in Pest Control*. New York: John Wiley & Sons. 181-213.
- Prokopy, R.J. (1972) Response of apple maggot flies to rectangles of different colors and shades. *Environmental Entomology* **1** (6), 720-726.

- Prokopy, R.J., Economopoulos, A.P., McFadden, M.W. (1975) Attraction of wild and laboratory-cultured *Dacus oleae* flies to small rectangles of different hues, shades, and tints. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **18**, 141-152.
- Prokopy, R.J., Owens, E.D. (1983) Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **28**, 337-364.
- Quicke, D.L.J. (1997) Parasitic Wasps. London: Chapman & Hall. 470 pp.
- Ramakers, P.M.J. (1973) Diapauze-inductie bij de uievlieg, *Hylemya antiqua* (Meigen), onder invloed van fotoperiode en temperatuur. Doctoraalverslag Afd. Entomologie, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Reissig, W.H. (1976) Comparison of traps and lures for *Rhagoletis fausta* and *Rhagoletis cingulata*. *Journal of Economic Entomology* **69**, 639-643.
- Robinson, A.S., Hooper, G. (Eds.) (1989) Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pest Vol. 3a + 3b. Elsevier.
- Russ, K., Boller, E.F., Vallo, V., Haisch, A., Sezer, S. (1973) Development and application of visual traps for monitoring and control of populations of *Rhagoletis cerasi* L. *Entomophaga* **18** (1), 103-116.
- Rygg, T. (1960) The onion fly (*Hylemya antiqua* Meig.). Investigations on its biology and control in Norway. *Medd St Plantev* **18**, 1-56.
- Salmeron de Diego, J. (1973) Plagas del esparrago. *Hojay Divulg (Madrid)* **8**, 1-20.
- Scheffer, F., Schachtschabel, P. (1989) Lehrbuch der Bodenkunde. 12. Auflage Stuttgart: Ferdinand-Enke Verlag, 491 pp.
- Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds) (1993) Design and Analysis of Ecological Experiments. New York: Chapman & Hall, 445 pp.
- Schreier, O. (1953) Über Auftreten und Bekämpfung der Zwiebelfliege (*Hylemyia antiqua* Meigen). Pflanzenschutzberichte **10**, 4-13.
- Schlumprecht, H. (1989) Dispersal of the thistle gallfly *Urophora cardui* and its endoparasitoid *Eurytoma serratulae* (Hymenoptera: Eurytomidae). *Ecological Entomology* **14**, 341-348.
- Schlumprecht, H. (1990) Untersuchungen zur Populationsökologie des Phytophagen-Parasitoid-Systems von *Urophora cardui* L. (Diptera: Tephritidae). Doktorarbeit, Universität Bayreuth.
- Schowalter, T.D. (1996) Insect Ecology: An Ecosystem Approach. San Diego: Academic Press. 483 pp.
- Schröder, D. (1980) The biological control of thistles. *Biocontrol News & Information* **5**, 297-320.
- Sibly, R.M., Carlow, P. (1986) Growth and resource allocation. In: Evolutionary Physiological Ecology (Ed. P. Carlow). Cambridge UK: Cambridge University Press.
- Smith, J.G. (1976) Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on brussel sprouts. *Annals of Applied Biology (United Kingdom)* **83**, 1-13.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (1995) Biometry. 3rd ed; New York: Freeman, 887 pp.
- Söndgerath, D. (1987) Eine Erweiterung des Lesliemodells für die Beschreibung populationsdynamischer Prozesse bei Spezies mit mehreren Entwicklungsstadien. Doktorarbeit Universität Dortmund.

- Söndgerath, D., Richter, O. (1990) An extension of the Leslie matrix model for describing population dynamics of species with several development stages. *Biometrics* **46**, 595-607.
- Southwood, T.R.E. (1978) *Ecological Methods*. 2nd ed; London: Methuen.
- Spain, J.D. (1982) *BASIC Microcomputer Models in Biology*. London, Addison-Wesley.
- Spencer, J.L., Candolfi, M.P., Keller, J.E., Miller, J.R. (1988) Onion fly, *Delia antiqua*, oviposition and mating as influenced by insect age and dosage of male reproductive tract extract (Diptera: Anthomyiidae) *Journal of Insect Behavior* **8** (5), 617-635.
- Spencer, J.L., Bush, G.L.J., Keller, J.E., Miller, J.R. (1992) Modification of female onion fly, *Delia antiqua* (Meigen), reproductive behavior by male paragonial gland extracts (Diptera: Anthomyiidae) *Journal of Insect Behavior* **5** (6), 689-697.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, 249 pp.
- Stolzfus, W.B. (1989) A non-gall forming *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *J Iowa Acad Sci* **96**, 50-51.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A. (1976) Insect Seasonality: Diapause Maintenance, Termination, and Postdiapause Development. *Annual Review of Entomology* **21**, 81-107.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S. (1986) *Seasonal Adaptions of Insects*. New York, Oxford University Press.
- Theunissen, J.M. (1976) Aspects of gametogenesis and radiation pathology in the onion fly, *Hylemya antiqua* (Meigen). Wageningen: Meded. Lanbouwhogesch. Wageningen 77/12; 131pp.
- Thibout, E., Auger, J. (1999) Sexual attraction and male pheromone evidence in the asparagus fly, *Platyparea poeciloptera* *Entomologia Experimentalis et Applicata* **92**, 335-337.
- Tsitsipis, J.A. (1989). Nutrition Requirements. In: A. S. Robinson, G. Hooper (Eds.), *Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier, Vol. 3a, Kapitel 3.1.2, 103-119.
- Turner, C.E. (1996). Tephritidae in the biological control of weeds. In: *Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management*, B.A. McPherson & J.G. Steck (Eds.); St. Lucie: Delray. 157-164.
- Turchin, P., Omland, K.S. (1999). Migration and Movement. In: C. B. Huffaker & A. P. Gutierrez (Eds.), *Ecological Entomology*. New York: John Wiley & Sons. Kap 14, 463-502.
- Vernon, R.S., Borden, J.H., Pierce, H.D., Oehlschlager, A.C. (1978) Host selection by *Hylemya antiqua*: Laboratory bioassay and methods of obtaining host volatiles. *Journal of Chemical Ecology* **3**, 359-368.
- Vernon, R.S., Pierce, H.D., Borden, J.H., Oehlschlager, A.C. (1978) Host selection by *Hylemya antiqua*: Identification of oviposition stimulants based on proposed active thioalkane moieties. *Environmental Entomology* **7**, 728-731.
- Vernon, R.S., Borden, J.H. (1983) Spectral specific discrimination by *Hylemya antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae) and other vegetable-infesting species. *Environmental Entomology* **12** (3), 650-655.
- Vernon, R.S., Bartel, D.L. (1985) Effect of hue, saturation, and intensity on color selection by the onion fly, *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae) in the field. *Environmental Entomology* **14** (3), 210-216.
- Vernon, R.S. (1986) A spectral zone of color preference for the onion fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae), with reference to the reflective intensity of traps. *Canadian Entomologist* **118** (9), 849-856.

- Vernon, R.S., Hall, J.W., Judd, G.J.R., Bartel, D.L. (1989) Improved monitoring program for *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Economic Entomology* **82** (1), 251-258.
- Vogel, G., Hartmann, H.D., Krahnstöver, K. (1996) Handbuch des speziellen Gemüsebaues. Stuttgart: Eugen Ulmer, 1127 pp.
- Waage, J., Greathead, D. (Eds) (1986) Insect Parasitoids. London: Academic Press. 389 pp.
- Waldbauer, G.P., Sternburg, J.G. (1986) The bimodal emergence curve of adult *Hyalophora cecropia*: conditions required for the initiation of development by second mode pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **41**, 315-317.
- Watari, Y., Arai, T. (1997) Effects of photoperiod and aging on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. *Journal of Insect Physiology* **43** (6), 567-576.
- Weston, P.A. (1986) Experimental and theoretical studies in insect chemical ecology: ovipositional biology of *Delia* flies and simulation modeling of insect movement. PhD Thesis, Michigan State University.
- Whitfield, G.H. (1981) Spatial and temporal population analysis of the onion maggot (*Hylemya antiqua* [Meigen]), in Michigan. PhD Thesis, Michigan State University, East Lansing.
- Whitfield, G.H., Carruthers, R.I., Haynes, D.L. (1985) Phenology and Control of the Onion Maggot (Diptera: Anthomyiidae) in Michigan Onion Production. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **12**, 189-200.
- Willis, J.H., Waldbauer, G.P., Sternburg, J.G. (1974) The initiation of development by early and late emerging morphs of *Hyalophora cecropia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **17**, 219-222.
- Workman, R.B. (1958) Biology of the onion maggot, *Hylemya antiqua* (Meigen) under field and greenhouse conditions. PhD. Thesis, Oregon State University, Corvallis.
- Zaslavski, V.A. (1988) Insect Development: Photoperiodic and Temperature Control. Berlin: Springer Verlag. 183 pp.
- ZMP (2001) ZMP-Bilanz Gemüse 2001. Zentrale Markt und Preisberichtsstelle für Erzeugnisse der Land- Forst- und Ernährungswirtschaft GmbH, Bonn. 250 pp.
- Zurlini, G. (1948) Population Biological Aspects of Genetic Control of the Onion Fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). University of Utrecht (Netherlands).
- Zwölfer, H. (1974) Das Treffpunkt-Prinzip als Kommunikationsstrategie und Isolationsmechanismus bei Bohrfliegen (Diptera: Trypetidae). *Entomologia Germanica* **1**, 11-20.
- Zwölfer, H. (1983). Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. In: R.Cavalloro (Ed.), Fruit Flies of Economic Importance. CEC/IOBC Symposium, Athens Nov. 1982. 16-30.
- Zwölfer, H. (1988) Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. *Annual Review of Entomology* **33**. 103-122.
- Zwölfer, H., Arnold-Rinehart, J. (1993). The Evolution of Interactions and Diversity in Plant-Insect Systems: The *Urophora-Eurytoma* Food Web in Galls on Palearctic Cardueae. In: E.D. Schulze & H.D. Mooney (Eds.), Flux control in biological systems. *Ecological Studies* **99**, 211-233.

Tab. A-1: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1997-1999; Beitrag (%) der Monate April bis Juli zum Gesamtflug. N=Summe Fliegen/Falle; Felder: bis=Bissendorf (Nähe Hannover); bs=Braunschweig; elz=Eltze (Nähe Hannover); fb=Freiburg; ham=Hambrücken (Nähe Mannheim); mü=Münster; mz=Mainz; nienb=Nienburg (Nähe Hannover); salz: Bühne (Nähe Salzwedel).

Jahr	Feld	Alter	N	April %	Mai %	Juni %	Juli %	August %
1997	bs3-97	2	201,2	0,0	15,7	79,5	4,5	0,3
	bs1-97	≥ 4	122,0	0,0	8,4	81,3	8,4	2,0
	bs5-97		226,6	0,0	12,7	62,1	23,7	1,5
	mz1_97		18,2	8,8	39,6	39,6	12,1	0,0
	mz2_97		68,0	2,6	33,2	45,3	15,0	3,8
	mz3_97		77,4	6,2	15,5	50,1	27,1	1,0
1998	bs4-98	1	154,7	0,0	27,2	61,4	11,2	0,2
	bs1-98	2	51,0	0,0	3,5	47,8	47,8	0,8
	ham-98		5,8	65,5	34,5	0,0	0,0	0,0
	mü0-98		20,5	0,0	95,1	4,9	0,0	0,0
	nienb-98		200,3	0,5	79,9	19,6	0,0	0,0
	salz-98		9,8	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0
	bs3-98	3	544,8	1,9	66,7	28,6	2,8	0,0
	bo-98	≥ 4	31,3	6,4	60,1	32,8	0,6	0,0
	bs2-98		130,0	2,1	52,7	41,5	3,7	0,0
	bs5-98		191,4	0,0	9,1	75,5	14,8	0,5
	elz-98		69,0	0,0	15,9	82,0	2,0	0,0
	fb-98		168,6	14,9	67,0	18,0	0,0	0,0
	mü1-98		44,0	0,0	15,5	73,6	10,9	0,0
	mz1-98		134,8	0,1	25,8	72,0	2,1	0,0
	mz2-98		345,8	0,2	35,6	51,5	12,7	0,1
	1999	mz1-99	1	83,0	0,0	18,1	79,9	2,0
boa-j-99		2	90,3	28,4	26,6	43,2	1,8	0,0
bs0-99			107,0	1,9	63,6	32,7	1,9	0,0
bs4-99			162,7	0,4	21,9	36,1	41,0	0,6
mz2-99			80,0	0,8	18,8	77,9	2,5	0,0
bis-99		3	137,6	9,2	55,1	35,6	0,1	0,0
bs1-99			30,7	8,7	54,3	25,0	12,0	0,0
mz3-99			274,3	21,0	39,2	25,9	13,9	0,0
pots-99			7,6	2,6	92,1	5,3	0,0	0,0
boa-a-99		≥ 4	173,0	28,9	48,0	22,7	0,4	0,0
bog-99			196,2	11,6	37,6	46,6	4,2	0,0
bs2-99			99,7	2,7	27,1	57,2	13,0	0,0
bs3-99			354,7	2,9	39,5	37,8	19,8	0,0
bs5-99			144,3	0,0	12,2	46,2	40,2	1,4
bs6-99			218,0	0,0	14,0	28,7	56,9	0,5
fb-99			142,8	0,8	90,2	8,7	0,3	0,0
mü1-99			142,0	2,3	56,2	36,2	5,4	0,0
mü2-99			8,0	4,2	50,0	45,8	0,0	0,0
mz4-99			184,3	6,9	51,7	39,1	2,2	0,2
mz9-99			163,8	3,1	28,2	42,2	26,5	0,0
salz-99		48,0	1,3	20,4	69,2	9,2	0,0	
elz-99	-	45,4	4,0	19,8	64,3	11,9	0,0	

Tab. A-2: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1997-1999; Deskriptive Statistik der Flugkurven; Flugzeitpunkt: basierend auf der Anzahl von Tagen ab 1. März des jeweiligen Jahres. Alter=Anlagenalter; N=Summe Fliegen/Fälle; SE: Standardfehler \bar{x} ; Q=Quartil; CV=Standardabweichung / \bar{x} *100; Spanw.=Spannweite.

Jahr	Feld	Alter	N	Flugzeitpunkt ab 1. März in Tagen							
				\bar{x}	SE	Perz ₂₅	Median	CV	Min	Max	Spanw.
1997	bs3-97	2	201,2	97,9	0,85	93,0	96,0	12,3	72	163	91
	bs1-97	≥ 4	122,0	104,9	1,41	96,0	100,0	14,9	76	167	91
	bs5-97		226,6	107,9	1,29	96,0	104,0	18,0	72	167	95
	mz1-97		18,2	92,6	5,17	78,4	95,6	23,8	45	149	104
	mz2-97		68,0	98,5	2,90	84,0	97,0	24,3	45	177	132
	mz3-97		77,4	103,5	2,74	94,0	101,0	23,3	41	160	119
1998	bs4-98	1	154,7	99,6	1,61	89,0	96,0	20,1	64	153	89
	bs1-98	2	51,0	124,6	2,85	112,2	120,0	16,3	71	153	82
	ham-98		5,8	60,8	3,51	54,2	58,0	13,9	50	75	25
	mü0-98		20,5	78,0	1,12	74,0	79,0	6,5	65	93	28
	nienb-98		200,3	81,4	0,91	74,0	78,0	15,9	53	121	68
	salz-98		9,8	73,5	0,87	72,0	74,0	3,7	65	79	14
	bs3-98	3	544,8	82,7	0,70	71,0	78,0	19,6	38	153	115
	bobo-98	≥ 4	31,3	86,4	3,04	76,0	79,0	19,7	60	142	82
	bs2-98		130,0	87,8	1,45	78,0	89,0	18,8	38	148	110
	bs5-98		191,4	105,9	1,25	96,0	100,0	16,3	61	167	106
	elz-98		69,0	99,8	1,49	93,0	99,0	12,4	71	148	77
	fb-98		168,6	76,8	1,06	68,0	75,0	17,9	54	121	67
	mü1-98		44,0	105,4	2,57	93,0	107,0	16,2	71	149	78
	mz1-98		134,8	93,9	1,08	88,0	96,0	13,3	60	144	84
	mz2-98		345,8	98,6	1,17	74,0	100,0	22,0	53	158	105
1999	mz1-99	1	83,0	101,7	1,69	92,0	109,0	15,1	63	126	63
	boa-j-99	2	90,3	82,5	2,25	60,0	81,0	26,0	53	127	74
	bs0-99		107,0	83,0	1,79	66,0	81,0	22,3	60	137	77
	bs4-99		162,7	112,6	1,76	92,0	109,0	20,0	60	155	95
	mz2-99		80,0	92,1	1,58	92,0	92,0	15,4	59	137	78
	bis-99	3	137,6	83,7	1,31	67,0	87,0	18,4	57	130	73
	bs1-99		30,7	88,7	4,26	72,7	88,0	26,6	53	151	98
	mz3-99		274,3	86,4	1,54	63,0	80,0	29,5	45	143	98
	pots-99		7,6	76,2	2,94	72,2	74,0	10,6	59	99	40
	boa-1-99	≥ 4	173,0	76,0	1,40	60,0	71,0	24,2	50	140	90
	bo2-99		196,2	86,7	1,43	70,6	92,0	23,2	36	133	97
	bs2-99		99,7	100,9	1,95	88,0	102,0	19,3	57	151	94
	bs3-99		354,7	97,7	1,12	88,0	92,0	21,6	50	151	101
	bs5-99		144,3	115,4	1,65	102,0	112,0	17,1	69	158	89
	bs6-99		218,0	118,8	1,39	98,0	129,0	17,2	77	155	78
	fb-99		142,8	76,7	1,00	67,0	71,0	15,5	53	127	74
	mü1-99		142,0	87,3	1,38	74,0	88,0	18,9	56	149	93
	mü2-99		8,0	86,0	4,90	71,0	88,7	16,1	59	105	46
	mz4-99		184,3	88,4	1,43	73,0	88,0	21,9	56	165	109
	mz9-99		163,8	105,3	1,96	85,0	109,0	23,8	56	151	95
salz-99		48,0	103,8	2,21	92,0	106,0	14,8	57	144	87	
elz-99	-	45,4	99,9	2,88	91,0	102,0	19,4	57	148	91	

Tab. A-3: Test auf geschlechtsspezifische Unterschiede der Entwicklungszeiten von überwinterten *P.-poeciloptera*-Puppen unter konstanten Bedingungen im Labor (20°C; L:D 16:8) sowie im Freiland. Z, P: Z-Wert und Signifikanz MANN-WHITNEY U-Test.

Temperatur	Probe	sex	N	\bar{x}	SE	Median	Z	P
<u>Puppen 1997 / Schlupf 1998</u>								
20°C const.	eltze	♀	25	45,3	2,20	47	-0,233	0,816
		♂	21	47,2	2,42	42		
	hambr	♀	11	14,8	1,56	12	0,000	1,000
		♂	11	13,7	0,85	13		
	mz97	♀	20	45,2	2,33	47	-1,047	0,295
		♂	26	42,6	1,57	42		
	walle12	♀	21	44,3	1,73	44	-0,085	0,932
		♂	10	43,8	2,80	43		
	walle3_j	♀	22	30,0	3,35	28	-0,831	0,406
		♂	23	33,6	3,56	33		
	walle5	♀	19	49,0	2,10	47	1,027	0,304
		♂	23	51,7	2,20	54		
Freiland	mz	♀	21	97,1	2,81	99	-0,470	0,638
		♂	28	100,4	2,08	99		
	w_IIIj	♀	20	82,1	4,79	74	-0,184	0,854
		♂	15	80,5	5,38	78		
	w_XII	♀	22	108,4	3,85	104,5	-0,165	0,869
		♂	22	107,1	1,94	108		
	w_XIII	♀	9	107,4	2,47	110	2,146	0,032
		♂	9	115,6	1,81	113		
	w2_alt	♀	20	111,8	1,91	113	-0,150	0,883
		♂	20	111,1	2,17	114		
<u>Puppen 1998 / Schlupf 1999</u>								
20°C const.	bahlke 4j	♂	15	47,9	3,49	47	-1,605	0,109
		♀	16	53,5	2,21	51,5		
	bo-a	♂	30	29,0	1,97	27,5	-1,680	0,093
		♀	30	33,7	1,80	33		
	bo-g	♂	37	28,3	2,36	26	-0,482	0,630
		♀	37	29,5	2,46	25		
	bs-1 thune 2	♂	18	44,7	5,27	47,5	-1,140	0,254
		♀	14	53,6	5,63	57		
	bs-2 thune a	♂	17	47,9	2,91	50	-0,554	0,579
		♀	12	50,4	2,99	50,5		
	bs-3	♂	40	50,5	1,91	51	-1,990	0,047
		♀	37	46,1	1,20	46		
	bs-4 maul 1j	♂	22	51,7	4,26	56,5	-0,532	0,601
		♀	21	52,0	3,40	52		
	bs-5	♂	18	70,6	2,18	70,5	-2,019	0,043
		♀	42	64,2	1,55	65		
	eltze alt	♂	22	57,0	3,35	58	-0,433	0,665
		♀	12	59,5	3,45	57		

Temperatur	Probe	sex	N	Mittelwert	SE	Median	Z	P
	gimlin	♂	27	55,3	2,31	56	-1,519	0,129
		♀	13	61,8	2,54	62		
	inf 1	♂	43	18,3	0,94	15	-2,033	0,042
		♀	43	21,5	1,30	17		
	inf 2	♂	12	55,1	2,60	54,5	-3,106	0,002
		♀	10	37,4	5,20	45		
	inf 3	♂	26	41,3	3,92	48	-1,506	0,132
		♀	18	50,7	4,29	54,5		
	maul 14j	♂	33	65,0	2,22	63	-0,556	0,578
		♀	43	62,5	1,48	60		
	mü-2	♂	22	44,1	2,60	44,5	-0,124	0,901
		♀	26	45,8	2,41	45		
	mz-2	♂	26	37,3	2,30	38,5	-2,025	0,043
		♀	33	44,0	2,09	43		
	mz-3	♂	29	57,3	2,96	53	-1,235	0,217
		♀	36	52,5	2,27	51		
	mz-5 labor	♂	47	39,5	1,56	41	-0,249	0,803
		♀	52	39,8	1,37	40		
	mz-5 out	♂	38	61,4	2,24	61	-1,776	0,076
		♀	51	56,8	1,34	55		
	mz-7	♂	31	44,3	2,90	42	-1,982	0,048
		♀	36	52,6	2,74	52		
	mz-brez	♂	16	47,0	3,30	44	-0,763	0,446
		♀	25	48,9	2,17	49		
	mz-f	♂	28	58,8	2,74	59	-0,859	0,390
		♀	21	63,0	3,01	62		
nien 2j	♂	29	34,7	1,86	33	-1,224	0,221	
	♀	27	38,0	2,28	39			
watenbüttel	♂	15	60,1	2,88	57	-0,306	0,759	
	♀	10	61,1	2,67	59,5			
Freiland	bo-a	♂	13	44,2	3,31	43	-0,439	0,660
		♀	16	40,5	2,80	41		
	bo-g	♂	17	38,4	3,69	39	-0,481	0,631
		♀	23	36,8	2,81	32		
	bs-3	♂	11	67,8	5,84	68	-1,356	0,175
		♀	12	79,5	5,20	83		
bs-4 maul 1j	♂	19	76,9	4,49	82	-0,071	0,943	
	♀	25	79,7	2,90	82			
bs-5	♂	17	83,9	2,69	86	-0,455	0,649	
	♀	22	84,7	2,60	86			
maul 14j	♂	19	78,9	1,68	78	-1,499	0,134	
	♀	21	82,7	1,97	82			
mü-2	♂	26	58,8	3,04	59	-0,138	0,890	
	♀	19	60,1	3,34	58			
mz-2	♂	25	57,1	4,72	62	-0,331	0,741	
	♀	27	57,2	3,91	67			

Fortsetzung Tab. A-3

Temperatur	Probe	sex	N	Mittelwert	SE	Median	Z	P
	mz-3	♂	31	65,7	2,20	67	-0,393	0,694
		♀	32	63,4	2,92	67		
	mz-f	♂	28	61,9	2,85	65	-0,196	0,845
		♀	33	63,0	2,29	65		
	watenbüttel	♂	23	76,5	2,49	76	-0,762	0,446
		♀	13	79,1	1,89	78		
<u>Puppen 1999 / Schlupf 2000</u>								
	a1	♀	36	30,1	2,11	29	-2,198	0,028
		♂	36	22,9	2,24	17		
	a2	♀	45	30,8	2,63	26	-0,101	0,92
		♂	50	28,7	1,83	28		
	a3	♀	30	71,4	4,16	74	-0,708	0,479
		♂	28	72,5	4,66	80		
	a4	♀	35	45,6	4,00	50	-0,753	0,451
		♂	49	42,0	3,79	34		
	a5	♀	64	42,8	2,50	48,5	-1,054	0,292
		♂	59	46,2	2,95	51		
	a6	♀	53	39,5	2,28	42	-0,836	0,403
		♂	47	37,0	2,50	41		
	a7	♀	18	41,0	2,71	41,5	0,498	0,618
		♂	20	37,4	3,47	40,5		
	a8	♀	7	36,7	4,56	42	0,114	0,909
		♂	3	36,7	13,37	43		
	a9	♀	8	30,1	6,24	27,5	0,737	0,461
		♂	8	37,4	5,46	36		
	a10	♀	42	53,7	1,44	54	-1,019	0,308
		♂	35	50,8	2,08	50		
	a11	♀	39	54,4	2,10	54	-1,176	0,240
		♂	47	50,0	2,38	48		
	a12	♀	73	48,5	1,32	47	-1,048	0,295
		♂	52	52,1	2,11	47		
	a13	♀	66	31,4	1,93	28	-0,908	0,364
		♂	57	27,7	1,43	28		
	a14	♀	41	78,1	2,22	78	-1,153	0,294
		♂	33	74,8	2,22	74		
	a15	♀	38	64,3	2,10	63,5	-0,087	0,931
		♂	33	66,3	2,92	61		
	a16	♀	38	49,2	3,15	54	-0,130	0,897
		♂	34	49,9	3,59	55		
	a17	♀	42	68,3	2,01	64,5	-0,207	0,836
		♂	31	67,1	2,43	66		
	a18	♀	55	34,8	1,62	34	-0,359	0,719
		♂	44	36,0	1,78	33,5		
	a19	♀	28	61,0	2,71	57,5	-0,684	0,494
		♂	36	58,9	2,57	56		

Fortsetzung Tab. A-3

ANHANG

Temperatur	Probe	sex	N	Mittelwert	SE	Median	Z	P
	a20	♀	19	37,1	1,54	35	-0,918	0,359
		♂	23	35,8	1,99	34		
	a21	♀	67	59,3	1,97	60	-1,438	0,138
		♂	65	55,6	1,88	55		
	a22	♀	2	55,0	5,00	55	-0,926	0,355
		♂	4	48,0	9,44	40,5		
	a23	♀	33	76,9	3,12	80	-1,013	0,311
		♂	37	73,8	2,68	68		
	a24	♀	19	47,4	2,99	49	-0,529	0,597
		♂	14	49,7	4,62	53		
	a25	♀	49	39,6	2,51	38	-1,058	0,290
		♂	41	38,0	3,79	33		
	a26	♀	15	61,7	3,74	61	-0,888	0,375
		♂	10	67,9	5,06	70,5		
a27	♀	30	29,5	1,48	29,5	-0,837	0,403	
	♂	35	31,7	1,71	32			
Freiland	a13	♀	64	71,1	1,91	67	-0,992	0,321
		♂	47	68,0	1,97	63		
	a15	♀	19	105,9	1,24	106	-1,283	0,200
		♂	16	106,2	2,33	109,5		
	a16	♀	28	97,8	3,97	106,5	-2,528	0,011
		♂	29	87,0	3,99	99		
	a17	♀	20	104,6	1,65	105,5	-0,573	0,567
		♂	27	104,7	1,90	109		
	a27	♀	26	78,6	2,32	75	-0,454	0,650
		♂	25	76,4	1,73	75		

Tab. A-4: Wetterdaten (Tagesmittelwerte) der Versuchsstandorte 1997-1999; NS: Niederschlag; SO: Sonneneinstrahlung.

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
Mainz	97	2	5,2	10,9	-1,4	3,6	8,5	-0,5	48,5	
LPP	97	3	8,3	13,2	3,4	7,8	11,0	4,0	20,0	
	97	4	8,4	13,2	4,5	9,9	13,0	5,8	29,7	
	97	5	14,4	21,7	7,2	15,9	21,1	10,8	50,8	
	97	6	17,0	22,6	12,9	18,8	22,3	15,6	72,3	
	97	7	18,6	21,7	14,7	21,2	25,1	17,7	43,3	
	97	8	21,4	24,6	15,2	23,8	26,4	17,6	16,7	
	97	9	15,3	21,8	10,9	17,4	22,0	14,7	8,7	
	97	10	8,7	18,9	1,5	10,2	17,3	2,9	46,2	
	97	11	5,0	10,3	-0,4	5,3	8,5	1,8	51,7	
	97	12	3,7	11,1	-3,1	3,7	7,4	0,7	36,7	
		Summe	125,9	189,9	65,3	137,5	182,6	91,1	424,6	

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
Mainz	98	1	3,2	9,5	-4,3	3,2	6,9	-0,1	32,3	
LPP	98	2	4,1	10,6	-6,8	2,4	8,1	-1,7	10,6	
	98	3	7,2	15,1	2,0	6,6	12,2	4,1	26,7	
	98	4	9,7	15,6	4,2	10,5	15,3	6,4	80,3	
	98	5	15,7	22,8	10,3	18,1	22,5	13,0	42,6	
	98	6	18,1	25,0	11,2	20,5	24,1	15,6	45,5	
	98	7	17,7	24,3	12,1	19,7	23,5	15,7	62,7	
	98	8	18,8	27,5	11,7	21,0	26,3	15,2	27,6	
	98	9	14,5	19,0	9,9	15,5	18,2	12,9	91,9	
	98	10	10,0	14,2	6,2	11,1	15,0	7,1	141,6	
	98	11	3,2	10,4	-4,4	4,1	9,5	0,0	50,6	
	98	12	2,4	9,4	-2,2	2,3	5,9	0,8	34,7	
		Summe	124,5	203,5	49,8	135,1	187,5	89,0	647,1	
Mainz	99	1	3,8	-2,6	12,2	2,7	-0,4	8,9	51,6	
LPP	99	2	2,0	-3,9	7,6	1,4	-0,9	6,5	32,9	
	99	3	7,1	2,5	11,9	6,1	1,4	10,2	61,9	
	99	4	10,7	4,9	15,5	10,2	4,1	17,1	55,5	
	99	5	15,6	10,4	22,9	16,2	11,4	23,6	22,6	
	99	6	17,3	13,9	21,9	18,7	13,0	23,7	36,6	
	99	7	20,8	15,8	25,3	21,7	16,3	27,8	143,0	
	99	8	18,9	14,8	23,3	19,5	15,8	26,3	94,2	
	99	9	18,6	14,8	22,9	18,7	13,6	23,6	40,7	
	99	10	10,2	5,1	15,7	9,1	4,2	13,9	34,2	
	99	11	4,4	-1,8	13,5	3,7	0,3	12,0	42,5	
	99	12	3,4	-3,8	9,7	2,3	-0,3	8,2	79,6	
		Summe	132,9	70,2	202,5	130,4	78,5	201,8	695,3	
Oldenburg	98	1	4,2	10,6	-3,2	3,0	7,8	-0,9	79,5	54,7
DWD	98	2	5,9	10,9	-6,0	4,5	9,0	-3,4	26,4	57,8
	98	3	6,4	15,2	1,5	5,3	13,4	0,7	82,8	125,6
	98	4	8,9	14,6	3,7	8,6	15,0	3,2	102,3	94,1
	98	5	13,9	21,5	9,0	14,4	19,1	9,4	38,2	231,1
	98	6	15,8	23,8	11,3	16,1	23,4	9,4	169,0	153,7
	98	7	15,8	22,7	12,1	16,2	23,9	12,0	98,3	170,4
	98	8	16,0	22,7	11,5	16,5	23,5	11,6	73,1	186,4
	98	9	13,7	17,4	7,5	13,6	17,1	8,9	77,9	87,0
	98	10	8,9	14,8	4,9	8,0	12,9	4,2	165,9	67,4
	98	11	2,5	9,3	-5,8	2,3	9,0	-1,5	71,6	54,5
	98	12	2,3	10,4	-8,4	1,9	8,3	-2,1	113,5	43,0
		Summe	114,4	194,0	38,1	110,3	182,4	51,5	1098,5	1325,7
Oldenburg	99	1	4,2	11,1	-3,1	3,0	7,6	-0,6	63,0	37,7
DWD	99	2	2,2	8,8	-5,5	1,9	6,1	0,0	90,4	58,9
	99	3	6,3	13,3	2,3	5,0	11,1	0,7	67,6	100,1
	99	4	9,5	13,3	2,8	8,6	13,4	3,2	53,7	171,2
	99	5	13,2	19,5	7,4	12,8	20,6	7,3	45,8	206,8
	99	6	14,8	17,9	12,0	15,7	20,7	11,9	48,5	229,1
	99	7	18,8	23,4	14,8	19,4	23,7	14,4	50,7	245,0
	99	8	17,3	23,9	13,8	17,1	23,7	12,6	73,3	156,1
	99	9	17,9	22,1	13,7	17,7	22,4	13,2	38,7	193,3
	99	10	10,1	14,4	3,7	8,7	14,1	2,5	41,2	117,5
	99	11	5,4	12,5	-0,4	4,4	13,0	0,0	29,0	56,4

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	99	12	3,8	9,0	-0,9	2,6	7,7	0,1	181,2	35,5
		Summe	123,6	189,2	60,7	117,2	184,1	65,3	783,1	1607,6
Münster	97	1	-2,2	4,7	-16,3	-0,6	0,0	-1,9	4,3	72,1
DWD	97	2	5,7	10,8	-0,5	2,7	8,3	-0,6	107,7	55,4
	97	3	7,3	11,3	1,9	6,8	10,4	3,4	33,4	100,4
	97	4	7,3	11,8	3,0	9,4	12,5	4,8	36,4	175,2
	97	5	12,8	21,5	6,1	16,1	24,4	10,3	81,6	198,9
	97	6	16,3	22,4	11,9	19,6	24,4	7,8	78,4	236,4
	97	7	17,6	21,2	14,7	9,9	13,0	7,9	101,5	169,4
	97	8	20,8	25,3	16,0	19,0	27,0	9,5	75,0	230,2
	97	9	13,9	20,8	8,7	15,1	20,8	10,2	24,3	181,8
	97	10	8,9	17,5	-1,5	8,7	15,6	0,9	47,7	127,6
	97	11	5,5	11,6	-0,4	4,5	9,3	0,4	28,0	55,4
	97	12	4,2	11,1	-5,2	3,2	9,3	-2,8	65,5	28,9
		Summe	117,9	190,0	38,4	114,4	175,0	49,9	683,8	1631,7
Münster	98	1	4,3	11,0	-5,0	3,3	8,6	-1,0	46,8	65,7
DWD	98	2	5,8	11,4	-5,5	4,5	9,3	-3,6	11,0	69,2
	98	3	6,9	16,4	1,1	6,0	15,1	1,0	81,8	97,4
	98	4	9,2	15,6	3,3	9,0	15,5	2,8	99,3	82,7
	98	5	14,6	23,0	8,7	15,2	23,1	7,8	62,5	204,9
	98	6	15,9	24,8	11,1	16,3	23,3	9,9	142,2	138,5
	98	7	16,3	23,6	11,5	16,6	24,8	12,4	49,9	129,3
	98	8	16,8	25,0	11,7	17,3	25,6	11,1	49,0	190,2
	98	9	14,5	17,7	9,9	14,4	18,2	10,5	169,4	101,1
	98	10	9,4	14,5	5,3	8,9	13,0	4,6	177,2	45,0
	98	11	3,1	11,1	-4,6	2,7	9,8	-3,4	82,1	52,8
	98	12	3,2	10,8	-8,9	2,4	9,9	-1,8	84,1	51,7
		Summe	120,0	204,9	38,4	116,6	196,2	50,3	1055,3	1228,5
Münster	99	1	4,7	12,5	-1,9	3,7	9,9	-0,3	65,5	39,7
DWD	99	2	2,6	8,6	-3,8	2,4	6,8	-0,2	56,9	52,0
	99	3	6,9	12,2	3,6	6,4	11,7	2,2	76,8	116,6
	99	4	10,2	15,0	3,8	10,0	14,5	4,2	56,1	171,1
	99	5	14,0	20,4	9,2	14,3	22,9	8,2	66,7	222,2
	99	6	15,5	19,9	12,1	16,6	20,7	12,2	47,2	228,1
	99	7	19,7	23,6	14,8	20,4	24,6	15,0	83,1	263,1
	99	8	17,5	24,5	12,6	17,7	24,2	11,7	87,3	155,7
	99	9	17,8	22,9	13,7	17,3	21,1	12,3	80,1	179,9
	99	10	10,1	14,1	4,6	8,7	13,5	3,4	53,6	108,2
	99	11	5,5	12,7	-1,5	4,4	13,0	0,2	45,9	59,0
	99	12	3,8	9,0	-2,0	2,7	7,6	0,1	105,1	29,5
		Summe	128,1	195,5	65,1	124,6	190,5	69,0	824,3	1625,1
Hannover	97	1	-1,9	6,0	-17,3	-0,1	0,3	-1,1	9,5	69,1
DWD	97	2	5,5	10,7	-1,6	2,9	8,9	-1,8	75,9	70,8
	97	3	6,3	12,1	1,3	6,1	9,7	2,0	49,9	109,9
	97	4	6,8	12,1	2,7	8,6	12,1	4,1	35,5	178,2
	97	5	12,7	20,7	6,3	16,2	23,4	11,1	54,9	217,8
	97	6	16,3	21,1	11,5	18,8	25,5	7,3	71,1	243,8
	97	7	17,7	21,1	14,6	9,9	13,1	7,7	111,1	195,6
	97	8	20,5	25,3	15,3	19,0	26,7	8,4	42,9	254,4
	97	9	14,1	22,1	8,6	15,6	23,9	10,2	16,5	178,5
	97	10	8,4	18,0	-1,2	8,1	16,7	0,6	24,3	109,7

Fortsetzung Tab. A-4

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	97	11	4,7	12,1	-0,4	3,6	8,4	0,1	44,2	46,6
	97	12	3,0	10,6	-8,7	1,8	8,9	-4,9	60,7	21,4
		Summe	113,9	191,9	31,2	110,3	177,6	43,7	596,5	1695,8
Hannover	98	1	4,2	11,0	-4,5	2,9	7,9	-1,0	47,3	66,2
DWD	98	2	6,2	12,0	-6,9	4,7	9,9	-4,1	10,5	76,4
	98	3	6,0	14,0	0,4	5,0	12,1	0,3	66,9	103,6
	98	4	9,4	13,9	4,7	9,0	14,8	3,1	81,5	88,4
	98	5	14,2	21,1	8,3	15,1	20,8	8,2	11,5	227,5
	98	6	16,4	23,9	11,0	16,8	25,8	10,4	81,4	160,6
	98	7	16,3	25,3	12,0	16,5	24,1	12,4	48,2	137,3
	98	8	16,6	24,1	11,2	17,3	24,7	11,2	63,2	176,7
	98	9	14,0	18,8	8,9	13,8	17,0	9,8	40,8	98,4
	98	10	9,1	15,1	4,5	8,0	12,4	4,0	132,1	54,8
	98	11	2,4	10,0	-6,8	2,1	8,6	-3,8	58,9	32,7
	98	12	2,3	10,9	-7,3	1,2	8,0	-2,9	47,3	51,5
		Summe	117,1	200,1	35,5	112,4	186,1	47,6	689,6	1274,1
Hannover	99	1	4,2	12,3	-3,7	2,9	8,3	-0,9	43,4	49,4
DWD	99	2	1,9	8,0	-4,8	1,4	5,3	-2,1	46,8	39,7
	99	3	6,3	12,7	2,4	4,9	10,9	0,7	42,4	105,9
	99	4	9,8	14,2	3,7	9,0	13,0	2,3	45,3	168,5
	99	5	13,8	21,2	8,5	14,2	23,5	8,8	30,7	247,0
	99	6	15,6	19,6	11,6	16,9	21,2	11,2	45,7	244,4
	99	7	19,6	23,8	14,9	20,3	24,8	14,0	52,5	268,8
	99	8	17,3	23,1	13,4	17,0	22,5	11,9	95,1	162,1
	99	9	17,9	21,9	14,3	17,3	20,2	13,2	42,7	211,1
	99	10	10,0	14,5	3,0	8,6	13,7	2,0	38,5	104,6
	99	11	5,2	13,4	-1,1	4,2	12,8	-0,4	17,3	53,6
	99	12	3,9	8,8	-0,6	2,5	7,1	0,0	70,2	37,8
		Summe	125,4	193,5	61,5	119,3	183,3	60,7	570,6	1692,9
Braunschweig	97	1	-2,3	6,0	-17,9	-0,3	0,1	-1,7	13,0	63,3
DWD	97	2	5,2	11,0	-1,6	2,5	8,6	-1,0	74,1	88,0
	97	3	6,2	12,2	0,4	6,1	9,7	1,1	55,1	116,3
	97	4	6,8	12,2	2,6	8,6	11,7	3,9	44,0	189,4
	97	5	12,8	20,9	6,7	16,2	24,6	10,4	76,8	219,8
	97	6	16,2	21,3	11,8	19,6	25,6	7,6	60,5	266,2
	97	7	17,7	20,3	14,7	10,1	12,7	7,7	74,4	213,1
	97	8	20,9	25,8	14,6	19,6	27,2	8,3	25,2	269,0
	97	9	14,3	22,8	8,8	15,9	23,9	10,1	14,2	192,7
	97	10	8,3	17,7	-1,2	8,2	15,8	0,6	41,4	117,4
	97	11	4,4	11,5	-0,6	3,3	7,4	0,1	52,3	43,5
	97	12	2,7	10,5	-9,0	1,5	8,4	-5,1	68,1	25,4
		Summe	113,1	192,3	29,4	111,2	175,7	42,0	599,1	1804,1
Braunschweig	98	1	3,9	11,0	-5,6	2,6	8,4	-3,9	37,3	61,1
DWD	98	2	5,9	12,1	-7,2	4,1	9,2	-5,8	8,2	84,2
	98	3	5,8	13,9	0,7	4,6	12,9	0,5	58,2	108,7
	98	4	9,6	14,9	4,7	9,0	15,0	4,0	78,9	102,0
	98	5	14,2	20,9	8,6	15,2	20,2	6,9	47,1	226,8
	98	6	16,4	23,1	10,9	17,6	24,8	11,3	92,9	175,1
	98	7	16,2	25,2	11,5	16,6	24,1	12,1	64,7	145,8
	98	8	16,7	24,8	11,2	17,4	25,4	11,1	66,9	186,5
	98	9	13,8	18,8	8,7	13,9	17,2	10,1	52,5	94,5

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	98	10	8,8	15,0	4,2	8,0	12,7	4,0	140,1	58,1
	98	11	2,1	9,8	-6,4	2,1	9,0	-3,6	51,2	37,3
	98	12	1,9	10,1	-6,9	1,0	7,6	-3,0	36,8	62,4
		Summe	115,3	199,5	34,2	112,1	186,5	43,7	734,8	1342,5
Braunschweig	99	1	4,0	12,1	-4,1	2,8	8,2	-0,9	53,3	49,5
DWD	99	2	1,4	7,5	-5,5	1,4	5,7	-0,3	57,6	41,8
	99	3	6,0	12,1	2,2	4,7	10,8	0,6	44,7	104,3
	99	4	9,8	14,1	3,6	9,3	13,2	3,4	39,8	180,6
	99	5	13,9	20,7	8,8	14,7	22,9	9,5	52,6	248,9
	99	6	15,6	19,6	11,7	17,1	22,0	11,7	60,9	256,5
	99	7	19,5	25,1	14,8	21,2	25,4	16,1	22,0	252,7
	99	8	17,4	22,6	13,5	17,9	22,4	13,2	54,9	178,4
	99	9	17,9	22,1	14,4	17,7	20,8	13,2	38,9	215,4
	99	10	9,9	14,9	3,6	8,5	13,4	1,8	42,6	104,8
	99	11	4,8	13,2	-1,7	3,7	11,6	-0,7	15,1	62,9
	99	12	3,6	8,6	-1,1	2,0	6,8	-0,5	54,8	34,6
		Summe	123,7	192,7	60,1	120,8	183,2	67,1	537,2	1730,4
Gardelegen	97	1	-2,9	4,7	-21,1	-1,3	0,1	-4,7	11,8	72,0
DWD	97	2	4,7	10,6	-2,7	2,9	8,4	-1,1	64,6	78,5
	97	3	5,4	12,5	0,2	5,9	10,2	0,9	24,9	118,6
	97	4	6,4	12,2	1,5	8,5	13,2	3,9	26,2	174,3
	97	5	12,8	21,8	6,8	17,0	24,7	10,8	54,4	207,7
	97	6	16,6	22,7	12,4	20,9	25,9	14,8	38,1	250,9
	97	7	18,2	20,8	15,4	21,4	25,0	16,2	108,4	202,6
	97	8	20,7	25,3	14,3	23,3	27,6	15,3	41,2	250,7
	97	9	13,9	21,4	7,2	15,7	22,3	11,1	16,9	184,2
	97	10	7,9	18,1	-1,9	7,8	15,6	0,7	33,1	120,8
	97	11	3,6	10,5	-1,4	2,7	6,5	-0,6	27,7	49,9
	97	12	2,0	9,8	-9,7	1,0	7,7	-4,7	70,3	30,5
		Summe	109,3	190,3	21,1	125,6	187,2	62,6	517,6	1740,7
Gardelegen	98	1	3,2	10,1	-5,5	2,2	8,1	-3,8	53,9	61,5
DWD	98	2	5,7	11,7	-8,9	4,6	9,5	-3,7	7,3	65,9
	98	3	5,2	13,2	0,1	4,4	11,0	0,3	41,0	109,2
	98	4	9,4	15,8	4,5	9,4	16,4	4,2	68,5	102,4
	98	5	14,3	19,7	8,5	15,8	21,4	8,6	13,4	229,0
	98	6	16,5	22,5	11,2	17,7	24,3	11,9	84,2	180,5
	98	7	16,5	24,2	11,9	16,7	23,0	11,6	55,1	155,4
	98	8	16,8	24,2	11,3	17,5	25,7	10,8	44,7	187,6
	98	9	13,6	19,1	8,4	13,9	17,8	10,1	61,1	67,7
	98	10	8,7	15,4	3,9	7,6	12,4	3,1	135,4	58,7
	98	11	1,6	9,4	-8,0	1,5	7,8	-4,0	46,4	33,1
	98	12	1,1	10,5	-9,8	0,1	6,4	-4,1	27,3	69,3
		Summe	112,7	195,8	27,6	111,5	183,8	45,0	638,3	1320,3
Gardelegen	99	1	3,3	11,1	-3,4	1,9	7,5	-2,5	38,7	44,5
DWD	99	2	1,1	7,9	-6,5	1,0	5,5	-0,4	54,3	47,4
	99	3	5,5	10,6	2,0	4,5	9,9	0,7	41,6	101,3
	99	4	9,6	14,4	4,3	9,1	13,6	4,1	35,3	164,1
	99	5	13,9	20,1	8,7	14,7	21,0	8,9	38,2	231,6
	99	6	15,6	19,8	12,1	17,3	21,6	11,4	50,2	231,6
	99	7	20,1	24,7	15,8	21,7	25,5	18,3	10,3	250,1
	99	8	17,6	22,6	13,8	17,7	21,8	14,0	47,1	168,0

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	99	9	17,4	21,6	14,2	17,4	21,5	13,0	25,5	207,8
	99	10	9,7	15,0	3,5	8,6	13,6	1,5	22,9	114,8
	99	11	4,2	13,5	-3,7	3,4	10,1	-1,0	17,1	57,8
	99	12	3,1	8,6	-1,4	1,8	6,1	-0,6	65,9	35,4
		Summe	121,0	189,8	59,6	119,1	177,7	67,4	447,1	1654,4
Bonn	97	1	-1,0	6,6	-15,3	-0,9	0,0	-3,9	6,4	59,9
DWD	97	2	6,3	12,1	-0,6	2,8	8,8	-0,7	79,2	60,8
	97	3	8,4	13,1	2,9	8,2	11,0	4,1	39,4	120,1
	97	4	7,6	12,2	4,3	10,0	13,2	6,0	55,3	181,9
	97	5	13,3	20,9	5,3	16,9	25,4	10,7	96,3	200,1
	97	6	16,2	22,4	12,3	19,2	25,3	7,9	202,8	174,3
	97	7	17,6	20,7	15,2	10,1	12,4	7,5	94,1	182,8
	97	8	20,7	25,4	15,2	19,4	26,3	9,3	47,7	244,7
	97	9	14,4	21,6	10,7	16,2	23,4	10,3	20,7	208,5
	97	10	9,3	17,4	0,8	9,1	17,5	1,0	62,6	135,0
	97	11	5,8	11,9	-1,3	4,7	10,7	0,5	37,2	65,9
	97	12	4,4	11,5	-2,8	3,4	8,7	-0,6	73,0	34,8
		Summe	123,1	195,8	46,7	119,2	182,7	52,1	814,7	1668,8
Bonn	98	1	4,3	10,3	-4,8	2,9	7,1	-2,8	32,9	62,0
DWD	98	2	5,8	11,6	-5,4	4,5	9,8	-3,2	12,3	105,1
	98	3	7,1	17,1	-0,1	6,2	14,7	1,0	66,2	99,5
	98	4	9,7	16,4	3,6	8,9	14,7	2,5	71,9	81,6
	98	5	15,2	23,3	9,3	15,7	23,2	8,8	54,1	200,5
	98	6	16,7	25,6	10,7	17,4	25,8	11,0	174,9	163,5
	98	7	16,5	25,2	12,2	17,2	24,1	12,5	69,4	120,8
	98	8	17,2	25,5	11,7	18,1	25,6	10,5	43,8	194,6
	98	9	14,8	18,9	9,6	14,4	17,6	10,2	162,8	93,5
	98	10	9,7	14,3	5,8	9,3	12,7	4,3	127,0	34,9
	98	11	3,2	11,0	-5,0	2,6	9,0	-3,8	88,8	70,4
	98	12	3,6	9,9	-2,5	2,4	8,2	-0,2	43,3	36,1
		Summe	123,9	209,2	45,0	119,7	192,5	50,8	947,4	1262,5
Bonn	99	1	4,8	12,8	-2,6	3,4	9,8	0,0	87,5	51,9
DWD	99	2	2,5	8,5	-5,3	2,1	7,9	-0,4	68,8	56,0
	99	3	7,6	12,7	2,9	6,3	11,3	2,6	59,2	115,3
	99	4	10,1	15,3	2,8	9,4	14,2	2,8	74,8	161,0
	99	5	14,9	21,8	8,9	15,5	23,1	10,8	61,7	222,3
	99	6	15,6	20,5	11,9	16,5	22,5	11,4	85,3	187,0
	99	7	19,8	23,4	14,0	20,8	25,8	15,0	49,3	234,4
	99	8	18,1	23,6	12,4	18,6	24,9	12,4	86,3	180,8
	99	9	18,1	23,3	13,3	17,7	21,6	13,3	72,3	167,8
	99	10	10,3	14,5	5,4	9,2	14,4	4,3	49,8	113,1
	99	11	5,2	12,5	-3,5	4,2	14,2	-0,5	35,3	70,7
	99	12	4,2	8,7	-1,2	2,8	7,9	-0,4	88,3	25,2
		Summe	131,1	197,4	59,1	126,4	197,6	71,3	818,6	1585,5
Mannheim	97	1	-3,2	3,4	-12,4	-0,2	0,0	-2,0	31,0	37,0
DWD	97	1	-2,9	3,3	-12,5	-0,8	1,5	-1,5	8,7	
	97	2	5,8	11,1	-1,0	2,7	8,9	0,0	50,4	82,5
	97	3	8,9	12,4	3,9	9,0	14,4	5,9	28,6	116,2
	97	4	8,9	12,8	5,2	12,0	16,6	5,4	34,0	204,0
	97	5	14,7	21,9	7,3	18,5	25,6	10,5	58,8	231,4
	97	6	17,5	23,1	13,5	21,0	26,8	7,8	81,4	167,0

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	97	7	18,9	21,4	16,2	10,3	12,6	7,7	109,9	207,1
	97	8	21,9	25,5	15,7	20,1	27,3	9,4	35,4	266,8
	97	9	16,3	23,1	11,4	17,9	25,1	11,3	17,4	236,1
	97	10	9,6	20,2	2,1	9,8	20,1	1,8	51,8	123,5
	97	11	5,3	10,2	0,3	4,6	9,4	0,5	59,0	66,6
	97	12	3,8	11,1	-2,3	2,6	9,1	-0,5	67,4	24,9
		Summe	128,7	196,2	59,8	127,9	197,4	58,3	602,8	1726,1
Mannheim	98	1	3,5	9,9	-5,0	2,7	6,5	-2,4	48,0	65,8
DWD	98	2	4,5	9,7	-7,1	3,1	9,2	-3,4	24,4	134,7
	98	3	7,7	16,0	1,8	6,5	13,7	1,1	33,8	131,3
	98	4	10,4	15,6	4,7	9,7	16,6	3,9	106,2	113,1
	98	5	16,2	23,5	10,5	17,1	23,4	10,6	58,6	242,0
	98	6	18,8	25,5	12,5	20,1	27,4	12,4	48,8	188,7
	98	7	18,6	24,9	13,2	19,3	24,8	14,5	49,5	141,1
	98	8	19,7	27,6	11,7	20,4	27,3	13,8	21,3	258,3
	98	9	15,2	19,9	10,5	15,0	19,8	10,4	93,6	94,6
	98	10	10,7	15,1	6,2	10,0	13,6	5,4	111,2	38,3
	98	11	3,2	11,2	-5,0	3,0	9,6	-0,6	73,8	49,7
	98	12	2,6	10,7	-2,1	1,4	6,5	-0,4	28,2	42,6
		Summe	131,2	209,6	51,9	128,3	198,4	65,3	697,4	1500,2
Mannheim	99	1	3,8	11,9	-3,1	2,6	8,3	-0,6	50,4	73,7
DWD	99	2	2,1	7,8	-4,2	1,0	6,6	-1,0	61,7	58,9
	99	3	7,4	12,2	3,1	6,1	10,7	2,0	73,6	110,5
	99	4	11,3	16,1	5,6	10,8	17,5	4,1	42,6	176,3
	99	5	16,0	23,6	10,6	16,6	23,8	12,0	35,7	206,8
	99	6	17,6	21,9	13,8	19,3	24,9	13,5	55,8	207,7
	99	7	21,4	25,5	15,9	22,3	28,3	16,4	76,9	247,9
	99	8	19,7	24,2	16,2	20,8	27,2	16,2	32,3	209,3
	99	9	19,1	22,5	15,3	19,7	24,0	14,3	35,5	204,6
	99	10	10,6	15,8	6,5	9,5	13,6	5,2	31,1	133,0
	99	11	4,7	13,5	-1,4	4,0	12,4	0,1	52,5	69,5
	99	12	3,4	10,0	-7,4	2,6	8,2	-0,5	85,2	26,3
		Summe	205,0	71,0	135,4	205,5	81,7	633,3	1724,5	
Freiburg	98	1	4,6	11,8	-3,9	3,2	7,4	-2,3	58,3	75,8
DWD	98	2	6,1	12,8	-4,4	4,8	11,6	-2,7	30,6	169,8
	98	3	8,0	17,6	2,7	6,8	14,6	1,6	57,2	145,3
	98	4	10,8	16,9	3,4	9,9	16,5	3,4	134,2	133,3
	98	5	17,0	23,4	11,0	17,6	24,1	8,9	49,7	265,8
	98	6	19,6	27,2	11,3	20,8	28,2	11,4	75,9	255,4
	98	7	20,3	29,1	15,0	20,9	26,0	16,6	50,0	176,8
	98	8	20,4	29,6	13,5	21,0	29,4	12,8	86,2	267,7
	98	9	15,6	22,5	9,9	15,4	21,4	10,2	124,5	135,1
	98	10	11,7	16,0	6,9	10,7	14,4	6,6	91,4	57,2
	98	11	3,8	14,0	-5,4	3,4	11,5	-2,5	67,5	82,5
	98	12	3,9	13,3	-2,2	2,2	7,2	-0,2	32,1	67,6
		Summe	141,9	234,3	57,8	136,6	212,3	63,8	857,6	1832,3
Freiburg	99	1	5,3	12,8	-3,0	3,4	9,2	-0,8	64,2	89,4
DWD	99	2	2,0	8,9	-6,4	1,8	6,9	-0,4	79,2	55,3
	99	3	7,9	12,9	3,6	6,8	11,0	2,9	59,6	111,1
	99	4	11,2	17,1	5,3	10,9	17,6	4,3	103,3	140,3
	99	5	16,9	24,8	11,9	17,2	25,0	11,8	97,6	192,7

Station	Jahr	Monat	Lufttemperatur [°C]			Bodentemperatur [°C]			NS [mm]	SO [h]
			\bar{x}	max	min	\bar{x}	max	min		
	99	6	17,6	22,9	12,9	18,6	27,1	13,0	116,2	225,5
	99	7	21,2	27,0	14,4	22,0	27,7	14,4	114,8	245,8
	99	8	20,3	24,4	16,3	21,3	25,9	16,5	86,1	211,4
	99	9	19,1	23,3	15,5	19,1	23,5	13,3	71,4	197,6
	99	10	11,2	17,0	5,3	10,4	14,7	3,8	83,0	124,3
	99	11	4,7	14,7	-2,3	3,9	12,6	0,3	66,5	76,6
	99	12	4,8	10,9	-2,8	3,3	8,5	0,2	109,2	41,6
		Summe	142,2	216,6	70,6	138,8	209,7	79,3	1051,1	1711,6
Karlsruhe	97	1	-2,3	4,5	-11,6	0,3	1,7	-0,1	20,3	37,8
DWD	97	2	6,0	11,4	-2,2	4,8	10,0	-0,6	134,1	91,6
	97	3	8,9	11,3	3,9	8,8	12,2	4,7	40,2	125,0
	97	4	9,3	14,2	5,0	11,3	15,8	6,0	25,6	226,1
	97	5	15,0	21,8	7,9	17,9	24,9	10,8	57,7	249,7
	97	6	17,5	23,6	13,7	20,3	27,8	8,1	141,8	172,2
	97	7	19,1	22,0	16,2	10,7	13,6	8,1	103,6	228,5
	97	8	22,1	25,5	15,1	20,3	27,6	9,6	51,6	272,3
	97	9	16,5	23,2	12,4	18,6	26,4	13,4	11,7	262,6
	97	10	9,9	20,7	2,1	10,2	19,5	2,2	64,2	124,6
	97	11	5,7	11,4	1,1	5,2	10,3	0,6	65,1	83,1
	97	12	3,8	12,3	-2,2	3,0	10,7	-0,7	74,6	17,7
		Summe	131,6	202,0	61,3	131,4	200,5	62,1	790,5	1891,2
Karlsruhe	98	1	3,6	10,8	-5,7	2,9	7,5	-3,8	61,6	58,7
DWD	98	2	4,8	10,4	-6,2	3,7	10,5	-4,3	21,8	144,6
	98	3	7,8	17,3	2,2	7,0	14,7	1,5	33,3	136,4
	98	4	10,6	15,8	5,3	9,8	16,6	4,1	94,7	116,1
	98	5	16,5	23,0	10,5	17,1	23,6	10,5	29,1	248,8
	98	6	19,0	25,7	12,2	19,5	26,5	12,4	71,8	205,3
	98	7	19,1	26,1	13,5	19,7	26,2	14,9	51,5	150,2
	98	8	20,1	28,8	12,7	21,1	27,6	14,7	22,9	270,5
	98	9	15,4	21,4	10,1	15,3	21,2	10,0	73,9	119,2
	98	10	10,9	14,8	7,1	10,4	13,9	5,6	125,1	42,7
	98	11	3,5	11,8	-5,1	3,3	10,6	-1,2	67,3	57,6
	98	12	3,1	12,5	-2,7	1,9	6,9	-0,3	24,7	39,2
		Summe	134,5	218,4	54,0	131,6	205,8	64,1	677,7	1589,3
Karlsruhe	99	1	4,4	12,5	-2,6	3,4	9,5	-0,6	59,7	71,5
DWD	99	2	2,0	8,2	-5,0	1,7	6,9	-0,8	55,8	56,3
	99	3	7,6	12,5	3,7	6,8	11,3	2,6	88,1	115,0
	99	4	11,2	16,2	4,9	10,6	15,2	4,7	48,5	155,0
	99	5	16,3	23,3	11,6	16,5	23,8	10,9	73,7	192,7
	99	6	17,7	22,3	13,2	19,0	25,7	13,8	75,4	229,2
	99	7	21,5	26,4	15,5	22,3	28,1	16,0	70,1	263,5
	99	8	19,8	24,4	16,5	21,1	25,5	16,1	37,0	221,5
	99	9	18,9	22,7	15,3	19,3	23,0	13,9	69,3	206,2
	99	10	10,6	16,4	5,8	9,7	15,7	5,0	49,8	143,3
	99	11	4,6	13,9	-1,8	4,2	13,0	0,1	50,0	69,4
	99	12	3,6	10,0	-6,6	3,0	9,0	0,0	164,6	18,4
		Summe	138,4	208,7	70,5	137,7	206,7	81,7	842,0	1742,0

Tab. A-5: Lufttemperaturen (2 m Höhe) Braunschweig 1997; Wetterstation auf dem Gelände der Biologische Bundesanstalt bei Erfassung der Temperatur in 15 min Intervallen.

	Monat											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Tagesmittelwert											
\bar{x}	-3,2	4,7	5,6	6,4	12,9	16,4	18,1	21,2	14,2	7,9	3,7	2,0
max	5,7	10,8	12,1	12,0	21,3	21,8	20,9	25,7	22,4	17,5	11,1	10,1
min	-18,8	-2,5	-0,2	2,2	6,6	11,6	15,1	14,8	8,5	-2,2	-1,1	-9,9
	Minimale Tagestemperatur											
\bar{x}	-5,6	1,8	1,8	1,6	8,0	10,9	13,4	15,0	8,5	3,7	1,3	-0,2
max	2,2	7,1	8,1	10,1	16,1	17,2	17,2	19,9	16,2	15,8	7,7	8,8
min	-22,9	-6,7	-3,1	-4,4	0,9	4,8	10,1	11,3	1,0	-8,0	-3,4	-12,6
	Maximale Tagestemperatur											
\bar{x}	-0,6	7,5	9,6	11,4	18,1	21,7	23,3	27,3	20,0	12,3	6,1	4,2
max	8,7	13,2	18,3	16,1	27,9	30,0	29,0	33,0	30,5	22,0	15,2	12,3
min	-16,1	0,8	2,0	7,5	11,1	15,1	17,2	18,1	13,8	3,4	0,7	-6,6

Tab. A-6: Präovipositionsperiode [d] *D. antiqua* bei Wechseltemperaturen (Freiland-insektarium). Schlupf: Schlupfdatum Weibchen; Präov.: Präovipositionsperiode; T_{mean} : gemittelte Tagesmittelwerte während Präov.; T_{max} : höchster Tagesmittelwert; T_{min} : geringster Tagesmittelwert.

Schlupf ♀	Präov. [d]	T_{mean} [°C]	T_{max} [°C]	T_{min} [°C]
26.05.98	9,5	17,56	23,17	12,64
02.06.98	8,5	18,90	24,12	13,66
10.06.98	10,5	15,66	20,82	11,46
11.06.98	10,5	16,27	21,85	11,66
29.06.98	10,5	15,15	18,60	12,37
30.06.98	11,5	15,21	18,68	12,38
01.07.98	10,5	15,18	18,70	12,25
05.07.98	10,5	15,24	18,73	12,07
09.07.98	9,5	16,08	19,60	12,40
13.07.98	8,5	18,44	23,61	13,46
16.07.98	8,5	20,14	26,23	14,66
21.07.98	6,5	20,79	27,24	15,46
27.07.98	7,5	18,29	23,01	14,72
06.08.98	7,5	22,55	30,29	15,74
11.08.98	6,5	21,68	28,40	14,80
20.08.98	10,5	14,23	18,02	11,23
04.09.98	8,5	17,06	21,49	13,79
15.09.98	14,5	17,55	22,50	13,22
23.09.98	17,5	10,48	13,98	7,96

Tab. A-7: Präovipositionsperiode [d] *D. antiqua* unter konstanten Temperaturen.

Temperatur °C	10,0	12,0	14,0	20,0	24,0	26,0	28,0	32,5
\bar{x}	23,2	17,8	13,2	9,5	5,8	5,2	5,5	5,5
SE	1,2	0,3	0,3	0,1	0,3	0,3	0,1	0,1

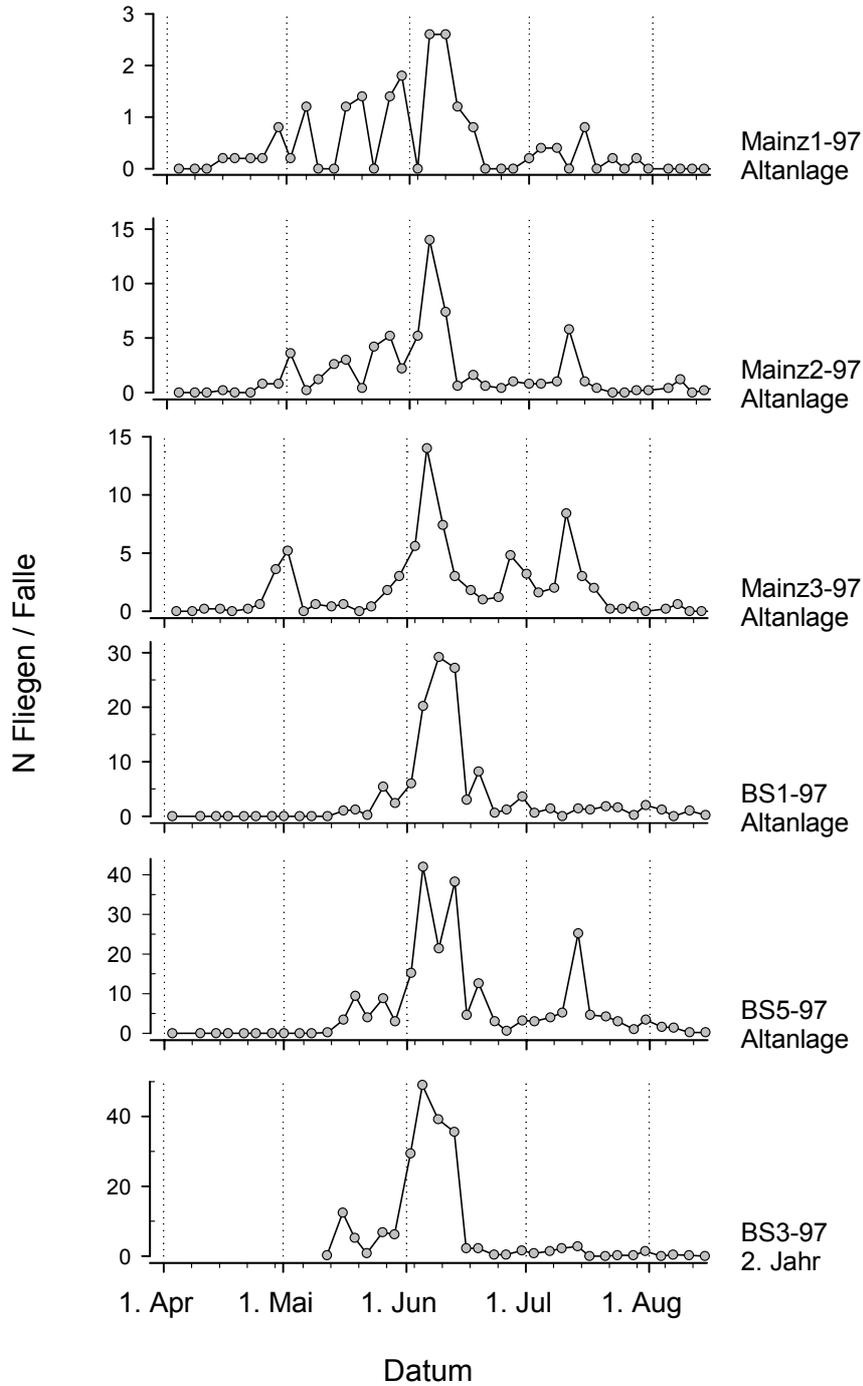


Abb. A-1: Flugverläufe *P. poeciloptera* 1997; BS: Region Braunschweig; MZ: Region Mainz; die Nummer unmittelbar nach der Region dient zur Identifikation der Fläche.

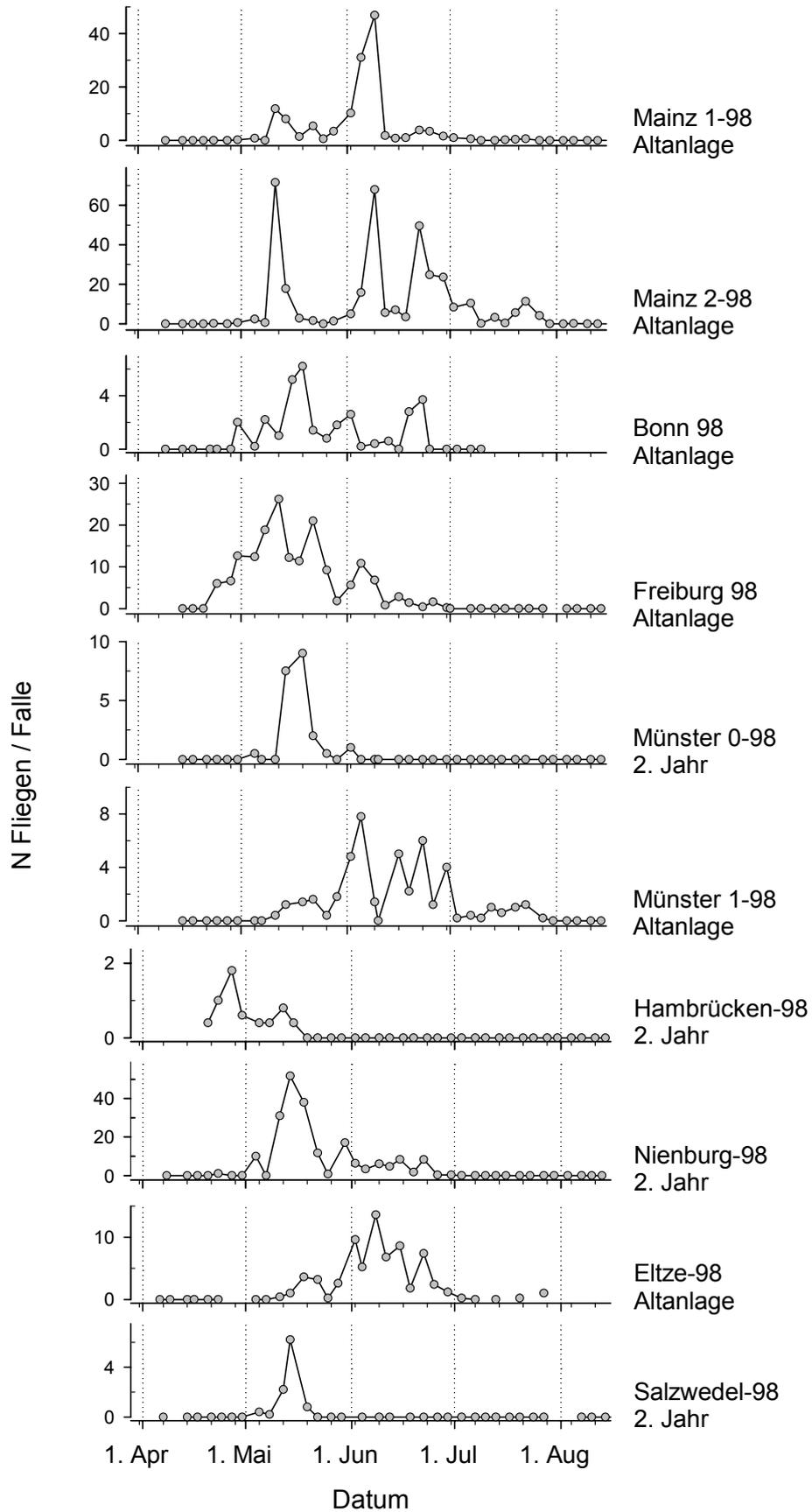


Abb. A-2a: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1998; diverse Regionen.

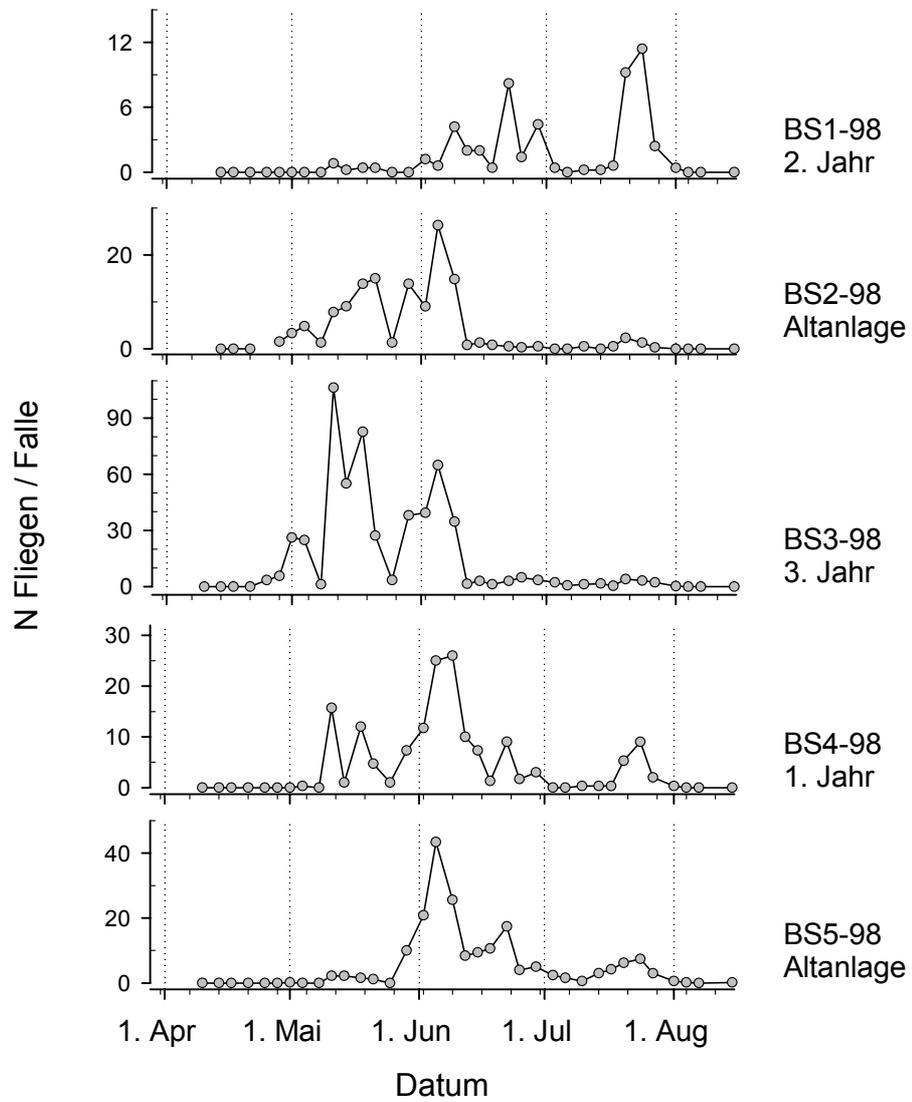


Abb. A-2b: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1998; Region Braunschweig.

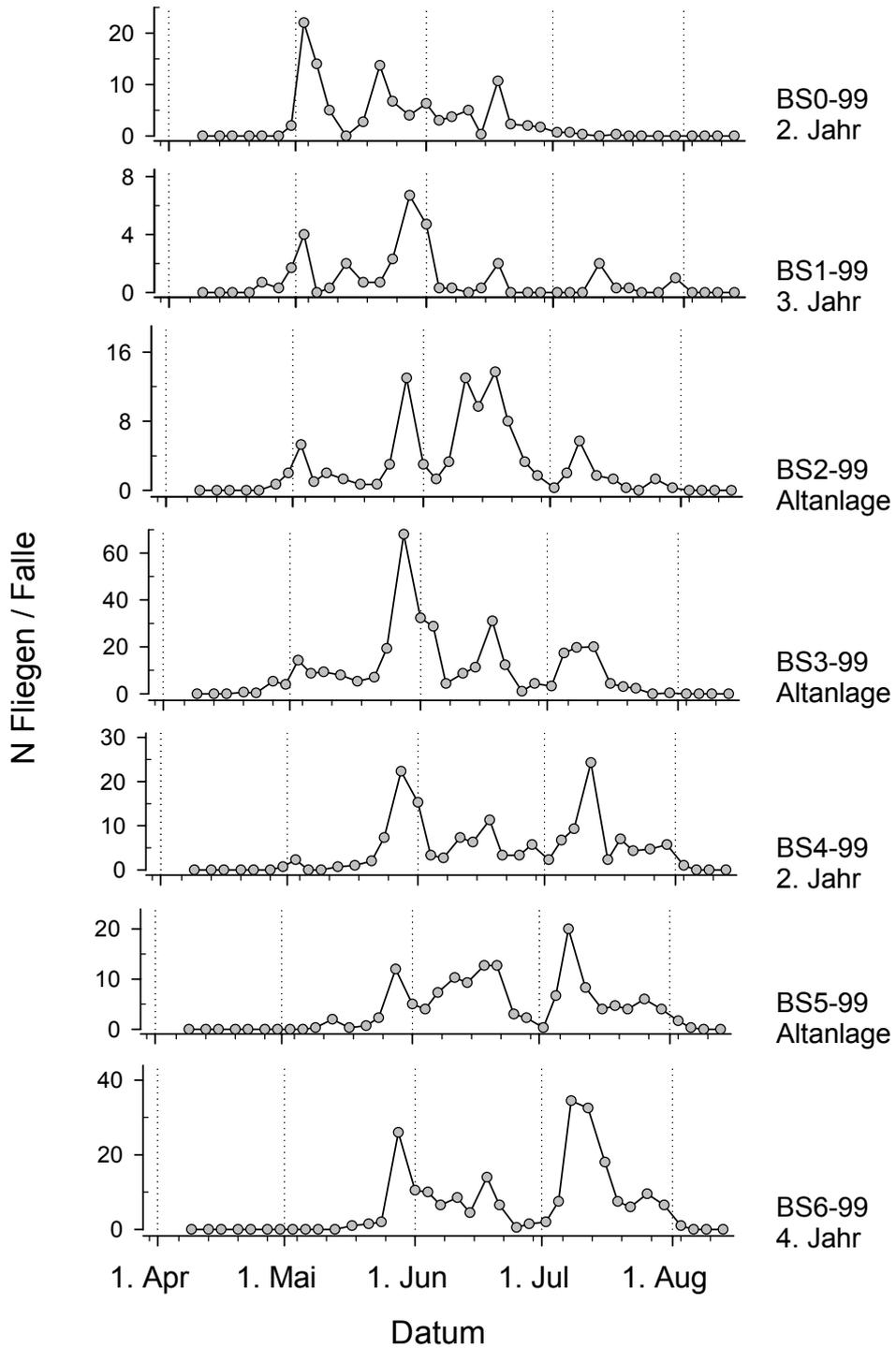


Abb. A-3a: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1999; Region Braunschweig.

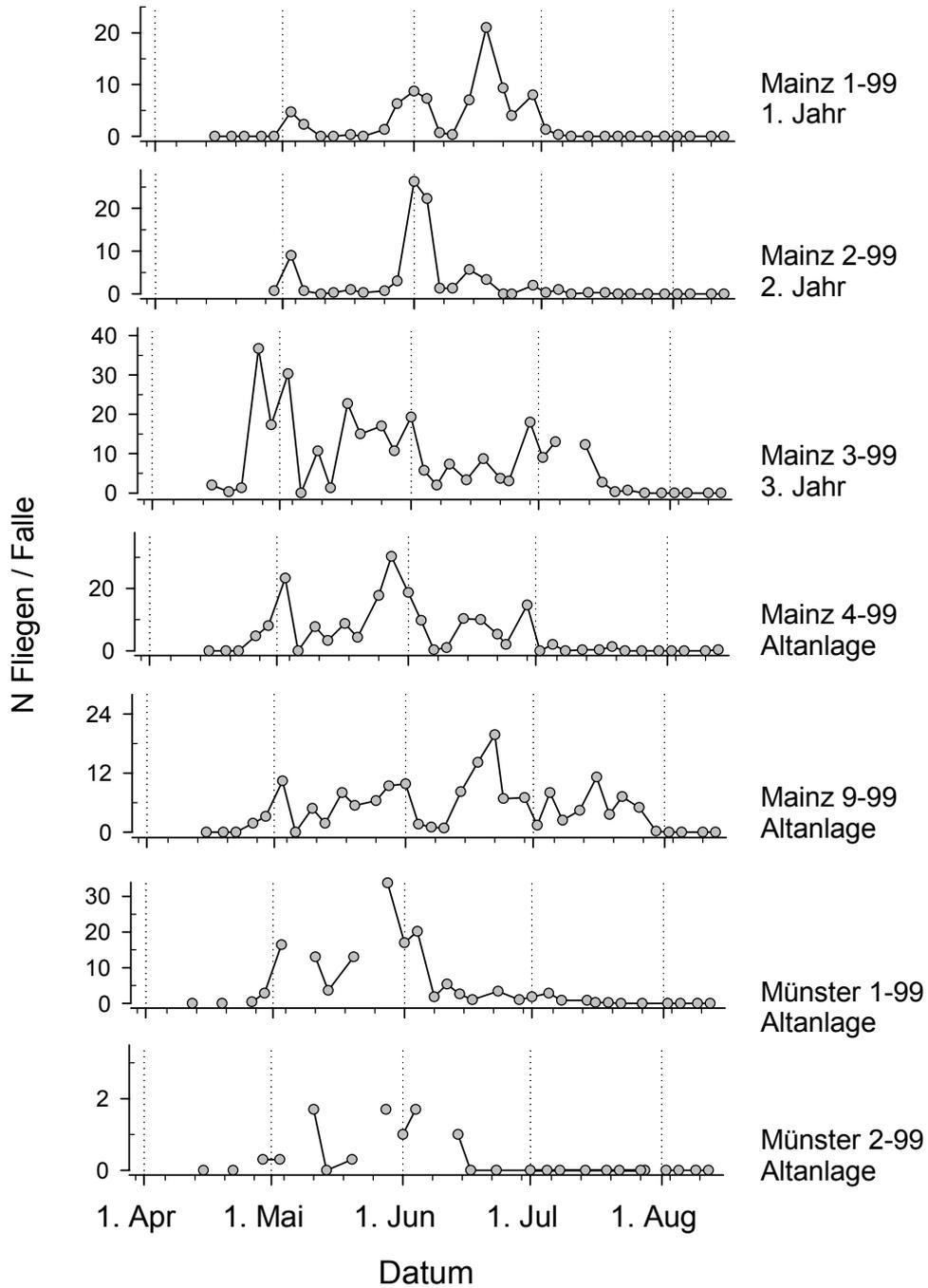


Abb. A-3b: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1999; Regionen Mainz und Münster.

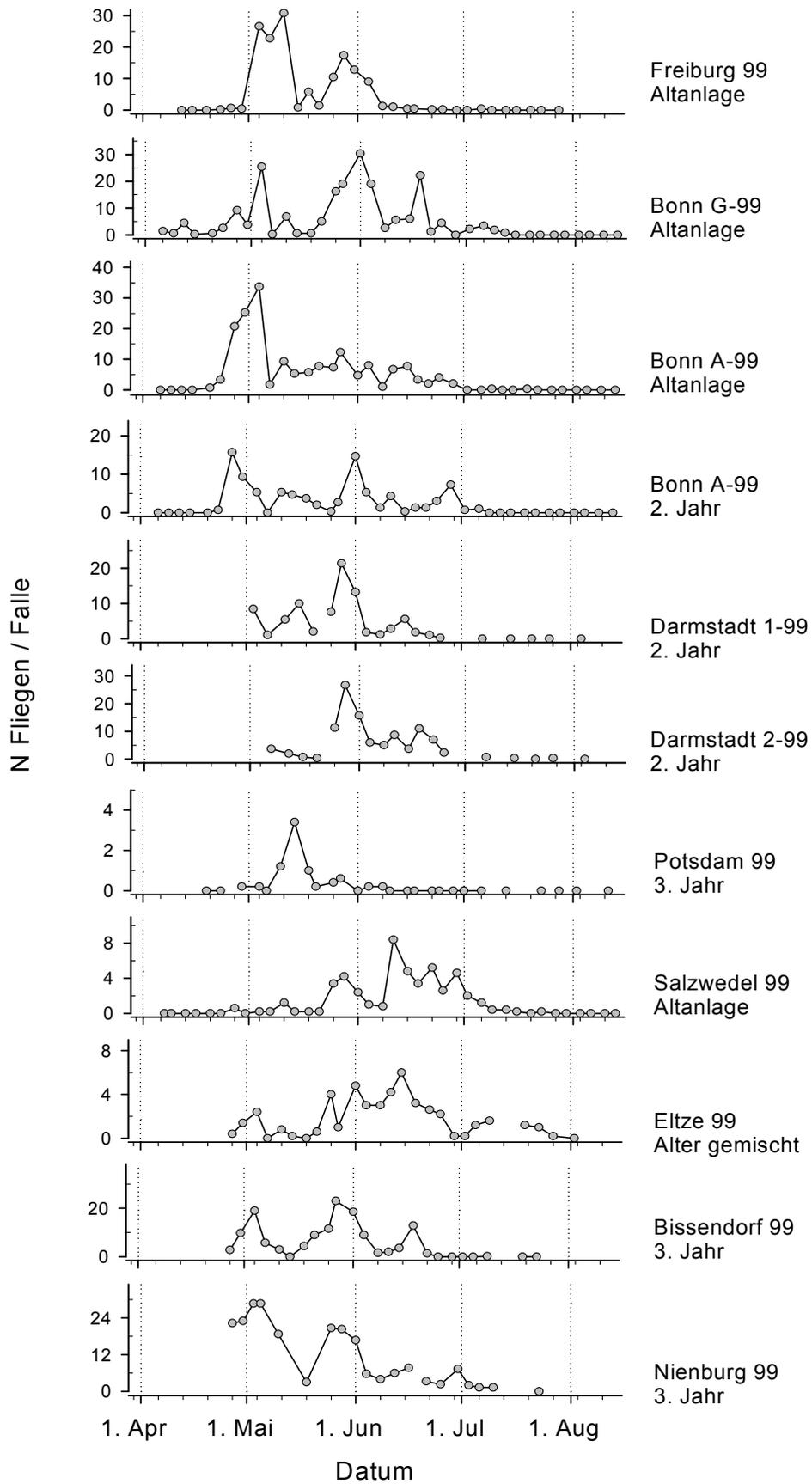


Abb. A-3c: Flugverlauf *P. poeciloptera* 1999; diverse Regionen.

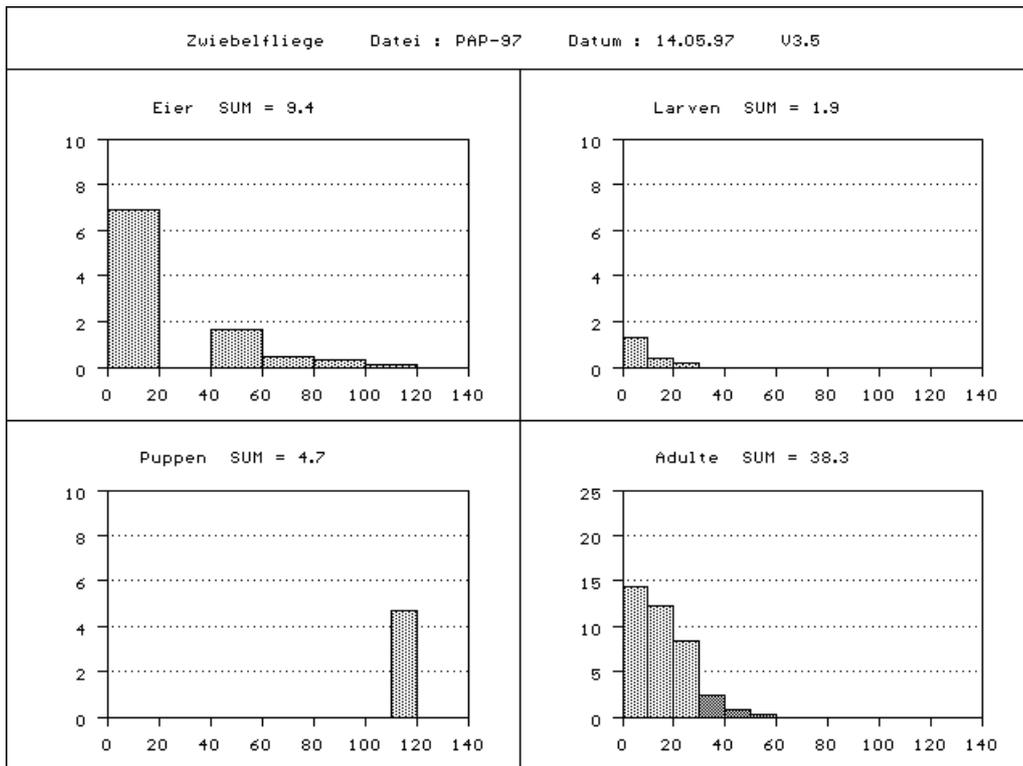


Abb. A-4: Graphische Ausgabe der Alterklassenverteilung (SWAT 3.5; Modell Zwiebelfliege) für den Standort Papenburg im Jahr 1997. X-Achse: Biologisches Alter des entsprechenden Entwicklungsstadiums. Y-Achse: Individuenzahlen der fiktiven Population. Adulte - Helle Schraffur = nicht fortpflanzungsfähige Weibchen; Adulte - dunkle Schraffur: fortpflanzungsfähige Weibchen nach Beendigung der Präovipositionsperiode.

Danksagung

Ich möchte mich herzlich bei allen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Insbesondere möchte ich danken:

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. K. Fiedler für die Betreuung, die Ratschläge und das jederzeit offene Ohr für diese externe Arbeit mit einem für den Lehrstuhl eher „exotischen“, stark am Pflanzenschutz orientierten Thema.

Herrn Prof. Dr. K. Hoffmann für die Aufnahme am Lehrstuhl Tierökologie I, Herrn Helge Knüttel für die Analyse der Farbproben und Herrn PD Dr. Wolfgang Völkl für hilfreiche Diskussionen.

Dr. Martin Hommes (BBA) für die Überlassung des Themas, sein Vertrauen in die Arbeit und die herzliche Aufnahme in seine Arbeitsgruppe.

Dem Institut für Pflanzenschutz im Gartenbau der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Braunschweig für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und Unterstützung in aller erdenklicher Form. Allen Gärtnern des Instituts, insbesondere Christa Schmidt, Petra Kumlehn und Achim Schröter für ihre Hilfe bei den Bonituren und bei der langwierigen Sektion der Puppen. Axel Weber, Bärbel Körber, Dr. Ellen Richter, Ingo Schüder, Katharina Raupach, Sabine Schamlott und Dr. Sabine Werres für die vielen konstruktiven Gespräche und praktischen Tips. Abdul für die zahlreichen geteilten Tassen Kaffees und heißen Wassers zu unwirtlichen Zeiten auch am Wochenende. Alle haben dazu beigetragen, daß mir meine Arbeit Spaß gemacht hat und ich mich am Institut gut aufgehoben gefühlt habe.

Dieter Gebelein für die mannigfaltige Unterstützung und Diskussionen die dem Modell zu gute kamen.

Der Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz in Mainz für seine Unterstützung und Betreuung. Dr. Frank Burghause als betreuendem Wissenschaftler und insbesondere Frau Diane Beaucamp als Technische Assistentin des Projekts. Bei Dr. Benno Kleinhenz für die Bereitstellung eines Großteils der Wetterdaten und die Integration des Zwiebelfliegenmodells in PASO.

Dem Interesse und Engagement aller beteiligten Pflanzenschutzdienststellen: Herrn W. Bühler, Regierungspräsidium Freiburg; Herrn Fischbach, Pflanzenschutzamt Wetzlar; Herrn S. Heinze, GBF-Wiesbaden; Herrn Jannasch, ALLB Bruchsal; Herr M. Kettel, Bezirksstelle Nienburg der Landwirtschaftskammer Hannover; Herrn Dr. E. Krebs und Herrn Rattke, Landwirtschaftskammer Hannover; Herrn Lopez, Landespflanzenschutzamt Sachsen-Anhalt; Herrn Dr. F. Merz, Landesanstalt für Pflanzenschutz Stuttgart; Herrn Dr. E.U. Meyer und Frau Reppenhorst, Landwirtschaftskammer Westfalen-Lippe; Herrn W. Meyer, Herrn S. Kessler und Frau Hartung, Pflanzenschutzamt Bonn; Herrn Dr. Neubauer, Landwirtschaftskammer Weser-Ems; Frau Petter und Herrn Schütze, Amt für Landwirtschaft und Flurordnung Salzwedel; Frau Roeder, Landesamt für Ernährung und Landwirtschaft Frankfurt-Oder; Herrn K. Schrameyer, Landwirtschaftsamt Heilbronn.

Herrn Lothar Juffa des Beratungsrings Papenburg für die zuverlässige Betreuung der Papenburger Flächen und seinen Einsatz bei den Endbonituren.

Allen beteiligten Landwirten und insbesondere Herrn Manfred Maul und Familie aus Walle, die Ihre Spargelanlagen für Versuche zur Verfügung stellten und so Versuche und Endbonituren ermöglichten.

Christiane Ploetz, Heike Schünemann, Johannes Refisch, Michael Süsser, Sabine Schamlott und Stevie Grizan für das Gegenlesen des Manuskripts.

Meinen Eltern, Sabine und allen meinen Freunden für Ihre Unterstützung über diese lange Zeit.

Diese Arbeit wurde maßgeblich aus Mitteln des BMVEL (BML), Forschungsauftrag 95 HS 047 finanziert.

