

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

Heft 183

Juni 1978



**Untersuchungen zum Eiablage- und
Befallsverhalten der Möhrenfliege,
Psila rosae F. (Diptera: Psilidae),
im Hinblick auf eine modifizierte chemische
Bekämpfung**

von

Dr. Hans Overbeck

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Institut für Pflanzenschutz im Gemüsebau
Hürth-Fischenich

und

Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
Institut für Pflanzenkrankheiten

Berlin 1978

Herausgegeben

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

Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
Lindenstraße 44-47, D-1000 Berlin 61

ISSN 0067-5849

ISBN 3-489-18300-2

© Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrages, der Entnahme von Abbildungen, der Funk- sendung, der Wiedergabe auf photomechanischem oder ähnlichem Wege und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Werden einzelne Vervielfältigungsstücke in dem nach § 54 Abs. 1 UrhG zulässigen Umfang für gewerbliche Zwecke hergestellt, ist an den Verlag die nach § 54 Abs. 2 UrhG zu zahlende Vergütung zu entrichten, die für jedes vervielfältigte Blatt 0,40 DM beträgt.

1978 Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, Lindenstraße 44-47, D-1000 Berlin 61, Printed in Germany by Arno Brynda GmbH, 1000 Berlin 62. Buchbinder: C.F. Walter, 1000 Berlin 61.

INHALTSVERZEICHNIS

| | Seite |
|---|-------|
| 1. <u>Einführung</u> | 6 |
| 2. <u>Material und Methoden</u> | 9 |
| 2.1 Laborzucht | 9 |
| 2.2 Charakterisierung und Datierung der Versuchstiere | 12 |
| 2.2.1 Eier | 12 |
| 2.2.2 Larven | 14 |
| 2.2.3 Imagines | 14 |
| 2.3 Allgemeine Bedingungen der Laborversuche | 15 |
| 2.4 Statistische Auswertung der Versuchsergebnisse | 15 |
| 3. <u>Eiablageverhalten im Wirtspflanzenbestand</u> | 17 |
| 3.1 Eiverteilung | 18 |
| 3.1.1 Eiablageentfernung zur Wirtspflanze | 18 |
| 3.1.2 Eiablageläufe im Reihenzwischenraum | 20 |
| 3.2 Einfluß abiotischer Faktoren auf die Wahl des Eiablageortes im Reihenzwischenraum | 23 |
| 3.2.1 Oberflächenstruktur des Eiablagesubstrates | 23 |
| 3.2.2 Substratfeuchtigkeit | 27 |
| 3.2.3 Licht | 31 |
| 4. <u>Befallsverhalten und Larvenentwicklung</u> | 39 |
| 4.1 Befallsphasen | 39 |
| 4.1.1 Erste Befallsphase: Fraß an Seitenwurzeln | 39 |
| 4.1.1.1 Beschreibung des Verhaltens | 39 |
| 4.1.1.2 Lokalisierung der Fraßorte im Boden | 42 |

| | Seite |
|--|-------|
| 4.1.2 Zweite Befallsphase | 45 |
| 4.1.3 Zeitlicher Ablauf der Befallsphasen | 48 |
| 4.2 Befallsfähigkeit der Larven in Abhängigkeit von der Entfernung zur Pflanzenreihe | 52 |
| 4.3 Beziehungen zwischen Befallsdruck und Ausmaß der Schädigung durch Larvenfraß | 59 |
| 5. <u>Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung</u> | 65 |
| 5.1 Feuchtigkeit | 66 |
| 5.1.1 Einfluß des Wasser-Aggregatzustandes auf die Embryonalentwicklung | 66 |
| 5.1.2 Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Embryonalentwicklung | 68 |
| 5.1.2.1 Einmortalität | 69 |
| 5.1.2.2 Dauer der Embryonalentwicklung | 72 |
| 5.1.3 Einfluß wechselnder Feuchtigkeitsbedingungen | 73 |
| 5.1.3.1 Einmortalität | 74 |
| 5.1.3.2 Dauer der Embryonalentwicklung | 77 |
| 5.1.4 Larvenentwicklungsraten in Abhängigkeit vom Wassergehalt des Bodens | 79 |
| 5.2 Temperatur | 82 |
| 5.2.1 Einfluß konstanter Temperaturen auf die Embryonalentwicklung | 82 |
| 5.2.1.1 Einmortalität | 82 |
| 5.2.1.2 Dauer der Embryonalentwicklung | 84 |
| 5.2.2 Einfluß wechselnder Temperaturbedingungen | 90 |
| 5.2.2.1 Einmortalität | 90 |
| 5.2.2.2 Dauer der Embryonalentwicklung | 94 |
| 5.3 Embryonalentwicklung unter Freilandbedingungen | 96 |

| | Seite |
|--------------------------------|-------|
| 6. <u>Diskussion</u> | 113 |
| 7. <u>Zusammenfassung</u> | 128 |
| 8. <u>Summary</u> | 130 |
| 9. <u>Literaturverzeichnis</u> | 132 |

1. Einführung

Die Bekämpfung der Möhrenfliege, *Psila rosae* F., steht seit Ablösung der chlorierten Kohlenwasserstoffe durch die Organophosphat-Insektizide neuen Problemen gegenüber. Einerseits ist durch die besondere Lebensweise des Schädlings ein lang andauernder Schutz der gefährdeten Kultur notwendig, der durch Behandlungen vor oder mit der Saat bei Möhren nicht immer gewährleistet ist. Andererseits bereitet die Persistenz moderner Bodeninsektizide - gesteigert durch Granulat-Formulierung - Schwierigkeiten bei der Einhaltung der Rückstandstoleranzen (SUETT 1971, 1974, 1975 a,b). Diese Situation gab Anlaß zu einer Suche nach alternativen Bekämpfungsmethoden, bei denen gänzlich oder teilweise auf die Anwendung von Insektiziden verzichtet werden kann.

Die Einsatzmöglichkeiten von Selbstvernichtungsverfahren (McCLANAHAN 1965) und rein biologischer Verfahren (z.B. Entomophagen-Einsatz; NATON 1968 a) sind vor allem dadurch begrenzt, daß eine Massenzucht des Schädlings rationell nicht durchführbar ist und die erforderlichen ökologischen Voraussetzungen in Befallsgebieten fehlen.

Die Grundlagenforschung zu Kulturverfahren und biotechnischen Bekämpfungsverfahren (VAN'T SANT 1961; SCHUPHAN & HENTSCHEL 1965; BOHLEN 1967; BERÜTER & STÄDLER 1971; STÄDLER 1971 b, 1972, 1975, 1977; COPPOCK 1974; COPPOCK et al. 1975) leistet wertvolle Beiträge zur Erweiterung der Kenntnisse über die Biologie der Möhrenfliege und hat - beispielsweise mit Empfehlungen zur Standortwahl und Saatzeit - bereits praktisch verwertbare Resultate erzielt.

Die sehr schwierige Erforschung der Beziehungen zwischen Wirtspflanze und Insekt, die vor einigen Jahren begonnen wurde (BOHLEN, BERÜTER, STÄDLER, *op. cit.*), wird mit Arbeiten über Wirtswahlfaktoren fortgesetzt und könnte An-

satzpunkte für eine biotechnische Bekämpfung, möglicherweise auch für eine Auswahl resistenter Wirtssorten liefern.

Eine weitere Arbeitsrichtung hat zum Ziel, die konventionellen chemischen Bekämpfungsverfahren der Lebensweise des Schädlings besser anzupassen und dadurch einerseits die Effektivität von Insektizidbehandlungen zu erhöhen und andererseits unnötige Umweltbelastungen zu vermeiden. Verschiedene Veröffentlichungen haben gezeigt, daß insbesondere durch die Wahl geeigneter Insektizide, Behandlungszeitpunkte und Ausbringungsverfahren eine Modifizierung der chemischen Bekämpfung in diesem Sinne erfolgreich sein kann (FINLAYSON et al. 1972, 1976; FINLAYSON & SUETT 1975; HILL 1973; MASKELL et al. 1974; MOWAT 1973; SUETT 1971, 1974, 1975 a,b; WHEATLEY 1969, 1972, 1973; WILLIAMS 1975).

Die vorliegenden Untersuchungen sollten zu einer Erarbeitung der biologischen Grundlagen für eine solche modifizierte Bekämpfung der Möhrenfliege beitragen und die Kenntnisse über die Entstehung des Befalls erweitern.

Besonderes Interesse galt dabei der Eiverteilung im Wirtspflanzenbestand und den Faktoren, die diese zu beeinflussen vermögen. Durch Untersuchung des Befallsverhaltens und der Larvenentwicklung sollte Aufschluß über die Aufenthaltsorte der Larven im Boden und den zeitlichen Ablauf der Befallsphasen gewonnen werden.

Die Versuchsergebnisse zur Eiverteilung gaben Anlaß, die Befallsfähigkeit der Larven in Abhängigkeit von der Eiablagedistanz zur Wirtspflanze zu prüfen und die Beziehungen zwischen Befallsdruck und Schadwirkung zu klären.

Einen weiteren Arbeitsschwerpunkt bildeten Untersuchungen zur Entwicklungsabhängigkeit der Jugendstadien des Schädlings von abiotischen Umwelteinflüssen, wobei das Hauptinteresse dem Eistadium galt. Insbesondere sollten im

Labor- und Freilandexperiment die Auswirkungen von Feuchtigkeit und Temperatur auf die Entwicklungsvorgänge und somit auf den - bei gegebener Eipopulation - zu erwartenden Befallsdruck studiert werden.

2. Material und Methoden

2.1 Laborzucht

Die Laborzucht wurde - teilweise modifiziert - nach den von NATON (1971) und STÄDLER (1971 a) beschriebenen Methoden durchgeführt. Als Startpopulation wurden Puparien aus einem stark befallenen Möhrenfeld (Standort Bonn-Endenich) benutzt.

IMAGINES. Die Fliegen wurden in Käfigen (50x38x38 cm) mit jeweils 2 Wänden aus Glas und Saran-Gewebe gehalten. Die Populationsdichte wurde nach NATON (1968 b) so begrenzt, daß je Tier mindestens 60 cm² Käfiginnenfläche zur Verfügung standen (ca. 200 Imagines/Zuchteinheit).

Das bereitgestellte Futtergemisch hatte folgende Zusammensetzung:

- 4 Teile Rohrzucker
- 0,5 Teile enzymatisches Hefehydrolysat¹
- 0,5 Teile enzymatisches Caseinhydrolysat¹
- 2 Teile Wasser.

Als Tränke dienten mit Filterpapierbögen bespannte Wassergläser (Öffnung nach unten).

Zur Eiablage wurden Attrappen in die Käfige gestellt, die nur im Abstand von etwa 5 Tagen ausgewechselt werden mußten (Abb. 1). Die Eiablagevorrichtung (bestehend aus Grundplatte = Petrischale 9 cm Ø, Feuchtstreifen, schwarzem Filterpapier und 1 mm-Nylongaze in einem kreisförmigen Spannrahmen) wurde auf einen Wasservorratsbehälter aufgelegt. Zur Eiablagestimulation dienten Möhren- oder Sellerieblätter, die durch mittige Bohrungen der Attrappe gesteckt wurden.

¹ Nutritional Biochemicals, Cleveland, Ohio, USA

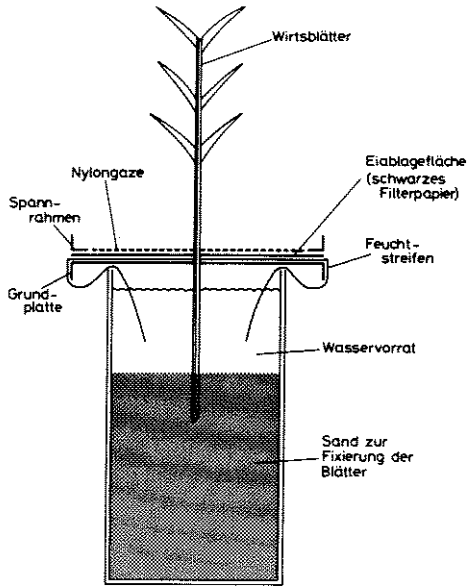


Abb. 1: Eiablagevorrichtung

Die Eiablage erfolgt durch Gaze mit 1 mm Maschenweite auf eine schwarze Filterpapierscheibe, die aus dem Wasservorrat ständig befeuchtet wird. Zur Eiablagestimulation dienen Möhren- oder Sellerieblätter, die durch Bohrungen in der Mitte der Attrappe gesteckt und mit der Sandfüllung des Vorratsbehälters aufrecht gehalten werden.

Durch die Maschen der Nylongaze (zur Gewährung des seitlichen Berührungsreizes des Abdomens bzw. Ovipositors) legten die Weibchen ihre Eier direkt auf die schwarze Filterpapierscheibe, die ständig feucht gehalten wurde. Auf diese Weise konnten die Eier - auch in kurzen Zeitabständen - ohne Beschädigung und weitere Behandlung entnommen werden.

Die Zuchtkäfige wurden täglich 16 h mit Leuchtstofflampen OSRAM L 40W/62 (Gelblichtröhren) beleuchtet. Im Zuchtraum herrschte eine Temperatur von $20^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$ und eine relative Luftfeuchtigkeit von $70\% \pm 10\%$.

EIER. Die auf die Filterpapierscheiben der Attrappen abgelegten Eier wurden entweder unmittelbar zur Weiterzucht benutzt oder in Petrischalen konserviert. Da in der Regel wesentlich mehr Eier abgelegt wurden als wegen der arbeitsaufwendigen Larvenzucht weiterverwendet werden konnten, erwies sich eine Aufbewahrung der Eier bei $+4^{\circ}\text{C}$ (für max. 3 Wochen) als vorteilhaft für eine zeitliche Abstimmung

des Zuchtlaufes. Die Mortalität erhöhte sich nur bei Kühlkonservierung von Eiern im späten Embryonalstadium.

LARVEN. Die Durchführung der Larvenaufzucht erfolgte nach der von STÄDLER (1971 a) entwickelten Methode mit Möhren, die in sterilisiertem Sand eingepflanzt wurden. Ein Eintauchen der Wurzeln in Benomyl (0,1%ig) erwies sich als geeignete Vorbehandlung, da geringere Verluste durch pilzliche Fäulniserreger entstanden. Nebenwirkungen auf die Zuchttiere wurden bei dieser Fungizidkonzentration nicht festgestellt.

Als zusätzliche Nahrung für Junglarven wurden beim Bepflanzen der Schalen (40x30x20 cm) Möhren eingesät, die bis zum Belegen mit Eiern nach etwa 2 Wochen genügend Keimwurzeln gebildet hatten. 50-70 Eier/Pflanze wurden kurz vor dem Larvenschlupf vom Filterpapier auf die Sandoberfläche gespült und mit einer zusätzlichen dünnen Sandschicht abgedeckt. 1-2 Wassergaben pro Tag waren erforderlich, um Larven und Wirtspflanzen ausreichende Feuchtigkeitsbedingungen zu gewähren.

Zur Bereitstellung datierter Larven erwies sich das von NATON (1971) beschriebene Zuchtverfahren als geeigneter. Etwa 2 cm dicke Möhrenstücke wurden nach Tauchbehandlung mit 0,1% Benomyl an einer Schnittfläche mit Bohrlöchern (ca. 2-3 mm tief, 1 mm \varnothing) versehen, in die jeweils zwei schlüpfbereite Eier eingesetzt wurden. Ein Abwandern der Larven ließ sich weitgehend verhindern, wenn die Stücke mit der Bohrlochfläche auf eine etwa 1 cm dicke Sandschicht in geschlossenen Zuchtschalen (20x20x5 cm) gelegt wurden.

Bei einer Sandtemperatur von $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ dauerte die Larvenentwicklung bei beiden Verfahren etwa 6 Wochen (ca. 90% Verpuppung). Anschließend wurden die Puparien vom Sand mithilfe eines Waschapparates¹ getrennt.

¹ Burkard, Rickmansworth, GB

PUPPEN. Die Aufbewahrung der Puppen erfolgte bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ im Thermostaten ohne Licht. Um den Feuchtigkeitsansprüchen zu genügen, lagen sie auf Gazeböden von Schlüpfbehältern über befeuchteten Gipsscheiben. Nach etwa 3wöchiger Puppenruhe wurden die Behälter zum Schlüpfen in die Fliegenkäfige eingebracht.

Die Produktivität der Möhrenfliegenzucht wurde hauptsächlich begrenzt durch die hohen Verluste während der lang andauernden Larvenaufzucht. Entscheidend für den Zuchterfolg war die Qualität der zur Verfügung stehenden Möhren, die bei der erforderlichen hohen Substratfeuchte und -temperatur, aber auch durch Larvenfraß bedingt häufig faulten (vorwiegend *Erwinia carotovora* als Erreger). Die erzielten Entwicklungsraten vom Ei- bis zum Puppenstadium betragen etwa 10-25% (Methode nach STÄDLER 1971 a) bzw. 20-35% (Methode nach NATON 1971). Das letztgenannte Verfahren erbrachte zwar einen höheren und konstanteren Zuchterfolg, war jedoch weitaus arbeitsintensiver. Bei stärkerem Bedarf an Versuchstieren waren 3-4 AKh/Tag notwendig.

2.2 Charakterisierung und Datierung der Versuchstiere

2.2.1 Eier

Für Befallsuntersuchungen (Kap. 4) wurden Eier im späten Embryonalstadium verwendet (Alter 5-6 Tage bei $20^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$).

Die für die Versuche zur Embryonalentwicklung (Kap. 5) benötigten Eier wurden in Abständen von 2 h den Zuchtkäfigen entnommen, ausgezählt und mit einem feuchten Haarpinsel übertragen. Mußten wesentlich mehr als 10 000 Eier für einen Versuch zur Verfügung stehen (s. 4.3), wurden diese im 6-h-Rhythmus von den Ablageattrappen entfernt.

Bei Schlüpfversuchen mit Wechseltemperatur (5.2.2; 5.3) wurden zur Kontrolle des Schlüpfverlaufes kleinere Teil-

mengen von Eiern (20-30/Versuchstag) zeitgleich mit der Versuchspopulation angesetzt und täglich auf Schlupf untersucht.

Da für verschiedene Versuche eine große Zahl von Eiern kurz nach der Ablage benötigt wurde (Kap. 5), konnten diese dem begrenzten Umfang der Laborzucht entsprechend nicht von gleichaltrigen Imagines gewonnen werden. Sie stammten von 6-16 Tage alten Fliegen.

Die im gesamten Untersuchungszeitraum unter günstigen Entwicklungsbedingungen festgestellten Larvenschlüpfraten schwankten zwischen Extremen von 65% und 95% bei durchschnittlichen Werten von etwa 80-85%. Die Variationsbreite der Schlüpfrate entsprach annähernd der von McCLANAHAN & NIEMCZYK (1963) angegebenen (70-95% unter Laborzuchtverhältnissen). Die übrigen Eier waren steril, möglicherweise z.T. auch während der embryonalen Frühentwicklung abgestorben. Der Anteil steriler oder durch unbekannte Letalfaktoren abgestorbener Eier an einer Gesamtpopulation ist bei der Erläuterung der Versuchsergebnisse zur Embryonalentwicklung jeweils aufgeführt. Somit setzen sich die angegebenen Eimortalitätsraten zusammen aus diesem Anteil und demjenigen, der durch die im Experiment untersuchten Letalfaktoren bedingt war.

Zur Ermittlung der Larvenschlüpfraten im Boden wurden die Eier auf 1-2 cm² große Filterpapierstückchen (schwarz, aschefrei) ausgezählt; um möglichst verlustlos die Eier zur Untersuchung wiedergewinnen zu können, wurden sie vor Einsetzen in den Boden zusätzlich mit einer dünnen Filterpapierscheibe abgedeckt. Auf diese Weise konnten 97-100% der eingesetzten Eier erfaßt werden.

Die Unterscheidung von Eiern mit und ohne Larvenschlupf war in der Regel mithilfe des Binokulars (Auflicht) ohne Vorbehandlung möglich. Waren durch längere Einwirkung nie-

driger Luftfeuchtigkeit oder fehlenden Kontakt mit flüssigem Wasser die Eihüllen undurchsichtig, wurden die Eier zunächst für 2,5 h in ein Lactophenol-Baumwollblau-Gemisch zur Färbung überführt, anschließend mit einem Unterdruck-Filtrationsgerät ausgewaschen, auf ein nasses Transparentpapier übertragen und im Durchlicht untersucht.

2.2.2 Larven

Die bei Befallsversuchen benutzten L_1 wurden kurze Zeit nach dem Schlüpfen eingesetzt, da sie - wie bereits Untersuchungen von STÄDLER (1971 b) zeigten - mit zunehmendem Alter die Fähigkeit verlieren, in den Boden einzudringen.

Die Differenzierung der drei Larvenstadien erfolgte nach ASHBY & WRIGHT (1946) durch Untersuchung der Hinterstigmen (Unterscheidungsmerkmale: Peritremata, Stigmennarbe [Cicatrix; nur bei L_2], Zahl der Stigmenöffnungen) und der Größe des Cephalopharyngealskeletts.

2.2.3 Imagines

Die bei Untersuchungen zum Eiablageverhalten (Kap. 3) eingesetzten Adulten waren 6-16 Tage alt. Ihre Lebensdauer betrug im Durchschnitt etwa 24 Tage (Weibchen) bzw. 22,5 Tage (Männchen). Bei eintägigen Versuchen wurden lediglich eiablagebereite Weibchen, bei länger dauernden beide Geschlechter gemeinsam verwendet. Ihre Haltung vor Beginn des Experiments erfolgte hinsichtlich Beleuchtung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit in Anpassung an die jeweiligen Laborversuchsbedingungen. Die Geschlechtsbestimmung ließ sich mit für den Versuchszweck ausreichender Sicherheit makroskopisch durchführen. Unbegattete Weibchen wurden bei den Eiablageversuchen nicht einbezogen.

2.3 Allgemeine Bedingungen der Laborversuche

Sämtliche Laboruntersuchungen zum Eiablageverhalten (Kap. 3) wurden in einer Klimakammer bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ und $75\% \pm 5\%$ r.F. durchgeführt. Beleuchtet wurde mit Leuchtstofflampen OSRAM L 65W/20R durch eine Streuscheibe in der Käfigdecke. Die tägliche Dauer der Lichtphase betrug 16 h, die Beleuchtungsstärke - wenn nicht abweichend angegeben - etwa 2500 lx in Höhe der Eiablageflächen. Die Wände der Versuchskäfige waren innen schwarz ausgekleidet, um Lichtreflexionen zu vermeiden.

Versuche zum Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur auf die Embryonalentwicklung (Kap. 5) wurden in Klimakammern bzw. Reihenthermostaten ohne Licht durchgeführt. Die Temperaturtoleranz betrug $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

Die Einstellung bestimmter relativer Luftfeuchtigkeiten erfolgte in 3-l-Präparategläsern über Gemischen (200 ml) von 87%igem Glycerin mit aq. dest.. Die Ist-Werte der Feuchtigkeit wurden im geschlossenen Behälter mithilfe eines elektronischen Feuchte-Meßgerätes¹ (Psychrometer mit Halbleiter-Thermometern) ermittelt. Hierzu wurde der Meßwertgeber² 45 Minuten vor der Messung in den Behälter eingelassen. Zur Überprüfung der Feuchtekonstanz wurden Messungen zu Beginn und zu Ende des Versuchs durchgeführt.

2.4 Statistische Auswertung der Versuchsergebnisse

Die varianzanalytischen Berechnungen wurden nach WEBER (1972) durchgeführt. Zur statistischen Sicherung mehrerer Mittelwertdifferenzen wurden der multiple t-Test bzw. der *multiple-range-Test* nach DUNCAN herangezogen. Die Prüfung

¹ Ultrakust, Ruhmannsfelden, D

² kombiniert mit Lüftermotor (Energieversorgung vom Anzeigergerät ausgehend)

der Unterschiede zwischen zwei Mittelwerten erfolgte durch den t-Test nach STUDENT, der Vergleich von Varianzen durch den F-Test.

Die Angabe der Grenzdifferenzen ist durch "GD" und die zugehörige Irrtumswahrscheinlichkeit (P) gekennzeichnet.

Die statistische Prüfung von Häufigkeiten wurde mithilfe des Chi-Quadrat-Tests (χ^2) durchgeführt.

Die Regressionsanalysen erfolgten nach LINDER (1964) und WEBER (1972). Es bedeuten:

N = Zahl der Beobachtungen

x, y, z = Variable

a, b, c = Regressionskoeffizienten

r^2 = Bestimmtheitsmaß.

Die Anpassung der empirischen Wertepaare bzw. -tripel an die jeweils berechnete Regressionsfunktion wurde mithilfe des F-Tests statistisch geprüft.

3. Eiablageverhalten im Wirtspflanzenbestand

Die von Insektenweibchen getroffene Wahl des Eiablageortes wird in der Regel von zwei Notwendigkeiten bestimmt: Schutz der Eier vor schädlichen Umwelteinflüssen und Sicherstellung der Junglarvennahrung.

Daß Möhrenfliegen ihre Eiablage in den Boden neben der Wirtspflanze vollziehen, ist seit langem bekannt. Die bei der Wirtswahl und Eiablage wirksamen Reize und von den Weibchen ausgeführten Instinkthandlungen sind eingehend von BOHLEN (1967) und STÄDLER (1972) analysiert worden.

Gegenstand der im folgenden beschriebenen Untersuchungen war ausschließlich die Endphase des Eiablageverhaltens nach Verlassen der Wirtspflanze, die nach den genannten Autoren im wesentlichen von den Lichtverhältnissen und den Eigenschaften des Ablagesubstrates gesteuert wird (Textur, Feuchtigkeit und Lichtreflexion der Bodenoberfläche).

Angaben zur räumlichen Verteilung der Eier finden sich in verschiedenen Veröffentlichungen. Sie beruhen meist auf zufälligen Beobachtungen im Freiland und sind daher kaum präzisiert. Die Bearbeitung dieser Frage erweist sich als schwierig einerseits, weil die Isolierung der Eier aus dem Boden im Pflanzenbestand nur mit großem Arbeitsaufwand und nicht quantitativ erfolgen kann (geringe Eipopulationsdichte; Größe der Eier nur etwa 0,6 mm), und andererseits, weil in den seltensten Fällen eine Laborzucht zur Verfügung steht: Ein systematisches Studium der Verhaltensweisen der Fliegen wurde erst seit den 60er Jahren möglich, nachdem Dauerzuchtmethoden entwickelt worden waren.

BAKER et al. (1942) geben an, daß die Eiablage in einer Entfernung von 0,5-1 in. (1,3-2,5 cm) zur Pflanzenreihe bei jungen Möhren stattfindet. PETHERBRIDGE et al. (1942) fanden Eier in bis zu 1,5 in. (3,8 cm) Entfernung, wobei die meisten innerhalb von 0,25 in. (0,6 cm) lagen. Eine

Eiablageentfernung von 1-2 in. (2,5-5,1 cm) führen ASHBY & WRIGHT (1946) an. Weitere Literaturangaben (GORHAM 1934; BIERNAUX 1968; COPPOCK 1974) weisen auf eine - nicht näher bestimmte - Eiverteilung in Nähe der Pflanzenreihe hin. Demgegenüber äußern ARNOUX et al. (1974), daß - im Gegensatz zu Kohlfliege und Zwiebelfliege - die Möhrenfliege ihre Eier nicht in unmittelbarer Pflanzennähe ablegt. GREENHOVE (1930) und KÖRTING (1940) beobachteten Eiablage an oberirdischen Teilen der Wirtspflanze. Diese Erscheinung stellt jedoch mit Sicherheit den Ausnahmefall dar. Die bei den eigenen Untersuchungen an Blattstielen oder oberirdischen Teilen des Speicherwurzelkörpers gefundenen Eier machten im Durchschnitt weniger als 0,5% der Gesamteiablage aus.

Zur Darstellung der Verhaltensweisen bei der Eiablage werden folgende Begriffe unterschieden:

Mit "Eiablagelauf" werden nachstehend sämtliche Tätigkeiten von Weibchen zusammengefaßt, die die Wirtspflanze nach erfolgter Eiablagestimulation und nach dem Stengellauf zum Boden verlassen haben. Hierzu zählt das Sondieren der Substratoberfläche (Prüfen auf Eignung), die Wanderung zur Auffindung neuer Eiablageorte ("Eiablage-Suchlauf") und das tatsächliche Ablegen der Eier ("Eiablageakt").

3.1 Eiverteilung

3.1.1 Eiablageentfernung zur Wirtspflanze

Methode

Als Eiablagesubstrat wurde ein auf 3 mm Aggregatgröße ausgesiebter Gartenboden (Wassergehalt 22,8 Gew.-%; $\hat{=}$ 65% der maximalen Wasserkapazität) verwendet, der in eine Schale mit 50 cm Durchmesser und 15 cm Höhe locker eingefüllt wurde. In den Mittelpunkt der Schale wurde eine bis auf das jüngste Blatt entlaubte Möhre eingepflanzt. Die Schale

wurde in einem Käfig (50x50x65 cm) aufgestellt. Die Eiablagefläche mußte 2mal täglich durch Übersprühen nachgefeuchtet werden.

Während einer Versuchsdauer von 4 Tagen hatten 100 Möhrenfliegenweibchen, die zusammen mit 50 Männchen im Käfig freigelassen wurden, Gelegenheit zur Eiablage. Der Versuch wurde 3fach wiederholt.

Zur Ermittlung der Eiverteilung um die Wirtspflanze wurde in etwa 1 cm Schichtdicke der Boden um die Pflanze in Kreisflächen von 0-5, 5-10 und 10-15 cm abgetragen. Zur Auszählung erfolgte die Trennung der Eier vom Substrat durch mehrmaliges Aufschwemmen der Boden-Teilmengen in einer 30%igen Kochsalzlösung und Abfiltrieren der Eier aus der überstehenden Lösung mit einem Unterdruck-Filtrationsgerät.

Ergebnisse

Es zeigte sich, daß die Weibchen auch in größeren Entfernungen zur Wirtspflanze Eier ablegen (Abb. 2).

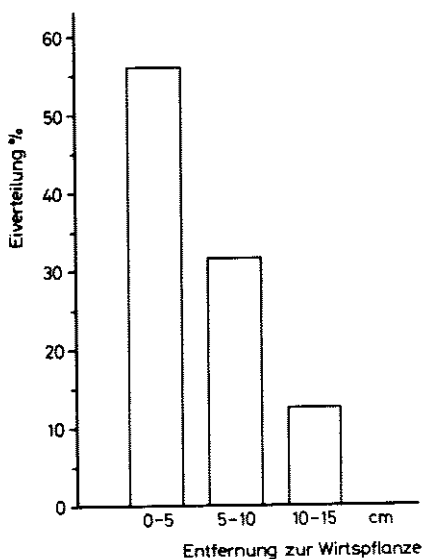


Abb. 2:

Eiablage in drei Entfernungsbereichen mit einer zentralen Möhrenpflanze (Substrat: feuchter Gartenboden, ausgesiebt auf maximale Aggregatgröße von 3 mm)

Die absolute Anzahl abgelegter Eier betrug im Durchschnitt aus 3 Wiederholungen 3089 auf einer Kreisfläche mit 15 cm Radius um die Pflanze.

GD 0,05 Eiverteilung: 13,6%

Im Durchschnitt wurden 55,8% aller Eier innerhalb einer Kreisfläche mit 5 cm Radius gefunden, signifikant weniger in den weiteren Entfernungsbereichen, wobei im Bereich 5-10 cm mit 31,6% wiederum signifikant mehr Eier festgestellt wurden als zwischen 10 und 15 cm Entfernung zur Pflanze (12,6%). Die über den 15 cm-Radius hinaus stattfindende geringe Eiablage blieb bei der Verrechnung der Ergebnisse unberücksichtigt, da die hier abgelegten Eier in einem praxisüblichen Möhrenbestand mit 30 cm Reihenabstand der Nachbarreihe zuzuordnen wären.

Die Beobachtung der Fliegen während der Eiablage-Suchläufe ließ keine gerichtete Orientierung erkennen. In der Versuchsanordnung waren die bei der Eiablage wirksamen Reize (Licht, Feuchtigkeit und Oberflächenstruktur des Substrates) auf der gesamten Eiablagefläche gleichmäßig gegeben. Es muß daher angenommen werden, daß - sofern Reizgradienten fehlen - die Suchläufe der Fliegen Kinesen darstellen, die jeweils im Eiablageakt enden und nach diesem wieder aufgenommen werden (repetierte Handlungskette). Vermutlich verläuft der Transport des Eies vom Ovarium zum Ovipositor mit diesen Kinesen synchron. Hierfür spricht, daß die Möhrenfliege ihre Eier überwiegend einzeln ablegt.

3.1.2 Eiablageläufe im Reihenzwischenraum

Methode

Über ein 50 cm langes Teilstück einer Pflanzenreihe in einem 6 Wochen alten Möhrenbestand (Laubhöhe ca. 10 cm) wurde ein Gazekäfig (50x40x30 cm) gestellt. Beiderseits der Reihe wurden die Entfernungsbereiche 5 cm, 10 cm und 15 cm mit dünnen Fäden markiert, die der Bodenoberfläche auflagen. Der Käfig wurde mit etwa 200 eiablagebereiten Weibchen besetzt.

Es wurde die Aufenthaltsdauer nach dem Stengellauf (Beschreibung des Verhaltens s. bei BOHLEN 1967, STÄDLER 1971 b)

von insgesamt 40 Fliegen bei Eiablageläufen in den einzelnen Entfernungsbereichen ermittelt. Als beendet wurde die Eiablage eines Weibchens gewertet a) bei Abflug vom Boden, b) bei Verharren von mehr als 5 Minuten ohne Eiablage-tätigkeit und c) bei Suchläufen in Entfernungen von mehr als 15 cm zur Reihe ohne Rückwanderung.

Die Beobachtungen wurden an vier aufeinanderfolgenden Tagen (Mitte Juli) in der Zeit zwischen 15 und 19 Uhr MEZ bei bedecktem Himmel durchgeführt. Während der Beobachtungszeit herrschte in Höhe der Bodenoberfläche eine Lichtintensität von ca. 11000 lx (15 Uhr) bis ca. 7000 lx (19 Uhr).

Ergebnisse

Die nach Laboruntersuchungen von BOHLEN (1967) beschriebenen Verhaltensweisen der Weibchen während der Eiablage-läufe konnten durch die eigenen Beobachtungen auch für Freilandverhältnisse bei nicht aufbereiteter Bodenoberfläche weitgehend bestätigt werden. Allerdings war die Häufigkeit des Ortswechsel während der Eiablage-Suchläufe im Feld größer (im Durchschnitt etwa 35mal statt 10-20mal). Der Grund hierfür dürfte in der im Freiland unregelmäßigeren Beschaffenheit der Bodenoberfläche (Struktur, Feuchtigkeit, Lichtverhältnisse) zu suchen sein; möglicherweise übte auch ein unterschiedlicher Eivorrat der Versuchstiere Einfluß aus.

Charakteristisch für das Verhalten der Weibchen während der Eiablage-Suchläufe war das oft wiederholte Prüfen der Bodenoberfläche auf Eignung zur Ablage von Eiern, das sich in einem häufigen Einsenken des Abdomens zwischen Bodenpartikel (bis zu 40mal/min) und der Einnahme der beim Eiablageakt bevorzugten Körperhaltung (BOHLEN 1967) äußerte (s. Abb. 3). Durch sofortige Nachsuche nach Eiern konnte festgestellt werden, daß die Einnahme dieser Körperhaltung nicht in jedem Fall zur Ablage eines Eies führte, sondern meist nur dann, wenn diese etwa 2 Sekunden oder länger bei-

behalten wurde.



Abb. 3:

Charakteristische Verhaltensweisen von Möhrenfliegen bei der Eiablage

a)

Weibchen bei der Suche nach einem geeigneten Ablageort (Eiablage-Suchlauf mit ausgestrecktem Ovipositor)



b)

Eiablageakt in bevorzugter Körperhaltung, die ein Einsenken des Ovipositors zwischen Bodenpartikel erleichtert (vgl. BOHLEN 1967)

Die Eiablageläufe nach Verlassen der Wirtspflanze nahmen geraume Zeit in Anspruch (min. 1,6 Minuten; max. 83,3 Minuten). Dabei entfernten sich die Weibchen mehr oder weniger weit von der Pflanzenreihe. Mit steigender Entfernung zur zuvor verlassenen Wirtspflanze nahm die durchschnittliche Häufigkeit der Eiablage-Suchläufe signifikant dadurch ab, daß weniger Fliegen weitere Entfernungsbereiche erreichten. Die mittlere Aufenthaltsdauer von 40 Tieren in den drei Entfernungsbereichen ist in Tab. 1 wiedergegeben.

Tab. 1: Durchschnittliche Aufenthaltsdauer von Möhrenfliegenweibchen während der Eiablageläufe in drei Entfernungsbereichen beiderseits der Pflanzenreihe (Freilandbeobachtung; Zahl der beobachteten Läufe = 40)

| Entfernungsbereich (cm) | Aufenthaltsdauer | |
|----------------------------|------------------|-------|
| | abs. (Minuten) | rel. |
| 0-5 | 22,7 | 49,8 |
| 5-10 | 15,1 | 33,1 |
| 10-15 | 7,8 | 17,1 |
| Σ (0-15) | 45,6 | 100,0 |
| GD 0,05 | 4,8 | 10,5 |

Die Zeitangaben in der Tabelle gelten für die Gesamt-Aufenthaltsdauer im jeweiligen Entfernungsbereich beiderseits der Pflanzenreihe, berücksichtigen also auch solche Eiablageläufe, bei denen das Weibchen mehrfach von einem Entfernungsbereich in den nächsten oder zur gegenüberliegenden Flanke der Reihe wechselte.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß auch unter Freilandverhältnissen Möhrenfliegen-Weibchen während der Eiablageläufe sich nicht ausschließlich in Pflanzennähe aufhalten. Beim Vergleich der relativen Aufenthaltsdauer (Freilandbeobachtung; Tab. 1) mit der relativen Eiverteilung (Laborversuch; Abb. 2, S. 19) zeigten sich ähnliche Abhängigkeiten von der Entfernung zur Wirtspflanze.

3.2 Einfluß abiotischer Faktoren auf die Wahl des Eiablageortes im Reihenzwischenraum

3.2.1 Oberflächenstruktur des Eiablagesubstrates

Methode

Als Testsubstrate mit unterschiedlicher Oberflächenstruktur wurden ein auf verschiedene Aggregatgrößen ausgesieb-

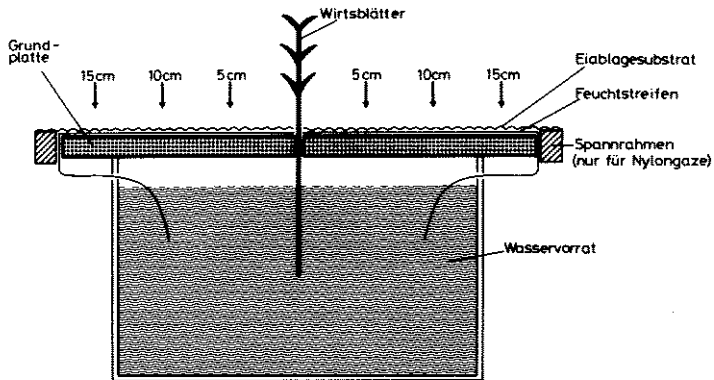
ter Gartenboden, Flußsand und eine künstliche Eiablagefläche benutzt:

1. Boden (Variante A) ausgesiebt auf 0,5-1,5 mm Aggregatgröße
2. Boden (Variante B) " " 1,5-2,5 mm "
3. Boden (Variante C) " " 2,5-3,5 mm "
4. Boden (Variante D) " " 3,5-4,5 mm "
5. Sand " " 0,2-0,5 mm Korngröße
6. Schwarzes Filterpapier (glatt, aschefrei) + Nylongaze (1 mm Maschenweite; ca. 1 mm über der Filterpapierfläche gespannt)

Testsubstrat 6 entsprach im Prinzip den in der Laborzucht verwendeten Attrappen (vgl. S. 9/10).

Die Eiablagesubstrate wurden auf eine Kunststoffplatte (35x35 cm) aufgebracht und aus einem Wasservorrat feucht gehalten (Abb. 4). Zur Eiablagestimulation dienten Sellerieblätter, die in 3 cm Abstand reihenartig in die Grundplatte gesteckt wurden.

Abb. 4: Vorrichtung zur Prüfung der Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Eiverteilung neben der Pflanzenreihe (s. Text)



Die Eiablagevorrichtung mit dem jeweiligen Substrat wurde im Flugkäfig 4 Tage lang aufgestellt und während der Lichtphasen von 16 h alle 8 h um 90° gedreht. Die Versuche mit den einzelnen Substraten wurden 3fach wiederholt, wobei

jeweils neue Versuchstiere (100 Weibchen + 50 Männchen) eingesetzt wurden.

Die Verteilung der Eier auf den Teilflächen 0-5, 5-10 und 10-15 cm beiderseits der Pflanzenreihe wurde bei Boden und Sand nach der auf S. 19 beschriebenen Methode ermittelt und bei dem künstlichen Substrat nach Entfernen der Gaze mithilfe einer aufgelegten Acrylglasplatte mit Entfernungsmarkierungen ausgezählt.

Ergebnisse

Sämtliche im Versuch geprüfte Substrate waren zur Eiablage geeignet. Tab. 2 zeigt, wie die Eier zu beiden Seiten der Pflanzenreihe verteilt wurden. Der Berechnung liegen die Summen der Eizahlen beiderseits der Reihe zugrunde. Hinsichtlich der distanzabhängigen Eiverteilung bewirkten die voneinander abweichenden Oberflächenstrukturen der sechs Testsubstrate keine signifikanten Unterschiede. Bei allen nahm die Eiablagedichte mit der Entfernung zur Reihe deutlich ab.

Bei der Analyse der Ergebnisse ist zu berücksichtigen, daß die Oberflächenstruktur jedes der Substrate auf der gesamten Eiablagefläche weitgehend homogen war, daß sich also den Weibchen bei der Suche nach geeigneten Ablageorten keine Wahlmöglichkeit bot. Vergleicht man die beiden Substrate mit der größten (Boden/Variante D) und feinsten Oberflächenstruktur (Flußsand), so zeigen sich keine Unterschiede im "Arrestant"-Effekt zu Beginn der Eiablage-Suchläufe in Pflanzennähe. In beiden Fällen betrug die relative Eiverteilung im 0-5cm-Bereich etwa 50%.

Tab. 2: Eiverteilung auf Substraten mit unterschiedlicher Oberflächenstruktur in drei Entfernungsbereichen beiderseits der Pflanzenreihe. Der Berechnung lagen die Summen der Eizahlen auf beiden Seiten der Reihe zugrunde (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen)

| Eiablagesubstrat | Entfernungs- bereich (cm) | Anzahl abge- legter Eier | Eiver- teilung (%) |
|--|---------------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| <u>Boden/Variante A</u> (Aggregatgröße 0,5-1,5 mm) | 0-5 | 1550 | 58,9 |
| | 5-10 | 611 | 23,2 |
| | 10-15 | 471 | 17,9 |
| | Σ 0-15 | 2632 | 100,0 |
| <u>Boden/Variante B</u> (Aggregatgröße 1,5-2,5 mm) | 0-5 | 1435 | 62,4 |
| | 5-10 | 580 | 25,2 |
| | 10-15 | 286 | 12,4 |
| | Σ 0-15 | 2301 | 100,0 |
| <u>Boden/Variante C</u> (Aggregatgröße 2,5-3,5 mm) | 0-5 | 1599 | 54,1 |
| | 5-10 | 816 | 27,6 |
| | 10-15 | 541 | 18,3 |
| | Σ 0-15 | 2956 | 100,0 |
| <u>Boden/Variante D</u> (Aggregatgröße 3,5-4,5 mm) | 0-5 | 1083 | 53,0 |
| | 5-10 | 711 | 34,8 |
| | 10-15 | 250 | 12,2 |
| | Σ 0-15 | 2044 | 100,0 |
| <u>Flußsand</u> (Korngröße 0,2-0,5 mm) | 0-5 | 1201 | 50,3 |
| | 5-10 | 805 | 33,7 |
| | 10-15 | 383 | 16,0 |
| | Σ 0-15 | 2389 | 100,0 |
| <u>Filterpapier</u> + Nylongaze (1 mm Maschen- weite) | 0-5 | 1423 | 58,0 |
| | 5-10 | 731 | 29,8 |
| | 10-15 | 299 | 12,2 |
| | Σ 0-15 | 2453 | 100,0 |

3.2.2 Substratfeuchtigkeit

Methoden

a)

Zur Durchführung des Klimakammer-Versuchs wurde das im voranstehenden Kapitel beschriebene künstliche Eiablage-substrat (6) verwendet. Die Feuchtigkeit der Filterpapier-Teilflächen wurde in folgender Weise variiert (s. Abb. 5; Entfernungsangaben von der Pflanzenreihe ausgehend):

1. Gesamte Eiablagefläche (Zonen 1+2) feucht
2. Gesamte Eiablagefläche (Zonen 1+2) trocken
3. Innenflächen (Zonen 1a+b; 0-7,5 cm) feucht und Außenflächen (Zonen 2a+b; 7,5-15 cm) trocken
4. Innenflächen (Zonen 1a+b; 0-7,5 cm) trocken und Außenflächen (Zonen 2a+b; 7,5-15 cm) feucht.

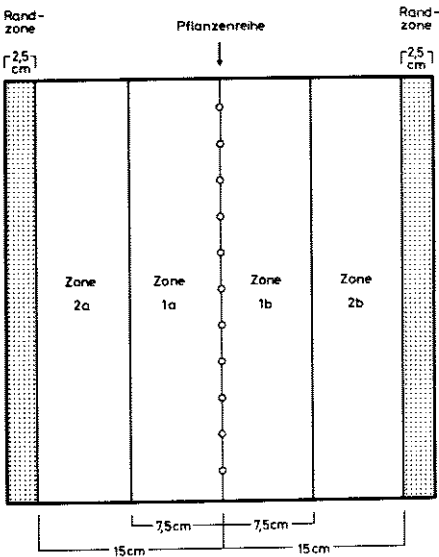


Abb. 5:

Versuch zum Einfluß der Substratfeuchtigkeit auf die Eiverteilung neben der Pflanzenreihe: Anordnung und Maße der Teilzonen auf der Eiablagefläche (s. Text)

Die 2,5 cm breiten Randzonen wurden den Zonen 2a+b entsprechend trocken bzw. feucht gehalten. Sie wurden eingerichtet, um eine verstärkte Eiablagetätigkeit an den außen-

liegenden Rändern der Zonen 2 (in annähernd 15 cm Entfernung zur Pflanzenreihe) auszuschließen. Die Filterpapierstreifen wurden aus Wasservorratsbehältern feucht gehalten. An der Trennlinie zwischen feuchten und trockenen Teilflächen mußte ein etwa 1 mm breiter Spalt freigelassen werden, um ein Übergreifen der Feuchtigkeit zu verhindern. Die in 1 mm Höhe über dem Filterpapier gespannte Gaze war in allen Fällen trocken.

Der Flugkäfig, in dem die Eiablagevorrichtung aufgestellt war, wurde mit 100 eiablagebereiten Weibchen besetzt. Während der Lichtphasen von 16 h wurde die Eiablagefläche alle 4 h um 90° gedreht. Die jeweils 1 Tag dauernden Versuche wurden 4fach wiederholt.

b)

In einem weiteren Versuch wurde die Eiablage-Eignung des künstlichen Substrates und diejenige von Flußsand (1,0-1,5 mm Korngröße) in feuchtem und trockenem Zustand verglichen. Beide Substrate wurden im Wahlversuch ("feucht" - "trocken") einzeln mit 3facher Wiederholung jeweils 2 Tage lang belegt. Hierzu war die Eiablagefläche zu beiden Reihenflanken (0-15 cm) jeweils zur Hälfte mit dem gleichen Substrat in feuchtem (Zonen 1a+2a) bzw. trockenem (Zonen 1b+2b) Zustand bedeckt. Die Feuchtsubstrate waren mit einem dünnen Wasserfilm überzogen, die Trockensubstrate lufttrocken bei $75\% \pm 5\%$ r.F..

Ergebnisse

a)

Bei dem künstlichen Ablagesubstrat wurden die feuchten Flächen bzw. Teilflächen deutlich gegenüber den trockenen zur Eiablage bevorzugt (Tab. 3). Trockene Oberflächen in der Nähe der Wirtspflanzen (Variante 4) veranlaßten die Weibchen, ihre Suchläufe auszudehnen und verstärkt auf den weiter entfernt liegenden feuchten Außenflächen (Zonen 2 a+b) Eier abzulegen (81,4% der Gesamt-Eiablage).

Auch trockene Flächen wurden von den Fliegen intensiv auf Eignung geprüft, doch trotz häufigen Einsenkens der Lege-
röhre blieb in den meisten Fällen die Eiablage aus. Wurde
ausschließlich trockenes Substrat angeboten (Variante 2),
so war insgesamt nur sehr geringe Eiablage zu verzeichnen.
Sie betrug im Vergleich zu Variante 1 (gesamte Fläche
feucht) nur etwa 10%.

Tab. 3: Eiverteilung auf zwei Entfernungsbereiche (0-7,5 cm und
7,5-15 cm von der Pflanzenreihe) bei feuchter bzw. trok-
kener Eiablagefläche (Versuche mit 4 Wiederholungen)
Versuchsaufbau s. Text und Abb. 5

| Eiablagefläche | Eiverteilung | | |
|---|-------------------------|--------------------------|--------------------------------------|
| | 0-7,5 cm <i>rel.</i> | 7,5-15 cm <i>rel.</i> | Σ (0-15 cm) <i>abs.</i> |
| 0-15 cm (Zonen 1 + 2) feucht | 74,8 | 25,2 | 329 |
| 0-15 cm (Zonen 1 + 2) trocken | 83,8 | 16,2 | 37 |
| 0-7,5 cm (Zonen 1 a+b) feucht | 90,9 | 9,1 | 351 |
| 7,5-15 cm (Zonen 2 a+b) trocken | | | |
| 0-7,5 cm (Zonen 1 a+b) trocken | 18,6 | 81,4 | 276 |
| 7,5-15 cm (Zonen 2 a+b) feucht | | | |
| GD 0,01 Eizahl (<i>abs.</i>): 82 | | | |

b)

BOHLEN (1967) beobachtete beim Vergleich von feuchtem und
trockenem Sand zwar eine deutlich stärkere Eiablagetätig-
keit auf feuchtem Substrat (Zahlenverhältnis der Eiablage-
akte etwa 2:1), fand jedoch bei Sand wesentlich geringere

Unterschiede zwischen "feucht" und "trocken", als in den eigenen Untersuchungen bei Filterpapier festgestellt wurden. Beim Vergleich der beiden Substrate in feuchtem und trockenem Zustand (Tab. 4) wurde auf Sand ein Verhältnis der Eizahlen von etwa 2,8:1, auf dem künstlichen Substrat ein solches von 17,4:1 ermittelt. Beide Quotienten unterschieden sich signifikant.

Tab. 4: Eiablage auf feuchtem bzw. trockenem Substrat bei Flußsand mit 1,0-1,5 mm Korngröße und Filterpapier im Vergleich. Die Substrate wurden einzeln im Wahlversuch ("feucht" - "trocken") zur Eiablage angeboten. Die Eiablagefläche war jeweils zur Hälfte (0-15 cm) feucht (Zonen 1a + 2a; siehe Abb. 5) bzw. trocken (Zonen 1b + 2b). Angegeben sind die Mittelwerte aus 3 Wiederholungen.

| Eiablagesubstrat | Anzahl abgelegter Eier auf | |
|---|----------------------------|--------------|
| | Sand | Filterpapier |
| feucht | 467 | 528 |
| trocken | 171 | 34 |
| Quotient der Eizahlen feucht/trocken | 2,77 | 17,39 |
| GD 0,05 Quotienten | 8,76 | |

Es wurden keine statistisch gesicherten Differenzen der Gesamtzahl abgelegter Eier auf beiden Substraten in feuchtem Zustand gefunden. Eine Beeinflussung der Eizahlen durch die unterschiedlichen Oberflächenstrukturen ist daher auszuschließen.

Wird das Vorhandensein empfindlich arbeitender Hygrorezeptoren im Bereich des Ovipositors vorausgesetzt, so könnte bei lufttrockenem Sand höhere Feuchtigkeit (z.B. bedingt durch stärkere Hygroskopizität) von den Fliegen wahrgenommen werden, als dies beim Filterpapier der Fall ist. Auch die unterschiedliche Substratfarbe, deren Bedeutung

für die Eiablage der Möhrenfliege ausführlich von STÄDLER (1972) diskutiert wurde, könnte eine Erklärung für das abweichende Verhalten auf diesen beiden Trockensubstraten sein.

3.2.3 Licht

Methoden

Für die Versuche wurde wiederum das künstliche Eiablage-substrat verwendet.

a)

Die Eiablagefläche wurde einseitig mit einer 15 cm breiten Platte beschattet (Abb. 6 a). Diese Schattierung wurde, um Reflexionen zu vermeiden, unter- und oberseits mattschwarz lackiert und in 10 mm Höhe über der Eiablagefläche befestigt. Um die Fliegen nicht beim Abwärtslauf an den Blattstielen zu stören, wurde zwischen Deckplattenrand und Stengeln ein Luftspalt von etwa 5 mm frei gelassen. Die Eiablagevorrichtung im Versuchskäfig wurde mit 1700 lx durch eine Streuscheibe in der Käfigdecke beleuchtet. Auf der schattierten Hälfte der Eiablagefläche herrschte eine Beleuchtungsstärke von etwa 150 lx.

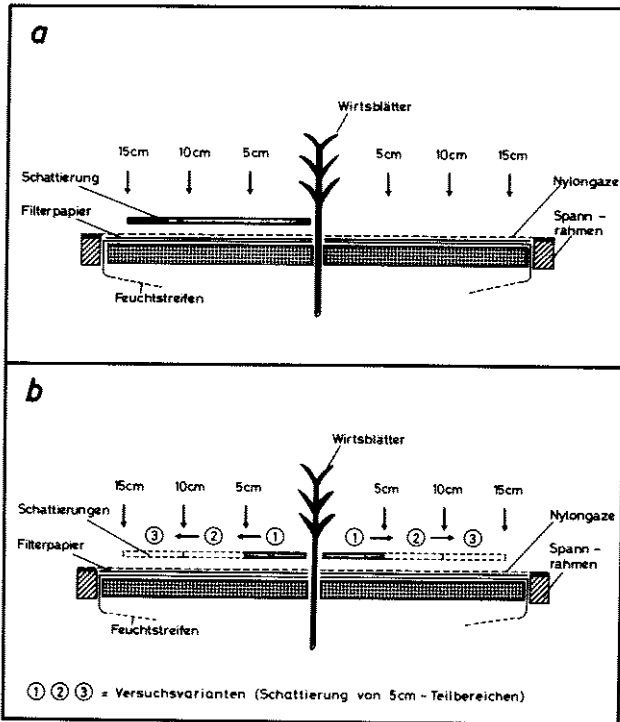
100 eiablagebereite Weibchen und 50 Männchen wurden im Käfig freigelassen. Bei einer täglichen Photoperiode von 16 h wurde den Fliegen 2 Tage lang Gelegenheit zur Eiablage geboten. Während der Lichtphasen wurde die Eiablagevorrichtung alle 8 h um 90° gedreht. Der Versuch wurde 3fach wiederholt.

b)

In einer weiteren Versuchsanordnung wurden 5cm-Teilbereiche der Eiablagefläche beiderseits der Pflanzenreihe (0-5 cm, 5-10 cm bzw. 10-15 cm Entfernung) beschattet (Abb. 6 b). In den Dunkelbereichen wurde wiederum eine

Beleuchtungsstärke von etwa 150 lx gemessen. Die übrigen Versuchsbedingungen entsprachen den unter a) angegebenen.

Abb. 6: Versuchsanordnung zum Einfluß der Lichtintensität auf die Wahl des Eiablageortes im Reihenzwischenraum



Ergebnisse

a)

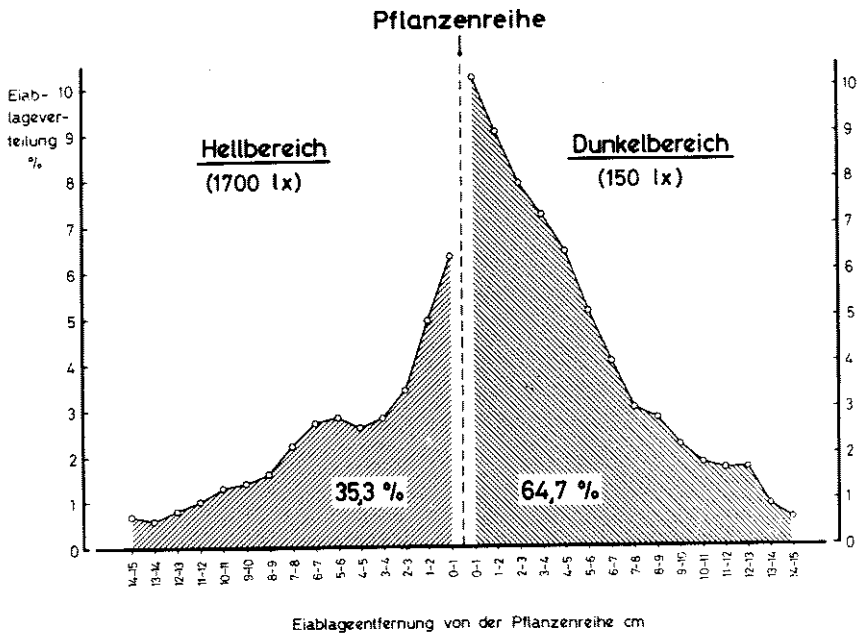
Nach Verlassen der Pflanze orientierten sich von 60 beobachteten eiablagebereiten Weibchen 34 sofort zum Dunkelbereich hin, die übrigen legten entweder ausschließlich im Hellbereich Eier ab oder wanderten während der lang andauernden Eiablage-Suchläufe nach Passieren der Pflanzenreihe vom Hell- in den Dunkelbereich über. Suchläufe vom Dunkel- in den Hellbereich wurden nicht beobachtet. Die Fliegen zeigten eine deutliche Präferenz zur Eiablage

im Dunkelbereich. Etwa 65% aller Eier wurden hier abgelegt (Abb. 7; Tab. 5 [b]).

Abb. 7: Eiverteilung in 1cm-Streifen neben der Wirtspflanzenreihe bei unterschiedlicher Beleuchtungsstärke (Wahlversuch "hell" - "dunkel" mit 3 Wiederholungen; Versuchsordnung s. Abb. 6 a)

Absolute Eizahlen: s. Tab. 5 [a]

Eiverteilung auf 5cm-Bereiche: s. Tab. 5 [b]



Um zu prüfen, ob die Dunkelpräferenz der Fliegen bereits während des Blatt- bzw. Stengellaufes eintrat - bedingt durch die oberseitige Schwarzfärbung der Schattierungsplatte - wurden in zusätzlichen Versuchsvarianten verschiedene Graustufen zur Färbung der Deckplatten-Oberseite benutzt. Da in keinem Fall eine Änderung des Präferenzverhaltens festzustellen war, muß angenommen werden, daß die Weibchen erst nach Verlassen der Wirtspflanze die Wahl des Eiablageortes treffen.

Tab. 5: Einfluß der Lichtintensität auf die Wahl des Eiablageortes neben der Pflanzenreihe (Wahlversuch mit 3 Wiederholungen; Versuchsanordnung s. Abb. 6 a).

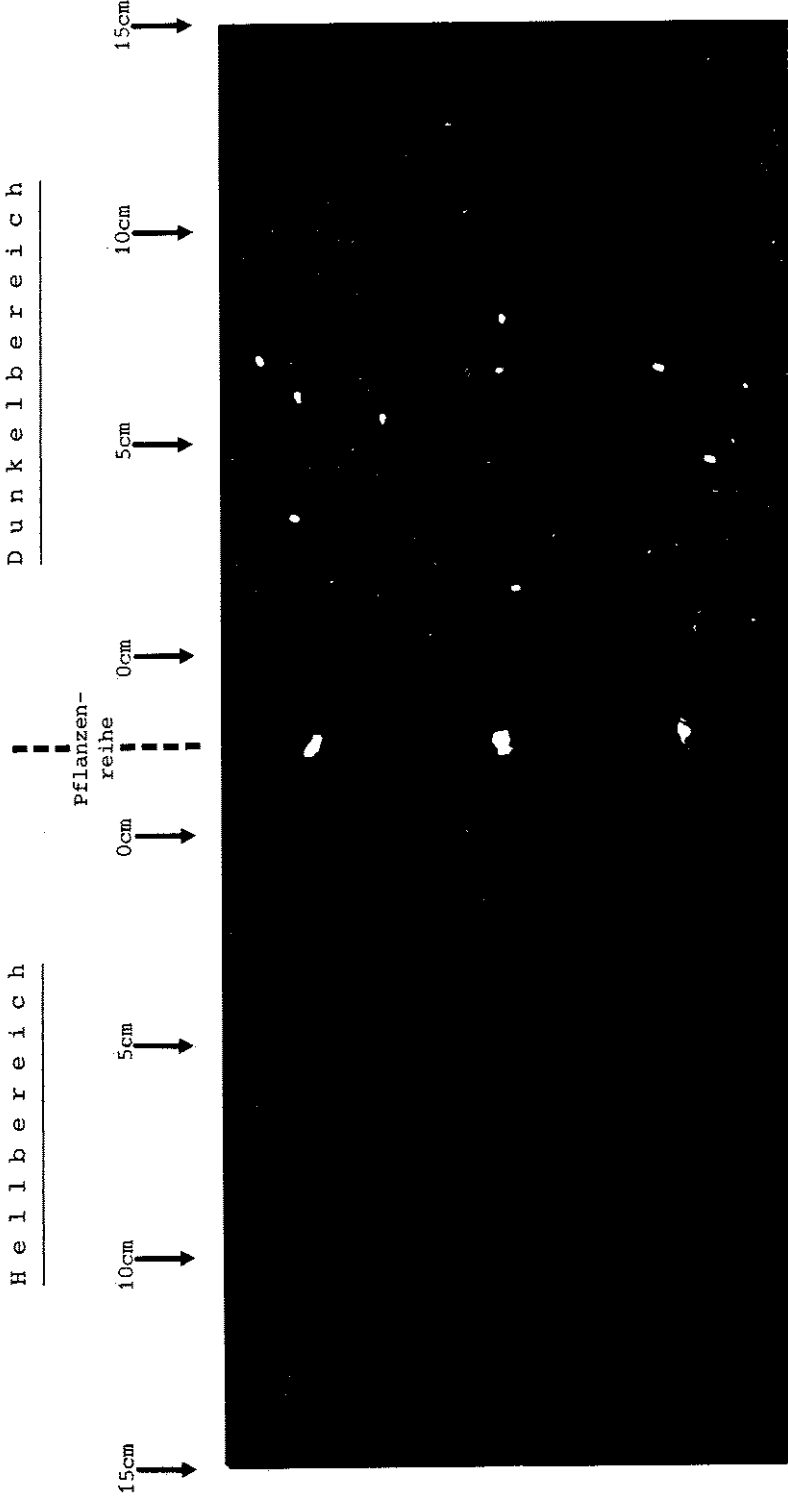
Die Eiablagefläche wurde jeweils zur Hälfte mit 1700 lx (Hellbereich) bzw. 150 lx (Dunkelbereich) beleuchtet. Angegeben sind die Mittelwerte der absoluten Eizahlen [a], die prozentuale Eiverteilung [b] auf den Hell- bzw. Dunkelbereich (bezogen auf die Gesamt-Eiablage; vgl. Abb. 7) und die Eiverteilung in Abhängigkeit von der Entfernung zur Pflanzenreihe [c].

| | | | Entfernung von der Pflanzenreihe (cm) | | | |
|---|--|---------------|---------------------------------------|------|-------|--------|
| | | | 0-5 | 5-10 | 10-15 | Σ 0-15 |
| a | Anzahl abgelegter Eier im.... | Hellbereich | 280 | 143 | 59 | 482 |
| | | Dunkelbereich | 554 | 233 | 95 | 882 |
| b | Prozentuale Verteilung auf den.... | Hellbereich | 33,6 | 38,2 | 39,7 | 35,3 |
| | | Dunkelbereich | 66,4 | 61,8 | 60,3 | 64,7 |
| c | Entfernungsabhängige Verteilung % im.... | Hellbereich | 58,1 | 29,7 | 12,2 | 100,0 |
| | | Dunkelbereich | 62,8 | 26,4 | 10,8 | 100,0 |

An der Blattstielbasis herrschten auf der Eiablagefläche durch schrägen Lichteinfall von der 38x38 cm großen Streuscheibe in der Käfigdecke und durch Schattenwurf der Wirtsblätter unregelmäßige, nicht meßbare Lichtintensitätsunterschiede in einer Zone von etwa 2 cm beiderseits der Reihe. Unmittelbar nach Verlassen der Pflanzen hielten sich die stimulierten Weibchen hier eine Zeitlang auf, suchten in der Regel sofort nach geeigneten Eiablageplätzen und entfernten sich dann bei Eiablage-Suchläufen weiter von der Pflanzenreihe.

Die höchste Eidichte war in der Randzone des von der Deckplatte (s. Abb. 6 a) geworfenen Schlagschattens festzustellen (Abb. 8). Zwischen dieser deutlichen Hell-Dunkel-Grenze ($\hat{=}$ Entfernung 0 in Abb. 7 und Tab. 5) und der Blattstiel-

Abb. 8: Eiverteilung bei unterschiedlicher Lichtintensität zu beiden Seiten der Wirtspflanzenreihe
 (Originalaufnahme der Filterpapierfläche nach Entfernen der Nylongaze; Ausschnitt)
 Beleuchtungsstärken: linke Hälfte 1700 lx, rechte Hälfte 150 lx
 In der Mitte sind die Bohrungen für die Wirtspflanzen sichtbar.



basis fand in einem etwa 1 cm breiten Streifen verhältnismäßig geringe Eiablage statt.

In sämtlichen Entfernungsbereichen wurden fast ausschließlich einzeln abgelegte Eier gefunden. Kleine Gelege von 2-4 Eiern bildeten die Ausnahme; möglicherweise stammten diese Eier auch von verschiedenen Weibchen, die zufällig an denselben Stellen legten.

Die unter 3.1.1 beschriebene typische Verteilung der Eier in Abhängigkeit von der Entfernung zur Wirtspflanze wurde auch in diesem Versuch festgestellt (Tab. 5 [c]); diese distanzabhängige Eiverteilung ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelbereich.

b)

Wurden 5 cm breite Teilbereiche beiderseits der Pflanzenreihe beschattet (Versuchsordnung s. Abb. 6 b), so konzentrierte sich die Eiablageaktivität stark auf diese Zonen. Unabhängig von der Entfernung zu den Pflanzen wurden in diesen Dunkelstreifen (bei wiederum 150 lx) zwischen 70% und 90% aller Eier abgelegt. Der Verschiebung der Dunkelbereiche entsprechend verlagerte sich die Eiablagetätigkeit der Weibchen in zunehmende Distanzen zur Pflanzenreihe, wobei auch bei der größten Entfernung von 10-15 cm noch mehr als 70% der Eier in die Schattenzonen abgelegt wurden (Tab. 6; Abb. 9).

Die Dunkelbereiche der Eiablagefläche übten starke Arrestant-Wirkung aus. Sobald die Fliegen die jeweilige Schattenzone erreicht hatten, beschränkten sie ihre Eiablage-Suchläufe auf diesen Bereich. Die Hell-Dunkel-Grenzen wurden selten weit überschritten (keine Rückwanderung).

Bei Versuchsvariante 3 (beschattet 10-15 cm) wurden 28,5% aller Eier im Hellbereich (0-10 cm) abgelegt. Sie stammten von Weibchen, die vor Erreichen der außenliegenden Dunkelzonen Eiablage vollzogen.

Tab. 6: Eiverteilung bei symmetrischer Beschattung von 5cm-Teilbereichen der Eiablageflächen beiderseits der Pflanzenreihe (Versuch mit 3 Wiederholungen; Versuchsordnung siehe Abb. 6 b).

Angegeben sind die Mittelwerte der Eiverteilung auf die Entfernungsbereiche 0-5 cm, 5-10 cm und 10-15 cm (\bar{x} links/rechts)

Hellbereiche = 1700 lx

Dunkelbereiche = 150 lx

Versuchsvarianten:

1 = beschattet 0-5 cm-Bereiche

2 = beschattet 5-10cm-Bereiche

3 = beschattet 10-15cm-Bereiche

[Zur Darstellung der Eiverteilung in 1cm-Streifen auf jeder Hälfte der Eiablagefläche s. Abb. 9]

| Versuchsvariante | Entfernungsbereich cm | Hell-/ Dunkelbereich | Eiverteilung % |
|------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------|
| 1 | 0-5 | dunkel | 83,0 |
| | 5-10 | hell | 13,9 |
| | 10-15 | hell | 3,1 |
| | Σ 0-15 | ---- | 100,0 ¹ |
| 2 | 0-5 | hell | 4,4 |
| | 5-10 | dunkel | 86,5 |
| | 10-15 | hell | 9,1 |
| | Σ 0-15 | ---- | 100,0 ² |
| 3 | 0-5 | hell | 7,8 |
| | 5-10 | hell | 20,7 |
| | 10-15 | dunkel | 71,5 |
| | Σ 0-15 | ---- | 100,0 ³ |

¹ abs. \bar{x} = 2612 Eier

² abs. \bar{x} = 3061 Eier

³ abs. \bar{x} = 2729 Eier

Abb. 9 (S. 38):

Eiverteilung in 1cm-Streifen bei symmetrischer Beschattung von 5cm-Teilbereichen der Eiablageflächen beiderseits der Wirtspflanzenreihe (Versuch mit 3 Wiederholungen; Versuchsordnung s. Abb. 6 b)

Hellbereiche = 1700 lx, Dunkelbereiche = 150 lx

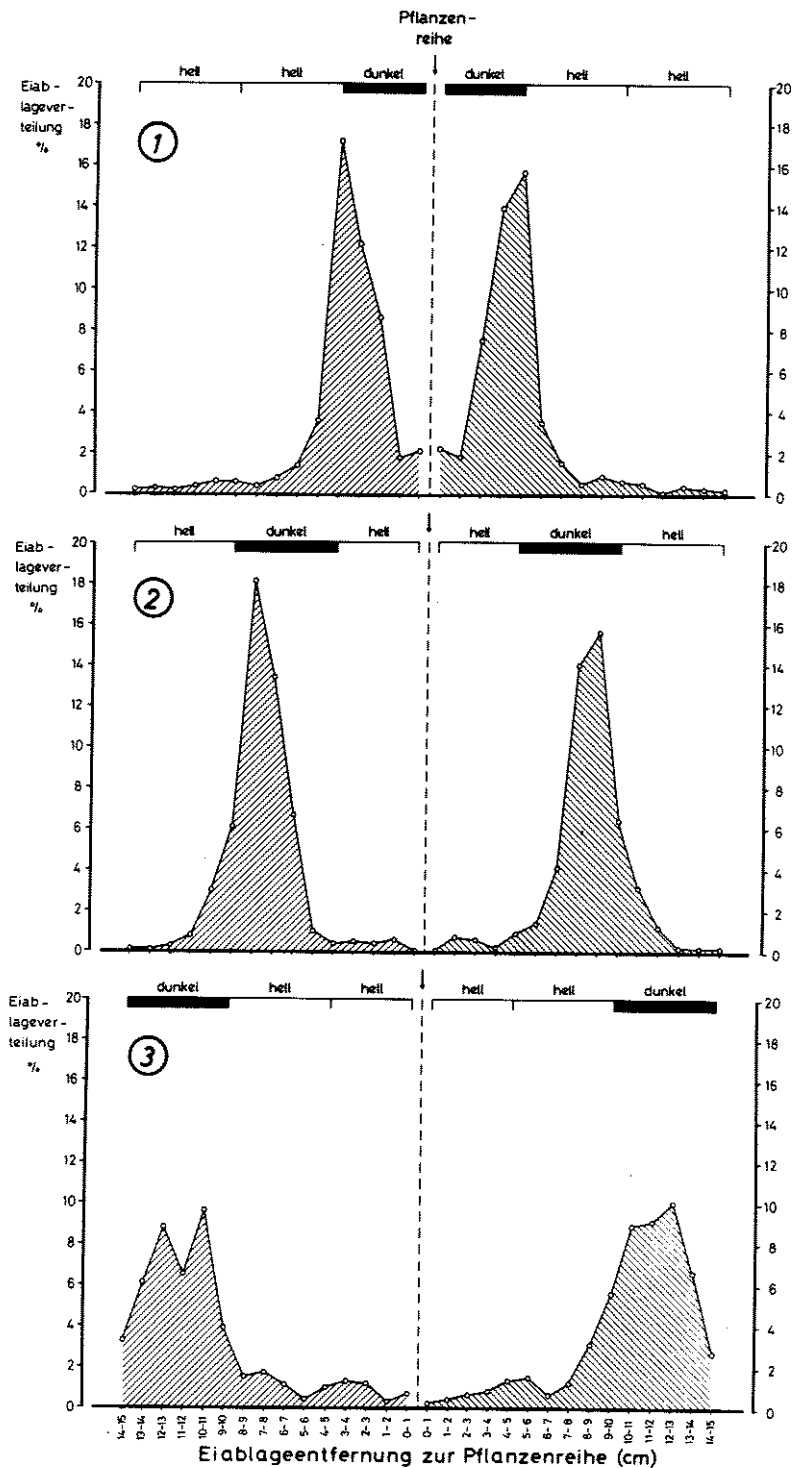
Versuchsvarianten:

1 = beschattet 0-5 cm-Bereiche

2 = beschattet 5-10cm-Bereiche

3 = beschattet 10-15cm-Bereiche

Abb. 9



4. Befallsverhalten und Larvenentwicklung

Es ist bekannt, daß die Larven der Möhrenfliege nach dem Schlüpfen aus dem Ei zunächst an den Seitenwurzeln der Wirtspflanze fressen (GORHAM 1934; ASHBY & WRIGHT 1946; VAN'T SANT 1961; BIERNAUX 1968; BEIRNE 1971; ARNOUX et al. 1974).

Daß bei der Orientierung der Eilarve von der Bodenoberfläche zu den Seitenwurzeln das von diesen ausgeschiedene CO₂ eine entscheidende Rolle spielt, konnte von STÄDLER (1971 b) nachgewiesen werden. Über das weitere Verhalten der Larven und den zeitlichen Ablauf der Befallsphasen liegen nur wenig Kenntnisse vor.

Aufgrund der Untersuchungsergebnisse zur Eiverteilung im Pflanzenbestand (Kap. 3) ergab sich die Frage, inwieweit Larven, die aus weiter von der Pflanze entfernt abgelegten Eiern schlüpfen, befallsfähig sind. Hierüber galt es, im Labor- und Freilandversuch an Möhren Aufschluß zu erhalten.

Von wesentlicher Bedeutung für die Entstehung von Möhrenfliegenschäden sind die Entwicklungsraten des Larvenstadiums. Es sollte untersucht werden, in welchem Maße die Larvenentwicklungsrate und die Schädigung der Pflanze von der Höhe des Befallsdrucks abhängig sind.

4.1 Befallsphasen

4.1.1 Erste Befallsphase: Fraß an Seitenwurzeln

4.1.1.1 Beschreibung des Verhaltens

Methoden

a) Fraß an Wurzeln von Jungpflanzen

Küvetten mit 40x10x10 mm Kantenlänge (Abb. 10a) wurden mit Feinboden bzw. Sand gefüllt und mit Wirtspflanzen (Möhren, Sellerie, Petersilie) besät. Um die Wurzeln der Jungpflanzen an einer Glaswandung entlang zu führen, wurden die Küvetten schräg gestellt. 2-3 Wochen nach Einsaat

wurden etwa 20 Eier je Kuvette angesetzt. Die Beobachtung des Larvenverhaltens erfolgte unter dem Binokular.

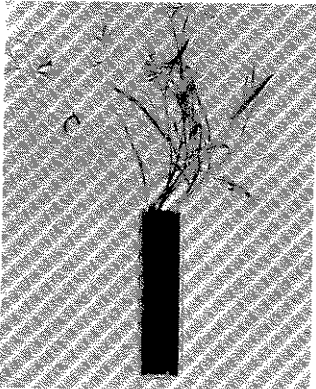
b) Fraß an Seitenwurzeln älterer Pflanzen

Die Pflanzen wurden 8 Wochen in 12cm-Töpfen angezogen. Die am Gefäßboden durchwachsenden Seitenwurzeln wurden zwischen zwei schräggestellte Glasplatten (10x10,cm Fläche, 3 mm Luftspalt, an den Kanten verklebt) mit eingefültem Feinboden bzw. Sand geführt. Die Seitenwurzeln wurden an der Übergangsstelle in feuchte Watte eingeschlagen (Abb. 10b). Danach wurde wie bei a) weiterverfahren.

Abb. 10: Methoden zur Darstellung des Larvenverhaltens während der ersten Befallsphase

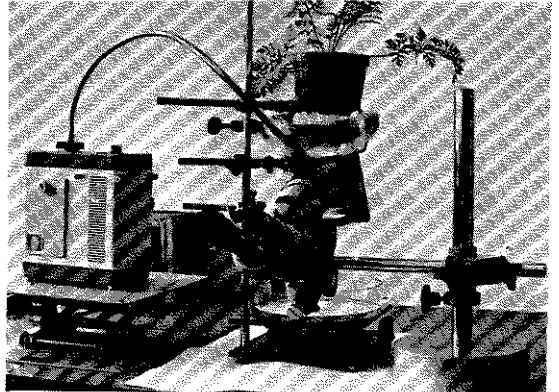
a)

Kuvette mit Jungpflanzen (Durch Schrägstellung wurden die Wurzeln an der vorderen Glaswand entlangeführt)



b)

Versuchsaufbau zur Beobachtung des Fraßverhaltens an Seitenwurzeln älterer Pflanzen (s. Text)



Ergebnisse

Es zeigten sich keine Unterschiede im Fraßverhalten der Larven an Jungpflanzenwurzeln gegenüber dem an Seitenwurzeln älterer Pflanzen. Auch die Art der Wirtspflanzen und des verwendeten Substrates (Boden oder Sand) beeinflusste

das Verhalten nicht unterschiedlich. Aufgrund der nach beiden Methoden gleichermaßen gemachten Beobachtungen lassen sich folgende Feststellungen zum Verhalten der Larven während der ersten Befallsphase treffen:

Nach dem Schlüpfen arbeiten sich - je nach Kriechstrecke - die Larven mehr oder weniger schnell zu den Seitenwurzeln durch den Boden vor. Dabei werden nicht immer die dem Schlüpfort (im Freiland der Bodenoberfläche) nächstliegenden Wurzeln zuerst angenommen. Die Fraßaktivität konzentriert sich vielmehr überwiegend dort, wo die höchste Seitenwurzel-dichte im Boden vorhanden ist. Es werden sowohl Seitenwurzeln erster als auch höherer Ordnung befallen. Dabei werden die Wurzelspitzen nicht bevorzugt. Weniger befallen werden Wurzelhaarzonen und solche Abschnitte von Seitenwurzeln, die in größeren Bodenporen verlaufen. Hier bieten sich den Larven weniger Möglichkeiten zum Eindringen.

Je nach Alter der Larven und Dicke der Wurzeln sind nur kleinere Fraßstellen zu finden (Abb. 11), die sich nach einiger Zeit rostbraun verfärben, oder aber es wird das gesamte Gewebe zerstört, und die Seitenwurzel stirbt ab (Abb. 12). Insbesondere die jüngeren Larven bohren sich häufig vollständig in die Wurzeln ein und minieren danach weiter. Hierbei orientieren sie sich nicht gerichtet zur Speicherwurzel hin; die Fraßrichtung ist vielmehr zufällig und wird nicht durch von der Speicherwurzel ausgehende Reize beeinflußt.

Junge Pflanzen - auch solche, bei denen bereits das Dickenwachstum der Hauptwurzel eingesetzt hat - können je nach Befallsdruck durch den Seitenwurzelfraß absterben. Es werden ausschließlich unterirdische Pflanzenteile befallen; der Fraß hört an den chlorophyllhaltigen Teilen der Stengelbasis auf. Ältere Pflanzen mit ausreichend großer Speicherwurzel werden durch den Larvenfraß während der ersten Befallsphase in der Regel nicht nachhaltig geschädigt; sie sind in der Lage, genügend Seitenwurzeln neu zu bilden.



Abb. 11:

Junglarve (1) während der ersten Befallsphase an Möhren

2 = Seitenwurzel erster Ordnung

3 = Seitenwurzel zweiter Ordnung mit Fraßstelle



Abb. 12:

Minierfraß durch L_1 , der zum Absterben der Seitenwurzel führt

4.1.1.2 Lokalisierung der Fraßorte im Boden

Typische durch Möhrenfliege verursachte Schadsymptome zeigen, daß die Larven bevorzugt in den unteren Speicherwurzelteilen minieren. Um festzustellen, ob dies vom Verhalten der Larven während der ersten Befallsphase abhängt, wurde die räumliche Verteilung des Seitenwurzelbefalls im Boden untersucht.

Methode

Verwendet für den Versuch wurden Möhren der Sorte 'Gonsenheimer Treib', die 3 Monate in 12cm-Töpfen angezogen worden waren. 3 Wochen vor Versuchsbeginn wurden die Pflanzen

aus den Anzuchttöpfen entfernt und in größere Gefäße (\emptyset 15 cm) mit einem humusarmen Boden-Sand-Gemisch (3:1) umgepflanzt. Den Pflanzen wurde auf diese Weise Gelegenheit geboten, neue Seitenwurzeln zu bilden.

Je Topf bzw. Einzelpflanze wurden 50 Eier unmittelbar neben den Speicherwurzelkopf abgelegt und mit einer dünnen Bodenschicht abgedeckt.

4 Wochen nach Ansetzen der Eier wurden die Möhren vom Boden freigespült, um die Seitenwurzeln nicht zu verletzen. Der Fraßschaden an Seitenwurzeln erster Ordnung, die am oberen, mittleren und unteren Drittel der Speicherwurzel gebildet worden waren, wurde getrennt bonitiert. Zugleich wurde festgestellt, ob die verlängerte Hauptwurzel Minen aufwies. Zur Auswertung herangezogen wurden 30 gleichmäßig entwickelte Möhren mit einer Speicherwurzellänge von etwa 12 cm. Im Durchschnitt waren etwa 19 Seitenwurzeln erster Ordnung pro Pflanze zu bonitieren, wobei nach "befallen" und "unbefallen" differenziert wurde.

Ergebnisse

Tab. 7 zeigt die Verteilung der Fraßstellen an den Seitenwurzeln erster Ordnung. Es wird deutlich, daß die Fraßaktivität an den Seitenwurzeln um so stärker ist, je tiefer sie an der Primärwurzel ansetzen. 63,7% aller befallenen Seitenwurzeln befanden sich im Bereich der unteren, 34,5% in dem der mittleren und lediglich 2% in dem der oberen Primärwurzelzone.

Mehr als 50% der Seitenwurzeln erster Ordnung wurden bei den Möhren im Bereich der Speicherwurzelspitze gebildet, so daß hier auch die höchste Konzentration des von den Wurzeln ausgeschiedene CO_2 zu finden sein muß. Die Anlockung der Larven durch CO_2 (STÄDLER 1971 b) wird vermutlich mit zunehmender Bodentiefe und Seitenwurzelichte stärker. Möglicherweise fressen die Larven z.T. auch zunächst an höher liegenden Seitenwurzeln, um erst später zur Speicherwurzelspitze vorzudringen.

Seitenwurzeln erster Ordnung eines allorhizen Wurzelsy-

stems (Seitenwurzeln schwächer entwickelt als Hauptwurzel) wachsen plagiotrop in den Boden. Seitenwurzeln höherer Ordnung - sie wiesen ebenfalls Fraßstellen auf - zeigen im allgemeinen keine bestimmte Ausrichtung mehr. Sie wurden aus diesem Grunde nicht mitbonitiert.

Tab. 7: Räumliche Verteilung des Seitenwurzelbefalls durch Möhrenfliegenlarven an Möhren (Sorte 'Gonsenheimer Treib'). Untersucht wurden 30 gleichmäßig entwickelte Möhren mit einer Speicherwurzellänge von 12 cm. Im Durchschnitt wurden 19 Seitenwurzeln erster Ordnung pro Pflanze bonitiert.

| Primärwurzelzone | Seitenwurzeln I. Ordnung | | Befallsverteilung <i>relativ</i> |
|----------------------|--------------------------|--------------|-------------------------------------|
| | befallen % | unbefallen % | |
| obere (0-4 cm) | 1,1 | 10,4 | 2,0 |
| mittlere (4-8 cm) | 19,3 | 16,1 | 34,3 |
| untere (8-12 cm) | 35,9 | 17,2 | 63,4 |
| gesamte (0-12 cm) | 56,3 | 43,7 | 100,0 |

Der spätere Schadfraß (zweite Befallsphase) konzentriert sich, wie im folgenden Kapitel gezeigt wird, in der Regel ebenfalls auf die unteren Teile der Speicherwurzel. 63% der bonitierten Möhren hatten Fraßgänge im Innern des Primärwurzelfortsatzes, fast 90% der befallenen Pflanzen im unteren Drittel der verdickten Speicherwurzel.

Die Seitenwurzelssysteme der meisten übrigen Möhrensorten gleichen dem der Sorte 'Gonsenheimer Treib', ebenso diejenigen der Petersilie. Sorten vom "Karottentyp" (z.B. 'Pariser Markt') und Knollensellerie zeigen der Wuchsform der Speicherwurzel entsprechend eine mehr oder weniger

abweichende Seitenwurzelverteilung, jedoch konzentriert sich die Fraßaktivität der Larven in der Regel ebenfalls auf die untere Primärwurzelzone.

4.1.2 Zweite Befallsphase: Fraß an der Speicherwurzel

Methode

In Vegetationsgefäße (18 cm Höhe, 20 cm Ø) wurden 3 Monate alte Möhren eingepflanzt. Als Substrate wurden humusarmer Boden bzw. Flußsand verwendet. Den Pflanzen wurde 3 Wochen lang Gelegenheit zur Seitenwurzelbildung geboten. Anschließend wurden 50 Eier pro Pflanze angesetzt.

Um mögliche Verhaltensunterschiede der Larven zu Beginn der zweiten Befallsphase zu erfassen, wurden folgende Sorten bzw. Wuchstypen von Möhren in den Versuch einbezogen:

1. Karottentyp: 'Pariser Markt'
2. Kurze Form: 'Gonsenheimer Treib'
3. Lange Form: 'Lange rote stumpfe ohne Herz'.

6 Wochen nach Ansetzen der Eier wurden 20 Pflanzen pro Sorte mitsamt Seitenwurzeln ausgewaschen und auf Fraßstellen untersucht.

Ergebnisse

Nach intensivem Seitenwurzelfraß dringen die Larven in die Speicherwurzel der Wirtspflanze ein. Dem Beginn dieser zweiten Befallsphase muß ein "Prüfen" der Primärwurzelrinde vorausgehen. Es wurden vielfach oberflächliche Fraßstellen gefunden (Abb. 13), an denen sich das Rindengewebe rostbraun verfärbt hatte. Offenbar gelingt es den Larven je nach ihrem Alter und je nach Beschaffenheit der Rindenoberfläche nicht immer sofort, einen Fraßgang zu schaffen. Vermutlich wechseln sich Einbohrversuche und erneuter Seitenwurzelfraß mehrfach ab, denn es finden sich zahlreiche Fraßversuche ohne Einbohrlöcher.



Abb. 13:

Oberflächliche Fraßspur an der Rinde einer Möhren-Speicherwurzel.

Die (rostbraun verfärbte) Fraßstelle entstand bei dem Versuch einer Altlarve (L_{2-3}), in den Möhrenkörper einzudringen.

Das Eindringen in die Speicherwurzel gelingt den Larven nur im Boden bzw. Sand, wobei sie die Substratpartikel als Widerlager benötigen. Sich in nicht eingebettete Speicherwurzeln einzubohren, ist keinem der drei Larvenstadien möglich. Die Art des verwendeten Substrates blieb ohne Einfluß auf das Verhalten der Larven während beider Befallsphasen.

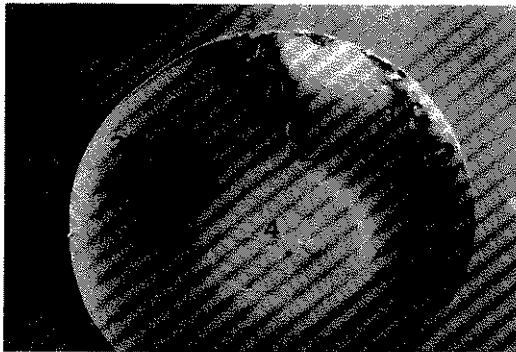
Die im Perizykel der Hauptwurzel entstehenden Seitenwurzeln erster Ordnung werden häufig bis zum Rindenkörper befallen, die Larven dringen jedoch nicht weiter im Seitenwurzelstrang vor, sondern bohren sich dort in die Speicherwurzel ein, wo es die Beschaffenheit der Rindenoberfläche erlaubt, und wo sie sich gut an Bodenteilchen abstützen können (Abb. 14).

Bei den Speicherwurzeln der Sorten 'Pariser Markt' und 'Gonsenheimer Treib' wurden Einbohrlöcher und Fraßgänge fast ausschließlich in den unteren Teilen festgestellt, bei solchen der sehr langwüchsigen Sorte 'Lange rote stumpfe ohne Herz' begann der Schadfraß häufiger auch an höherliegenden Stellen.

Weitere Unterschiede im Befallsverhalten der Larven - bedingt durch die Wuchsformen der geprüften Möhrensorten - wurden nicht festgestellt.

Abb. 14: Von Möhrenfliegenlarven befallene Speicherwurzel im Querschnitt

- 1 = Einbohrstelle
- 2 = vom Perizykel ausgehende Seitenwurzel
- 3 = Schnitte durch Fraßgänge, die in Längsrichtung des Speicherwurzelkörpers verlaufen
- 4 = Zentralzylinder



Bei Versuchen mit kleineren Vegetationsgefäßen (bis ca. 1 l Inhalt), in denen Wirtspflanzen (Möhren, Sellerie, Petersilie) über einen längeren Zeitraum ohne Umpflanzung angezogen worden waren, konnte in der Regel kein Schadfraß erreicht werden. Es wurde festgestellt, daß sich am Gefäßboden ein dichtes Netz von Seitenwurzeln gebildet hatte, in dem sich die Larven - nach dem Schlüpfen an der Bodenoberfläche - einfanden. Nach Abschluß der ersten Befallsphase waren die Larven offenbar nicht in der Lage, die Hauptwurzel aufzufinden, denn diese wurde nicht befallen. Möglicherweise wurden die Larven durch hohe Seitenwurzeldichte (und CO_2 -Konzentration) am Gefäßboden zurückgehalten. Trotz intensiven Seitenwurzelfraßes ist in diesem Fall eine Vollendung der Larvenentwicklung offenbar nicht möglich. Es wurden keine Puparien gefunden.

4.1.3 Zeitlicher Ablauf der Befallsphasen

Methoden

Genauere Daten zur Larvenentwicklungsdauer von *Psila rosae* waren der Literatur nicht zu entnehmen. Zunächst sollte daher der Verlauf der Larvenentwicklung (bei konstanter Temperatur) untersucht werden. Das von NATON (1971) beschriebene Verfahren zur Larvenaufzucht an Möhrenstücken (s. S. 11) bot sich hierzu an, da sich die Larven unter gleichen Bedingungen entwickeln und leicht wiederzufinden sind. Aus mehreren der mit schlüpfbereiten Eiern besetzten Stücke wurden täglich Larven herauspräpariert und bestimmt. Nach 3 Wochen wurde zusätzlich täglich die Sandschicht unter den Möhrenstücken auf Larven und Puppen untersucht. Die Versuchstemperatur betrug $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$.

Der zeitliche Ablauf der Befallsphasen wurde anschließend an Möhren (Sorte 'Gonsenheimer Treib') untersucht, die 14 Tage vor Versuchsbeginn in Schalen (40x30x20 cm) mit Boden-Sand-Gemisch (1:1) eingepflanzt worden waren. Jede der Pflanzen (Speicherwurzellänge ca. 10 cm) wurde mit 40 schlüpfbereiten Eiern besetzt. Die Bodentemperatur wurde bei $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ konstant gehalten. Täglich wurden 3 Stechzylinderproben entnommen, die jeweils eine Wirtspflanze in einer 10 cm hohen Bodensäule (\varnothing 5 cm) erfaßten. Speicherwurzeln und Seitenwurzeln wurden durch Auspräparieren, die Bodenproben durch Naßsiebung mit einer Vibrations-Siebmaschine auf Larvenbesatz untersucht. Die Beobachtungen erfolgten bis zum 25. Tag nach Ansetzen der Eier.

Ergebnisse

In Tab. 8 ist die bei Fraß an Möhrenstücken und konstanter Temperatur von $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ ermittelte Dauer der Larvenentwicklung aufgeführt. Die Datierung beruhte auf Untersuchungen von insgesamt 185 Individuen.

Tab. 8: Verlauf der Larvenentwicklung bei $20^{\circ} + 1^{\circ}\text{C}$

Die Zeitangaben sind vom Tag des Eilarvenschlupfes ausgehend berechnet und beruhen auf einer Datierung von insgesamt 185 Individuen.

| | | 1. Häutung | 2. Häutung | Verpuppung |
|------------|--------|------------|------------|------------|
| \bar{x} | (Tage) | 8,2 | 20,3 | 39,6 |
| x_{\min} | (Tage) | 7 | 17 | 32 |
| x_{\max} | (Tage) | 13 | 25 | 49 |

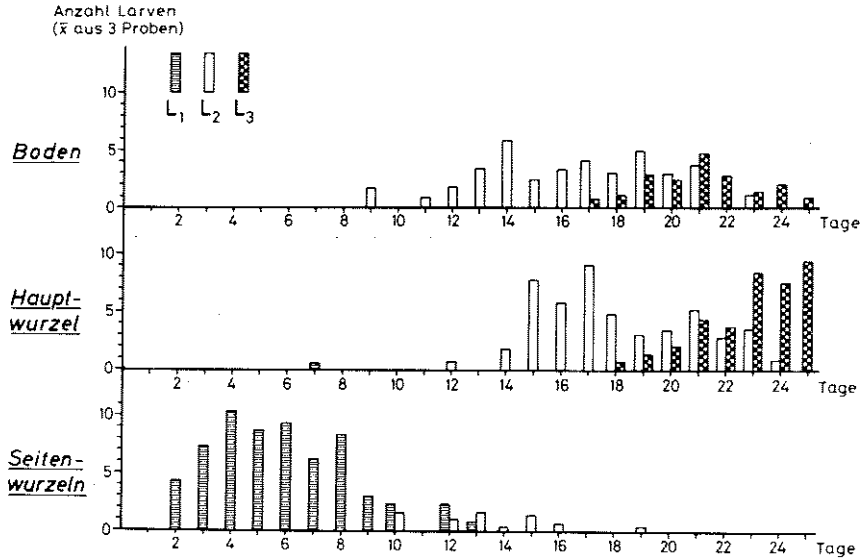
Die 1. Häutung fand nach durchschnittlich 8,2 Tagen statt, die 2. Häutung nach 20,3 Tagen und die Verpuppung nach 39,6 Tagen. Hieraus ergab sich für die drei Stadien L_1 , L_2 und L_3 eine mittlere Dauer von 8,2, 12,1 bzw. 19,3 Tagen.

Durch die in der Tabelle wiedergegebenen großen Variationsbreiten der Entwicklungszeit lassen sich die von verschiedenen Autoren hierzu gemachten abweichenden Angaben erklären. KÖRTING (1940) ermittelte (an 2 Individuen) bei einer Durchschnittstemperatur von $19,5^{\circ}\text{C}$ eine Larvenentwicklungsdauer von 46-48 Tagen, McCLANAHAN & NIEMCZYK (1963) schätzten aufgrund von Zuchtergebnissen eine Gesamtdauer von 39 Tagen bei $17,8^{\circ}\text{C}$, NATON (1966) gibt für 15°C eine Zeit von mindestens 6 Wochen bis zur Verpuppung an. Bei Laboruntersuchungen stellte STÄDLER (1970) fest, daß bei 20°C nach 28 Tagen sämtliche Larven das L_3 -Stadium erreicht, sich jedoch keine zu diesem Zeitpunkt verpuppt hatten.

Im Versuch mit eingepflanzten Möhren in Bodenschalen konnte der Entwicklungsverlauf durch tägliche Isolierung von Larven aus dem Boden und den Wirtspflanzen beobachtet werden. Abb. 15 gibt den zeitlichen Verlauf der beiden Befallsphasen und die an diesen beteiligten Larvenstadien an.

Abb. 15: Aufenthaltsorte von Möhrenfliegenlarven (L_{1-3}) während eines Zeitraumes von 25 Tagen nach dem Schlüpfen.

(Versuch in Bodenschalen bei $20^{\circ} + 1^{\circ}\text{C}$; Besatzdichte 40 Eier je Möhrenpflanze mit ca. 10 cm Speicherwurzellänge; L_1 im Boden methodisch nicht erfassbar)

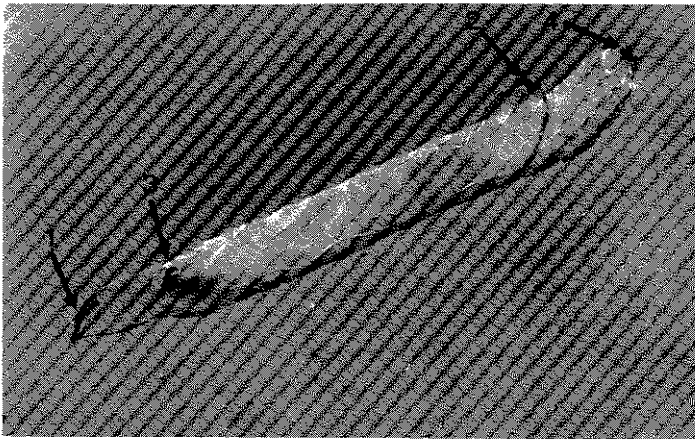


Eilarven wurden vom 2. bis zum 13. Tag nach dem Schlüpfen in Seitenwurzeln der Möhren gefunden. Eine Trennung der L_1 vom Boden gelang wegen der geringen Größe von etwa 0,6 mm nicht. In Speicherwurzeln wurde lediglich 1 L_1 gefunden (7. Tag). Ab dem 9. Tag traten L_2 auf. Sie wurden aus Seitenwurzeln, häufiger aber aus dem Boden isoliert und ab dem 12. Tag auch in den Hauptwurzeln gefunden. Der Schadfraß, d.h. die zweite Befallsphase, beginnt also offensichtlich erst einige Zeit nach der 1. Häutung durch L_2 , denen ein Einbohren in die Speicherwurzel gelingt. Andere setzen den Fraß an Seitenwurzeln fort. An der ersten Befallsphase sind demnach sowohl L_1 als auch L_2 beteiligt, die zweite Phase wird nach etwa 2 Wochen durch jüngere L_2 eingeleitet. Etwa mit dem 17. Tag setzte die 2. Häutung der Larven ein, und L_3 wurden in größerer Zahl

sowohl beim Schadfraß in Speicherwurzeln als auch frei im Boden festgestellt. Mehrere $L_{2/3}$ konnten während der Häutung aus dem Speicherwurzelgewebe präpariert werden (s. Abb. 16).

Abb. 16: Aus dem Rindenparenchym einer Möhren-Speicherwurzel präparierte Larve während der 2. Häutung

- 1 = Cephalopharyngealskelett an der Exuvie
- 2 = Sklerotisierte Hinterstigmen an der Exuvie
- 3 = Mundhaken der L_3
- 4 = Hinterstigmen der L_3



Daß Larvalhäutungen, wie ASHBY & WRIGHT (1946) vermuteten, auch außerhalb der Wirtspflanze stattfinden, ist nicht auszuschließen, wohl aber, daß die Pflanzen nur zu diesem Zweck von den Larven verlassen werden. Frei im Boden gefunden wurden sowohl jüngere L_2 als auch solche erwachsenen Larven, deren 2. Häutung bereits mehrere Tage zurücklag, die jedoch noch nicht verpuppungsreif waren.

Nach dem 24. Versuchstag befanden sich sämtliche aufgefundenen Larven im L_3 -Stadium. Sie wurden überwiegend beim Schadfraß in den Hauptwurzeln angetroffen, z.T. aber auch in den Bodenproben. Erwachsene Larven in Seitenwurzeln wurden aus den Proben nicht isoliert; es ist jedoch möglich, daß die im Boden wandernden L_3 ebenfalls an Seitenwurzeln fressen.

4.2 Befallsfähigkeit der Larven in Abhängigkeit von der Entfernung zur Pflanzenreihe

Aufgrund der Untersuchungsergebnisse zur Eiverteilung im Reihenzwischenraum (Kap. 3) ergab sich die Frage, inwieweit Larven, die aus weiter entfernt von den Pflanzen abgelegten Eiern schlüpfen, überhaupt befallsfähig sind. Den Junglarven ist ein Überleben nur dann möglich, wenn sie nach dem Schlüpfen an der Bodenoberfläche Seitenwurzeln der Wirtspflanze erreichen können. Die weitere Larvenentwicklung wiederum kann nur vollendet werden, wenn nach der 1. Häutung die Larven Speicherwurzeln auffinden und in sie eindringen können.

Wurzelbilder von *Daucus carota* zeigen eine intensive Seitenwurzelbildung auch in geringer Bodentiefe (Abb. 17).

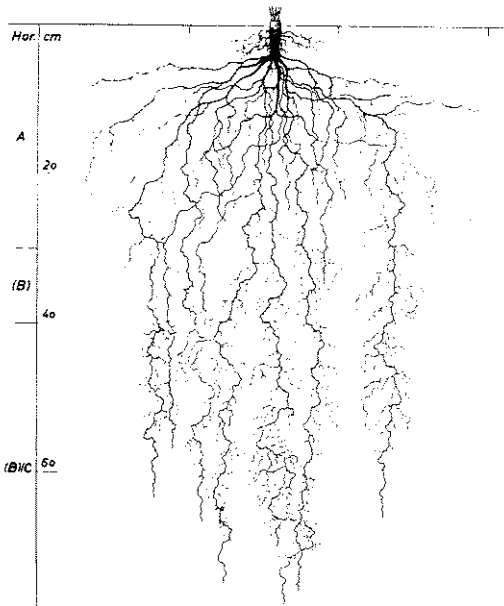


Abb. 17:

Wurzelsystem von *Daucus carota* (Wilde Möhre) in einem leichten Lehmboden
(aus KUTSCHERA 1960)

In einem Möhrenbestand mit 30 cm Reihenabstand (Sorte 'Gonsenheimer Treib' auf humosem Lehm Boden) wurde nach Freilegung des Wurzelsystems bis etwa 15 cm Bodentiefe festgestellt, daß der gesamte Reihenzwischenraum relativ stark von Seitenwurzeln erster und höherer Ordnung durchwachsen war (Abb. 18).

Abb. 18: Ausgewaschene Wurzelsysteme in einem Möhrenbestand (Sorte 'Gonsenheimer Treib', 30 cm Reihenabstand; humoser Lehm).

Das Bodenprofil ist quer zu den Pflanzenreihen bis 15 cm Tiefe freigelegt.

Alter der Pflanzen: ca. 8 Wochen



Aufgrund der erhaltenen Wurzelbilder war zu vermuten, daß auch Larven aus reihenfern abgelegten Eiern zumindest Fraßtätigkeit an Seitenwurzeln aufnehmen können (erste Befallsphase). Ob diese Larven auch in der Lage sind, zur Hauptwurzel vorzudringen, sollte im Freiland- und Laborversuch geprüft werden.

Methoden

a) Freilandversuch

Auf der Versuchsfläche wurden Kleinparzellen (Möhren 'Gonsenheimer Treib') in Form von jeweils zwei 50 cm langen Parallelreihen (30 cm Abstand) angelegt. Der Abstand zwischen den Parzellen betrug 60 cm. Um natürlichen Befall zu verhindern, wurde über die Versuchsfläche ein begehrbarer Käfig gestellt, dessen Wände und Decke mit Saran-Gewebe (1 mm Maschenweite) bespannt waren. Die Parzellen wurden mit jeweils 10 x 50 Eiern, gleichmäßig über die Reihengänge verteilt, belegt (4 Versuchswiederholungen). Die Eiablageentfernungen betrugen 0, 5, 10 und 15 cm (bezogen auf die Ausgangsreihe [a]), entsprechend 30, 25, 20 oder 15 cm (bezogen auf die Nachbarreihe [b]). Zum Zeitpunkt der Belegung waren die Pflanzen 9 Wochen alt. Die Versuchsauswertung erfolgte 6 Wochen später durch Befallsermittlung.

b) Laborversuch

Um störende Einflüsse (Bodenverdichtungen, Feuchte- und Temperaturwechsel, unterschiedliche Pflanzengröße) auszuschalten und um Hinweise auf die Larvenentwicklungsraten zu erhalten, wurde zur gleichen Fragestellung ein Klimakammerversuch durchgeführt. Die hierbei verwendeten Möhren (Sorte und Alter wie beim Freilandversuch) waren nach gleichem Speicherwurzelvolumen ausgesucht und in zwei Reihen (30 cm Abstand, jeweils 7 Pflanzen) in Bodenschalen (40x30x20 cm) eingepflanzt. Der Boden war im Verhältnis 1:1 mit Sand gemischt und auf $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ temperiert. Die Belegung mit 40 Eiern/Pflanze bzw. 280 Eiern/Schale erfolgte 2 Wochen nach dem Pflanztermin in 6facher Wiederholung. Die Eiablageentfernungen entsprachen denen des Freilandversuches (0, 5, 10, 15 cm zu Ausgangsreihe [a] bzw. 30, 25, 20, 15 cm zur Nachbarreihe [b]).

Neben der Bonitierung befallener Pflanzen wurde 6 Wochen nach der Eiablage gesondert für jede Reihe die Puppenzahl ermittelt (Auswaschung aus den jeweils in Schalenmitte

halbierten Erdblöcken). Der Berechnung der Larvenentwicklungsraten liegen die Zahlen der tatsächlich geschlüpften Eilarven zugrunde, die durch Ermittlung der Eimortalität 2 Wochen nach Belegung bestimmt wurden.

Ergebnisse

a) Freilandversuch

Die in Tab. 9 wiedergegebenen Resultate der Befallsermittlung zeigen, daß bei sämtlichen Versuchsparzellen Schadfraß sowohl in der mit Eiern belegten Ausgangsreihe [a] als auch in der benachbarten Reihe [b] auftrat. Jedoch nahm die Anzahl befallener Pflanzen mit steigender Eiablageentfernung signifikant ab. Wurden die Eier in der Mitte zwischen beiden Reihen in den Boden eingesetzt (15 cm Entfernung), so zeigten noch mehr als die Hälfte aller Pflanzen Larvenfraßschäden.

Tab. 9: Anteil befallener Pflanzen und mittlere Wurzelfrischgewichte in Reihe a (Bezugsreihe für die Eiablage) und Reihe b (Nachbarreihe) bei unterschiedlicher Eiablageentfernung (Freilandversuch; 4 Wiederholungen)

| Eiablageentfernung zur Ausgangsreihe (a) in cm | % befallene Pflanzen in Reihe | | Wurzelfrischgewichte (\bar{x} in g) der Pflanzen in Reihe | | | | | |
|--|-------------------------------|------|--|------------|----------------------------|----------|------------|----------------------------|
| | a | b | a | | | b | | |
| | | | befallen | unbefallen | Diff. signif. ¹ | befallen | unbefallen | Diff. signif. ¹ |
| 0 | 88,7 | 37,7 | 74,8 | 55,9 | *** | 68,2 | 58,2 | *** |
| 5 | 82,5 | 46,0 | 70,3 | 57,0 | *** | 72,6 | 60,1 | *** |
| 10 | 71,3 | 49,8 | 76,6 | 58,2 | *** | 69,9 | 61,0 | *** |
| 15 | 56,0 | 52,4 | 74,7 | 59,8 | *** | 77,3 | 63,9 | *** |

GD 0,05 befallene Pflanzen: 11,8%

¹ Differenz signifikant nach t-Test (***: P=0,001)

Eine Ermittlung der durchschnittlichen Wurzelfrischgewichte (s. Tabelle) ergab hochsignifikante Unterschiede zwischen befallenen und unbefallenen Möhren. Offenbar werden demnach Pflanzen mit größerem Speicherwurzelvolumen von den Larven bevorzugt oder von ihnen leichter bei Wanderung im Boden aufgefunden. KÖRTING (1940) und ELLIS et al. (1978) stellten ebenfalls bei Befallsermittlungen im Freiland fest, daß befallene Möhren häufig ein höheres Wurzelgewicht aufweisen als unbefallene. Zum gleichen Resultat gelangt man, wenn die von MISSONNIER et al. (1968) bei Insektizidversuchen nach Gewicht und Anzahl bonitierten Befallsprozente verglichen werden.

Die im Freilandversuch mit Abschirmung gegen natürlichen Befall erhaltenen Ergebnisse zeigen, daß die Befallswahrscheinlichkeit größerer Pflanzen nicht nur - wie KÖRTING und ELLIS et al. vermuten - durch mehr Blattmasse und dadurch stärkere Anlockung der Weibchen erhöht wird, sondern auch dadurch, daß die Larven größere Hauptwurzeln häufiger auffinden.

b) Laborversuch

Die im Freilandversuch festgestellte Abhängigkeit der Befallsfähigkeit von der Eiablageentfernung bestätigte sich auch im Laborversuch. Zusätzliche Information lieferte die Ermittlung der Puppenverteilung und der Larvenentwicklungsraten im Bereich beider Pflanzenreihen (Tab. 10).

Im Laborversuch wurden insgesamt höhere Befallswerte festgestellt als im Freilandversuch. Es ist anzunehmen, daß dieser Unterschied durch günstigere Befalls- und Entwicklungsbedingungen verursacht wurde (konstante Bodentemperatur und -feuchtigkeit, gleichmäßig große Speicherwurzeln, lockerer Boden).

Tab. 10: Anteil befallener Pflanzen, Larvenentwicklungsrate und Puppenverteilung im Bereich der Reihe a (Bezugsreihe für die Eiablage) und der Reihe b (Nachbarreihe) bei unterschiedlicher Eiablageentfernung (Laborversuch; 6 Wiederholungen)

| Eiablageentfernung zur Ausgangsreihe (a) in cm | % befallene Pflanzen in Reihe | | Verteilung (%) der Puppen auf Reihe | | Differenz signifikant ¹ | Larvenentwicklungsrate (%) total |
|--|-------------------------------|------|-------------------------------------|------|------------------------------------|----------------------------------|
| | a | b | a | b | | |
| 0 | 99,1 | 78,6 | 88,6 | 11,4 | *** | 23,4 |
| 5 | 98,8 | 87,5 | 81,2 | 18,8 | *** | 20,4 |
| 10 | 92,3 | 93,0 | 70,9 | 29,1 | *** | 17,0 |
| 15 | 91,7 | 92,2 | 49,0 | 51,0 | n.s. | 11,6 |

GD 0,05 befallene Pflanzen: 7,2%
 GD 0,05 Larvenentwicklungsrate: 3,1%

¹ Differenz signifikant nach t-Test (***: P=0,001)

Wiederum nahm die Anzahl befallener Pflanzen mit steigender Eiablageentfernung signifikant ab. Gleiche Tendenz zeigten die Larvenentwicklungsraten, die durch Auswaschung der Puppen im Bereich der Ausgangsreihe [a] und der benachbarten Reihe [b] ermittelt wurden. Bei Eiablagedistanzen zwischen 0 und 10 cm wurden neben den Reihen [a] hochsignifikant mehr Puppen gefunden als im Bereich der Nachbarreihen. Die Mehrzahl der Larven muß sich demnach in Pflanzen der Reihen [a] entwickelt haben. Bei Eiablage in der Mitte zwischen beiden Reihen (15 cm) wurden gleiche Puppenzahlen neben diesen festgestellt.

Der sowohl im Freilandversuch als auch im Laborversuch unerwartet hohe Befall der Nachbarreihen [b] ließ auf eine Fähigkeit der Larven schließen, auch größere Kriechstrecken im Boden zu überwinden. Es wurde versucht zu klären, in

welcher Phase der Larvenentwicklung die Reihen [b] befallen werden. Zu diesem Zweck wurden an Stichproben von Speicherwurzeln die in der Rinde von den Larven verschiedenen Alters angelegten Bohrlöcher gemessen (Tab. 11).

Tab. 11: Durchmesser von Bohrlöchern, die von Larven in den Speicherwurzeln der Ausgangsreihe [a] und der benachbarten Pflanzenreihe [b] angelegt wurden (\bar{x} aus 2 x 20 Messungen je Eiablageentfernungs-Variante)

| Eiablageentfernung zur Ausgangsreihe (a) in cm | Bohrlochdurchmesser (\bar{x} in mm) an Speicherwurzeln in Reihe | | Differenz signifikant ¹ |
|--|--|------|------------------------------------|
| | a | b | |
| 0 | 0,58 | 0,78 | *** |
| 5 | 0,41 | 0,63 | ** |
| 10 | 0,62 | 0,63 | n.s. |
| 15 | 0,60 | 0,62 | n.s. |

¹ nach t-Test (***: P=0,001; **: P=0,01)

Bei Eiablageentfernungen von 0 und 5 cm ($\hat{=}$ 30 und 25 cm Entfernung zu Reihe [b]) war der mittlere Bohrllochdurchmesser in Speicherwurzeln der Reihe [b] hochsignifikant größer als in solchen der Reihe [a]. Es ist daher anzunehmen, daß der Befall der Nachbarreihen durch ältere Larven verursacht wird, die nach Fraß an der Ausgangsreihe zu diesen überwechseln.

4.3 Beziehungen zwischen Befallsdruck und Ausmaß der Schädigung durch Larvenfraß

Methode

Der Versuch wurde Ende Juni in einem begehbaren Freilandkäfig angelegt, der zur Abschirmung des natürlichen Befalls diente. Wände und Decke waren mit Saran-Gewebe (1 mm Maschenweite) bespannt. Der im Käfig kultivierte Möhrenbestand (Sorte 'Gonsenheimer Treib'; Reihenabstand 40 cm) wurde vor Versuchsbeginn innerhalb der Pflanzenreihen so vereinzelt, daß voneinander getrennte 60 cm lange Reihenabschnitte mit je 12 Pflanzen (= 1 Wiederholung) entstanden. Die Pflanzengruppen wurden mit aus der Zucht stammenden Eiern belegt, indem diese auf Filterpapierstückchen in den Boden in Pflanzennähe (etwa 5 mm tief) eingesetzt wurden. Die Befallsdruckstufen betragen 5, 10, 20, 40, 60, 80, 100 und 200 Eier je Pflanze. Der Versuch wurde 6fach wiederholt. Wegen der begrenzten Zuchtproduktivität konnten die Wiederholungen sukzessive nur im Abstand von 3 Tagen mit Eiern besetzt werden. Die jeweilige Eimortalität wurde durch Entnahme der Eier bzw. Eihüllen (Stichproben von 300 Eiern je Wiederholung) 2 Wochen nach dem Einsetztermin bestimmt.

4 Wochen nach Ansetzen der Eier wurden die Möhren gezogen, bis auf das jüngste Blatt entlaubt und für weitere 3 Wochen bei 20°C in sandgefüllte Schalen bis zur Verpuppung der Larven eingebettet. Bei der Vereinzlung der Pflanzen zu Versuchsbeginn, nach Aberntung und am Ende der 7wöchigen Versuchsdauer wurden die durchschnittlichen Wurzelgewichte ermittelt.

Zur weiteren Untersuchung der Schadwirkung wurde außerdem die Zahl der Puppen je Wiederholung (12 Pflanzen) erfaßt und die Intensität des Schadfraßes an den Möhren nach folgendem Schema bonitiert:

- Befallsklasse 1: Pflanzen ohne Schadfraß
- Befallsklasse 2: schwach befallene Pflanzen
- Befallsklasse 3: stark befallene Pflanzen.

In Befallsklasse 1 wurden nur solche Speicherwurzeln eingeordnet, die keine Fraßgänge aufwiesen. Schwache oberflächliche Befallsspuren (s. S. 46) wurden hierbei toleriert. Pflanzen, bei denen der Speicherwurzelkörper bis zu etwa einem Viertel mit Minen durchsetzt war, wurden Klasse 2 zugeordnet. Hierbei wurde das befressene Volumen der Speicherwurzel nach Durchschneiden (2 Längsschnitte) geschätzt. Wurden in mehr als einem Viertel des Wurzelkörpers Fraßgänge gefunden, erfolgte die Einstufung nach Befallsklasse 3.

Ergebnisse

Das mittlere Wurzelfrischgewicht betrug zu Versuchsbeginn 46,7 g/Pflanze, bei Entnahme aus dem Boden 77,3 g/Pfl. und am Ende der 7wöchigen Versuchsdauer 69,9 g/Pfl.. Der während der letzten 3 Versuchswochen verzeichnete Frischsubstanzverlust wurde durch erhöhte Dissimilation sowie Wasserverlust nach Umpflanzung, vereinzelt auch durch sekundäre Fäulnis im Bereich von Fraßgängen verursacht.

Die Zunahme an Wurzelmasse bis zum Erntetermin zeigte bei den geprüften Befallsdruckstufen keine signifikanten Unterschiede.

Das aufgrund der Fraßbonitierung definierte Ausmaß der Wurzelschädigung nahm bei den niedrigen Befallsdruckstufen bis 40 Eier/Pfl. signifikant zu (Abb. 19). Mithilfe des X^2 -Tests (Tab. 12) nach Bonitierung der Pflanzen in drei Befallsklassen wurde festgestellt, daß eine weitere Erhöhung des Befallsdrucks (>40 Eier/Pfl.) keine größere Schadwirkung verursachte.

Das zur Bemessung des durch Möhrenfliege verursachten Schadens wichtigste Kriterium ist der Anteil befallener Pflanzen zum Erntezeitpunkt. Tab. 13 zeigt, in welchem Maße dieser durch die Anzahl der je Pflanze abgelegten Eier beeinflußt wurde.

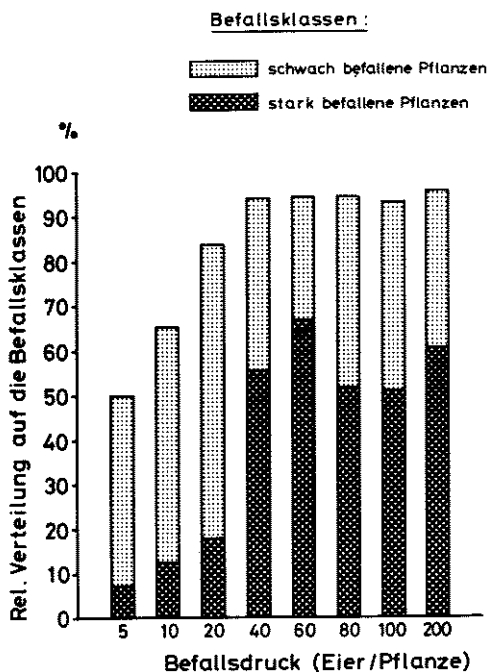


Abb. 19:

Anteil befallener Pflanzen und Ausmaß der Schädigung durch Larvenfraß in Abhängigkeit vom Befallsdruck (Eier/Pflanze)

Durchschnittliche Zahl bonitierter Pflanzen pro Befallsdruckstufe:

70 (69-72)

Mittleres Wurzelfrischgewicht/Pfl.:

46,7 g (Versuchsbeginn) bzw. 77,3 g (Versuchsende)

(Freilandversuch mit Abschirmung gegen natürlichen Befall; 6 Wiederholungen)

Tab. 12: Statistische Analyse der Daten zum Einfluß des Befallsdrucks auf die Schädigung des Möhrenfliegen-Befalls.

Die χ^2 -Werte gelten für eine Stichprobengröße von durchschnittlich 70 Pflanzen je Befallsdruckstufe.

Befallsklassen (s. Methode und Abb. 19):

1 = ohne Befall 2 = schwacher Befall 3 = starker Befall

| Erhöhung des Befallsdrucks (Eier/Pflanze) | χ^2 | Irrtumswahrscheinlichkeit |
|--|----------|---------------------------|
| 5 → 10 | 5,07 | 0,1 > P > 0,05 |
| 10 → 20 | 9,02 | 0,05 > P > 0,01 |
| 20 → 40 | 31,58 | 0,001 > P |
| 40 → 60 | 2,65 | 0,5 > P > 0,3 |
| 60 → 80 | 5,06 | 0,1 > P > 0,05 |
| 80 → 100 | 0,09 | 0,975 > P > 0,95 |
| 100 → 200 | 2,05 | 0,5 > P > 0,3 |

Tab. 13: Einfluß des Befallsdrucks auf den Anteil befallener Pflanzen zum Erntetermin, die Zahl der Puparien je Einzelpflanze und die Entwicklungsrate der Möhrenfliege bis zur Puppenbildung.

Mittleres Wurzelfrischgewicht bei Versuchsbeginn 46,7 g/Pfl., bei Aberntung 77,3 g/Pfl.

(Freilandversuch mit Abschirmung gegen natürlichen Befall; 6 Wiederholungen)

| Befallsdruck (Eier/ Pfl.) | Befallene Pflanzen (%) | Anzahl Puparien/ Pfl. | Entwicklungsrate (%) | |
|---------------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------|-------------------------------------|
| | | | Ei → Puppe | L ₁ → Puppe ¹ |
| 5 | 50,0 | 0,5 | 9,7 | 13,6 |
| 10 | 65,3 | 0,3 | 3,3 | 4,8 |
| 20 | 83,9 | 0,7 | 3,4 | 4,8 |
| 40 | 94,2 | 1,6 | 4,1 | 5,9 |
| 60 | 94,4 | 2,4 | 4,0 | 5,8 |
| 80 | 94,5 | 2,6 | 3,2 | 4,5 |
| 100 | 93,5 | 2,1 | 2,2 | 2,9 |
| 200 | 95,7 | 3,0 | 1,6 | 2,3 |

Grenzdifferenzen (P=0,05):

- Befallene Pflanzen: 8,1%
- Anzahl Puparien/Pfl.: 0,9
- Entwicklungsrate Ei → Puppe: 2,5%
- Entwicklungsrate L₁ → Puppe: 7,0%

¹ = Entwicklungsrate korrigiert unter Berücksichtigung der Eimortalität

Bereits bei einem Befallsdruck von 5 Eiern/Pflanze wies die Hälfte aller Pflanzen Schadfraß auf; 40 Eier/Pfl. waren notwendig, um bei 95% der Pflanzen Fraßschäden hervorzurufen. Eine weitere Steigerung der Eizahl erzielte keinen höheren Anteil befallener Pflanzen; durchschnittlich 5% der

Speicherwurzeln hatten keine Schadsymptome.

Die pro Einzelpflanze erhaltenen Puppenzahlen (Tab. 13) zeigten ebenfalls eine signifikante Zunahme lediglich bis zu einer Besatzdichte von 40 Eiern/Pfl.. Obwohl der Befallsdruck im Versuch um das 40fache gesteigert wurde (5...200 Eier/Pfl.), erhöhte sich die entsprechende Anzahl der je Pflanze erhaltenen Puppen nur um etwa das 6fache (0,5...3,0 Puppen/Pfl.). Die angegebene absolute Höhe der Puppenzahlen je Einzelpflanze ist nur als Annäherungswert aufzufassen, da bei Entfernen der Möhren aus dem Boden nicht sämtliche entwicklungsfähigen Larven sich in den Speicherwurzeln befanden - bedingt durch Wanderung im Boden - und daher nicht quantitativ erfaßt werden konnten.

Die Annahme, daß bei den höheren Befallsdruckstufen (> 40 Eier/Pfl.) während der zweiten Befallsphase infolge Nahrungsmangels relativ mehr Larven die Wirtspflanze verliesen als bei den niedrigen, kann aus folgenden Gründen mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden:

Bei einem Besatz von 200 Eiern/Pfl. betrug die höchste Anzahl erhaltener Puppen bei einer Wiederholung (=12 Pfl.) 52, entsprechend einem Durchschnitt von 4,3 Puppen/Einzelpflanze. Hierbei waren die Speicherwurzeln nicht in solchem Maße befallen, daß Nahrungsmangel auftreten konnte. Insgesamt wurden bei Besatzdichten von 40...200 Eiern/Pfl. im Mittel 43% aller Pflanzen nur schwach oder überhaupt nicht befallen. Auch in diesen Fällen ist also Nahrungsmangel während der zweiten Befallsphase auszuschließen. Grundsätzlich bieten ausreichend große Speicherwurzeln (im Versuch 47-77 g) genügend Nahrung für eine weitaus größere Zahl von Larven als im Freilandversuch ermittelt wurde. In der Laborzucht ließen sich an etwa 50 g schweren Möhren selbst dann mehr als 10 Puppen/Pfl. produzieren, wenn - bei entsprechender Zuchtmethode (s. S. 11) - sich die gesamte Larvenentwicklung in diesen vollzog. BOHLEN (1967) nennt Zahlen zwischen etwa 7 und 30 Puppen/Pfl. unter Zuchtbedingungen, stellte jedoch bei sehr starkem Fraß zum

Teil Notverpuppung fest. NATON (1971) erhielt mit nur 10-20 g schweren Möhrenstücken je nach Zuchtmethode 5 Puppen und mehr.

Bei der Analyse der Versuchsergebnisse erwies es sich als notwendig, bei der Berechnung der Entwicklungsraten bis zur Verpuppung die durch Eisterilität, Temperatur und Feuchtigkeit variierende Eimortalität zu berücksichtigen. Diese schwankte während des Zeitraumes, in dem die künstliche Belegung erfolgte, zwischen 21,2% und 47,4%. Die aus der Puppenzahl errechneten Entwicklungsraten (Tab. 13) wiesen unter dem Einfluß verschieden hohen Befallsdrucks bis auf eine Ausnahme keine statistisch gesicherten Unterschiede auf. Daß sich bei einer Soll-Besatzdichte von 5 Eiern je Pflanze eine signifikant höhere Entwicklungsrate ergab, ist vermutlich auf die im Verhältnis zur vorgegebenen geringen Eizahl stark variierende Zahl von Puppen/Pfl. zurückzuführen ($\text{Entwicklungsrate} = \text{Quotient aus Puppenzahl und Eizahl/Pflanze} \times 100$). Möglicherweise kamen bei der sehr niedrigen Besatzdichte auch die Abweichungen von der mittleren Eimortalität stärker zum Tragen als bei größeren Eizahlen.

Die Larvenentwicklungsraten (korrigierte Raten unter Berücksichtigung der Eimortalität) betragen im Durchschnitt etwa 5% und erwiesen sich als weitgehend unabhängig vom Befallsdruck. Für Freilandverhältnisse im allgemeinen kann die angegebene Larvenentwicklungsraten wegen der Vielzahl von Faktoren, die diese zu beeinflussen vermögen, nur als grober Anhaltswert dienen.

5. Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung

Feuchtigkeitsgehalt und Temperatur des umgebenden Mediums sind die wichtigsten abiotischen Einflüsse, die die Lebensvorgänge der Präimaginalstadien der Möhrenfliege bestimmen. Die relativ starken Abundanzschwankungen des Schädlings sind Gegenstand einer Reihe von Veröffentlichungen. Die Bedeutung von Witterung und Mikroklima als abundanzdynamische Faktoren wurden u.a. untersucht von BOURNE & WHITCOMB (1932, 1934), KÖRTING (1940), PETHERBRIDGE et al. (1942), LABEYRIE (1956), VAN'T SANT (1961), SCHUPHAN & HENTSCHEL (1965), STÄDLER (1967), BIERNAUX (1968) und COPPOCK (1974). Detaillierte Angaben zum Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur auf die Puppen- und Imaginalstadien finden sich bei STÄDLER (1970) bzw. WAKERLY (1963, 1964).

Untersuchungen zur Entwicklungsabhängigkeit des Eistadiums und des Larvenstadiums von abiotischen Umwelteinflüssen wurden von KÖRTING (1940) und VAN'T SANT (1961) durchgeführt. Die Versuchsergebnisse beider Autoren basieren jedoch auf Arbeiten mit sehr begrenzten Individuenzahlen, da bis 1963 keine rationelle Zuchtmethode entwickelt war (McCLANAHAN & NIEMCZYK 1963). Darüberhinaus finden sich einige Angaben in späteren Veröffentlichungen, und zwar vorwiegend Beschreibungen von Laborzuchten (NATON 1966, 1968 b, 1971; BOHLEN 1967; STÄDLER 1971 a). Kenntnisse über die Entwicklung insbesondere des Eistadiums bei Wechselklima und unter Freilandverhältnissen liegen bisher nicht vor.

Die im folgenden dargestellten Laboruntersuchungen wurden in Hygrostaten bzw. Reihenthermostaten durchgeführt; die Charakterisierung von Wechseltemperatureinflüssen erfolgte aufgrund von Labor- und Gewächshausversuchen. Die Freilandergebnisse wurden am selben Standort (Hürth-Fischenich) in zwei aufeinanderfolgenden Versuchsjahren gewonnen.

5.1 Feuchtigkeit

5.1.1 Einfluß des Wasser-Aggregatzustandes auf die Embryonalentwicklung

Die Eistadien verschiedener Insektenarten sind in der Lage, Wasser aus ihrer Umgebung zu absorbieren (BUXTON 1932; EDNEY 1957; WIGGLESWORTH 1965). Durch Absorption flüssigen Wassers aus dem Boden wird beim Maikäfer *Melolontha melolontha* (SCHUCH 1938; VOGEL 1950), beim Gartenlaubkäfer *Phyllopertha horticola* (LAUGHLIN 1957) und beim Rapserdflöhen *Psylliodes chrysocephala* (KAUFMANN 1941) erst die Embryonalentwicklung ermöglicht. Der gleiche Vorgang wurde bei Eiern von *Gryllulus (Acheta) commodus* (BROWNING 1953), *Locusta migratoria* (ROONWAL 1936) und *Poekilocerus pictus* (PARIHAR 1971) nachgewiesen. Durch Absorption von Wasserdampf aus der Luft gleichen die Eier verschiedener Lepidopteren-Arten Wasserverluste aus (LUDWIG 1945).

Im Versuch sollte geprüft werden, ob auch die Eier der Möhrenfliege während der Embryonalentwicklung Kontakt mit flüssigem Wasser aus dem Boden benötigen und ob durch Absorption die Wasserbilanz des Eistadiums beeinflußt wird.

Methode

Jeweils 100 Eier wurden in Feuchtkammern bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ und Dauerdunkel gehalten, und zwar

- a) auf angefeuchtetes Filterpapier (aschefrei) mit dünnem Wasserfilm ausgelegt,
- b) in Wasser schwimmend und
- c) auf trockenen Glasplatten.

Die Versuche wurden mit 4 Wiederholungen durchgeführt. Um einen möglichen Einfluß der Wasserqualität zu berücksichtigen, wurde für die Versuchsvarianten a und b, bei denen die

Eier mit flüssigem Wasser in Kontakt kamen, sowohl Leitungswasser als auch destilliertes Wasser verwendet. In den Feuchtkammern herrschte eine relative Luftfeuchtigkeit von 100%. Kondensat wurde von den Deckeln entfernt, um Abtropfen zu vermeiden. Bei Versuchsvariante c trat an den Glasplatten selbst, auf denen die Eier lagen, keine Kondensatbildung auf. Die Ermittlung der Larvenschlüpfraten erfolgte nach 10 Tagen.

Ergebnisse

Die Larvenschlüpfraten zeigten zwischen den Versuchsvarianten keine signifikanten Unterschiede (Tab. 14). Auch die Wasserqualität beeinflusste bei den Versuchsvarianten a und b die Schlüpfraten nicht unterschiedlich.

Tab. 14: Einfluß des Wasser-Aggregatzustandes auf die Embryonalentwicklung

Versuchsdauer: 10 Tage Temperatur: 20° + 0,5°C
n = 100 Eier in 4facher Wiederholung

| | Versuchsvariante | | |
|------------------------------|---------------------------|----------------------|--|
| | a | b | c |
| Behandlung der Eier | auf feuchtem Filterpapier | in Wasser schwimmend | auf trockener Glasplatte bei 100% r.F. |
| Larvenschlüpf- raten in % | 75,3 | 74,0 | 71,2 |
| GD 0,05 Schlüpfrate: | 7,7% | | |

Die bei 100% r.F. aufbewahrten Eier (Variante c) wurden nach wenigen Stunden undurchsichtig, bedingt durch fehlenden Kontakt der Eihülle mit flüssigem Wasser. Die Schlüpfbarkeit der Eilarven wurde durch diese Erscheinung bei wassergesättigter Atmosphäre allerdings nicht beeinträchtigt. Wurden

solche Eier erneut mit Wasser in Kontakt gebracht, erlangten die meisten ihre Transparenz wieder.

Eine mit Vergrößerung des Eivolumens verbundene Wasseraufnahme aus dem umgebenden Substrat ist den Möhrenfliegeniern in der Regel weder möglich, noch ist sie für deren Entwicklung notwendig. Werden die Wasserreserven des Eies nicht durch Transpiration vermindert, so sind sie für eine normale Entwicklung des Embryos ausreichend. Eine stärkere Zunahme des Eivolumens (etwa um das Doppelte) konnte nur bei wenigen Eiern und lediglich bei solchen festgestellt werden, die steril oder in frühem Embryonalstadium abgestorben waren.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die Eier der Möhrenfliege für ihre Entwicklung keinen Kontakt mit flüssigem Wasser benötigen.

5.1.2 Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Embryonalentwicklung

Bei vielen Insekteneiern, die nicht permanent in flüssigen Medien leben, kann die Luftfeuchtigkeit sowohl die Entwicklungsrate als auch die Dauer der Entwicklung beeinflussen (BUXTON 1932). ZWÖLFER (1931) konnte diese Zusammenhänge beispielsweise bei Eiern von *Panolis flammea* finden, GÖSSWALD (1936) bei *Diprion pini*, SCHWERDTFEGER (1936) bei *Dendrolimus pini*, MADGE (1956) bei *Oncopera fasciculata*, SCHUCH (1938) bei *Melolontha melolontha*, HOWE & BURGESS (1953) bei *Ptinus tectus* und EVANS (1934) bei *Lucilia sericata*. Im allgemeinen sind die Optima für beide Entwicklungskriterien (Schlüpfrate und Dauer) bei geringem Sättigungsdefizit der Luft gegeben. Bei einigen Insektenarten liegt jedoch das Entwicklungsoptimum für die Eistadien mehr oder weniger weit unterhalb von 100% r.F.. ZWÖLFER (1931) konnte z.B. bei Eiern der Kieferneule *Panolis flammea*, die frei an die

Wirtspflanze abgelegt werden, nachweisen, daß die Mortalität sowohl bei niedrigen relativen Luftfechtigkeiten (unterhalb 40%) als auch wiederum bei hohen (über 90%) stark zunimmt. Die Entwicklung der Eistadien von Diebskäfern der Gattung *Ptinus* verzögert sich deutlich mit Erhöhung der relativen Luftfeuchtigkeit (HOWE & BURGESS 1953).

Eier der Möhrenfliege lagern während der Embryonalentwicklung auf der Bodenoberfläche oder werden zwischen Bodenpartikel abgelegt. Die in dieser Zone herrschende Luftfeuchtigkeit wird maßgeblich von der Temperatur, dem Sättigungszustand und dem Wasserdampfdruck bestimmt (BERENYI 1967). Messungen des Feuchteprofils unmittelbar über der Bodenoberfläche bzw. zwischen den Bodenaggregaten an der Oberfläche stoßen auf technische Schwierigkeiten und sind unpräzise (GEIGER 1961; BERENYI 1967). Feuchtemessungen in der bodennahen Luftschicht ergaben bis zu etwa 60% r.F. (ROSSI 1933; FRANSSILA 1936) und weniger (RAMDAS & KATTI 1937). Aufgrund dieser Beobachtungen kann vermutet werden, daß Möhrenfliegenlarven unter dem Einfluß verschiedener Faktoren (Sonneneinstrahlung, Lufttemperatur, Wind, Verdunstungsverhältnisse des Bodens) schwankenden Luftfechtigkeiten ausgesetzt sind. Im folgenden soll dargestellt werden, in welchem Maße die relative Luftfeuchtigkeit auf die Eimortalität und Dauer der Embryonalentwicklung bei der Möhrenfliege Einfluß nimmt.

5.1.2.1 Eimortalität

Methode

In Präparategläsern wurden bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ über Glycerin-Wasser-Gemischen verschiedene relative Luftfechtigkeiten zwischen 35% und 100%¹ in Stufen von etwa 5% r.F. eingestellt. Die Zahl der Beobachtungen ($\hat{=}$ r.F.-Stufen) betrug 25.

¹ 100% r.F. = nur aq. dest.

In die Behälter wurden in offene Petrischalen pro r.F.-Stufe 100 Eier für 15 Tage bei Dauerdunkel eingesetzt. Nach Versuchsende wurde die Eimortalität ermittelt.

Ergebnisse

Wie bei vielen anderen Insektenarten, deren frühe Entwicklungsstadien sich nicht in flüssigen Medien entwickeln, zeigte sich auch bei Eiern der Möhrenfliege, daß deren Entwicklung deutlich vom Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft abhängt. In Abb. 20 ist dargestellt, welchen Einfluß die relative Luftfeuchtigkeit bei Konstanthaltung während der gesamten Embryonalentwicklung auf die Eimortalität ausübt.

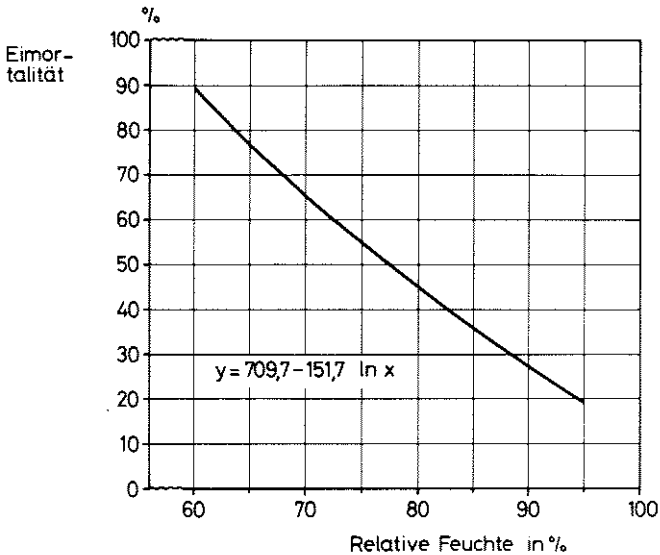
Abb. 20: Eimortalität unter dem Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit (r.F. = konst.)

Versuchsdauer: 15 d
Temperatur: $20^{\circ} + 0,5^{\circ}\text{C}$
Anzahl Eier/r.F.-Stufe: 100

$N = 25$ $r^2 = 0,82$

Regressionsgleichung: $y = a + b \ln x$

[Anpassung der Regressionskurve an die empirischen Werte signifikant ($P=0,05$)]



Bei relativen Luftfeuchtigkeiten unter 60% schlüpften nur noch wenige Eilarven; die meisten Tiere starben in einem verhältnismäßig frühen Embryonalstadium ab. Hingegen hatten diejenigen, die bei höheren Feuchtigkeitswerten (über 70%) nicht schlüpften, zu einem höheren Prozentsatz (22-67% der Eier) annähernd die gesamte Embryonalentwicklung durchlaufen. Als Kriterium hierfür galt das Stadium nach der Sklerotisierung des Cephalopharyngealskeletts, das sich unschwer unter dem Binokular definieren läßt (Abb. 21).

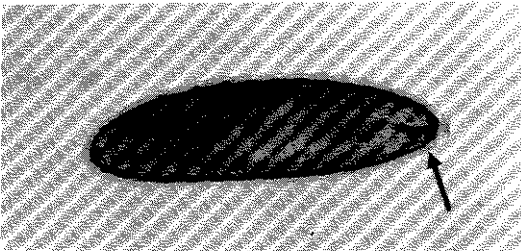


Abb. 21:

Möhrenfliegenei bei beendeter Embryonalentwicklung. Die Sklerotisierung des Cephalopharyngealskeletts (Pfeil) ist abgeschlossen.

FINCH & COAKER (1969) führten bei Eiern der Kleinen Kohlflye *Hylemya (Erioischia) brassicae* den Einfluß von Trockenheit auf die Larvenschlüpftrate mehr auf eine direkte Behinderung des Schlüpfvorganges als auf eine Beeinträchtigung der Embryonalentwicklung zurück. Sie zeigten, daß eine wachsartige subchoriale Membran¹ den Embryo vor Wasserverlust schützt, während das Chorion selbst nur geringen Verdunstungsschutz bietet (HINTON & COLE 1965).

Die trockenheitsbedingte Erhöhung der Eimortalität bei der Möhrenfliege muß in der Hauptsache auf Wasserverlust zurückzuführen sein. Dies machte sich im Versuch durch mehr oder weniger starke Schrumpfung der Eier bemerkbar. Die noch bei verhältnismäßig niedriger Luftfeuchtigkeit schlüpfenden Eilarven blieben zum Teil in der Eihülle stecken (Abb. 22), da sie wegen ihrer hohen Trockenheitsempfindlichkeit schnell abstarben. Möglicherweise spielte auch die physikalische

¹ Serosa-Kutikula (?)

Veränderung des Chorions (s. Ergebnisse zu 5.1.1) nach länger andauernder Trockenheit hierbei eine Rolle.

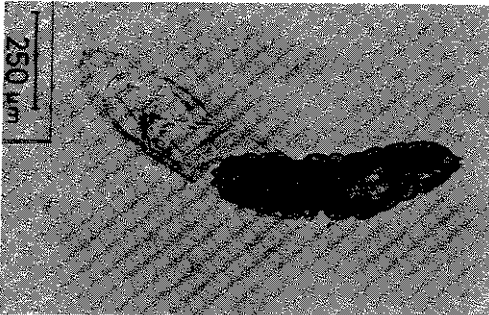


Abb. 22:

Bei niedriger Luftfeuchtigkeit (60% r.F.) während des Schlüpfaktes abgestorbene Eilarve.

5.1.2.2 Dauer der Embryonalentwicklung

Methode

In 5 Feuchtigkeitsstufen (60, 70, 80, 90 und 100% r.F.) wurden jeweils 11 x 100 Eier bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt. Vom 5. bis zum 15. Tag wurden pro r.F.-Stufe täglich Teilmengen von 100 Eiern entnommen und die Larvenschlüpfraten bestimmt. Aus den täglichen Schlüpfraten wurde die durchschnittliche Embryonalentwicklungsdauer berechnet.

Ergebnisse

Eine konstante Einwirkung niedriger Luftfeuchtigkeit führte zu einer deutlichen Verzögerung der Embryonalentwicklung (Abb. 23). Bei 60% r.F. betrug die mittlere Entwicklungszeit etwa 14 Tage, wobei die Mortalitätsrate der Eier stark anstieg (vgl. 5.1.2.1). Die Anpassung der Regressionskurve in Form einer Potenzfunktion erwies sich als hochsignifikant. Die Entwicklungsverzögerung nahm unter dem Einfluß geringer werdender Luftfeuchtigkeit progressiv zu.

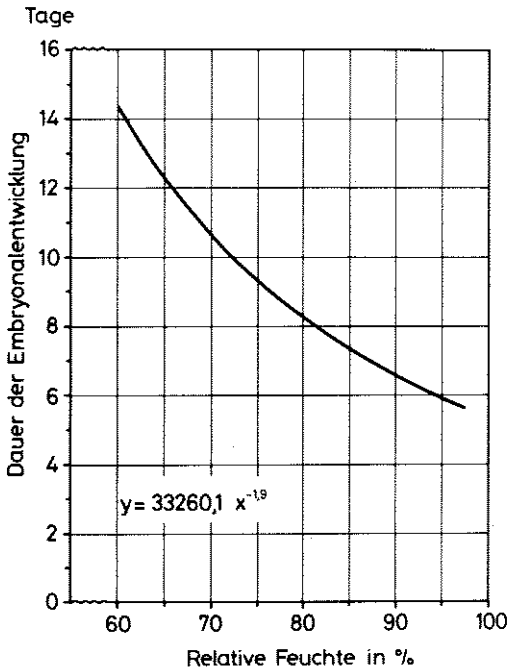


Abb. 23:

Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit (r.F. = konst.)

Versuchsdauer: 15 d
Temperatur: $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$
Anzahl Eier/r.F.-Stufe:
11 x 100

$N = 55$ $r^2 = 0,88$

Regressionsgleichung:

$$y = a x^b$$

[Anpassung der Regressionskurve an die empirischen Werte hochsignifikant ($P=0,01$)]

Ähnliche Beziehungen zwischen Luftfeuchtigkeit und Entwicklungsdauer fand SWAILES (1963) bei Eiern der Kohlfliege. Bei einer Temperatur von 20°C und 3tägiger Haltung unter $46\% \pm 5\%$ r.F. (Eier auf feuchtem Löschpapier) stellte er eine Entwicklungsdauer von 7 Tagen gegenüber einer solchen von 4,3 Tagen bei Aufbewahrung ohne Trockenphase fest.

5.1.3 Einfluß wechselnder Feuchtigkeitsbedingungen

Untersuchungen mit konstanten Luftfeuchtigkeitsverhältnissen können nur begrenzten Aussagewert besitzen, da sie in der Regel nicht die variierenden mikroklimatischen Bedingungen, wie sie im natürlichen Biotop auftreten, berücksichtigen. Es sollte daher versucht werden, den Einfluß wechselnder

Feuchtigkeitsbedingungen auf die Entwicklung des Eistadiums zu erfassen. Im einzelnen galt es, die Eimortalität bei Wechselfeuchte und unterschiedlich langer Einwirkung kritischer Luftfeuchtigkeit zu ermitteln und den Einfluß auf die Embryonalentwicklungsdauer zu definieren.

5.1.3.1 Eimortalität

Methode

Die Versuche wurden in der bereits beschriebenen Weise (s. S. 15) in Präparategläsern über Glycerin-Wasser-Gemischen durchgeführt. Die Temperatur wurde bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ konstant gehalten.

a)

In 6facher Wiederholung wurden jeweils 100 Eier (auf trockene Petrischalen ausgelegt) im 12-h-Rhythmus 15 Tage lang Wechselfeuchten ausgesetzt: 60/100, 70/100, 80/100 und 90/100% r.F.. Zur Kontrolle dienten ständig bei 100% r.F. aufbewahrte Eier.

b)

Die Untersuchungen zum Einfluß konstanter Luftfeuchtigkeiten (5.1.2.1) hatten gezeigt, daß bei etwa 60% r.F. und niedriger fast alle Eier vor dem Schlüpfen der Larven absterben. Der Einfluß der Einwirkungsdauer dieser kritischen Feuchte wurde geprüft, indem jeweils 100 Eier zunächst 0, 1, 2, ..., 15¹ Tage bei 60% r.F. gehalten und anschließend in Feuchtkammern (100% r.F.) überführt wurden. Dieser Versuch wurde ebenfalls 6fach wiederholt. Nach Versuchsende wurde die Mortalitätsrate der Eier bestimmt.

¹ 15 Tage = Kontrolle ohne Feuchtphase

Ergebnisse

a)

Die zur Kontrolle konstant bei wassergesättigter Atmosphäre gehaltenen Eier schlüpften im Durchschnitt zu etwa 86%. Bei Wechselfeuchten von 70/100, 80/100 und 90/100% r.F. wurde keine signifikant erhöhte Eimortalität festgestellt. Erst bei 60/100% r.F. im 12stündigen Wechsel führte der Wasserverlust der Eier zu einer Mortalität von etwa 60%, erreichte jedoch erst spät Letalwirkung, wie der relativ hohe Anteil ausentwickelter Embryonen (nicht geschlüpft) zeigt (Tab. 15).

Tab. 15: Eimortalität und Absterben der Eilarven während des Schlüpfens bei wechselnder relativer Luftfeuchtigkeit (12-h-Rhythmus).

Bei Eiern ohne Schlupf wurde der Entwicklungszustand der Embryonen nach der Sklerotisierung des Cephalopharyngealskeletts bestimmt.

Versuchsdauer: 15 d

Temperatur: 20° ± 0,5°C

Anzahl Eier/r.F.-Stufe: 6 x 100

| R.F. (%) | Eimortalität (%) | Entwickelte Embryonen (nicht geschlüpft) (%) | Beim Schlupf abgestorbene Eilarven in % der geschlüpf- ten |
|-----------------------------|---------------------|--|--|
| 100 (konst.) | 14,4 | 3,2 | 0 |
| 90/100 | 11,7 | 0,6 | 0 |
| 80/100 | 19,6 | 4,7 | 0 |
| 70/100 | 23,2 | 9,7 | 0,8 |
| 60/100 | 61,2 | 19,3 | 21,9 |
| GD 0,05 Eimortalität: 12,3% | | | |

Es wird deutlich, daß bei zwischenzeitlicher Einwirkung hoher Luftfeuchtigkeit der Wasserverlust, den das Ei während der Embryonalentwicklung durch Trockenheit erleidet, geringer ist. In gleicher Weise nimmt die Mortalität der Eier ab. Offenbar wird also das Ausmaß der Eimortalität sowohl durch den Grad der Trockenheit als auch durch die Expositionszeit bestimmt.

b)

In Abb. 24 ist dargestellt, inwieweit die Eimortalität von der Einwirkungsdauer kritischer Luftfeuchtigkeit abhängt.

Abb. 24: Eimortalität in Abhängigkeit von der Einwirkungsdauer kritischer Luftfeuchtigkeit (60% r.F.) bei Expositionszeiten von 0, 1, 2, ..., 15 d und anschließender Überführung in 100% r.F.

Versuchsdauer: 15 d

Temperatur: $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$

Anzahl Eier/Expositionszeit-Variante: 6 x 100

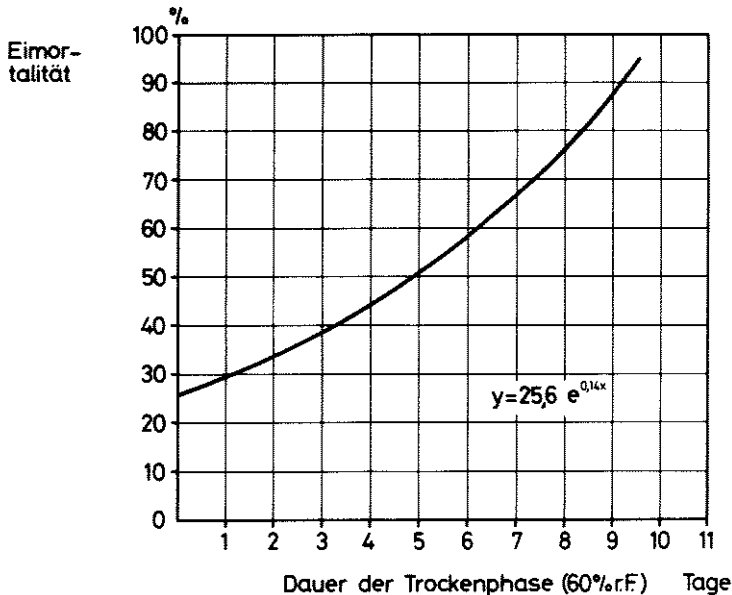
N = 96

$r^2 = 0,78$

Regressionsgleichung:

$$y = a e^{bx}$$

[Anpassung der Regressionskurve an die empirischen Werte signifikant (P=0,05)]



Bei der Auswertung der Daten erfolgte der Ausgleich durch eine Exponentialfunktion der Form

$$y = a e^{bx} \quad (a > 0),$$

wobei sich die Regressionskurve signifikant den empirischen Werten anpaßt. Zur Berechnung wurden nur bei Expositionszeiten von 0-12 Tagen erhaltene Wertepaare einbezogen, da bei einer Einwirkungsdauer von ≥ 13 Tagen ausschließlich 100%ige Mortalität verzeichnet wurde. Der Verlauf der Mortalitätskurve in Form einer Exponentfunktion zeigt, daß der trockenheitsbedingte Wasserverlust in Grenzen toleriert werden kann, sofern niedrige relative Luftfeuchtigkeit nicht zu lange auf das Ei einwirkt.

5.1.3.2 Dauer der Embryonalentwicklung

Methode

Der Versuch wurde im Prinzip nach der unter 5.1.3.1 (b), S. 74 beschriebenen Methode durchgeführt. Wiederum wurden je Wiederholung 100 Eier angesetzt. In 11 Versuchsstufen wurden die Eier 0, 1, 2, ..., 10 Tage lang bei 60% r.F. gehalten und anschließend bis zum 15. Tag in 100% r.F. überführt. Vom 5. Tag (Beginn des Schlüpfens) bis zum 15. Tag (Versuchsende) wurden bei allen Versuchsstufen täglich als Teilmengen 2 x 100 Eier zur Ermittlung der Larvenschlüpf-rate entnommen.

Ergebnisse

In Abb. 25 ist der in Versuchsstufen mit verschiedenen langer Trockenphase erfaßte zeitliche Verlauf des Larvenschlüpfens dargestellt. Die Schlüpfraten sind bezogen auf die je Wiederholung eingesetzte Anzahl von 100 Eiern, berücksichtigten also die jeweilige Eimortalität.

Abb. 25: Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der Einwirkungszeit kritischer Luftfeuchtigkeit (60% r.F.). Dargestellt ist der zeitliche Verlauf des Larvenschlüpfens. Die angegebenen Schlüpfraten beziehen sich auf eine Eizahl von 100 und berücksichtigen die jeweilige Eimortalität. Die Dauer der Trockenphase wurde im Versuch zwischen 0, 1, 2, ..., 10 Tagen variiert, anschließend wurden die Eier in die Feuchtphase (100% r.F.) überführt.

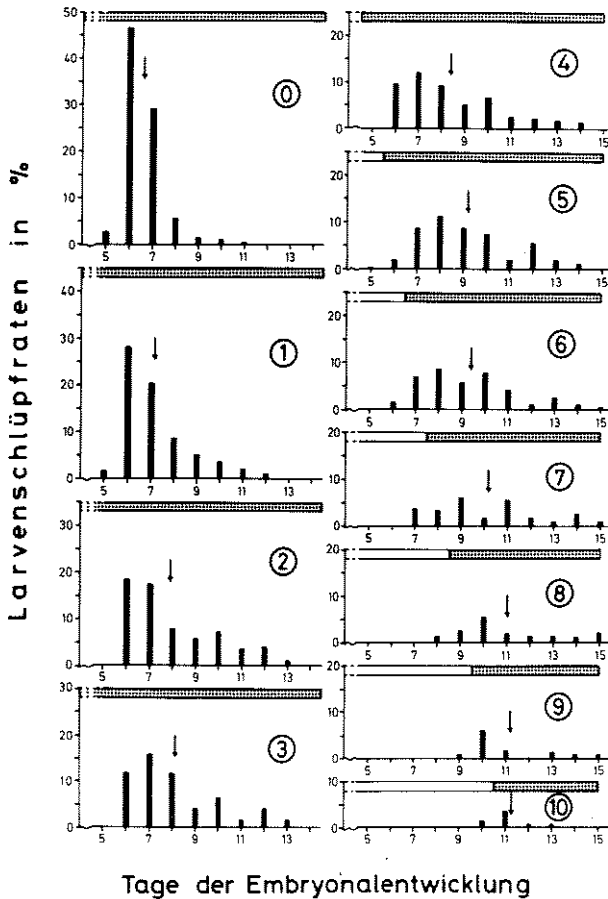
Versuchsdauer: 15 d

Temperatur: 20° ± 0,5°C

Anzahl Eier/Expositionszeit-Variante: 22 x 100

○ - ○ = Dauer der Trockenphase (60% r.F.) in Tagen

▬ = Trockenphase (60% r.F.)
▨ = Feuchtphase (100% r.F.)
↓ = mittlere Entwicklungsdauer



Mit zunehmender Einwirkungsdauer niedriger Luftfeuchtigkeit (im Versuch 60% r.F.) verzögerten sich die Schlüpfperioden deutlich. Gleichmaßen verlängerte sich der Zeitraum zwischen dem ersten und letzten Schlüpfen der Eilarven. Auffallend war nach länger andauernder Trockenphase das Ansteigen der täglichen Schlüpfraten 1-2 Tage nach der Überführung in die Feuchtphase. Es kann vermutet werden, daß bei Eilarven, die trotz trockenheitsbedingt verzögerter Embryonalentwicklung noch lebensfähig sind, plötzlich einsetzende hohe Feuchtigkeit als Schlüpfreiz wirkt. Diese Annahme wird durch Befunde von STÄDLER (1971 b) gestützt, der nachwies, daß die Junglarve in der Lage ist, Feuchtigkeitsunterschiede wahrzunehmen und auf diese zu reagieren.

5.1.4 Larvenentwicklungsraten in Abhängigkeit vom Wassergehalt des Bodens

Da sich insbesondere das 1. Larvenstadium im Laborversuch als außerordentlich trockenheitsempfindlich erwiesen hatte, sollte geprüft werden, ob die Feuchtigkeit des Bodens Einfluß auf die Larvenentwicklungsrate ausüben kann.

Methode

In den Versuchen wurden zwei verschiedene Böden sowie Flußsand als Substrate verwendet, für die folgende maximale Wasserkapazitäten (WK_{max}) nach MITSCHERLICH ermittelt wurden:

| | |
|---------|--------------|
| Boden A | 39,2 Gew.-% |
| Boden B | 24,3 Gew.-% |
| Sand | 11,8 Gew.-%. |

Jeweils 3000 g lufttrockenes Substrat wurden in Vegetationsgefäße gefüllt. In jedes Gefäß wurde eine Möhre (Durchschnittsgewicht 78 g) eingepflanzt. Zunächst erhielten die Pflanzen die zum Anwachsen notwendigen Wassergaben. Etwa

2 Wochen später erfolgte die Einstellung verschiedener Wassersättigungsstufen, und zwar bei Boden A und B 100, 80, 60 und 40% der WK_{max} , bei Sand 100, 80, 50 und 20% der WK_{max} . Anschließend wurden 80 Eier/Gefäß (6 Tage alt) auf Filterpapier angesetzt und mit einer etwa 3 mm starken Boden- bzw. Sandschicht abgedeckt. Die Vegetationsgefäße wurden in einer Klimakammer bei $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}C$, $75\% \pm 5\%$ r.F. und 15 h/Tag Beleuchtung aufgestellt. Der Versuch wurde mit 6 Wiederholungen durchgeführt.

Die Wasserzugaben erfolgten jeweils zur Hälfte von oben und unten (Gefäßuntersatz), um eine annähernd gleichmäßige Durchfeuchtung der Substrate zu erreichen. Der Wassersättigungszustand wurde 2mal täglich durch Wägen und entsprechende Wasserergänzung nachgestellt. Die Feuchtestufen wurden nach Ansetzen der Eier 3 Wochen beibehalten. Nach diesem Zeitraum, innerhalb dessen sämtliche lebensfähigen Larven mit dem Schadfraß (zweite Befallsphase) begonnen hatten, wurden alle Versuchsglieder auf 80% der WK_{max} korrigiert, um ein Welken der Pflanzen bei den niedrigen Substrat-Wassergehalten zu vermeiden.

Um die Eimortalität bei der Berechnung der Entwicklungsraten berücksichtigen zu können, wurden die Filterpapierstückchen mit Eiern bzw. Eihüllen bei Versuchsende wieder aus dem Boden entfernt und die Schlüpfraten bestimmt. Zur Ermittlung der Larvenentwicklungsraten wurden 7 Wochen nach Ansetzen der Eier die Puparien ausgewaschen.

Ergebnisse

Eine Abhängigkeit der Eimortalität vom Wassergehalt der Substrate war unter den herrschenden Versuchsbedingungen ($20^{\circ}C$, 75% r.F.) nicht festzustellen. Die 6 Tage alten Eier standen zu Versuchsbeginn kurz vor dem Schlüpfen der Eilarven.

Die bei den höheren Wassersättigungsstufen (Boden A und B: 100-60% WK_{max} ; Sand: 100-50% WK_{max}) erzielten Larvenentwick-

lungsraten von etwa 30-42% (Tab. 16) sind unter günstigen Bedingungen als normal zu betrachten (vgl. S. 12). Eine hochsignifikante ($P=0,001$) Beeinträchtigung der Larvenentwicklung ergab sich erst bei extrem niedrigen Substratfeuchten. Bei den Stufen 40% WK_{max} (Boden) bzw. 20% WK_{max} (Sand) wurden nur wenige Puparien gefunden.

Tab. 16: Larvenentwicklungsraten in Abhängigkeit vom Substrat-Wassergehalt bei zwei verschiedenen Böden und Flußsand (Klimakammer-versuch in Vegetationsgefäßen; 6 Wiederholungen)

Versuchsdauer: 49 d Temperatur: $20^{\circ} \pm 0,5^{\circ}C$ r.F.: $75\% \pm 5\%$

| Substrat | Wassersättigung in % der WK_{max} | Wassergehalt in Gew.-% | Larvenentwicklungsrates in % | GD 0,05 |
|----------|-------------------------------------|------------------------|------------------------------|---------|
| Boden A | 100 | 39,2 | 29,9 | 10,5 |
| | 80 | 31,4 | 38,7 | |
| | 60 | 23,5 | 32,1 | |
| | 40 | 15,7 | 1,3 | |
| Boden B | 100 | 24,3 | 38,2 | 8,5 |
| | 80 | 19,4 | 35,4 | |
| | 60 | 14,6 | 37,0 | |
| | 40 | 9,7 | 3,1 | |
| Sand | 100 | 11,8 | 42,2 | 7,4 |
| | 80 | 9,4 | 36,6 | |
| | 50 | 5,9 | 34,1 | |
| | 20 | 2,4 | 2,9 | |

Die bei den Substraten eingestellten niedrigsten Sättigungsstufen 40% bzw. 20% WK_{max} lagen im Bereich nahe des permanenten Welkepunktes (Wasserspannung mit pF-Wert von etwa 4,2). Welke- und Absterbeerscheinungen der Pflanzen waren im Versuch nicht zu verzeichnen. Die niedrigste Wasserversorgung bewirkte lediglich während der ersten 3 Versuchswochen eine leicht verminderte Turgeszenz der Speicherwurzeln.

5.2 Temperatur

5.2.1 Einfluß konstanter Temperaturen auf die Embryonal- entwicklung

5.2.1.1 Eimortalität

Methode

Der Versuch wurde durchgeführt in Reihenthermostaten ohne Licht bei Konstanttemperaturen zwischen 2,5° und 25°C (Intervalle von 2,5°); oberhalb von 25°C wurden die Temperaturen in der Reihenfolge 26°, 27,5° und 30°C abgestuft. Die Toleranzgrenzen lagen bei $\pm 0,5^\circ$.

In 6facher Wiederholung wurden pro Temperaturstufe 100 Eier inkubiert. Die bei Raumtemperatur abgelegten Eier wurden bis zum Erreichen der Versuchstemperatur stufenweise (2,5°-Stufen; jeweils 0,5 h) akklimatisiert. Um den Feuchtigkeitsansprüchen zu genügen, lagen sie auf feuchtem Filterpapier in Petrischalen.

Die Ermittlung der Eimortalitätsraten erfolgte nach temperaturangepaßter Versuchsdauer von 10 Tagen (30°C) bis 60 Tagen (2,5°C).

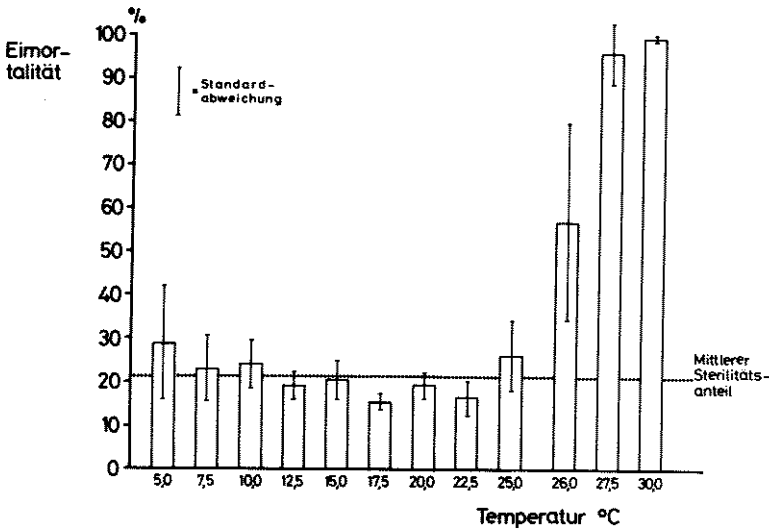
Ergebnisse

In einem Temperaturbereich von 5-25°C wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den prozentualen Anteilen nicht zum Schlupf gelangter Eier festgestellt. Durchschnittlich 21,2% waren steril oder während der Frühentwicklung abgestorben (Abb. 26).

Das starke Ansteigen der Eimortalität bei Temperaturen über 25°C weist darauf hin, daß der obere Letalbereich für das Eistadium zwischen etwa 26° und 28°C zu finden ist. Die bei einer Konstanttemperatur von 2,5°C aufbewahrten Eier zeigten während der Versuchsdauer von 60 Tagen kein feststellbares

Fortschreiten der Embryonalentwicklung. Innerhalb der Temperaturspanne, bei der die meisten Eier zum Schlupf gelangten (5-25°C), wurde kein ausgeprägtes Entwicklungsoptimum festgestellt. Die höchsten Schlüpfraten waren bei 17,5°C zu verzeichnen ($x_{\max} = 94,9\%$; $\bar{x} = 84,2\%$).

Abb. 26: Eimortalität in Abhängigkeit von der Temperatur während der Embryonalentwicklung.
Der mittlere Sterilitätsanteil wurde berechnet aus den Eimortalitätsraten bei Temperaturen zwischen 5° und 25°C (vitale Zone).
Anzahl Eier/Temperaturstufe = 100; 6 Wiederholungen



BOURNE & WHITCOMB (1933) stellten bei einer Konstanttemperatur von 29,4°C eine 100%ige Eimortalität fest, während im Bereich zwischen 12,8° und 23,9°C 85-90% der Larven schlüpften. 18°C werden als günstigste Entwicklungstemperatur angegeben (*ibid.*).

Auffallend war die hohe individuelle Variabilität der Eier, insbesondere im Bereich der Temperaturextreme (Versuchstemperaturen unter 7,5°C und über 25°C). HOWE (1967) führt

diese Erscheinung bei Insekteneiern darauf zurück, daß die Letalwirkung extremer Temperaturen entscheidend von deren Einwirkungsdauer abhängt und daß daher diejenigen Individuen, die sich langsamer entwickeln, am stärksten gefährdet sind. RICHARDS (1959, 1964) sah die temperaturabhängigen Entwicklungsgrenzen dann erreicht, wenn die vorhandenen Energiereserven verbraucht sind, bevor die Eilarven schlüpfen. Er konnte bei Eiern von *Oncopeltus fasciatus* zeigen, daß der für die Entwicklung notwendige Energiebedarf bei niedrigen Temperaturen am größten ist.

Aus Untersuchungen von RICHARDS & KOLDERIE (1957) an derselben Spezies geht hervor, daß die Larvenschlüpfraten bei größeren Eiern höher sind als bei kleinen.

Zu ähnlichen Ergebnissen kam KITTLAUS (1961) bei Eiern des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata*. Selbst bei Versuchsgruppen aus ein und demselben Eigelege stellte die Autorin starke Streuungen der Schlüpfraten in Abhängigkeit von der Temperatur fest. Sie sieht eine der Ursachen der individuellen Variabilität darin, daß die Eier in den Ovariolen unterschiedlich ausgestattet werden, die vorhandene Dottermasse verschieden schnell verbrauchen und zum Teil infolgedessen embryonale Defekte aufweisen.

5.2.1.2 Dauer der Embryonalentwicklung

Methode

Die temperaturabhängige Embryonalentwicklungsdauer wurde bei Konstanttemperaturen von 5-25°C (2,5°-Intervalle) ermittelt, indem die täglichen Larvenschlüpfraten mit dem 5. Versuchstag beginnend im 12-h-Rhythmus ausgezählt wurden. Die tägliche Untersuchung der Eier (n=100 je Temperaturstufe; 6 Wiederholungen) beanspruchte nach Entnahme aus dem Thermostaten etwa 2-3 Minuten und wurde bei Raumtemperatur vorgenommen.

Ergebnisse

Die bei 5°C inkubierten Eier zeigten nach etwa 23 Tagen zunächst schwachen, dann allmählich während der langen Entwicklungsspanne stark zunehmenden Pilzbefall¹. Zwar wurde vom 37. bis zum 48. Tag Larvenschlupf festgestellt, jedoch haben die bei dieser Temperaturstufe erhaltenen Ergebnisse nur begrenzten Aussagewert, weil insgesamt eine hohe Eimortalität von 71,4% verzeichnet wurde. Offensichtlich war diese in der Hauptsache durch den Pilzbefall verursacht.

In Abb. 27 ist der zeitliche Verlauf des Larvenschlüpfens für Temperaturen von 7,5-25°C in 2,5°-Intervallen dargestellt. Die Angabe der täglichen Schlüpfraten ($\Sigma = 100\%$) ist bezogen auf den jeweiligen Anteil fertiler Eier an der Gesamtmenge von 100 pro Versuchsstufe.

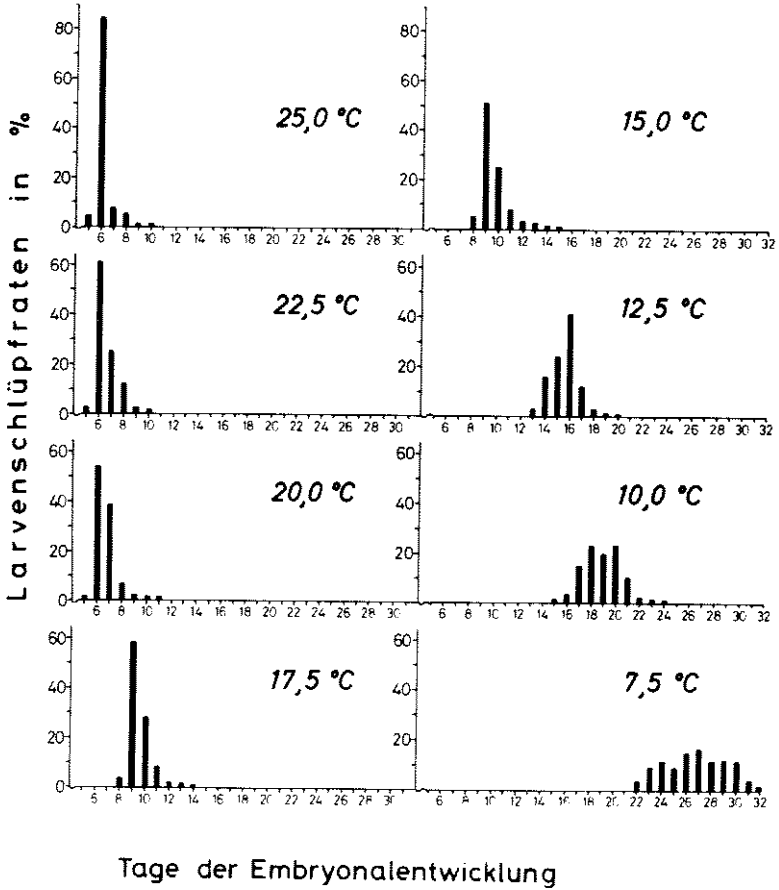
Sowohl die mittlere Entwicklungsdauer als auch die Länge der Schlüpfperiode (= Zeitraum zwischen Schlupf der ersten und letzten Larve) wurden stark von der Temperatur beeinflusst. Bei 25°C schlüpften die ersten Eilarven am 5. Tag, die letzten am 10., wobei ein ausgeprägtes Schlüpfmaximum (85,6%) am 6. Tag festzustellen war. Hingegen erstreckte sich die Schlüpfperiode bei 7,5°C vom 22. bis zum 32. Tag, also über einen Zeitraum von 11 Tagen, ohne deutliches Schlüpfmaximum.

Die berechnete Dauer der Embryonalentwicklung unter dem Einfluß der Temperatur ist in Abb. 28 wiedergegeben. Die erhaltenen Versuchsdaten paßten sich hochsignifikant ($P=0,01$) der dargestellten Regressionskurve an (Funktion $y = a x^b$).

¹ bestimmt durch Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn (NL), als *Sporothrix* sp. HEKTOEN & PERKINS (Moniliaceae) oder Kulturform von *Ustilago* sp. (Ustilaginaceae)

Abb. 27: Zeitlicher Verlauf des Larvenschlüpfens bei verschiedenen Konstanttemperaturen

Die täglichen Schlüpfraten ($\Sigma=100\%$) sind bezogen auf den jeweiligen Anteil fertiler Eier an der Gesamtmenge von 100 Eiern/Temperaturstufe (Versuch mit 6 Wiederholungen)



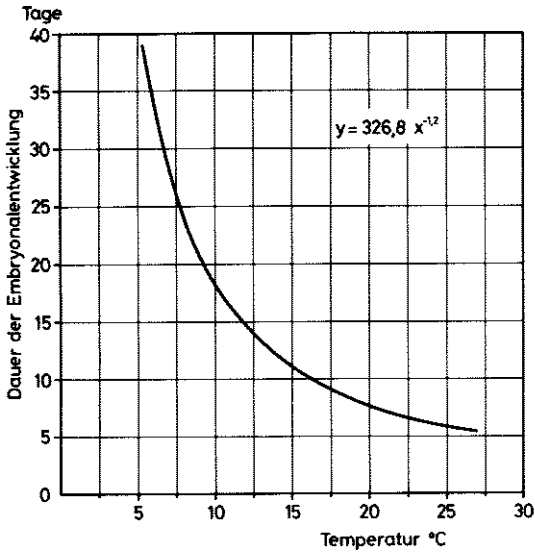


Abb. 28:

Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der Temperatur

Versuch mit Konstanttemperaturen in 2,5°-Intervallen

Temperatur-Toleranzgrenzen:
 $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$

Anzahl Eier/Temperaturstufe:
6 x 100

$N = 54$ $r^2 = 0,96$

Regressionsgleichung:

$$y = a x^b$$

[Anpassung der Regressionskurve an die empirischen Werte hochsignifikant ($P=0,01$)]

Eine Verzögerung der Entwicklung, wie sie häufig bei hohen Temperaturen an der Grenze des thermalen Toleranzbereiches zu verzeichnen ist, war bei 25°C nicht festzustellen. Hierdurch wird bestätigt, daß diese Temperatur noch unterhalb des oberen Letalbereiches liegt (vgl. 5.2.1.1, S. 82).

Die Ergebnisse zeigen weitgehende Übereinstimmung mit solchen aus den Untersuchungen von VAN'T SANT (1961) für eine Temperaturspanne von 15-28°C. Angaben über die Entwicklungsdauer bei Temperaturen unter 15°C konnte VAN'T SANT nicht machen; bei 10°C trat Verpilzung der Eier auf, und auch nach 21 Tagen stellte er noch keinen Larvenschlupf fest. In der älteren Literatur sind zwar Hinweise auf die Dauer der Embryonalentwicklung zu finden, jedoch sind diese z.T. ohne Angabe der entsprechenden Temperaturbedingungen aufgeführt (SAVZDARG 1927, WHITCOMB 1929, GORHAM 1934), oder sie basieren auf Untersuchungen mit geringen Individuenzahlen. KÖRTING (1940) ermittelte bei einer Durchschnittstemperatur von 23,8°C eine Entwicklungszeit von 5 Tagen, bei 21,0°, 20,0° und 19,1°C eine solche von 6,7 und 8 Tagen.

McCLANAHAN & NIEMCZYK (1963) geben bei Raumtemperatur eine Dauer von 6 Tagen, NATON (1966) von 7-10 Tagen und BOHLEN (1967) eine solche von etwa 1 Woche an.

Wesentlich für eine Beurteilung der Beziehungen zwischen Embryonalentwicklung und Temperatur ist die Kenntnis des Entwicklungsnullpunktes. Diesen im Experiment zu bestimmen ist schwierig, da sich an der unteren Temperaturgrenze die extrem langsam ablaufenden Entwicklungsvorgänge kaum beobachten lassen (SCHWERDTFEGER 1977, S.125). Es wurde daher bei verschiedenen Insektenarten versucht, den Entwicklungsnullpunkt mithilfe mathematischer Verfahren zu ermitteln, indem bei mindestens 2 Versuchstemperaturen die Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmt und daraufhin durch Regressionsrechnung diejenige Temperaturschwelle festgelegt wurde, oberhalb der die Entwicklung erst einsetzt.

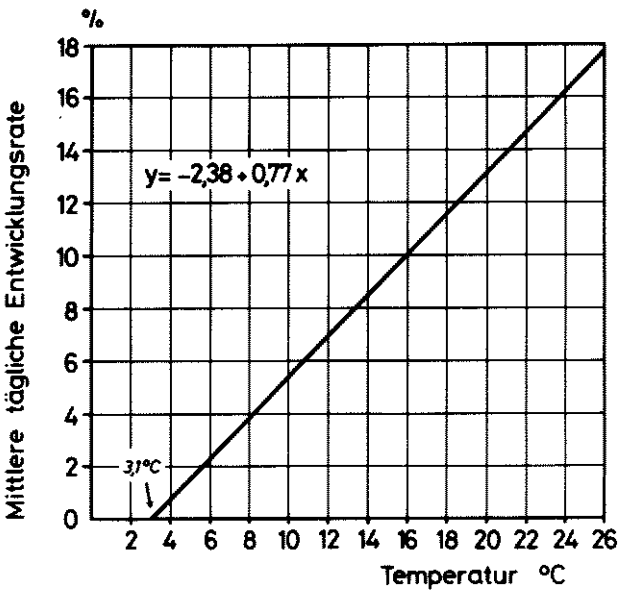
Berechnungen solcher Art wurden beispielsweise von ECKENRODE & CHAPMAN (1971) im Zusammenhang mit der Embryonalentwicklung der Kohlfliege angestellt. Nach Bestimmung der täglichen Schlüpfraten bei drei verschiedenen Temperaturen ($21,1^{\circ}$, $18,3^{\circ}$ und $15,2^{\circ}\text{C}$) und Berechnung der jeweiligen Entwicklungsgeschwindigkeit erfolgte die Festlegung des theoretischen Entwicklungsnullpunktes durch lineare Regression ("X-intercept point" = Schnittpunkt der Regressionsgerade mit der Temperatur-Koordinate = Entwicklungsnullpunkt) bei einer Temperatur von $6,7^{\circ}\text{C}$ (*ibid.*).

Wendet man dieses Beispiel auf die in Abb. 27 und Abb. 28 zusammengefaßten Daten zur Embryonalentwicklungsdauer der Möhrenfliege an, so ergibt sich ein Entwicklungsnullpunkt von $3,1^{\circ}\text{C}$. Die zugrundeliegende Regressionsanalyse ist in Abb. 29 wiedergegeben.

Abb. 29: Regressionsanalytische Berechnung des thermalen Entwicklungsnullpunktes für das Eistadium der Möhrenfliege (nach ECKENRODE & CHAPMAN 1971)

Die tägliche Entwicklungsrate ($\hat{=}$ Entwicklungsgeschwindigkeit) entspricht annähernd dem Reziprokwert der Entwicklungsdauer (vgl. Abb. 28). Der Schnittpunkt der Regressionsgerade mit der x-Achse gibt den theoretischen Entwicklungsnullpunkt an.

$N = 54$ $r^2 = 0,94$
Regressionsgleichung: $y = a + bx$
[Linearität hochsignifikant ($P=0,01$)]



Die Genauigkeit solcher Berechnungen des Entwicklungsnullpunktes wird bestimmt durch den Umfang der Basisdaten und die Art der mathematischen Formulierung¹. Geringfügige Abweichungen vom theoretischen Temperaturwert haben jedoch geringe praktische Bedeutung.

¹ Andere Berechnungsbeispiele siehe bei JANISCH (1925), UVAROV (1931), BOTTRELL (1975)

5.2.2 Einfluß wechselnder Temperaturbedingungen

5.2.2.1 Eimortalität

Methode

Das Ziel der Untersuchungen war es, Aufschluß über das Ausmaß der Eimortalität unter variablen Temperaturbedingungen zu erhalten. Dabei sollte einerseits eine experimentelle Annäherung an die natürlichen Verhältnisse in der Eiablagezone im Freiland erreicht werden, andererseits galt es, übrige Letalfaktoren (Trockenheit, natürliche Feinde, Pflanzenschutzmittel- und Düngerrückstände) weitestgehend auszuschalten. Als Versuchsort wurde daher eine Gewächshauskabine ohne Temperatursteuerung gewählt; in dieser variierte während des Untersuchungszeitraumes (Mitte April bis Mitte Oktober) die Temperatur zwischen Extremen von etwa 5° und 50°C (in 0,5-1 cm Bodentiefe).

Vier rechteckige Schalen (40x30x20 cm) wurden mit etwa 24 l leichtem Boden befüllt, zwei von ihnen mit einer Schattierungsplatte 5 cm über der Bodenoberfläche, die beiden anderen ungeschützt im Gewächshaus aufgestellt. Die Temperaturen der obersten Bodenschicht wurden mithilfe von Widerstandsthermometern und einem Punktschreiber registriert. Die Fühler (6 cm lang; Ø 5 mm) wurden hierzu horizontal aufgelegt und mit einer 5 mm starken Bodenschicht bedeckt.

6 x 100 Eier je Beobachtung wurden unmittelbar neben den Fühlern auf Filterpapier eingesetzt und ebenfalls mit 5 mm Boden abgedeckt. Wassergaben zur Einstellung einer Bodenfeuchte von 18-20 Gew.-% erfolgten nach Bedarf 1-3mal täglich. Die Zahl der Beobachtungen im gesamten Untersuchungszeitraum betrug 156. Jeweils 2 Schalen (schattiert - ungeschützt) wurden zum gleichen Termin belegt. Die Ermittlung der Eimortalitätsraten erfolgte - temperaturangepaßt - nach Beendigung der Schlüpfperioden.

Ergebnisse

Die Analyse der registrierten Temperatur- und Schlüpfdaten zeigte eine signifikante Beeinflussung der Eimortalität nur dann, wenn die Bodentemperaturen in der Meßzone (0,5-1 cm Tiefe) auf etwa 26°C oder darüber anstiegen. Dabei war sowohl das Temperaturniveau ($\geq 26^\circ$) als auch die während der Versuchsperioden gemessene Einwirkungsdauer letaler Temperaturen von Bedeutung.

Beim Vergleich der durchschnittlichen Temperaturmaxima (ermittelt aus 7-13tägigen Einzelversuchen) mit den zugehörigen Eimortalitätsraten ergab sich eine gute positive Korrelation ($r = +0,77$; $P = 0,05$). Abb. 30 zeigt, in welchem Maße die Eimortalität beeinflusst wurde, wenn die durchschnittlichen Temperatur-Höchstwerte¹ im Bereich der Bodenoberfläche sich im oberen Letalbereich für die Embryonalentwicklung bewegten. Die Regression beruht auf 102 Beobachtungen aus Versuchszeiträumen, während der die Temperatur im Durchschnitt über 26°C anstieg.

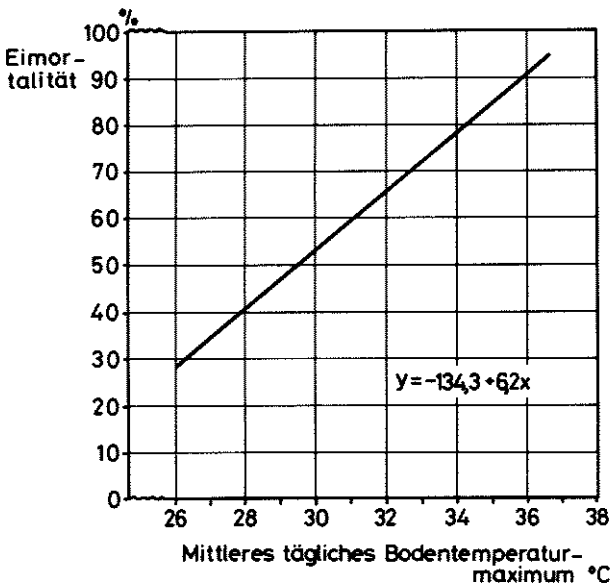


Abb. 30:

Eimortalität in Abhängigkeit vom mittleren Bodentemperaturmaximum ($\geq 26^\circ$) in 0,5-1 cm Tiefe.

Diese durchschnittlichen Tagesmaxima wurden berechnet aus Versuchsperioden von 7-13 d entsprechend der jeweiligen Dauer der Embryonalentwicklung.

Gewächshausversuch mit Bodenschalen

Anzahl Eier/Versuchsperiode: 6 x 100

$N = 102$ $r^2 = 0,59$

Regressionsgleichung:

$$y = a + bx$$

[Linearität signifikant ($P = 0,05$)]

¹ mit Einwirkungsdauer von ≥ 30 min (\approx Ablesegenauigkeit)

Das mittlere tägliche Bodentemperaturmaximum kann bei den meisten Beobachtungen als geeignetes Kriterium zur Beurteilung der Letalwirkung angewendet werden und hat außerdem den Vorteil, daß es sich leicht aus den registrierten Klimadaten berechnen läßt. Es sagt jedoch wenig über den gesamten Temperaturverlauf aus und verliert besonders dann an Aussagewert, falls während der Embryonalentwicklung starke Temperaturschwankungen auftreten. Dies ist besonders dann der Fall, wenn über einen längeren Teilabschnitt der Entwicklung hinweg subletale Temperaturen herrschen, zwischenzeitlich aber - etwa bei starker Sonneneinstrahlung auf die Bodenoberfläche - sehr hohe Temperaturen auftreten, die selbst bei kürzerer Einwirkungszeit zum Eitod führen.

Einen genaueren Einblick in die Zusammenhänge zwischen Embryonalentwicklung und Temperatur gibt die Regressionsanalyse, wenn neben den kritischen Schwellenwerten ($\geq 26^{\circ}\text{C}$) auch die Dauer der Temperatureinwirkung als Einflußfaktor berücksichtigt wird. Abb. 31 zeigt die mehrfache Regression zwischen Eimortalität, Bodentemperatur und Expositionszeit aus 102 Beobachtungen.

Mit Anpassung an die jeweiligen Schlüpfperioden wurden die Mittelwerte der unabhängigen Variablen aus Versuchszeiträumen von 7-13 Tagen bestimmt. Die täglichen Expositionszeiten wurden im Temperaturbereich von $26-42^{\circ}\text{C}$ für 2° -Intervalle durch Differenzbildung ausgehend von der höchsten Temperatur berechnet. Die in Abb. 31 angegebenen x-Werte sind die Basistemperaturen des jeweiligen Intervalls (Beispiel: $x=26^{\circ} \hat{=} \text{Intervall } 26-28^{\circ}\text{C}$; $x=40^{\circ} \hat{=} \text{Intervall } 40-42^{\circ}\text{C}$).

Der starke Einfluß der Expositionszeit wird deutlich, wenn man die Extreme des für die Berechnung herangezogenen Temperaturbereiches vergleicht. Während bei Temperaturen zwischen 26° und 28°C sämtliche Eier erst nach einer mittleren Einwirkungsdauer von täglich etwa 9,2 Stunden abstarben, wurde bei $40-42^{\circ}\text{C}$ bereits nach täglicher Expositionszeit von 0,6 Stunden 100%ige Mortalität ermittelt.

Abb. 31: Eimortalität in Abhängigkeit von der Bodentemperatur ($\geq 26^\circ\text{C}$; 0,5-1 cm Tiefe) und deren täglicher Einwirkungsdauer

Die Mittelwerte der unabhängigen Variablen wurden berechnet aus Versuchsperioden von 7-13 d entsprechend der jeweiligen Dauer der Embryonalentwicklung.

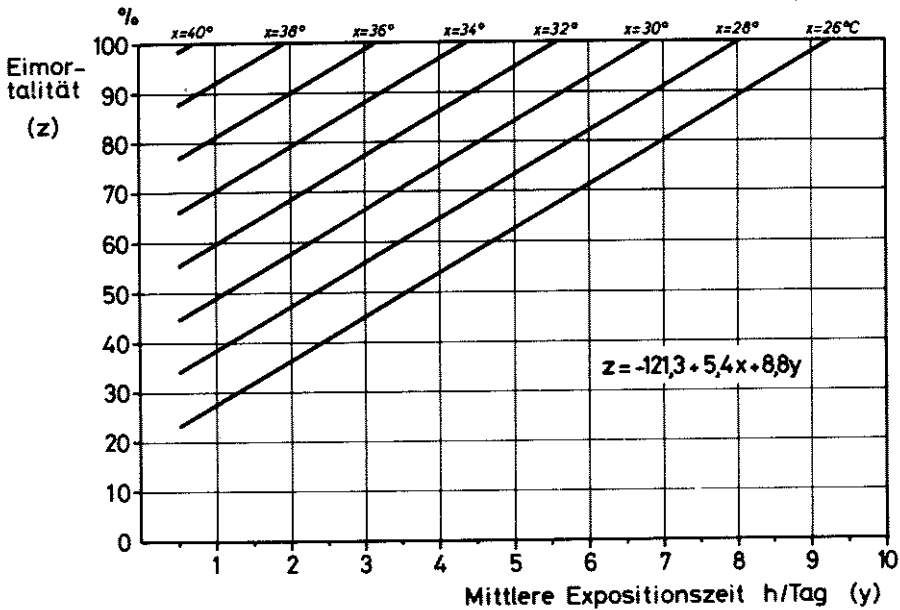
Gewächshausversuch mit Bodenschalen

Anzahl Eier/Versuchsperiode: 6×100

$N = 102$

Regressionsgleichung: $z = a + bx + cy$

[Teilregression Temperatur signifikant ($P=0,05$);
Teilregression Expositionszeit hochsignifikant ($P=0,01$)]



5.2.2.2 Dauer der Embryonalentwicklung

Methode

Bei der Untersuchung von Wechseltemperatureinflüssen auf die Embryonalentwicklungsdauer wurden Reihenthermostaten verwendet. Der geprüfte Temperaturbereich betrug 5–25°C mit 2,5°-Intervallen (Toleranz $\pm 0,5^\circ\text{C}$).

In 16 Wechseltemperaturstufen mit Amplituden von $\pm 2,5^\circ$ –10,0°C (s. Tab. 17) wurden für jede von 6 Versuchswiederholungen 100 Eier inkubiert. Begonnen wurde jeweils mit der höheren Temperatur der Versuchsstufe; der Temperaturwechsel erfolgte ebenso wie die Beobachtung des Schlüpfverlaufes im 12-h-Rhythmus.

Ergebnisse

Tab. 17 zeigt die durchschnittliche Embryonalentwicklungsdauer für Wechseltemperaturen zwischen 5° und 25°C. Die einzelnen Versuchsstufen sind durch die jeweilige Mitteltemperatur gekennzeichnet, z.B. bedeutet $\bar{x}=7,5^\circ\text{C}$ mit 2,5°-Amplitude: Wechseltemperatur 10°/5°C.

Zum Vergleich sind die bei Konstanttemperaturen erhaltenen Resultate zur Dauer der Embryonalentwicklung (vgl. 5.2.1.2, S. 87) aufgeführt.

Die statistische Prüfung der Daten mithilfe des DUNCAN-Tests ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen der Entwicklungsdauer bei Konstanttemperaturen und bei entsprechenden Durchschnittstemperaturen der Wechselstufen. Die geprüften Wechseltemperaturen bewirkten weder eine zusätzliche Beschleunigung noch Verzögerung der Entwicklung. Ein linearer Verlauf der Entwicklungsgeschwindigkeit (s. Abb. 29, S. 89) und ein annähernd hyperbolischer Verlauf der Entwicklungsdauer-Kurve (s. Abb. 28, S. 87) trifft also sowohl für konstante als auch für regelmäßig wechselnde Temperatur zu. Diese Feststellung kann aufgrund der Versuchsanstellung nur

für den geprüften Temperaturbereich von 5-25°C gelten. Eine nichtlineare Entwicklungsgeschwindigkeit nahe der thermalen Entwicklungsgrenzen, wie sie für verschiedene Insektenarten nachgewiesen wurde (z.B. MUIR 1966, HOWE 1967), kann auch für das Eistadium von *Psila rosae* nicht ausgeschlossen werden. Ebenfalls möglich ist eine abweichende Beeinflussung der Entwicklungsgeschwindigkeit durch Einwirkung extremer Temperaturen, die im Wechsel mit solchen innerhalb der vitalen Zone auftreten (Kurzzeiteffekte, Temperaturstöße).

Tab. 17: Durchschnittliche Dauer der Embryonalentwicklung bei Wechseltemperaturen (Amplituden von + 2,5-10,0°C um die Mitteltemperatur \bar{x}) und Konstanttemperaturen im Vergleich
(Reihethermostatversuch; 6 x 100 Eier/Temperaturstufe)

| Temperaturstufe (\bar{x}) °C | Entwicklungsdauer (Tage) bei | | | | |
|--|--------------------------------|---------|---------|----------|--------------------------|
| | Temperaturwechsel um \bar{x} | | | | Konstanttemp. (+ 0°C) |
| | + 2,5°C | + 5,0°C | + 7,5°C | + 10,0°C | |
| 7,5 | 27,2 | ---- | ---- | ---- | 26,7 |
| 10,0 | 17,9 | 18,6 | ---- | ---- | 18,4 |
| 12,5 | 12,6 | 13,0 | 14,5 | ---- | 13,7 |
| 15,0 | 11,2 | 11,5 | 10,9 | 12,0 | 11,1 |
| 17,5 | 9,1 | 9,5 | 9,5 | ---- | 9,0 |
| 20,0 | 7,3 | 6,9 | ---- | ---- | 7,7 |
| 22,5 | 6,6 | ---- | ---- | ---- | 6,5 |

5.3 Embryonalentwicklung unter Freilandbedingungen

Versuchsjahr 1976

Methode

Die Versuche wurden während der Hauptflugzeiten beider Möhrenfliegen-Generationen in den Monaten Juni bis September durchgeführt. Für einen Zeitraum von jeweils 13 Tagen wurden in diesen vier Monaten pro Versuchsperiode 4 x 100 Eier im Freiland ausgesetzt. Jeweils 100 Eier wurden auf Filterpapierstückchen in einem insektizidfreien Möhrenbestand in der Nähe der Pflanzen abgelegt und mit einer 5 mm dicken Bodenschicht abgedeckt. Bei Versuchsende wurden die Filterpapiere mit den Eiern bzw. Eihüllen vorsichtig wieder aus dem Boden entfernt, die Larvenschlüpfraten und der Anteil ausentwickelter Embryonen (nicht geschlüpft) ermittelt und die Eier auf Parasitierung mikroskopisch untersucht.

Folgende Klimadaten wurden erfaßt:

- rel. Luftfeuchtigkeit ca. 10 cm über dem Boden
- Lufttemperatur (im Schatten) 2 cm über dem Boden
- Bodentemperatur in 0,5-1 cm Tiefe.

Die relative Luftfeuchtigkeit wurde mit einem Hygrographen registriert, die Luft- und Bodentemperaturen mithilfe eines Fernthermographen mit biegsamen Kapillarleitungen, dessen Fühler 2 cm über der Bodenoberfläche bzw. 0,5-1 cm tief in den Boden verlegt wurden. Unmittelbar neben den Bodentemperaturfühlern wurden die Eier in den Boden eingesetzt. Die während der jeweils 13tägigen Versuchsdauer erfaßten Klimadaten wurden für die ersten 7 Tage (= \bar{x} Embryonalentwicklungsdauer) und weitere 6 Tage getrennt ausgewertet, um auch eine Verzögerung des Schlüpfens zu berücksichtigen.

Ergebnisse

In Abb. 32 a-d sind die in 4 Untersuchungszeiträumen von jeweils 13 Tagen erfaßten Klimadaten wiedergegeben. Die Einzelwerte zur Darstellung der täglichen Feuchtigkeits- und Temperaturkurven wurden im 2-h-Abstand vom Registrierstreifen übertragen¹. Tab. 18 zeigt die durchschnittlichen Minimum- und Maximumwerte von Feuchtigkeit und Temperatur, die Sonnenscheindauer, Niederschläge und die zugehörigen Larvenschlüpfraten.

Versuch 1:

Während des 1. Untersuchungszeitraumes (10.6.-22.6.1976) herrschte abnorm heiße und trockene Witterung. Bereits zu Versuchsbeginn war der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens infolge hoher Temperaturen stark zurückgegangen. Der letzte stärkere Niederschlag vor Versuchsbeginn (10 mm) fiel am 2.6.. Am 7. Tag nach Aussetzen der Eier in den Boden wurde ein geringer Niederschlag von 0,1 mm verzeichnet. Während der ersten 5 Tage der Embryonalentwicklung führten mehr als 9 Sonnenstunden pro Tag bei gleichzeitig hohen Lufttemperaturen zu einem starken Wärmeanstieg in der oberen Bodenschicht. Es wurden Temperaturen bis nahe 40°C gemessen. Die Luftfeuchtigkeitsminima der bodennahen Luftschicht sanken im Mittel auf Werte unter 40% r.F.

Die ungünstigen mikroklimatischen Bedingungen führten zu einer vollständigen Abtötung der Eier im frühen Embryonalstadium.

Versuch 2:

Im Verlauf des 2. Untersuchungszeitraumes (26.7.-7.8.1976) herrschte verhältnismäßig kühle und sonnenscheinarme Witterung mit höheren Niederschlagswerten. Die Luft- und Bodentemperaturmaxima lagen im Mittel zwischen etwa 20° und 25°C.

¹ Es wurden nur solche Extremwerte berücksichtigt, die länger als 30 min (= Ablesegenauigkeit) andauerten.

Abb. 32: Verlauf des Mikroklimas in einem Möhrenbestand während vier Untersuchungsperioden von jeweils 13 Tagen (Freilandversuch 1976)

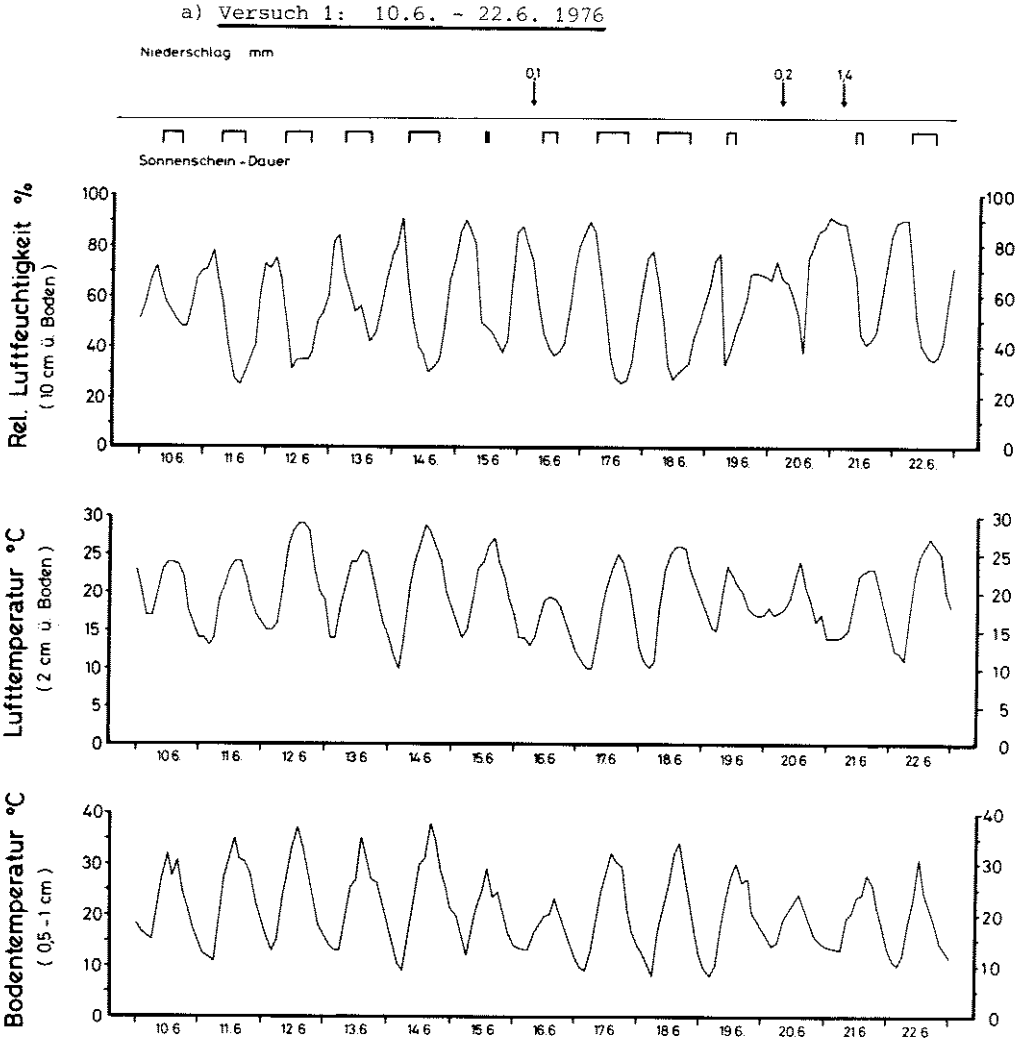


Abb. 32

b) Versuch 2: 26.7. - 7.8.1976

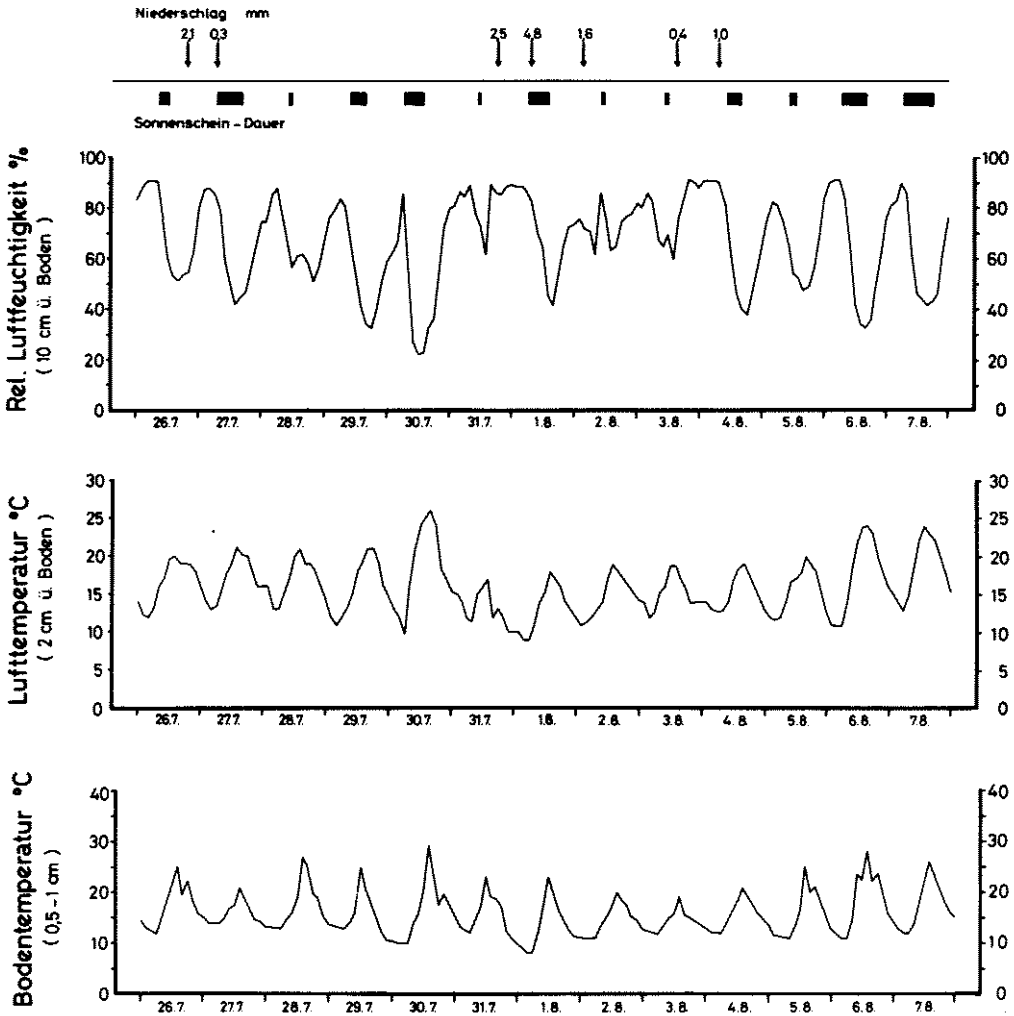


Abb. 32

c) Versuch 3: 16.8. - 28.8.1976

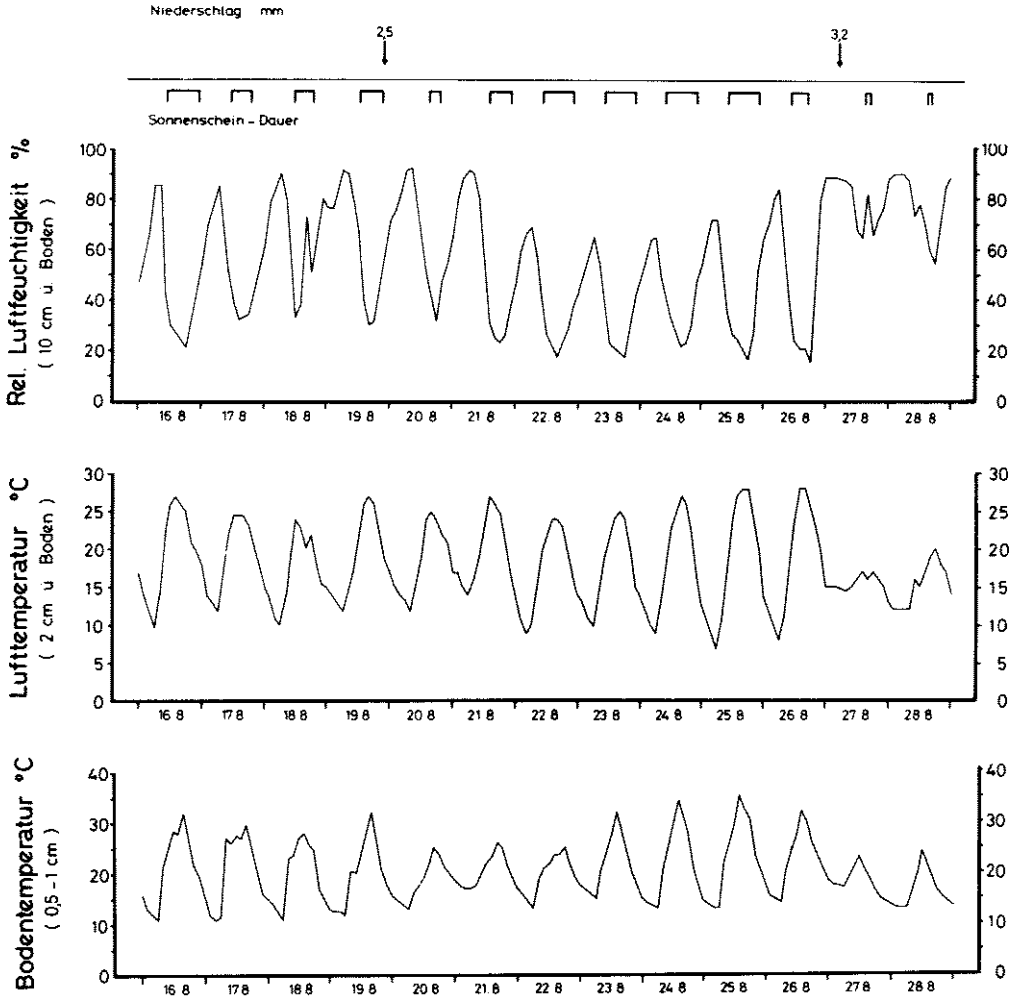
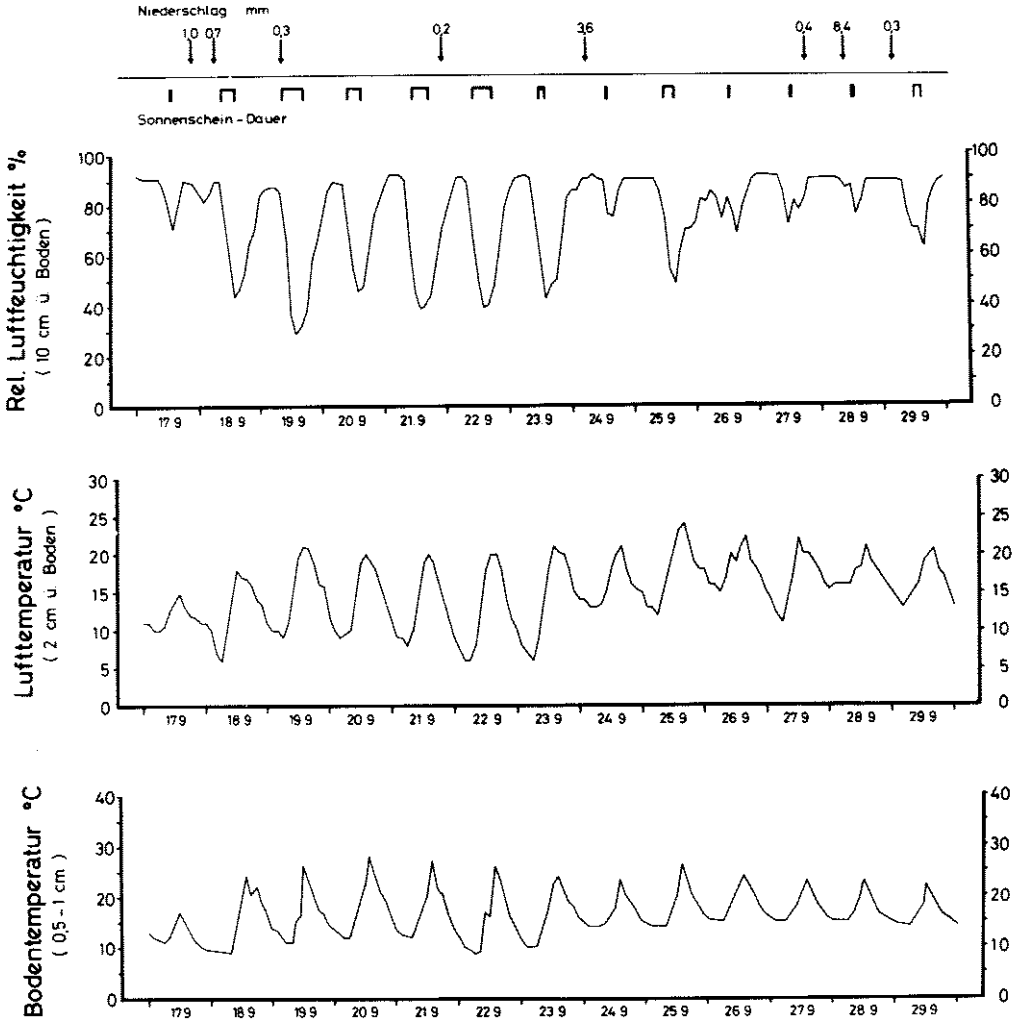


Abb. 32

d) Versuch 4: 17.9. - 29.9.1976



Tab. 18: Larvenschlüpfraten und Anteil ausentwickelter Embryonen (nicht geschlüpft) während 4 Versuchsperioden 1976. Jeweils 4 x 100 Eier wurden in einem Mährenbestand in Pflanzennähe 0,5-1 cm tief auf Filterpapier in den Boden eingesetzt und nach Versuchsende wieder entnommen. Die aufgeführten Klimadaten wurden in Versuchszeiträumen von jeweils 13 d gemessen; die Berechnung der durchschnittlichen Minimum- und Maximumwerte von Feuchtigkeit und Temperatur, der Sonnenscheindauer und Niederschläge erfolgte getrennt für die ersten 7 Tage (\bar{x} x Embryonalentwicklungsdauer) und weitere 6 Tage, während der vereinzelt noch Larvenschlupf auftrat. (Zum Gesamtverlauf des Klimas in der Meßzone s. Abb. 32 a-d)

| Ver- such Nr. | Datum 1976 | R.F. 10 cm über Boden (%) $\bar{x}_{\min.}$ $\bar{x}_{\max.}$ | Lufttemp. 2 cm über Boden (°C) $\bar{x}_{\min.}$ $\bar{x}_{\max.}$ | Bodentemp. 0,5-1 cm Tiefe (°C) $\bar{x}_{\min.}$ $\bar{x}_{\max.}$ | Nieder- schlag mm | Sonnen- schein dauer h | Larvenschlüpf- rate (%) | Entwickelte Embryonen ³ in % der nicht geschlüpften |
|---------------------|---------------|--|--|--|-------------------------|---------------------------------|-------------------------------|---|
| 1 | 10.6.- | a ¹ | 12,9 25,4 | 12,3 32,7 | 0,1 | 52,9 | 0 | 0 |
| | 22.6. | b ² | 11,7 24,5 | 10,3 29,8 | 1,6 | 39,0 | | |
| 2 | 26.7.- | a | 10,7 20,9 | 11,7 24,7 | 9,7 | 34,0 | 62,1 | 26,9 |
| | 7.8. | b | 11,7 19,5 | 11,5 23,2 | 3,0 | 27,7 | | |
| 3 | 16.8.- | a | 11,0 25,9 | 12,6 28,3 | 2,5 | 61,0 | 10,7 | 31,4 |
| | 28.8. | b | 9,3 24,7 | 14,2 30,0 | 3,2 | 46,6 | | |
| 4 | 17.9.- | a | 7,3 19,3 | 10,6 24,6 | 2,2 | 34,7 | 57,9 | 32,9 |
| | 29.9. | b | 12,8 21,8 | 14,5 23,5 | 12,7 | 8,6 | | |

¹ 1.-7. Tag (\bar{x} x Embryonalentwicklungsdauer) ² 8.-13. Tag ³ bestimmt nach der Sklerotisierung des Cephalo-pharyngealskeletts

Bodentemperaturen von mehr als 30°C wurden nicht gemessen. In einem Zeitraum von 2 Wochen vor Versuchsbeginn waren mehr als 70 mm Niederschlag gefallen. Die relativen Luftfeuchtwerte der bodennahen Luftschicht und die niederschlagsbedingte Bodenfeuchtigkeit lagen insbesondere zur Zeit des Larvenschlüpfens (etwa ab 7. Tag) relativ hoch.

Die in diesem Untersuchungszeitraum ermittelte Larvenschlüpftrate von über 60% ist für Freilandverhältnisse überdurchschnittlich hoch.

Versuch 3:

Während des vom 16.8.-28.8.1976 laufenden Versuches stiegen die Lufttemperaturen im Durchschnitt auf Werte an, die in etwa denen des 1. Untersuchungszeitraumes entsprachen, die mittleren Bodentemperaturmaxima lagen jedoch während der ersten 7 Tage etwa 4° niedriger. Der letzte Niederschlag (7 mm) war etwa 2 Wochen vor Versuchsbeginn gefallen. 2,5 mm Regen am 4. Versuchstag bewirkten eine Abkühlung des Bodens, so daß erst wieder am 8. Tag die Temperatur der oberen Bodenschicht über 30°C anstieg. Die relativen Luftfeuchtigkeiten über dem Boden entsprachen ungefähr den im Juni gemessenen, waren jedoch größeren Schwankungen unterworfen.

Mit durchschnittlich 10% lag die Larvenschlüpftrate zwar statistisch gesichert höher als im 1. Untersuchungszeitraum, jedoch weitaus niedriger als in den Versuchen 2 und 4.

Versuch 4:

Die im 4. Versuchszeitraum (17.9.-29.9.1976) registrierten Werte für Lufttemperatur, Bodentemperatur und zeitliche Niederschlagsverteilung stimmten trotz fortgeschrittener Jahreszeit weitgehend mit denen aus Versuch 2 überein. Lediglich die relative Luftfeuchtigkeit in Bodennähe war im Durchschnitt höher.

Mit fast 60% lagen die Larvenschlüpfraten ebenso hoch wie

im Ende Juli begonnenen Versuch (2). Zwischen den Schlüpf-
raten in den Versuchen 2 und 4 waren keine signifikanten
Unterschiede festzustellen.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Eier aus allen
vier Versuchen wurde weder Parasitierung noch Fraß durch
räuberisch lebende Feinde festgestellt.

Die über dem Boden gemessenen Lufttemperatur- und -feuchtig-
keitswerte allein kommen aufgrund der Versuchsergebnisse als
unmittelbare Letalfaktoren bei der Embryonalentwicklung
nicht in Betracht (s. Tab. 18). Vergleicht man beispiels-
weise die bei Versuch 2 (26.7. - 7.8.) gegebenen Luftfeuch-
tigkeitsextreme mit denen der Versuche 1 und 3, so zeigen
sich lediglich Unterschiede von wenigen % r.F., die Larven-
schlüpfraten weichen jedoch stark voneinander ab. Auch die
Lufttemperaturminima konnten keine Letalwirkung ausüben;
die Unterschiede in sämtlichen Versuchen waren relativ ge-
ring. Bei der niedrigsten gemessenen Temperatur (5°C; Ver-
such 4) wurde in den Laborversuchen (s. 5.2.1.1) selbst bei
längerer Einwirkungsdauer keine wesentliche Minderung der
Schlüpfrate verzeichnet.

Die im Schatten über dem Erdboden gemessenen Lufttemperatu-
ren stiegen im Mittel nicht über 26°C an. Die höchsten Meß-
werte (Versuch 3) lagen bei 29°C (nur kurzzeitig). Erst
oberhalb dieses Temperaturbereiches wurde bei den Laborver-
suchen mit konstanten und wechselnden Temperaturen (5.2.1.1
und 5.2.2.1) die kritische Temperaturzone für die Embryonal-
entwicklung festgestellt. Eine direkte Beeinträchtigung der
Entwicklung durch die in der bodennahen Luftschicht im
Schatten herrschenden Temperaturen kommt also auch bei heis-
ser Witterung nicht in Betracht. Die Lufttemperatur in Bo-
dennähe ist bei den beschriebenen Witterungsbedingungen also
nicht als direkter Letalfaktor zu werten, ihre Bedeutung
ist vielmehr darin zu sehen, daß sie die Temperatur- und
Feuchtigkeitsbilanz der obersten Bodenschicht wesentlich be-
einflußt.

Zwischen den Larvenschlüpfraten und den mittleren Minimalwerten der relativen Luftfeuchtigkeit über dem Boden konnte rechnerisch keine Beziehung gefunden werden. Es ist jedoch zu vermuten, daß niedrige Luftfeuchtigkeiten in Bodennähe (Meßhöhe 10 cm ü. Boden) auch die Feuchtigkeit in der Eiablagezone und somit indirekt auch die Larvenschlüpfraten beeinflussen können.

Wesentlichen - wenn nicht entscheidenden - Einfluß auf die Schlüpfrate der Larven muß nach den erhaltenen Resultaten die Temperatur der obersten Bodenschicht, in der die Eier lagern, ausüben. Vergleicht man die während der 4 Untersuchungszeiträume 1976 ermittelten Bodentemperatur-Tagesmaxima nach kumulativer Berechnung der Mittelwerte (Abb. 33), so zeigt sich bei den Versuchen 2 und 4 (hohe Schlüpfrate) ein Unterschreiten der kritischen Temperaturzone (26-28°C), während bei den Versuchen 1 und 3 (niedrige Schlüpfrate) durchschnittliche Tagesmaxima von stets über 28°C vorlagen.

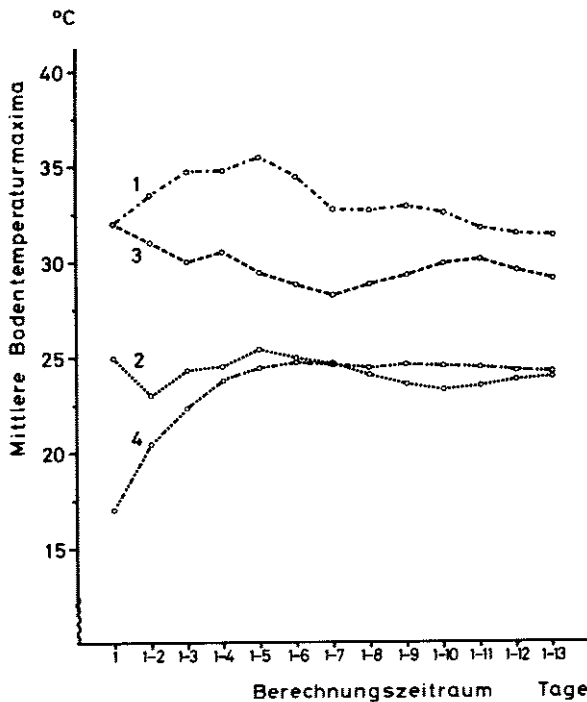


Abb. 33:

Kumulative Mittelwerte der Bodentemperaturmaxima (0,5-1 cm Tiefe) aus einem Berechnungszeitraum von 1-13 d während vier Versuchsperioden 1976:

- 1 = 10.6. - 22.6
- 2 = 26.7. - 7.8.
- 3 = 16.8. - 28.8.
- 4 = 17.9. - 29.9.

Die beim Vergleich der Versuche 1 und 3 festgestellte signifikante Differenz der Schlüpfraten (0% gegenüber 10,7%; s. Tab. 18) und des Anteils ausentwickelter, aber nicht zum Schlupf gelangter Embryonen (0% gegenüber 31,4%) dürfte zum einen (bei Versuch 3) auf die niederschlagsbedingte Bodenabkühlung nach dem 4. Versuchstag (s. Abb. 32 c), zum anderen auf die geringeren Bodentemperaturen insbesondere zu Beginn der Embryonalentwicklung zurückzuführen sein.

Bei der Analyse der Versuchsergebnisse muß berücksichtigt werden, daß der Temperatur-Tagesgang an der Grenzfläche zwischen Boden und Luft weitaus stärkeren Schwankungen ausgesetzt ist als derjenige der Bodenschicht (0,5-1 cm), in der bei den Versuchen gemessen wurde.

Oberflächentemperaturen von 50°C, bisweilen sogar 70-80°C (GEIGER 1961), können auch unter mitteleuropäischen Verhältnissen am Boden auftreten. Die Bodentemperaturen unmittelbar unterhalb der Oberfläche sind ebenfalls noch stark beeinflußt von der Intensität der Sonneneinstrahlung und den mikroklimatischen Bedingungen der bodennahen Luftschicht. Mit zunehmender Bodentiefe sinkt jedoch die Temperatur rasch ab. Der Temperaturgradient in der oberen Bodenschicht wird in hohem Maße von der Wärmeleitfähigkeit des Bodens und damit von Bodenart und -zustand bestimmt. Schlechte Wärmeleiter sind beispielsweise trockene Moorböden wegen der vielen Lufteinschlüsse; geringe Wärmeleitfähigkeit bedingt starke Schwankungen der Temperatur im Bereich der Bodenoberfläche. Die gerade in solchen Böden auftretende hohe Ei- und Larvensterblichkeit der Möhrenfliege (SCHUPHAN & HENTSCHEL 1965) kann insbesondere auf diese Erscheinung zurückzuführen sein.

In den Versuchen wurden die Eier in 10-15 cm hohen Möhrenbeständen etwa 3 cm von der Pflanzenreihe entfernt abgelegt. Während der vier Untersuchungszeiträume waren die Bestände (30 cm Reihenabstand) nicht geschlossen. Sonneneinstrahlung auf die Bodenoberfläche war je nach Tageszeit, Luftbewegung und damit Beschattung durch die Blätter mehr oder weniger möglich.

Von Möhrenfliegen abgelegte Eier sind je nach Witterung, Bestandsdichte, Eiablageentfernung zur Pflanzenreihe und je nachdem, wie gut geschützt sie zwischen den Bodenaggregaten zu liegen kommen, sehr variablen mikroklimatischen Verhältnissen ausgesetzt, deren Messung technisch nicht möglich ist. Dies trifft gleichermaßen für die das Ei umgebende Luft- und Bodenfeuchtigkeit wie auch für die auf kleinstem Raum zwischen den Bodenpartikeln herrschende Temperatur zu. Durch die im Versuch vorgenommene Eiablage unter einer dünnen Bodenschicht wurden den Eiern vermutlich günstigere Entwicklungsbedingungen geboten, als dies nach Eiablage durch die Insekten selbst der Fall ist. Die Mortalität einer natürlichen Eipopulation wird daher stärker variieren als die der künstlich ausgesetzten Eier (Variationskoeffizient der Schlüpftrate in den Versuchen 2-4: 15-28%).

Versuchsjahr 1977

Methode

In der Zeit vom 10. Mai bis 15. Oktober wurden in einem Möhrenbestand im Freiland (30 cm Reihenabstand) Temperaturmessungen an der Bodenoberfläche durchgeführt. Wie bei dem auf S. 90 beschriebenen Gewächshausversuch wurden an einen Punktschreiber angeschlossene Widerstandsthermometer zur Messung in 0,5-1 cm Bodentiefe benutzt. Der Abstand zwischen Meßwertgebern und Pflanzenreihe betrug etwa 3 cm, die Laubhöhe der Pflanzen zu Versuchsbeginn 5-7 cm. Zur Feststellung der Larvenschlüpfraten wurden zu insgesamt 32 Terminen in Abständen von 3-10 Tagen 4 x 100 Eier auf Filterpapier in die oberste Bodenschicht unmittelbar neben den Meßwertgebern eingesetzt und nach beendetem Schlupf wieder entnommen. Die Eier wurden bei Bestimmung der Mortalitätsrate mikroskopisch auf Parasitierung untersucht.

Ergebnisse

Die Auswertung der Temperaturdaten und zugehörigen Larvenschlüpfzeiten erfolgte aufgrund der Resultate des Gewächshausversuches (5.2.2.1) mithilfe der Regressionsanalyse nach Berechnung der täglichen Bodentemperaturmaxima¹ und der Expositionszeiten bei Temperaturen im oberen Letalbereich.

Wiederum stellte sich eine signifikant erhöhte Eimortalität erst dann ein, wenn die Tagestemperaturmaxima an der Bodenoberfläche im Durchschnitt über den kritischen Schwellenwert von etwa 26°C anstiegen; es ergab sich eine positive Korrelation ($r=+0,73$; $P=0,05$) zwischen den mittleren Temperaturmaxima ($\geq 26^{\circ}\text{C}$) und der Eimortalität.

Die im Freiland gewonnenen Ergebnisse zur Abhängigkeit der Mortalitätsrate von den mittleren täglichen Bodentemperaturhöchstwerten (Abb. 34) entsprachen weitgehend denen des Gewächshausversuches (Abb. 30, S. 91). Der Unterschied beider Regressionskoeffizienten für die Temperatureinwirkung ($b=6,2$ bzw. $b=5,0$) ist nicht signifikant.

Ebenfalls gute Übereinstimmung der Ergebnisse von Gewächshausversuch (Abb. 31, S. 93) und Freilandversuch zeigte sich bei Berechnung der mehrfachen Regression zwischen Eimortalität, Bodentemperatur und Expositionsdauer (Abb. 35). Unterschiede in der Letalwirkung ergaben sich jedoch für den Temperaturbereich oberhalb von etwa 30°C: Gleiche Höhe der Eimortalitätsraten wurde im Gewächshaus bei kürzerer täglicher Expositionszeit verzeichnet als im Freiland. Mit hoher Wahrscheinlichkeit ist dies auf ein wesentlich schnelleres Ansteigen der Temperatur im Gewächshaus insbesondere bei Sonneneinstrahlung und damit auf verminderte Akklimatisation der Eier zurückzuführen.

¹ mit Einwirkungsdauer von ≥ 30 min (\approx Ablesegenauigkeit)

Abb. 34: Eimortalität in Abhängigkeit vom mittleren Bodentemperaturmaximum ($\geq 26^\circ\text{C}$) in 0,5-1 cm Tiefe.

Diese durchschnittlichen Tagesmaxima wurden berechnet aus Versuchsperioden von 7-13 d entsprechend der jeweiligen Dauer der Embryonalentwicklung.

Freilandversuch 10.5. - 15.10.1977

Anzahl Eier/Versuchsperiode: 4 x 100

N = 68 $r^2 = 0,53$

Regressionsgleichung: $y = a + bx$

[Linearität signifikant (P=0,05)]

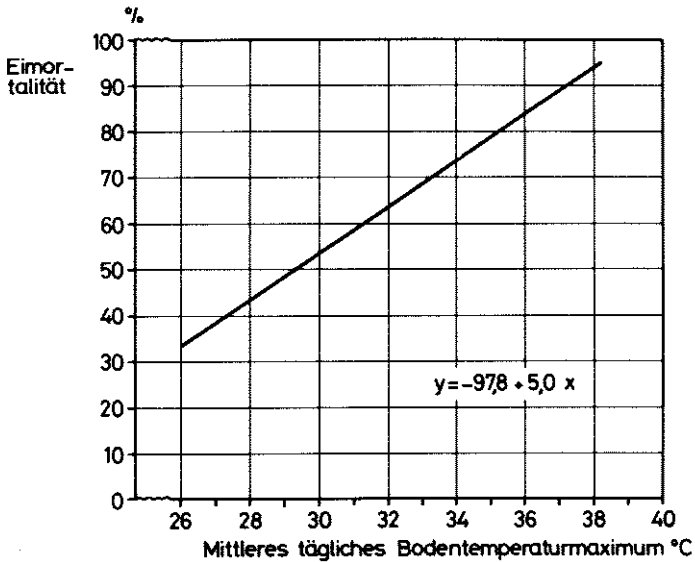


Abb. 35: Eimortalität in Abhängigkeit von der Bodentemperatur ($\geq 26^\circ\text{C}$; 0,5-1 cm Tiefe) und deren täglicher Einwirkungsdauer.

Die Mittelwerte der unabhängigen Variablen wurden berechnet aus Versuchsperioden von 7-13 d entsprechend der jeweiligen Dauer der Embryonalentwicklung.

Freilandversuch 10.5. - 15.10.1977

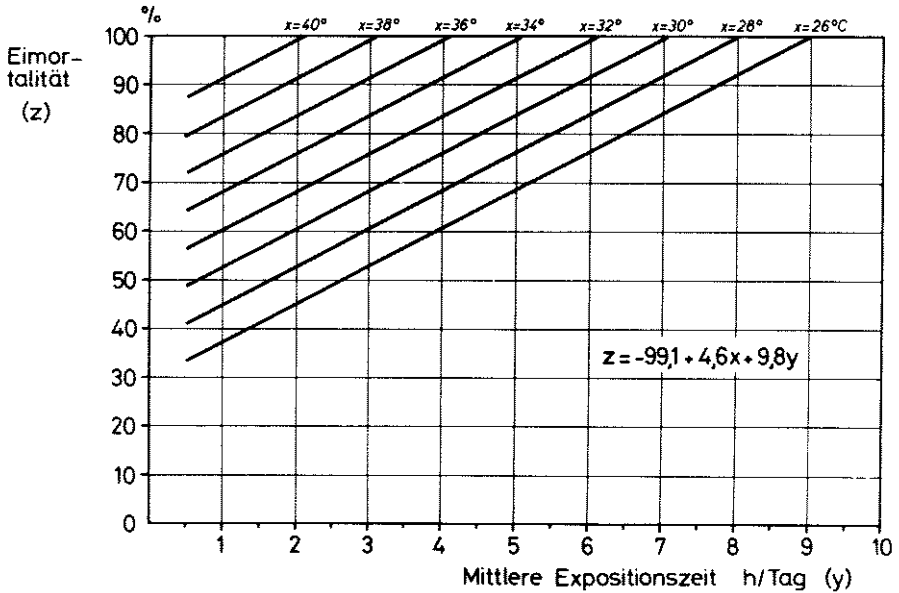
Anzahl Eier/Versuchsperiode: 4 x 100

N = 68

Regressionsgleichung:

$$z = a + bx + cy$$

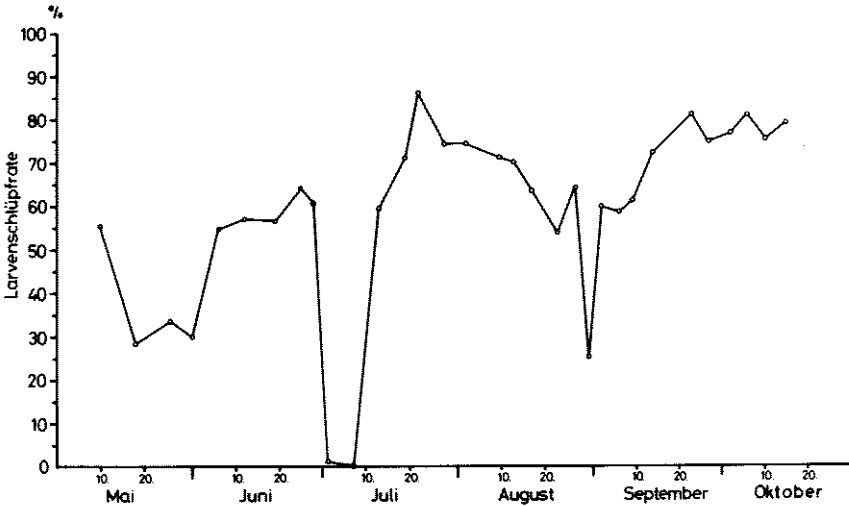
[Teilregressionen Temperatur sowie Expositionszeit signifikant ($P=0,05$)]



Die im Versuchsjahr 1977 während der Vegetationsperiode ermittelten Larvenschlüpfraten (Abb. 36) waren ebenso wie 1976 temperaturbedingt starken Schwankungen unterworfen. Sie zeigten jedoch während des von Mai bis Oktober andauernden Untersuchungszeitraumes insgesamt zunehmende Tendenz.

Abb. 36: Larvenschlüpfraten während der Vegetationsperiode 1977

Das Aussetzen von jeweils 4 x 100 Eiern zu 32 Terminen erfolgte in der Zeit zwischen 10.5. und 15.10.1977 im Abstand von 3-10 d. Die Eier wurden in einem Möhrenbestand in etwa 3 cm Distanz zur Pflanzenreihe etwa 5 mm tief auf Filterpapier in den Boden eingesetzt und nach beendetem Larvenschlupf wieder entnommen.



Die geringsten Larvenschlüpfraten wurden bei Eiern festgestellt, die in der 3. Maidekade, am 1. und 7. Juli und am 30. August abgelegt wurden. In diesen Versuchsperioden herrschte überwiegend heiße und trockene Witterung.

Die stärksten Schwankungen der Schlüpfrate bei kurz aufeinanderfolgenden Ablageterminen waren Ende Juni/Anfang Juli zu verzeichnen. Vom 25.6. bis 2.7. (hohe Schlüpfrate um 60%)

lagen bei meist bedecktem Himmel und mehreren Niederschlägen die Bodentemperaturen unter 25°C, stiegen jedoch ab dem 3.7. durch lange tägliche Sonnenscheindauer sehr stark an (> 35°C), so daß die am 1.7. und 7.7. abgelegten Eier fast ausnahmslos abgetötet wurden.

Vom 13. Juli bis Mitte August stiegen infolge relativ kühler Witterung und geringer Bodentemperaturen die Larvenschlüpfraten wieder auf über 60% an.

In den Monaten September und Oktober wurde trotz länger andauernder Embryonalentwicklung (die letzten Eilarven nach Ablagetermin 15.10. schlüpften am 12.11.) verhältnismäßig niedrige Eimortalität festgestellt. Die Larvenschlüpfraten betragen bei relativ geringen Schwankungen etwa 60-80%.

Bei Eiern aus drei Ablageterminen (17.8., 12.9., 20.9.) wurde Fraß durch Raubfeinde - aufgrund der Symptome vermutlich Carabiden oder Staphyliniden - festgestellt. 3-68% der Eier waren beschädigt. Daher mußten diese Termine bei der Auswertung der Resultate unberücksichtigt bleiben.

Eiparasitierung trat im gesamten Beobachtungszeitraum nicht auf.

7. Diskussion

Die spezifischen Reaktionen von Möhrenfliegenweibchen auf Umweltreize (Struktur, Feuchtigkeit und Farbe der Bodenoberfläche, Licht), die während der Endphase des Eiablageverhaltens wirksam werden, führen zu einer bestimmten Verteilung der Eier im Raum zwischen den Wirtspflanzenreihen. Fehlen Gradienten dieser Reize - herrschen also weitgehend homogene Bedingungen -, so werden die Eiablageläufe häufig auf den gesamten Reihenzwischenraum ausgedehnt. Dabei nimmt die Eiverteilungsdichte mit größer werdender Entfernung von der Pflanzenreihe kontinuierlich ab. Die höheren Eizahlen in Wirtspflanzennähe sind dadurch bedingt, daß die Häufigkeit der Eiablageläufe nach Verlassen der Pflanze hier am größten ist, und viele Weibchen bereits hier einen großen Teil ihres Eivorrates ablegen.

Eine gerichtete Bewegung der Tiere ist bei Eiablageläufen nicht festzustellen, wenn in der Eiablagezone keine Reizgradienten vorliegen. Solche Weibchen, die sich weiter von der "Startpflanze" entfernen, wandern, mit wechselndem Abstand zur Ausgangsreihe, entweder annähernd lotrecht oder in einem (unbestimmten) Winkel zu dieser. Auch ein Überwechseln von einer Reihenflanke zur anderen oder ein Erreichen der benachbarten Pflanzenreihe ist möglich. Auf diese Weise wird während der relativ lange dauernden Eiablageläufe oft der Bereich mehrerer Pflanzen von demselben Weibchen belegt. Dieses Verhalten kann im Sinne einer Brutfürsorge verstanden werden, die sicherstellt, daß den Eilarven während der frühen Befallsphasen genügend Nahrung zur Verfügung steht.

Die bei der Eiablage wirksamen Umweltfaktoren sind in einem Pflanzenbestand mehr oder weniger variabel. Die Struktur der Bodenoberfläche kann nur geringen Einfluß auf die Eiverteilung ausüben, da sie in der Regel im Reihenzwischenraum keine starken Unterschiede aufweist und

genügend propriozeptive und Berührungsreize gewährleistet. Allerdings könnte, beispielsweise nach starken Niederschlägen in einem nicht geschlossenen Bestand, eine ver-
schlammte und verkrustete Bodenoberfläche von den Fliegen gemieden werden, so daß höhere Eiablageaktivität an den von den Blättern geschützten Stellen in Pflanzennähe stattfindet.

Starke Feuchtigkeitsunterschiede des Eiablagesubstrates - auf die die Weibchen im Laborversuch deutlich reagierten - treten im Freiland ebenfalls nur bei bestimmten Voraussetzungen auf. Eine Bevorzugung der reihennahen Zonen für die Eiablage ist dann möglich, wenn diese nach Niederschlägen im Schatten der Blätter langsamer abtrocknen.

Entscheidend beeinflußt wird die Eiverteilung durch die im Bestand herrschenden Lichtverhältnisse. Die negativ phototaktische Reaktion der Weibchen (BOHLEN 1967) führt dazu, daß Eiablage überwiegend an schattigen Stellen (im Schlagschatten von Blättern oder größeren Bodenaggregaten) stattfindet. Solche Stellen werden von den Fliegen nicht bereits beim Abwärtslauf an den Blattstielen wahrgenommen; die eigentliche Wahl des Eiablageortes erfolgt erst nach Verlassen der Pflanze. Auch während der Läufe auf der Bodenoberfläche werden dunkle Stellen nur über Entfernungen von wenigen Zentimetern ausgemacht und aktiv aufgesucht. Hierbei kann entweder der Reiz der geringeren Lichtintensität (negative Phototaxis) oder der Reiz der dunklen Oberfläche (Skototaxis) die Dunkelpräferenz beeinflussen. Auch kann eine kombinierte Wirkung beider Reize vorliegen.

Die Suche nach geeigneten Eiablageplätzen wird nicht nur durch die phototaktische bzw. skototaktische Orientierung der Weibchen gesteuert, sondern auch - wie Untersuchungen von STÄDLER (1972) zeigten - durch die vom Eiablage-substrat im Gelbbereich des Spektrums reflektierte Lichtmenge. Die Farbe der Bodenoberfläche hat insofern Bedeutung, als die Fliegen für die Eiablage einen Ort mit möglichst geringer Reflexion bei 500-650 nm bevorzugen (*ibid.*).

In Wirtspflanzenbeständen variieren die Lichtverhältnisse naturgemäß stark mit der vorhandenen Blattmasse und sind demzufolge von Art, Sorte und Alter der Pflanzen, aber auch von den Reihenabständen beeinflusst. In einem nicht geschlossenen Bestand konzentriert sich daher die Eiablage mehr auf die reihennahen Zonen, während bei dichtem Laubwerk die Eiverteilung sich verstärkt auf den gesamten Reihenzwischenraum ausdehnt. Variable räumliche Eiverteilung ergibt sich ebenfalls je nach Intensität der Sonneneinstrahlung und dem Stand der Sonne. Bei den Freilandbeobachtungen des Eiablageverhaltens wurde festgestellt, daß die Möhrenfliegenweibchen bei schräg einfallendem Sonnenlicht in den Abendstunden die Schlagschattenzonen bevorzugen und einseitig, fast ausschließlich auf den dem Licht abgewandten Reihenflanken, Eier ablegten. Herrschte hingegen bei bedecktem Himmel diffuses Licht im Reihenzwischenraum (vgl. 3.1.2), so wurde keine ausgeprägte photische Orientierung beobachtet. Gleiche Verhaltensweisen zeigten die Tiere in Laborversuchen auf partiell beschatteten bzw. gleichmäßig beleuchteten Eiablageflächen (siehe S. 32 ff.)

Die für die Eiablage optimalen Lichtintensitätswerte sind relativ niedrig. In den Wahlversuchen mit 1700/150 lx wurde die geringe Beleuchtungsstärke deutlich bevorzugt. STÄDLER (1975) nimmt die optimale Intensität im Bereich von 100-1000 lx an.

Von verschiedenen anderen phytophagen Dipteren-Arten, deren Lebensweise mit der von *Psila rosae* vergleichbar ist, sind ebenfalls Verhaltensweisen bei der Eiablage im Bereich der Bodenoberfläche bekannt, die durch Struktur und Feuchtigkeit des Bodens oder durch die Lichtverhältnisse beeinflusst werden [*Phorbia coarctata* (SOL 1964, 1971), *Hylemya cilicrura* (MILLER & McCLANAHAN 1960; BARLOW 1965; AUDEMARD 1967; HASSAN 1974) und *Hylemya brassicae* (ZOHREN 1968; SCHNITZLER 1969)]. Wenig Kenntnisse liegen - mit Ausnahme der letztgenannten Spezies - zur räumlichen Verteilung der

Eier in Wirtspflanzenbeständen vor. FREULER (1975) fand an ausgewachsenen Wirsingpflanzen, daß 8% der Kohlfliegen Eier in größerer Distanz als 7,5 cm abgelegt wurden. 98% der Eier von *H. brassicae* befanden sich nach Ergebnissen von Laboruntersuchungen (FREULER & GOY 1977) innerhalb eines Radius von 17-18 cm um die Wirtspflanze, etwa 50% in Entfernungen bis zu 3-4 cm. Es wird angenommen, daß die Größe der Pflanze, insbesondere ihr Blattwerkdurchmesser, die Eiablagedistanz beeinflusst.

Die vorliegenden Freiland- und Laboruntersuchungen zur Eiverteilung der Möhrenfliege im Wirtspflanzenbestand zeigen, daß die in der Literatur (s. S. 17/18) genannten Eiablageentfernungen nur für einen Teil der abgelegten Eier zutreffen. Unter der Voraussetzung homogener Bedingungen im Reihenzwischenraum werden etwa 50-65% der Eier in einer 5 cm breiten Zone neben den Pflanzenreihen gefunden, weitere 20-35% in Entfernungen von 5-10 cm und die übrigen in größeren Distanzen. Die Variabilität der Eiverteilung ist bestimmt durch unterschiedliche Eigenschaften der Bodenoberfläche zwischen den Pflanzen, hauptsächlich aber - wie gezeigt werden konnte - durch die hier herrschenden Lichtverhältnisse. Darüberhinaus dürften das Ausmaß des Eivorrates und die Aktivität und Konstitution der Weibchen die Eiablagedistanz beeinflussen.

Hinsichtlich der chemischen Bekämpfung lassen sich aus diesen Resultaten zweierlei Folgerungen ableiten: Zum einen muß bei einem möglichen Einsatz von Oviziden der gesamte Reihenzwischenraum behandelt werden, um die Eipopulation vollständig zu erfassen. Zum anderen könnte die verschiedentlich festgestellte mangelhafte Wirkung oberflächlicher Bandbehandlungen mit Insektiziden durch das beschriebene Verhalten der Fliegen eine - teilweise - Erklärung finden. Eine "Unterwanderung" der wirkstoffhaltigen (oberen) Bodenschichten von Larven aus reihenfern abgelegten Eiern ist denkbar. Dies könnte insbesondere

dann der Fall sein, wenn der vertikale Wirkstofftransport (z.B. bei trockener Witterung und in Abhängigkeit von der Zeit nach der Behandlung) unzureichend ist oder zu schmale Bandbreiten gewählt wurden.

Die Entwicklung der Möhrenfliegenlarven an der Wirtspflanze ist durch zwei deutlich zu trennende Befallsphasen gekennzeichnet. Die erste Phase wird durch die Wanderung der Eilarven vom Schlüpfort an der Bodenoberfläche zu den Seitenwurzeln eingeleitet. Die hierbei wirksamen Orientierungsmechanismen wurden eingehend von STÄDLER (1971 b) untersucht. Hauptsächlich werden von den Larven jene Zonen im Boden aufgesucht, in denen die höchste Seitenwurzel-dichte vorliegt. Es folgt ein intensiver Seitenwurzelfraß mit äußeren Verletzungen des Wurzelgewebes oder vollständigem Eindringen der Larven. Zweifellos sind die Junglarven auf den Seitenwurzelfraß angewiesen, da es ihnen erst nach der 1. Häutung gelingt, sich in die Hauptwurzel einzubohren. Das häufig wiederholte Überwechseln zu anderen Seitenwurzeln, das in dieser Phase stets zu beobachten ist, führt vermutlich im weiteren Verlauf der Larvenentwicklung zum (zufälligen?) Auffinden der Speicherwurzel.

Bei einer Bodentemperatur von 20°C nimmt die erste Befallsphase, an der L₁ und L₂ beteiligt sind, etwa 2 Wochen in Anspruch; die gesamte Larvenentwicklungsdauer beträgt ungefähr 6 Wochen. Bei geringeren Temperaturen verlängern sich diese Zeiträume wesentlich und können im Falle der Überwinterung als Larve (BOLLOW 1955; VAN'T SANT 1961; BIERNAUX 1968; STÄDLER 1970 u.a.) sogar mehrere Monate beanspruchen.

Die zweite Befallsphase (der Schadfraß) beginnt, weitgehend unabhängig von Art und Sorte der Wirtspflanze, im Bereich der unteren Primärwurzelzone, nämlich dort, wo sich aufgrund der höchsten Seitenwurzel-dichte die Larven während der ersten Phase des Befalls eingefunden haben.

Auffallend ist die Neigung sämtlicher Larvenstadien, die Wurzeln sehr häufig zu verlassen und, zum Teil nach Überwindung großer Kriechstrecken im Boden, neue Wurzeln zu befallen. Nach Befunden von PETHERBRIDGE & WRIGHT (1943) wechseln die Larven zu benachbarten Pflanzen über, falls sie in Speicherwurzeln von Jungpflanzen mit geringem Dickenwachstum nicht mehr genügend Nahrung vorfinden.

WILSON (1945) stellte fest, daß bei verzögerter Ernte von Möhren im Herbst durch wandernde Larven eine sehr starke Befallsausweitung hervorgerufen wird. WRIGHT & ASHBY (1946 b) fanden in Bodenproben Möhrenfliegenlarven verschiedener Stadien in größerer Zahl. VAN'T SANT (1961) wies auf die Gefahr der Befallsausweitung an eingemieteten oder über Winter im Boden belassenen Möhren durch wandernde Larven hin. Er konnte in Freilandversuchen ermitteln, daß Altlarven selbst über eine Entfernung von 44 cm hinweg in der Lage sind, weitere Pflanzen zu befallen.

BIERNAUX (1972) stellte einen Prozentsatz von 2-70% frei im Boden wandernder Larven fest, wobei dieser Anteil an der gesamten Larvenpopulation mit dem Entwicklungszustand der Möhren, dem Wassergehalt des Bodens und der Jahreszeit variierte.

Nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen kann die Wanderneigung der Larven allein auf Nahrungsmangel aus den auf S. 63 angeführten Gründen nicht zurückgeführt werden. Vermutlich ist auch eine Verschlechterung der Nahrungsqualität als Folge des Larvenfraßes hierbei von Bedeutung. Änderungen des pflanzlichen Stoffwechsels im Wurzelgewebe, besonders im Bereich der Fraßgänge, und die Bildung von Abwehrstoffen der Pflanze oder deterrent wirkenden Reaktionsprodukten des Larvenkotes können angenommen werden. Darüberhinaus neigen die Larven zum Verlassen der Pflanze - wie in der Laborzucht beobachtet wurde -, wenn das Wurzelgewebe von sekundären Fäulniserregern befallen wird.

Die Befallsfähigkeit von Möhrenfliegenlarven wird mit zunehmender Eiablagedistanz zur Wirtspflanze geringer. Jedoch

kann auch Eiablage in größeren Entfernungen zu hohen Befallswerten führen. Larven aus reihenfern abgelegten Eiern nutzen wohl zunächst das Seitenwurzelsystem in der Nähe der Schlüpforte, und einem Teil von ihnen gelingt im weiteren Verlauf der Entwicklung das Auffinden der Hauptwurzeln. Dies war im Laborversuch über eine Distanz von 15 cm bei mehr als 10% der lebensfähigen Larven der Fall. Die unterschiedlichen Anteile befallener Pflanzen im Freiland- und Laborversuch (bei gleicher Eiablageentfernung) deuten darauf hin, daß je nach Art und Zustand des Bodens und dem Umfang des vorhandenen Seitenwurzelsystems die distanzabhängige Befallsfähigkeit der Larven variieren kann.

Zu ähnlichen Leistungen beim Auffinden der Hauptnahrung über größere Entfernungen sind auch Larven der Kohlflyge befähigt. FREULER (1974) berichtet, daß die kritische Distanz, aus der diesen ein Erreichen der Wirtspflanze noch möglich ist, 20-25 cm beträgt.

Die Auswertung der Versuchsergebnisse zur Beziehung zwischen Befallsdruck und Schadwirkung ließ folgende Schlußfolgerungen zu:

Das Wachstum und die Ertragsbildung bleibt bei älteren Pflanzen weitgehend unabhängig vom Befallsdruck. Wesentlich wichtiger für eine Bemessung des durch Möhrenfliege verursachten Schadens ist der Anteil befallener Pflanzen zum Erntezeitpunkt. Bereits eine geringe Eibesatzdichte von etwa 5 Eiern/Pflanze führt in 50% der Fälle bei Möhren zu Schadfraß in der Speicherwurzel. Eine stärkere Belegung der Pflanzen, die über eine kritische Eizahl hinausgeht (im Versuch 40 Eier/Pfl. bei einem mittleren Ausgangsgewicht der Speicherwurzel von ca. 50 g), verursacht weder stärkeren Schadfraß, noch führt sie zu einer signifikanten Erhöhung der Anzahl von Larven, die sich bis zum Puppenstadium entwickeln.

Es ist daher anzunehmen, daß bereits die jüngeren Larvenstadien während der ersten Befallsphase infolge befalls-

druckabhängiger Nahrungskonkurrenz dezimiert werden können. Bereits durch wenige Fraßstellen an Seitenwurzeln (besonders an denen erster Ordnung in Hauptwurzelnähe) können diese und die von ihnen ausgehenden Seitenwurzeln höherer Ordnung innerhalb kurzer Zeit absterben. Dies würde bedeuten, daß bei einem bestimmten Angebot von Seitenwurzeln nur eine begrenzte Anzahl von Junglarven Nahrung vorfindet, falls diese in einem kurzen Zeitraum die Wirtspflanze befallen, innerhalb dessen keine neuen Seitenwurzeln gebildet werden. Unter diesen Voraussetzungen werden also durch Desorientierung (keine CO₂-Abgabe durch abgestorbene Seitenwurzeln) in Verbindung mit geringer Hungerfähigkeit (3-4 Tage bei L₁) die meisten Larven früh absterben.

Der Umfang des Seitenwurzelsystems nimmt mit fortschreitendem Wachstum zu. Ältere (bzw. größere) Pflanzen bieten daher einer höheren Zahl von Junglarven Nahrung. Hierin könnte einer der Gründe dafür zu suchen sein, daß erntereife Möhren häufiger befallen werden als Jungpflanzen. Auch ist möglicherweise die unterschiedliche Anfälligkeit von Möhrensornten (ELLIS et al. 1978) dadurch bedingt, daß mit der Zahl der vorhandenen Seitenwurzeln die Larvenentwicklungsraten variieren.

Faßt man die Ergebnisse zum Einfluß des Befallsdrucks auf die Schädigung der Wirtspflanzen zusammen, so wird deutlich, daß die Möhrenfliege bereits bei geringen Populationsdichten in der Lage ist, einen nicht tolerierbaren Schaden hervorzurufen.

Der im Verlauf einer Vegetationsperiode auftretende Befallsdruck durch die Möhrenfliege hängt von der im Frühjahr am jeweiligen Standort vorhandenen Ausgangspopulationsdichte, entscheidend aber von den Entwicklungsbedingungen ab, die auf die einzelnen Stadien des Schädlings

einwirken. Relativ starke Abundanzschwankungen von Generation zu Generation, aber auch von Jahr zu Jahr im selben Befallsgebiet wurden wiederholt beobachtet (KÖRTING 1940; BARNES 1942; PETHERBRIDGE et al. 1942; PETHERBRIDGE & WRIGHT 1943; WILSON 1945; WRIGHT & ASHBY 1946 a; SCHUPHAN & HENTSCHEL 1965 u.a.). Regionen mit hohem Dauerbefall (Beispiele bei STÄDLER 1967, COPPOCK 1974) stellen sicherlich den Ausnahmefall dar.

Nach eigenen am Versuchsstandort gemachten Erfahrungen kann selbst auf Flächen ohne jede Insektizidbehandlung wiederholt stärkerer Befall (> 6%) ausbleiben. Dies trifft in besonderem Maße für die 1. Jahresgeneration zu. Eine gewisse befallsmindernde Wirkung ist dem seit geraumer Zeit verbreiteten Einsatz von Herbiziden in Wirtskulturen zuzuschreiben. Verschiedene Herbizidpräparate zur Bodenbehandlung bei Möhren und Sellerie besitzen, wie eigene Untersuchungen zeigten (unveröffentl.), gegenüber Ei- und Larvenstadien der Möhrenfliege deutliche insektizide Nebenwirkungen.

Wesentlich stärkeren Einfluß auf Befallsdruckunterschiede zwischen den Jahresgenerationen haben jedoch ohne Zweifel (mikro-)klimatische Faktoren, wie die Beobachtungen verschiedener Autoren (Literaturübersicht S. 65) und die vorliegenden Versuchsergebnisse zeigen.

Im Vergleich mit anderen Gemüsefliegenarten erweist sich vor allem das Eistadium von *Psila rosae* als außerordentlich trockenheits- und temperaturempfindlich. Die Gefahr einer Beeinträchtigung der Entwicklung durch ungünstige Umweltbedingungen ist wegen der relativ langen Embryonalentwicklungsdauer besonders groß.

Entwicklungshemmende Effekte niedriger Luftfeuchtigkeit konnten aus meßtechnischen Gründen zwar nur in Laborversuchen nachgewiesen werden; es ist jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß bei entsprechenden Temperaturbedingungen und Bodenverhältnissen (Bodenart, Wassergehalt tieferer Schichten, Verdunstungsbilanz) die rela-

tive Luftfeuchtigkeit unmittelbar an der Einlagerungsstelle der Eier in der Bodenoberfläche unter 100% absinken kann (vgl. auch Ergebnisse von ROSSI 1933, FRANSSILA 1936). Nicht wassergesättigte Luft wiederum führt zu einer Erhöhung der Mortalität sowohl der Eier als auch der Eilarven. Die trockenheitsbedingte Eimortalität ist hauptsächlich eine Folge des Wasserverlustes und damit verbundener embryonaler Stoffwechselstörungen. Das Ei ist nicht in der Lage, bereits erlittene Wasserverluste durch Absorption auszugleichen; daher ist neben dem Grad der Trockenheit auch ihre Gesamteinwirkungsdauer ausschlaggebend für die Letalwirkung. Bei subletalen Feuchtigkeitsbedingungen kann eine deutliche Entwicklungsverzögerung eintreten.

Windoffene Lagen bieten zweifellos dem Schädling in der Regel ungünstigere Befallsbedingungen als geschützte Standorte (BAKER et al. 1942; PETHERBRIDGE & WRIGHT 1943; WATKINS & MINER 1943; PETHERBRIDGE et al. 1945; ROEBUCK 1945; WILSON 1945; WRIGHT & ASHBY 1946 a; KROMPHARDT 1950; WILLIAMS 1954; BOLLOWS 1955; VAN'T SANT 1961; SCHUPHAN & HENTSCHEL 1965). Es ist anzunehmen, daß dies in den meisten Fällen nicht allein auf das Fehlen von Randvegetation ("Schutzpflanzen"; s. bei STÄDLER 1972) und auf eine eiablagehemmende Windwirkung zurückzuführen ist. Immerhin stellte WAKERLY (1963) fest, daß Windgeschwindigkeiten bis zu fast 6 Beaufort (starker Wind) die Eiablageaktivität nicht beeinträchtigen. Diesen befallsmindernden Faktoren ist vielmehr eine schnellere Austrocknung der Bodenoberfläche durch Windeinwirkung und damit erhöhte Eimortalität hinzuzurechnen.

Die Eilarven von *Psila rosae* sind vor Wasserverlust nur schlecht geschützt und daher weitaus trockenheitsempfindlicher als die Eier. STÄDLER (1971 b) stellte bereits nach 1 1/2stündigem Aufenthalt bei etwa 75% r.F. den Tod von L₁ durch Austrocknen fest. Während des Schlüpfaktes scheinen die Eilarven am stärksten gefährdet zu sein. Im natürlichen Biotop können sich die frisch geschlüpften Larven durch

rasches Eindringen in den Boden schützen. Ein Absterben vor Erreichen tieferer Bodenschichten mit wassergesättigter Luft dürfte wohl nur unter extremen Bedingungen auftreten.

Bei den im Versuch verwendeten Böden zeigte sich bis 60% bzw. 50% der maximalen Wasserkapazität keine Minderung der Entwicklungsraten. Aufgrund der Untersuchungsergebnisse ist unter Freilandverhältnissen erst dann eine Beeinträchtigung der Larvenentwicklung durch den Wassergehalt des Bodens zu erwarten, wenn dieser sich dem Bereich des permanenten Welkepunktes nähert. Vermutlich wird, wie erwähnt, unter solchen Verhältnissen auch die Wanderneigung der Larven (BIERNAUX 1972) und damit die Gefahr einer Befallsausweitung geringer. Die hierzu notwendigen Witterungsbedingungen werden zwar selten auftreten, ergaben sich aber beispielsweise während des sehr trockenen und heißen Sommers 1976, in dem an verschiedenen Standorten Welkeerscheinungen bei Möhren beobachtet wurden, die durch die extrem schlechte Wasserversorgung des Bodens verursacht waren.

Die Temperatur ist der wichtigste abiotische Umweltfaktor, der die Entwicklungsvorgänge der Präimaginalstadien von *Psila rosae* beeinflusst. STÄDLER (1970) zeigte ihre Bedeutung für die Induktion der Puppendiapause auf und ermittelte - in Übereinstimmung mit WHITCOMB (1938) und McCLANAHAN & NIEMCZYK (1963) - den oberen thermalen Letalbereich für Larven und Puppen bei etwa 23-25°C.

Das Eistadium toleriert geringfügig höhere Temperaturen; die kritische Temperaturzone liegt zwischen 26 und 28°C. In der Laborzucht gemachte Beobachtungen deuten darauf hin, daß subletale Temperaturen während der Embryonalentwicklung im Bereich von etwa 25°C zwar keine signifikante Minderung der Larvenschlüpfraten bedingen, daß aber die Vitalität der Eilarven später häufig beeinträchtigt sein kann.

Eine Letalwirkung von Wechseltemperaturen oberhalb des Gefrierpunktes ist davon abhängig, ob und wie lange eine kritische Temperaturschwelle von 26°C überschritten wird. Unterschiedliche Empfindlichkeit verschiedener Embryonalphasen gegenüber hohen Temperaturen ist nicht auszuschließen, müßte jedoch durch weiterführende Untersuchungen belegt werden. Dasselbe gilt für die Frage der Akklimatisation, die bei Wechseltemperatureinflüssen von Bedeutung ist.

Die Berechnung des theoretischen Entwicklungsnullpunktes für das Eistadium ergab einen Temperaturwert von 3,1°C. Innerhalb der vitalen Zone, d.h. ohne Berücksichtigung relevanter Temperaturextreme (<5° und >25°C), entsprechen die gefundenen Beziehungen zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer einer annähernd hyperbolisch verlaufenden Regressionskurve, diejenigen zwischen Temperatur und Entwicklungsgeschwindigkeit sind dementsprechend annähernd linear. Die aufgrund der empirischen Versuchsdaten gefundenen Funktionen (S. 87 und 89) entsprechen also weitgehend den Bedingungen der Temperatursummenregel. Wird diese unter Berücksichtigung des genannten Entwicklungsnullpunktes als Berechnungsgrundlage gewählt, so ergibt sich für das Eistadium der Möhrenfliege eine Thermalkonstante von 129 (Taggrade, bezogen auf die Celsius-Skala). Dieser Wert - für praktische Belange wohl ausreichend präzisiert - gilt sowohl für Konstant- als auch für Wechseltemperaturbedingungen (vgl. Tab. 17, S. 95).

Die Untersuchungsergebnisse zur Embryonalentwicklung unter Freilandverhältnissen zeigen eine besondere Bedeutung kritischer Bodentemperaturen als Mortalitätsfaktor. In der Literatur sind hierzu wiederholt Hinweise zu finden (BOURNE & WHITCOMB 1932, 1934; LABEYRIE 1956; VAN'T SANT 1961; SCHUPHAN & HENTSCHEL 1965), die jedoch nicht durch Beobachtung der Larvenschlüpfzeiten in Verbindung mit mikroklimatischen Messungen belegt sind.

Auch im Feldversuch bestätigte sich die für das Eistadium kritische Temperaturschwelle von 26°C im Bereich der Bodenoberfläche. Starke Sonneneinstrahlung kann hier zu Temperaturen führen, die auch bei kurzzeitiger Einwirkung letal wirken.

Für die praktische Versuchsarbeit, eventuell auch als Hilfsmittel für kurzfristige Befallsprognosen in den Sommermonaten, dürfte die Ermittlung täglicher Bodentemperaturmaxima (≥ 30 min Überschreitungsdauer) in der Eiablagezone ausreichen, um eine temperaturbedingte Beeinträchtigung der Larvenschlüpfraten abschätzen zu können. Eine kontinuierliche Messung, möglichst an verschiedenen Stellen im Bestand, und eine Auswertung der täglichen Einwirkungsdauer höherer Temperaturen (vgl. Abb. 31 und 35) erhöht die Genauigkeit der Schätzung.

Die im Verlauf der Vegetationsperiode auftretenden Minimaltemperaturen (oberhalb des Gefrierpunktes) beeinträchtigen die Embryonalentwicklung nicht. Möglicherweise sind jedoch bei starken Tag-Nacht-Temperaturschwankungen auch niedrige Temperaturen als indirekter Mortalitätsfaktor zu werten - bedingt durch erschwerte Akklimatisierung der Eier.

Die Mortalitätsschwankungen der Eier werden mittelbar auch vom Eiablageverhalten der Möhrenfliegenweibchen beeinflusst. Die bei der Eiablage herrschenden Witterungsbedingungen können ungleich günstiger sein als während der anschließenden Zeit der Eientwicklung. Je nach Entfernung zur Pflanzenreihe und Eignung der Eiablageplätze sind die Eier unterschiedlichem Mikroklima ausgesetzt.

Im nicht geschlossenen Pflanzenbestand ist die Wahrscheinlichkeit ungünstiger mikroklimatischer Verhältnisse größer als im geschlossenen. Der in gefährdeten Anbaugebieten fast regelmäßig auftretende Spätbefall zu Kulturrende - insbesondere bei Möhren - ist hierdurch teilweise erklärbar. Offenbar ist die bis zum Erntezeitpunkt zunehmende Laubentwicklung und gleichzeitig die mit fortschreitender Jah-

reszeit abnehmende Wahrscheinlichkeit hoher Bodentemperaturen in diesem Zusammenhang von wesentlicher Bedeutung.

Die höchsten Larvenschlüpfraten wurden im Versuchsjahr 1977 bei verhältnismäßig kühler, niederschlagsreicher Witterung Mitte Juli bis Mitte August festgestellt und später in der Zeit ab Anfang September, während der keine kritischen Bodentemperaturen mehr auftraten. Gerade den im Spätsommer und in den Herbstmonaten abgelegten Eiern sind also in der Regel ideale Entwicklungsbedingungen geboten.

Ein Vergleich der Befallswerte am Versuchsstandort (unbehandelte Möhrenflächen) für die Jahre 1976 und 1977 unterstreicht die Bedeutung der Temperatur als Abundanzfaktor. Nach dem ungewöhnlich heißen Sommer 1976 wurde Mitte Oktober ein Möhrenfliegenbefall von 5,7%, zum gleichen Zeitpunkt im Jahr 1977 (mit durchschnittlichen Sommertemperaturen) ein solcher von 38,7% auf derselben Fläche ermittelt. Auf einer in der Nähe liegenden Versuchsfläche, bei der ab Mitte August 1977 künstliche Eibelegung vorgenommen worden war, wurde in der 2. Oktoberhälfte mehr als 60% Befall festgestellt und im Januar 1978 schließlich annähernd 90%.

Wie auch aus den Arbeiten anderer Autoren hervorgeht, ist gerade der Spätbefall durch die 2. (vereinzelt auch 3.) Generation das herausragende Problem bei der Bekämpfung des Schädlings (KÖRTING 1940; PETHERBRIDGE et al. 1942; PETHERBRIDGE & WRIGHT 1943; WILSON 1945; WRIGHT & ASHBY 1946 a,b; MISSONNIER et al. 1968; WHEATLEY 1969, 1972; VINCINAUX et al. 1972; COPPOCK 1974; COPPOCK et al. 1975). In der letztgenannten Veröffentlichung wird berichtet, daß in wichtigen Anbaugebieten Englands auf fast 30% der Möhrenflächen (mit zunehmender Tendenz) die Kulturen Ende November mit Erde oder Stroh zum Schutz vor Frost abgedeckt und über Winter im Boden belassen werden. In der Bundesrepublik ist dies örtlich eine ebenfalls praktizierte Maßnahme, um eine kontinuierliche Marktbelieferung zu ermöglichen. Gerade die Einhaltung rechtzeitiger Ernteter-

mine bei Spätmöhren ist jedoch aus folgenden Gründen besonders wichtig:

1. Die im Spätsommer und Herbst auftretende Möhrenfliegen-Generation stellt eine besondere Bedrohung der Kultur dar, da sich ihr meist sehr günstige Entwicklungsbedingungen bieten.

2. Durch temperaturbedingt verzögerte Embryonalentwicklung (Eiablage im September/Okttober) und durch den relativ langen Zeitraum zwischen Larvenschlupf und Eindringen in die Speicherwurzeln (lange erste Befallsphase) kann auch erst sehr spät Befall (d.h. Schadfraß) entstehen, der zum normalen Erntezeitpunkt noch nicht zu bemerken war.

3. Das typische Wanderverhalten der Larven im Boden kann zu einer außerordentlich starken Befallsausweitung führen, besonders dann, wenn durch Stroh- oder Bodenabdeckung der Kultur tiefe Bodentemperaturen vermieden werden.

4. Die Gefahr des Spätbefalls wird darüberhinaus wesentlich dadurch erhöht, daß die Wirkung von Insektizidbehandlungen (insbesondere solcher, die vor oder mit der Saat durchgeführt wurden) häufig bereits weit vor dem normalen Erntetermin deutlich nachläßt.

5. Aus den vorgenannten Gründen kann sich namentlich in überwinternden Beständen eine Möhrenfliegenpopulation aufbauen und erhalten, die im Folgejahr verstärkt Schäden verursacht.

7. Zusammenfassung

Mit den vorliegenden Untersuchungen sollte zur Erarbeitung biologischer Grundlagen für eine modifizierte chemische Bekämpfung der Möhrenfliege beigetragen werden. Es galt, die Kenntnisse über die Entstehung des Befalls zu erweitern.

Für verschiedene Labor- und Freilandexperimente benötigte Versuchstiere wurden einer Dauerzucht entnommen. Zur Gewinnung der Eier bewährte sich eine Attrappe, bei der die Eiablage auf Filterpapier erfolgt. Eine Kühlkonservierung der Eier (+4°C, max. 3 Wochen) erleichtert die zeitliche Abstimmung der Zuchtarbeit.

Die Gefahr von Fäulnis bei Möhren(stücken), die zur Larvenaufzucht verwendet werden, kann durch Tauchbehandlung in Benomyl (0,1%ig) vermindert werden.

Die räumliche Verteilung der Eier findet nicht ausschließlich in der Nähe der Wirtspflanzen statt, sondern kann sich auf den gesamten Reihenzwischenraum ausdehnen. 50-65 % der Eier wurden bei Möhren in einer 5 cm breiten Zone neben den Pflanzenreihen gefunden, weitere 20-35 % in Entfernungen von 5-10 cm und die übrigen in größeren Distanzen. Während der lange andauernden Eiablageläufe wird häufig der Bereich mehrerer Wirtspflanzen von demselben Weibchen belegt. Unter dem Einfluß verschiedener Faktoren (Eigenschaften der Bodenoberfläche, Lichtverhältnisse) kann die Eiverteilung im Raum zwischen den Reihen variieren. Die ausgeprägte Dunkelpräferenz der Fliegen führt dazu, daß sich die Eiablage bei stärkeren Lichtintensitätsunterschieden im Bestand auf die Schattenzonen beschränkt.

Die Entwicklung der Larven an der Wirtspflanze ist durch zwei deutlich zu trennende Befallsphasen gekennzeichnet. Während der ersten Phase (Fraß an Seitenwurzeln), die etwa 1/3 der Larvenentwicklungsdauer beansprucht, und der beginnenden zweiten Phase (Schadfraß in der Speicherwurzel) halten sich die Larven in der unteren Primärwurzelzone auf. Sämtliche Larvenstadien sind häufig frei im Boden anzutreffen.

Die kritische Befallsdistanz (Eiablageort - Pflanze) beträgt mehr als 15 cm.

Hohe Schadwirkung ist bereits bei geringem Befallsdruck möglich. Durch Wanderung besonders der Altlarven findet eine Ausweitung des Befalls statt.

Die Höhe des während der Vegetationsperiode zu erwartenden Befallsdrucks wird wesentlich durch die Mortalität der frühen Entwicklungsstadien von *Psila rosae* beeinflusst. Kritische Temperaturen ($\geq 26^{\circ}\text{C}$) können eine hohe Sterblichkeit der Eier insbesondere in den Sommermonaten verursachen. Die Gefahr einer Beeinträchtigung der Embryonalentwicklung wird durch Trockenheit und geringe Bodenbeschattung in offenen Beständen erhöht. Hingegen führen die allgemein für den Schädling günstigeren Entwicklungsbedingungen im Herbst zu verbreitetem Spätbefall. Dieser wird wegen temperaturbedingt verzögerter Embryonalentwicklung bei Eiern der Herbstgeneration und der langen Spanne zwischen dem Schlüpfen der Larven und dem Eindringen in die Hauptwurzeln oft erst nach geraumer Zeit sichtbar.

Durch verspätete Ernte und nachlassende Insektizidwirkung kann eine außerordentlich starke Zunahme des Befalls auftreten (besonders in überwinterten Kulturen).

Studies on the oviposition behaviour and infestation of the host plant by the carrot fly, *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae), with regard to a modified chemical control

8. Summary

The investigations should enlarge fundamental biological knowledge relevant to a modified chemical control of the carrot fly. New information about the process of infestation should be obtained.

Flies, eggs or larvae for laboratory and field experiments were acquired from a continuous rearing. An artificial device for oviposition on moist filter paper was used. Conserving the eggs by cooling (+4°C, max. 3 weeks) facilitates timing of the breeding work. Decay of carrots (or carrot pieces) used for rearing larvae usually can be prevented by dipping them into a 0,1% solution of Benomyl.

Spatial distribution of the eggs not only occurs close to the host plants, but also can spread over the whole space between the rows. In carrot crops 50-65% of the eggs were found within a zone of 5 cm beside the plant rows, further 20-35% in a distance of 5-10 cm and the remainder more distant. During the oviposition movement, which takes a long time, the eggs are frequently spread over the range of several host plants by the same female. Under the influence of certain factors (characteristics of the soil surface, light conditions) the distribution of the eggs in the space between plant rows can vary. Owing to the distinct preference of the dark, the flies oviposit only on shady sites if there are greater differences in lights intensity.

Larval development within the range of the host plant is characterized by two separate phases of infestation. During the first phase (feeding on the side roots), which requires about one third of the larval development, and the beginning second phase (attack on the main root) the larvae stay in the lower sphere of the primary root. Larvae of all instars frequently are to be found free in the soil.

The critical distance for infestation (place of oviposition - host) is more than 15 cm.

Great damage can be caused already if only a few eggs per plant are oviposited. The number of attacked roots very often is increased by migration of the larvae (particularly third instar).

The levels of infestation occurring throughout the season are in a high degree influenced by mortality of the immature stages of *Psila rosae*. Critical temperatures ($\geq 26^{\circ}\text{C}$ resp. $\geq 79^{\circ}\text{F}$) result in a high death-rate of the eggs, especially during the summer-months. An impairment of the embryonic development is more likely under dry conditions and in unshaded soil. As against that, the usually more favourable conditions during autumn result in an abundant late season damage. Owing to the retarded embryonic development of the autumn generation (lower temperatures) and the prolonged period between hatching of the larvae and penetrating into the main roots, this late infestation often can be noticed only after a considerable interval. Due to a delayed harvest and diminishing efficiency of insecticides the damage may increase extraordinarily, in particular in wintering crops.

9. Literaturverzeichnis

- ARNOUX, J., BRUNEL, E., HASCOET, M. & MISSONNIER, J.,
1974: Essais réalisés de 1969 à 1972 contre la
mouche de la carotte (*Psila rosae* Fab.) à l'aide
de nouveaux insecticides utilisés en traitement
des sols: efficacité et étude des résidus.
Phytiat.Phytopharm. 23, 3-27
- ASHBY, D.G. & WRIGHT, D.W., 1946: The immature stages of
the carrot fly, *Psila rosae* F.: morphology and
anatomy.
Trans.Roy.Entomol.Soc. 97, 355-379
- AUDEMARD, H., 1967: L'élevage permanent de la mouche des
semis *Phorbia platura* Meigen (*Hylemyia cilicrura*
Rondani) Diptera Muscidae.
Ann.Epiphyt. 18, 551-555
- BAKER, F.T., KETTERINGHAM, I.E., BRAY, S.P.V. & WHITE,
J.H., 1942: Observations on the biology of the
carrot fly (*Psila rosae* Fabr.): assembling and
oviposition.
Ann.appl.Biol. 29, 115-125
- BARLOW, C.A., 1965: Stimulation of oviposition in the
seed-corn maggot fly, *Hylemyia cilicrura* (Rond.)
(Diptera: Anthomyiidae).
Entomol.exp.appl. 8, 83-95
- BARNES, H.F., 1942: Studies of fluctuations in insect po-
pulations. IX. The carrot fly (*Psila rosae*) in
1936-41.
J.Animal Ecol. 11, 69-81
- BEIRNE, B.P., 1971: Pest insects of the annual crop plants
in Canada: *Psila rosae* (F.), the carrot rust fly.
Mem.Entomol.Soc.Canada 78, 63-64
- BERENYI, D., 1967: Mikroklimatologie. Mikroklima der bo-
dennahen Atmosphäre.
G. Fischer Verlag, Stuttgart, 328 pp.

- BERÜTER, J. & STÄDLER, E., 1971: An oviposition stimulant for the carrot rust fly from carrot leaves. Z.Naturforsch. 26 b, 339-340
- BIERNAUX, J., 1968: Observations sur l'hibernation de *Psila rosae* Fab. Bull.Rech.Agron.Gembloux 3, 241-248
- , 1972: Les étapes du développement nymphal de *Psila rosae* F. (Diptera-Psilidae): éléments de détermination du cycle évolutif de l'insect. Bull.Rech.Agron.Gembloux 7, 1-15
- BOHLEN, E., 1967: Untersuchungen zum Verhalten der Möhrenfliege, *Psila rosae* Fab. (Dipt., Psilidae), im Eiablagefunktionskreis. Z.angew.Entomol. 59, 325-360
- BOLLOW, H., 1955: Die Möhrenfliege (*Psila rosae* F.), ihre Lebensweise und Bekämpfung. Pflanzenschutz 7, 72-75
- BOTTRELL, H.H., 1975: The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. Oecologia 18, 63-84
- BOURNE, A.J., 1932: [Annual Report 1931] Massachusetts Agr.Expt.Sta.Bull. 280, 213-220
- & WHITCOMB, W.D., 1933: [Annual Report 1932] Massachusetts Agr.Expt.Sta.Bull. 293, 28-34
- , 1934: [Annual Report 1933] Massachusetts Agr.Expt.Sta.Bull. 305, 28-36
- BROWNING, T.O., 1953: The influence of temperature and moisture on the uptake and loss of water in the eggs of *Gryllulus commodus* Walker (Orthoptera-Gryllidae). J.exp.Biol. 30, 104-115

- BUXTON, P.A., 1932: Terrestrial insects and the humidity of the environment.
Biol.Rev.Cambridge Philos.Soc. 7, 275-320
- COPPOCK, L.J., 1974: Notes on the biology of carrot fly in Eastern England.
Plant Pathol. 23, 93-101
- , MASKELL, F.E. & GAIR, R., 1975: Attempts at cultural control of carrot fly damage to carrots in East Anglia.
Plant Pathol. 24, 97-101
- ECKENRODE, C.J. & CHAPMAN, R.K., 1971: Effect of various temperatures upon rate of development of the cabbage maggot under artificial conditions.
Ann.Entomol.Soc.Amer. 64, 1079-1083
- EDNEY, E.B., 1957: The water relations of terrestrial arthropods.
Cambridge Monogr.Exp.Biol. No. 5, Cambridge University Press, London and New York
- ELLIS, P.R., WHEATLEY, G.A. & HARDMAN, J.A., 1978: Preliminary studies of carrot susceptibility to carrot fly attack.
Ann.appl.Biol. 88, 159-170
- EVANS, A.C., 1934: Studies on the influence of the environment on the Sheep Blow-fly, *Lucilia sericata* Meig. I. The influence of humidity and temperature on the egg.
Parasitology 26, 366-377
- FINCH, S. & COAKER, T.H., 1969: A method for the continuous rearing of the cabbage root fly *Erioischia brassicae* (BCH.) and some observations on its biology.
Bull.Entomol.Res. 58, 619-627

- FINLAYSON, D.G., BROWN, M.J., CAMPBELL, M.J., CAMPBELL, C.J. & WILLIAMS, I.H., 1972: Rates, methods, and persistence of insecticides used for preventing carrot maggot damage.
J.Entomol.Soc.Brit.Columbia 69, 14-21
- & SUETT, D.L., 1975: Persistence and bioactivity of chlorfenvinphos in carrots and soil in greenhouse experiments.
J.Econ.Entomol. 68, 140-142
- , WILLIAMS, I.H., BROWN, M.J. & CAMPBELL, C.J., 1976: Distribution of insecticide residues in carrots at harvest.
J.Agr.Food Chem. 24, 606-608
- FRANSSILA, M., 1936: Mikroklimatische Untersuchungen des Wärmehaushaltes.
Helsinki 1936 [cit. nach BERENYI 1967]
- FREULER, J., 1974: Der Einfluß von Antagonisten auf die Populationsbewegungen von *Hylemya*-Arten in der welschen Schweiz.
Diss. Nr. 5341 der ETH Zürich, 84 pp.
- , 1975: Quantitative Erfassung der Populationsbewegungen von verschiedenen *Hylemya*-Arten, insbesondere *Hylemya brassicae* Bouché (Diptera: Anthomyiidae), während des ganzen Jahres.
Mitt.Schweiz.Entomol.Ges. 48, 341-355
- & GOY, G., 1977: Räumliche Verteilung der Eiablage von *Hylemya brassicae* Bouché (Diptera: Anthomyiidae).
Mitt.Schweiz.Entomol.Ges. 50, 11-14
- GEIGER, R., 1961: Das Klima der bodennahen Luftschicht.
Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig
- GORHAM, R.P., 1934: Control of the carrot rust fly, *Psila rosae* Fab.
Quebec.Soc.Prot.Pl. 25-26, 90-96

- GÖSSWALD, K., 1936: Physiologische Untersuchungen über die Einwirkung ökologischer Faktoren, besonders Temperatur und Luftfeuchtigkeit, auf die Entwicklung von *Diprion (Lophyrus) pini* L. zur Feststellung der Ursachen des Massenwechsels. Z. angew. Entomol. 22, 331-384
- GREENHOVE, G.E., 1930: Carrot growing in gardens and allotments, with special reference to the control of carrot fly. Scot. J. Agric. 13, 178-184
- HASSAN, S.A., 1974: Beiträge zur Ökologie und zum Schadauftreten von *Delia (Hylemya) platura* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) an Spargel in Nordbaden. Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 26, 81-84
- HILL, D.S., 1973: Chemical control of carrot fly (*Psila rosae* [F.]) on parsnip. Plant Pathol. 22, 123-126
- HINTON, H.E. & COLE, S., 1965: The structure of the egg-shell of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae*. Ann. appl. Biol. 56, 1-6
- HOWE, R.W., 1967: Temperature effects on embryonic development in insects. Ann. Rev. Entomol. 12, 15-42
- & BURGESS, H.D., 1953: Studies on beetles of the family Ptinidae. IX. A laboratory study of the biology of *Ptinus tectus* Boield. Bull. Entomol. Res. 44, 461-516
- JANISCH, E., 1925: Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. Arch. ges. Physiol. 209, 414-436

- KAUFMANN, O., 1941: Epidemiologie und Massenwechsel des Rapserrdflohes (*Psylliodes chrysocephala* L.). Z.Pflanzenkrankh.Pflanzensch. 51, 342-369
- KITTLAUS, E., 1961: Die Embryonalentwicklung von *Leptinotarsa decemlineata* SAY., *Epilachna sparsa* HERBST und *Epilachna vigintioctomaculata* MOTSCH. var. *niponica* LEWIS in Abhängigkeit von der Temperatur. Deut.Entomol.Z. N.F. 8, 41-62
- KÖRTING, A., 1940: Zur Biologie und Bekämpfung der Möhrenfliege (*Psila rosae* F.) in Mitteldeutschland. Arb.physiol.angew.Entomol. 7, 209-232 u. 269-285
- KROMPHARDT, H., 1950: Untersuchungen über die Möhrenfliege (*Psila rosae* F.) in Schleswig-Holstein. Nachrichtenbl.Deut.Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 2, 171-172
- KUTSCHERA, L., 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG-Verlags-GmbH, Frankfurt, 574 pp.
- LABEYRIE, V., 1956: Sur quelques facteurs réglant la durée du cycle et l'intensité des attaques de la mouche de la carotte *Psila rosae* Fabr. dans le Bordelais. Rev.Zool.agric. 55, 22-24
- LAUGHLIN, R., 1957: Absorption of water by the eggs of the Garden Chafer, *Phyllopertha horticola* L. J.exp.Biol. 34, 226-236
- LINDNER, A., 1964: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. 4. Aufl., Birkhäuser, Basel, 484 pp.
- LUDWIG, D., 1945: The effects of atmospheric humidity on animal life. J.physiol.Zool. 18, 103-135

- MADGE, P.E., 1956: The ecology of *Oncopera fasciculata* in South Australia. II. The influence of temperature and moisture on spread of developmental and survival rate of the eggs.
Austral.J.Zool. 4, 327-345
- MASKELL, F.E., GAIR, R., WILLIAMS, J.H. & COOPER, B.J., 1974: Effects of phorate placement on carrot fly control, seedling density and terminal residues in the crop.
Pestic.Sci. 5, 543-548
- McCLANAHAN, R.J., 1965: Sterilization of the carrot rust fly by irradiation with Cesium¹³⁷.
Can.Entomol. 97, 1042-1045
- & NIEMCZYK, H., 1963: Continuous rearing of the carrot rust fly (*Psila rosae* Fab.).
Can.Entomol. 95, 827-830
- MILLER, L.A. & McCLANAHAN, R.J., 1960: Life-history of the seed-corn maggot *Hylemya cilicrura* (Rond.) and of *H. liturata* (Mg.) (Diptera: Anthomyiidae)
Can.Entomol. 92, 210-221
- MISSONNIER, J., BRUNEL, E., ARNOUX, J., PORTIER, G. & OUDINET, R., 1968: Essais de lutte contre les lignées de mouche de l'oignon et de la mouche de la carotte résistantes vis-à-vis des produits insecticides organo-halogènes (resultats obtenus en 1966).
Phytiat.Phytopharm. 17, 129-140
- MOWAT, D.J., 1973: Experiments on the placement, size and insecticide concentration of insecticide granules for the control of carrot fly, *Psila rosae* (F.).
Hort.Res. 13, 33-40
- MUIR, R.C., 1966: The effect of temperature on development and hatching of the egg of *Blepharidopterus angulatus* (Fall.) (Heteroptera, Miridae).
Bull.Entomol.Res. 57, 61-67

- NATON, E., 1966: Voraussetzungen für eine Laborzucht der echten Möhrenfliege, *Psila rosae* Fabr.
Anz. Schaedlingsk.Pflanzensch.Umweltsch. 39,
85-89
- , 1968 a: Zur Biologie von *Dacnusa gracilis* Nees (Hym., Braconidae), einem Parasiten der echten Möhrenfliege, *Psila rosae* Fabr.
Z. angew. Entomol. 62, 78-82
- , 1968 b: Über den Einfluß verschiedener Lichtfarben und zweier Populationsdichten auf die Lebensdauer und die Eiproduktion der echten Möhrenfliege, *Psila rosae* Fabr.
Anz. Schaedlingsk.Pflanzensch.Umweltsch. 41,
113-116
- , 1971: The carrot fly (*Psila rosae* Fabr.): Its rearing and biology in the laboratory.
Z. angew. Entomol. 69, 30-37
- PARIHAR, D.R., 1971: Water-balance in developing eggs of the Ak grasshopper, *Poekilocerus pictus* (Acridoidea, Pyrgomorphidae).
Z. angew. Entomol. 67, 9-19
- PETHERBRIDGE, F.R., WRIGHT, D.W. & DAVIES, P.G., 1942: Investigations on the biology and control of the carrot fly (*Psila rosae* F.).
Ann. appl. Biol. 29, 380-392
- & WRIGHT, D.W., 1943: Further investigations on the biology and control of the carrot fly (*Psila rosae* F.)
Ann. appl. Biol. 30, 348-358
- , WRIGHT, D.W. & ASHBY, D.G., 1945: The biology and control of the carrot fly.
Ann. appl. Biol. 32, 262-264

- RAMDAS, L.A. & KATTI, M.S., 1937: Studies on soil-moisture in relation to moisture in the surface layers of the atmosphere.
Indian J.Agr.Sci. 6, 1163-1200
- RICHARDS, A.G., 1959: Studies on temperature thresholds in insect development.
Biol.Zentralbl. 78, 308-314
- , 1964: The generality of temperature effects on development rate and oxygen consumption in insect eggs.
Physiol.Zool. 37, 199-211
- & KOLDERIE, M.Q., 1957: Variation in weight, developmental rate and hatchability of *Oncopeltus* eggs as a function of the mother's age.
Entomol. News 68, 57-64
- ROEBUCK, A., 1945: The carrot fly in the Midlands.
Ann.appl.Biol. 32, 264-265
- RONNWAL, M.L., 1936: The growth-changes and structure of the egg of the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides*, R. & F. (Orthoptera, Acrididae).
Bull.Entomol.Res. 27, 1-14
- ROSSI, V., 1933: Über mikroklimatische Temperatur- und Feuchte-Beobachtungen mit Thermoelementpsychrometern.
Soc.Scient.Fennica 6, Nr. 25 [cit. nach BERE-NYI 1967]
- SAVZDARG, E.E., 1927: La mouche de la carotte (*Psila rosae* F.) et son contrôle.
Def.Plantes, Leningrad, IV, No. 2

- SCHNITZLER, W.H., 1969: Über den Einfluß des Bodens, der Düngung, der Bewässerung, des Aussaattermins und der Sorten auf den Befall von Rettich und Radieschen durch die Kleine Kohlfliege, *Phorbia brassicae* Bouché (Diptera: Anthomyiidae).
Z. angew. Entomol. 64, 353-377
- SCHUCH, K., 1938: Über den Einfluß der Feuchtigkeit auf das Eistadium des Maikäfers (*Melolontha melolontha* L.)
Arb. physiol. angew. Entomol. 5, 220-225
- SCHUPHAN, W. & HENTSCHEL, H., 1965: Standortgerechter Anbau als wesentliche Voraussetzung für insektizidfreie Kultur und optimale biochemische Qualität, dargestellt an Möhren (*Daucus carota* L.).
Qual. Plant. Mater. Vegetab. 12, 145-171
- SCHWERDTFEGER, F., 1936: Beiträge zur Kenntnis des Kiefernspinners, *Dendrolimus pini* L., und seiner Bekämpfung.
Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss. 7, 169-242
- , 1977: Ökologie der Tiere. I. Autökologie.
2. Aufl., Parey, Hamburg u. Berlin, 460 pp.
- SOL, R., 1964: Zum Einfluß des Lichtes bei der Eiablage der Brachfliege (*Phorbia coarctata* Fall.).
Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch. 71, 177-179
- , 1971: Beitrag zur Frage der Eiablage der Brachfliege (*Phorbia coarctata* Fall.) auf Kulturflächen, künstlicher Brache und im Laboratorium sowie ihres Fluges im Freien.
Z. angew. Entomol. 67, 397-411
- STÄDLER, E., 1967: Erhebungen über die Verbreitung und das zeitliche Auftreten der Möhrenfliege (*Psila rosae* F.) in der Schweiz.
Diplomarbeit ETH Zürich

- STÄDLER, E., 1970: Beitrag zur Kenntnis der Diapause bei der Möhrenfliege (*Psila rosae* Fabr., Diptera: Psilidae).
Mitt.Schweiz.Entomol.Ges. 43, 17-37
- , 1971 a: An improved mass-rearing method of the carrot rust fly, *Psila rosae* (Diptera: Psilidae).
Can.Entomol. 103, 1033-1038
- , 1971 b: Über die Orientierung und das Wirtswahlverhalten der Möhrenfliege, *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae). I. Larven.
Z.angew.Entomol. 69, 425-438
- , 1972: Über die Orientierung und das Wirtswahlverhalten der Möhrenfliege, *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae). II. Imagines.
Z.angew.Entomol. 70, 29-61
- , 1975: Täglicher Aktivitätsrhythmus der Eiablage bei der Möhrenfliege, *Psila rosae* Fab. (Diptera: Psilidae).
Mitt.Schweiz.Entomol.Ges. 48, 133-139
- , 1977: Host selection and chemoreception in the carrot rust fly (*Psila rosae* F., Dipt. Psilidae): Extraction and isolation of oviposition stimulants and their perception by the female.
Colloq.Intern.Centre Natl.Rech.Sci. No. 265
- SUETT, D.L., 1971: Persistence and degradation of chlorfenvinphos, diazinon, fonofos and phorate in soils and their uptake by carrots.
Pestic.Sci. 2, 105-112
- , 1974: Uptake of chlorfenvinphos and phorate from soil by carrots as influenced by mode of application and cultivar.
Pestic.Sci. 5, 57-71
- , 1975 a: Insecticide residues and carrot fly control.
ADAS Quarterly Rev. 1975, No. 19, 125-138

- SUETT, D.L., 1975 b: Persistence and degradation of chlorfenvinphos, chlormephos, disulfoton, phorate and pirimiphos-ethyl following spring and late summer soil application.
Pestic.Sci. 6, 385-393
- SWAILLES, G.E., 1963: Effects of temperature on hatching and on longevity of starved first-instar larvae of *Hylemya brassicae* (Bouché) (Diptera: Anthomyiidae).
Can.Entomol. 95, 878-881
- UVAROV, B.P., 1931: Insects and climate.
Trans.Roy.Entomol.Soc. 79, 1-248
- VAN'T SANT, L., 1961: Levenswijze en bestrijding van de wortelvlieg (*Psila rosae* F.) in Nederland.
Mededel.Proefsta.Groentet.Vollegrond Alkmaar Nr. 20
- VINCINAUX, C., BIERNAUX, J. & SEUTIN, E., 1972: Lutte contre la mouche de la carotte (*Psila rosae* F.) en 1971.- Resultats d'un essai de traitement au moyen de quelques insecticides.
Mededel.Fac.Landbouwwetenschap.Rijksuniv.Gent 37, 747-754
- VOGEL, W., 1950: Eibildung und Embryonalentwicklung von *Melolontha vulgaris* F. und ihre Auswertung für die chemische Maikäferbekämpfung.
Z.angew.Entomol. 31, 537-582
- WAKERLY, S.B., 1963: Weather and behaviour in carrot fly (*Psila rosae* F.).
Entomol.exp.appl. 6, 268-278
- , 1964: The sensory behaviour of the carrot fly (*Psila rosae* Fabr., Dipt. Psilidae).
Entomol.exp.appl. 7, 167-178

- WATKINS, T.C. & MINER, F.D., 1943: Flight habits of carrot rust flies suggest possible method of control.
J.Econ.Entomol. 36, 586-588
- WEBER, E., 1972: Grundriß der biologischen Statistik.
7. Aufl., Fischer-Verlag, Stuttgart
- WHEATLEY, G.A., 1969: The problem of carrot fly control on carrots.
Proc. 5th Brit.Insecticide Fungicide Conf.,
248-254
- , 1972: Effects of placement and distribution on the performance of granular formulations of insecticides for carrot fly control.
Pestic.Sci. 3, 811-822
- , 1973: The effectiveness of insecticides applied to soil.
Proc. 7th Brit.Insecticide Fungicide Conf.,
991-1004
- WHITCOMB, W.D., 1929: Observations on the carrot rust fly (*Psila rosae* Fab.) in Massachusetts.
J.Econ.Entomol. 22, 672-675
- , 1938: The carrot rust fly.
Massachusetts Agr.Expt.Sta.Bull. 352, 36 pp.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965: The principles of insect physiology.
Methuen & Co. Ltd., London, 741 pp.
- WILLIAMS, J.B., 1954: Occurrence of adults of the carrot rust fly, *Psila rosae* (Fab.) (Diptera: Psilidae), on corn foliage at Bradford, Ontario.
Can.Entomol. 86, 414-415
- WILLIAMS, J.H., 1975: Persistence of chlorfenvinphos in soils.
Pestic.Sci. 6, 501-509

- WILSON, G.F., 1945: Investigations on the control of the carrot fly (*Psila rosae* F.) in gardens.
Ann.appl.Biol. 32, 265-276
- WRIGHT, D.W. & ASHBY, D.G., 1946 a: Bionomics of the carrot fly (*Psila rosae* F.). I. The infestation and sampling of carrot crops.
Ann.appl.Biol. 33, 69-77
- , 1946 b: Bionomics of the carrot fly (*Psila rosae* F.). II. Soil populations of carrot fly during autumn, winter and spring.
Ann.appl.Biol. 33, 263-270
- ZOHREN, E., 1968: Laboruntersuchungen zur Massenzucht, Lebensweise, Eiablage und Eiablageverhalten der Kohlfliege *Chortophila brassicae* Bouché (Dipt., Anthomyiidae).
Z.angew.Entomol. 62, 139-188
- ZWÖLFER, W., 1931: Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff.
Z.angew.Entomol. 17, 475-562