

**Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt
für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem**

Heft 149

Juli 1973



Insektizid-Resistenz bei Blattläusen

Ein Literaturbericht und Untersuchungen
zur Insektizid-Empfindlichkeit der
Grünen Pfirsichblattlaus (*Myzus persicae*)

von

Werner Raßmann

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Institut für Zoologie, Berlin-Dahlem
und
Zoologisches Institut (Arbeitsgruppe Steffan)
der Johannes Gutenberg-Universität,
Mainz am Rhein

Berlin 1973

*Herausgegeben
von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem*

Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
1 Berlin 61 (West), Lindenstraße 44-47

INHALTSVERZEICHNIS

A.	<u>Insektizidresistenz bei Blattläusen</u>	
	<u>Ein Literaturbericht</u>	
I.	Einführung.....	5
	1. Vorwort.....	5
	2. Problemstellung.....	5
II.	Definition der Begriffe.....	7
	1. Resistenz.....	7
	2. Vigortoleranz.....	7
	3. Kreuzresistenz.....	8
	4. Multiple Resistenz.....	9
III.	Ermittlung der Resistenz.....	9
	1. Labormethoden zur Resistenzbestimmung.....	10
	a) Tauchmethode.....	10
	b) Spritzmethode.....	11
	c) Thorakalapplikation.....	11
	d) Perorale Applikation auf synthetischen Nähr- medien.....	12
	2. Vergleich der Methoden.....	12
	3. Standard-Testmethode.....	13
IV.	Stand der Resistenz bei Blattläusen.....	14
	1. Auftreten von Resistenz.....	14
	2. Auftreten von Vigortoleranz, Kreuz- und Multipler Resistenz.....	20
	3. Liste der resistenten Blattlausarten.....	22
V.	Fragen und Untersuchungen zur Grundlage der Insektizidresistenz bei Blattläusen.....	26
	1. Resistenzwerb und Ausbreitung.....	27
	a) Resistenzausbreitung.....	28
	b) Resistenzzüchtung.....	29
	c) Stabilität der Resistenz.....	29
	d) Endemieose.....	30
	2. Physiologie resistenter Blattläuse.....	32
	3. Wirkungsweise der Insektizide.....	33
	4. Resistenzmechanismen.....	35
	a) Allgemeine Resistenzmechanismen.....	35
	b) Resistenzmechanismen bei Blattläusen.....	36

B.	<u>Ermittlung und Vergleich des Resistenzgrades verschiedener Populationen von Myzus persicae für drei organische Phosphorsäureester</u>	
I.	Einführung.....	38
II.	Material und Methoden.....	39
	1. Herkunft der Stämme.....	39
	2. Zucht.....	40
	3. Insektizide.....	41
	4. Applikationsmethode.....	42
	5. Statistische Auswertung.....	42
	a) Mortalitätsberechnung.....	43
	b) Probitanalyse.....	45
III.	Ergebnisse.....	47
	1. Wirksamkeit der Insektizide.....	48
	a) Parathion.....	48
	b) Malathion.....	48
	c) Diazinon.....	49
	2. Vergleich der Stämme.....	49
C.	<u>Diskussion</u>	50
	1. Problematik der Versuchsdurchführung.....	50
	a) Blatt-Tauchmethode.....	50
	b) Mortalitätsbestimmung.....	52
	2. Aussagewert der Ergebnisse.....	53
	3. Auswirkung auf die Bekämpfung.....	55
	4. Möglichkeiten der Resistenzbrechung.....	56
	5. Alternativen zur chemischen Bekämpfung.....	57
	6. Insektizidresistenz und Artenbildung.....	58
	<u>Tabellen und Abbildungen</u>	60
D.	<u>Zusammenfassung</u>	64
	<u>Summary</u>	65
E.	<u>Literaturverzeichnis</u>	66
I.	Spezielle Arbeiten über Blattläuse und deren Resistenz gegen Insektizide.....	66
II.	Allgemeine Arbeiten über Resistenz und Methodik.....	73

A. Insektizidresistenz bei Blattläusen Ein Literaturbericht

I. Einführung

1. Vorwort

Die vorliegende Arbeit wurde als Diplom-Arbeit unter Anleitung von Herrn Professor Dr. A. W. STEFFAN am Zoologischen Institut der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, durchgeführt. Für das stete Interesse am Fortgang der Untersuchungen, für die fachliche Hilfe und Unterstützung sei Herrn Professor Dr. A. W. STEFFAN recht herzlich gedankt.

Herrn Professor Dr. G. SCHUHMANN gilt mein Dank für die Gewährung einer Volontär-Assistentenstelle und die Zuweisung eines Arbeitsplatzes am Institut für Zoologie der Biologischen Bundesanstalt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die mir erbrachte finanzielle Unterstützung, den Herren Dr. M. BONESS, Dr. I. HRDY und Dr. W. MEIER für die freundliche Überlassung von resistentem Blattlausmaterial.

2. Problemstellung

Das Phänomen des Resistentwerdens von Insekten gegen Pflanzenschutzmittel wurde erstmals im Jahre 1908 erkannt. Es handelte sich damals um die in den USA in Obstplantagen große Schäden anrichtende San José Schildlaus, welche man bis dahin erfolgreich mit Schwefelkalkbrühe bekämpft hatte. Seit der Entwicklung und dem Einsatz synthetischer Pflanzenschutzmittel (DDT 1940/42) haben sich die Fälle auftretender Pestizid-Resistenz unter den Schadarten aus den Arthropoda-Ordines Insecta und Acarina jedoch erheblich vermehrt. Einem Bericht von BROWN (1967) zufolge, beläuft sich die Zahl der resistenten Arten unter den als Schädlinge auftretenden Gliedertieren auf 224. Hierbei handelt es sich um Vertreter der Ordnungen Diptera mit 88 Arten, Lepi-

doptera mit 34, Hemiptera mit 36, Acarina mit 25, Coleoptera mit 22 und einigen weiteren Ordnungen mit zusammen 19 Arten. Im Jahr 1968 beträgt ihre Zahl 228 Arten (FAO 1968). Nach UNTERSTENHÖFER (1970) ist damit zu rechnen, daß sich die Mittelresistenz immer mehr ausweitert und daß sich die Anzahl der resistenten Schädlinge noch erhöhen wird.

Von den Pflanzenschädlingen haben in den letzten 20 Jahren die Blattläuse in vermehrtem Maße an Bedeutung gewonnen. Neben ihrer Wirkung als Direktschädlinge (primärer Schaden durch den Saftentzug mit Stauchungen, Rollungen und Vergallung bis zur letalen Zerstörung von Pflanzenteilen und ganzer Pflanze), sind sie durch ihre Fähigkeit als Virusüberträger zu fungieren (Vektor) noch weit verhängnisvoller (Sekundärschädling). Diese, phytopathologisch äußerst bedeutsame Vektorfunktion der Blattläuse zog eine vermehrte und vor allem gezielte Bekämpfung mit chemischen Mitteln nach sich, in deren Folge sich Resistenz entwickelte.

Bis heute sind 13 Blattlausarten bekannt, die Resistenz gegen Insektizide erworben haben. Bei 3 weiteren Arten wird sie aufgrund der bei der Bekämpfung aufgetretenen Mißerfolge vermutet. Berichte der Pflanzenschutzämter sowie wissenschaftliche Publikationen lassen erwarten, daß auch bei dieser Schädlingsart mit weiteren Bekämpfungsschwierigkeiten und vermehrter Resistenzbildung zu rechnen ist.

Im ersten Teil dieser Arbeit sind Mitteilungen über das Auftreten von Resistenz, Ermittlung des Resistenzgrades, Untersuchungen zur Entwicklung und Ausbreitung, zur Stabilität, den möglichen Resistenzmechanismen bei Blattläusen und Fragen zum Resistenzgeschehen als Literaturbericht zusammengefaßt worden. Er soll einen Überblick über den heutigen Stand der Insektizidresistenz bei Blattläusen geben. Im anschließenden Teil wird aufgrund eigener Ermittlungen die Insektizidempfindlichkeit mehrerer Populationen der Grünen Pfirsichlaus dargestellt. Weiterführende Untersuchungen über die Resistenzgrundlagen bei Blattläusen können somit von einem definierten Material ausgehen.

II. Definition der Begriffe

1. Resistenz

Nach der Definition der Welt Gesundheits-Organisation wird unter Resistenz in einem Insektenstamm die Ausbildung zur Tolerierung von toxischen Mengen verstanden, welche bei der Mehrzahl der Individuen in einem normalen Stamm derselben Spezies tödlich wirken (UNTERSTENHÖFER 1970, WHO1957). Als Grenzwert wird die doppelte Dosis der LC 100 eines normalen Stammes angesehen (WHO 1963).

Wirkstoffe, die erfolgreich eine längere Zeit über gegen eine Schädlingsart eingesetzt wurden, lassen in ihrer Wirkung nach und werden schließlich unbrauchbar. Die Schädlingsart kann mit diesen Mitteln nicht mehr erfolgreich bekämpft werden. WOLFENBARGER (1960) zeigte solch eine Entwicklung während der Jahre 1946 bis 1959 für die Grüne Pfirsichlaus an Kartoffeln in Südflorida auf.

Allgemeiner definiert die FAO - Rome die Resistenz als Abnahme der Empfindlichkeit in einer Tier- oder Pflanzenpopulation gegen Pestizide oder Bekämpfungsmittel als Folge ihrer Anwendung (FAO 1970). Ein Grenzwert ist hier nicht festgelegt, sodaß jede Abnahme der Insektizidempfindlichkeit, die auf Pestizid-einwirkung zurückzuführen ist, als Resistenz bezeichnet werden kann. Dabei ist aber jedes natürliche Widerstandsvermögen, welches durch morphologische, ökologische, ethologische oder physiologische Eigenheiten normaler Populationen bedingt wird, von der Betrachtung ausgeschlossen (MAYER 1969).

2. Vigortoleranz

Für eine unspezifische Widerstandserhöhung in einer Insektenpopulation gegen chemische Bekämpfungsmittel führten HOSKINS & GORDON (1956) den Begriff der Vigortoleranz ein. Sie verstanden darunter die Fähigkeit, einem Toxikum mit Hilfe zu-

sätzlicher Energie, die von den spezifischen Lebensumständen abhängig und die variabel und manipulierbar ist, zu widerstehen. Diese umweltabhangige, modifikatorische Vigortoleranz kann zum Beispiel durch ein besseres Nahrungsangebot und dem im Zusammenhang damit erreichten hoheren Korpergewicht gesteigert, durch nicht zusagende Klimabedingungen aber herabgesetzt werden.

HEIDENREICH (1961) fuhrt Vigortoleranz allgemein als Veranderung der Toleranz unter dem Einflu von Umweltfaktoren auf. REICHMUTH & KLINK (1961) haben das konstitutionelle Aushaltvermogen fur Gifte - zum Unterschied von einer definierten Resistenz - unter dem Begriff Toxikomonie zusammengefat, und als solches gegen die Gifffestigung durch Gewohnung (Mithridatismus) abgegrenzt.

In der neueren Literatur (FAO 1970, GEORGHIOU 1967) wird unter Vigortoleranz haufig eine unspezifische, niedrigschwellige, physiologische Widerstandsfahigkeit verstanden, die auch eine geringfugige Erhohung der Vertraglichkeit gegenuber vielen, nicht direkt verwandten Bekampfungsmitteln, infolge selektiven Insektiziddruckes miteinschliet.

Generell aber soll hier als Vigortoleranz die nicht erbliche, weil umweltabhangig oder kunstlich manipulierbare Widerstandsfahigkeit gegenuber einem Pflanzenschutzmittel betrachtet werden.

3. Kreuzresistenz

Unter Kreuzresistenz versteht man die gleichzeitige Resistenz gegenuber mehreren Wirkstoffen oder Wirkstoffgruppen (BARTELS 1970, GRAYSON 1967). Im Gegensatz zur Multiplen Resistenz entsteht sie infolge der Anwendung nur eines einzigen Wirkstoffes. So zeigt eine Schadlingsart nach der Anwendung eines Bekampfungsmittels auch Resistenz gegen Insektizide, denen sie zuvor nicht ausgesetzt war. Kreuzresistenz kann nicht nur zwischen Mitteln mit gleichem oder ahnlichem Wirkmechanismus (Gruppenresistenz), sondern auch zwischen nicht verwandten Mitteln auftreten (UNTERSTENHOFER 1970).

Kreuzresistenz beruht demnach auf dem Vorhandensein eines einzelnen biochemischen oder physiologischen Mechanismus, der gegen mehrere, verschiedene chemische Bekämpfungsmittel mit meist ähnlicher toxikologischer Wirkung schützt (BUSVINE 1968, FAO 1970, MEIER 1970). Sie kann aber auch durch selektive Erwerbung einer morphologischen (dickere Cuticula, welche das Eindringen von Giften verhindert), oder ethologischen (Meidereaktion, Änderung des Aufenthaltsortes oder der Fraßtätigkeit) Eigenheit zustandekommen.

4. Multiple Resistenz

Multiple Resistenz dagegen, die gleichzeitige Resistenz eines Schädlings gegen eine Vielzahl von verschiedenartigen Pestiziden, ist als Folgewirkung der gleichzeitigen oder aufeinanderfolgenden Anwendung dieser Mittel aufzufassen (FAO 1970, FEST & SCHMIDT 1970, GRAYSON 1967, UNTERSTENHÖFER 1970).

Im Gegensatz zur Kreuzresistenz beruht sie auf mehreren, gleichzeitig vorhandenen Resistenzmechanismen gegen die einzelnen Wirkstoffe (BUSVINE 1968). Die bei Multipler Resistenz vorliegenden verschiedenen Resistenzen sind parallel oder sukzessiv durch Selektion erworben und genetisch fixiert worden.

III. Ermittlung der Resistenz

Erste Anzeichen möglicher Resistenz ergeben sich meist in der Praxis aus Beobachtungen über nachlassende Wirkung und mangelnden Erfolg bei der Anwendung bisher erfolgreicher chemischer Bekämpfungsmittel (MEIER 1969). Nicht in allen Fällen kann die ungenügende Wirkung der Mittel neuentstandener Resistenz zugeschrieben werden. Die FAO (1970) führt folgende 8 Gründe an, die in der Schädlingsbekämpfung häufig Mißerfolge nach sich ziehen können:

- 1) Schlechte Wahl des Applikationszeitpunktes in Bezug zum Entwicklungszyklus des Schädlings, dem Wachstumsstadium der Pflanze oder der Jahreszeit.

- 2) Nichtbeachtung der Anwendungsvorschriften.
- 3) Verschlechterung eines oder mehrerer Wirkstoffe infolge falscher Lagerung.
- 4) Uneffektive, schlecht dosierte oder abgenutzte Geräte.
- 5) Ungenügende oder nachlässige Applikationsweise (geringe Verbreitung des Mittels).
- 6) Ungünstiges Wetter während oder nach der Applikation.
- 7) Schlechte Qualität der Verdünnung.
- 8) Verkehrte Wahl des Mittels.

Für den Fall, daß bei Auftreten eines Mißerfolges bei der Bekämpfung sämtliche dieser Gründe ausgeschlossen werden können, muß in einer entsprechenden Untersuchung der Nachweis von Resistenz erbracht werden.

1. Labormethoden zur Resistenzermittlung

Zum Nachweis der Resistenz eignet sich besonders ein Vergleich der Insektizidempfindlichkeit unter standardisierten Laborbedingungen. Der Vergleich wird durchgeführt zwischen Nachkommen der schwerbekämpfbaren Schädlingsart und einem bekannten, normalempfindlichen Stamm derselben Art. Mit Hilfe der Dosismethode, Applikation von geometrisch abgestuften Konzentrationen des zu testenden Insektizids, und anschließender statistisch-mathematischer Auswertung, der Probitanalyse, können Resistenzgrad und andere, die Resistenz der Schädlingsart kennzeichnende Werte ermittelt werden. Dies ist in Teil B, Kap. II, 5 beschrieben. An dieser Stelle sollen nur kurz die verschiedenen Applikationsmethoden, die Techniken also, die in den einzelnen Resistenzuntersuchungen angewandt wurden, um die Testtiere mit den Insektiziden in Berührung zu bringen, aufgezeigt und erörtert werden.

a) Tauchmethode

Bei dieser Methode werden Blätter, Blattscheiben oder ganze Versuchspflanzen für eine bestimmte Zeit in die entsprechende

Insektizidlösung getaucht, um auf den Blatt- bzw. Pflanzenoberflächen einen Rückstand des Wirkstoffes zu erhalten. Damit eine gleichmäßige Verteilung des Wirkstoffes erreicht wird, wird einmal der Lösung ein Netzmittel beigegeben, zum anderen werden die Blätter oder Pflanzen in der Lösung bewegt. Nach anschließender Trocknung werden sie mit Testtieren besetzt. Hier erfolgt die Kontaminierung, die Berührung mit dem Insektizid. Zur weiteren Versuchsdurchführung werden die so behandelten Blätter oder Pflanzen in entsprechende Zuchtbehälter überführt.

Diese Methode ist bei BAERECHE (1962), BARANYOVITS (1969) und BONNEMAISON (1970) beschrieben. Auf ihre Vor- und Nachteile wird in Teil B, Kap. II, 4 und C, 1, b näher eingegangen.

b) Spritzmethode

Auch bei dieser Methode erfolgt die Kontaminierung mit dem Pflanzenschutzmittel in ähnlicher Weise wie bei der vorhergehenden. Allerdings werden hier die Wirkstoffe durch Spritzen der Insektizidlösung auf Blätter, Blattscheiben oder Pflanzen aufgebracht (POTTER 1952). Dies kann entweder in einem "Potter Turm", oder mit einem normalen Spritzgerät erfolgen. Die Testtiere können sowohl vor, als auch nach der Applikation auf die Testpflanzen gesetzt werden. Die weitere Versuchsdurchführung entspricht der der Tauchmethode.

Beschreibungen der Spritzmethode finden sich bei BONNEMAISON (1970) und HRDY (1968, 1970).

c) Thorakalapplikation

Diese Technik wird von NEEDHAM & DUNNING (1965) beschrieben: Mittels einer Mikrospritze wird azetonische Lösung des Insektizids direkt auf den Thorax der Testtiere aufgegeben. Diese verbleiben zur weiteren Versuchsdurchführung auf den Wirtspflanzen.

Durch die Verwendung einer Mikrospritze wird es ermöglicht, daß jedem Tier eine bekannte, quantitativ gleiche Menge des Wirkstoffes verabreicht werden kann.

d) Perorale Applikation auf synthetischem Nährmedium

Bei dieser von MEIER & FELS (1969, 1972) angewendeten Methode, erfolgt die Zucht und die Kontaminierung der Blattläuse auf synthetischer Nährlösung, die mit Parafilm "M" Membran abgedeckt ist. Mit ihren Stechborsten gelangen die Läuse durch die Membran in den Bereich der Nährlösung, und können somit bei der Nahrungsaufnahme einen in der Lösung enthaltenen Wirkstoff mitaufnehmen.

Diese Methode gewährleistet einmal eine einheitliche Ernährung der Versuchstiere, zum anderen kann durch radioaktive Markierung die aufgenommene Nahrungsmenge und damit auch die aufgenommene Wirkstoffmenge bestimmt werden (MEIER & FELS 1972).

2. Vergleich der Methoden

Sowohl die Tauch- als auch die Spritzmethode entsprechen weitgehend den natürlichen Anwendungsbedingungen. Ihre Ergebnisse können aber insofern Schwankungen unterliegen, als sich einmal in Abhängigkeit von der Wirtspflanze und ihrem physiologischen Zustand die Insektizidempfindlichkeit einer Blattlausart ändern (BONNEMAISON 1964, 1970, POTTER 1957), zum anderen aber auch ihre Entwicklung und Vermehrung beeinflußt werden kann (BANKS & MACANLAY 1970).

Weiterhin kann mit dieser Methode keine Aussage über die von den Versuchstieren tatsächlich aufgenommene toxische Menge von Wirkstoffen gemacht werden. Hierfür eignen sich besser die Thorakalapplikation und die Applikation auf synthetischem Medium. Diese Methoden unterscheiden sich weitgehendst von natürlichen Anwendungsbedingungen und sind damit auch nicht ihren Schwankungen unterworfen. Die Empfindlichkeit dieser Methoden ist somit sehr groß.

3. Standard-Testmethode

Unterschiedliche Untersuchungsmethoden werden in den seltensten Fällen zu übereinstimmenden Ergebnissen führen (BAERECKE 1962, BARANYOVITS & MUIR 1969, HRDY 1970). So erbrachte z. B. eine Bestimmung der Diazinon-Resistenz eines Stubenfliegenstammes nach vier verschiedenen Methoden, folgende Resistenzwerte: 1,8 - 12,0 - 42,0 - 220 (BUSVINE 1967). Solche Unterschiede innerhalb eines Stammes schließen Vergleiche von Resistenzwerten von Stämmen mit unterschiedlicher Herkunft generell aus. Um jedoch solche Vergleiche überhaupt durchführen zu können, ist es wichtig, Verfahren zur Resistenzermittlung international zu standardisieren, wie es bereits in der medizinischen Entomologie üblich ist, und von der FAO seit 1960 auch für einzelne landwirtschaftliche Schädlinge durchgeführt wird.

Für die Grüne Pfirsichblattlaus wurde 1970 von der FAO (1970) eine Standardmethode zum Nachweis und zur Messung von Resistenz herausgegeben. Sie beinhaltet genaue Angaben über Material und Methoden, Zucht der Tiere, Verdünnung der Insektizide, Durchführung der Applikation, Auswertung der Ergebnisse und deren Meldung.

Ein direkter Vergleich absoluter toxischer Werte sollte jedoch aber auch jetzt nicht durchgeführt werden. Vielmehr dürfen aussagekräftig nur solche Werte miteinander verglichen werden, die auf parallelen Prüfungen mit einem empfindlichen, zuvor nicht kontaminierten Kontrollstamm basieren. Wie sich ferner gezeigt hat, weisen Läuse von verschiedenen Pflanzenarten Unterschiede in ihrer Insektizidempfindlichkeit auf (POTTER 1957). Desgleichen können zwischen Läusen, die direkt vom Freiland stammend, getestet wurden, und solchen, die für einige Zeit im Labor gezüchtet wurden, unterschiedliche Ergebnisse ermittelt werden (NEEDHAM & DUNNING 1965). Aus diesen Gründen ist es notwendig, die zu testenden Stämme im Labor

auf dieselbe Wirtspflanzenart wie den empfindlichen Kontrollstamm zu übertragen, und nachfolgend die Prüfung unter gleichen Bedingungen durchzuführen.

IV. Stand der Resistenz bei Blattläusen

Wie schon erwähnt, ist heute bei 13 Blattlausarten Resistenz gegen eine Vielzahl von Insektiziden als Folgewirkung ihrer Anwendung bekannt. Diesbezügliche Angaben über einzelne Arten finden sich bei KNIPLING (1954), WIESMANN (1955), LHOSTE (1960), BROWN (1968), in den Berichten 1 und 4 der FAO (1965, 1968) und bei BONNEMAISON (1968). Einen ersten, möglichst umfassenden chronologischen Überblick über das Auftreten von Resistenz bei Blattläusen soll das folgende Kapitel geben.

1. Auftreten von Resistenz

Schon im Jahre 1928 weist Boyce auf die Möglichkeit der Resistenzbildung bei Blattläusen hin. Er kann bei der Gurkenlaus (*Aphis gossypii* GLOV.) in Laborversuchen durch HCN-Begasung nach 7 Generationen 17% mehr Überlebende, als in einem entsprechenden Vergleichsstamm, nachweisen.

Aber erst 1952, nach zunehmendem Einsatz synthetischer organischer Insektizide, wird Resistenz erstmals exakt bei der Kleinen Walnußlaus (*Chromaphis juglandicola* KALT.) in Nordkalifornien gegen Parathion nachgewiesen (MICHELBACHER & FULLMAR 1952). Laboruntersuchungen zeigen eine siebenfache Erhöhung der Verträglichkeit. Eine im selben Jahr bei der Grünen Pfirsichlaus (*Myzus persicae* SULZ.) im Staate Washington vermutete Resistenz gegen Parathion, Malathion, DDT und TEPP läßt sich nicht begründen, da im Laborversuch gute Bekämpfungserfolge erzielt werden (ANTHON 1955).

1953 sollen nach KNIPLING in den USA die Gestreifte Kartoffellaus (*Macrosiphon solanifolii* ASHM.) und *Myzus persicae* gegen DDT und Parathion Resistenz entwickelt haben, *Aphis gossypii* dagegen an Baumwolle mit Lindan schwer zu bekämpfen gewesen sein.

In Europa werden erstmals 1955 resistente Blattlausarten erwähnt. WIESMANN (1955) bezieht sich auf mündliche Mitteilungen von GROSS über Parathion-resistente Aphidina-Species in der Schweiz. Hierbei handelt es sich um die Rosige Apfelblattlaus (*Dysaphis plantaginea* PASS.), die Mehligle Birnblattlaus (*Dysaphis pyri* B.D.F.) und die Schwarze Sauerkirschenlaus (*Myzus cerasi* F.), die 2 Jahre nach den ersten Applikationen Resistenzerscheinungen zeigen.

1956, im Spätsommer, werden aus Südkalifornien Mißerfolge bei der Bekämpfung der Gefleckten Kleezierlaus (*Therioaphis maculata* BCKT.) mit Parathion und Malathion gemeldet. Die von STERN & REYNOLDS (1958) durchgeführten Untersuchungen ergeben, daß diese Art eine vierfache Resistenz gegen Parathion erworben hat.

Nachdem sich 1957 *Myzus persicae* im Nordwesten der USA als schwerbekämpfbar zeigt, führt SHIRCK (1959) im folgenden Jahr vergleichende Resistenzuntersuchungen an Populationen mit verschiedenen Herkünften durch. Blattläuse aus Kalifornien und Washington erwiesen sich als widerstandsfähiger gegenüber Malathion, als Blattläuse aus Nebraska oder Illinois.

Ähnliches ist einem Bericht von WOLFENBARGER (1960) zu entnehmen. Parathion hat während der Jahre 1958 - 1959 in seiner Wirkung bei der Grünen Pfirsichlaus an Kartoffeln in Südkalifornien merklich nachgelassen.

Seit den ersten Mißerfolgen in der Bekämpfung von *Therioaphis maculata* 1956, wurde in Kalifornien (STERN & REYNOLDS 1958) - mit Ausnahme des Antelope Valley Gebietes - der Einsatz von Parathion stark eingeschränkt (STERN 1962). 1960 und 1961 zeigt dann hier die Anwendung von Demeton, Phosphamidon, Parathion, Metasystox und Phosdrin bei der Blattlausbekämpfung mäßige oder nur geringe Erfolge. Die 1961 mit Parathion durchgeführten Laboruntersuchungen ergeben einen Resistenzfaktor von 113 für die LC 50-Werte, und von 183 für die LC 90-Werte.

Im Herbst 1961 kann ein Bestand junger Kartoffelsämlinge in einem Gewächshaus des Max-Planck-Institutes für Züchtungsfor- schung in Köln-Vogelsang, trotz zweimaligen Spritzens von "E 605 forte", erst nach Anwendung von Metasystox frei von Myzus persicae gehalten werden. Mit Nachkommen dieser Läuse- population führt BAERECKE Resistenzuntersuchungen durch. Sie ergeben eine verzehnfachte Resistenz gegen Parathion im Ver- gleich zu einer normalempfindlichen Ausgangsform. Ebenso kann eine geringfügige Resistenz gegen Metasystox nachgewiesen werden.

GEORGHIOU (1963) führt 1962 vergleichende Untersuchungen zwi- schen einem schwerbekämpfbaren Stamm von Myzus persicae, der von verschiedenen Pfefferpflanzen in Südkalifornien stammte (SHOREY 1961), und einem Laborstamm durch, der seit 16 Jahren insektizidfrei gehalten worden war. In den Pfefferpflanzungen waren DDT, Parathion und Endosulfan zur Anwendung gekommen. Als Ergebnis dieser Untersuchungen ergibt sich für Parathion ein Resistenzfaktor von 4,7 für den LC 50-Wert und von 11 für den LC 95-Wert. Für Malathion, Diazinon und Lindan wird jeweils ein geringerer Resistenzwert ermittelt, den der Autor der Vi- gortoleranz zuschreibt.

Die Mehrzahl der Resistenzmeldungen für Blattläuse erfolgt bis- her aus den USA. 1963 ergeben sich jedoch in Großbritannien erste Bekämpfungsschwierigkeiten bei der Grünen Pfirsichlaus in Chrysanthenen-Kulturen (GOULD 1965) nach Applikation von Parathion und Diazinon, sowie in Gewächshäusern des Institutes für Pflanzenzucht in Cambridge (RUSSEL 1965) nach Anwendung von Dimethoat und Demeton-Methyl. In beiden Fällen erweisen sich die Populationen in Laborversuchen resistent gegen die zur Anwendung gelangten Insektizide.

Weiterhin zeigen sich bei der Bekämpfung der Hopfenblattlaus (Phorodon humuli SCHRK.) im südlichen England (GOULD 1965 a) erste Mißerfolge. Aus Wellesbourne wird für 1964 eine weitere, gegen Demeton-Methyl resistente Population von Myzus persicae gemeldet (DUNN & KEMPTON 1965), aus Schweden Resistenz der

Grünen Pfirsichlaus gegen Parathion und Demeton-Methyl (BJÖRLING 1965) und aus China Resistenz von *Aphis gossypii* gegen Systox (KUNG 1964).

1965 werden in Europa zwei neue Fälle von Insektizidresistenz bei Blattläusen bekannt. In den Gewächshäusern des Institutes für Phytopathologie in Aschersleben (DDR) wird eine nicht befriedigende Wirkung des seit Jahren in wöchentlichen Abständen durchgeführten Räucherns mit Lindan, gegen *Myzus persicae* beobachtet. Bei Vergleichsuntersuchungen zeigt es sich, daß bei handelsüblicher Dosierung und einer Wirkdauer von 30 min. diese Population in keiner Weise beeinflußt wird. Selbst nach einer Wirkdauer von 16 Stunden überleben etwa 20% der Versuchstiere (KARL & FRITZSCHE 1967).

Im Rhonetal hat sich 1965 die Behandlung der dortigen Pfirsichpflanzungen gegen *Myzus persicae*, als völlig ungenügend erwiesen BONNEMAISON (1970). Seit ungefähr einem Jahrzehnt sind die Pflanzungen mit Spritzbrühe auf der Basis von Parathion mit gutem Erfolg behandelt worden. Ab 1965 jedoch, können weder zusätzliche Behandlungen, noch Konzentrationserhöhungen, die Populationen vermindern. 1968 von BONNEMAISON durchgeführte Untersuchungen zwischen Nachkommen aus einem Obstgarten in Valerques, Herault, und einem normalempfindlichen Stamm, erbringen für Parathion-Methyl einen Resistenzfaktor von 80 für den LC 50-Wert.

Eine weitere resistente Blattlausart tritt im selben Jahr in den USA auf (SHANKS 1966). Im südwestlichen Washington versagen bei der Erdbeerlaus (*Chaetosiphon fragaefolii* COCK.) routinemäßig durchgeführte Applikationen von Endosulfan. Feld- und Laboruntersuchungen zeigen einen zwischen fünf und zehnmal so großen LC 50-Wert für die resistenten Läuse.

Erstmals seit ihrer Gründung im Jahre 1963, veröffentlicht die FAO working party of experts on resistance of pests to pesticides in ihren Berichten von 1965 eine Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Fälle von Insektizidresistenz bei Blattläusen.

Soweit sie in dieser Abhandlung noch nicht erwähnt sind, handelt es sich um Resistenz bei nicht näher bestimmten Blattlausarten in der Türkei an Apfel, Pfirsich und Tabak gegen Parathion, um Resistenz der Grünen Apfellaus (*Aphis pomi* DEG.) an Apfel in der Schweiz und den USA, und um Resistenz der Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* HAUSMANN) an Apfel und Pfirsich in Australien gegen γ -BHC. Weiterhin sind noch Resistenzmeldungen von *Myzus persicae* aus den USA, Ceylon und Formosa angeführt.

Anfang Juli 1966 wird in Frankreich, in Cappelle (Nord), die ungenügende Wirkung eines Gemisches aus Aldrin und Parathion, sowie von Lindan und Dimethoat bei *Myzus persicae* auf Zuckerrübe bemerkt. BONNEMAISON (1968) untersucht Nachkommen dieser Population hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit gegen 18 Insektizide, und ermittelt für die LC 50-Werte Resistenzfaktoren zwischen 1,6 und 20,0.

Für das Jahr 1967 führt BROWN (1968) in einem Bericht 9 resistente Blattlausarten auf. Nicht erwähnt ist bisher die Getreidelaus (*Schizaphis graminum* ROND.). Mit ihr ist somit bei 13 Blattlausarten Resistenz gegen Insektizide bekannt.

Ebenfalls für 1967 berichtet MELLO (1968) vom Resistenzerwerb der Grünen Pfirsichlaus in Brasilien gegen Parathion.

Von der Hopfenlaus liegen Meldungen über unbefriedigende Ergebnisse bei der Bekämpfung mit Disulfoton aus den Anbaugebieten Stammheim (Schweiz) und Saaz (Tschechoslowakei) vor (MEIER 1969, HRDY & ZELENG 1968, HRDY 1970). Hier versagen die Mittel Teration und Thiometon. Im Labor durchgeführte Untersuchungen bestätigen in beiden Fällen das Vorhandensein von Populationen mit unterschiedlicher Insektizidempfindlichkeit und geben gesicherte Anhaltspunkte für Insektizidresistenz.

Nicht eindeutig bewiesen ist dagegen die Annahme, daß im Tettanger Anbaugbiet, wo eine nicht befriedigende Wirkung bei Demeton, Diazinon, Dimethoat, Malathion, Parathion und Disulfoton gegen die Hopfenblattlaus festgestellt worden war, es

sich um Resistenz handelt (ZOHREN 1971). Auch für Meldungen über Bekämpfungsschwierigkeiten bei der Hopfenblattlaus in Frankreich (BONNEMAISON 1969), trifft dies zu.

Nach dem Auftreten von Insektizidresistenz bei der Hopfenlaus in der Tschechoslowakei, führt HURKOVA (1970) im Jahre 1968 vergleichende Laboruntersuchungen an *Myzus persicae* durch, um bei dieser wirtschaftlich bedeutenden Blattlausart eventuelle Resistenzerscheinungen zu entdecken. Sie vergleicht 4 Gewächshauspopulationen unterschiedlicher Herkünfte mit einem normalempfindlichen Stamm, und kann bei allen vier Stämmen Resistenz gegen Thiometon, bei zwei Stämmen Resistenz gegen Malathion und bei jeweils einem Stamm Resistenz gegen Parathion und Diazinon feststellen.

Für 1968 stellt die FAO working party of experts on resistance of pests to pesticides im Bericht über ihre 4. Sitzung den zweiten Überblick über Resistenzmeldungen zusammen. Neue Blattlausarten sind nicht aufgeführt, dafür jedoch eine Reihe zusätzlicher Gebiete, in denen Resistenz auftrat.

So liegen für *Myzus persicae* neue und bestätigende Meldungen aus Finnland, Norwegen, Mexiko und Venezuela vor, für *Aphis gossypii* eine Meldung aus Sambia. Speziell für Nordamerika heißt es, daß *Myzus persicae* eine weitgestreute Resistenz gegen praktisch alle synthetischen organischen Insektizide entwickelt hat, die früher wirksam waren.

Nachdem im Sommer 1969 in verschiedenen Gebieten Dänemarks Bekämpfungsschwierigkeiten bei der Grünen Pflirsichlaus mit Parathion auftreten, werden die Nachkommen von 12 in diesem Gebiet gesammelten Stämmen in Laborversuchen verglichen (STATENS PLANTEPAT FÖRSØG 1970). Dabei ergibt sich eine stark variierende Empfindlichkeit gegenüber Parathion: Der widerstandsfähigste Stamm ertrug eine 500 mal größere Konzentration als der empfindlichste Stamm.

Um einen Überblick über die Situation der Blattlausbekämpfung in der BRD zu bekommen, wird im Jahr 1971 vom Zoologischen Institut der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, eine entsprechende Umfrage bei den Pflanzenschutzämtern der Bundesländer durchgeführt. Sie ergibt, daß in mehreren Fällen Schwierigkeiten bei der Bekämpfung von *Myzus persicae*, *Phorodon humuli* und *Macrosiphum solanifolii* aufgetreten waren. Weiterhin zeigen sich Mißerfolge bei der Mehligen Kohlblattlaus (*Brevicoryne brassicae* L.), der Schwarzen Bohnenlaus (*Aphis fabae* SCOP.) und bei der Braunschwarzen Chrysanthemenlaus (*Macrosiphoniella chrysanthemi* SANBORN).

Da über diese Meldungen keine Bestätigungen, beziehungsweise keine Untersuchungen vorliegen, kann für die drei letztgenannten Arten nur Resistenz vermutet werden. Angesichts der Zahl der nachgewiesenen Fälle von Insektizidresistenz bei Blattläusen, ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch sie Resistenz gegen chemische Bekämpfungsmittel erworben haben.

2. Auftreten von Vigortoleranz, Kreuz- und Multipler Resistenz

Für sich alleine betrachtet, spielt die Vigortoleranz keine maßgebliche Rolle. Sie ist in vielen Fällen so gering, daß ihr Auftreten bekämpfungstechnisch keine Schwierigkeiten bereitet. Demzufolge wird ihr Vorhandensein meist auch erst in Laboruntersuchungen, beim Vergleich mehrerer Insektizide bei niedrigen Anwendungskonzentrationen entdeckt.

Fast ausschließlich ist die Höhe des Widerstandsvermögens für die Zuordnung zur Vigortoleranz ausschlaggebend (MAYER 1969). Dies setzt natürlich eine genaue Festlegung des Grenzwertes, von dem an Resistenz besteht, voraus. Nach BUSVINE (1967) besteht über ihn jedoch noch Unklarheit. Auch erhebt sich hier die Frage, ob bei einem solch komplexen Geschehen, wie es die Resistenz gegen Insektizide darstellt, eine Klassifizierung allein nach Größenordnungen überhaupt zutreffend ist. So wäre

durchaus denkbar, daß ein geringer Resistenzgrad gegen ein bestimmtes Insektizid, eine niedrige Stufe echter, infolge Pestizideinwirkung selektiv erworbener Resistenz darstellt. Genau so gut kann es sich aber auch um eine temporär auftretende und modifikatorisch bedingte Vigortoleranz handeln. Eine genaue Zuordnung auf niederen Stufen der Widerstandsfähigkeit würde daher nur durch Zuchtexperimente im Labor möglich sein.

Der zeitweise Erwerb von Vigortoleranz kann von einer Vielzahl von Faktoren abhängen (MAYER 1969), zu deren Klärung und Ermittlung weiterführende Untersuchungen nötig sind. Spezielle Prüfungen zur Beeinflussung der Insektizidempfindlichkeit durch Umweltfaktoren bei Blattläusen, sind von MEIER (1972), POTTER (1957) und REICHMUTH & KLINK (1960, 1961, 1961 a) durchgeführt worden. So beeinflussen zum Beispiel Beleuchtungsstärke und Zuchttemperatur (REICHMUTH & KLINK 1961, 1961 a), unterschiedliche Wirtspflanzen (POTTER 1957) und deren physiologischer Zustand (BONNEMAISON 1964, 1970), Veränderung der Nährlösung (MEIER 1972) das Widerstandsvermögen gegen Insektizide. Auch verschiedene Morphen ein und derselben Art zeigen Unterschiede in ihrer Insektizidempfindlichkeit (SHIRCK 1959).

Im Rahmen einer Resistenzuntersuchung oder einer Mittelprüfung, sind Untersuchungen zu diesen Fragen kaum durchführbar, beziehungsweise gar nicht vorgesehen. Dies mag auch als ein Grund anzusehen sein, daß von manchen Autoren geringe Widerstandserhöhung unbesehen der Vigortoleranz zugeschrieben worden ist.

Von weit größerer Bedeutung ist dagegen das Auftreten von Kreuzresistenz und Multipler Resistenz. Die gleichzeitige Resistenz gegen eine Vielzahl von Wirkstoffen oder Wirkstoffgruppen, kann eine erfolgreiche Bekämpfung eines Schädling erschweren, und selbst bei der Anwendung neuer, noch nicht zum Einsatz gelangter Mittel zu keinem, oder nur zu geringem Erfolg führen.

Neben der Zahl der vorhandenen Resistenzmechanismen, unterscheiden sich Kreuzresistenz und Multiple Resistenz auch in der Art ihrer Entstehung (Kap. II, 3-4). Kreuzresistenz setzt die Anwendung nur eines einzigen Mittels voraus, in dessen Folge Resistenz gegen andere Mittel entstanden ist. Dieser Nachweis läßt sich in den seltensten Fällen eindeutig erbringen. Im Freiland besteht vermehrt die Möglichkeit der Zuwanderung von Tieren, die in anderen Gebieten anderen Mitteln ausgesetzt waren. Weiterhin können sie mit Pestiziden, die gegen andere Schädlinge ausgebracht wurden, leicht in Berührung kommen. Daher ist das Vorliegen von eindeutig nachgewiesener Kreuzresistenz auch sehr gering. Mitteilungen über Kreuzresistenz bei Blattläusen finden sich bei KARL & FRITZSCHE (1967), bei HRDY (1970) und bei HRDY & KULDOVA (1970).

Weitaus häufiger dagegen ist das Auftreten von Multipler Resistenz, der Resistenz gegen verschiedene Wirkstoffe, als Folge der gleichzeitigen oder aufeinanderfolgenden Anwendung. Hierüber liegen Berichte von BJÖRLING (1965), HRDY (1970, 1970a), HURKOVA (1970, 1971), NEEDHAM (1971), SHOREY (1961), STERN & REYNOLDS (1958) und WYATT (1965) vor. Die wohl umfangreichste Untersuchung zur Multiplen Resistenz wurde von HURKOVA (1971) durchgeführt. Sie ermittelte bei einem Gewächshausstamm der Grünen Pflirsichlaus, aus dem Genetischen Institut in Prag, gleichzeitige Resistenz gegen 11 organische Pposphorsäureester und 4 Carbamate, mit Resistenzfaktoren zwischen 6,5 und 140,7.

3. Liste der resistenten Blattlausarten (Namen in Anlehnung an BÖRNER 1952)

Von folgenden 13 Blattlausarten ist nachweislich Resistenz gegen Insektizide bekannt.

Callaphididae

Chromaphis juglandicola (KALTENBACH 1843)

(Syn. *Chromaphis peglandicola* WALKER 1870 errore!)

Kleine Walnußlaus, Walnut aphid

(Parathion)

Pterocallidium maculatum (BUCKTON 1899)

(Syn. Chaetophorus maculatus BUCKTON 1899

Therioaphis collina BÖRNER 1942)

Gefleckte Kleezierlaus, Spotted alfalfa aphid

(Parathion, Malathion, Phosdrin)

Aphididae

Cerosipha gossypii (GLOVER 1854)

(Syn. Aphis gossypii GLOVER 1854, 1877

Aphis vitis SCOPOLI 1763 ?

Aphis citrulli ASHMEAD 1882

Aphis cucumeris FORBES 1882

Aphis cucurbiti BUCKTON 1879)

Gurkenblattlaus, Cotton aphid, Melon aphid, Puceron
du melon

(BHC, HCN-Gas, Cycloclodien, Dimethoat, Lindan)

Medorialis pomi (DEGEER 1773)

(Syn. Aphis pomi DEGEER 1773

Aphis mali FITCH 1856

Aphis pyri KITTEL 1827

Aphis cydoniae BOISDUVAL 1867

Aphis crataegaria BUCKTON 1879

Aphis padi SANDERSON 1901)

Grüne Apfellaus, Apple aphid, Puceron vert du pommier

(organische Phosphorsäureester)

Passerinia fragaefolii (COCKERELL 1901)

(Syn. Myzus fragaefolii COCKERELL 1901

Myzus fragariae THEOBALD 1912)

Erdbeerblattlaus, Strawberry aphid, Puceron du fraisier

(Endosulfan)

Sappaphis piri (MATSUMURA 1917)

(Syn. Aphis (Dysaphis pyri) BOIS DE FONSCOLOMBE 1841

Dentatus malus NEVSKY 1929)

Mehlige Birnblattlaus, Pear bedstraw aphid, Puceron
cendre du pourrier

(organische Phosphorsäureester)

Sappaphis plantaginea (PASSERINI 1860)

(Syn. Myzus plantagineus PASSERINI 1860

Dysaphis plantaginea PASSERINI 1860)

Mehlige oder Rosige Apfelblattlaus, Mealy apple aphid

(organische Phosphorsäureester)

Macrosiphum solanifolii (ASHMEAD 1882)

(Syn. Aphis lactucae SCHRANK 1801

Aphis ulmariae WALKER 1848

Siphonophora solanifolii ASHMEAD 1882

Siphonophora fragariae BUCKTON 1875

Siphonophora solani PASSERINI 1879

Macrosiphon koehleri BÖRNER 1937

Macrosiphon euphorbiae HOTTES & FRISON 1931)

Gestreifte Kartoffellaus, Potato aphid, Puceron de
la pomme de terre

(DDT)

Myzodes persicae (SULZER 1776)

(Syn. Aphis persicae SULZER 1776

Myzus persicae SULZER 1776)

Grüne Pfirsichblattlaus, Green peach aphid, Peach
potato aphid, Puceron vert du pecher

(DDT, Lindan, Talcord, Pirimor, organische Phosphor-
säureester)

Myzus cerasi (FABRICIUS 1775)

(Syn. Aphis cerasi FABRICIUS 1775

Aphis veronicae WALKER 1848)

Schwarze Sauerkirschenlaus, Black cherry aphid

(organische Phosphorsäureester)

Phorodon humuli (SCHRANK 1801)

(Syn. Aphis humuli SCHRANK 1801

Aphis pruni FABRICIUS 1775)

Hopfenblattlaus, Hop aphid, Hop-damson aphid,

Puceron du houblon

(Thiometon, Teration, Disulfoton, Carbamate)

Schizaphis graminum (RONDANI 1847)

(Syn. Schizaphis agrostis HILLE RIS LAMBERS 1947)

Getreideblattlaus, Greenbug, Spring-grain aphid,

Puceron vert du gramineés

(organische Phosphorsäureester)

Eriosomatidae

Eriosoma lanigerum (HAUSMANN 1802)

(Syn. Aphis lanigera HAUSMANN 1802

Eriosoma mali SAMOUELLE 1819

Schizoneura ulmi WOODWORTH 1923)

Blutlaus, Woolly apple aphid, Puceron lanigère du pommier

(y-BHC)

Für folgende drei Blattlausarten liegen Meldungen über ihre Schwerbekämpfbarkeit vor. Resistenz ist jedoch nicht schlüssig nachgewiesen.

Aphididae

Aphis fabae (SCOPOLI 1763)

Schwarze Bohnenlaus, Bean aphid, Puceron du haricot

(organische Phosphorsäureester)

Brevicoryne brassicae (LINNAEUS 1758)

(Syn. Aphis brassicae LINNAEUS 1758

Aphis raphani SCHRANK 1801)

Kohlblattlaus, Cabbage aphid, Puceron du chou

(Dimethoat, Parathion, Endocide, Lannate 25-W)

Pyrethromyzus sanborni (GILLETTE 1908)

(Syn. *Macrosiphum chrysanthemi* SANBORN 1904

Macrosiphum sanborni GILLETTE 1908

Syphonophora chrysanthemicolens WILLIAMS 1910

Macrosiphoniella chrysanthemi DEL GUERCIO 1911)

Dunkle Chrysanthemenlaus, *Chrysanthemum* aphid,

Puceron du chrysanthème

(Metasystox, Dimethoat, Temik 10 G, Dede vap, PD 5,
Malathion, Parathion)

V. Fragen und Untersuchungen zur Grundlage der Insektizidresistenz bei Blattläusen

Im Gegensatz zu anderen Schädlingsarten wie Stubenfliegen, Stechmücken, Spinnmilben und Schaben, an denen teils biochemische, teils genetische Untersuchungen durchgeführt wurden, und deren Resistenzmechanismen und genetische Grundlagen als weitgehend geklärt angesehen werden können (BUSVINE 1968 a, 1971, DRESDEN 1965, DRESDEN & OPPENORTH 1961, LEWIS & SAWICKI 1969), liegen nur wenige Untersuchungen und Anhaltspunkte zur Grundlage der Insektizidresistenz bei Blattläusen vor.

Das mag mit ihrer bislang untergeordneten Rolle als resistente Schädlinge, mit ihrer geringen Körpergröße und nicht zuletzt mit ihren speziellen Entwicklungszyklen im Zusammenhang stehen. Besondere Verhältnisse, und damit Untersuchungsschwierigkeiten bedingt ihr Generationswechsel, ein Wechsel zwischen einer, mehreren oder vielen sich eingeschlechtlich (parthenogenetisch) vermehrenden Generationen, und einer zweigeschlechtlichen (bisexuellen), wie sie bei den meisten anderen Tierarten auftritt.

Gerade der Generationswechsel erschwert viele Untersuchungen, kann manche sogar fast unmöglich machen. Hierbei sind genetische Untersuchungen in Form von Kreuzungsexperimenten gemeint, die jeweils nur mit der für kurze Zeit auftretenden Geschlechts-generation durchgeführt werden können.

Immer unter dem Vorbehalt, daß Resistenzmechanismen anderer Schädlingsarten nicht unbedingt gleich sein müssen, es Unterschiede in dem Erwerb, in der Ausbreitung und selbst in der Entgiftung ein und desselben Wirkstoffes geben kann (BUSVINE 1968 a, 1970, LEWIS & SAWICKI 1969), lassen sich jedoch allgemeine Ergebnisse und Erkenntnisse der Resistenzforschung in Relation zu einer wenig erforschten Schädlingsart setzen, und so können anhand der bisher bekannten Resultate Rückschlüsse auf deren mögliche Resistenzgrundlagen gezogen werden.

1. Resistenzerwerb und -Ausbreitung

Nach allgemeinen Erkenntnissen handelt es sich bei der Resistenzentwicklung in erster Linie um ein Selektions- oder Auswahlphänomen, streng im Sinne der DARWIN'schen Selektionstheorie (MAYER 1967, UNTERSTENHÖFER 1970). Das selektierende Agens, das Insektizid, wirkt wie ein Sieb, das die widerstandsfähigen Vertreter einer Population aussondert. Demzufolge müssen in der Ausgangspopulation Tiere mit erblich verschiedener Empfindlichkeit vorhanden sein. Unter der Einwirkung der für die Masse der Tiere tödlichen Dosis werden die empfindlichen Individuen eliminiert. Die toleranten, bzw. resistenten Tiere überleben, und werden immer mehr in den Fortpflanzungsprozess einbezogen. Die Resistenzentwicklung ist also ihrem Wesen nach präadaptiv und nicht postadaptiv. Ihre Geschwindigkeit richtet sich, wie bei jedem anderen Selektionsvorgang auch, nach der Höhe des Selektionsdruckes und nach der Generationenzahl.

Ob, und inwieweit ausschließlich Präadaptation bei der Resistenzentwicklung der Blattläuse eine Rolle spielt, ist ungeklärt. Resistenzausbreitung, Versuche zur Resistenzzüchtung, Instabilität der Resistenz und eine große Variationsbreite innerhalb einer Population lassen sich unter Berücksichtigung der parthenogenetischen Vermehrung der Blattläuse nur schwer erklären, und lassen darauf schließen, daß bei dieser Schädlingsart auch mutagene Prozesse bei der Resistenzbildung beteiligt sein können.

a) Resistenzausbreitung

Die Gefleckte Kleezierlaus soll nach einem Bericht von DICKSON im Sommer oder Herbst 1953 von Europa nach Zentral-Neu-Mexiko eingeschleppt worden sein (STERN & REYNOLDS 1958). Die Einbürgerung erfolgte durch eine zumindest sehr kleine Population, sie ist sogar durch nur ein einziges Individuum denkbar. Die Vermehrung geschah ausschließlich parthenogenetisch, das heißt ohne Geschlechtstiere.

In den Jahren 1954 und 1955 wurde die inzwischen in Kalifornien in großen Schadpopulationen auftretende Art erfolgreich mit Malathion und Parathion bekämpft. 1956 zeigten sich erste Mißerfolge, und selbst eine Verdoppelung der applizierten Mengen brachte keinen Erfolg. Laboruntersuchungen (STERN & REYNOLDS 1958) erbrachten eine vierfache Erhöhung der Parathion-Verträglichkeit, verglichen mit einem normalempfindlichen Stamm.

In den folgenden Jahren kamen im "Antelope Valley" neben Parathion auch Metasystox, Demeton und Phosdrin zur Anwendung. Nach weiteren Mißerfolgen in der Bekämpfung, erbrachte im Jahr 1961 der Labortest einen Resistenzfaktor von 113 gegenüber Parathion (STERN 1962). Innerhalb von 8 Jahren hatte sich somit eine lokale, sehr resistente Blattlauspopulation gebildet.

Würde die Resistenzentwicklung präadaptativ erfolgt sein, so hieße das für dieses Beispiel, daß die resistenzbestimmenden Faktoren in den Ausgangsindividuen vorhanden gewesen sein müßten, die Tiere also bereits resistent eingeschleppt worden wären. In diesem Fall hätten sich, bei ausschließlich parthenogenetischer Vermehrung, schon in den ersten beiden Jahren Mißerfolge in der Bekämpfung zeigen müssen. Weiterhin hätte dies zu einer weit verbreiteten Resistenz führen müssen. Resistente Stämme entwickelten sich jedoch räumlich getrennt voneinander, und breiteten sich auch nicht konzentrisch aus, wie BROWN (1968) es von einem Getreidenematoden berichtet. Es darf daher angenommen werden, daß die Resistenz der Gefleckten Klee-

zierlaus gegenüber Parathion erst nach der Einbürgerung in den USA mit der Entstehung einer oder mehreren Mutationen aufgekomen ist. Die Resistenzbildung erfolgte demnach postadaptiv.

b) Resistenzzüchtung

Zu Fragen des Resistenzerwerbs sind von BONNEMAISON (1968, 1970) mit der Grünen Pfirsichlaus eine Reihe von Selektionsversuchen durchgeführt worden, in denen er sich neben Versuchen zur Erhöhung der Resistenz auch mit ihrer Stabilität und der Fertilität resistenter Blattläuse auseinandergesetzt hat.

Bei Nachkommen eines resistenten Stammes konnte er durch aufeinanderfolgende Behandlung mit Parathion, Lindan, Isolan und Oxydem eine Zunahme der Widerstandsfähigkeit bis hin zur 8. Generation erzielen. In der 9., 10. und 11. Generation erfolgte jedoch dann ein krasser Abfall in ihrer Widerstandsfähigkeit.

Von einer einzelnen, empfindlichen Blattlaus ausgehend, erreichte BONNEMAISON bei deren Nachkommen in der 7. Generation durch Applikationen, deren Konzentrationen knapp unter dem LC 50-Wert für diese Population lagen, eine Erhöhung des Resistenzfaktors um das 2,2-fache.

Allgemein kann aus den von BONNEMAISON durchgeführten Untersuchungen gefolgert werden, daß eine wiederholte Behandlung mit Insektiziden, eine Vergrößerung der Resistenz nach sich zieht, wie ja auch aus den in der Praxis gemachten Beobachtungen (HRDY 1970) hervorgeht. Sie wird schnell erreicht, wenn das Gift ständig auf adulte Tiere und Larven einwirkt, sie verläuft langsamer, wenn eine Kontaminierung nur für eine bestimmte Zeitdauer erfolgt (Höhe des Selektionsdruckes).

c) Stabilität der Resistenz

Die Höhe einer einmal erworbenen Resistenz ist veränderlich. Durch wiederholte Insektizidanwendungen, und damit durch eine Vergrößerung des Selektionsdruckes, läßt sie sich erhöhen. Umgekehrt kann bei Aussetzen der Behandlung, Nachlassen des Se-

lektionsdruckes, eine Reversion bis hin zur völligen Sensibilität erfolgen. Nach KEIDING (1967) hängt die Beständigkeit der Resistenz von der Dauer des Selektionsdruckes ab. Wenn dieser nachläßt, geht selbst hochgradige Resistenz wieder zurück. Ein Resistenzreservoir bleibt jedoch noch lange bestehen, vermutlich in erster Linie in mischerbigen Individuen. Die Resistenz wird rasch wieder aufgebaut, sobald das Insektizid erneut angewendet wird. Weiterhin scheint die Resistenzdauer je nach Insektizidgruppe verschieden zu sein.

Angaben über die Beständigkeit der Resistenz bei Blattläusen reichen vom unverminderten Anhalten während dreier Jahre bei der Hopfenblattlaus (BARANYOVITS & MUIR 1969), über den teilweisen Rückgang (BONNEMAISON 1968, 1970, NEEDHAM 1971), bis hin zum völligen Verschwinden der Resistenz nach 25, bzw. 30 Generationen insektizidfreier Zucht (DUNN & KEMPTON 1965, 1966).

d) Endomeiose

Wie schon angedeutet, bereitet die Erklärung des Resistenzerwerbs durch Präadaptation, der Resistenzverlust und auch die, bei den einzelnen Untersuchungen beobachtete große Variabilität, sowohl in morphologischer Hinsicht, als auch in Bezug auf die Insektizidempfindlichkeit (HURKOVA 1970, 1971), in Anbetracht der parthenogenetischen Vermehrungsweise der Blattläuse, erhebliche Schwierigkeiten.

Die Parthenogenese bei Blattläusen gehört dem apomiktischen Typ an. Die eingeschlechtlich erzeugten Nachkommen haben die volle, diploide Chromosomenzahl (Somatische, oder diploide Parthenogenese). Dies wird dadurch erreicht, daß bei der Eireifung (Oogenese) nur eine Reifeteilung (mitotische Teilung) erfolgt. Eine Reduktionsteilung (meiotische Teilung) zur haploiden Chromosomenzahl findet nicht statt. Die Chromosomen parthenogoner Eier teilen sich wie bei einer normalen Mitose. Folglich entwickeln sie sich mit einem diploiden Chromosomensatz, der dem des Muttertieres entspricht. Da eine Mitose ge-

netische Rekombination ausschließt, müssen parthenogene Nachkommen genotypisch einheitlich sein. Dies steht jedoch eindeutig im Widerspruch zu den Ergebnissen der Selektionsversuche, und der oft sehr großen Variationsbreite innerhalb einer parthenogenen Blattlauspopulation.

Aufgrund der Endomeiose, einem von COGNETTI (1961) beschriebenen Prozeß bei der Eireifung parthenogoner Blattläuse, läßt sich jedoch für diesen Widerspruch eine sehr einfache Erklärung finden.

COGNETTI zeigte, daß die Eireifung bei apomiktischer Parthenogenese verschiedener Blattlausarten nicht ausschließlich ameiotisch verläuft. Er wies eine Paarung homologer Chromosomen zur haploiden Zahl der Bivalenten nach, einem Stadium, das dem Diplotän-Diakinesestadium einer Meiose entspricht. Dabei sind die Univalenten längs in Chromatide geteilt. Eine Neukombination der Gene kann an dieser Stelle durch Crossing-over erfolgen. Nach diesem Stadium wird durch einfaches Trennen der Bivalenten die diploide Chromosomenzahl wieder hergestellt. Anschließend erfolgt eine normale Zellteilung.

Die Endomeiose ermöglicht genetische Neukombination, Paarung oder Trennung von Allelen. Trotz Parthenogenese und einer geringen Individuenzahl, braucht daher eine nachfolgende Generation genotypisch und phänotypisch nicht einheitlich zu sein. Gleichzeitige Homozygotie und Heterozygotie für einen Resistenzfaktor innerhalb einer Population sind also denkbar. Die bedeutet, daß Individuen mit erblich verschiedener Insektizidempfindlichkeit vorhanden sein können. Damit sind aber die Voraussetzungen für Resistenzerwerb durch Selektion und Präadaptation gegeben.

Auch der Resistenzverlust, infolge nachlassenden Selektionsdruckes (insektizidfreie Zucht), kann mit der Endomeiose erklärt werden (HELLE 1968). Für den Fall, daß ein Selektionsnachteil für "homozygot-resistent" besteht, und der Resistenzfaktor dominant ist, kann, wenn die Zucht von "heterozygot-resistenten" Tieren ausgeht, in den folgenden Generationen eine Verminderung der Resistenz eintreten.

2. Physiologie resistenter Blattläuse

Bemerkenswert, und von großem praktischen Interesse ist die Tatsache, daß resistente Blattläuse nicht nur Insektizidanwendungen zu überstehen vermögen, sondern auch auf anderen Gebieten sensiblen Arten überlegen sein können. Resistente Grüne Pfirsichläuse erwiesen sich z. B. als bessere Überträger der Vergilbungskrankheit an Beta-Rüben (RUSSEL 1965), des Zuckerrübenmosaikvirus und des Erbsenmosaikvirus (BANKS & NEEDHAM 1970).

Bei verschiedenen Insektenarten wurde beobachtet, daß der Erwerb von Resistenz grundsätzlich mit einer allgemeinen Vitalitätsminderung verbunden ist. Bei Blattläusen sind unterschiedliche Beobachtungen gemacht worden. BONNEMAISON (1968) wies für sensible und resistente Stämme der Grünen Pfirsichlaus zwar gleiche Lebensdauer, jedoch verminderte Fruchtbarkeit bei resistenten Tieren nach. Hierzu stehen Beobachtungen von BAERECHE (1962) im Widerspruch. Sie ermittelte für resistente Grüne Pfirsichläuse eine doppelte Vermehrungsrate, im Vergleich zu Tieren einer normalen Population. Keine Unterschiede in der Zahl der Nachkommen von empfindlichen und resistenten Grünen Pfirsichläusen fanden BANKS & NEEDHAM (1970). Sie konnten jedoch Unterschiede in deren Entwicklungsgeschwindigkeit und in ihrer Lebensdauer feststellen.

So ging bei der resistenten Population während der ersten 10 Tage des adulten Stadiums die Vermehrung signifikant schneller vor sich. Danach wurde sie langsamer, und empfindliche Tiere produzierten ungefähr dieselbe Zahl an Larven. Die Nachkommen resistenter Tiere entwickelten sich schneller und waren auch nachweisbar schwerer. Resistente Läuse starben jedoch in einem früheren Stadium als sensible Tiere.

Angesichts der widersprüchlichen Beobachtungen und Ergebnisse, erhebt sich die Frage, ob eine Änderung in der Vitalität resistenter Blattläuse primär einer Giftwirkung zuzuschreiben ist, oder ob die Resistenz vielleicht in Stämmen unterschied-

licher Vitalität entstanden sein kann. Die letzte Möglichkeit ist naheliegend, jedoch wurde auch ein Einfluß von Insektiziden auf die Fruchtbarkeit von Blattläusen durch BONNEMAISON (1964, 1970) nachgewiesen.

Durch kontinuierliche Behandlungen mit Parathion erreichte er in einer Blattlauspopulation eine Erhöhung der Fruchtbarkeit um 10 bis 20 %. Als erste Reaktion auf die erfolgte Applikation trat bei den Überlebenden, und manchmal auch bei deren direkten Nachkommen, eine Verminderung der Fruchtbarkeit ein (Schockwirkung des Giftes), die aber gewöhnlich von der F 3-Generation an, zu einem Anstieg der Nachkommenzahl führte. Eine bedeutende, plötzliche Erhöhung der Insektizidkonzentration, zog unmittelbar eine Verminderung der Fruchtbarkeit, hervorgerufen durch Nachlassen der Larvenproduktion und Vergrößerung der Zahl der totgeborenen Larven, nach sich.

Hiermit ist die Frage der Giftwirkung auf die Vitalität resistenter Blattläuse letztlich noch nicht geklärt. Aber auch Beobachtungen im Freiland über einen Zuwachs in Schädlingspopulationen, einige Wochen nach Applikation von Insektiziden, lassen auf eine Erhöhung ihrer Lebensfähigkeit durch chemische Bekämpfungsmittel schließen (BONNEMAISON 1964).

3. Wirkungsweise der Insektizide

Die insektizide Wirkung der chlorierten Kohlenwasserstoffe, der Carbamate und der organischen Phosphorsäureester beruht allgemein auf einer Störung der Reizleitung, und anschließender Lähmung oder Ausschaltung der Erfolgsorgane. Die vermuteten primären Angriffspunkte der einzelnen Wirkstoffe unterscheiden sich jedoch voneinander. So beeinflussen die chlorierten Kohlenwasserstoffe unter anderem den Natriumhaushalt der Nervenmembranen. Carbamate wirken durch Hemmung der Cholinesterase, deren Funktion es ist, Acetylcholin zu hydrolisieren, und unterbrechen die Reizleitung. Organische Phosphorsäureester wirken dagegen direkt hemmend auf die Acetylcholinesterase ein.

Ob dies jedoch die einzigen Wirkungsmechanismen sind, ist nicht gesichert. Untersuchungen an Wirbeltieren weisen darauf hin, daß auch noch weitere Mechanismen vorliegen können. (FEST & SCHMIDT 1970).

Eine hemmende Wirkung auf die Cholinesterase, wird von EHRHARDT & VOSS (1960) als der primäre Angriffspunkt von Parathion bei Blattläusen vermutet. Über sekundäre Angriffspunkte, die allmähliche Verteilung des Wirkstoffes in Blattläusen, und Änderungen in ihrer histologischen Struktur infolge Insektizidanwendung, liegen von VOSS & EHRHARDT (1960) und von BONNEMAISON (1970) Angaben vor.

Nach peroraler Applikation von Systox, konnte fortschreitende Kerndegeneration in allen Zellen des Dünndarmepithels vergifteter Wickenläuse (*Megoura viciae* BUCKT.), bis hin zur vollständigen Auflösung der Kernsubstanz und des Nucleolus (Karyolyse) festgestellt werden. Am Zentralnervensystem, dem Cerebralganglion, wurden keine Veränderungen beobachtet (VOSS & EHRHARDT 1960). Hier zeigten die Zellkerne der Randzone nach Atembegiftung pyknotische Erscheinungen, während die Dünndarmepithelzellen keine Veränderungen aufwiesen. Weiterhin wurde bei sämtlichen vergifteten Tieren eine Kontraktion der quergestreiften Muskulatur festgestellt.

BONNEMAISON (1970) fand bei der Untersuchung Grüner Pflirsichläuse, die während mehrerer Generationen einer Giftwirkung ausgesetzt waren, Anomalitäten an deren Ovarien: Adulte Virgines besitzen in der Regel 2 Ovarien mit jeweils 4 oder 5 Ovariolen, in denen generell 6 bis 7 Embryonen mit abnehmender Körpergröße enthalten sind. Bei begifteten Virgines kann die Zahl der Ovariolen verringert sein; 5 oder 6 in beiden Ovarien. Die Ovariolen können unvollständig entwickelt, oder total zurückgebildet sein. Die Zahl der Embryonen pro Ovariolen ist auf 3 bis 5 vermindert. Die Entwicklung der Oozyten kann unregelmäßig erfolgen, sie kann sogar teilweise ganz unterbleiben.

Die Veränderungen der Ovarien können jedoch nicht, wie die Karyolyse der Dünndarmepithelzellen, als unmittelbare Vergiftungsanzeichen einer einzigen Applikation angesehen werden. Ihre Ausbildung dürfte vielmehr durch mehrere, über einen längeren Zeitraum durchgeführte Kontaminierungen mit höheren Wirkstoffkonzentrationen erfolgt sein. Anders ließen sich die, von BONNE-MAISON gemachten Beobachtungen zur Erhöhung der Fruchtbarkeit und dem Nachlassen der Larvenproduktion nach plötzlicher Vergrößerung der Konzentration, mit der Feststellung von Anomalitäten an Ovarien nicht in Einklang bringen.

4. Resistenzmechanismen

a) Allgemeine Resistenzmechanismen

Nach der heute vorliegenden Literatur zu Fragen der Resistenzmechanismen bei Insekten ist davon auszugehen, daß für die Resistenz von Arthropoden gegenüber einem Wirkstoff, ein ganzer Komplex von Ursachen verantwortlich sein kann. Demzufolge sind verschiedene Resistenztypen zu unterscheiden (BARTELS 1970), die sich gegenseitig nicht ausschließen, sondern zusammen das Resistenzspektrum bestimmen können. Hier sind zu nennen:

Ethologische Resistenz:

Das Verhalten des Insekts, bzw. seine Eidomie ist dahingehend abgeändert, daß es die Berührung mit dem Gift, oder dessen Aufnahme vermeidet (BEYE 1972, DRESDEN 1965).

Morphologische Resistenz:

Morphologische Strukturen vermindern oder verhindern das Eindringen des Giftes in den Insektenkörper (DRESDEN 1965, GEROLT 1970, SAWICKI & LORD 1970).

Physiologische Resistenz:

Physiologisch-chemische Vorgänge führen im Insektenorganismus zur Verminderung der Toxizität, bis hin zur Entgiftung des Wirkstoffes.

Von diesen Resistenztypen ist der physiologischen Resistenz die größte Bedeutung beizumessen. Ihr Wirkmechanismus beruht in erster Linie auf enzymatischer Entgiftung, auf dem Abbau der toxischen Stoffe im Insektenorganismus. Über diesen Prozeß liegen zahlreiche Untersuchungen vor, von denen nur einige zusammenfassende Berichte und Arbeiten aufgeführt werden können: (BROWN 1960, BUSVINE 1968, 1968 a, 1971, SMISSAERT 1967, SMITH 1962).

Der enzymatische Abbau der Insektizide kann durch eine große Zahl von Reaktionen, wie Oxydation, Reduktion, Hydrolyse, Konjugation, Dehalogenierung, Dehydrohalogenierung und durch eine Reaktion mit Schwefelverbindungen erfolgen (BUSVINE 1968, 1968 a, LEWIS & SAWICKI 1969, SMISSAERT 1967, UNTERSTENHÖFER 1970). Dabei können nicht nur verschiedene Entgiftungsprozesse für verschiedene Insektenarten und Wirkstoffe vorliegen, es können sogar für einen Wirkstoff in ein und derselben Schädlingsart verschiedene Wege des Abbaues beschritten werden.

b) Resistenzmechanismen bei Blattläusen

Untersuchungen zu Fragen der Resistenzmechanismen bei Blattläusen sind mir nur zwei bekannt. Beide wurden an der Grünen Pfirsichlaus durchgeführt und geben nur geringe Anhaltspunkte zu deren möglichen Resistenzmechanismen gegen Insektizide.

EASTOP & BANKS (1970) konnten einen direkten Zusammenhang zwischen Resistenz gegen Demeton und der Entwicklung von Drüsenporen finden. Resistente Tiere zeigten besser entwickelte Poren als Individuen eines empfindlichen Stammes. Ebenso waren ihre Siphonen größer und stärker ausgebildet. Drüsenporen und Siphone dienen unter anderem der Ausscheidung von Wachsen und überflüssigen Stoffwechselprodukten. Nach Annahme der Autoren beruht der Resistenzmechanismus darauf, daß der Giftstoff in Verbindung mit Wachsen oder Fetten ausgeschieden wird, also erst gar nicht an seinen Wirkort gelangt. Einen Zusammenhang von größerem Fettgehalt und erhöhtem Widerstandsvermögen wiesen KAHN & BROWN (1966) bei Stechmücken nach.

Weiterhin kann aber auch ein direkter Schutz durch vermehrte Wachsausscheidung denkbar sein. Zur Unterstützung dieser These kann die Untersuchung von GEROLT (1970) angeführt werden. Er zeigt, daß Kontaktinsektizide nicht in dem Maße, wie vermutet, durch die Cuticula in die Hämolymphe dringen, sondern vielmehr innerhalb des gesamten Außenskelettes und durch das Tracheensystem zum Wirkort, dem Zentralnervensystem gelangen. Das Vorhandensein von Wachsen erweist sich dabei immer als eine Barriere, die das Eindringen des Giftes verlangsamt.

Eine weitere Untersuchung zur Ermittlung der Resistenzmechanismen führten NEEDHAM & SAWICKI (1971) durch. Sie verglichen Ali-Esteraseaktivitäten (Carboxylesterase) bei normalen und gegen organische Phosphorsäureester resistenten Grünen Pfirsichläusen. Sie fanden große Unterschiede in der Fähigkeit der Carboxylesterase, α -Naphtylacetat zu hydrolysieren. Alle resistenten Stämme zeigten eine hohe Esteraseaktivität. Ein Resistenzverlust, durch Zucht in insektizidfreier Umgebung, wurde mit einem entsprechenden Aktivitätsverlust der Carboxylesterase begleitet.

Diese Ergebnisse zeigen an, daß bei der Grünen Pfirsichlaus die Resistenz gegen organische Phosphorsäureester mit einer hohen Aktivität der Carboxylesterase verbunden ist, und läßt somit eine enzymatische Entgiftung des Wirkstoffes vermuten. Analoge Untersuchungen von MATSUMURA & BROWN (1963) an der Stubenfliege weisen gleiche Ergebnisse auf. Somit kann angenommen werden, daß auch bei Blattläusen mehrere Ursachen für ihre Resistenzbildung gegen Insektizide verantwortlich zu machen sind. Diese gilt es zu ermitteln.

B. Ermittlung und Vergleich des Resistenzgrades verschiedener Populationen von Myzus persicae SULZER für drei organische Phosphorsäureester

1. Einführung

Das Problem der Schwerbekämpfbarkeit von Blattläusen mit Insektiziden ist heute weltweit verbreitet. Wie der vorstehende Literaturbericht zeigt, liegen entsprechende Meldungen aus Afrika, Australien, Europa, Kleinasien, Nationalchina, den USA und Südamerika vor. Speziell für die BRD ergab eine Umfrage bei den Pflanzenschutzämtern der Bundesländer, daß für das Jahr 1971 die Hopfenblattlaus, die Mehligel Kohlblattlaus und die Schwarze Bohnenlaus im Freiland, in den Gewächshäusern die Grüne Pfirsichlaus, die Gestreifte Kartoffellaus und die Braunschwarze Chrysanthenenlaus schwer zu bekämpfen waren.

In vielen Fällen sind die Mißerfolge in der Bekämpfung auf Applikationsfehler, Witterungseinflüsse oder spezielle morphologischen Eigentümlichkeiten der Wirtspflanzen zurückzuführen. Erst eine entsprechende Untersuchung, bei der unter weitgehendem Ausschluß dieser Fehlerquellen, die toxische Wirkung des Insektizids auf einen normalempfindlichen Stamm, mit der auf einen schwerbekämpfbaren verglichen wird, läßt genaue Angaben über einen Resistenzgrad zu. Solche Laboruntersuchungen wurden von zahlreichen Wissenschaftlern mit den verschiedensten Methoden durchgeführt. In Deutschland jedoch nur 1962 von BAERECKE und in der DDR 1967 von KARL & FRITZSCHE. (Untersuchungen der Pflanzenschutzmittelindustrie und der Mittelprüfung sind nicht berücksichtigt.)

Das Ziel dieses Teils der Arbeit ist es nun, einen schwerbekämpfbaren Stamm der Grünen Pfirsichlaus von einem Versuchsfeld der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem mit sensiblen und resistenten Stämmen hinsichtlich seiner Empfindlichkeit gegen drei organische Phosphorsäureester zu vergleichen, und seinen momentanen Resistenzgrad zu ermitteln.

II. Material und Methoden

Für die Resistenzuntersuchungen habe ich Stämme von verschiedener Herkunft und verschiedenen Wirtspflanzen, die zum Teil vorbehandelt waren, verwandt und einander gegenübergestellt.

Da die Untersuchungen ohne großen Zeitaufwand durchgeführt werden sollten, habe ich mich bei der Resistenzermittlung auf möglichst einfache Versuchsdurchführung beschränkt. Ihnen liegen aus der Fülle der Literatur über Insektizidresistenz folgende Arbeiten zugrunde (BONNEMAISON 1969, BROWN 1967, 1968, HOSKINS 1956, WIESMANN 1955, BUSVINE 1971, FAO 1970, UNTERSTENHÖFER 1970).

1. Herkunft der Stämme

Stamm 1

Das Zuchtmaterial für diese Population wurde im November 1971 von Chrysanthenen, die auf einem Versuchsfeld der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, gezogen wurden, gesammelt. Während der Vegetationsperiode 1971 waren die Chrysanthenen zweimal mit Metasystox, 0,2 %, in Verbindung mit Phyttoxschwefel, 0,3 %, behandelt worden. Andere, zur Anwendung gekommene Insektizide waren E 605 forte und PD 5.

Stamm 2

Er kommt aus der Pflanzenschutz-Anwendungstechnischen Abteilung, Biologische Forschung, der Farbenfabriken Bayer AG. Dort wurde er durch die Behandlung der Nachkommen eines Tieres aus der Laborzucht von Herrn Professor MOERICKE mit Parathion, vom 1. 3. 1969 an, gewonnen. Zuchtpflanzen waren normalerweise Wirsing-kohl-Jungpflanzen. Die Grenzkonzentrationen für Parathion, der LC 50-Wert, betrug zur Zeit der Absendung 0,02 %, ermittelt durch Tauchen auf Wirsingblättern.

Stamm 3

Dieser anfällige Stamm kommt ebenfalls von den Farbenfabriken Bayer AG. Er geht auf einen Laborstamm von Herrn Professor MOERICKE zurück, und wird bei Bayer seit 1967 insektizidfrei gehalten.

Stamm 4

Diese Population geht auf den resistenten Stamm Mp 28 zurück, der bei der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Landwirtschaft und Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, in Zucht gehalten wird.

Mp 28 wurde am 30. 10. 1969 in einem dortigen Gewächshaus auf Erdnuß gefunden, und wird seither auf Kartoffelpflanzen der Sorte "Bintje" in Laternenglaszucht gehalten (MEIER & FELS 1972). Der derzeitige LC 50-Wert betrug für Phosphamidon 21,37 ppm und für ein Versuchspräparat der Firma Ciba AG., ein Carbamat, 4,69 ppm. Diese Werte wurden im 48 Stundentest durch perorale Applikation auf vollsynthetischem Nährmedium ermittelt.

Stamm 5

Stamm 5 leitet sich von einer Laborzucht der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Institut für Entomologie, her. Das Material wurde am 30. 1. 1969 aus einem Gewächshaus der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Karl's Universität in Prag von Spargel, Chinakohl und Zuckerrübe gesammelt. Selektionssubstanz war Thiometon, für das der LC 50-Wert vor der Absendung 0,32 % betrug. Er wurde nach der von HRDY (1970) beschriebenen Methode ermittelt.

2. Zucht

Die Massenzucht der 5 Stämme erfolgte auf Rapspflanzen in Topfkultur, in einem Gewächshaus. Eine räumliche Aufteilung der einzelnen Stämme war aus Platzmangel nicht durchführbar. Durch Plastikzylinder jedoch, die über die Wirtspflanzen gestülpt waren, wurde eine ausreichende Trennung erreicht. Ferner geschah das Umsetzen der Läuse, bzw. das Neubesetzen der Pflanzen in einem Nebenraum. Zur Ventilation waren die Stulpen an den Wänden und an ihrer Oberseite mit Gazegitter versehen.

Für die Bewässerung der Wirtspflanzen hat es sich als sehr vorteilhaft erwiesen, die Töpfe in Wannen mit feuchtem Torf zu stellen. Dadurch entfiel einmal das Gießen der einzelnen Töpfe, zum anderen war immer eine gleichbleibende Feuchtigkeit der Pflanzen gewährleistet.

Die Temperatur betrug im Zuchtraum $20 \pm 2,5^{\circ}$ C, die relative Luftfeuchtigkeit 50 ± 5 %. Beleuchtet wurde mit Tageslicht-Leuchtstoffröhren für 16 Stunden täglich (Langtag).

3. Insektizide

Die Untersuchungen wurden mit folgenden drei organischen Phosphorsäureestern durchgeführt:

E 605 forte mit dem Wirkstoff Parathion, ein O,O-Diäthyl-O-(p-nitrophenyl)-thiophosphorsäureester, hergestellt von der Firma "Farbenfabriken Bayer AG-Pflanzenschutz".

Parathion gilt als das bedeutendste Insektizid mit der größten Wirkungsbreite aus der Reihe der organischen Phosphorsäureester. Es wirkt nicht-systemisch als Kontakt-, Fraß und Eigift, wegen seines niedrigen Dampfdruckes bis zu einem gewissen Grad auch als Atemgift. Auf der lebenden Pflanze wird es relativ schnell, das heißt innerhalb von 2-8 Tagen abgebaut, wofür Sonnenlicht und Fermentsysteme der Pflanze verantwortlich zu machen sind. Auf leblosen Unterlagen ist die Dauerwirkung wesentlich größer (FEST & SCHMIDT 1970, BONNEMAISON 1968).

Detia Malathion-Emulsion der "Dr. Werner Freyberg Chemischen Fabrik Delitia" mit dem Wirkstoff Malathion. Ein O,O-Dimethyl-S-(1,2-dicarbäthoxy-äthyl)-dithiophosphorsäureester, der gegen beißende, saugende Insekten und gegen normal-sensible Spinnmilben eingesetzt wird.

Basudin der "Spiess & Sohn Pflanzenschutz Urania GmbH". Dieses Mittel enthält den Wirkstoff Diazinon, ein O,O-Diäthyl-O-(2-isopropyl-4-methylpyrimidinyl-6)-thiophosphorsäureester. Er ist ein weitverbreitetes, schnell wirkendes Kontaktinsektizid und Akarizid, das vielfach dort eingesetzt wird, wo Insekten gegen chlorierte Kohlenwasserstoffe Resistenz zeigen.

Die verwendeten Insektizide sind handelsübliche Präparate. Die im weiteren Verlauf der Arbeit angegebenen Konzentrationen beziehen sich auf Verdünnungen der Handelspräparate und nicht auf die in ihnen enthaltenen Wirkstoffmengen.

4. Applikationsmethode

Die Applikation der Insektizide erfolgte nach der Blatt-Tauchmethode. Rapsblätter, deren Spreite im Mittel 37 mm lang und 33 mm breit war, wurden für jeweils 30 sec. in die entsprechenden, geometrisch verdünnten Konzentrationen der Pflanzenschutzmittel getaucht. Den Lösungen war das Netzmittel "Rapidnetzer Spezial", der Badischen Anilin- und Soda-Fabrik, zugesetzt. Während der Verweildauer in den Lösungen wurden die Blätter bewegt, um so eine gleichmäßige Benetzung zu erzielen.

Nach einer Trocknungszeit von drei Stunden, wurden pro Stamm und Konzentration, 5 Blätter mit je 20 adulten, ungeflügelten Virgines ungefähr gleicher Körpergröße, und damit übereinstimmenden Alters besetzt. Diese wurden in mit 1 ml Aqua dest. angefeuchtetem Filterpapier ausgelegten Petrischalen überführt. Als unbehandelte Kontrolle wurden pro Stamm und Konzentration je 20 Tiere auf Blätter gesetzt, die entsprechend in Wasser, dem das Netzmittel zugegeben war, getaucht worden waren.

Nach 48 Stunden Exposition wurden die überlebenden Läuse ausgezählt. Die Versuche wurden in einem Raum des Gewächshauses durchgeführt, dessen klimatische Bedingungen denen des Zucht- raumes entsprachen.

5. Statistische Auswertung

Zum Nachweis und zur Messung des Resistenzgrades wurde die Dosismethode angewandt. Hierbei wird festgestellt, in welchem Verhältnis die Wirkung (Mortalität) zu der Dosis (Konzentration) steht.

Eine bestimmte Anzahl von Versuchstieren wird einer Reihe geometrisch abgestufter Konzentrationen eines Wirkstoffes ausgesetzt. Nach einer gewissen Wirkdauer wird der Prozentsatz der Mortalität bestimmt. In einem Koordinatensystem, auf dessen logarithmisch unterteilter Abszisse die Konzentrationen, und auf dessen in Probits eingeteilter Ordinate die Mortalitätsprozentage aufgetragen werden, ergibt sich die Dosis-Mortalitäts-

kurve, die Regressionslinie als Gerade, die einer transformierten GAUSS'schen Normalverteilung entspricht. Dies gilt jedoch nur für den Fall, daß die Versuchstiere einer normal verteilten Population entstammen.

Als den prägnanten Grenzdosiswert eines Wirkstoffes wählt man als häufigsten auftretenden Wert diejenige Dosis, bei der 50 % der Versuchstiere eingehen. Dieser Wert wird als LD 50 = LC 50, als Letaldosis für den Mortalitätsprozentsatz 50 bezeichnet (BONNIER & TEDIN 1959, UNTERSTENHÖFER 1970 a).

Durch Interpolation aus der Regressionsgeraden kann dieser, sowie jeder andere beliebige Wert herausgegriffen werden. Die mathematische Berechnung der Regressionslinie und der LC 50-Werte sind in Kapitel 5 b beschrieben.

a) Mortalitätsberechnung

Zunächst wurde für jedes Blatt der entsprechenden Konzentration, die überlebenden Tiere nach 48 Stunden ausgezählt. Neugeborene, lebende Larven wurden in die Auswertung mit einbezogen (siehe Teil C, Kap. 1 b). Von diesem Material wurde der Mittelwert \bar{x} und die Varianz s^2 berechnet. Sämtliche Kontrollen für die verschiedenen Konzentrationen wurden zu einer Einheit zusammengefaßt, und auch hiervon Mittelwert und Varianz berechnet.

Anschließend wurden die Versuchsglieder (Konzentrationen) untereinander, und mit der Kontrolle im t-Test verglichen. (Signifikanz der Differenz von Mittelwerten (MUDRA 1958)). Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % ($P = 0,5$), die in landwirtschaftlichen Versuchen konventionell als genügend sicher angesehen wird (UNTERSTENHÖFER 1957), sollte festgestellt werden, wieweit sich die einzelnen Versuchsglieder signifikant voneinander unterscheiden.

Das heißt, wenn bei $P = 0,05$, die Differenz der Mittelwerte zweier Versuchsglieder

$$D\bar{x}_1 = \bar{x}_1 - \bar{x}_2$$

größer als die Grenzdifferenz

$$Gd = t \sqrt{\frac{s_1^2 + s_2^2}{n}}$$

ist, kann mit 95 %iger Sicherheit ausgesagt werden, daß sich die beiden Versuchsglieder aufgrund der gegebenen Versuchsfaktoren (toxische Wirkung des Insektizids) unterscheiden, und dieser Unterschied nicht dem Zufall zuzuschreiben ist.

Zur Berechnung des Abtötungsprozentsatzes wurde nur das Material herangezogen, das dieser Voraussetzung entsprach. Sie wurde nach einer Modifikation der ABBOTT'schen Formel nach HENDERSON & TILTON (1955) durchgeführt.

$$\% \text{ Abtötung} = 100 \left[1 - \frac{Ta \times Cb}{Tb \times Ca} \right]$$

Tb = Zahl der Tiere vor der Behandlung

Ta = Zahl der Tiere nach der Behandlung

Cb = Zahl der Tiere in der Kontrolle vor Versuchsbeginn

Ca = Zahl der Tiere in der Kontrolle nach Versuchsende

Diese Formel geht von der Anzahl der lebenden Tiere vor und nach der Applikation aus, und berücksichtigt damit auch eine Populationszunahme während der Versuchsdauer. In Kapitel C, 1 b, wird, in Verbindung mit Problemen bei der Mortalitätsberechnung, noch näher auf sie eingegangen.

Die Ergebnisse der Berechnung der Abtötungsprozentsätze für Parathion (A), Malathion (B) und Diazinon (C) sind in den Tabellen 1 bis 3 zusammengefaßt.

b) Probitanalyse (Probittransformation)

Diese, hauptsächlich zur Bestimmung der Dosis letalis 50 % und ähnlicher Dosisuntersuchungen angewendete Methode, verläuft nach folgendem Rechengang (DOCUMENTA GEIGY 1953):

1) Aus einem statistischen Tafelwerk, z.B. von FISHER & YATES (1957), werden die empirischen Probits y ermittelt, die den für die jeweiligen Konzentrationen x berechneten Mortalitätsprozenten entsprechen. Sie sind auf eine Stelle nach dem Komma auf- oder abzurunden. Diese empirischen Probits werden als Ordinaten zu den entsprechenden Konzentrationen in einem Koordinatensystem eingetragen. Zu diesen Punkten ist eine, nach Augenmaß möglichst gut sitzende, Regressionslinie zu ziehen, die auch nach der allgemeinen Geradengleichung

$$y = bx + a$$

nach der Formel ($S = \text{Summe}$)

$$y = \bar{y} + b(x - \bar{x})$$

$$b = \frac{S(xy) - \bar{x}S(y)}{S(x^2) - \bar{x}S(x)}$$

$$a = \bar{y} - b\bar{x}$$

berechnet und gezeichnet werden kann.

2) Die Schnittpunkte dieser Geraden mit den x -Werten ergeben die provisorischen Probits. Aus diesen werden die Arbeitsprobits, mit denen die eigentliche Rechnung durchgeführt wird, nach der Tafel "Normalverteilung - Probittransformation, Bewertungskoeffizienten und Probitwerte für die endgültige Ausrechnung" von FISHER & YATES (1957) ermittelt. Hierbei ist auf die verschiedenen Abtötungsprozente der einzelnen Konzentrationen zu achten. Die entsprechenden Bewertungskoeffizienten w ergeben sich aus dem Produkt des zugehörigen Koeffizienten (Kolonne 5) und der Gesamtzahl der pro Konzentration verwendeten Tiere.

Folgende Grundzahlen stehen für die weitere Berechnung nun zur Verfügung:

Bewertungskoeffizient	= w
Arbeitsprobit	= y
Konzentration	= x

Weiterhin sind noch folgende Summen zu berechnen:

$$S(w); S(wy); S(wy^2); S(wxy); S(wx); S(wx^2)$$

Anhand der gewogenen Werte wx, wy sind die Parameter der gewogenen Probitregression

$$\begin{aligned}\bar{x} &= S(wx) : S(w) \\ \bar{y} &= S(wy) : S(w) \\ b &= \frac{S(wxy) - \bar{x}S(wy)}{S(wx^2) - \bar{x}S(wx)} = \frac{A}{B}\end{aligned}$$

nach denen die Gleichung der Regressionsgeraden

$$y = \bar{y} + b(x - \bar{x})$$

berechnet werden kann.

3) Der LC 50-Wert wird errechnet, indem in die Gleichung der Regressionsgeraden der Probitwert für 50 % Mortalität eingesetzt wird, und anschließend die Gleichung nach x aufgelöst wird.

$$x \text{ LC } 50 = \frac{5 - \bar{y}}{b} + \bar{x}$$

Hiernach läßt sich die Konzentration für jeden beliebigen LC - Wert berechnen.

4) Um den 95 %igen Vertrauensbereich des LC 50-Wertes, d.h., die untere und obere Grenze der Streuung der Abweichung für $P = 0,05$ zu ermitteln, wird zunächst anhand des X^2 -Testes, die normale Verteilung der Abweichung dieses Wertes geprüft.

$$X^2 \text{ LC } 50 = S(wy^2) - \bar{y}S(wy) - bA$$

Ist der dazugehörige Wert für P größer als 0,05, so zeugt χ^2 von einer normalen Verteilung. Für diesen Fall kann die Streuung nach folgender Formel berechnet werden:

$$s^2 \text{ LC } 50 = \frac{1}{b^2} \left[\frac{1}{S(w)} + \frac{(x_{\text{LC } 50} - \bar{x})^2}{B} \right]$$

Die Standardabweichung s ist:

$$s \text{ LC } 50 = \sqrt{s^2 \text{ LC } 50}$$

Für den 95 %igen Vertrauensbereich erhalten wir somit das Resultat:

$$95 \% \text{ VertrB.} = x \text{ LC } 50 \pm 1,96 s$$

5) Um einen Vergleich der Empfindlichkeit der Versuchsstämme untereinander durchführen zu können, wird der Resistenzfaktor bestimmt.

$$RF = \frac{\text{LC } 50 \text{ resistenter Stamm}}{\text{LC } 50 \text{ sensibler Stamm}}$$

III. Ergebnisse

Sämtliche Ergebnisse der Intoxikationsversuche mit Parathion, Malathion und Diazinon, sind in den Tabellen 1 bis 4 und in den Abbildungen 1 bis 3 wiedergegeben.

Tabelle 4 gibt für die drei getesteten Insektizide eine Zusammenfassung, aller, bei der mathematisch-statistischen Versuchsauswertung errechneten, Werte an. Sie enthält die Anzahl der zur Berechnung herangezogenen Tiere, die Gleichung der Regressionsgeraden, den LC 50-Wert mit dazugehörigem χ^2 für den Test auf Normalverteilung, den 95 %igen Vertrauensbereich und den Resistenzfaktor, bezogen auf den jeweils sensibelsten Stamm.

In den Abbildungen 1, 2 und 3 sind die berechneten Dosis-Mortalitätskurven der fünf getesteten Stämme, für die entsprechenden Insektizide wiedergegeben. Weiterhin enthalten sie - als gestrichelte, senkrechte Linie dargestellt - die laut Pflanzenschutzmittel-Verzeichnis angegebenen Anwendungskonzentrationen.

1. Wirksamkeit der Insektizide

a) Parathion

E 605 forte erwies sich als Mittel mit dem größten Resistenzfaktor, $RF = 143$ für den Stamm 2. Die LC 50-Werte liegen für die Stämme 1, 2 und 5 verhältnismäßig dicht beisammen (LC 50 = 0,041 %, 0,042 % und 0,037 %), während die Werte für die Stämme 3 und 4 (LC 50 = 0,0003 % und 0,0012 %) bedeutend kleiner sind. Hieraus resultiert der hohe Resistenzfaktor, der anzeigt, daß zwischen den fünf Stämmen der Grünen Pfirsichlaus eine sehr unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber Parathion besteht.

Die Regressionsgeraden verlaufen bis auf diejenige von Stamm 3 ($b = 4,46$) sehr flach. Als niedrigsten Wert weist Stamm 2 eine Steigung von $b = 0,98$ auf, zeigt aber gleichzeitig die größte Resistenz. Da die Steigung der Regressionsgeraden als Maß für die Homogenität einer Population angesehen werden kann (HELLE 1968), weist sie in diesem Fall auf eine heterogene Zusammensetzung der Stämme, in Bezug auf die Wirkung von Parathion hin.

b) Malathion

Die Detia Malathion-Emulsion zeigt von den getesteten Insektiziden die geringsten Unterschiede zwischen den LC 50-Werten. (LC 50 = 0,019 für Stamm 3 und LC 50 = 0,47 für Stamm 2.) Somit ergeben sich auch im Verhältnis zu Parathion und Diazinon die niedrigsten Resistenzfaktoren ($RF = 23,8$ für Stamm 2). Malathion zeigt damit eine einheitlichere Wirkung auf die getesteten Stämme als z.B. Parathion.

Der Verlauf der Steigungen der Regressionsgeraden ist auch hier, bis auf die von Stamm 3 ($b = 4,04$), verhältnismäßig flach. Dies läßt darauf schließen, daß die fünf Stämme auch eine heterogene Zusammensetzung in Bezug auf die Wirkung von Malathion besitzen.

c) Diazinon

Basudin besitzt eine sehr unterschiedliche Wirkung auf die fünf Stämme. Die LC 50-Werte differieren stark voneinander. Sie liegen zwischen LC 50 = 0,0016 und LC 50 = 0,19. Diese Unterschiede spiegeln sich auch in den höheren Resistenzgraden wieder, RF = 119,5 für Stamm 5. Auch der Verlauf der Regressionsgeraden zeigt wieder auf eine heterogene Zusammensetzung der Stämme, in Bezug auf die Wirkung von Diazinon hin.

2. Vergleich der Stämme

Zielsetzung dieser Arbeit ist, einen schwerbekämpfbaren Stamm der Grünen Pflirsichlaus mit sensiblen und resistenten Laborstämmen zu vergleichen, um Aussagen über seinen momentanen Resistenzgrad machen zu können. Hierzu kann ein Vergleich der Resistenzfaktoren herangezogen werden. Bezogen auf einen sensiblen Standard, gibt der Resistenzfaktor an, um wieviel der LC 50-Wert einer unempfindlichen Population größer als der des sensiblen Standards ist.

Da sich als empfindlichster Stamm gegenüber Parathion, Malathion und Diazinon jeweils Stamm 3 erwiesen hat, kann er für diese Auswertung als sensibler Standard betrachtet werden.

Stamm 1 zeigt sich sehr resistent gegen Parathion, RF = 138,6, Malathion, RF = 15,5 und Diazinon, RF = 96. Als noch unempfindlicher gegen Parathion und Malathion erweist sich Stamm 2, RF = 143 und 23,8. Mit RF = 10,6, ist er jedoch gegenüber Diazinon empfindlicher. Sehr empfindlich gegen Malathion, RF = 2,4 und Parathion, RF = 4, ist jeweils Stamm 4. Gegenüber Diazinon ist er mit RF = 16,7 etwas unempfindlicher. Stamm 5 zeigt große Unempfindlichkeit gegen Parathion und Diazinon, RF = 126,3 und RF = 119,5. Gegen Malathion dagegen zeigt er große Empfindlichkeit (RF = 7,0).

Aus diesem Vergleich der Resistenzfaktoren ergibt sich als Resultat, daß der, vom Versuchsfeld der Biologischen Bundesanstalt gesammelte Stamm Grüner Pflirsichläuse, für alle drei ge-

testeten Insektizide, in der Rangfolge jeweils den zweitgrößten Resistenzgrad besitzt. Er kann somit als hochgradig resistent gegen Parathion, Diazinon und Malathion bezeichnet werden, was aber bedeutet, daß dieser Stamm Gruppenresistenz gegen die drei vorliegenden organischen Phosphorsäureester entwickelt hat.

C. Diskussion

1. Problematik der Versuchsdurchführung

Im Verlauf der Versuchsdurchführung und deren Auswertung ergaben sich Probleme und Fragen, auf die bisher noch nicht näher eingegangen wurde. Für die Bewertung der Versuche und ihrer Resultate, sind sie jedoch von maßgeblicher Bedeutung.

Ein biologischer Versuch ist von vornherein mit der nicht eliminierbaren Fehlergröße, der biologischen Variabilität, behaftet. Sollen möglichst genaue und zuverlässige Versuchsergebnisse erzielt werden, müssen, so weit wie möglich, alle sonstigen Ungenauigkeiten ausgeschlossen werden, um die biologische Variabilität auf ihr unabänderbares Maß zu senken (UNTERSTENHÖFER 1970 a). Hierunter fallen nicht nur die klimatischen Versuchsbedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit), sondern in noch höherem Grad die Dosierung und die Applikation der Insektizide.

a) Blatt-Tauchmethode

Von den verschiedenen Applikationsmethoden, der Thorakalapplikation, der peroralen Applikation auf synthetischem Nährmedium, der Sprüh- oder Spritztechnik, dem Tauchen von Blättern oder ganzer Pflanzen in die Insektizidlösung, wurde die Blatt-Tauchmethode zur Bestimmung der LC 50-Werte in dieser Arbeit herangezogen. Unter Berücksichtigung der ihr eigenen Unzulänglichkeiten genügt sie den Versuchsanforderungen, und weist nach BONNEMAISON (1970) folgende Vorteile auf:

1) Durch das Tauchen der Blätter wird eine gleichmäßige Verteilung des Wirkstoffes erreicht. Eine einheitliche Kontamination ist durch das Aufsetzen der Versuchstiere nach der Behandlung und durch die Nahrungsstiche, die während der Verweildauer auf den behandelten Blättern erfolgen, gewährleistet.

2) Es sind natürlichere Versuchsbedingungen, als zum Beispiel bei der Thorakalapplikation, gegeben. Kontaktinsektizide werden bei phytophagen Insekten nicht ausschließlich bei der Berührung (tarsale Integumente) aufgenommen, sondern auch in Verbindung mit ihrer Nahrungsaufnahme. Eine strenge Trennung in Kontakt- und Fraßgifte läßt sich bei Blattläusen nicht vollziehen.

3) Die Blatt-Tauchmethode ist verhältnismäßig rasch durchzuführen. Sie benötigt weder großen personellen, noch materiellen Aufwand.

Nach BARANYOVITS (1965) soll jedoch die Verteilung des Wirkstoffes, bei dieser Tauchmethode, ungleichmäßig sein. Weiter ist von Nachteil, daß der physiologische Zustand der Blätter die toxische Wirkung des Insektizids beeinflussen kann (BONNE-MAISON 1964, 1970). Ferner ist die aufgenommene Wirkstoffmenge von der Pflanzenart, der Oberflächenstruktur, dem Alter und Zustand der Blätter abhängig, wodurch die Mortalität der Versuchstiere ebenfalls beeinflußt wird. Weiterhin kann aber auch die Empfindlichkeit von Blattläusen in direktem Zusammenhang zur Wirtspflanze stehen.

Hier liegt wiederum biologische Variabilität vor, die aber z.B. durch Zucht und Versuchsdurchführung auf synthetischem Nährmedium ausgeschlossen werden kann. Ein weiterer Nachteil der Blatt-Tauchmethode ist, daß exakte Angaben über die tatsächlich aufgenommene Wirkstoffmenge nicht gemacht werden können. Dies ist jedoch bei der Thorakalapplikation mit Hilfe eines Dosiergerätes möglich. Aber durch die spezielle Fragestellung der Arbeit bedingt, können diese Faktoren hier unberücksichtigt bleiben.

b) Mortalitätsbestimmung

Blattläuse zählen zu den Insekten mit hoher Vermehrungsrate. Adulte Virgines der Grünen Pfirsichlaus reproduzieren nach LAMPEL (1968), in Abhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit, in 16 bis 25 Tagen, zwischen 45 und 60 Larven.

Bei den Toxikationsversuchen wurden adulte, ungeflügelte Virgines, ungefähr gleicher Größe und gleichen Alters, als Versuchstiere verwendet. Daher war es nicht verwunderlich, daß bei der Auszählung der lebenden Läuse, 48 Stunden nach ihrer Kontaminierung, sowohl in den unbehandelten Kontrollen, als auch in den Versuchsreihen, bei niedrigen Konzentrationen, eine Populationszunahme verzeichnet werden konnte. Sie betrug zum Teil bis über 100 %.

Wird bei der Berechnung des Wirkungsgrades eines Mittels, bzw. bei der Ermittlung der Mortalitätsprozente dieser Zuwachs nicht berücksichtigt, so kann diesem Mittel nicht nur keine Wirkung, sondern auch noch eine Befallszunahme zur Last gelegt werden (UNTERSTENHÖFER 1957). Die Berechnungen führen notwendigerweise zu falschen Resultaten.

HENDERSON & TILTON (1955) berücksichtigen in ihrer Formel zur Berechnung des Abtötungsprozentsatzes diesen Populationszuwachs. Sie ermitteln den Wirkungsgrad über die Zahl der lebenden Tiere vor und nach der Behandlung, sowohl in den Versuchsreihen, als auch in der unbehandelten Kontrolle.

Da in der unbehandelten Kontrolle während der Versuchsdauer eine Vermehrung zu verzeichnen ist, kann angenommen werden, daß diese auch in den Versuchsreihen stattfindet, sofern diese unbehandelt blieben. Ist nun auf den behandelten Blättern die Populationszunahme in nicht so starkem Maße erfolgt wie auf den unbehandelten Blättern der Kontrolle, so kann diese "Hemmung der Vermehrung" der Wirkung des Insektizids, und damit seinem Wirkungsgrad zugeschrieben werden.

So läßt sich erklären, daß bei niedrigen Konzentrationen trotz einer Populationszunahme - die Zahl der lebenden Tiere nach der Applikation ist erheblich größer als vor der Behandlung (z.B. Tabelle 1, Stamm 1 A, bei 0,00625 %) - eine Mortalität von 14 % errechnet wurde. Um diesen Wert genauer zu definieren, wäre es zweckmäßig, nicht von Mortalitäts-, sondern von Nichtvermehrungsprozenten zu sprechen.

2. Aussagewert der Ergebnisse

Wie schon erwähnt, schwanken die in biologischen Tests erarbeiteten Werte auch in Abhängigkeit von den an sich unwesentlichen Bedingungen, unter denen sie ermittelt wurden. Selbst wenn mit weitgehend standardisierten Methoden gearbeitet wird, läßt sich die biologische Variabilität als Fehlergröße nie ganz eliminieren. Standardmethoden zur Ermittlung und Messung der Resistenz von landwirtschaftlichen Schädlingen gegen Pestizide, wurden von der FAO (1970) erarbeitet und veröffentlicht. Aber auch hier wird davor gewarnt, den mit Standard-Methoden ermittelten, absoluten toxischen Werten zu große Bedeutung beizumessen. Es wird empfohlen, jeweils vergleichende Tests durchzuführen.

NEEDHAM & DUNNING (1965) fanden bei ihren Untersuchungen über die Empfindlichkeit der Grünen Pfirsichlaus auf Zuckerrübe in England zwar nur geringe Unterschiede zwischen geographisch getrennten Feldpopulationen. Nach POTTER (1957) kann jedoch auch die Wirtspflanze Einfluß auf die Insektizidempfindlichkeit eines Schädling haben, und damit bei entsprechenden Untersuchungen zu anderen Resultaten führen. Die gleichen Beobachtungen machte BONESS (1972), der in einer brieflichen Mitteilung erwähnt, daß die Anfälligkeit der bei ihm in Zucht gehaltenen Stämme stark von der Wirtspflanzenart abhängt. Besonders große Widerstandsfähigkeit zeigte sich bei Zucht auf Chinakohl und Portilak.

Unabhängig davon, ob diese Tatsache direkt dem Resistenzgeschehen oder der Vigortoleranz zuzuschreiben ist, muß auch sie bei der Bewertung der Ergebnisse, und in verstärktem Maße bei der Gegenüberstellung verschiedener Untersuchungen, in Rechnung gestellt werden.

So gelten die, in dieser Arbeit ermittelten, LC 50-Werte nur für den Zeitpunkt, den Ort, nur für das Tier- und Pflanzenmaterial und die Methoden, nach denen sie bestimmt wurden. Ein direkter Vergleich mit anderen Versuchsergebnissen ist nur dann zulässig, wenn sie unter den selben Bedingungen erarbeitet worden sind.

Noch kritischer muß eine Gegenüberstellung der in verschiedenen Untersuchungen ermittelten Resistenzfaktoren betrachtet werden. In den meisten Fällen wird sie gar nicht durchführbar sein. Da sich der Resistenzfaktor aus dem Verhältnis der LC 50-Werte eines unempfindlichen (resistenten) Stammes zu einem empfindlichen Standard errechnet, hängt seine Größe von der Anfälligkeit des jeweils verwendeten Standards ab. Damit wäre es denkbar, daß bei Verwendung mehrerer Bezugswerte (LC 50-Werte unterschiedlich empfindlicher Standard-Stämme) für einen zu prüfenden Stamm, verschieden große Resistenzfaktoren errechnet werden.

Somit sind reproduzierbare und vergleichbare Ergebnisse nur dann zu erwarten, wenn zur Prüfung der Resistenzfaktoren jeweils derselbe, empfindliche Stamm herangezogen wird. Ausschließlich unter Bezugnahme auf einen, unter ständiger Empfindlichkeitskontrolle stehenden Standard-Stamm darf ein Vergleich des Resistenzgrades verschiedener schwer zu bekämpfender Stämme erfolgen. Nur auf diese Weise können Insektizid-unempfindlich gewordene Populationen nach der Rangfolge ihres Resistenzgrades eingestuft werden.

Es wird daher vorgeschlagen, daß bei einer staatlichen Kontrollstelle Zuchten möglichst vieler Schadtierarten unter völligem Ausschluß einer Pestizideinwirkung und bei ständiger Empfind-

lichkeitskontrolle gehalten werden. Resistenzverdächtige Populationen könnten an diese Institution eingesandt, und hier nach einheitlichem Maßstab unter gleichbleibenden Bedingungen geprüft werden. Im Prinzip wurde dieses Verfahren bereits von dem einen oder anderen Betrieb der Chemischen Industrie für den Eigenbedarf eingeführt. Aus den oben genannten Gründen vermag jedoch nur eine unabhängig und nach gleichbleibender Methode arbeitende staatliche Behörde, eine objektive Beurteilung für die ganze Bundesrepublik oder noch darüber hinaus zu gewährleisten. Zur Verwirklichung dieser Vorschläge sind am Zoologischen Institut der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, bereits weitgehend alle Voraussetzungen gegeben. Zumindest könnten diese Testmethoden für die Schädlingsgruppe der Blattläuse hier sofort im Dienste der Praxis angewandt werden.

3. Auswirkung auf die Bekämpfung

Zum Abschluß soll noch kurz die Frage nach den Konzentrationen der Insektizide erörtert werden, mit denen eine Bekämpfung der getesteten Blattlausstämme erfolgreich durchzuführen wäre.

Da in der Natur eine Abtötung von 100 % unrealistisch ist (unzulängliche Applikation, Witterungseinflüsse, versteckter Sitz der Schädlinge, Zuwanderung), hat es sich eingebürgert, bei Pflanzenschutzmitteln den LC 95-Wert, die Dosis für die Abtötung von 95 % der Schädlinge, als ausreichenden Grenzwert anzusehen.

In Tabelle 5 sind die Konzentrationen von E 605 forte, der Detia Malathion-Emulsion und von Basudin für die 95 %ige Abtötung der fünf getesteten Stämme wiedergegeben. Sie wurden aus den Gleichungen der entsprechenden Regressionsgeraden berechnet. Um diese absoluten Werte zu veranschaulichen, wurden sie zu den entsprechenden, im Pflanzenschutzmittel-Verzeichnis angegebenen Anwendungskonzentrationen in Relation gesetzt. Die

Anwendungskonzentrationen sind in den Abbildungen 1 bis 3 als gestrichelte, senkrechte Linien dargestellt. Sie betragen für E 605 forte 0,035 %, für die Detia Malathion-Emulsion und für Basudin jeweils 0,1 %. Das Verhältnis aus den LC 95-Werten zur Anwendungskonzentration ist als Anwendungsfaktor in Tabelle 5 ebenfalls wiedergegeben. Dieser Quotient sagt aus, um das Wievielfache die normale Anwendungskonzentration erhöht werden müßte, um einen Abtötungsprozentsatz von 95 % zu erzielen, d.h., um die jeweilige Blattlauspopulation erfolgreich bekämpfen zu können.

Bis auf die Stämme 3 A, 4 A, 3 B und 3 C, deren Quotienten aus LC 95-Wert und Anwendungskonzentration kleiner als 1 sind, liegen bei den anderen Stämmen die Anwendungsfaktoren immer über der doppelten Konzentration. Speziell für Stamm 1 (von einem Versuchsfeld der BBA, Berlin-Dahlem) ergibt sich, daß bei Anwendung von E 605 forte erst die 15,8 fache, von Detia Malathion-Emulsion die 100 fache und bei Basudin die 21,5 fache Konzentration der Normaldosierung eine Abtötung von 95 % und damit eine erfolgreiche Bekämpfung ermöglichen würde.

4. Möglichkeiten der Resistenzbrechung

Nach UNTERSTENHÖFER (1970) muß nach dem heutigen Stand des Wissens über Insektizidresistenz damit gerechnet werden, daß sich eine Resistenzentwicklung - bedingt durch die natürliche Selektion - generell nicht verhindern läßt.

Durch den Einsatz von Mitteln, die als schlechte Resistenzbildner bekannt sind, durch Anwendung von Kombinationspräparaten und einem Wechsel der Insektizide (GOULD 1968, HARDING 1971), läßt sich die Resistenzbildung verzögern. Angesichts des Auftretens von Kreuz- oder Multipler Resistenz, ist die Wirksamkeit eines Mittelwechsels jedoch oft in Frage gestellt.

Eine Möglichkeit der Resistenzbrechung ergibt sich für den Fall, daß als Resistenzmechanismus eine enzymatische Entgiftung durch ein bekanntes Entgiftungsenzym erfolgt. An dieser Stelle könnten Substanzen eingesetzt werden, die ihrerseits die Entgif-

tungsenzyme hemmen, und dadurch den Abbau eines Wirkstoffes in einer resistenten Insektenart verhindern, oder zumindest herabsetzen. Solche Stoffe sind als Synergisten (Antiresistants) bekannt (UNTERSTENHÖFER 1970, WILKINSON 1967).

Aus diesen Gründen gilt es, speziell auch für Blattläuse, die Wirkungsweise der Resistenzmechanismen zu erforschen. Aufbauend auf diese Erkenntnisse, kann dann der Einsatz von Synergisten ermöglicht, und so in vielen Fällen die Resistenz gebrochen werden.

5. Alternativen zur chemischen Bekämpfung

Bedingt durch die Resistenzentwicklung, die nachlassende Wirkung von Insektiziden, verbunden mit einem erhöhten Einsatz umweltbelastender Stoffe und aus wirtschaftlichen Gründen ergibt sich die Notwendigkeit, auch für Blattläuse neue, möglichst wirksame und umweltschonende Bekämpfungsverfahren zu entwickeln. Hierzu bieten sich die biologische-, die genetische- und die integrierte Bekämpfung an.

Die biologische Schädlingsbekämpfung, der Einsatz von Feinden gegen eine Schädlingsart, ist grundsätzlich auch auf Blattläuse anwendbar. Es sind zahlreiche blattlausfressende Räuber (aphidovore Prädatoren) und Blattlausparasiten bekannt. Darüber hinaus können pilzliche und bakterielle Seuchen stark vermehrungshemmend auf Blattläuse wirken. Ihre Anwendung setzt jedoch genaue Kenntnisse über die Schädling und ihre Feinde, sowie beider Reaktionen voraus.

KLINGAUF (1967) und NIKU (1972) untersuchten die Reaktionen von Blattläusen bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten, und den Einfluß auf die Verbreitung der Blattläuse. Durch eine Meide-reaktion (Flucht, bzw. Fallenlassen), kann unter anderem die Ausbreitung der Schädlinge begünstigt, und eine direkte Wirkung des Feindes auf die Beute verkleinert werden. Über eine erfolgreiche Bekämpfung Grüner Pfirsichläuse mit der Schlupfwespe Aphidius matricariae berichtet SCOPES (1970).

Auch die Anwendung der genetischen Bekämpfung (Steril-Männchen Methode, Inkompatibilitätsmethode) auf Blattläuse ist möglich. Eine Überprüfung von STEFFAN (1972, 1972 a) erbrachte, daß all die Arten, die ausschließlich durch eine gamogenetische Generation überwintern, und durch das Vorhandensein geflügelter Sexualis-Männchen gekennzeichnet sind, einer genetischen Bekämpfung zugänglich sind. Als dafür besonders geeignet, führte STEFFAN verschiedene Apfelblattläuse und die Hopfenblattlaus an. Entsprechende Verfahren zur Durchführung der genetischen Bekämpfung, müssen jedoch erst noch entwickelt werden.

Die integrierte Bekämpfung gegen Blattläuse wurde bereits von BARANYOVITS (1970), BINNS & BOCION (1971), LAL (1971) und SHANDS & CLOÖKEDILE (1970) angewandt.

Unter integrierter Bekämpfung wird eine Vereinigung mehrerer Bekämpfungsverfahren, ohne daß eine gegenseitige Störung erfolgt, unter Einbeziehung, der in einem Ökosystem vorhandenen Abwehrkräfte, verstanden (FRANZ & KRIEG 1972). So kann neben selektiver chemischer Bekämpfung, auch ein Einsatz von Prädatoren oder anderen, die Schadpopulation vermindernde Behandlungen erfolgen. Die eigentlichen Schwierigkeiten der integrierten Bekämpfung liegen in dem oft ungenügenden Wissen über Lebensweise, Verbreitung und Verhalten von Schädlingen und Feinden, sowie der wechselseitigen Beziehungen in einem Ökosystem. Sofern sie bekannt sind und in der Behandlung berücksichtigt werden können, stellt die integrierte Bekämpfung zur Zeit, wirtschaftlich und hinsichtlich ihrer Umweltschonung, die wohl beste Schädlingsbekämpfungsmethode dar.

6. Insektizidresistenz und Artenbildung

Die fundamentalen Prinzipien der Evolution, der Artenbildung, sind Änderung des Erbgefüges, Mutationen und natürliche Auslese, die Selektion. Rekombination und Genfluß, die beide letzten Endes auf mutagene Prozesse zurückzuführen sind, bewirken die genotypische Variabilität einer Art oder Rasse. Diese, und die

dadurch bedingten Reaktionsnormen der Individuen, sind Voraussetzung für die Fähigkeit einer Art, Schwankungen in ihrem Verbreitungsgebiet oder in ihren Umweltbedingungen zu überstehen, einer fortschreitenden Änderung der Lebensbedingungen durch Umprägung zu folgen, oder in Gebiete mit neuen Existenzanforderungen vorzudringen.

Auch für die Resistenzentwicklung sind genotypische Variabilität, Präadaptation und Selektion ausschlaggebend. Unter dem Einfluß der Selektionssubstanz, dem Insektizid, werden die empfindlichen Individuen eliminiert. Somit kommt es zu einer Anhäufung resistenter Tiere und damit auch resistenten Erbgefüges in einer Population. Diese Tiere können von bekämpfungstechnischer Seite als eine neue Rasse angesehen werden. Als solche müssen sie auch behandelt werden, da der Einsatz neuer Bekämpfungsmittel gegen sie erforderlich ist. Sie unterscheiden sich auffällig in ihrer Toleranz, also physiologisch von normalen, empfindlichen Rassen.

Darüber hinaus sind bei resistenten Blattläusen auch morphologische Unterschiede gefunden worden. EASTOP & RUSSEL (1967) wiesen bei, gegen organische Phosphorsäureester resistenten, Grünen Pfirsichläusen eine kürzere Beborstung am Femur des letzten Beinpaares nach. Weiterhin fanden EASTOP & BANKS (1970) bei Demeton-resistenten Grünen Pfirsichläusen besser entwickelte Drüsenporen und Siphone.

Resistente Grüne Pfirsichläuse können sich sowohl in morphologischer, als auch in physiologischer Hinsicht von normalen Tieren unterscheiden. Inwieweit sie auch im rein evolutionistisch-systematischen Sinne als neue Art aufzufassen sind, bedarf klärender Untersuchungen. Die Grüne Pfirsichlaus ist als Formenkreis weit verbreitet.

Tabelle 1

Anzahl der lebenden Tiere (Mortalitätsprozent)
48 Stunden nach Kontaminierung mit Parathion

Konzentration	Stamm 1 A	Stamm 2 A	Stamm 3 A	Stamm 4 A	Stamm 5 A
0,1 %	77-(74 %)	95-(64 %)	-	-	31-(89 %)
0,05 %	136-(54 %)	134-(49 %)	-	-	105-(63 %)
0,025 %	199-(33 %)	142-(46 %)	-	-	216-(24 %)
0,0125 %	222-(25 %)	179-(32 %)	-	19-(91 %)	245-(14 %)
0,00625 %	255-(14 %)	219-(17 %)	-	39-(82 %)	-
0,00312 %	-	-	-	67-(69 %)	-
0,00156 %	-	-	0-(100%)	82-(61 %)	-
0,00078 %	-	-	8-(96 %)	136-(37 %)	-
0,00039 %	-	-	72-(64 %)	-	-
0,00019 %	-	-	166-(17 %)	-	-
unbehandelte Kontrolle	297-(0 %)	264-(0 %)	120-(0 %)	217-(0 %)	285-(0 %)

Tabelle 2

Anzahl der lebenden Tiere (Mortalitätsprozent)
48 Stunden nach Kontaminierung mit Malathion

Konzentration	Stamm 1 B	Stamm 2 B	Stamm 3 B	Stamm 4 B	Stamm 5 B
1 %	80-(72 %)	89-(67 %)	-	-	-
0,5 %	140-(61 %)	129-(52 %)	-	-	36-(87 %)
0,25 %	163-(43 %)	180-(33 %)	-	21-(91 %)	63-(78 %)
0,125 %	201-(30 %)	207-(23 %)	-	59-(74 %)	167-(42 %)
0,0625 %	212-(26 %)	231-(14 %)	0-(100%)	99-(56 %)	225-(22 %)
0,0312 %	-	-	37-(81 %)	127-(44 %)	-
0,0156 %	-	-	140-(28 %)	164-(18 %)	-
0,0078 %	-	-	189-(7 %)	-	-
unbehandelte Kontrolle	286-(0 %)	269-(0 %)	117-(0 %)	228-(0 %)	231-(0 %)

Tabelle 3

Anzahl der lebenden Tiere (Mortalitätsprozent)
48 Stunden nach Kontaminierung mit Diazinon

Konzentration	Stamm 1 C	Stamm 2 C	Stamm 3 C	Stamm 4 C	Stamm 5 C
1 %	33-(89 %)	-	-	-	51-(82 %)
0,5 %	81-(73 %)	-	-	-	132-(54 %)
0,25 %	118-(61 %)	0-(100%)	-	30-(86 %)	179-(38 %)
0,125 %	157-(48 %)	26-(87 %)	-	49-(77 %)	239-(17 %)
0,0625 %	227-(25 %)	53-(74 %)	-	61-(72 %)	-
0,0312 %	-	64-(68 %)	-	95-(56 %)	-
0,0156 %	-	112-(44 %)	-	138-(36 %)	-
0,0078 %	-	144-(34 %)	-	169-(22 %)	-
0,0039 %	-	-	23-(89 %)	-	-
0,0019 %	-	-	78-(62 %)	-	-
0,00097 %	-	-	169-(18 %)	-	-
unbehandelte Kontrolle	303-(0 %)	241-(0 %)	124-(0 %)	260-(0 %)	231-(0 %)

Tabelle 4

Mathematisch-statistische Versuchsauswertung

Stamm	Zahl d. ausgew. Tiere	Gleichung der Regressionsgeraden	LC 50	χ^2 (Freiheitsgrade)	95% Vertrauensbereich	Resistenzfaktor
1 A	1186	$y = 1,47x + 1,16$	0,0416 %	0,36 (3)	0,0752 - 0,0230	138,6
2 A	1033	$y = 0,98x + 2,40$	0,0429 %	0,77 (3)	0,0837 - 0,0220	143,0
3 A	366	$y = 4,46x + 2,74$	0,0003 %	0,06 (1)	0,0004 - 0,0002	-
4 A	560	$y = 1,32x + 3,56$	0,0012 %	0,29 (3)	0,0022 - 0,0007	4,0
5 A	882	$y = 2,67x - 1,89$	0,0379 %	0,98 (2)	0,0497 - 0,0289	126,3
1 B	1082	$y = 1,09x + 1,20$	0,3083 %	0,37 (3)	0,5347 - 0,1778	15,5
2 B	1105	$y = 1,28x + 0,28$	0,4742 %	0,13 (3)	0,8128 - 0,2767	23,8
3 B	483	$y = 4,04x - 4,29$	0,0199 %	0,46 (1)	0,0225 - 0,0145	-
4 B	698	$y = 1,72x + 0,40$	0,0470 %	0,56 (3)	0,0683 - 0,0324	2,4
5 B	722	$y = 2,26x - 2,10$	0,1390 %	0,64 (2)	0,1912 - 0,1011	7,0
1 C	919	$y = 1,46x + 0,31$	0,1613 %	0,33 (3)	0,2514 - 0,1035	96,0
2 C	640	$y = 1,39x + 1,88$	0,0178 %	0,81 (3)	0,0288 - 0,0109	10,6
3 C	394	$y = 3,54x + 0,67$	0,0016 %	0,11 (1)	0,0017 - 0,0016	-
4 C	802	$y = 1,25x + 1,95$	0,0280 %	0,52 (4)	0,0448 - 0,0176	16,7
5 C	832	$y = 1,98x - 1,49$	0,1912 %	0,34 (2)	0,2601 - 0,1293	119,5

Tabelle 5

LG 95-Werte und Anwendungsfaktoren der
getesteten Stämme von *Myzus persicae*

Stamm	LG 95	Anwendungsfaktor
1 A	0,5518 %	15,8
2 A	1,9615 %	56,0
3 A	0,0007 %	-
4 A	0,0213 %	-
5 A	0,1564 %	4,5
1 B	10,0290 %	100,2
2 B	9,0840 %	90,8
3 B	0,0508 %	-
4 B	0,4241 %	4,2
5 B	0,7435 %	7,4
1 C	2,1500 %	21,5
2 C	0,2720 %	2,7
3 C	0,0049 %	-
4 C	0,5860 %	5,8
5 C	1,2990 %	12,9

Abbildung 1

Berechnete Dosis-Mortalitätskurven der
getesteten Stämme von *Myzus persicae* für
Parathion.

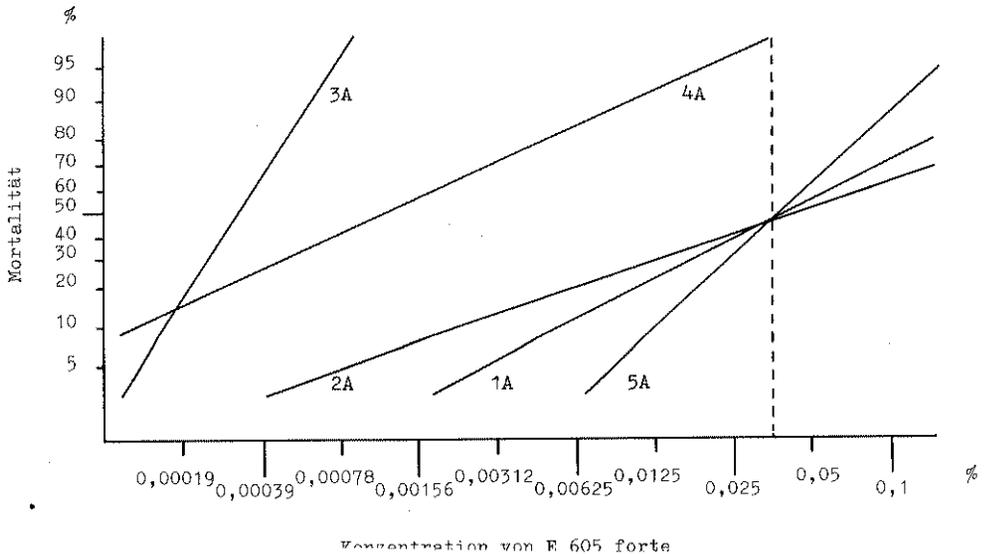


Abbildung 2

Berechnete Dosis-Mortalitätskurven der
getesteten Stämme von *Myzus persicae* für
Malathion

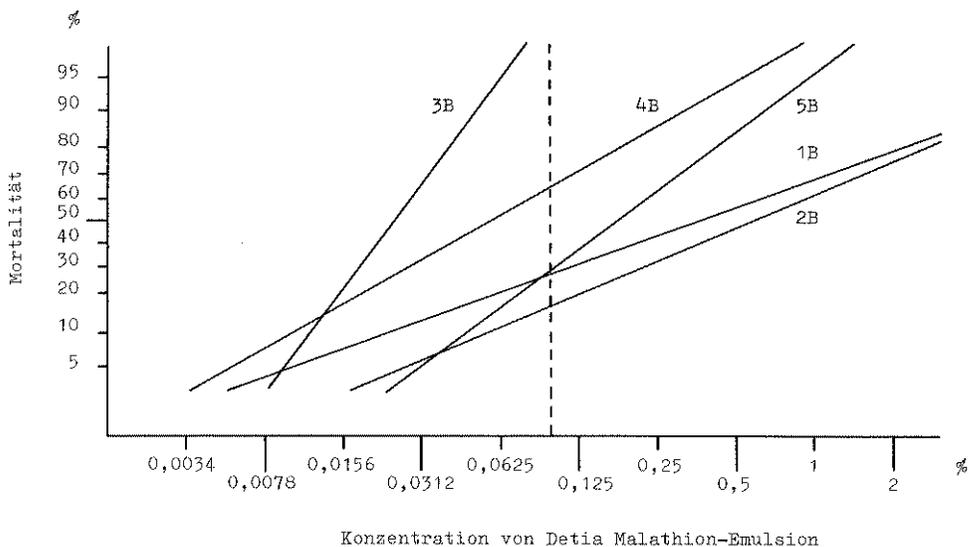
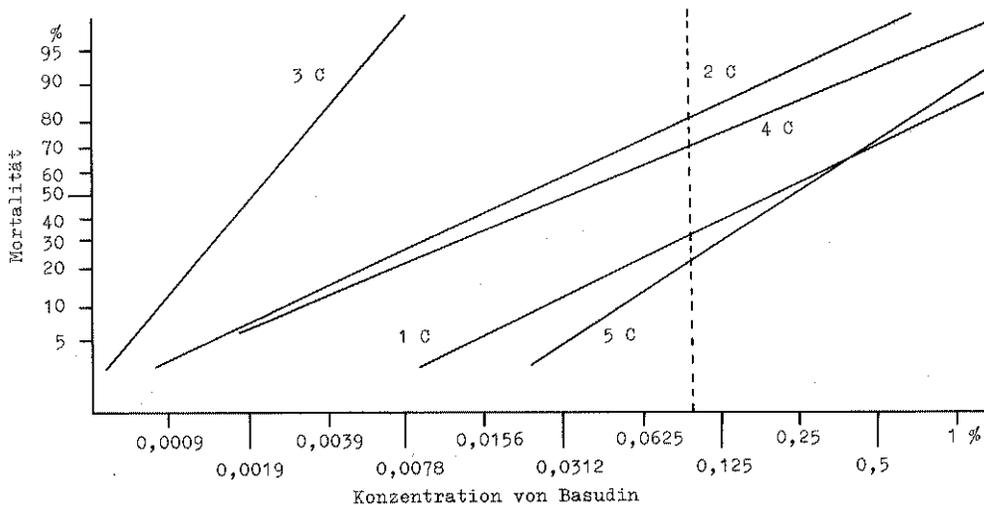


Abbildung 3

Berechnete Dosis-Mortalitätskurven der
getesteten Stämme von *Myzus persicae* für
Diazinon



D. Zusammenfassung

- 1) Von 13 Blattlausarten ist nachweislich Insektizidresistenz bekannt. Bei drei weiteren Arten wird sie vermutet.
- 2) Es besteht Resistenz gegen chlorierte Kohlenwasserstoffe, organische Phosphorsäureester und Carbamate. Sowohl Kreuz- als auch Multiple Resistenz treten auf.
- 3) Die Resistenzentwicklung erfolgt durch Selektion von Individuen mit erblich größerem Widerstandsvermögen. Präadaptation sowie genotypische Variabilität wird durch Endomeiose ermöglicht.
- 4) Eine Reihe resistenter Populationen der Grünen Pfirsichlaus unterscheiden sich sowohl morphologisch als auch physiologisch von normalen, empfindlichen Tieren.
- 5) Ein schwerbekämpfbarer Stamm der Grünen Pfirsichlaus, von einem Versuchsfeld der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem, wird mit anderen Stämmen verschiedener Herkünfte auf seine Empfindlichkeit gegen drei organische Phosphorsäureester untersucht. Er erweist sich als gruppen-resistent gegen alle geprüften Mittel.
- 6) Die Versuchsdurchführung erfolgte mit der Blatt-Tauchmethode. Zur Auswertung wurde die Probitanalyse herangezogen.
- 7) Die Problematik der Versuchsdurchführung, Vergleichbarkeit der Ergebnisse, ihre Auswirkung auf die Bekämpfung, Resistenzbrechung, Alternativen zur chemischen Bekämpfung und Artenbildung werden diskutiert.
- 8) Es wird die Einrichtung einer staatlichen Kontrollstelle vorgeschlagen. Dort könnten nach einheitlichen Maßstäben mit Standard-Methoden und unter gleichbleibender Versuchsbedingung, Empfindlichkeitskontrollen durchgeführt werden. Am Institut für Zoologie der BBA in Berlin-Dahlem sind hierzu bereits weitgehend alle Voraussetzungen gegeben.

Summary

- 1) Insecticide resistance is detected in 13 species of aphids (Homoptera: Aphidina). Resistance is supposed for 3 other ones.
- 2) These aphids are resistant to chlorinated cyclodiene insecticides, to organophosphorus insecticides and to carbamates. Not only cross resistance but also multiple resistance occurs.
- 3) The development of resistance depends on man-induced selection. Preadaptation and genetical variation are enabled by endomeiosis.
- 4) Some populations of resistant *Myzus persicae* do not only differ from susceptible ones by morphological but also by physiological means.
- 5) The susceptibility to three organophosphorus insecticides in a population of *Myzus persicae* from the experimental farm of the "Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem" has been compared with those of four other populations, each one of different origin. The Berlin population has proved being multiresistant to Parathion (RF = 139), Malathion (RF = 16) and Diazinon (RF = 96).
- 6) The to be tested insecticides were applied by the residual-dip method. Empirical mortalities were determined by the formula of HENDERSON & TILTON, regression lines LC 50 and the 95 % probability limits were calculated.
- 7) Problems of test methods, the possibility for comparison of results, consequences for control, methods for breaking resistance, the possible use of anti-resistants and substitutes for chemical control are discussed.
- 8) The establishment of a State Department examination station where standard tests under constant conditions are to be realized, is nominated. Almost all presuppositions for such a station are offered by the "Zoologisches Institut der BBA, Berlin-Dahlem"

E. Literaturverzeichnis

I. Spezielle Arbeiten über Blattläuse und deren Resistenz gegen Insektizide

- ANTHON, E.W. (1955): Evidence for green peach aphid resistance to organophosphorus insecticides.
J. econ. Ent. 48 (1): 56-57.
- BAERECHE, M. L. (1962): Resistenz von Myzus persicae (SULZ) gegen E 605 und Metasystox .
Z. PflKrankh. PflSchutz 69: 453-461.
- BANKS, C.J. & NEEDHAM, P.H. (1970): Comparison of the biology of Myzus persicae (SULZ) resistant and susceptible to Dimethoate.
Ann. appl. Biol. 66: 465-468.
- BANKS, C. J. & MACANLAY, E. D. M. (1970): Effects of varying the hostplant and enviremental conditions on the feeding and reproducing of Aphis fabae.
Entomologia exp. appl. 13: 85-96.
- BARANYOVITS, F. & MUIR, R.C. (1969): Methods for the monitoring resistance in aphids.
Proc. 5. Br. Insectic. Fungic. Conf: 98-103.
- BARANYOVITS, F. (1970): Pirimor: Anew aphicide for the control of resistant aphids and its use in integrated control programmes.
FAO Plant Prot. Bull. 18: 64-66.
- BINNS, E. S. & BOÇION, P. (1971): The integration of chemical control of the melon aphid (Aphis gossypii) with predatory control of glasshouse red spider mite on cucumbers.
Ann. appl. Biol. 68 (1): 1-9.
- BÖRNER, C. (1952): Europae centralis Aphides.
Die Blattläuse Mitteleuropas.
- BONESS, M. (1972): Briefliche Mitteilung.
- BONNEMAISON, L. (1964): Action du parathion-methyl sur la reproduction de Myzus persicae SULZ.
C.R. Acad. Sc. Paris 268: 2078-2081.

- BONNEMAISON, L. (1968): Observations sur la résistance de *Myzus persicae* SULZ a plusieurs aphicides.
Phyt. Phytopharm. 2: 89-104.
- BONNEMAISON, L. (1969): Resistance des arthropodes aux insecticides et acaricides.
Phytoma 21 (205): 13-29, (206): 21-32.
- BONNEMAISON, L. (1970): Resistance de *Myzus persicae* SULZ au Parathion.
Phyt. Phytopharm. 19: 33-51.
- BOYCE, A.M. (1929): Studies on the resistance of certain insects to hydrocyanic acid.
J. econ. Ent. 21 (5): 715-720.
- BROWN, A. W. A. (1968): Insecticide resistance comes of age.
Bull. ent. Soc. Am. 14 (1): 3-9.
- BJÖRLING, K. (1966): Report on resistance in a Swedish strain of *Myzus persicae* to organophosphorus insecticide.
K. LandtbrHögsk. Annlr. 32: 319-327.
- COGNETTI, G. (1961): Endomeiosis in parthenogenetic lines of aphids.
Experienta 17 (14): 168-168.
- DUNN, J.A. & KEMPTON, D. P. M. (1965): Insecticide resistance in aphids.
N. V. R. S. Annual Report for 1964.
- DUNN, J. A. & KEMPTON, D. P. M. (1966) : Non-stable resistance to Demeton-methyl in a strain of *Myzus persicae*.
Entomologia exp. appl. 9: 67-73.
- EASTOP, V. F. (1967) : Morphological and physiological distinction between two populations of the peach potato aphid.
Nature 215: 514-516.
- EASTOP, V. F. & BANKS, C.J. (1970): Suspected insecticide mechanism in the peach potato aphid.
Nature 225: 970.

- EHRHARDT, P. & VOSS, G. (1960): Zur Atmung von Aphiden vor und nach Begiftung mit insektiziden Phosphorsäureestern.
Z. angew. Ent. 47: 453-458.
- FAO (1965): Report of the first session of the FAO working party of experts on resistance of pests to pesticides.
Meeting Report No. Pl: 1965/18.
- FAO (1968): Report of the fourth session of the FAO working party of experts on resistance of pests to pesticides.
Meeting Report No. Pl: 1968/M/10.
- FAO (1970): Recommended methods for the detection and measurement of resistance of agricultural pests to pesticides. 4. Tentative methods for adults of the peach potato aphid (*Myzus persicae*).
FAO Plant Protect. Bull. 18 (1): 16-18.
- GEORGHIOU, G. P. (1963): Comparative susceptibility of two green peach potato aphid populations, collected 16 years apart.
J. econ. Ent. 56: 655-657.
- GOULD, H. J. (1965): Organophosphorus insecticide resistance in aphids on year-round chrysanthemum.
Pl. Path. 15: 109-112.
- GOULD, H. J. (1965 a): Resistance to insecticides in pest of horticultural crops in the U. K.
Proc. 3. Br. Insectic. Fungic. Conf.: 38-34.
- GOULD, H. J. (1968): Tests with insecticides for the control of resistant *Myzus persicae* on year-round chrysanthemum.
Pl. Path. 17: 88-94.
- HARDING, J.A. (1971): Field tests of chemicals for control of the poplar petiole gall aphid on cabbage.
J. econ. Ent. 64 (1) : 330-331.

- HELLE, W. (1968): Parthenogenesis and insecticide resistance.
Meded. Rijksfac LandbHooges. 33 (3): 621-628.
- HISKINS, M.W. (1956): Arthropod resistance to chemicals.
A. Rev. Ent. 1: 89-122.
- HRDY, I. & ZELENG, J. (1968): Hop aphid resistance to
Thiomethon.
Acta ent. bohemoslov. 65: 183-187.
- HRDY, I. & BUCKOVA (1969): The effect of Teration and Terra
Sytam on susceptible and resistant populations
of hop aphid.
Ochr. rostl. (Praha) 5 (4): 231-236.
- HRDY, I. (1970): Stability of resistance to Thiometon, mul-
tiple-resistance and population density of the
hop aphid, *Phorodon humuli* (SCHRANK), during
1967-68.
Acta ent. bohemoslov. 67: 143-174.
- HRDY, I. (1970 a): Insecticide resistance of the hop aphid
Phorodon humuli (SCHRANK) in Czechoslovakia.
Intern. Pflschutzkongr. Paris 7: 812-814.
- HRDY, I. & KULDOVA, J. (1970): Resistance of the hop aphid
to organophosphorus insecticides in 1969 and a
preliminary report on the occurrence of cross re-
sistance to carbamates.
Agrochemia 10: 223-228.
- HURKOVA, I. (1970): Resistance of green-house populations
of *Myzus persicae* to some organophosphorus in-
secticides.
Acta ent. bohemoslov. 67: 211-217.
- HURKOVA, I. (1971) : "Clonal" variability of response to
Thiometon in *Myzus persicae*.
Acta ent. bohemoslov. 68: 372-376.
- HURKOVA, I. (1971): Multiple resistance to insecticides
in *Myzus persicae*.
Unveröffentlichtes Manuskript.

- KARL, E. & FRITZSCHE, R. (1967): Auftreten Lindan-resistenter Pfirsichblattläuse im Gewächshaus. Nachrbl. dt. PflSchutzdienst, Berl. 21 (9): 179-181.
- KLINGAUF, F. (1967): Abwehr- und Meidereaktionen von Blattläusen bei Bedrohung durch Räuber und Parasiten. Z. angew. Ent. 60: 269-317.
- KNIPLING, E. F. (1954): On the insecticide resistance problem. Agric. Chem. 9: 46-47 und 155.
- KUNG, K.V. (1964): Detecting and measuring the resistance of cotton aphids to Systox. Acta ent. Sin. 13: 1-9.
- LAMPEL, G. (1968): Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.
- LAL, O. P. (1971): A new approach to fight aphids with low concentrations of insecticides in combination with antibiotic surfactant. Z. angew. Ent. 68: 314-321.
- LHOSTE, I. (1960): Insectes et Acariens D'Intéret Agricole resistant aux Insecticides. Phytiat. Phytopharm. 9: 161-166.
- MEIER, W. (1969): Untersuchungen zum Stand der Insektizidresistenz bei Blattläusen. Mitt. schweiz. Landw. 17: 65-77.
- MEIER, W. & FELS, P. (1972): Weitere Untersuchungen zur Frage der Insektizidempfindlichkeit verschiedener Stämme der Grünen Pfirsichblattlaus, Myzus persicae SULZ. Schweiz. landw. Forsch. 11 (1): 1-12.
- MELLO, E. J. R. (1968) : Preliminary laboratory and field tests directed to the study of resistance in the aphid Myzus persicae to insecticides. Archos. Inst. biol. S. Paulo 34 (4): 253-259.

- MICHELbacher, A. E. & FULLMAR, O. H. (1954): Walnut aphid resistant to Parathion in Northern California. *J. econ. Ent.* 47 (2): 366-367.
- NEEDHAM, P. H. & DUNNING, R.A. (1965): A preliminary survey in susceptibility of *Myzus persicae* associated with sugar beet to organophosphorus insecticides. *Proc. 3. Br. Insectic. Fungic Conf.*: 46-51.
- NIKU, B. (1972): Der Einfluß räuberischer Feinde auf die Ausbreitung von Erbsenläusen (*Acrythosiphon pisum*) im Bestand. *Z. angew. Ent.* 70: 359-364.
- POTTER, C. (1957): Effect of host-plant on the resistance of *Macrosiphum* to insecticides. *Bull. ent. Res.* 48: 817-823.
- REICHMUTH, W. & KLINK, G. (1960): Über die Lichtreaktion eines blauviolettten subepidermalen Pigments aus der Blattlaus *Doralis fabae* SCOP. *Z. Naturf.* 15 b (11): 744-751.
- REICHMUTH, W. & KLINK, G. (1961): Beeinflussung der DDT-Verträglichkeit der Blattlaus *Doralis fabae* SCOP. mit verschiedenen auf die Entwicklung einwirkenden Beleuchtungsstärken und Zuchttemperaturen. *Biol. Zbl.* 80 (2): 167-178.
- REICHMUTH, W. & KLINK, G. (1961 a): Über die Licht- und Temperaturabhängigkeit eines photolabilen Farbstoffes sowie Beziehungen zwischen Farbstoffgehalt und Insektizidverträglichkeit bei *Doralis fabae* SCOP. *Biol. Zbl.* 80 (3): 281-299.
- RUSSEL, G. E. (1965): Some effects of resistance to organophosphorus insecticides in *Myzus persicae* SULZ on the transmission of beet yellowing viruses. *Bull. ent. Res.* 56: 191-196.

- SCOPES, N. E. A. (1970): Control of *Myzus persicae* on year-round chrysanthemum by introducing aphids parasitized by *Aphidius matricariae* into boxes of rooted cuttings.
Ann. appl. Biol. 66 (2): 323-327.
- SHANDS, W. A. & CLOOKEDILE, S. H. (1970): Dichlorvos - a useful tool in research on biological control of aphids.
J. econ. Ent. 63 (6): 201-2021.
- SHANKS, C. H. (1966): Resistance of the strawberry aphid to Endosulfan in Southwestern Washington.
J. econ. Ent. 60 (4): 968-970.
- SHIRCK, F. H. (1959): Response of different strains of the green peach aphid to Malathion.
J. econ. Ent. 53 (1): 84-88.
- SHOREY, H. H. (1961): Effect of various insecticides treatments on populations of the green peach aphid on peppers in South California.
J. econ. Ent. 54 (2): 279-282.
- STATENS PLANTEPAT FÖRSØG (1970): Chemoresistenz bei Pfirsichblattläusen.
St. Forsogsvirks. i Plantekult. 72: 915.
- STEFFAN, A. W. (1972): Möglichkeiten genetischer Bekämpfung von Blattläusen.
Z. angew. Ent. 70 (3): 267-277.
- STEFFAN, A. W. (1972 a): Möglichkeiten der genetischen Bekämpfung von Blattläusen.
14. Intern. Congr. Entomol. Canbarra .
- STERN, V. M. & REYNOLDS, M. T. (1958): Resistance of the spotted alfalfa aphid to certain organophosphorus insecticides in Southern California.
J. econ. Ent. 51 (3): 312-316.
- STERN, V. M. (1962): Increased resistance to organophosphorus insecticides in the parthenogenetic spotted alfalfa aphid *Therioaphis maculata* in California.
J. econ. Ent. 55 (4): 900-904.

- VOSS, G. & EHRHARDT, P. (1960): Histologische Untersuchungen an der Wickenlaus *Megoura viciae* BUCKT. nach Be- giftung mit Systox.
Höfchen-Briefe 13: 222-234.
- WIESMANN, R. (1955) : Der heutige Stand des Insektizid-Re- sistenzproblemes.
Mitt. biol. BundAnst. Ld.- u. Forstw. 83: 17-37.
- WOLFENBARGER, D.O. (1960): Brief history of aphids control on potatoes in South Florida.
J. econ. Ent. 53 (3): 403-405.
- WYATT, I.J. (1965): Insecticide resistance in aphids on chrysanthemus.
Proc. 3.Br. Insectic. Fungic. Conf.: 52-55.
- ZOHREN, E. (1971): Insektizidresistenz bei der Hopfen- blattlaus.
Unveröffentlichte Mitteilung.

II. Allgemeine Arbeiten über Resistenz und Methodik

- BARTELS, W. (1970): Entwicklung neuer Pflanzenschutzmittel.
Aus WEGLER-Chemie der Pflanzenschutz- und Schäd- lingsbekämpfungsmittel: 24-29.
- BEYE, F. (1972): Insektizidresistenz bei Insekten.
B. i. u. Z. 5: 149-156.
- BONNIER, G. & TEDIN, O. (1959): Biologische Variationsanalyse.
Verlag Paul Parey.
- BROWN, A. W. A. (1960): Mechanism of resistance against insecticides.
A. Rev. Entomol. 5: 301-326.
- BROWN, A. W. A. (1967): Insecticide resistance - genetic implications and applications.
World Rev. Pest Control 6 (4): 104-114.

- BUSVINE, I. R. (1968): Insektizidresistenz und die Zukunft der Schädlingsbekämpfung. Teil 1 - gegenwärtiger Stand der Resistenz.
Pans-Pest Articles, A I, Insect Control 14 (3): 310-328.
- BUSVINE, I.R. (1968 a): Resistance to organophosphorus insecticides in insects.
Meded. Rijksfac LandbHoogesch. Gent 33 (3): 605-620.
- BUSVINE, I. R. (1971) : The biochemical and genetic bases of insecticide resistance.
Pans 17 (2): 135-146.
- BUSVINE, I. R. (1967) : Nachweis und Messung von Insektizidresistenz.
6. Int. PflSchutz-Kongreß Wien: A 3-9.
- DOCUMENTA GEIGY (1955): Wissenschaftliche Tabellen
- DRESDEN, D. (1965): Enzymes and mutations in insect resistance.
Meded. Rijksfac LandbHoogesch. Gent 30: 1382-1389.
- DRESDEN, D. & OPPENOORTH, F. J. (1961): Aspects of the physiology of resistance.
Meded. Rijksfac LandbHoogesch. Gent 26: 1040-1043.
- FAO (1970): Pest resistance in agriculture importance, recognition, countermeasures.
AGP: CP/26 1970.
- DEST, C. & SCHMIDT, K.J. (1970): Insektizide Phosphorsäureester.
Aus WEGLER - Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel: 400-407.
- FISHER, R. A. YATES, F. (1957): Statistical Tables for Agricultural, Biological and Medical Research.
Verlag Olivera und Boyed, Edinburgh.
- FRANZ, J. M. & KRIEG, A. (1972): Biologische Schädlingsbekämpfung.
Verlag Parul Parey.

- GEORGHIOU, G.P. (1967): Vigor-Toleranz, Cross-Resistenz und Multiple Resistenz-Phänomene bei Insekten. 6. Int. Pflschutz-Kongreß Wien: A 3-7.
- GEROLT, P. (1970): The mode of entry contact insecticides. Pestic. Sci. 1: 209-212.
- GRAYSON, J. M. (1967) : Empirische, theoretische und genetische Überlegungen über das Phänomen der Kreuzresistenz bei Insekten. 6. Int. Pflschutz-Kongreß Wien: A 3-6.
- HEIDENREICH, E. (1961) : Physiogene Faktoren bei der Insektizidresistenz. Meded. Rijksfac LandbHoogesch. Gent 26: 1046-1058.
- HENDERSON, C. F. & TILTON, E. W. (1955) : Tests with acaricides against the brown wheat mite. J. econ. Ent. 48 (1): 158-161.
- KEIDING, J. (1967): Über den Fortbestand resistenter Populationen nach Aufhören des Selektionsdruckes. 6. Int. Pflschutz-Kongreß Wien: A 3-8.
- KHAN, M. A. Q. & BROWN, A. W. A. (1966): Lipids and Dieldrin resistance in *Aedes aegypti*. J. econ. Ent. 59: 1512-1514.
- LEWIS, J. B. & SAEICKI, R. M. (1969): Characterization of the resistance mechanism to Diazinon, Parathion and Diazoxon in the organophosphorus-resistant strain SKA of house flies (*Musca domestica* L.). Pestic. Biochem. Physiol. 1: 275-285.
- MAYER, K. (1969): Die Resistenz gegen Pflanzenschutzmittel. Mitt. biol. BundAnst. Ld.- u. Forstw. 132.
- MATSUMURA, F. & BROWN, A. W. A. (1963): Studies on carboxyesterase in Malathion-resistant *Culex tarsalis*. J. econ. Ent. 56 (3): 381-388.
- MAYER, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Verlag Paul Parey.
- MEIER, W. (1970): Insektizidresistenz bei landwirtschaftlich wichtigen Schädlingen. Mitt. schweiz. Landw. 18 (3): 62

- MUDRA, A. (1958): Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche.
Verlag Paul Parey.
- POTTER, C. (1952): An improved laboratory apparatus for applying direct sprays and surface films, with data on the electrostatic change on atomized spray fluids.
Ann. appl. Biol. 39: 1-28.
- SAWICKI, R. M. & LORD, K.A. (1970): Some properties of a mechanism delaying penetration of insecticides into houseflies.
Pestic. Sci. 1: 213-217.
- SMISSAERT, H. R. (1967): Der Resistenzmechanismus gegen cholinesterasehemmende Insektizide unter besonderer Berücksichtigung der Unempfindlichkeit des Wirkortes.
6. Int. Pflschutz-Kongreß Wien: A 3-3.
- SMITH, J. N. (1962): Detoxication mechanisms.
A. Rev. Entomol. 7: 465-480.
- UNTERSTENHÖFER, G. (1957): Die Grundlagen des Pflanzenschutz-Freilandversuches.
Höfchen-Briefe (4).
- UNTERSTENHÖFER, G. (1970): Zur Beeinflussung der Resistenzentwicklung.
Aus WEGLER-Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel: 77-86.
- UNTERSTENHÖFER, G. (1970 a): Allgemeines über Prüfung und Biologie der Insektizide und Akarizide.
Aus WEGLER-Chemie der Pflanzenschutz- und Schädlingsbekämpfungsmittel: 57-76.
- WHO (1957): Expert. comm. insecticides.
WHO Tech. Rept. Ser. No. 125, 1957.
- WHO (1963): Expert. comm. insecticides.
WHO Tech. Rept. Ser. No. 265, 1963.
- WILKINSON, C.F. (1967): Insektizid-Synergisten und Resistenzprobleme.
6. Int. Pflschutz-Kongreß Wien: A 3-4.