

Lothar Nunnenmacher

**Blattläuse auf Kopfsalat und deren Kontrolle
durch gezielte Beeinflussung
der Lebensgrundlagen ihrer Prädatoren**

Dissertation aus dem
Lehrstuhl für Biogeographie, Abteilung Agrarökologie,
der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

November 1998

Gefördert aus Mitteln des Universitätsvereins Bayreuth,
der Friedrich-Ebert-Stiftung, der Studienstiftung des Deutschen Volkes,
und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Go 415/8)

Von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth unter dem Titel: „Untersuchungen zu Blattläusen (Homoptera: Aphididae) auf Kopfsalat (*Lactuca sativa* L.) und deren Kontrolle durch gezielte Beeinflussung der Lebensgrundlagen stenophager Blattlausprädatoren“ als Dissertation angenommen.

Im Selbstverlag des Bayreuther Instituts für Terrestrische Ökosystemforschung (BITÖK)

Herausgeber: Bayreuther Institut für Terrestrische Ökosystemforschung (BITÖK)

Redaktion: BITÖK - Wissenschaftliches Sekretariat
Dr. T. Gollan, Dr. P. Gerstberger

Druck: D. M. Gräbner
Gotenstraße 3
D - 96146 Altendorf bei Bamberg

zu beziehen über: BITÖK - Wissenschaftliches Sekretariat
Universität Bayreuth
D - 95440 Bayreuth

Tel.: 0921/55-5700

Fax: 0921/55-5799

e-mail: bitoek@bitoek.uni-bayreuth.de

WorldWideWeb: <http://www.bitoeek.uni-bayreuth.de/>

Bayreuther Forum Ökologie, bfö

gefördert aus Mitteln des Bundesministeriums für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie (BMBF), Vorhaben-Nr. PT BEO 51 - 0339476 C.

Die Verantwortung für den Inhalt liegt beim Autor / bei der Autorin.

ISSN 0944 - 4122

INHALTSVERZEICHNIS

1	Zusammenfassung / Summary	1
2	Einleitung	5
3	Literaturübersicht und Fragestellung	7
3.1	Charakteristische Merkmale der Biologie von Blattläusen.....	7
3.2	Blattläuse auf Kopfsalat.....	8
3.3	Stenophage Blattlausprädatoren als Begrenzungsfaktoren der Blattlausdichte.....	12
3.4	Förderung und Beeinflussung von Blattlausprädatoren	13
3.5	Fragestellung.....	16
4	Material und Methoden	17
4.1	Versuchsstandorte.....	17
4.2	Meteorologische Daten und Witterungsverlauf	18
4.3	Versuchsanlagen, Feld- und Labormethodik	20
4.3.1	Sukzessive angebaute Salatsätze.....	20
4.3.2	Versuche mit Ackerbohnenstreifen im Salatfeld	21
4.3.3	Ergänzende Versuche zur Ausbreitung von Coccinellidenlarven.....	27
4.3.4	Zählung und Bestimmung der Arthropoden	31
4.4	Auswertung und statistische Methoden.....	31
4.4.1	Berechnung von Tagestemperatursummen.....	31
4.4.2	Transformationen und allgemeine Berechnungen	32
4.4.3	Berechnungen zu Parametern der Aggregation und für ein Schema zur sequentiellen Erfassung der Blattlausdichte.....	33
4.4.4	Die Ausbreitung der Coccinellidenlarven als Diffusionsprozeß	35
4.4.5	Statistische Tests.....	36
5	Ergebnisse	39
5.1	Artenspektren von Blattläusen und Blattlausprädatoren auf Kopfsalat.....	39
5.2	Statistische Kennwerte und Parameter der Aggregation von Blattläusen auf Salat	41
5.2.1	Die Güte der Erfassung und Effekte der log-Transformation.....	41
5.2.2	Parameter der Aggregation.....	42
5.2.3	Schema zur sequentiellen Erfassung der Blattlausdichte	45

5.3 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf Salat in sukzessive angebauten Sätzen.....	46
5.3.1 Populationsdichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren	46
5.3.2 Der saisonabhängige Immigrationsdruck der Blattläuse	52
5.3.3 Einflußfaktoren auf die Wachstumsrate der Blattlauspopulationen	53
5.4 Versuche mit Ackerbohnenstreifen im Salatfeld	55
5.4.1 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf den Ackerbohnenstreifen.....	55
5.4.2 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf den Salatpflanzen	59
5.4.3 Ergebnisse der Barberfallenfänge	75
5.4.4 Der Effekt eines Ausschlusses von Prädatoren durch Gazekäfige auf die Entwicklung der Blattlausdichten auf Salat	82
5.5 Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven	85
5.5.1 Der Einfluß des Mähens des Ackerbohnenstreifens	85
5.5.2 Der Einfluß zusätzlicher Pflanzenstrukturen (Untersaat) und des Hungerzustandes der Coccinellidenlarven	92
6 Diskussion.....	99
6.1 Kritische Betrachtung der verwendeten Methoden.....	99
6.2 Artenspektren und Parameter der Aggregation von Blattläusen auf Kopfsalat	103
6.3 Artenspektren der Blattlausprädatoren auf Kopfsalat und deren Bedeutung für die Regulation von Blattläusen	105
6.4 Saisonale Dynamik der Abundanz von Blattläusen und Blattlausprädatoren auf Salat ...	108
6.5 Ackerbohnenstreifen als Möglichkeit zur Förderung und Beeinflussung von Blattlausprädatoren	112
6.6 Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven	120
6.7 Folgerungen für die gärtnerische Praxis und Ansatzpunkte für weitere Untersuchungen	122
7 Danksagung	126
8 Literaturverzeichnis.....	127
9 Anhang.....	141

1 ZUSAMMENFASSUNG

Blattläuse zählen zu den wichtigsten Schädlingen in annuellen Feldkulturen, welche für Insekten Habitate mit stark temporärem Charakter darstellen. Kopfsalat weist eine besonders kurze Kulturdauer von nur wenigen Wochen auf. Dies beschränkt die Zeit, die Nützlingen zur Verfügung steht, ihre Populationsdichte so weit zu erhöhen, daß dies zu einer zufriedenstellenden Blattlauskontrolle führt. Die Idee der vorliegenden Arbeit war daher, (1.) die Dichte von Blattlausprädatoren im Salatfeld durch ein zusätzliches Angebot von Blattläusen auf Ackerbohnenstreifen zu erhöhen und (2.) diese Nahrungsgrundlage durch das Mähen der Streifen später zu entziehen, um die Prädatoren zu einer Ausbreitung auf die Salate zu veranlassen. Diese neue Strategie einer Blattlauskontrolle durch Habitatmanagement wurde unter besonderer Berücksichtigung räumlicher Aspekte auf Versuchsfeldern in Unterfranken über drei Jahre untersucht. Weitere Versuche dienten einer genaueren Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven. Zur Einordnung der erzielten Ergebnisse in die saisonale Dynamik wurden die Dichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren in sukzessive angebauten Salatsätzen über drei Vegetationsperioden hinweg wöchentlich bestimmt.

Mit über 90 % der Individuen dominierte *Nasonovia ribisnigri* MOSL. das **Artenspektrum** der Blattläuse auf Kopfsalat, während *Macrosiphum euphorbiae* THOM. und *Uroleucon sonchi* GEOF. nur geringe Dichten erreichten. Die häufigsten Blattlausprädatoren auf den Salaten waren Schwebfliegenlarven (Diptera: Syrphidae) der Arten *Sphaerophoria scripta* L. und *Episyrphus balteatus* DE GEER sowie Larven und Adulte der beiden Marienkäferarten *Propylea quatuordecimpunctata* L. und *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae).

In den **sukzessive angebauten Salatsätzen** ohne Ackerbohnenstreifen unterschied sich das Erstauftreten von Blattläusen auf Salat in den drei untersuchten Jahren nur wenig und lag jeweils im Bereich akkumulierter Tagestemperatursummen zwischen 300 und 400 Taggraden (> 5 °C ab 1. Jan.). Im Lauf des Sommers nahm sowohl der Immigrationsdruck der Blattläuse als auch der Prädationsdruck auf diese zu. Als Folge davon reduzierten die aus der Umgebung zufliegenden Prädatoren oder deren direkte Nachkommen zunehmend die Blattlausdichten in der zweiten Kulturhälfte der jeweiligen Salatsätze, und auf erntereifen Salaten war spätestens ab Ende Juli kein nennenswerter Blattlausbefall mehr festzustellen. Der durchschnittliche Erfassungsfehler (SE / \bar{x}) in diesem Datensatz lag für log-transformierte Werte bei 0,19. Dieser ist allerdings dichteabhängig und Werte über 10 Blattläuse / Pflanze wurden sehr viel genauer erfaßt. Die Blattläuse wiesen eine leicht aggregierte Verteilung auf, die sich mit TAYLOR's „power law“ gut beschreiben ließ. Aus den ermittelten Parametern wurde ein Schema zur sequentiellen Erfassung von Blattlausdichten auf Salat abgeleitet.

Die **Streifen mit Ackerbohnen** (*Vicia faba* L.) bereicherten das Salatfeld um ein zusätzliches Strukturelement, um Blüten und insbesondere um Blattläuse (v. a. *Aphis fabae* SCOP.). Die häufigsten Blattlausprädatoren auf den Ackerbohnen waren Coccinelliden der Arten

Adalia bipunctata L., *C. septempunctata* und *P. quatuordecimpunctata*. Die Blattläuse auf den Ackerbohnenstreifen führten dabei nicht nur zu einer Anlockung, sondern auch zu einer Eiablage dieser Prädatoren und bildeten somit die Grundlage für hohe Dichten von Coccinellidenlarven über mehrere Wochen.

Nach dem Mähen der Streifen war eine Ausbreitung der Coccinellidenlarven auf die **benachbarten Salate** mit kleinräumigen Dichtegradienten zwischen den Streifen festzustellen. Dies erhöhte den Prädationsdruck in Streifennähe. Zusätzlich beeinträchtigten die Streifen den Zuflug der Blattläuse auf den Salat. Im Ergebnis waren die maximalen Blattlausdichten auf den Salaten zwischen den Ackerbohnenstreifen um 22 bis 83 % im Vergleich zu Varianten ohne Streifen verringert. Die Effektivität der Blattlausregulation hing dabei vom Abstand zwischen den Streifen ab. In den beiden Wochen vor der Erntereife der Salate übten aus der Umgebung zufliegende Prädatoren einen zunehmenden Einfluß auf die Blattlausdichten aus, und sorgten damit in zwei der drei Versuchsjahre letztlich für die weitgehende Blattlausfreiheit des Erntegutes. Wurden die Prädatoren durch Gazekäfige ausgeschlossen, so nahm die Blattlausdichte bis zum Erntetermin weiter zu. In einer Variante mit zweimaliger Insektizidanwendung zeigte sich allerdings, genauso wie in einem der drei Versuchsjahre in den Varianten mit Ackerbohnenstreifen, daß eine frühe Blattlausreduktion die numerische Reaktion der Prädatoren verringern und somit letztlich zu höheren Blattlausdichten auf den erntereifen Salaten führen kann. Nach dem Mähen der Streifen war eine Ausbreitung von ackerbohnen-spezifischen Blattläusen (*A. fabae* und *Acyrtosiphon pisum* HARR.) auf die Salatpflanzen anhand von Barberfallenfängen festzustellen. Eine Besiedlung der Salate durch diese beiden Blattlausarten erfolgte aber nicht.

Versuche mit **markierten Coccinellidenlarven** bestätigten die kleinräumige Ausbreitung der Larven, die durch ein Diffusionsmodell gut beschrieben werden konnte. Die Dichte der Larven nahm jeweils bereits mit wenigen Metern Entfernung zum Ausbringungsort deutlich ab. Das Mähen der Ackerbohnen verstärkte die Ausbreitung der auf dem Streifen ausgebrachten Larven auf die benachbarten Salate. In einem weiteren Versuch ohne Ackerbohnenstreifen erhöhte ein Entzug des Futters in den 20 Stunden vor der Ausbringung die Diffusionsrate, während eine Untersaat der Salate mit Senfkeimlingen diese verringerte und dadurch zu einer deutlichen Akkumulation der Larven in den entsprechenden Parzellen führte.

Die Untersuchungen zeigen, daß Blattlausprädatoren durch kulturtechnische Maßnahmen wie die Anlage und das Mähen der Ackerbohnenstreifen zu beeinflussen sind und daß dadurch maximale Dichten des Blattlausbefalls vermindert werden können. Neben dieser kleinräumigen Wirkung hatten aber saisonal und regional beeinflusste Prozesse in Form von Blattlausdruck und Prädationsdruck einen entscheidenden Einfluß auf die Blattlausdichten auf den erntereifen Salaten. Eine großräumige Prognose dieser Prozesse könnte die unterschiedlichen Bedingungen in einzelnen Salatsätzen aufzeigen und so zu einer Verringerung von Insektizideinsätzen im Salatanbau beitragen.

SUMMARY

Aphids on Lettuce and their Control by Managing the Resources of Aphid Predators

Aphids are among the most important pests in annual field crops that are ephemeral habitats for insects. Lettuce crops are in the field for a few weeks only. This limits the time for natural enemies to build up to high enough densities for satisfactory aphid control. The idea of this study was therefore (1) to increase numbers of aphid predators in a field of lettuce through an additional supply of aphids on strips of faba beans and (2) to withdraw this resource later by mowing the strips to trigger the dispersal of the predators to the lettuce plants. This new strategy of aphid control by habitat management was studied in plots in Lower Franconia with a special consideration of spatial aspects for three years. Further investigations were done to quantify the dispersal of coccinellid larvae. For the interpretation of the results within the seasonal dynamics, densities of aphids and aphid predators were recorded weekly in successively cultivated batches of lettuce over three years.

With more than 90 % of the individuals *Nasonovia ribisnigri* MOSL. dominated the **species composition** of aphids on lettuce, whereas *Macrosiphum euphorbiae* THOM. and *Uroleucon sonchi* GEOF. reached low densities only. The most abundant aphid predators on lettuce were hoverfly larvae (Diptera: Syrphidae) of the species *Sphaerophoria scripta* L. and *Episyrphus balteatus* DE GEER as well as larvae and adults of the ladybird species *Propylea quatuordecimpunctata* L. and *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae).

In the **successively cultivated batches of lettuce** (without strips of faba beans) the first recordings of aphids on lettuce differed only little in the three years of study and were within the range of accumulated daily mean temperatures between 300 and 400 day degrees (> 5 °C from 1. Jan.). In summer, the immigration pressure of aphids increased, as well as the predation pressure onto them. As a result, the aphid predators immigrating from the surroundings or their direct descendants increasingly regulated the densities of aphids in the second half of each batch of lettuce. Therefore, from the end of July on, almost no aphids were found on harvested lettuce. The mean precision of sampling (SE / \bar{x}) in this data set was 0.19 for log-transformed values. However, the level of precision is density-dependent, and values of more than 10 aphids / plant were recorded much more accurately. The spatial distribution of aphids was moderately aggregated, which was described well by TAYLOR's „power law“. From the parameters of aggregation a sequential sampling plan for aphids on lettuce was derived.

The **strips of faba beans** (*Vicia faba* L.) enriched the field of lettuce with an additional element of structure, with blossoms and, of course, with aphids (mostly *Aphis fabae* SCOP.). The most abundant aphid predators on the faba beans were coccinellids of the species *Adalia bipunctata* L., *C. septempunctata* and *P. quatuordecimpunctata*. The aphids on the faba beans

not only attracted these aphid predators but also provoked their oviposition, which was the basis for high densities of coccinellid larvae for several weeks.

After mowing the strips of faba beans, a dispersal of coccinellid larvae to the **neighbouring lettuce** with small-scale density gradients of the larvae between the strips was observed. This increased the predatory pressure near the strips. Additionally, the strips impaired the immigration of aphids to the lettuce. As a result, peak aphid densities on lettuce between the strips of faba beans were reduced by 22 to 83 % compared to plots without strips. The efficiency of the aphid regulation depended on the distance between the strips. During the two weeks before the harvest of the lettuce, immigrating predators from the surroundings gained an increasing influence on the aphid densities, and, in two out of the three years of study, aphids on lettuce were eliminated almost completely until harvest. If the predators were excluded by gauze cages, aphid densities continued to increase. However, an early reduction of aphid densities can reduce the numerical response of the predators with the consequence of increased aphid densities on the harvested lettuce - as occurred in plots with insecticide applications, as well as in the plots with faba bean strips in one out of the three years. After mowing the strips, a dispersal of faba bean-specific aphids (*A. fabae* and *Acyrtosiphon pisum* HARR.) to the lettuce was observed with pitfall catches, but these aphid species failed to settle on the lettuce.

Experiments with **marked and released coccinellid larvae** confirmed the small-scale dispersal of the larvae, which could be well described by a diffusion model. In all cases the density of the larvae obviously decreased within a few meters distance from the site of release. Mowing of the faba beans increased the dispersal of the larvae from the strips where they had been released, to the neighbouring lettuce. In further experiment without strips of faba beans, starvation of the coccinellid larvae for 20 hours before the release increased the diffusion rate, whereas undersowing of the lettuce with mustard seedlings reduced the dispersal and thus led to a distinct accumulation of larvae in the undersown plots.

The investigations show that aphid predators can be influenced by cultural measures like the tillage and the mowing of the faba bean strips, and that such measures can reduce peak aphid densities. However, in addition to this effect on a small spatial scale, aphid densities on the harvested lettuce were crucially determined by prevailing aphid immigration pressure and predation pressure, both of which are the result of seasonal and regional processes. A large-scale forecasting of these factors could reveal the different conditions in individual batches of lettuce and contribute to a reduction of insecticide applications in lettuce crops.

*Wir essen Salat, ja wir essen Salat
Und essen Gemüse früh und spat.
Auch Früchte gehören zu unsrer Diät.
Was sonst noch wächst, wird alles verschmäht.
Wir essen Salat, ja wir essen Salat
Und essen Gemüse früh und spat.*

(aus: Der Gesang der Vegetarier,
Erich Mühsam, 1905)

2 EINLEITUNG

Mit jeglicher Form der Landbewirtschaftung greift der Mensch in die Natur ein und verändert natürliche Ökosysteme zu Agrarökosystemen. In den vergangenen Jahrzehnten war jedoch eine zunehmende Tendenz zur industriemäßigen Landwirtschaft und damit eine Verschärfung des Konflikts zwischen Kultur und Natur zu verzeichnen (DIERCKS 1983). Heutige Agrarökosysteme sind unter anderem gekennzeichnet durch beträchtliche Zufuhren und Entnahmen von Energie, Nährstoffen und Wasser, durch relativ große, homogene und scharf abgegrenzte Nutzflächen mit einer verringerten inter- und intraspezifischen Vielfalt sowie durch regelmäßige Störungen der Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Komponenten der Biozönose (COX & ATKINS 1979, TIVY 1993). Das gilt sicherlich in besonderem Maße für den intensiven Feldgemüsebau, in dem mehrmalige Beregnungs-, Düngungs- und Pflanzenschutzmaßnahmen innerhalb einer vergleichsweise kurzen Kulturzeit üblich sind (KRUG 1991, VOGEL 1996). Ein Feld mit **Kopfsalat** (*Lactuca sativa* L.) kann somit als ein extremes Beispiel für ein sehr kurzlebiges und stark vom Menschen gesteuertes Agrarökosystem betrachtet werden.

Die temporär vorhandenen Nahrungsressourcen in derartigen, instabilen Habitaten können am besten von solchen Insekten genutzt werden, die sehr mobil sind und die hohe Vermehrungsraten aufweisen, während eine starke Konkurrenzfähigkeit oder geringe Mortalitätsraten hier weniger wichtig sind (MACARTHUR & WILSON 1967, SOUTHWOOD 1977). In Feldkulturen schädigende **Blattläuse** (Homoptera: Aphididae) wurden verschiedentlich zu den charakteristischen Vertretern einer derartigen, relativ stark in Richtung „boom and bust“ ausgerichteten Strategie gezählt (SOUTHWOOD 1977, CONWAY 1981, ROBERT 1987). Neuerdings wird darauf verwiesen, daß die Störungen in annualen Kulturen relativ vorhersehbar sind, und diese Habitate daher am effektivsten von Insekten mit wechselnden Strategien in den einzelnen Generationen und mit einer zyklischen Besiedlung genutzt werden (WISSINGER 1997). Dies ist sicherlich der Fall bei Blattläusen, die im Laufe eines Jahres verschiedenartige Morphen ausbilden, deren Fähigkeiten zur Fortpflanzung und zur Ausbreitung jeweils in unterschiedlichem Maße ausgeprägt sind (DIXON 1985, 1994, vgl. auch 3.1).

Die häufig in hohen Dichten auftretenden Blattläuse sind ihrerseits wiederum eine Nahrungsquelle für zahlreiche mehr oder weniger spezialisierte Prädatoren und Parasitoide. Eine besondere Anpassung an das sowohl zeitlicher als auch räumlich stark variierende Vorkommen von Blattläusen weisen **stenophage Blattlausprädatoren** auf. Zu diesen zählen beispielsweise

Marienkäfer (Coleoptera: Coccinellidae) und Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae). Deren adulte Stadien sind sehr mobil, was ihnen ermöglicht, zusätzliche Ressourcen außerhalb von Feldkulturen zu nutzen und die Dichte ihrer Eiablage an die Blattlausdichte auf verschiedenen räumlichen Skalenniveaus anzupassen (SCHNEIDER 1969, FRAZER 1988A, CHAMBERS 1988, 1991, IVES *et al.* 1993, HODEK & HONEK 1996). Die weniger mobilen Larvenstadien werden meist innerhalb weniger Tage oder Wochen durchlaufen. Im allgemeinen erscheinen die Prädatoren aber erst nach den Blattläusen in einer Kultur und ihre Populationsentwicklung folgt derjenigen der Beute mit einer zeitlichen Verzögerung. Eine Regulation der Blattlausdichte erfolgt daher in der Regel erst spät, oftmals in Zusammenhang mit anderen Faktoren (FRAZER 1988A, VAN EMDEN 1988, vgl. auch 3.3).

Um die häufig nicht ausreichende Wirkung von Blattlausfeinden zu erhöhen, hält VAN EMDEN (1988) Maßnahmen für wichtig, die „ein ‘unnatürlich’ hohes Verhältnis von natürlichen Feinden zu Blattläusen, insbesondere früh in der Vegetationsperiode“ schaffen. Solche Maßnahmen können einerseits auf eine Begrenzung der Wachstumsrate der Blattlauspopulationen (STERN *et al.* 1976, EL TITI 1987, VAN EMDEN 1988) und andererseits auf eine Schonung und Förderung von Blattlausfeinden (HASSAN *et al.* 1994, vgl. auch 3.4) ausgerichtet sein. Die Dichte der natürlichen Feinde kann auch - ganz unmittelbar - durch eine „Überschwemmung“ des Habitates mit im Labor gezüchteten Tieren erhöht werden. Diese **Strategie der biologischen Kontrolle** von Schädlingen wird für stärker gestörte annuelle Agrarökosysteme besonders empfohlen (KRIEG & FRANZ 1989, PARRELLA *et al.* 1992, OBRYCKI *et al.* 1997). In Gewächshäusern kommt das Überschwemmungsverfahren vor allem in Europa in zunehmendem Maße zur Anwendung (VAN LENTEREN & WOETS 1988, VAN LENTEREN *et al.* 1997). Dagegen hat es sich im Freiland bislang erst in wenigen Bereichen durchgesetzt (v. a. *Trichogramma* spp.), was unter anderem an den vergleichsweise hohen Kosten für die relativ aufwendige Massenzucht der Nützlinge liegt (GRUNEWALDT-STÖCKER 1990, PARRELLA *et al.* 1992, vgl. VAN LENTEREN *et al.* 1997).

Untersuchungen zur biologischen Kontrolle von Blattläusen auf Salat wurden bislang noch kaum durchgeführt (s. 3.2). Aufgrund der kurzen Kulturdauer wäre dafür eine starke und zeitlich zu beeinflussende Wirkung von Blattlausfeinden anzustreben, wie sie durch das Überschwemmungsverfahren, wenn auch mit hohem Aufwand, erreicht werden kann. In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, inwieweit es möglich ist, durch eine preiswerte und naturnahe Förderung von Blattlausfeinden mit Hilfe von Ackerbohnenstreifen (*Vicia faba* L.) und durch den späteren Entzug dieser Lebensgrundlage das Verhältnis von Prädatoren zu Blattläusen auf den benachbarten Salatpflanzen sehr gezielt zu erhöhen und damit die Vorteile einer extensiven Nützlingsförderung mit denen des Überschwemmungsverfahrens zu kombinieren.

3 LITERATURÜBERSICHT UND FRAGESTELLUNG

3.1 Charakteristische Merkmale der Biologie von Blattläusen

Blattläuse weisen einen komplexen Lebenszyklus auf, der einen periodischen Wechsel zwischen geflügelten und ungeflügelten Morphen, zwischen geschlechtlicher und parthenogenetischer Fortpflanzung sowie einen Wirtswechsel zwischen krautigen Pflanzen und Gehölzen beinhalten kann (DIXON 1985, 1994). Die Ausbildung der verschiedenen Morphen wird überwiegend durch intraspezifische Reize („crowding“), durch Tageslänge und Temperatur sowie durch die Qualität der aufgenommenen Nahrung gesteuert (KAWADA 1987). Dadurch können Blattläuse ihre Reproduktionsstrategie wirkungsvoll an saisonale Änderungen der Qualität ihrer Wirtspflanzen anpassen (DIXON & WELLINGS 1982, WARD & DIXON 1984).

Im allgemeinen ist die **Wirtspflanzenspezifität** bei Blattläusen stark ausgeprägt und mehr als 70 % der etwa 600 europäischen Blattlausarten ernähren sich monophag von einer Pflanzenart (EASTOP 1973). Knapp 10 % der Blattlausarten können jedoch Pflanzen aus mehreren Familien besiedeln und insbesondere Blattlausarten, die in Ackerkulturen schädlich werden können, besitzen meist einen etwas größeren Wirtspflanzenkreis (EASTOP 1973, BLACKMAN & EASTOP 1984). Allerdings ist selbst für die als besonders „polyphag“ geltende *Myzus persicae* eine Besiedlung lediglich für weniger als 1 % aller Blütenpflanzenarten beschrieben (BLACKMAN & EASTOP 1984: 13).

Eine heterözische Lebensweise mit unterschiedlichen Wirten ist bei etwa 10 % aller Blattlausarten und 42 % der als Schädlinge betrachteten Arten beschrieben (EASTOP 1981). Warum Blattläuse einen **Wirtswechsel** durchführen, ist seit langem Gegenstand einer kontroversen Diskussion (MACKENZIE & DIXON 1991, MORAN 1992). Blattläuse besitzen nur sehr begrenzte Fähigkeiten zur Wirtsfindung (MOERICKE 1955, KLINGAUF 1987, PICKETT *et al.* 1992), was kombiniert mit der ausgeprägten Wirtspflanzenspezifität und der nur kurzfristigen Überlebensfähigkeit ohne Nahrung zu einem hohen Risiko für wirtswechselnde Individuen und damit zu hohen „Kosten“ für wirtswechselnde Populationen führt (MACKENZIE & DIXON 1991, DIXON 1994). Diese „Kosten“ können aber auf einer Pflanze, die nur eine geringfügig bessere Nahrungsqualität aufweist, schon über eine minimale Erhöhung der Vermehrungsrate ausgeglichen werden, wenn dieser Effekt über mehrere parthenogenetische Generationen hinweg verstärkt wird (DIXON 1994, BOMMARCO & EKBOM 1996).

Die **parthenogenetische Fortpflanzung** hat nicht nur eine unmittelbare Verdoppelung der Vermehrungsrate zur Folge, sondern ermöglicht darüberhinaus das Wachstum von Embryos in Individuen, die die Geschlechtsreife noch nicht erreicht haben. Die Entwicklung einer Blattlaus kann somit bereits vor der Geburt der Mutter in den Ovarien der Großmutter beginnen. Dieses Verschachteln der Generationen verhilft den Blattläusen zu einer zusätzlichen Verdreifachung

der Vermehrungsrate (DIXON 1990, 1994). Die Einsparung von Flugapparat und von Energie-reserven, die für das Fliegen notwendig sind, erhöht die Vermehrungsrate apterer Morphen weiter um etwa 30 % gegenüber alaten Morphen, so daß ungeflügelte Blattläuse insgesamt einen etwa achtfachen reproduktiven Vorteil aufweisen gegenüber gleich großen, geflügelten Insekten, die sich geschlechtlich über Eier fortpflanzen (DIXON 1990, 1994).

3.2 Blattläuse auf Kopfsalat

Salat wurde 1996 in Deutschland auf einer Fläche von ca. 5 740 ha im Freiland angebaut, wobei etwa zwei Drittel der Fläche auf Kopfsalat und ein Drittel auf Eissalat entfielen (STBA 1997). Europaweit wird die Fläche des Salatanbaus auf ca. 134 000 ha und weltweit auf ca. 676 000 ha geschätzt (FAOSTAT 1997). Da bei Kopfsalat sowohl die Kulturdauer als auch die Zeitspanne der optimalen Erntereife verhältnismäßig kurz sind, müssen zur kontinuierlichen Versorgung des Marktes zahlreiche, zeitlich gestaffelte Sätze angebaut werden (KRUG 1991, SCHLAGHECKEN *et al.* 1994, VOGEL 1996). Neben der kurzen Kulturdauer weist Salat als weitere Besonderheit die Kopfbildung etwa zwei Wochen vor der Erntereife auf, was die Bedingungen für alle auf dem Salat lebenden Arthropoden stark verändert. Blattläuse gehören zu den wichtigsten Schädlingen auf Salaten (CRÜGER 1991, EMMETT 1992, WELTY *et al.* 1995, TOSCANO *et al.* 1996). In der gärtnerischen Praxis werden verschiedene Insektizide gegen Blattläuse eingesetzt - häufig in wöchentlichem Abstand oder, bei starkem Befallsdruck, zum Teil auch mehrmals pro Woche (vgl. MACKENZIE *et al.* 1988, ESTER *et al.* 1993, ELLIS *et al.* 1996, TOSCANO *et al.* 1996, ZOHREN *et al.* 1998). Die wichtigsten Blattlausarten, die auf Kopfsalat schädlich werden können, sollen im folgenden kurz vorgestellt werden.

Nasonovia ribisnigri MOSLEY, die Große Johannisbeerblattlaus oder Salatblattlaus, überwintert holozyklisch auf Stachelbeer-, Johannisbeer- und diversen anderen *Ribes*-Sträuchern, wobei sich die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Anfälligkeit stark unterscheiden (KEEP & BRIGGS 1971). Als Sekundärwirte werden im Sommer verschiedene Pflanzenarten aus den Familien Asteraceae, Scrophulariaceae und Solanaceae von *N. ribisnigri* besiedelt (HEIE 1979). Die Salatblattlaus ist in ganz Europa verbreitet und zählt hier zu den wirtschaftlich bedeutendsten Schädlingen auf Salat (BROADBENT *et al.* 1951, REININK & DIELEMAN 1993, DESPLANTES *et al.* 1993). Im Südwesten Kanadas wurde sie erstmals 1981 auf Salat festgestellt und ist dort inzwischen der wichtigste Schädling in dieser Kultur (FORBES & MACKENZIE 1982, MACKENZIE & VERNON 1988). Dagegen hat diese Blattlausart in den großen Salatanbaugebieten in Kalifornien und Arizona (noch?) keine Bedeutung (MACKENZIE & VERNON 1988, TOSCANO *et al.* 1996, KERNS & PALUMBO 1996).

Die Grünstreifige Kartoffelblattlaus, *Macrosiphum euphorbiae* THOMAS, überwintert in Mitteleuropa meist anholozyklisch, ist fast weltweit verbreitet und besiedelt mehr als 200 Pflanzenarten (BLACKMAN & EASTOP 1984). Die wichtigsten Sommerwirte sind Kartoffeln und

andere Pflanzen aus der Familie der Solanaceae. Auf Kopfsalat ist *M. euphorbiae* regelmäßig anzutreffen und gilt sowohl in Europa (BROADBENT *et al.* 1951, REININK & DIELEMAN 1993, DESPLANTES *et al.* 1993) als auch in Nordamerika (FORBES & MACKENZIE 1982, UC 1985, TOSCANO *et al.* 1996) als wichtiger Schädling in dieser Kultur.

Die bräunliche, metallisch glänzende *Uroleucon sonchi* L. gehört zu einem Komplex sehr eng verwandter Arten, die meist mono- oder oligophag und monözisch-holozyklisch an Asteraceen leben (BÖRNER 1952: 169ff., BLACKMAN & EASTOP 1984). Nach BÖRNER besiedelt *U. sonchi* verschiedene Arten der Gattung *Sonchus* und nur selten *Lactuca* oder *Cichorium*. Dagegen stellen neuere Untersuchungen in verschiedenen europäischen Ländern ein häufigeres Auftreten auf *L. sativa* fest, wenn auch die Populationsdichten von *U. sonchi* in der Regel geringer sind als diejenigen von *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* (REININK & DIELEMAN 1993, DESPLANTES *et al.* 1993). In anderen Regionen der Erde können weitere *Uroleucon*-Arten auf Salat vorkommen (s. BLACKMAN & EASTOP 1984).

Die Grünfleckige Kartoffelblattlaus, *Aulacorthum solani* KALTENBACH, bildet einen Formenkreis mit mehreren Subspecies und Biotypen, die teils holozyklisch und teils anholozyklisch überwintern (MÜLLER 1970, BLACKMAN & EASTOP 1984). *A. solani* ist sehr polyphag und kann sogar verschiedene Primärwirte besiedeln (MÜLLER 1970). Auf Kartoffeln, in Gewächshäusern und auf Zimmerpflanzen erreicht sie häufig hohe Populationsdichten (BLACKMAN & EASTOP 1984). Verschiedene Autoren (CRÜGER 1991, LOWERY *et al.* 1993, GREIB 1995) sprechen dieser Blattlausart eine gewisse Bedeutung auf *L. sativa* zu. Bei Freilanduntersuchungen zum Artenspektrum der Blattläuse an Kopfsalat in Frankreich (DESPLANTES *et al.* 1993) und in sechs europäischen Ländern (REININK & DIELEMAN 1993) trat diese Blattlaus aber nur selten und in geringen Dichten auf. Nach BÖRNER (1952: 144) gehört Salat auch im Gewächshaus nicht zu den bevorzugten Wirten (vgl. aber QUENTIN *et al.* 1995).

Die Grüne Pfirsichblattlaus, *Myzus persicae* SULZER, ist weltweit verbreitet und kann sowohl holozyklisch auf Pfirsichbäumen und anderen *Prunus*-Arten als auch anholozyklisch überwintern (MACKAUER *et al.* 1976). Sie kann Sekundärwirte aus mehr als 40 Pflanzenfamilien besiedeln und ist ein bedeutender Virusvektor bei einer Vielzahl von Kulturpflanzen (BLACKMAN & EASTOP 1984). Abweichend von anderen Blattlausarten kommt *M. persicae* in geringer Dichte auf sehr vielen Wirtspflanzen vor und zeichnet sich durch besonders hohe Ausbreitungsraten, eine besonders starke Sensitivität für die Qualität der Wirtspflanzen sowie eine hohe intraspezifische Variation aus (MACKAUER *et al.* 1976). Die grüne Pfirsichblattlaus zählt zu den wichtigsten Schädlingen im Salatanbau in den USA (UC 1985, TOSCANO *et al.* 1996, KERNS & PALUMBO 1996), aber auch in Deutschland wird ihr eine große Bedeutung zugesprochen (CRÜGER 1991, GREIB 1995). Andererseits scheint Kopfsalat, ähnlich wie Kartoffeln und Zuckerrüben (MACKAUER *et al.* 1976), im Vergleich zu diversen Brassicaceen eine suboptimale Wirtspflanze für die Vermehrung von *M. persicae* zu sein (HEATHCOTE 1962). BÖRNER (1952: 128) reiht *Lactuca* unter die Gelegenheitswirte von *M. persicae* ein, und BLACKMAN & EASTOP (1984) zählen die Blattlausart unter den nur selten an Salat gefundenen Arten auf. Auch in umfangreichen europäischen Freilanduntersuchungen zum Artenspektrum von Blattläusen auf

Kopfsalat trat die Grüne Pfirsichblattlaus im allgemeinen nur mit geringer Häufigkeit und in geringen Dichten auf (BROADBENT *et al.* 1951, REININK & DIELEMAN 1993, DESPLANTES *et al.* 1993). Im Gewächshaus verzeichneten QUENTIN *et al.* (1995) einen Zuflug von *M. persicae* auf Kopfsalat erst im August.

Hyperomyzus lactucae L. besiedelt *L. sativa* nicht (BÖRNER 1952: 137, MARTIN & RANDLES 1981, BLACKMAN & EASTOP 1984, vgl. aber MÜLLER 1990). Diese Blattlausart ist aber von großer Bedeutung für den Salatanbau in Australien und Neuseeland, da sie bereits bei Probe- stichen das (bislang) nur dort verbreitete Lettuce Necrotic Yellows Cytorhabdovirus (LNYV) von *Sonchus oleraceus* auf Salat übertragen kann (MARTIN & RANDLES 1981, RANDLES 1987).

Weitere Blattlausarten, die Salat besiedeln können, sind *Acyrtosiphon lactucae* PASSERINI und *Acyrtosiphon scariolae* NEVSKY, die aber vor allem am Stengel und nur selten auf Blättern zu finden sind (BÖRNER 1952: 155, BLACKMAN & EASTOP 1984). Die polyphagen Blattlausarten *Aphis citricola* VAN DER GOOT, *Aphis gossypii* GLOVER, *Aulacorthum circumflexum* BUCKTON, *Myzus ascalonicus* DONCASTER und *Myzus cymbalariae* STROYAN können ebenfalls Salat besiedeln, wobei diese wärmeliebenden Arten bevorzugt in Gewächshäusern oder in wärmeren Regionen auftreten (BLACKMAN & EASTOP 1984). Als weitere Art mit geringer Bedeutung auf Salat wird *Macrosiphum constrictum* PATCH genannt (BLACKMAN & EASTOP 1984). Blattläuse, die die Wurzeln von *L. sativa* besiedeln, finden sich in den Gattungen *Pemphigus* (Pemphigidae) sowie *Trama* und *Neotrama* (Lachnidae) (BÖRNER 1952, BLACKMAN & EASTOP 1984). Von diesen erlangte die Salatwurzellaus (*Pemphigus bursarius* L.) in den letzten Jahren besonders in maritimen Regionen Europas eine zunehmende wirtschaftliche Bedeutung (REININK & DIELEMAN 1993, ELLIS *et al.* 1994).

In umfangreichen Untersuchungen wurden verschiedene *Lactuca*-Arten und -Sorten auf **Resistenzen der Pflanze** gegenüber den Blattlausarten *P. bursarius* (DUNN 1960A), *M. persicae* (EENINK & DIELEMAN 1977, 1982), *N. ribisnigri* (DUNN & KEMPTON 1980, EENINK & DIELEMAN 1982), *M. euphorbiae* (DUNN & KEMPTON 1980, REININK & DIELEMAN 1989) und *U. sonchi* (REININK & DIELEMAN 1989) getestet. Die gefundenen Resistenzen wurden hinsichtlich ihrer Vererbungsform (DUNN 1974, EENINK *et al.* 1982, ELLIS *et al.* 1994, REININK *et al.* 1994, 1995) und im Hinblick auf die zugrundeliegenden Resistenzmechanismen (MONTLLOR & TJALLINGII 1989, COLE *et al.* 1993, VAN HELDEN *et al.* 1993, 1994, 1995) eingehend untersucht. Als Ergebnis der intensiven Bemühungen in der Resistenzzucht werden 1998 die ersten Eissalatsorten mit einer monogen vererbten Resistenz gegen *N. ribisnigri* der Praxis für den Versuchsanbau zur Verfügung stehen (HORMES 1997). Bislang noch nicht bewältigte Schwierigkeiten bestehen aber in einer Kombination dieser Resistenz mit denjenigen gegenüber den anderen Blattlausarten und gegenüber den zahlreichen Rassen des Falschen Mehltaus (*Bremia lactucae*) (DUNN & KEMPTON 1980, REININK & DIELEMAN 1989, 1993, HORMES 1997). Schließlich besteht bei breiter Verwendung dieser monogenen Resistenz ein hoher Selektionsdruck und damit die Gefahr eines an den Resistenzmechanismus adaptierten Biotyps (vgl. VAN EMDEN 1991).

Im Vergleich zu anderen Kulturen gibt es für Salat bislang nur sehr wenige Freilanduntersuchungen zur Biologie und Ökologie von Blattläusen. Zur Ermittlung des **Blattlauszufluges** wurden verschiedene Fallenarten und -farben sowie unterschiedliche Aufstellungsorte in Salatparzellen getestet (MÜLLER 1964, GONZALEZ & RAWLINS 1968, YUDIN *et al.* 1987). Die Anflugdichte von Blattläusen auf Salate war bei Sorten mit rotbrauner Blattfarbe verringert (MÜLLER 1964) und konnte bei grünen Sorten durch reflektierende Mulchmaterialien reduziert werden (NAWROCKA *et al.* 1975).

Im Rahmen von Untersuchungen zur Ausbreitung des Salatmosaikvirus nahmen BROADBENT *et al.* (1951) Abundanz und Artenspektrum von Blattläusen in Salatfeldern in Südostengland über mehrere Jahre auf. In Kanada bestimmten MACKENZIE & VERNON (1988) die räumliche Verteilung von Blattläusen sowohl innerhalb des Salatkopfes als auch in einzelnen Feldern. In der Bretagne untersuchten DESPLANTES *et al.* (1993) Änderungen der Populationsdichte einzelner Blattlausarten auf Eissalat und leiteten daraus Parameter der räumlichen Aggregation ab. In einem zweijährigen europäischen Kooperationsprojekt wurde Befallshäufigkeit und Abundanz einzelner Blattlausarten auf Salatherkünften mit unterschiedlicher Resistenz an 11 Orten ermittelt (REININK & DIELEMAN 1993). In Großbritannien begann 1994 ein breit angelegtes Forschungsprogramm zur **integrierten Bekämpfung von Blattläusen auf Salat** (ELLIS *et al.* 1996, PARKER & BLOOD SMYTH 1996, CHANDLER 1997). In diesem werden neue, gegen Blattläuse resistente Salatsorten sowie die Wirkung von neuen Insektiziden, von entomopathogenen Pilzen und von Semiochemicals getestet und Grundlagen für ein Prognosemodell erarbeitet. Eine Blattlauskontrolle durch entomopathogene Pilze (SILVIE *et al.* 1990) oder durch verschiedene gezüchtete Entomophagen (QUENTIN *et al.* 1995, ROSSMANN & FORTMANN 1989) wurde im Gewächshaus beziehungsweise im Versuchsgarten getestet.

Die Wirkung diverser **Insektizide** war Gegenstand einer Vielzahl weiterer Arbeiten (NAWROCKA *et al.* 1975, SIMONET 1980, MACKENZIE *et al.* 1988, LOWERY *et al.* 1993, ESTER *et al.* 1993, PALUMBO & KERNS 1994, ESTER & BRANTJES 1995, LAUN 1995). Eine französische Studie (RUFINGIER *et al.* 1997) zeigte, daß in verschiedenen Stämmen von *N. ribisnigri* bereits gegen mehrere insektizide Wirkstoffgruppen Resistenzen vorhanden sind.

In den meisten der genannten Freilanduntersuchungen wurde die Abundanz von Blattläusen vor und einige Tage nach einer Behandlung bestimmt. In wenigen der genannten Studien wurde diese in regelmäßigen Zeitabständen bis zur Erntereife des Salates erhoben, und nur in den englischen Untersuchungen (BROADBENT *et al.* 1951, ELLIS *et al.* 1996) geschah dies in mehreren, sukzessive über die Vegetationsperiode angebauten Salatsätzen.

3.3 Stenophage Blattlausprädatoren als Begrenzungsfaktoren der Blattlausdichte

Das Wachstum von Blattlauspopulationen ist immens (vgl. 3.1), und die Masse der Nachkommenschaft einer einzigen Fundatrix könnte innerhalb einer Vegetationsperiode theoretisch diejenige der Erde übersteigen (FRAZER 1988A). Dem stehen jedoch **verschiedene Begrenzungsfaktoren** entgegen, deren jeweilige Bedeutung allerdings kontrovers diskutiert wird (BOMBOSCH 1963, CARTER & DIXON 1981, HUFFAKER *et al.* 1984, WELLINGS & DIXON 1987). Ein Rückgang der Populationsdichte von Blattläusen kann durch stenophage Blattlausprädatoren (s. u.), durch Parasitoide oder polyphage Prädatoren (WRATTEN & POWELL 1991), durch entomopathogene Pilze (LATGÉ & PAPIEROK 1988) oder durch ungünstige Witterungsbedingungen (WELLINGS & DIXON 1987) ausgelöst werden. Des weiteren hängt die Wachstumsrate von Blattlauspopulationen stark von der Qualität der Wirtspflanzen und von der Temperatur ab (DIXON 1987). Letztlich kann auch eine hohe Blattlausdichte, als Mechanismus der Dichterückkopplung, zu einem erhöhten Anteil von emigrierenden Alaten sowie von nicht-reproduzierenden Blattlauslarven und damit zu geringeren Wachstumsraten oder sogar zum Rückgang von Blattlausdichten führen (BOMBOSCH 1963, DIXON 1985). Darüber hinaus können sich die einzelnen Faktoren auch gegenseitig beeinflussen. Beispielsweise kann eine verschlechterte Pflanzenqualität das Wachstum von Herbivoren verzögern und diese damit über eine längere Zeitspanne dem Risiko einer Prädation aussetzen (FEENY 1976, HÄGGSTRÖM & LARSSON 1995, vgl. VAN EMDEN 1995 für weitere tritrophische Wechselwirkungen).

Auf vielen Wirtspflanzen folgt einer Besiedlung von jungem Pflanzengewebe durch die Blattläuse im späten Frühjahr eine starke Populationsentwicklung im Frühsommer und ein schneller Zusammenbruch der Blattlauspopulation im Juli oder August (BONNEMAISON 1966, FRAZER 1988A). Häufig ist zu beobachten, daß dieser mit einem zeitverzögerten Anstieg der Dichten stenophager Blattlausprädatoren, gleichzeitig aber auch mit einer abnehmenden Wirtspflanzenqualität und hohen Temperaturen verbunden ist, wodurch die jeweilige Wirkung der einzelnen Faktoren nur schwer abzuschätzen ist (BOMBOSCH 1963, FRAZER 1988A). Die Bedeutung der Blattlausprädatoren für die Regulation der Blattlausdichte läßt sich durch eine Modellierung der Populationsdynamik von Blattläusen und Antagonisten (z. B. BOMBOSCH 1963, CHAMBERS *et al.* 1983, HODEK & KINDLMANN 1988, GUTIERREZ *et al.* 1990) oder durch Ausschluß der Prädatoren abschätzen. **Ausschlußexperimente** werden schon seit mehr als 50 Jahren durchgeführt und gelten, trotz einiger Unzulänglichkeiten, nach wie vor als der beste Weg zur experimentellen Evaluierung des Potentials von Entomophagen (LUCK *et al.* 1988). Mit Hilfe dieser Methode wurde sowohl auf Kulturpflanzen wie Weizen (u. a. CHAMBERS *et al.* 1983, RICE & WILDE 1988, HOPPER *et al.* 1995), Zuckerrüben (TOKMAKOGLU 1964), Luzerne (FRAZER *et al.* 1981) oder Hopfen (CAMPBELL 1978) als auch auf Wildpflanzen wie Disteln (VÖLKL 1988) oder Pfaffenhütchen (WAY & BANKS 1968, CHIKH-KHAMIS & HUREJ 1991) eine entscheidende Bedeutung von Blattlausprädatoren für die Abnahme der Dichte von Blattlauspopulationen gezeigt. Hinsichtlich Planung und Interpretation von Käfigversuchen ist

jedoch Vorsicht geboten. Der mögliche Einfluß eines innerhalb der Käfige veränderten Mikroklimas wird häufig mit Hilfe von gleichartigen, aber „offenen“ Kontrollkäfigen ermittelt, die Prädatoren einen Zugang ermöglichen. Dagegen sind Einflüsse auf das Verhalten von Herbivoren und Entomophagen, besonders hinsichtlich Emigration und Wirtsfindung, in derartigen Experimenten nicht auszuschließen (LUCK *et al.* 1988, VAN DRIESCHE & BELLOWS 1996). Solche Effekte können nur anhand der Biologie der beteiligten Arthropoden eingeschätzt oder durch das sehr aufwendige tägliche Absammeln von Prädatoren (z. B. POLLARD 1969, NAWROCKA 1988) vermieden werden. Die Bedeutung von Prädatoren als Begrenzungsfaktoren der Blattlausdichte auf Salat wurde bislang nur in Hinblick auf die Salatwurzellaus, *P. bursarius*, eingehend untersucht (DUNN 1960B).

3.4 Förderung und Beeinflussung von Blattlausprädatoren

Die Bedingungen, die Herbivoren und deren Antagonisten in Agrarökosystemen vorfinden, werden sehr stark von zahlreichen **Kulturmaßnahmen** des Landwirts beeinflusst. Viele dieser Maßnahmen werden aufgrund pflanzenbaulicher oder ökonomischer Überlegungen durchgeführt. Sie können aber im Hinblick auf eine Schonung und Förderung von Nützlingen modifiziert oder ergänzt werden (STERN *et al.* 1976, HERZOG & FUNDERBURK 1986, VAN DRIESCHE & BELLOWS 1996, vgl. auch RABB *et al.* 1984).

Häufig wird versucht, natürliche Feinde von Schädlingen zu **fördern**, indem ein zusätzliches Nahrungsangebot, Überwinterungsmöglichkeiten oder sonstige Verbesserungen des Habitats geschaffen werden. Derartige Ressourcen bieten beispielsweise Hecken (BRUNEL *et al.* 1980, ZWÖLFER *et al.* 1984, KNAUER & SCHRÖDER 1988) sowie Feldraine und nicht mit Pflanzenschutzmitteln behandelte Ackerrandstreifen (WELLING 1988, BOATMAN 1994). Innerhalb der landwirtschaftlichen Kulturfläche können Prädatoren und Parasitoide gefördert werden durch eine verringerte Unkrautbekämpfung (z. B. ALTIERI & WHITCOMB 1979, ALTIERI & LETOURNEAU 1982), durch Untersaaten oder Mischkulturen (MARCOVITCH 1935, ALTIERI & LETOURNEAU 1982, BUGG & WADDINGTON 1994), durch spezielle „Nützlingsstreifen“ (s. u.), durch künstliche Nisthilfen (LAWSON *et al.* 1961, SENGONCA & HENZE 1992) oder durch das Aussprühen von Zucker-Protein-Lösungen (HAGEN *et al.* 1971, EVANS 1994, EHLER *et al.* 1997).

Inwieweit generell eine erhöhte **Diversität** der Vegetation zu einer höheren **Stabilität** der in einem Ökosystem lebenden Herbivorenpopulationen führt, wird bereits seit langem, auch als Maßnahme zur Regulation von Schadinsekten, intensiv untersucht und zum Teil kontrovers diskutiert (z. B. PIMENTEL 1961, VAN EMDEN & WILLIAMS 1974, MURDOCH 1975, ALTIERI & LETOURNEAU 1982, RISCH *et al.* 1983, TONHASCA & BYRNE 1994, WRATTEN & VAN EMDEN 1995). Eine zusammenfassende Literaturlauswertung von 209 vergleichenden Studien zu Mono- und Mischkulturen (ANDOW 1991) ergab, daß eine Erhöhung der Diversität durch eine Mischkultur in der deutlichen Mehrzahl der Fälle zur Verringerung der Dichte von Herbivoren und zur

Erhöhung der Dichte von Entomophagen führte. Eine deutlich kleinere, aber nicht zu vernachlässigende Zahl von Untersuchungen mit dem gegenteiligen Ergebnis weist aber auch auf Grenzen der Mischkultur im Hinblick auf eine Schädlingskontrolle hin.

Eine Verringerung von Herbivorendichten durch Mischkulturen kann nach ROOT (1973) durch zwei verschiedene **Mechanismen** verursacht werden. Erstens erleichtern Monokulturen insbesondere mono- oder oligophagen Herbivoren die Ausbeutung der konzentrierter vorhandenen Ressourcen („resource concentration hypothesis“), und zweitens können Mischkulturen den Entomophagen durch zusätzliche Nahrungsquellen oder Mikrohabitate zu erhöhten Populationsdichten und damit zu einer verstärkten Wirkung verhelfen („enemies hypothesis“). Wenn sich die beiden Mechanismen auch komplementär ergänzen können (RUSSELL 1989, vgl. aber ANDOW 1991), so wurde doch in verschiedenen Systemen versucht, den jeweiligen Einfluß der beiden Effekte zu quantifizieren. Dabei wird meist, insbesondere in annualen Mischkulturen, die „resource concentration hypothesis“ als der entscheidende Effekt angesehen (RISCH *et al.* 1983, KAREIVA 1983, ANDOW 1991).

In den letzten Jahren wurden verschiedentlich Systeme untersucht, in denen, unter Verzicht auf Teile der Kulturfläche, spezielle **Streifen** innerhalb oder am Rand von Feldern explizit zur Förderung von Nützlingen dienen. Einjährige Gelbsenf- oder Phaceliaeinsaaten sollten vor allem ein zusätzliches Angebot an Nektar und Pollen schaffen (SCHMUTTERER & GAUDCHAU 1986, KLINGER 1987, SENGONCA & FRINGS 1988, WRATTEN & VAN EMDEN 1995, HICKMAN & WRATTEN 1996, HOLLAND & THOMAS 1996), während erhöhte, mehrjährige Grasstreifen insbesondere als Überwinterungsmöglichkeit für polyphage Prädatoren angelegt wurden (THOMAS *et al.* 1991, 1992, WRATTEN & VAN EMDEN 1995). In der Arbeitsgruppe von NENTWIG wurden verschiedene Pflanzenarten in bezug auf Aussaat- und Sukzessionserfolg und in ihrer Auswirkung auf verschiedene Arthropodengruppen untersucht (WEISS & STETTNER 1991, FREI & MANHART 1992, SCHMID 1992, BÜRKI & HAUSAMMANN 1993, HEITZMANN & NENTWIG 1993) und Mischungen solcher Pflanzen als mehrjährige Ackerkrautstreifen ausgesät (FRANK & NENTWIG 1995, WYSS 1995, HAUSAMMANN 1996). In einigen der genannten Untersuchungen sind in der Nähe der Streifen die Populationsdichten der Entomophagen erhöht und diejenigen von Herbivoren verringert. Ein Zusammenhang dieser beiden Effekte kann vermutet werden, ist jedoch nicht zwangsläufig. Die Anlage von Streifen führt zu lokal veränderten Habitaten, was, ähnlich wie in den Untersuchungen zu Mischkulturen (s. o.: „resource concentration hypothesis“), auch die Herbivoren selbst in ihren Immigrations-, Vermehrungs- und Emigrationsraten beeinflussen kann (vgl. BOHLEN & BARRETT 1990). Noch wenig untersucht wurde bislang auch die räumliche Dimension der Auswirkungen solcher Streifen. Da adulte Blattlausprädatoren meist eine hohe Mobilität besitzen und ihre Eiablagestrategie vermutlich stark durch die Notwendigkeit hoher Blattlausdichten für die Larven bestimmt wird (vgl. z. B. CHANDLER 1968, HEMPTINNE *et al.* 1992, DIXON 1997), könnte vermutet werden, daß zusätzliche Ressourcen wie Nektar, Pollen oder Überwinterungsmöglichkeiten unter Umständen eher eine großräumige und langfristige Förderung bewirken und der unmittelbaren Umgebung nur bedingt zugute kommen. Dies würde zumindest erklären, warum in

einigen Studien eine lokale befallsreduzierende Wirkung durch derartige zusätzliche Ressourcen nicht nachgewiesen werden konnte (z. B. CHANDLER 1968, POLLARD 1971, HOLLAND & THOMAS 1996, SALVETER 1996, s. auch HARWOOD *et al.* 1994, HICKMAN & WRATTEN 1996).

In vielen Studien wird die Wichtigkeit von Blattläusen auf verschiedenen Wildpflanzen als Ausweichwirte für Parasitoide oder als **alternative Beute** für Prädatoren dargestellt (zusammenfassend: VAN EMDEN 1965, POWELL 1986, WHITCOMB & GODFREY 1991). In den umfangreichen Untersuchungen der Arbeitsgruppe NENTWIG wurden die Pflanzenarten für die Ackerkrautstreifen neben anderen Gesichtspunkten auch nach dem Angebot an alternativer Beute ausgewählt (HEITZMANN & NENTWIG 1993, SCHMID 1992). Das Angebot an Beute für Blattlausprädatoren kann nicht nur durch Wildpflanzen, sondern auch durch einen gezielten Anbau von Kulturpflanzen verbessert werden. Beispielsweise schlug SANBORN bereits 1906 (zit. n. MARCOVITCH 1935) zur Bekämpfung von Melonenblattläusen vor, Brassicaceen um Melonenfelder herum anzubauen, um mit Hilfe der mehligten Kohlblattlaus eine üppige Nahrungsgrundlage für Coccinelliden zu schaffen. MARTENS (1983) untersuchte den Einfluß von Erbsenstreifen auf die Populationsdynamik von Getreideblattläusen und deren Antagonisten in einem Haferfeld. Im Baumwollanbau wurden wiederholt Streifen mit Hirse, Mais oder Luzerne in ihrer Wirkung auf die Dynamik von Schädlingen und Nützlingen getestet (WILLE 1951, ROBINSON *et al.* 1972, BURLEIGH *et al.* 1973, LASTER 1974, GODFREY & LEIGH 1994, PARAJULEE *et al.* 1997). Alternative Beute ist sicherlich wichtig zu Zeiten eines knappen Nahrungsangebots. Andererseits wurden wiederholt Hinweise darauf gefunden, daß ein Angebot zusätzlicher Beute zu Beginn einer Schädlingsgradation auch Prädatoren von der Kulturpflanze weglocken und somit deren Effekt sogar reduzieren kann (BANKS 1955, PERRIN 1975, BUGG & DUTCHER 1989, KEMP & BARRETT 1989, GOLLER *et al.* 1997, vgl. auch CORBETT & PLANT 1993). In der vorliegenden Arbeit sollte daher zusätzliche Beute durch den Anbau von Ackerbohnenstreifen nur kurzzeitig zur Verfügung stehen und später durch das Abmähen der Streifen wieder entzogen werden.

Verschiedentlich wurde vorgeschlagen, Nützlingen die **Lebensgrundlagen gezielt zu entziehen**, um deren Ausbreitung auszulösen (PERRIN 1975, ALTIERI & WHITCOMB 1979, ALTIERI & SCHMIDT 1985, BUGG *et al.* 1991A). Hinweise auf die Möglichkeiten einer solchen Strategie finden sich in Arbeiten, bei denen ein Einwandern von Prädatoren und Parasitoiden in eine benachbarte Kultur nach der Abreife oder Ernte von Hirse- (FYE 1971) oder Erbsenfeldern (EL TITI 1974, SUTER & KELLER 1977, RUZICKA *et al.* 1986) beobachtet wurde. Durch einen streifenweisen Anbau dieser Pflanzen in Baumwoll- (s. o.: alternative Beute) oder in Haferfeldern (MARTENS 1983) versuchte man, solche Effekte innerhalb eines Feldes zur Kontrolle von Schädlingen auszunutzen. Auch in Wein-, Nuß- oder Obstanlagen wurden Hinweise auf ein Überwandern von Nutzarthropoden nach Bodenbearbeitungsmaßnahmen (SLUSS 1967) oder nach dem Mähen der Begrünung (WATSON & WILDE 1963, REMUND *et al.* 1989, YAN *et al.* 1997, s. auch BUGG *et al.* 1991A, BUGG & WADDINGTON 1994) gefunden. In China lockte in Bambusanlagen eingesäeter Raps durch einen Befall mit *Brevicoryne brassicae* Coccinelliden in großer Zahl an, die nach der Ernte des Rapses die Dichten von Schildläusen auf dem Bambus deutlich

reduzierten (XU & WU 1989). Bei den meisten dieser Beispiele handelt es sich allerdings um zufällige Beobachtungen im Rahmen von Untersuchungen mit anderen Zielsetzungen.

3.5 Fragestellung

Die Kontrolle von Blattläusen auf Kopfsalat ist bei einem weit verbreiteten intensiven Einsatz von Insektziden ein nicht zufriedenstellend gelöstes Problem. In der vorliegenden Arbeit wurde ein Verfahren zur biologischen Kontrolle der Blattläuse untersucht. Aufgrund der kurzen Kulturdauer des Salates sollten Blattlausfeinde in einer relativ kurzen Zeit mit einer ausreichenden Dichte vorhanden sein. Dafür wurde mit Ackerbohnenstreifen und den darauf vorhandenen Blattläusen kurzzeitig eine Lebensgrundlage für Prädatoren geschaffen, die später durch das Mähen der Streifen gezielt entzogen werden konnte. Im einzelnen wurden folgende Fragen untersucht:

- Eignen sich die Ackerbohnenstreifen für eine preiswerte „Freilandzucht“ von Blattlausprädatoren?
- Inwieweit läßt sich die Dichte von Blattlausprädatoren auf dem benachbarten Salat durch Anlage und Abmähen der Streifen erhöhen und diejenige der Blattläuse verringern?
- Welche räumliche Ausdehnung haben derartige Effekte?

Da noch kaum Freilanduntersuchungen zu Blattläusen und Blattlausprädatoren auf Salat vorliegen (s. 3.2), wurden zudem einige grundlegende, beschreibende Untersuchungen durchgeführt. Diese beinhalteten die Bestimmung

- des Artenspektrums von Blattläusen und wichtigen Blattlausprädatoren auf Kopfsalat,
- des zeitlichen Verlaufs der Dichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren in einzelnen Salatsätzen im Laufe der Vegetationsperiode,
- der Bedeutung der Prädatoren für die Regulation der Blattlausdichte und
- beschreibender Größen der Aggregation der Blattläuse als Grundlage für ein Schema zur sequentiellen Erfassung der Blattlausdichte.

4 MATERIAL UND METHODEN

Änderungen der Populationsdichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren in sukzessive angebauten Salatsätzen wurden 1993 in Albertshofen sowie 1994 und 1995 in Bayreuth aufgenommen. Die Versuche mit Ackerbohnenstreifen im Kopfsalatfeld wurden 1992 bis 1994 ebenfalls in Albertshofen und die zusätzlichen Versuche zur Ausbreitung von markierten Coccinellidenlarven 1994 in Albertshofen sowie 1996 im benachbarten Mainsondheim durchgeführt.

4.1 Versuchsstandorte

Der Großteil der Versuche wurde auf dem Versuchsgelände der Bayerischen Landesanstalt für Weinbau und Gartenbau in **Albertshofen** (Lkr. Kitzingen) durchgeführt. Das Gelände liegt im mittleren Maintal, etwa 20 km östlich von Würzburg, ca. 200 m über NN (Karte im Anhang: Abb. A-1). Im Landkreis Kitzingen werden 74 % der Gesamtwirtschaftsfläche landwirtschaftlich und davon wiederum 83 % als Ackerland genutzt (nach BLS 1996). Eine große Bedeutung besitzt mit 632 ha der Anbau von Gemüse, wovon Kopfsalat eine Fläche von 38 ha einnimmt (Daten von 1996 aus BLS 1997). Die nähere Umgebung der Versuchsflächen ist gekennzeichnet durch eine ausgedehnte Waldfläche im Osten und vorwiegend gemüsebaulich genutzte Ackerflächen in den anderen Himmelsrichtungen (vgl. Abb. A-1). Im Westen ist das Gelände der Landesanstalt durch eine Windschutzhecke begrenzt. Die Bodenverhältnisse am Versuchsstandort Albertshofen werden geprägt durch pleistozäne Flugsandauflagerungen (BRUNNACKER 1959), die auf den Versuchsflächen eine Mächtigkeit von 50 - 90 cm aufweisen. Der sandige Boden erfordert eine häufige Beregnung. Das langjährige (1961 - 1990) Mittel der Tagesdurchschnittstemperatur liegt in Kitzingen bei 9,2 °C und die langjährige durchschnittliche Summe der jährlichen Niederschläge bei 591 mm (DR. A. KAESTNER, DWD, pers. Mitt.).

1994 und 1995 wurden kleinere Parzellenversuche zur jahreszeitlich beeinflussten Populationsdynamik von Blattläusen und deren Antagonisten auf Flächen der Nutzpflanzenabteilung des Botanischen Gartens der Universität **Bayreuth** durchgeführt. Der Standort liegt am südlichen Stadtrand von Bayreuth, etwa 360 m über NN (Karte im Anhang, Abb. A-2). In der weiteren Umgebung des Standortes, den Landkreisen Bayreuth-Stadt und Bayreuth-Land, ist knapp die Hälfte der Gesamtwirtschaftsfläche mit Wald bewachsen und 47 % der Fläche wird landwirtschaftlich genutzt, davon 62 % als Ackerfläche (BLS 1996). Der Anbau von Gemüse spielt mit 9,5 ha nur eine unbedeutende Rolle, wovon laut Statistik 1,4 ha auf Kopfsalat entfallen (BLS 1997). In der näheren Umgebung der Versuchspartellen lagen weitere Flächen des botanischen Gartens und eine Kleingartenanlage im Norden, ein Gehöft und eine Baumgruppe

im Osten sowie Wiesen und Ackerflächen im Süden und Westen. Die Versuchsflächen wiesen ein leichtes Gefälle nach Westen hin auf. Bedingt durch den lehmigeren Boden mußte in Bayreuth weniger oft beregnet werden als in Albertshofen. In Bayreuth beträgt der langjährige Mittelwert der Tagesdurchschnittstemperatur 7,7 °C und die langjährige durchschnittliche Summe der jährlichen Niederschläge 710 mm (DR. A. KAESTNER, DWD, pers. Mitt.).

Nachdem die Bayerische Landesanstalt für Weinbau und Gartenbau die Versuchsflächen in Albertshofen 1996 nicht mehr bewirtschaftete, wurde ein Versuch zur Ausbreitung von Coccinellidenlarven auf einer Fläche eines gärtnerischen Betriebes in **Mainsondheim** durchgeführt. Die Fläche liegt etwa 2,5 km vom Versuchsgelände in Albertshofen entfernt (Karte im Anhang: Abb. A-1), relativ geschützt zwischen einem Gewächshaus, einem kleinen Wäldchen und einer Hecke auf den Niederterrassen des Mains (ansonsten s. o.: Albertshofen).

4.2 Meteorologische Daten und Witterungsverlauf

Daten zu Temperaturverlauf und Niederschlägen sind im Anhang (Abb. A-3 und A-4) zusammengestellt. Die Werte für Albertshofen stammen von der Station 28 (Albertshofen) des bayerischen agrarmeteorologischen Meßnetzes, die Werte für Bayreuth von einer im botanischen Garten liegenden Wetterstation der Abteilung Meteorologie der Universität.^{*)} Beide Stationen waren weniger als 2 km vom jeweiligen Versuchsstandort entfernt. Die Aufzeichnung erfolgte in einer Höhe von 2 m. Aus Maxima- und Minimawerten der Temperatur wurden Tagestemperatursummen berechnet (vgl. 4.4.1), die Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren verdeutlichen (Abb. 1) und die als physiologische Zeitachse beim Vergleich der sukzessive angepflanzten Salatsätze verwendet werden. In Abb. 1 sind ferner die Temperaturbedingungen in den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen dargestellt und die Temperaturen in den Tagen nach Ausbringen der markierten Coccinellidenlarven angegeben.

Im folgenden soll ein kurzer Überblick zum **allgemeinen Witterungsverlauf** gegeben werden (nach DWD 1992ff., vgl. auch Abb. 1). Besonders berücksichtigt werden dabei Vergleiche zu den langjährigen Mittelwerten für die Stationen des Deutschen Wetterdienstes in Würzburg (WÜ) und in Bayreuth (BT), die den Versuchsstandorten jeweils am nächsten lagen. Entsprechend den durchgeführten Versuchen beziehen sich die Angaben für 1992 und 1993 auf Würzburg, für 1995 auf Bayreuth und für 1994 auf beide Orte.

Im Vergleich zum langjährigen Mittel waren **1992** die Monate Januar bis April etwas zu warm und mit Ausnahme des März, der deutlich zu naß war, auch zu trocken. Der Mai war besonders warm (durchschnittlich + 2,8 °C gegenüber dem langjährigen Mittel) und hatte am

^{*)} Im Jahr 1994 fiel die Station Albertshofen für einen längeren Zeitraum aus und die fehlenden Werte wurden durch solche der ca. 6 km vom Versuchsfeld entfernten Station 38 (Schwarzenau) ersetzt - nach einer geringfügigen Korrektur über eine lineare Regression der an beiden Stationen vorhandenen Werte.

Ebenfalls aufgrund eines Defektes wurden die Niederschlagsmengen für Bayreuth im Frühjahr 1994 von der Station 39 (Bayreuth) des agrarmeteorologischen Meßnetzes übernommen.

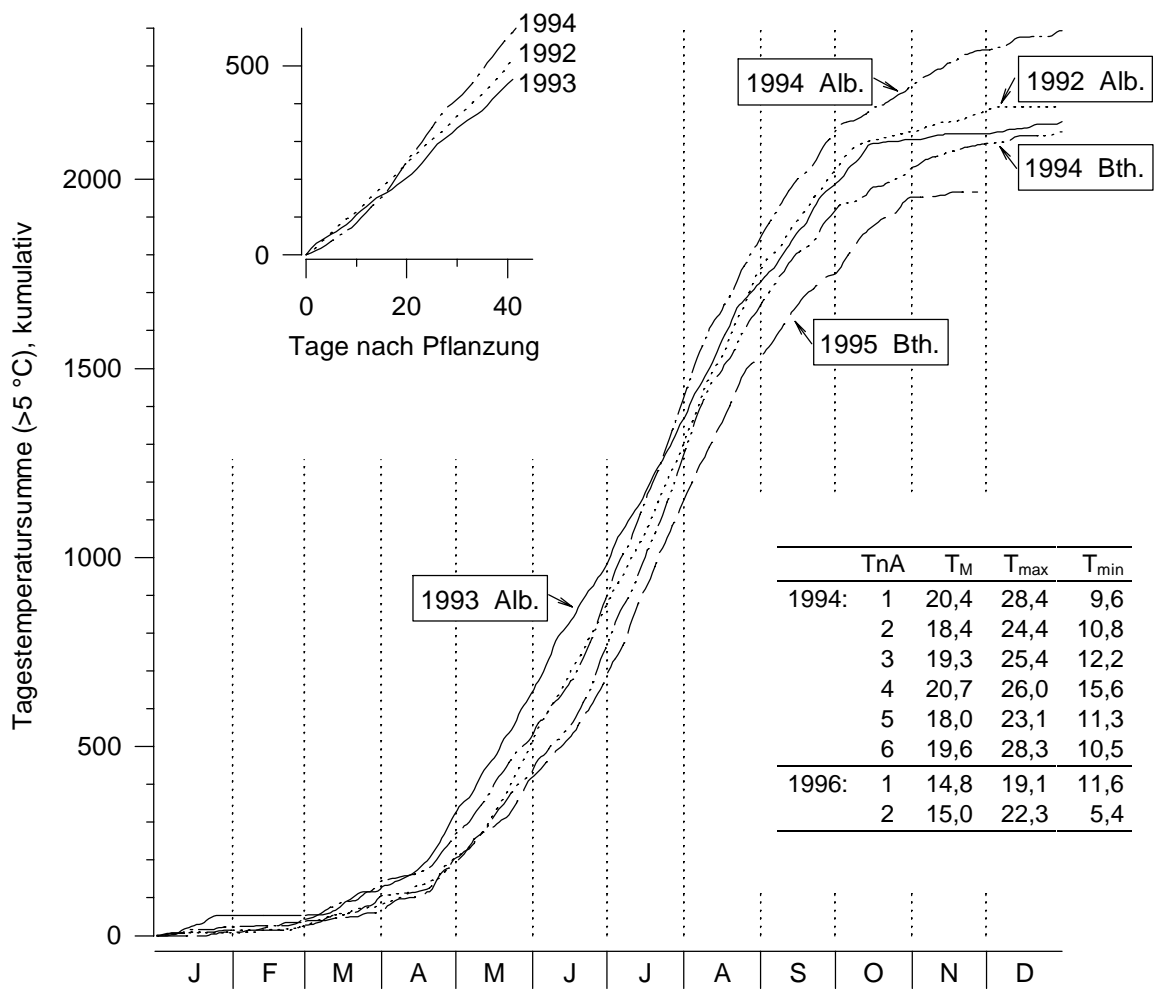


ABB. 1: Akkumulierte Tagestemperatursummen über einer Basistemperatur von 5 °C ab Jahresbeginn an den Versuchsstandorten Albertshofen (Alb.) und Bayreuth (Bth.).

Links oben: Akkumulierte Tagestemperatursummen (> 5 °C) ab Pflanzung des Salates in den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen.

Rechts unten: Tagesdurchschnittstemperaturen (T_M) sowie maximale (T_{max}) und minimale (T_{min}) Temperaturen in den Versuchen mit markierten Coccinellidenlarven (T_{nA} = Tage nach Ausbringen der Larven).

Versuchsstandort nur zwei Tage mit nennenswerten Regenfällen. Um so regnerischer war der Juni mit 271 % und der Juli mit 165 % der langjährig gemessenen Niederschlagsmenge. Beide Monate waren eher zu warm (jeweils + 0,9 °C). Nach einem warmen August folgte ein etwas kühler Herbst und ein relativ milder Winter.

Im März 1993 fielen bei durchschnittlichen Temperaturen (+ 0,2 °C) nur 15 % der langjährig gemessenen Niederschläge. Die Temperaturen lagen im April (+ 3,2 °C) besonders in der zweiten Hälfte, im Mai (+ 2,3 °C), und in der ersten Junihälfte (Juni: + 0,6 °C) deutlich über dem langjährigen Mittelwert. Diese Monate waren überwiegend auch zu trocken. Der Juli war etwas zu kalt (- 0,7 °C) und etwas zu trocken (88 %). Der August war etwas zu warm, der Herbst eher kühl und der Winter 1993/94 sehr mild.

Das Frühjahr **1994** war an beiden Standorten nasser als im langjährigen Mittel und der März deutlich wärmer (WÜ: + 3,0 °C, BT: + 3,6 °C). Nachdem auch Mai und Juni bereits zu warm waren, übertraf der extrem warme Juli das langjährige Mittel um 4,7 °C (WÜ) bzw. 4,8 °C (BT). Diese Wärmeperiode, in der auch der Versuch mit den Ackerbohnenstreifen durchgeführt wurde (Abb. 1), verkürzte die Entwicklungsdauer des Salates deutlich. Im August war es an beiden Standorten, im September nur in Bayreuth zu naß und zu warm. Sowohl in Würzburg als auch in Bayreuth folgte einem etwas kühlen Oktober ein sehr warmer Spätherbst und ein milder Winter.

Im Frühjahr **1995** wurden in Bayreuth mit Ausnahme des April, der zu warm war, durchschnittliche Werte gemessen. Im Juni war es, vor allem in der ersten Monathälfte, zu kalt (Juni: - 1,3) und zu naß (184 %) und im Juli sehr warm (+ 3,3 °C) und wiederum naß (207 %). Einem warmen August folgte ein durchschnittlicher September, ein sehr warmer Oktober und ein kalter Spätherbst.

4.3 Versuchsanlagen, Feld- und Labormethodik

4.3.1 Sukzessive angebaute Salatsätze

Zur Ermittlung der saisonalen Dynamik von Blattläusen und Blattlausprädatoren wurden 1993 acht Sätzen Kopfsalat im Abstand von etwa drei Wochen auf dem Versuchsgelände in Albertshofen gepflanzt. 1994 wurden fünf und 1995 sieben Sätze Salat in der Nutzpflanzenabteilung des Botanischen Gartens in Bayreuth angebaut.^{*)} Die Anordnung der einzelnen Salatsätze auf der zur Verfügung stehenden Fläche war randomisiert. 1993 betrug die Parzellengröße 4,5 x 10 m und in den beiden folgenden Jahren 4 x 5 m. Die für den Versuch zeitweise nicht benötigte Fläche lag 1993 brach und war 1994 und 1995 mit einer Mischung von Gründüngungspflanzen (v. a. *Lolium perenne* mit geringen Anteilen von *Phacelia tanacetifolia*, *Vicia sativa* u. a.) eingesät.

Die **Salatpflanzen** (Sorte 'Soraya') stammten 1993 aus der Jungpflanzenanzucht der Bayerischen Landesanstalt für Weinbau und Gartenbau und 1994 sowie 1995 ('Votan' und 'Mirian') von einer Bayreuther Gärtnerei. Die Pflanzung erfolgte von Hand im Abstand von 30 x 30 cm. Die Pflanzdaten sind in den entsprechenden Abbildungen (Abb. 13 bis Abb. 15) angegeben. 1993 waren die Kulturbedingungen vergleichbar denen benachbarter gartenbau-

^{*)} 1993 wurden Werte aus dem Kontrollfeld ohne Ackerbohnenstreifen (vgl. Abb. 3) als Salatsatz Nr. IV in den Datensatz aufgenommen. Dieses Feld war weniger als 50 m von den satzweisen Salatpflanzungen entfernt und unterschied sich von diesen nur durch die Parzellengröße (18 x 48 m). Es wurden die Werte der nicht mit Insektizid behandelten Hälfte und ohne das Beet am Rand des Feldes berücksichtigt.

1994 wurde (aufgrund der späten Freigabe von Mitteln für das zweite Jahr des Forschungsprojektes) als erster Satz eine Salatpflanzung der Nutzpflanzenabteilung des botanischen Gartens berücksichtigt. Diese befand sich in unmittelbarer Nachbarschaft zu den später angelegten Parzellen, eine ausreichende Parzellengröße konnte dabei aber nur durch die Berücksichtigung von drei Sorten ('Maikönig', 'Kagranner Sommer', 'Nansen') erreicht werden.

licher Betriebe mit einer mineralischen Grunddüngung (ergänzt auf $N_{\min} = 50 \text{ kg N / ha}$) zur Pflanzung und einer mineralischen Kopfdüngung (ergänzt auf $N_{\min} = 100 \text{ kg N / ha}$) etwa drei Wochen später. 1994 und 1995 wurde die Kultur mit ca. 125 kg N / ha als Hornmehl zur Pflanzung weniger intensiv gedüngt. Weder die Jungpflanzen noch die Versuchspartzen wurden mit Fungiziden oder Insektiziden behandelt.

Blattläuse und deren Antagonisten wurden wöchentlich auf 12 bis 64 (1993) bzw. 12 bis 24 (1994 und 1995) Pflanzen gezählt (vgl. 4.3.4, genaue Pflanzenzahl im Anhang, Tab. A-2). Um die Anzahl der Lücken im Bestand relativ klein zu halten und dadurch Immigration und sekundäre Ausbreitung der Arthropoden in den kleinen Partzen möglichst wenig zu beeinflussen, erfolgte die Entnahme der Pflanzen für die **Stichprobe** nicht randomisiert, sondern jeweils an vier über die Partze verteilten Stellen (vgl. HURLBERT 1984).

Gelbschalen (ICI, 33 x 25 cm) dienten 1993 und 1995 zur Ermittlung des Blattlauszufluges. Sie wurden im jeweils jüngsten Salatsatz am Rand der Partze aufgestellt und mit ca. 1,5 l Wasser und einigen Tropfen Detergens gefüllt. Die gefangenen Arthropoden wurden wöchentlich in Ethanol (75 %ig) überführt und die Gesamtzahl alater Aphiden sowie die Anzahl alater Individuen der beiden Arten *Nasonovia ribisnigri* und *Macrosiphum euphorbiae* später im Labor bestimmt. Neben den Gelbschalenfängen wird auch die Anzahl alater Blattläuse auf dem Salat in den ersten 25 Tagen nach der Pflanzung zur Beurteilung des Immigrationsdrucks der Blattläuse verwendet, da in diesem frühen Entwicklungsstadium des Salates davon ausgegangen werden kann, daß sich die alaten Blattläuse noch nicht auf den Salatpflanzen entwickelten, sondern zugeflogen sind.

4.3.2 Versuche mit Ackerbohnenstreifen im Salatfeld

Die **Versuchsanlagen** der in den Jahren 1992 - 1994 durchgeführten Versuche mit Ackerbohnenstreifen sind in Abb. 2 bis Abb. 4 dargestellt. Für die Versuche standen jeweils zwei Beregnungseinheiten mit je 12 Beeten und einer Gesamtbreite von 18 m zur Verfügung. 1993 konnte ein Beet einer benachbarten Beregnungseinheit zusätzlich verwendet werden. 1992 (Abb. 2) und 1993 (Abb. 3) wurde jeweils ein Feld mit Ackerbohnenstreifen mit einem Feld ohne Streifen verglichen. Jeweils eine Hälfte des Feldes ohne Streifen erhielt zwei Insektizidbehandlungen (Pirimicarb, vgl. Tab. 1). Aufgrund der Erfahrungen von 1992 wurde 1993 (Abb. 3) der Einfluß unterschiedlicher Abstände zwischen den Streifen genauer untersucht und 1994 (Abb. 4) ermittelt, ob sich zwischen zwei weiter entfernten Streifen ein Gradient von Blattläusen beziehungsweise Blattlausprädatoren ausbildet. 1994 entfiel das Kontrollfeld ohne Streifen zugunsten des Versuches zur Ausbreitung der Marienkäferlarven (vgl. 4.3.3), da aufgrund der Ergebnisse in den beiden vorangegangenen Jahren in der Feldmitte eine Annäherung an ein Kontrollfeld zu erwarten war. Vor- und Nachteile dieser Versuchsanlagen werden in 6.1 diskutiert.

Angaben zur **Kulturführung** in den Versuchen mit den Ackerbohnenstreifen sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die Ackerbohnen wurden mit einer Handsämaschine (Sembdner HS)

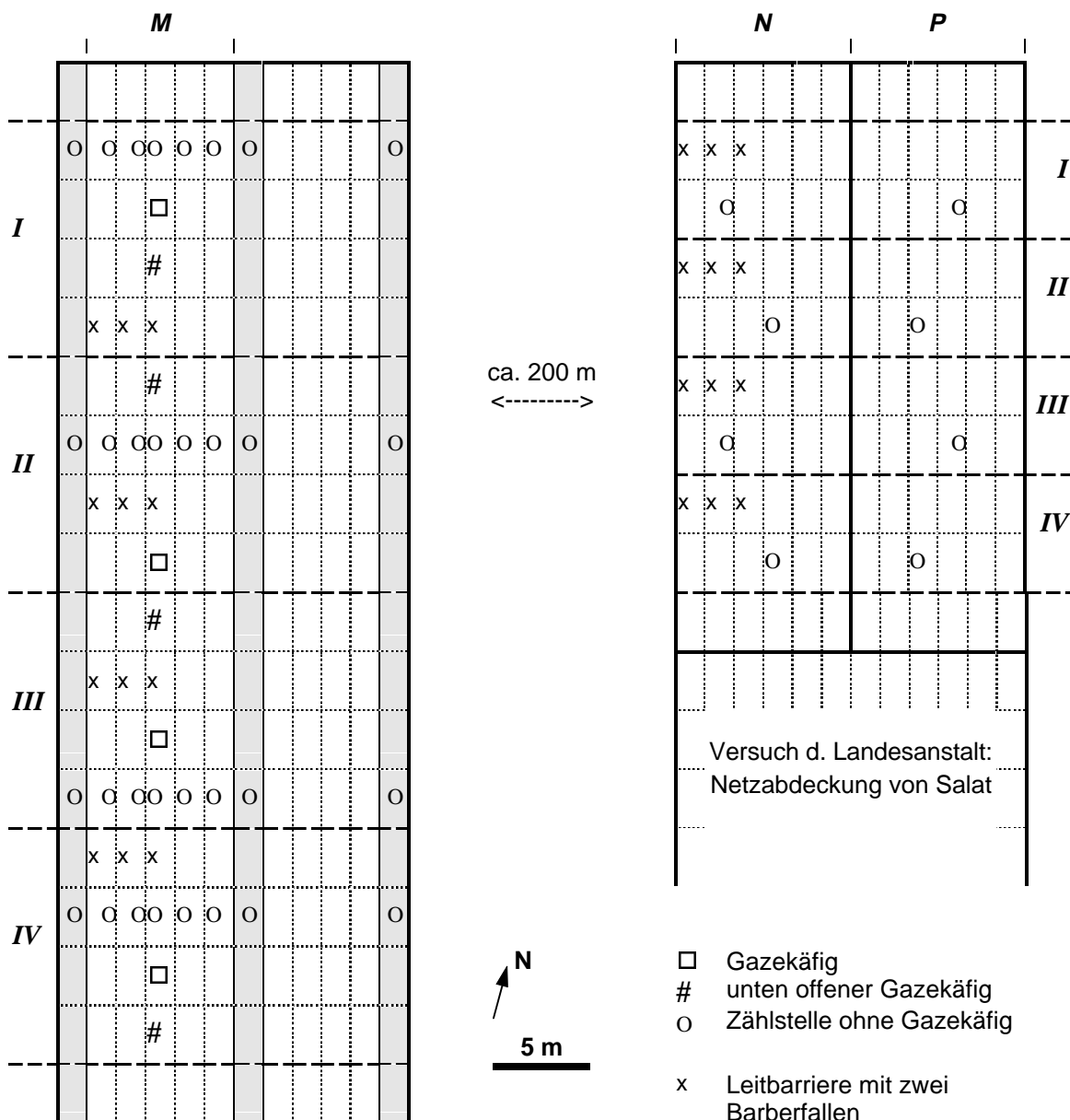


ABB. 2: Versuchsanlage des Versuchs mit Ackerbohnenstreifen (graue Flächen) im Salatfeld, 1992 in Albertshofen. Die Varianten beinhalten ein Feld mit Ackerbohnenstreifen (*M*) und ein Feld ohne Streifen, welches je zur Hälfte nicht (*M*) beziehungsweise zweimal mit Pirimicarb (*P*) behandelt wurde. Die vier Wiederholungen sind mit römischen Ziffern gekennzeichnet. Nicht mittig ausgerichtete Symbole deuten die reale Ausrichtung im Feld an. Feldgrößen: 54 x 18 m und 30 x 18 m.

vierreihig ausgesät. Die Salatpflanzen wurden vom Jungpflanzenbetrieb Gernert, Albertshofen, zugekauft und nach Grunddüngung und Bodenbearbeitung (Fräse) mit einer Pflanzmaschine (Nockenwalze) vierreihig gepflanzt. Eine Handhacke erfolgte nach Bedarf, eine Beregnung (Kreisregner) bei fehlendem natürlichem Niederschlag betriebsüblich in der Regel alle 2 Tage.

Die **Höhe** der Ackerbohnen sowie Angaben zur **Phänologie** von Ackerbohnen und Kopfsalat wurden an den Zählterminen aufgenommen. Die Ermittlung der **Bestandesdichte** der Ackerbohnen erfolgte in jedem Versuchsjahr einmalig kurz vor dem Mähen über eine zweifache Bestimmung der Pflanzenzahl pro laufendem Meter an jeder Zählstelle.

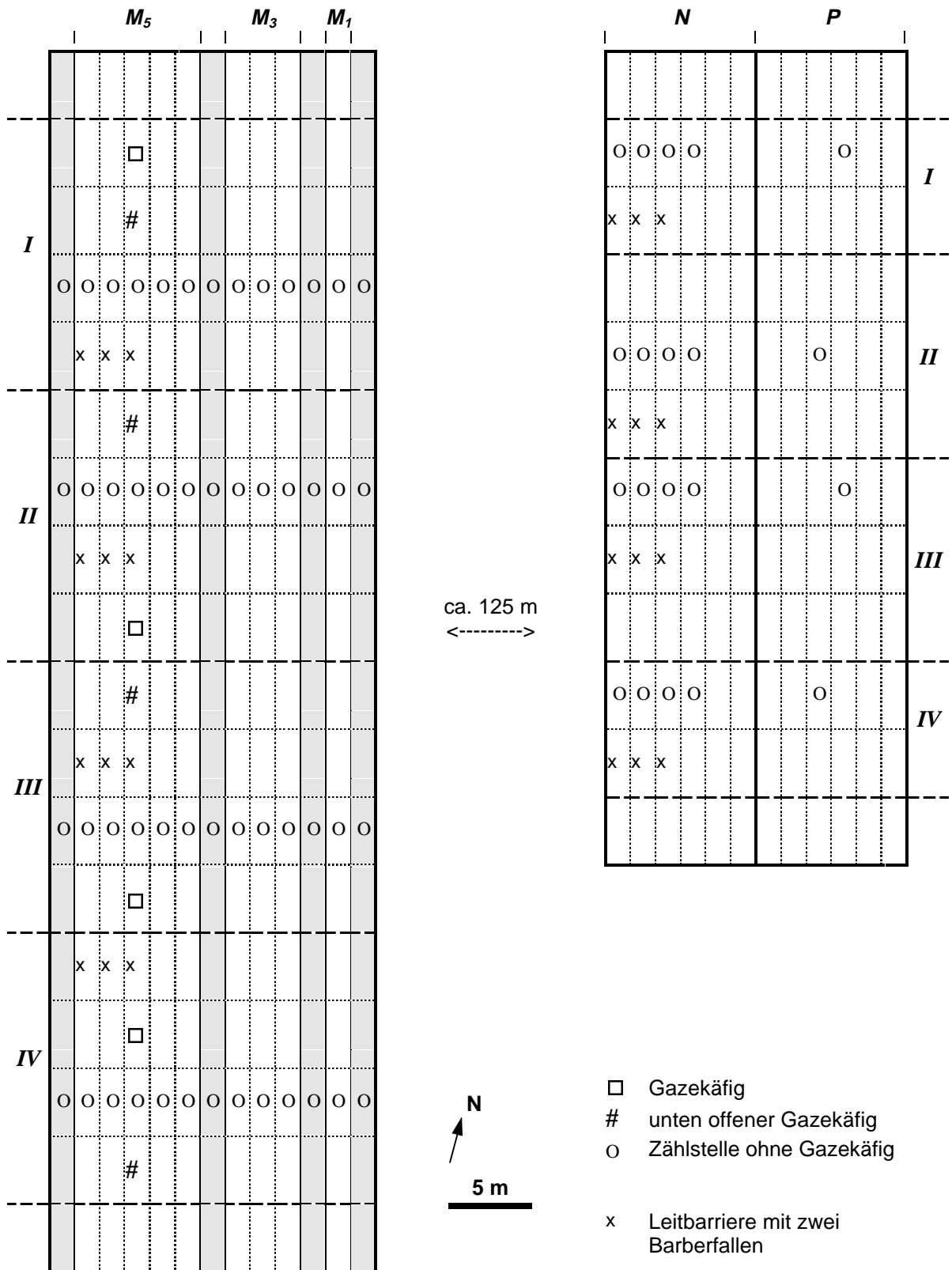


ABB. 3: Versuchsanlage des Versuchs mit Ackerbohnenstreifen (graue Flächen) im Kopfsalattfeld, 1993 in Albertshofen. Die Varianten beinhalten ein Feld mit Ackerbohnenstreifen in unterschiedlichen Abständen (M_5 , M_3 , M_1) und ein Feld ohne Streifen, welches je zur Hälfte nicht (**N**) beziehungsweise zweimal mit Pirimicarb (**P**) behandelt wurde. Die vier Wiederholungen sind mit römischen Ziffern gekennzeichnet. Wenn Symbole nicht mittig ausgerichtet sind, so deutet dies die reale Ausrichtung im Feld an. Feldgrößen: 72 x 19,5 m und 48 x 18 m.

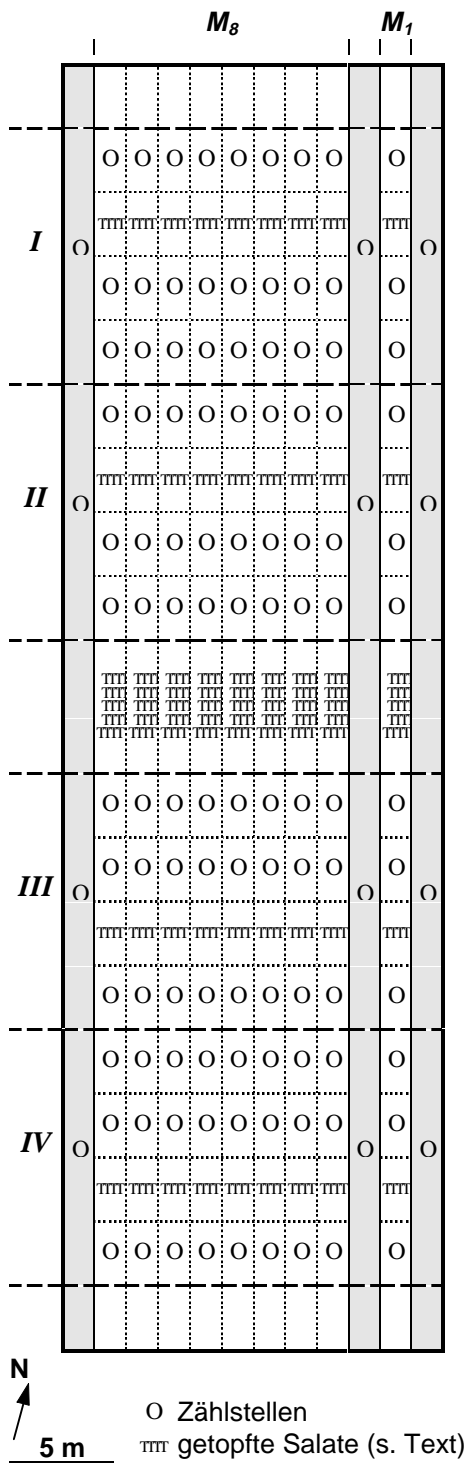


ABB. 4: Versuchsanlage des Versuchs mit Ackerbohnenstreifen (graue Flächen) in unterschiedlichen Abständen (M_8 , M_1) im Kopfsalatfeld, 1994 in Albertshofen. Die vier Wiederholungen sind mit römischen Ziffern gekennzeichnet. Feldgröße: 60 x 18 m.

Die Populationsdichten von Blattläusen und Blattlausfeinden wurden sowohl auf den Ackerbohnenstreifen als auch im Kopfsalatfeld durch etwa wöchentliche Zählungen an den in Abb. 2 - Abb. 4 ausgewiesenen **Zählstellen** aufgenommen (vgl. 4.3.4). Durch die hohe Zahl der Zählstellen bzw. durch die Linientransekte sollten Informationen über das Ausmaß der räumlichen Wirkung der Streifen auf die Populationsdynamik von Blattläusen und Nützlingen auf Salat gewonnen werden. Zählstellen in den Ackerbohnenstreifen wurden durch rote Rebenbindedrähte, solche im Salat mit Parzellenstäben markiert.

Die Zählstellen in den Ackerbohnenstreifen bestanden aus 8 bis 60 Pflanzen (Stichprobenzahlen s. Abb. 21 - Abb. 23). Nach dem Mähen der Streifen wurden die Pflanzenreste wiederholt flächenbezogen auf vorhandene Insekten abgesucht. Dies geschah 1992 auf jeweils 1,5 m² (nur Blattlausprädatoren) und in den beiden folgenden Jahren mit einer höheren Stichprobenzahl auf jeweils 0,0625 m² mit Hilfe eines Stechrahmens (Blattläuse und Blattlausprädatoren).

Die Zählstellen in der Salatfläche beinhalteten 1992, entsprechend der Größe der Gazekäfige (s. u.), jeweils 3 x 3 Pflanzen. Durch das Einbeziehen von zwei benachbarten Pflanzen konnten bei den beiden letzten, destruktiven Zählungen jeweils 6 bzw. 5 Pflanzen / Zählstelle berücksichtigt werden. Die zusätzliche, ebenfalls destruktive Zählung am 7. und 8.7.92 beruht auf Linientransekten quer zu den Streifen. Dabei wurden in jeder Wiederholung eine Reihe Salate quer zu den Ackerbohnenstreifen zur Bestimmung der Dichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren entnommen. Auf zwei weiteren Querreihen wurden nur Blattlausprädatoren gezählt. 1993 und 1994 entsprachen die Zählstellen nach einer Vergrößerung auf 4 x 4 Salate der Beetbreite. In den destruktiven Zählungen ab 21 Tage nach Pflanzung wurden dabei jeweils 4 Pflanzen / Zählstelle so entnommen, daß wiederum Linientransekte

TAB. 1: Angaben zur Kulturführung in den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen im Kopfsalattfeld, 1992 - 1994, Albertshofen (a. i. = Wirkstoff).

Datum	Ackerbohnenstreifen	Kopfsalat
6. 4. 92	Saat, „Herz Freya“, 2 kg / ar, 4reihig	
6. 5. 92	Düngung: N-P-K-Mg: 40 - 5,8 - 44 - 3,2 kg / ha	
10. 6. 92 (und 11. 6.)		Grunddüngung ¹⁾ : N-P-K-Mg: 50 - 9 - 128 - 20 kg / ha CaCO ₃ : 296 kg / ha; MgCO ₃ : 215 kg / ha Pflanzung: „Mirian“, 30 x 30 cm, 4reihig
26. 6. und 7. 7. 92		Pirimicarb-Spritzungen (nur Insektizid-Parzelle, jew. 150 g a. i. / ha)
27. 6. 92	(2.) Mähen	(1.) Aufstellen der Gazekäfige
29. 6. 92		Kopfdüngung: N auf 100 kg N _{min} / ha
ca. 20. 7. 92		optimale Erntereife
1. 4. 93	Saat, „Herz Freya“, 2 kg / ar, 4reihig, keine Düngung	
(8. 6. und) 9. 6. 93		Grunddüngung: N auf 50 kg N _{min} / ha, P-K-Mg: 15 - 133 - 32 kg / ha Pflanzung: „Soraya“, 30 x 30 cm, 4reihig
24. 6. 93	(2.) Mähen	(1.) Aufstellen der Gazekäfige
26. 6. und 1. 7. 93		Pirimicarb-Spritzungen (nur Insektizid-Parzelle, jew. 150 g a. i. / ha)
1. 7. 93		Kopfdüngung: N auf 100 kg N _{min} / ha
ca. 21. 7. 93		optimale Erntereife
21. 4. 94	Saat, „Iris“, 2 kg / ar, 4reihig, keine Düngung	
1. 6. 94		Grunddgg.: P-K-Mg: 15 - 150 - 36 kg / ha
8. 6. 94		Grunddüngung: N auf 45 kg N _{min} / ha Pflanzung: „Mirian“ 30 x 30 cm, 4reihig
22. 6. 94	Mähen	
29. 6. 94		Kopfdüngung: N auf 120 kg N _{min} / ha Pflanzung der getopften Salate
ca. 13. 7. 94		optimale Erntereife

¹⁾ Durch einen Meßfehler war 1992 die Grunddüngung im Feld mit Streifen um ca. 22 % überhöht.

quer zu den Streifen entstanden. 1994 wurde bei den einzelnen Zählungen jeweils eines der drei in Abb. 4 ausgewiesenen Transekte in jeder Wiederholung berücksichtigt.

In den beiden ersten Versuchsjahren dienten **Gazekäfige** dem Ausschluß von Blattlausprädatoren. Die drei Varianten (1) geschlossener Käfig, (2) „offener“ Käfig und (3) Zählstelle ohne Käfig bildeten innerhalb des Versuches mit den Ackerbohnenstreifen eine randomisierte Blockanlage mit vierfacher Wiederholung (vgl. Abb. 2 und Abb. 3). Die Gazekäfige (90 x

85 cm, 60 cm hoch, 7 x 7 Maschen / cm²) wurden etwa zwei Wochen nach der Salatpflanzung und nach der Besiedlung des Salates durch Blattläuse, über jeweils neun Pflanzen aufgestellt (s. Tab. 1). Die „offenen“ Gazekäfige (baugleich, aber ohne Gaze in den unteren 15 cm) ermöglichten einen Zugang für Prädatoren und dienten als Kontrolle mit ähnlichen Klimabedingungen und einer ähnlichen Pflanzenqualität wie in den geschlossenen Käfigen. Die Populationsdichten von Blattläusen und Blattlausfeinden wurden in etwa wöchentlichen Abständen auf 4 - 9 Pflanzen / Zählstelle bis zur Ernte des Salates erhoben (vgl. 4.3.4, Stichprobenzahl im Anhang, Tab. A-3). 1992 wurden in jeweils einer Wiederholung jeder Variante meteorologische Daten aufgezeichnet. Dazu diente ein Datalogger (LI-1000-32, Li-Cor) und Sensoren für Lufttemperatur (LI-1000-16, Li-Cor), relative Luftfeuchte (YA-100-Hygrometer, Rotronic), photosynthetisch aktive Strahlung (LI-190 SA, Li-Cor) und Windgeschwindigkeit (A100R, Vector Instruments), die an Stativen in einer Höhe von ca. 35 cm befestigt waren. Die Meßwerte wurden jeweils über 15 Minuten integriert. Da potentielle Unterschiede zwischen den Käfigvarianten gemessen werden sollten, wurden die Meßfühler während einer 10-tägigen Meßperiode vor dem Aufstellen der Käfige gegeneinander geeicht und nach der Ernte der Salate während einer dreitägigen Meßperiode auf ihre Parallelität getestet.

Zur Ermittlung der Ausbreitung von Blattlausfeinden dienten neben den räumlich differenzierten Zählungen der Arthropoden auf den Pflanzen 1992 und 1993 auch **Barberfallen mit Leitbarrieren** (Abb. 2 und Abb. 3). Da Bewegungen von den Streifen beziehungsweise vom Feldrand weg von entgegengesetzten Bewegungen unterschieden werden sollten, bestanden die einzelnen Richtungsfallen aus jeweils einer X-förmigen Leitbarriere und zwei Barberfallen in den beiden entsprechenden, gegenüberliegenden Öffnungen. Um einerseits räumliche Tendenzen der Ausbreitung zu erfassen und andererseits die Versuchsergebnisse nicht zu verfälschen, wurde eine relativ große Zahl von Barberfallen, jedoch mit vergleichsweise geringen Ausmaßen der Leitbarrieren (Schenkellänge 7 cm mit 90°-Winkel ergibt 10 cm Fangbreite, Höhe 9 cm) und der Barberfallen gewählt und diesen jeweils ein eigener Bereich in jeder Wiederholung reserviert (Abb. 2 und Abb. 3). Die Aufstellung der Fallen erfolgte jeweils im Austausch mit einer Salatpflanze in der äußeren der vier Salatreihen. Nachdem die Fängigkeit der Fallen im ersten Versuchsjahr mit insgesamt nur 16 Coccinellidenlarven allerdings sehr gering war, wurde 1993 die Fangbreite der Leitbarrieren vergrößert (Schenkellänge 15 cm mit 112°-Winkel ergibt 25 cm Fangbreite, Höhe 6 cm). Als Fang- und Transportgefäße dienten große Schnapdeckelgläser (145 mm hoch, Ø = 35 mm, Öffnungs-Ø = 23 mm), die jeweils mit 25 - 30 ml Fangflüssigkeit (Wasser mit Formalin, 1 %ig, und Detergens) gefüllt, in Plastikrohre (Außen-Ø = 40 mm) gestellt und mit Plastikmanschetten (Innen-Ø = 23 mm, Außen-Ø = 40 mm, mit Sand beklebt) ebenerdig abgedeckt wurden. Die darübergestellten Leitbarrieren lagen jeweils tangential an beiden Fangöffnungen an. Die Leerung erfolgte 1992 im dreitägigen und 1993 im viertägigen Abstand. Die gefangenen Arthropoden wurden in Ethanol (75 %ig) überführt und später im Labor sortiert.

Nachdem die Ackerbohnenstreifen in den beiden ersten Versuchsjahren jeweils den Prädationsdruck lokal erhöhten und den Blattlauszuflug auf den Salat verringerten, erfolgte

1994 ein experimenteller Versuch, diese beiden gleichsinnig wirkenden Effekte zu trennen. Dazu dienten Pflanzen, die für die ersten drei Wochen, parallel zur Salatkultur im Feld, in Töpfen (4 l, Einheitserde) dem natürlichen Blattlausbefall ausgesetzt waren. Eine Woche nach dem Abmähen der Ackerbohnenstreifen wurden 324 dieser **getopften Salate** randomisiert und in neun Reihen quer zu den Streifen im Austausch zu vorhandenen Salaten in den Versuch gepflanzt (Abb. 4). Auf diesen Pflanzen war somit ein vom Zuflug und damit von den Ackerbohnenstreifen unabhängiger, einheitlicher Ausgangsbefall vorhanden, der auf weiteren 20 zufällig ausgewählten Pflanzen quantifiziert wurde. Eine zwei Wochen später durchgeführte Zählung, die räumliche Unterschiede im Prädationsdruck aufdecken sollte, mußte allerdings nach 20 Pflanzen aufgrund der sehr geringen Blattlausdichte ergebnislos abgebrochen werden.

4.3.3 Ergänzende Versuche zur Ausbreitung von Coccinellidenlarven

Versuche mit markierten Larven dienten 1994 und 1996 einer genaueren Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven. Diese konnten mit einem einheitlichen Alter, in definierter Dichte und homogener Verteilung freigelassen werden. Das frühe Wachstumsstadium des Salates ermöglichte die Bestimmung der Aufenthaltsorte der Larven und damit der zurückgelegten Distanzen auf mehreren Tausend Pflanzen innerhalb weniger Stunden.

1994 wurde die Ausbreitung der Marienkäferlarven in Abhängigkeit des **Mähens eines Ackerbohnenstreifens** untersucht (Kulturdaten in Tab. 2, Versuchsanlage in Abb. 5). Da in

TAB. 2: Angaben zur Kulturführung in den Versuchen zur Ausbreitung von Coccinellidenlarven, 1994, Albertshofen und 1996, Mainsondheim.

Datum	Ackerbohnenstreifen	Kopfsalat
21. 4. 94	Saat, „Iris“, ca. 2 kg/ar, 4reihig, keine Düngung	
1. 6. 94		Grunddgg.: P-K-Mg: 15 - 150 - 36 kg/ha
8. 6. 94		Grunddüngung: N auf 45 kg N _{min} /ha Pflanzung: „Mirian“ 30 x 30 cm, 4reihig
18. 6. 94	linienförmige Ausbringung der markierten Coccinellidenlarven	
19. 6. 94	Mähen einer Hälfte des Streifens	
bis 24. 6. 94		Bestimmung der Aufenthaltsorte der Larven
Datum	Senfuntersaat	Kopfsalat
3. 7. 96		Grunddüngung praxisüblich Pflanzung: „Titan“, 30 x 25 cm, 4reihig
6. 7. 96	Saat, ca. 0,5 kg/ar, breitwürfig	
15. 7. 96	punktförmige Ausbringung der markierten Coccinellidenlarven	
bis 17. 7. 96		Bestimmung der Aufenthaltsorte der Larven

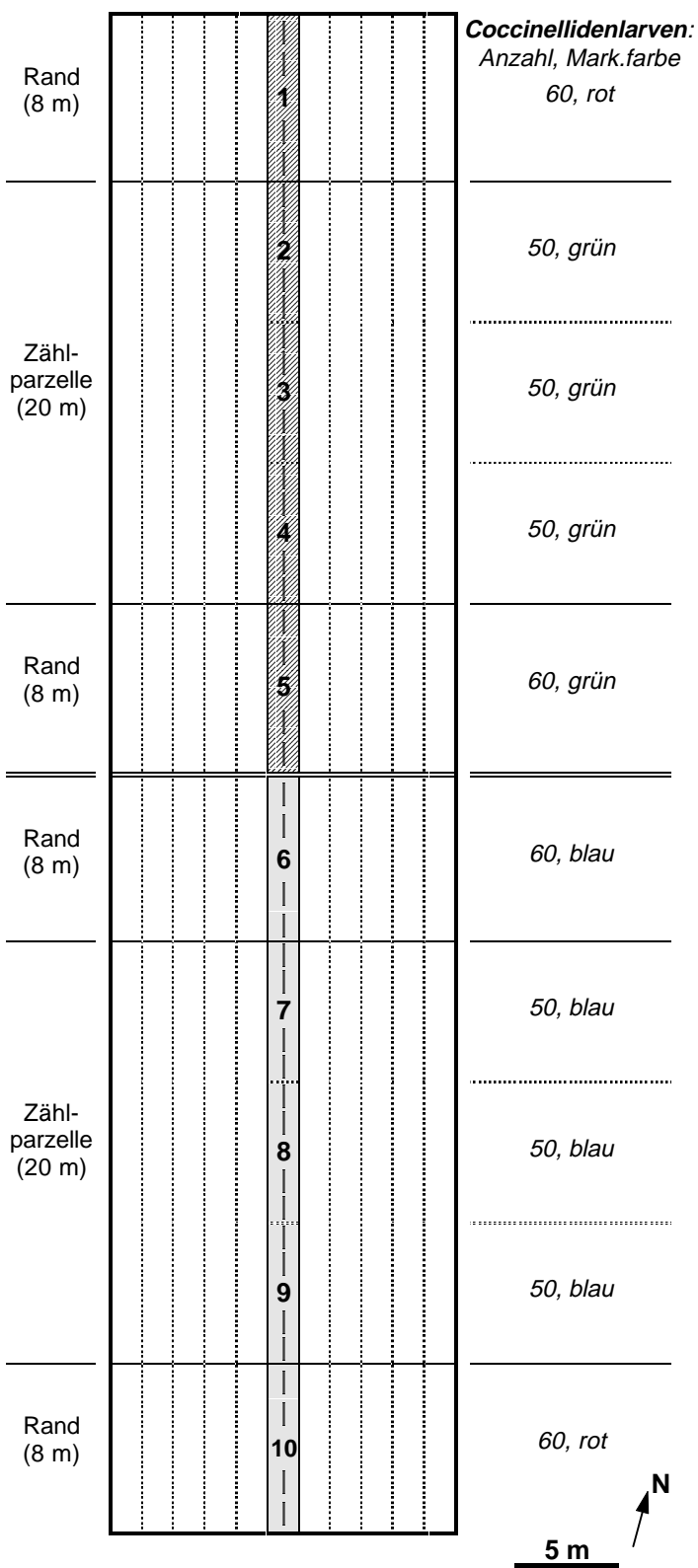


ABB. 5: Versuchsanlage zum Vergleich der Ausbreitung von Coccinellidenlarven im Salatfeld in Abhängigkeit von Mähen (grau: 6 - 10) oder Nichtmähen (schraffiert: 1 - 5) eines Ackerbohnenstreifens. Die Larven wurden in der Mitte des Streifens (l) freigelassen. Feldgröße: 72 x 16,5 m, 1994, Albertshofen.

der Literatur große zurückgelegte Strecken vermutet werden (BANKS 1957, MULLER 1966) und Wechselwirkungen zwischen kleinen Parzellen kaum auszuschließen sind, wurden wiederum große Parzellen (20 x 16,5 m) ohne echte Wiederholungen gewählt, um die Unabhängigkeit der Versuchsvarianten zu gewährleisten (vgl. Diskussion in 6.1). Große Bereiche des Ackerbohnenstreifens am Rand des Feldes und zwischen den beiden Varianten wurden hinsichtlich der Freilassung der Larven und hinsichtlich des Mähens gleich behandelt wie die Bereiche des Streifens neben den Zählparzellen (Abb. 5). Diese Randbereiche waren etwas länger (8 m) als breit (7,5 m) um Randeffekte in den Zählparzellen zu vermeiden. Damit sollten Larven, die beispielsweise aus Parzelle „2“ in den „Rand“ auswanderten, ausgeglichen werden durch solche, die aus Parzelle „1“ in die „Zählparzelle“ einwanderten (vgl. Abb. 5).

10 Tage nach Pflanzung des Salates wurden abends insgesamt 540 markierte Larven von *Coccinella septempunctata* im Ackerbohnenstreifen in einer Dichte von 7,5 Larven / lfm linienförmig **ausgebracht** (Markierungsfarben und Anzahl s. Abb. 5). Davor wurden alle natürlich vorkommenden Coccinellidenlarven und -adulte, die bei zweimaligem Durchgehen auf dem Streifen zu finden waren, weiße markiert (edding 780). Nach

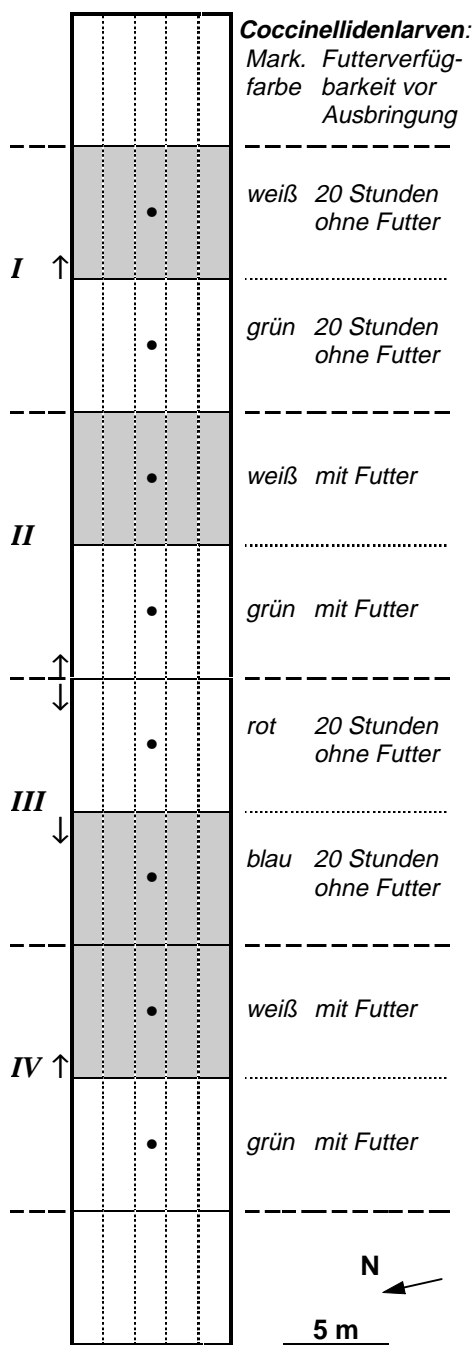


ABB. 6: Versuchsanlage zum Vergleich der Ausbreitung von Coccinellidenlarven in Salatparzellen mit (gepunktet) und ohne (hell) Senfkeimlinge. Jeweils 80 Larven wurden in der Mitte jeder Parzelle (●) freigelassen. Römische Ziffern kennzeichnen die vier Wiederholungen. Feldgröße: 62,5 x 7,5 m, 1996, Mainsondheim. Pfeile s. Text S. 36.

einem Tag zur Gewöhnung der ausgebrachten Larven an das neue Habitat wurde der Streifen zur Hälfte gemäht.

Da vor dem Mähen der Eindruck entstand, daß sich die Coccinellidenlarven auf stark befallenen Ackerbohnenpflanzen konzentrierten, erfolgte noch vor dem Mähen eine Bonitur der Verteilung der Larven in den zehn Abschnitten des Streifens (auf jeweils der Hälfte der Ackerbohnenpflanzen) durchgeführt. Kurz vor sowie zwei, vier und sechs Tage nach dem Ausbringen der Larven wurden sämtliche Salate in den Zählparzellen, insgesamt also jeweils 4800 Salate, auf Coccinellidenlarven kontrolliert (vgl. Abb. 5). Da die Lackpunkte auch im Puppenstadium auf der abgestreiften Larvenhaut noch gut zu erkennen waren, ließen sich auch die Verpuppungsorte der markierten Larven bestimmen. Durch die gewählte Versuchsanlage konnte die Ausbreitung der Coccinellidenlarven nur quer zu den Ackerbohnenstreifen quantifiziert werden (vgl. 4.4.4).

Ein ähnlicher Versuch diente 1996 zur Ermittlung des Einflusses einer **Untersaat mit Senfkeimlingen** (*Sinapis alba* L.) und des Hungerzustandes der Larven auf deren Ausbreitung (Versuchsanlage in Abb. 6, Kulturdaten in Tab. 2). Aufgrund der Ergebnisse von 1994 mit einer Ausbreitung, die für die Mehrzahl der Tiere nur wenige Meter betrug, wurde der Versuch 1996 als randomisierte Blockanlage mit dem Faktor Untersaat und vierfacher Wiederholung angelegt (Abb. 6). Senf dürfte keine praxisrelevante Untersaat für Salat sein, er wurde hier jedoch modellhaft eingesetzt, da aufgrund der kurzen Keimzeit keine Vorlaufphase vor der Salatpflanzung notwendig war. Die Bestandesdichte der Senfkeimlinge wurde in jeder Parzelle in fünf Quadraten (40 x 40 cm) ermittelt und die Deckung von Senf, Salat und Unkräutern ebenfalls fünfmal pro Parzelle auf je 1 m² mit Hilfe von Vergleichsflächen geschätzt.

Der **Hungerzustand der Coccinellidenlarven** unterschied sich durch den Entzug des Futters in den

20 Stunden vor der Ausbringung bei der Hälfte der Larven (davon 12 Std. bei ca. 16 °C und 8 Std. bei ca. 20 °C). Hungerige und gefütterte Larven wurden jeweils zwei Wiederholungen zugeordnet (Abb. 6). Die Markierungsfarben weiß und grün unterschieden Larven, die in Parzellen mit und ohne Untersaat freigelassen wurden. Das gilt auch für die Farben blau und rot, die jedoch zusätzlich die in einer Wiederholung (III) ausgebrachten Larven eindeutig kennzeichneten (Abb. 6). Die Ausbringung der Larven erfolgte zwölf Tage nach Pflanzung des Salates gegen Abend, jeweils in der Mitte der Parzellen. Deren Aufenthaltsort wurde nach 13, 20 und 40 Stunden durch Absuchen aller 4000 Salatpflanzen in den acht Versuchspartzen ermittelt. Durch die punktförmige Ausbringung konnte die Ausbreitung in zwei Dimensionen erfaßt werden (vgl. 4.4.4).

Zur **Laborzucht der Coccinellidenlarven** wurden Ende Mai 1994 und Mitte Juni 1996 jeweils etwa 100 adulte *Coccinella septempunctata* im Freiland gesammelt und für etwa eine Woche in Gruppen zu je 20 Tieren in Plastikboxen (20 x 20 x 9 cm, Deckel mit Gazeabdeckung, ausgestattet mit Pollen, Honigwasser-getränkter Watte und ausreichend Blattläusen) in einem Versuchsgewächshaus (bei 24 ± 2 °C, 4 °C Nachtabsenkung, mit 16 Std. Licht, wegen Kondenswasserbildung schattiert) gehalten. Zur Eiablage nahmen die Käfer Luftpolsterfolie, die locker in dunkle Einweg-Kaffeebecher gewickelt war, sehr gut an. Die Eier wurden täglich in Petrischalen (9 cm, mit einem Filterpapier) überführt und zur Synchronisation der Entwicklung im Kühlschrank (ca. 5 °C) gelagert. Nach Sammeln der Eier über etwa eine Woche wurden diese in den Petrischalen im Versuchsgewächshaus (20 ± 2 °C, 4 °C Nachtabsenkung, schattiert) aufgestellt.

Die nach sechs bis sieben Tagen schlüpfenden Larven wurden anfangs in den Petrischalen, spätestens ab Erreichen des dritten Larvenstadiums jedoch in größeren Plastikschüsseln ($\varnothing_{\text{oben}} = 17,5$ cm, $\varnothing_{\text{unten}} = 10,5$ cm, mit Wasser-getränktem Wattebällchen, etwas Holzwolle, Deckel mit teilweiser Gazeabdeckung) in Gruppen zu 20 bis 25 Tieren gehalten. Sie standen wiederum im Versuchsgewächshaus (1994: 20 ± 2 °C, 1996: 16 ± 2 °C, schattiert) und erhielten täglich ausreichend *Aphis fabae* und *Acyrtosiphon pisum* aus einer Gewächshauszucht auf Ackerbohnen. In beiden Versuchsjahren mußten die Larven wegen Erschöpfung der Futterquellen für jeweils zwei Tage in einen Kühlraum (ca. 5 °C) gestellt werden.

Nach Erreichen des vierten Larvenstadiums und Aushärten der Larvenhaut, wurden die Larven randomisiert den einzelnen Markierungsfarben beziehungsweise Versuchsvarianten (s. o.) zugeordnet, kurzzeitig gekühlt und mit einem Farbpunkt (Lackmalstift edding 780) dorsal am zweiten (und dritten) Abdominalsegment markiert. Die Larven wurden anschließend in Fünfergruppen in Petrischalen (9 cm, mit Filterpapier) überführt und 1994 in Kühltaschen zum Versuchsfeld transportiert. 1996 war die Transportzeit in den 20 Stunden zur Erzeugung eines unterschiedlichen Hungerzustandes (s. o.) enthalten, weshalb der Transport in den Petrischalen ungekühlt, aber schattiert, erfolgte. Unmittelbar vor dem Ausbringen wurden die Schalen auf die Anzahl der Larven und auf besondere Auffälligkeiten kontrolliert und im Zweifelsfall durch eine vorhandene Reserve ersetzt.

4.3.4 Zählung und Bestimmung der Arthropoden

Ein Kopfsalatfeld ist durch die kurze Kulturdauer, durch die geringe Pflanzenhöhe sowie durch die definierte Anordnung der Pflanzen, welche untereinander meist kaum Blattberührung haben, ein relativ übersichtliches System. Da die Dichte der Pflanzen vorgegeben ist, entspricht eine bestimmte Arthropodenzahl pro Pflanze einer definierten Arthropodendichte pro Fläche. Erschwert wird die Zählung allerdings durch die zunehmende Kopfbildung der Pflanze, weshalb bei fortgeschrittener Pflanzenentwicklung eine Zählung nur noch destruktiv möglich ist.

Die **Zählung** von Blattläusen, deren Prädatoren und sonstigen Arthropoden erfolgte auf Ackerbohnen immer und auf Salat solange dies die Pflanzenentwicklung erlaubte *in situ*. Nach Einsetzen der Kopfbildung wurden die Salatpflanzen abgeschnitten, in einer weißen Schüssel Blatt für Blatt zerlegt und die gefundenen Arthropoden gezählt.*) Wenn eine Zählung bei fortgeschrittener Pflanzenentwicklung mehrere Tage dauerte, so wurden die einzelnen Wiederholungen nacheinander gezählt und in den Ergebnissen die zeitlichen Mittelwerte dargestellt. Die feldnahe Zählung mit mehreren Personen erlaubte die Untersuchung einer großen Anzahl von Pflanzen innerhalb eines kurzen Zeitraumes und ermöglichte dadurch neben der Aufnahme der zeitlichen Dynamik auch die Untersuchung räumlicher Dichteunterschiede. Für diese Untersuchung gilt, wie generell für Dichteerhebungen (SOUTHWOOD 1978: 4), daß die ermittelten Populationsdichten eher unter- als überschätzt wurden.

An einigen Terminen wurden sämtliche Blattläuse von geschnittenen Salaten abgesammelt und in Ethanol (75 %ig) zur späteren Bestimmung des Artenspektrums konserviert. Zur Bestimmung der vorhandenen Schwebfliegenarten wurden 1994 und 1995 die gefundenen Syrphidenpuppen gesammelt und bei Raumtemperatur in Petrischalen bis zum Schlüpfen der Adulten aufbewahrt, welche dann bestimmt werden konnten. Die **Bestimmung** apterer Blattläuse erfolgte mit einem Schlüssel von MÜLLER (1990). Alate Aphiden wurden nach MÜLLER (1975), Schwebfliegen nach BOTHE (1994), Coccinellidenlarven nach HODEK (1973) und adulte Coccinelliden direkt im Feld nach KLAUSNITZER (1989) bestimmt.

4.4 Auswertung und statistische Methoden

4.4.1 Berechnung von Tagestemperatursummen

Um den Einfluß unterschiedlicher Temperaturverläufe zwischen einzelnen Sätzen innerhalb eines Jahres sowie zwischen Jahren und Standorten zu berücksichtigen, wurde eine **physiologische Zeitskala** auf der Basis akkumulierter Tagesdurchschnittstemperaturen ab Jahresbeginn verwendet. Die untere Temperaturgrenze, die eine präimaginale Entwicklung von Blattläusen ermöglicht, lag im Mittel (\pm SD) von 28 Untersuchungen bei $4,1 (\pm 1,1) ^\circ\text{C}$ (HONEK &

*) Die Bedingungen für die Zählenden waren dabei durch Wetterschutz, eine bequeme Arbeitshaltung und Handzähler sowie Tee, Kaffee und Kuchen optimiert - dank Robur-Bus und der hervorragenden Bäckerei in Albertshofen.

KOCOUREK 1990). Da PRUESS (1983) empfiehlt, standardisierte Temperaturgrenzen zu verwenden, wurde eine Basistemperatur T_B von 5 °C gewählt.

Die **Berechnung** der Tagestemperatursummen erfolgte aus Tagesmaxima und -minima über ein modifiziertes Sinus-Modell nach ALLEN (1976). Bei dieser Methode werden kurze Tagesabschnitte, die über der Basistemperatur liegen, anteilig berücksichtigt, selbst wenn die Tagesdurchschnittstemperatur kleiner als die Basistemperatur ist. Die Tagestemperatursumme (TTS) in Taggraden (°D) wird dabei für die zwei Tageshälften jeweils getrennt berechnet, wobei für die zweite Tageshälfte die Minimumtemperatur des folgenden Tages verwendet wird. Es ergibt sich

$$\begin{aligned} \text{für } T_{\max} < T_B & \rightarrow \text{TTS} / 2 = 0 \\ \text{für } T_{\min} > T_B & \rightarrow \text{TTS} / 2 = (M - T_B) / 2 \\ \text{für } T_{\max} > T_B \text{ und } T_{\min} < T_B & \rightarrow \text{TTS} / 2 = 1 / 2\pi ((M - T_B) (\pi / 2 - D) + A \cos(D)) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{mit: } T_{\max} &= \text{maximale Tagestemperatur} & M &= (T_{\max} + T_{\min}) / 2 \\ T_{\min} &= \text{minimale Tagestemperatur} & A &= (T_{\max} - T_{\min}) / 2 \\ T_B &= \text{Basistemperatur (5 °C)} & D &= \sin^{-1} ((T_B - M) / A). \end{aligned}$$

4.4.2 Transformationen und allgemeine Berechnungen

Da die Blattlausdichten exponentiell wachsen und Spannweiten von mehreren Zehnerpotenzen sowie linksschiefe Verteilungen aufweisen, wurde die Anzahl der gefundenen Blattläuse x_i nach $\log(x_i + 1)$ **transformiert** (SOKAL & ROHLF 1995: 43f.). Die Transformation verringert die Schiefe der Verteilung und die Abhängigkeit der Varianz vom Mittelwert (vgl. 5.2.1). Im folgenden werden daher, sofern es die Berechnungen für Parameter der Aggregation nicht anders verlangen, für Blattlausdichten zurücktransformierte geometrische Mittelwerte angegeben.^{*)} Für alle anderen Arthropoden wurden arithmetische Mittelwerte berechnet, da diese in deutlich geringeren Dichten vorkamen und damit häufig Nullen auftreten und durch Transformationen keine Verbesserungen der Datenstruktur zu erzielen waren. Da die so berechneten Mittelwerte die Daten am besten charakterisieren, wurden mit diesen (also mit geometrischen bzw. arithmetischen Mittelwerten) auch Wachstumsraten und Prädationsdruck berechnet.

Die **Wachstumsrate der Population** wurde als $r = (\ln(\bar{x}_2) - \ln(\bar{x}_1)) / (t_2 - t_1)$ mit $t_2 - t_1$ als Zeitdifferenz in Tagen berechnet. Werden Daten mit einer physiologischen Zeitachse dargestellt, wurde entsprechend eine Wachstumsrate r_{dd} mit einer Zeitdifferenz in Taggraden (°D) berechnet. Die Wachstumsrate r_{dd} beschreibt das aktuelle Wachstum der Population pro Individuum und Taggrad unter den gegebenen biotischen und abiotischen Bedingungen. Die

^{*)} SOKAL & ROHLF (1995: 44): „Some beginners in statistics have difficulty accepting the fact that measures of location or central tendency other than the arithmetic mean are permissible or even desirable. (...) This attitude raises the question of the proper scale of measurement for representing data; this scale is not always the linear scale familiar to everyone, but is sometimes by preference a logarithmic or reciprocal scale.“

Werte sind gut untereinander vergleichbar, da der sehr wichtige Einfluß der Temperatur durch den Bezug auf die Temperatursumme weitgehend ausgeglichen wird.

Die **Anzahl der beweglichen Stadien stenophager Blattlausprädatoren** wird hier als Summe der Larven von Syrphiden, Coccinelliden und Chrysopiden zuzüglich adulter Coccinelliden gebildet. Vereinzelt gefundene mycophage Coccinelliden wurden nicht berücksichtigt. Aphelinidenlarven und Canthariden waren in den Versuchen kaum anzutreffen. Räuberische Wanzen gehörten fast ausnahmslos zur Gattung *Orius* (Anthocoridae). Auch sie wurden in die Berechnung nicht einbezogen, da sie zwar bei entsprechendem Angebot auch Blattläuse fressen, sich aber sehr polyphag auch von Thripsen, Milben, Insekteneiern, Pflanzensaft, Pollen und anderem ernähren (HODGSON & AVELING 1988). Die Anzahl der beweglichen Stadien stenophager Blattlausprädatoren wurde somit eher unter- als überschätzt.

Das Verhältnis von beweglichen Stadien der stenophagen Blattlausprädatoren zu Blattläusen wird hier, wie beispielsweise auch von CAPPUCCINO (1988), als Schätzung für den **Prädationsdruck** verwendet. Genaugenommen müßte die pro Prädatör und Zeit verursachte Mortalität als zusätzlicher Faktor in den Prädationsdruck eingehen (TURCHIN & KAREIVA 1989). Diese hängt aber wiederum von einer Vielzahl von Einflußgrößen ab (SOUTHWOOD 1978: 321ff.) und für entsprechende Aufnahmen wäre eine Vervielfachung des Aufwandes notwendig. Als grobe Schätzung für den Prädationsdruck dürfte das gewählte Vorgehen jedoch richtig sein, da der numerischen Reaktion häufig eine wichtigere Rolle für den Erfolg von Prädatoren zugesprochen wird als der funktionellen Reaktion (vgl. HUFFAKER *et al.* 1968, LUFF 1983).

4.4.3 Berechnungen zu Parametern der Aggregation und für ein Schema zur sequentiellen Erfassung der Blattlausdichte

Die Kenntnis der räumlichen Variation der Dichte von Herbivoren ist nicht nur ein ökologisch interessanter Parameter, sondern auch für die Entwicklung von integrierten Bekämpfungskonzepten notwendig. Verschiedene Indizes werden zur Beschreibung der räumlichen Aggregation von Organismen verwendet und die Gültigkeit der einzelnen Indizes wird kontrovers diskutiert (zusammenfassend: SOUTHWOOD 1978, TAYLOR 1984, HURLBERT 1990, KUNO 1991, BINNS & NYROP 1992, HORNE & SCHNEIDER 1995). Für die über drei Vegetationsperioden aufgenommenen Populationsdichten der Blattläuse auf Kopfsalat (vgl. 4.3.1) wurden die gängigsten Parameter berechnet und daraus ein Schema zur sequentiellen Erfassung von Blattlausdichten auf Kopfsalat abgeleitet.

TAYLOR's „power law“, $s^2 = a \bar{x}^b$ (TAYLOR 1961), wird regelmäßig als einfaches, robustes und nützliches Modell zur Beschreibung des Zusammenhanges zwischen der Varianz s^2 und dem Mittelwert \bar{x} hervorgehoben (SOUTHWOOD 1978, TAYLOR 1984, KUNO 1991, HORNE & SCHNEIDER 1995). Es hat sich bewährt über eine breite taxonomische Spannbreite, bei verschiedenen Erfassungsmethoden, über mehrere zugrundeliegende Häufigkeitsverteilungen und auf unterschiedlichen Skalenniveaus (TAYLOR 1978, 1984). Die Parameter a und b können sehr einfach über die logarithmierte Form der Gleichung ($\log s^2 = \log a + b \log \bar{x}$) bestimmt

werden. Die Steigung b der Regressionsgeraden wird als charakteristischer Parameter der Aggregation für einzelne Arten betrachtet, während für a eine Abhängigkeit von der Erfassungsmethode und von Umweltparametern angenommen wird (TAYLOR 1961, 1984, TAYLOR *et al.* 1988). Nach TAYLOR (1961) beschreibt die Steigung b die Verteilungsform der Population von annähernd gleichverteilt ($b \rightarrow 0$) über zufallsverteilt ($b = 1$) bis zu stark aggregiert ($b \rightarrow \infty$).

LLOYD's „mean crowding“ \bar{x} beschreibt die durchschnittliche Anzahl der Nachbarn im jeweiligen Wirkungsbereich des einzelnen Individuums (LLOYD 1967). Dazu wird die Summe gebildet aus dem Mittelwert \bar{x} , der die Population repräsentiert, und der Varianz, die die Poisson-Verteilung ($s^2 = \bar{x}$) übersteigt und damit ein Maß für die Aggregation darstellt ($s^2 / \bar{x} - 1$):

$$\bar{x} = \bar{x} + (s^2 / \bar{x} - 1) (1 + s^2 / (n \bar{x}^2))$$

Der zweite Klammerausdruck dient zur Korrektur für den „sampling bias“ und für die Schätzung über Momente (LLOYD 1967).

Das Verhältnis von „mean crowding“ zum Mittelwert (\bar{x} / \bar{x}) wird von LLOYD (1967) als „index of patchiness“ bezeichnet und hier im folgenden mit I_p abgekürzt. Dessen Standardfehler kann als $SE = (s^2 / \bar{x}^2) (2 \bar{x} / (n \bar{x}))^{1/2}$ geschätzt werden (LLOYD 1967). Ähnlich dem Verhältnis der Varianz zum Mittelwert stellt I_p einen Index für die Aggregation einer Population dar. I_p hat, im Unterschied zu s^2 / \bar{x} und damit verwandten Indizes, aber den Vorteil, aufgrund der Berechnungsweise mathematisch nicht vom Mittelwert abhängig zu sein (HURLBERT 1990). Dies schließt allerdings empirisch zu findende Korrelationen (TAYLOR 1984) oder einen indirekten Zusammenhang (s. u.) nicht aus. Eine zufallsverteilte Population hat einen Index I_p von etwa 1. Je größer der Index wird, desto aggregierter ist die Verteilung. I_p kann in den meisten Fällen als identisch zu MORISITA's I_δ und zu $1 / k + 1$ aus der negativen Binomialverteilung betrachtet werden (LLOYD 1967, TAYLOR 1984, HURLBERT 1990).

Ein **Zusammenhang zwischen I_p und \bar{x}** läßt sich unter Annahme der Gültigkeit von TAYLOR's „power law“ ($s^2 = a \bar{x}^b$) und der negativen Binomialverteilung ($s^2 = \bar{x} + \bar{x}^2 / k$) mit $I_p = 1 / k + 1$ als $I_p = (a \bar{x}^b - \bar{x}) / \bar{x}^2 + 1$ herstellen (vgl. TAYLOR *et al.* 1979). Auf diese Weise kann I_p mit Hilfe der Parameter aus TAYLOR's „power law“ aus \bar{x} geschätzt werden. Alternativ dazu ist I_p über die Exponentialbeziehung $k = c \bar{x}^d$ (BINNS 1986 zit. nach LEGG *et al.* 1992) und $I_p = 1 / k + 1$ als $I_p = 1 / (c \bar{x}^d) + 1$ zu beschreiben. Die Parameter c und d lassen sich dann einfach über die lineare Regression $\log(1 / (I_p - 1)) = \log c + d \log \bar{x}$ bestimmen.

Nach IWAO (1968) ist LLOYD's „mean crowding“ \bar{x} über weite Bereiche linear vom Mittelwert \bar{x} abhängig. Dieser Zusammenhang wird als IWAO's „patchiness regression“, $\bar{x} = \alpha + \beta \bar{x}$, bezeichnet und charakterisiert die Aggregation von Populationen auf verschiedenen Skalenniveaus. Die Konstante α beschreibt als „index of basic contagion“ die Aggregation von Individuen innerhalb von Kolonien bei geringsten Populationsdichten und β , der „density contagiousness coefficient“, gibt Aufschluß über das Maß der Aggregation der Kolonien (IWAO 1968). Für verschiedene, auch nicht lineare Zusammenhänge von \bar{x} und \bar{x} entwickelte IWAO (1972) eine Reihe von biologischen Interpretationen des Aggregationsmusters.

Der Aufwand für die Bestimmung von Populationsdichten kann durch **sequentielle Erfassungsmethoden** optimiert werden. Bei solchen wird die Aufnahme nach einer Gesamtzahl gefundener Blattläuse T auf n Pflanzen abgebrochen, wenn mit der aktuellen Zählung eine vorher festgelegte Güte $D_0 = SE / \bar{x}$ erreicht wird (KUNO 1969, GREEN 1970). Die Anzahl der benötigten Pflanzen n ergibt sich nach KUNO (1969) aus $D_0 = SE / \bar{x}$ und $SE = SD / n^{1/2}$ (und $s^2 = SD^2$) als $n = s^2 / (D_0^2 \bar{x}^2)$. Da Mittelwert und Güte in quadratischer Form in die Gleichung eingehen, ist bei kleinen Mittelwerten sowie bei einer beabsichtigten Verbesserung der Güte der Erfassung mit einem deutlich erhöhten Aufwand zu rechnen.

Eine „**Stopplinie**“ als Bedingung für den Abbruch der Erfassung wird berechnet, indem die Varianz s^2 über TAYLOR's „power law“, $s^2 = a \bar{x}^b$ (s. o.) aus \bar{x} geschätzt und in obige Beziehung $n = f(s^2, \bar{x})$ eingesetzt wird (GREEN 1970). Nach Umstellen der Gleichung nach der Gesamtzahl der gefundenen Blattläuse $T (= \bar{x} n)$ ergibt sich

$$T = (D_0^2 / a)^{1/(b-2)} n^{(b-1)/(b-2)} .$$

Alternative Möglichkeiten wären die Schätzung der Varianz über IWAO's „patchiness regression“, $s^2 = (\alpha + 1) \bar{x} + (\beta - 1) \bar{x}^2$, oder über die negative Binomialverteilung, $s^2 = \bar{x} + \bar{x}^2 / k$ (KUNO 1969, 1991). TAYLOR's „power law“ beschreibt die hier vorliegenden Daten jedoch besser als die anderen Modelle, so daß diese nicht weiter berücksichtigt wurden.

4.4.4 Die Ausbreitung der Coccinellidenlarven als Diffusionsprozeß

In den beiden Versuchen zur Ausbreitung der Coccinellidenlarven (4.3.3) wurde diese als Diffusionsprozeß betrachtet und in Anlehnung an RUDD & GANDOUR (1985) die jeweiligen Diffusionskoeffizienten berechnet. Dies ist für den 1994 durchgeführten Versuch, aufgrund der linienförmigen Ausbringung der Larven, nur eindimensional in Querrichtung zu den Salatreihen möglich, während für den 1996 durchgeführten Versuch mit punktförmiger Ausbringung zusätzlich die Ausbreitung in Längsrichtung des Feldes und die zweidimensionale Ausbreitung quantifiziert werden können (vgl. Abb. 5 und Abb. 6).

Zuerst wurden für die jeweiligen Abstände zum Ausbringungsort die Dichten der Coccinellidenlarven aus der Anzahl der gefundenen Larven und der Anzahl der abgesuchten Salatpflanzen berechnet. Für die **eindimensionale Ausbreitung** waren die Abstandsklassen durch die gitterförmige Anordnung der Salatpflanzen vorgegeben. In Querrichtung endeten die Beobachtungen mit Erreichen des Versuchsfeldrandes (1994: 7,50 m Entfernung vom Ackerbohlenstreifen, 1996: 3,75 m Entfernung vom Ausbringungsort). Für die Berechnungen in Längsrichtung im Versuch von 1996 wurden die Larvendichten in den Ausbringungspartellen selbst und in den direkt benachbarten Partellen (d. h. Entfernungen bis 9,38 m) berücksichtigt. Innerhalb der Ausbringungspartellen wurde dabei die Ausbreitung in jeweils zwei Richtungen erfaßt, was bei vier Wiederholungen der einzelnen Versuchsvarianten insgesamt acht Richtungen ergibt. Aufgrund von Randeffekten oder einer nicht eindeutig möglichen Zuordnung konnten allerdings in allen Versuchsvarianten die Larvendichten in den benachbarten Partellen

nur in jeweils fünf der potentiellen acht Längsrichtungen berücksichtigt werden (vgl. Pfeile in Abb. 6, beispielhaft für die in Parzellen ohne Senfuntersaat ausgebrachten Larven).

Zur Quantifizierung der **zweidimensionalen Ausbreitung** wurden sowohl die Anzahl der Salate als auch die Anzahl der Larven in konzentrischen Kreisen ($\Delta r = 0,40$ m) ermittelt und daraus die jeweiligen Larvendichten berechnet. Bei Erreichen von Feld- oder Parzellengrenzen erfolgte die Berechnung mit den entsprechenden Kreissegmenten. Für die benachbarten Parzellen ergeben sich hier dieselben Einschränkungen wie für die eindimensionale Ausbreitung in Längsrichtung (s. o.).

Die Abnahme der Larvendichte y in Abhängigkeit der Entfernung zum Ausbringungsort x wurde jeweils als nichtlineare Regression mit $y = a e^{-bx^2}$ beschrieben (RUDD & GANDOUR 1985). Dieses Modell gilt sowohl für die ein- als auch für die zweidimensionale Diffusion und ist nicht von der Ausgangskonzentration abhängig (RUDD & GANDOUR 1985). Die Parameter a und b wurden, einschließlich ihrer Standardfehler, iterativ aus den jeweils gegebenen Werten von x und y ermittelt („curve fit“ in SigmaPlot V2.0, KUO 1994)^{*)}. Der **Diffusionskoeffizient D** kann dann sehr einfach aus b über $D = 1 / (4 b t)$ berechnet werden (RUDD & GANDOUR 1985), wobei t die Zeit ab Ausbringung der Larven in Tagen angibt. Da keine weiteren Fehlerquellen in diese Umrechnung eingehen, kann der Standardfehler von D über die Annahme eines nicht veränderten Variationskoeffizienten als $SE_D = D SE_b / b$ berechnet werden.^{**)} Die Güte der Anpassung der mit diesem Diffusionsmodell geschätzten Werte \hat{y} an die jeweils gegebenen Daten y wurde als $r^2 = 1 - \sum(\hat{y}_i - y_i)^2 / \sum(y_i - \bar{y})^2$ berechnet (SigmaPlot V2.0: Prozedur r2.xfm, KUO 1994).

4.4.5 Statistische Tests

Die statistische Analyse der Blattlausdichten erfolgte mit den log-transformierten Daten, da diese nach der **Transformation** besser einer Normalverteilung entsprachen und homogenere Varianzen aufwiesen (vgl. 5.2.1). Die Dichten von Coccinelliden- und Syrphidenlarven wurden ebenso wie die Barberfallenfänge aller Tiergruppen ohne Transformation verrechnet. Einzelwerte von mehreren Pflanzen innerhalb einer einzelnen experimentellen Einheit wurden vor der statistischen Analyse gemittelt, um in den Varianzanalysen gegen den Versuchsfehler („experimental error“) und nicht gegen den Fehler der Stichprobe („sampling error“) zu testen (STEEL & TORRIE 1980: 215ff.). Vor allen Mittelwertvergleichen wurden **Boxplots** der einzelnen Gruppen angefertigt, die einen guten visuellen Eindruck der Daten geben und grobe Abweichungen von der Normalverteilung oder stark inhomogene Varianzen erkennen lassen (vgl. Abb. 7, dort allerdings Daten der Wiederholungen gepoolt). Die Homogenität der Varianzen wurde zudem mit den entsprechenden Tests (COCHRAN'S C, BARTLETT-BOX F, LEVENE-Tests, NORUSIS 1993) und die „Zirkularität“ als **Voraussetzung** für die univariate Auswertung von

^{*)} Für die zweidimensionale Ausbreitung wurde der unterschiedlichen Anzahl der berücksichtigten Salate in den einzelnen Abstandsklassen Rechnung getragen, indem eine Wichtung der Abweichungsquadrate mit der jeweiligen Anzahl der Salate erfolgte.

^{**)} Eine Berechnung der Fehlerfortpflanzung über $dD / db = -1 / (4 t b^2)$ führt zum selben Ergebnis.

Varianzanalysen mit Meßwiederholungen (RM-ANOVA) mit MAUCHLY-Tests geprüft (NORUSIS 1993).^{*)} Alle statistischen Tests wurden mit SPSS für Windows V6.0 durchgeführt.

In den **Versuchen mit Ackerbohnenstreifen** (4.3.1) wurden die Populationsdichten von Blattläusen, Coccinellidenlarven und Syrphidenlarven mit Hilfe von zweifaktoriellen Varianzanalysen (ANOVA) für jeden Zähltermin separat verglichen. Damit konnte die Varianz zwischen den Behandlungen von der Varianz zwischen den vier Wiederholungen unterschieden und die beiden Varianzursachen gegen die Wechselwirkung der beiden Faktoren getestet werden (STEEL & TORRIE 1980). Die Aussagekraft dieser statistischen Auswertung ist durch das Vorliegen von Pseudowiederholungen allerdings sicherlich begrenzt (s. 6.1). Als Behandlungen waren 1992 die Varianten *M*, *N* sowie *P* vorhanden (s. Abb. 2). 1993 wurden im Feld mit Ackerbohnenstreifen die drei unterschiedlichen Abstände zwischen den Streifen (*M*₁, *M*₃, *M*₅) jeweils als eine Behandlung betrachtet, so daß in diesem Jahr zusammen mit den Varianten *N* und *P* insgesamt fünf Behandlungen vorhanden waren (s. Abb. 3). Die entsprechenden Analysen für 1994 beinhalten die beiden Varianten *M*₁ und *M*₈ (s. Abb. 4). Wenn nach den Ergebnissen der Varianzanalyse Unterschiede vorhanden waren, erfolgte der weitere Mittelwertvergleich mit BONFERRONI-modifizierten Grenzdifferenzen-Tests (GD-Tests). Die Korrektur nach BONFERRONI verhindert eine Zunahme der Irrtumswahrscheinlichkeit bei multiplen Vergleichen, indem das für die ganze Analyse beabsichtigte Signifikanzniveau (hier $P = 0,05$) für jeden einzelnen Test durch die Anzahl der insgesamt durchgeführten Tests geteilt wird (JONES 1984, SOKAL & ROHLF 1995: 240). Ein Vergleich einzelner Behandlungen über den gesamten Kulturverlauf erfolgte mit Hilfe einer Varianzanalyse in der die Ergebnisse der einzelnen Zähltermine als Meßwiederholungen eingingen (RM-ANOVA, NORUSIS 1993).

Die Blattlausdichten in den drei **Käfigvarianten**, welche innerhalb des Feldes mit Ackerbohnenstreifen als vier echte Wiederholungen angelegt waren (4.3.1), wurden ebenfalls, wiederum für jedes Datum separat, mit einer zweifaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) und BONFERRONI-korrigierten GD-Tests verglichen. Die Wachstumsraten der Blattlauspopulationen wurden für die einzelnen Wiederholungen separat berechnet und dann in derselben Weise wie die Blattlausdichten analysiert.

Die statistische Analyse der **Barberfallenfänge** der einzelnen Tiergruppen erfolgte für die Summe der in der jeweiligen Fangperiode (1992: 23 Tage, 1993: 36 Tage) gefangenen Tiere. Im Gegensatz zu den Fangzahlen einzelner Leerungstermine waren die aufsummierten Daten hinreichend normalverteilt und wiesen weitgehend homogene Varianzen auf. Wie die

^{*)} Waren die Voraussetzungen für eine Varianzanalyse nur leicht verletzt (LEVENE-Test: $0,01 < P < 0,05$), so wurde das Ergebnis der Varianzanalyse mit dem verteilungsfreien H-Test nach KRUSKAL & WALLIS nachgeprüft und, sofern dieser Unterschiede zwischen den Faktoren anzeigte, das Ergebnis des multiplen Vergleichs mit BONFERRONI-modifizierten GD-Tests akzeptiert.

Die Plausibilität dieses Vorgehens ließ sich anhand der Boxplots in der Regel sehr gut nachvollziehen, da sehr deutliche, gut sichtbare Unterschiede zwischen den Behandlungen oftmals auch zu inhomogenen Varianzen führten. Lediglich in einem Datensatz (Coccinellidenlarven 1993) mußte wegen fehlender Voraussetzungen auf eine Varianzanalyse verzichtet werden. In diesem Fall werden lediglich die Ergebnisse der KRUSKAL-WALLIS-Tests angegeben.

In Varianzanalysen mit Meßwiederholungen wurden bei Verletzung der „Zirkularität“ die Ergebnisse der multivariaten Analyse berücksichtigt.

Populationsdichten auf den Pflanzen (s. o.), so wurden auch die Barberfallenfänge mit Hilfe von zweifaktoriellen Varianzanalysen (ANOVA) verglichen. Für die beiden Felder jeweils getrennt wurde auf Unterschiede in Abhängigkeit der Fangrichtung bzw. des Abstandes zum Feldrand mit Hilfe von Varianzanalysen mit Meßwiederholungen (RM-ANOVA) getestet. Dabei gingen die vier Wiederholungen als unabhängige und die beiden Fangrichtungen bzw. die drei nebeneinander liegenden Beete als voneinander abhängige Beobachtungen ein.

In den Untersuchungen zur **Ausbreitung der Coccinellidenlarven** dienten χ^2 -Tests zum Vergleich der Verteilungen der Larven gegeneinander oder gegenüber einer Gleichverteilung (KÖHLER *et al.* 1995: 105ff.). Im 1996 durchgeführten Versuch wurden die Effekte der beiden Faktoren Senfuntersaat und Hungerzustand der Larven auf die Anzahl der in den einzelnen Parzellen wiedergefundenen Larven sowie der vorhandenen Blattläuse mit einer zweifaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) untersucht.

5 ERGEBNISSE

5.1 Artenspektren von Blattläusen und Blattlausprädatoren auf Kopfsalat

Das Artenspektrum von **Blattläusen** (Homoptera: Aphididae) auf Kopfsalat wurde an zehn Terminen bestimmt (Tab. 3). *Nasonovia ribisnigri* war mit einem Anteil von 91 % der insgesamt bestimmten Blattläuse mit Abstand die häufigste Blattlausart auf den Salaten. Teilweise vergesellschaftet mit *Macrosiphum euphorbiae* kam sie in der Regel zerstreut im Inneren der Salatköpfe vor, während *Uroleucon sonchi* meist die Unterseiten älterer Blätter besiedelte. Alle anderen Blattlausarten traten nur selten auf.

Das Artenspektrum der **Schwebfliegen** (Diptera: Syrphidae) dominierten *Sphaerophoria scripta* und *Episyrphus balteatus*, wobei *S. scripta* 1994 in Albertshofen und *E. balteatus* 1995 in Bayreuth jeweils häufiger vorkam (Tab. 4). Auffällig ist die hohe und innerhalb von zwei Wochen von 16 auf 94 % zunehmende Parasitierung im Jahr 1994 in Albertshofen, wohingegen 1995 in Bayreuth kein einziger Parasitoid gefunden wurde. Die Schwebfliegenpuppen waren zu etwa gleichen Teilen durch Solitärparasitoide aus der Gattung *Diplazon* (Hymenoptera: Ichneumonidae) und von gregär lebenden *Pachyneuron* spp. (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitiert.

Die dominanten **Marienkäferarten** (Coleoptera: Coccinellidae) auf Kopfsalat waren *Coccinella septempunctata* und *Propylea quatuordecimpunctata* (Tab. 5). Welche der beiden Arten jeweils die höhere Abundanz aufwies, unterschied sich in den einzelnen Zeiträumen. In den Barberfallenfängen war ausschließlich *C. septempunctata* zu finden (Tab. 5). Im Feld mit den Streifen war sowohl der Anteil von *Adalia bipunctata* als auch die Artenzahl der adulten

TAB. 3: Anzahl adulter, apterer Blattläuse der verschiedenen Blattlausarten (Homoptera: Aphididae) auf Kopfsalat.

Probe Nr. ¹⁾	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	Σ	%
<i>Nasonovia ribisnigri</i> MOSL.	22	12	156	18	22	17	23	25	2	108	405	91
<i>Macrosiphum euphorbiae</i> THOM.	4	0	6	3	0	1	1	4	2	1	22	5
<i>Uroleucon sonchi</i> GEOF.	0	0	1	3	0	0	0	0	5	3	12	3
<i>Aulacorthum solani</i> KALT.	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	4	1
<i>Myzus persicae</i> SULZ.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	< 1
<i>Acyrtosiphon scariolae</i> NEVS.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	< 1
Summe	26	12	164	24	23	21	24	29	10	112	445	

¹⁾ (1) 12. 7. 91, 25 Tage nach Pflanzung (= TnP), Albertshofen; (2) 28. 7. 91, 41 TnP, Albertshofen; (3) 28. 7. 91, 41 TnP, Albertshofen, unter Gazekäfigen; (4) 18. 7. 91, 42 TnP, Hollfeld; (5) 26. 6. 92, 16 TnP, Albertshofen; (6) 1. 6. 93, 29 TnP, Albertshofen; (7) 20. 6. 95, 43 TnP, Bayreuth; (8) 28. 6. 95, 36 TnP, Bayreuth; (9) 10. 10. 95, 56 TnP, Bth.; (10) 19. 7. 96, 16 TnP, Mainsondheim.

Coccinelliden höher als im Feld ohne Streifen (Tab. 5). Bei den Fängen von Coccinellidenlarven in den Barberfallen war *C. septempunctata* ebenfalls die häufigste Art (vgl. Abb. 38 und Abb. 39). Auffällig ist jedoch auch hier, daß Larven von *A. bipunctata* ausschließlich im Feld mit Streifen in den Fallen gefangen wurden.

Auf den Salatpflanzen wurden außerdem Florfliegeneier und -larven (Neuroptera: Chrysopidae, nicht näher bestimmt) sowie einzelne Larven und Adulte der Gattung *Orius* (Heteroptera: Anthocoridae) beobachtet (vgl. 4.4.2). Das Artenspektrum der Blattlausparasitoide

TAB. 4: Anzahl der Individuen einzelner Schwebfliegenarten (Diptera: Syrphidae) von auf Kopfsalat gesammelten Syrphidenpuppen oder -larven.

Probe Nr. ¹⁾	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	Σ	%
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	35	45	1	4	6	91	63
<i>Sphaerophoria rueppelli</i> WIED.	2	6	1	0	0	9	6
<i>Episyrphus balteatus</i> DE GEER	3	19	0	10	9	41	28
<i>Eupeodes corollae</i> FABR.	3	0	0	0	0	3	2
<i>Melanostoma mellinum</i> L.	0	0	1	0	0	1	1
Summe	43	70	3	14	15	145	
Anzahl parasitiert (<i>Diplazon</i> spp.)	7	24	19	0	0	50	
Anzahl parasitiert (<i>Pachyneuron</i> spp.)	1	31	27	0	0	59	
Summe	51	125	49	14	15	254	
Anteil parasitiert (in %)	16	44	94	0	0	43	

¹⁾ Albertshofen: Puppen gesammelt **(1)** 7. 7. 94, 29 Tage nach Pflanzung (= TnP), **(2)** 13. 7. 94, 35 TnP, **(3)** 20. 7. 94, 42 TnP. Bayreuth: **(4)** Puppen bzw. **(5)** Larven, 27. 6. - 1. 8. 95.

TAB. 5: Anzahl adulter Tiere einzelner Marienkäferarten (Coleoptera: Coccinellidae) auf Kopfsalat in Feldern mit und ohne Ackerbohnenstreifen.

Ackerbohnenstreifen: Zeitraum ¹⁾ :	ohne								mit							
	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(g)	(h)	Σ	%	(d)	(e)	(f)	(g)	(h)	Σ	%
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i> L.	34	8	0	19	7	0	0	68	58	51	45	9	0	0	105	40
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	10	14	1	6	1	3	9	44	38	23	11	72	1	8	115	44
<i>Adalia bipunctata</i> L.	1	2	0	0	0	0	0	3	3	21	8	5	0	0	34	13
<i>Coccinella quinquepunctata</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	4	2
<i>Hippodamia variegata</i> GOEZ.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1
<i>Tytthaspis sedecimpunct.</i> L.**)	0	0	2	0	0	0	0	2	2	0	2	1	0	0	3	1
<i>Psyllobora vigintiduopunctata</i> L.**)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	<1
Summe	45	24	3	25	8	3	9	117		97	70	88	1	8	264	

¹⁾ Kopfsalatsätze, Feldzählungen: **(a)** 4. 5. - 27. 10. 93, Albertshofen, **(b)** 31. 5. - 6. 10. 94, Bayreuth, **(c)** 23. 5. - 31. 10. 95, Bayreuth. Versuche mit Ackerbohnenstreifen, Feldzählungen, alle Albertshofen: **(d)** 7. - 21. 7. 92, **(e)** 29. 6. - 23. 7. 93, **(f)** 22. 6. - 20. 7. 94; Barberfallenfänge: **(g)** 25. 6. - 15. 7. 92, **(h)** 18. 6. - 20. 7. 93.

***) vorwiegend mycophag, daher in der weiteren Auswertung nicht berücksichtigt.

wurde nicht systematisch erfaßt, einzelne Bestimmungen ergaben *Monoctonus crepidis* HALL. als Parasitoid von *N. ribisnigri*.

In den **Barberfallenfängen** waren Spinnen (Araneae) die häufigsten polyphagen Prädatoren (vgl. Tab. 10). Diese stammten zu 99,5 % aus der Familie Linyphiidae und zu 98 % aus den vier Arten *Oedothorax apicatus*, *Erigone atra* und *Erigone dentipalpis* sowie *Meioneta rurestris* (vgl. Anhang, Tab. A-1). Das Artenspektrum der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae; ebenfalls Tab. A-1) wird mit einem Anteil von 88 % der Individuen durch die Gattung *Bembidion* dominiert. Mit hohen Abundanzen kamen auch Kurzflügler (Coleoptera: Staphylinidae) und Blütenmulmkäfer (Coleoptera: Anthicidae) in den Barberfallenfängen vor (vgl. Abb. 40, Abb. 41), die nicht weiter bestimmt wurden.

5.2 Statistische Kennwerte und Parameter der Aggregation von Blattläusen auf Salat

Anhand der Daten der wöchentlichen Zählungen von Blattläusen und deren Antagonisten auf Kopfsalat über drei Jahre (Daten aus 5.3) sollen zunächst einige statistische Kennwerte und Aggregationsparameter dargestellt werden. Zur Berechnung von Parametern der Güte der Erfassung und der Aggregation wurden von den 113 Stichproben 26 ausgeschlossen bei denen die Gesamtzahl der gefundenen Aphiden sehr gering (≤ 3) war.

5.2.1 Die Güte der Erfassung und Effekte der log-Transformation

Blattlausdichten weisen häufig eine linksschiefe Verteilung auf (Abb. 7, vgl. auch Abb. 37) und insbesondere höhere Dichten sind mit großen **Streuungen** behaftet (Abb. 7a, Abb. 8, Abb. 9a). Der über die 87 Stichproben aus den drei Jahren gemittelte Variationskoeffizient cv ($\pm SE$) beträgt $126 (\pm 7,4) \%$ und der durchschnittliche relative Fehler der Erfassung SE / \bar{x} liegt bei $31 (\pm 1,9) \%$, wobei höhere Blattlausdichten einen geringeren Variationskoeffizienten und einen geringeren Erfassungsfehler aufweisen (Abb. 8).

Wird die jeweils gefundene Anzahl an Blattläusen x_i vor der Berechnung von Mittelwert und Varianz nach $\log(x_i + 1)$ transformiert, so verbessert sich der Variationskoeffizient auf durchschnittlich $76 (\pm 7,1) \%$ und der relative Erfassungsfehler auf $19 (\pm 1,8) \%$. Diese Verbesserung betrifft vor allem höhere Werte (Abb. 8). Nach der **Transformation** ist der relative Erfassungsfehler SE / \bar{x} für 69 % der Werte kleiner als 25 % und nur sehr wenige Stichproben mit $\bar{x} > 10$ weisen einen Erfassungsfehler von mehr als 10 % auf. Durch die Transformation verringert sich auch die Abhängigkeit der Varianz vom Mittelwert, während sich die Homogenität der Varianzen verbessert und sich die Daten besser einer Normalverteilung anpassen (Abb. 7, Abb. 9).

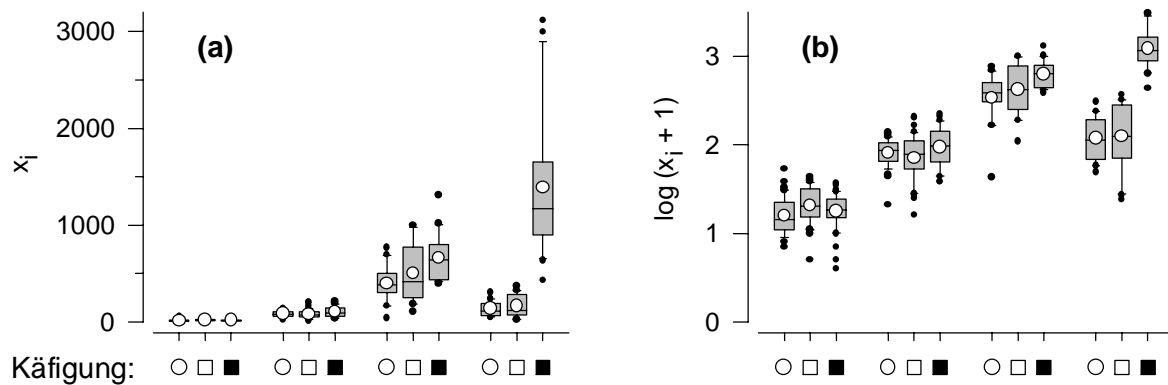


ABB. 7: Boxplots der Einzelwerte x_i der Anzahl von Blattläusen auf Kopfsalat **(a)** ohne Transformation und **(b)** nach einer log-Transformation. Beispielhaft wurden hier die Daten des Versuches mit Ausschlusskäfigen des Jahres 1993 dargestellt (vgl. Abb. 44, hier: vier Zähltermine nebeneinander, Symbole für Käfigvarianten wie in Abb. 44). Weiße Punkte kennzeichnen Mittelwerte und schwarze Punkte Einzelwerte, die außerhalb der 10 %- und 90 %-Quantilen liegen.

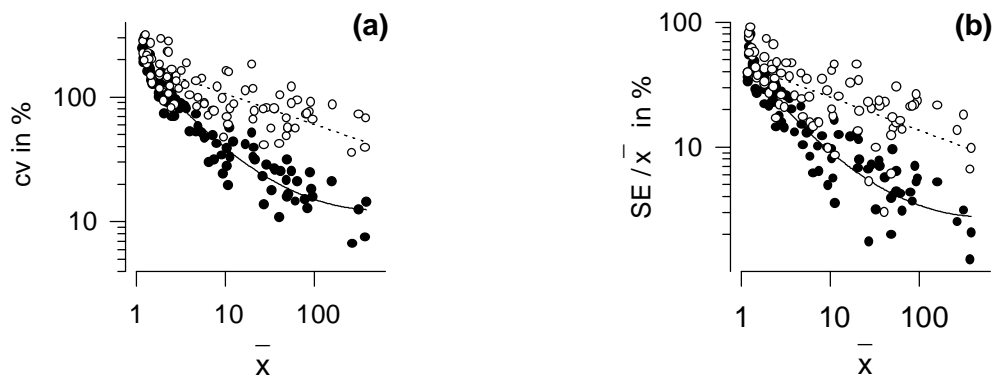


ABB. 8: **(a)** Der Variationskoeffizient cv und **(b)** der relative Erfassungsfehler SE / \bar{x} in Abhängigkeit der Blattlausdichte auf Kopfsalat (87 Erhebungen in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre). Berechnungen für (○) nicht transformierte und für (●) log-transformierte Daten.

5.2.2 Parameter der Aggregation

TAYLOR's „power law“ ($s^2 = a \bar{x}^b$, vgl. 4.4.3) beschreibt den Zusammenhang zwischen Mittelwert und Varianz sehr gut (Abb. 9a; $r^2 = 0,945$; $FG = 85$; $P < 0,001$) - obwohl die Daten mit relativ kleinen Stichproben auf zwei Standorten über drei Vegetationsperioden hinweg gewonnen wurden und eine große Spannweite aufweisen. Da die Steigungen b der drei einzelnen Jahre als homogen zu betrachten sind, wurde eine gemeinsame Regressionsgerade berechnet (Tab. 6). Deren Steigung b ist größer als 1 (t-Test: $t = 38,3$; $P < 0,001$), was eine leicht aggregierte Verteilung der Blattläuse auf Kopfsalat anzeigt.

Bei **IWAO's „patchiness regression“** ($\bar{x} = \alpha + \beta \bar{x}$, vgl. 4.4.3) liegt der Großteil der Werte stark geklumpert in der Nähe des Ursprungs (Abb. 10). Die Voraussetzungen für eine

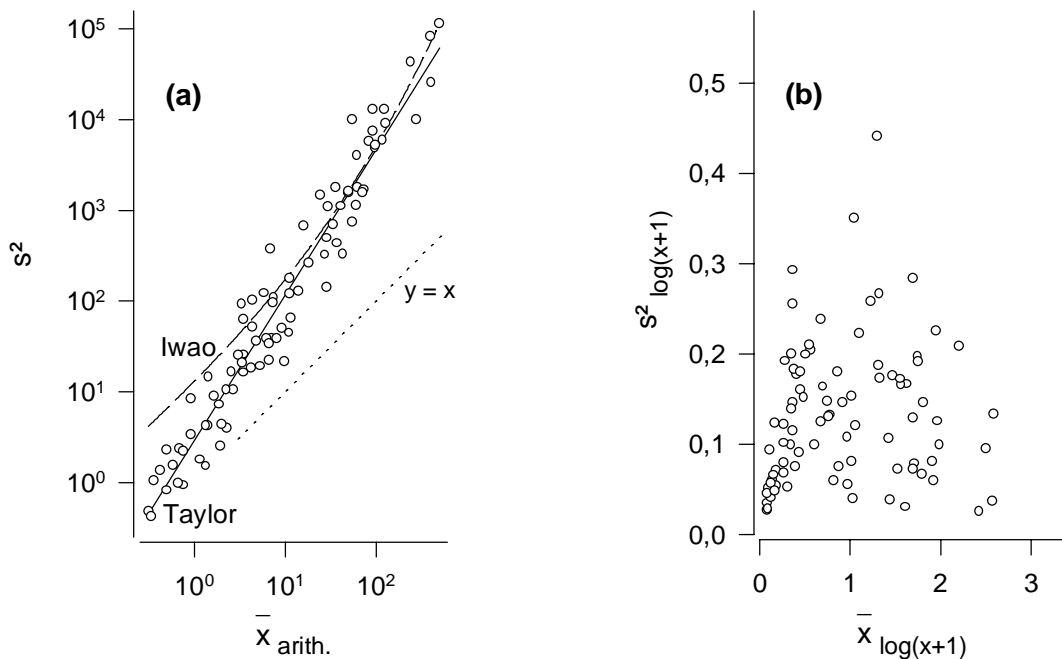


ABB. 9: (a) Der Zusammenhang zwischen Varianz s^2 und Mittelwert \bar{x} (TAYLOR's „power law“) für Blattläuse auf Salat (vgl. Tab. 6, 87 Erhebungen in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre). In (b) ist derselbe Zusammenhang für log-transformierte Daten dargestellt. Die auf s^2 umgerechnete Gerade aus Iwao's „patchiness regression“ ist in (a) als gestrichelte Linie eingezeichnet. Beachte: Die x-Achse in (b) könnte auch, wie in Abb. 8 und Abb. 13ff., als geometrischer Mittelwert \bar{x} mit den Werten 1, 10, 100 und 1000 beschriftet werden.

TAB. 6: TAYLOR's „power law“, $s^2 = a \bar{x}^b$, für Blattläuse auf Kopfsalat, berechnet aus 87 Erhebungen in Albertshofen (Alb.) und Bayreuth (Bth.) in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre.

Jahr, Ort	n	a	95%-Konfidenzintervall	b ¹⁾	95%-Konfidenzintervall	r ²	P
1993, Alb.	43	3,90	2,59 - 5,86	1,57	1,44 - 1,69	0,940	< 0,001
1994, Bth.	19	1,62	1,00 - 2,63	1,60	1,43 - 1,77	0,959	< 0,001
1995, Bth.	25	2,90	2,15 - 3,83	1,67	1,54 - 1,81	0,967	< 0,001
1993 - 1995	87	2,90	2,27 - 3,69	1,60	1,52 - 1,69	0,945	< 0,001

¹⁾ Die Steigungen b der drei Jahre sind homogen: Interaktion von Faktor „Jahr“ mit Kovariante \bar{x} in ANCOVA, FG = 2, 81; F = 0,64; P = 0,532 (vgl. SOKAL & ROHLF 1995: 499ff.).

lineare Regression sind somit verletzt. Durch die Inhomogenität der Varianzen wird die Gerade von wenigen hohen Werten überdurchschnittlich stark bestimmt und Daten mit $\bar{x} < 10$ werden schlecht gefittet (Abb. 10b, Abb. 9a). Eine zum Ursprung hin abknickende Gerade kann jedoch nach Iwao (1972) durchaus sinnvoll interpretiert werden: Werden an die vorliegenden Daten zwei Regressionsgeraden angepaßt ((1) für $\bar{x} > 10$: $\hat{x} = 23,3 + 1,35 \bar{x}$; $r^2 = 0,919$; FG = 37; $P < 0,001$; (2) für $\bar{x} < 5$: $\hat{x} = -0,07 + 4,22 \bar{x}$; $r^2 = 0,373$; FG = 34; $P < 0,001$), so ergibt sich nach Iwao (1972) eine aggregierte ($\beta_{(1)} > 1$) Verteilung loser Kolonien mit einer Zufallsverteilung innerhalb der Kolonien ($\alpha_{(2)} \approx 0$) und einer Koloniegröße von 8,2 Individuen

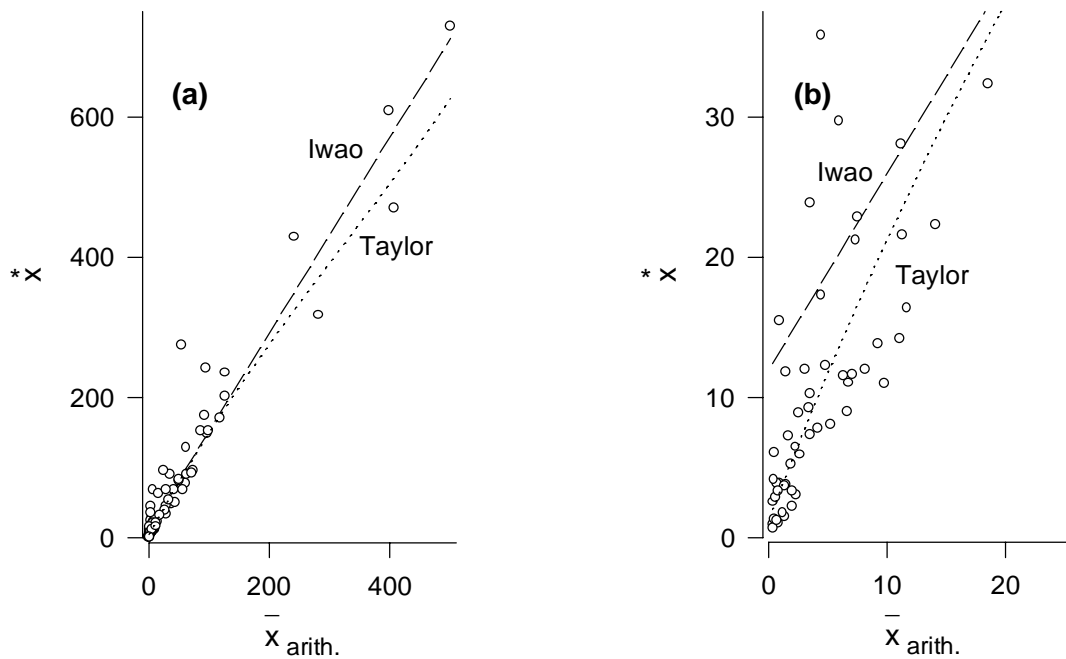


ABB. 10: (a) IWAO's „patchiness regression“ für Blattläuse auf Salat (87 Erhebungen in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre). (b) ist eine Vergrößerung aus (a). Die auf s^2 umgerechnete Gerade aus TAYLOR's „power law“ ist als gepunktete Linie eingezeichnet.

(= Schnittpunkt der beiden Geraden). Die Koloniegröße kann allerdings aufgrund der starken Streuung in diesem Bereich der Populationsdichte (vgl. Abb. 10b) nur als grobe Schätzung angesehen werden.

LLOYD's „index of patchiness“ I_p (vgl. 4.4.3) nimmt mit zunehmender Blattlauszahl tendenziell ab (Abb. 11). Die Blattläuse zeigen also bei geringeren Populationsdichten einen stärkeren Grad der Aggregation und nähern sich bei höheren Dichten einer zufälligen Verteilung ($I_p = 1$) an. Ein Zusammenhang zwischen I_p und \bar{x} läßt sich auf verschiedene Art herstellen (vgl. 4.4.3), wobei im Ergebnis kaum Unterschiede vorhanden sind (Abb. 11). Bei der einfachen linearen Regression ($\log I_p = 0,54 - 0,17 \log \bar{x}$; $r^2 = 0,262$; FG = 85; $P < 0,001$; durchgezogene Linie in Abb. 11) ist allerdings die Inhomogenität der Residuen zu beachten. Die Parameter c und d der Exponentialfunktion $I_p = 1 / (c \bar{x}^d) + 1$ ließen sich als $\log c (\pm SE) = -0,31 (\pm 0,047)$ und $d (\pm SE) = 0,31 (\pm 0,006)$ schätzen ($r^2 = 0,253$; FG = 85; $P < 0,001$;

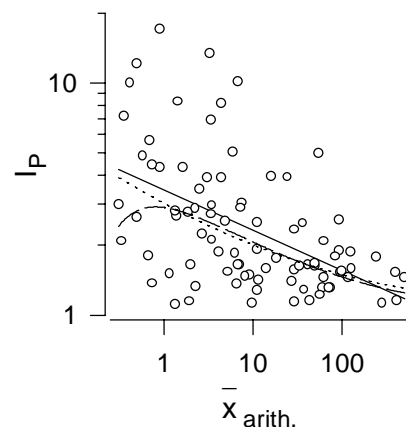


ABB. 11: Der Zusammenhang zwischen LLOYD's „index of patchiness“ I_p und dem arithmetischen Mittelwert \bar{x} für Blattläuse auf Salat. Ein Zusammenhang zwischen $\log I_p$ und $\log \bar{x}$ wurde gebildet über eine einfache lineare Regression (durchgezogene Linie), über eine Exponentialfunktion (gepunktete Linie) sowie über TAYLOR's „power law“ (gestrichelte Linie). Vgl. Text.

gepunktete Linie in Abb. 11). Auch eine Berechnung von I_p über TAYLOR's „power law“ als $I_p = (a \bar{x}^b - \bar{x}) / \bar{x}^2 + 1$ (gestrichelte Linie in Abb. 11) erbringt ein sehr ähnliches Ergebnis. Die Unterschiede bei geringen Blattlausdichten sind aufgrund der großen Streuung bei diesen Dichten nicht aussagekräftig.

5.2.3 Schema zur sequentiellen Erfassung der Blattlausdichte

Der Zusammenhang zwischen Varianz und Mittelwert, der von TAYLOR's „power law“ sehr robust beschrieben wird (5.2.2), kann zu einer Reduktion des Aufwandes bei der Ermittlung von Populationsdichten verwendet werden. Aus den für Blattläuse auf Salat ermittelten Parametern ($a = 2,90$ und $b = 1,60$; vgl. 5.2.2) lassen sich „Stoppllinien“ für einen Abbruch der Zählung als $T (= n \bar{x}) = 14,3 D_0^{-5,0} n^{-1,5}$ berechnen. In Abb. 12 sind derartige „Stoppllinien“ für verschiedene festzulegende Güten der Erfassung $D_0 = SE / \bar{x}$ aufgetragen. Die Anzahl der zu berücksichtigenden Pflanzen n nimmt mit zunehmendem Mittelwert \bar{x} stark ab, mit einer Verbesserung der gewählten Güte D_0 jedoch stark zu (Abb. 12a).

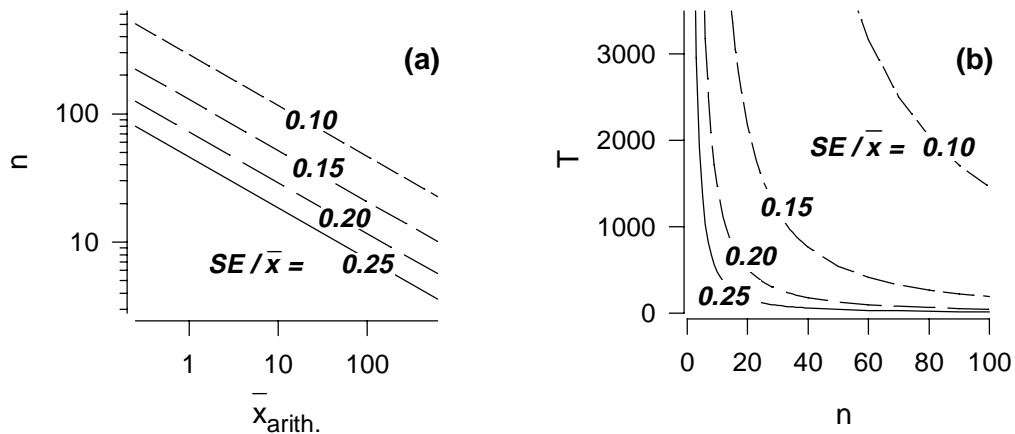


ABB. 12: Schema zur sequentiellen Bestimmung von Blattlausdichten auf Kopfsalat: **(a)** Die Anzahl benötigter Pflanzen n in Abhängigkeit vom Mittelwert \bar{x} bei einer vorgegebenen Güte $D_0 = SE / \bar{x}$; **(b)** „Stoppllinien“ zum Abbruch der Erfassung nach einer Gesamtzahl gefundener Blattläuse T auf n Pflanzen für verschiedene Güten D_0 (Datengrundlage: 87 Erhebungen in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre).

5.3 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf Salat in sukzessive angebauten Sätzen

5.3.1 Populationsdichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren

Die **Abundanz der Blattläuse** auf Salat zeigte eine starke saisonale Schwankung (Abb. 13 - Abb. 15: a). Das Erstauftreten von Blattläusen war in allen drei Jahren bei einer akkumulierten Tagestemperatursumme über einer Basistemperatur von 5 °C zwischen 300 und 400 °D zu beobachten, was etwa dem Zeitraum Anfang bis Mitte Mai entsprach. In den folgenden Wochen bis zu einer Tagestemperatursumme von etwa 600 °D stiegen die Blattlausdichten in allen Jahren auf 50 und mehr Blattläuse / Salat an. Die weitere Entwicklung war allerdings auf den beiden Standorten (beziehungsweise in den verschiedenen Jahren) unterschiedlich. Während die Populationsdichten in Bayreuth in beiden Jahren 1994 und 1995 ab einer Temperatursumme von etwa 650 °D wieder abnahmen (Abb. 14a, Abb. 15a), konnten in Albertshofen 1993 noch bis ca. 1250 °D mehr als 50 Blattläuse / Salat beobachtet werden (Abb. 13a). Ein kleinerer Herbstpeak trat in allen Jahren ab etwa 1800 °D auf. In jedem Jahr war in jeweils ein oder zwei Sätzen ein nennenswerter Blattlausbefall vorhanden, der bis zur Ernte auf weniger als 10 Blattläuse / Salat zurückging (graue Symbole in Abb. 13 - Abb. 15).

Die **Wachstumsraten r_{dd} der Blattlauspopulationen** nahmen innerhalb der einzelnen Sätze häufig ab und im Zeitraum von Mai bis Juli ist eine derartige Tendenz auch von Satz zu Satz zu beobachten (Abb. 13 - Abb. 15: b). LLOYD's „index of patchiness“ I_p liegt bei allen Stichproben über 1 und zeigt damit eine aggregierte **Verteilung** der Blattläuse an (Abb. 13 - Abb. 15: c). Zeiten mit hohen Blattlausdichten sind meist mit einer schwächeren Aggregation verbunden als solche mit geringeren Dichten (vgl. auch Abb. 11). 1993 fällt insbesondere ein hoher Grad der Aggregation in der ersten Maihälfte und im September auf (Abb. 13c).

Syrphidenlarven waren mit 82 % der beweglichen Stadien der **Prädatoren** mit Abstand die wichtigsten Blattlausfeinde, während Coccinellidenlarven (11 %), adulte Coccinelliden (6 %) und Chrysopidenlarven (2 %) nur in geringeren Dichten vorkamen (Einzelwerte im Anhang, Tab. A-2). Die Dichte der beweglichen Stadien der stenophagen Blattläusprädatoren folgte in der Regel der Entwicklung der Blattlausdichten (Abb. 13 - Abb. 15: d). Über die gesamten Daten der drei Jahre läßt sich der Zusammenhang, wenn auch mit einer großen Streuung, als numerische Reaktion der Prädatoren auf die Dichte der Blattläuse beschreiben (Abb. 16; $\log \text{Prädatoren} = 0,48 \log \text{Blattläuse} - 0,79$; $r^2 = 0,297$; $FG = 64$; $P < 0,001$).

Der **Prädationsdruck**, also das Verhältnis der Dichten von Prädatoren zu Blattläusen (vgl. 4.4.2), verlief der Wachstumsrate der Blattläuse genau entgegengesetzt und stieg innerhalb eines jeden Satzes und tendenziell im Laufe des Sommerpeaks der Blattläuse an (Abb. 13 - Abb. 15: e). Der Prädationsdruck blieb allerdings im Hochsommer, bei bereits wieder abnehmenden Dichten der Prädatoren, noch für einige Wochen auf einem hohen Niveau (Abb. 13 - Abb. 15: d, e).

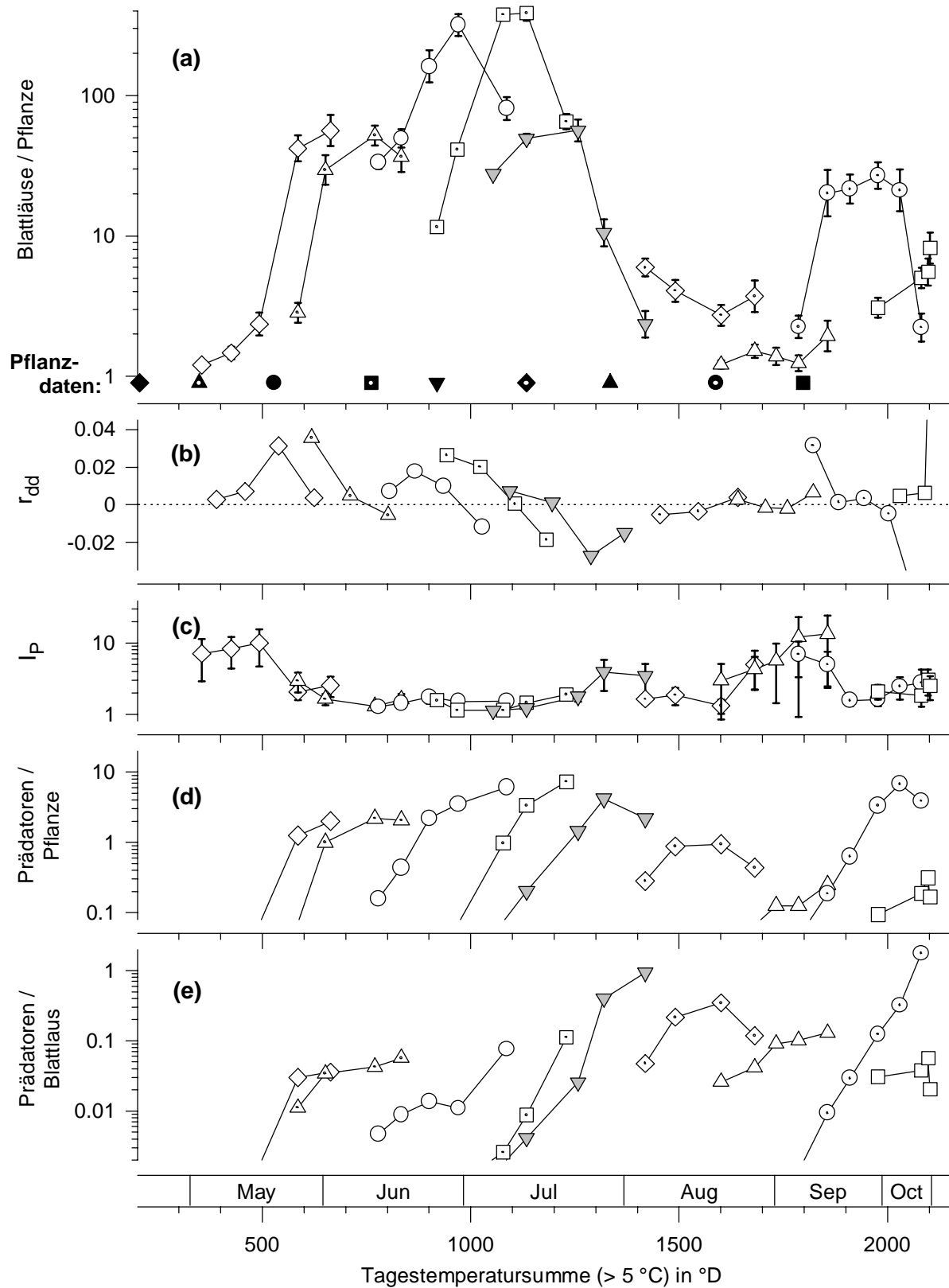


ABB. 13: 1993 (Albertshofen): **(a)** Die Dichte von Blattläusen ($\bar{x} \pm SE$), **(b)** deren Wachstumsrate r_{dd} und **(c)** deren „index of patchiness“ I_p ($\pm SE$) sowie **(d)** die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und **(e)** deren Prädatationsdruck auf Kopfsalat in zeitlich gestaffelten Sätzen über akkumulierten Tagesdurchschnittstemperaturen (> 5 °C ab 1. Jan.). Verschiedene Symbole kennzeichnen einzelne Salatsätze und dunkle Symbole in **(a)** deren Pflanzdaten; graue Symbole s. Text.

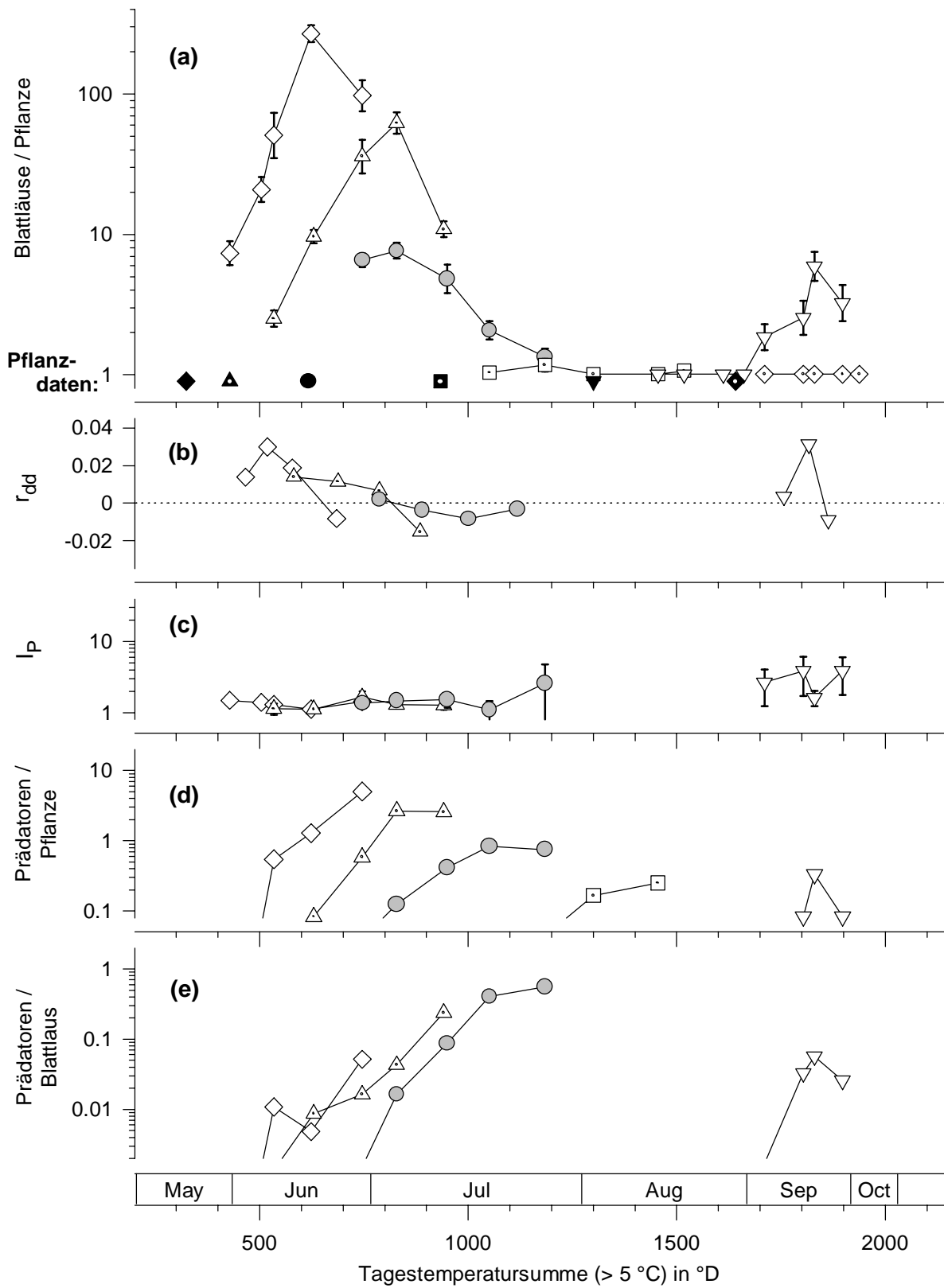


ABB. 14: Wie Abb. 13, für die Daten von 1994 (Bayreuth). Wenn die Blattlausdichte sehr gering war ($\Sigma \leq 3$), wurden r_{dd} , I_p und Prädationsdruck nicht berechnet.

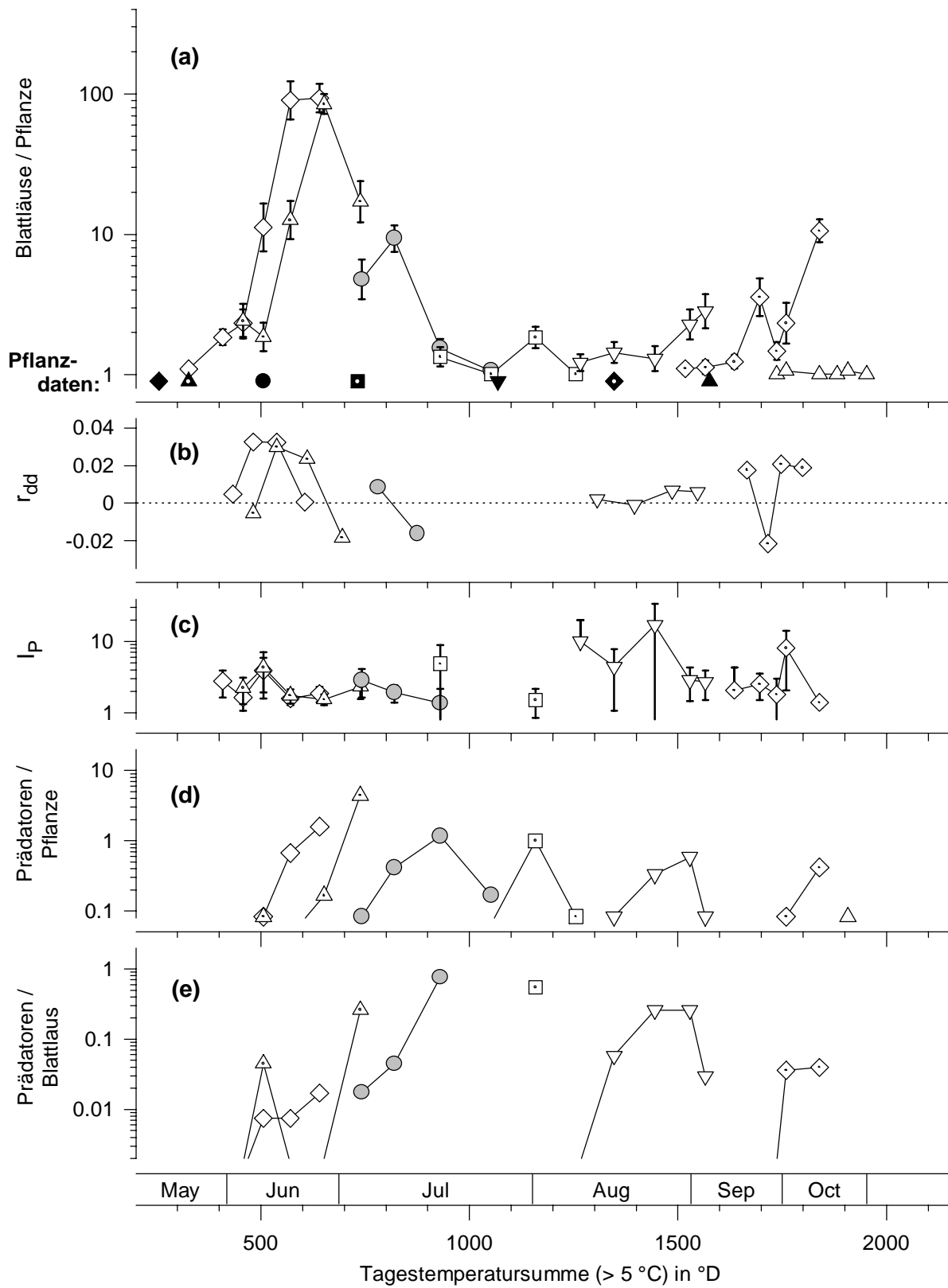


ABB. 15: Wie Abb. 13, für die Daten von 1995 (Bayreuth). Wenn die Blattlausdichte sehr gering war ($\Sigma \leq 3$), wurden r_{dd} , I_p und Prädationsdruck nicht berechnet.

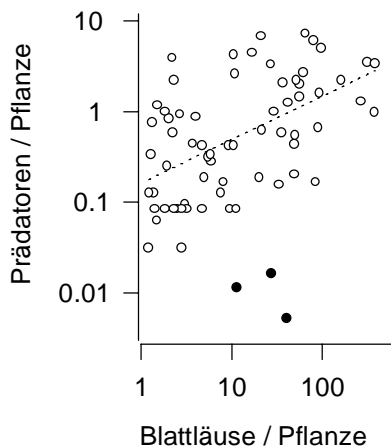


ABB. 16: Die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren in Abhängigkeit der Blattlausdichte auf Salat (69 Erhebungen mit Dichten > 0 in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre; drei nicht berücksichtigte Extremwerte: schwarz).

In Abb. 17 sind die Daten von Abb. 13 - Abb. 15 durch den Bezug auf die Zeit ab Pflanzung **vergleichend innerhalb eines Jahres** dargestellt. Meist konnten in den einzelnen Salatsätzen drei Phasen unterschieden werden: (1.) die Kolonisation mit langsam wachsender Blattlausdichte, (2.) das exponentielle Populationswachstum bis zu einem Peak und schließlich (3.) der Rückgang der Population. Die jeweilige Intensität und Dauer der einzelnen Phasen variierte allerdings stark. Beispielsweise sind 1993 die Blattlausdichten zu Anfang der Kultur (100 - 200 °D) um so höher, je später im Jahr der Salatsatz gepflanzt wurde. Dem gegenüber steht eine im Lauf des Jahres zunehmend früher einsetzende Abnahme der Wachstumsrate der Blattläuse (Abb. 17b). Als extreme Beispiele sei auf die Sätze I und V des Jahres 1993 verwiesen (Abb. 17). Auf Satz V sind bei einer Temperatursumme von 135 °D ab Pflanzung bereits 27 Blattläuse / Salat vorhanden, während Satz I nach der entsprechenden Zeit noch kaum besiedelt ist. Andererseits sinkt die Wachstumsrate der Blattläuse auf Satz V schon nach der Hälfte der Kulturzeit in den negativen Bereich, während dies bei Satz I gar nicht geschieht. Die restlichen Salatsätze des Jahres 1993 liegen sinngemäß zwischen diesen beiden Extremen. 1994 können dieselben Tendenzen für die Sätze II und III festgestellt werden, während bei Satz I die anfängliche Anzahl an Blattläusen außergewöhnlich hoch ist. 1995 sind keine Unterschiede in der anfänglichen Zahl an Blattläusen zu erkennen, die Wachstumsrate von Satz III ist jedoch zur Mitte der Kulturzeit wiederum tendenziell geringer als die der beiden zuvor gepflanzten Sätze.

Die absolute Dichte der **Prädatoren** steigt im Laufe der Kulturzeit jeweils an (Abb. 17d). Deutliche Unterschiede zwischen den Salatsätzen sind aber nur 1994 zu sehen (Abb. 17d). Auch die relative Dichte der Prädatoren, also der **Prädationsdruck**, steigt regelmäßig im Lauf der Kulturzeit an (Abb. 17e). In Salatsätzen, bei denen ein nennenswerter Blattlausbefall vorhanden ist und dieser bis zur Ernte unter 10 Blattläuse / Salat fällt (graue Symbole in Abb. 13 - Abb. 17), sind im Vergleich zu den anderen Sätzen in der Regel die Wachstumsraten der Blattläuse geringer (Abb. 17b) und der Prädationsdruck ist höher (Abb. 17e), während sich die absoluten Dichten der Prädatoren (Abb. 17d) kaum von den anderen Sätzen unterscheiden. Ein früh einsetzender und anhaltend hoher Prädationsdruck dürfte also für eine Reduktion der Wachstumsrate der Blattlauspopulation entscheidend sein.

In Abb. 17 sind die Daten von Abb. 13 - Abb. 15 durch den Bezug auf die Zeit ab Pflanzung **vergleichend innerhalb eines Jahres** dargestellt. Meist konnten in den einzelnen Salatsätzen drei Phasen unterschieden werden: (1.) die Kolonisation mit langsam wachsender Blattlausdichte, (2.) das exponentielle Populationswachstum bis zu einem Peak und schließlich (3.) der Rückgang der Population. Die jeweilige Intensität und Dauer der einzelnen Phasen variierte allerdings stark. Beispielsweise sind 1993 die Blattlausdichten zu Anfang der Kultur (100 - 200 °D) um so höher, je später im Jahr der Salatsatz gepflanzt wurde. Dem gegenüber steht eine im Lauf des Jahres zunehmend früher einsetzende Abnahme der Wachstumsrate der Blattläuse (Abb. 17b). Als extreme Beispiele sei auf die Sätze I und V des Jahres 1993 verwiesen (Abb. 17). Auf Satz V sind bei einer Temperatursumme von 135 °D ab Pflanzung bereits 27 Blattläuse / Salat vorhanden, während Satz I nach der entsprechenden Zeit noch kaum besiedelt ist. Andererseits sinkt die Wachstumsrate der Blattläuse auf Satz V schon nach der Hälfte der Kulturzeit in den negativen Bereich, während dies bei Satz I gar nicht geschieht. Die restlichen Salatsätze des Jahres 1993 liegen sinngemäß zwischen diesen beiden Extremen. 1994 können dieselben Tendenzen für die Sätze II und III festgestellt werden, während bei Satz I die anfängliche Anzahl an Blattläusen außergewöhnlich hoch ist. 1995 sind keine Unterschiede in der anfänglichen Zahl an Blattläusen zu erkennen, die Wachstumsrate von Satz III ist jedoch zur Mitte der Kulturzeit wiederum tendenziell geringer als die der beiden zuvor gepflanzten Sätze.

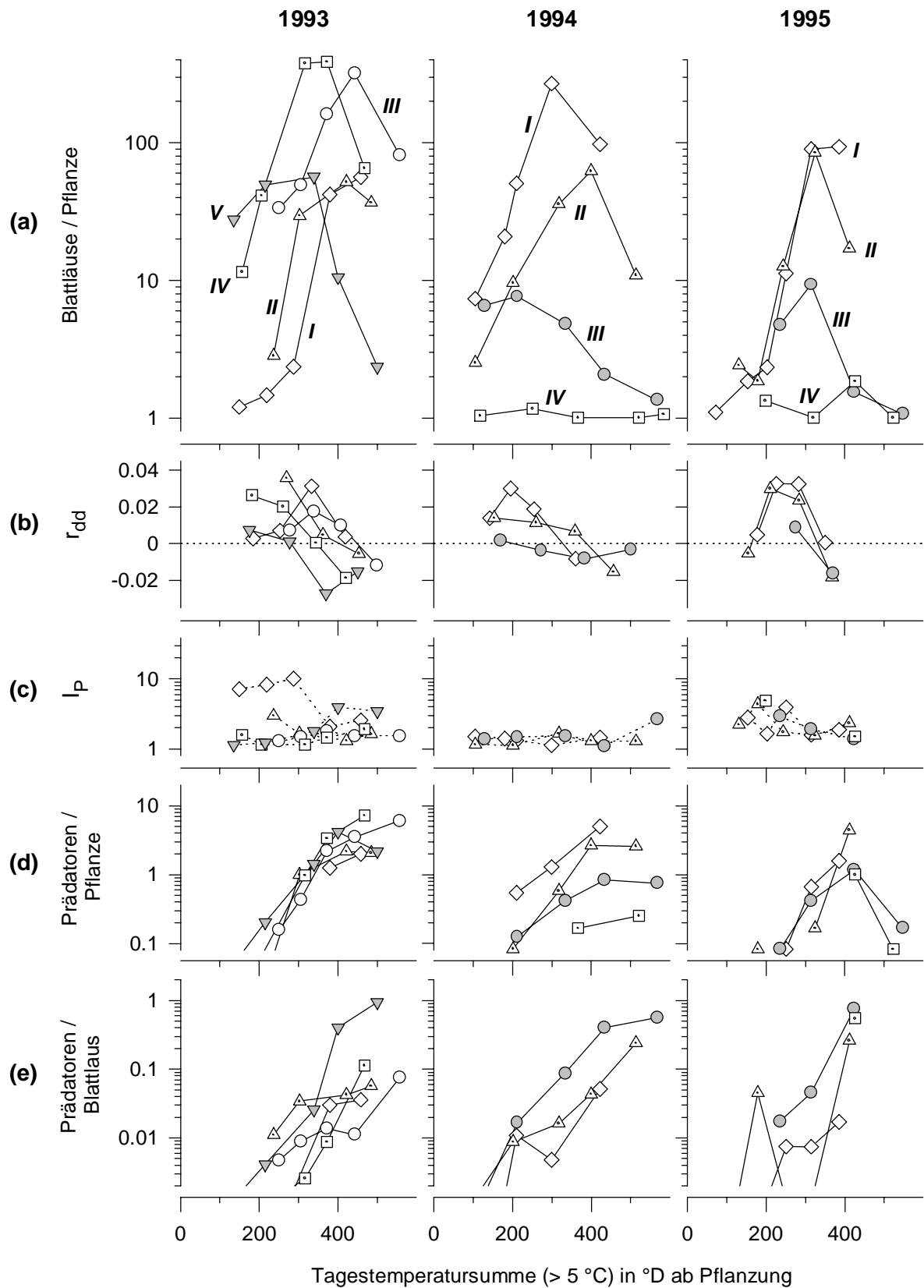


ABB. 17: Wie Abb. 13 - Abb. 15, hier jedoch als Vergleich über akkumulierten Tagesdurchschnittstemperaturen (> 5 °C) **ab Pflanzung**. Symbole wie in Abb. 13 - Abb. 15. Römische Ziffern in (a) kennzeichnen die Reihenfolge der Salatsätze. Zur besseren Lesbarkeit wurden nur Sätze bis zum Ende des Sommerpeaks berücksichtigt; graue Symbole s. Text.

5.3.2 Der saisonabhängige Immigrationsdruck der Blattläuse

Die zunehmende Populationsdichte der Blattläuse kurz nach Pflanzung der einzelnen Salatsätze (s. 5.3.1) deutet auf einen zunehmenden Immigrationsdruck im Laufe der ersten Jahreshälfte hin. Auch nach den Ergebnissen von **Gelbschalenfängen** erfolgt die Immigration der Blattläuse verstärkt zu bestimmten Zeiten im Jahr (Abb. 18). Die Gesamtzahl der in Gelbschalen gefangenen alaten Aphiden erreichte 1993 in Albertshofen mit 1380 Tieren / Woche einen ersten Höchstwert Mitte Juli (bei 1096 °D) und einen zweiten mit 993 Tieren / Woche Mitte August (bei 1454 °D). Im Jahr 1995, in Bayreuth, wurden deutlich weniger Blattläuse in Gelbschalen gefangen und das Maximum lag, wiederum Mitte Juli (aber bei nur 899 °D), bei lediglich 380 Tieren / Woche.

Die Mehrzahl der in Gelbschalen gefangenen Blattläuse gehörte allerdings zu Arten, die Salat nicht besiedeln. Individuen der für Kopfsalat wichtigen Blattlausarten *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* (vgl. 5.1) machten in ihrer Summe in beiden Jahren jeweils nur einen Anteil von 1,9 % der insgesamt gefangenen Blattläuse aus. *N. ribisnigri* erreichte 1993 in Albertshofen, nach einem stetigen Anstieg im Juli, ein Maximum von 28 Tieren / Woche am 21. 7. (bei 1187 °D, Abb. 18). Nach einer anfänglich ähnlichen Entwicklung fehlte dagegen 1995 in Bayreuth ein vergleichbarer Anstieg im Juli völlig und das Maximum von *N. ribisnigri* war 1995 bereits Ende Juni (bei 600 °D) mit nur 6 Tieren / Woche erreicht. Die in den Gelbschalenfängen zu beobachtende Phänologie von *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* (Abb. 18) spiegelte sich auch in der Anzahl der auf den Salaten in den ersten 25 Tagen nach der Pflanzung gefundenen geflügelten Blattläuse (Abb. 19) wider. Auch nach diesen Beobachtungen war in

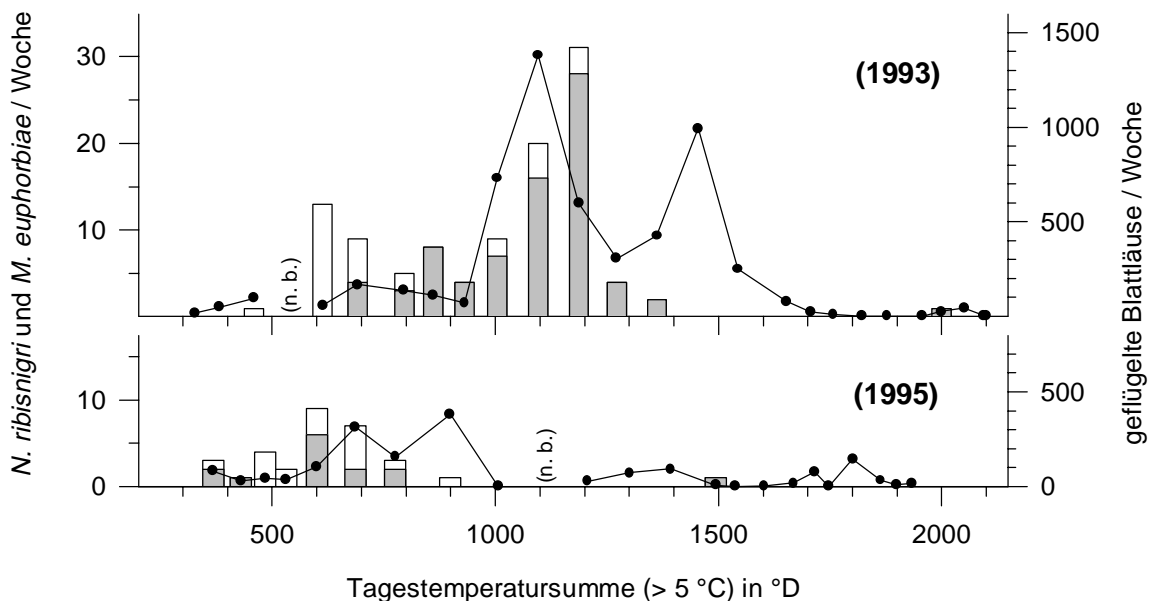


ABB. 18: Wöchentliche Summen geflügelter *Nasonovia ribisnigri* (dunkle Stapelbalken), geflügelter *Macrosiphum euphorbiae* (helle Stapelbalken) und die Summe der geflügelten Blattläuse aller Arten (Linien) in Gelbschalenfängen in den Jahren 1993 (Albertshofen) und 1995 (Bayreuth) über akkumulierten Tagesdurchschnittstemperaturen (> 5 °C ab 1. Jan.; n.b. = nicht bestimmt).

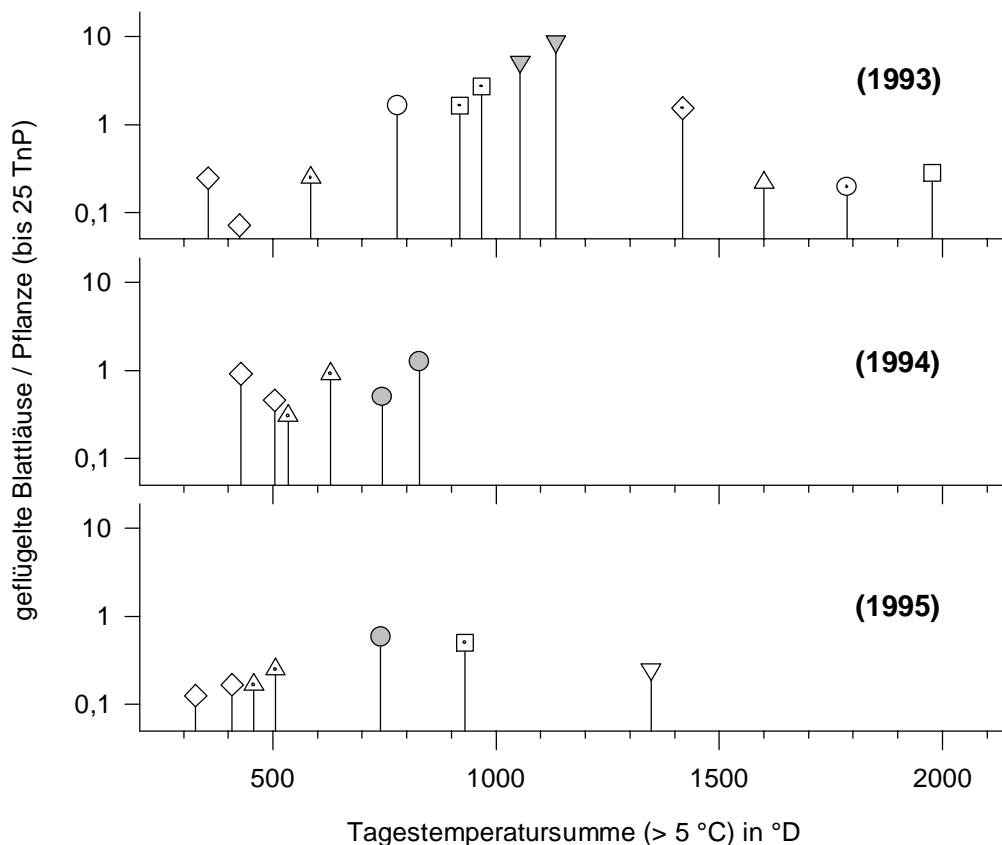


ABB. 19: Die Dichte geflügelter Blattläuse auf Salat in den ersten 25 Tagen nach Pflanzung (TnP), 1993 in Albertshofen sowie 1994 und 1995 in Bayreuth. (Symbole wie Abb. 13 - Abb. 15).

Bayreuth sowohl 1994 als auch 1995 nach etwa 900 °D kaum mehr eine Blattlausimmigration feststellbar, während der Blattlausdruck zum selben Zeitpunkt 1993 in Albertshofen noch einmal deutlich zunahm und erst bei etwa 1200 °D im Juli seinen Höhepunkt erreichte.

5.3.3 Einflußfaktoren auf die Wachstumsrate der Blattlauspopulationen

Setzt man die Zählungen von Blattläusen und Blattläusprädatoren in den sukzessive angebauten Salatsätzen über alle Daten hinweg miteinander in Beziehung, so ergeben sich Hinweise auf mögliche Faktoren der Blattlausregulation. Erschwert wird die Interpretation der Zusammenhänge allerdings dadurch, daß die Wachstumsraten der Blattläuse jeweils aus den Daten von zwei Zählterminen, t_1 und t_2 , berechnet werden.

Eine höhere Dichte von Blattläusen zu Termin t_1 führte zu verringerten Wachstumsraten bis zum folgenden Zähltermin, was als **intraspezifische Konkurrenz** interpretiert werden kann (Tab. 7 und Abb. 20a, oben). Umgekehrt müssen höhere Blattlausdichten zu Termin t_2 vermutlich als Ergebnis und nicht als Ursache von höheren Wachstumsraten betrachtet werden (Tab. 7 und Abb. 20a, unten). Beide Zusammenhänge sind aber mit Bestimmtheitsmaßen von jeweils etwa 9 % nur schwach ausgeprägt (Tab. 7 und Abb. 20a).

TAB. 7: Regressionsanalysen für die Wachstumsrate r_{dd} von Blattläusen auf Salat zwischen zwei Zählterminen (t_1 und t_2) in Abhängigkeit verschiedener Faktoren (vgl. Abb. 20, berechnet aus 87 Erhebungen in verschiedenen Salatsätzen über 3 Jahre^{*)}).

Faktor	FG	a ^{**)}	SE(a)	b ^{**)}	SE(b)	r ²	P
Blattläuse zu t_1	63	-0,0062	0,00245	0,0114	0,00290	0,092	0,014
Prädatoren zu t_1	46	-0,0121	0,00240	-0,0032	0,00208	0,354	< 0,001
Prädatoren / Blattlaus zu t_1	46	-0,0049	0,00274	-0,0048	0,00493	0,064	0,082
Blattläuse zu t_2	63	0,0060	0,00243	-0,0009	0,00316	0,089	0,016
Prädatoren zu t_2	56	-0,0087	0,00276	0,0032	0,00191	0,149	0,003
Prädatoren / Blattlaus zu t_2	56	-0,0138	0,00207	-0,0137	0,00320	0,441	< 0,001

^{*)} Um eine Berechnung von r_{dd} sowie das Logarithmieren zu ermöglichen, wurden jeweils nur Werte > 0 einbezogen. Daraus ergeben sich unterschiedliche FG.

^{**)} a und b in der linearen Regression $y = a x + b$. Dabei bezeichnet x jeweils den logarithmierten Wert des Faktors und y die Wachstumsrate r_{dd} . Die x-Achsen in Abb. 20 sind in zurücktransformierter Form dargestellt.

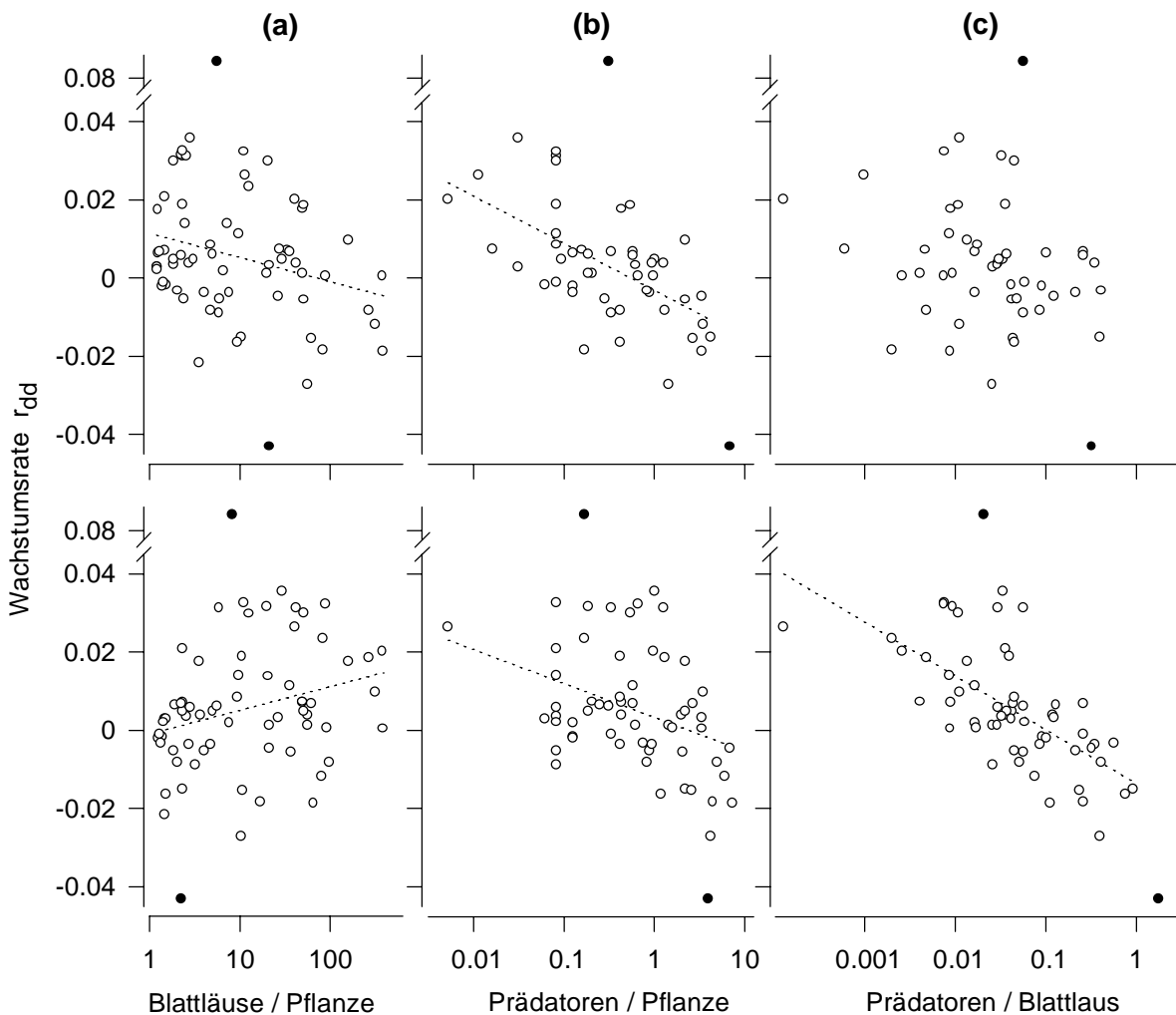


ABB. 20: Die Wachstumsrate r_{dd} von Blattläusen auf Salat zwischen zwei Zählterminen (t_1 und t_2) in Abhängigkeit (a) der Blattlausdichte (b) der Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und (c) des Prädationsdrucks, jeweils (oben) zu t_1 und (unten) zu t_2 . (Regressionsanalysen s. Tab. 7; die beiden schwarz gekennzeichneten Extremwerte sind nicht berücksichtigt.)

Einen deutlich stärkeren Einfluß auf die Wachstumsrate hatte dagegen die Dichte stenophager **Blattlausprädatoren** zu Termin t_1 mit einem Bestimmtheitsmaß von 35 % (Tab. 7 und Abb. 20b, oben). Hohe Dichten der Prädatoren führten also sehr deutlich zu verringerten Wachstumsraten der Blattläuse. Dieser Zusammenhang ist ebenfalls, wenn auch weniger deutlich, mit den Prädatorendichten am Termin t_2 vorhanden (Tab. 7 und Abb. 20b, unten).

Nach dieser Analyse über alle Daten hinweg hatte der **Prädationsdruck** zu Termin t_1 keinen Einfluß auf die Wachstumsrate der Blattläuse (Tab. 7 und Abb. 20c, oben). Andererseits ist der Zusammenhang mit dessen Höhe zu Termin t_2 mit einem Bestimmtheitsmaß von 44 % ganz besonders eng (Tab. 7 und Abb. 20c, unten). Letzteres kann sowohl als ein Ergebnis abnehmender Blattlausdichten bei verringerten Wachstumsraten (s. o.), aber auch als Einfluß von Blattlausprädatoren im Rahmen einer kurzfristigen numerischen Reaktion zwischen den beiden Zählterminen (vgl. Abb. 16) interpretiert werden.

5.4 Versuche mit Ackerbohnenstreifen im Salatfeld

5.4.1 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf den Ackerbohnenstreifen

Bis zur Pflanzung des Salates erreichten die Ackerbohnenstreifen in den Jahren 1992 und 1993 eine **Höhe** von 50 bis 70 cm (Abb. 21 - Abb. 23: a) mit dem geringeren Wert im Jahr 1994 nach einer etwa drei Wochen späteren Saat. Zum Zeitpunkt des Mähens waren die Streifen zwischen 90 und 100 cm hoch (Abb. 21 - Abb. 23: a). Die Bestandesdichte der Ackerbohnen ($\bar{x} \pm SD$, $n = 4$ Wdh.) lag 1992 bei 29,6 ($\pm 1,2$), 1993 bei 28,2 ($\pm 2,9$) und 1994 bei 28,3 ($\pm 0,7$) Pflanzen / m^2 . Die **Blüte** der Ackerbohnen begann zwischen Ende Mai und Mitte Juni und hielt dann über mehrere Wochen an (Abb. 21 - Abb. 23: a).

Die Dichte der **Blattläuse** erreichte in allen drei Versuchsjahren Werte von mehreren hundert Individuen / m^2 (Abb. 21 - Abb. 23: b). Die Entwicklung der Blattlausdichten wies in den verschiedenen Jahren allerdings Unterschiede auf. Der langsamere Anstieg der Dichten im Jahr 1992 im Vergleich zu den Jahren 1993 und 1994 kann auf die niedrigen Frühjahrstemperaturen in diesem Jahr zurückgeführt werden (vgl. 4.2). Der frühere Anstieg und der schneller einsetzende Rückgang der Blattlausdichten im Jahr 1994 im Vergleich zu 1993 steht jedoch im Gegensatz zum Verlauf der Temperaturen in den beiden Jahren. Die arithmetischen Mittelwerte, die sehr stark auf einzelne hohe Werte reagieren, unterschieden sich sowohl 1992 als auch 1993 zum Teil sehr deutlich von den geometrischen Mittelwerten, was auf eine stark geklumpfte Verteilung in den entsprechenden Zeiträumen schließen läßt. In allen drei Versuchsjahren war die Schwarze Bohnenlaus, *Aphis fabae* SCOP., die dominante Blattlausart auf den Ackerbohnen (Abb. 21 - Abb. 23: b). Im Laufe des Juni war zunehmend auch die Erbsenblattlaus, *Acyrtosiphon pisum* HARR., zu finden, wohingegen *Aphis craccivora* KOCH und *Megoura viciae* BUCK. nur selten auftraten.

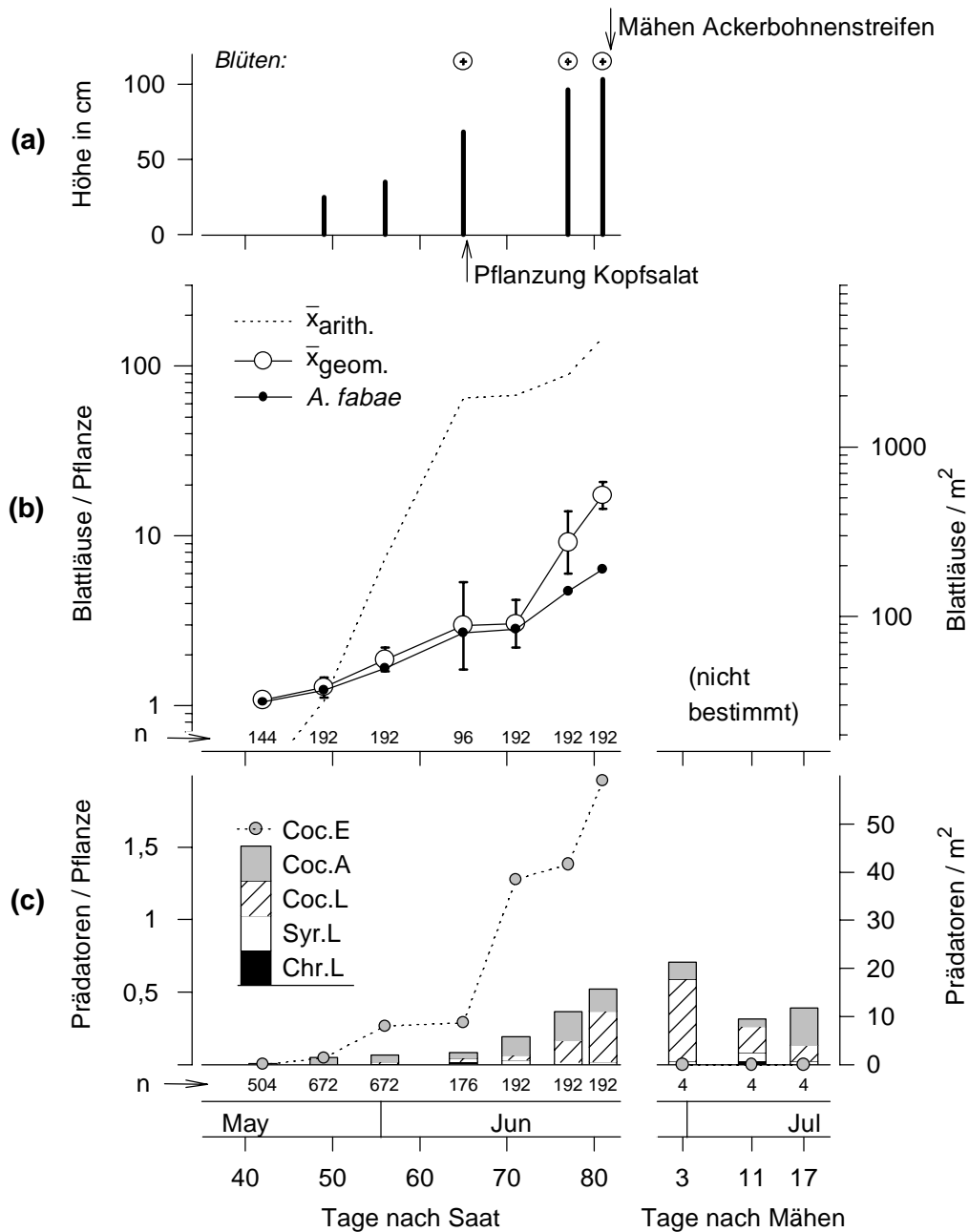


ABB. 21: 1992: (a) Die Pflanzenhöhe sowie die Dichte von (b) Blattläusen ($\bar{x} \pm SD$, $n = 4$ Wdh.) und (c) stenophagen Blattlausprädatoren, jeweils (links) auf den **Ackerbohnenstreifen** (Dichte / Pflanze) und (rechts) auf den **Pflanzenresten** nach dem Mähen der Streifen (Dichte / m^2). Die Achsen für die beiden unterschiedlichen Methoden der Dichtebestimmung wurden so gewählt, daß sie vergleichbar sind (n = Gesamtzahl der berücksichtigten Pflanzen bzw. Quadrate; Coc. = Coccinelliden, Syr. = Syrphiden, Chr. = Chrysopiden, E = Eier, L = Larven, A = Adulte).

Larven und Adulte der Coccinelliden waren in den drei Versuchsjahren jeweils die häufigsten **stenophagen Blattlausprädatoren** auf den Ackerbohnen (Abb. 21 - Abb. 23: c). Die wichtigsten Coccinellidenarten waren *A. bipunctata*, *C. septempunctata* und *P. quatuordecimpunctata* (Tab. 8). Larven der Chrysopiden und Syrphiden traten in deutlich geringeren Dichten auf (Abb. 21 - Abb. 23: c). Insgesamt lagen die Dichten der stenophagen Blattlausprädatoren jeweils während eines Zeitraumes von zwei bis vier Wochen über 10 Prädatoren / m^2 ,

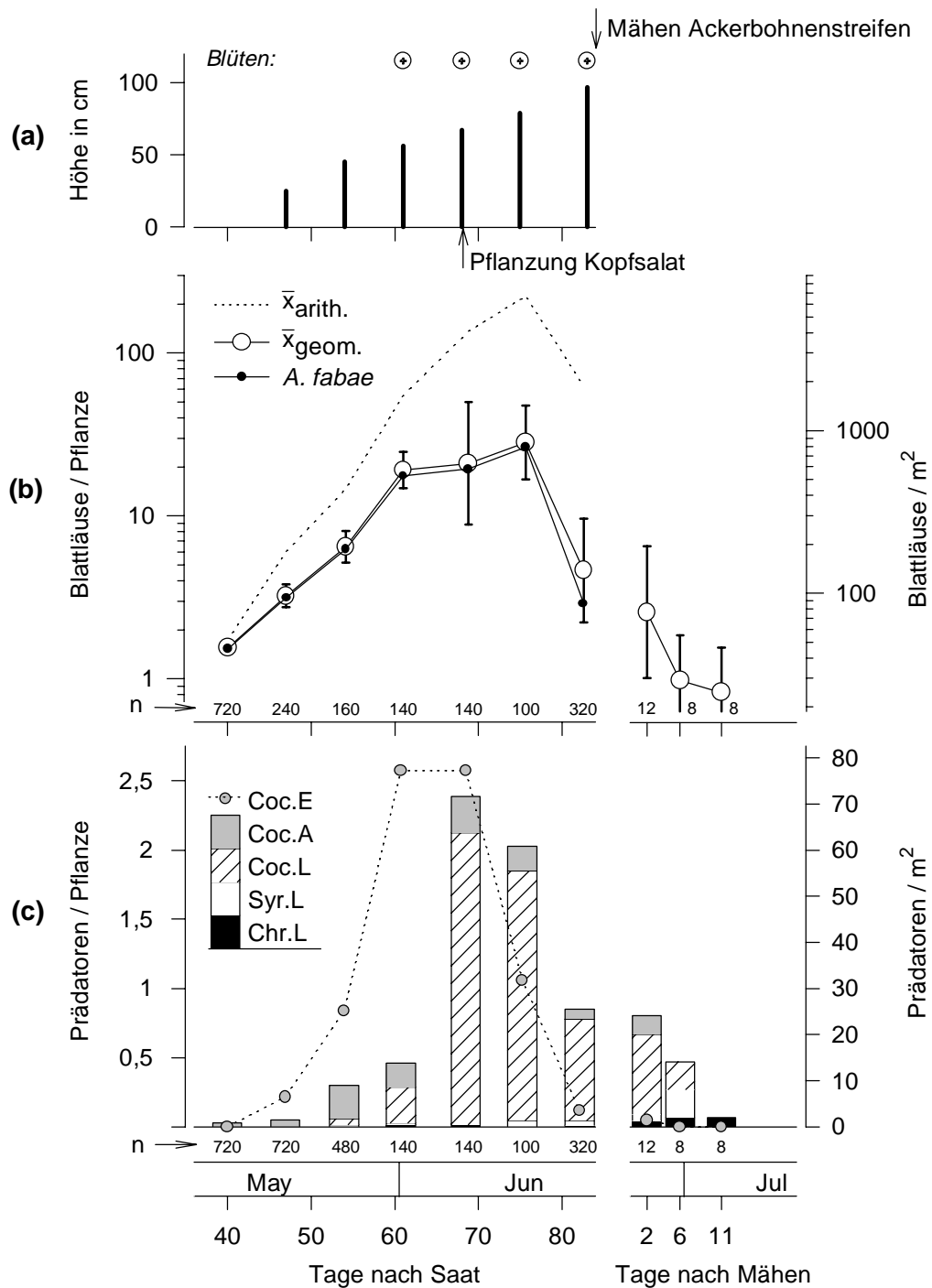


ABB. 22: wie Abb. 21 für die Daten von 1993.

und 1993 wurde sogar ein Maximalwert von 72 Prädatoren / m² erreicht. Der zeitliche Verlauf war jedoch in den einzelnen Jahren, entsprechend der Entwicklung der Blattlausdichten, unterschiedlich. Während 1992 in der Zeit zwischen der Pflanzung des Salates und dem Mähen der Ackerbohnenstreifen die Eiablage der Coccinelliden und dementsprechend die Dichte der Coccinellidenlarven noch stark zunahm, war zur entsprechenden Zeit in den beiden anderen Jahren genau das Gegenteil der Fall. Zum Zeitpunkt des Mähens der Streifen waren Coccinellidenlarven in Dichten von umgerechnet 11 (1992), 22 (1993) und 7 (1994) Larven / m²

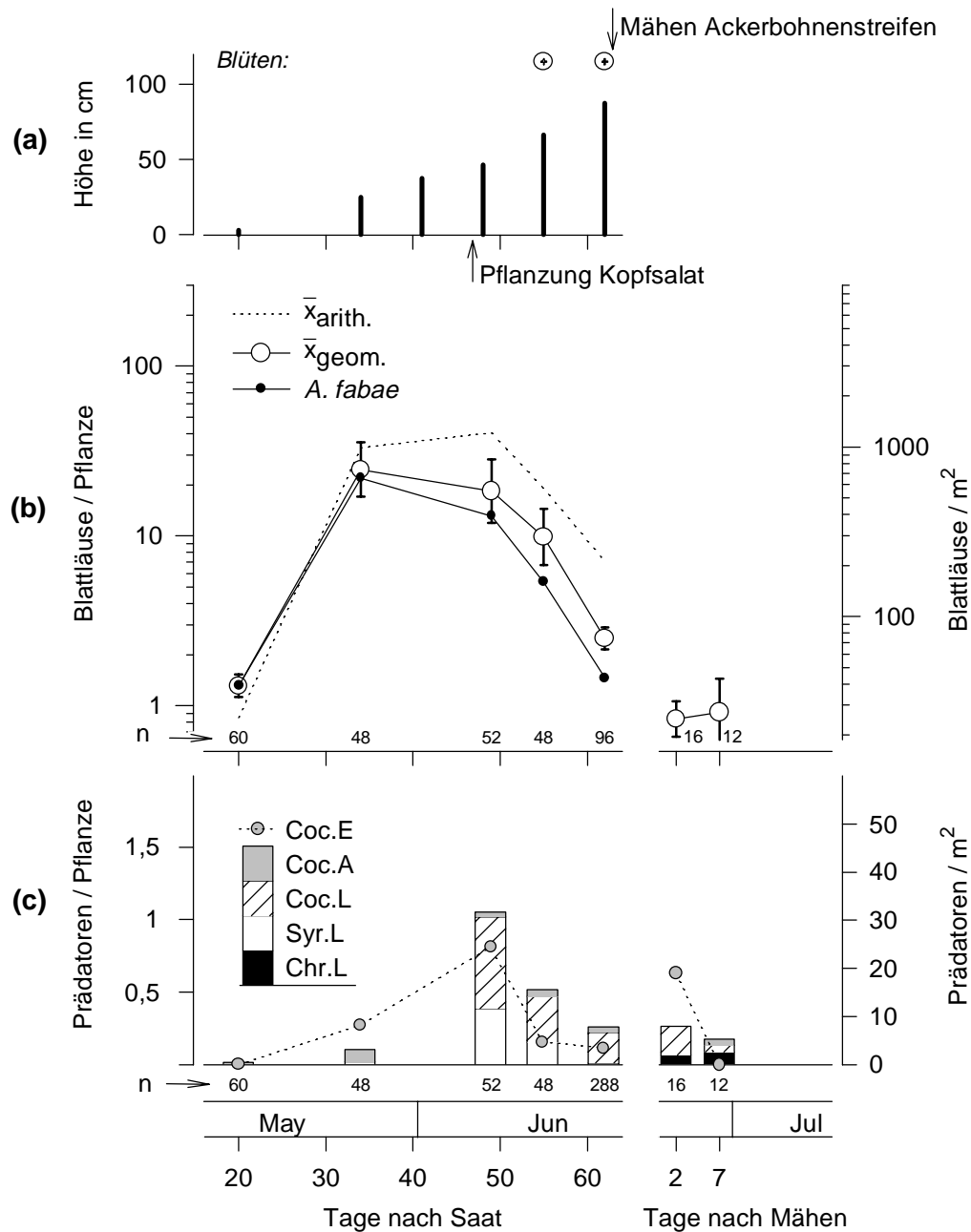


ABB. 23: wie Abb. 21 für die Daten von 1994.

beziehungsweise 16 (1992), 33 (1993) und 10 (1994) Larven / laufendem Meter Streifen vorhanden.

Nach dem Mähen vertrockneten zuerst die Blätter und später auch die Stengel der Ackerbohnen, die dadurch ihre Wirtseignung für Blattläuse innerhalb einer Woche völlig verloren. Auf den Pflanzenresten nahm die Dichte der Blattläuse (v. a. 1993) und die Dichte der Coccinellidenlarven innerhalb einer Woche stark ab (Abb. 21 - Abb. 23: b und c). Die Anzahl der Aufnahmequadrate nach dem Mähen war jedoch deutlich geringer als die Anzahl der berücksichtigten Pflanzen vor dem Mähen, so daß die Werte nach dem Mähen mit größeren Streuungen behaftet sind.

TAB. 8: Anzahl der Individuen einzelner Marienkäferarten (Coleoptera: Coccinellidae) auf Ackerbohnen.

Aufnahme Nr. ^{*)}	(1)	(2)	(3)	Σ	%
<i>Adalia bipunctata</i> L.	111	89	14	214	46
<i>Coccinella septempunctata</i> L.	20	92	5	117	25
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i> L.	28	84	0	112	24
<i>Coccinella quinquepunctata</i> L.	3	5	0	8	2
<i>Calvia quatuordecimguttata</i> L.	0	4	0	4	1
<i>Coccinella undecimpunctata</i> L.	1	2	0	3	1
<i>Adalia decimpunctata</i> L.	1	0	0	1	<1
<i>Coccinula quatuordecimpustulata</i> L.	1	0	0	1	<1
<i>Hippodamia variegata</i> GOEZE	0	1	0	1	<1
<i>Oenopia conclobata</i> L.	1	0	0	1	<1
Summe	166	277	19	462	

^{*)} (1) 18. 5. - 26. 6. 1992; (2) 11. 5. - 22. 6. 1993; (3) 11. 5. - 22. 6. 1994; alle Albertshofen.

5.4.2 Blattläuse und Blattlausprädatoren auf den Salatpflanzen

Der zeitliche Verlauf der Populationsdichten von Blattläusen, von wichtigen Blattlausprädatoren und von daraus abgeleiteten Größen im **Versuchsjahr 1992** ist in Abb. 24 dargestellt.^{*)} In Abb. 25 - Abb. 27 ist für einzelne Zähltermine jeweils links ein Vergleich der Populationsdichten zwischen den Versuchvarianten *M*, *N* und *P* (vgl. 4.3.2) und jeweils rechts, soweit bestimmt, die räumliche Verteilung innerhalb dieser Varianten dargestellt.

Sowohl im Feld mit Ackerbohnenstreifen (*M*) als auch in der nicht behandelten Hälfte des Feldes ohne Streifen (*N*) zeigt sich ein der Jahreszeit entsprechender Verlauf der **Blattlausdichten** (vgl. 5.3). Diese nahmen während der ersten vier Wochen zu, um dann, in den beiden Wochen vor der Ernte, wieder deutlich zu sinken (Abb. 24a, b). Über die gesamte Kulturdauer hinweg sind dabei auf den Salaten zwischen den Ackerbohnenstreifen (*M*) weniger Blattläuse als im Feld ohne Streifen (*N*) zu finden (RM-ANOVA, FG = 1, 6; F = 9,12; P = 0,023). Betrachtet man einzelne Zähltermine, so ergeben sich zum Zeitpunkt der maximalen Blattlausdichte, 28 Tage nach Pflanzung, und am Erntetermin, 41 Tage nach Pflanzung, jeweils signifikante Unterschiede zwischen den beiden Varianten (Abb. 25 links). Ab 28 Tage nach Pflanzung deutet sich zwischen den Ackerbohnenstreifen zudem ein Gradient mit verringerten Blattlausdichten in Streifennähe an (Abb. 25 rechts). Die beiden Insektizidbehandlungen in der Variante *P* bewirkten, erwartungsgemäß, einen qualitativ anderen Verlauf der Populationsdynamik (Abb. 24a, b). Die erste Spritzung reduzierte die Blattlausdichte sehr effektiv,

^{*)} Da einerseits ein Vergleich zwischen den Varianten, andererseits aber auch die räumliche Verteilung innerhalb des Feldes mit Ackerbohnenstreifen untersucht werden sollte, war der Stichprobenumfang in den einzelnen Salatbeeten derselbe. Dieser war dadurch aber im Feld ohne Ackerbohnenstreifen (*N*, *P*) kleiner als im Feld mit Ackerbohnenstreifen (*M*) (vgl. Versuchsanlage, Abb. 2). Insbesondere für die in Gelegen geklumpte Coccinellideneier war daher der Stichprobenumfang 1992 in den Varianten *N* und *P* vermutlich zu gering (vgl. Abb. 24e).

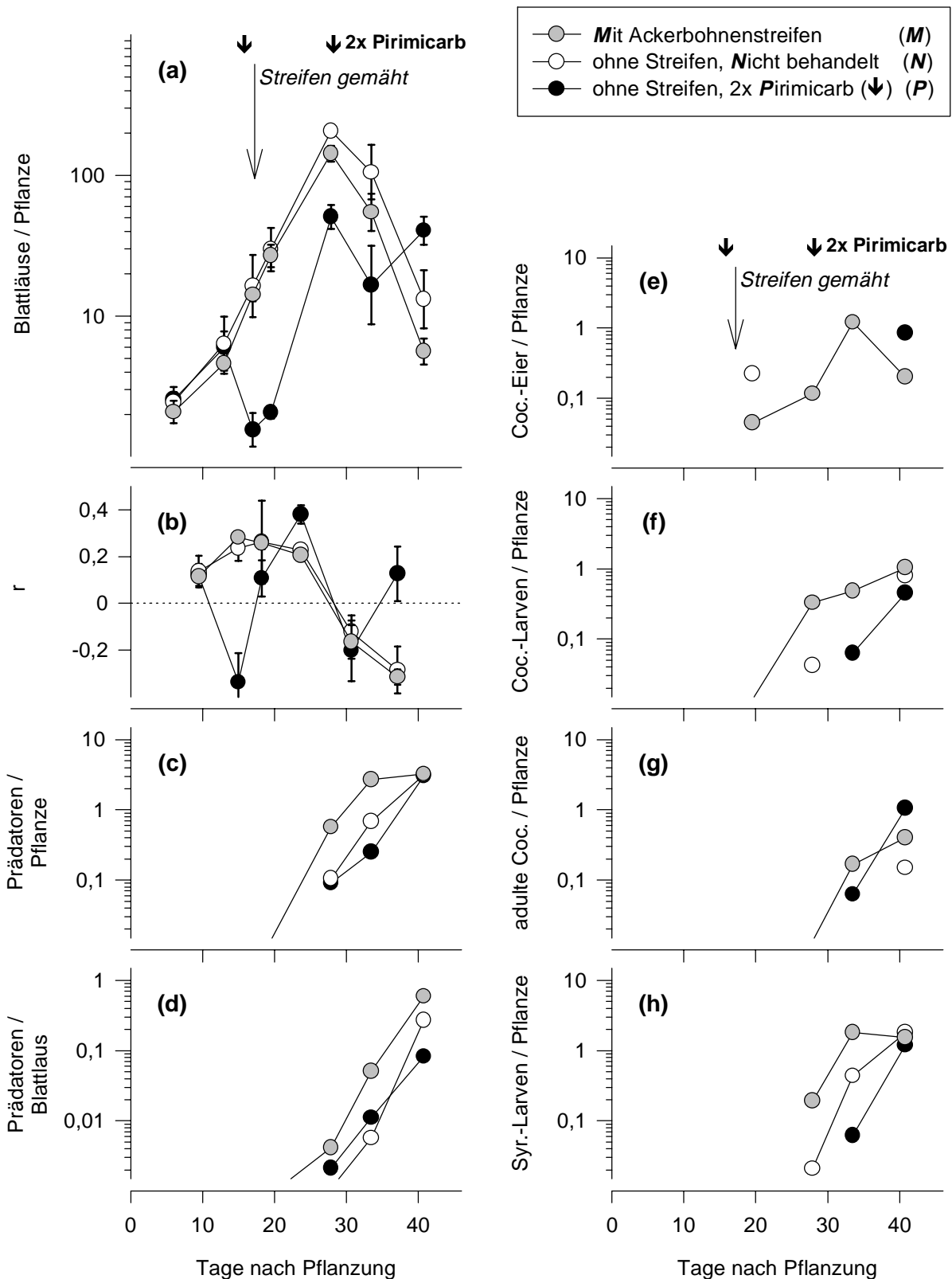


ABB. 24: Zeitlicher Verlauf 1992: (a) Die Dichte von Blattläusen und (b) deren Wachstumsrate r , (c) die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und (d) deren Prädationsdruck sowie die Dichte von (e) Coccinellideneiern, (f) Coccinellidenlarven, (g) adulten Coccinelliden und (h) Syrphidenlarven auf Kopfsalat in Varianten mit oder ohne Ackerbohnenstreifen und in einer insektizidbehandelten Variante (s. Legende; jeweils \bar{x} von 4 Wiederholungen, in (a) und (b) \pm SD).

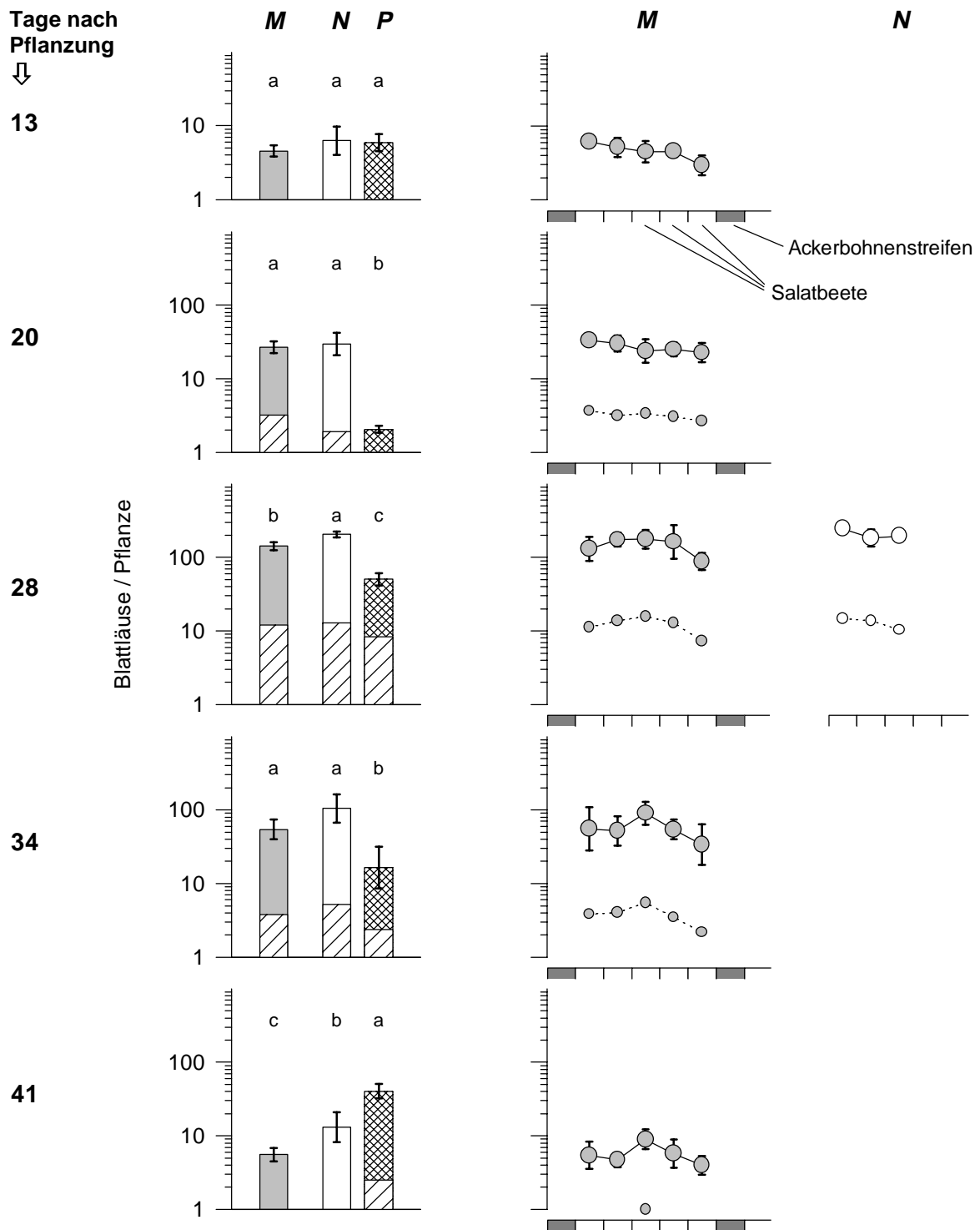


ABB. 25: 1992: Links: Vergleich der Dichte von **Blattläusen** auf Salat in den Versuchsvarianten *M*, *N* und *P*, vgl. Abb. 24; schraffierter Teil des Balkens: **geflügelte Blattläuse**). Blattlausdichten mit denselben Buchstaben innerhalb eines Zähltermins unterscheiden sich nicht voneinander (BONFERRONI-modifizierte GD-Tests, $P < 0,05$).

Rechts: Die räumliche Verteilung von Blattläusen (große Symbole, Summe alat + apter) und geflügelten Blattläusen (kleine Symbole) in der Variante mit Ackerbohnenstreifen (*M*) und (nur 28 Tage nach Pflanzung) im Randbereich der Variante ohne Streifen (*N*). Symbole wie in Abb. 24.

Jeweils $\bar{x} \pm SD$ von 4 Wiederholungen; Mähen der Streifen: 17 Tage nach Pflanzung, Pirimicarb-Behandlungen: 16 und 28 Tage nach Pflanzung.

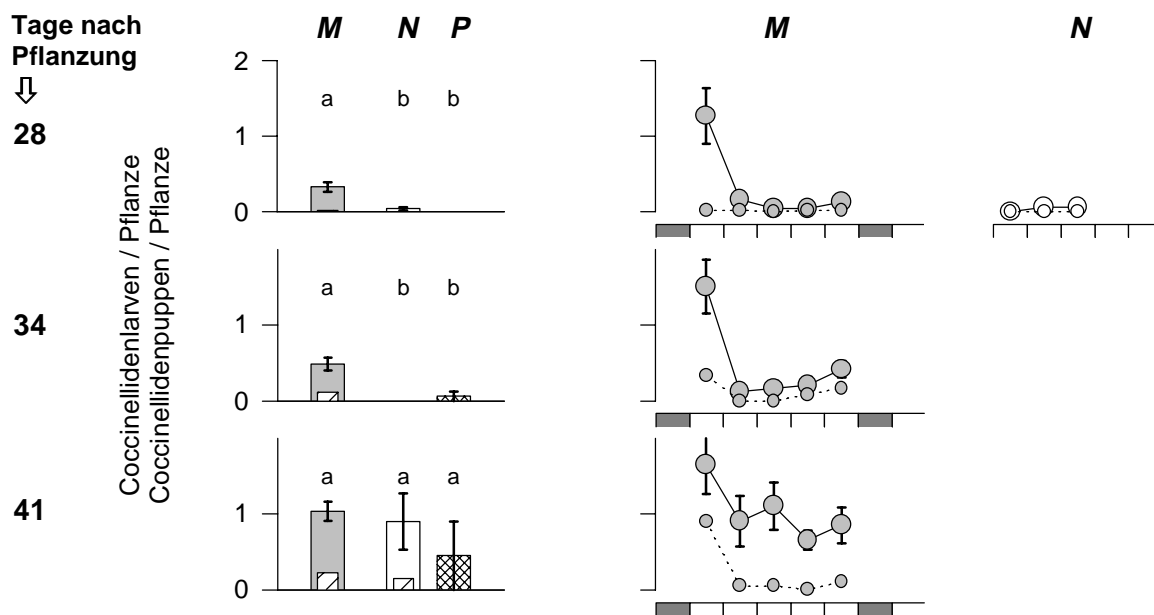


ABB. 26: 1992: wie Abb. 25, hier jedoch **Coccinellidenlarven** (breite Balken, große Symbole und GD-Tests) und **Coccinellidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, $n = 4$ Wdh.). Die beiden ersten Termine sind wegen geringen Dichten (s. Abb. 24f) nicht dargestellt.

hatte aber eine schnelle Wiederbesiedlung und ein erneutes, starkes Anwachsen der Populationsdichte zur Folge. Auch eine Woche nach der zweiten Behandlung war die Blattlausdichte bereits wieder auf über 15 Blattläuse / Pflanze gestiegen, und eine weitere Woche später, am Erntetermin, war sie in der Insektizidvariante mit etwa 40 Blattläusen / Pflanze signifikant höher als in den beiden anderen Varianten (Abb. 25 links).

Bei einer zusätzlichen Bonitur, einen Tag vor dem Mähen der Ackerbohnenstreifen, wurden in einem Salatbeet in direkter Nachbarschaft zu einem Streifen auf 640 Salatpflanzen keine stenophagen **Blattlausprädatoren** gefunden. Auch bei der Zählung drei Tage nach dem Mähen der Streifen waren die Prädatordichten in allen Versuchsvarianten noch äußerst gering beziehungsweise nicht nachzuweisen (Abb. 24c). Ab 28 Tage nach Pflanzung stiegen sie dann sowohl absolut (Abb. 24c) als auch relativ (Abb. 24d) an, und ab diesem Zeitpunkt traten auch Unterschiede zwischen den Varianten auf. So waren 28 und 34 Tage nach Pflanzung die Dichten von Coccinelliden- und Syrphidenlarven in der Variante mit Ackerbohnenstreifen (*M*) jeweils höher als in derjenigen ohne Streifen (*N*) (Abb. 26, Abb. 27: links). Innerhalb des Feldes mit Ackerbohnenstreifen (*M*) wurden, bei einer allerdings sehr asymmetrischen Verteilung, in der Nähe der Streifen mehr Coccinellidenlarven gefunden als in den weiter entfernten Beeten (Abb. 26 rechts). Die Verteilung der Coccinellidenlarven im Feld mit den Streifen ist somit in etwa derjenigen der Blattlausdichten entgegengesetzt (Abb. 25, Abb. 26: rechts). Die Ergebnisse für Coccinelliden- und Syrphidenpuppen bestätigen mit einer Woche Zeitverzögerung jeweils die für die Larven festgestellten Ergebnisse (Abb. 26, Abb. 27). So waren 34 Tage nach Pflanzung die Puppen beider Familien ausschließlich in der Variante mit Ackerbohnenstreifen (*M*) zu finden und die Verteilung der Coccinellidenpuppen innerhalb dieser Variante

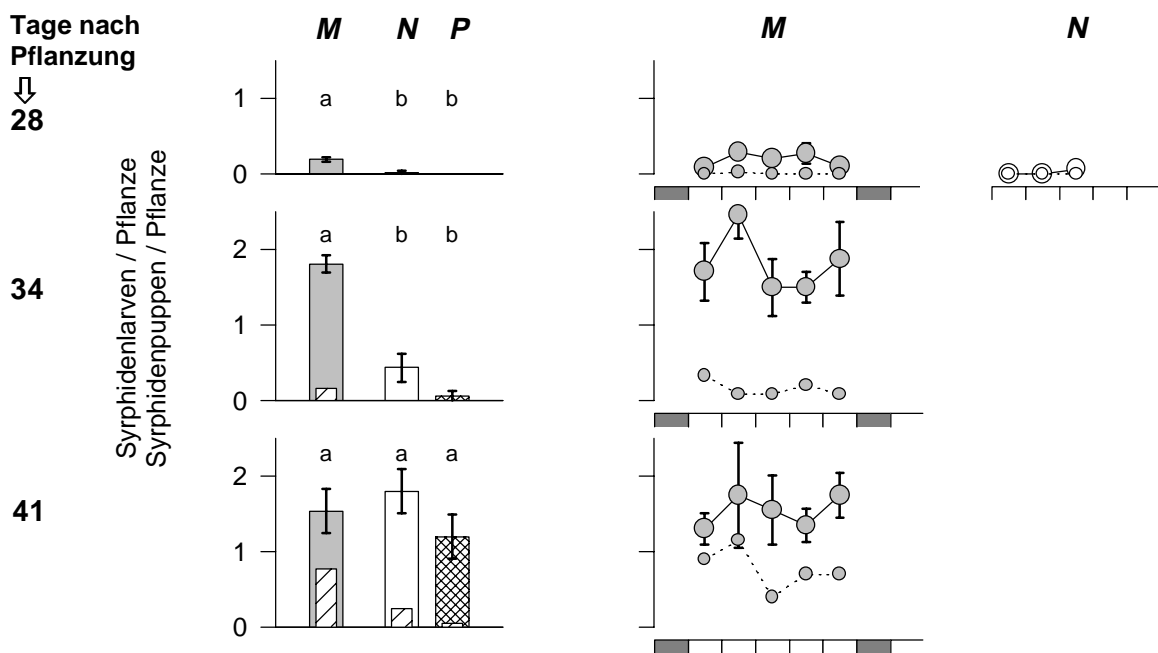


ABB. 27: 1992: wie Abb. 25, hier jedoch **Syrphidenlarven** (breite Balken, große Symbole und GD-Tests) und **Syrphidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, $n = 4$ Wdh.). An den beiden ersten Zählterminen wurden keine Syrphidenlarven gefunden (vgl. Abb. 24h).

zeigt eine vergleichbare Tendenz wie die der Coccinellidenlarven. In der mit Pirimicarb behandelten Variante *P* waren 28 und 34 Tage nach Pflanzung, entsprechend den geringeren Blattlausdichten, weniger Prädatoren als in in der Variante *M* zu finden, während die geringeren Unterschiede zur Variante *N* im Jahr 1992 nicht gesichert waren (Abb. 26, Abb. 27: links).

Da sich 1992 sehr kleinräumige Effekte abzeichneten, wurden im **Versuchsjahr 1993** zusätzlich zu den 1992 untersuchten Varianten ($M = M_5$, *N*, *P*) weitere, verringerte Abstände zwischen den Streifen (M_3 , M_7) berücksichtigt (vgl. 4.3.2). Die 1993 erzielten Ergebnisse können in zwei zeitlich aufeinanderfolgende Phasen eingeteilt werden.

In den **ersten vier Wochen** nach der Pflanzung waren die höchsten **Blattlausdichten** im Kontrollfeld ohne Ackerbohnenstreifen (*N*) und, ab der ersten Insektizidbehandlung, die geringsten Dichten in der mit Pirimicarb behandelten Variante (*P*) zu finden (Abb. 28a). Im Feld mit Ackerbohnenstreifen lag die Blattlausdichte in der Variante mit fünf Beeten Abstand zwischen den Streifen (M_5), wie im Vorjahr, tendenziell unter derjenigen der Variante ohne Streifen (*N*) (über alle Termine jedoch nicht signifikant: RM-ANOVA, FG = 1, 4; $F = 3,86$; $P = 0,121$). Je enger jedoch der Abstand zwischen den Streifen war, desto geringer war in den ersten vier Wochen die Blattlausdichte auf den dazwischengepflanzten Salaten (Abb. 28a). Eine derartige Tendenz zeichnete sich bereits 15 Tage nach Pflanzung und damit vor dem Mähen der Streifen ab, und ab 20 Tage nach Pflanzung waren wiederholt signifikante Unterschiede zwischen dem engeren (M_7) und dem weiteren (M_5) Abstand zu beobachten (Abb. 29 links). Je nach Abstand zwischen den Ackerbohnenstreifen lagen die Blattlausdichten auf den dazwischen gepflanzten Salaten in den ersten vier Wochen also näher an der Kontrolle ohne

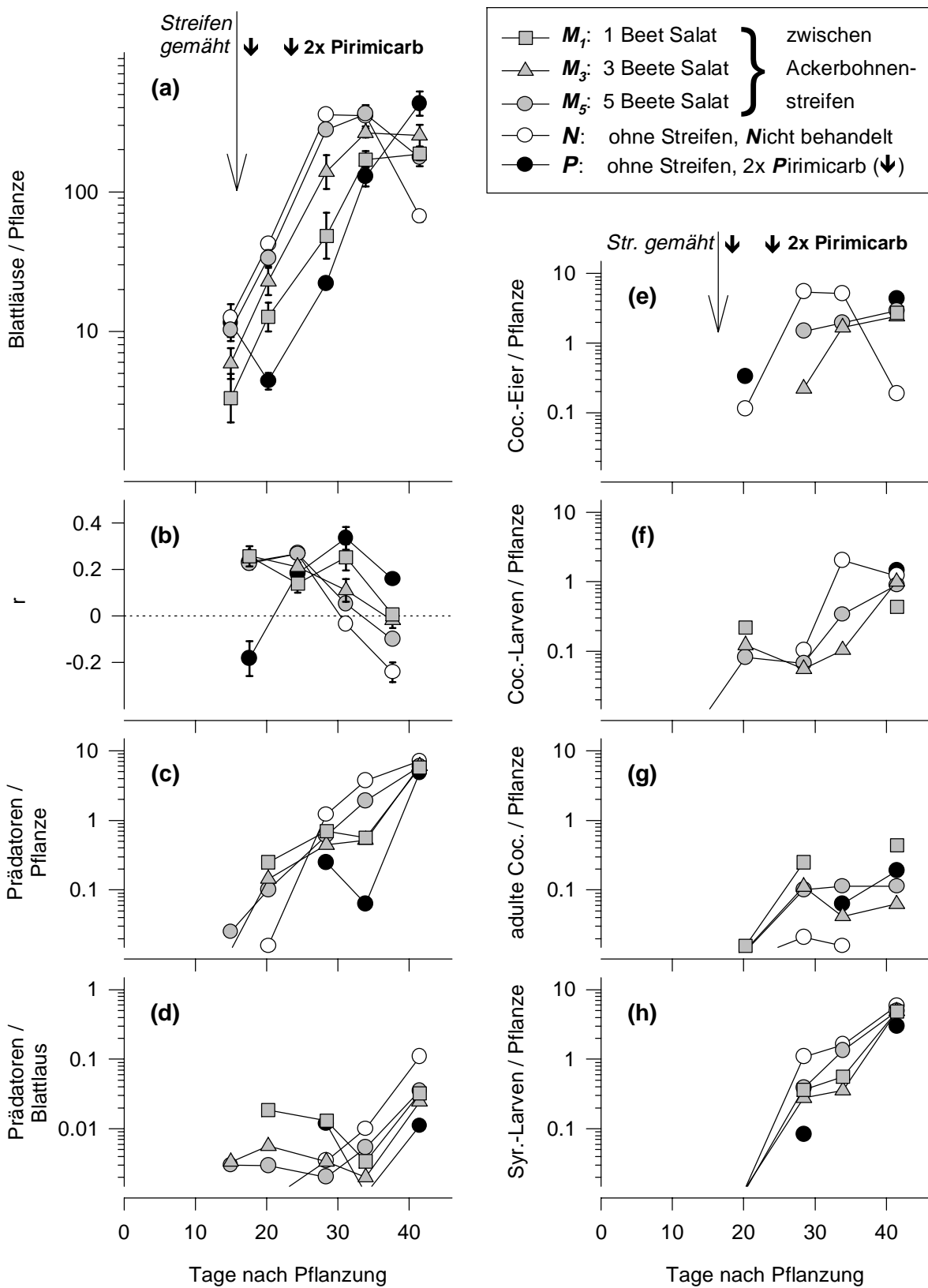


ABB. 28: Zeitlicher Verlauf 1993: (a) Die Dichte von Blattläusen und (b) deren Wachstumsrate r , (c) die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und (d) deren Prädationsdruck sowie die Dichte von (e) Coccinellideneiern, (f) Coccinellidenlarven, (g) adulten Coccinelliden und (h) Syrphidenlarven (vgl. Fußnote S. 70) auf Kopfsalat in Varianten ohne oder mit Ackerbohnenstreifen in unterschiedlichen Abständen und in einer insektizidbehandelten Variante (s. Legende; jeweils \bar{x} von 4 Wiederholungen, außer 28 Tage nach Pflanzung: nur 3 Wdh., in (a) und (b) $\pm \frac{1}{2}$ SD).

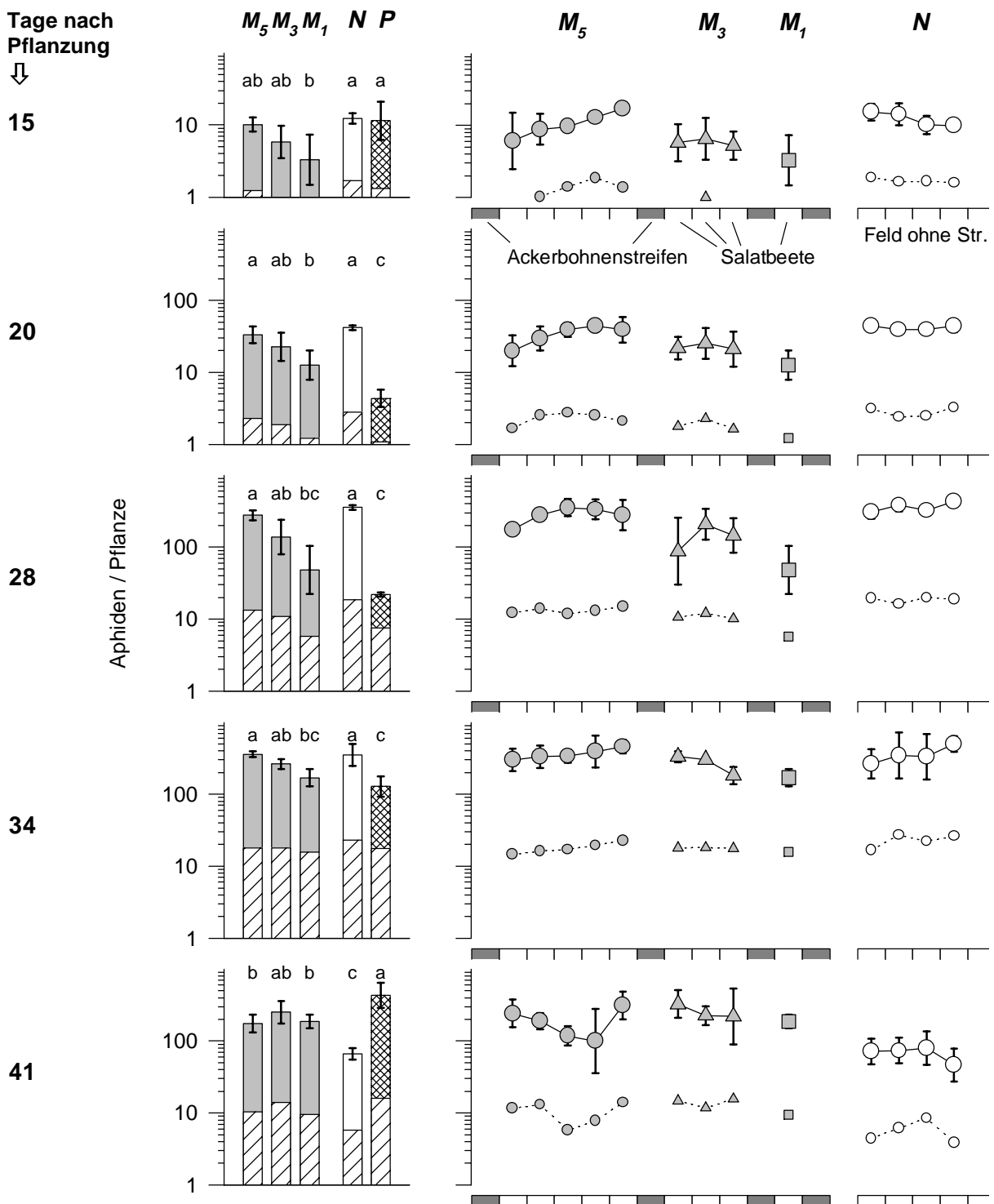


ABB. 29: 1993: Links: Vergleich der Dichte von **Blattläusen** auf Salat in den Versuchsvarianten M_1 , M_3 , M_5 , N und P , vgl. Abb. 28; schraffierter Teil des Balken: **geflügelte Blattläuse**). Blattlausdichten mit denselben Buchstaben innerhalb eines Zähltermins unterscheiden sich nicht voneinander (BONFERRONI-modifizierte GD-Tests, $P < 0,05$).

Rechts: Die räumliche Verteilung von Blattläusen (große Symbole, Summe alata + apter) und geflügelten Blattläusen (kleine Symbole) in der Variante mit Ackerbohnenstreifen (M) und im Randbereich der Variante ohne Streifen (N). Symbole wie in Abb. 28.

Jeweils $\bar{x} \pm SD$ von 4 Wiederholungen, außer 28 Tage nach Pflanzung: nur 3 Wdh.; Mähen der Streifen: 15 Tage nach Pflanzung, Pirimicarb-Behandlungen: 17 und 22 Tage nach Pflanzung.

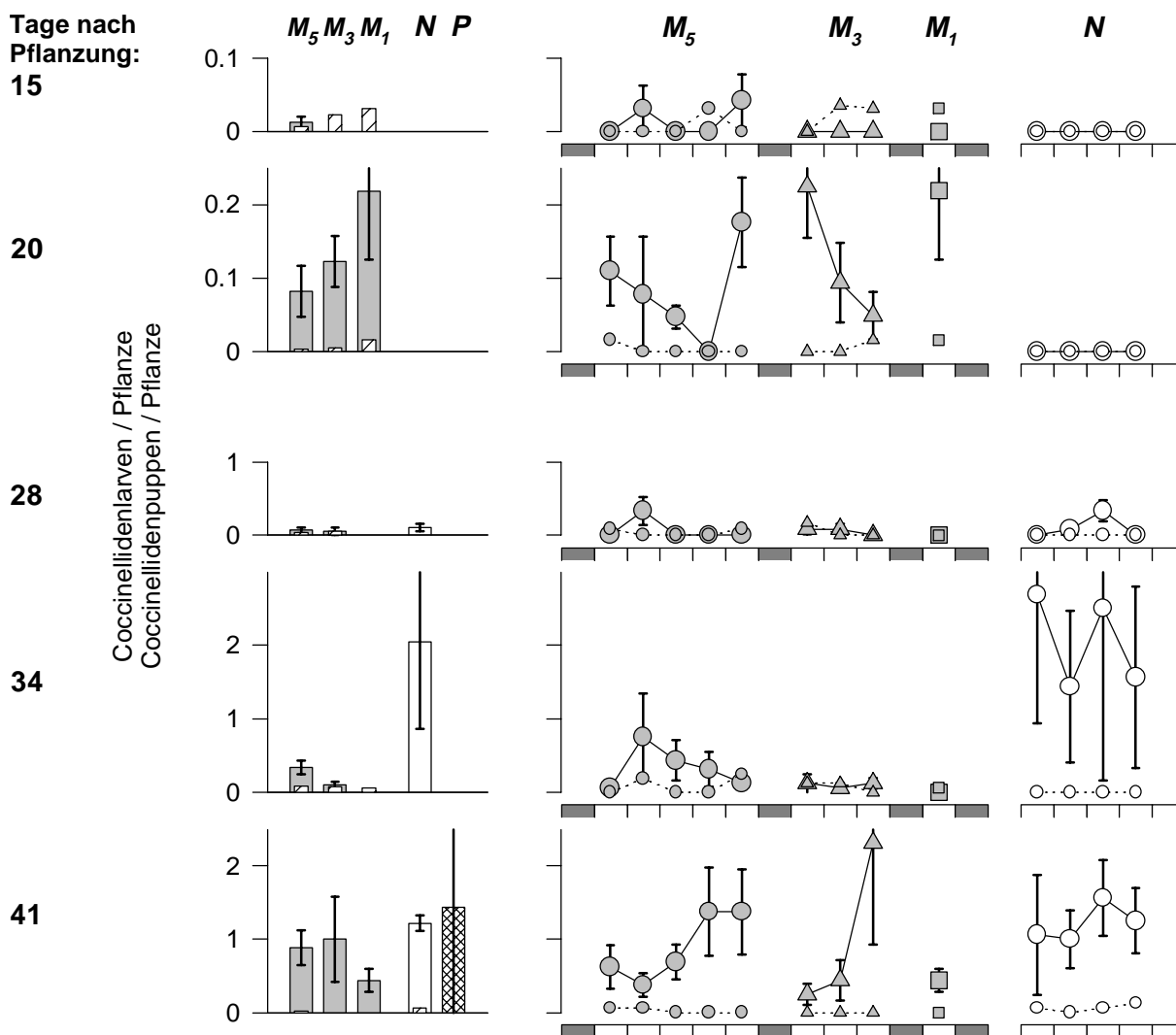


ABB. 30: 1993: wie Abb. 29, hier jedoch **Coccinellidenlarven** (breite Balken und große Symbole) und **Coccinellidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, $n = 4$ Wdh.). Die y-Achse der beiden ersten Zähltermine ist zehnfach vergrößert. Wegen Inhomogenität der Varianzen wurden für diesen Datensatz keine Varianzanalysen berechnet. Parameterfreie KRUSKAL-WALLIS-Tests zeigen Unterschiede in der Dichte der Coccinellidenlarven zwischen den fünf Varianten für die Zähltermine 20 und 34 Tage nach Pflanzung an (jeweils $FG = 4$; $P < 0,01$).

Streifen (N) oder näher an den stark reduzierten Blattlausdichten in der Insektizidkontrolle (P) (vgl. Abb. 28a: $N > M_5 > M_3 > M_1 > P$). Ähnlich wie im Vorjahr deutet sich auch 1993, insbesondere 20 und 28 Tage nach Pflanzung, ein Gradient mit geringeren Blattlausdichten in Streifennähe an (Abb. 29 rechts). Anders als 1992 waren aber 1993 geflügelte Blattläuse bereits zwei Wochen nach der Pflanzung in Dichten von über 1 Blattlaus / Pflanze vorhanden, und deren Verteilung sowohl zwischen als auch innerhalb der Varianten entspricht in etwa den in den darauffolgenden Wochen festgestellten Unterschieden in der Summe der Blattläuse (Abb. 29).

Bis einschließlich 20 Tage nach Pflanzung wurden überwiegend Coccinellidenlarven als aktive Stadien stenophager **Blattlausprädatoren** gefunden (Abb. 28c, f). Diese kamen 15 und 20 Tage nach Pflanzung ausschließlich im Feld mit Streifen (M_5 , M_3 , M_1) vor und deren

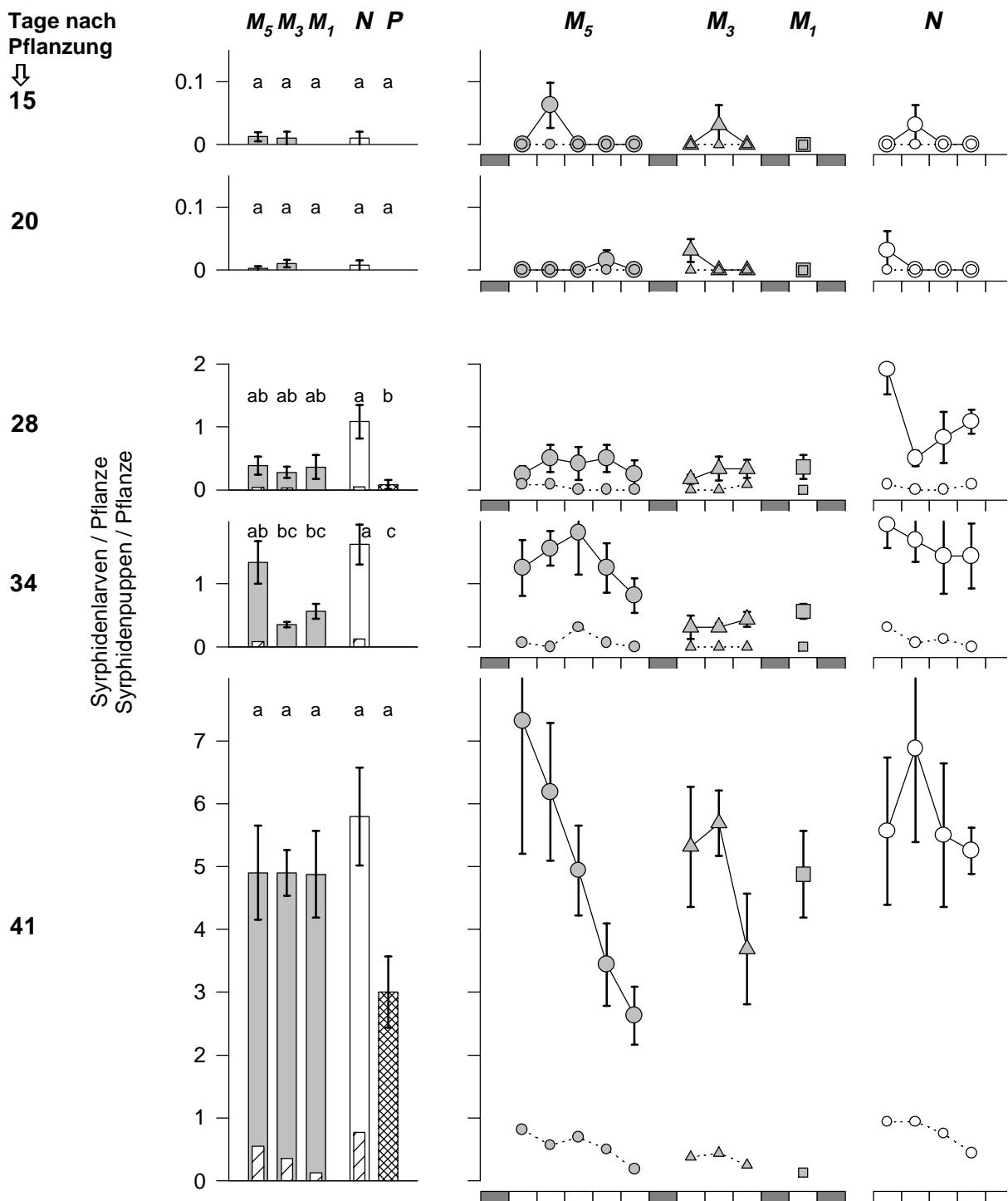


ABB. 31: 1993: wie Abb. 29, hier jedoch **Syrphidenlarven^{*)}** (breite Balken, große Symbole und GD-Tests) und **Syrphidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, n = 4 Wdh.). Die y-Achse der beiden ersten Termine ist zehnfach vergrößert.

^{*)} 34 und 41 TnP ist die Anzahl der Syrphidenlarven vermutlich noch höher, da an diesen Zählterminen viele kleine Dipterenlarven auf dem Salat vorhanden waren, die im Feld keiner Familie zugeordnet werden konnten, und daher hier nicht dargestellt sind.

Verteilung war derjenigen der Blattläuse in etwa entgegengesetzt (vgl. Abb. 29 rechts und Abb. 30 rechts, jeweils 20 Tage nach Pflanzung). Darüberhinaus wurden bereits bei denselben Zählungen die ersten Coccinellidenpuppen gefunden - ebenfalls ausschließlich im Feld mit Streifen (Abb. 30). Die Streifen verursachten somit sehr früh in der Entwicklung der Salatpflanzen einen erhöhten Prädationsdruck, der sich von dem späteren Prädationsdruck, der auf dem Zuflug von Prädatoren aus der Umgebung beruht, deutlich abgrenzen läßt (Abb. 28d).

Nach dem stetigen Anstieg der **Blattlausdichten** in den ersten vier bis fünf Wochen setzte auch 1993 etwa **ein bis zwei Wochen vor der Ernte** ein gegenläufiger Trend ein. In vergleichbaren Varianten war der Rückgang der Blattlausdichten im Jahr 1993 jedoch schwächer als 1992 (vgl. Abb. 28b und Abb. 24b) und darüberhinaus von der vorherigen Dichte der Blattläuse abhängig (vgl. Abb. 28a, b). Innerhalb von zwei Wochen kehrten sich so 1993 die Verhältnisse völlig in ihr Gegenteil um. Am Erntetermin waren die höchsten Blattlausdichten in der Insektizidvariante (**P**) und die geringsten im Kontrollfeld ohne Streifen und ohne Insektizidbehandlung (**N**) zu verzeichnen. Die Blattlausdichten im Feld mit Ackerbohnenstreifen (M_5 , M_3 , M_7) lagen dazwischen und die drei Varianten waren voneinander nicht zu unterscheiden (Abb. 29 links). Auch die räumliche Verteilung der Blattläuse im Feld mit Streifen kehrte sich innerhalb der zwei Wochen um, und am Erntetermin waren die Blattlausdichten in Streifennähe nicht mehr verringert sondern erhöht (Abb. 29 rechts).

Coccinellideneier wurden in teilweise hohen Dichten 28 und 34 Tage nach Pflanzung gefunden (Abb. 28e). An beiden Zählterminen war die Dichte der Eier im Feld ohne Ackerbohnenstreifen (**N**) am höchsten, was unter Berücksichtigung der Dichten in den anderen Varianten auf eine Dichteabhängigkeit der Eiablage schließen läßt (Abb. 28, vgl. e und a). Auch die Dichten von Coccinelliden- und Syrphidenlarven waren an diesen beiden Zählterminen im Feld ohne Streifen (**N**) tendenziell höher als in den anderen Varianten (Abb. 28f, h). Ferner ähnelte die räumliche Verteilung der **Prädatoren** innerhalb der Variante M_5 an diesen Terminen jeweils der eine Woche zuvor beobachteten Verteilung der Blattläuse (Abb. 30, Abb. 31, vgl. Abb. 29, jeweils rechts). Am Erntetermin waren die Larven beider Familien in sehr hohen Dichten in allen fünf Varianten zu finden - allerdings mit großen Standardabweichungen und einer gegenläufigen Tendenz der beiden Familien innerhalb des Feldes mit Ackerbohnenstreifen (Abb. 30, Abb. 31).

Die 1992 und 1993 beobachteten kleinräumigen Effekte sollten **1994** mit Hilfe eines größeren Abstandes zwischen den Streifen und mit einem zusätzlichen Freilassungsversuch (5.5.1) hinsichtlich ihrer räumlichen Wirkung genauer quantifiziert werden. Außerdem wurde 1994 versucht, den durch die Streifen erhöhten Prädationsdruck über getopfte Salate gesondert zu erfassen und damit experimentell vom gleichsinnig wirkenden Effekt eines zwischen den Streifen verringerten Zufluges von Blattläusen zu trennen.

Über die ganze Kulturzeit hinweg war 1994 die **Blattlausdichte** auf den Salaten zwischen den nur ein Beet voneinander entfernten Ackerbohnenstreifen (M_7) geringer als in der Variante mit acht Beeten Abstand (M_8) zwischen den Streifen (Abb. 32a; RM-ANOVA, FG = 1,6; F = 14,7; P = 0,009). Bei einer Betrachtung einzelner Termine ergeben sich signifikante

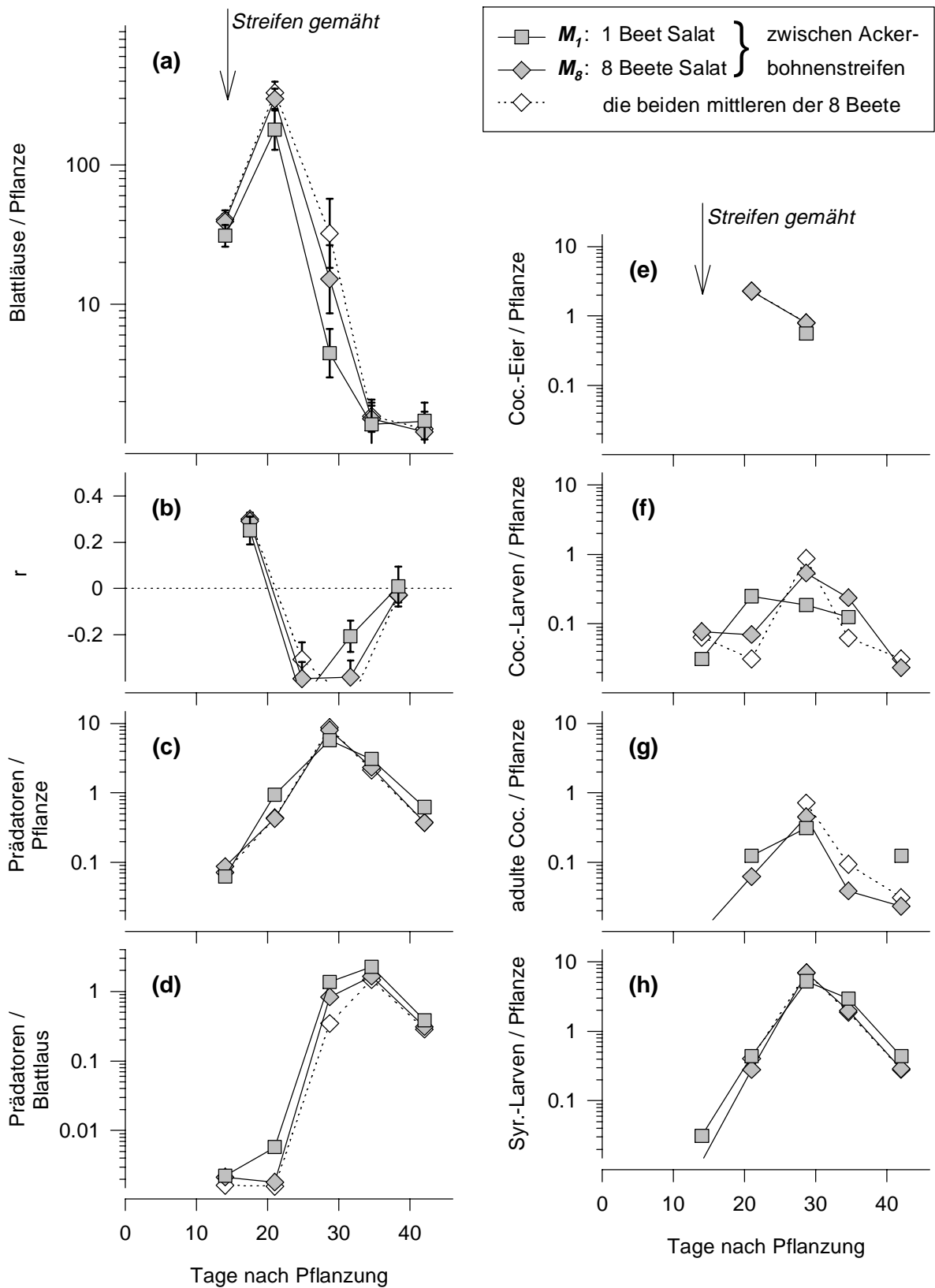


ABB. 32: Zeitlicher Verlauf 1994: (a) Die Dichte von Blattläusen und (b) deren Wachstumsrate r , (c) die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und (d) deren Prädationsdruck sowie die Dichte von (e) Coccinellideneiern, (f) Coccinellidenlarven, (g) adulten Coccinelliden und (h) Syrphidenlarven auf Kopfsalat in einem Feld mit Ackerbohnenstreifen in unterschiedlichen Abständen (s. Legende; jeweils \bar{x} von 4 Wiederholungen, in (a) und (b) \pm SD).

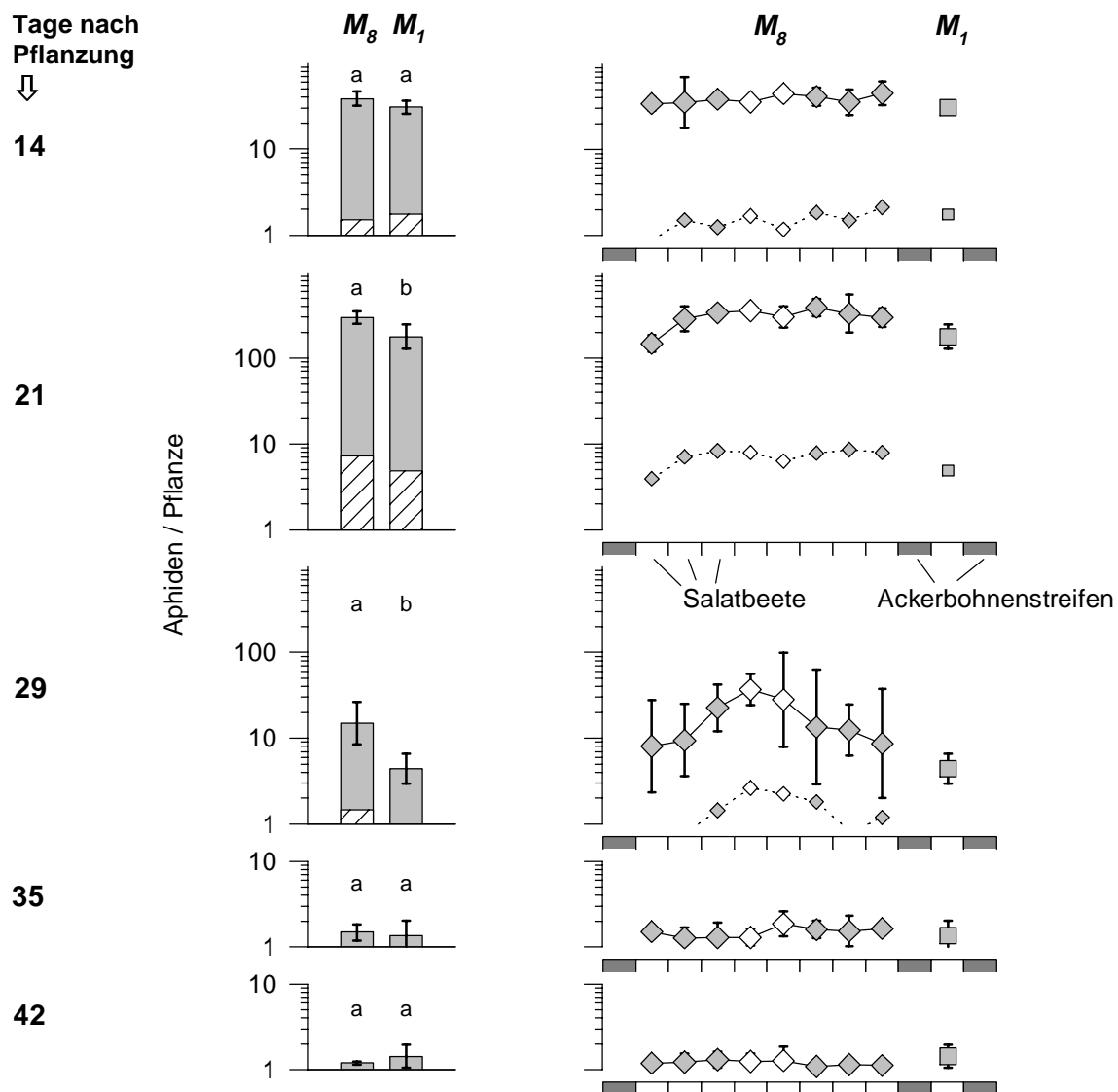


ABB. 33: 1994: Links: Vergleich der Dichte von **Blattläusen** auf Salat in den Versuchsvarianten M_1 und M_8 , vgl. Abb. 32; schraffierter Teil des Balkens: **geflügelte Blattläuse**). Blattlausdichten mit denselben Buchstaben innerhalb eines Zähltermins unterscheiden sich nicht voneinander (ANOVA, jeweils FG = 1,3; $P < 0,05$).

Rechts: Die räumliche Verteilung von Blattläusen (große Symbole, Summe alate + apter) und geflügelten Blattläusen (kleine Symbole) in den beiden Varianten. Die beiden mittleren der acht Beete sind wie in Abb. 32 mit weißen Symbolen dargestellt.

Jeweils $\bar{x} \pm SD$ von 4 Wdh.; Mähen der Streifen: 14 Tage nach Pflanzung (nach der Zählung).

Unterschiede zwischen den beiden Varianten für den Zeitpunkt der maximalen Blattlausdichte, 21 Tage nach Pflanzung, und während der starken Abnahme der Dichten, 8 Tage später, (Abb. 33 links)*). An diesen beiden Zählterminen waren die Blattlausdichten innerhalb von M_8 allerdings nicht homogen, sondern in Streifennähe signifikant verringert (Abb. 33 rechts, Tab. 9, Abb. 36b). Der Rückgang der Blattlausdichten begann 1994 bereits vor der Hälfte der

*) Die hohen Standardabweichungen 29 Tage nach Pflanzung ergeben sich vermutlich durch die Zählung von Wiederholung nach Wiederholung über zwei Tage bei einer stark negativen Wachstumsrate (vgl. Abb. 32).

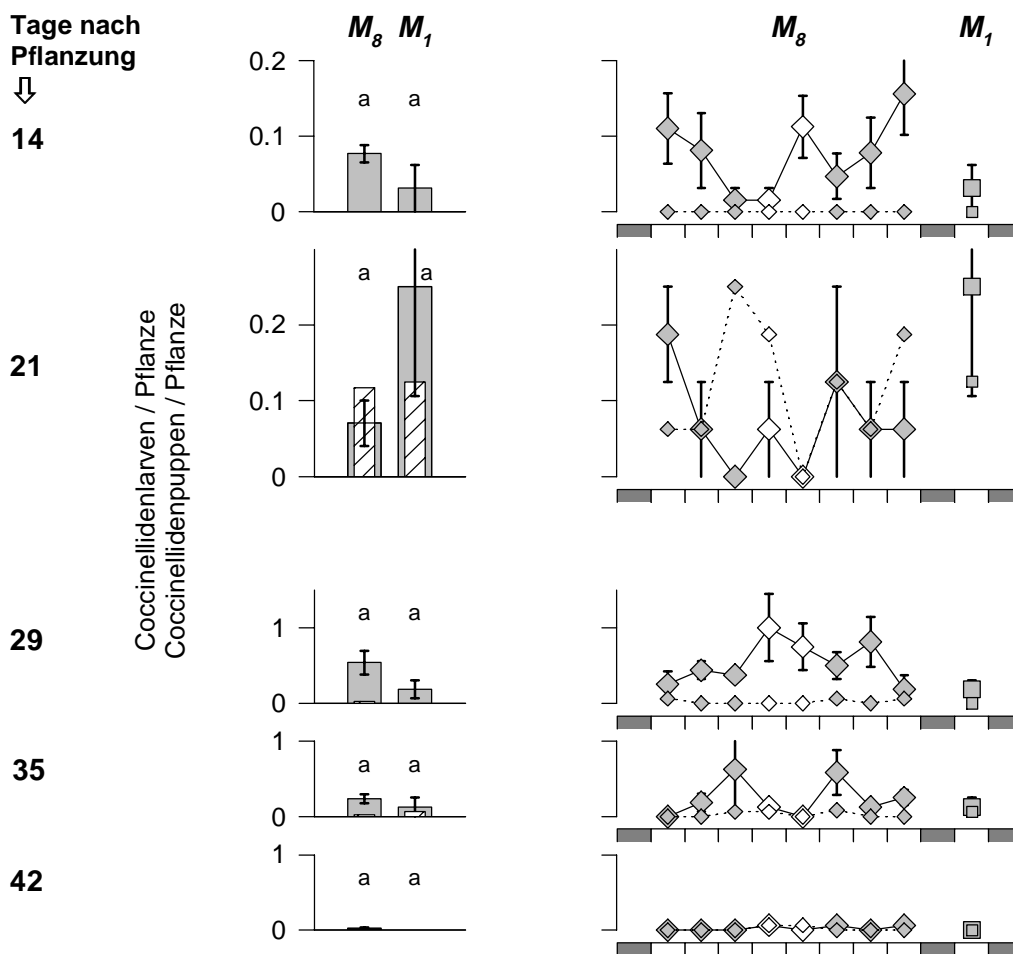


ABB. 34: 1994: wie Abb. 33, hier jedoch **Coccinellidenlarven** (breite Balken, große Symbole und GD-Tests) und **Coccinellidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, $n = 4$ Wdh.). Die y-Achse der beiden ersten Termine ist zehnfach vergrößert.

Kulturzeit und damit deutlich früher als in den beiden vorangegangenen Jahren (vgl. Abb. 24, Abb. 28, Abb. 32: a und b). Dieser extrem frühe und starke Rückgang fiel in einen Zeitraum mit vergleichsweise hohen Temperaturen (vgl. 4.2.). Die optimale Erntereife der Salate war aufgrund der Witterungsbedingungen schon 35 Tage nach Pflanzung erreicht. Zu diesem Zeitpunkt lag die Blattlausdichte in allen Teilen des Feldes bei weniger als 1 Blattlaus / Pflanze (Abb. 32).

14 Tage nach Pflanzung waren Coccinellidenlarven, ähnlich wie in den vorhergehenden Jahren, die häufigsten der auf dem Salat zu findenden beweglichen Stadien stenophager **Blattlausprädatoren** (Abb. 32d, f). Bereits zu diesem Zeitpunkt, kurz vor dem Mähen der Ackerbohnen, deutet sich eine Abnahme der Dichten der Larven mit zunehmender Entfernung vom Streifen an (Abb. 34 rechts, vgl. aber Tab. 9). Ein derartiger Gradient war jedoch erst bei einer zusätzlichen Zählung zwei Tage später sowie 21 Tage nach Pflanzung mit zunehmender Signifikanz zu sichern (Tab. 9, Abb. 36a). Dieser Gradient der Coccinellidenlarven war dem 21 und 29 Tage nach Pflanzung gemessenen Gradienten der Blattläuse entgegengesetzt, was

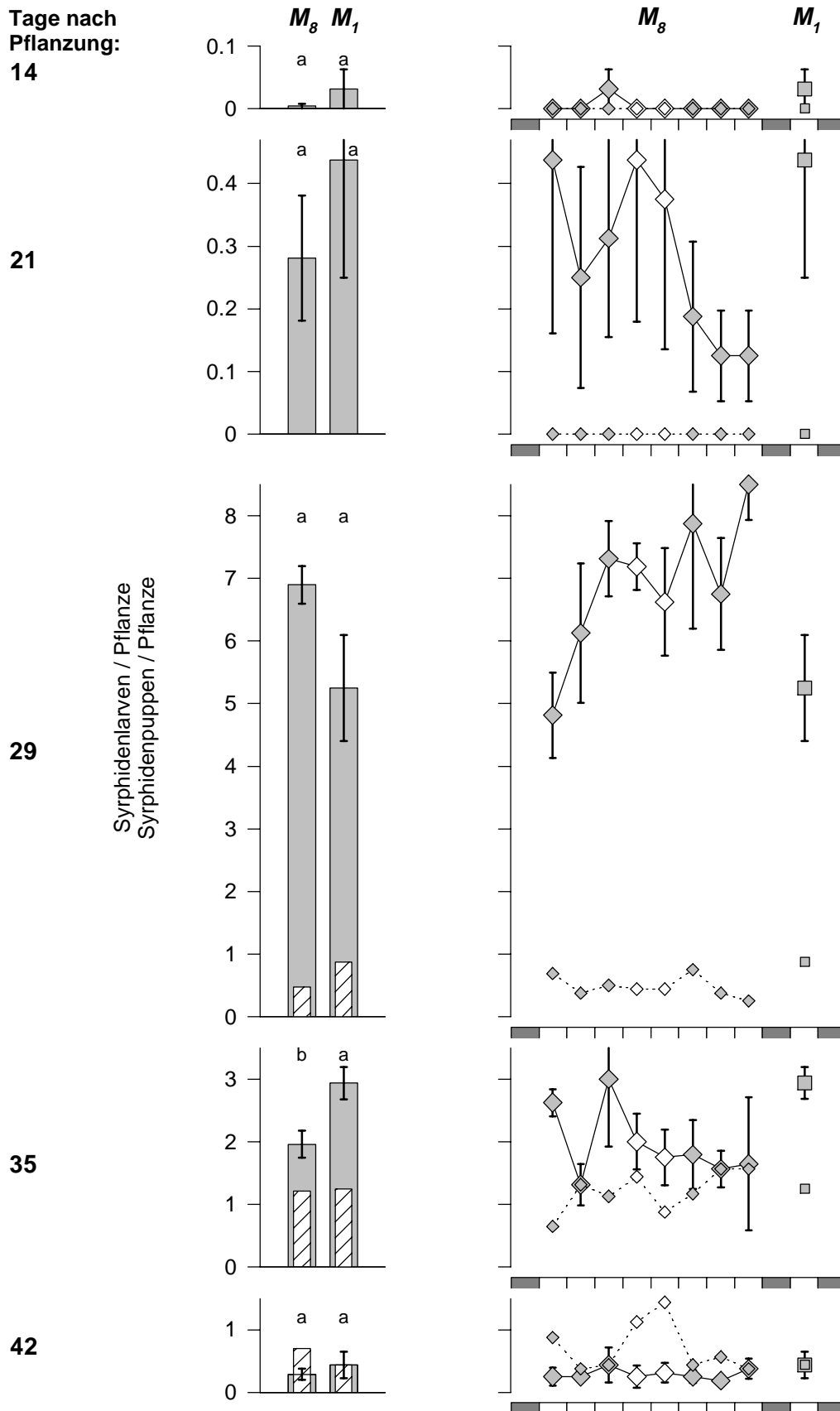


ABB. 35: 1994: wie Abb. 33, hier jedoch **Syrphidenlarven** (breite Balken, große Symbole und GD-Tests) und **Syrphidenpuppen** (schraffierte Balken und kleine Symbole; jeweils $\bar{x} \pm \frac{1}{2} SD$, $n = 4$ Wdh.). Die y-Achse der beiden ersten Termine ist zehnfach vergrößert.

TAB. 9: 1994: Regressionsanalysen für die Dichte von Blattläusen und Coccinellidenlarven in Abhängigkeit der Entfernung vom Ackerbohnenstreifen zu verschiedenen Zeitpunkten (Tagen nach Pflanzung = TnP), vgl. Abb. 36.

	TnP	FG	a ^{*)}	SE(a)	b ^{*)}	SE(b)	r ²	P
Coccinellidenlarven	14 ^{**)}	7	---		---		0,119	0,364
	16	7	-0,018	0,0083	0,15	0,032	0,393	0,071
	21	7	-0,030	0,0116	0,19	0,045	0,479	0,004
	29 ^{**)}	7	0,118	0,0349	0,10	0,136	0,621	0,012
Blattläuse	14 ^{**)}	7	---		---		0,182	0,252
	21	7	0,052	0,0197	2,27	0,075	0,506	0,032
	29	7	0,143	0,0173	0,63	0,067	0,907	< 0,001

^{*)} a und b in der linearen Regression $y = a x + b$. Dabei bezeichnet x jeweils den Abstand zum Streifen und y die Dichte von Coccinellidenlarven bzw. Blattläusen. Für letztere wurden die logarithmierten Werte verwendet. In Abb. 36b ist die y-Achse, der einfacheren Lesbarkeit wegen, in zurücktransformierter Form dargestellt.

^{**)} in Abb. 36a der Übersichtlichkeit wegen nicht dargestellt

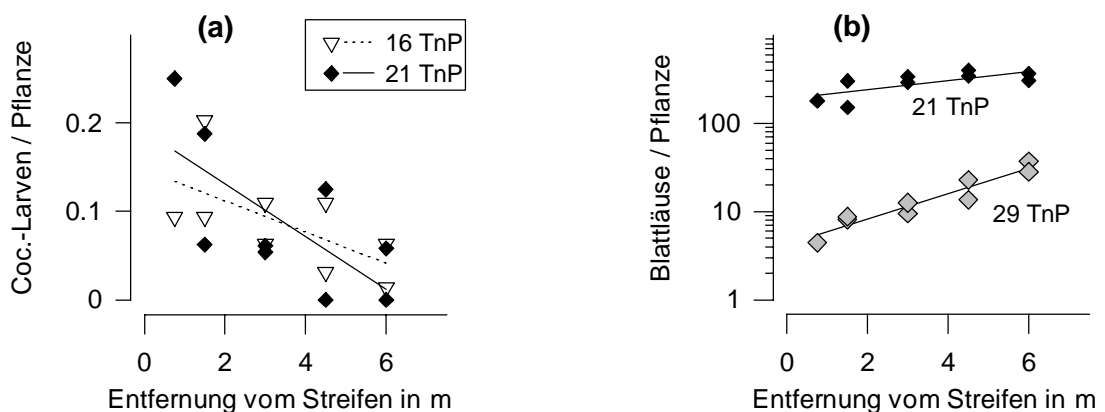


ABB. 36: 1994: Die Dichte von (a) Coccinellidenlarven und (b) Blattläusen in Abhängigkeit der Entfernung vom Ackerbohnenstreifen zu verschiedenen Zeitpunkten (Tagen nach Pflanzung = TnP). Für das Beet zwischen den zwei Streifen wurde eine Entfernung von 0,75 m (= ½ Beet) angenommen (vgl. Abb. 33 rechts). Die Streifen wurden 14 TnP gemäht. Regressionsanalysen in Tab. 9.

auf eine Ausbreitung der Larven vom Streifen her hindeutet (Tab. 9, Abb. 36b). In der weiteren Entwicklung glichen die Coccinellidenlarven ihre Dichte allerdings an die Verteilung der Blattläuse an (Tab. 9, umgekehrter Gradient für 29 TnP; vgl. auch Abb. 33, Abb. 34: rechts). Syrphidenlarven kamen 1994 bereits 21 und 29 Tage nach Pflanzung in sehr hohen Dichten vor, die diejenigen zu den entsprechenden Zeitpunkten der beiden vorhergehenden Jahre um ein Mehrfaches übersteigen (Abb. 32h, Abb. 35). Die Verteilung der Syrphidenlarven läßt weder einen deutlichen Zusammenhang zum Blattlausbefall noch zu den Streifen erkennen (Abb. 35 rechts, vgl. Abb. 33 rechts). Coccinellidenpuppen traten bereits 21 Tage nach der Pflanzung auf, allerdings in deutlich geringeren Dichten als Syrphidenpuppen, die aber wiederum erst später zu finden waren (Abb. 34, Abb. 35).

Auf den **getopften Salaten** (vgl. 4.3.2) war die Anfangsdichte der Blattläuse einen Tag nach deren Auspflanzen mit 63 Blattläusen / Pflanze ($\bar{x}_{\log(x+1)} \pm \text{SE} = 1,80 \pm 0,052$; $n = 20$ Pfl.) geringer als die Blattlausdichte auf den direkt ins Feld gepflanzten Salaten zu diesem Zeitpunkt (Abb. 32a, 22 TnP). Genauso wie auf letzteren nahm sie aber innerhalb von zwei Wochen extrem stark ab und 35 Tage nach Pflanzung waren auf den ersten 20 Salaten nur noch sechs Blattläuse zu finden ($\bar{x}_{\log(x+1)} \pm \text{SE} = 0,08 \pm 0,037$). Aufgrund dieses sehr geringen Befalls konnte nicht erwartet werden, einen durch Prädatoren verursachten Blattlausgradienten nachzuweisen und entsprechend wurde die Zählung, die umfangreicher geplant war, abgebrochen.

In Abb. 37 ist **zusammenfassend** über die drei Versuchsjahre der **Effekt der Ackerbohnenstreifen** auf die Dichte der Blattläuse auf den Salatpflanzen zwischen den Streifen dargestellt. Jeweils etwa zwei Wochen nach dem Mähen der Streifen ergaben sich in Abhängigkeit der Abstände deutliche Reduktionen der Blattlausdichten. Die Verringerung gegenüber Varianten ohne Streifen (1992 und 1993) betrug zwischen 22 und 83 % (Abb. 37). 1994 war die Blattlausdichte in M_1 gegenüber den beiden mittleren Beeten der Variante M_8 sogar um 96 % verringert (Abb. 37). In allen Versuchsjahren fiel der befallsverringemde Effekt der Streifen mit dem Zeitraum der maximalen Blattlausdichten auf den Salaten zusammen (für 1994 vgl. 21 TnP in Abb. 33). Dadurch reduzierten die Streifen die Verschmutzung der Salate mit Blattlausresten und Honigtau.

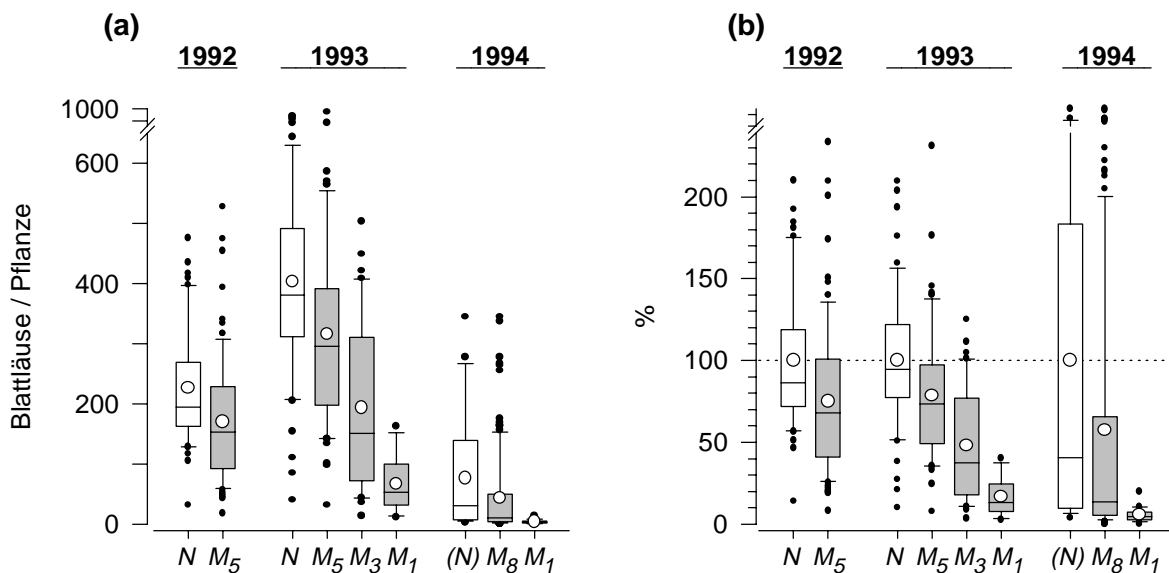


ABB. 37: Die Blattlausdichte auf Salat zwischen Ackerbohnenstreifen mit unterschiedlichen Abständen zwischen den Streifen (M_1 , M_3 , M_5 , M_8 , graue Boxplots) im Vergleich zur Dichte in Varianten ohne Streifen (N , weiße Boxplots), jeweils etwa zwei Wochen nach Mähen der Ackerbohnen (1992 und 1993: 28 Tage nach Pflanzung, 1994: 29 Tage nach Pflanzung). 1994 dienten die beiden mittleren Salatbeete der Variante M_8 als Vergleich (N). In (a) ist die Verteilung der nicht transformierten Einzelwerte, in (b) deren relative Verteilung bezogen auf den Mittelwert der Varianten N bzw. (N) dargestellt. Weiße Punkte kennzeichnen Mittelwerte und schwarze Punkte Einzelwerte, die außerhalb der 10 %- und 90 %-Quantilen liegen.

5.4.3 Ergebnisse der Barberfallenfänge

Um die Ausbreitung von Blattlausprädatoren zu untersuchen, waren 1992 und 1993 sowohl im Feld mit als auch im Feld ohne Ackerbohnenstreifen in den drei äußeren Salatbeeten Barberfallen mit Leitkreuzen aufgestellt. Die Anzahl von **stenophagen Blattlausprädatoren** in den Barberfallenfängen war jedoch relativ gering. So wurden 1992 insgesamt nur 16 Coccinellidenlarven und 4 adulte Coccinelliden in den Barberfallen gefangen. Im Jahr 1993 waren es über die ganze Fangperiode hinweg 140 Larven und 17 Imagos (Tab. 10). Die im zweiten Jahr deutlich höheren Fangzahlen beruhten jedoch auf den Fängen der letzten drei Leerungstermine (Abb. 39). Bei Betrachtung vergleichbarer Fangzeiträume (1992: 12. bis 35. Tag nach Pflanzung und 1993: 10. bis 34. Tag nach Pflanzung) konnten 1993, trotz einer um den Faktor 2,5 erhöhten

TAB. 10: Vergleich von Barberfallenfängen in Feldern mit und ohne Ackerbohnenstreifen. Die Richtung ist gekennzeichnet mit „i“ (immigrierend) für Tiere, die sich in Richtung Feldmitte und mit „e“ (emigrierend) für Tiere, die sich in Richtung Feldrand bewegten. (Summen über 4 Wiederholungen und die gesamten Fangperioden; I = Imagos, L = Larven; aptere Aphiden = adulte Tiere).

Bohnenstreifen:	nach Abstand zum Streifen bzw. zum Feldrand						nach Richtung				gesamt	
	mit			ohne			mit		ohne		mit	ohne
	0,3	1,8	3,3	0,3	1,8	3,3	i	e	i	e		
1992												
Coccinellidae, I	1	0	0 nd ¹⁾	2	1	0 nd	0	1 nd	3	0 nd	1	3 nd
L	8	3	1 nd	3	0	1 nd	8	4 nd	3	1 nd	12	4 +
Carabidae	12	8	20 nd	1	5	9 nd	27	13 nd	6	9 nd	40	15 *
Staphylinidae	97	55	51 +	61	58	55 -	114	89 -	112	62 *	203	174 -
Anthicidae	105	123	168 **	28	27	31 -	244	152 **	50	36 *	396	86 **
Araneae	464	330	303 **	343	349	348 -	549	548 -	506	534 -	1097	1040 -
Aphididae,apter	44	25	27 -	36	25	17 **	48	48 -	43	35 -	96	78 -
L	164	138	115 -	137	128	128 -	205	212 -	205	188 -	417	393 -
alat	132	96	91 **	117	115	99 -	183	136 -	228	103 *	319	331 -
1993												
Coccinellidae, I	2	3	3 nd	1	1	7 nd	3	5 nd	5	4 nd	8	9 -
L	9	11	5 -	29	45	41 -	13	12 -	65	50 -	25	115 **
Carabidae	191	172	178 -	68	49	62 -	245	296 -	89	90 -	541	179 +
Staphylinidae	333	213	231 *	249	223	170 **	421	356 -	297	345 -	777	642 *
Anthicidae	196	170	184 -	219	206	132 -	273	277 -	295	262 -	550	557 -
Araneae	696	642	684 -	686	604	583 *	999	1023 -	855	1018 **	2022	1873 -
Aphididae,apter	36	39	55 -	31	46	38 -	58	72 +	67	48 -	130	115 -
L	42	44	53 -	35	24	48 +	68	71 -	54	53 -	139	107 -
alat	45	56	56 -	79	62	65 -	81	76 -	121	85 -	157	206 -

¹⁾ Statistische Vergleiche (jeweils 4 Wiederholungen) nach Abständen: RM-ANOVA, jeweils FG = 2, 6; nach Richtung: RM-ANOVA, jeweils FG = 1, 3; Feld mit gegen Feld ohne Streifen: ANOVA, jeweils FG = 1, 3. Irrtumswahrscheinlichkeiten -: $P > 0,10$; +: $P < 0,10$; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; nd: nicht durchgeführt (wenn zu geringe Besetzung).

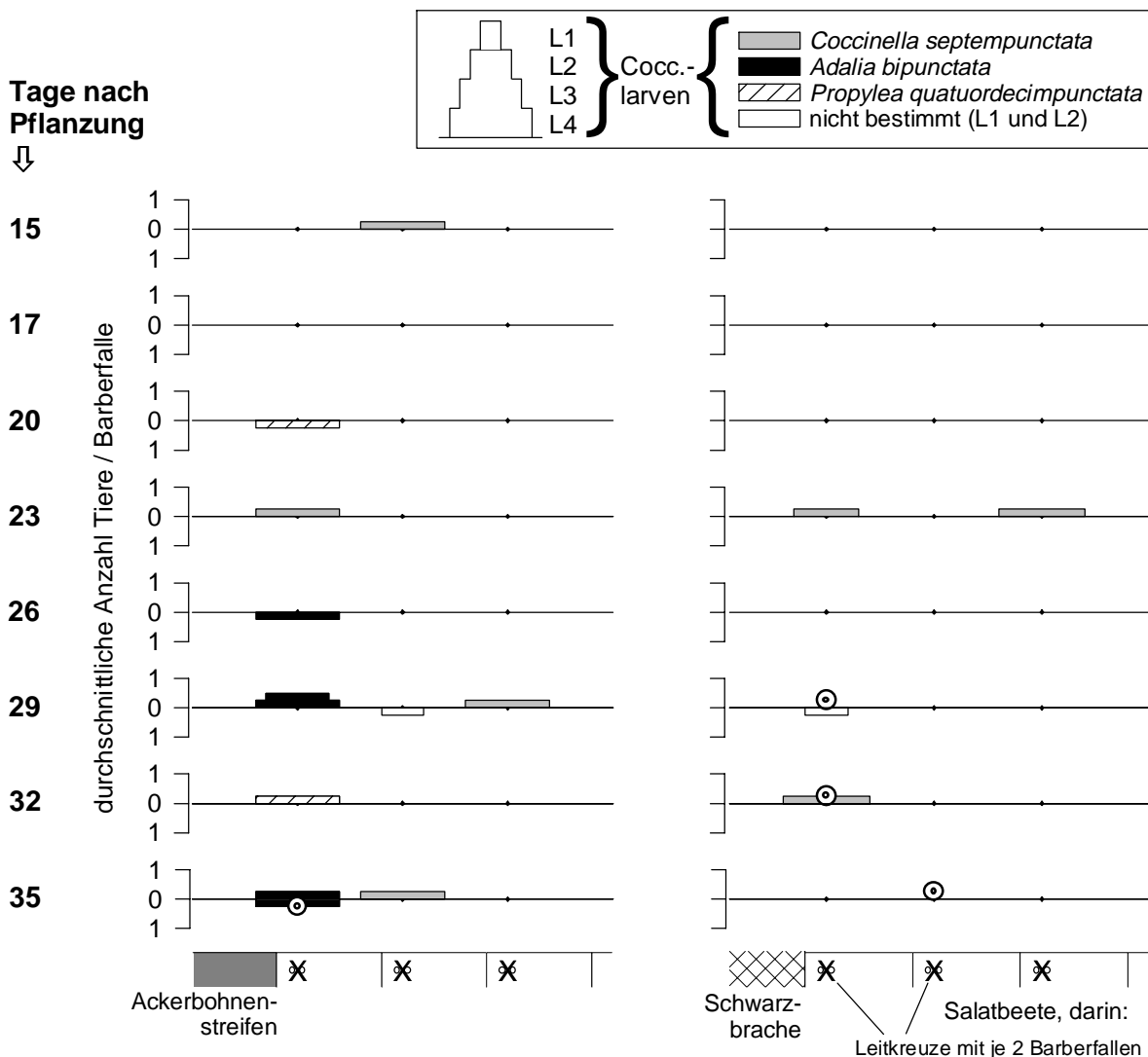


ABB. 38: Barberfallenfänge 1992: Coccinellidenlarven (Stapelbalken, s. Legende) und **adulte Coccinelliden** (Symbole) im Feld mit Ackerbohnenstreifen (links) und im Feld ohne Streifen (rechts) zu unterschiedlichen Leerungsterminen. Nach oben abgetragen sind Tiere, die sich in Richtung Feldmitte, nach unten solche, die sich in Richtung Feldrand bewegten (Summen der dreitägigen Fangperioden, jeweils \bar{x} von 4 Wiederholungen, Ausnahme: 17 Tage nach Pflanzung: nur zweitägige Fangperiode). Die Ackerbohnenstreifen wurden 17 Tage nach der Salatpflanzung gemäht.

Fangbreite der Leitkreuze, mit insgesamt 21 Larven und 14 adulten Tieren nur unwesentlich höhere Fangzahlen als 1992 erzielt werden (Abb. 38, Abb. 39). Im Vergleich der Felder mit und ohne Streifen bestätigen die Barberfallenfänge, trotz der geringen Fangzahlen, die Ergebnisse der direkten Zählungen auf den Salaten (5.4.2). So wurden Coccinellidenlarven sowohl 1992 als auch 1993 bis etwa 30 Tage nach Pflanzung fast ausschließlich im Feld mit Streifen gefangen (Abb. 38, Abb. 39, vgl. 5.4.2). Auch der später folgende, gegenläufige Trend im Jahr 1993 mit hohen Dichten von Coccinellidenlarven im Feld ohne Ackerbohnenstreifen, (vgl. 5.4.2) kann anhand der Barberfallenfänge, ab der Leerung 34 Tage nach Pflanzung, deutlich nachvollzogen werden (Abb. 39). Im Feld ohne Streifen gehörten fast alle Coccinellidenlarven, soweit sie das bestimmbare dritte oder vierte Larvenstadium erreicht hatten, zur Art

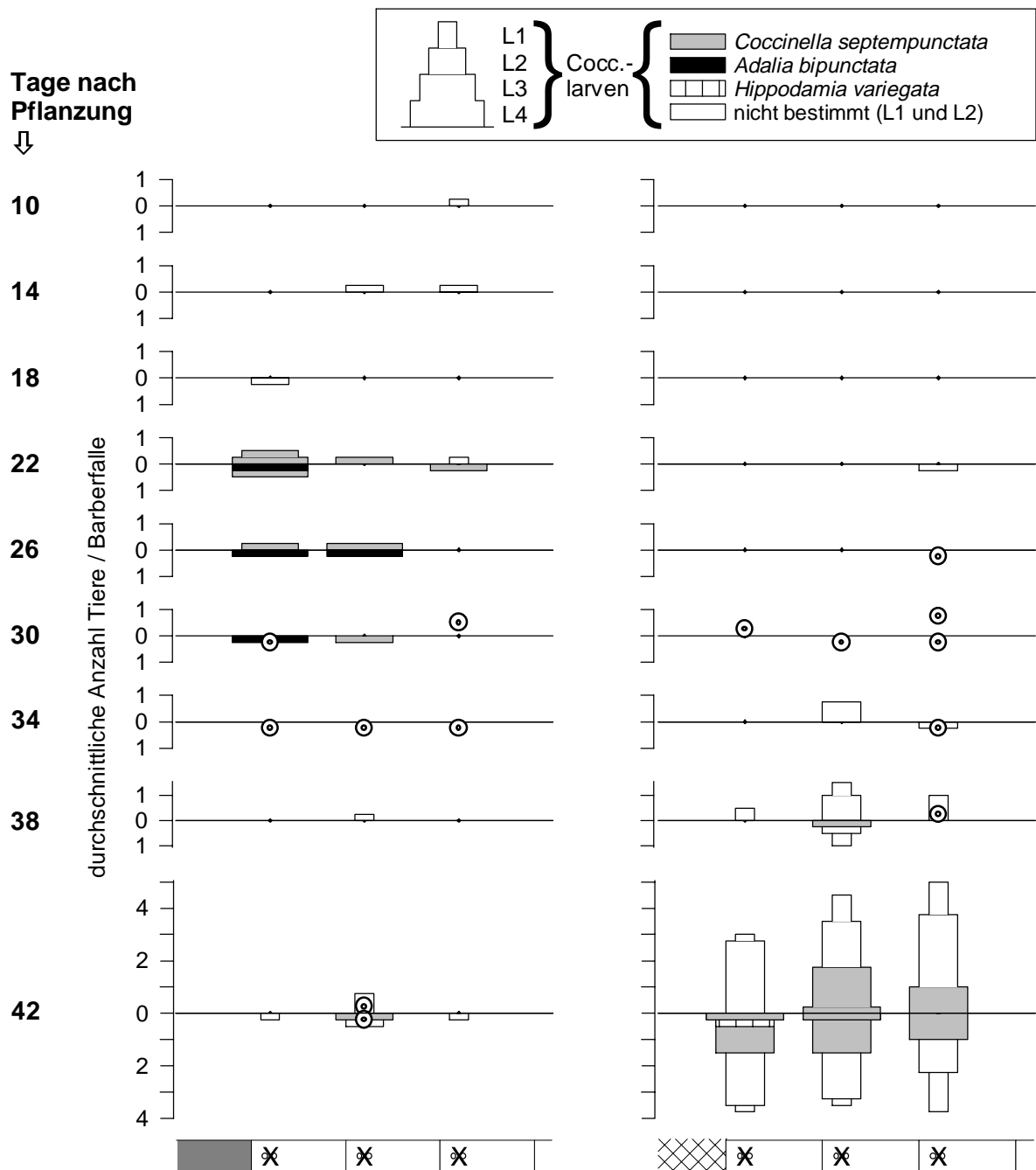


ABB. 39: Barberfallenfänge 1993: Coccinellidenlarven (Stapelbalken, s. Legende) und adulte Coccinelliden (Symbole). Weitere Erläuterungen s. Abb. 38, 1993 jedoch viertägige Fangperioden und Mähen der Streifen 16 Tage nach der Salatpflanzung.

C. septempunctata, während im Feld mit Ackerbohnenstreifen in beiden Jahren weitere Arten, darunter insbesondere *A. bipunctata*, zu finden waren (Abb. 38, Abb. 39, vgl. 5.1).

Polyphage Prädatoren wurden mit hohen Individuenzahlen in den Barberfallen gefangen (Tab. 10). Die verbreiterten Fangbreiten der Laufkreuze im Jahr 1993 hatten deutlich höhere Fangzahlen im Vergleich zu 1992 für alle polyphagen Gruppen und in besonderem Ausmaß für die Carabiden zur Folge (Tab. 10). Im Feld mit Ackerbohnenstreifen wurden in beiden Jahren

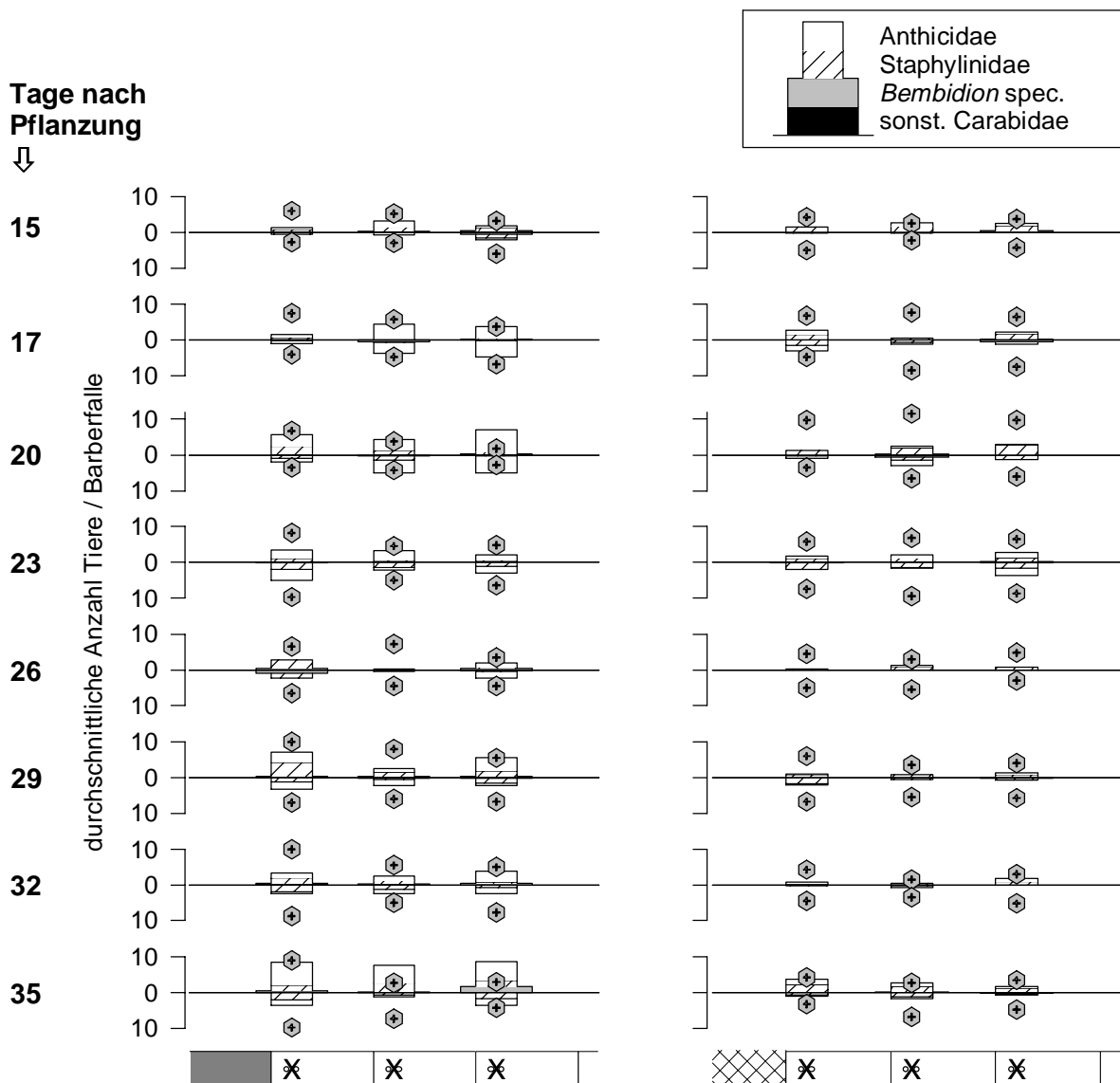


ABB. 40: Barberfallenfänge 1992: Polyphage Käfer (Stapelbalken, s. Legende) und Spinnen (Araneae, Symbole). Weitere Erläuterungen s. Abb. 38.

mehr Carabiden, 1992 auch mehr Anthiciden und 1993 mehr Staphyliniden als im Feld ohne Streifen gefangen. Dagegen unterschieden sich die Spinnenzahlen in den beiden Feldern nicht voneinander (Tab. 10). Innerhalb der beiden Felder waren, vor allem im Hinblick auf den Abstand zum Streifen beziehungsweise zum Feldrand, verschiedentlich Unterschiede festzustellen (s. Tab. 10). Im Zeitverlauf schwankten die Fangzahlen für die einzelnen Gruppen der polyphagen Prädatoren zwar ebenfalls (Abb. 40, Abb. 41), die Unterschiede von Termin zu Termin waren jedoch weniger ausgeprägt als bei den Coccinelliden (s. o.) oder bei den Blattläusen (s. u.).

Nachdem auffiel, daß in den Barberfallenfängen auch **Blattläuse** regelmäßig auftraten, wurden die Fänge auch in dieser Hinsicht ausgewertet (Tab. 10, Abb. 42, Abb. 43). Zwischen dem Feld mit und dem Feld ohne Streifen konnten aber in beiden Jahren sowohl für die Anzahl

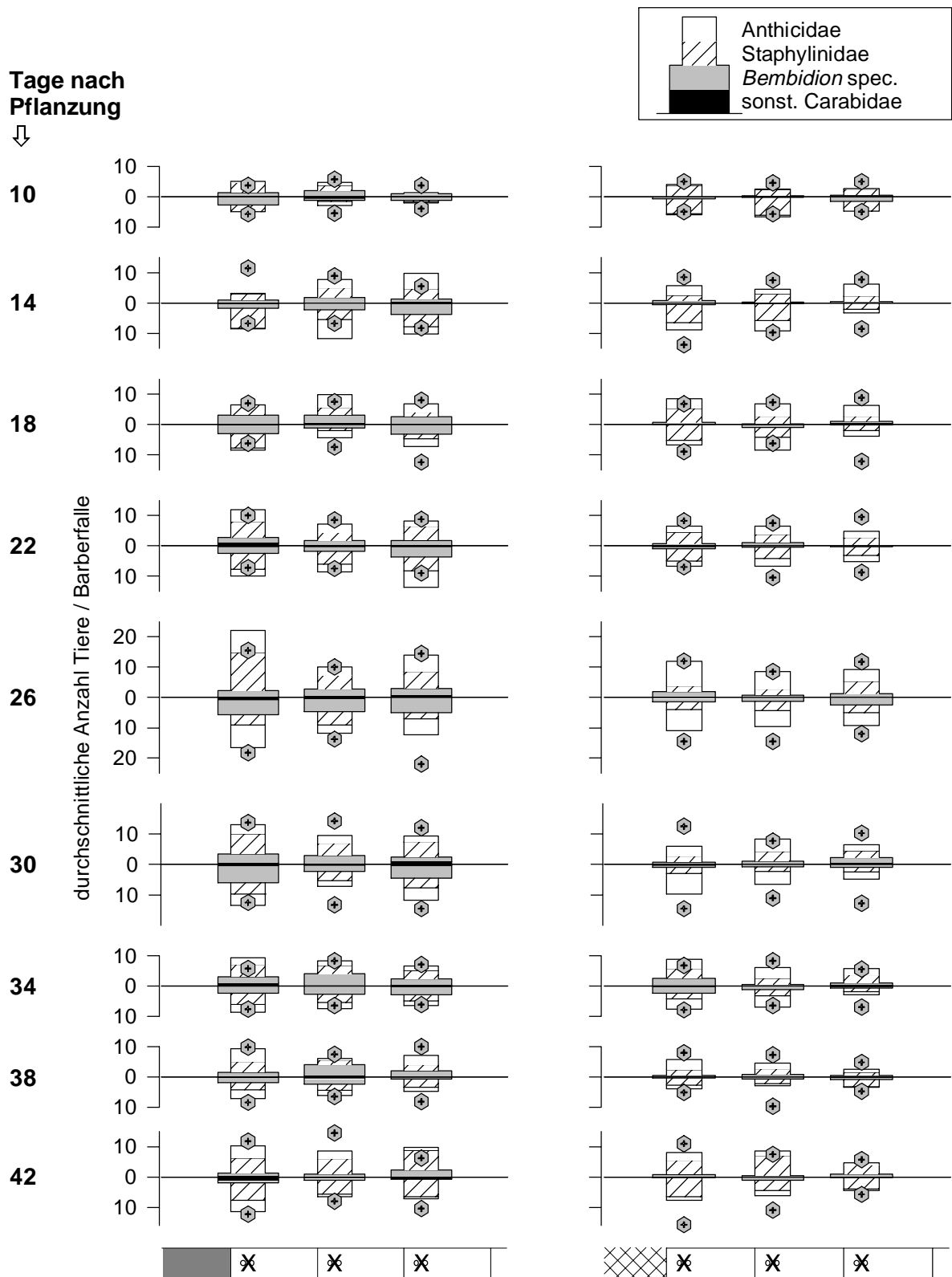


ABB. 41: Barberfallenfänge 1993: Polyphage Käfer (Stapelbalken, s. Legende) und Spinnen (Araneae, Symbole). Weitere Erläuterungen s. Abb. 38, 1993 jedoch viertägige Fangperioden und Mähen der Streifen 16 Tage nach der Salatpflanzung.

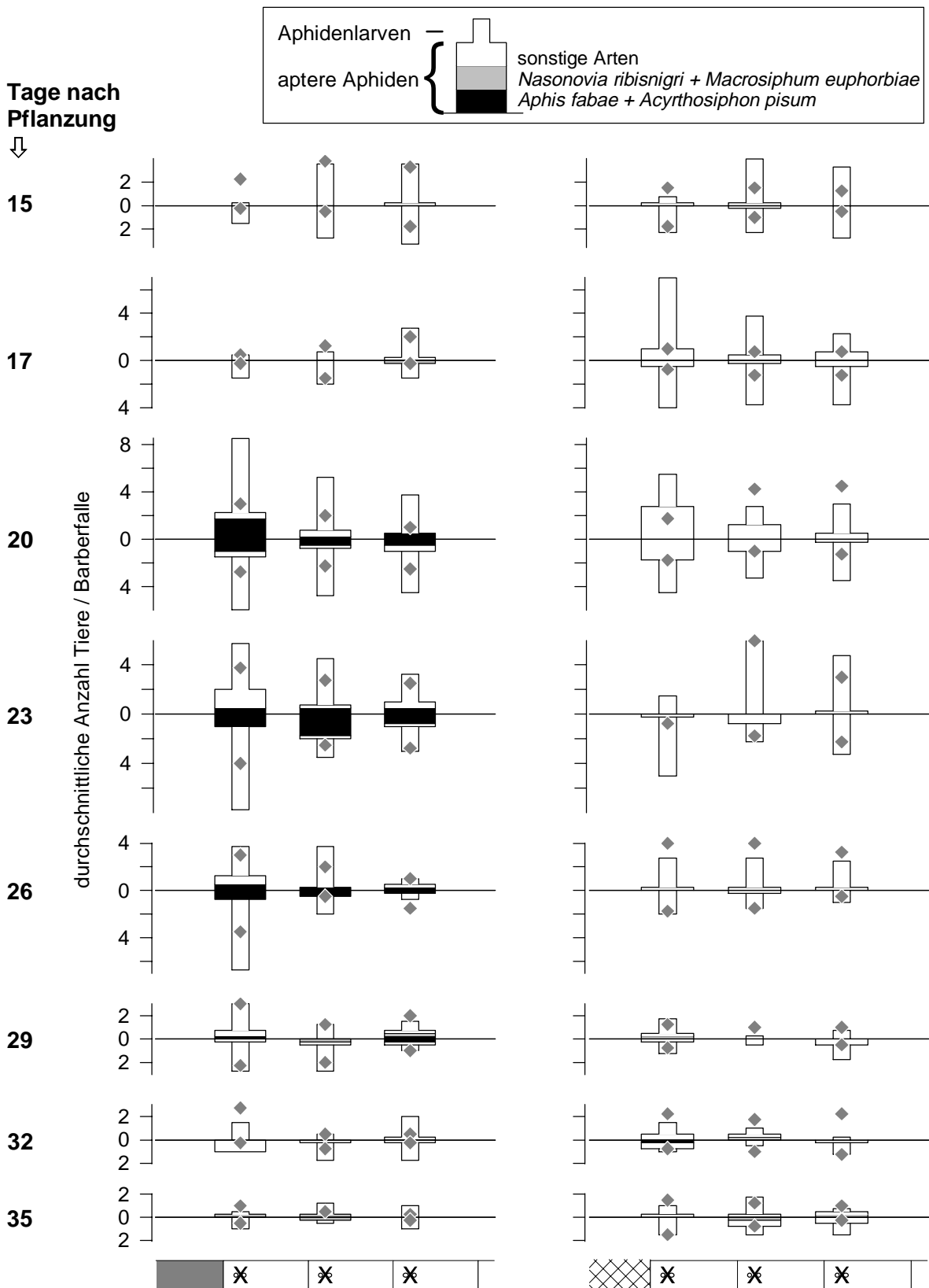


ABB. 42: Barberfallenfänge 1992: Apter Blattläuse und Blattlauslarven (Stapelbalken, s. Legende) sowie alate Blattläuse (Symbole). Weitere Erläuterungen s. Abb. 38.

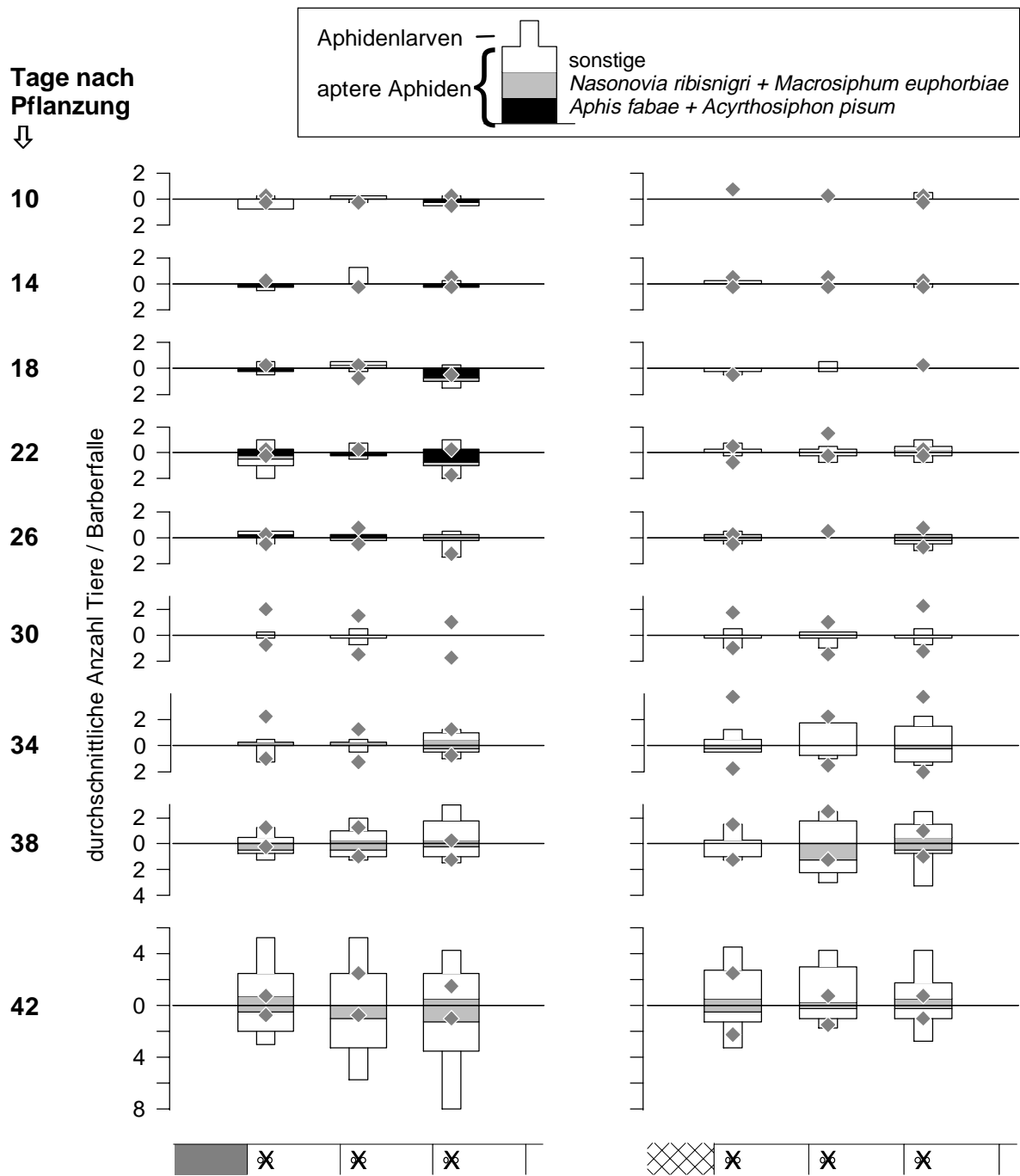


ABB. 43: Barberfallenfänge 1993: Apter Blattläuse und Blattlauslarven (Stapelbalken, s. Legende) sowie **alate Blattläuse** (Symbole). Weitere Erläuterungen s. Abb. 38, 1993 jedoch viertägige Fangperioden und Mähen der Streifen 16 Tage nach der Salatpflanzung.

der ungeflügelten Blattläuse und der Blattlauslarven als auch hinsichtlich der geflügelten Blattläuse keine Unterschiede festgestellt werden (Tab. 10). Innerhalb der Felder waren aber zum Teil Unterschiede vorhanden. So wiesen ungeflügelte Blattläuse im Jahr 1992 im Feld ohne Streifen erhöhte Dichten am Feldrand auf (Tab. 10). Geflügelte Blattläuse wurden 1992 im Feld ohne Streifen vermehrt mit einer Bewegung in Richtung Feldmitte und im Feld mit

Ackerbohnenstreifen vermehrt in der Nähe des Streifens gefangen (Tab. 10). Da die Barberfallen jeweils am westlichen Rand der Felder standen (vgl. 4.3.2) entspricht „Richtung Feldmitte“ gleichzeitig einer Bewegungsrichtung von West nach Ost und damit in Hauptwindrichtung.

Bei einer Betrachtung auf Artniveau zeigt sich, daß in beiden Jahren im Feld mit Ackerbohnenstreifen wenige Tage bis etwa zwei Wochen nach dem Mähen der Streifen vermehrt adulte, aptere Aphiden der beiden Arten *Aphis fabae* und *Acyrtosiphon pisum* in den Barberfallen festzustellen sind. Die maximale Anzahl dieser „ackerbohnen-spezifischen“ Blattläuse lag im Mittel der vier Wiederholungen bei 1,75 Tieren / Barberfalle und war auch in der dritten Fallenreihe, mehr als drei Meter vom Streifen entfernt, nicht deutlich geringer als direkt neben dem Streifen (Abb. 42, Abb. 43). Eine Besiedlung der Salatpflanzen durch diese beiden Blattlausarten wurde aber nicht beobachtet. *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae*, die beiden wichtigsten Blattlausarten auf Salat, wurden 1993 in größerer Anzahl als 1992 gefangen (Abb. 42, Abb. 43). Das dürfte, wie bei den Coccinellidenlarven (s. o.), in Zusammenhang mit der längeren Fangperiode im Jahr 1993 stehen, da die Zahl der „salatspezifischen“ Blattläuse im Laufe der Zeit jeweils anstieg. Auch diese beiden Arten erreichten lediglich maximale Fangzahlen von 1,25 Tieren / Falle. Mit Fangzahlen in einer ähnlichen Größenordnung wurden zudem „sonstige“ aptere Blattläuse gefangen (Abb. 42, Abb. 43). Diese Gruppe beinhaltet einerseits die auf Salat siedelnden, aber weniger wichtigen Blattlausarten und andererseits viele kleinere Blattläuse (*Aphis spec.*), die sich vermutlich auf Unkräutern entwickelten.

5.4.4 Der Effekt eines Ausschlusses von Prädatoren durch Gazekäfige auf die Entwicklung der Blattlausdichten auf Salat

In beiden Versuchen mit Ausschlußkäfigen unterschieden sich die **Blattlausdichten** in den drei Käfigvarianten in den ersten vier Wochen nach der Pflanzung nicht (Abb. 44a). Eine Woche vor dem Erntetermin waren die Blattlausdichten in den geschlossenen Käfigen jedoch jeweils höher als in den beiden anderen Varianten (aber ANOVA, 1992: FG = 2, 6; F = 2,25; $P = 0,19$; 1993: FG = 2, 6; F = 3,20; $P = 0,11$). Dieser Unterschied vergrößerte sich in der darauffolgenden Woche sehr deutlich, und am Erntetermin waren die Dichten innerhalb der geschlossenen Käfige 19mal (1992) beziehungsweise 10mal (1993) höher als in den offenen Parzellen (in beiden Jahren: BONFERRONI-modifizierter GD-Test: $P < 0,001$, $n = 4$ Wdh.).*) An keinem der Zähltermine unterschieden sich die Blattlausdichten in den offenen Käfigen von denen in den Parzellen ohne Gazekäfige (entweder ANOVA, FG = 2, 6; $P > 0,05$ oder BONFERRONI-modifizierter GD-Test: $n = 4$; $P > 0,05$).

*) Vermutlich als Folge der immens hohen Blattlausdichten in den geschlossenen Käfigen erreichten die Prädatoren 1992 am Erntetermin ähnliche Dichten wie in den offenen Parzellen, was eine Erklärung wäre für die stagnierenden Blattlausdichten zu diesem Zeitpunkt. 1993 wurde dieser Effekt durch zusätzliches Abkleben der Käfige minimiert - und die Blattlausdichten in den geschlossenen Käfigen stiegen stetig bis zum Erntetermin.

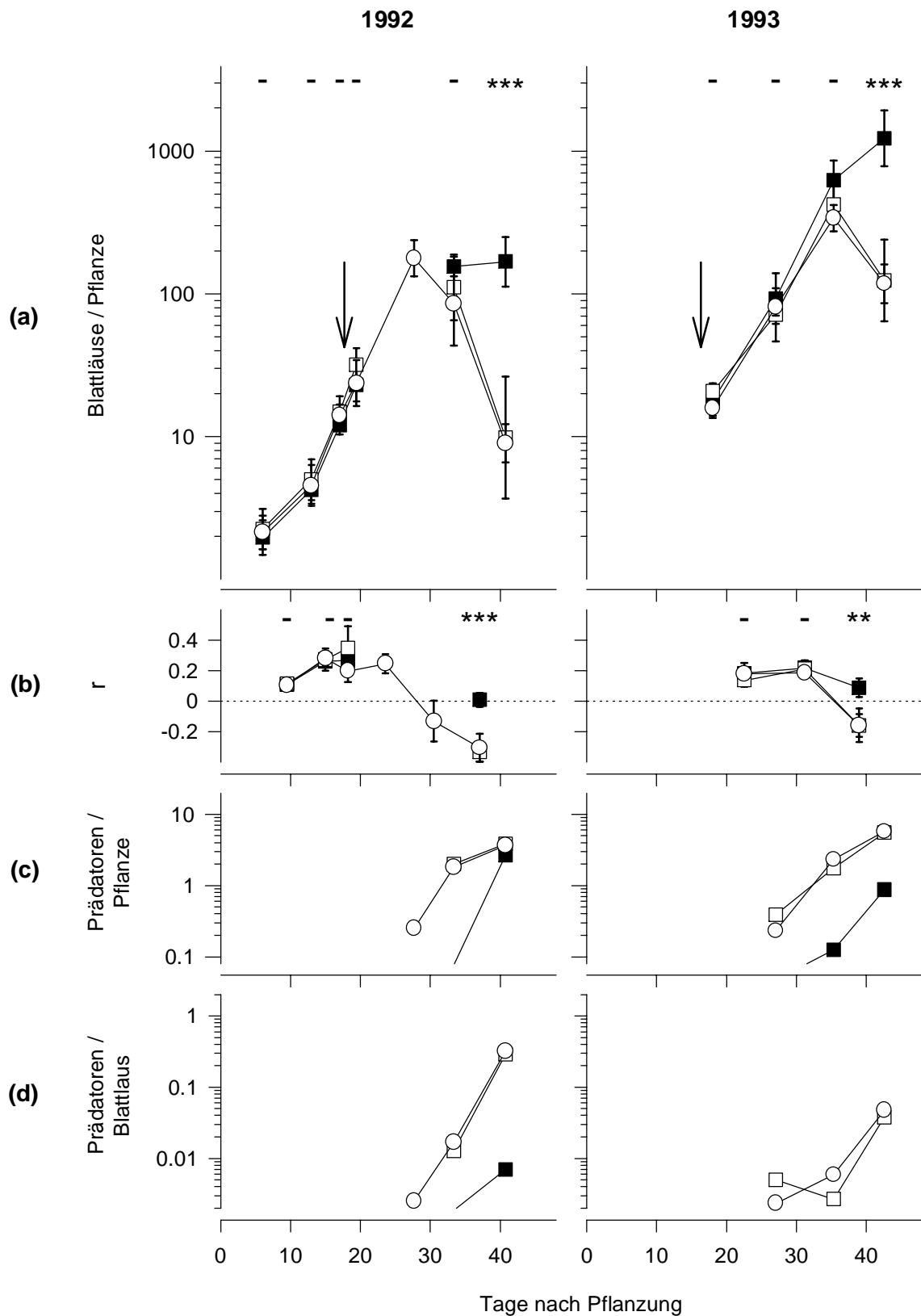


ABB. 44: (a) Die Dichte von Blattläusen und (b) deren Wachstumsrate r sowie (c) die Dichte beweglicher Stadien stenophager Blattlausprädatoren und (d) deren Prädationsdruck auf Kopfsalat unter Gazekäfigen (■), unter „offenen“ Gazekäfigen (□) und in Parzellen ohne Käfige (○). Die Pfeile in (a) kennzeichnen den Zeitpunkt der Aufstellung der Käfige. (jeweils $\bar{x} \pm SD$ von vier Wiederholungen; ANOVA: FG = 2, 6; **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$; -: nicht signifikant).

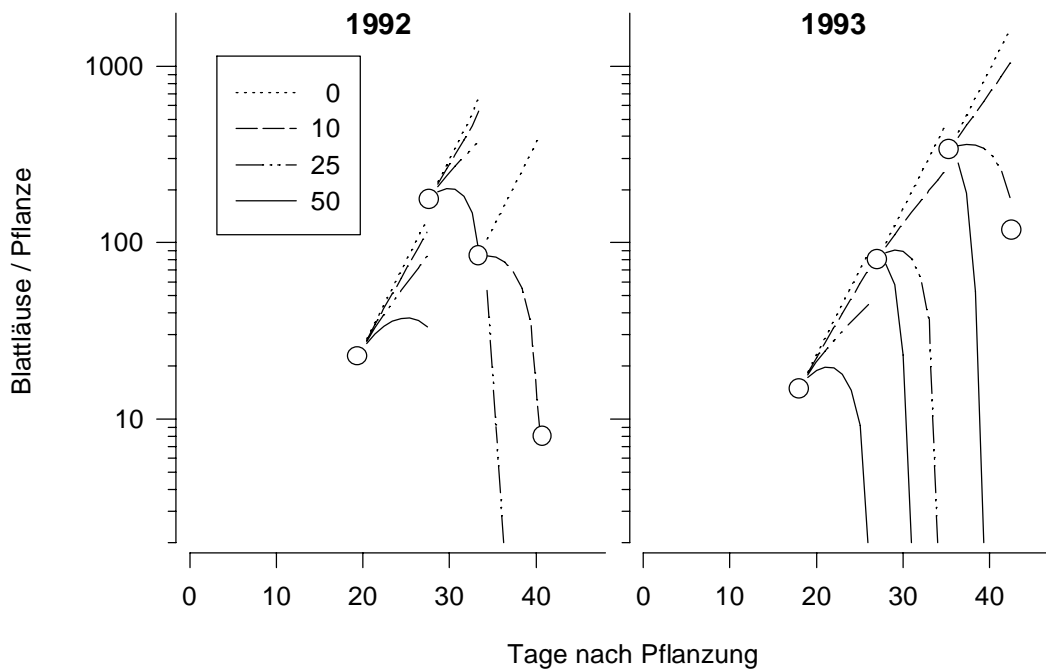


ABB. 45: Projizierte Entwicklungen der in den Parzellen ohne Käfige ermittelten Blattlausdichten (○, vgl. Abb. 44a) in Abhängigkeit unterschiedlicher täglicher Freßraten der Prädatoren (0 ... 50 Blattläuse / Prädatoren, s. Legende) bei einer Wachstumsrate der Blattlauspopulation von 0,25 (vgl. Abb. 44b) und einer linearen Interpolation der in den offenen Parzellen ermittelten Prädatorendichten (vgl. Abb. 44c).

Mit abnehmenden Blattlausdichten waren steigende Populationsdichten von **Blattlausprädatoren** (Abb. 44c) und eine Zunahme des **Prädationsdruckes** (Abb. 44d) verbunden. Die beweglichen Stadien stenophager Blattlausprädatoren setzten sich dabei zu 57,5 % (1992) und 69,0 % (1993) aus Syrphidenlarven, zu 19,3 und 18,0 % aus Coccinellidenlarven, zu 12,5 und 6,3 % aus adulten Coccinelliden sowie zu 10,7 und 6,7 % aus Chrysopidenlarven zusammen (jeweilige Populationsdichten im Anhang, Tab. A-3). Inwieweit der Rückgang der Blattlauspopulationen in den Parzellen ohne Gazekäfige und in den offenen Käfigen durch die Wirkung stenophager Blattlausprädatoren erklärt werden kann, wurde durch projizierte Entwicklungen der Blattlausdichten bei verschiedenen Freßraten der Prädatoren ermittelt (leicht modifiziert nach CHAMBERS *et al.* 1983, vgl. Abb. 45). Danach ließe sich die beobachtete Entwicklung in den Parzellen ohne Käfige ohne andere Mortalitätsfaktoren erklären, wenn jeder Prädatoren 1992 etwa 50 Blattläuse / Tag und 1993 etwa 25 Blattläuse / Tag gefressen hätte (Abb. 45).

Die größte Anzahl **parasitierter** und **verpilzter** Blattläuse jeweils erst in der Woche nach Erreichen der maximalen Blattlausdichten gefunden (vgl. Anhang, Tab. A-3). Die Maximalwerte waren im Vergleich zu den Blattlausdichten jedoch gering und lagen in den Parzellen ohne Gazekäfige bei 10,4 parasitierten und 24,5 verpilzten Blattläuse / Pflanze im Jahr 1992 und bei 4,3 parasitierten und 15,1 verpilzten Blattläuse / Pflanze im Jahr 1993 (Tab. A-3). Der Anteil der **geflügelten Blattläuse** betrug in beiden Versuchsjahren zum Zeitpunkt des Populationsrückgangs in allen Varianten immer weniger als 10 % (Tab. A-3).

Gegenüber den offenen Parzellen waren die **klimatischen Bedingungen** in den Gazekäfigen verändert - allerdings in ähnlicher Art und Weise sowohl in den geschlossenen als auch in den offenen Gazekäfigen (Tab. 11). In beiden Käfigvarianten war die photosynthetisch aktive Strahlung um etwa 20 % und die durchschnittliche Windgeschwindigkeit um mehr als 50 % reduziert, während die Temperatur geringfügig erhöht war.

TAB. 11: Mikroklimatische Bedingungen während der Käfigungsperiode in geschlossenen und offenen Gazekäfigen und in einer Parzelle ohne Käfig ($\bar{x} \pm SD$; n = 23 Tage).

Käfig:	geschlossen	offen	ohne
Tagesdurchschnittstemperatur (°C)	19,4 ($\pm 3,2$)	19,7 ($\pm 3,2$)	18,9 ($\pm 2,9$)
Maximale Temperatur (°C) ^{*)}	28,9 ($\pm 5,7$)	29,4 ($\pm 5,9$)	27,9 ($\pm 5,7$)
Minimale Temperatur (°C) ^{*)}	11,4 ($\pm 1,7$)	11,5 ($\pm 1,7$)	11,5 ($\pm 1,7$)
Relative Luftfeuchte (%)	72,9 ($\pm 11,3$)	72,4 ($\pm 11,4$)	73,9 ($\pm 11,1$)
Summe der photosynthetisch aktiven Strahlung (mol / m ²)	30,0 ($\pm 12,8$)	29,0 ($\pm 11,6$)	36,6 ($\pm 14,5$)
Mittlere Windgeschwindigkeit (m/s)	0,30 ($\pm 0,11$)	0,26 ($\pm 0,12$)	0,63 ($\pm 0,17$)
Max. Windgeschwindigkeit (m/s) ^{*)}	1,07 ($\pm 0,36$)	0,99 ($\pm 0,33$)	1,73 ($\pm 0,45$)

^{*)} Tägliche Maxima und Minima bei einer Integration über einen Aufzeichnungszeitraum von 15 Minuten.

5.5 Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven

5.5.1 Der Einfluß des Mähens des Ackerbohnenstreifens

Coccinellidenlarven stellten sich in den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen als die wichtigste der von den Streifen auf den Salat überwandernde Prädatorengruppe heraus (vgl. 5.4). Allerdings eigneten sich die Barberfallen, trotz der Leitbarrieren, nicht und die direkten Zählungen auf relativ wenigen Pflanzen nur eingeschränkt zur genaueren Quantifizierung der Ausbreitung. Daher wurde das Überwandern der Larven vom Ackerbohnenstreifen auf die benachbarten Salatpflanzen in einem weiteren Versuch über einen Zeitraum von wenigen Tagen genauer untersucht.

Einen Tag vor dem Mähen der Ackerbohnen, **zehn Tage nach Pflanzung** des Salates, wurden bei einer Bonitur der Verteilung (nicht der Dichte!) der Coccinellidenlarven in zwei Durchgängen insgesamt 251 natürlicherweise auf dem Streifen vorkommende Larven (218 L4, 33 L3) weiß markiert. Diese Larven waren inhomogen auf dem Ackerbohnenstreifen verteilt (χ^2 -Test für absolute, aber gewichtete^{*)} Werte gegen Gleichverteilung: $\chi^2 = 71,5$; FG = 9; $P < 0,001$) und kamen in besonders hoher Dichte in den Parzellen 1, 2 und 7 vor (Abb. 46

^{*)} Die absolute Anzahl der in einer Parzelle gefundenen Tiere wurde in Abhängigkeit der leicht unterschiedlichen Parzellenlängen gewichtet (Faktor 0,90 bzw. 1,08). Diese Korrektur erfolgte auch vor der Berechnung der in Abb. 46 dargestellten relativen Verteilung.

links). Am Abend dieses Tages, zwischen 21.00 und 22.00 Uhr, wurden zusätzlich 540 farbig markierte Larven von *Coccinella septempunctata* auf dem Streifen ausgebracht (Abb. 46 linke Hälfte).

Am darauffolgenden Nachmittag, **11 Tage nach Pflanzung** des Salates, entstand der Eindruck eines geklumpten Vorkommens der ausgebrachten Larven, weshalb deren Verteilung in den einzelnen Parzellen des Ackerbohnenstreifens erneut bonitiert wurde (Abb. 46 rechts). Die absolute Anzahl der gefundenen Larven war durch eine geringere Zahl berücksichtigter Pflanzen (nur eine Längshälfte des Streifens) und den geringeren Suchaufwand (nur ein Durchgang) kleiner als am Tag zuvor (vgl. n in Abb. 46). Die Verteilung der natürlich vorkommenden Larven ähnelte derjenigen des Tages zuvor (jedoch: $\chi^2 = 19,8$; $FG^*) = 8$; $0,05 > P > 0,01$). Die Verteilung der zusätzlich ausgebrachten Larven ließ sich zu diesem Zeitpunkt, nur 20 Stunden nach dem Aussetzen, nicht mehr von derjenigen der natürlich vorkommenden Larven unterscheiden ($\chi^2 = 13,5$; $FG^*) = 8$, $P > 0,05$; Abb. 46). Einige der in der oberen Streifenhälfte ausgesetzten, grün markierten Larven waren in der unteren Streifenhälfte und in der oberen Randparzelle zu finden. Blau markierte Larven fanden sich überwiegend in der unteren Streifenhälfte, in der sie ausgesetzt wurden, allerdings ebenfalls mit einer Klumpung in einzelnen Parzellen (Abb. 46).

Die angestrebte **Ausgangssituation** einer weitgehenden Gleichverteilung der zusätzlich ausgebrachten Larven war somit nach einem Tag, der den Larven vor dem Mähen des Streifens zur Eingewöhnung an die Verhältnisse im Feld eingeräumt wurde, nicht mehr gegeben (χ^2 -Test gegen Gleichverteilung: $\chi^2 = 69,0$; $FG = 9$; $P < 0,001$). Andererseits wiesen 84 % der wiedergefundenen Larven die dem Ausbringungsort entsprechende Farbe auf (Abb. 46) und, unter Berücksichtigung der jeweiligen Randparzellen, standen den 66 farbig markierten Larven auf den Ackerbohnen in der später gemähten Streifenhälfte 63 solche Larven in der später nicht gemähten Hälfte gegenüber. Das Potential an ausgebrachten Larven für eine mögliche Ausbreitung in die Salatparzellen war also vor dem Mähen der Ackerbohnen in den beiden Feldhälften vergleichbar, wenn auch innerhalb der Varianten unterschiedlich verteilt. Für die natürlich vorkommenden Larven waren die Verhältnisse in dieser Hinsicht widersprüchlich: Während 11 Tage nach Pflanzung die Anzahl der Larven in den beiden Feldhälften vergleichbar war (35 Larven in der später gemähten gegenüber 31 in der später nicht gemähten Hälfte), wurden am Tag zuvor in der später gemähten Hälfte weniger Larven als in der später nicht gemähten Hälfte gefunden (102 zu 151 Larven).

Die Aufenthaltsorte der Coccinelliden aller Entwicklungsstadien wurden **auf den Salaten** in den jeweiligen Zählparzellen im zweitägigen Abstand ermittelt (Abb. 47). Vor dem Mähen der Ackerbohnen, 10 Tage nach Pflanzung des Salates, waren auf den 4800 insgesamt abgesuchten Salaten lediglich fünf Larven, zehn Präpuppen und fünf Puppen zu finden (Abb. 47, Abb. 48). Zwei Tage später, einen Tag nach dem Mähen, waren es bereits 66 natürlich vorkommende Coccinellidenlarven, -präpuppen und -puppen und 32 der zusätzlich ausgebrachten Larven (Abb. 47, Abb. 48). An den beiden folgenden Zählterminen nahm die Dichte

*) $FG < 9$, weil zwei Parzellen wegen Erwartungswerten < 1 zusammengefaßt werden mußten.

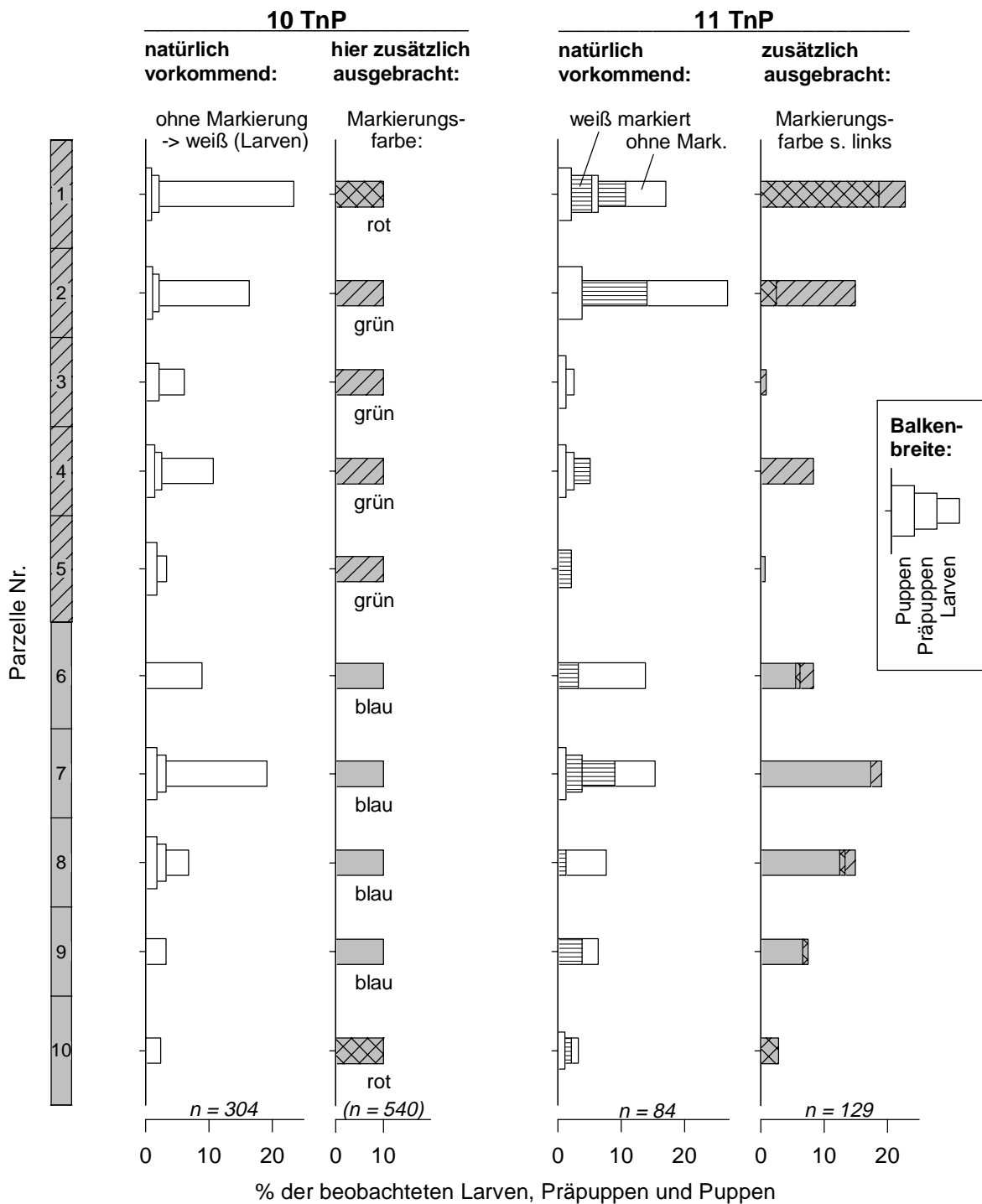


ABB. 46: Relative Verteilung der natürlicherweise vorkommenden Coccinellidenlarven (L3 und L4), -präpuppen und -puppen (weiße Stapelbalken, s. Legende) **auf dem Ackerbohnenstreifen**, 10 und 11 Tage nach Pflanzung (= TnP) des Salates, vor dem Mähen der unteren, nicht schraffierten Streifenhälfte. 10 TnP wurden am Abend 540 Marienkäferlarven zusätzlich ausgebracht (graue Balken), deren relative Verteilung am darauffolgenden Nachmittag, 11 TnP, ebenfalls erhoben wurde (*n* = absolute Anzahl der berücksichtigten Tiere).

der Coccinelliden auf den Salaten weiter zu (Abb. 47, Abb. 48), lag aber weiterhin im Bereich unter 0,1 Larven / Kopfalat (vgl. Abb. 49).

Das **Mähen der Ackerbohnen** beeinflusste die Ausbreitung der zusätzlich ausgebrachten Coccinellidenlarven auf die Salatpflanzen deutlich. Deren Anzahl war 12 Tage nach Pflanzung des Salates neben der gemähten Hälfte mehr als fünfmal so hoch wie neben der nicht gemähten Streifenhälfte (Abb. 47, Abb. 48 unten). Drei und fünf Tage nach dem Mähen konnten farbig markierte Larven, Präpuppen und Puppen zunehmend auch auf den Salaten neben der nicht gemähten Streifenhälfte gefunden werden, ihre Anzahl war jedoch stets deutlich kleiner als in der Feldhälfte mit den gemähten Ackerbohnen (Abb. 47, Abb. 48 unten). Für die natürlicherweise vorkommenden Coccinellidenlarven war der Einfluß des Mähens undeutlicher. Einerseits kamen sie zwar einen Tag nach dem Mähen in der doppelten Anzahl neben der gemähten im Vergleich zur nicht gemähten Streifenhälfte vor, andererseits war für die Präpuppen bereits vor dem Mähen eine entgegengesetzte Tendenz zu beobachten, und die Summe aller Stadien unterschied sich in den beiden Feldhälften an allen Zählterminen kaum (Abb. 47, Abb. 48 oben). Einen begrenzenden Einfluß auf den Effekt des Mähens dürfte das stark abnehmende Nahrungsangebot auf den Ackerbohnen ausgeübt haben. Auch in der nicht gemähten Streifenhälfte ging die Blattlausdichte nämlich von 9,7 Blattläusen / Pflanze ($\bar{x}_{\log(x+1)} \pm SE = 1,03 \pm 0,42$; $n = 24$ Pfl.), 10 Tage nach Pflanzung des Salates, innerhalb der folgenden neun Tage auf 1,0 Blattläuse / Pflanze ($\bar{x}_{\log(x+1)} \pm SE = 0,31 \pm 0,31$; $n = 24$ Pfl.) zurück.

Die Dichte der Coccinellidenlarven, -präpuppen und -puppen^{*)} nimmt mit der Entfernung vom Ackerbohnenstreifen deutlich ab (Abb. 47, Abb. 49). Ein **Diffusionsmodell** nach RUDD & GANDOUR (1985, vgl. 4.4.4) beschreibt den zugrundeliegenden Zusammenhang als $y = a e^{-bx^2}$ im allgemeinen recht gut, wobei y und x den in Abb. 49 aufgetragenen Größen entsprechen. Die daraus berechneten Diffusionskoeffizienten D liegen zwischen 0,6 und 3,2.

10 TnP

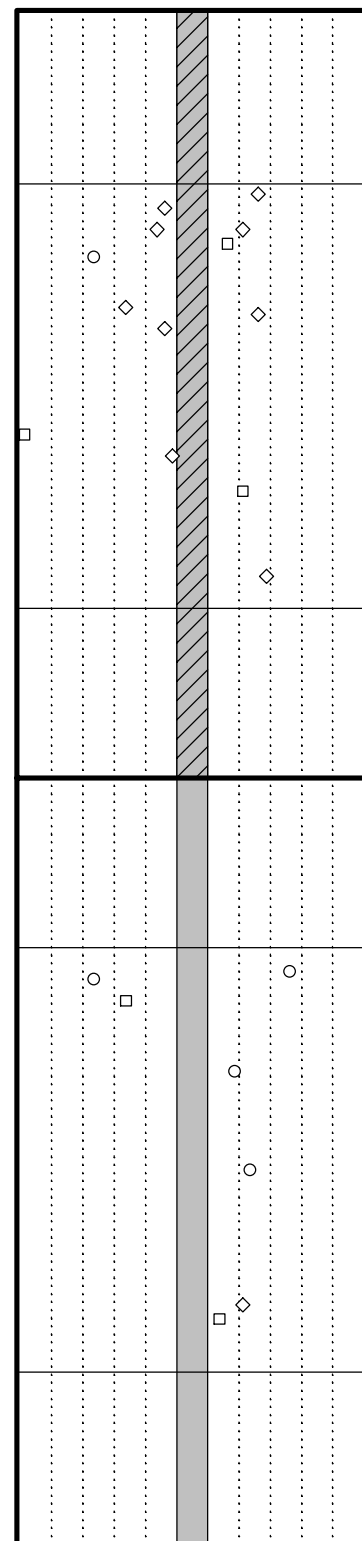


ABB. 47, s. rechts.

^{*)} Die drei Stadien werden in diesem Absatz im folgenden zu „Coccinelliden“ vereinfacht.

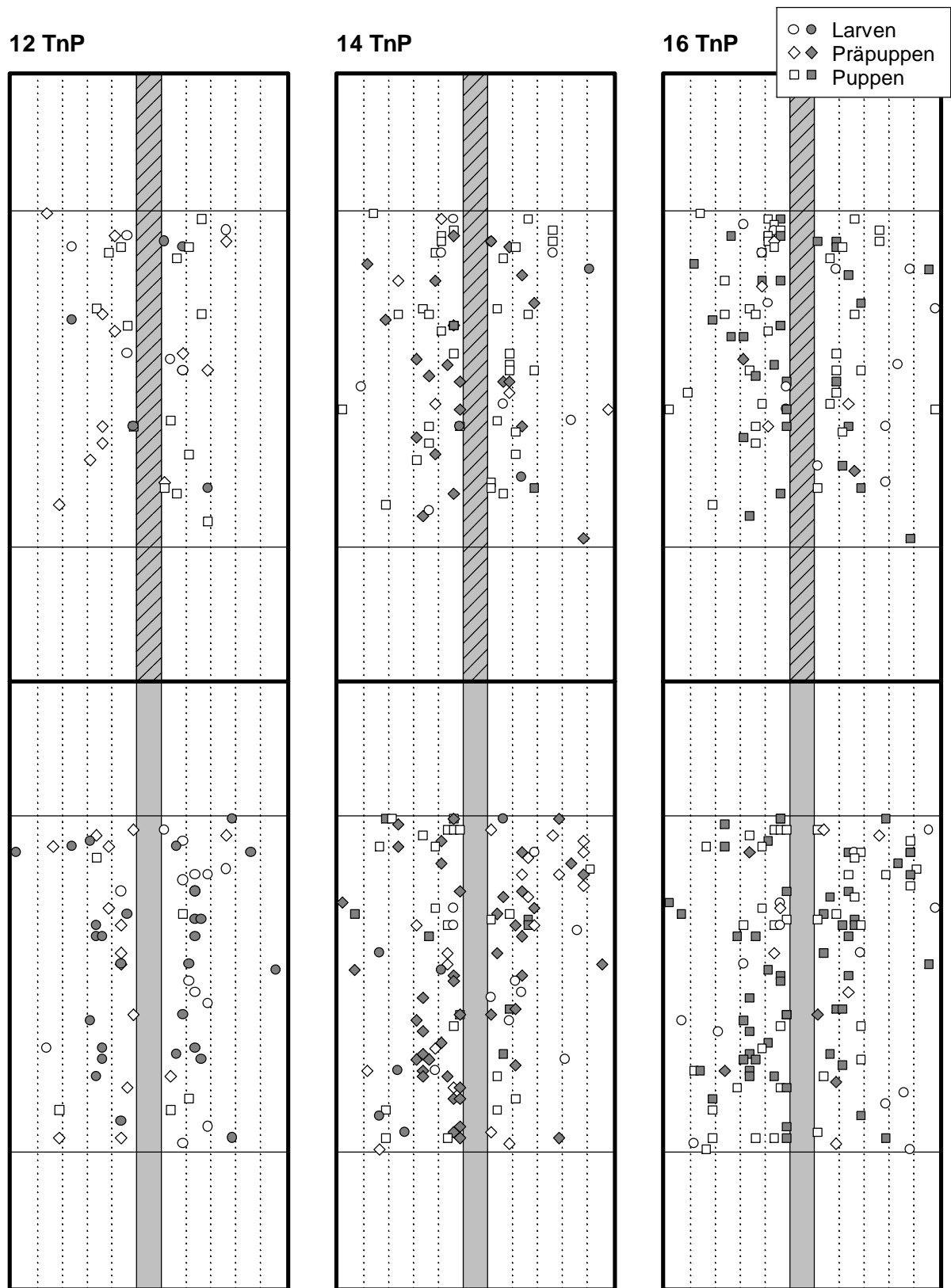


ABB. 47: Aufenthaltsorte von natürlich vorkommenden Coccinellidenlarven (L3 und L4), -präpuppen und -puppen (weiße Symbole, s. Legende) und der zusätzlich ausgebrachten Larven, deren Präpuppen und Puppen (graue Symbole) **auf den Salatpflanzen** in den Zählparzellen, einen Tag vor (10 TnP) sowie einen Tag (12 TnP), drei Tage (14 TnP) und fünf Tage (16 TnP) nach dem Mähen der unteren, nicht schraffierten Hälfte des Streifens (TnP = Tage nach Pflanzung des Salates).

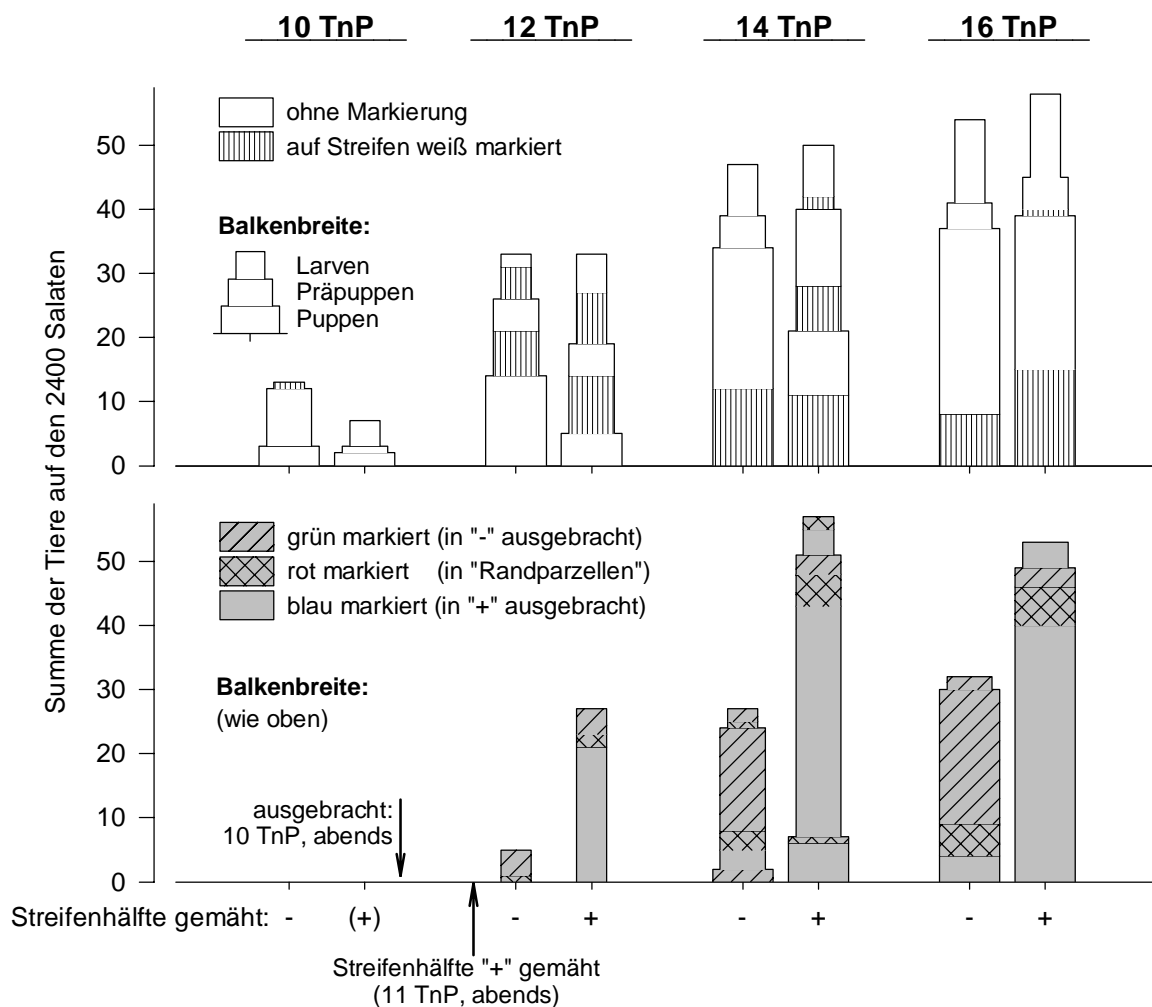


ABB. 48: Summen von (oben) natürlich vorkommenden Coccinellidenlarven (L3 + L4), -präpuppen und -puppen und (unten) zusätzlich ausgebrachten Larven, deren Präpuppen und Puppen **auf den Salatpflanzen** in den jeweiligen Zählparzellen neben der gemähten (+) und neben der nicht gemähten (-) Hälfte des Ackerbohnenstreifens, einen Tag vor (10 TnP) sowie einen Tag (12 TnP), drei Tage (14 TnP) und fünf Tage (16 TnP) nach dem Mähen des Streifens (TnP = Tage nach Pflanzung).

Sie nehmen in der Regel im Laufe der Zeit ab und sind in der Feldhälfte mit dem gemähten Streifen meist höher als in der Hälfte mit dem nicht gemähten Streifen. Die Verteilung der Coccinelliden auf den Salaten in Abhängigkeit der Entfernung zum Streifen war dabei in keinem Fall in den beiden Feldhälften zu unterscheiden (χ^2 -Tests für die jeweils gefundene Anzahl der Tiere^{*)}: natürlich vorkommende Coccinelliden: 12 TnP: $\chi^2 = 2,3$; FG = 10; 14 TnP: $\chi^2 = 11,0$; FG = 12; 16 TnP: $\chi^2 = 22,8$; FG = 14; zusätzlich ausgebrachte Coccinelliden: 12 TnP: $\chi^2 = 3,7$; FG = 4; 14 TnP: $\chi^2 = 6,5$; FG = 10; 16 TnP: $\chi^2 = 10,0$; FG = 11; alle: $P > 0,05$). In Abb. 49 sind auch die bereits beschriebenen Gegebenheiten hinsichtlich der absoluten Anzahl der Coccinelliden in den beiden Feldhälften deutlich zu erkennen. Demnach weisen die zusätzlich ausgesetzten Coccinelliden an allen Terminen eine höhere Anzahl in der Feldhälfte mit gemähten Ackerbohnen auf (Abb. 49 unten; 12 TnP: $t = 2,40$; 14 TnP: $t = 3,81$;

^{*)} (Dichte der Coccinelliden) * (120 Salatpflanzen) in jeder Abstandsklasse, vgl. Abb. 49. FG < 19, da einzelne Abstandsklassen wegen Erwartungswerten < 1 zusammengefaßt werden mußten

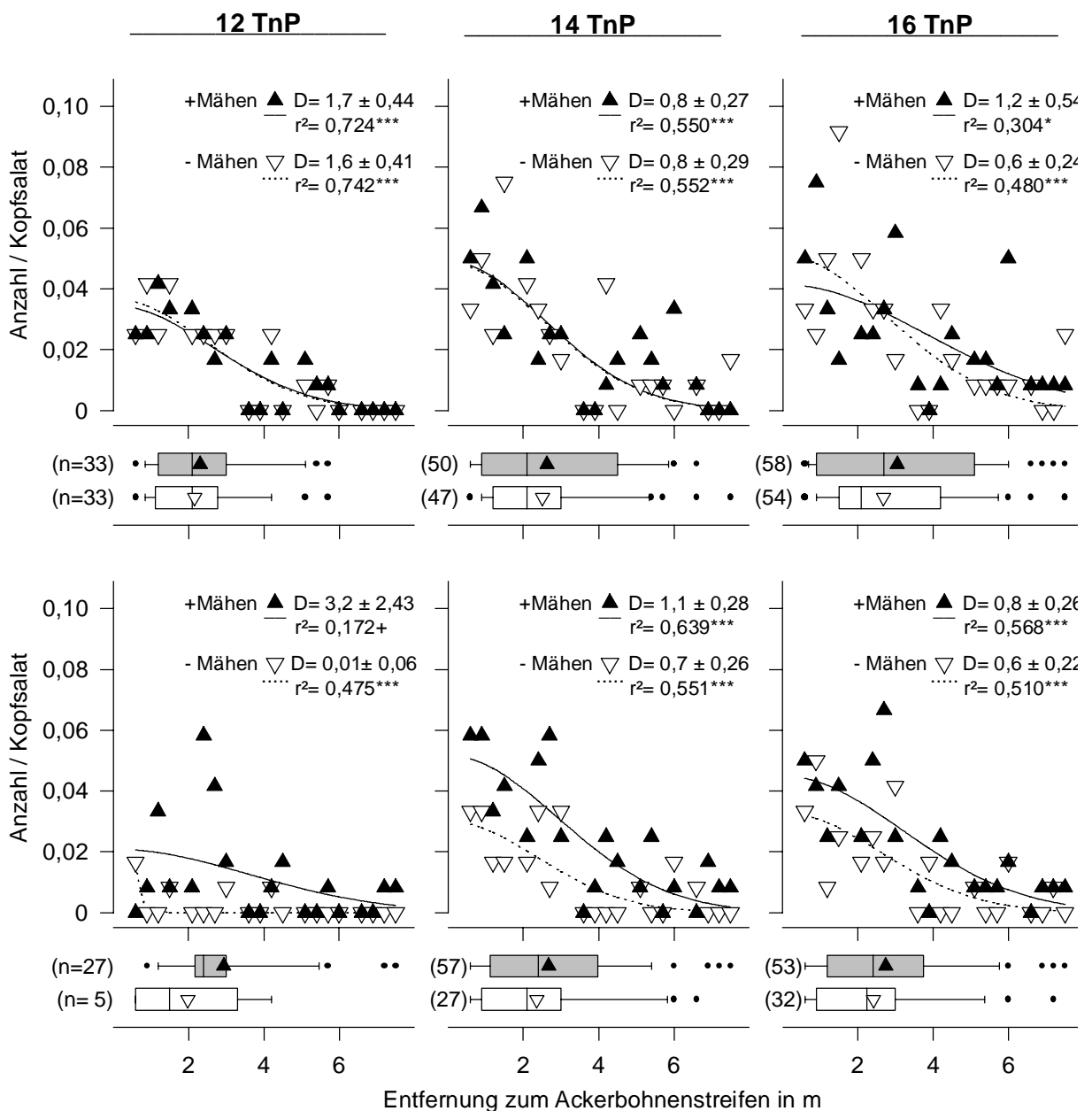


ABB. 49: Die Dichte von (**oben:**) natürlich vorkommende Coccinellidenlarven (L3 + L4), -präpuppen und -puppen und (**unten:**) zusätzlich ausgebrachte Larven, deren Präpuppen und Puppen auf den Salaten in Abhängigkeit der Entfernung zum Streifen, neben der gemähten (+Mähen) und neben der nicht gemähten (-Mähen) Hälfte des Ackerbohnenstreifens einen Tag (12 TnP), drei Tage (14 TnP) und fünf Tage (16 TnP) nach dem Mähen. (TnP = Tage nach Pflanzung des Salates; 120 Salate / Datenpunkt). Der Diffusionskoeffizient D (\pm SE) ergibt sich aus einer nichtlinearen Regression (Linien, vgl. Text; gepunktete Linien sind zum Teil durch durchgezogene überdeckt).

Die Boxplots zeigen die Verteilung der Entfernungen der gefundenen Tiere zum Streifen. Symbole in den Boxplots kennzeichnen Mittelwerte. Schwarze Punkte sind Einzelwerte außerhalb der 10 %- und 90 %-Quantilen (n = Gesamtzahl der Larven in der jeweiligen Variante).

16 TnP: $t = 2,58$; jeweils $FG = 19$ und $P < 0,05$), während für die natürlich vorkommenden Coccinelliden auch in dieser Hinsicht keine Unterschiede festzustellen sind (t -Tests für verbundene Stichproben für die in Abb. 49 oben dargestellten Dichten: 12 TnP: $t = 0,00$;

14 TnP: $t = 0,29$; 16 TnP: $t = 0,27$; jeweils $FG = 19$ und $P > 0,05$). Faßt man die von den einzelnen Coccinellidenlarven zurückgelegten Entfernungen in Boxplots zusammen, so ergeben sich ausnahmslos linksschiefe Verteilungen (Abb. 49). Die Boxplots zeigen ferner, daß sich die Hälfte der wiedergefundenen Coccinelliden weniger als drei Meter vom Streifen entfernten (Abb. 49).

5.5.2 Der Einfluß zusätzlicher Pflanzenstrukturen (Untersaat) und des Hungerzustandes der Coccinellidenlarven

In einem weiteren kurzzeitigen Versuch mit markierten Coccinellidenlarven wurden mit einer Untersaat und mit einer unterschiedlichen Futterversorgung der Larven zwei Faktoren variiert, von denen ein Einfluß auf deren Ausbreitung erwartet wurde.

Zum Zeitpunkt des Ausbringens der Larven befanden sich die Pflanzen der **Senfuntersaat** noch im Keimblattstadium, was bei einer durchschnittlichen Dichte von 449 ± 91 Pflanzen / m^2 eine mittlere Deckung von $7,0 \pm 1,9$ % ergab (jeweils $\bar{x} \pm SD$ von 4 Wdh.). Die Deckung des Salates, der 8 - 10 Blätter (> 2 cm) entwickelt hatte, wurde auf etwa 20 % und die von Unkräutern in den Parzellen ohne Untersaat auf $0,6 \pm 0,06$ % geschätzt. Bis zum Ende des Versuches, zwei Tage später, bildeten die Senfpflanzen das erste Laubblatt, welches aber bis zu diesem Zeitpunkt lediglich die Größe des Keimblattes erreichte, so daß sich die Deckung des Senfes nur unwesentlich verändert hat.

Die Dichte der **Blattläuse** auf den Salatpflanzen wurde nur am Ende des kurzen Versuches ermittelt. Sie lag bei durchschnittlich 48,2 Blattläusen / Pflanze. Hinsichtlich der Versuchsfaktoren war kein Unterschied festzustellen ($\bar{x}_{\log(x+1)} \pm SD$ von 4 Wdh.: Parzellen mit Senf: $1,71 \pm 0,075$; ohne Senf: $1,67 \pm 0,039$; Parzellen mit gefütterten Larven: $1,67 \pm 0,027$; mit nicht gefütterten Larven: $1,71 \pm 0,081$; ANOVA s. Tab. 12). Während sämtlicher Bonituren wurde lediglich eine einzige **natürlich vorkommende Coccinellidenlarve** im Larvenstadium L2 gefunden.

12 Tage nach Pflanzung des Salates wurden zwischen 20.00 und 22.00 Uhr in der Mitte der Parzellen jeweils 80 farbig markierte Coccinellidenlarven freigelassen. Bereits am darauffolgenden Vormittag, bei einer Zählung zwischen 8.00 und 12.00 Uhr, also durchschnittlich 13 Stunden nach dem Ausbringen der Larven, konnten deutliche Unterschiede in der **Anzahl der Larven in den einzelnen Parzellen** festgestellt werden (Abb. 50). Bei dieser Zählung wurden 75 % der in den Parzellen mit Senfuntersaat freigelassenen Larven und 65 % der in den Parzellen ohne Untersaat freigelassenen Larven wiedergefunden (Abb. 50, Abb. 51a). Von den wiedergefundenen blau oder weiß markierten Larven, die in den Parzellen mit Untersaat freigelassen wurden, waren 92 % noch in diesen Parzellen anzutreffen. Außerdem waren etwa ein Drittel (34 %) der wiedergefundenen Larven, die rot oder grün markiert in den Parzellen ohne Untersaat freigelassen wurden, in die Parzellen mit Untersaat eingewandert (Abb. 50, Abb. 51a). Beide Effekte zusammen hatten zur Folge, daß sich in den Parzellen mit Untersaat bereits 13 Stunden nach dem Ausbringen der Larven fast doppelt so viele Tiere wie in den

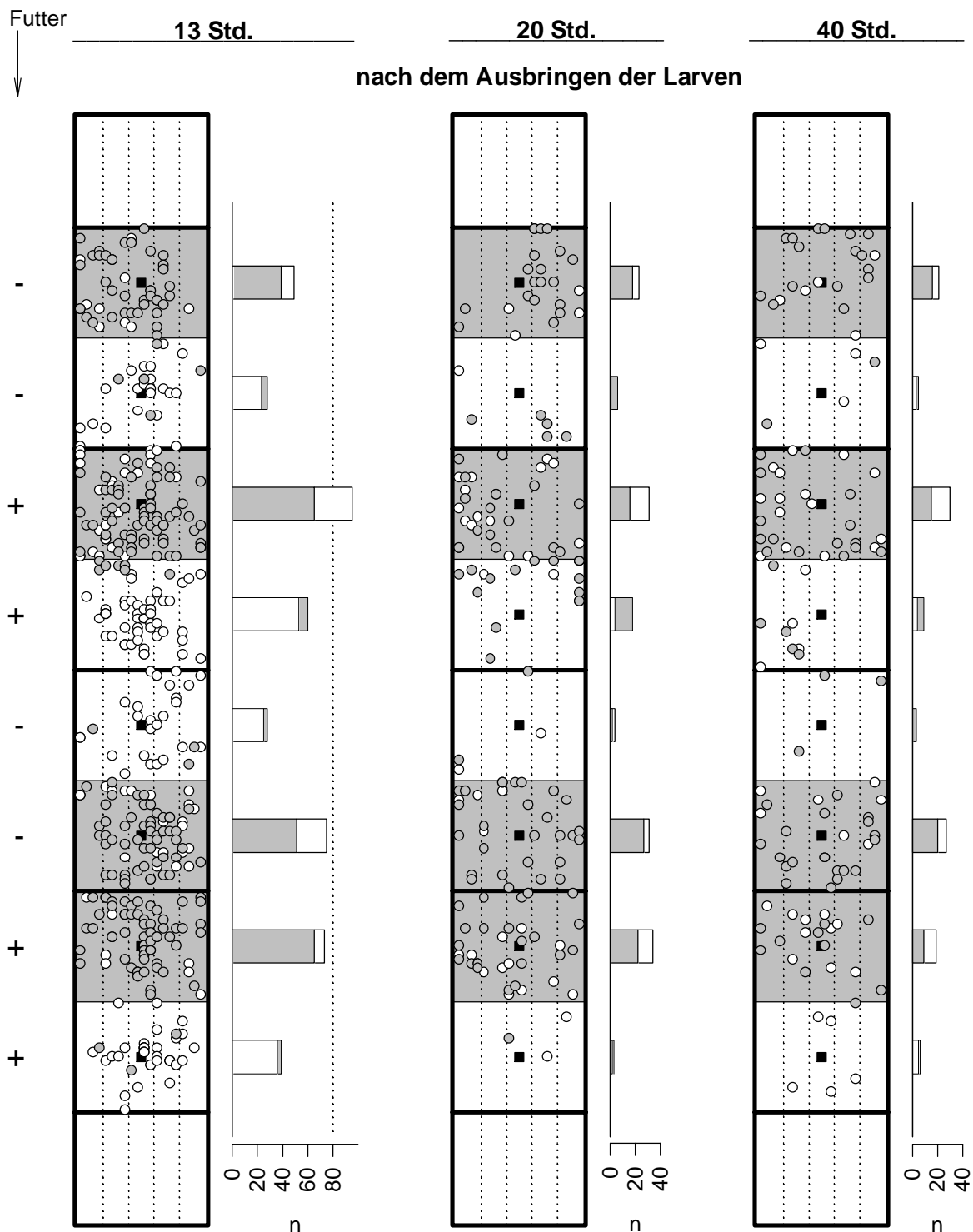


ABB. 50: Aufenthaltsort und Anzahl (n) der markierten Coccinellidenlarven in Salatparzellen mit (graue Flächen) oder ohne (weiße Flächen) Senfunter Saat zu drei verschiedenen Zeitpunkten. Jeweils die Hälfte der Larven wurde 20 Stunden vor dem Ausbringen mit (+) oder ohne (-) Futter gehalten. Ausbringungsort war jeweils die Parzellenmitte (■). Larven, die in Parzellen mit Senfunter Saat ausgebracht wurden, sind durch graue Punkte und graue Stapelbalken und solche, die in Parzellen ohne Senf ausgebracht wurden, durch weiße Punkte und weiße Stapelbalken gekennzeichnet. Die gepunktete Linie bei $n = 80$ zeigt die Anzahl der ausgebrachten Larven an.

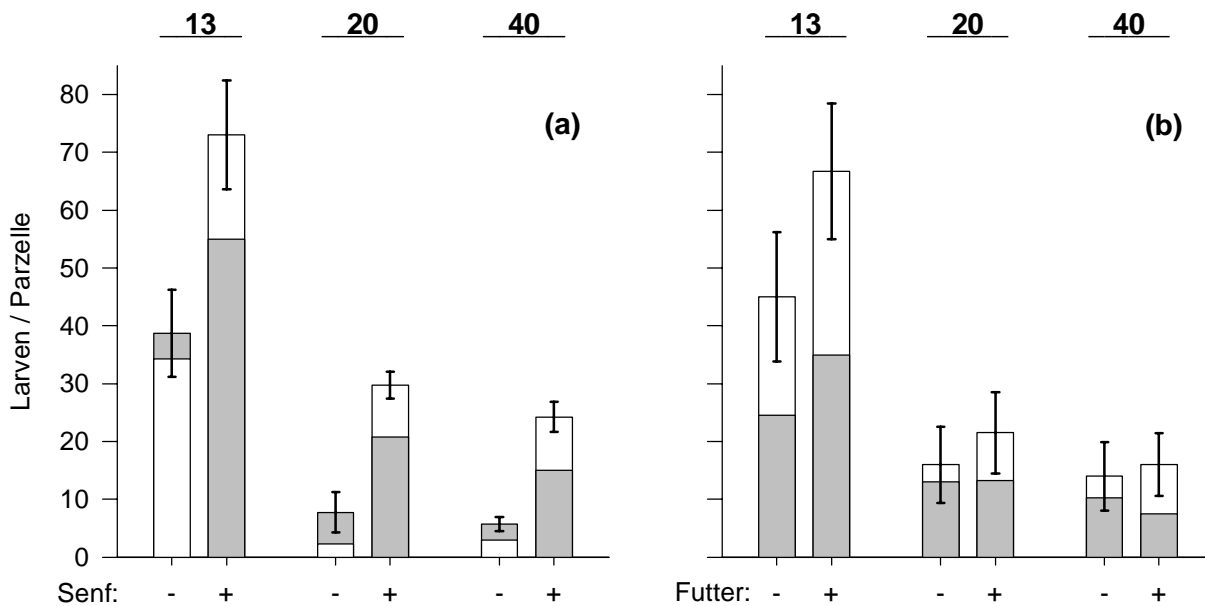


ABB. 51: Durchschnittliche Anzahl der Coccinellidenlarven zu verschiedenen Zeitpunkten (13 ... 40 Stunden nach dem Ausbringen) unterschieden nach dem Wiederfindungsort: **(a)** in Salatparzellen mit (+) oder ohne (-) **Senfuntersaat** und **(b)** in Parzellen, in denen Larven mit unterschiedlichem **Hungerzustand** (+/- Futter) freigelassen wurden. Der graue Teil der Balken kennzeichnet Larven, die in Parzellen mit Senf und der weiße Teil solche, die in den Parzellen ohne Senf ausgebracht wurden. Die Fehlerbalken (SE) beziehen sich auf die Gesamtzahl der Larven (jeweils $n = 4$ Wdh.).

TAB. 12: Varianzanalytischer Vergleich der Anzahl von Coccinellidenlarven und Blattläusen in Salatparzellen in Abhängigkeit des Wiederfindungsortes (vgl. Abb. 51) zu verschiedenen Zeitpunkten nach dem Ausbringen der Larven.

Variationsursache		SQ	FG	MQ	F	P
Coccinellidenlarven						
13 Stunden nach Ausbringen der Larven	Senf	2346,1	1	2346,1	11,72	0,027
	Hunger	946,1	1	946,1	4,73	0,095
	Senf x Hunger	0,1	1	0,1	0,00	0,981
	Versuchsfehler	800,5	4	200,1		
20 Stunden	Senf	968,0	1	968,0	25,64	0,007
	Hunger	60,5	1	60,5	1,60	0,274
	Senf x Hunger	0,0	1	0,0	0,00	1,000
	Versuchsfehler	151,0	4	37,8		
40 Stunden	Senf	684,5	1	684,5	32,21	0,005
	Hunger	8,0	1	8,0	0,38	0,573
	Senf x Hunger	4,5	1	4,5	0,21	0,669
	Versuchsfehler	85,0	4	21,3		
Blattläuse						
42 Stunden nach Ausbringen der Larven	Senf	0,00 ^{*)}	1	0,00 ^{*)}	0,67	0,458
	Hunger	0,00	1	0,00	0,59	0,485
	Senf x Hunger	0,00	1	0,00	0,06	0,822
	Versuchsfehler	0,02	4	0,00		

^{*)} Angaben entsprechen der (hier unbefriedigenden) Genauigkeit des SPSS-Moduls MANOVA.

Parzellen ohne Untersaat aufhielten (Abb. 50, Abb. 51a). An diesem ersten Boniturtermin war auch ein Effekt des Hungerzustandes der Larven festzustellen, welcher jedoch geringer war als derjenige der Senfuntersaat (Abb. 50, Abb. 51, Tab. 12). In den Parzellen, in denen gefütterte Larven freigelassen wurden, waren tendenziell ($P = 0,095$) mehr Tiere anzutreffen als in den Parzellen in denen hungrige Larven ausgebracht wurden (Abb. 50, Abb. 51b, Tab. 12). An den beiden darauffolgenden Boniturterminen, 20 und 40 Stunden nach Ausbringen der Larven nahm die Anzahl der wiedergefundenen Tiere deutlich ab. Es waren keine Unterschiede in Abhängigkeit des Hungerzustandes mehr zu erkennen, während der Einfluß der Senfuntersaat auf den Aufenthaltsort der Larven noch zunahm (Abb. 50, Abb. 51, Tab. 12).

Ein erster Überblick über die von den Larven **zurückgelegten Distanzen** ergibt sich, wenn man die Aufenthaltsorte der in Wiederholung *III* ausgesetzten Larven betrachtet, die durch die rote oder blaue Markierung von Larven in den anderen Wiederholungen unterschieden werden konnten (vgl. 4.3.3). 13 Stunden nach der Ausbringung waren 45 der in der Parzelle mit Senfuntersaat ausgebrachten, blau markierten Larven (83 % der 54 wiedergefundenen blauen) in der Ausbringungsparzelle wiederzufinden. Sechs der blauen Larven (11 %) befanden sich in der direkt benachbarten Parzelle mit Senf und drei Larven (6 %) in der direkt benachbarten Parzelle ohne Senf. Bei den rot markierten Larven, die in der Parzelle ohne Senfuntersaat ausgebracht wurden, war ein deutlich stärkerer Trend zur Ausbreitung zu beobachten. Hier wurden nur noch 16 Larven (31 %) in der Ausbringungsparzelle gefunden, wohingegen sich 24 Larven (47 %) in der benachbarten Parzelle mit Senf und acht Larven (16 %) in der benachbarten Parzelle ohne Senf befanden. Darüberhinaus hatten drei der rot markierten Larven (6 %) bereits die benachbarten Parzellen durchquert und waren in den übernächsten Parzellen anzutreffen.

Entsprechend der Auswertung des 1994 durchgeführten Versuches (Abb. 47, Abb. 49) wurden auch für diesen Versuch die Dichten der Coccinellidenlarven in Beziehung zum Abstand vom Ausbringungsort gesetzt. Zur Vergleichbarkeit der beiden Versuche^{*)} wird hier zunächst ebenfalls die eindimensionale Ausbreitung in Quer- und in Längsrichtung des Feldes dargestellt (Abb. 52), bevor zusätzlich auf die zweidimensionale Ausbreitung eingegangen wird (Abb. 53).^{**)}

Wie im vorhergehenden Versuch war auch 1996 am ersten Zähltermin eine sehr deutliche Abnahme der Larvendichte in Abhängigkeit von der Entfernung zum Ausbringungsort festzustellen, die durch das **Diffusionsmodell** nach RUDD & GANDOUR (1985) gut beschrieben wird (Abb. 52). Für die eindimensionale Ausbreitung liegen die Diffusionskoeffizienten mit

^{*)} Die Abszissen weisen 1994 und 1996 in den entsprechenden Abbildungen denselben Maßstab auf. Die Ordinaten in Abb. 52 wurden gegenüber Abb. 49 entsprechend der unterschiedlichen Dichte der ausgebrachten Larven angepaßt (1994: 7,5 Larven / lfm; 1996: punktförmige Ausbringung, die umgerechnet 12,8 Larven / lfm in Quer- und 10,7 Larven / lfm in Längsrichtung entspricht).

^{**)} 13 Stunden nach Ausbringung war eine Ausbreitung über die benachbarte Parzelle hinaus für die blauen Larven gar nicht und für die roten Larven nur in drei Fällen zu beobachten (s.o.). Daher konnten für diesen Termin auch andersfarbig markierte Larven mit geringem Fehler einem Ausbringungsort in fünf von acht möglichen Ausbreitungsrichtungen zugeordnet werden (vgl. 4.4.4). In Längsrichtung und für die zweidimensionale Ausbreitung gehen dadurch jeweils 410 Larven in die Auswertungen ein, während in Querrichtung alle 447 am ersten Zähltermin wiedergefundenen Larven berücksichtigt werden konnten.

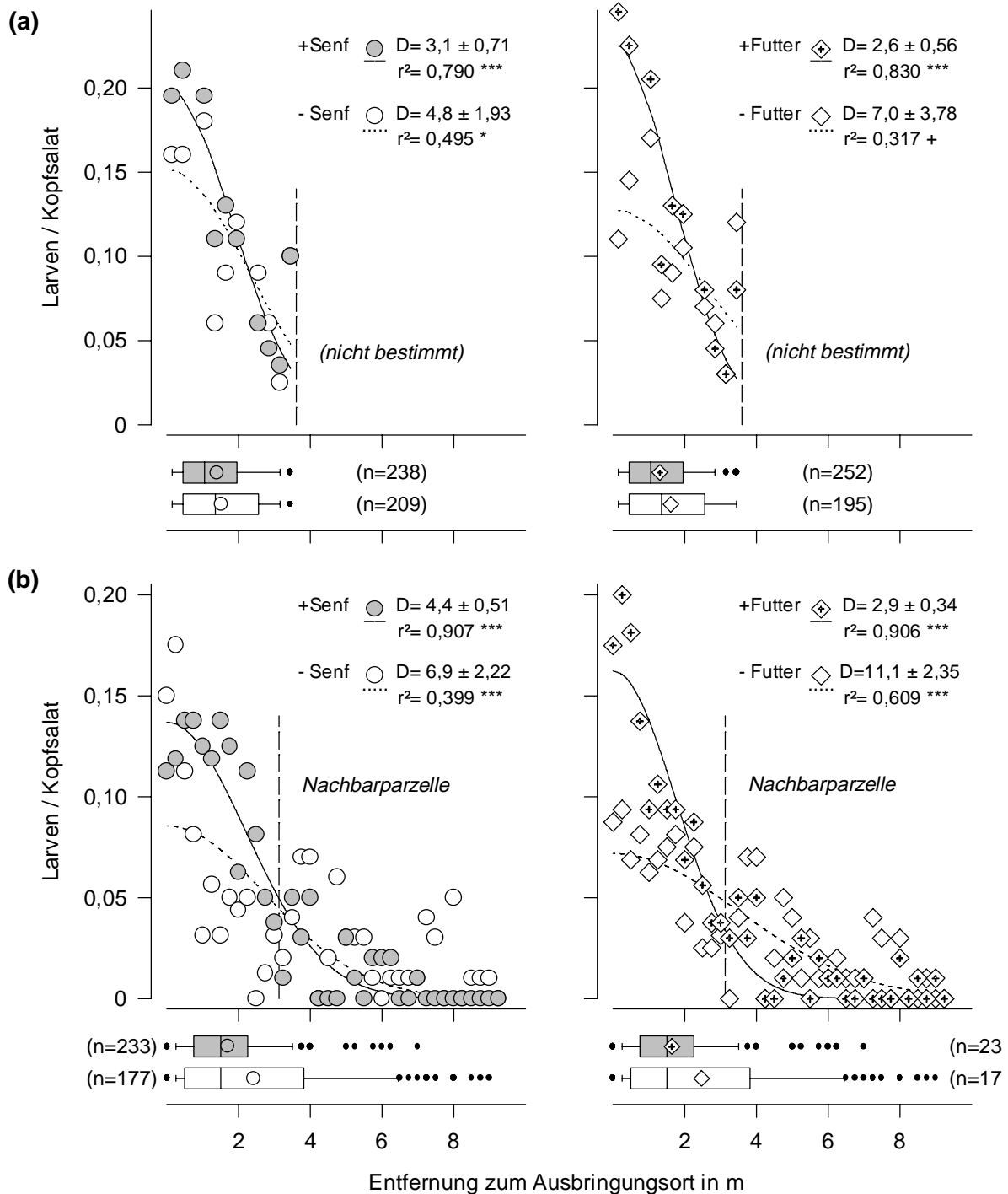


ABB. 52: Die **eindimensionale Ausbreitung** markierter Coccinellidenlarven **(a)** in Quer- und **(b)** in Längsrichtung eines Salatfeldes: Die Dichte der Larven, die **(links)** in Salatparzellen mit oder ohne eine Senfuntersaat (+/- Senf) ausgebracht wurden beziehungsweise, die **(rechts)** einen unterschiedlichem Hungerzustand (+ / - Futter) aufwiesen, jeweils in Abhängigkeit der Entfernung zum Ausbringungsort, 13 Stunden nach dem Ausbringen der Larven. Der Diffusionskoeffizient D (\pm SE) ergibt sich aus einer nichtlinearen Regression (Linien, vgl. Text; in **(a)**: 200 Salate / Datenpunkt; in **(b)**: \emptyset 118 Salate / Datenpunkt).

Die Boxplots zeigen die Verteilung der Entfernungen der gefundenen Larven zum Streifen. Symbole in den Boxplots kennzeichnen Mittelwerte. Schwarze Punkte sind Einzelwerte außerhalb der 10 %- und 90 %-Quantilen (n = Gesamtzahl der Larven in der jeweiligen Variante). In **(b)** ist die Aussagefähigkeit der Boxplots durch eine geringere Anzahl der berücksichtigten Salate ab Beginn der Nachbarparzelle allerdings stark beeinträchtigt. Ein Vergleich der 4 Boxplots innerhalb von **(b)** ist aber möglich, da dies für alle Varianten in gleichem Maße zutrifft.

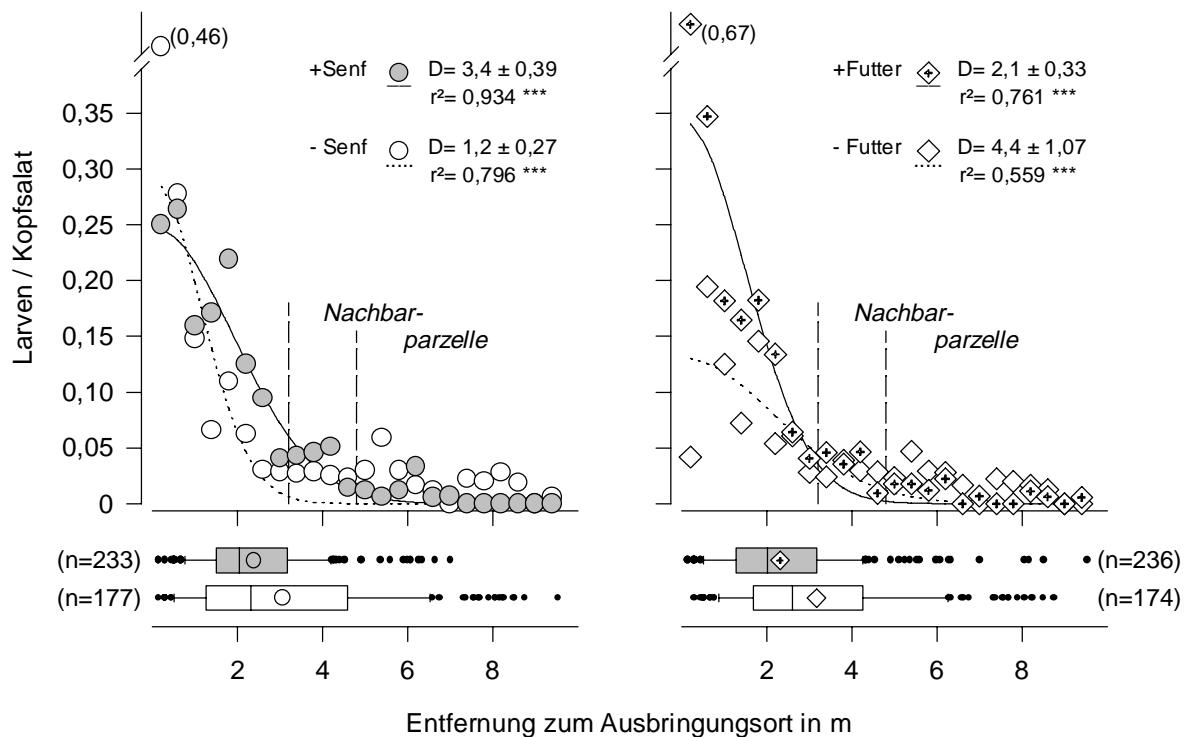


ABB. 53: Wie Abb. 52, hier für die **zweidimensionale Ausbreitung** (\emptyset 188 Salate / Datenpunkt). Die Grenze zur Nachbarparzelle liegt im Bereich zwischen den beiden gestrichelten Linien, bedingt durch einen unterschiedlichen Anteil der Querrichtung an der zweidimensionalen Entfernung der Larven zum Ausbringungsort. Für die Boxplots gilt dasselbe wie in Abb. 52b.

Werten zwischen 2,6 und 11,1 höher als im 1994 durchgeführten Versuch. Sie weisen für die in Parzellen ohne Senfuntersaat ausgebrachten sowie für hungrige Larven jeweils höhere Werte auf und sind in Längsrichtung jeweils etwas höher als in Querrichtung (Abb. 52). Allerdings ließen sich in Querrichtung für die Verteilungen der Larven weder in Abhängigkeit der Senfuntersaat (χ^2 -Tests für die absolute Anzahlen der Tiere: $\chi^2 = 6,75$; FG = 9; $P > 0,05$) noch in Abhängigkeit des Hungerzustandes der Larven ($\chi^2 = 11,74$; FG = 9; $P > 0,05$) Unterschiede nachweisen. Dagegen ist in Längsrichtung für beide Faktoren ein Einfluß auf die Verteilung der Larven gesichert (χ^2 -Tests^{*)}: +/- Senf: $\chi^2 = 81,1$; FG = 26; $P < 0,001$; +/- Futter: $\chi^2 = 44,1$; FG = 26; $P < 0,05$).

Auch bei Betrachtung der zweidimensionalen Ausbreitung hat sowohl die Senfuntersaat (χ^2 -Test^{*)}: $\chi^2 = 79,2$; FG = 18; $P < 0,001$) als auch der Hungerzustand der Larven ($\chi^2 = 119,4$; FG = 18; $P < 0,001$) einen Einfluß auf die Verteilung der Larven (Abb. 53). Wie in Längsrichtung, ist auch für die zweidimensionale Ausbreitung der Diffusionskoeffizient für die hungrigen Larven höher (Abb. 53 rechts). Im Fall der Senfuntersaat widerspricht das zweidimensionale Modell mit einem höheren Diffusionskoeffizient für Larven, die in Parzellen mit einer Untersaat ausgesetzt wurden, allerdings dem Ergebnis der eindimensionalen

^{*)} Die Anzahl der Tiere wurde auf die durchschnittliche Anzahl der berücksichtigten Salate normiert: (Dichte der Larven) * (durchschnittliche Salatzahl). Jeweils FG < 37 (Längsrichtung) bzw. FG < 23 (zweidimensional), da einzelne Abstandsklassen wegen Erwartungswerten < 1 gepoolt wurden.

Ausbreitung. Dies beruht aber vorwiegend auf zwei hohen Werten in den beiden Abstandsklassen nahe des Ausbringungsortes (Abb. 53 links), die aufgrund der konzentrischen Kreise im zweidimensionalen Fall nur einen relativ geringen Stichprobenumfang beinhalten.

Die Boxplots in Abb. 52 und Abb. 53 zeigen, daß 13 Stunden nach dem Ausbringen ein Mehrzahl der Larven noch in wenigen Metern Abstand zum Ausbringungsort anzutreffen waren. Die Distanzen in denen die Larven wiedergefunden wurden, waren durch die Senfuntersaat verringert und durch den Entzug des Futters vergrößert (t-Test für unabhängige Stichproben: in Längsrichtung^{*)}: FG = 256; $t = 3,59$; $P < 0,001$; zweidimensional^{*)}: FG = 267; $t = 3,43$; $P = 0,001$; in Querrichtung allerdings: FG = 445; $t = 1,25$; $P = 0,210$). In den Boxplots ist ferner zu sehen, daß hungrige Larven weiter vom Ausbringungsort entfernt waren als solche, denen vor der Ausbringung ausreichend Blattläuse zur Verfügung standen (in Querrichtung: FG = 445; $t = 3,12$; $P = 0,002$; in Längsrichtung^{*)}: FG = 310; $t = 4,28$; $P < 0,001$; zweidimensional^{*)}: FG = 320; $t = 4,58$; $P < 0,001$).

^{*)} t-Test für inhomogene Varianzen, dadurch jeweils $FG < 408$.

6.1 Kritische Betrachtung der verwendeten Methoden

Die **Versuche zur saisonalen Dynamik** von Blattläusen und Blattlausprädatoren wurden ergänzend zu den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen über drei Jahre an jeweils nur einem Standort durchgeführt. Da die Prozesse, die mit diesen Versuchen beschrieben werden konnten, von großer Relevanz für die gärtnerische Praxis sind (vgl. 6.7), sollten diese in weiteren, für die Salatproduktion wichtigen Regionen überprüft und regional quantifiziert werden. Dabei ist es sicher sinnvoll, die saisonale Dynamik auf eine physiologische Zeitskala zu beziehen. Bei einer genaueren Quantifizierung wäre jedoch zu beachten, daß die Temperaturen auf der Pflanze von denjenigen einer benachbarten Wetterstation durchaus abweichen können (RAWORTH *et al.* 1984). Im Fall von Salat könnte darüberhinaus die Kopfbildung einen zusätzlichen Einfluß auf die Temperaturen am Ort des Blattlausbefalls ausüben.

In den **Versuchen mit Ackerbohnenstreifen** im Salatfeld wurden jeweils vier Wiederholungen ausgewiesen, die aufgrund der räumlichen Anordnung aber als Pseudoreplikationen anzusehen sind (HURLBERT 1984, vgl. 4.3.2). Eine wünschenswerte mehrfache Wiederholung von Varianten mit und ohne Ackerbohnenstreifen war mit den zur Verfügung stehenden Flächen nicht möglich. Eine randomisierte Blockanlage mit und ohne Streifen innerhalb eines einzelnen Feldes wurde verworfen, da die Varianten auf kleinem Raum nicht unabhängig voneinander gewesen wären (vgl. SHANDS *et al.* 1972, BERGELSON & KAREIVA 1987). Auch VAN DRIESCHE & BELLOWS (1996: 266) empfehlen, für Versuche zur Förderung von Nützlingen weniger und dafür größere Versuchseinheiten zu verwenden, um „biologischen Realismus auf Kosten einer verringerten statistischen Aussagekraft“ zu gewinnen. Um die Unabhängigkeit der Varianten mit und ohne Streifen so weit wie möglich zu gewährleisten, wurde in den Versuchen auf einen möglichst großen Abstand (125 - 200 m) zwischen den beiden Flächen geachtet. Eine gute Vergleichbarkeit der beiden Felder besteht aber dennoch durch den homogenen, sandigen Boden, die mineralische Düngung, eine optimale Wasserversorgung über die künstliche Beregnung und die kurze Kulturdauer.

Neben einem Vergleich von Flächen mit und ohne Ackerbohnenstreifen wurde versucht, **kleinräumige Auswirkungen** der Streifen innerhalb der jeweiligen Flächen zu erfassen. Dies gelang mit entsprechenden Versuchsanlagen und einer relativ hohen Auflösung der Zählungen in Zeit und Raum (5.4) sowie über den ergänzenden Versuch zur Ausbreitung der Coccinellidenlarven (5.5.1). Dagegen kann der **großräumig** wirkende Prädationsdruck in den vorliegenden Untersuchungen nur als Einflußfaktor von außen betrachtet werden. Aufgrund der hohen Dichten von Coccinelliden auf den Ackerbohnen wäre auch eine großräumige Erhöhung des Prädationsdrucks mit Hilfe der Streifen denkbar (vgl. HONEK 1982) - dies würde allerdings einen Streifenanbau voraussetzen, der im regionalen Maßstab einen nennenswerten Umfang

einnimmt. Auch Untersuchungen zu dieser Frage müßten dementsprechend großräumig angelegt werden.

Wie bei allen Methoden zur Ermittlung von absoluten Populationsdichten werden auch bei der **direkten visuellen Zählung** die Dichten eher unterschätzt und niemals überschätzt (SOUTHWOOD 1978: 130). Im allgemeinen wird die direkte Zählung jedoch als sehr verlässlich bewertet (WHITCOMB & Godfrey 1991). Im frühen Entwicklungsstadium eignen sich Salatpflanzen sehr gut für dieses Verfahren, später steigt der Aufwand mit der zunehmenden Blattmasse allerdings stark an. In weiteren Arbeiten wäre daher zu prüfen, inwieweit arbeitssparende Extraktionsverfahren (vgl. SOUTHWOOD 1978) trotz der Kopfbildung auch für Blattläuse auf Salat eingesetzt werden könnten. Eine Berücksichtigung ausschließlich adulter Tiere (vgl. REININK & DIELEMAN 1993 und ELLIS *et al.* 1996) hat zwar den Vorteil einer klaren Zuordnung der gezählten Tiere zu den verschiedenen Blattlausarten, gleichzeitig aber den Nachteil viel geringerer Individuenzahlen, die den Verlauf der Blattlausdichten nur ungenau widerspiegeln.

BROADBENT *et al.* (1951) nennen einen **Stichprobenumfang** von 20 Pflanzen für eine „vernünftige Schätzung“ der Blattlausdichte auf Salat. Nach den hier vorliegenden Ergebnissen ist der Erfassungsfehler allerdings stark vom Mittelwert der Populationsdichte abhängig (5.2.1). Demnach wird mit dem Stichprobenumfang von 20 Pflanzen bei einer durchschnittlichen Dichte von 8 Blattläusen / Pflanze eine Güte der Erfassung SE / \bar{x} von 0,25 erzielt (Abb. 12a), die nach SOUTHWOOD (1978: 7) für Schädlinge mit einer starken Variation der Populationsdichte anzustreben ist. Bei einer Dichte von 50 Blattläusen / Pflanze reichen dagegen bereits 10 Pflanzen für dieselbe Güte aus, während bei 1 Blattlaus / Pflanze 46 Pflanzen notwendig wären. In der vorliegenden Untersuchung stand das Schema zur sequentiellen Erfassung von Populationsdichten (Abb. 12a) noch nicht zur Verfügung. Daher wurde mit einem zuvor festgelegten Stichprobenumfang gearbeitet, der allerdings meist zu Anfang der Pflanzenentwicklung und somit bei niedrigen Blattlausdichten größer war. Die anzustrebende Güte SE / \bar{x} von 0,25 war bei Dichten über 10 Blattläusen / Pflanze in der Regel erreicht, während geringere Populationsdichten häufig mit einem größeren Fehler behaftet sind und somit mit größerer Vorsicht zu interpretieren sind (Abb. 8). In weiteren Versuchen sollte zur Arbeitserleichterung mit sequentiellen Methoden zur Erfassung der Populationsdichte gearbeitet werden, wofür das erarbeitete Schema (Abb. 12a) dienen kann.

Da die Populationsdichten von **Blattlausprädatoren** mit wenigen Ausnahmen deutlich geringer waren als diejenigen der Blattläuse, ist für die Prädatoren die Genauigkeit der Erfassung kritischer einzuschätzen. So reichte offensichtlich der Stichprobenumfang für eine befriedigende Erfassung der Dichten der stark geklumpte Coccinellideneier nicht immer aus (vgl. Abb. 24e und Fußnote S. 59). Eier von Syrphiden wurden nicht berücksichtigt, da sich deren Erfassung im Feld als sehr zeitaufwendig und fehleranfällig erwies. Dementsprechend dürften kleine, frisch geschlüpfte Prädatorenlarven einen höheren Erfassungsfehler aufweisen als spätere Stadien, was auch den Erfahrungen anderer Autoren entspricht (z. B. BANKS 1955, SCHNELLE 1995). Das Ausmaß der Prädation wird dadurch aber nur wenig unterschätzt, da die

Fraßkapazität der frühen Larvenstadien noch gering ist (TENHUMBERG 1993, HODEK & HONEK 1996). Im allgemeinen scheint der gewählte Stichprobenumfang für die Schätzung der Prädatorendichte ausreichend gewesen zu sein, da Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten sowie Muster in Zeit und Raum festzustellen waren (5.3, 5.4) und sich Entwicklungen der Blattlausdichte durch die stenophagen Blattlausprädatoren in den festgestellten Dichten weitgehend erklären ließen (5.4.4). Leicht flüchtende Prädatorengruppen wie adulte Chrysopiden und Syrphiden sind für den Prädationsdruck nur von indirekter Bedeutung und wurden in der vorliegenden Arbeit nicht erfaßt. Der Einfluß weiterer, auch polyphager Prädatorengruppen und von Parasitoiden wäre in weiteren Studien zu überprüfen.

Wie bereits beschrieben (4.4.2), stellt der Quotient der Dichte aktiver Stadien der Prädatoren zur Dichte der Blattläuse nur eine grobe Schätzung des **Prädationsdrucks** dar. Das Erkennen relevanter Einflußgrößen und deren quantitative Erfassung im Feldversuch ist sicherlich mit einem großen Aufwand und mit methodischen Schwierigkeiten verbunden. Alternativ dazu könnte der Prädationsdruck auch indirekt über dessen Abhängigkeit von der Wachstumsrate der Blattlauspopulationen (vgl. 5.3.3) bestimmt werden. Denkbar wäre ein Verfahren mit blattlausbesetzten Fangpflanzen in einem einheitlichen Entwicklungsstadium mit standardisierter anfänglicher Dichte der Blattläuse und mit einem definierten Zeitraum, in dem diese der Prädation ausgesetzt sind.

In den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen wurden **Gazekäfige** zur Erfassung des Effektes der Streifen installiert. Da Unterschiede zwischen den Käfigvarianten jedoch erst kurz vor der Erntereife des Salates festzustellen waren und zu diesem Zeitpunkt die aus der Umgebung zufliegenden Prädatoren einen sehr viel stärkeren Einfluß ausübten als die von den Streifen kommenden (5.4.2), erwiesen sich die Käfige als eindrucksvolle Möglichkeit zur Demonstration des Potentials der natürlich zufliegenden Prädatoren. Aufgrund der starken Erhöhung der Blattlausdichte in den geschlossenen Käfigen ist ein spätes Eindringen kleinerer Stadien der Prädatoren kaum zu verhindern (vgl. LUCK *et al.* 1988), was neben anderen Faktoren (vgl. 6.3) ebenfalls eine Ursache für verringerte Wachstumsraten der Blattlauspopulationen gegen Ende der Versuche in den geschlossenen Käfigen sein könnte.

Die **Barberfallen** eigneten sich aufgrund der relativ geringen Fangzahlen - selbst nach der Vergrößerung der Fangbreiten der Leitkreuze im zweiten Versuchsjahr - nur sehr eingeschränkt zur Erfassung der zeitlichen und räumlichen Dynamik der stenophagen Blattlausprädatoren (5.4.3). Hinsichtlich der Coccinelliden erbrachten sie aber eine nützliche Bestätigung der Ergebnisse der Zählungen auf den Pflanzen mit einer zweiten Methode und sie zeigten die Ausbreitung ackerbohnenpezifischer Blattläuse nach dem Mähen der Streifen auf (vgl. 6.5).

In den Versuchen zur Ausbreitung von Coccinellidenlarven waren keine Hinweise auf eine Beeinträchtigung der Larven durch die **Markierung** zu erkennen. Sowohl im Feldversuch als auch bei mehreren in Plastikgefäßen gehaltenen Kontrollgruppen war unabhängig von der Markierungsfarbe eine normale Weiterentwicklung der Larven bis zum adulten Tier zu beobachten.

Als erste Möglichkeit zur Abschätzung der erzielten **Suchgenauigkeit** in diesen Versuchen können die Wiederfindungsraten der unbeweglichen Coccinellidenpräpuppen und -puppen im Versuchsjahr 1994 dienen. So wurden bei ortsgenauer Betrachtung einzelner Fundorte von den 14 Tage nach Pflanzung gefundenen 75 markierten und 79 natürlich vorkommenden Präpuppen und Puppen zwei Tage später 88 % beziehungsweise 84 % wiedergefunden.

Als zweite Möglichkeit läßt sich die definierte Zahl der freigelassenen markierten Larven als Ausgangspunkt für die Abschätzung der Suchgenauigkeit verwenden. Die höchste Wiederfindungsrate von 75 % wurde **1996** für die in den Parzellen mit Senfuntersaat freigelassenen Larven 13 Stunden nach der Ausbringung erzielt. Zu diesem Zeitpunkt hatten 8 % der Larven die Ausbringungspartellen in Längsrichtung bereits verlassen. Wenn eine ähnliche Größenordnung für die Ausbreitung in Querrichtung und damit für das Verlassen der Versuchsfläche angenommen wird, so ergibt sich wiederum eine Suchgenauigkeit von über 80 %. Ein geringerer Anteil wiedergefundener Larven in anderen Parzellen ist nicht auf eine schlechtere Suchgenauigkeit, sondern auf die Versuchsfaktoren zurückzuführen. Dies gilt beispielsweise für die in den Parzellen ohne Senfuntersaat ausgebrachten Larven, die eine stärkere Tendenz zur Ausbreitung aufwiesen, wodurch der Anteil an Larven, die das Feld bereits verließen, höher ist.

Die deutlich geringeren Wiederfindungsraten im Jahr **1994** sind zum Teil durch die Versuchsanlage zu erklären. Hierbei ist insbesondere zu beachten, daß die Larven sich nur langsam aus dem 1,5 m breiten Ackerbohnenstreifen heraus in die benachbarten Zählparzellen hinein ausbreiteten (5.5.1). Dies ist auf die noch vorhandene Beute Pflanzenstruktur zurückzuführen, was beides durch das Mähen nicht sofort, sondern erst im Verlauf der folgenden Tage entzogen wird. Drei Tage nach dem Mähen lag die Wiederfindungsrate in der Feldhälfte mit gemähten Ackerbohnen bei 38 % der potentiell zu findenden Larven.^{*)} Wenn ähnlich wie 1996 etwa 10 % der Larven die Versuchsfläche verließen^{**)} und die Suchgenauigkeit wiederum über 80 % lag, so können diese Larven auf den abgemähten Ackerbohnenresten auf einen Anteil von 30 - 40 % der potentiell zu findenden Larven geschätzt werden.^{***)} Ein Teil der Larven könnte aber auch auf die noch stehenden Ackerbohnen gelangt sein, die auch für die Larven aus der anderen Feldhälfte als „sink“ in Frage kommen.

^{*)} 100 % würde den 150 Larven entsprechen, die auf der Länge der Zählparzelle ausgebracht wurden (vgl. 4.3.3).

^{**) 1996} war die Entfernung vom Ausbringungsort bis zum Rand des Versuchsfeldes zwar etwa doppelt so groß wie 1994, andererseits waren 1996 die Zählungen über einen längeren Zeitraum verteilt. Ein hoher Anteil von Larven, die das Versuchsfeld verließen, ist auch aufgrund der Verteilung der Larven im Feld (Abb. 49) nicht wahrscheinlich.

^{***)} Eine Erhebung der Larvendichte auf den Ackerbohnenresten mittels Stechrahmen (n = 12) ergab 1 Larve / 0,75 m², was umgerechnet auf die Länge der Zählparzelle 40 Larven bzw. 27 % der potentiell zu findenden Larven entspricht. Aufgrund des geringen Stichprobenumfangs ist dies jedoch eine sehr ungenaue Schätzung.

6.2 Artenspektren und Parameter der Aggregation von Blattläusen auf Kopfsalat

Geflügelte Blattläuse werden während ihres Distanzfluges in höheren Luftschichten gleichmäßig verteilt und dabei in ihrer Artenzusammensetzung stark durchmischt (MOERICKE 1955, TAYLOR 1984). Der Anteil der auf Salat besonders schädlichen Blattlausarten *Nasonovia ribisnigri* und *Macrosiphum euphorbiae* am Artenspektrum **alater Blattläuse in der Luft** ist relativ gering. In Großbritannien, wo seit langem ein Netz von Saugfallen zur routinemäßigen Überwachung des Blattlausfluges betrieben wird, lag der Anteil von *N. ribisnigri* im zehnjährigen Durchschnitt bei lediglich 0,1 % und derjenige von *M. euphorbiae* bei 0,4 % der aufgeführten 30 wichtigsten Blattlausarten (TAYLOR *et al.* 1981). Auch in den weniger umfangreichen deutschen Untersuchungen in Aschersleben, Göttingen und Stuttgart erreichten die beiden Blattlausarten nur Anteile in einer ähnlichen oder in einer noch geringeren Größenordnung (KARL 1992, SCHLIEPHAKE *et al.* 1996, DR. W. MEYER ZU BRICKWEDDE, pers. Mitt.).

Nach einem mehr oder weniger weiten Distanzflug gehen Blattläuse in einen Befallsflug in geringerer Höhe über. Hier wirken Reflexionen im gelbgrünen Spektralbereich auf die meisten Blattlausarten als relativ unspezifische Landereize, was durch einen Kontrast zu einem dunkleren Hintergrund verstärkt wird (MOERICKE 1955, KENNEDY *et al.* 1961). Das Artenspektrum der Blattläuse **in Gelbschalen** ist entsprechend vielfältig und in keinem Fall wird *N. ribisnigri* oder *M. euphorbiae* zu den häufigeren Blattlausarten gezählt (MOERICKE 1955, MÜLLER 1964, GONZALEZ & RAWLINS 1968, MÜLLER 1975, KARL 1992). In der Umgebung von Rostock hatte *M. euphorbiae* einen Anteil von 2,0 % am Gesamtfang in ICI-Gelbschalen (THIEME *et al.* 1994, zu *N. ribisnigri* keine Angaben). Dies entspricht größenordnungsmäßig den hier vorliegenden Untersuchungen mit demselben Fallentyp, in denen *M. euphorbiae* und *N. ribisnigri* zusammen einen Anteil von 1,9 % des Artenspektrums aufwiesen (5.3.2).

Der von Salatblättern ausgehende **Landereiz** auf Blattläuse ist deutlich geringer als der von gesättigter gelber Farbe (MOERICKE 1955). Dem Autor zufolge gehört Salat aber „zu den Pflanzen, deren gesunde Blätter den stärksten natürlichen Farblandereiz besitzen“, wie er sonst nur von viruserkrankten Blättern erreicht wird. Da wichtige Schritte zur Prüfung der Wirtseignung erst nach dem Landen erfolgen (KLINGAUF 1987), werden von den meisten Blattlausarten neben geeigneten Wirtspflanzen in sehr großem Umfang auch Nichtwirtspflanzen angefliegen (KENNEDY *et al.* 1959, MÜLLER 1962). Ein Großteil der Blattläuse verläßt die angeflogene Pflanze innerhalb weniger Minuten wieder, wobei aufgrund einer langsam ablaufenden physiologischen Umstimmung auch geeignete Wirte nur geringfügig langsamer verlassen werden als nicht geeignete (KENNEDY *et al.* 1959, MÜLLER 1962). Das Artenspektrum der Salat anfliegenden **geflügelten Blattläuse** dürfte somit ähnlich vielfältig sein wie jenes in den Gelbschalen. In Untersuchungen von MÜLLER (1964) war *Aphis fabae* auf Salatpflanzen genauso wie in Gelbschalen die häufigste Art der geflügelten Blattläuse.

Von den über einem Dutzend **Blattlausarten, die Salat letztlich besiedeln**, erreichen in Europa nur wenige Arten regelmäßig höhere Populationsdichten (vgl. 3.2). Wie bei einem Screening in sechs europäischen Ländern (REININK & DIELEMAN 1993) war auch in den hier

durchgeführten Untersuchungen *N. ribisnigri* die weitaus am häufigsten und in hohen Populationsdichten vorkommende Blattlausart. *N. ribisnigri* scheint das größte Vermehrungspotential auf Salat zu haben und weist bei gleicher Befallshäufigkeit eine höhere Befallsdichte als *M. euphorbiae* auf (REININK & DIELEMAN 1993). Die Bedeutung von *M. euphorbiae* war in Albertshofen und in Bayreuth geringer als im europaweiten Screening. *Uroleucon sonchi*, von REININK & DIELEMANN (1993) noch als niederländisches Problem bezeichnet, war mit knapp drei Prozent der Apteren die dritthäufigste Art auf den Salaten in Nordbayern. Zudem wurden gelegentlich einzelne Alatae dieser auffälligen Art beobachtet, die auf den äußeren Blättern des Salates zusammen mit kleinen Larvenkolonien saßen. Ein Vorkommen von *Aulacorthum solani*, *Myzus persicae* und *Acyrtosiphon scariolae* war nur äußerst selten und ein Befall mit der Salatwurzellaus, *Pemphigus bursarius* in keinem Fall beobachtet (wobei die Wurzeln i. d. R. nicht untersucht wurden). In verschiedenen Studien oder zusammenfassenden Darstellungen wird diesen letztgenannten Blattlausarten eine größere Bedeutung zugesprochen (vgl. 3.2).

Eine Analyse der Blattlausdichten in den sukzessive angebauten Salatsätzen mit TAYLOR's „power law“ und mit IWAO's „patchiness regression“ ergab jeweils eine schwach bis mittelstark aggregierte **Verteilung der Blattläuse** (5.2.2). TAYLOR's „power law“ beschreibt den Zusammenhang zwischen s^2 und \bar{x} allerdings besser als IWAO's „patchiness regression“, was den Ergebnissen verschiedener, von TAYLOR (1978, 1984) zitierten Arbeiten entspricht. Andererseits ermöglicht die „patchiness regression“ eine genauere Charakterisierung der Aggregation hinsichtlich der Koloniegröße und der Verteilung zwischen und innerhalb der Kolonien. Der Grad der Aggregation der Blattläuse in der vorliegenden Arbeit entspricht mit einem Exponenten b von 1,60 in TAYLOR's „power law“ ziemlich genau jenem von Blattläusen auf Eissalat in der Bretagne ($b = 1,59$; DESPLANTES *et al.* 1993^{*)}). Dagegen ist der Faktor a in der vorliegenden Untersuchung ($a = 2,90$) deutlich niedriger als in der französischen Studie ($a = 17,66$). Da in beiden Untersuchungen *N. ribisnigri* die dominierende Blattlausart war, bestärken diese Ergebnisse die Feststellungen von TAYLOR (TAYLOR 1961, 1984, TAYLOR *et al.* 1988), nach denen b ein robustes, artspezifisches Maß der Aggregation darstellt, während a von Umweltparametern und Erfassungsmethoden beeinflusst wird.

Anders als die genannten Methoden ermöglichte LLOYD's „Index of patchiness“ I_p eine Bestimmung des Aggregationsgrades an jedem Zähltermin und damit dessen Charakterisierung **im Zeitverlauf** (5.3.1). Nach zusammenfassenden Darstellungen (SOUTHWOOD 1978: 35f., ROBERT *et al.* 1988) wird davon ausgegangen, daß Blattläuse in der Regel unabhängig voneinander landen und daher anfänglich häufig eine Zufallsverteilung aufweisen - sofern nicht Randeffekte, Hecken oder andere Heterogenitäten in der Landschaft für Gradienten im Befall sorgen. Die angeflogenen Alatae oder die von diesen abgesetzten Larven bilden jedoch Kolonien und der Grad der Aggregation nimmt schnell zu. Dieser soll dann gegen Ende der Kultur durch dichteabhängige Regulationsfaktoren wieder abnehmen und zum Teil sogar in

^{*)} Die Bezeichnung der Parameter durch DESPLANTES *et al.* bezieht sich (etwas mißverständlich) auf die logarithmierte Form der Gleichung (vgl. 4.4.3). Die von DESPLANTES *et al.* angegebene Steigung a entspricht daher dem Exponenten b in TAYLOR's „power law“ und in der vorliegenden Untersuchung. Die Konstante b in der französischen Studie entspricht $\log a$ in TAYLOR's „power law“, woraus sich $a = 17,66$ berechnet.

eine regelmäßige Verteilung übergehen. Ein derartiger „regulärer“ Verlauf des Aggregationsgrades ließ sich bei den hier untersuchten Blattläusen auf Salat allerdings höchstens ansatzweise beobachten. Auffällig war vielmehr ein unterschiedlicher Verlauf von I_p in den einzelnen Salatsätzen, insbesondere im Jahr 1993 (5.3.1). Hier nahm der Aggregationsgrad beim ersten Salatsatz zur Ernte hin eher ab und bei späteren Sätzen eher zu.

Der unterschiedliche Verlauf des Aggregationsgrades ist zum Teil durch die Blattlausdichte zu erklären, von der I_p mit einem Bestimmtheitsmaß von etwa 25 % abhängt (5.2.2). Eine derartige Dichteabhängigkeit von I_p wurde beispielsweise auch für die Getreideblattlaus *Diuraphis noxia* beschrieben (FENG & NOWIERSKI 1992, BUTTS & SCHAALJE 1994). Aufgrund der Dichteabhängigkeit lehnt TAYLOR (1984) I_p als Aggregationsindex ab, während HURLBERT (1990) und KUNO (1991) darauf verweisen, daß eine solche Abhängigkeit nur ein Hinweis darauf ist, daß sich das Muster der Aggregation mit der Populationsdichte ändert. Weitere **Einflußfaktoren auf den Grad der Aggregation** könnten der Immigrationsdruck der Blattläuse und der Prädationsdruck sein. Bei einem schwachem Immigrationsdruck, wie er im Fall der Salatblattläuse im Frühjahr und im Herbst zu finden ist, kann eine zufallsverteilte, jedoch unvollständige Besiedlung der Pflanzen, verbunden mit dem anschließenden exponentiellen Populationswachstum, zu einer starken Klumpung führen (vgl. 5.3.1). Dagegen war der Grad der Aggregation im Frühsommer, bei einem stärkeren Immigrationsdruck und baldiger Besiedlung sämtlicher Pflanzen, von der Pflanzung bis zur Ernte gering. Die Wirkung der Prädation auf den Aggregationsgrad von Blattläusen scheint noch kaum untersucht zu sein. Während ROBERT *et al.* (1988) der Prädation eine aggregationsmindernde Wirkung zuschreiben, ermittelten GUTIERREZ *et al.* (1980, s. aber TAYLOR 1984) eine Erhöhung des Aggregationsgrades durch die Prädation von Coccinelliden. Auch in der vorliegenden Untersuchung war mit dem zunehmenden Prädationsdruck im Spätsommer und Herbst 1993 ein hoher Grad der Aggregation verbunden. Nach CAPPUCCINO (1987, 1988) sowie TURCHIN & KAREIVA (1989) könnte sich dadurch das Risiko der Prädation für die Blattläuse verringern.

6.3 Artenspektren der Blattlausprädatoren auf Kopfsalat und deren Bedeutung für die Regulation von Blattläusen

Angaben zu Antagonisten von Blattläusen auf Kopfsalat sind in der Literatur kaum vorhanden und beschränken sich auf qualitative Aufzählungen (z. B. BÖRNER & HEINZE 1957: 215). Nach den hier vorliegenden Ergebnissen (5.3.1, 5.4.2, 5.4.4) sind Syrphidenlarven mit Abstand die bedeutendste **Familie der stenophagen Blattlausprädatoren** auf Kopfsalat. Auch in anderen Kulturen wurde eine herausragende Bedeutung der Syrphiden nachgewiesen (z. B. POLLARD 1969, 1971, DEAN 1974, CHAMBERS *et al.* 1983, CHAMBERS & ADAMS 1986, NAWROCKA 1988, TENHUMBERG & POEHLING 1995). Auf Salat könnte die Kopfbildung über eine erhöhte Luftfeuchte die Bedingungen für die Larven einiger Syrphidenarten allerdings zusätzlich verbessern (vgl. ADASKEVIC & BRADOWSKAJA 1980, zit. n. BASTIAN 1994). Als zweitwichtigste Gruppe der

natürlicherweise auftretenden Prädatoren erwiesen sich Larven und Adulte der Coccinelliden (5.3.1, 5.4.2, 5.4.4), die ebenfalls als bedeutende Blattlausprädatoren bekannt sind (CHAMBERS *et al.* 1983, FRAZER 1988B, HODEK & HONEK 1996). Die Dichten von Florfliegenlarven (Chrysopidae) und Blumenwanzen (Anthocoridae: *Orius* spp.) waren im Vergleich zu den Syrphiden und Coccinelliden vergleichsweise gering. Weichkäfer (Cantharidae) und Gallmückenlarven (Cecidomyiidae) kamen auf den Salatpflanzen kaum vor. Weiter untersucht werden müßte der Effekt von Thripslarven (Thysanoptera), die vereinzelt beim Aussaugen kleiner Blattlauslarven beobachtet wurden.

Sphaerophoria scripta und *Episyrphus balteatus*, die das **Artenspektrum der Syrphiden** auf Kopfsalat dominieren (5.1), sind weit verbreitete, polyvoltine Arten, die in Mitteleuropa vom Frühjahr bis zum späten Herbst in teilweise hohen Individuenzahlen fliegen (z. B. BANKOWSKA 1964, HEITZMANN & NENTWIG 1993, RUPPERT 1993, BARKEMEYER 1994, SALVETER 1996). Bei Aufzuchten präimaginaler Stadien aus Getreidebeständen ist allerdings in der Regel *E. balteatus* mit Abstand die häufigste Syrphidenart und der Anteil von *Sphaerophoria*-Arten zum Teil sehr gering (TENHUMBERG 1993, GROEGER 1993, SALVETER 1996, KRAUSE 1997, Ausnahme: DEAN 1974). Diese Dominanzverhältnisse gelten auch für präimaginale Stadien von Syrphiden auf Zuckerrüben, „*Vicia*“, Kohl und diversen anderen Pflanzenarten (BOMBOSCH 1963, POLLARD 1971, SALVETER 1996). In dieser Hinsicht könnte Salat, auf dem *S. scripta* teilweise einen höheren Anteil als *E. balteatus* einnahm^{*)}, eine Ausnahme unter den Kulturpflanzen darstellen. Im allgemeinen entwickeln sich Larven von *S. scripta* polyphag auf vielen Pflanzen der Krautschicht einschließlich einiger landwirtschaftlichen Kulturen und verschiedenen Unkrautarten (BARKEMEYER 1994, DR. M. SPEIGHT, pers. Mitt.). In weiteren Untersuchungen wäre zu klären, ob der hohe Anteil von *S. scripta* auf Salat auf eine besonders hohe Eiablage oder auf eine verringerte Mortalität der präimaginalen Stadien zurückzuführen ist. Letzteres wäre durch unterschiedliche, artspezifische Parasitierungsraten oder durch die erhöhte Luftfeuchte im Innern des Salatkopfes zu erklären. Einen Hinweis auf eine gute Adaption von *S. scripta* an feuchte Bedingungen gibt eine Untersuchung von ADASKEVIC & BRADOWSKAJA (1980, zit. n. BASTIAN 1994), in der Larven dieser Syrphidenart bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 100 % eine höhere Überlebensrate aufwiesen als Larven von *E. balteatus* und vier anderen Syrphidenarten.

Die beiden **Coccinellidenarten** *Propylea quatuordecimpunctata* und *Coccinella septempunctata* sind in Mitteleuropa weit verbreitet und besiedeln verschiedenste Habitate (HODEK & HONEK 1996). Bei einer hohen Plastizität des Lebenszyklus wird von beiden Arten ab Mai allerdings die Krautschicht von Feldern bevorzugt, wo sie häufig die dominierenden Coccinellidenarten sind (HONEK 1985A, HODEK & HONEK 1996). Die Dominanz von *P. quatuordecimpunctata* und *C. septempunctata* auf den Salaten (5.1) entspricht also den Verhältnissen in

^{*)} Einschränkend soll bemerkt werden, daß die Bestimmung des Artenspektrums präimaginaler Stadien von Syrphiden schwierig und / oder aufwendig ist und die hier angewandte Vorgehensweise sich verbessern ließe. Anzustreben wäre ein längerer Zeitraum, mehrere Orte und das Sammeln ab dem Eistadium. Ferner wurden Syrphidenarten, die sich im Boden verpuppen, nur in einer der fünf Proben erfaßt. Letzteres betrifft jedoch das Verhältnis von *E. balteatus* zu *S. scripta* nicht.

anderen Feldkulturen. Auf den Ackerbohnenstreifen war *Adalia bipunctata* die häufigste Coccinellidenart (vgl. 6.5). Ein Zusammenhang zum erhöhten Vorkommen dieser Art auf Salaten in den Varianten mit Ackerbohnenstreifen im Vergleich zu Varianten ohne Streifen (Adulte: 5.1, Larven: 5.4.3) ist zu vermuten. Allerdings traten sowohl die Larven als auch die adulten *A. bipunctata* auf den Salatpflanzen mit wenigen Ausnahmen erst ein bis zwei Wochen nach dem Mähen der Ackerbohnenstreifen auf. Während für die Larven eine langsame Diffusion in die Salatfläche hinein mit den Ergebnissen in anderen Versuchen (5.5.1) übereinstimmt, wäre die verhältnismäßig starke Immobilität der adulten Tiere nur dadurch zu erklären, daß diese erst kurz zuvor geschlüpft sind und die entsprechende Zeit zum Teil in der Puppenruhe verbrachten.^{*)} Die höhere Artenzahl der Coccinelliden im Feld mit Ackerbohnenstreifen (5.1 und 5.4.3) könnte auf die zusätzlichen abiotischen und biotischen Ressourcen zurückgeführt werden, die der Streifen bietet (5.4.1).

Wie in der Literaturübersicht dargestellt (3.3), können verschiedene Faktoren begrenzend auf das Wachstum von Blattlauspopulationen wirken. Die Bedeutung der Prädation für die Abundanzdynamik der Blattläuse kann mit Hilfe der **Ausschlußkäfige** abgeschätzt werden (3.3, 5.4.4). Da zum Zeitpunkt der Käfiginstallation und in den beiden darauffolgenden Wochen keine Unterschiede zwischen den Käfigvarianten festzustellen waren, kann von einer vergleichbaren Kolonisation der Versuchsvarianten durch Blattläuse ausgegangen werden. Die Nahrungsqualität von Pflanzen findet in einem „bottom-up“ Ansatz eine zunehmende Beachtung als Regulationsfaktor der Populationsdynamik von Herbivoren (vgl. PRICE & HUNTER 1995). Im vorliegenden Fall sind Unterschiede in der Pflanzenqualität jedoch nicht sehr wahrscheinlich, da bei Salat die Kulturdauer sehr kurz ist, alle Pflanzen in Anlehnung an die gärtnerische Praxis möglichst optimal mit Nährstoffen und Wasser versorgt wurden und sich die mikroklimatischen Bedingungen in offenen und geschlossenen Käfigen kaum unterschieden (5.4.4). Damit scheiden klimatische Faktoren wie starke Niederschläge oder hohe Temperaturen auch als direkte Ursache für den immensen Unterschied im Blattlausbefall zwischen den beiden Käfigvarianten aus. Ein Effekt der Käfige auf das Verhalten der Blattläuse wäre insbesondere hinsichtlich einer verhinderten Emigration alater Aphiden zu befürchten. Auch dies dürfte in der vorliegenden Untersuchung kaum von Bedeutung sein, da der Anteil der geflügelten Blattläuse im relevanten Zeitraum in allen Versuchsvarianten unter 10 % lag (Anhang, Tab. A-3) und die Kopfbildung des Salates eine Emigration in allen Varianten ohnehin zunehmend verhinderte. Außerdem war eine Akkumulation geflügelter Blattläuse unter der Gaze der geschlossenen Käfige nicht zu beobachten. Die absoluten Dichten verpilzter und mumifizierter Blattläuse waren gering (Tab. A-3) und deren relative Anteile sind wenig aussagekräftig, da sie bei abnehmenden Blattlausdichten zu einer Überschätzung dieser Mortalitätsfaktoren führen (vgl. WALKER *et al.* 1984B, KINDLMANN *et al.* 1988).

Nachdem also die meisten der in der Literatur genannten Begrenzungsfaktoren (3.3) im vorliegenden Fall die mehr als zehnfachen Unterschiede in den Blattlausdichten zwischen den

^{*)} Hier wäre die Kenntnis der Ausfärbung der Tiere hilfreich. Entsprechende Erhebungen wurden aber nicht durchgeführt.

Käfigvarianten kaum erklären können, verbleibt schließlich die Prädation. Mit Hilfe der projizierten Entwicklungen der Blattlauspopulationen nach CHAMBERS *et al.* (1983) wurde die **Bedeutung der stenophagen Prädatoren** eingeschätzt (5.4.4). Demnach liegen die notwendigen täglichen Fraßmengen mit 25 bzw. 50 Blattläusen / Prädator in einer Größenordnung, wie sie für Larven von *E. balteatus* unter Semifreilandbedingungen (TENHUMBERG 1995) und für adulte *C. septempunctata* im Freiland (HONEK 1985B, 1986) ermittelt wurden. Sicherlich hängen derartige Fraßleistungen von Prädatorenart und -stadium sowie von der Temperatur und verschiedenen anderen Faktoren ab (BASTIAN 1994, HODEK & HONEK 1996, s. auch 6.1), und Laborstudien ergaben beispielsweise, daß Larven von *S. scripta* weniger Blattläuse fressen als Larven von *E. balteatus* (BANKOWSKA *et al.* 1978, STRAKA 1976, beide zit. n. BASTIAN 1994). Die Methode zeigt jedoch, daß der Verlauf der Blattlausdichten durch stenophage Prädatoren ohne jegliche andere Mortalitätsfaktoren im wesentlichen erklärt werden kann, was im Einklang steht mit entsprechenden Untersuchungen auf verschiedenen anderen Kulturen (s. 3.3). Ein Vorteil der hier durchgeführten Untersuchungen ist in der natürlichen Besiedlung durch Blattläuse und im vergleichsweise kurzen Zeitraum der Käfigung zu sehen. Bei Untersuchungen, bei denen die Blattlausdichte in den offenen Parzellen gegenüber dem umgebenden Feld künstlich erhöht wurde (z. B. HOPPER *et al.* 1995), kann eine aggregative numerische Reaktion der Prädatoren und damit eine Verfälschung der Ergebnisse nicht ausgeschlossen werden. Weitere Untersuchungen mit Ausschlußkäfigen, insbesondere im Hinblick auf saisonale Änderungen im Prädationsdruck (vgl. 6.4), wären sicher interessant.

Wenn auch die vorhandenen Dichten der stenophagen Blattlausprädatoren den Populationsverlauf der Blattläuse weitgehend erklären, so ist eine Bedeutung der **polyphagen Prädatoren** letztlich nicht auszuschließen. Insbesondere Spinnen der Familie Linyphiidae, aber auch andere Prädatorengruppen waren in den Barberfallenfängen, der Methodik entsprechend, in hoher Abundanz vorhanden (5.4.3). Auf Rosenkohl hatte ein selektiver Ausschluß der epigäisch lebenden Prädatoren nur wenig Effekt auf den Blattlausbefall (POLLARD 1969), und ein Herunterfallen der Blattläuse, welches bei Getreide die Prädation durch polyphage Prädatoren ermöglicht (WINDER 1990), ist auf Salat aufgrund der Pflanzenmorphologie weitgehend auszuschließen. Ferner war alternative Beute, insbesondere viele Collembolen, ständig und reichlich vorhanden, so daß ein wesentlicher Beitrag der polyphagen Prädatoren zur Regulation der Blattlausdichten auf Salat bezweifelt werden kann.

6.4 Saisonale Dynamik der Abundanz von Blattläusen und Blattlausprädatoren auf Salat

In Großbritannien sind für *M. euphorbiae* und *N. ribisnigri*, ähnlich wie für *Myzus persicae* (TAYLOR 1977) oder *Aphis fabae* (WAY *et al.* 1981) vermutlich drei **Flugperioden** im Jahr zu unterscheiden (TAYLOR *et al.* 1981). Die dritte Flugperiode von *N. ribisnigri* dürfte allerdings für den Blattlausbefall auf Salat nur von indirekter Bedeutung sein, da es sich hierbei um die

Rückkehr zu den Winterwirten handelt. Im Vergleich zu anderen Blattlausarten sind die Fangzahlen von *N. ribisnigri* in allen drei Perioden verhältnismäßig gering, während *M. euphorbiae* vor allem im Juli etwas höhere Werte erreicht (TAYLOR *et al.* 1981). Das britische System der Blattlausüberwachung mit Saugfallen wurde in verschiedenen europäischen Ländern übernommen (s. TAYLOR *et al.* 1981, CAVALLORO 1990, HULLÉ *et al.* 1994), in Deutschland gibt es eine derartige, langjährige und überregionale Datenquelle zur Phänologie des Fluges von Blattläusen bislang jedoch nicht. Die Ergebnisse der Saugfallen in Aschersleben, Göttingen und Stuttgart mit teilweise sehr geringen Dichten von *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* (s. 6.2) können ebenso wie die hier vorliegenden Daten der Gelbschalenfänge lediglich Hinweise auf die Flugperiode der beiden Blattlausarten geben.

Das in der vorliegenden Arbeit festgestellte Erstauftreten von *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* in Gelbschalen sowie als alate Tiere auf den Salatpflanzen ab einer Tagestemperatursumme ($> 5\text{ °C}$) zwischen 300 und 400 °D, die **Anfang bis Mitte Mai** erreicht wurde (5.3.2), entspricht in etwa den Saugfallenfängen in Großbritannien (TAYLOR *et al.* 1981). Demnach ist mit einem Auftreten von Blattläusen auf Salat deutlich früher zu rechnen als mit dem der Salatwurzellaus *Pemphigus bursarius*, für das COLLIER *et al.* (1994) eine notwendige Tagestemperatursumme von 500 °D ($> 6\text{ °C}$) ermittelten. In Bayreuth war sowohl 1994 als auch 1995 nach etwa 900 °D, das heißt ab etwa Mitte **Juli**, eine Blattlausimmigration auf Salat kaum mehr festzustellen (5.3.2), was mit den Ergebnissen einer älteren englischen Untersuchung übereinstimmt (BROADBENT *et al.* 1951). Dagegen erreichte 1993 in Albertshofen der Blattlausdruck im Juli bei etwa 1200 °D seinen Höhepunkt und verringerte sich erst im August (5.3.2), was wiederum der Phänologie in einer neueren englischen Studie entspricht (ELLIS *et al.* 1996). Im **Herbst** waren in den vorliegenden Untersuchungen, wie auch bei ELLIS *et al.* (1996), weder *N. ribisnigri* noch *M. euphorbiae* in den Gelbschalenfängen zu finden, während ein geringer Blattlausdruck anhand der Populationsentwicklung auf den Salaten zu erkennen war. Dagegen wurden in der Bretagne in einem von zwei Jahren auch im Herbst nennenswerte Anzahlen von Salat besiedelnden Blattläusen in Gelbschalen gefangen (DESPLANTES *et al.* 1993).

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit sowie aus den genannten Beispielen in der Literatur wird deutlich, daß einzelne Salatsätze im Jahresverlauf einem sehr **unterschiedlichen Immigrationsdruck der Blattläuse** ausgesetzt sind. Bei einer zunehmenden Tendenz im Juni und uneinheitlichen Ergebnissen im Juli ist spätestens ab August mit einem deutlich verringerten Blattlausdruck zu rechnen. Dabei sind aber auch in der Abundanz von *N. ribisnigri* und *M. euphorbiae* vermutlich regionale Unterschiede vorhanden (vgl. TAYLOR *et al.* 1981), wie es in Großbritannien für verschiedene andere Blattlausarten bereits ausführlich dokumentiert wurde (TAYLOR 1977, 1986, TAYLOR *et al.* 1979, CAMMELL *et al.* 1989). Nach den Ergebnissen dieser britischen Untersuchungen wird die regionale Abundanz der Blattläuse neben klimatischen Bedingungen insbesondere auch durch die regionale Verteilung von Sommer- und Winterwirten beeinflusst. Im vorliegenden Fall sind die lokalen Verhältnisse im Gemüseanbaugebiet Kitzingen-Albertshofen durch einen verbreiteten Anbau von Salat gekennzeichnet, während im Raum Bayreuth nur wenig Salat angebaut wird (4.1). Eine Ausbreitung von

Sommerwirt zu Sommerwirt im Juli wäre daher eine mögliche Erklärung für die Steigerung des Blattlausdrucks im Juli 1993 in Albertshofen. Eine weitere Untersuchung der Phänologie des Blattlausauftretens auf Salat unter Einbeziehung verschiedener Standorte wäre hilfreich, um die unterschiedliche Blattlausgefährdung des Salates in Zeit und Raum zu beschreiben und daraus Vorhersagemodelle abzuleiten.

Doch nicht nur Blattläuse, sondern auch die wichtigsten **Blattlausprädatoren** treten mit einer deutlichen saisonalen Dynamik auf. **Im Frühjahr** findet man die für Blattläuse auf Salat wichtigen Arten von Syrphiden und Coccinelliden, eventuell mit Ausnahme von *S. scripta*, auf Sträuchern und Bäumen sowie in Luzernefeldern und auf verschiedenen Ruderalpflanzen (z. B. SUTER & KELLER 1977, HEMPTINNE & NAISSE 1988, HONEK 1989, SCHMID 1992, GROEGER 1993, KRAUSE 1997). Ackerbaulich genutzte Flächen und damit vermutlich auch die hier untersuchten Salatfelder werden aber bereits in den Suchflug der Prädatoren einbezogen bevor dort die ersten Blattläuse vorhanden sind (BOMBOSCH 1963, GROEGER 1993, vgl. auch IVES 1981). Die Prädatoren bleiben allerdings erst in diesen Feldern, wenn dort eine bestimmte Blattlausdichte erreicht ist. So ermittelte HONEK (1980) für *C. septempunctata* in verschiedenen Feldkulturen eine „Bleibeschwelle“ zwischen 0,5 und 36 Blattläusen / m² sowie eine Schwelle für die Reifung der Ovarien von 1 Blattlaus auf 26 bis 442 cm² Blattfläche. Syrphiden legten in Winterweizen die ersten Eier bei einer Blattlausdichte von etwa 200 Blattläusen / m² ab (CHAMBERS 1991: 0,37 bis 0,51 Blattläuse / Halm). Aufgrund der hohen Mobilität der adulten Tiere könnten derartige Schwellenwerte allerdings durch die Blattlausdichten in benachbarten Feldern in einer Art regionaler Konkurrenz beeinflußt werden.

Entsprechend der Abundanz der Blattläuse steigen die Dichten von Coccinelliden- und Syrphideneiern auf Getreide in der Regel **im Laufe des Juni** stark an und maximale Eidichten werden häufig zwischen Mitte Juni und Anfang Juli registriert (z. B. POEHLING 1988, SCHIER & OHNESORGE 1990, TENHUMBERG 1993, GROEGER 1993, KRAUSE 1997, TRILTSCH 1997). Mit einer Zeitverzögerung von wenigen Tagen folgt dann der Anstieg der Dichte der aktiven Stadien der stenophagen Blattlausprädatoren. Wenn auch durch die Pflanzung in einzelnen Sätzen schwieriger nachzuvollziehen, so war doch im Prinzip dieselbe Phänologie einer zunehmenden Abundanz der Prädatoren im Frühsommer auch auf den Salatpflanzen festzustellen (5.3.1).

Aus den hohen Dichten der präimaginalen Stadien der Prädatoren in vielen Feldkulturen im Frühsommer gehen hohe Abundanzen adulter Syrphiden und Coccinelliden **im Hochsommer** hervor. So liegen die Flugmaxima von *S. scripta* und *E. balteatus* (BANKS 1959, POLLARD 1971, HEITZMANN & NENTWIG 1993, KRAUSE 1997) sowie von *P. quatuordecimpunctata* und *C. septempunctata* (DUELLI *et al.* 1990, ZHOU *et al.* 1994, HANCE 1995) häufig zwischen Mitte Juli und Ende August. Da indessen die Blattlausdichten auf den meisten Pflanzenarten im Laufe des Sommers teilweise abrupt abnehmen (vgl. z. B. BONNEMAISON 1966 und oben genannte Untersuchungen), dürfte sich das Nahrungsangebot für die neue Generation der Coccinelliden beziehungsweise das Angebot geeigneter Eiablageplätze für polyvoltine Syrphidenarten zunehmend verknappen. Darauf deuten eventuell auch hohe Werte für Hunger und Ernährungsdefizit sowie hohe Anteile an Pollen in der Nahrung bei adulten *C. septempunctata* der

neuen Generation im Spätsommer hin (TRILTSCH 1997).*) Die hohe Abundanz adulter Prädatoren einerseits und das abnehmende Angebot an Blattläusen andererseits könnten ausschlaggebend für den anhaltend hohen Prädationsdruck auf Kopfsalat im Juli und August sein (5.3.1). Die Analyse der Populationsdynamik von Prädatoren in Agrarökosystemen im lokalen und im regionalen Maßstab ist ein derzeit stark bearbeitetes Forschungsgebiet (vgl. TOFT *et al.* 1995), von dem auch für eine bessere räumliche und zeitliche Einschätzung des Prädationsdrucks auf Kopfsalat nützliche Ergebnisse erhofft werden können. Umgekehrt könnte Salat aufgrund der kurzen Kulturzeit auch sehr gut für weitere Untersuchungen in dieser Hinsicht verwendet werden.

Während also, wie beschrieben, die Phänologie des Immigrationsdrucks von Blattläusen und Prädatoren auf Salat sehr ähnlich wie auf Getreide und anderen Feldkulturen verläuft, so ergibt sich doch durch den kurzzeitigen Anbau des Salates in Sätzen ein weiterer Verlauf der **Populationsdynamik der Blattläuse**, wie sie in dieser Art auf länger dauernden Kulturen nicht zu beobachten ist (5.3.1). Nach der Neupflanzung eines Salatsatzes beginnt die Populationsentwicklung der Blattläuse unter den saisonal gegebenen abiotischen und biotischen Bedingungen jeweils neu. Da die Kulturzeit sehr kurz ist, bestimmt sich der Verlauf der Blattlausdichten in den einzelnen Salatsätzen vermutlich weitgehend **aus der Interaktion von Blattlausdruck und Prädationsdruck**. So resultiert in frühen Salatsätzen aus einem geringem Blattlauszuflug und einer schwachen und spät einsetzenden Prädation eine relativ hohe Blattlausdichte zum Erntezeitpunkt. Im Laufe des Sommers steigt zwar der Blattlausdruck, andererseits unterliegen die Blattläuse aber einer zunehmenden Regulation durch den stärkeren und schneller einsetzenden Prädationsdruck. Dies führt in später gepflanzten Salatsätzen verhältnismäßig früher zu negativen Wachstumsraten der Blattläuse und damit zu einer Annäherung an die geforderte Blattlausfreiheit auf dem Erntegut ohne jegliche Kontrollmaßnahmen (5.3.1).

Auch auf **Getreide** kann der Zeitpunkt und die Stärke der Kolonisation durch Blattläuse sowie durch deren Antagonisten entscheidend für die spätere Blattlausdichte sein (z. B. WALTERS & CARTER 1983, DEWAR & CARTER 1984, WRATTEN & POWELL 1991, TENHUMBERG & POEHLING 1995). Darüberhinaus sind in dieser Kultur aber Dichterückkopplungen über hohe Blattlausdichten (WATT & DIXON 1981, HOWARD & DIXON 1995) oder über die Entwicklungsbedingungen der Prädatoren zu einem früheren Zeitpunkt (ENTWISTLE & DIXON 1989) möglich. Zudem ändert sich im Laufe der Entwicklung die Wirtspflanzeignung von Getreidepflanzen sehr stark, was die Blattlausdichte ebenfalls entscheidend beeinflusst (z. B. WATT & DIXON 1981, HONEK 1991, ZHOU & CARTER 1992A, HOWARD & DIXON 1995). Dagegen steht jeder Salatsatz nur wenige Wochen auf dem Feld und wird mitten aus dem vegetativen Wachstum heraus geerntet. Daher dürften Dichterückkopplungen und Wirtspflanzenqualität für den Blattlausbefall auf **Kopfsalat** nur eine geringere Bedeutung haben, was den Ergebnissen der Versuche mit Ausschlußkäfigen entspricht (vgl. 6.3). Auch ein entscheidender Einfluß von klimatischen Bedingungen auf den beobachteten Populationsverlauf der Blattläuse auf den Salaten ist nach

*) Diese Interpretation gilt nur bei regionaler Betrachtung des verfügbaren Nahrungsangebotes. TRILTSCH weist außerdem auf die biologische Sonderstellung der neu geschlüpften Coccinelliden hin.

den vorliegenden Ergebnissen mit den Ausschlußkäfigen nicht wahrscheinlich, könnte allerdings mit Käfigungen in anderen Zeiträumen weiter überprüft werden.

In der Literatur konnte ich keine Beispiele für eine zunehmende Blattlausregulation durch einen zunehmenden Prädationsdruck auf sukzessiv gepflanzten Gemüsekulturen finden. Es ist jedoch bekannt, daß Blattläuse auf Salat vor allem während einer kurzen Periode im frühen Sommer ein Problem darstellen (BROADBENT *et al.* 1951, DUNN & KEMPTON 1980, REININK & DIELEMAN 1993). Zudem wurde auf den verschiedensten Pflanzenarten eine besonders hohe Wirksamkeit der stenophagen Blattlausprädatoren während des Hochsommers festgestellt (WAY & BANKS 1968, KRING *et al.* 1985, NAWROCKA 1988). Ähnlich den später gepflanzten Salatsätzen in der vorliegenden Studie wiesen später von *A. fabae* besiedelte Samenrübenpflanzen eine schneller verlaufende Besiedlung und einen früher einsetzenden Rückgang der Blattlauspopulation sowie eine niedrigere maximale Blattlausdichte auf (BOMBOSCH 1963). Der Autor führte diese Dynamik darauf zurück, daß **später anfliegende Blattläuse auf einen größeren biotischen Widerstand** treffen, der zum Großteil auf einer Prädation durch Syrphidenlarven beruhte.^{*)} Ähnliche Ergebnisse erhielt auch TOKMAKOGLU (1964) mit Zuckerrübensamenträgern, die an drei verschiedenen Terminen künstlich mit *A. fabae* infiziert und zum Teil mit Ausschlußkäfigen versehen wurden. Ein derartiger zunehmender biotischer Widerstand sollte natürlich in Kulturen wie Salat mit einem satzweisen Anbau bei einer Strategie zur Blattlauskontrolle berücksichtigt und daher zunächst in Zeit und Raum genauer quantifiziert werden (vgl. 6.7).

6.5 Ackerbohnenstreifen als Möglichkeit zur Förderung und Beeinflussung von Blattlausprädatoren

Die Ackerbohnenstreifen bereicherten das Salatfeld mit einem zusätzlichen **Strukturelement**, da die Streifen zum Zeitpunkt der Salatpflanzung über 50 cm hoch waren und bis zum Mähen eine Höhe von etwa einem Meter erreichten. Sie dürften damit die bodennahe Windgeschwindigkeit verringert und die Variabilität des Mikroklimas erhöht haben. Die **Blüten** und die **extrafloralen Nektarien** der Ackerbohnen boten ein zusätzliches Nahrungsangebot in Form von Pollen und Nektar. Vereinzelt wurden adulte Syrphiden beim Besuch der extrafloralen Nektarien beobachtet, die nach Literaturangaben außerdem von Ichneumoniden (BUGG *et al.* 1989) und Coccinelliden (HETSCHKO 1908, BANKS 1957) genutzt werden. Die Blüten der Ackerbohnen sind aufgrund ihrer Anordnung und Morphologie für Syrphiden allerdings weniger geeignet als beispielsweise die Blütenstände der Asteraceae oder der Apiaceae und werden von diesen daher nur wenig besucht (WEISS & STETTNER 1991, allerdings geringe Deckung der Ackerbohnen).

^{*)} Auch getopfte und künstlich mit *A. fabae* infizierte Ackerbohnenpflanzen wiesen eine ähnliche Populationsdynamik auf. Hier verweist BOMBOSCH (1963) aber auf einen Einfluß von Tageslänge und Temperaturen, da nur vereinzelt Blattlausantagonisten zu finden waren.

Blattläuse, insbesondere die Schwarze Bohnenlaus, *Aphis fabae* SCOP., sowie mit geringerer Bedeutung *Acyrtosiphon pisum* HARR., *Megoura viciae* BUKT. und *Aphis craccivora* KOCH sind seit langem als die wichtigsten Schädlinge auf Ackerbohnen bekannt (CAMMELL & WAY 1983). In langjährigen Untersuchungen sind mehr oder weniger periodische Schwankungen der jährlichen Abundanz von *A. fabae* zu beobachten, die auf die Variabilität von Witterungsfaktoren oder Dichterückkopplungen zurückgeführt werden (WAY 1967, BEHRENDT 1969, CAMMELL & WAY 1983, THACKER *et al.* 1997). In Norddeutschland wurden Ackerbohnenbestände im Jahr 1993 kaum von *A. fabae* besiedelt (SCHNELLE 1995). Andererseits werden Ackerbohnen bevorzugt zur Freilandprüfung der Nebenwirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Coccinelliden verwendet, da sie „in jedem Jahr ausreichend, meist aber sehr früh und stark“ von *A. fabae* befallen werden (ZOEBELEIN 1988). Auch in der vorliegenden Untersuchung wurden die Ackerbohnenstreifen jeweils in der ersten Maihälfte besiedelt und maximale Dichten zwischen 17 und 28 Blattläuse / Pflanze^{*)} erreicht - bei einer zum Teil durch das Mähen abgebrochenen Populationsentwicklung (5.4.1). Es ist anzunehmen, daß die Anordnung der Ackerbohnen in Streifen den Blattlausbefall begünstigt - ähnlich wie dies bei weiten Abständen zwischen den Reihen, lückigen Beständen oder Feldrändern der Fall ist (JOHNSON 1950, MÜLLER 1957, WAY & HEATHCOTE 1966, CAMMELL & WAY 1983, vgl. auch KAREIVA 1987). Es sind daher auch in Jahren mit allgemein geringerer Abundanz von *A. fabae* verhältnismäßig hohe Blattlausdichten auf den Ackerbohnenstreifen zu erwarten. Da in der unmittelbaren Umgebung der Versuche keine Ackerbohnenfelder vorhanden waren, wurde der Blattlausbefall auf den Streifen jedoch nicht mit dem in Feldern verglichen.

Wie in anderen Untersuchungen (MÜLLER 1966, ZOEBELEIN 1988, KAUFFMAN & SCHWALBE 1991, SCHNELLE 1995) so waren auch im vorliegenden Fall Coccinelliden die wichtigsten Blattlausprädatoren auf den Ackerbohnen. Ähnlich wie bei SCHNELLE (1995) wiesen die beiden **Coccinellidenarten** *C. septempunctata* und *P. quatuordecimpunctata* eine relativ hohe Abundanz auf. Die häufigste Coccinellidenart auf den Ackerbohnenstreifen war jedoch, anders als in den oben genannten Studien, nicht *C. septempunctata*, sondern *A. bipunctata* (5.4.1). Diese Coccinellidenart wird in Mitteleuropa in der Regel in der Strauch- und Baumschicht gefunden, wofür die Larven dieser Art mit einem ausgeprägten Haftorgan am zehnten Abdominalsegment eine besondere Anpassung aufweisen (HODEK & HONEK 1996). Andererseits scheint *A. bipunctata* Feldkulturen in die Suche nach Blattläusen mit einzubeziehen, wie die hohen Anteile dieser Art in entsprechenden Klebefallenfängen in England (HEATHCOTE *et al.* 1969, ZHOU *et al.* 1994) und in der Schweiz (KOKUBU & DUELLI 1986) zeigen. So erreichte *A. bipunctata* auch einen nennenswerten Anteil (> 20 %) des Coccinellidenspektrums auf Zuckerrüben (HUREJ 1988), auf verschiedenen Unkräutern und Feldrainpflanzen (BANKS 1955, HONEK 1981, 1985, SCHMID 1992) und in einzelnen Studien auch auf Ackerbohnen (HONEK 1985A als „*Faba*“, MILNE 1971 zit. n. CAMMELL & WAY 1983). In Südostengland war sie sogar die häufigste Art auf relativ kleinen (!, 10 x 10 m) Ackerbohnenparzellen (BANKS 1955). In umfangreichen vergleichenden Untersuchungen (HONEK & REJMÁNEK 1982, HONEK 1985A)

*) Geometrische Mittelwerte. Die maximalen arithmetischen Mittelwerte schwankten stärker und lagen zwischen 40 und 224 Blattläusen / Pflanze.

wurde das Vorkommen von *A. bipunctata* weniger durch die Pflanzenhöhe als vielmehr durch hohe Aphidendichten und sonnige, exponierte Stellen bestimmt. Beides war auf den hier untersuchten Ackerbohnenstreifen offensichtlich gegeben, und beides dürfte durch Randeffekte beim Streifenanbau - oder in kleinen Parzellen (BANKS 1955) - verstärkt werden.

Die ersten adulten **Coccinelliden** traten jeweils bereits in der ersten Maihälfte auf den Ackerbohnenstreifen auf. Ihre **Abundanz** nahm im Laufe von Mai und Juni zu (5.4.1). Auch bei einem mehrjährigen Vergleich verschiedener Kulturpflanzen in Mittelböhmen waren Ende Mai und Anfang Juni regelmäßig hohe Dichten adulter *C. septempunctata* auf Ackerbohnen zu finden, wie sie zum selben Zeitpunkt nur auf Futterleguminosen und zum Teil auf Sommergetreide anzutreffen waren (HONEK 1982). Ein wichtiger Faktor dafür sind zweifellos die zunehmenden Blattlausdichten auf den Ackerbohnen in dieser Zeit und eine entsprechende aggregative numerische Reaktion der Coccinelliden. Darüberhinaus bieten Ackerbohnenbestände jedoch eine hohe Variabilität mikroklimatischer Bedingungen und damit den Coccinelliden gute Möglichkeiten für eine tageszeitgerechte Temperaturanpassung (HONEK 1985B, HODEK & HONEK 1996: 106ff.). Dies wird durch den Anbau der Ackerbohnen in Streifen sicherlich noch verbessert. Eine besondere Eignung von Ackerbohnen für Coccinelliden könnte vermutet werden, da die notwendigen Blattlausdichten sowohl für eine Ansiedlung als auch für eine Reifung der Ovarien von *C. septempunctata* eher niedriger als auf anderen Pflanzenarten sind (HONEK 1980).

Ähnlich wie in Böhmen, Südengland und Belgien (HONEK 1989, ZHOU & CARTER 1992B, HEMPTINNE *et al.* 1994) war auch in der vorliegenden Untersuchung in allen drei Jahren eine Eiablage der Coccinelliden auf den Ackerbohnen über mindestens vier Wochen hinweg festzustellen (5.4.1). Die maximalen Dichten der Coccinellideneier lagen, je nach Jahr, zwischen 24 und 77 Eiern / m² und die sich daraus entwickelnden Larven wiesen Maxima zwischen 10 und 63 Tieren / m² auf. Zum Zeitpunkt des Mähens waren zwischen 10 und 33 Larven je laufendem Meter Streifen vorhanden. Nach den vorliegenden Ergebnissen sind Ackerbohnenstreifen wegen der hohen Blattlausdichten und der gegebenen Variation in den mikroklimatischen Gegebenheiten für eine **naturnahe und billige Freilandzucht von Coccinellidenlarven** also gut geeignet. Eine Intensivierung der „Produktion“ von Coccinellidenlarven könnte eventuell durch eine frühzeitige Ausbringung von Blattläusen oder von Coccinellideneiern auf den Streifen erreicht werden, wobei Aufwand und Wirkung derartiger Maßnahmen in weiteren Versuchen zu testen wären.

Nach den Prozessen auf den Ackerbohnenstreifen selbst sollen im folgenden deren Auswirkungen auf die Populationsdynamik von Blattläusen und Blattlausprädatoren auf den benachbarten Salaten diskutiert werden. Dabei können die Streifen erstens die Initialbesiedlung der Salate durch aus der Umgebung zufliegende Blattläuse und Prädatoren beeinflussen und zweitens als Habitat für die Entwicklung von Prädatoren dienen, welche dann später auf die Salate überwandern.

Im Windschatten künstlicher Barrieren ist die Dichte von Insekten und damit auch der Blattlausbefall häufig erhöht (LEWIS 1965A, 1965B, LEWIS & DIBLEY 1970). Physikalisch stellen

die Ackerbohnenstreifen eine ähnliche Barriere dar wie die von LEWIS verwendeten Lattenzäune und Netzgeflechte. Sie müßten daher über eine Verringerung von Windgeschwindigkeit und -turbulenz ebenfalls zu einer Akkumulation immigrierender Blattläuse führen. Dagegen waren im hier beschriebenen System sowohl die Anzahl der geflügelten Blattläuse als auch die anfängliche Blattlausdichte auf den Salatpflanzen in der Nähe der Streifen nicht erhöht, sondern eher vermindert (5.4.2). Eine Beeinträchtigung des **Zufluges von Blattläusen auf die Salatpflanzen** durch die Ackerbohnenstreifen ist demnach zu vermuten. Über die physikalischen Wirkung hinaus kann im Fall der Ackerbohnen auch von einer biologischen Wirkung auf das Verhalten der Blattläuse ausgegangen werden. Insbesondere könnten Landungen auf den Ackerbohnen in einer antagonistischen Reaktion eine verstärkte Flugaktivität auslösen (vgl. KENNEDY 1965). Auch in zahlreichen anderen Untersuchungen wurden Barrierestreifen mit unterschiedlichen Pflanzenarten erfolgreich zur Reduktion der Blattlausimmigration eingesetzt (RANDLES & CROWLEY 1967, KENNY & CHAPMAN 1988, IRWIN & KAMPMEIER 1989, BOTTENBERG & IRWIN 1992). Ein durch Ackerbohnen- oder andere Barrierestreifen reduzierter Blattlauszuflug wäre für eine integrierte Bekämpfung von Blattläusen auf gärtnerischen Kulturen sehr interessant und sollte daher, insbesondere hinsichtlich der Wirkungsmechanismen und der räumlichen Dimension der Effekte, weiter untersucht werden.

Ähnlich wie für Blattläuse wäre auch für deren **Prädatoren** ein Einfluß der Ackerbohnenstreifen auf die **Besiedlung** der benachbarten Salate möglich. So wiesen Syrphiden und andere Insektenfamilien mit einem besseren Flugvermögen als Blattläuse im Windschatten von künstlichen Barrieren eine stärkere Akkumulation als diese auf (LEWIS 1965A, 1966). Die wichtigste biologische Wirkung der Streifen auf die Blattlausprädatoren beruht zweifellos auf deren hohen Blattlausdichten, die eine aggregative und reproduktive numerische Reaktion der Prädatoren auslösen (s.o.). Dadurch können auch Blattläuse in der unmittelbaren Umgebung einem erhöhten Prädationsdruck unterliegen. Andererseits wäre, genau entgegengesetzt, auch eine unerwünschte lokale Konkurrenz um die Blattlausprädatoren und damit eine „Ablenkung“ der Prädatoren von den Salatpflanzen auf die stärker befallenen Ackerbohnen denkbar (nach HOLT & LAWTON 1994: „**apparent mutualism**“, vgl. BANKS 1955, PERRIN 1975, BUGG & DUTCHER 1989, KEMP & BARRETT 1989, CORBETT & PLANT 1993, GOLLER *et al.* 1997). Durch das Mähen der Ackerbohnenstreifen war jedoch die zeitliche Überlappung von Streifen und Salatkultur mit zwei bis drei Wochen sehr kurz. In dieser Zeitspanne waren die Dichten der Blattläuse und dementsprechend auch diejenigen der Blattlausprädatoren auf den Salaten noch sehr gering. Für adulte Coccinelliden und für Syrphidenlarven war bis zum Mähen in keinem Jahr ein Einfluß der Streifen festzustellen (5.4.2 und 5.5.1). In keiner der untersuchten Varianten, ob mit oder ohne Streifen, war bis zum Zeitpunkt des Mähens eine Eiablage von Coccinelliden auf den Salaten zu beobachten (5.4.2). Im Fall der Coccinellidenlarven wiesen die 1994 vorhandenen Unterschiede nicht auf eine unterschiedliche Initialbesiedlung, sondern auf ein Überwandern der Larven von den Streifen auf die Salate hin (s. 6.6). Somit kann eine nennenswerte Konkurrenzsituation zwischen dem Blattlausbefall auf den Ackerbohnen und dem Salat sowohl für die aggregative als auch für die reproduktive numerische Reaktion der Prädatoren ausgeschlossen werden.

Wenn Blattläuse auf den Salatpflanzen durch die Nachbarschaft zu Blattläusen auf den Ackerbohnen über gemeinsame Feinde einem erhöhten Prädationsdruck ausgesetzt sind, so wird dies als Kurzzeitwirkung einer indirekten Konkurrenz („**apparent competition**“) zwischen den Beutetieren auf den beiden Pflanzenarten bezeichnet (HOLT & LAWTON 1994, BEGON *et al.* 1996). Für adulte Coccinelliden und deren Larven ist eine derartige Wirkung als gemeinsame Feinde zweier Blattlauspopulationen sehr gut vorstellbar (vgl. MÜLLER & GODFRAY 1997), da sie über den zeitweiligen Wechsel zu einer extensiven Suche auch die Umgebung höherer Blattlausdichten erkunden (BANKS 1957, IVES 1981, CARTER & DIXON 1982, FERRAN *et al.* 1994). Dadurch ist ihre aggregative numerische Reaktion nicht auf Einzelpflanzen beschränkt, sondern kommt auf einem höheren räumlichen Niveau stärker zum Tragen (IVES *et al.* 1993). Das hier beschriebene Anbausystem stellt aber insofern einen speziellen Fall der „**apparent competition**“ dar, da diese nicht alleine auf der räumlichen Nachbarschaft, sondern auch auf einer gezielt beeinflussten zeitlichen Abfolge des Auftretens der Blattläuse in den beiden benachbarten Kulturen beruht. So führte die frühzeitigere Verfügbarkeit von Blattläusen auf den Ackerbohnenstreifen zu einer Eiablage der Blattlausprädatoren zu einem Zeitpunkt, an dem die dafür notwendigen Blattlausdichten auf dem Salat noch unterschritten waren. Außerdem wäre im vorliegenden Fall eine zusätzliche Verstärkung der „**apparent competition**“ durch eine erhöhte mikroklimatische Variabilität denkbar.

Eine zeitliche Staffelung der Ressourcen wird von ANDOW & RISCH (1985) als wichtiges Kriterium einer erfolgreichen Schädlingskontrolle durch Mischkultur betont. In Anbausystemen wie der Streifenkultur von Hafer mit Erbsen (MARTENS 1983), der Streifenkultur von Baumwolle mit Hirse (ROBINSON *et al.* 1972) oder bei Untersaaten in einer Melonenkultur (BUGG *et al.* 1991B) können die befallsreduzierenden Wirkungen auf dem Abreifen oder dem Absterben einer der beteiligten Kulturen und einer dadurch ausgelösten Ausbreitung von Prädatoren beruhen. Wie ein Teil dieser Untersuchungen zeigt, ist dabei eine zeitliche Synchronisation des Bedarfs von Prädatoren mit deren Ausbreitung aber nicht immer gegeben. Im hier untersuchten System ist durch das **Mähen der Ackerbohnenstreifen** eine zusätzliche Möglichkeit vorhanden, die Ausbreitung der Coccinellidenlarven zu beeinflussen - wenn auch begrenzt durch den zeitlichen Rahmen, der durch die Entwicklung von Blattläusen und Coccinellidenlarven auf den Ackerbohnen vorgegeben wird. So nahm beispielsweise in den Jahren 1993 und 1994 die Blattlausdichte auf den Ackerbohnen schon vor dem Zeitpunkt des Mähens ab (5.4.1). Folgerichtig konnten in diesen Jahren Coccinellidenlarven und -puppen bereits vor dem Mähen der Streifen auf den Salaten gefunden werden (5.4.2). Dagegen stieg 1992 die Dichten der Blattläuse auf den Ackerbohnen bis zum Zeitpunkt des Mähens noch deutlich an, und vor dem Mähen waren praktisch noch keine Coccinellidenlarven auf den Salaten vorhanden (5.4.1). Dementsprechend dürfte in diesem Jahr das Mähen für die Ausbreitung der Larven entscheidender gewesen sein.

Aufgrund der zeitlichen Abfolge der Dichten von Coccinellideneiern und -larven lassen sich die von den Ackerbohnenstreifen stammenden Larven auf den Salaten im Jahr 1993 recht gut und 1992 sowie 1994 ausreichend von der späteren reproduktiven numerischen Reaktion

unterscheiden (5.4.2 und 5.4.3). Das **Überwandern der Coccinellidenlarven** konnte 1994 durch den Versuch mit markierten Larven bestätigt und genauer quantifiziert werden (vgl. 6.6). Die erzielten Dichten überwandernder Coccinellidenlarven lagen 1993 und 1994 in den Salatbeeten zwischen zwei Ackerbohnenstreifen bei 0,22 beziehungsweise 0,25 Larven / Salatpflanze (5.4.2). Die Larvendichten nahmen jedoch mit zunehmendem Abstand vom Streifen deutlich ab, und in den Varianten mit drei und mehr Beeten Abstand zwischen den Streifen waren durchschnittlich nur etwa 0,1 Larven / Salatpflanze vorhanden. Im Jahr 1992 kann die Dichte auf den Salaten zwischen den fünf Beete voneinander entfernten Ackerbohnenstreifen auf durchschnittlich 0,3 überwandernde Larven / Salatpflanze geschätzt werden^{*)} (5.4.2). Diese Dichten entsprechen in allen Fällen mehr als 1 Larve / m², sie sind aber deutlich geringer als die späteren Larvendichten, die auf einer Eiablage der Coccinelliden auf den Salaten beruhen (5.4.2). Die Steigerung des Prädationsdrucks durch die Ackerbohnenstreifen erfolgt aber bereits früh in der Kulturzeit und sollte daher für die Regulation der Blattlausdichte besonders wertvoll sein (VAN EMDEN 1988, WIEDENMANN & SMITH 1997, vgl. aber unten).

Im Gegensatz zu den Larven fanden sich für **andere Prädatorengruppen** kaum Hinweise auf ein Überwandern. Adulte Coccinelliden können natürlich, anders als deren Larven, ein Feld großräumig verlassen, wenn die lokale Blattlausdichte unter eine bestimmte „Bleibeschwelle“ sinkt (HONEK 1980, vgl. auch HODEK & HONEK 1996: 379). Syrphidenlarven kamen nur 1994 in nennenswerter Dichte auf den Ackerbohnenstreifen vor, wobei die zeitliche und räumliche Betrachtung der Zählungen nicht für ein Überwandern der Larven auf die Salate spricht (5.4.2). Auch im Hinblick auf Morphologie und Feuchtigkeitsbedürfnis (BASTIAN 1994) ist für Syrphidenlarven eine Ausbreitung über die Bodenoberfläche in den hier notwendigen Dimensionen nicht wahrscheinlich. Die höhere Aktivitätsdichte von Carabiden im Feld mit Ackerbohnenstreifen im Vergleich zum Feld ohne Streifen (5.4.3) könnte darauf zurückzuführen sein, daß die Aussaat der Streifen und die damit verbundene Grundbodenbearbeitung sieben bis zehn Wochen vor der Salatpflanzung erfolgte. Die Streifen bildeten dadurch ein zusätzliches, weniger gestörtes Refugium, was für epigäisch lebende Prädatoren von Bedeutung sein dürfte. Die zeitliche und räumliche Verteilung der Barberfallenfänge läßt allerdings nicht auf ein Überwandern von den Streifen auf die benachbarten Salate schließen. Dasselbe trifft auch auf andere polyphage Prädatoren zu, deren Unterschiede zwischen den Feldern in der Regel zudem weniger ausgeprägt waren (5.4.3).

Aus den Barberfallenfängen geht eine **Ausbreitung apterer Blattläuse** der Arten *A. fabae* und *A. pisum* von den Ackerbohnen auf die Salate hervor (5.4.3). Eine Besiedlung der Salatpflanzen durch diese beiden Blattlausarten wurde allerdings nicht beobachtet. Für *A. pisum* finden sich in der Literatur keinerlei Hinweise auf eine mögliche Besiedlung von Kopfsalat, während die Angaben im Fall von *A. fabae* widersprüchlich sind (BÖRNER 1952: 73ff., BLACKMAN & EASTOP 1984: 115, vgl. aber STROYAN 1984: 122). Diese Art gehört allerdings zu einem

^{*)} 1992 waren im Feld mit Streifen drei Tage nach dem Mähen lediglich 0,01 Larven / Salatpflanze, elf Tage nach dem Mähen jedoch 0,33 Larven / Pflanze vorhanden. Letztere dürften zum Großteil überwandernde Larven sein, da die Larvendichte zu diesem Zeitpunkt im Feld ohne Streifen bei lediglich 0,04 Larven / Pflanze lag.

Formenkreis eng verwandter Arten, die nur schwer voneinander zu unterscheiden sind (MÜLLER 1982, JÖRG & LAMPEL 1996). *A. fabae* SCOP. *sensu stricto* weist ein verhältnismäßig breites Wirtspflanzenspektrum auf (THIEME 1985, 1987), wobei sich einzelne Pflanzenarten in ihrer Eignung als Wirtspflanze quantitativ unterscheiden können (HOLT & BIRCH 1984). Salatpflanzen wurden von *A. fabae* jedoch auch in gezielten Zuchtversuchen mit verschiedenen Pflanzenstadien (THIEME 1985) und mit unterschiedlichen Salatsorten (PROF. DR. S. VIDAL, pers. Mitt.) nicht besiedelt.

Die **Blattlausdichten auf den Salaten** waren in allen drei Versuchsjahren jeweils etwa zwei Wochen nach dem Mähen der Ackerbohnen in der Nähe der Streifen beziehungsweise im Feld mit den Streifen deutlich **verringert** (5.4.2). Die Wirkung der Streifen war abhängig von deren Abstand zueinander und näherte sich bei einem Salatbeet mit zwei direkt benachbarten Streifen der Variante des Insektizideinsatzes an, welche zum genannten Zeitpunkt jeweils den geringsten Blattlausbefall aufwies. Ähnlich wie in vielen Versuchen zu Mischkulturen (s. ANDOW 1991 und 3.4) ist es auch hier schwierig zu bestimmen, ob Effekte auf die Herbivoren oder die zusätzlich vorhandenen Prädatoren letztlich für die Verringerung der Schädlingsdichten entscheidend waren. Ein 1994 speziell zu dieser Frage durchgeführter Versuch mit getopften Salatpflanzen führte, aufgrund des hohen natürlich auftretenden Prädationsdrucks (s. u.), nicht zur Klärung dieser Frage (5.4.2).

Entsprechend der Dynamik in den sukzessive gepflanzten Salatsätzen (s. 6.4) übte auch in den Versuchen mit Ackerbohnenstreifen der Zuflug saisonbedingt auftretender Blattlausprädatoren **ein bis zwei Wochen vor der Ernte des Salates** einen zunehmenden Einfluß auf die Blattlausdichten aus - allerdings mit unterschiedlicher Intensität in den einzelnen Versuchsjahren (5.4.2, vgl. Wachstumsraten). Am schnellsten und am stärksten erfolgte der Rückgang der Blattlausdichten im Jahr 1994, in dem die maximalen Blattlausdichten bereits drei Wochen nach der Pflanzung zu beobachten waren. Im Jahr 1992 wurde das Maximum der Blattlausdichten erst vier Wochen nach der Pflanzung erreicht und der Rückgang in der darauffolgenden Woche war nicht so stark ausgeprägt wie 1994. Die langsamste und schwächste Wirkung der natürlich zufliegenden Prädatoren wurde im Versuchsjahr 1993 beobachtet. Anders als in den beiden anderen Jahren war 1993 die Stärke der Regulation mit ein bis zwei Wochen Zeitverzögerung von der jeweiligen Dichte der Blattläuse abhängig. Diese dichteabhängige Reaktion der Prädatoren wirkte 1993 der vorherigen Verringerung der Blattläuse in der Nähe der Ackerbohnenstreifen genau entgegen. Auch die **Insektizidvariante** zeigte sehr deutlich, daß eine frühe Reduktion des Blattlausbefalls nicht immer wünschenswert ist. Selbst wenn, wie beim „nützlingsschonenden“ Wirkstoff Pirimicarb, keine oder nur geringe direkte Wirkungen auf stenophage Blattlausprädatoren vorhanden sind, so wird diesen als indirekte Wirkung doch die Nahrungsgrundlage entzogen, woraufhin mobile Entwicklungsstadien das Feld verlassen und weniger mobile Stadien zum Teil verhungern (ZOEBELEIN 1988, POEHLING 1988, SCHNELLE 1995). Darüberhinaus wird durch einen Insektizideinsatz über die stark verringerten Blattlausdichten die Eiablage von Prädatoren und damit eine Blattlauskontrolle in der nahen Zukunft verhindert (ZOEBELEIN 1988, POEHLING 1988). Dementsprechend war, trotz anfänglich reduzier-

ter Blattlausdichten, sowohl 1992 als auch 1993 zum Erntezeitpunkt der höchste Blattlausbefall jeweils in der Insektizidvariante zu verzeichnen. Wie Ergebnisse der Jahre 1992 und 1994 zeigen, lassen Ackerbohnenstreifen dagegen einen Restbefall und damit die letztlich wichtige Blattlausregulation durch von außen zufliegende Blattlausprädatoren eher zu.

Die Populationsdynamik der Blattläuse kann letztlich also erklärt werden als Resultat einer **Interaktion** einer frühzeitigen und kleinräumigen Blattlausverringerung durch die Ackerbohnenstreifen mit einer späteren Wirkung von Prädatoren, die aus der Umgebung zufliegen. Im positiven Fall, wie in den Jahren 1992 und 1994, werden die Blattlausdichten durch die Ackerbohnenstreifen frühzeitig und vor allem auch in ihren Maximalwerten verringert und dann durch einen hohen Prädationsdruck natürlich zufliegender Blattlausprädatoren weiter reduziert, so daß auf dem erntereifen Kopfsalat kein nennenswerter Blattlausbefall mehr vorhanden ist. Damit können die Ackerbohnenstreifen eine Verschmutzung des Salates durch Spuren eines Blattlausbefalls, welche stark von der maximalen Blattlausdichte abhängen, deutlich verringern. Im nicht befriedigenden Fall, wie im Jahr 1993, kann ein geringer und dichteabhängiger Prädationsdruck den anfänglich positiven Effekt einer Blattlausreduktion durch die Ackerbohnenstreifen dagegen sogar ins Gegenteil verkehren.

Verschiedene Faktoren kommen als Ursache für den unterschiedlichen Verlauf der Dichten von Blattläusen und Blattlausprädatoren in der Zeit kurz vor der Ernte der Salate in Frage. So entspricht die Intensität der Regulation (1994 > 1992 > 1993, s. o.) den jeweiligen **Temperaturverhältnissen** in der dritten bis fünften Woche nach der Pflanzung (4.2). Eine verbesserte Kontrolle der Blattlausdichte durch die Prädatoren im sehr warmen Juli 1994 und eine schlechtere im eher zu kühlen Juli 1993 würde mit entsprechenden Angaben aus der Literatur gut übereinstimmen (MACK & SMILOWITZ 1982, FRAZER 1988A, TRILTSCH 1997). Außerdem dürfte der hohe **Blattlausdruck** im Jahr 1994, der zu hohen Blattlausdichten drei Wochen nach der Salatpflanzung führte, eine besonders starke numerische Reaktion der Prädatoren ausgelöst haben. Ein wichtiger Faktor stellt auch der **Prädationsdruck** dar, der in der fraglichen Zeitspanne dieselbe Reihenfolge (1994 > 1992 > 1993) wie die Blattlausregulation aufweist (5.4.2). Sowohl Blattlausdruck als auch Prädationsdruck hängen natürlich stark von den klimatischen Bedingungen ab, sie müssen aber auch als Ergebnis einer zeitlichen Entwicklung im regionalen Maßstab gesehen werden. Dabei sind Einflüsse wie beispielsweise die zeitliche und räumliche Verteilung von Ressourcen wie Überwinterungsmöglichkeiten oder Futterangeboten, Kulturmaßnahmen des Landwirts und biotische Interaktionen zu berücksichtigen (vgl. z. B. BOMBOSCH 1963, SUTER & KELLER 1977, BUREL & BAUDRY 1995, FRY 1995, HODEK & HONEK 1996, BOOIJ *et al.* 1996, SALVETER 1996, OSTROM *et al.* 1997 und 6.4).

6.6 Quantifizierung der Ausbreitung von Coccinellidenlarven

Das **Suchverhalten von Coccinellidenlarven** wird durch verschiedene externe und interne Stimuli gesteuert (zusammenfassend: FRAZER 1988B, FERRAN & DIXON 1993, HODEK & HONEK 1996). Neben Beutedichte, -verteilung und -qualität haben weitere Faktoren, wie klimatische und mikroklimatische Bedingungen, physikalische und eventuell chemische Eigenschaften der Wirtspflanzen (bei einer Bewegung über die Bodenoberfläche wäre auch deren Beschaffenheit zu nennen), Entwicklungsstadium und Hungerzustand der Larven sowie eine mögliche inter- und intraspezifische Konkurrenz einen Einfluß auf die Suche der Larven nach Beute. Im allgemeinen wird angenommen, daß Larven ihre Beute nicht oder bestenfalls aus allernächster Nähe visuell oder olfaktorisch wahrnehmen können. Sehr wichtig für eine erfolgreiche Suche nach den meist in Kolonien vorkommenden Blattläusen ist daher der Wechsel von einer extensiven zu einer intensiven Suche nach einem Beutefang, welche mit verringerten Geschwindigkeiten und häufigeren Drehbewegungen verbunden ist, und eine allmähliche Rückkehr zur extensiven Suche, wenn keine weitere Beute gefunden wird (BANKS 1957, CARTER & DIXON 1982, FERRAN *et al.* 1994). Ein solches Verhalten führt zu einer Klumpung der Tiere an Orten hoher Blattlausdichten und somit zu einer aggregativen numerischen Reaktion (KAREIVA & ODELL 1987).

Auf dem Ackerbohnenstreifen war eine verhältnismäßig schnelle Aggregation der markierten Coccinellidenlarven in einzelnen Parzellen zu beobachten (5.5.1), wie sie bislang in einer ähnlich kurzen Zeitspanne nur für adulte Coccinelliden als Reaktion auf unterschiedliche Blattlausdichten (FRAZER & GILL 1981, BANKS *et al.* 1987, TURCHIN & KAREIVA 1989, ANDERSEN & KAREIVA 1993, IVES *et al.* 1993) oder auf künstlichen Honigtau (EVANS & RICHARDS 1997, MENSAH 1997) beschrieben wurde. Die Ergebnisse deuten an, daß Coccinellidenlarven in späteren Stadien ein hohes Potential zum Auffinden von Bereichen hoher Blattlausdichten besitzen. Die Intensität einer derartigen aggregativen numerischen Reaktion der Larven ist von Bedeutung für eine optimale Eiablagestrategie der adulten Tiere (vgl. HEMPTINNE *et al.* 1992, KINDLMANN & DIXON 1993, DIXON 1997) und sollte daher mit verschiedenen Stadien von Coccinellidenlarven genauer untersucht werden.

Im Gegensatz zu adulten Coccinelliden (WETZLER & RISCH 1984, KAREIVA & ODELL 1987, ANDOW 1990, ANDERSEN & KAREIVA 1993) gibt es für deren Larven kaum **quantitative Untersuchungen zur Ausbreitung** im Freiland. BANKS (1957) bestimmte die von zwei markierten Larven in einer Ackerbohnenparzelle zurückgelegten Distanzen mit 6,4 m in acht beziehungsweise 8,6 m in zwei Tagen. MÜLLER (1966) fing Coccinellidenlarven auf Fangpflanzen, die auf einer vegetationsfreien Fläche standen und gab an, daß diese „oft mehr als hundert Meter“ zurückgelegt haben mußten. Die hier vorliegenden Ergebnisse zur Ausbreitung der Coccinellidenlarven (5.5) zeigen, daß die zurückgelegten Distanzen der Larven im Einzelfall über 20 m / Tag liegen können, in der Mehrzahl der Fälle jedoch nur wenige Meter / Tag betragen. Die Ausbreitung der Larven ließ sich als **Diffusionsprozeß** beschreiben. Die ermittelten Diffusionskoeffizienten nahmen in der Regel im Laufe der Zeit ab (5.5.1), was im

Einklang steht mit theoretischen Erwartungen und mit Ergebnissen zur Ausbreitung adulter Coccinelliden (WETZLER & RISCH 1984). Dementsprechend waren die Diffusionskoeffizienten im Jahr 1996 bei einer bereits 13 Stunden nach dem Ausbringen der Larven erfolgten Zählung (5.5.2) höher als im 1994 durchgeführten Versuch, bei dem die erste Zählung erst zwei Tage nach dem Ausbringen erfolgte (5.5.1). Mit Maximalwerten von $3,2 \text{ m}^2 / \text{Tag}$ (1994) und $11,1 \text{ m}^2 / \text{Tag}$ (1996) erscheinen die hier für Coccinellidenlarven ermittelten Werte verhältnismäßig hoch im Vergleich zu den eindimensionalen Diffusionskoeffizienten adulter Coccinelliden (*Coleomegilla maculata* DE GEER), die einen Tag nach dem Ausbringen bei $0,5 \text{ m}^2 / \text{Tag}$ in Maismonokulturen und $0,8 \text{ m}^2 / \text{Tag}$ in Mischkulturen lagen (WETZLER & RISCH 1984, umgerechnet). Dies könnte (1.) auf eine höhere Beutedichte in den Versuchen von WETZLER & RISCH, (2.) auf einen höheren Anteil von Aktivitätsphasen bei Coccinellidenlarven im Vergleich zu adulten Tieren (vgl. FERRAN *et al.* 1991) und (3.) auf die sehr einfache Struktur des Salatfeldes, das der Ausbreitung nur wenig Widerstand entgegengesetzt (vgl. unten: Senfkeimlinge), zurückzuführen sein.

Die wichtigste Wirkung des **Mähens der Ackerbohnen** dürfte im Entzug des Nahrungsangebots über die trophischen Ebenen hinweg liegen. Neben der abnehmenden Beutedichte könnte allerdings auch das langsame Vertrocknen der abgemähten Ackerbohnen und die damit verbundene Verringerung der Pflanzenstruktur zu einer Ausbreitung der Coccinellidenlarven beitragen (vgl. unten: Senfkeimlinge). Auf den Ackerbohnenresten sind allerdings nach dem Mähen noch über einige Tage Struktur und zum Teil Blattläuse vorhanden (vgl. 5.4.1). Die Streifen geben daher auch im gemähten Zustand die Coccinellidenlarven nicht unmittelbar nach dem Mähen, sondern über einige Tage hinweg an die benachbarten Salate ab (5.5.1). Mögliche Unterschiede zu einem nicht gemähten Streifen hängen letztlich auch von der weiteren Entwicklung der Blattlausdichte auf den noch stehenden Ackerbohnen ab (vgl. 6.5). Diese verringerte sich im entsprechenden Versuch (5.5.1) wiederum sehr deutlich, was ein Grund für die nennenswerte Ausbreitung der Larven auch in der Feldhälfte mit den noch stehenden Ackerbohnen sein könnte.

Für **hungrigen Coccinellidenlarven** ist ein schnelles Verlassen von Bereichen mit geringer Beutedichte, in denen der Hunger stärker ansteigt als auf alternativ zu besiedelnden Pflanzen in erreichbarer Entfernung, sicher sinnvoll (BEGON *et al.* 1996: 359ff.). So nahm in Laborversuchen die Anzahl der von Coccinellidenlarven besuchten Luzernestengel mit dem Hungerlevel der Larven zu (BAUMGAERTNER *et al.* 1981). BANKS (1957) weist anhand von Feldbeobachtungen darauf hin, daß Coccinellidenlarven bei ausreichendem Futter relativ standorttreu sind, während sie bei Futtermangel eine stärkere Tendenz zur Ausbreitung aufweisen. Auch im hier durchgeführten Versuch waren die Diffusionskoeffizienten für Larven, die 20 Stunden vor dem Ausbringen kein Futter zur Verfügung hatten, höher als für gefütterte Larven (5.5.2). Der für die Ausbreitung wichtige Faktor des aktuell zur Verfügung stehenden Nahrungsangebots (vgl. WETZLER & RISCH 1984 für adulte Coccinelliden) hatte im diesem Fall keinen Einfluß, da die Dichten der Blattläuse auf den Salatpflanzen in den beiden Varianten nicht voneinander zu unterscheiden waren und sich auf den Senfkeimlingen noch keine Blattläuse angesiedelt hatten.

Merkmale der Pflanzenoberfläche und -morphologie hatten in verschiedenen Laborstudien einen großen Einfluß auf das Suchverhalten von Coccinellidenlarven (z. B. BANKS 1957, DIXON 1959, SHAH 1982, CARTER *et al.* 1984, STADLER 1991). In Pflanzenbeständen kommen dazu jedoch weitere Faktoren wie Pflanzenhöhe und -dichte, deren Bedeutung für die Ausbreitung von Coccinellidenlarven noch nicht untersucht wurde. **Senfkeimlinge** als noch kaum entwickelte Untersaat im Salatfeld reduzierten^{*)} die Diffusionskoeffizienten der Larven und führten zu einer deutlichen Akkumulation der Tiere in den Parzellen mit Keimlingen (5.5.2). Es ist zu vermuten, daß die verringerte Tendenz zur Ausbreitung auf einem nutzlosen Suchen der Larven auf den Senfkeimlingen beruht, da vertikale Hell-Dunkel-Kontraste eine visuelle Anziehungskraft auf Coccinellidenlarven ausüben (LAMBIN *et al.* 1996) und positiv phototaktische sowie negativ geotaktische Reaktionen der Larven zur Erkundung von vertikalen Strukturen führen (DIXON 1959). Die Bevorzugung apikaler Pflanzenteile durch die Larven (BANKS 1957, DIXON 1959) und deren häufiges Umkehren bei einem Kontakt mit einer horizontalen Ebene (BANKS 1957) könnten diesen Effekt zusätzlich verstärken.

Eine Verringerung der Ausbreitung von Blattlausprädatoren ist in der Regel nicht wünschenswert, da sich damit deren Fähigkeit zur aggregativen Reaktion und letztlich zur Regulation der Schädlinge verringert (ANDERSEN & KAREIVA 1993). Die vorliegenden Ergebnissen könnten somit ein Hinweis sein auf eine reduzierte Effektivität von Coccinellidenlarven in Beständen mit Untersaaten - soweit diese nicht zusätzliche Ressourcen bereitstellen. Die Auswirkungen von Untersaaten auf Ausbreitung und Effektivität von Nützlingen wären in weiteren Versuchen kritisch zu prüfen, zumal die Bedeutung derartiger Anbausysteme im Gemüsebau zunimmt (THEUNISSEN 1994, VIDAL 1995).

6.7 Folgerungen für die gärtnerische Praxis und Ansatzpunkte für weitere Untersuchungen

Das **Artenspektrum** von Blattläusen auf Salat wird sehr stark durch *N. ribisnigri* dominiert (5.1). Der Anbau von Salatsorten mit einer entsprechenden Resistenz (vgl. 3.2) kann daher zu einer deutlichen Reduktion des Blattlausbefalls führen. Inwieweit sich die monogen vererbte Resistenz auch bei einem ausgedehnten Anbau als dauerhaft erweist, bleibt jedoch abzuwarten

Sequentielle Erfassungsmethoden erleichtern die routinemäßige Schätzung von Populationsdichten im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes (z. B. WALKER *et al.* 1984A, ELLIOTT & KIECKHEFER 1986, ROYER & EDELSON 1991). So kann auch das hier erarbeitete Schema zur sequentiellen Bestimmung der Blattlausdichte auf Salaten (5.2.3) den Arbeitsaufwand in weiteren Untersuchungen verringern. Der aus TAYLOR's „power law“ abgeleitete

^{*)} Die Diffusionskonstante D war in den Parzellen mit Senfkeimlingen sowohl in Quer- als auch in Längsrichtung verringert (5.5.2). Das der eindimensionalen Ausbreitung widersprechende Ergebnis der zweidimensionalen Ausbreitung wird nicht weiter berücksichtigt, da der geringe Stichprobenumfang in der Nähe des Ausbringungsortes im zweidimensionalen Fall eine hohe Unsicherheit bedingt (vgl. 5.5.2).

Zusammenhang sollte bei einer Verwendung unter anderen Bedingungen allerdings überprüft werden (vgl. TAYLOR 1961, 1984, TRUMBLE *et al.* 1989). Ferner wäre eine Einbeziehung von Blattlausprädatoren beziehungsweise des von diesen ausgeübten Prädationsdrucks in die sequentielle Bestimmung wünschenswert (vgl. NYROP 1988).

Das **Erstauftreten** von Blattläusen auf Salat kann mittels direkter Beobachtungen auf den Pflanzen sowie mit Hilfe von Saugfallen- oder Gelbfallenfängen ermittelt werden. Dabei ist eine Einschränkung des fraglichen Zeitraumes über akkumulierte Tagestemperatursummen sicher hilfreich (vgl. 6.4). Ein besonders früher Blattlausbefall kann allerdings auftreten, wenn milde Klimabedingungen eine anholozyklische Überwinterung von Blattläusen in Salatfeldern ermöglichen (vgl. BROADBENT *et al.* 1951) oder wenn geeignete Pflanzen zur Überwinterung im Gewächshaus zur Verfügung stehen und dieses später zur Anzucht von Salatjungpflanzen dient (eigene Beobachtung in einem Praxisbetrieb). Eine Bestimmung des Erstauftretens von Salatblattläusen auf regionaler Ebene wäre eine erste, sehr einfache Möglichkeit zur Einsparung unnötiger Insektizidanwendungen im Mai.

Der **Immigrationsdruck der Blattläuse** ändert sich sehr stark im Laufe einer Vegetationsperiode, und einige spätere Salatsätze werden nur wenig von Blattläusen besiedelt (vgl. 6.4). In der vorliegenden Arbeit waren für Dauer und Intensität des Blattlausdrucks allerdings Unterschiede zwischen den Jahren beziehungsweise Standorten festzustellen (5.3.1). Da neben großräumigen Klimabedingungen auch das entsprechende Angebot an Wirtspflanzen für die regionale Abundanz von Blattläusen entscheidend ist (TAYLOR 1977, 1986, TAYLOR *et al.* 1979, CAMMELL *et al.* 1989), wäre zu prüfen, ob ein Zusammenhang von regionalem Blattlausdruck mit der Konzentration des Salatanbaus in bestimmten Anbaugebieten oder mit der Dichte relevanter Winterwirte herzustellen ist (vgl. 6.4). Daraus könnten regionale Abschätzungen der Blattlausgefährdung abgeleitet werden (vgl. WAY *et al.* 1981, KNIGHT & CAMMELL 1994). Erschwerend wäre bei späteren Salatsätzen aber mit einer kleinräumigen sekundären Ausbreitung der Blattläuse und mit einem zunehmenden Einfluß der Prädatoren (s. u.) zu rechnen.

Das immense Potential **stenophager Blattlausprädatoren** zur Regulation von Blattlausdichten auf Salat zeigte sich eindrucksvoll in den Versuchen mit Ausschlußkäfigen (5.4.4). Allerdings ist auch im Fall des Prädationsdrucks mit einer saisonalen Dynamik zu rechnen. So kann in frühen Salatsätzen ein schwacher und spät einsetzender Prädationsdruck zu hohen Blattlausdichten am Erntetermin führen (5.3.1). Im Laufe des Sommers treffen die Blattläuse jedoch auf einen zunehmenden biotischen Widerstand und ein früher und starker Prädationsdruck kann selbst bei hohem Blattlausdruck für eine ausreichende Blattlauskontrolle sorgen (5.3.1). Dadurch verringert sich die Gefahr eines nennenswerten Blattlausbefalls auf dem erntereifen Salat im Laufe des Sommers, und nach den hier vorliegenden Ergebnissen kann die Notwendigkeit einer direkten Blattlauskontrolle spätestens für Erntezeitpunkte ab Ende Juli in Frage gestellt werden (vgl. 6.4). Für die gärtnerische Praxis wäre eine Verifizierung dieses Ergebnisses auf regionaler Ebene von großem Interesse. Das Ziel weiterer Untersuchungen könnte darüberhinaus die Entwicklung einer Prognoseverfahrens sein, mit dem kurzfristig zu

ermitteln wäre, ob der Prädationsdruck für eine natürliche Kontrolle der Blattlausdichten ausreicht.

Im Vergleich zu verschiedenen anderen streifenartigen Strukturen zur Nützlingsförderung (vgl. 3.4) sind die **Ackerbohnenstreifen** durch die zeitliche Begrenzung verhältnismäßig gut in die gemüsebauliche Kulturfläche zu integrieren sowie relativ einfach und billig anzubauen. Sie erhöhen allerdings das Angebot an Nektar und Pollen nur in geringerem Maße, und sie bieten auch keine zusätzlichen Überwinterungsmöglichkeiten. Andererseits führen die Ackerbohnen bereits vor der Pflanzung des Salates zu einer Eiablage von Prädatoren, insbesondere von Coccinelliden. Durch die zeitliche Staffelung der Ressourcen wird eine Konkurrenz zwischen den Streifen und der „Zielkultur“ um die Prädatoren vermieden und über die Ausbreitung der Coccinellidenlarven kommt es kleinräumig zu einer Erhöhung des Prädationsdrucks auf den benachbarten Salaten (5.4 und 5.5.1). Welche Anteile der beobachteten befallsreduzierenden Wirkung (5.4.2) auf der lokalen Erhöhung des Prädationsdrucks einerseits und auf einem durch die Streifen reduzierten Blattlauszuflug andererseits beruhen, wäre als grundlegende Frage eines derartigen Anbausystems weiter zu klären.

Einer Akzeptanz der Ackerbohnenstreifen **in der gärtnerischen Praxis** dürfte vor allem die geringe räumliche Ausdehnung der Effekte entgegenstehen (vgl. 5.4.2 und 5.5.1). Nach den vorliegenden Ergebnissen wäre ein sehr hoher Flächenanteil der Streifen von mindestens 20 % anzustreben. Dies betrifft aufgrund der beschriebenen saisonalen Dynamik (s. o.) jedoch nur einige Salatsätze mit Ernteterminen im Juni und Juli, bei denen eine Reduktion der maximalen Blattlausdichten von Vorteil ist (vgl. 5.3.1). Bei einem Anbau im kleinen Maßstab ist ein Flächenverlust ganz zu vermeiden, indem die Beete zwischen den Streifen für eine Frühlkultur und die grünen Bohnenschoten bei Wahl einer grobkörnigen Sorte (*Vicia faba* var. *major*) für den Frischmarkt genutzt werden. Im größeren Rahmen können die Ackerbohnenstreifen allerdings kaum mit dem sehr preiswerten Einsatz von Insektiziden konkurrieren, zumal die kurzfristige Effektivität der Streifen geringer ist (5.4.2). Sie kommen aber als naturnahe Methode der Blattauskontrolle im ökologischen Anbau dann in Frage, wenn aufgrund einzelbetrieblicher Gegebenheiten ausreichend Fläche in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode zur Verfügung steht.

Die Ackerbohnenstreifen weisen Charakteristika auf, die sich vorteilhaft mit anderen Maßnahmen zur Förderung und Beeinflussung von Blattlausprädatoren im Sinne eines **Habitatmanagements** auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Ebenen verbinden ließen (vgl. RABB *et al.* 1984, ROSSING & HEONG 1997, KOGAN 1998). So könnten sie als relativ gezielte, kleinräumige und kurzzeitige Maßnahme die großräumige und langfristige Schonung und Förderung von Nützlingen ergänzen. Die Wirksamkeit von Zucker-Protein-Lösungen (HAGEN *et al.* 1971, EVANS & RICHARDS 1997, MENSAH 1997) oder von verschiedenen verhaltensbeeinflussenden „Semiochemicals“ (NORDLUND *et al.* 1981, BJOSTAD *et al.* 1993, PICKETT *et al.* 1997) wäre durch die Blattläuse auf den Ackerbohnen eventuell zu verbessern, da diese zusätzlich zur aggregativen auch eine reproduktive numerische Reaktion auslösen. Schließlich könnten die Streifen auch für eine bessere Etablierung von Prädatoren im Überschwemmungs-

verfahren eingesetzt werden (vgl. CORBETT *et al.* 1991) und dabei die notwendigen hohen Blattlausdichten für die ersten Larvenstadien bereitstellen.

Wie in den sukzessive angebauten Salatsätzen, so übten auch in Untersuchungen mit den Ackerbohnenstreifen **aus der Umgebung zufliegende Prädatoren** einen entscheidenden Einfluß auf den Blattlausbefall des erntereifen Salates aus. Als Voraussetzung für eine numerische Reaktion der Prädatoren muß jedoch eine bestimmte Blattlausdichte auf den Salaten vorhanden sein. Daher können Maßnahmen zur Blattlauskontrolle in einem frühen Stadium der Salatentwicklung über eine Verminderung der numerischen Reaktion letztlich sogar besonders hohe Blattlausdichten am Erntetermin verursachen. Diese Problematik zeigte sich sehr deutlich im Fall der Insektizidvariante, in einem der drei Versuchsjahre aber auch in den Varianten mit Ackerbohnenstreifen (5.4.2). Aufgrund dieser Dynamik könnte in Umkehrung des Prinzips der Schadensschwelle die Frage gestellt werden, wie hoch die Blattlausdichte auf Salat zu einem bestimmten Zeitpunkt sein muß, um eine ausreichende spätere Regulation auszulösen. Die Populationsdynamik der Blattläuse in einem derartigen „**offenen**“ **System** ist sicher nicht einfach zu prognostizieren und zu einem für die Blattlauskontrolle relevanten Modell weiterzuentwickeln. Es müßte dabei berücksichtigt werden, daß Salat nicht nur zeitlich sondern im allgemeinen auch räumlich eine wenig präsenzte Kultur darstellt, und die Populationsdynamik von Blattläusen in einem Salatfeld daher sehr stark von der Entwicklung von Blattläusen und Prädatoren in anderen Salatfeldern und weiteren Habitaten abhängt. Für ein Prognosesystem wären deshalb sowohl Blattlausdruck als auch Prädationsdruck im regionalen Maßstab zu erfassen. Durch ein solches System böte sich für Salat aufgrund der kurzen Kulturdauer und der gestaffelten Anbauermine eine außergewöhnliche Möglichkeit, von saisonalen Änderungen dieser Größen zu profitieren und damit zu einer Verringerung von Insektizidanwendungen zu kommen.

7 DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn PROF. DR. H. GOLDBACH für sein Engagement, diese Arbeit auf den anfänglich steinigen Weg zu bringen, für die gewährten Freiräume, die hilfreichen Anregungen und Diskussionen und für die stetige Bereitschaft, bei Fragen oder Problemen unverzüglich weiterzuhelfen.

Wichtige Ansprechpartner bei kleineren und größeren Fragen waren mir immer wieder PROF. DR. STEFAN VIDAL (Gießen) und die Mitarbeiter der beiden tierökologischen Lehrstühle in Bayreuth, insbesondere DR. CAROLINE LIEPERT und DR. WOLFGANG VÖLKL. Vielen Dank für die zahlreichen Tips und hilfreichen Diskussionen! PROF. DR. W. NENTWIG (Bern), DR. MARTIN HOMMES (Braunschweig) und DR. JAN THEUNISSEN (Wageningen) danke ich für Einblicke in ihre Labors und wertvolle Anregungen und der IOBC-Arbeitsgruppe „Integrated control in field vegetable crops“ für den Erfahrungsaustausch in einer offenen Atmosphäre.

Für das Überlassen von Versuchsfeldern danke ich der Bayerischen Landesanstalt für Weinbau und Gartenbau, besonders Herrn O. KRESS, dem Botanischen Garten der Universität Bayreuth und Familie HARTMANN (Mainsondheim). Für die erfreuliche Kooperation und tatkräftige Unterstützung bei verschiedenen Feld- und Laborarbeiten ein herzliches Dankeschön an Herrn MOESE und die Feldequipe in Albertshofen, FRIEDLINDE BRAUN, SILKE BREHM und alle beteiligten HiWis (☺). Weiter möchte ich mich bedanken beim Lehrstuhl Biogeographie für die Leihgabe von Stereomikroskop und meteorologischen Meßinstrumenten, bei RAINER KRUG für die unkomplizierte Bereitstellung von Gewächshausflächen, bei DR. KLAUS PETERS (BITÖK) für die Bayreuther Klimadaten und das Leihen des Anemometers, bei der Bayerischen Landesanstalt für Bodenkultur und Pflanzenbau für die Klimadaten des agrarmeteorologischen Meßnetzes, bei der Regierung von Unterfranken für die artenschutzrechtliche Ausnahmegenehmigung und beim Bayerischen Landesvermessungsamt für die Genehmigung zur Wiedergabe der topographischen Karten.

Für Nachbestimmungen bin ich WINFRIED BLOCHE (sämtliche Syrphiden), PROF. DR. B. KLAUSNITZER (Coccinellidenlarven) und DR. WOLFGANG VÖLKL (Aphiden) sehr dankbar. Tiere aus den Barberfallenfängen bestimmten dankenswerterweise von THEO BLICK (Spinnen) und MICHAEL-ANDREAS FRITZE (Carabiden).

Ein herzliches Dankeschön den Diplomanden und Doktoranden der Abteilung Agrarökologie für die angenehme Arbeitsatmosphäre (und die entspannenden Gespräche beim Teetrinken) und ULRIKE für die vielfältige Unterstützung mit den „kleinen Freunden“.

Für finanzielle Unterstützung danke ich dem Universitätsverein Bayreuth, der Friedrich-Ebert-Stiftung, der Studienstiftung des deutschen Volkes und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

8 LITERATURVERZEICHNIS

- Allen JC, 1976: A modified sine wave method for calculating degree days. *Environ Entomol* **5**: 388-396.
- Altieri MA & Letourneau DK, 1982: Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot* **1**: 405-430.
- Altieri MA & Schmidt LL, 1985: Cover crop manipulation in northern California orchards and vineyards: effects on arthropod communities. *Biol Agric Hort* **3**: 1-24.
- Altieri MA & Whitcomb WH, 1979: The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects. *HortScience* **14**: 12-18.
- Andersen M & Kareiva PM, 1993: Interactions between imported predators and their prey in patchy environments. In: Kim KC & McPherson BA (Eds): Evolution of insect pests. Patterns of variation. New York: Wiley. 243-258.
- Andow DA, 1990: Population dynamics of an insect herbivore in simple and diverse habitats. *Ecology* **71**: 1006-1017.
- Andow DA, 1991: Vegetational diversity and arthropod population response. *Annu Rev Entomol* **36**: 561-586.
- Andow DA & Risch SJ, 1985: Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator, *Coleomegilla maculata*, and its food. *J Appl Ecol* **22**: 357-372.
- Bankowska R, 1964: Studien über die paläarktischen Arten der Gattung *Sphaerophoria* St. Farg. et Serv. (Diptera, Syrphidae). *Ann Zool (Warszawa)* **22**: 285-353.
- Banks CJ, 1955: An ecological study of Coccinellidae (Col.) associated with *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. *Bull Entomol Res* **46**: 561-587.
- Banks CJ, 1957: The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *Brit J Anim Behav* **5**: 12-24.
- Banks CJ, 1959: Experiments with suction traps to assess the abundance of Syrphidae (Diptera), with special reference to aphidophagous species. *Entomol Exp Appl* **2**: 110-124.
- Banks HT, Kareiva PM & Murphy KA, 1987: Parameter estimation techniques for interaction and redistribution models: a predator-prey example. *Oecologia* **74**: 356-362.
- Barkemeyer W, 1994: Untersuchungen zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (Diptera: Syrphidae) (*Schriftenr Naturschutz Landschaftspfl Nieders* Vol. 31). Hannover: Nieders Landesamt Ökologie. 514 S.
- Bastian O, 1994: Schwebfliegen (Syrphidae) (Die neue Brehm-Bücherei Bd 576). Magdeburg: Westarp-Wiss. 168 S.
- Baumgaertner JU, Gutierrez AP & Summers CG, 1981: The influence of aphid prey consumption on searching behaviour, weight increase, developmental time, and mortality of *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) and *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae. *Can Entomol* **113**: 1007-1014.
- Begon M, Harper AM & Townsend CR, 1996: Ecology. Individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell. 1068 S.
- Behrendt K, 1969: Über langjährige Massenwechselbeobachtungen an der Schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scopoli (Homoptera: Aphididae). *Tagungsber Dt Akad Landwirtschaftswiss Berlin* **80**: 335-354.
- Bergelson J & Kareiva P, 1987: Barriers to movement and the response of herbivores to alternative cropping patterns. *Oecologia* **71**: 457-460.
- Binns MR & Nyrop JP, 1992: Sampling insect populations for the purpose of IPM decision making. *Annu Rev Entomol* **37**: 427-453.
- Bjostad LB, Hibbard BE & Cranshaw WS, 1993: Application of semiochemicals in integrated pest management programs. In: Duke SO, Menn JJ & Plimmer JR (Eds): Pest control with enhanced environmental safety. Washington: Amer Chem Soc. 199-218.
- Blackman RL & Eastop VF, 1984: Aphids on the world's crops: an identification and information guide. Chichester: Wiley. 466 S.
- BLSD, 1996: Bayerisches Landesamt für Statistik und Datenverarbeitung: Die Bodennutzung 1995 in Bayern. *Statistische Berichte C I 1*.
- BLSD, 1997: Bayerisches Landesamt für Statistik und Datenverarbeitung: Der Anbau von Gemüse, Erdbeeren und Zierpflanzen zum Verkauf in Bayern 1996 - Gemüsebauerhebung. *Statistische Berichte C I 3*.
- Boatman N (Ed), 1994: Field margins: integrating agriculture and conservation. Farnham: British Crop Protection Council Monograph. 404 S.
- Bohlen PJ & Barrett GW, 1990: Dispersal of the Japanese beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) in strip-cropped soybean agroecosystems. *Environ Entomol* **19**: 955-960.
- Bombosch S, 1963: Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* Scop. in Samenrübenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der

- Schwebfliegen (*Diptera*, *Syrphidae*). *Z Angew Entomol* **52**: 105-141.
- Bommarco R & Ekbom B, 1996: Variation in pea aphid population development in three different habitats. *Ecol Entomol* **21**: 235-240.
- Bonnemaison L, 1966: Integrated control of several aphids. In: Hodek I (Ed): *Ecology of aphidophagous insects*. Prague: Academia. 329-330.
- Booij CJH, Topping C, Szysko J, van Dijk T, Paoletti M & Helenius J, 1996: Assessment of survival and mortality factors in field populations of beneficial arthropods. In: Booij CJH & den Nijs LJMF (Eds): *Arthropod natural enemies in arable land. II. Survival, reproduction and enhancement*. Aarhus Univ. Press: *Acta Jutlandica* (71:2): 69-78.
- Börner C, 1952: *Europae centralis Aphides*. Die Blattläuse Mitteleuropas. Weimar: *Mitt Thüring Bot Gesellsch* (Beiheft 3). 488 S.
- Börner C & Heinze K, 1957: Aphidina - Aphidoidea. In: Blunck H & Sorauer P (Eds): *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, Bd. V, 4. Lieferung. Berlin: Parey. 1-402.
- Bothe G, 1994: *Schwebfliegen*. Hamburg: Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung. 123 S.
- Bottenberg H & Irwin ME, 1992: Flight and landing activity of *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae) in bean monocultures and bean-corn mixtures. *J Entomol Sci* **27**: 143-153.
- Broadbent L, Tinsley TW, Buddin W & Roberts ET, 1951: The spread of lettuce mosaic in the field. *Ann Appl Biol* **38**: 689-706.
- Brunel E, Lefeuvre J-C, Missonnier J, Robert Y & Trehen P, 1980: La faune du bocage. *Bull Techn Inform* **353/355**: 725-767.
- Brunnacker K, 1959: Erläuterungen zur Bodenkarte von Bayern, 1:25000, Blatt Nr. 6227 Iphofen. München: Bayer. Geol. Landesamt. 162 S.
- Bugg RL & Dutcher JD, 1989: Warm-season cover crops for pecan orchards: horticultural and entomological implications. *Biol Agric Hort* **6**: 123-148.
- Bugg RL, Ellis RT & Carlson RW, 1989: Ichneumonidae (Hymenoptera) using extrafloral nectar of faba bean (*Vicia faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biol Agric Hort* **6**: 107-114.
- Bugg RL, Sarrantonio M, Dutcher JD & Phatak SC, 1991a: Understorey cover crops in pecan orchards: possible management systems. *Amer J Alternative Agric* **6**: 50-62.
- Bugg RL, Wäckers FL, Brunson KE, Dutcher JD & Phatak SC, 1991b: Cool-season cover crops relay intercropped with cantaloupe: influence on a generalist predator, *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *J Econ Entomol* **84**: 408-416.
- Bugg RL & Waddington C, 1994: Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: a review. *Agric Ecosyst Environ* **50**: 11-28.
- Burel F & Baudry J, 1995: Farming landscapes and insects. In: Glen DM, Greaves MP & Anderson HM (Eds): *Ecology and integrated farming systems*. Chichester: Wiley. 203-220.
- Bürki H-M & Hausamann A, 1993: Überwinterung von Arthropoden im Boden und an Ackerkräutern künstlich angelegter Ackerkrautstreifen. *Agrarökologie* (H. 7): 1-158.
- Burleigh JG, Young JH & Morrison RD, 1973: Strip-croppings effect on beneficial insects and spiders associated with cotton in Oklahoma. *Environ Entomol* **2**: 281-285.
- Butts RA & Schaalje GB, 1994: Spatial distribution of fall populations of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in winter wheat. *J Econ Entomol* **87**: 1230-1236.
- Cammell ME, Tatchell GM & Woiwod IP, 1989: Spatial pattern of abundance of the black bean aphid, *Aphis fabae*, in Britain. *J Appl Ecol* **26**: 463-472.
- Cammell ME & Way MJ, 1983: Aphid pests. In: Hebblethwaite PD (Ed): *The faba bean (Vicia faba L.)*. London: Butterworths. 315-346.
- Campbell CAM, 1978: Regulation of the damson-hop aphid (*Phorodon humuli* (Schrank)) on hops (*Humulus lupulus* L.) by predators. *J Hort Sci* **53**: 235-242.
- Cappuccino N, 1987: Comparative population dynamics of two goldenrod aphids: spatial patterns and temporal constancy. *Ecology* **68**: 1634-1646.
- Cappuccino N, 1988: Spatial patterns of goldenrod aphids and the response of enemies to patch density. *Oecologia* **76**: 607-610.
- Carter MC & Dixon AFG, 1982: Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *J Anim Ecol* **51**: 865-878.
- Carter MC, Sutherland D & Dixon AFG, 1984: Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. *Oecologia* **63**: 394-397.
- Carter N & Dixon AFG, 1981: The 'natural enemy ravine' in cereal aphid population dynamics: a consequence of predator activity or aphid biology? *J Anim Ecol* **50**: 605-611.
- Cavalloro R (Ed), 1990: 'Euraphid' network: trapping and aphid prognosis. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 331 S.
- Chambers RJ, 1988: Syrphidae. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 259-270.

- Chambers RJ, 1991: Oviposition by aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in relation to aphid density and distribution in winter wheat. *In*: Polgar RJ, Chambers RJ, Dixon AFG & Hodek I (Eds): Behaviour and impact of aphidophaga. The Hague: SPB. 115-121.
- Chambers RJ & Adams THL, 1986: Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *J Appl Ecol* **23**: 895-904.
- Chambers RJ, Sunderland KD, Wyatt IJ & Vickerman GP, 1983: The effects of predator exclusion and caging on cereal aphids in winter wheat. *J Appl Ecol* **20**: 209-224.
- Chandler AEF, 1968: Some factors influencing the site and occurrence of oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann Appl Biol* **61**: 435-446.
- Chandler D, 1997: Selection of an isolate of the insect pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* virulent to the lettuce root aphid, *Pemphigus bursarius*. *Biocontrol Sci Technol* **7**: 95-104.
- Chikh-Khamis Z & Hurej M, 1991: Effectiveness of natural enemies in reduction of *Aphis fabae* on spindle and sugar beet. *In*: Polgár L, Chambers RJ, Dixon AFG & Hodek I (Eds): Behaviour and impact of aphidophaga. The Hague: SPB. 85-90.
- Cole RA, Riggall W & Morgan A, 1993: Electronically monitored feeding behaviour of the lettuce root aphid (*Pemphigus bursarius*) on resistant and susceptible lettuce varieties. *Entomol Exp Appl* **68**: 179-185.
- Collier RH, Davies J, Roberts M, Leatherland M, Runham S & Blood Smyth J, 1994: Monitoring and forecasting the times of attack of the lettuce root aphid, *Pemphigus bursarius* L. *Bull OILB SROP / IOBC WPRS Bull* **17(8)**: 31-40.
- Conway G, 1981: Man versus pests. *In*: May RM (Ed): Theoretical ecology - Principles and applications. Oxford: Blackwell. 356-386.
- Corbett A, Leigh TF & Wilson LT, 1991: Interplanting alfalfa as a source of *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) for managing spider mites in cotton. *Biol Control* **1**: 188-196.
- Corbett A & Plant RE, 1993: Role of movement in the response of natural enemies to agroecosystem diversification: a theoretical evaluation. *Environ Entomol* **22**: 519-531.
- Cox GW & Atkins MD, 1979: Agricultural ecology. An analysis of world food production systems. San Francisco: Freeman. 721 S.
- Crüger G, 1991: Pflanzenschutz im Gemüsebau. Stuttgart: Ulmer. 344 S.
- Dean GJ, 1974: Effects of parasites and predators on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* and *Macrosiphum avenae* (Hem., Aphididae). *Bull Entomol Res* **63**: 411-422.
- Desplantes G, Lirzin B, Pierre JS, Querrien MT & Robert Y, 1993: Etude sur les pucerons de la laitue iceberg en Bretagne. *In*: Troisième Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture. Montpellier: Annales ANPP. 1251-1258.
- Dewar AM & Carter N, 1984: Decision trees to assess the risk of cereal aphid (Hemiptera, Aphididae) outbreaks in summer in England. *Bull Entomol Res* **74**: 387-398.
- Diercks R, 1983: Alternativen im Landbau. Stuttgart: Ulmer. 379 S.
- Dixon AFG, 1959: An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). *J Anim Ecol* **28**: 259-281.
- Dixon AFG, 1985: Aphid ecology. Glasgow & London: Blackie. 157 S.
- Dixon AFG, 1987: Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. *In*: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. A. Amsterdam: Elsevier. 269-287.
- Dixon AFG, 1990: Evolutionary aspects of parthenogenetic reproduction in aphids. *Acta Phytopath Entomol Hung* **25**: 41-56.
- Dixon AFG, 1994: Individuals, populations and patterns. *In*: Leather SR (Ed): Individuals, populations and patterns in ecology. Andover: Intercept. 449-476.
- Dixon AFG, 1997: Patch quality and fitness in predatory ladybirds. *In*: Dettner K, Bauer G & Völkl W (Eds): Vertical food web interactions (*Ecological Studies*, Vol. 130). Berlin: Springer. 205-223.
- Dixon AFG & Wellings PW, 1982: Seasonality and reproduction in aphids. *Int J Invertebr Reprod* **5**: 83-89.
- van Driesche RG & Bellows TS 1996: Biological control. New York: Chapman & Hall. 539 S.
- Duelli P, Studer M, Marchand I & Jacob S, 1990: Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biol Conserv* **54**: 193-207.
- Dunn JA, 1960a: Varietal resistance of lettuce to attack by the lettuce root aphid, *Pemphigus bursarius* (L.). *Ann Appl Biol* **48**: 764-770.
- Dunn JA, 1960b: The natural enemies of the lettuce root aphid, *Pemphigus bursarius* (L.). *Bull Entomol Res* **51**: 271-278.
- Dunn JA, 1974: Study on inheritance of resistance to root aphid, *Pemphigus bursarius*, in lettuce. *Ann Appl Biol* **76**: 9-18.
- Dunn JA & Kempton DPH, 1980: Susceptibilities to attack by top aphids in varieties of lettuce. *Ann Appl Biol Suppl (Tests of agrochemicals and cultivars)* **1**: 58-59.

- DWD, 1992 (40) ff: Deutscher Wetterdienst: Amtsblatt. *Monatlicher Witterungsbericht*.
- Eastop VF, 1973: Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In: van Emden HF (Ed): Insect/plant relationships. Oxford: Blackwell. 157-178.
- Eastop VF, 1981: The wild hosts of aphid pests. In: Thresh JM (Ed): Pests, pathogens and vegetation. London: Pitman. 285-298.
- Eenink AH & Dieleman FL, 1977: Screening *Lactuca* for resistance to *Myzus persicae*. *Neth J Plant Pathol* **83**: 139-151.
- Eenink AH & Dieleman FL, 1982: Resistance of *Lactuca* accessions to leaf aphids: components of resistance and exploitation of wild *Lactuca* species as sources of resistance. In: Visser JH & Minks AK (Eds): Proceedings of the 5th international symposium on insect-plant relationships. Wageningen: Pudoc. 349-355.
- Eenink AH, Groenwold R & Dieleman FL, 1982: Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribis nigri*. 2. Inheritance of the resistance. *Euphytica* **31**: 301-304.
- Ehler LE, Long RF, Kinsey MG & Kelley SK, 1997: Potential for augmentative biological control of black bean aphid in California sugarbeet. *Entomophaga* **42**: 241-256.
- El Titi A, 1974: Überwanderung aphidophager Insekten von Erbsenfeldern zu benachbarten Kulturen und ihre Bedeutung für den integrierten Pflanzenschutz. *Z Pflanzenkrankh Pflanzenschutz* **81**: 287-295.
- El Titi A, 1987: Environmental manipulation detrimental to pests. In: Delucchi V (Ed): Integrated pest management: Quo vadis? Genf: Parasitis 86. 105-121.
- Elliott NC & Kieckhefer RW, 1986: Cereal aphid populations in winter wheat: spatial distributions and sampling with fixed levels of precision. *Environ Entomol* **15**: 954-958.
- Ellis PR, Pink DAC & Ramsey AD, 1994: Inheritance of resistance to lettuce root aphid in the lettuce cultivars 'Avoncrisp' and 'Lakeland'. *Ann Appl Biol* **124**: 141-151.
- Ellis PR, Tatchell GM, Collier RH & Parker WE, 1996: Assessment of several components that could be used in an integrated programme for controlling aphids on field crops of lettuce. *Bull OILB SROP / IOBC WPRS Bull* **19(11)**: 91-97.
- van Emden HF, 1965: The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects. *Sci Hortic* **17**: 121-136.
- van Emden HF, 1988: The potential for managing indigenous natural enemies of aphids on field crops. *Phil Trans R Soc Lond Ser B* **318**: 183-201.
- van Emden HF, 1991: The role of host plant resistance in insect pest mis-management. *Bull Entomol Res* **81**: 123-126.
- van Emden HF, 1995: Host plant-Aphidophaga interactions. *Agric Ecosyst Environ* **52**: 3-11.
- van Emden HF & Williams GF, 1974: Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Annu Rev Entomol* **19**: 455-475.
- Emmett BJ, 1992: Pests of composite crops: lettuce. In: McKinlay RG (Ed): Vegetable crop pests. London: Macmillan. 74-86.
- Entwistle JC & Dixon AFG, 1989: The effect of augmenting grain aphid (*Sitobion avenae*) numbers in a field of winter wheat in spring on the aphid's abundance in summer and its relevance to the forecasting of outbreaks. *Ann Appl Biol* **114**: 397-408.
- Ester A & Brantjes K, 1995: Zaad met insecticide houdt luis uit de bol. *Groenten + Fruit / Vollegrondsgroenten* (H. 9): 14-15.
- Ester A, Gut J, van Oosten AM & Pijnenburg HCH, 1993: Controlling aphids in iceberg lettuce by alarm pheromone in combination with an insecticide. *J Appl Entomol* **115**: 432-440.
- Evans EW, 1994: Indirect interactions among phytophagous insects: aphids, honeydew and natural enemies. In: Leather SR (Ed): Individuals, populations and patterns in ecology. Andover: Intercept. 287-298.
- Evans EW & Richards DR, 1997: Managing the dispersal of ladybird beetles (*Col.*: *Coccinellidae*): use of artificial honeydew to manipulate spatial distributions. *Entomophaga* **42**: 93-102.
- FAOSTAT, 1997: Agriculture Data. Crops Primary. In: FAOSTAT Database Collections. FAO: <http://apps.fao.org/cgi-bin/nph-db.pl?subset=agriculture>.
- Feeny P, 1976: Plant apparency and chemical defense. In: Wallace JW & Mansell RL (Eds): Biochemical interaction between plants and insects (*Rec Adv Phytochem*, Vol 10). New York: Plenum. 1-49.
- Feng M-G & Nowierski RM, 1992: Variation in spatial patterns of the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) among small grains in the northwestern United States. *Environ Entomol* **21**: 1029-1034.
- Ferran A & Dixon AFG, 1993: Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* **90**: 383-402.
- Ferran A, Ettifouri M, Clement P & Bell WJ, 1994: Sources of variability in the transition from extensive to intensive search in coccinellid predators (Homoptera, Coccinellidae). *J Insect Behav* **7**: 633-647.

- Ferran A, Iperiti G, Lapchin L & Rabasse JM, 1991: La localisation, le comportement et les relations "proie-prédateur" chez *Coccinella septempunctata* dans un champ de blé. *Entomophaga* **36**: 213-225.
- Forbes AR & Mackenzie JR, 1982: The lettuce aphid *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) damaging lettuce crops in British Columbia. *J Entomol Soc Brit Columbia* **79**: 28-31.
- Frank T & Nentwig W, 1995: Artenvielfalt von Laufkäfern (Carabidae), Schwebfliegen (Syrphidae) und Tagfaltern (Rhopalocera) in Ackerkrautstreifen und angrenzenden Feldern. *Mitt Dt Ges Allg Angew Entomol* **9**: 685-691.
- Frazer BD, 1988a: Predators. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 217-230.
- Frazer BD, 1988b: Coccinellidae. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 231-247.
- Frazer BD, Gilbert N, Nealis V & Raworth DA, 1981: Control of aphid density by a complex of predators. *Can Entomol* **113**: 1035-1041.
- Frazer BD & Gill B, 1981: Hunger, movement, and predation of *Coccinella californica* on pea aphids in the laboratory and in the field. *Can Entomol* **113**: 1025-1033.
- Frei G & Manhart C, 1992: Nützlinge und Schädlinge an künstlich angelegten Ackerkrautstreifen in Getreidefeldern. *Agrarökologie* (H. 4): 1-140.
- Fry G, 1995: Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems. In: Glen DM, Greaves MP & Anderson HM (Eds): Ecology and integrated farming systems. Chichester: Wiley. 177-202.
- Fye RE, 1971: Grain sorghum. A source of insect predators for insects on cotton. *Prog Agric Ariz* **23**: 12-13.
- Godfrey LD & Leigh TF, 1994: Alfalfa harvest strategy effect on Lygus bug (Hemiptera: Miridae) and insect predator population density: implications for use as trap crop in cotton. *Environ Entomol* **23**: 1106-1118.
- Goller E, Nunnenmacher L & Goldbach HE, 1997: Faba beans as a cover crop in organically grown hops: influence on aphids and aphid antagonists. *Biol Agric Hort* **15**: 279-284.
- Gonzalez D & Rawlins WA, 1968: Aphid sampling efficiency of Möericke traps affected by height and background. *J Econ Entomol* **61**: 109-114.
- Green RH, 1970: On fixed precision level sequential sampling. *Res Popul Ecol* **12**: 249-251.
- Greib G, 1995: Kennen Sie die Salatblattläuse? *Rhein Monatsschr* **83**: 421.
- Groeger U, 1993: Untersuchungen zur Regulation von Getreideblattlauspopulationen unter dem Einfluss der Landschaftsstruktur. *Agrarökologie* (H. 6): 1-169.
- Grunewaldt-Stöcker G, 1990: Biologischer Pflanzenschutz in der Bundesrepublik Deutschland. Eine Bestandsaufnahme und Bewertung von Forschungs- und Entwicklungsprojekten mit Empfehlungen für weitere Forschungsplanungen. Bonn: Fördergemeinschaft Integrierter Pflanzenbau. 262 S.
- Gutierrez AP, Hagen KS & Ellis CK, 1990: Evaluating the impact of natural enemies: a multitrophic perspective. In: Mackauer M, Ehler LE & Roland J (Eds): Critical issues in biological control. Andover: Intercept. 81-109.
- Gutierrez AP, Summers CG & Baumgaertner J, 1980: The phenology and distribution of aphids in California alfalfa as modified by ladybird beetle predation (Coleoptera: Coccinellidae). *Can Entomol* **112**: 489-495.
- Hagen KS, Sawall EF & Tassan RL, 1971: The use of food sprays to increase effectiveness of entomophagous insects. *Proc Tall Timbers Conf Ecol Anim Contr Habitat Manage* **2**: 59-81.
- Hance T, 1995: Relationship between aphid phenology and predator and parasitoid abundances in maize fields. In: Toft S & Riedel W (Eds): Arthropod natural enemies in arable land. I. Density, spatial heterogeneity and dispersal. Aarhus Univ. Press: *Acta Jutlandica* (70:2): 113-125.
- Harwood RWJ, Hickman JM, Macleod A, Sherratt TN & Wratten SD, 1994: Managing field margins for hoverflies. In: Boatman N (Ed): Field margins: integrating agriculture and conservation. Farnham: British Crop Protection Council Monograph No 58: 147-152.
- Hassan SA *et al.*, 1994: Results of the sixth joint pesticide testing programme by the IOBS/WPRS-working group "Pesticides and beneficial organisms". *Entomophaga* **39**: 107-119.
- Hausammann A, 1996: The effects of weed strip-management on pests and beneficial arthropods in winter wheat fields. *Z Pflanzenkrankh Pflanzenschutz* **103**: 70-81.
- Häggström H & Larsson S, 1995: Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia* **104**: 308-315.
- Heathcote GD, 1962: The suitability of some plant hosts for the development of the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). *Entomol Exp Appl* **5**: 114-118.
- Heathcote GD, Palmer JMP & Taylor LR, 1969: Sampling for aphids by traps and by crop inspection. *Ann Appl Biol* **63**: 155-166.
- Heie OE, 1979: Revision of the aphid genus *Nasonovia* Mordvilko, including *Kakamia* Hottes & Freison, with keys and descriptions of the world

- (Homoptera: Aphididae). *Entomol Scand Suppl*, Vol 9: 105 S.
- Heitzmann A & Nentwig W, 1993: Angesäte Ackerkrautstreifen in der Agrarlandschaft: Eine Möglichkeit zur Vermehrung des Nützlingspotentials und zur Kontrolle von Schädlingspopulationen, somit der Förderung der Biodiversität in der Kulturlandschaft, bei gleichzeitig intensiver landwirtschaftlicher Nutzung. *Schweiz Landw Forsch* **32**: 365-383.
- van Helden M, Tjallingii WF & Dieleman FL, 1993: The resistance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) to *Nasonovia ribisnigri*: bionomics of *N. ribisnigri* on near isogenic lettuce lines. *Entomol Exp Appl* **66**: 53-58.
- van Helden M, Tjallingii WF & van Beek TA, 1994: Phloem sap collection from lettuce (*Lactuca sativa* L.): chemical comparison among collection methods. *J Chem Ecol* **20**: 3191-3206.
- van Helden M, van Heest HPNF, van Beek TA & Tjallingii WF, 1995: Development of a bioassay to test phloem sap samples from lettuce for resistance to *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera, Aphididae). *J Chem Ecol* **21**: 761-774.
- Hemptinne J-L, Dixon AFG & Coffin J, 1992: Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae): factors shaping their numerical response. *Oecologia* **90**: 238-245.
- Hemptinne J-L, Doucet J-L & Gaspar C, 1994: How do ladybirds and syrphids respond to aphids in the field? *Bull OILB SROP / IOBC WPRS Bull* **17(4)**: 101-111.
- Hemptinne J-L & Naisse J, 1988: Life cycle strategy of *Adalia bipunctata* L. (Col., Coccinellidae) in a temperate country. In: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): Ecology and effectiveness of aphidophaga. The Hague: SPB. 71-78.
- Herzog DC & Funderburk JE, 1986: Ecological bases for habitat management and pest cultural control. In: Kogan M (Ed): Ecological theory and integrated pest management practice. New York: Wiley. 217-250.
- Hetschko A, 1908: Über den Insektenbesuch bei einigen Vicia-Arten mit extrafloralen Nektarien. *Wiener Entomologische Zeitung* **27**: 299-305.
- Hickman JM & Wratten SD, 1996: Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields. *J Econ Entomol* **89**: 832-840.
- Hodek I, 1973: Biology of Coccinellidae. Prag: Academia. 260 S.
- Hodek I & Honek A, 1996: Ecology of Coccinellidae. Dordrecht: Kluwer. 464 S.
- Hodek I & Kindlmann P, 1988: Evaluation of impact of aphid predators and the value and limitations of mathematical models (Essay-review). In: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): Ecology and effectiveness of aphidophaga. The Hague: SPB. 151-160.
- Hodgson C & Aveling C, 1988: Anthocoridae. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 279-292.
- Holland JM & Thomas SR, 1996: *Phacelia tanacetifolia* flower strips: their effect on beneficial invertebrates and gamebird chick food in an integrated farming system. In: Booij CJH & den Nijs LJMF (Eds): Arthropod natural enemies in arable land. II. Survival, reproduction and enhancement. Aarhus Univ. Press: *Acta Jutlandica* (71:2): 171-182.
- Holt J & Birch N, 1984: Taxonomy, evolution and domestication of *Vicia* in relation to aphid resistance. *Ann Appl Biol* **105**: 547-556.
- Holt RD & Lawton JH, 1994: The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* **25**: 495-520.
- Honek A, 1980: Population density of aphids at the time of settling and ovariole maturation in *Coccinella septempunctata* [Col.: Coccinellidae]. *Entomophaga* **25**: 427-430.
- Honek A, 1981: Aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera) and Chrysopidae (Neuroptera) on three weeds: factors determining the composition of populations. *Acta Entomol Bohemoslov* **78**: 303-310.
- Honek A, 1982: The distribution of overwintered *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae) adults in agricultural crops. *Z Angew Entomol* **94**: 311-319.
- Honek A, 1985a: Habitat preferences of aphidophagous Coccinellids [Coleoptera]. *Entomophaga* **30**: 253-264.
- Honek A, 1985b: Activity and predation of *Coccinella septempunctata* adults in the field (Col., Coccinellidae). *Z Angew Entomol* **100**: 399-409.
- Honek A, 1986: Production of faeces in natural populations of aphidophagous coccinellids (Col.) and estimation of predation rates. *J Appl Entomol* **102**: 467-476.
- Honek A, 1989: Overwintering and annual changes of abundance of *Coccinella septempunctata* in Czechoslovakia (Coleoptera, Coccinellidae). *Acta Entomol Bohemoslov* **86**: 179-192.
- Honek A, 1991: Factors determining the peak abundance of *Metopolophium dirhodum* (Homoptera: Aphididae) on cereals. *Bull Entomol Res* **81**: 57-64.
- Honek A & Kocourek F, 1990: Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants. *Zool Jb Syst* **117**: 401-439.
- Honek A & Rejmánek M, 1982: The communities of adult aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera): a

- multivariate analysis. *Acta Oecol Oecol Appl* **3**: 95-104.
- Hopper KR, Aidara S, Agret S, Cabal J, Coutinot D, Dabire R, Lesieux C, Kirk G, Reichert S, Tronchetti F & Vidal J, 1995: Natural enemy impact on the abundance of *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) in wheat in southern France. *Environ Entomol* **24**: 402-408.
- Hormes E, 1997: Rijk Zwaan: Züchtung und Saatgut nicht nur bei Salaten. *Gemüse* **33**: 457-459.
- Horne JK & Schneider DC, 1995: Spatial variance in ecology. *Oikos* **74**: 18-26.
- Howard MT & Dixon AFG, 1995: Factors determining the pest status of the rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker), on winter barley in the United Kingdom. *Ann Appl Biol* **127**: 1-10.
- Huffaker CB, Berryman AA & Laing JE, 1984: Natural control of insect populations. In: Huffaker CB & Rabb RL (Eds): *Ecological entomology*. New York: Wiley. 359-398.
- Huffaker CB, Kennett CE, Matsumoto B & White EG, 1968: Some parameters in the role of enemies in the natural control of insect abundance. In: Southwood TRE (Ed): *Insect Abundance*. London: Blackwell. 59-75.
- Hullé M, Coquio S & Laperche V, 1994: Patterns in Flight Phenology of a Migrant Cereal Aphid Species. *J Appl Ecol* **31**: 49-58.
- Hurej M, 1988: Natural reduction of *Aphis fabae* Scop. by Coccinellidae on sugar beet crops. In: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): *Ecology and effectiveness of aphidophaga*. The Hague: SPB. 225-229.
- Hurlbert SH, 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol Mon* **54**: 187-211.
- Hurlbert SH, 1990: Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* **58**: 257-271.
- Irwin ME & Kampmeier GE, 1989: Vector behavior, environmental stimuli, and the dynamics of plant virus epidemics. In: Jeger MJ (Ed): *Spatial components of plant disease epidemics*. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 14-39.
- Ives AR, Kareiva P & Perry R, 1993: Response of a predator to variation in prey density at three hierarchical scales: lady beetles feeding on aphids. *Ecology* **74**: 1929-1938.
- Ives PM, 1981: Estimation of coccinellid numbers and movement in the field. *Can Entomol* **113**: 981-997.
- Iwao S, 1968: A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res Popul Ecol* **10**: 1-20.
- Iwao S, 1972: Application of the m*-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res Popul Ecol* **14**: 97-128.
- Johnson CG, 1950: Infestation of a bean field by *Aphis fabae* Scop. in relation to wind direction. *Ann Appl Biol* **37**: 441-450.
- Jones D, 1984: Use, misuse, and role of multiple-comparison procedures in ecological and agricultural entomology. *Environ Entomol* **13**: 635-649.
- Jörg E & Lampel G, 1996: Enzyme electrophoretic studies on the *Aphis fabae* group (Hom., Aphididae). *J Appl Entomol* **120**: 7-18.
- Kareiva P, 1983: Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Denno RF & McClure MS (Eds): *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. New York: Academic. 259-289.
- Kareiva P, 1987: Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* **326**: 388-390.
- Kareiva P & Odell G, 1987: Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *Amer Nat* **130**: 233-270.
- Karl E, 1992: Artenspektrum der Blattläuse (Homoptera, Aphidina), die mit einer Saugfalle in Aschersleben (Land Sachsen-Anhalt) in den Jahren 1985 bis 1990 gefangen wurden. *Arch Phytopathol Pflanzenschutz* **28**: 69-74.
- Kauffman WC & Schwalbe CP, 1991: Plant growth responses to *Aphis fabae* injury: importance of predation by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). In: Polgár L, Chambers RJ, Dixon AFG & Hodek I (Eds): *Behaviour and impact of aphidophaga*. The Hague: SPB. 167-175.
- Kawada K, 1987: Polymorphism and morph determination. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): *Aphids. Their biology, natural enemies and control*. Vol. A. Amsterdam: Elsevier. 255-268.
- Keep E & Briggs JB, 1971: A survey of *Ribes* species for aphid resistance. *Ann Appl Biol* **68**: 23-30.
- Kemp JC & Barrett GW, 1989: Spatial Patterning: impact of uncultivated corridors on arthropod populations within soybean agroecosystems. *Ecology* **70**: 114-128.
- Kennedy JS, 1965: Co-ordination of successive activities in an aphid. Reciprocal effects of settling on flight. *J Exp Biol* **43**: 489-509.
- Kennedy JS, Booth CO & Kershaw WJS, 1959: Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (Gynoparae) and *Brevicoryne brassicae* L.; with a re-appraisal of the role of host-finding behaviour in virus spread. *Ann Appl Biol* **47**: 424-444.
- Kennedy JS, Booth CO & Kershaw WJS, 1961: Host finding by aphids in the field - III. Visual attraction. *Ann Appl Biol* **49**: 1-21.
- Kenny GJ & Chapman RB, 1988: Effects on an intercrop on the insect pests, yield, and quality of cabbage. *N Z J Exp Agric* **16**: 67-72.

- Kerns DL & Palumbo JC, 1996: Lettuce IPM: Southwestern USA. *In*: Radcliffe EB & Ragsdale DW (Eds): The University of Minnesota's Integrated Pest Management textbook on the WWW. <http://ipmworld.umn.edu/chapters/kerns.htm> (last modified 17-5-96).
- Kindlmann P & Dixon AFG, 1993: Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *Eur J Entomol* **90**: 443-450.
- Kindlmann P, Ruzicka Z & Stary P, 1988: A model of aphid-parasite-predator interactions. *In*: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): Ecology and effectiveness of Aphidophaga. The Hague: SPB. 183-186.
- Klausnitzer B, 1989: *Coccinellidae* - Marienkäfer. *In*: Stresemann E, Hannemann H-J, Klausnitzer B & Senglaub K (Eds): Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und BRD, Band 2/1. Berlin: Volk & Wissen. 278-283.
- Klingauf FA, 1987: Host plant finding and acceptance. *In*: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. A. Amsterdam: Elsevier. 209-223.
- Klinger K, 1987: Auswirkungen eingesäter Randstreifen an einem Winterweizen-Feld auf die Raubarthropodenfauna und den Getreideblattlausbefall. *J Appl Entomol* **104**: 47-58.
- Knauer N & Schröder H, 1988: Bedeutung von Hecken in Agrar-Ökosystemen. *Schriftenr BMELF, Reihe A: Ang Wiss* (H. 365): 3-30.
- Knight JD & Cammell ME, 1994: A decision support system for forecasting infestations of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., on spring-sown field beans, *Vicia faba*. *Comput Electron Agric* **10**: 269-279.
- Kogan M, 1998: Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annu Rev Entomol* **43**: 243-270.
- Köhler W, Schachtel G & Voleske P, 1995: Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. Berlin: Springer. 285 S.
- Kokubu H & Duelli P, 1986: Aerial population movement and vertical distribution of aphidophagous insects in cornfields (Chrysopidae, Coccinellidae and Syrphidae). *In*: Hodek I (Ed): Ecology of aphidophaga. Prague: Academia. 279-284.
- Krause U, 1997: Populationsdynamik und Überwinterung von Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) in zwei unterschiedlich strukturierten Agrarlandschaften Norddeutschlands. *Agrarökologie* (H. 22): 1-150.
- Krieg A & Franz JM, 1989: Lehrbuch der biologischen Schädlingsbekämpfung. Berlin: Parey. 302 S.
- Kring TJ, Gilstrap FE & Michels GJ, 1985: Role of indigenous coccinellids in regulating greenbugs (Homoptera: Aphididae) on Texas grain sorghum. *J Econ Entomol* **78**: 269-273.
- Krug H (Ed), 1991: Gemüseproduktion - Ein Lehr- und Nachschlagewerk für Studium und Praxis. Berlin: Parey. 541 S.
- Kuno E, 1969: A new method of sequential sampling to obtain the population estimates with a fixed level of precision. *Res Popul Ecol* **11**: 127-136.
- Kuno E, 1991: Sampling and analysis of insect populations. *Annu Rev Entomol* **36**: 285-304.
- Kuo J, 1994: SigmaPlot for Windows, V2.0, transforms and curve fitting. Erkrath: Jandel Scientific. 12-10 S.
- Lambin M, Ferran A & Maugan K, 1996: La prise d'informations visuelles chez la coccinelle *Harmonia axyridis*. *Entomol Exp Appl* **79**: 121-130.
- Laster ML, 1974: Increasing natural enemy resources through crop rotation and strip cropping. *In*: Maxwell FG & Harris FA (Eds): Proceedings of the summer institute on biological control of plant insects and diseases. Jackson: Univ Press Mississippi. 137-149.
- Latgé JP & Papierok B, 1988: Aphid pathogens. *In*: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 323-335.
- Laun N, 1995: Mittelprüfung gegen Läuse in Kopfsalat. *In*: Versuche im deutschen Gartenbau. <http://www.ifgb.uni-hannover.de/gabainfo/versuchsberichte/neustadt/acaq095.htm>
- Lawson FR, Rabb RL, Guthrie FE & Bowery TG, 1961: Studies of an integrated control system for hornworms on tobacco. *J Econ Entomol* **54**: 93-97.
- Legg DE, Hein GL, Nowierski RM, Feng M-G, Pears FB, Karner M & Cuperus GW, 1992: Binomial regression models for spring and summer infestations of the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in the Southern and Western Plains States and Rocky Mountain region of the United States. *J Econ Entomol* **85**: 1779-1790.
- van Lenteren JC, Roskam MM & Timmer R, 1997: Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe. *Biol Control* **10**: 143-149.
- van Lenteren JC & Woets J, 1988: Biological and integrated control in greenhouses. *Annu Rev Entomol* **33**: 239-269.
- Lewis T, 1965a: The effects of an artificial wind-break on the aerial distribution of flying insects. *Ann Appl Biol* **55**: 503-512.
- Lewis T, 1965b: The effect of an artificial wind-break on the distribution of aphids in a lettuce crop. *Ann Appl Biol* **55**: 513-518.
- Lewis T & Dibley GC, 1970: Air movement near windbreaks and a hypothesis of the mechanism of

- the accumulation of airborne insects. *Ann Appl Biol* **66**: 477-484.
- Lewis T & Stephenson JW, 1966: The permeability of artificial windbreaks and the distribution of flying insects in the leeward sheltered zone. *Ann Appl Biol* **58**: 355-363.
- Lloyd M, 1967: Mean crowding. *J Anim Ecol* **36**: 1-30.
- Lowery DT, Isman MB & Brard NL, 1993: Laboratory and field evaluation of neem for the control of aphids (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol* **86**: 864-870.
- Luck RF, Shepard BM & Kenmore PE, 1988: Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annu Rev Entomol* **33**: 367-391.
- Luff ML, 1983: The potential of predators for pest control. *Agric Ecosyst Environ* **10**: 159-181.
- MacArthur RH & Wilson EO, 1967: The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 203 S.
- Mack TP & Smilowitz Z, 1982: CMACSIM, a temperature-dependent predator-prey model simulating the impact of *Coleomegilla maculata* (DeGeer) on green peach aphids on potato plants. *Environ Entomol* **11**: 1193-1201.
- Mackauer M & Way MJ (Coord), 1976: *Myzus persicae* Sulz., an aphid of world importance. In: Delucchi V (Ed): Studies in biological control. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 51-120.
- Mackenzie A & Dixon AFG, 1991: An ecological perspective of host alternation in aphids (Homoptera: Aphidinea: Aphididae). *Entomol Gener* **16**: 265-284.
- Mackenzie JR & Vernon RS, 1988: Sampling for distribution of the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae), in fields and within heads. *J Entomol Soc Brit Columbia* **85**: 10-14.
- Mackenzie JR, Vernon RS & Szeto SY, 1988: Efficacy and residues of foliar sprays against the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae), on crisphead lettuce. *J Entomol Soc Brit Columbia* **85**: 3-9.
- Marcovitch S, 1935: Experimental evidence on the value of strip farming as a method for the natural control of injurious insects with special reference to plant lice. *J Econ Entomol* **28**: 62-70.
- Martens B, 1983: Der Einfluss von Streifen-Anbau zwischen Hafer und Erbsen auf die Populationsdynamik der Getreideblattläuse (Homoptera: Aphididae) und ihrer Antagonisten. Heidelberg: Diss. Univ. 109 S.
- Martin DK & Randles JW, 1981: Interrelationships between wild host plant and aphid vector in the epidemiology of lettuce necrotic yellows. In: Thresh JM (Ed): Pests, pathogens and vegetation. London: Pitman. 479-486.
- Mensah RK, 1997: Local density responses of predatory insects of *Helicoverpa* spp. to a newly developed food 'Envirofeast' in commercial cotton in Australia. *Int J Pest Manage* **43**: 221-225.
- Moericke V, 1955: Über die Lebensgewohnheiten der geflügelten Blattläuse (*Aphidina*) unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens beim Landen. *Z Angew Entomol* **37**: 29-91.
- Montllor CB & Tjallingii WF, 1989: Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce. *Entomol Exp Appl* **52**: 103-111.
- Moran NA, 1992: The evolution of aphid life cycles. *Annu Rev Entomol* **37**: 321-348.
- Müller CB & Godfray HCJ, 1997: Apparent competition between two aphid species. *J Anim Ecol* **66**: 57-64.
- Müller FP, 1970: Zucht- und Übertragungsversuche mit Populationen und Klonen der Grünfleckigen Kartoffelblattlaus *Aulacorthum solani* (Kaltenbach, 1843) (Homoptera: Aphididae). *Deut Entomol Z Neue Folge* **17**: 259-270.
- Müller FP, 1975: Bestimmungsschlüssel für geflügelte Blattläuse in Gelbschalen. *Arch Phytopathol Pflanzenschutz* **11**: 49-77.
- Müller FP, 1982: Das Problem *Aphis fabae*. *Z Angew Entomol* **94**: 432-446.
- Müller FP, 1990: *Aphidina* - Blattläuse. In: Stresemann E, Hannemann H-J, Klausnitzer B & Senglaub K (Eds): Exkursionsfauna von Deutschland, Band 2/2. Berlin: Volk & Wissen. 87-167.
- Müller HJ, 1957: Über die Entwicklung erhöhten Randbefalls von Ackerbohnen-Beständen durch *Aphis fabae* Scop. *Z Pflanzenkrankh Pflanzenschutz* **64**: 593-599.
- Müller HJ, 1962: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Aphis (Doralis) fabae* Scop. VIII. Das Verhalten geflügelter Bohnenläuse nach der Landung auf Wirten und Nichtwirten. *Entomol Exp Appl* **5**: 189-210.
- Müller HJ, 1964: Über die Anflugdichte von Aphiden auf farbige Salatpflanzen. *Entomol Exp Appl* **7**: 85-104.
- Müller HJ, 1966: Über mehrjährige Coccinelliden-Fänge auf Ackerbohnen mit hohem *Aphis fabae*-Besatz. *Z Morph Ökol Tiere* **58**: 144-161.
- Murdoch WW, 1975: Diversity, complexity, stability and pest control. *J Appl Ecol* **12**: 795-807.
- Nawrocka B, 1988: Effectiveness of the aphidophagous syrphids in controlling the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*. In: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): Ecology and effectiveness of aphidophaga. The Hague: SPB. 289-294.
- Nawrocka BZ, Eckenrode CJ, Uyemoto JK & Young DH, 1975: Reflective mulches and foliar sprays for suppression of aphid-borne viruses in lettuce. *J Econ Entomol* **68**: 694-698.

- Nordlund DA, Jones RL & Lewis WJ (Eds), 1981: Semiochemicals - Their role in pest control. New York: Wiley.
- Norusis MJ, 1993: SPSS for Windows, base system user's guide & advanced statistics, release 6.0. Chicago: SPSS Inc. 828 & 578 S.
- Nyrop JP, 1988: Sequential classification of prey-predator ratios with application to European red mite (Acari: Tetranychidae) and *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) in New York apple orchards. *J Econ Entomol* **81**: 14-21.
- Obrycki JJ, Lewis LC & Orr DB, 1997: Augmentative releases of entomophagous species in annual cropping systems. *Biol Control* **10**: 30-36.
- Ostrom PH, Colunga-Garcia M & Gage SH, 1997: Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence. *Oecologia* **109**: 108-113.
- Palumbo JC & Kerns DL, 1994: Effects of imidacloprid as a soil treatment on colonization of green peach aphid and marketability of lettuce. *Southwest Entomol* **19**: 339-346.
- Parajulee MN, Montandon R & Slosser JE, 1997: Relay intercropping to enhance abundance of insect predators of cotton aphid (*Aphis gossypii* Glover) in Texas cotton. *Int J Pest Manage* **43**: 227-232.
- Parker WE & Blood Smyth JA, 1996: Insecticidal control of foliar and root aphids on outdoor lettuce. *Brighton Crop Prot Conf Pests Dis* **3**: 861-866.
- Parrella MP, Heinz KM & Nunney L, 1992: Biological control through augmentative releases of natural enemies: a strategy whose time has come. *Amer Entomol* **38**: 172-179.
- Perrin RM, 1975: The role of the perennial stinging nettle, *Urtica dioica*, as a reservoir of beneficial natural enemies. *Ann Appl Biol* **81**: 289-297.
- Pickett JA, Wadhams LJ & Woodcock CM, 1997: Developing sustainable pest control from chemical ecology. *Agric Ecosyst Environ* **64**: 149-156.
- Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM & Hardie J, 1992: The chemical ecology of aphids. *Annu Rev Entomol* **37**: 67-90.
- Pimentel D, 1961: Species diversity and insect population outbreaks. *Ann Entom Soc Amer* **54**: 76-86.
- Poehling H-M, 1988: Influence of cereal aphid control on aphid specific predators in winter wheat (Homoptera: Aphididae). *Entomol Gener* **13**: 163-174.
- Pollard E, 1969: The effect of removal of arthropod predators on an infestation of *Brevicoryne brassicae* (Homoptera, Aphididae) on brussels sprouts. *Entomol Exp Appl* **12**: 118-124.
- Pollard E, 1971: Hedges. VI. Habitat diversity and crop pests: a study of *Brevicoryne brassicae* and its syrphid predators. *J Appl Ecol* **8**: 751-780.
- Powell W, 1986: Enhancing parasitoid activity in crops. In: Waage J & Greathead D (Eds): Insect parasitoids. London: Academic. 319-341.
- Price PW & Hunter MD, 1995: Novelty and synthesis in the development of population dynamics. In: Cappuccino N & Price PW (Eds): Population dynamics - New approaches and synthesis. New York: Academic. 389-412.
- Pruess KP, 1983: Day-degree methods for pest management. *Environ Entomol* **12**: 613-619.
- Quentin U, Hommes M & Basedow T, 1995: Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von Blattläusen (Hom., Aphididae) an Kopfsalat im Unterglasanbau. *J Appl Entomol* **119**: 227-232.
- Rabb RL, DeFoliart GR & Kennedy GG, 1984: An ecological approach to managing insect populations. In: Huffaker CB & Rabb RL (Eds): Ecological entomology. New York: Wiley. 697-728.
- Randles JW, 1987: Lettuce necrotic yellows cytorhabdovirus (Data revised 1987). In: Brunt AA, Crabtree K, Dallwitz MJ, Gibbs AJ, Watson L & Zurcher EJ (Eds): Plant Viruses Online: descriptions and lists from the VIDE database (1996ff.). <http://biology.anu.edu.au/Groups/MES/vide/>.
- Randles JW & Crowley NC, 1967: Epidemiology of cauliflower mosaic virus in South Australia. *Austral J Agric Res* **18**: 289-298.
- Raworth DA, Frazer BD, Gilbert N & Wellington WG, 1984: Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Homoptera: Aphididae) at Vancouver, British Columbia. I. Sampling methods and population trends. *Can Entomol* **116**: 861-870.
- Reinink K & Dieleman FL, 1989: Resistance in lettuce to the leaf aphids *Macrosiphum euphorbiae* and *Uroleucon sonchi*. *Ann Appl Biol* **115**: 489-498.
- Reinink K & Dieleman FL, 1993: Survey of aphid species on lettuce. *Bull OILB SROP / IOBC WPRS Bull* **16(5)**: 56-68.
- Reinink K, Dieleman FL & Groenwold R, 1994: Inheritance of partial resistance to *Myzus persicae* in lettuce. *Euphytica* **80**: 71-78.
- Reinink K, Dieleman FL & Groenwold R, 1995: Inheritance of partial resistance to the leaf aphids *Macrosiphum euphorbiae* and *Uroleucon sonchi* in lettuce. *Ann Appl Biol* **127**: 413-424.
- Remund U, Niggli U & Boller EF, 1989: Faunistische und botanische Erhebungen in einem Rebberg der Ostschweiz. Einfluss der Unterwuchsbewirtschaftung auf das Ökosystem Rebberg. *Landw Schweiz* **2**: 393-408.
- Rice ME & Wilde GE, 1988: Experimental evaluation of predators and parasitoids in suppressing greenbugs (Homoptera: Aphididae) in sorghum and wheat. *Environ Entomol* **17**: 836-841.

- Risch SJ, Andow D & Altieri MA, 1983: Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ Entomol* **12**: 625-629.
- Robert Y, 1987: Dispersion and migration. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. A. Amsterdam: Elsevier. 299-313.
- Robert Y, Dedryver CA & Pierre JS, 1988: Sampling techniques. In: Minks AK & Harrewijn P (Eds): Aphids. Their biology, natural enemies and control. Vol. B. Amsterdam: Elsevier. 1-20.
- Robinson RR, Young JH & Morrison RD, 1972: Strip-cropping effects on abundance of predatory and harmful cotton insects in Oklahoma. *Environ Entomol* **1**: 145-149.
- Root RB, 1973: Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol Mon* **43**: 95-124.
- Rossing WAH & Heong KL, 1997: Opportunities for using systems approaches in pest management. *Field Crop Res* **51**: 83-100.
- Rossmann F & Fortmann M, 1989: Untersuchungen zur Anwendung des Prädatoren *Chrysoperla carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae) zur Blattlausbekämpfung im Garten. *Mitt Dt Ges Allg Angew Entomol* **7**: 295-297.
- Royer TA & Edelson JV, 1991: Seasonal abundance and within-field dispersion patterns of poplar petiolegall aphid (Homoptera: Aphididae) in cabbage and broccoli. *Environ Entomol* **20**: 1267-1273.
- Rudd WG & Gandour RW, 1985: Diffusion model for insect dispersal. *J Econ Entomol* **78**: 295-301.
- Rufingier C, Schoen L, Martin C & Pasteur N, 1997: Resistance of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) to five insecticides. *J Econ Entomol* **90**: 1445-1449.
- Ruppert V, 1993: Einfluss blütenreicher Feldrandstrukturen auf die Dichte blütenbesuchender Nutzinsekten insbesondere der Syrphinae (Diptera: Syrphidae). *Agrarökologie* (H. 8): 1-149.
- Russell EP, 1989: Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ Entomol* **18**: 590-599.
- Ruzicka Z, Vostrel J & Zeleny J, 1986: The control of Phorodon humuli by aphidophagous Coccinellidae with the help of crop diversification. In: Hodek I (Ed): Ecology of Aphidophaga. Prague: Academia. 435-440.
- Salveter R, 1996: Populationsaufbau aphidophager Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) in der Agrarlandschaft. Bern: Diss. Univ. 117 S.
- Schier A & Ohnesorge B, 1990: Untersuchungen zur Populationsdynamik der Getreideblattläuse auf Winterweizen: Einfluss von natürlichen Feinden und Bewirtschaftungsintensität. In: Heitefuss R & Döpke F (Eds): Integrierte Pflanzenproduktion. Weinheim: VCH. 108-125.
- Schlaghecken J, Engl G, Maync A & Ziegler J, 1994: Anbau- und Sortenhinweise für den Gemüsebau 1995 / '96 (Neustadter Hefte Nr. 5). Neustadt / Weinstrasse: Verein ehemaliger Gartenbauschüler. 126 S.
- Schliephake E, Geissler K & Karl E, 1996: Registration of the flight activity of aphids in Middle Germany during 1985 to 1995 with a 40 feet suction trap. In: Firenze: Proc. Intern. Congr. Entomol. 490. (+ Fangliste als pers. Mitt.)
- Schmid A, 1992: Untersuchungen zur Attraktivität von Ackerwildkräutern für aphidophage Marienkäfer (Coleoptera, Coccinellidae). *Agrarökologie* (H. 5): 1-122.
- Schmutterer H & Gaudchau M, 1986: Anlockung von Syrphiden durch künstlich als Ersatz für Unkräuter in Winterweizenbeständen angesäte Phacelie (*Phacelia tanacetifolia*) und Auswirkung auf Getreideblattläuse. In: Fehrmann H (Ed): Herbizide II. Weinheim: VCH. 115-128.
- Schneider F, 1969: Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annu Rev Entomol* **14**: 103-124.
- Schnelle C, 1995: Untersuchungen zur Wirkung gestaffelter Aufwandmengen der Insektizide "Pirimor" und "Karate" bei der Bekämpfung von Blattläusen in Ackerbohnen unter besonderer Berücksichtigung der Nebenwirkungen auf ausgewählte Nutzarthropoden. Göttingen: Cuvillier. 232 S.
- Sengonca C & Frings B, 1988: Einfluss von *Phacelia tanacetifolia* auf Schädlings- und Nützlingspopulationen in Zuckerrübenfeldern. *Pedobiologia* **32**: 311-316.
- Sengonca C & Henze M, 1992: Conservation and enhancement of *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera, Chrysopidae) in the field by providing hibernation shelters. *J Appl Entomol* **114**: 497-501.
- Shah MA, 1982: The influence of plant surfaces on the searching behaviour of coccinellid larvae. *Entomol Exp Appl* **31**: 377-380.
- Shands WA, Simpson GW & Brunson MH, 1972: Insect predators for controlling aphids on potatoes. 1. In small plots. *J Econ Entomol* **65**: 511-514.
- Silvie P, Dedryver CA & Tanguy S, 1990: Application expérimentale de mycelium d'*Erynia neoaphidis* (Zygomycètes: Entomophthorales) dans des populations de pucerons sur laitues en serre maraîchère: étude du suivi de l'inoculum par caractérisation enzymatique. *Entomophaga* **35**: 375-384.

- Simonet DE, 1980: Strategies for aphid control in field-grown leaf lettuce. *Ohio Report on Research and Development* **65** (3): 44-46.
- Sluss RR, 1967: Population dynamics of the walnut aphid, *Chromaphis juglandicola* (Kalt.) in northern California. *Ecology* **48**: 41-58.
- Sokal RR & Rohlf FJ, 1995: Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman. 887 S.
- Southwood TRE, 1977: The relevance of population dynamics theory to pest status. In: Cherrett JM & Sagar GR (Eds): Origins of pest, parasite, disease and weed problems. Oxford: Blackwell. 35-54.
- Southwood TRE, 1978: Ecological methods. London: Chapman & Hall.
- Stadler B, 1991: Predation success of *Coccinella septempunctata* when attacking different *Uroleucon* species. In: Polgár L, Chambers RJ, Dixon AFG & Hodek I (Eds): Behaviour and impact of aphidophaga. The Hague: SPB. 265-271.
- StBA, 1997: Statistisches Bundesamt: Statistisches Jahrbuch für die Bundesrepublik Deutschland (CD-ROM). Stuttgart: Metzler-Poeschel.
- Steel RG & Torrie JH, 1980: Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. New York: McGraw-Hill. 633 S.
- Stern VM, Adkisson PL, Beingolea OG & Viktorov GA, 1976: Cultural controls. In: Huffaker CB & Messenger PS (Eds): Theory and practice of biological control. New York: Academic. 593-613.
- Stroyan HLG, 1984: Aphids - Pterocommatinae and Aphidinae (Aphidini). Handbook for the identification of British insects Vol. 2, Part 6. 232 S.
- Suter H & Keller S, 1977: Ökologische Untersuchungen an feldbaulich wichtigen Blattlausarten als Grundlage für eine Befallsprognose. *Z Angew Entomol* **83**: 371-393.
- Taylor LR, 1961: Aggregation, variance and the mean. *Nature* **189**: 732-735.
- Taylor LR, 1977: Migration and the spatial dynamics of an aphid, *Myzus persicae*. *J Anim Ecol* **46**: 411-423.
- Taylor LR, 1984: Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annu Rev Entomol* **29**: 321-357.
- Taylor LR, 1986: Synoptic dynamics, migration and the Rothamsted Insect Survey. *J Anim Ecol* **55**: 1-38.
- Taylor LR, French RA, Woiwod IP, Dupuch MJ & Nicklen J, 1981: Synoptic monitoring for migrant insect pests in Great Britain and Western Europe. I. Establishing expected values for species content, population stability and phenology of aphids and moths. In: Rothamsted Experimental Station. Report for 1980, Part 2. Harpenden: 41-104.
- Taylor LR, Perry JN, Woiwod IP & Taylor RAJ, 1988: Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature* **332**: 721-722.
- Taylor LR, Woiwod IP & Perry JN, 1978: The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J Anim Ecol* **47**: 383-406.
- Taylor LR, Woiwod IP & Taylor RAJ, 1979: The migratory ambit of the hop aphid and its significance in aphid population dynamics. *J Anim Ecol* **48**: 955-972.
- Taylor RAJ, 1978: The relationship between density and distance of dispersing insects. *Ecol Entomol* **3**: 63-70.
- Tenhumberg B, 1993: Untersuchungen zur Populationsdynamik von Syrphiden in Winterweizenbeständen und Quantifizierung ihrer Bedeutung als Antagonisten von Getreideblattläusen. Göttingen: Cuvillier. 212 S.
- Tenhumberg B, 1995: Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environ Entomol* **24**: 687-691.
- Tenhumberg B & Poehling H-M, 1995: Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agric Ecosyst Environ* **52**: 39-43.
- Thacker JI, Thieme T & Dixon AFG, 1997: Forecasting of periodic fluctuations in annual abundance of the bean aphid: the role of density dependence and weather. *J Appl Entomol* **121**: 137-145.
- Theunissen J, 1994: Intercropping in field vegetable crops - Pest management by agrosystem diversification - An overview. *Pestic Sci* **42**: 65-68.
- Thieme T, 1985: Untersuchungen über die Wirtspflanzen des Komplexes des schwarzen Bohnen- oder Rübenblattlaus *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae) Teil 2. *Wiss Z Wilh-Pieck-Univ Rostock, Naturwiss Reihe* **34**(6): 90-92.
- Thieme T, 1987: Members of the complex of *Aphis fabae* Scop. and their host plants. In: Holman J, Pelikán J, Dixon AFG & Weismann L (Eds): Population structure, genetics and taxonomy of aphids and thysanoptera. The Hague: SPB. 314-323.
- Thieme T, Steiner H & Busch T, 1994: Vergleich der Blattlausfänge in verschiedenen Gelbschalen. *Nachrichtenbl Deut Pflanzenschutz* **46**: 65-68.
- Thomas MB, Wratten SD & Sotherton NW, 1991: Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *J Appl Ecol* **28**: 906-917.
- Thomas MB, Wratten SD & Sotherton NW, 1992: Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J Appl Ecol* **29**: 524-531.

- Tivy J, 1993: Landwirtschaft und Umwelt. Agrar-ökosysteme in der Biosphäre. Heidelberg: Spektrum. 344 S.
- Toft S & Riedel W (Eds), 1995: Arthropod natural enemies in arable land. I. Density, spatial heterogeneity and dispersal. Aarhus Univ. Press: *Acta Jutlandica* (70:2). 314 S.
- Tokmakoglu O, 1964: Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* Scop. (Rynch.-Homoptera, Aphidae). *Z Angew Entomol* **55**: 105-135.
- Tonhasca A & Byrne DN, 1994: The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecol Entomol* **19**: 239-244.
- Toscano NC, Natwick ET & Chaney WE, 1996: Pests of lettuce: insects and other invertebrates. In: University of California Statewide Integrated Pest Management Project: UC pest management guidelines. <http://www.ipm.ucdavis.edu/PMG/selectnewpest.lettuce.html> (reviewed 12/96).
- Triltsch H, 1997: Der Marienkäfer *Coccinella septempunctata* L. im Komplex Winterweizen-Getreideblattlaus-Antagonist. *Agrarökologie* (H. 24): 1-159.
- Trumble JT, Brewer MJ, Shelton AM & Nyrop JP, 1989: Transportability of fixed-precision level sampling plans. *Res Popul Ecol* **31**: 325-342.
- Turchin P & Kareiva P, 1989: Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology* **70**: 1008-1016.
- UC, 1985: University of California: integrated pest management for cole crops and lettuce. Berkeley: Univ. of California. 111 S.
- Vidal S, 1995: Reduktion von Schadinsektenbefall im Freiland-Gemüsebau durch alternative Produktionsmethoden: Möglichkeiten und offene Fragen. *Mitt Dt Ges Allg Angew Entomol* **10**: 237-242.
- Vogel G, 1996: Handbuch des speziellen Gemüsebaues. Stuttgart: Ulmer. 1127 S.
- Völkl W, 1988: Food relations in the cirsium-aphid systems: the role of the thistles as a base for aphidophagous insects. In: Niemczyk E & Dixon AFG (Eds): Ecology and effectiveness of aphidophaga. The Hague: SPB. 145-148.
- Walker GP, Madden LV & Simonet DE, 1984a: Spatial dispersion and sequential sampling of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae), on processing-tomatoes in Ohio. *Can Entomol* **116**: 1069-1075.
- Walker GP, Nault LR & Simonet DE, 1984b: Natural mortality factors acting on potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae*) populations in processing-tomato fields in Ohio. *Environ Entomol* **13**: 724-732.
- Walters KFA & Carter N, 1983: Settling behaviour of cereal aphids and forecasting outbreaks. *Brit Crop Prot Conf Pests Dis* 207-215.
- Ward SA & Dixon AFG, 1984: Spreading the risk, and the evolution of mixed strategies: seasonal variation in aphid reproductive biology. *Adv Invertebr Reprod* **3**: 367-386.
- Watson TK & Wilde WHA, 1963: Laboratory and field observations on two predators of the pear psylla in British Columbia. *Can Entomol* **95**: 435-438.
- Watt AD & Dixon AFG, 1981: The role of cereal growth stages and crowding in the induction of alatae in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth. *Ecol Entomol* **6**: 441-447.
- Way MJ, 1967: The nature and causes of annual fluctuations in numbers of *Aphis fabae* Scop. on field beans (*Vicia faba*). *Ann Appl Biol* **59**: 175-188.
- Way MJ & Banks CJ, 1968: Population studies on the active stages of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., on its winter host *Euonymus europaeus* L. *Ann Appl Biol* **62**: 177-197.
- Way MJ, Cammell ME, Taylor LR & Woiwod IP, 1981: The use of egg counts and suction trap samples to forecast the infestation of spring-sown field beans, *Vicia faba*, by the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Ann Appl Biol* **98**: 21-34.
- Way MJ & Heathcote GD, 1966: Interactions of crop density of field beans, abundance of *Aphis fabae* Scop., virus incidence and aphid control by chemicals. *Ann Appl Biol* **57**: 409-423.
- Weiss E & Stettmer C, 1991: Unkräuter in der Agrarlandschaft locken blütenbesuchende Nutzinsekten an. *Agrarökologie* (H. 1): 1-104.
- Welling M (Bearb), 1988: Auswirkungen von Ackerschonstreifen. Beiträge vom Symposium: "Ackerschonstreifen -positive Auswirkungen für die Landwirtschaft?". *Mitt Biol Bundesanst Land- Forstwirtschaft* **247**: 1-165.
- Wellings PW & Dixon AFG, 1987: The role of weather and natural enemies in determining aphid outbreaks. In: Barbosa P & Schultz JC (Eds): Insect outbreaks. San Diego: Academic. 313-346.
- Welty C, Weinzierl R & Oloumi-Sadeghi H, 1995: Leaf crops. In: Foster R & Flood B (Eds): Vegetable insect management. Willoughby: Meister Publ. 113-126.
- Wetzler RE & Risch SJ, 1984: Experimental studies of beetle diffusion in simple and complex crop habitats. *J Anim Ecol* **53**: 1-19.
- Whitcomb WH & Godfrey KE, 1991: The use of predators in insect control. In: Pimentel D (Ed): CRC Handbook of pest management in agriculture. Vol. II. Boca Raton: CRC. 215-241.
- Wiedenmann RN & Smith JW 1997: Attributes of natural enemies in ephemeral crop habitats. *Biol Control* **10**: 16-22.

- Wille JE, 1951: Biological control of certain cotton insects and the application of new organic insecticides in Peru. *J Econ Entomol* **44**: 13-18.
- Winder L, 1990: Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecol Entomol* **15**: 105-110.
- Wissinger SA, 1997: Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biol Control* **10**: 4-15.
- Wratten SD & Powell W, 1991: Cereal aphids and their natural enemies. In: Firbank LG, Carter N, Darbyshire JF & Potts GR (Eds): The ecology of temperate cereal fields. Oxford: Blackwell. 233-257.
- Wratten SD & van Emden HF, 1995: Habitat management for enhanced activity of natural enemies of insect pests. In: Glen DM, Greaves MP & Anderson HM (Eds): Ecology and integrated farming systems. Chichester: Wiley. 117-145.
- Wyss E, 1995: The effects of weed strips on aphids and aphidophagous predators in an apple orchard. *Entomol Exp Appl* **75**: 43-49.
- Xu FY & Wu DX, 1989: Control of bamboo scale insects by intercropping rape in the bamboo forest to attract coccinellid beetles. *Chinese J Biol Contr* **5**: 117-119. zit. nach *Rev Agric Entomol* **78** (1990) No 8414.
- Yan Y, Yu Y, Du X & Zhao B, 1997: Conservation and augmentation of natural enemies in pest management of Chinese apple orchards. *Agric Ecosyst Environ* **62**: 253-260.
- Yudin LS, Mitchell WC & Cho JJ, 1987: Color preference of thrips (Thysanoptera: Thripidae) with reference to aphids (Homoptera: Aphididae) and leafminers in Hawaiian lettuce farms. *J Econ Entomol* **80**: 51-55.
- Zhou X & Carter N, 1992a: Effects of temperature, feeding position and crop growth stage on the population dynamics of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *Ann Appl Biol* **121**: 27-37.
- Zhou X & Carter N, 1992b: The ecology of coccinellids on farmland. In: Brown RA, Jepson PC & Sotherton NW (Eds): Interpretation of pesticide effects on beneficial arthropods. Wellesbourne: *Asp Appl Biol* **31**: 133-138.
- Zhou X, Carter N & Powell W, 1994: Seasonal distribution and aerial movement of adult coccinellids on farmland. *Biocontrol Sci Technol* **4**: 167-175.
- Zoebelein G, 1988: Long-term field studies about pesticide effects on ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomol Gener* **13**: 175-187.
- Zohren E & Merz F (Bearb), 1998: Pflanzenschutztabellen für den Erwerbsgemüsebau 1998. *Gemüse* **34**: (Beilage zu H. 3)
- Zwölfer H, Bauer G, Heusinger G & Stechmann D-H, 1984: Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken (Berichte der ANL, Beiheft 3/2). Laufen / Salzburg: Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. 155 S.

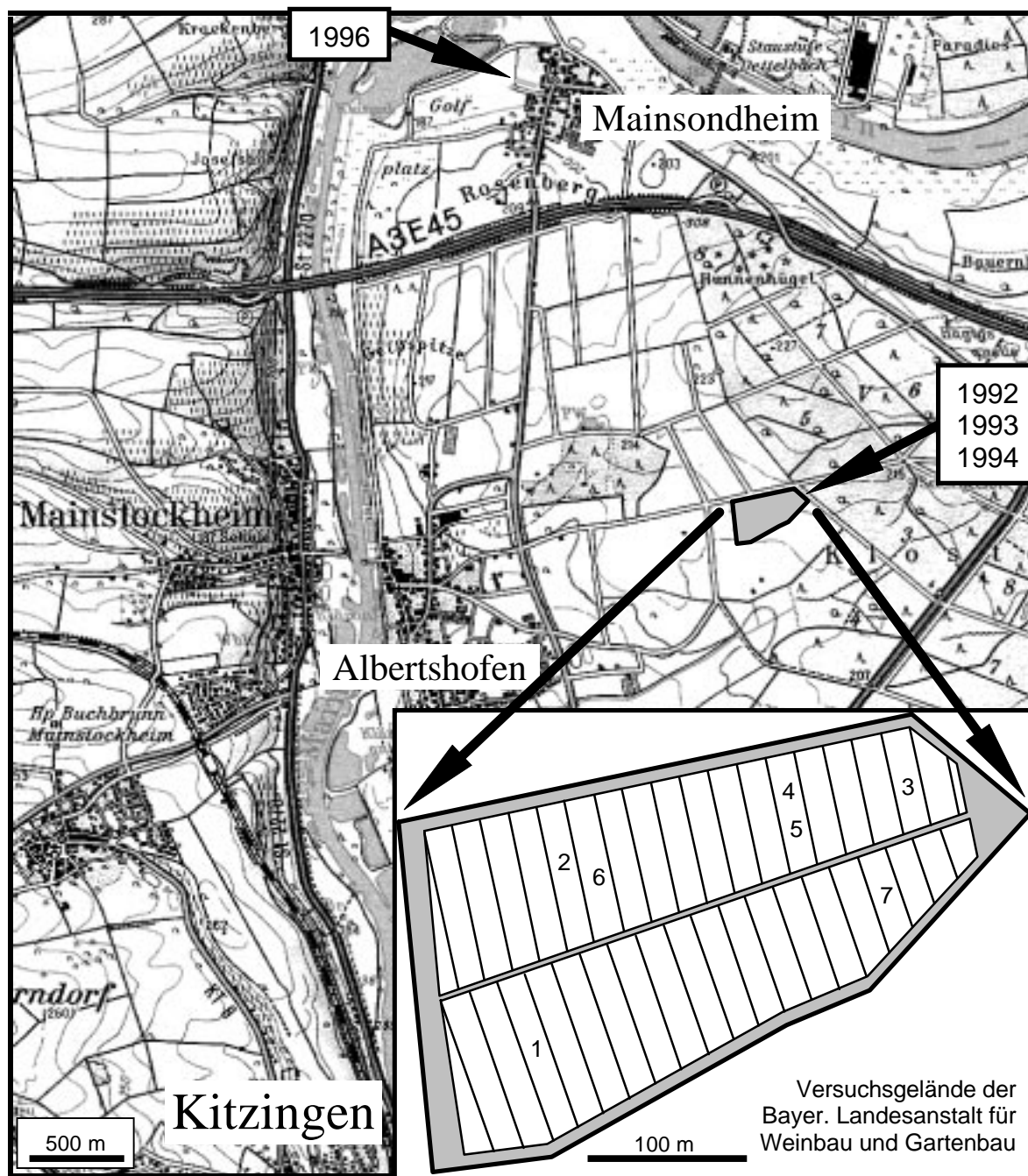


ABB. A-1: Lage des Versuchsgeländes in Albertshofen (1992 - 1994) und der Versuchsfläche in Mainsondheim (1996). Die Ziffern im Versuchsgelände kennzeichnen jeweils die Versuchsflächen mit (1992: 1, 1993: 2, 1994: 3) und ohne (1992: 4, 1993: 5) Ackerbohnenstreifen sowie die Fläche für die ergänzende Untersuchung zur Ausbreitung von *Coccinelliden*larven (1994: 6) und für die sukzessive angebauten Salatsätze (1993: 7).

(Kartengrundlage: Topographische Karte 1:50000, Blatt Nr. L6326: Kitzingen, 1992, Wiedergabe mit Genehmigung des Bayer. Landesvermessungsamtes, Nr. 1413/97).

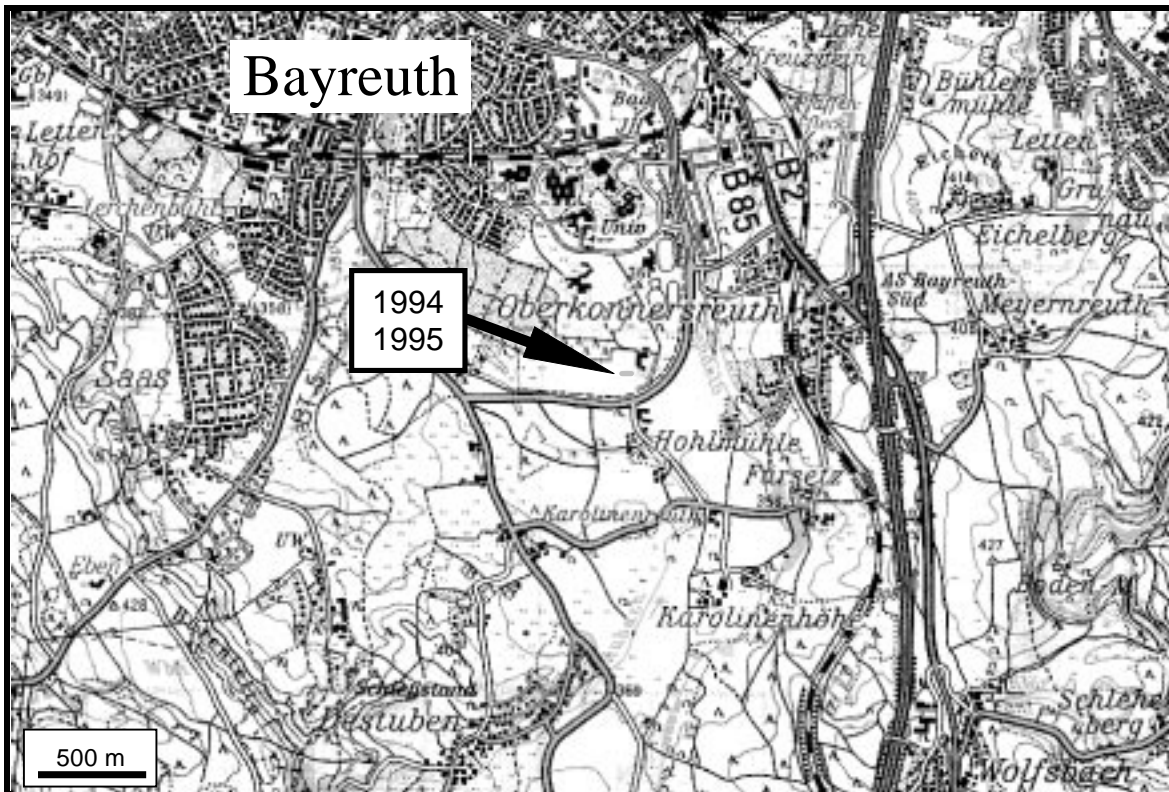


ABB. A-2: Lage der Versuchsfelder in Bayreuth (1994 und 1995).

(Kartengrundlage: Topographische Karte 1:50000, Blatt Nr. L6134: Bayreuth, 1990, Wiedergabe mit Genehmigung des Bayer. Landesvermessungsamtes, Nr. 1413/97).

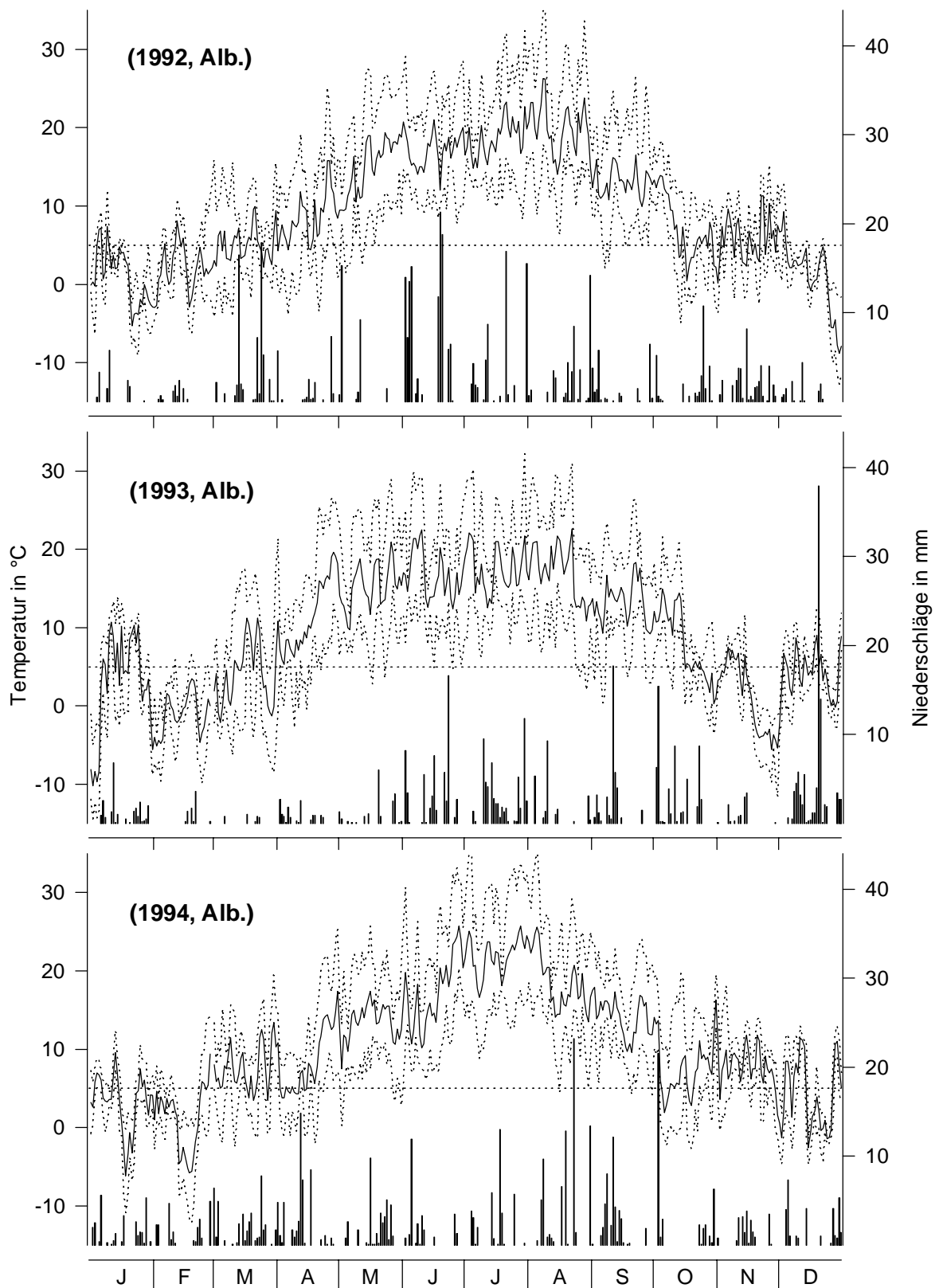


ABB. A-3: Temperaturverlauf (Tagesmittelwerte, -maxima und -minima) und Niederschlagsmengen (Säulen) in Albertshofen. Die gepunktete Hilfslinie bei 5 °C entspricht etwa der unteren Temperaturgrenze für die Entwicklung von Blattläusen.

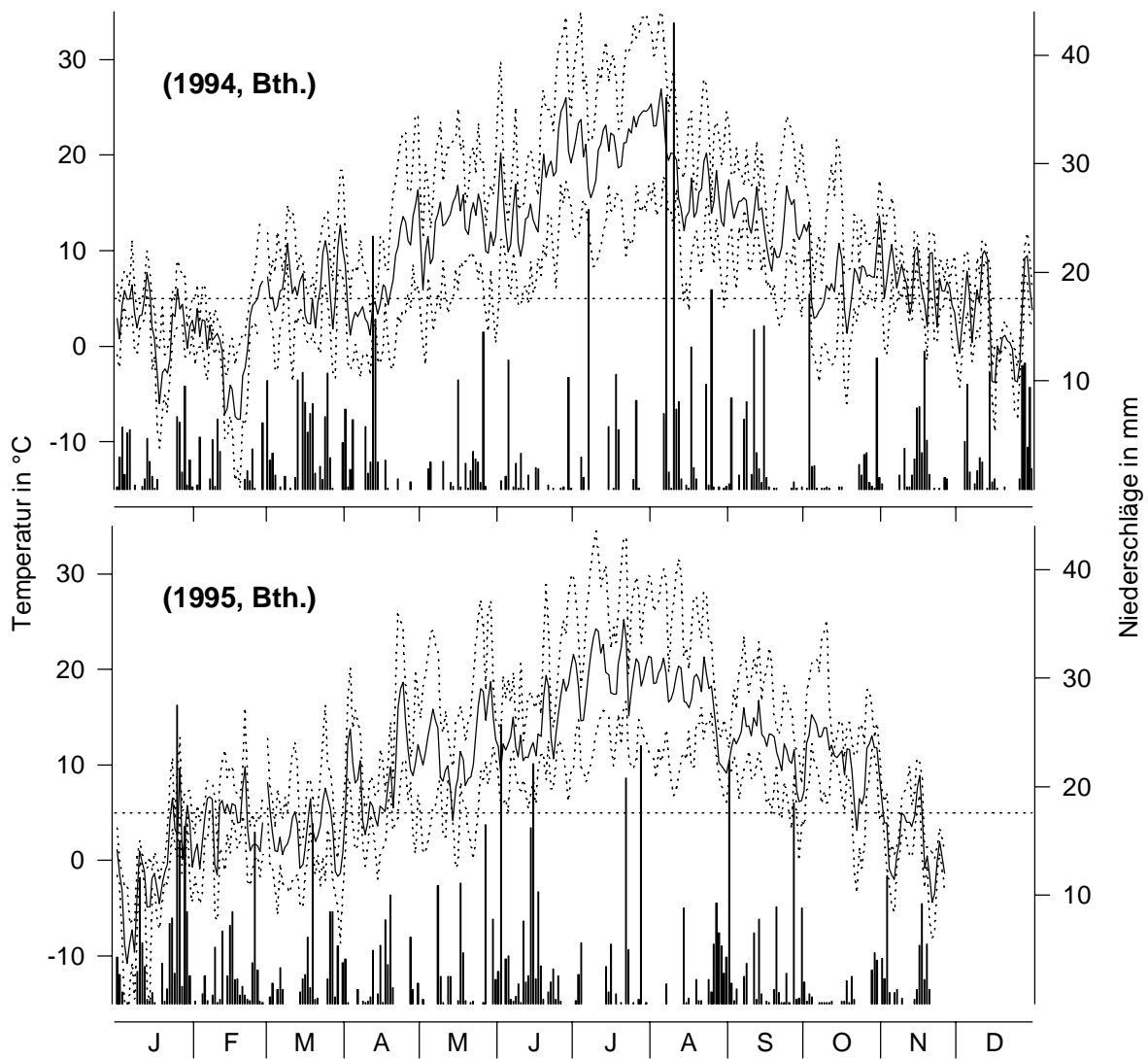


ABB. A-4: Temperaturverlauf (Tagesmittelwerte, -maxima und -minima) und Niederschlagsmengen (Säulen) in Bayreuth. Die gepunktete Hilfslinie bei 5 °C entspricht etwa der unteren Temperaturgrenze für die Entwicklung von Blattläusen.

TAB. A-1: Artenspektren von Laufkäfern und Spinnen in den Barberfallenfängen (zu 5.1 u. 5.4.4).

Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) (det. M.-A. FRITZE)						
Jahr / Ackerbohnenstreifen (ohne / mit):	'92 o	'92 m	'93 o	'93 m	Σ	%
<i>Acupalpus meridianus</i> L.	.	.	.	3	3	< 1
<i>Amara aenea</i> DE GEER	.	.	.	4	4	1
<i>Amara familiaris</i> DUFTSCHMID	1	1	.	3	5	1
<i>Amara fulva</i> MÜLLER	1	.	.	1	2	< 1
<i>Amara plebeja</i> GYLLENHAL	.	.	.	1	1	< 1
<i>Amara similata</i> GYLLENHAL	.	.	.	2	2	< 1
<i>Anchomenus dorsalis</i> PONTOPPIDAN	.	.	.	4	4	1
<i>Bembidion articulatum</i> PANZER	.	.	.	8	8	1
<i>Bembidion femoratum</i> STURM	12	32	108	366	518	67
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> L.	.	1	55	78	134	17
<i>Bembidion tetracolum</i> SAY	.	1	1	22	24	3
<i>Brachinus explodens</i> DUFTSCHMID	.	.	.	1	1	< 1
<i>Calathus cinctus</i> MOTSCHULSKY	.	.	1	1	2	< 1
<i>Clivina fossor</i> L.	.	.	.	2	2	< 1
<i>Harpalus affinis</i> SCHRANK	.	2	1	18	21	3
<i>Harpalus rubripes</i> DUFTSCHMID	.	.	.	1	1	< 1
<i>Loricera pilicornis</i> FABR.	.	.	.	1	1	< 1
<i>Microlestes minutulus</i> GOEZE	1	3	3	1	8	1
<i>Poecilus cupreus</i> L.	.	.	.	2	2	< 1
<i>Pseudoophonus griseus</i> PANZER	.	.	.	1	1	< 1
<i>Pseudoophonus rufipes</i> DE GEER	.	.	10	20	30	4
<i>Trechus quadristriatus</i> SCHRANK	.	.	.	1	1	< 1
Summe	15	40	179	541	775	

Spinnen (Araneae) (det. T. BLICK)						
Jahr / Ackerbohnenstreifen (ohne / mit):	'92 o	'92 m	'93 o	'93 m	Σ	%
<i>Araeoncus humilis</i> BLACKWALL	.	.	9	11	20	< 1
<i>Bathyphanes gracilis</i> BLACKWALL	.	.	1	1	2	< 1
<i>Collinsia submissa</i> KOCH	.	.	.	1	1	< 1
<i>Diplostyla concolor</i> WIDER	.	1	.	.	1	< 1
<i>Erigone atra</i> BLACKWALL	11	33	245	406	695	12
<i>Erigone dentipalpis</i> WIDER	19	31	214	382	646	11
<i>Lepthyphantes pallidus</i> CAMBRIDGE	1	.	.	.	1	< 1
<i>Lepthyphantes tenuis</i> BLACKWALL	2	1	2	1	6	< 1
<i>Maso sundevalli</i> WESTRING	1	.	.	.	1	< 1
<i>Meioneta fuscipalpis</i> KOCH	1	.	.	.	1	< 1
<i>Meioneta rurestris</i> KOCH	73	91	145	151	460	8
<i>Micrargus subaequalis</i> WESTRING	.	.	2	.	2	< 1
<i>Oedothorax apicatus</i> BLACKWALL	850	879	1094	977	3800	66
<i>Oedothorax fuscus</i> BLACKWALL	.	.	.	1	1	< 1
<i>Ostearius melanopygius</i> CAMBRIDGE	.	.	14	2	16	< 1
<i>Pachygnatha clercki</i> SUNDEVALL	.	.	.	1	1	< 1
<i>Pardosa agrestis</i> WESTRING	3	2	6	12	23	< 1
<i>Pelecopsis parallela</i> WIDER	3	.	8	3	14	< 1
<i>Philodromus collinus</i> KOCH	.	.	.	1	1	< 1
<i>Pirata latitans</i> BLACKWALL	.	.	.	1	1	< 1
<i>Porhomma microphthalmum</i> CAMBRIDGE	5	3	17	5	30	1
<i>Silometopus reussi</i> THORELL	.	.	2	1	3	< 1
<i>Tiso vagans</i> BLACKWALL	.	2	.	.	2	< 1
<i>Trochosa ruricola</i> DE GEER	.	.	.	1	1	< 1
<i>Zelotes subterraneus</i> KOCH	.	.	1	.	1	< 1
<i>Zodarion rubidum</i> SIMON	1	.	.	.	1	< 1
Jungspinnen	70	54	113	64	301	
Summe (ohne Jungspinnen)	970	1043	1760	1958	5731	

TAB. A-2: Durchschnittliche Dichten (Anzahl / Pflanze) von Blattlausantagonisten in den sukzessive angebauten Salatsätzen (zu 5.3.2).

(n = Anzahl Salatpflanzen, par = parasitierte und vrp = verpilzte Blattläuse; E = Eier, L = Larven, P = Puppen, A = Adulte, Anthoc = Anthocoridae).

Satz	Datum	n	Aphidae		Coccinellidae				Syrphidae		Chrysopidae			Anthoc	
			par	vrp	E	*L	P	*A	*L	P	E	*L	P	L	A
1	04.05.93	53	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0
1	11.05.93	56	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	18.05.93	43	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	26.05.93	20	,0	,0	1,1	,0	,0	,7	,4	,0	,4	,2	,0	,0	,0
1	02.06.93	16	,1	,0	8,8	,3	,0	,4	1,2	,0	,8	,2	,0	,0	,0
2	26.05.93	32	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0
2	01.06.93	16	,0	,0	,5	,1	,0	,0	,8	,0	,8	,1	,0	,0	,0
2	09.06.93	16	,0	,1	5,5	,1	,0	,3	1,7	,4	,3	,2	,0	,1	,1
2	16.06.93	14	,0	,4	6,3	,4	,0	,5	1,1	,6	,3	,1	,0	,0	,4
3	10.06.93	32	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,1	,0	,0	,0	,0
3	16.06.93	30	1,0	,0	,0	,0	,0	,0	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	22.06.93	16	2,1	,8	,0	,3	,0	,0	1,8	,3	,3	,1	,0	,0	,0
3	29.06.93	16	1,3	19,1	,0	,4	,0	,0	3,1	1,3	,2	,0	,0	,1	,0
3	08.07.93	12	2,9	6,5	1,0	1,9	,3	,1	4,1	2,6	,3	,0	,1	,2	,7
4	24.06.93	88	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	29.06.93	192	,0	,1	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	07.07.93	36	1,7	2,6	5,6	,1	,0	,0	,8	,0	,0	,0	,0	,0	,1
4	13.07.93	48	1,9	9,6	6,0	1,8	,0	,0	1,5	,1	,1	,0	,0	,0	,2
4	20.07.93	48	3,0	7,4	,3	1,3	,1	,0	5,9	,7	,2	,1	,0	,1	,1
5	05.07.93	61	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	13.07.93	64	4,2	,0	1,3	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	23.07.93	32	8,6	6,1	2,3	,3	,0	,1	1,1	,1	,1	,0	,0	,0	,0
5	28.07.93	16	15,7	2,3	1,9	,7	,0	,1	3,4	1,1	,2	,0	,0	,0	,4
5	04.08.93	16	9,1	,1	,0	,0	,0	,0	2,2	1,0	,4	,0	,0	,3	,1
6	04.08.93	32	,1	,1	,0	,0	,0	,0	,2	,2	,0	,0	,0	,0	,0
6	10.08.93	16	,3	,0	,0	,0	,0	,3	,6	,4	,1	,0	,0	,0	,1
6	18.08.93	16	,3	,0	,0	,0	,0	,0	,9	,6	,5	,1	,0	,5	,0
6	25.08.93	16	,3	,0	,0	,0	,0	,0	,3	,2	,1	,1	,1	1,3	,0
7	18.08.93	32	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0
7	25.08.93	32	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,1	,0	,0	,2	,0
7	01.09.93	16	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,1	,0	,0	,0	,3	,0
7	08.09.93	16	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,1	,0	,0	,0	,0
7	15.09.93	16	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,3	,0	,0	,0	,0	,0	,0
8	08.09.93	31	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
8	15.09.93	16	,6	,0	,1	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
8	21.09.93	16	,3	,1	,0	,0	,0	,0	,6	,0	,0	,0	,0	,0	,0
8	29.09.93	12	,5	,0	,0	,0	,0	,0	3,3	,0	,0	,0	,0	,0	,0
8	06.10.93	12	,3	,3	,0	,0	,0	,0	6,8	,0	,0	,0	,0	,1	,0
8	13.10.93	10	,0	,0	,0	,0	,0	,0	3,9	,2	,0	,0	,0	,2	,1
9	29.09.93	32	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
9	13.10.93	32	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,1
9	19.10.93	16	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,3	,0	,0	,0	,0	,1	,1
9	27.10.93	12	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	31.05.94	24	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	08.06.94	24	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	13.06.94	11	,0	,0	,0	,1	,0	,3	,1	,0	,0	,1	,0	,0	,0
1	21.06.94	7	4,9	,0	,4	,0	,0	,0	1,3	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	29.06.94	8	4,9	,0	3,8	,6	,0	,3	4,1	,4	,0	,0	,0	,0	,5
2	13.06.94	23	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	22.06.94	24	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,3	,0	,0	,0	,0
2	29.06.94	12	2,3	,0	1,7	,0	,0	,2	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	04.07.94	12	1,5	,0	1,0	,2	,0	,3	2,0	,0	,3	,2	,0	,0	,7
2	12.07.94	12	2,0	,0	,0	,0	,1	,6	2,0	,3	,2	,0	,0	,0	,9
3	29.06.94	24	,5	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	04.07.94	24	1,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	13.07.94	12	,6	,0	,0	,0	,0	,0	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,1
3	19.07.94	12	,8	,0	,0	,0	,0	,0	,8	,0	,0	,0	,0	,1	,2
3	27.07.94	12	,2	,0	,0	,0	,0	,3	,5	,0	,1	,0	,2	,0	,1

TAB. A-2: Fortsetzung.

Satz	Datum	n	Aphidae		Coccinellidae				Syrphidae		Chrysopidae			Anthoc	
			par	vrp	E	*L	P	*A	*L	P	E	*L	P	L	A
4	19.07.94	24	,0	,0	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	27.07.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	02.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,2	,0	,0	,0	,0
4	11.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,1	,1	,0	,0
4	18.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	11.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	18.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	26.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,4	,0
5	31.08.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	05.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1
5	15.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	21.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	28.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0
6	05.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	15.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	21.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	28.09.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	06.10.94	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	23.05.95	24	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	30.05.95	24	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	06.06.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	13.06.95	12	,0	,3	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
1	20.06.95	12	,5	,7	,0	,0	,0	,1	,6	,0	,3	,0	,0	,0	,0
1	27.06.95	12	,4	1,3	,8	,0	,0	,0	1,6	,2	,0	,0	,0	,0	,0
2	06.06.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	13.06.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	20.06.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	28.06.95	12	,0	,5	1,0	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
2	04.07.95	12	1,4	4,6	3,3	,3	,0	,0	4,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	05.07.95	12	,2	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	10.07.95	12	1,1	,8	,0	,0	,0	,0	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,1
3	17.07.95	12	1,3	,1	,0	,1	,0	,1	1,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
3	25.07.95	12	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,3	,0	,0	,0	,0	,0
4	17.07.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	25.07.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
4	01.08.95	12	,2	,0	,0	,0	,0	,0	1,0	,1	,0	,0	,0	,0	,4
4	08.08.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	09.08.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	15.08.95	12	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0
5	22.08.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,3	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	31.08.95	12	,2	,1	,0	,0	,0	,0	,6	,0	,0	,0	,0	,0	,0
5	05.09.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	29.08.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	05.09.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	12.09.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	19.09.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	26.09.95	12	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	02.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
6	10.10.95	12	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,4	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	26.09.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	02.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	10.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	17.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	24.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
7	31.10.95	12	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0

Mit * markierte Spalten ergeben Summe der beweglichen Stadien stenophager Blattlauspradatoren (vgl. 4.4.2).

TAB. A-3: Durchschnittliche Dichten (Anzahl / Pflanze) von Blattlausantagonisten und prozentueller Anteil geflügelter Blattläuse in den Versuchen mit Ausschlußkäfigen (zu 5.4.3) (Jeweils Mittel von 4 Wiederholungen; TnP = Tage nach Pflanzung, n = Anzahl Salatpflanzen / Wiederh., par = parasitierte und vrp = verpilzte Blattläuse sowie al% = Anteil alater Morphen; E = Eier, L = Larven, P = Puppen, A = Adulte, Anthoc = Anthocoridae).

Käfig	TnP	n	Aphidae			Coccinellidae				Syrphidae		Chrysopidae			Anthoc	
			par	vrp	al%	E	*L	P	*A	*L	P	E	*L	P	L	A
1992																
ohne	6	9	,0	,0	23	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
ohne	13	9	,1	,0	18	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
ohne	17	9	,3	,0	18	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
ohne	20	9	,5	,0	13	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,2	,0	,0	,0	,0
ohne	28	4	9,3	7,2	8	,0	,1	,0	,0	,2	,0	,3	,0	,0	,0	,3
ohne	33	4	10,4	24,5	4	,8	,0	,0	,1	1,7	,0	,6	,0	,0	,0	,1
ohne	41	5	7,9	20,9	8	,0	1,1	,1	,6	1,6	,4	,9	,4	,0	,0	,4
offen	6	9	,0	,0	14	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
offen	13	9	,1	,0	13	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
offen	17	9	,1	,0	18	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
offen	19	9	,2	,0	6	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,0	,0
offen	28	-
offen	33	4	14,4	38,1	5	1,3	,0	,0	,4	1,4	,0	1,1	,2	,0	,0	,1
offen	41	5	9,5	35,7	5	,0	,7	,0	,6	1,9	,6	1,4	,7	,1	,2	,1
geschl	6	9	,0	,0	7	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
geschl	13	9	,1	,0	17	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
geschl	17	9	,3	,0	13	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
geschl	20	9	,3	,0	4	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
geschl	28	-
geschl	33	4	8,7	24,4	9	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,1
geschl	41	5	13,7	58,0	4	,0	,6	,0	,2	1,8	,0	,0	,2	,0	,1	,1
1993																
ohne	18	9	,0	,0	10	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0
ohne	27	9	,3	,1	7	,9	,0	,0	,1	,1	,0	,0	,0	,0	,0	,0
ohne	35	4	2,5	7,6	4	2,5	,4	,0	,1	1,8	,3	,0	,0	,0	,0	,3
ohne	43	4	4,3	15,1	4	3,4	,7	,0	,1	4,9	,7	,1	,1	,0	,0	,3
offen	18	9	,0	,0	10	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1
offen	27	9	,3	,0	7	1,9	,1	,0	,2	,1	,0	,1	,1	,0	,0	,0
offen	35	4	4,6	8,8	4	3,9	,4	,1	,2	,9	,1	,3	,3	,0	,0	,4
offen	43	4	4,3	21,9	4	1,1	1,2	,1	,0	3,9	,4	,7	,4	,1	,0	,1
geschl	18	9	,0	,0	9	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0
geschl	27	9	,2	,0	8	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,1
geschl	35	4	,6	3,8	9	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,0	,1
geschl	43	4	4,2	75,0	7	,9	,2	,0	,3	,3	,3	,0	,2	,0	,0	,1

Mit * markierte Spalten ergeben Summe der beweglichen Stadien stenophager Blattlausprädatoren (vgl. 4.4.2).