

Inaugural - Dissertation

zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Naturwissenschaftlich-Mathematischen Gesamtfakultät
der
Ruprecht - Karls - Universität
Heidelberg

vorgelegt von

Diplom-Biologe Björn Pluskota

aus: Heidelberg

Tag der mündlichen Prüfung:.....

**Die Asiatische Tigermücke (*Aedes albopictus*):
Thermale Ökologie und Risikoeinschätzung einer Etablierung
in Deutschland**

Gutachter: Prof. Dr. Dr. h.c. Volker Storch
Prof. Dr. Thomas Braunbeck

Eidesstattliche Versicherung

Ich erkläre hiermit, dass ich diese vorgelegte Dissertation selbst verfasst und mich dabei keiner anderen als der von mir ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe. Diese Dissertation wurde in dieser oder in anderer Form weder bereits als Prüfungsarbeit verwendet, noch einer anderen Fakultät als Dissertation vorgelegt. An keiner anderen Stelle ist ein Prüfungsverfahren beantragt.

Heidelberg, 06.09.2011

Björn Pluskota

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen bedanken, die zum Gelingen dieses Werkes beigetragen haben:

Prof. Dr. Dr. h.c. Volker Storch und Prof. Dr. Thomas Braunbeck danke ich für die Übernahme des Erst- und des Zweitgutachtens sowie für die Möglichkeit, diese Arbeit am Zoologischen Institut der Universität Heidelberg anzufertigen. Außerdem danke ich beiden für die "offenen Türen", den fachlichen Rat und die Unterstützung.

Ein besonderer Dank geht an den wissenschaftlichen Direktor der Kabs, meinen Chef und Betreuer PD Dr. habil. Norbert Becker. Ohne seine Unterstützung und Erfahrung wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Danke für die vielen anregenden fachlichen Diskussionen und die umfangreiche Unterstützung.

Dipl. Biologe Mathias Beck danke ich für seine große Hilfsbereitschaft und dafür, dass er mein Interesse am wissenschaftlichen Arbeiten mit Stechmücken geweckt hat.

Dr. Daniela Schatz danke ich für die hilfreichen Anregungen sowie die deutlichen Worte und die konstruktive Kritik.

Danke an Katharina Schneider, Roman Fricke und Phillip Erhardt für die Unterstützung bei der Datenanalyse mit den Programmen PROC NLIN und R.

Danke auch an die Arbeitsgruppe „Aquatische Toxikologie und Ökologie“ des Zoologischen Instituts der Universität Heidelberg, insbesondere an Florian Schmidt, für die soziale Integration des "Externen mit dem komischen Schnakenthema" und die Hilfe bei den gelegentlich auftretenden, kleinen Problemen und Fragen, welche eine solche Arbeit mit sich bringt.

Meinen Eltern danke ich für die unablässige finanzielle und moralische Unterstützung während des gesamten Studiums und darüber hinaus. Sie gaben mir während meines ganzen Lebens die Zuversicht, meinen eigenen Weg zu gehen und das Gefühl, immer für mich da zu sein.

Meinem gegen Ende der Arbeit geborenen Sohn Mika danke ich für die Extraportion Oxytocin, welche mir beim Endspurt der Arbeit unerwartete Kraftreserven eröffnete.

An meine Frau Alexandra Jehle: Danke für ALLES!

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	IV
Tabellenverzeichnis.....	VI
Zusammenfassung.....	VIII
Abstract.....	IX
1 EINLEITUNG.....	1
1.1 <i>Aedes albopictus</i>	1
1.1.1 <i>Taxonomie und Erscheinungsbild</i>	1
1.1.2 <i>Biologie</i>	1
1.1.3 <i>Verbreitung</i>	5
1.1.4 <i>Medizinische Relevanz und weitere Bedeutung</i>	7
1.2 KLIMA.....	9
1.2.1 <i>Weltklima mit besonderem Blick auf die gemäßigten Breiten</i>	9
1.2.2 <i>Klima in Europa und Deutschland</i>	10
1.3 ZIELSETZUNG DER VORLIEGENDEN ARBEIT.....	14
2 MATERIAL UND METHODE.....	16
2.1 MONITORING.....	16
2.1.1 <i>Aktives Monitoring</i>	16
2.1.1.1 <i>Auswahl der Fallenstandorte</i>	16
2.1.1.2 <i>Methode</i>	18
2.1.2 <i>Passives Monitoring</i>	20
2.2 LABORVERSUCHE ZUR THERMALEN ÖKOLOGIE.....	21
2.2.1 <i>Eier</i>	21
2.2.1.1 <i>Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss</i>	21
2.2.2 <i>Larven</i>	22
2.2.2.1 <i>Versuch L1 - Komplette Larvenentwicklung bei konstanten Temperaturen</i>	22
2.2.2.2 <i>Versuch L2 – Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen</i>	24
2.2.2.3 <i>Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss</i>	25
2.2.2.4 <i>Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und des Standardstammes bei verschiedenen Temperaturen</i>	27
2.2.3 <i>Puppen</i>	28
2.2.3.1 <i>Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen</i>	28
2.2.3.2 <i>Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss</i>	29
2.2.4 <i>Imagines</i>	31
2.2.4.1 <i>Versuch I1 – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss</i>	31
2.2.4.2 <i>Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen</i>	32

2.2.4.3	Versuch I3 – Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese	34
2.2.4.4	Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur.....	36
2.2.4.5	Versuch I5 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums.....	38
2.2.4.6	Versuch I6 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums	39
2.2.5	<i>Erläuterung der verschiedenen Merkmalsausprägungen</i>	40
2.3	ZUCHT.....	44
2.3.1	<i>Räumlichkeiten und Sicherheit</i>	44
2.3.2	<i>Standardzuchtstamm und Standardbedingungen</i>	45
2.3.3	<i>Kälteadaptionsstamm</i>	48
2.4	MATERIALIEN.....	49
2.4.1	<i>Klimaschränke und Wasserbad</i>	49
2.4.2	<i>Dochtsystem</i>	50
2.4.3	<i>Eiablagedosen und Eiablageboxen</i>	50
2.5	AUSWERTUNG, FORMELN UND STATISTIK.....	51
2.5.1	<i>Allgemeines</i>	51
2.5.2	<i>Sterberaten</i>	52
2.5.3	<i>Nichtlineares Temperatur-Entwicklungsrate-Modell</i>	53
2.5.4	<i>Lineares Temperatur-Entwicklungsrate-Modell</i>	54
3	ERGEBNISSE	56
3.1	MONITORING.....	56
3.1.1	<i>Aktives Monitoring</i>	56
3.1.2	<i>Passives Monitoring</i>	56
3.2	LABORVERSUCHE ZUR THERMALEN ÖKOLOGIE.....	57
3.2.1	<i>Eier</i>	57
3.2.1.1	Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss	57
3.2.2	<i>Larven</i>	60
3.2.2.1	Versuch L1 – Komplette Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen	60
3.2.2.2	Versuch L2 – Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen	68
3.2.2.3	Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss.....	71
3.2.2.4	Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und Standardstamms bei verschiedenen Temperaturen	81
3.2.3	<i>Puppen</i>	84
3.2.3.1	Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen	84
3.2.3.2	Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss	89
3.2.4	<i>Imagines</i>	96
3.2.4.1	Versuch I1 – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss	96
3.2.4.2	Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen	97

3.2.4.3	Versuch I3 – Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese	101
3.2.4.4	Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur	106
3.2.4.5	Versuch I5 - Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums.....	107
3.2.4.6	Versuch I6 - Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums.....	111
4	DISKUSSION.....	115
4.1	MONITORING	115
4.2	TEMPERATURPROFIL VON <i>Aedes albopictus</i>	122
4.3	ANPASSUNG VON <i>Aedes albopictus</i> AN DAS METEOROLOGISCHE JAHR... ..	132
4.4	POTENTIELLE VERBREITUNG VON <i>Aedes albopictus</i> AUFGRUND VERSCHIEDENER KLIMATISCHER BEDINGUNGEN.....	138
4.5	ETABLIERUNGS- UND VEKTORPOTENTIAL VON <i>Aedes albopictus</i> IN DEUTSCHLAND	149
4.6	LABORVERSUCHE ZUR THERMALEN ÖKOLOGIE	157
4.6.1	<i>Eier</i>	157
4.6.1.1	Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss	157
4.6.2	<i>Larven</i>	161
4.6.2.1	Versuch L1 – Komplette Larvenentwicklung bei konstanten Temperaturen	161
4.6.2.2	Versuch L2 – Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen.....	167
4.6.2.3	Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss	172
4.6.2.4	Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und des Standardstamms bei verschiedenen Temperaturen	180
4.6.3	<i>Puppen</i>	182
4.6.3.1	Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen	182
4.6.3.2	Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss	185
4.6.4	<i>Imagines</i>	190
4.6.4.1	Versuch I1 – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss	190
4.6.4.2	Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen	193
4.6.4.3	Versuch I3 – Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese.....	197
4.6.4.4	Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur	205
4.6.4.5	Versuch I5 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums.....	207
4.6.4.6	Versuch I6 – Überlebens- und Reproduktionsrate von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums.....	211
5	LITERATURVERZEICHNIS.....	217

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1.	Ruhendes Weibchen der Asiatischen Tigermücke (<i>Ae. albopictus</i>).....	2
Abbildung 2.	Eiablagefalle.....	19
Abbildung 3.	Bild des Bestimmungsschrittes „Größe“ der im Internet bereitgestellten Bestimmungshilfe.....	20
Abbildung 4.	Gesamt-Embryonalentwicklungsdauer von <i>Ae. albopictus</i> bei 25 °C und die zwei verschiedenen in Versuch E1 verwendeten embryonalen Entwicklungsphasen.....	22
Abbildung 5.	Minimale Entwicklungsdauer der Puppen von <i>Ae. albopictus</i> bei 25 °C und die drei verschiedenen in Versuch P2 verwendeten Puppen-Entwicklungsphasen.....	30
Abbildung 6.	Präparierte und mit Weibchen besetzte Eiablageboxen.....	36
Abbildung 7.	Verschiedene Merkmalsausprägungen.....	43
Abbildung 8.	Futtersystem aus Filmdose und Kerzendocht.....	50
Abbildung 9.	Für Demonstrationszwecke seitlich aufgeschnittene Ei-Ablagedose mit zwei Weibchen bei der Eiablage	51
Abbildung 10.	Formel zur Berechnung des nichtlinearen Zusammenhangs von Temperatur und Entwicklungsrate nach Logan et al. (1976) modifiziert durch Lactin et al. (1995).....	54
Abbildung 11.	Anteil der fehlentwickelten Eier der beiden Altersgruppen nach unterschiedlich langen Kühlphasen bei 7°C.....	59
Abbildung 12.	Anteil der fehlentwickelten Eier der beiden Altersgruppen nach unterschiedlich langen Kühlphasen bei 13°C.....	59
Abbildung 13.	Mittlere Entwicklungsdauer von <i>Ae. albopictus</i> von Eischlupf bis Verpuppung bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	62
Abbildung 14.	Unterschied von der ersten Verpuppung bis zum Zeitpunkt, bei dem 95% der Larven verpuppt waren, bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	63
Abbildung 15.	Zeitlicher Verlauf des prozentualen Anteils der Verpuppungen von <i>Ae. albopictus</i> bei einer konstanten Temperatur von 16 °C während der Larven-Entwicklung.....	64
Abbildung 16.	Entwicklungsraten der kompletten Larvenentwicklung von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Nichtlineare Regression nach Logan et al. (1976) modifiziert von Lactin et al. (1995).....	65
Abbildung 17.	Entwicklungsraten der kompletten Larvenentwicklung von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnullpunktes.....	66
Abbildung 18.	Puppen-Fehlentwicklung und Schlupfmisserfolg der Imagines bei 25 °C nach Larvenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	68
Abbildung 19.	Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen an der Puppenentwicklung und am Schlupf der Imagines bei 25 °C nach teilweiser Viertlarvenentwicklung und Verpuppung bei verschiedenen Temperaturen.....	71
Abbildung 20.	Puppen-Fehlentwicklung und Schlupfmisserfolg der Imagines je Kontrollviertel bei Viertlarvenentwicklung und Verpuppung bei verschiedenen Temperaturen sowie Puppenentwicklung bei 25 °C.....	72
Abbildung 21.	Mittlere LT_{50} -Werte der vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	74

Abbildung 22. Mittlere Steigung der linearen Regression (Mortalität/Kühlzeit) aller vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	75
Abbildung 23. LT50-Werte bezogen auf die Gesamtkühlzeit bei verschiedenen täglichen Kühlphasenlängen bei einer Temperatur von 4 °C.....	77
Abbildung 24. Durchschnittliche Restentwicklungsdauer der überlebenden Erstlarven bei 25 °C nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen bei 1 °C.....	78
Abbildung 25. Durchschnittliche Restentwicklungsdauer der überlebenden Drittlarven bei 25 °C nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen von 10 °C.....	79
Abbildung 26. Durchschnittliche Steigung der linearen Regression (Rest-Entwicklungsdauer-Kühlphase) aller vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	80
Abbildung 27. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) am Gesamt-Schlupfmisserfolg nach temporär ungünstigen Temperaturen während der Larvenentwicklung.....	82
Abbildung 28. Dauer der kompletten Puppenentwicklung von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	86
Abbildung 29. Entwicklungsraten der kompletten Puppenentwicklung von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Nichtlineare Regression nach Logan et al. (1976) modifiziert von Lactin et al. (1995).....	88
Abbildung 30. Entwicklungsraten der kompletten Puppenentwicklung von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnullpunktes.....	88
Abbildung 31. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) bei kompletter Puppenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen....	89
Abbildung 32. Durchschnittlicher LT50-Wert aller drei Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	91
Abbildung 33. Mittlere Steigung der linearen Regression (Mortalität/Kühlzeit) aller drei Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	93
Abbildung 34. LT50-Werte bezogen auf die Gesamtkühlzeit bei 24-stündigem Wechsel von Kühl- und Standardphasen bzw. ununterbrochenen Kühlphasen für verschiedene Puppenphasen und einer Temperatur von 4 °C.....	94
Abbildung 35. Anteil der Merkmalsausprägungen nach unterschiedlichen Kühlphasenlängen bei 1 °C und einem Puppenalter von 48-52 h.....	95
Abbildung 36. Anteil der Merkmalsausprägungen nach unterschiedlichen Kühlphasenlängen bei 7 °C und einem Puppenalter von 28-32 h.....	96
Abbildung 37. Entwicklungsrate der Oogenese bzw. des Eiablagezeitpunktes bei verschiedenen Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnullpunktes.....	101
Abbildung 38. Temperaturprofil von <i>Ae. albopictus</i> mit Unterteilung in optimalen (hellgrau), suboptimalen (mittelgrau) und pessimalen (dunkelgrau) Temperaturbereich.....	125
Abbildung 39. Weltweiter Verlauf der 20 °C-Isotherme des wärmsten (gestrichelt) und der 0 °C-Isotherme des kältesten Monats (gepunktet).	142
Abbildung 40. Gebiete in Deutschland (rot) mit einer Durchschnittstemperatur von mehr als 18 °C während der Sommermonate Juni, Juli und August. Verändert nach Müller-Westermeier et al.(1999).....	151

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1.	Kriterium „Individuen-Anzahl“. Unterteilung der Einschleppungswege aufgrund der geschätzten Anzahl eingeschleppter Individuen pro Einschleppungsereignis.....	16
Tabelle 2.	Kriterium „Einschleppungs-Frequenz“. Unterteilung der Einschleppungswege aufgrund der geschätzten Anzahl der Einschleppungs-Ereignisse pro Reproduktionsperiode.....	16
Tabelle 3.	„Einschleppungsfaktor“. Ermittlung des Einschleppungsfaktors durch Kombination der Kriterien „Individuen-Anzahl“ und „Einschleppungs-Frequenz“.....	17
Tabelle 4.	Kriterium „Brutstättenangebot“. Unterteilung der Einschleppungs-orte aufgrund der unterschiedlichen Raumstruktur im Umkreis von ca. 200 m und der vermuteten Anzahl an verfügbaren Brutstätten.....	17
Tabelle 5.	Monitoringpriorität. Ermittlung der Monitoringpriorität durch Kombination des Einschleppungsfaktors und der Anzahl der verfügbaren Brutstätten am theoretischen Einschleppungsort.....	18
Tabelle 6.	Jeweilige Anzahl der theoretischen Einschleppungsorte, welche über den gesamten Monitoringzeitraum im Zwei-Wochen-Rhythmus oder innerhalb eines Jahres im Vier-Wochen-Rhythmus kontrolliert wurden.....	19
Tabelle 7.	Die vier möglichen Varianten der Boxenbelegung mit männlichen und weiblichen Imagines mit und ohne Temperatureinfluss im Vorversuch	39
Tabelle 8.	Durchschnittliche Entwicklungsdauer der kompletten Larvenentwicklung, zeitlicher Unterschied zwischen den Geschlechtern und Anteil der Männchen von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	61
Tabelle 9.	Anteil der verpuppten Larven je Tag- bzw. Nachtphase bei verschiedenen Temperaturen.....	64
Tabelle 10.	Verpuppungsrate von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	67
Tabelle 11.	Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen nach Larvenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen und Puppenentwicklung bei 25 °C.....	67
Tabelle 12.	Anzahl der verwendeten Viertlarven, Anteil der erfolgreichen Verpuppungen, Auftreten der ersten und letzten Puppe und Zeitspanne der Verpuppungen bei verschiedenen Temperaturen.....	69
Tabelle 13.	LT ₅₀ -Werte der verschiedenen Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	73
Tabelle 14.	Sterberaten der Larven nach verschieden großen Anteilen der täglichen Kühl- und Standardphasen bei 1 °C	76
Tabelle 15.	Einfluss der temporären Versuchstemperatur auf die Restentwicklungsdauer der verschiedenen Larvenstadien bei Standardtemperatur.	78
Tabelle 16.	Prozentualer Anteil der erfolgreich geschlüpften Imagines bei Kühlphasenlängen, deren Larvensterblichkeit dem ermittelten LT50-Wert der entsprechenden Temperaturstufe am nächsten liegt.....	81
Tabelle 17.	Entwicklungszeiten der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei drei verschiedenen Temperaturregimen.....	83
Tabelle 18.	Sterberaten der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei drei verschiedenen Temperaturregimen.....	84

	Fehlentwicklung der Puppenentwicklung und des Imagineschlupfes der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei Standardtemperatur nach kompletter Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen.....	84
Tabelle 19.	Durchschnittliche Entwicklungszeiten der gesamten Puppenentwicklung und zeitlicher Unterschied zwischen den Geschlechtern (♀ - ♂) von <i>Ae. albopictus</i> bei unterschiedlichen konstanten Temperaturen.....	85
Tabelle 20.	Zeitpunkt des ersten und des letzten Schlupfes der Imagines von <i>Ae. albopictus</i> bei verschiedenen konstanten Temperaturen.....	87
Tabelle 21.	LT50-Werte der verschiedenen Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.....	90
Tabelle 22.	Sterberaten nach kompletter Kühlphase oder mehrfachem täglichen Wechsel von Kühl- und Standardphasen bei 10°C.....	93
Tabelle 23.	Sterberate von Weibchen nach 240 h bei verschiedenen konstanten Temperaturen und nach kurzzeitig pessimalen Temperaturen.....	98
Tabelle 24.	Sterberaten von Weibchen am Ende der Kühlphase und nach abgeschlossener erster Eiablage bei Standardtemperatur. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.	99
Tabelle 25.	Durchschnittlicher Zeitpunkt, bei dem die ersten Eier bzw. mehr als 50 % der gesamten Eier einer Eiablagebox abgelegt wurden, nach kompletter Oogenese bei verschiedenen Temperaturen.....	100
Tabelle 26.	Anteil unbefruchteter Eier nach Oogenese bei verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.....	102
Tabelle 27.	Durchschnittliches Gewicht, aufgenommene Blutmenge und Verhältnis von Größe der Blutmahlzeit zum Körpergewicht aller im Versuch verwendeten Weibchen.....	103
Tabelle 28.	Anteil Eier pro Milligramm Blutmahlzeit nach Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.....	103
Tabelle 29.	Anteil befruchteter Eier nach Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.	105
Tabelle 30.	Anteil der an verschiedenen Bereichen innerhalb der Eiablagedosen abgelegten Eier nach Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen.....	106
Tabelle 31.	Anzahl der positiven Eiablagedosen für ein bestimmtes Ereignis.....	106
Tabelle 32.	Gewicht der unbefruchteten Weibchen, Größe der Blutmahlzeit und Anzahl abgelegter unbefruchteter Eier.....	107
Tabelle 33.	Anzahl der abgelegten Eier, Anteil befruchteter Eier, Boxen mit erfolgter Eiablage und Anzahl der lebenden Weibchen bei täglich steigenden Temperaturen.....	108
Tabelle 34.	Überlebensraten von Männchen und Weibchen nach 240 h und 480 h bei 25 °C. Im Vorversuch waren die Puppen verschiedenen Temperaturen für bestimmte Zeiten ausgesetzt.....	110
Tabelle 35.	Anteil unbefruchteter Eier von Imagines nach unterschiedlichem Temperatureinfluss auf verschiedene Puppenstadien im Vorversuch...	112
Tabelle 36.	Überlebensraten bei 25 °C von Männchen und Weibchen nach 240 h und 480 h. Im Vorversuch waren die Larven verschiedenen Temperaturen für bestimmte Zeiten ausgesetzt.....	114
Tabelle 37.	Anteil unbefruchteter Eier von Imagines, deren Larven im Vorversuch verschiedenen Temperaturen ausgesetzt waren.....	119

Zusammenfassung

Die als Asiatische Tigermücke bezeichnete Stechmücke *Aedes albopictus* führt bei den Verantwortlichen der Gesundheitsbehörden aufgrund ihrer Vektorkompetenz und der raschen weltweiten Ausbreitung zu großer Sorge. Hauptziel der Arbeit war es, das Risiko einer Einschleppung und Etablierung der Art in Deutschland einzuschätzen.

Im ersten Teil der Arbeit wurden im Labor insgesamt 13 Versuche zur thermalen Ökologie von *Ae. albopictus* durchgeführt. Dabei wurde der direkte Einfluss verschiedener Temperaturen auf populationsökologische Schlüsselparameter wie Entwicklungs-, Sterbe- und Reproduktionsraten verschiedener Entwicklungsstadien untersucht. Weiterhin konnte eine beträchtliche und teilweise noch nicht beschriebene thermale Schädigung nachgewiesen werden, welche sich nachhaltig auf die Sterbe- und Entwicklungsraten sowie auf die Fruchtbarkeit und Fertilität der späteren Lebensstadien auswirkt.

Mit den gewonnenen Daten wurde ein Temperaturprofil von *Ae. albopictus* erstellt. Dieses unterteilt den Temperaturbereich von 1 °C bis 37 °C in einen mittleren optimalen Bereich und je zwei ober- und unterhalb angrenzende suboptimale und pessimale Bereiche.

Anhand dieses Temperaturprofils konnte gezeigt werden, dass die Art innerhalb der gemäßigten Breiten besser an das kontinentale als an das maritim beeinflusste Klima angepasst ist. Weiterhin wird auf der Basis des Temperaturprofils und eines Literaturvergleichs zur Verbreitung von *Ae. albopictus* postuliert, dass in maritim und kontinental beeinflussten Gebieten verschiedene klimatische Einflussgrößen für die nördliche Ausbreitungsgrenze der Art maßgebend sind. Hierbei ist in maritimen Gebieten die Temperatur während des Sommers die hauptlimitierende klimatische Einflussgröße. Der Temperatur während des Winters wird lediglich modifizierender Charakter zugesprochen. Als Minimalbedingung für eine dauerhafte Etablierung in den maritimen Bereichen West- und Mitteleuropas wird eine Temperatur von durchschnittlich 19 °C während der drei Sommermonate Juni, Juli und August angesehen. Daher wird eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland unter momentanen klimatischen Bedingungen aufgrund eines unzureichenden Reproduktionserfolgs ausgeschlossen.

Die Ergebnisse des zweiten Teils der Arbeit bestätigen diese Einschätzung. Im Rahmen des durchgeführten Monitorings wurden insgesamt 67 potentielle Einschleppungsorte mit Eiablagefallen überwacht. Im September 2007 konnte innerhalb des Monitorings der Erstnachweis von *Ae. albopictus* für Deutschland erbracht werden. Obwohl dadurch nachgewiesen wurde, dass *Ae. albopictus* durch menschliche Aktivität nach Deutschland eingeschleppt werden kann, konnte in einem Zeitraum von fünf Jahren keine sich reproduzierende Population der Art gefunden werden.

Abstract

Aedes albopictus known as the “Asian tiger mosquito” causes great concern among public health authorities due to its vector competence and the rapid spread across the world. The main objective of this work was to estimate the risk of introduction and establishment of the species in Germany.

In the first part of this work a total of 13 tests about the thermal ecology of *Ae. albopictus* were conducted in the laboratory. The direct influences of different temperatures on population ecological key parameters like development, death and reproduction rates were examined. Considerable and partly not yet described sustainable damages, caused by the thermal impact and influencing the death rates, development rates, fecundity and fertility of the later development stages were detected. By means of the gathered data a temperature profile of *Ae. albopictus* was created. This divides the temperature range from 1 °C to 37 °C in one middle optimal, and two above and below bordering suboptimal and pessimal ranges.

With the help of this temperature profile it was shown, that within the temperate latitudes the species is better adapted to continental than to maritime climates. Furthermore, based on the temperature profile and comparing literature in regards to the distribution of *Ae. albopictus* it is postulated, that in maritime and continental influenced areas different climatic factors are primarily responsible for the northern most expansion of the species. In this connection, the summer temperature is the main limiting parameter in maritime areas. The winter temperatures have just a modifying effect. A mean temperature of 19 °C during the three summer months June, July and August is considered as minimum requirement for a permanent establishment of *Ae. albopictus* in the maritime areas of Western and Central Europe. At current climatic conditions, based on insufficient reproduction success, we can exclude a permanent establishment of *Ae. albopictus* in Germany.

The results of the second part of this work, where a total of 67 potential introduction sites were monitored with ovitraps, confirm this evaluation. During the monitoring the first record of *Ae. albopictus* in Germany was detected in September 2007. Although this has proven that *Ae. albopictus* can be imported to Germany by human activities, no breeding populations of the species were found during five years.

1 Einleitung

1.1 *Aedes albopictus*

1.1.1 Taxonomie und Erscheinungsbild

Innerhalb der Ordnung Diptera, den zweiflügeligen Insekten, bildet die Familie der Stechmücken (Culicidae) eine Gruppe von weltweit ca. 3500 Arten (Clements 1992). Die als Asiatische Tigermücke bezeichnete Stechmückenart *Aedes albopictus* wurde das erste Mal von Skuse (1894) beschrieben. Innerhalb der Gattung *Aedes* wird die Asiatische Tigermücke der Untergattung *Stegomyia* zugeordnet (Watson 1967), in welcher sich viele bedeutende Überträger humanmedizinisch relevanter Viruserkrankungen und Filariosen befinden (Becker et al. 2010).

Wie alle Arten der Untergattung *Stegomyia* ist *Ae. albopictus* eine kleine bis mittelgroße Stechmückenart (Becker et al. 2010), welche eine Körpergröße von etwa 3,5–8 mm erreicht (Skuse 1894). Sowohl weibliche als auch männliche Individuen von *Ae. albopictus* sind schwarz bis schwarz-braun gefärbt (Savage und Smith 1994) und weisen eine sehr auffällige Musterung auf (Huang 1968). Alle Tarsenglieder der schwarzen Hinterbeine besitzen an ihrer Basis silbrige Schuppen, wodurch sich insgesamt fünf deutlich helle Ringe ergeben (Abb. 1). An den beiden vorderen Beinpaaren ist diese Ringelung nicht so breit angelegt und lediglich an den ersten beiden Tarsengelenken vorhanden (Skuse 1894). Ebenfalls sehr markant ist die aus eng aneinanderliegenden Schuppen bestehende silbrige Acrostichal-Linie, welche sich vom Kopf zwischen den Augen mittig bis auf den Thorax fortsetzt (Huang 1968). Auch die Palpenspitzen von *Ae. albopictus* sind auffällig weiß, wodurch die Art sich von vielen anderen *Aedes*-Arten unterscheidet (Savage und Smith 1994).

1.1.2 Biologie

Wie bei allen Stechmücken durchlaufen auch die Larven von *Ae. albopictus* insgesamt vier Larvenstadien, deren Entwicklung komplett an das Wasser gebunden ist (Clements 1992). In jedem Larvenstadium erfolgt eine schrittweise Größenzunahme, welche am Ende eines jeden Stadiums durch Häutung der Larve abgeschlossen wird. Für die Luftaufnahme besitzt die Larve am achten Abdominalsegment ein Atemrohr, mit welchem sie sich an der Wasseroberfläche verankern kann (Clements 1992). Diese Luftatmung ist jedoch fakultativ, einen Teil des Sauerstoffbedarfs decken die Larven über Hautatmung direkt aus dem Wasser (Clements 1992). Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven der Stechmücken ist von der Temperatur abhängig (Clements 1992). So dauert die komplette Larvenent-

wicklung von *Ae. albopictus* bei 30 °C nur etwa 6 bis 8, hingegen bei 20 °C schon 11 bis 15 Tage (Hien 1975a). Auch das Nahrungsangebot und die Larvendichte beeinflussen die Entwicklungsgeschwindigkeit von Stechmückenlarven (Mori 1979; Tuchmann et al. 2003). Letztere spielt vor allem in den großenteils oft beschränkten Larvenbrutstätten von *Ae. albopictus* eine große Rolle. Als Nahrung dienen Mikroorganismen und organisches Material. Die Nahrung wird meist als Feinstpartikel aus dem Wasserkörper eingestrudelt oder vom Substrat abgeweidet (Clements 1992).



Abbildung 1. Ruhendes Weibchen der Asiatischen Tigermücke (*Ae. albopictus*).

Im vierten Larvenstadium erfolgt eine massive Größenzunahme, welche am Ende durch die Larven-Puppenhäutung abgeschlossen wird. Stechmücken vollziehen wie alle holometabolen Insekten in ihrer juvenilen Entwicklung eine vollständige Metamorphose (Clements 1992; Remane et al. 2004). Auch wenn innerhalb der Stechmückenlarve schon manche der späteren Imagines-Organe heranwachsen, werden diese Metamorphoseprozesse erst mit der Verpuppung offensichtlich (Clements 1992). Das Puppenstadium ist gegenüber den Larvenstadien nicht zur Nahrungsaufnahme und zu Wachstum befähigt. Die Haut der Puppen ist stark sklerotisiert und mit Wachs durchsetzt, wodurch die Puppe tolerant gegenüber verschiedenen Wasserinhaltsstoffen und -qualitäten ist (Christophers 1960). Andererseits bedeutet dies jedoch auch den Verlust der Hautatmungsfähigkeit (Clements 1992). Im dorsalen Bereich des Cephalothorax befindet sich ein Paar Atemhörnchen, mit welchem die Puppe an der Wasseroberfläche Luft aufnimmt (Clements 1992). Das Puppenstadium dauert deutlich kürzer als die Larvenentwicklung, wird aber wie dieses ebenfalls stark durch die Wassertemperatur beeinflusst. So ist die komplette Puppenentwick-

lung bei einer Wassertemperatur von 30 °C schon nach ca. 1,8 Tagen abgeschlossen, während sie bei 20 °C etwa fünf Tage dauert (Calado und Silva 2002).

Wie bei allen Stechmücken schlüpfen auch bei *Ae. albopictus* die männlichen Imagines vor den Weibchen (Hawley 1988). Beim Schlüpfen platzt die Puppenhülle entlang einer dorsalen Naht in der Mitte des Thorax auf und die Imago schiebt sich innerhalb von 15 Minuten aus der Puppenhülle. Schon ungefähr zehn Minuten nach dem Schlüpfen sind Stechmücken zu kurzen Flügen fähig, die normale Flugfähigkeit erreichen sie nach ca. einer Stunde (Clements 1992). Im Allgemeinen gilt die Asiatische Tigermücke jedoch als schlechter Flieger, welcher sich meist in Bodennähe aufhält und stärkere Winde meidet (Hawley 1988; Niebylski und Craig 1994).

Etwa zwei bis drei Tage nach dem Schlüpfen der Imagines erfolgt die Paarung (Hawley 1988). Die Männchen bilden Paarungsschwärme um mögliche Wirte herum und versuchen, sich mit Weibchen zu paaren, welche eine Blutmahlzeit aufnehmen wollen. Dabei erkennen die Männchen die Weibchen an ihrem charakteristischen Flugton und fliegen diese direkt an. Die Paarung dauert in etwa zwölf Sekunden und findet normalerweise im Fluge statt, wobei das Männchen unter dem Weibchen hängt (Gubler und Bhattacharya 1971).

Die Hauptstechaktivität von *Ae. albopictus* findet am Tage statt (Xue und Barnard 1996). Obwohl die Art selbst bei hellem Tageslicht sticht (Adhami und Reiter 1998), ist die Stechaktivität eine Stunde nach Sonnenaufgang und eine Stunde vor Sonnenuntergang am höchsten (Abu Hassan et al. 1996). Die durchschnittliche bei einer Blutmahlzeit aufgenommene Blutmenge beträgt in etwa 2,1 µl (Hawley 1988). *Ae. albopictus* besitzt ein breites Wirtsspektrum, welches nach Saison und Mikrohabitat variieren kann (Niebylski et al. 1994). Bevorzugt werden Säugetiere gestochen (Savage et al. 1993), allerdings wurden auch Blutmahlzeiten an Vögeln, Reptilien und Amphibien nachgewiesen (Sullivan et al. 1971; Savage et al. 1993; Niebylski et al. 1994). Eine hohe Attraktivität scheint vom Menschen auszugehen (Heard et al. 1991).

Etwa drei bis fünf Tage nach der Blutmahlzeit erfolgt die Eiablage (Hawley 1988). Innerhalb eines Lebens legen Weibchen der Asiatischen Tigermücke etwa 300–345 Eier ab (Hawley 1988), die Gelegegröße einer einzelnen Eiablage beträgt durchschnittlich 62,5 Eier (Gubler 1970). Hierbei werden die Eier eines Eiablagezyklus nicht innerhalb einer Brutstätte abgelegt, sondern meist auf mehrere verteilt (Hawley 1988). Ein Großteil der Weibchen nimmt schon 24 h nach der Eiablage eine neue Blutmahlzeit zu sich (Mori 1977). Der Zeitraum zwischen zwei Eiablagen mit aus verschiedenen Blutmahlzeiten ent-

wickelten Eiern wird als gonotrophischer Zyklus bezeichnet (Hawley 1988) und dauert bei *Ae. albopictus* etwas 4,6 Tage bei 26 °C (Gubler und Bhattacharya 1971).

Bei der Auswahl der Brutstätten zeigt *Ae. albopictus* eine bemerkenswerte Anpassungsfähigkeit und nutzt so eine große Bandbreite an natürlichen und künstlichen, wassergefüllten Gefäßen (Hawley 1988). Als eigentliche Waldart angesehen (Kolivras 2006), stellen die als Dendrotelmen oder im Volksmund als „Hasenklo“ (Dulitz 1996) bezeichneten, wassergefüllten Aushöhlungen in Bäumen wohl die ursprünglichste Form der Brutstätten von *Ae. albopictus* dar. Aber auch in natürlichen Wasseransammlungen in Bromelien (O'meara et al. 1995b), Gräben (Chan et al. 1971b), Felsaushöhlungen (O'meara et al. 1997) und Schneckenschalen (Rozeboom und Bridges 1972) wurden Larven der Art gefunden. In der Umgebung von menschlicher Aktivität nutzt die Art die große Fülle an künstlichen Brutgefäßen und ist im besiedelten Gebiet deutlich häufiger und in größerer Dichte anzutreffen (Sardelis et al. 2002). So machten künstliche Wasseransammlungen in Singapur 95 % aller Brutstätten der Art aus (Chan et al. 1971b) und Larven der Asiatischen Tigermücke konnten selbst in weggeworfenen Flaschen (Adhami und Reiter 1998), Haushaltsgeräten (Hobbs et al. 1991) und sogar Ameisenfallen (Kittayapong und Strickman 1993) gefunden werden.

Die Eiablage erfolgt bevorzugt in Brutstätten in Bodennähe, aber selbst in Eiablagefallen in sieben Meter Höhe wurden vermehrt Eier von *Ae. albopictus* gefunden (Amerasinghe und Alagoda 1984). Eiablagemöglichkeiten mit dunklerem Wasser werden denen mit klarem Wasser vorgezogen. Ebenso haben Infusionen aus Heu und Laub einen positiven Einfluss auf die Anzahl der abgelegten Eier (Hawley 1988). Innerhalb der Brutstätte werden rund 75 % der Eier in einem Bereich bis zu 16 mm oberhalb der Wasseroberfläche (Amerasinghe und Alagoda 1984) und nur etwa 10 % Prozent direkt auf die Wasseroberfläche abgelegt (Hawley 1988).

Wie alle Stechmücken des Tribus Aedini besitzt auch *Ae. albopictus* trockenresistente Eier (Clements 1992). Dies ist eine Anpassung an die natürlichen Brutstätten der Art, in welchen Wasserstandsschwankungen und Austrocknungen saisonal oder unberechenbar vorkommen (Sota 1993). Der äußerst effektive Verdunstungsschutz der Eier wird durch das Ausbilden der Serosa erreicht, welche wie das Exoskelett der Imagines Chitin enthält (Rezende et al. 2008). Nach vollständiger Embryogenese von ca. zwei bis vier Tagen bei 25 °C nach Eiablage (Hawley 1988) können in diesen trockenresistenten Eiern die schlupffertigen Larven über mehrere Monate überleben (Gubler 1970; Hien 1975b). Der Besitz von trockenresistenten Eiern hängt signifikant zusammen mit der Fähigkeit, eine neo-

zoische Stechmückenart zu werden (Juliano und Lounibos 2005). Zusätzlich besitzt *Ae. albopictus* die Fähigkeit, Diapause-Eier abzulegen (Hawley 1988). Als ursprünglich tropische Art (Hawley 1988) konnte sie sich dadurch auch in gemäßigten Klimaten ansiedeln, da diese Diapause-Eier gegenüber den Nicht-Diapause-Eiern eine höhere Kältetoleranz aufweisen (Hanson und Craig 1994). Zusätzlich wird durch die Schlupfhemmung der Larven in den Diapause-Eiern verhindert, dass diese im Spätsommer und Anfang Herbst in die kalte Jahreszeit hineinschlüpfen und sterben (Mori und Oda 1981).

Obwohl die Diapause im Ei-Stadium zum Ausdruck kommt, wird sie während des Puppen- und vor allem während des Imaginalstadiums initiiert (Mori und Oda 1981; Hawley 1988). Hierbei spielt vor allem die Tageslänge eine entscheidende Rolle, die Temperaturen wirken zusätzlich modifizierend (Focks et al. 1994). So werden abhängig von Temperatur und *Ae. albopictus*-Stamm bei einer Tageslänge von etwa 14 h und darunter Diapause-Eier von den Weibchen abgelegt (Pumpuni et al. 1992).

1.1.3 Verbreitung

Die Asiatische Tigermücke stammt ursprünglich aus Südostasien (Hawley 1988) und ist dort eine der häufigsten und am weitesten verbreiteten Stechmückenarten (Huang 1968). Vermutlich schon sehr früh wurde die Art durch menschliche Immigration über den Seeweg (Mattingly 1953) oder Seefahrer (Mitchell 1991) auch in Madagaskar heimisch. Ende des 19. Jahrhunderts breitete sie sich nach Osten aus und erreichte Hawaii (Gilbertson 1945), wo sie 1902 schon eine häufig anzutreffende Art war (Usinger 1944).

Ende des 20. Jahrhunderts vollzog die Art innerhalb weniger Jahrzehnte eine erstaunliche Expansion ihres Verbreitungsgebietes (Hawley 1988). Hauptsächlich mit Hilfe des internationalen Warenhandels schaffte es *Ae. albopictus*, selbst große Distanzen zwischen Kontinenten zu überbrücken. Hierbei spielen vor allem der Handel mit Gebrauchtreifen (Reiter 1998) und Pflanzen (Madon et al. 2002) eine wichtige Rolle, jedoch ist generell eine Verschleppung der Art in Frachtcontainern möglich (Reiter und Darsie 1984). Über kürzere Distanzen kann eine Verbreitung der Asiatischen Tigermücke über den Straßenverkehr durch Mittransport der Imagines in LKWs und PKWs erfolgen (Flacio et al. 2006).

Durch ihre Fähigkeit, eine große Bandbreite an natürlichen und künstlichen Brutstätten zu nutzen, durch die Trockenresistenz ihrer Eier und den geringen Anspruch bei der Auswahl eines Blutwirtes (Hawley 1988) konnte *Ae. albopictus* in neuen Gebieten schnell stabile Populationen aufbauen. Einmal etabliert, wurde die Art mit nationalem Verkehr und Warenhandel in weitere Regionen dieser neuen Länder verbreitet (Moore & Mitchell 1997).

So wurde in Nordamerika nach einigen kleineren Funden (Reiter und Darsie 1984) 1985 eine größere etablierte Population von *Ae. albopictus* in Houston, Texas, nachgewiesen (Sprenger und Wuithiranyagool 1986). Schon zehn Jahre danach hatte sich die Asiatische Tigermücke in insgesamt 678 Counties in 25 Staaten der USA ausgebreitet (Moore und Mitchell 1997). Dass es sich hierbei um eine Neubesiedelung und nicht um schon vorher bestehende Populationen handelte, kann aufgrund negativer Kontrollen vorangegangener Untersuchungen bestätigt werden (Moore et al. 1988). Im Südosten der USA konnte 1995 *Ae. albopictus* scheinbar überall gefunden werden, wo eine entsprechende Suche durchgeführt wurde (Mekuria und Hyatt 1995). Bis 1999 erhielten die Gesundheitsbehörden in den USA Positiv-Bestätigungen aus 26 Staaten und 919 Counties (Moore 1999).

Auch in Mittel- und Südamerika wurden ab 1986 erste Funde in verschiedenen Ländern bestätigt. In weiten Gebieten dieser Region haben sich seitdem Populationen der Asiatischen Tigermücke etabliert (Ibanez-Bernal und Martinez-Campos 1994; Rodriguez Tovar und Ortega Martinez 1994; Ogata und Lopez Samayoa 1996; Broche und Borja 1999; Rossi et al. 1999; De Lima-Camara et al. 2007).

Nach den ersten vereinzelt gefundenen Exemplaren der Asiatischen Tigermücke in Südafrika (Cornel und Hunt 1991) folgten weitere Nachweise der Art in weiteren Ländern des afrikanischen Kontinents (Savage et al. 1992; Fontenille und Toto 2001; Toto et al. 2003; Girod 2004; Krueger und Hagen 2007).

In Europa wurde *Ae. albopictus* das erste Mal 1979 in Albanien nachgewiesen (Adhami 1998). Eine zweite Einschleppung erfolgte 1990 in Italien durch aus den USA importierte Altreifen in die Hafenstadt Genua (Sabatini et al. 1990, Dalla Pozza and Majori 1992). Innerhalb weniger Jahre verbreitete sich die Art in weiteren Regionen Italiens (Romi 1994) und wurde mittlerweile schon in Frankreich (Schaffner et al. 2000), Serbien-Montenegro (Petric et al. 2001), Belgien (Schaffner et al. 2004), der Schweiz (Flacio et al. 2004), Griechenland (Samanidou-Voyadjoglou et al. 2005), Kroatien (Klobucar et al. 2006), Slowenien (Petric et al. 2006), Bosnien und Herzegowina (Petric et al. 2006), Spanien (Aranda et al. 2006), den Niederlanden (Scholte et al. 2007) und Malta (Gatt et al. 2009) nachgewiesen. Berichte über eingeschleppte Individuen oder bestehende Populationen der Asiatischen Tigermücke innerhalb Deutschlands liegen bisher nicht vor.

1.1.4 Medizinische Relevanz und weitere Bedeutung

Wie mehrere Arten der Untergattung *Stegomyia* ist auch *Ae. albopictus* ein kompetenter Vektor zahlreicher humanpathogener Viren und Filarien (Becker et al. 2010). So gilt die Art in Südostasien als einer der wichtigsten Krankheitsüberträger (Huang 1968). Durch ihre Fähigkeit, alle möglichen künstlichen Brutgewässer zu besiedeln (Hawley 1988), ist *Ae. albopictus* besonders häufig in der Nähe menschlicher Siedlungen zu finden (Sardelis et al. 2002). Hier kann die Asiatische Tigermücke bei guten Bedingungen in hohen Populationsdichten auftreten (Mekuria und Hyatt 1995). Als opportunistischer Blutsauger mit einem breiten Wirtsspektrum ist die Art zusätzlich ein potentieller Brückenvektor zahlreicher Arboviren, solche mit Vögeln als Zwischenwirt eingeschlossen (Savage et al. 1993; Niebylski et al. 1994). Die Gesamtanzahl der möglichen von *Ae. albopictus* übertragenen Viren wird mit mindestens 22 angegeben (Gratz 2004a).

Zwar gilt *Ae. aegypti* im Allgemeinen als Hauptüberträger des Dengue-Fiebers (Kolivras 2006; Becker et al. 2010), doch auch für *Ae. albopictus* konnte neben zahlreichen Bestätigungen der Vektorkompetenz im Labor (Tan et al. 1981; Mitchell et al. 1987; Ibanez-Bernal et al. 1997) eine direkte Beteiligung an den Ausbrüchen des Dengue-Fiebers in Japan, Hawaii, Mexiko und auf den Seychellen nachgewiesen werden (Ibanez-Bernal et al. 1997; Gratz 2004a). Die Krankheit gilt als die sich weltweit am schnellsten ausbreitende, von Stechmücken übertragene Viruserkrankung mit jährlich rund 50 Millionen Neuinfektionen (WHO 2009) und äußert sich von leichten grippeähnlichen Erkrankungen bis hin zu schweren hämorrhagischen Fiebern (Gubler 1998). Bei einer Dengue-Epidemie in Griechenland von 1927 bis 1928 verstarben 1553 der über eine Million infizierten Menschen (Papaevangelou und Halstead 1977).

Im Labor konnte gezeigt werden, dass *Ae. albopictus* ein effektiverer Überträger des Chikungunya-Virus ist als *Ae. aegypti* (Turell et al. 1992). So war die Asiatische Tigermücke im Jahr 2007 verantwortlich für einen endemischen Ausbruch der Krankheit in Italien, nachdem zuvor der Erreger aus Epidemiegebieten im Indischen Ozean eingeschleppt wurde (Reiter et al. 2006; Beltrame et al. 2007).

Auch bei dem erst Ende des 20. Jahrhunderts in den USA neu entdeckten Potosi-Erreger (Francy et al. 1990) konnte eine Übertragung im Labor (Heard et al. 1991) und eine Beteiligung von *Ae. albopictus* am Transmissionszyklus bestätigt werden (Mitchell et al. 1990).

Bei den meisten von *Ae. albopictus* übertragbaren Viruserkrankungen lassen lediglich die im Labor ermittelten Transmissionsraten auf eine mögliche erfolgreiche Übertragung im Freiland schließen. So wurde der Transmissionsnachweis der 2010 in Deutschland erstmals gefundenen Erreger des Sindbis-Fiebers (Jöst et al. 2010) bisher nur im Labor erbracht (Dohm et al. 1995). Auch für die Erreger des West-Nil-Fiebers erfolgte der Übertragungsnachweis bisher nur unter Laborbedingungen (Sardelis et al. 2002), jedoch konnten die Arboviren schon in Freilandfängen von *Ae. albopictus* gefunden werden (Farajollahi und Nelder 2009). Diese grippeähnliche Erkrankung kann, vor allem bei älteren Menschen, zu schwerer Meningitis und Meningoenzephalitis führen. So starben zwischen 1996 und 1997 bei einem Ausbruch der Krankheit in Rumänien 17 Menschen an den Folgen einer West-Nil-Virusinfektion. In Europa konnte der Erreger der Krankheit schon in 20 Ländern in Menschen, Säugetieren, Vögeln und Stechmücken nachgewiesen werden (Gratz 2004b).

Neben der Fähigkeit Arboviren zu übertragen, ist *Ae. albopictus* auch kompetenter Vektor der Herzwurmerkrankung und kutanen Dirofilariose von Hunden. Die Übertragung der beiden Erreger *Dirofilaria immitis* und *Dirofilaria repens* wurde im Labor und in Freilandfängen der Asiatischen Tigermücke nachgewiesen (Nayar und Knight 1999; Lai et al. 2001; Cancrini et al. 2003). Der Mensch ist ein Fehlwirt, so dass es bei einer Infektion meist zu subkutaner Knotenbildung, aber auch zur Abwanderung in andere Bereiche des Körpers kommt (Moorhouse 1978; Gratz 2004b). In Europa sind die Parasiten vor allem in südlichen und süd-östlichen Ländern verbreitet (Gratz 2004b).

Ae. albopictus besitzt die Fähigkeit, einige Viren vertikal von Generation zu Generation über die abgelegten Eier zu übertragen (Gratz 2004b). Es ist jedoch unklar, welche Rolle diese transovarielle Übertragung im Transmissionszyklus der jeweiligen Viren spielt (Shroyer 1986). Für Dengue-Fieber-Viren wurde diese Übertragungsform schon mehrfach im Labor nachgewiesen (Boromisa et al. 1987; Mitchell und Miller 1990; Shroyer 1990). Ebenfalls konnten selbige Viren in im Freiland gesammelten Eiern und Männchen nachgewiesen werden (Ibanez-Bernal et al. 1997; Thenmozhi et al. 2007). Für Viren der bekannteren Krankheiten LaCrosse-Fieber, Japanische-Enzephalitis, St-Louis-Enzephalitis, Keystone-Fieber und Jamestown-Canyon-Fieber konnte der Nachweis einer möglichen transovariellen Übertragung ebenfalls erbracht werden (Shroyer 1986; Gottfried et al. 2002). Für das Ross-River-Fieber und Potosi-Fieber misslang dies (Mitchell und Gubler 1987; Heard et al. 1991).

Neben der Gefahr einer Krankheitsübertragung durch *Ae. albopictus* kann die Einschleppung dieser Art noch weitere mögliche Folgen haben. Sie kann sich rasch ausbreiten

und massiven Einfluss auf einheimische Arten, das Ökosystem oder menschliche Aktivität haben (Juliano und Lounibos 2005). So zeigt *Ae. albopictus* ein sehr aggressives und ausdauerndes Stechverhalten (Hawley 1988) und kann bei höheren Populationsdichten zu starker Belästigung führen (Nasci et al. 1989). Schon wenige Jahre nach ihrer Einbürgerung galt die Art als Hauptplage in weiten Bereichen von Italien und im Südosten der USA (Moore und Mitchell 1997; Gratz 2004a).

Ebenfalls in den USA wurde mehrfach der Nachweis erbracht, dass die Asiatische Tigermücke innerhalb weniger Jahre nach ihrer Einbürgerung die Arten *Ae. aegypti* und *Ae. triseriatus* entweder vollständig verdrängte oder stark dezimierte (Rozeboom 1971; Nasci et al. 1989; Hobbs et al. 1991; Mekuria und Hyatt 1995; O'meara et al. 1995a).

1.2 Klima

1.2.1 Weltklima mit besonderem Blick auf die gemäßigten Breiten

Das Zusammenwirken von verschiedenen Faktoren, wie z. B. Temperatur und Niederschlag an einem bestimmten Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt, wird „Wetter“ genannt. Das Wettergeschehen eines bestimmten Ortes über einen kürzeren Zeitraum gesehen, wird als „Witterung“ bezeichnet, während der durchschnittliche Jahresverlauf der Witterung aus mehreren Jahren das Klima eines Ortes bestimmt. Beeinflusst wird das Klima durch Sonneneinstrahlung und die planetare Luftzirkulation (Walter und Breckle 1983; Schultz 1995; Latif 2006).

Durch Grenzziehung zwischen dem Verlauf von Vegetationsgrenzen oder meteorologischen Faktoren, wie z. B. Niederschlagslinien, können verschiedene Klimatypen erstellt werden. Das Klima dieser Klimatypen lässt sich mit charakteristischen ökologischen Klimadiagrammen darstellen (Walter und Breckle 1983). Durch Kombination der Klimatypen mit den vorherrschenden Bodenformationen und den unterschiedlichen Lebensbedingungen für Tiere und Pflanzen kann der terrestrische Teil der Erde in insgesamt neun Ökozonen unterteilt werden (Schultz 1995).

Die nördlichen Ausbreitungsgrenzen von *Ae. albopictus* in Nordamerika (Moore 1999) und Asien (Nawrocki und Hawley 1987; Kobayashi et al. 2002) liegen in den „Humid Mid-Latitudes“ (Schultz 1995), welche auch als „gemäßigte nemorale Zone“ bezeichnet werden (Schultz 1995). Das Attribut „gemäßigt“ beruht auf der klimatischen Zwischenstellung der Zone. Die Temperaturen im Winter fallen nicht so tief wie in der nördlich angrenzenden „borealen Zone“ und steigen im Sommer nicht so hoch wie in den südlich angrenzenden

subtropischen und mediterranen Bereichen. Regionale klimatische Unterschiede innerhalb der gemäßigten Breiten sind hauptsächlich in Ost-West-Richtung zu finden. (Schultz 1995).

Diese Unterschiede sind besonders auf den Einfluss des Meeres zurückzuführen. Wasserflächen haben die Eigenschaft, die durch Sonneneinstrahlung empfangene Energie zu speichern, während Landflächen diese Energie deutlich schneller an die Atmosphäre abgeben. Dadurch erwärmen sich Landoberflächen zwar schneller, kühlen aber wiederum auch schneller ab. Durch den Temperaturspeichereffekt der Meere sind die jährlichen und täglichen Temperaturschwankungen in maritimen Bereichen kleiner als in den kontinentalen Bereichen im Landesinneren (Barry und Chorley 1968; Schultz 1995). Neben der Temperaturspanne zwischen Sommermaximum und Winterminimum nimmt mit zunehmender Kontinentalität auch die Frostdauer zu (Walter und Breckle 1986). Dadurch ist das typisch kontinentale Klima durch Wintertemperaturen meist weit unter dem Nullpunkt und durch sehr hohe Sommertemperaturen gekennzeichnet. Hingegen zeichnet sich das maritime Klima durch sehr milde Winter, aber auch deutlich kühlere Sommertemperaturen aus (Heyer 1972; Schultz 1995).

Aufgrund der Corioliskraft herrscht in den gemäßigten Breiten eine westliche Windströmung vor. Durch die häufig aus dem Landesinneren herangeführten Luftmassen wird innerhalb dieses sogenannten Westwindgürtels an den Ostküsten der Kontinente, trotz Meeresnähe, der maritime Einfluss abgeschwächt, so dass das Klima einen leicht kontinentalen Charakter besitzt (Blüthgen und Weischet 1980; Schultz 1995). Auf der Südhalbkugel ist der Anteil der Landmassen im Vergleich zur Nordhalbkugel viel geringer, wodurch hier im Bereich der gemäßigten Zone das Klima durchweg ozeanischer und kühler ist (Barry und Chorley 1968; Blüthgen und Weischet 1980; Walter und Breckle 1983; Schultz 1995).

1.2.2 Klima in Europa und Deutschland

Das Wetter in Mitteleuropa wird von zwei wirksamen Hauptluftmassen mit entweder polarer oder subpolarer Herkunft bestimmt. Abhängig von ihrem Ursprungsgebiet kommen diese beiden Hauptluftmassen in drei unterschiedlichen Temperaturvarianten vor, wodurch sie mehr oder weniger starke maritime oder kontinentale Eigenschaften besitzen. Insgesamt ergeben sich so zwölf verschiedene Luftmassenkombinationen, welche das Wettergeschehen in Mitteleuropa prägen (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Das mehrtägige Auftreten dieser Luftmassen in Mitteleuropa mit der ihnen jeweils eigenen Witterung

wird als Großwetterlage bezeichnet (Liedtke und Marcinek 2002). Die wichtigste Großwetterlage für Mitteleuropa ist das Westwetter (Flohn 1942). Dieses führt wegen des Überzugs über den golfstrombegünstigten Nordostatlantik in der kalten Jahreszeit zu Temperaturanstiegen, hingegen während der Sommermonate zu einer Abkühlung und weist häufig einen ansehnlichen Anteil an Niederschlägen auf (Liedtke und Marcinek 2002). Mitteleuropa und Deutschland liegen in der gemäßigten nemoralen Zone, welche sich aufgrund der klimatischen Verhältnisse in einen maritimen, einen kontinentalen und einen Übergangsbereich unterteilen lässt (Walter und Breckle 1983).

Im stark maritim geprägten Bereich liegen Irland, die Britischen Inseln, die Küsten des Atlantischen Ozeans und der Nordsee und südliche Teile der norwegischen Küste. Das Klima in diesen Bereichen ist gekennzeichnet durch sehr milde, oft fast frostfreie Winter und sehr kühle, regnerische Sommer (Walter und Breckle 1986). Durch die milden Wintertemperaturen ist die Wachstumsperiode länger, erstreckt sich teilweise sogar über das ganze Jahr. Die Durchschnittstemperaturen von 2–5 °C im kältesten Monat sind vergleichbar mit manchen Bereichen des mediterranen Raumes (Schultz 1995). Der Frühling beginnt zwar sehr früh, die Temperaturen steigen aber langsamer an und es kann zu Kälterückfällen kommen (Walter und Breckle 1986). Auch ist der Anstieg der Sommertemperaturen beschränkt und übersteigt oft nicht eine Durchschnittstemperatur von 15 °C im wärmsten Monat (Schultz 1995). Die Einwirkung des Golfstromes, der sich im Norden der europäischen Küste nähert, führt in Irland und Nordschottland zu einem extrem ausgeprägten maritimen Klima, so dass selbst mediterrane Florenelemente den Winter überstehen. Andererseits ist hier der Sommer so kühl, dass arktische Arten anzutreffen sind und das Getreide nicht ausreift (Walter und Breckle 1986).

Weiter östlich an diesen maritimen Bereich grenzt das schwach ozeanische bis leicht kontinentale mitteleuropäische Klima an (Walter und Breckle 1986). Durch fehlende Barrieren können maritime Luftmassen weit ins Innere des europäischen Kontinents Einfluss nehmen. Dadurch ist der Übergang von maritimem zu kontinentalem Klima fließend (Barry und Chorley 1968). Das mitteleuropäische Klima ist durch eine deutlich kalte Jahreszeit, aber nicht sehr tiefe mittlere Temperaturminima gekennzeichnet (Walter und Breckle 1986). Der normale Winter in Mitteleuropa ist jedoch noch auffallend stark ozeanisch geprägt (Liedtke und Marcinek 2002).

Zwischen dem 23. und 27. Längengrad beginnt das deutlich kontinentale Klima mit etwas längeren Wintern, sehr tiefen Jahresminima und kürzeren heißen Sommern, welche das Wachstum schnell wachsender Pflanzen wie Getreide fördern (Walter und Breckle 1986).

Die Wachstumsperiode ist auf ca. sechs Monate beschränkt (Schultz 1995). Für das kontinentale Klima Osteuropas ist es typisch, dass die Winterkälte länger anhält, das Frühjahr dann aber warm ist. Bezüglich des Frühlingseinzuges ist der maritime Westen gegenüber dem kontinentalen Osten aus phänologischer Sicht nur leicht voraus. Aufgrund einer Durchschnittstemperatur im wärmsten Monat von meist über 18 °C (Schultz 1995) beginnt der meteorologische Frühsommer im kontinentalen Osten schon leicht vor dem maritimen Westen und liegt beim Beginn der Roggenernte schon deutlich vorne (Walter und Breckle 1986). So findet aufgrund der nach Osten zunehmenden Kontinentalität im Allgemeinen der Termin der Weizenernte auf der Nordhalbkugel von Westen nach Osten früher statt (Heyer 1972).

Das Klima in Deutschland besitzt durch die Lage am atlantiknahen Kontinentalbereich und die Lage im Westwindgürtel überwiegend maritimen Charakter (Fuchs et al. 1997; Liedtke und Marcinek 2002). Dieser bleibt trotz des ostwärts gerichteten, sanften Anstiegs der Kontinentalität und der damit einhergehenden Abnahme der Wintertemperatur überall in Deutschland erhalten (Flohn 1942; Liedtke und Marcinek 2002). So liegt auf der Werteskala des Kontinentalitätsindex, welcher von -12 für maritim bis 100 für stark kontinental reicht, Berlin mit 21 nah bei London mit 10 (Barry und Chorley 1968). Die wichtigste Großwetterlage für Mitteleuropa ist das Westwetter, welches die maritimen Grundzüge, ausreichend Niederschläge und die Unbeständigkeit des Wetters in Deutschland bedingt (Flohn 1942; Fuchs et al. 1997; Liedtke und Marcinek 2002).

Die Temperaturen während des Winters in Deutschland hängen davon ab, ob durch atlantische Zyklontätigkeit milde Meeresluft nach Europa gelangt oder ob ein atlantisches Hoch kalte Festlandluft nach Mitteleuropa lenkt. Der Januar als durchschnittlich kältester Monat in Deutschland weist ein Gebietsmittel von -0,3 °C auf, wobei in extremen Wetter-situationen die Temperaturen bis 15 °C ansteigen und bis nahe -30 °C absinken können. Durch den ostwärts gerichteten Anstieg der Kontinentalität liegen die absoluten Temperaturminima z. B. im Februar für Köln bei -19 °C und für Erfurt bei -25 °C. In der als „Märzwinter“ bezeichneten ersten Hälfte des Monats März können die Temperaturen noch bis unter -15 °C absinken, während in der zweiten Monatshälfte, dem sogenannten „Vorfrühling“, die Tages-Höchsttemperaturen auf teilweise über 20 °C steigen können (Müller-Westermeier und Rocznik 2006).

Im April und Mai tritt der Großwettertyp „Ost“ am häufigsten auf. Durch seinen wolkenarmen Charakter fördert er die Erwärmung durch Strahlungsenergiezufuhr zur Erdober-

fläche (Liedtke und Marcinek 2002). Dadurch steigen die Temperaturen in Deutschland rasch an, so dass im Mai schon durchschnittlich drei Sommertage, welche durch eine Tageshöchsttemperatur von mindestens 25 °C gekennzeichnet sind, auftreten (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Gleichzeitig kommt es zu einem gesteigerten Auftreten des Großwettertyps „Nord“ mit hierfür typischem kühlen und schauerreichen Wetter (Liedtke und Marcinek 2002). Insgesamt ergibt sich so ein diskontinuierlicher Anstieg der Lufttemperatur im Frühjahr (Liedtke und Marcinek 2002) und noch gegen Ende des Monats Mai besteht die Gefahr von Spätfrösten (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Bestimmte Wetterereignisse, welche mit einer gewissen Regelmäßigkeit an bestimmten Daten auftreten, werden als Wetter-Singularitäten bezeichnet (Barry und Chorley 1968). Eine solche Singularität sind die sogenannten „Eisheiligen“, welche durch das Einströmen kalter Nordluft und dem dadurch bedingten Auftreten von Spätfrösten zwischen dem 11. und 14. Mai gekennzeichnet sind. Die „kleinen Eisheiligen“ am 25. und 26. Mai gelten als harmlos, finden jedoch im frostempfindlichen Wein- und Obstbau Beachtung. Durchschnittlich weist der Mai in deutschen Großstädten fünf Nächte mit leichtem Bodenfrost auf (Müller-Westermeier und Rocznik 2006).

Auch im Sommer zeigt sich die allgemein bemerkenswert große Unbeständigkeit des Wetters in Deutschland, welche auf den ständig wechselnden Einfluss von Luftmassen unterschiedlicher Herkunft zurückzuführen ist (Flohn 1942; Liedtke und Marcinek 2002). Die als „Schafskälte“ bezeichnete Wetter-Singularität gegen Mitte Juni zeichnet sich durch kühlere Meeresluft aus, welche an der Ostseite von Hochdrucklagen aus nördlichen Breiten nach Deutschland geführt wird. (Flohn 1942; Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Im Juli kommt es zu einer starken Erwärmung, so dass dieser Monat durchschnittlich der wärmste in Deutschland ist. Trotzdem werden die hochsommerlichen Temperaturen immer wieder durch kühle Abschnitte unterbrochen, welche oft den Charakter von Wetterstürzen besitzen (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Im Allgemeinen ist durch die stark ozeanisch geprägte Witterung der Sommer in Deutschland eher regnerisch und kühl (Liedtke und Marcinek 2002). So ist auch im Sommerhalbjahr mit durchschnittlich mehr Niederschlägen als im Winterhalbjahr zu rechnen (Fuchs et al. 1997). Da die überwiegend vom Atlantik herangeführten Luftmassen im Landesinneren an Wetterwirksamkeit verlieren, nimmt der maritime Charakter des Klimas in Deutschland von West nach Ost ab, während der Einfluss der Kontinentalität von Nordwest nach Südost zunimmt (Fuchs et al. 1997). So führt die unterschiedliche Nähe zum Meer in deutschen Städten zu einer unterschiedlichen Anzahl an Sommertagen. Diese treten in Kiel durchschnittlich zweimal, in

Ludwigshafen am Rhein hingegen durchschnittlich vierzehnmal jährlich im Monat Juli auf (Müller-Westermeier und Rocznik 2006).

Während der August den ausklingenden Hochsommer darstellt und sogar in durchschnittlich jedem fünften Jahr der wärmste Monat des Jahres ist, erreichen in Deutschland im September nur noch etwa drei Tage sommerliche Höchstwerte von mindestens 25 °C. Zusätzlich fallen im September in durchschnittlich ein bis zwei Nächten die Temperaturen bis in die Nähe des Gefrierpunktes ab. Im Oktober werden die Nächte schon deutlich kühler und unterschreiten in drei bis fünf Nächten die Frostgrenze. Jedoch können bei ungehinderter Sonneneinstrahlung die Tageshöchsttemperaturen auf bis zu 20 °C steigen. Im November steigen die Tagesmaxima nur selten über 15 °C, können dafür aber schon auf bis zu -10 °C abfallen (Müller-Westermeier und Rocznik 2006).

1.3 Zielsetzung der vorliegenden Arbeit

Die enorme Ausbreitung von *Ae. albopictus* innerhalb weniger Jahrzehnte und die Vektorkompetenz der Art für zahlreiche humanmedizinisch relevante Viruserkrankungen führt weltweit zu Sorge bei Verantwortlichen der Gesundheitsbehörden und innerhalb der Bevölkerung. In Anbetracht der mittlerweile auch raschen Ausbreitung der Asiatischen Tigermücke in Europa war das Hauptziel dieser Arbeit, das Risiko einer Einschleppung und Etablierung der Art in Deutschland einzuschätzen.

Auch wenn inzwischen viele Versuche zur Temperaturabhängigkeit von *Ae. albopictus* in der Literatur zu finden sind, so beziehen sich die Daten meist nur auf einen bestimmten Temperaturbereich, auf verschiedene Lebensstadien bei unterschiedlichen Laborbedingungen und auf Laborstämme unterschiedlicher Herkunft, so dass sich ein sehr fragmentiertes Gesamtbild ergibt. Daher sollten in einem Teil der Arbeit im Labor umfangreiche Versuche zur thermalen Ökologie verschiedener Lebensstadien von *Ae. albopictus* innerhalb eines großen Temperaturbereiches durchgeführt werden. Hierfür sollte ein Zuchtstamm aus Freilandfängen in Italien im Labor etabliert werden, da durch die geographische Nähe und die hohen Populationsdichten in Italien eine Einschleppung der Asiatischen Tigermücke aus dieser Region sehr wahrscheinlich ist. Neben den üblichen für Populationsentwicklungsmodelle verwendeten Basisdaten, wie z. B. dem direkten Einfluss der Temperaturen auf Entwicklungsraten und Sterberaten verschiedener Lebensstadien, sollten auch Daten zur nachhaltigen Schädigung durch diese thermalen Einflüsse gesammelt werden. Um die Möglichkeit einer Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland

einschätzen zu können, sollte mit den gewonnenen Daten ein Temperaturprofil der Art erstellt und mit den in Deutschland vorherrschenden klimatischen Bedingungen verglichen werden.

Im anderen Teil der Arbeit sollte überprüft werden, inwieweit eine Einschleppung und Etablierung der Asiatischen Tigermücke in Deutschland bereits erfolgt ist bzw. im Laufe der Arbeit erfolgt. Hierfür sollten innerhalb der Oberrheinebene, ein aus klimatischer Sicht äußerst begünstigtes Gebiet, Standorte mit einer hohen Einschleppungswahrscheinlichkeit ermittelt und aktiv mit Fallenfängen überwacht werden. Des Weiteren sollten durch Information der Bevölkerung und den Aufruf zum Einsenden verdächtiger Stechmücken weitläufige Bereiche auf eventuell vorhandene Populationen passiv überprüft werden.

2 Material und Methode

2.1 Monitoring

2.1.1 Aktives Monitoring

2.1.1.1 Auswahl der Fallenstandorte

Im Vorfeld des Monitorings wurden alle aus der Literatur bekannten und weiteren denkbaren Verbreitungsmöglichkeiten von *Ae. albopictus* erfasst. Für jede Verbreitungsart bzw. jeden Einschleppungsweg ergaben sich in einem theoretischen Szenario ein oder mehrere fiktive Einschleppungsorte. So kann z. B. eine Einschleppung über den Altreifenhandel innerhalb der Transportwege, beim Zwischenhändler oder beim Endverbraucher der Altreifen erfolgen. Diese fiktiven Einschleppungsorte wurden zunächst anhand der Kriterien „Individuen-Anzahl“ (Tab. 1) und „Einschleppungs-Frequenz“ (Tab. 2) unterteilt.

Tabelle 1. Kriterium „Individuen-Anzahl“. Unterteilung der Einschleppungswege aufgrund der geschätzten Anzahl eingeschleppter Individuen pro Einschleppungsereignis.

Anzahl eingeschleppter Individuen	Wert	Einschleppungswege	Lebensstadien	Anzahl Transportbehältnisse
Sehr viele	+	Import von Altreifen, Blumentöpfe	Eier, Larven, Puppen	Mehrere
Mehrere	0	Wasseransammlungen an Frachtgut oder in Frachtcontainern	Eier, Larven, Puppen	Einzelne
Einzelne	-	Wohnwagen, Frachtcontainer, Flugzeuge	Imagines	Einzelne

Tabelle 2. Kriterium „Einschleppungs-Frequenz“. Unterteilung der Einschleppungswege aufgrund der geschätzten Anzahl der Einschleppungs-Ereignisse pro Reproduktionsperiode.

Wert	Einschleppungsereignisse/Jahr	
+	Häufig	> 10
0	Gelegentlich	2 - 10
-	Selten	1

Tabelle 3. „Einschleppungsfaktor“. Ermittlung des Einschleppungsfaktors durch Kombination der Kriterien „Individuen-Anzahl“ und „Einschleppungs-Frequenz“.

		Einschleppungs-Frequenz		
		+	0	-
Individuen-Anzahl	+	++	+	0
	0	+	0	-
	-	0	-	--

Daraufhin wurde durch Kombination dieser beiden Kriterien jedem Ort ein sogenannter „Einschleppungsfaktor“ zugeordnet (Tab. 3). Dieser sollte als Maß des quantitativen Umfangs der zu erwartenden Einschleppungen an einen bestimmten Ort innerhalb einer Reproduktionsperiode dienen. Anschließend wurden innerhalb der Oberrheinebene für verschiedene Einschleppungswege mehrere mögliche Einschleppungsorte mit einem theoretischen „Einschleppungsfaktor“ von mindestens (0) lokalisiert. Da die Populationsentwicklung und Ausbreitungstendenz von *Ae. albopictus* stark vom vorhandenen Brutstättenangebot in einem bestimmten Gebiet abhängt (Jardina 1990; Niebylski und Craig 1994), wurden bei einer ersten Begehung vor Ort die ausgewählten Einschleppungsorte nach dem Kriterium „Brutstättenangebot“ beurteilt (Tab. 4).

Tabelle 4. Kriterium „Brutstättenangebot“. Unterteilung der Einschleppungsorte aufgrund der unterschiedlichen Raumstruktur im Umkreis von ca. 200 m und der vermuteten Anzahl an verfügbaren Brutstätten.

Vorhandene Brutstätten	Wert	Dominierende Raumstruktur
Zahlreiche	+	Siedlungsgebiete
Wenige	0	Wald- und Buschbereiche
Sehr wenige	-	Agrarflächen

Wiederum durch Kombination des Kriteriums „Brutstättenangebot“ und des zuvor bestimmten „Einschleppungsfaktors“ wurde für jeden theoretischen Einschleppungsort eine von sieben möglichen Monitoringprioritäten bestimmt (Tab.5). Anhand dieser Monitoringpriorität wurden die theoretischen Einschleppungsorte für das im folgenden Kapitel beschriebene aktive Monitoring ausgewählt und die Kontrollintensität bestimmt.

Tabelle 5. Monitoringpriorität. Ermittlung der Monitoringpriorität durch Kombination des Einschleppungsfaktors und der Anzahl der verfügbaren Brutstätten am theoretischen Einschleppungsort.

		Einschleppungsfaktor				
		++	+	0	-	--
Brutstättenangebot	+	+++	++	+	0	-
	0	++	+	0	-	--
	-	+	0	-	--	---

Die meisten Fallenstandorte befanden sich entlang der Bundesautobahn A5, welche die Oberrheinebene in Nord-Süd-Richtung durchläuft. Ab dem deutsch-schweizerischen Grenzübergang Weil am Rhein wurden auf einem etwa 100 km langen Abschnitt alle Parkplätze und Rastanlagen in nördlicher Fahrtrichtung beprobt. Im weiteren Verlauf der A5 bis zur Raststätte Hardtwald erfolgte eine Überprüfung lediglich an den größeren Rastanlagen und Parkplätzen mit WC. Des Weiteren wurden größere Autohöfe, welche vor allem vom Schwerlastverkehr für Ruhepausen genutzt werden, im näheren Umfeld entlang der Bundesautobahn A5 überwacht.

Da eine Mitnahme von Imagines in Personenzügen aus Italien ebenfalls denkbar ist, wurden mehrere größere Bahnhöfe innerhalb der Oberrheinebene mit Zugverbindungen aus Italien auf schon vorhandene Populationen von *Ae. albopictus* überprüft. Eine Überprüfung einer möglichen Einschleppung durch Frachtcontainer erfolgte an den Umschlagsplätzen des Containerverkehrs. Dies waren zum einen die größeren Container-Binnenhäfen entlang des Rheins zwischen Weil am Rhein und Ludwigshafen/Mannheim. Zum anderen wurden sogenannte Container-Kombiterminals, in welchen ein Umsetzen der Frachtcontainer zwischen Schienen- und Schwerlastverkehr erfolgt, mit Direktverbindungen aus Italien überprüft.

Die wohl häufigste Verbreitungsart von *Ae. albopictus* durch den Menschen ist die Verschleppung der trockenresistenten Eier durch den Gebrauchtreifenhandel (Reiter 1998). Innerhalb des Monitorringgebietes konnten drei größere Gebrauchtreifenzwischenhändler lokalisiert und regelmäßig kontrolliert werden. Des Weiteren wurden auch zwei Zementwerke überprüft, welche Altreifen als Sekundärbrennstoff zur Befuerung der Brennöfen einsetzen.

2.1.1.2 Methode

Innerhalb des aktiven Monitorings wurde eine Auswahl an theoretischen Einschleppungsorten beprobt, welchen eine Monitoringpriorität von mindestens (0) zugewiesen werden konnte. In den Jahren 2005 bis 2009 wurden in einem Zeitraum von jeweils Anfang Mai bis Ende September insgesamt 27 Fallenstandorte durchgängig überwacht (Tab. 6). An insgesamt 40 weiteren Fallenstandorten mit geringer Monitoringpriorität von (0) und (-) erfolgten die Fallenfänge nur über den Zeitraum eines Jahres. Trotz der beschränkten Ressourcen konnte so im Laufe der Arbeit eine größere Anzahl an theoretischen Einschleppungsorten auf schon vorhandene kleine Populationen von *Ae. albopictus* überprüft werden.

Tabelle 6. Jeweilige Anzahl der theoretischen Einschleppungsorte, welche über den gesamten Monitoringzeitraum im Zwei-Wochen-Rhythmus oder innerhalb eines Jahres im Vier-Wochen-Rhythmus kontrolliert wurden.

	Zwei Wochen Kontrollrhythmus Fünf Jahre	Vier Wochen Kontrollrhythmus Ein Jahr
Kombiterminals	3	2
Zementwerke	1	1
Altreifenhändler	3	0
Container-Binnenhäfen	0	4
Autohöfe	4	4
Raststätten	5	4
Parkplätze mit WC	2	4
Parkplätze ohne WC	9	16
Bahnhöfe	0	5

Die Beprobung erfolgte mit Hilfe von Eiablagefallen (Abb.2). Als Fallen dienten schwarze Plastikbecher (Sweeney et al. 1988; Hornby et al. 1994; Bellini et al. 1996) mit einer Höhe von 11,5 cm (Hornby et al. 1994) und einem Volumen von ca. 500 ccm (Richardson et al. 1995; Gottfried et al. 2002). Die Fallen wurden etwa bis zur Hälfte mit mindestens drei Tage altem Leitungswasser aufgefüllt. Wenn verfügbar, wurde wegen der höheren Attraktivität (Yap et al. 1995; Trexler et al. 2003) durch einen Mikrosieb gefiltertes gebrauchtes Larvenaufzuchtswasser aus dem Labor verwendet. Als Eiablage-



Abbildung 2. Eiablagefalle

möglichkeit wurde in jede Falle ein etwa 12 cm langes und 2,5 cm breites Stück Hartfaserverplatte (Toma et al. 2003; Liew und Curtis 2004) gestellt und mit Hilfe einer Büroklammer am Innenrand des Bechers befestigt. Die Fallen wurden innerhalb geschlossener Busch- und Baumbestände oder, falls nicht vorhanden, in beschatteten Bereichen platziert (Gubler 1971). Mehrere Fallenstandorte befanden sich in befriedeten Grundstücken oder Bereichen, für welche der Zutritt für Unbefugte verboten war. Hier wurden die Fallen im unmittelbaren Umfeld innerhalb geeigneter Pflanzenbestände platziert. Zur Befestigung dienten kleine rost-

freie Edelstahl-Holzschrauben, mit denen die Fallen nicht höher als einen Meter über dem Boden an geeigneten Büschen und Bäumen angebracht wurden (Hornby et al. 1994; Abu Hassan et al. 1996; Gottfried et al. 2002). Die Anzahl der Fallen pro Fallenstandort schwankte zwischen eins und sechs, je nach Monitoringpriorität, den verfügbaren geeigneten Pflanzenbeständen und dem räumlichen Umfang des Fallenstandortes. Zusätzlich zu den Eiablagefallen wurden umliegende Gebüsche mit der „Human-Bait-Methode“ überprüft (Niebylski und Craig 1994). Der Kontrollrhythmus von Fallenstandorten mit einer zugewiesenen Monitoringpriorität von mindestens (+) betrug 14 Tage (Richardson et al. 1995; Wymann et al. 2008). Bei geringerer Monitoringpriorität wurden die Eiablagefallen nur alle 30 Tage kontrolliert. Bei jeder Kontrolle erfolgte ein kompletter Austausch des Wassers und des Eiablagestäbchens. Zur Überprüfung des Becherinhaltes auf Larven und Puppen wurde dieser in eine weiße Schale gegossen. Die Eiablagestäbchen wurden mit Hilfe einer Handlupe auf abgelegte Eier untersucht. Alle gefundenen Stekmückenstadien wurden ins Labor überführt und dort unter Standardbedingungen, wenn möglich bis zum Imaginalstadium, hochgezogen. Eine Bestimmung der Imagines und Larven erfolgte unter dem Binokular nach Becker (2003).

2.1.2 Passives Monitoring

Zusätzlich zum aktiven Monitoring wurde im Jahr 2008 ein passives Monitoring durchgeführt. Hierfür wurde zunächst die Bevölkerung über das Thema „Asiatische Tigermücke“ informiert und darum gebeten, „verdächtige“ Stechmücken einzusenden. Als Bestimmungshilfe standen zu Beginn des passiven Monitorings lediglich die Beschreibungen und Bildinformationen aus den Pressemitteilungen sowie aus den Rundfunk- und Fernsehberichten zur Verfügung. Ab Ende Juni wurde über eine Internetpräsenz eine



Abbildung 3. Bild des Bestimmungsschrittes „Größe“ der im Internet bereitgestellten Bestimmungshilfe.

Bestimmungshilfe bereitgestellt und in den Pressemitteilungen auf diese verwiesen (Abb. 3). Die einzelnen Schritte dieser durchgängig bebilderten Bestimmungshilfe richteten sich an Laien und bezogen sich auf leicht erkennbare äußere Merkmale von *Ae. albopictus* und anderen Stechmückenarten.

2.2 Laborversuche zur thermalen Ökologie

2.2.1 Eier

2.2.1.1 Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Eine größere Menge an Puppen aus der Standardzucht (Nicht-Diapause-Bedingungen) wurde zum Schlüpfen in ein Larvenbecken überführt und dieses in einen leeren Versuchskäfig gestellt. Die Entnahme der Puppen aus der Standardzucht erfolgte zu einem mittleren Entwicklungszeitpunkt, bei dem das Geschlechterverhältnis in etwa 1:1 betrug. Die Weiterzucht erfolgte unter Standardbedingungen. Als Nahrung stand den geschlüpften Imagines ständig eine 10%ige Zuckerlösung über das in Kapitel 2.5.3 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung.

Um eine vollständige Befruchtung aller Weibchen sicherzustellen, wurde nach dem letzten Puppenschlupf sieben Tage mit dem weiteren Fortgang des Versuches gewartet. Nach dem Ende dieser Paarungsphase wurden das Larvenbecken und das Zuckerdochtsystem aus dem Käfig entfernt. Um später eine unkontrollierte Eiablage zu vermeiden, wurde nun permanent Wasser für die Flüssigkeitsaufnahme über das Dochtsystem bereitgestellt.

24 h nach dem Entfernen der Zuckernahrung wurde den Weibchen der Unterarm des Autors für eine Blutmahlzeit angeboten. Für die Eiablage wurden 96 h nach der Blutmahlzeit mehrere, wie in Kapitel 2.4.3 beschrieben, präparierte Filmdosen bereitgestellt. Im 4-Stunden-Rhythmus wurden diese jeweils durch neue Eiablagedosen ersetzt.

Aus den ausgewechselten Filmdosen wurden alle Eiablagestäbchen vorsichtig herausgelöst. Eiablagestäbchen mit mindestens zehn anhaftenden Eiern wurden beschriftet und in dieselben Filmdosen zurückgestellt. Dadurch befanden sich alle Eier im ursprünglichen Abstand zur Wasserlinie. Jede einzelne Filmdose mit den sich darin befindenden Eiablagestäbchen wurde in eine Schlupfdose gestellt und diese mit einem Schaumstoffpfropfen versehen. Alle Schlupfdosen wurden wiederum in eine mit einem Deckel versehene Box überführt und unter Standardbedingungen gelagert.

Für die Versuche wurden Eier mit zwei verschiedenen Entwicklungszeitpunkten nach der Eiablage verwendet (Abb. 4). Bis zum Erreichen der jeweils benötigten Ei-Entwicklungsphase verblieben diese Eier unter Standardbedingungen. Sobald die benötigte Entwicklungsphase erreicht war, wurden die entsprechenden Schlupfdosen aus der Standardbox entnommen und in den entsprechenden Klimaschränken in neue Boxen

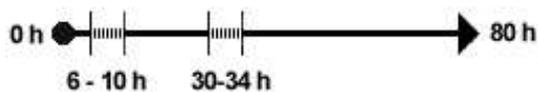


Abbildung 4. Gesamt-Embryonalentwicklungsdauer von *Ae. albopictus* bei 25 °C und die zwei verschiedenen in Versuch E1 verwendeten embryonalen Entwicklungsphasen.

überführt. Diese waren auf die jeweilig gewünschte Versuchstemperatur vortemperierte Eiablagestäbchen der Standardprobe wurden in der Box auf Standardtemperatur belassen. Nach dem Ende der jeweiligen Kühlphase wurden die Schlupfdosen aus den Klimaschränken entfernt und für 14 Tage unter Standardbedingungen gelagert. Anschließend wurde das restliche Wasser mit einer Pipette entfernt und die Schlupfdosen wurden zum Bleichen der Eier bis zur Oberkante mit 10%iger Wasserstoffperoxidlösung gefüllt. Nach 24 h wurden die Eiablagestäbchen entnommen und unter dem Stereomikroskop nach den in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Merkmalsausprägungen ausgewertet.

2.2.2 Larven

2.2.2.1 Versuch L1 - Komplette Larvenentwicklung bei konstanten Temperaturen

Für den Versuch wurden ausschließlich Eier aus dem Standard-Zuchtstamm mit einem Alter von mindestens 14 Tagen und maximal 30 Tagen nach Eiablage verwendet. Ein oder mehrere Eiablagestäbchen wurden in ein Larvenbecken gelegt und bei Standardtemperatur mit vortemperiertem Aufzuchtwasser übergossen. Als Startnahrung und zusätzlicher Schlupfreiz dienten wenige Tropfen einer Suspension aus Bäcker trockenhefe und Aufzuchtwasser. Nach 2 h wurden Eiablagestäbchen und abgelöste Eier aus dem Becken entfernt.

Eine größere Menge an Larven wurde zur besseren Handhabung mit Hilfe einer Plastikpipette in eine Petrischale überführt. Unter einer Lichtlupe wurden jeweils 100 Larven ausgezählt und in Larvenbecken überführt. Diese waren mit 1000 ml auf 25 °C vortemperiertem Aufzuchtwasser gefüllt. Vom Fluten der Eiablagestäbe bis zum Start der anschließenden Temperaturphasen vergingen maximal 3 h.

Zur Überwachung der Temperaturschwankungen wurde je Temperaturstufe ein Becken kontrolliert. Hierfür wurde ein Außentemperaturfühler in der Mitte des jeweiligen Beckens am Boden platziert. Die Kontrolle der Maximal- und Minimalwassertemperaturen

erfolgte einmal täglich. Die weitere Aufzucht der Larven erfolgte nach Standardzuchtbedingungen (s. Kapitel 2.3.2).

Die Kontrolle der Becken auf tote Larven erfolgte zunächst alle 24 h mit dem täglichen Wasserwechsel. Aufgrund der Beckengröße, der großen Larvenanzahl und dem ständig vorhandenen Futterbodensatz war ein Auffinden kleiner Erst- und Zweitlarven schwierig. Da die Becken hierfür aus den Klimaschränken genommen werden mussten, wurde die Suche nach toten Larven zügig durchgeführt. Wurde am Ende des Versuches die Anfangszahl nicht erreicht, so wurde die Differenz als Sterblichkeit während früher Larvenstadien gewertet.

Aufgrund von Platzmangel wurden die Versuche der einzelnen Temperaturstufen nicht zeitgleich, sondern nacheinander durchgeführt. Für jede Temperaturstufe wurden je nach Verfügbarkeit von Larven und Stellplatz mehrere Becken angesetzt. Für die Ermittlung des Verpuppungszeitpunktes wurde jeweils eines dieser Becken ausgewertet, die Sterberate wurde bei allen Becken ausgewertet. Bei der Temperaturstufe 13 °C wurden aufgrund der höheren Sterberate alle drei Schalen zeitlich ausgewertet und gemittelt. Für die Temperaturstufe 16 °C wurden zusätzlich sechs Becken mit je 200 Larven besetzt. Je Versuchsansatz diente ein Becken auf Standardtemperatur als Nullkontrolle für die Sterberaten.

Im Vorfeld wurde anhand vorhandener Literaturdaten der früheste Zeitpunkt der ersten Verpuppung geschätzt. Ab 36 h vor diesem Zeitpunkt bis zur letzten Verpuppung erfolgte die Kontrolle der Becken auf frische Puppen und tote Larven im 6-Stunden-Rhythmus. Das Füttern der Larven und der Wasserwechsel erfolgte weiterhin einmal täglich. Lebende Puppen wurden mit einer Plastikpipette in Schlupfdosen überführt und auf Standardtemperatur gestellt. Die Schlupfdosen waren mit 50 ml vortemperiertem frischen Aufzuchtswasser aufgefüllt, welches der entsprechenden Versuchstemperatur entsprach. Um Gedränge und gegenseitige Behinderung während des Schlüpfens zu vermeiden, wurde jede Schlupfdose maximal mit acht Puppen besetzt. Zusätzlich wurden jeder Schlupfdose zwei bis drei Stücke Styropor (ca. 0,5 cm Kantenlänge) als Abstützhilfe während des Schlüpfens hinzugefügt. Abschließend wurden die Schlupfdosen mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen und unter Standardbedingungen gelagert. Eine Kontrolle auf geschlüpfte Individuen und verschiedene Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) erfolgte alle 6 h.

2.2.2.2 Versuch L2 - Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen

Für Versuch L2 wurden aus der Standardzucht kontinuierlich im 6-Stunden-Rhythmus frisch gehäutete Viertlarven aussortiert und in ein Aufzuchtbecken überführt. Da bei jedem Sortiervorgang eine sehr unterschiedliche Anzahl an frisch gehäuteten Viertlarven vorhanden war, wurden alle Larven in einem Becken zusammengefasst. Die Fütterung und Pflege der aussortierten Larven erfolgte weiterhin unter Standardbedingungen, bis im Sammelbecken die erste Puppe erschien. Das Sammelbecken enthielt somit eine kontinuierliche Folge verschiedener Viertlarvenentwicklungsstadien, von frisch gehäutet bis kurz vor der Verpuppung.

Je 50 Tiere aus diesem Larvenpool wurden in ein Aufzuchtbecken mit 500 ml Aufzuchtwasser (25 °C) überführt. Den Becken wurden noch einige Spatelspitzen fein gemahlene Fischfutter hinzugefügt. Anschließend wurden die Becken in einen entsprechend vortemperierten Klimaschrank bzw. in ein Wasserbad gestellt. Zur Temperaturüberwachung diente ein Außentemperaturfühler, welcher in der Mitte des jeweiligen Beckens platziert wurde.

Nachdem das Wasser in den Versuchsbecken die gewünschte Versuchstemperatur erreicht hatte, wurden schon verpuppte Tiere aussortiert. Die Fütterung der verbliebenen Larven erfolgte einmal täglich mit fein gemahlenem Fischfutter. Hierbei wurde die Futtermenge der Fressaktivität so angepasst, dass immer ein kleiner Rest des Futters noch am folgenden Tag vorhanden war. Dadurch stand den Larven ständig ausreichend Nahrung zur freien Verfügung. Kam es durch vermehrte Verpuppungen zu einem Überangebot an Futter, so wurde ein Teil des Bodensatzes bei der täglichen Kontrolle mit einer Pipette vorsichtig entfernt. Aufgrund der ständig abnehmenden Anzahl von Larven und der recht kurzen Versuchsdauer wurde auf einen Wasserwechsel vollständig verzichtet.

Die Kontrolle der Becken auf frische Puppen und tote Larven erfolgte im 6-Stunden-Rhythmus. Bei einer Temperatur von 7 °C und 10 °C lagen die Larven aufgrund der kühleren Temperaturen regungslos am Beckenboden. Hier wurden die Larven erst als tot gewertet, sobald das Einsetzen äußerlicher Veränderungen, wie Verfärbung und Aufquellen der Larven, zu erkennen war. Scheinbar tote Larven wurden entfernt, in beschriftete Schlupfdosen überführt und zur Bestätigung für mindestens 24 h auf Standardtemperatur gestellt.

Frische Puppen wurden notiert, in beschriftete Schlupfdosen überführt und zur Puppenentwicklung bei Standardtemperatur gelagert. Die Schlupfdosen waren mit 50 ml vortemperiertem Aufzuchtwasser aufgefüllt, welches der vorangegangenen

temperiertem Aufzuchtwasser aufgefüllt, welches der vorangegangenen entsprechenden Versuchstemperatur entsprach. Um Gedränge und gegenseitige Behinderung während des Schlüpfens zu vermeiden, wurde jede Schlupfdose maximal mit acht Puppen besetzt. Zusätzlich wurden jeder Schlupfdose zwei bis drei Stücke Styropor (ca. 0,5 cm Kantenlänge) als Abstützhilfe während des Schlüpfens hinzugefügt. Eine Kontrolle auf geschlüpfte Tiere und andere Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) erfolgte alle 6 h.

2.2.2.3 Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Für Versuch L3 wurden ausschließlich Eier aus dem Zuchtstamm mit einem Alter von maximal 30 Tagen nach Eiablage verwendet. Mehrere Eiablagestäbchen wurden mit auf Standardtemperatur vortemperiertem Aufzuchtwasser übergossen. Als Startnahrung und Schlupfstimuli dienten wenige Tropfen einer Bäckertrockenhefe-Suspension. Nach 2 h wurden die Eiablagestäbchen und die abgelösten Eier aus dem Becken entfernt. Ungefähr 500 Larven wurden jeweils in ein Becken mit 2000 ml Aufzuchtwasser überführt. Dadurch ergab sich zunächst eine Larvendichte von ca. 0,25 Larven/ml. Diese reduzierte sich im Laufe des Versuches durch die spätere Entnahme der einzelnen Larvenstadien. Die Larven wurden nach den Fütterungs- und Pflegekriterien der Standardaufzucht behandelt (s. Kapitel 2.3.2). Sobald sich ungefähr die Hälfte der Larven im gewünschten Larvenstadium befand, wurden diese Larven aussortiert und für bestimmte Zeiten verschiedenen Temperaturen ausgesetzt.

Zunächst wurde eine bestimmte Anzahl an Larven mit 100 ml Standardaufzuchtswasser in Schlupfdosen überführt. Für die Temperaturstufen mit erwarteter Fressaktivität (10 °C, 13 °C und 37 °C) wurden den Schlupfdosen noch einige Spatelspitzen gemahlene Fischfutter hinzugefügt. Alle Schlupfdosen der kühleren Temperaturstufen wurden mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen. Zusätzlich zum Schutz vor der Umluft der Klimaschränke kamen diese Schlupfdosen in eine Box, welche wiederum mit einem Deckel verschlossen wurde. Die Schlupfdosen für die wärmere Temperaturstufe blieben offen. Zur Kontrolle der Temperatur wurde pro Temperaturstufe eine zusätzliche Schlupfdose ohne Larven mit einem Außentemperaturfühler versehen und mittig in der Box oder Wasserbadschale platziert.

Je nach Verfügbarkeit an Larven und der Anzahl der geplanten Einwirkzeiten bei der entsprechenden Temperaturstufe variierte die Anzahl der Larven je Schlupfdose zwi-

schen 25 und 60 Stück. Da der verfügbare Laborplatz innerhalb der Klimaschränke und unter Standardbedingungen sehr beschränkt war, wurden jeweils zwei Schlupfdosen als Minimumansatz für jede Einwirkzeit und Temperaturstufe verwendet. Waren freie Kapazitäten vorhanden, wurden entsprechend mehr Schlupfdosen pro Larvenstadium angesetzt und diese auf unterschiedliche Einwirkzeiten verteilt.

Bei der Temperaturstufe 34 °C wurde täglich, bei 10 °C und 13 °C alle drei Tage eine Pflegekontrolle nach den Kriterien der Standardzuchtbedingungen durchgeführt. Nach dem Ende einer Temperaturphase wurde eine bestimmte Anzahl an Schlupfdosen aus der entsprechenden Box bzw. Wasserbadschale entnommen und auf Standardtemperatur gestellt. Nach einer Akklimatisierungsphase von 6 h wurde der Inhalt jeder Schlupfdose in ein Larvenbecken überführt, die toten Larven gezählt und entfernt. Bei mehr als 30 lebenden Larven erfolgte die weitere Aufzucht in Becken mit 500 ml Aufzuchtswasser, bei weniger als 30 Larven in Becken mit 250 ml Aufzuchtswasser. Die weitere Aufzucht der Larven erfolgte nach Standardzuchtbedingungen.

Für eine optimale Auswertung werden Kühlzeiten benötigt, aus denen sich Sterberaten über eine möglichst große Spannbreite, am günstigen von 0 % bis 100 %, ergeben. Zeigte sich nach dem Beenden einer Kühlphase ein zu geringer oder zu großer Anstieg der Sterberaten gegenüber der vorangegangenen Kühlphasenlänge, so wurde die nächste Schlupfdose außerplanmäßig früher bzw. später aus der Kühlphase entnommen. Die Einwirkzeiten einer Temperaturstufe wichen daher zwischen den einzelnen Larvenstadien gelegentlich ab.

Bei den Temperaturen 1 °C und 4 °C wurden zusätzlich einige Ansätze mit sich im Tagesrhythmus abwechselnden Kühl- und Standardtemperaturen durchgeführt. Hierfür wurde ausschließlich das Zweitlarvenstadium verwendet. Tägliche Kühlphasen betragen 6 h oder 12 h, die entsprechenden täglichen Zeiten bei Standardtemperatur 18 h bzw. 12 h. Dieser tägliche Wechsel erfolgte so lange, bis die erwünschte Gesamtkühlzeit erreicht war. Die Pflege der Schlupfdosen und Becken sowie die Kontrolle erfolgten wie zuvor beschrieben.

Für die Auswertung wurde nur ein Teil der Larvenbecken zur genauen zeitlichen Erfassung im 6-Stunden-Rhythmus auf frische Puppen kontrolliert. Dies war aufgrund der Menge an Becken pro Versuch und des benötigten Zeitaufwandes pro Kontrolle nicht für alle Becken möglich. Ebenso wurde gelegentlich bei länger andauernden Versuchen bei den letzten noch aktiven Versuchsbecken auf einen 12-Stunden-Rhythmus gewechselt, da ein 6-stündiges Kontrollintervall über mehrere Wochen nicht zu bewerkstelligen

war. Bei den restlichen Becken ohne zeitliche Erfassung erfolgte die Kontrolle auf frische Puppen und tote Larven im 24-Stunden-Rhythmus.

Alle gefundenen Puppen wurden in markierte Schlupfdosen mit 50 ml Aufzuchtswasser überführt und ins Regal auf Standardtemperatur gestellt. Um Gedränge und gegenseitige Behinderung während des Schlüpfens zu vermeiden, wurde jede Schlupfdose maximal mit acht Puppen besetzt. Zusätzlich wurden jeder Schlupfdose zwei bis drei Stücke Styropor (ca. 0,5 cm Kantenlänge) als Abstützhilfe während des Schlüpfens hinzugefügt. Nach oben wurden die Dosen mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen.

Eine Kontrolle auf geschlüpfte Imagines und eine Auswertung nach den in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Merkmalsausprägungen erfolgte alle 6 h bzw. 24 h, je nach aktuellem Kontrollrhythmus der Larvenbecken.

2.2.2.4 Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und des Standardstammes bei verschiedenen Temperaturen

Aus dem Klimazuchtstamm und dem Standardzuchtstamm wurden jeweils mehrere mit ausreichend Eiern besetzte Eiablagestäbchen entnommen. Die verfügbaren Eiablagestäbchen eines Stammes wurden mengenmäßig halbiert und je eine Hälfte in ein Larvenbecken gelegt. Eines dieser Becken wurde mit 500 ml auf ca. 25 °C vortemperiertem Aufzuchtswasser übergossen und ins Regal bei Standardtemperatur gestellt. Das andere Becken wurde mit 500 ml auf ca. 16 °C vortemperiertem Aufzuchtswasser übergossen und im Klimaschrank bei ca. 16 °C abgestellt. Somit ergaben sich insgesamt vier verschiedene Larvenschlupfansätze. Als Schlupfstimuli und Startnahrung wurden den Becken wenige Tropfen einer Suspension aus Bäckertrockenhefe zugefügt.

Nach 2 h wurden die Eiablagestäbchen und abgelösten Eier aus den Becken entfernt. Für den Versuch waren insgesamt drei Temperaturregime vorgesehen. Zwei mit konstanten Temperaturen von ca. 16 °C und 25 °C und eine Temperaturstufe mit ansteigendem Temperaturverlauf von 13 °C auf 19 °C. Für die ersten beiden Temperaturstufen wurden je Larvenschlupfansatz zweimal 50 Larven ausgezählt und jeweils in ein Larvenbecken überführt. Aus Platzmangel im Klimaschrank wurden für das ansteigende Temperaturregime je Larvenansatz zweimal nur je 30 Larven ausgezählt und in ein Larvenbecken überführt. Die Becken waren mit auf die spätere Versuchstemperatur vortemperiertem Aufzuchtswasser bis zur einer Wasserhöhe von 2,5 cm befüllt. Dies entsprach 250 ml Aufzuchtswasser bei den größeren und 500 ml bei den kleineren Becken. Vom Fluten der Eiablagestäbchen bis zum Start der anschließenden Temperaturphasen vergingen maximal 3 h.

Für alle vier Larvenschlupfansätze wurden zwei Becken auf jede der drei Temperaturstufen gestellt. Die Starttemperatur im Klimaschrank des ansteigenden Temperaturregimes betrug etwa 13 °C. 120 h nachdem die Larvenbecken des ansteigenden Temperaturregimes in den Klimaschrank überführt wurden, wurde die Temperatur auf ca. 16 °C erhöht. Weitere 240 h danach wurde die Temperatur ein weiteres Mal auf ca. 19 °C erhöht. Diese Temperatur wurde bis zum Ende des Versuches beibehalten. Die weitere Aufzucht der Larven erfolgte nach Standardzuchtbedingungen.

Im Vorfeld wurde anhand der eigenen Daten aus Versuch L1 der früheste Zeitpunkt der ersten Verpuppung geschätzt. Ab 36 h vor diesem Zeitpunkt bis zur letzten Verpuppung erfolgte die Kontrolle der Becken auf frische Puppen und tote Larven alle 6 h. Das Füttern der Larven und der Wasserwechsel erfolgte weiterhin einmal täglich.

Frisch verpuppte Puppen wurden mit einer Pipette in eine Schlupfdose überführt. Die Schlupfdosen waren mit 50 ml vortemperiertem Aufzuchtwasser aufgefüllt, welches der entsprechenden Versuchstemperatur entsprach. Um Gedränge und gegenseitige Behinderung während des Schlüpfens zu vermeiden, wurde jede Schlupfdose maximal mit acht Puppen besetzt. Zusätzlich wurden jeder Schlupfdose zwei bis drei Stücke Styropor (ca. 0,5 cm Kantenlänge) als Abstützhilfe während des Schlüpfens hinzugefügt. Für die Puppenentwicklung und den Imaginalschlupf wurden die Schlupfdosen auf Standardtemperatur gestellt. Eine Kontrolle auf geschlüpfte Imagines erfolgte alle 24 h.

2.2.3 Puppen

2.2.3.1 Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen

Puppen für Versuch P1 wurden aus der Standardzucht entnommen. Um ein möglichst ausgeglichenes Geschlechterverhältnis zu erhalten, wurde erst 36 h nach der ersten Verpuppung mit der Entnahme der Puppen begonnen.

Frisch gehäutete Stechmückenpuppen haben eine rein weiße Farbe, welche sich im Laufe der Entwicklung über grau zu schwarz entwickelt. Nach Christophers (1960) kann man bei *Ae. aegypti* bei rein weißen Puppen von einem durchschnittlichen Puppenalter von nicht mehr als 15 Minuten ausgehen. Solche eindeutig als frisch verpuppt zu erkennenden Puppen wurden in diesem Versuch mit einer Plastikpipette aus den Larvenbecken der Standardzucht aussortiert und in einen Schlupfbehälter überführt. Dieser war mit etwa 200 ml auf Standardtemperatur vortemperiertem Aufzuchtwasser befüllt. Jeder

Schlupfbehälter wurde mit ca. 50 Puppen besetzt, abhängig von der Anzahl gerade vorhandener, frisch verpuppter Puppen. Für jede Temperaturstufe waren zwei Schlupfbehälter vorgesehen. Um die Anzahl der benötigten Puppen gering zu halten, wurde bei Standardtemperatur je Versuchsansatz nur ein Schlupfbehälter zur Kontrolle der Sterberaten verwendet. Jedem Schlupfbehälter wurden mehrere Styroporstücke mit einer Kantenlänge von ca. 0,5 cm als Abstützhilfe während des Schlüpfens beigefügt. Anschließend wurden die Schlupfbehälter in entsprechend vortemperierte Klimaschränke bzw. das Wasserbad gestellt und die exakte Zeit wurde notiert. Pro Temperaturstufe war zur Kontrolle ein Schlupfbehälter mit einem Temperatúraußenfühler versehen. Dieser befand sich mittig am Boden des jeweiligen Schlupfbehälters.

Anhand von Literaturdaten wurde der ungefähre Zeitpunkt der ersten Verpuppung einer jeden Temperaturstufe geschätzt. Ab 24 h vor diesem Zeitpunkt wurden die Schlupfbehälter im 6-Stunden-Rhythmus auf frisch geschlüpfte Imagines oder andere Schlupfmodifikationen (s. Kapitel 2.2.5) überprüft. Bei den Temperaturstufen 7 °C und 10 °C mit langsameren Entwicklungsgeschwindigkeiten wurde im 24- bzw. 12-Stunden-Rhythmus kontrolliert.

2.2.3.2 Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Puppen für Versuch P2 wurden aus der Standardzucht zu einem Zeitpunkt entnommen, bei dem ein Geschlechterverhältnis von 1:1 zu erwarten war. Hierfür wurden zunächst alle Larvenbecken der Standardzucht zum entsprechenden Zeitpunkt auf vorhandene Puppen überprüft. Diese wurden komplett entfernt. Daraufhin wurden im 4-Stunden-Rhythmus aus den Larvenbecken alle frischen Puppen mit Hilfe einer Plastikpipette aussortiert und in ein Larvenbecken mit frischem Aufzuchtwasser überführt. Die einzelnen Becken mit den aussortierten Puppen wurden bei Standardtemperatur gelagert. Das Aussortieren im 4-Stunden-Rhythmus wurde bei wenig vorhandenen Puppen mindestens dreimal, ansonsten bis zu neunmal durchgeführt. Somit betrug der Abstand zwischen erster und letzter entnommener Puppe maximal 36 h.

Wie in Versuch P1 ermittelt, ist bei einer kompletten Puppenentwicklung bei Standardtemperatur frühestens nach ca. 59 h mit dem ersten Schlüpfen der Imagines zu rechnen. Für den vorliegenden Versuch wurden Puppen verwendet, welche sich in drei unterschiedlichen Entwicklungsphasen dieser Puppenentwicklungszeit befanden (Abb. 5). Um die jeweilig gewünschte Puppenphase zu erhalten, wurden die vorher aussortierten

Puppen für die Minimum-Zeit der entsprechenden Puppenphase auf Standardtemperatur belassen (8 h, 28 h oder 48 h). Die Maximum-Zeit der drei Puppenphasen ergibt sich aufgrund des 4-Stunden-Rhythmus des Aussortierens.

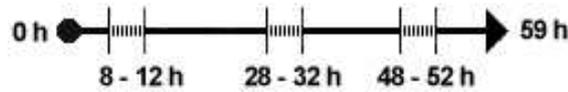


Abbildung 5. Minimale Entwicklungsdauer der Puppen von *Ae. albopictus* bei 25 °C und die drei verschiedenen in Versuch P2 verwendeten Puppen-Entwicklungsphasen.

Sobald die Minimum-Zeit der gewünschten Puppenphase erreicht war, wurden aus den entsprechenden Becken alle toten und nicht vital erscheinenden Puppen aussortiert. Die restlichen Puppen wurden nun mit einer Pipette vorsichtig in entsprechender Stückzahl in Schlupfdosen überführt. Diese enthielten 100 ml auf Standardtemperatur vortemperierte Aufzuchtswasser. Für jedes Puppenstadium waren bei den verschiedenen Temperaturstufen bestimmte Kühlzeiten vorgesehen. Die Anzahl der Puppen pro Schlupfdose war abhängig von der Anzahl vorhandener Puppen und der Anzahl geplanter Kühlzeiten. Um Gedränge an der Wasseroberfläche zu vermeiden, kamen jedoch maximal 60 Puppen in eine Schlupfdose. Pro Kühlzeit wurden mindestens zwei Replikate angesetzt. Waren ausreichend Puppen verfügbar, wurden für wichtig erscheinende Kühlzeiten oder für Kühlzeiten mit geplanten Folgeversuchen weitere Replikate angesetzt.

Bei einer Temperatur von 10 °C und 4 °C wurden zusätzlich einige Ansätze mit sich im 24-Stunden-Rhythmus abwechselnden Kühl- und Standardtemperaturphasen durchgeführt. Hierfür wurde ausschließlich das früheste Puppenstadium verwendet. Der tägliche Temperaturphasenwechsel erfolgte so lange, bis die erwünschte Gesamtkühlzeit erreicht war. Alle Schlupfdosen wurden mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen. Zum Schutz vor der Umluft der Klimaschränke kamen diese Schlupfdosen zusätzlich in eine Box, welche wiederum mit einem Deckel verschlossen wurde. Anschließend wurden die Boxen in Klimaschränke gestellt, welche auf die entsprechende Temperatur voreingestellt waren. Zur Kontrolle der Temperatur befand sich zusätzlich mittig in der Box einer jeden Temperaturstufe eine mit einem Außentemperaturfühler versehene Schlupfdose ohne Puppen. Die Schlupfdosen der Standardansätze wurden nach den unten be-

schriebenen Kriterien der Nachkühlphasen präpariert und unter Standardbedingungen gelagert.

Nach dem Ende einer jeweiligen Kühlzeit wurde eine bestimmte Anzahl an Schlupfdosen aus der entsprechenden Box entnommen und auf Standardtemperatur gestellt. Nach einer Akklimatisierungsphase von 6 h wurde der Inhalt einer jeden Schlupfdose in ein Larvenbecken der überführt, die toten Puppen wurden gezählt und entfernt. Die überlebenden Puppen wurden anschließend auf mehrere Schlupfdosen mit maximal acht Puppen aufgeteilt. Diese waren mit 50 ml auf Standardtemperatur vortemperiertem Aufzuchtwasser aufgefüllt. Jeder Schlupfdose wurden noch zwei bis drei Stücke Styropor (ca. 0,5 cm Kantenlänge) als Abstützhilfe während des Schlüpfens hinzugefügt. Alle Schlupfdosen wurden mit Schaumstoffpfropfen verschlossen und zur weiteren Puppenentwicklung bei Standardtemperatur gelagert.

Ab ca. 18 h vor dem erwarteten ersten Schlupf wurden im 6-Stunden-Rhythmus alle Schlupfdosen auf frisch geschlüpfte Imagines oder andere Schlupf-Modifikationen (s. Kapitel 2.2.5) überprüft.

2.2.4 Imagines

2.2.4.1 Versuch I1 – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss

Aus der Standardzucht wurden weibliche Puppen mit einer Plastikpipette entnommen und zu jeweils 50 Tieren in Schlupfbehälter mit ca. 200 ml Aufzuchtwasser überführt. Als Schlupfhilfe wurden den Schlupfbehältern jeweils mehrere Styroporstücke (ca. 0,5 cm Kantenlänge) beigelegt.

Im 12-Stunden-Rhythmus wurden die Schlupfbehälter auf frisch geschlüpfte Imagines überprüft. Mit Hilfe eines Schlauch-Exhaustors wurden jeweils zehn Weibchen in eine Schlupfdose überführt, welche mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen wurde. Zur Wasserversorgung wurde jeder Schlupfdose ein dicker, 5 cm langer und 1 cm breiter Baumwollstreifen zugefügt. Dieser lag an der Innenwand an und wurde im oberen Schlupfdosenbereich zwischen Innenwand und Schaumstoffpfropfen eingeklemmt und dadurch fixiert. Nach oben ragte der Streifen etwa 0,5 cm heraus. Dieses obere Ende wurde täglich mit destilliertem Wasser beträufelt, so dass aufgrund des Saugeffektes der ganze Baumwollstreifen auch im Inneren der Schlupfdose befeuchtet wurde.

Zur Zuckerversorgung wurde jeder Schlupfdose ein halbiertes Watteohrstäbchen zugefügt. Dieses wurde ebenfalls zwischen Schaumstoffpfropfen und Innenwand fixiert und ragte mit dem Wattekopf ca. 1 cm in den Innenraum der Schlupfdose hinein. Das abgeschnittene Ende ragte wiederum etwas nach außen über den Schaumstoffpfropfen hinaus. Mit Hilfe einer Spritze samt Kanüle wurde täglich eine 10%ige Zuckerlösung vorsichtig in die Öffnung des abgeschnittenen Endes gespritzt, bis am inneren Ende der Wattekopf deutlich benetzt war. Es musste darauf geachtet werden, nicht zu viel Zuckerlösung auf das Wattestäbchen zu geben. Zu große Flüssigkeitsmengen können vom Wattekopf nicht gehalten werden und tropfen in den Innenraum. Diese Zuckertropfen sind nach einiger Zeit stark klebend und können adulte Tiere immobilisieren.

Nachdem die Schlupfdosen besetzt und entsprechend präpariert waren, wurden sie zunächst unter Standardbedingungen ins Laborregal gestellt. Nach 24 h wurde eine entsprechende Anzahl an Schlupfdosen in eine Box überführt und diese mit einem Deckel verschlossen. Zur Kontrolle der Temperatur wurde in jeder Box zusätzlich eine leere mit einem Außentemperaturfühler versehene Schlupfdose mittig platziert. Anschließend kamen die Boxen an die dem jeweiligen Temperaturregime entsprechenden Standorte.

Bei Temperaturstufen mit begrenzter Standzeit wurden die Boxen nach der vorgesehenen Einwirkzeit aus den Klimaschränken entfernt und unter Standardbedingungen ins Laborregal gestellt. Die restlichen Boxen blieben während der kompletten Versuchsdauer an ihren jeweiligen Standorten.

Täglich wurden die Wattestäbchen bzw. Baumwollstreifen der Wasser- und Zuckerversorgung getränkt. Eine Kontrolle auf verstorbene und nicht-vitale Weibchen erfolgte erst am Ende des Versuches nach 216 h. Die Flugfähigkeit der Weibchen wurde nicht überprüft.

2.2.4.2 Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen

Eine größere Menge an Puppen wurde aus der Standardzucht entnommen und zum Schlüpfen in einen Versuchskäfig überführt. Nachdem ausreichend viele Imagines geschlüpft waren, wurden die restlichen Puppen aus den Versuchskäfigen entfernt. Während der anschließenden Paarungsphase stand den Imagines Wasser und eine 10%ige Zuckerlösung über das in Kapitel 2.4.2 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung.

Nach 120 h wurde den Weibchen der Arm des Versuchsleiters für eine ungestörte Blutmahlzeit angeboten. Schon 18 h zuvor wurde das Dochtsystem der Zuckerlösung

entfernt. Je fünf blutgesättigte Weibchen wurden direkt im Anschluss an die Fütterung in Schlupfdosen überführt, deren Boden mit Schaumstoff gepolstert war. Die Überführung wurde mit einem verkürzten Schlauch-Exhaustor durchgeführt. Dadurch wurde der Ansaugweg und die Gefahr einer Schädigung der vollgesogenen Weibchen sehr gering gehalten. Als Verschluss der Schlupfdosen diente ein mit einem Gummiband fixiertes Gazegewebe. Auf die Gaze wurden zwei Watte pads gelegt, die mit VE-Wasser und 10%iger Zuckerlösung vollgesogen waren.

Die präparierten Dosen wurden nun zu unterschiedlichen Zeitpunkten für einen bestimmten Zeitraum auf eine der Versuchstemperaturen in Klimaschränke gestellt. Insgesamt wurden drei Zeitpunkte so gewählt, dass die Kältephasen im ersten, im mittleren und im letzten Drittel der Oogenese begannen. Ein Teil der in die Dosen überführten Weibchen wurde durchgehend auf 25 °C gehalten und als Kontrollgruppe verwendet. Für die Wahl der Längen der Kältephasen spielten mehrere Faktoren eine Rolle. Zum einen sollte eine Schädigung der Weibchen festzustellen sein, um einen eventuell nachhaltigen Einfluss auf die Eiablageaktivität, Fruchtbarkeit und Fertilität aufzeigen zu können. Zum anderen mussten die Zeiten so gewählt werden, dass der Zeitpunkt der ersten Eiablage nicht in die Kältephase oder die Dunkelphase mit eventuell verringerter Eiablageaktivität fällt. Nach den jeweiligen Kältephasen wurden die Schlupfdosen entnommen. Ausschließlich vitale und flugfähige Weibchen wurden nach einer 1-2-stündigen Akklimatisierungsphase in Eiablageboxen überführt. Flugunfähige Weibchen wurden in separate Eiablageboxen zur Überprüfung ihres Status gesetzt. In jeder Eiablagebox wurde eine nach Kapitel 2.4.3 präparierte Filmdose zur Eiablage bereitgestellt. Zusätzlich stand den Weibchen Wasser und eine 10%ige Zuckerlösung über das Dochtssystem zur freien Verfügung. Um einen sinnvollen Zeitpunkt für den Start der Kontrollen zu finden, wurde über die Berechnung der benötigten Gradtage ein theoretischer Zeitpunkt der ersten Eiablage jeder Gruppe bestimmt. Die Kontrollen begannen mindestens 8 h vor dem theoretischen Zeitpunkt der ersten Eiablage.

Ab diesem Zeitpunkt erfolgte ein Wechsel der Eiablagedosen in den Boxen im 2-Stunden-Rhythmus. Um auf die Wasseroberfläche abgelegte Eier zu erfassen, wurde der Inhalt einer Eiablagedose in eine Petrischale gegossen.

Zusätzlich wurden die Eiablagedosen mit weißem Zellstoff ausgewischt, um eventuell an der Innenwand abgelegte Eier zu zählen. Anschließend wurde das Eiablagestäbchen wieder zusammen mit dem ursprünglichen Wasser in die Eiablagedosen überführt und diese wurden bei Standardtemperatur zwischengelagert. Nachdem in allen Boxen die

Eiablage begonnen hatte, wurden die Eiablagedosen noch ca. 24 h lang im 2-Stunden-Rhythmus weiter kontrolliert. Dann wurde auf einen 3-Stunden-Kontrollrhythmus umgestellt. Bei jeder Kontrolle wurden zusätzlich tote Weibchen notiert und entfernt. Bei den Kontrollen in den Dunkelphasen wurde gewährleistet, dass nur die sich in der Kontrolle befindenden Boxen stärker beleuchtet wurden.

Zwischen 2 und 24 h nach der Kontrolle wurden die Eiablagestäbchen aus den zwischengelagerten Eiablagedosen entfernt und kontaktfrei in Objektträgerboxen gelagert. Dies war nötig, da sich aufgrund des 2-stündigen Kontrollrhythmus und bis zu 60–70 Eiablageboxen pro Versuchsdurchgang eine große Anzahl an mit Eiern belegten Eiablagestäbchen ergab. Für eine vollständige Embryonalentwicklung wurden die Objektträgerboxen für mindestens zehn Tage bei einer relativen Luftfeuchte von 70–80 % gelagert. Da die Eiablagestäbchen nass in die Objektträgerboxen einsortiert wurden, trockneten diese recht langsam ab. Dies wurde noch dadurch verlangsamt, dass während der Versuchsdauer regelmäßig neue feuchte Eiablagestäbchen in die Boxen einsortiert wurden. Eine komplette Embryonalentwicklung unter optimal feuchten Bedingungen war dennoch nicht gewährleistet.

Nach der Embryonalentwicklungsphase wurden die Eiablagestäbchen ausgezählt entnommen und einzeln in Filmdosen komplett mit 10%iger Wasserstoffperoxid-Lösung überflutet. Nach 24 h wurden die Eier unter dem Stereomikroskop nach den in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Kriterien ausgewertet.

2.2.4.3 Versuch I3 - Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese

Eine größere Menge an Puppen aus der Standardzucht wurde zum Schlüpfen in einen leeren Aufzuchtkäfig überführt. Die Entnahme der Puppen aus der Standardzucht erfolgte zu einem mittleren Entwicklungszeitpunkt, bei dem das Geschlechterverhältnis in etwa 1:1 betrug. Für eine vollständige Befruchtung aller Weibchen wurde den Imagines nach dem letzten Schlüpfen der Puppen eine Paarungsphase von zehn Tagen gewährt. Dabei stand den Imagines eine 10%ige Zuckerlösung und Wasser über das in Kapitel 2.4.2 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung.

Parallel wurden mehrere weibliche Puppen einzeln in Schlupfdosen überführt. Die daraus geschlüpften Weibchen wurden während der zehntägigen Paarungsphase der zuvor beschriebenen Versuchstiere weiterhin solitär in Schlupfdosen gehältert, um unbefruchtete jungfräuliche Imagines zu erhalten. Auch diesen Weibchen stand eine 10%ige Zu-

ckerlösung und Wasser, wie in Versuch 2.2.4.2 genauer beschrieben, mittels Baumwolltuch und Wattestäbchen zur freien Verfügung.

Bei beiden Imaginalgruppen wurde die Zuckerversorgung 24 h und die Wasserversorgung 12 h vor der Entnahme der Weibchen entfernt. Am Ende der Paarungsphase wurden mit einem Exhaustor mehrere Weibchen vorsichtig in ein Wiegedöschen überführt und mit einer Analysewaage gewogen. Das jeweilige Wiegedöschen wurde kurz zuvor ebenfalls gewogen und bis zum Bestücken in einer staubfreien Box aufbewahrt. Direkt nach dem Wiegen der Weibchen erfolgte die Blutfütterung. Dafür wurden die Wiegedöschen umgekehrt auf den Arm des Autors gestellt. Jedem Weibchen wurde eine vollständige und ungestörte Blutaufnahme ermöglicht. Nachdem die Tiere den Saugakt selbstständig beendet hatten und begannen, im Wiegedöschen umherzulaufen, wurden sie erneut gewogen. Eine Ei-Produktion bei Weibchen von *Ae. albopictus* war nur dann zu 100 % gewährleistet, wenn diese zuvor mindestens 1,0 µg Blut aufgenommen hatten (Klowden 1993). Daher wurden alle Weibchen aussortiert, welche weniger als 1,5 µg Blut aufgenommen hatten.

Nach dem Wiegen wurde je ein Weibchen in eine Schlupfdose überführt und diese mit einem Schaumstoffpfropfen verschlossen. Die Versorgung der Weibchen mit einer 10%igen Zuckerlösung und Wasser erfolgte wie in Versuch 2.2.4.2 beschrieben. Anschließend wurden alle Schlupfdosen, welche für die gleiche Temperaturstufe vorgesehen waren, in eine Box gestellt und diese an die dem Temperaturregime entsprechenden Bereiche gestellt. Vom Zeitpunkt der Blutfütterung bis zum Beginn der Kühlphasen verging maximal 1 h. Bei einigen Versuchsgruppen war vor dem Beginn der Kältephase eine Entwicklung bei Standardtemperatur vorgesehen.

Nach den entsprechenden Kühlphasen wurde jedes Tier einer Akklimatisierungsphase von 1 h bei 25 °C ausgesetzt. Dadurch war gewährleistet, dass selbst bei einer sofortigen Eiablage nach dem Überführen in die Eiablageboxen der Vorgang der Eiablage und somit auch die Befruchtung bei 25 °C erfolgte. Nach der Akklimatisierungsphase wurde jedes Weibchen einzeln in eine Eiablagebox überführt.

In jeder Eiablagebox stand eine 10%ige Zuckerlösung über ein Dochtsystem zur freien Verfügung. Außerdem wurde jedem Weibchen eine nach Kapitel 2.4.3 präparierte Filmdose zur Eiablage bereitgestellt. Anschließend wurden die Boxen unter Standardbedingungen gelagert (Abb. 6).

Einmal täglich erfolgte eine Kontrolle auf tote Weibchen und einen ausreichenden Wasserstand der Eiablagedosen. Boxen, in denen die Tiere innerhalb von zehn Tagen nach

Besatz verstarben, wurden aussortiert. Das war die Zeit, bei welcher in Vorversuchen die Eiablageaktivität unter Standardbedingungen nahezu komplett beendet war. Nach der Eiablagephase wurden die Eiablagedosen entfernt und für weitere zehn Tage zur Embryonalentwicklung bei Standardtemperatur gelagert.



Abbildung 6. Präparierte und mit Weibchen besetzte Eiablageboxen.

Nach der Embryonalentwicklungsphase wurden die Eiablagedosen auf die jeweilige Anzahl der auf die Wasseroberfläche, die Becherinnenwand und auf das Eiablagestäbchen abgelegten Eier untersucht.

Für die anschließende Auswertung des Befruchtungszustandes wurden nur die Eier auf den Eiablagestäbchen weiter verwendet. Dafür wurden die Eiablagestäbchen zurück in die Eiablagedose gestellt und diese mit 10%iger Wasserstoffperoxid-Lösung bis zur Oberkante gefüllt. Nach 24 h wurde der Befruchtungszustand der Eier unter dem Stereomikroskop nach Kapitel 2.2.5 ausgewertet.

2.2.4.4 Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur

Eine größere Menge an Puppen aus der Standardzucht wurde zum Schlüpfen in einen leeren Aufzuchtkäfig überführt. Sieben Tage nach dem letzten Imaginalschlupf wurde den Weibchen der Unterarm des Autors zur Blutmahlzeit angeboten. Die Blutaufnahme erfolgte ungestört bis zum selbstständigen Abbruch durch die Weibchen. Anschließend wurden je sechs vollgesogene Weibchen mit einem Exhaustor in eine Eiablagebox überführt und unter Standardbedingungen gelagert. In jeder Box stand eine 10%ige Zucker-

lösung und Wasser über das in Kapitel 2.5.3 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung.

Neun Tage nach der Blutfütterung wurden insgesamt sechs Eiablageboxen in einen auf 10 °C vortemperierten Klimaschrank überführt. Eine Eiablagebox wurde zusätzlich mit einem Temperatúraußenfühler versehen. Nach einer Akklimatisierungsphase von zwei Tagen wurde den Tieren eine, wie in Kapitel 2.5.4 beschrieben, präparierte Eiablagedose als Eiablagemöglichkeit angeboten.

Einmal täglich erfolgte eine Kontrolle auf abgelegte Eier und tote Weibchen. Gleichzeitig wurden mit jeder Kontrolle die Minimal- und Maximaltemperaturen der letzten Versuchsphase notiert und die Temperatur des Klimaschranks wurde um jeweils ein Grad Celsius erhöht. Die Kontrolle und Temperaturerhöhung erfolgten jeweils im ersten Drittel der Dunkelphase, da zu dieser Zeit mit der geringsten Eiablageaktivität zu rechnen ist (Mergarten 2009). Die Gefahr einer Störung eventueller Eiablageaktivitäten konnte somit minimiert werden. Zusätzlich erfolgte in der restlichen Zeit der Dunkelphase eine Akklimatisierung bezüglich der neu eingestellten Temperatur, bevor mit Beginn der Lichtphase die Eiablagewahrscheinlichkeit wieder zunahm. Um die Eiablagedöschen auszutauschen, wurde bei jeder Kontrolle jede Box maximal für ca. 30 Sekunden aus der Kühlphase entfernt. Die frische Eiablagedose war mit vortemperiertem Aufzuchtwasser befüllt, dessen Temperatur der aktuellen Kühlphasentemperatur entsprach.

Bei der ersten Kontrolle, bei der abgelegte Eier festgestellt wurden, erfolgte keine Erhöhung der Kühlphasentemperatur. Die aktuell am Klimaschrank eingestellte Temperatur wurde für einen weiteren Kontrollzyklus belassen. Bei der darauf folgenden Kontrolle wurden alle Boxen auf Standardbedingungen gestellt. Ein Tag später erfolgte die vorletzte und weitere sieben Tage später die letzte Kontrolle auf abgelegte Eier.

Bei der Kontrolle auf abgelegte Eier wurden sowohl die Wasseroberfläche, die Becherinnenwand und das Eiablagestäbchen überprüft. Vorhandene Eier wurden zurück in die Eiablagedose überführt und zur Embryonalentwicklung bei Standardtemperatur aufbewahrt. Nach 14 Tagen wurden die Eier für 24 h mit 10 %iger Wasserstoffperoxidlösung gebleicht und unter dem Stereomikroskop nach Kapitel 2.2.5 ausgewertet.

2.2.4.5 Versuch I5 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums

Für Versuch I5 wurden erfolgreich geschlüpfte, flugfähige und vital wirkende Imagines aus Versuch P2 übernommen. Waren aufgrund hoher Sterberaten in diesen Vorversuchen nicht genug Tiere vorhanden, so wurden zusätzliche Imagines unter den gleichen Vorbedingungen herangezogen. Als Standard dienten frisch geschlüpfte Imagines der Standardprobe der entsprechenden Vorversuche. Da die beiden Versuche I5 und I6 hinsichtlich Versuchsaufbau und Handhabung gleich angelegt waren, wurden die jeweiligen Standardansätze für beide Versuche verwendet.

Ein Tag nach dem Schlüpfen wurden die Imagines mit Hilfe eines Exhaustors aus den Schlupfdosen in Eiablageboxen überführt. Um eine gute Befruchtungsrate zu erhalten, wurde darauf geachtet, dass das Geschlechterverhältnis in den Boxen mindestens 1:1 betrug. Die Anzahl der Tiere pro Box schwankte aufgrund der täglichen Überlebensrate aus den Vorversuchen. Um einen Einfluss aufgrund stark unterschiedlicher Besatzdichten auszuschließen, wurde eine Box maximal mit zehn Weibchen und zehn Männchen besetzt. Als Mindestbesatz wurden insgesamt sechs Imagines verwendet.

Aufgrund der Vorversuche waren insgesamt vier verschiedene Besatzvarianten mit Männchen und Weibchen mit und ohne Temperatureinfluss möglich (Tab. 7). Die Anzahl der einzelnen Besatzvarianten variierte ebenfalls aufgrund der Verfügbarkeit des biologischen Materials aus den Vorversuchen.

Tabelle 7. Die vier möglichen Varianten der Boxenbelegung mit männlichen und weiblichen Imagines mit und ohne Temperatureinfluss im Vorversuch.

Variante	Temperatureinfluss im Vorversuch	
	Ja	Nein
A (Standard)	-	♀ ♂
B	♀	♂
C	♂	♀
D	♀ ♂	-

Eine Boxenbelegung mit Männchen und Weibchen mit vorangegangenem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums (Variante D) wurde zuerst angestrebt. Waren mit dieser Belegungskombination mehrere Boxen vorhanden, wurden bei ausreichend verfügbaren Imagines andere Kombinationen angesetzt.

In jeder Box stand eine 10%ige Zuckerlösung über das in Kapitel 2.5.3 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung. Außerdem wurde jeder Box eine nach Kapitel 2.5.4 präparierte Filmdose zur Eiablage bereitgestellt. Fertig besetzte Boxen wurden unter Standardbedingungen platziert.

Im 24-Stunden-Rhythmus wurden die Boxen auf ein ausreichendes Geschlechterverhältnis und einen ausreichenden Wasserstand der Eiablagedosen überprüft. Boxen, bei denen alle Männchen innerhalb von acht Tagen starben, wurden aussortiert.

Am neunten Tag nach dem Besatz der Boxen wurde den Weibchen der Arm des Autors für eine ungestörte Blutmahlzeit angeboten. Verweigerte in einer Box ein Teil der Weibchen die Blutaufnahme, so wurde diese Box ca. 6 h später nochmals befüttert. Gegebenenfalls wurde weitere 6 h später ein dritter Fütterungsversuch durchgeführt. Nach der Blutfütterung wurden alle verbliebenen Männchen und die Weibchen ohne Blutmahlzeit entfernt und die Eiablageboxen unter Standardbedingungen gelagert.

Eine Kontrolle auf einen ausreichenden Wasserstand in den Eiablagedosen erfolgte alle zwei Tage. Insgesamt zehn Tage nach der Blutmahlzeit erfolgte die Endkontrolle der Boxen. Diese wurden hierbei auf die Anzahl der überlebenden Weibchen überprüft. Die Eiablagedosen mit Eiablagestäbchen wurden zur Embryonalentwicklung auf Standardtemperatur gestellt.

Nach zehn Tagen wurde das Restwasser mit einer Plastikpipette abgesaugt und die komplette Eiablagedose bis zur Oberkante mit 10%iger Wasserstoffperoxidlösung aufgefüllt. Weitere 24 h später wurden die Eiablagestäbchen entnommen und unter dem Binokular nach den in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Merkmalsausprägungen ausgewertet. Eier, welche direkt auf die Wasseroberfläche oder an die Becherinnenwand abgelegt wurden, wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

2.2.4.6 Versuch I6 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums

Versuchsaufbau, Handhabung und Zeitregime von Versuch I6 entsprechen exakt der in Versuch I5 (s. Kapitel 2.2.4.5) beschriebenen Vorgehensweise. Beide Versuche unterscheiden sich nur durch die Herkunft der verwendeten Imagines. Für den hier beschrie-

benen Versuch I6 wurden hauptsächlich die erfolgreich geschlüpften, flugfähig und vital wirkenden Imagines aus dem Vorversuch L3 verwendet. Waren aufgrund hoher Sterberaten in diesen Vorversuchen nicht genug Tiere vorhanden, wurden teilweise zusätzliche Imagines unter den gleichen Vorbedingungen herangezogen.

2.2.5 Erläuterung der verschiedenen Merkmalsausprägungen

Für die Auswertung wurde je nach Entwicklungsstadium von *Ae. albopictus* zwischen verschiedenen Merkmalsausprägungen unterschieden. Merkmalsausprägungen gelten als „abgeschlossen“, so dass keine Weiterentwicklung bzw. Veränderung der jeweiligen Charakteristika mehr erfolgt.

Larven

Im Larvenstadium wurde nur zwischen den Merkmalen „lebende“ und „tote“ Larven unterschieden. Im Temperaturbereich von 10 °C und kälter lagen die Larven meist nahezu regungslos am Boden der Versuchsschalen. Die Unfähigkeit, an die Oberfläche zu schwimmen als Kriterium für den Tod einer Larve (Neng et al. 1992) konnte daher nicht angewandt werden. Von einem Anstoßen scheinbar toter Larven mit einer Nadel (Silva et al. 2004) wurde abgesehen. Als Kriterium wurde das Einsetzen einer deutlichen Verfärbung oder Verformung der Larven verwendet. Dadurch dürfte der tatsächliche Todeszeitpunkt im unteren Temperaturbereich geschätzte 24 h vor dem ermittelten liegen.

Puppen

Für das Puppenstadium standen neben dem Merkmal „lebende Puppe“ noch zwei weitere Merkmalsausprägungen zur Verfügung.

P-: Als „P-“ wurden Puppen bezeichnet, welche als fertig entwickelte und während der Initiierung des Schlüpfens noch in der Puppenhülle vestorbene Imagines gewertet wurden (Abb. 7a). Diese Merkmalsausprägung ist durch die überstreckte Haltung der Puppe gekennzeichnet, da sich zu Beginn des Schlüpfens die schlupfbereite Imago innerhalb der Puppenhülle in eine horizontale Lage streckt (Clements 1992). Durch regelmäßige Stichproben bei den jeweiligen Versuchen wurde durch Sektion einzelner Puppen das Vorhandensein von scheinbar fertig entwickelten Imagines bestätigt.

P+: Während der Puppenentwicklung gestorbene Individuen wurden als „P+“ bezeichnet. Diese sind durch ihre puppentypische gekrümmte Haltung gekennzeichnet (Abb. 7b).

Imagines

Sobald die schlüpfenden Imagines zu erkennen sind, werden die Merkmalsausprägungen dem Imaginalstadium zugeschrieben. Hierfür wurde insgesamt zwischen sechs verschiedenen Merkmalsausprägungen unterschieden, welche sich wiederum in zwei Gruppen einteilen lassen. In der Gruppe „Fehlschlupf“ wurden die Merkmalsausprägungen zusammengefasst, bei welchen das Absterben der Imagines während des Schlüpfens erfolgte. Verstarben die Imagines kurze Zeit nach dem Schlupf oder blieben längerfristig flugunfähig, wurden sie der Gruppe „nicht populationsfähig (NPF)“ zugeordnet.

Gruppe Fehlschlupf:

A+HT: Bei der als „A+HT“ bezeichneten Merkmalsausprägung ist die Puppenhülle im dorsalen Bereich des Cephalothorax mittig aufgerissen und lediglich das Mesonotum der im Schlupf verstorbenen Imagines ist zu erkennen (Abb. 7c).

A+HS: Der Kopf und der komplette Thorax der Imagines sind zu sehen. Lediglich das Abdomen befindet sich innerhalb der Puppenhülle. Teilweise sind die Beine und der Stechrüssel noch in der Puppenhülle verankert, was zu einer unkontrollierten Wasseraufnahme, zu Aufquellen und schnellem Absterben der Imagines führt (Abb. 7f). Sind mehrere Beine und der Stechrüssel aus der Puppenhülle befreit, können sich die Imagines auf der Wasseroberfläche abstützen und überleben teilweise bis zu mehreren Tagen (Abb. 7e).

A+HB: Die Imagines dieser Merkmalsausprägung können beim Schlupf den kompletten Körper aus der Puppenhülle befreien und bleiben lediglich mit einem oder mehreren Beinen in der Puppenhülle verankert (Abb. 7d). Auch die Tiere dieser Merkmalsausprägung blieben gelegentlich tagelang vital, sofern sie sich auf der Wasseroberfläche abstützen konnten (Abb. 7g).

Gruppe „nicht populationsfähig“ (NPF):

A+: Die erfolgreich geschlüpften Imagines dieser Merkmalsausprägung zeigen keine größeren Bewegungsmuster, wie z. B. Flugversuche oder Umherlaufen, und versterben innerhalb weniger Stunden.

A-: Die Imagines wirken äußerlich unversehrt und zeigen sehr vitale Bewegungsmuster wie zügiges Umherlaufen, Putzen und erfolglose Flugversuche. Werden diese Imagines mit 10%iger Zuckerlösung versorgt, überleben sie mehrere Tage bis Wochen, bleiben aber trotzdem flugunfähig.

Af: Die Imagines sind ebenfalls dauerhaft flugunfähig, unterscheiden sich jedoch von der Merkmalsausprägung „A-“, durch die unterschiedliche Stellung der Flügel. Diese stehen dauerhaft auf beiden Seiten des Körpers in einem mehr oder weniger großen Winkel ab (Abb. 7j) und können von den Imagines nicht, wie für Stechmücken üblich, über dem Abdomen zusammengelegt werden (Clements 1992).

Eier

Um innere Strukturen sichtbar zu machen, wurden die von den Weibchen abgelegten Eier für die weitere Auswertung mit 10%iger Wasserstoffperoxid-Lösung gebleicht.

Befruchtet bzw. komplett entwickelt: In den Eiern dieser Merkmalsausprägung sind immer die Augen und, je nach Lage, der dorsale Eizahn oder die ventralen Mundbürsten der fertig entwickelten Larven deutlich zu erkennen (Abb. 7h).

Unbefruchtet: Im Inneren der Eier sind keinerlei Strukturen zu erkennen. Auch erscheinen die Eier im Vergleich zur vorangegangenen Merkmalsausprägung größer und heller (Abb. 7h).

Unvollständig entwickelt: Die Eier dieser Merkmalsausprägung weisen keine oder kaum innere Strukturen auf. Die Augen, der Eizahn oder die ventralen Mundbürsten sind nicht zu erkennen. Bei einem frühen Absterben des Embryos erscheinen die Eier ähnlich hell und groß wie unbefruchtete Eier.

Mel: Diese Merkmalsausprägung trat sehr unregelmäßig in nur sehr geringen Mengen und ohne erkennbare Ursachen auf. Die Eier sind eingefallen, leer und bleiben auch nach längerem Bleichen komplett schwarz bis dunkelbraun gefärbt.

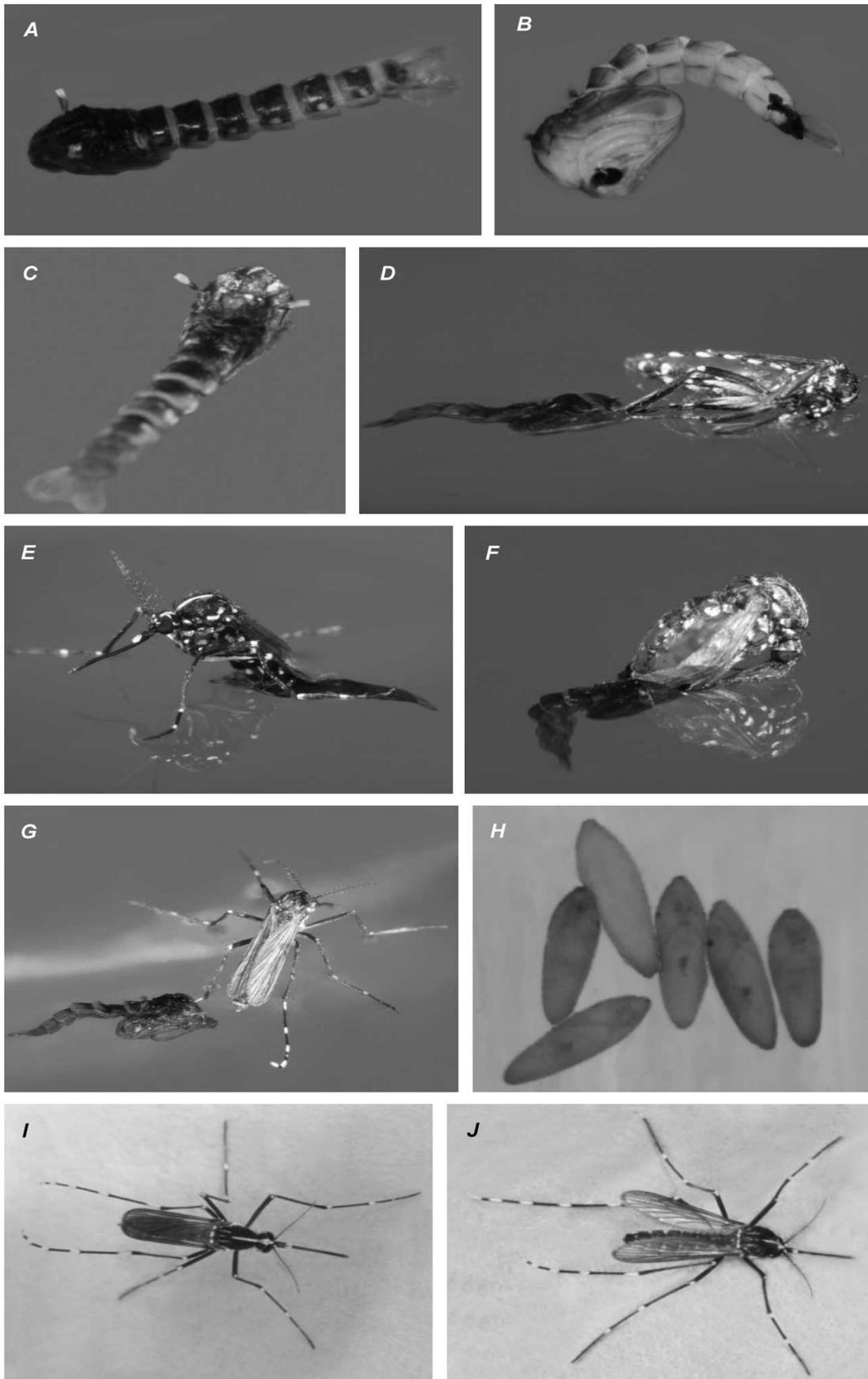


Abbildung 7. Verschiedene Merkmalsausprägungen. (A) = P-, (B) = P+, (C) = A+HT, (D) = A+HB, (E) = A+HS, (F) = A+HS, (G) = A+HB, (H) = befruchtete und unbefruchtete Eier, (I) = A-, (J) = Af

2.3 Zucht

2.3.1 Räumlichkeiten und Sicherheit

Die Versuche zur thermalen Ökologie, die Zucht der beiden verwendeten Stämme von *Ae. albopictus* und das Aufziehen der im Freilandmonitoring gefundenen Stechmückeneier und Larven erfolgte in einem Laborraum des Zoologischen Instituts der Universität Heidelberg. Die Asiatische Tigermücke gilt als invasive Stechmückenart (Becker et al. 2010), welche sich möglicherweise in Deutschland etablieren bzw. ein moderates Gesundheitsrisiko darstellen könnte (Knudsen et al. 1996). Daher richtete sich der Aufbau des Labors und die Handhabung nach den „Moskito-Sicherheitsempfehlungen“ der Amerikanischen Gesellschaft für Entomologie (Gerberg 1970).

Räumlichkeiten: Der weiß gestrichene Laborraum war fensterlos und verfügte lediglich über einen Eingang. Zugang zum Labor erfolgte über einen kleinen Vorraum, welcher ebenfalls fensterlos, komplett weiß gestrichen sowie hell erleuchtet und nahezu leer war. Die Eingangstür zum Vorraum und die Zwischentür wurden mit Schließzylindern versehen, welche nur einer begrenzten Anzahl von Personen den Zutritt ermöglichten. Zusätzlich wurden an der Zwischentür auffällige Warn- bzw. Verbotshinweise und Notfallkontaktdaten angebracht. Beide Räume verfügten über keinerlei Wasserabflussmöglichkeiten. Die Öffnungen des Lüftungssystems wurden mit stabilen, feinmaschigen Insektenschutzgittern verschlossen. Die entsprechenden Luftaustromöffnungen befanden sich im Laborinneren, der Zustrom erfolgte über den Vorraum bzw. die Eingangstür und die Zwischentür. Dadurch entstand ein nach innen gerichteter Luftstrom, entgegen der „Fliehrichtung“ eventuell entkommender Imagines.

Handhabung: Individuen von *Ae. albopictus* wurden nur in Ausnahmefällen aus den Laboreinrichtungen und unter höchster Sorgfalt entfernt. Das anfallende Brauchwasser wurde in Eimern gesammelt und zusammen mit überschüssigen aquatischen Lebensstadien innerhalb der Laborräume abgekocht. Nach dem Abkühlen wurde es außerhalb des Instituts auf einer Rasenfläche zum Versickern ausgebracht.

Das Labor wurde regelmäßig genutzt und blieb nicht länger als sieben Tage unbeaufsichtigt, um ein unkontrolliertes Aufwachsen von Larven und Ausfliegen von Imagines zu vermeiden. Puppen wurden regelmäßig abgesammelt und nur in Käfigen oder in mit Gaze abgedeckten Gefäßen weiter aufgezogen. Imagines wurden in Käfigen mit beschränkter und verschließbarer Zugriffsmöglichkeit gehalten. Nach außen waren die

Zugriffsmöglichkeiten zusätzlich von einem lockeren Gazebeutel umgeben, in welchen wiederum nur über eng anliegende Gummi-Bündchen hineingegriffen werden konnte.

Die Nutzung der Laborräume erfolgte nur im Rahmen der vorliegenden Arbeit. Etwaige zugangsberechtigte Personen für Diplomarbeiten und Aushilfstätigkeiten wurden ausführlich in den erwähnten Handhabungsrichtlinien unterwiesen.

Monitoring: Von Frühjahr bis Herbst wurde der nähere Außenbereich des Institutes permanent mit neun Ovitrap überwacht. Zusätzlich wurden ca. alle sechs bis acht Wochen Anflugkontrollen und ein Larvenmonitoring möglicher Brutstätten im näheren und weiteren Umfeld durchgeführt.

2.3.2 Standardzuchtstamm und Standardbedingungen

Zuchtstamm: Für den Aufbau des Laborstammes wurden Freilandfänge in Italien durchgeführt. Die Probenahme erfolgte im September 2005 an insgesamt fünf verschiedenen Standorten im Umkreis von ca. 10 km und an zwei Standorten direkt im Stadtgebiet von Mantua (Region Lombardei, Provinz Mantua). Insgesamt wurden nach der Aufzucht der aquatischen Lebensstadien im Labor 69 Weibchen und 43 Männchen in die Zuchtkäfige überführt. Für die Versuche erfolgte die erste Entnahme von Individuen aus dem Laborstamm nach einer Etablierungsphase von drei Generationen. Eine Generationsdauer betrug in etwa 60–70 Tage, wurde aber gelegentlich verkürzt, wenn bestimmte Lebensstadien dringend für die Versuche gebraucht wurden. Insgesamt ergaben sich so etwa fünf bis acht Generationen pro Jahr (Mitchell et al. 1990). Für die letzte Versuchsphase wurden Individuen der 33. Generation verwendet.

Umweltbedingungen (allgemein): Bei der Durchsicht der Literatur ergab sich eine große Bandbreite an Umweltparametern, bei welchen *Ae. albopictus* gezüchtet wurde. Das zeigt deutlich, wie unproblematisch die Art unter Laborbedingungen zu kultivieren ist. Die in dieser Arbeit verwendeten Parameter der Umweltbedingungen ergaben sich aus einer Kombination der Literaturdaten und den verfügbaren Labormöglichkeiten. Das Einstellen der Lufttemperatur und der Luftfeuchte erfolgte im Vorraum und wurde durch den permanenten Luftstrom in das Laborinnere übertragen. Dadurch konnten zwar die Umweltbedingungen im Laborraum recht konstant gehalten werden, jedoch war eine Nachjustierung bei starken Witterungsschwankungen notwendig, da die Außenbedingungen sich merklich über die Außenwände bzw. Decke des Laborbereiches bemerkbar machten. Möglichst konstante Raumumweltbedingungen waren insbesonde-

re wichtig, da die eingestellten Parameter nicht nur für die Standardzucht, sondern auch für die Standardansätze der Versuche maßgeblich waren. Durch mehrere Ventilatoren wurde die Luft im Laborraum ausreichend umgewälzt, um einheitliche Umweltbedingungen in allen Bereichen des Raumes sicherzustellen. Dies erforderte jedoch ein Abdecken aller Aufzuchtbecken, da sonst durch die Umluft eine Abkühlung offener Wasserkörper unter Raumniveau erfolgte.

Temperatur (Nicht-Diapause-Bedingungen): In der Literatur konnte eine Vielzahl an verschiedenen Aufzuchttemperaturen gefunden werden, bei denen *Ae. albopictus* im Labor kultiviert wurde. Dies traf sowohl für tropische als auch gemäßigte Stämme der Art zu. Aufgrund der in der vorliegenden Arbeit beabsichtigten niedrigsten Versuchstemperatur von 1 °C und einem 3 °C-Abstand zwischen den Versuchstemperaturen wurde eine Standardtemperatur von 25 °C gewählt (Mori 1979; Mori und Oda 1981; Hawley et al. 1989; Scott et al. 1990; Shroyer 1990; Heard et al. 1991; Sulaiman et al. 1991; Sota 1993; Barrera 1996; Hanson et al. 1996; Sames et al. 1996; Paupy et al. 2001; Costanzo et al. 2005). Während der Versuche erfolgte täglich eine Kontrolle der Umweltbedingungen, so dass die Standardtemperatur lediglich um $\pm 0,5$ °C schwankte (Pumpuni et al. 1992). Außerhalb der Versuchsphasen erfolgte keine Nachjustierung, wodurch die maximalen Temperaturschwankungen der Aufzuchtbedingungen des Laborstammes in etwa ± 1 °C betragen (Barrera 1996; Nayar und Knight 1999; Briegel und Timmermann 2001; Paupy et al. 2001; Griswold und Lounibos 2005).

Luftfeuchte: Besonders die eingestellte relative Luftfeuchte wies aufgrund des ständigen Zustroms frischer Luft aus dem Institutsinneren und eines fehlenden Hydrostaten am Luftbefeuchter größere Schwankungen auf. Jedoch überlebt die Art einen weiten Luftfeuchtebereich ohne Probleme (Hylton 1967). Die durchschnittliche relative Luftfeuchte betrug 85 % (Savage et al. 1994; Sames et al. 1996; Briegel und Timmermann 2001) und schwankte in einem Bereich von ± 10 % (Yap et al. 1995; Paupy et al. 2001; Jahangir et al. 2003; Monteiro et al. 2007).

Licht (Nicht-Diapause-Bedingungen): Als Hauptbeleuchtung für die Tagphasen dienten zwei 36-Watt-Leuchtstoffröhren (Osram, Lichtfarbe 840). Dadurch ergab sich eine durchschnittliche Beleuchtungsstärke von etwa 100 Lux im Bereich der Standardzucht und 40 Lux innerhalb der Klimaschränke. Als Dämmerlicht wurde eine 8-Watt-Leuchtstoffröhre (Osram, Lichtfarbe 535) verwendet, welche den Bereich der Standardzucht mit einer Beleuchtungsstärke von etwa 5 Lux und den Innenraum der Klimaschränke mit 1 Lux beleuchtete. Mittels zweier Zeitschaltuhren wurden die Tag-, Nacht-

und Dämmerungsphasen geschaltet. Insgesamt betrug die Gesamtlichtphase 18 h (Hawley et al. 1989; Pumpuni et al. 1992), wodurch in Kombination mit der gewählten Standardtemperatur von 25 °C eine sichere Produktion von Nicht-Diapauseeiern gewährleistet war (Pumpuni et al. 1992; Focks et al. 1994). Außerdem konnte bei dem häufig angewandten 6-Stunden-Kontrollrhythmus kurz nach dem Ende der 6-stündigen Nachtphase die Kontrolle ohne zusätzliches, den Tagesrhythmus störendes Licht durchgeführt werden. Der Beginn und das Ende jeder Lichtphase bestanden aus einer je 30 Minuten langen Dämmerungslichtphase (Trexler et al. 2003), wodurch sich eine Tageslichtphase mit voller Beleuchtungsstärke von 17 h ergab.

Diapausegenerationen: Einmal pro Jahr wurden die Umweltbedingungen für eine Generation geändert, um das Ablegen von Diapause-Eiern zu initiieren. Die Änderungen wurden vom Fluten der Eier bis zur späteren Eiablage beibehalten. Die Temperatur wurde auf etwa 20 °C ± 1 °C verringert und die Gesamtlichtphase wurde auf insgesamt 12 h verkürzt, was eine sichere Produktion von Diapause-Eiern gewährleistete (Pumpuni et al. 1992; Focks et al. 1994). Die relative Luftfeuchte blieb unverändert bei 85 °C ± 10 %.

Larvenaufzucht: Die Aufzucht der Larven erfolgte in halbtransparenten Plastikschaalen der Größe 30x23x6 cm. Die Schalen wurden mit 2000 ml Aufzuchtswasser befüllt, wodurch sich eine Wassertiefe von ca. 2,5 cm ergab. Durch Besatz mit etwa 400-500 Larven betrug die Larvendichte zwischen 0,2 und 0,25 Larven/ml (Mori und Oda 1981; Sota 1993; Xue et al. 1995; Mogi et al. 1996; Xue und Barnard 1996). Als Aufzuchtswasser wurde mindestens drei Tage lang abgestandenes Leitungswasser verwendet (Sota 1993; Mogi et al. 1996). Täglich wurden etwa 20 % des Aufzuchtswassers eines Beckens und der Bodensatz samt den Futterresten des Vortages entfernt. Waren Erst- und Zweitlarven in den Becken vorhanden, so wurde ein Aquarien-Mikro-Sieb mit einer Maschenweite von 0,18 mm vorsichtig in die Mitte des Beckens gestellt und das zu entfernende Aufzuchtswasser aus dem Inneren des Siebes gesaugt. Anschließend wurden die Becken wieder bis zur 2000 ml Markierung mit frischem Wasser aufgefüllt. Bildete sich trotz Wasserwechsels nach einiger Zeit aufgrund von übermäßigem Bakterienwachstum eine Kahlhaut an der Oberfläche (Mori 1979), so wurde diese täglich mit einem Zellstofftuch entfernt.

Die Fütterung der Larven erfolgte einmal täglich. Hierbei wurde die Futtermenge der Fressaktivität so angepasst, dass immer ein kleiner Rest des Futters noch am folgenden Tag vorhanden war. Dadurch stand den Larven ständig ausreichend Nahrung zur freien

Verfügung. Frühe Larvenstadien wurden mit einer Mischung aus Bäcker trockenhefe und gemahlenem Fischfutter versorgt, ab dem Drittlarvenstadium wurde ausschließlich mit gemahlenem Fischfutter gefüttert (Kruger et al. 1991; Helleck et al. 1993; Briegel und Timmermann 2001; Lai et al. 2001; Sardelis et al. 2002). Um eine Zuchtselektion zu vermeiden, wurden alle Larven eines Eischlupfes bis zur Verpuppung gefüttert. Das Aussortieren der Puppen erfolgte täglich. Puppen wurden für den Schlupf der Imagines in Glasschalen überführt und diese in den Aufzucht käfig gestellt.

Aufzucht der Imagines: Die Imagines der Standardzucht wurden in einem 60x60x80 cm großen Holzgestellkäfig gehalten. Pro Generation wurden etwa 2000 neue Imagines in den Käfig überführt. Bei Nicht-Diapausegenerationen wurden die Imagines der vorangegangenen Generation nicht entfernt, wodurch die Generationen überlappten. Vor und nach der Diapause-Generation wurden alle verbliebenen Imagines entfernt und nur die abgelegten Eier für die Weiterzucht verwendet. Den Imagines stand ständig eine 10%ige Haushaltszuckerlösung (Hylton 1969; Robert und Olson 1989; Schreck und Mcgovern 1989; Mitchell und Miller 1990; Klowden 1993; Dohm et al. 1995; Xue et al. 1995; Vazeille-Falcoz et al. 1999; Zeichner und Perich 1999; Lai et al. 2001) über das in Kapitel 2.4.2 beschriebene Dochtsystem zur freien Verfügung. Die Wasserversorgung wurde ebenfalls permanent über die Eiablagedosen bereitgestellt. Für die Blutmahlzeit wurde den Weibchen der Arm des Autors angeboten (Gubler und Bhattacharya 1971; Briegel und Timmermann 2001).

2.3.3 Kälteadaptionsstamm

Aus der 3. Generation des Standardstammes wurden etwa je 100 Männchen und Weibchen entnommen, um in einem separaten Käfig einen „Kälteadaptionsstamm“ aufzubauen. Der Holzgestellkäfig hatte die Maße 40x50x50 cm und stand in einem Glastür-Kühlschrank, welcher auf eine Temperatur von $18 \pm 0,8$ °C und eine relative Luftfeuchte von 90 ± 5 % eingestellt wurde. Da der Klimaschrank sich innerhalb des Labors befand, waren die Tiere des Kälteadaptionsstammes denselben Lichtphasen wie die Tiere des Standardstammes ausgesetzt. Alle Lebensstadien des Kältezuchtstammes befanden sich permanent innerhalb des Klimaschranks unter Kältestamm-Zuchtbedingungen. Bedingt durch die längeren Entwicklungszeiten ergaben sich lediglich drei bis fünf Nicht-Diapausegenerationen zwischen zwei Diapausegenerationen.

Die Aufzucht der Larven erfolgte nach den Pflegekriterien der Standardzucht. Lediglich die Beckengröße war aufgrund der beschränkten Platzverhältnisse geringer (1000 ml),

die Larvendichte betrug jedoch ebenfalls zwischen 0,2-0,25 Larven/ml. Allen geschlüpften Larven einer Generation wurde es ermöglicht, sich bis zum Schlüpfen der Imagines zu entwickeln. Auch die Handhabung der Imagines entsprach bis auf den kleineren Zuchtkäfig den Pflegekriterien der Standardzucht. Aufgrund der geringeren Platzverhältnisse der Larvenaufzucht befanden sich nur ca. 500 Imagines pro Generation im Aufzuchtkäfig. Für die Versuche mit den Lebensstadien des Kälteadaptionsstammes wurden Individuen der 17. Generation verwendet.

2.4 Materialien

2.4.1 Klimaschränke und Wasserbad

Klimaschränke: Für Versuche mit einer Temperatur unterhalb der Standardbedingungen wurden entsprechend vortemperierte Kühlschränke verwendet (Liebherr UKS-3602, Liebherr WK-1802, Liebherr WK-4177). Alle Kühlschränke verfügten werkseitig über ein Ventilationssystem, welches die Luft innerhalb der Kühlschränke umwälzte. Da die verwendeten Wasserschalen, Versuchsboxen und Käfige die Luftzirkulation abschwächten, wurden je Kühlschrank ein bis zwei zusätzliche Lüfter eingebaut. Diese bestanden aus einem kleinen Zwölf-Volt-Ventilator, welcher die Luft am Boden des Kühlschranks ansaugte und über ein Aufstiegsrohr in den oberen Bereich des Kühlschrankinnenraumes brachte. Dadurch konnten eine recht gleichmäßige Temperaturverteilung und geringere Temperaturschwankungen innerhalb der Kühlschränke erreicht werden. Die Lufttemperatur schwankte um maximal $\pm 0,8$ °C, die Wassertemperatur lediglich um maximal $\pm 0,3$ °C. Durch die Luftzirkulation war es jedoch nötig, offene Wasserflächen abzudecken, um eine zusätzliche Abkühlung durch verstärkte Verdunstung zu vermeiden. Hierfür dienten umgedrehte Wasserschalen derselben Größe. Die Beleuchtung des Kühlschrankinneren erfolgte über die Glastüren der Schränke.

Wasserbad: Für Versuche mit aquatischen Lebensstadien oberhalb der Standardbedingungen wurde ein Wasserbad (Infors VTR-1) verwendet. Die jeweiligen Versuchsbecken wurden hierfür mittig in ein wassergefülltes Becken der nächsten Beckengröße gestellt, welches wiederum mit destilliertem Wasser 2,5 cm hoch befüllt war. Dieses „Zwischenbecken“ diente als Puffer gegenüber den teilweise größeren Temperaturschwankungen während der Heizphasen des Wasserbades. Die Temperaturschwankungen innerhalb der Versuchsbecken betrugen dadurch lediglich $\pm 0,2$ °C.

2.4.2 Dochtsystem

Als Zuckerversorgung für die Imagines wurde eine 10%ige Haushaltszuckerlösung verwendet. Es wurde ein geschlossenes Fütterungssystem entwickelt, bei welchem die Imagines lediglich mit dem Saug- bzw. Stechrüssel Kontakt zur Zuckerlösung aufnehmen konnten, um Verunreinigungen und das Ankleben von Imagines zu verhindern (Abb. 8).

Die im weiteren Verlauf dieser Arbeit genannten „Dochtsysteme“ bestanden aus einer handelsüblichen Filmdose, einem zusätzlichen Filmdosendeckel und einem etwa 5 cm langen Öllampendocht mit 6 mm Durchmesser. In den Deckel der Filmdose wurde ein Loch mit einem Durchmesser von 4 mm gestanzt. Durch dieses Loch wurde der Docht

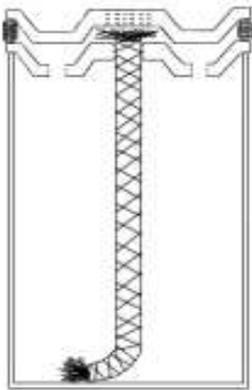


Abbildung 8. Futersystem aus Filmdose und Kerzen- docht.

gefädelt, so dass er etwas herausragte. Damit überschüssige, nach oben gesaugte Zuckerlösung wieder in die Dose zurücklaufen konnte, wurden in die ringförmige Vertiefung des Deckels ebenfalls zwei Löcher gestanzt. Auf diese so präparierte Dose wurde der zweite Deckel mit einer seitlichen Heißkleberwulst befestigt. Der überstehende Docht ragte von unten in die mittige Ausbuchtung des oberen Deckels. Durch die Mitte des oberen Deckels wurden zuvor mit einer glühenden Nadel mehrere feine Löcher gestoßen, durch welche die Imagines mit ihren Rüsseln an die Zuckerlösung gelangten.

2.4.3 Eiablagedosen und Eiablageboxen

Für die Eiablage in den Versuchen und den Zuchtstämmen wurden handelsübliche schwarze Filmdosen (Höhe 4,9 cm, Durchmesser 3 cm) verwendet. Diese waren zum einen in der benötigten größeren Menge kostengünstig zu erhalten und wiesen zum anderen eine optimale Größe für die Verwendung innerhalb der Versuchseiablageboxen auf. Da *Ae. albopictus* bei der Wahl der Brutstätten nicht sehr wählerisch ist (Hawley 1988), wurden die eigentlich recht klein erscheinenden Plastikbecher problemlos genutzt. Als Eiablagesubstrat wurden den Weibchen ein oder mehrere etwa 5 cm lange Stücke eines Buchenholzstäbchens angeboten, wie sie in der Lebensmittelindustrie für die Produktion von Eis am Stiel verwendet werden (Abb. 9). Die Stäbchen wurden mit

einem Tropfen Heißkleber senkrecht in die Innenwand der Filmdosen geklebt, welche anschließend etwa zu einem Drittel mit Aufzuchtswasser gefüllt wurden.



Abbildung 9. Für Demonstrationszwecke seitlich aufgeschnittene Ei-Ablagedose mit zwei Weibchen bei der Eiablage

Für Versuche zum Eiablageverhalten wurden transparente Plastikboxen verwendet. Diese hatten die Außenmaße von 35x23,5x18 cm und ein Fassungsvermögen von 14,8 Litern. Am Boden der Box wurden mit Heißkleber zwei Rohrkappen mit der Öffnung nach oben befestigt. In diese wurden die Dosen der Eiablage und des Dochtsystems gestellt. Für eine ausreichende Belüftung wurden die beiden Längsseiten und der Deckel der Boxen

jeweils mit einer runden Öffnung mit einem Durchmesser von 10 cm versehen. Die beiden seitlichen Öffnungen waren komplett mit einer engmaschigen Moskitogaze verschlossen. Die Öffnung im Deckel wurde mit zwei überlappenden Stücken Moskitogaze bespannt, wodurch der Zugriff auf das Innere ohne Öffnen des Deckels jederzeit möglich war.

2.5 Auswertung, Formeln und Statistik

2.5.1 Allgemeines

Für eine optimale statistische Auswertung ist eine möglichst große Anzahl an Faktorstufen und Replikaten wünschenswert. So können starke biologische Effekte durchaus mit kleinen Stichproben statistisch erkennbar sein, zum Nachweis schwacher Effekte benötigt man dagegen große Stichproben (Lorenz 1988). In dieser Arbeit musste ein Kompromiss zwischen diesem statistischen Anspruch und den äußeren Umständen dieser Arbeit gemacht werden. Dies betraf insbesondere das beschränkte Raum- und Klimaschrankangebot und den je nach Versuchsaufbau teilweise recht intensiven Arbeitsaufwand. Des Weiteren war, wie es bei Arbeiten in der Ökologie häufig vorkommt, das entsprechend benötigte biologische Material bzw. waren die verschiedenen Entwicklungsstadien nicht immer ausreichend vorhanden.

Die statistische Auswertung wurde mit dem Programmpaket SigmaPlot 11.0 für Windows durchgeführt. Eine Vorabüberprüfung der Testdaten auf eine Abweichung von der

Normalverteilung erfolgte mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test ($P < 0,05$). Zur anschließenden Kontrolle auf Varianzhomogenität wurde der Levene-Median-Test ($P < 0,05$) verwendet. Erfüllten die Daten beide Anforderungen, wurden diese im weiteren Verlauf mit parametrischen Testverfahren analysiert. Bei mehr als zwei Mittelwertsgruppen wurden diese mit einfaktorieller Varianzanalyse (ANOVA) verglichen. Als Post-Hoc-Test wurde bei vorliegender Signifikanz der Holm-Sidak-Test für paarweise Mehrfachvergleiche oder Vergleiche gegenüber dem Standardwert angewandt.

Bei nicht normalverteilten Daten erfolgte die weitere statistische Analyse mit einem Kruskal-Wallis-Test für nicht parametrische Varianzanalysen. Als Post-Hoc-Test für paarweise Mehrfachvergleiche oder Vergleiche gegenüber dem Standardwert wurde die Methode nach Dunn verwendet.

Bei der Ermittlung von Entwicklungszeiten wurde als Wert der mittlere Zeitpunkt zwischen der Kontrolle mit dem Auftreten des zu wertenden Entwicklungsstadiums und der vorangegangenen Kontrolle verwendet.

In Versuchen mit Larven traten in nahezu jedem Ansatz vereinzelt Individuen auf, welche ein sehr stark verzögertes Wachstum aufwiesen. Die Entwicklungszeiten dieser Larven konnten teilweise das Mehrfache des Gruppenmittelwertes erreichen. Es wurde davon ausgegangen, dass diese starke Entwicklungsverzögerung auf individuelle anatomische Defekte oder physiologische Fehlfunktionen zurückzuführen ist und keine Folge der Versuchsbedingungen war. Daher wurden bei Versuchen mit Larven jeweils die letzten fünf Prozent der ermittelten Entwicklungszeiten nicht für die Auswertung berücksichtigt.

2.5.2 Sterberaten

Die Zeit, in der die Hälfte der Tiere bei einer bestimmten Temperatur stirbt, ist ein zuverlässiges Maß, um die thermale Widerstandskraft von Insekten auszudrücken (Andrewartha 1970). Zur Berechnung dieses als LT_{50} abgekürzten Wertes wurden zunächst von den ermittelten Sterberaten der entsprechenden Kühlphasen die Sterberaten der Nullprobe subtrahiert. Ein Auftragen dieser nullwertbereinigten Sterberaten gegen die Zeit würde den aus der Toxikologie als „Dosis-Wirkungs-Kurve“ bekannten sigmoidalen Kurvenverlauf ergeben (Andrewartha 1970). Um den für die weitere Berechnung benötigten linearen Zusammenhang herzustellen, wurden die Daten mit der Arc-Sin-Quadratwurzel-Funktion transformiert. Bei dieser Transformationsmethode zeigen die transformierten Daten einen geringeren konkaven Trend gegenüber der Ausgleichs-

geraden, als bei der häufig verwendeten Probit-Methode. Ein weiterer Vorteil der ArcSin-Quadratwurzel-Methode ist, dass Dosiswirkung und Umgebungskonditionen in Rechenmodelle integriert werden können (Ray et al. 1996). Nach dem Bestimmen der Ausgleichsgeraden kann der LT_{50} -Wert für eine bestimmte Temperatur mit folgender Formel berechnet werden:

$$y = \text{ArcSin} (50\% + \text{Standardrate})^{1/2} = a + bx$$

Neben dem LT_{50} -Wert ist die Steigung der Ausgleichsgeraden ein weiteres gutes Maß für die relative Schädlichkeit von Langzeittemperatureinflüssen. Je größer der Steigungswert ausfällt, umso stärker steigt die Sterberate bei gleicher Verlängerung der Einwirkzeiten (Andrewartha 1970).

2.5.3 Nichtlineares Temperatur-Entwicklungsrate-Modell

Die Entwicklungsrate von ektothermen Organismen steht in einem nichtlinearen Verhältnis zur Temperatur (Wermelinger und Seifert 1998). Typischerweise nimmt die Entwicklungsrate von Null oberhalb eines unteren Entwicklungsnullpunktes zu, erreicht ein Maximum bei einer optimalen Temperatur und nimmt wieder rapide bis auf null, an einer oberen Letaltemperatur ab (Campbell et al. 1974; Ratte 1985). Lediglich in einem mittleren Temperaturbereich weist die Kurve einen linearen Bereich auf (Andrewartha 1970). Um die Zusammenhänge von Temperatur und Entwicklungsrate auch über den linearen Bereich hinaus zu beschreiben, wurden mehrere nichtlineare Modelle unterschiedlicher Komplexität entwickelt (Walgama und Zalucki 2006). Eines der häufigsten verwendeten Modelle ist das Logan-Modell (Logan et al. 1976), welches jedoch nicht die Berechnung des unteren Entwicklungsnullpunktes ermöglicht (Lactin et al. 1995; Roy et al. 2002). Daher wurde für diese Arbeit das Logan-Modell mit der entsprechenden Erweiterung von Lactin et al. (1995) verwendet (Abb. 10).

Mehrere Autoren konnten bei einem Vergleich verschiedener nichtlinearer Modelle die größte Übereinstimmung zu ihren im Labor ermittelten Entwicklungsraten verschiedener ektothermer Organismen mit dem Lactin-Modell herstellen (Walgama und Zalucki 2006). Die Parameter T_L , R , DT , l wurden mit dem Programm PROC NLIN (SAS) nach der Marquardt Methode geschätzt. Da durch die Lactin-Erweiterung des Logan-Modells ein zweiter Schnittpunkt die x-Achse schneidet, kommt es zu einer Verschiebung der ursprünglich ermittelten Temperaturwerte T_{\min} , T_{\max} und T_{opt} (Jandricic et al. 2010).

Diese wurden daher mit Hilfe der Statistiksoftware R durch iterative Simulation neu geschätzt.

$$r(T) = e^{pT} - e^{[pT_L - (T_L - T)/\Delta]} + \lambda$$

$r(T)$	Entwicklungsrate bei Temperatur T
T_L	Letale Temperatur
R	Zuwachsrate bei optimaler Temperatur
DT	Differenz zwischen optimaler und letaler Temperatur
l	Parameter für X-Achsen-Schnittpunkt

Abbildung 10. Formel zur Berechnung des nichtlinearen Zusammenhangs von Temperatur und Entwicklungsrate nach Logan et al. (1976) modifiziert durch Lactin et al. (1995).

2.5.4 Lineares Temperatur-Entwicklungsrate-Modell

Während nichtlineare Modelle durch ihre exakte Beschreibung der Zusammenhänge von Temperatur und Entwicklungsrate über den kompletten Bereich einen deutlichen theoretischen Vorteil haben, zeigt sich ihr Nachteil in der komplizierten praktischen Anwendung (Jones et al. 2005).

Der mehr oder weniger sigmoidale Verlauf der Entwicklungsrate-Temperaturkurve weist im mittleren Bereich um den Umkehrpunkt einen teilweise linearen Verlauf auf (Ratte 1985). In dieser Arbeit wurde das häufig angewandte lineare Modell von Campbell et al. (1974) verwendet, welches durch Regression des linearen Bereiches auf einfache Weise ermöglicht, den unteren Entwicklungsnullpunkt und die thermale Konstante zu berechnen (Campbell et al. 1974; Jones et al. 2005; Walgama und Zalucki 2006). Die ermittelte Gleichung der Regressionsgeraden hat die Formel:

$$y = a + bT$$

Der untere Entwicklungsnullpunkt wird durch Berechnung von „T“ bei $y = 0$ ermittelt. Die thermale Konstante ergibt sich aus dem Reziprok der Steigung „b“ der Ausgleichsgeraden. Der Standardfehler des unteren Entwicklungsnullpunktes und der thermalen Konstante können mit folgenden Formeln berechnet werden (Campbell et al. 1974):

Standardfehler thermale Konstante:

$$\frac{\text{S.E.}}{b^2}$$

Standardfehler unterer Entwicklungsnullpunkt:

$$\frac{\bar{y}}{b} \sqrt{\frac{s^2}{N\bar{y}^2} + \left[\frac{\text{S.E.}}{b} \right]^2}$$

S.E.	Standardfehler der Steigung
\bar{y}	Probenmittelwert
N	Anzahl der Proben

Die Berechnung des unteren Entwicklungsnullpunktes ist essentiell für die Umsetzung des Konzeptes der „thermalen Summe“, welches sehr oft bei der Schädlingsbekämpfung angewandt wird (Walgama und Zalucki 2006). Dieses Konzept besagt, dass das Produkt der physiologisch wirksamen bzw. effektiven Temperatur und der benötigten Entwicklungszeit immer gleich ist. So können sich effektive Temperaturen oberhalb eines Entwicklungsnullpunktes aufsummieren, bis die zur Vollendung der entsprechenden Entwicklungsphase benötigte Temperatursumme erreicht ist (Campbell et al. 1974; Ratte 1985). Dabei ist es egal, ob es sich um konstante Temperaturen oder fluktuierende Temperaturen um einen Mittelwert handelt (Ratte 1985). Die benötigte Temperatursumme ist der thermalen Konstante gleich und wird in Gradtagen angegeben. Sie kann durch das Reziprok der Steigung der linearen Ausgleichsgerade oder mit folgender Formel berechnet werden (Campbell et al. 1974; Ratte 1985):

$$\text{TC} = t_d (T - T_0)$$

TC	Thermale Konstante
t_d	Entwicklungszeit
T	Experimentelle Temperatur
T_0	Unterer Entwicklungsnullpunkt
$(T - T_0)$	Effektive Temperatur

3 Ergebnisse

3.1 Monitoring

3.1.1 Aktives Monitoring

Im aktiven Monitoring konnten in einem Zeitraum von 2005 bis 2009 insgesamt vier Stechmückenarten nachgewiesen werden. Am häufigsten traten die einheimischen Arten *Aedes geniculatus* und *Anophels plumbeus* sowie auch in einzelnen Fällen *Culex pipiens* s.l. auf. Während der letzten Fallenkontrolle im September 2007 wurden insgesamt fünf Eier von *Ae. albopictus* auf einem Eiablageholz in einer Falle an einem Parkplatz an der A5 (47°42`22`N, 7°31`28`E) gefunden. In der zweiten Falle des Fallenstandortes waren keine Eier oder Larven der Art zu finden. Auch blieb eine zusätzliche Überprüfung der gefundenen künstlichen und natürlichen Brutstätten im weiteren Umfeld negativ. Außerdem konnten in den folgenden Jahren und während des gesamten aktiven Monitorings an diesem Fallenstandort keine weiteren Individuen von *Ae. albopictus* nachgewiesen werden.

3.1.2 Passives Monitoring

Im Rahmen des passiven Monitorings wurden insgesamt 193 vermeintliche Asiatische Tigermücken als Probeexemplar per Post oder als Bild per E-Mail eingesandt. Bei keinem dieser Tiere handelte es sich jedoch tatsächlich um *Ae. albopictus*.

Vor dem Bereitstellen der Online-Bestimmungshilfe gingen insgesamt 162 Sendungen ein, wovon es sich bei nur 21 % der eingesandten Tiere um Stechmücken handelte. Wiederum nur eine dieser insgesamt 34 eingesandten Stechmücken gehörte zu einer der beiden einheimischen, für den Laien leicht mit *Ae. albopictus* zu verwechselnden Arten *Ae. geniculatus* und *Culiseta annulata*.

Nach der Bereitstellung der Online-Bestimmungshilfe wurden insgesamt 31 vermeintliche Asiatische Tigermücken eingesandt. Der Anteil an Culiciden und an mit *Ae. albopictus* leicht zu verwechselnden Arten erhöhte sich auf 67,7 % bzw. 12,9 %.

3.2 Laborversuche zur thermalen Ökologie

3.2.1 Eier

3.2.1.1 Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

In Versuch E1 konnte gezeigt werden, dass kurzzeitig suboptimale oder pessimale Temperaturen einen deutlichen Einfluss auf den Entwicklungserfolg von Nicht-Diapauseeiern haben. Dabei war der Anteil vollständig entwickelter Embryonen vom Eialter, der Kühlphasenlänge und der Temperaturstufe abhängig. Als Standardprobe wurden sechs Eiablagestäbchen mit insgesamt 211 Eiern zur kompletten Embryonalentwicklung einer Temperatur von 25 °C ausgesetzt. Alle Embryonen waren vollständig entwickelt und wiesen die in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Kriterien auf.

Temperatur

Dass verschiedene Temperaturen zu unterschiedlichen Ei-Sterberaten führen, wird in der jüngsten Altersgruppe (Eier 6 – 10 h alt) deutlich. Hier hatte bei 7 °C schon die kürzeste Kühlphase von 12 h einen Entwicklungsmisserfolg von 45,5 % zur Folge (Abb. 11). Hingegen fiel dieser Anteil bei einer Temperatur von 13 °C selbst nach der längsten Einwirkzeit von 480 h mit nur 28,1 % sogar geringer aus (Abb. 12). Auch überlebte in der gleichen Altersgruppe bei 7 °C nach 96 h Kühlphase kein Ei, während bei der gleichen Kühlzeit bei 13 °C insgesamt nur 15,8 % fehlentwickelt blieben. Ebenso deutlich ist dieser Zusammenhang anhand der berechneten LT50-Werte zu erkennen. Während in der jüngsten Altersgruppe bei 7 °C eine Kühlphase von 11,2 h ausreicht, damit rein rechnerisch die Hälfte der Eier unvollständig entwickelt bleibt, sind hierfür bei 13 °C ganze 800 h nötig.

Jedoch konnte in der älteren Ei-Altersgruppe (30-34 h) zwischen den beiden Temperaturen bei gleicher Kühlphasenlänge kein größerer Unterschied hinsichtlich der Sterberate festgestellt werden. Und während bei Kühlphasen von 24 h, 48 h und 72 h bei einer Temperatur von 7 °C die Sterberate noch leicht über der Sterberate von 13 °C lag, ist dies bei einer Kühlphasenlänge von 96 h sogar umgekehrt.

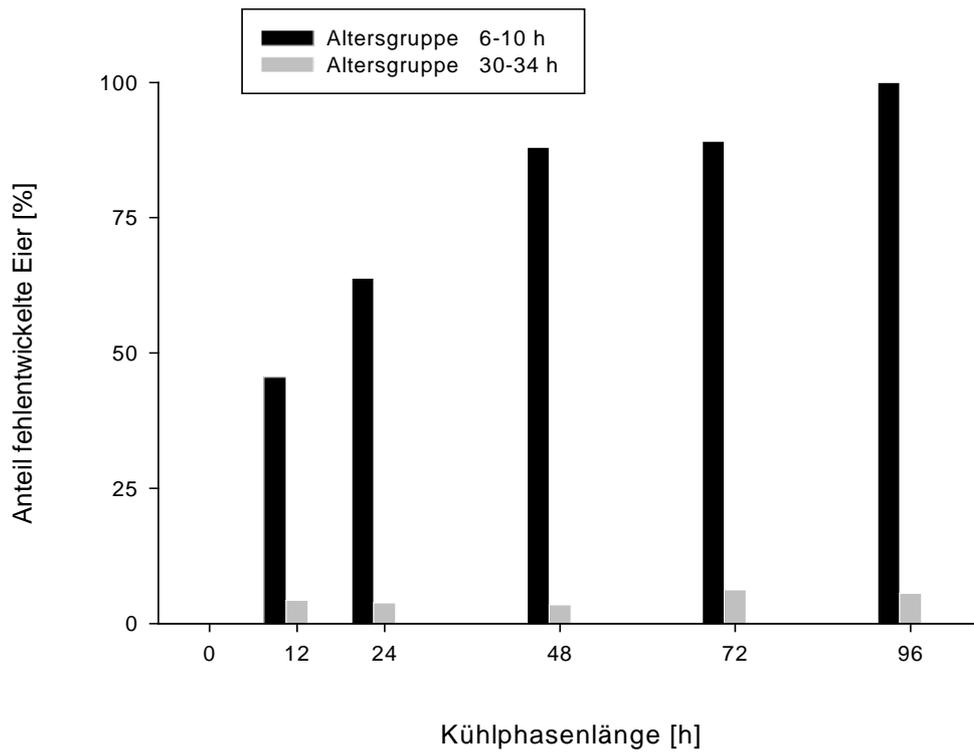


Abbildung 11. Anteil der fehlentwickelten Eier der beiden Altersgruppen nach unterschiedlich langen Kühlphasen bei 7°C.

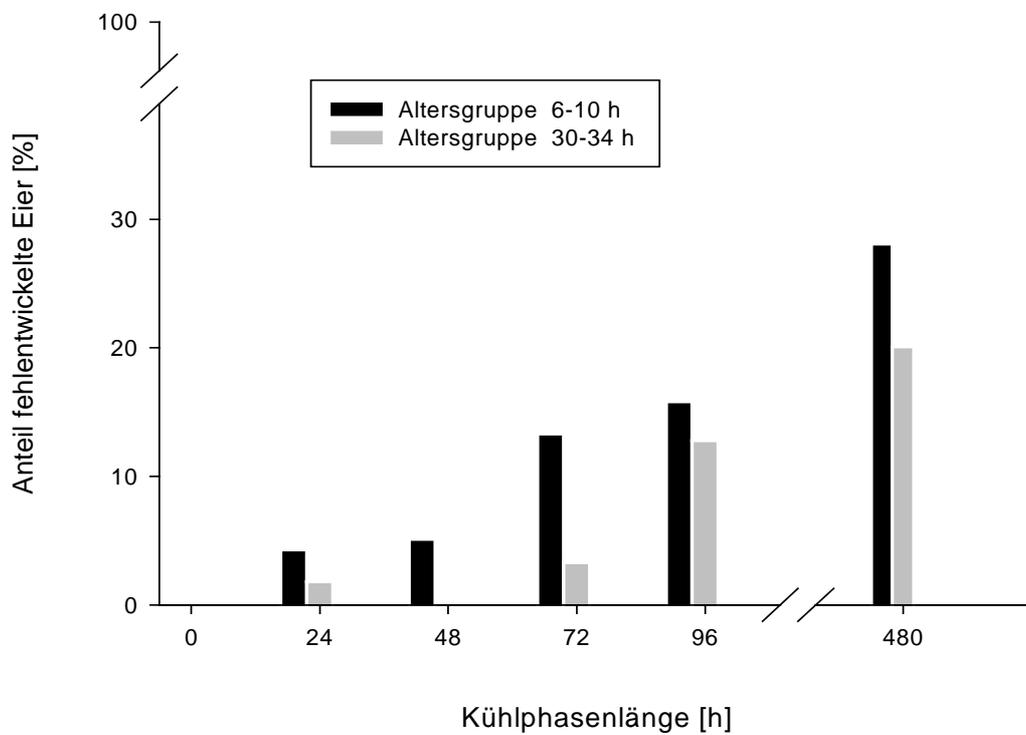


Abbildung 12. Anteil der fehlentwickelten Eier der beiden Altersgruppen nach unterschiedlich langen Kühlphasen bei 13°C.

Eialter

Eier mit einer vorangegangenen Embryonalentwicklung von 30-34 h waren deutlich unempfindlicher gegenüber kühleren Temperaturen als Eier, welche schon 6-10 h nach der Eiablage in die Kühlphase gebracht wurden.

So waren bei 7 °C nach 12 h Kältephase 45,5 % der Eier der jüngeren Altersgruppe fehlentwickelt. Bei 24 h älteren Eiern war dieser Anteil mit 4,3 % nach 12 h Kältephase bei 7 °C deutlich geringer. Und während nach einer Kühlphase von 96 h in der jüngeren Eialtersklasse keines der Eier überlebte, war der Anteil fehlentwickelter Eier in der älteren Altersklasse bei gleicher Kühlphasenlänge mit 5,6 % sehr gering.

Bei 13 °C ist dieser Unterschied nicht so deutlich. Auch wenn hier in der jüngsten Eialtersklasse der jeweils niedrigste Anteil erfolgreich entwickelter Eier je Kühlphase zu finden ist, so fallen die Unterschiede meist nur gering aus. Auch der LT50-Wert von 800 h in der jüngeren Altersgruppe ist nur etwas geringer als der LT50-Wert von 876 h bei der älteren Eiklasse.

Kühlphasenlänge

Einen Zusammenhang von Länge der Kühlphase und Entwicklungserfolg der Eier war am deutlichsten in der jüngeren Eialtersklasse festzustellen. Sowohl bei 7 °C als auch bei 13 °C nahm hier mit zunehmender Einwirkzeit auch der Anteil fehlentwickelter Eier deutlich zu. In der älteren Eialtersklasse war dieser Trend jedoch nur bei 13 °C zu erkennen. Bei 7 °C war hier mit zunehmenden Kühlphasenlängen kein höherer Entwicklungsmisserfolg zu beobachten. Eine Berechnung des LT50-Wertes war daher nicht möglich.

3.2.2 Larven

3.2.2.1 Versuch L1 - Komplette Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen

Entwicklungsdauer

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von *Ae. albopictus* war stark temperaturabhängig. Dabei dauerte bei einer konstanten Temperatur von 31 °C die komplette Larvenentwicklung mit durchschnittlich 116,6 h am kürzesten (Tab. 8). Die längste durchschnittliche Entwicklungsdauer konnte mit 1658 h bei einer Temperatur von 13 °C ermittelt werden.

Tabelle 8. Durchschnittliche Entwicklungsdauer der kompletten Larvenentwicklung, zeitlicher Unterschied zwischen den Geschlechtern und Anteil der Männchen von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Temperatur	Gesamt	Männchen	Weibchen	Diff. Sex	Anteil ♂
	Stunden / SD	Stunden / SD	Stunden / SD		
10 °C	*	*	*	*	*
13 °C	1658±265,9	1522±130,5	1792±74,6	270,0 h	57,1 %
16 °C	611,2±84,8	588,6±74,2	625,4±74,4	36,8 h	55,7%
19 °C	355,2±60,6	339,0±38,5	369,3±71,6	30,3 h	50,2%
22 °C	200,3±29,3	189,8±15,1	207,7±36,5	17,9 h	52,5%
25 °C	152,1±26,4	145,8±19,6	158,9±30,9	13,1 h	52,8%
28 °C	131,1±28,1	123,6±24,1	142,2±30,5	18,6 h	60,0%
31 °C	116,6±22,4	113,0±20,7	120,2±23,6	7,7 h	56,1%
34 °C	141,8±41,8	127,6±17,6	148,8±37,5	21,2 h	61,3%
37 °C	*	*	*	*	*

SD Standardabweichung
* keine erfolgreiche Verpuppung

Insgesamt zeigte sich bei abnehmender Temperatur eine exponentielle Zunahme der Larvenentwicklungsdauer (Abb. 13). So beträgt jeweils der Unterschied zur nächst höheren bzw. tieferen Temperaturstufe im Bereich von 25 °C bis 34 °C maximal 25 h. Zwischen 25 °C und 22 °C ist dieser Unterschied mit 48 h schon doppelt so groß und steigt wiederum zur Temperaturstufe von 19 °C um das Dreifache an. Dadurch liegen die Entwicklungszeiten im Temperaturbereich von 22 °C bis 34 °C recht eng zusammen, wohingegen ab einer Temperatur von 19 °C ein deutlicher Anstieg zu verzeichnen ist.

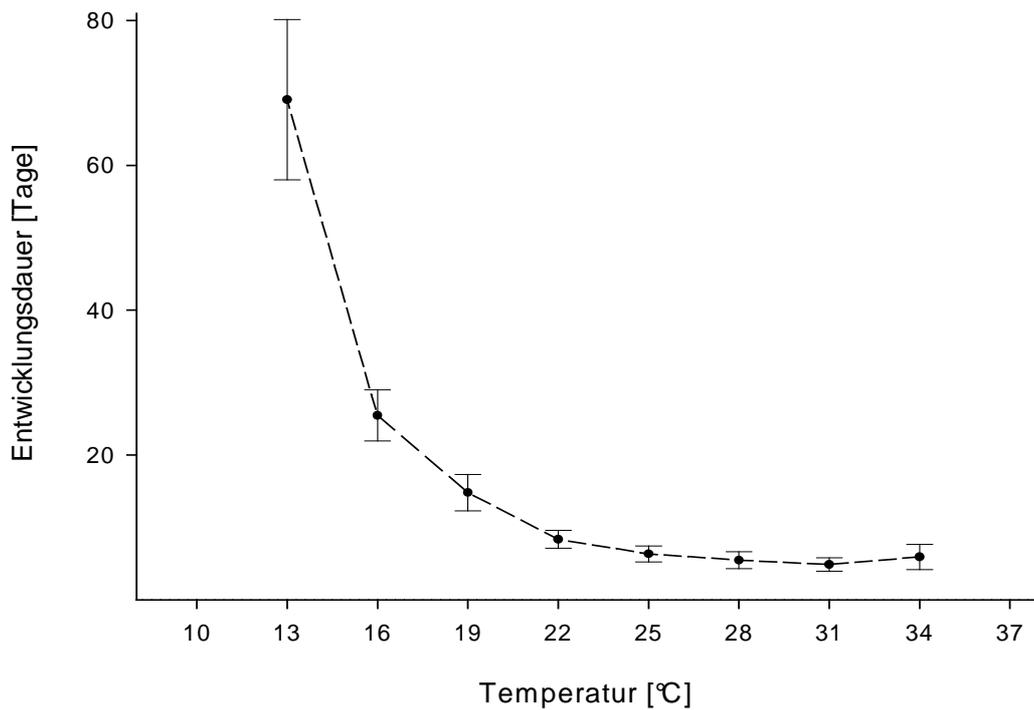


Abbildung 13. Mittlere Entwicklungsdauer von *Ae. albopictus* von Eischlupf bis Verpuppung bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Auch die Spannweite der einzelnen Verpuppungszeitpunkte war deutlich temperaturabhängig. Da bei allen Temperaturen vereinzelt Individuen mit stark verzögerten Entwicklungsgeschwindigkeiten auftraten, wurde diese Spannbreite über den zeitlichen Abstand von der ersten registrierten Puppe bis zu dem Zeitpunkt, zu dem 95 % der insgesamt erfolgten Verpuppungen registriert wurden, gemessen (Abb. 14). Wie auch bei den Entwicklungszeiten nahm dieser Abstand mit zunehmend kühleren Temperaturen ebenfalls zu. Ebenfalls war der jeweilige Unterschied dieses Zeitwertes im Temperaturbereich von 34 °C bis 22 °C noch sehr gering, nimmt ab der Temperaturstufe von 19 °C jedoch deutlich zu. Dieser Zusammenhang drückt sich auch in der Standardabweichung der mittleren Entwicklungszeiten aus. Auch hier ist nach zuvor jeweils geringen Unterschieden eine erste deutliche Zunahme ab der Temperaturstufe 19 °C zu verzeichnen (Tab. 8).

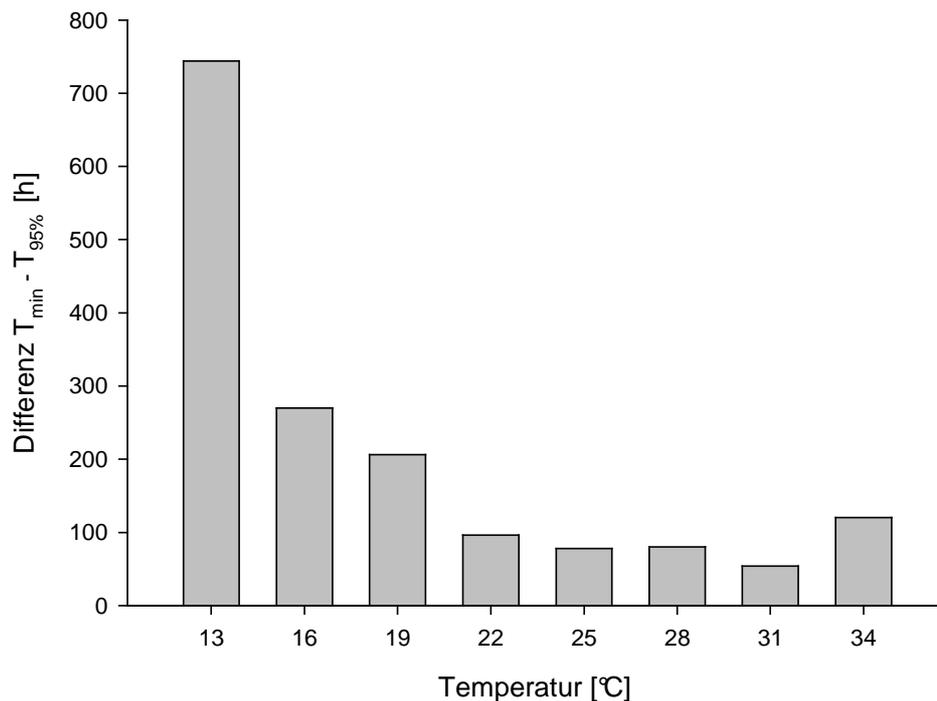


Abbildung 14. Unterschied von der ersten Verpuppung bis zum Zeitpunkt, bei dem 95% der Larven verpuppt waren, bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Geschlechtsspezifische Unterschiede

Männliche Larven wiesen gegenüber weiblichen Larven die kürzeren Entwicklungszeiten auf. Dadurch waren z. B. bei einer Temperatur von 16 °C zu einem Zeitpunkt, bei dem sich insgesamt 50 % der männlichen Larven schon verpuppt hatten, erst 6,7 % der weiblichen Larven verpuppt (Abb. 15). Wiederum waren 99 % der Männchen zu einem Zeitpunkt verpuppt, zu welchem der Anteil verpuppter Weibchen erst 57,9 % betrug. Auch diese zeitliche Differenz zwischen männlichen und weiblichen Larven war stark temperaturabhängig und war bei einer Temperatur von 31 °C mit lediglich 7,7 h am geringsten (Tab. 8). Mit zunehmend kühleren Temperaturen zeigte auch diese zeitliche Differenz eine zunehmende Tendenz und fiel mit 270 h bei einer Temperatur von 13 °C am größten aus. Insgesamt war der Anteil der Männchen bei allen Temperaturen größer und betrug durchschnittlich 55,7 %.

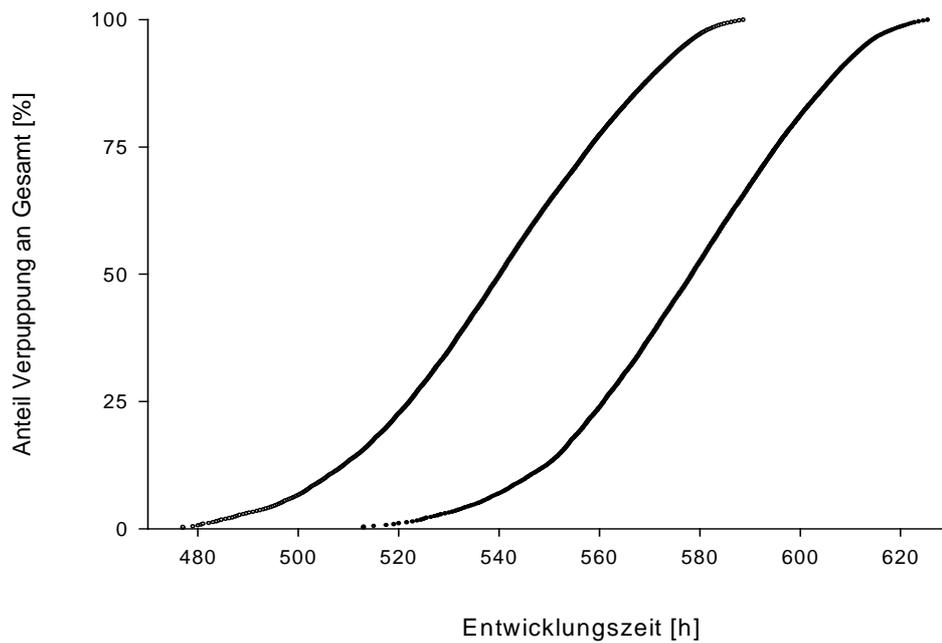


Abbildung 15. Zeitlicher Verlauf des prozentualen Anteils der Verpuppungen von *Ae. albopictus* bei einer konstanten Temperatur von 16 °C während der Larvenentwicklung. Linker Kurvenverlauf Männchen und rechter Kurvenverlauf Weibchen.

Tag und Nachtphasen

Bei mehreren Temperaturstufen konnte der Kontrollrhythmus so gewählt werden, dass er synchron zu den Licht- und Dunkelphasen des Labors verlief. Bei diesen Temperaturstufen war es möglich, den Anteil der jeweils zur Tag- bzw. Nachtphase verpuppten Larven zu ermitteln (Tab. 9). Hierbei zeigte sich kein größerer Unterschied zwischen den einzelnen Kontrollphasen, so dass die Verpuppung mehr oder weniger gleichmäßig über den Tag verteilt erfolgte.

Tabelle 9. Anteil der verpuppten Larven je Tag- bzw. Nachtphase bei verschiedenen Temperaturen.

Temperatur	Nachtphase	Tagphase I	Tagphase II	Tagphase III
	6 h	6 h	6 h	6 h
13 °C	*	*	*	*
16 °C	25,7%	22,9%	25,1%	26,2%
19 °C	**	**	**	**
22 °C	**	**	**	**
25 °C	27,1%	27,1%	22,7%	23,7%
28 °C	**	**	**	**
31 °C	27,8%	20,6%	23,7%	28,9%
34 °C	28,0%	29,0%	20,4%	22,6%

* Kontrollrhythmus zu groß für Auswertung

** Kontrollrhythmus und Lichtphasen asynchron

Temperatur-Entwicklungsrate-Modelle

Auf der Basis des nichtlinearen Temperaturmodells konnte für das Larvenwachstum von *Ae. albopictus* ein unterer Entwicklungsnulppunkt (T_{\min}) von 11,56 °C berechnet werden (Abb. 16). Mit zunehmenden Temperaturen oberhalb dieses Nullpunktes nimmt die Entwicklungsrate zu und erreicht ein Maximum (T_{opt}) bei 31,42 °C. Mit weiter zunehmenden Temperaturen fällt die Entwicklungsrate wiederum auf einen oberen Entwicklungsnulppunkt (T_{\max}) von 36,99 °C ab.

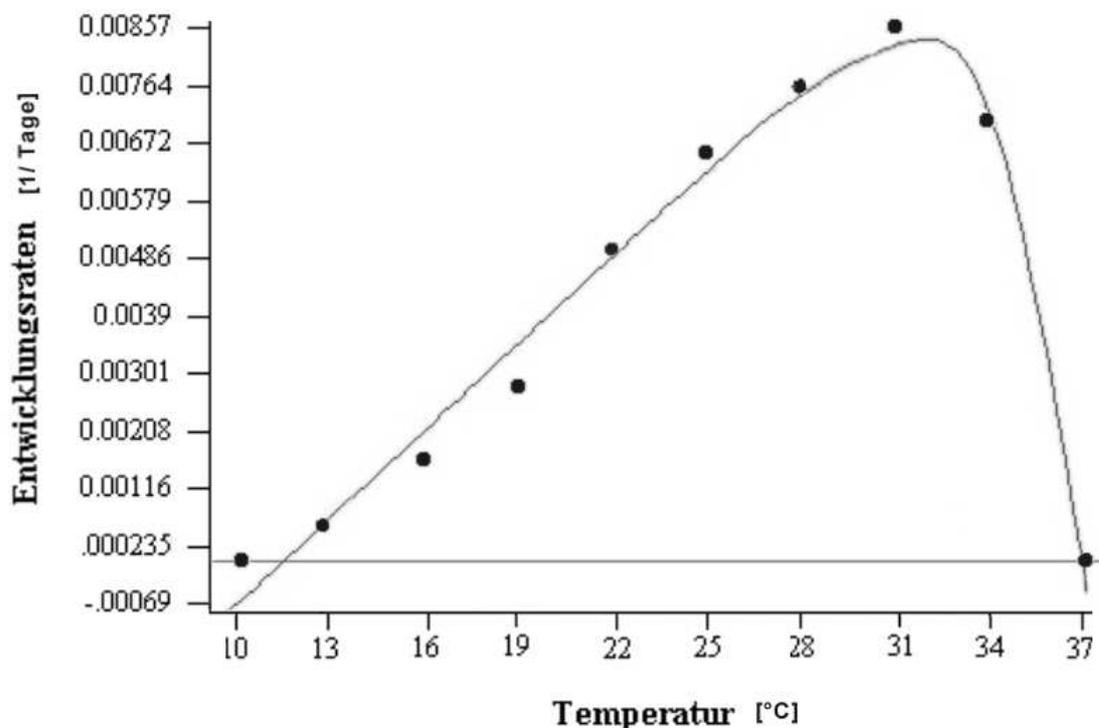


Abbildung 16. Entwicklungsraten der kompletten Larvenentwicklung von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Nichtlineare Regression nach Logan et al. (1976) modifiziert von Lactin et al. (1995). Temperaturextreme: T_{\max} : 36,99 °C, T_{opt} : 31,42 °C und T_{\min} : 11,56 °C.

Für das lineare Temperaturmodell wurde ein Temperaturbereich von 13 °C bis 31 °C verwendet (Abb. 17). Durch den berechneten Schnittpunkt der linearen Regression ($R^2=0,987$) mit der x-Achse ergibt sich ein unterer Entwicklungsnulppunkt von $12,1 \pm 0,2$ °C und eine thermale Konstante von $88,5 \pm 4,5$ °T.

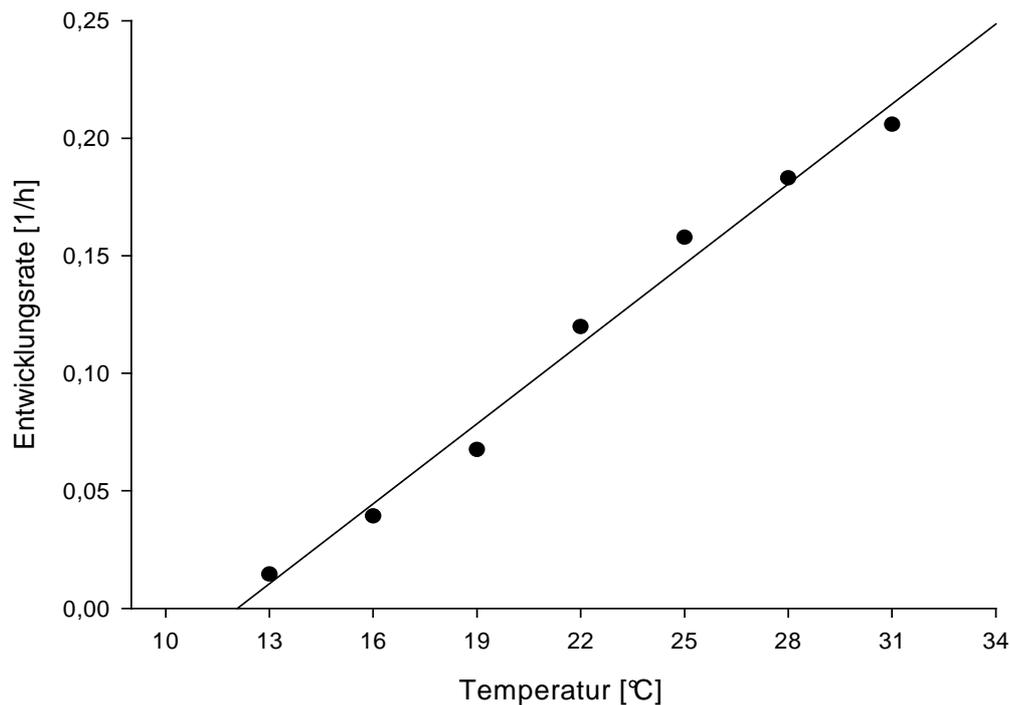


Abbildung 17. Entwicklungsraten der kompletten Larvenentwicklung von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnullpunktes.

Sterberaten und Schlupferfolg der Imagines

Innerhalb eines Temperaturbereichs von 13 °C bis 34 °C war eine komplette Larvenentwicklung von Erstlarven bis zur Verpuppung möglich (Tab. 10). Bei einer Temperatur von 37 °C konnte keine komplette Larvenentwicklung abgeschlossen werden, ein Teil der Larven entwickelte sich jedoch bis zum Zweitlarvenstadium. Die letzte Larve bei dieser Temperaturstufe verstarb nach 288 h. Hingegen verstarben bei einer Temperatur von 10 °C alle eingesetzten Larven ohne erkennbares Wachstum noch während des ersten Larvenstadiums.

Im Temperaturbereich von 19 °C bis 31 °C kam es lediglich zu geringen Sterberaten, so dass zwischen 97,5 % und 99,5 % der eingesetzten Erstlarven bis zur Verpuppung überlebten. Die Verpuppungsraten innerhalb der angrenzenden Temperaturbereiche 34 °C und 16 °C waren leicht verringert, blieben aber statistisch unauffällig. Hingegen war bei einer Temperatur von 13 °C mit lediglich 34 % die Verpuppungsrate signifikant geringer.

Tabelle 10. Verpuppungsrate von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Temperatur	Anzahl Larven (Ansätze)	Verpuppungsrate
		% / SD
10 °C	200 (2)	0
13 °C	300 (3)	34,0 ± 11,1
16 °C	300 (3)	95,7 ± 1,5
19 °C	200 (2)	97,5 ± 0,7
22 °C	200 (2)	99,0 ± 0
25 °C	600 (6)	99,0 ± 1,3
28 °C	200 (2)	99,5 ± 0,7
31 °C	200 (2)	98,0 ± 0
34 °C	200 (2)	90 ± 4,2
37 °C	200 (2)	0

SD Standardabweichung

Die Temperatur, welcher die Larven während ihrer kompletten Entwicklung von Schlupf bis zur Verpuppung ausgesetzt waren, hatte trotz anschließender kompletter Puppenentwicklung unter optimalen Standardbedingungen einen deutlichen Einfluss auf den Schlupferfolg der späteren Puppen (Tab. 11).

Im Temperaturbereich von 19 °C bis 31 °C konnte jedoch kein auffällig hoher Schlupfmisserfolg festgestellt werden. Aus 98 % bis 100 % der Puppen schlüpften flugfähige Imagines. Nur vereinzelt waren innerhalb dieses Bereiches andere Schlupfmodifikationen festzustellen.

Tabelle 11. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) nach Larvenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen und Puppenentwicklung bei 25 °C. In letzter Spalte prozentualer Anteil der flugfähigen Imagines mit Berücksichtigung der Larvensterberate (A).

Temperatur	A	P+/P-	Fehlschlupf	NPF	(A)
13 °C	6,9 %	91,1 %	1,0 %	1,0 %	2,3 %
16 °C	93,1 %	4,3 %	0,6 %	2 %	89,1 %
19 °C	98,9 %	0,5 %	0 %	0,5 %	96,5 %
22 °C	100 %	0 %	0 %	0 %	99 %
25 °C	99,2 %	0,5 %	0,3 %	0 %	98,2 %
28 °C	98,0 %	1,0 %	1,0 %	0 %	97,0 %
31 °C	99,0 %	0 %	1,0 %	0 %	97,0 %
34 °C	70,3 %	9,9 %	6,6 %	13,2 %	63,3 %

Bei 16 °C schlüpften mit 93,1 % der verwendeten 1214 Puppen insgesamt deutlich weniger flugfähige Imagines. Zuzüglich der direkten Larvensterblichkeit während der Kühlphase konnten sich auf dieser Temperatur 89,1 % der Larven erfolgreich zu flugfähigen Imagines entwickeln. Bei 13 °C setzt sich der anfängliche Trend eines erhöhten Schlupfmisserfolges bei kühlerer Temperatur stark fort. Nur aus 6,9 % der Puppen bzw. insgesamt 2,3 % der eingesetzten Larven konnten erfolgreich flugfähige Tiere schlüpfen. Dabei hatten mit 91,1 % die beiden Puppenmerkmalsausprägungen (P+ und P-) den eindeutig höchsten Anteil der Merkmalsausprägungen am Schlupfmisserfolg.

In Abbildung 18 ist der Anteil der Puppen mit Schlupfmisserfolg für je ein Viertel der Gesamtkontrollzeit bei verschiedenen Temperaturen aufgetragen. Vergingen z. B. vom Auftreten der ersten bis zur letzten Puppe insgesamt acht Kontrollzyklen, so würde die erste Säule einer Temperaturstufe den Anteil der Schlupfmisserfolge der ersten beiden Kontrollen anzeigen. In der letzten Säule (4/4) befinden sich somit die Werte der Individuen, welche sich zuletzt verpuppt hatten bzw. am längsten in der larvalen Kühlphase verweilten.

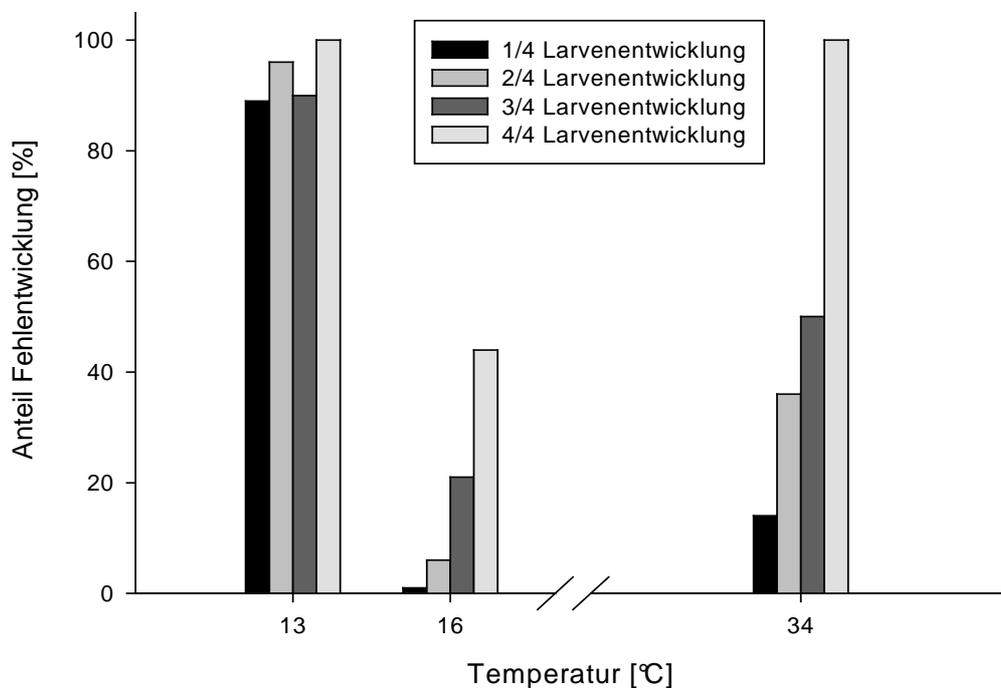


Abbildung 18. Puppen-Fehlentwicklung und Schlupfmisserfolg der Imagines bei 25 °C nach Larvenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Unterteilung nach ¼-Zeitphasen der Larvenentwicklung.

Sowohl bei den Temperaturen 34 °C und 16 °C ist mit zunehmender Larvenentwicklungszeit ein klarer Anstieg des Schlupfmisserfolgs festzustellen. So konnten sich aus den Larven, welche am kürzesten auf 16 °C verweilten, aus nur 0,9 % der späteren Puppen lediglich flugunfähige Imagines entwickeln. Bei den Puppen mit der langsamsten Larvenentwicklung war dieser Anteil mit 43,2 % deutlich höher.

Auch bei einer Temperatur von 34 °C schafften es nur 14,3 % der Puppen des ersten Kontrollviertels nicht, sich bis zur flugfähigen Imago zu entwickeln. Bei den Puppen des letzten Kontrollviertels betrug dieser Anteil schon 100 %.

Bei 13 °C lässt sich dieser Trend nur vermuten, da mit 89,5 % der Schlupfmisserfolg im ersten Kontrollviertel schon sehr hoch ausfällt. Trotzdem schaffte es auch hier keine der Puppen mit den längsten Larvenentwicklungszeiten, sich zur flugfähigen Imago zu entwickeln.

3.2.2.2 Versuch L2 – Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen

Eine erfolgreiche Verpuppung konnte bei *Ae. albopictus* innerhalb eines Temperaturbereiches von 37 °C bis 10 °C nachgewiesen werden (Tab. 12). Lediglich bei 7 °C schaffte es keine der Viertlarven, sich erfolgreich zu verpuppen. 138 h nach Erreichen

Tabelle 12. Anzahl der verwendeten Viertlarven, Anteil der erfolgreichen Verpuppungen, Auftreten der ersten und letzten Puppe und Zeitspanne der Verpuppungen bei verschiedenen Temperaturen.

Temperatur	Viertlarven		Puppen		
	Anzahl	Anteil	Erste Puppe	Letzte Puppe	Differenz erste – letzte Puppe
7 °C	50	0 %	-	-	-
10 °C	100	16 %	24 h	336 h	312 h
13 °C	100	97 %	6 h	264 h	258 h
16 °C	100	100 %	6 h	174 h	168 h
19 °C	50	98 %	6 h	90 h	84 h
22 °C	50	100 %	6 h	78 h	72 h
25 °C	150	99 %	6 h	54 h	48 h
28 °C	50	100 %	6 h	48 h	42 h
31 °C	50	100 %	6 h	36 h	30 h
34 °C	50	96 %	6 h	48 h	42 h
37 °C	50	98 %	6 h	48 h	42 h

der Versuchstemperatur waren 100 % der eingesetzten Viertlarven bei dieser Temperatur gestorben.

Im Temperaturbereich von 37 °C bis 13 °C konnten keine auffällig erhöhten Sterberaten registriert werden. Kam es zu Sterbeereignissen, waren es maximal zwei bis drei Individuen bzw. drei bis vier Prozent der Larven pro Ansatz. Die höchste Sterberate zeigte sich bei 10 °C. Hier erreichten nur 16 % der eingesetzten Viertlarven das Puppenstadium. Während bei 10 °C die erste Verpuppung erst 18 h bis 24 h nach Erreichen der Versuchstemperatur erfolgte, war dies bei allen anderen Temperaturen schon nach 6 h der Fall. Der Zeitraum von der ersten bis zur letzten Puppe war bei 31 °C mit 30 h am kürzesten und mit 312 h bei 10 °C am längsten.

Die Temperatur während der Viertlarvenentwicklung und Verpuppung hatte einen eindeutigen Einfluss auf die spätere Puppenentwicklung und den Schlupf der Imagines, obwohl beides komplett bei Standardtemperatur erfolgte. Im Temperaturbereich von 16 °C bis 31 °C lag der Anteil erfolgreich geschlüpfter, flugfähiger Imagines zwischen 98 % und 100 % (Abb.19). Ober- und unterhalb dieses Temperaturbereiches fiel der Anteil erfolgreich geschlüpfter Imagines stark ab.

Bei 13 °C konnten aus nur 59,8 % der Puppen flugfähige Imagines schlüpfen. Insgesamt 25,8 % der Puppen verstarben in einem frühen (P+) oder späten (P-) Puppenstadium. Den eingeleiteten Imaginalschlupf konnten vier Prozent der Puppen nicht erfolgreich beenden (A+HT, A+HS, A+HB/E). Bei 12,3 % der Individuen konnte der Imaginalschlupf zwar abgeschlossen werden, aufgrund der fehlenden Vitalität oder wegen Flugfähigkeit musste dieser Anteil jedoch als nicht-populationsfähig (A+, A-, Af) gewertet werden. Mit 7,2 % waren davon gut die Hälfte Imagines, welche unmittelbar nach erfolgreichem Schlupf reglos auf der Wasseroberfläche verweilten und starben (A+).

Nach einer vorangegangenen Verpuppungstemperatur von 10 °C verstarben trotz optimaler Standardtemperatur während der Puppenentwicklung alle Puppen in einem frühen Stadium (P+). Bei einer Vortemperatur von 34 °C schlüpfen noch aus 75 % der Puppen flugfähige Imagines, wohingegen der Anteil der während der Puppenentwicklung verstorbenen Individuen 20,8 % ausmachte. Weitere 4 % starben während des Schlüpfens und 2,1 % waren nach dem Schlupf populationsunfähig.

Bei einer Temperatur von 37 °C betrug der Anteil erfolgreich geschlüpfter Imagines nur noch 10,2 %. Alle anderen Individuen, 89,8 %, verstarben noch während der frühen Phase der Puppenentwicklung (P+).

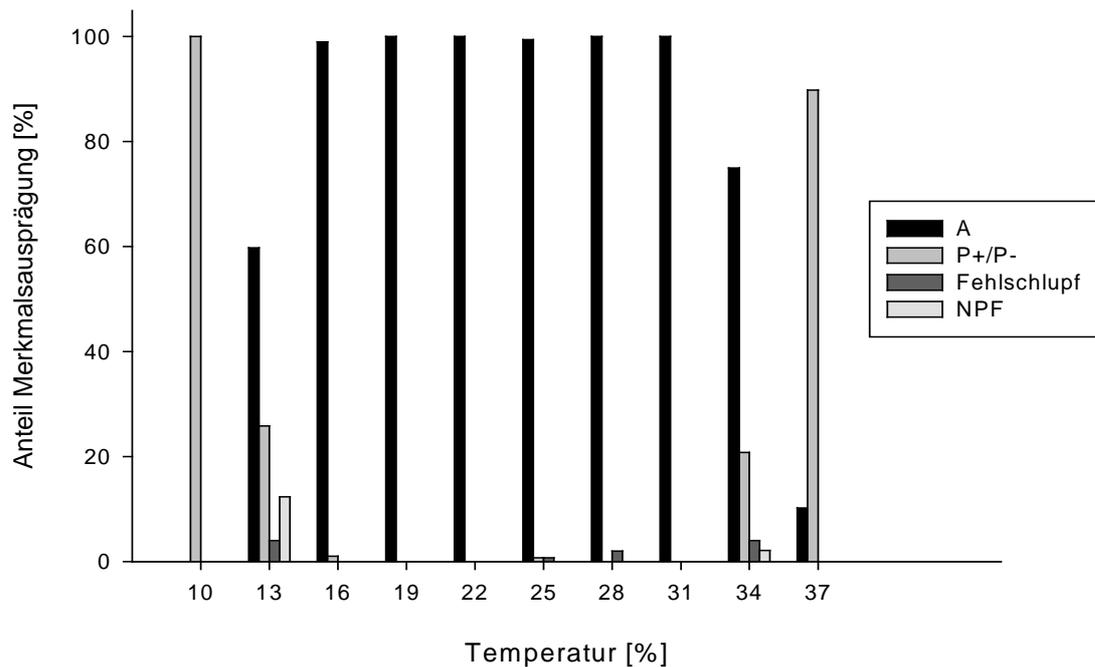


Abbildung 19. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen an der Puppenentwicklung und am Imaginalschlupf bei 25 °C nach teilweiser Viertlarvenentwicklung und Verpuppung bei verschiedenen Temperaturen.

A	Erfolgreich geschlüpfte Imago
P+/P-	Während der Puppenphase oder der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes verstorben
Fehlschlupf	Während des Imaginalschlupfes verstorben
NPF	Erfolgreich geschlüpfte, aber nicht populationsfähige Imago

Um einschätzen zu können, ob die nachhaltige Schädigung der Puppen eine Folge des negativen Temperatureinflusses während der Viertlarvenentwicklung oder der Verpuppung ist, wurde der Anteil der Puppenfehlentwicklung für je ein Viertel der Gesamtkontrollzeit in Abbildung 20 dargestellt. Vergingen z. B. vom Auftreten der ersten bis zur letzten Puppe insgesamt acht Kontrollzyklen, so würde im ersten Kontrollviertel (1/4) der Anteil des Schlupfmisserfolges der ersten beiden Kontrollen zu finden sein. Im letzten Kontrollviertel (4/4) befinden sich somit die Werte der Viertlarven, welche sich zuletzt verpuppt hatten bzw. am längsten in der Kühlphase verweilt haben. Der Temperaturbereich von 16 °C bis 31 °C mit insgesamt nur vier Schlupfmisserfolgen wurde außer Betracht gelassen.

Bei 13 °C zeigte sich mit 25,9 % der niedrigste Fehlentwicklungsanteil im ersten Kontrollviertel. Ein deutlich ansteigender Trend des Fehlentwicklungsanteils war aber nicht festzustellen. So lag bei den Larven mit längster Kühlphase im letzten Kontrollviertel dieser Anteil zwar am höchsten, aber lediglich bei 48 %.

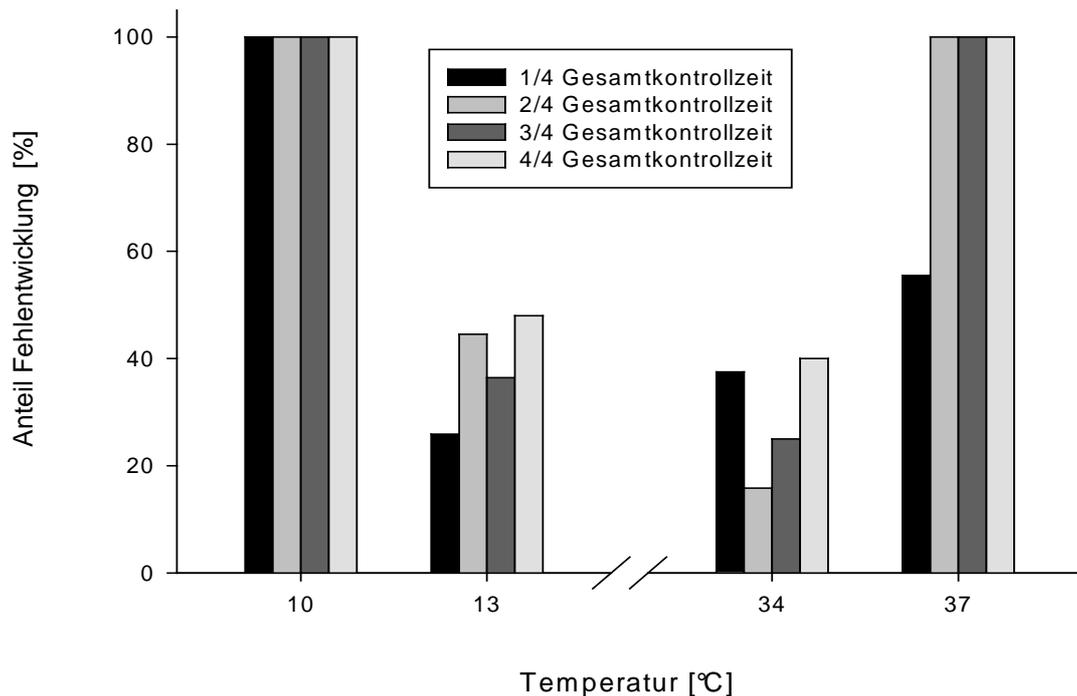


Abbildung 20. Puppen-Fehlentwicklung und Schlupfmisserfolg der Imagines je Kontrollviertel bei Viertlarvenentwicklung und Verpuppung bei verschiedenen Temperaturen sowie Puppenentwicklung bei 25 °C. Unterteilung nach 1/4-Zeitphasen der Gesamtkontrollzeit.

Auch bei 37 °C konnte der geringste Anteil an fehlentwickelten Puppen (55,5 %) im ersten Kontrollviertel nach der kürzesten Viertlarven-Entwicklungsdauer festgestellt werden. Alle Puppen der späteren Kontrollviertel konnten ihre Entwicklung nicht vollenden. Bei einer Temperatur von 34 °C wiesen das erste und das letzte Kontrollviertel mit 47,5 % bzw. 40 % einen ähnlich hohen Anteil auf.

3.2.2.3 Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Sterberaten

Die durch kurzzeitige Temperatureinflüsse hervorgerufenen Sterberaten von *Ae. albopictus*-Larven zeigten eine deutliche Abhängigkeit von Larvenstadium, Temperatur und Dauer des Temperatureinflusses. Die Sterberaten der Standardansätze bei 25 °C waren unauffällig und rangierten im Bereich von 0 % bis maximal 2 %. Der größte Teil der Larven verstarb unmittelbar während der Kältephasen bzw. während der Akklimatisierungsphase nach dem Ende der Kältephasen. Etwa 10 % der Tiere verstarben erst im späteren Verlauf der Larvenentwicklung bei Standardtemperatur noch vor der

Verpuppung. Sehr oft waren diese Larven sehr vital, zeigten aber keinerlei Wachstum und verblieben bis zu ihrem Tod mehrere Tage auf einer Entwicklungsstufe. Für die Berechnung der Sterberaten wurden Larven, welche sich erfolgreich verpuppten, als Überlebende angesehen.

Temperatur

Der Einfluss der Temperatur auf die Sterberate war deutlich negativ korreliert. So erhöhte sich bei nahezu allen Larvenstadien im unteren Temperaturbereich der LT_{50} -Wert mit jeder höheren Temperaturstufe (Tab. 13). Nur bei den Erstlarven war der Zeitraum, innerhalb welchem theoretisch 50 % der Larven sterben, bei 10 °C und 13 °C mit 1026 h und 1018 h nahezu identisch.

Tabelle 13. LT_{50} -Werte der verschiedenen Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

	Erstlarven	Zweitlarven	Drittlarven	Viertlarven
1 °C	27,8 h	21,5 h	17,4 h	17,6 h
4 °C	56,5 h	43,8 h	23,9 h	32,5 h
7 °C	153,7 h	67,5 h	40,4 h	48,7 h
10 °C	1026 h	399 h	411 h	421 h
13 °C	1018 h	1050 h	764 h	799 h
37 °C	34,1 h	41,9 h	33,7 h	16,4 h

In Abbildung 21 ist der mittlere LT_{50} -Wert aller vier Larvenstadien gegen die Temperatur aufgetragen. Sehr auffällig ist der 7,3-fache Anstieg des LT_{50} -Wertes zwischen den Temperaturen 7 °C und 10 °C von 77,6 h auf 564 h. Wogegen sich im Temperaturbereich von 1 °C, 4 °C und 7 °C der LT_{50} -Wert mit 21,1 h, 39,2 h und 77,6 h jeweils nur ungefähr verdoppelt. Auch oberhalb von 10 °C steigt der LT_{50} -Wert nur um das 1,4-fache auf 799 h bei 13 °C. Isoliert steht am anderen Ende des untersuchten Temperaturbereiches die Temperaturstufe 37 °C. Hier erreicht nach einer Einwirkzeit von durchschnittlich 31,5 h die Hälfte der Larven nicht das Puppenstadium.

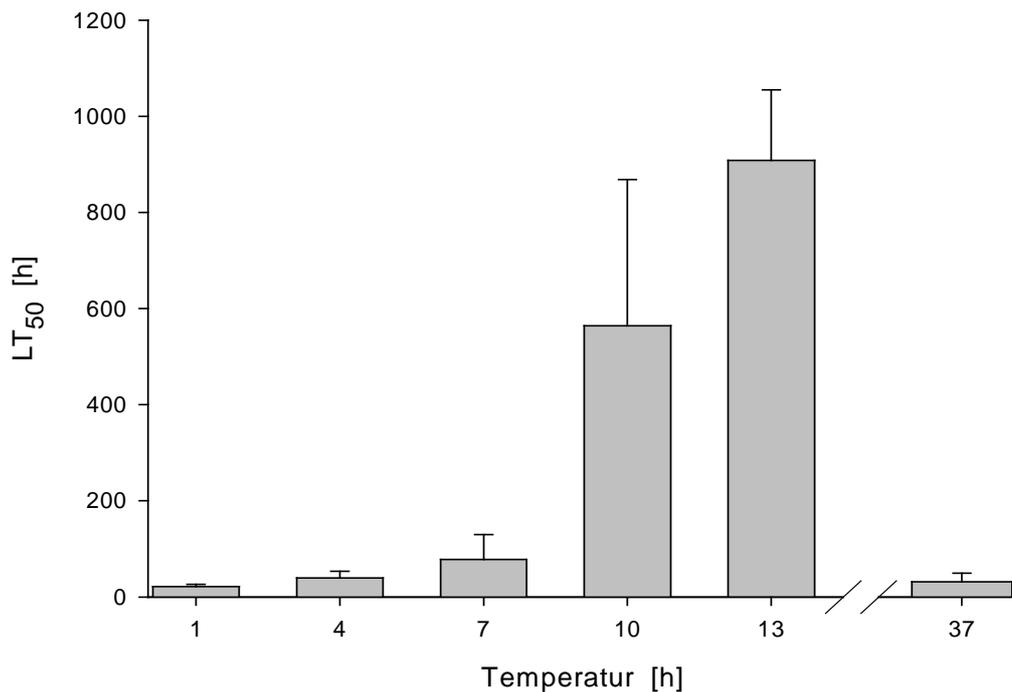


Abbildung 21. Mittlere LT_{50} -Werte der vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

In Abbildung 22 ist die mittlere Steigung der linearen Regression der Kühlzeit zur Sterberate aller vier Larvenstadien gegen die Temperatur aufgetragen. Die größte durchschnittliche Steigung konnte bei einer Temperatur von 1 °C bestimmt werden. Dies bedeutet, dass bei dieser Temperatur der größte Anstieg der Sterberate pro zusätzlicher Zeiteinheit der Kühlphase zu verzeichnen ist. Mit steigenden Temperaturen nimmt die Steigung von 1 °C bis 10 °C stetig ab. Hingegen war mit 0,0008 die Steigung bei 13 °C gegenüber 10 °C mit 0,0012 nahezu gleich.

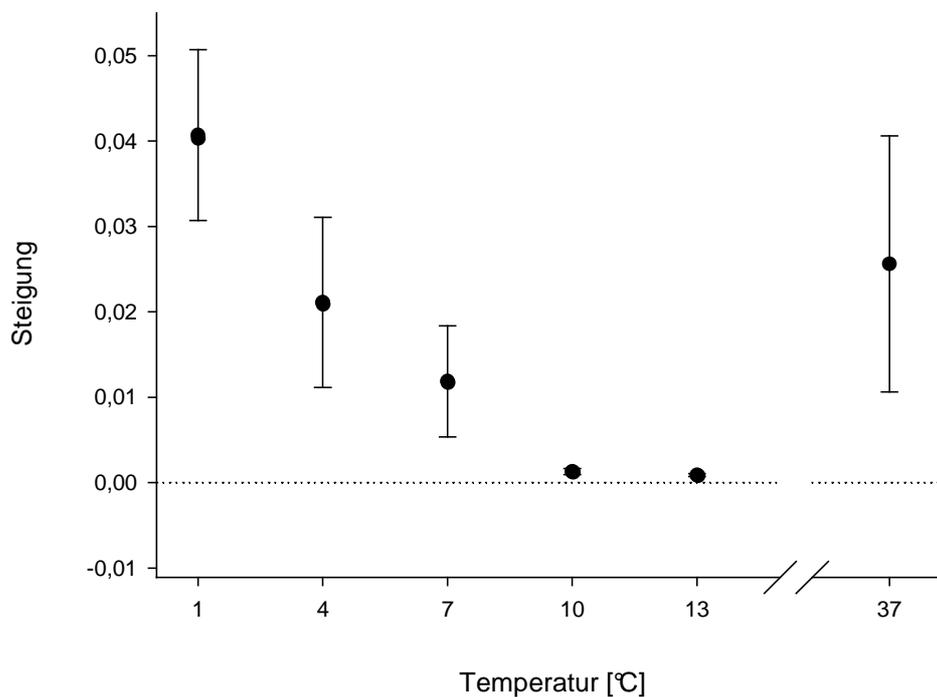


Abbildung 22. Mittlere Steigung der linearen Regression (Mortalität/Kühlzeit) aller vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

Larvenstadium

Erstlarvenstadien waren meist deutlich unempfindlicher gegenüber kühlen Temperaturen als ältere Larvenstadien (Tab. 13). Lediglich bei 13 °C lag der LT_{50} -Wert des zweiten Larvenstadiums geringfügig höher. Gegenüber den Dritt- und Viertlarven zeigten Zweitlarven aber stets die deutlich höheren LT_{50} -Werte. Zweitlarven wiesen meist die zweithöchsten LT_{50} -Werte auf. Hier lag der LT_{50} -Wert nur bei 10 °C um einige Stunden niedriger als bei den Dritt- und Viertlarven. Bei den Drittlarvenstadien konnten bis auf die Temperaturstufe von 10 °C die niedrigsten LT_{50} -Werte ermittelt werden.

Die bei den niedrigen Temperaturen vorhandenen Trends konnten bei 37 °C nicht gefunden werden. So waren Zweitlarven deutlich unempfindlicher gegenüber wärmeren Temperaturen als Erstlarven. Insgesamt konnte eine mit dem Larvenalter linear zunehmende Empfindlichkeit gegenüber pessimalen bzw. suboptimalen Temperatureinflüssen festgestellt werden. Lediglich bei 10 °C und 37 °C lag der Regressionskoeffizient mit 0,756 bzw. 0,735 nur knapp unterhalb des für einen stark linearen Zusammenhang geforderten Interpretations-Grenzwertes von 0,800 (Lorenz 1988).

Zeitlich unterbrochene Kälteeinflüsse

Die Sterberaten der Ansätze mit einem Wechsel von Kühl- und Standardtemperaturphasen unterschieden sich deutlich von den Sterberaten der Versuche mit einmaliger Kühlphase. Es ist zu beachten, dass während der Standardphasen eine Entwicklung der anfänglich eingesetzten Zweitlarven stattfand. Daher waren auch das Dritt- und teilweise das Viertlarvenstadium in den späteren Kühlphasen betroffen.

Bei 1 °C konnte nach fünf Tagen mit einer täglichen Kühlphase von 12 h und somit einer Gesamtkühlzeit von 60 h eine mittlere Sterberate von 35 % ermittelt werden (Tab.14). Hingegen ergab z. B. schon eine einmalige Kühlphase von 36 h bei den Zweit- und Drittlarvenstadien Sterberaten von 92 % und 100 %.

Tabelle 14. Sterberaten der Larven nach verschiedenen großen Anteilen der täglichen Kühl- und Standardphasen bei 1 °C.

Gesamt- kühlphase	Täglicher Anteil		Anzahl Kühlphasen	Larven- stadium	Sterberate [%]
	Kühlphase	Standardphase			
0 h	-	24 h	-	1-4	0±0
60 h	12 h	12 h	5x	2-3	35,0±15,6
36 h	24 h	-	1x	2	92±5,6
				3	100±0

Bei 4 °C war es möglich, aufgrund der größeren Anzahl an untersuchten Kühlzeiten die Anzahl der Kühlphasen bzw. die Gesamtkühlzeit zu berechnen, bei welcher die Hälfte der Larven stirbt (Abb. 23). Als Vergleichswert wurde der mittlere LT_{50} -Wert der Zweit-, Dritt- und Viertlarvenstadien der Versuche mit einmaliger Kühlphase berechnet. Dieser betrug 33,4 h. Schon deutlich mehr als doppelt so hoch war mit 84,8 h der errechnete LT_{50} -Wert bei einer täglichen Kühlphase von 12 h. Wurde die tägliche Kühlphase auf 6 h verkürzt, war dieser Unterschied noch deutlicher. Der ermittelte LT_{50} -Wert war mit 144,7 h fast fünfmal so hoch wie bei durchgehender Kühlphase. Dies entspräche 24,1 Kühlphasen bzw. Tagen mit einer täglichen Kühlphase von 6 h bei 4 °C.

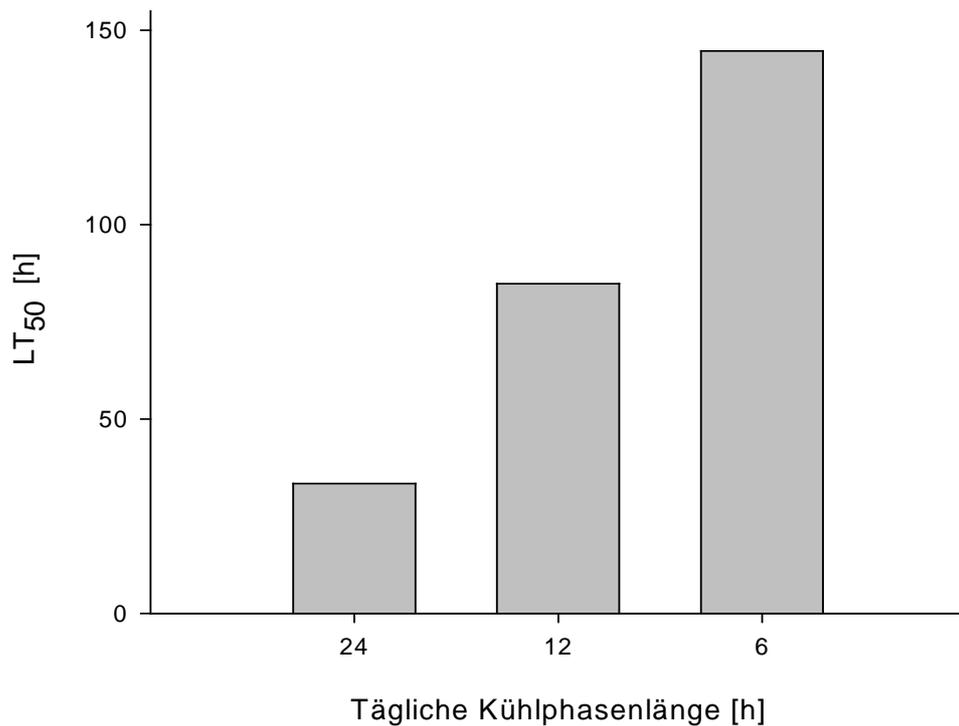


Abbildung 23. LT₅₀-Werte bezogen auf die Gesamtkühlzeit bei verschiedenen täglichen Kühlphasenlängen bei einer Temperatur von 4 °C.

Restentwicklungsdauer

Die Temperatur und die Länge der Kühlphasen hatten einen signifikanten Einfluss auf die durchschnittliche Restentwicklungsdauer der Larven. Als Restentwicklungsdauer wurde die Zeit nach der Kühlphase bei Standardtemperatur bis zur Verpuppung angesehen. Im Temperaturbereich von 1 °C bis 7 °C waren die Entwicklungszeiten der Standardproben deutlich kürzer und meist auch signifikant unterschiedlich zu nahezu allen Proben mit unterschiedlich langem Temperatureinfluss. Nur bei 4 °C dauerte die Entwicklung der Viertlarven bei der Standardprobe und den Proben mit einem Temperatureinfluss von 12 h und 24 h annähernd gleich lange. Aufgrund der kurzen Restentwicklungszeit fiel aber der zeitliche Entwicklungsunterschied bei den Viertlarven allgemein geringer aus. So war auch keiner der durch den Kälteeinfluss hervorgerufenen zeitlichen Unterschiede bei den Viertlarven signifikant vom Standard verschieden (Tab. 15).

Tabelle 15. Einfluss der temporären Versuchstemperatur auf die Restentwicklungsdauer der verschiedenen Larvenstadien bei Standardtemperatur.

	Erstlarven	Zweitlarven	Drittlarven	Viertlarven
1 °C	(▲)	(▲)	(▲)	(↑)
4 °C	[↑]	(▲)	(▲)	(↑)
7 °C	[▲]	(▲)	[▲]	[↑]
10 °C	↑	(▲)	(▼)	↓

- ▲ = signifikante Verlängerung der Entwicklungsdauer
▼ = signifikante Verkürzung der Entwicklungsdauer
↑ = nicht-signifikante Verlängerung der Entwicklungsdauer
↓ = nicht-signifikante Verkürzung der Entwicklungsdauer
() = stark linearer Trend der Veränderung der Entwicklungsdauer
[] = schwach linearer Trend der Veränderung der Entwicklungsdauer

Die Verlängerung der mittleren Entwicklungsdauer zeigte im Temperaturbereich von 1 °C bis 7 °C bei allen Larvenstadien einen meist stark linearen Zusammenhang zwischen Kühlphasenlänge und Entwicklungsdauer. Nur in vier Fällen lag der Korrelationskoeffizient geringfügig unterhalb des für einen stark linearen Zusammenhang geforderten Interpretations-Grenzwertes von 0,800 (Lorenz 1988). Als Beispiel ist in Abbildung 24 die durchschnittliche Entwicklungsdauer bei 25 °C der überlebenden Erstlarven nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen von 1 °C abgebildet.

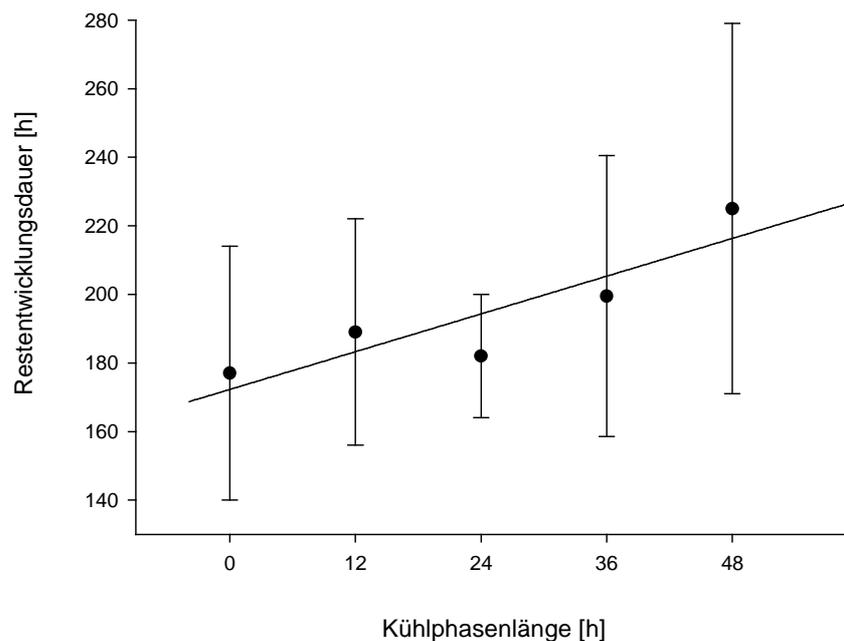


Abbildung 24. Durchschnittliche Restentwicklungsdauer der überlebenden Erstlarven bei 25 °C nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen bei 1 °C.

Bei einer Temperaturstufe von 10 °C war ein Unterschied der Entwicklungsdauer von Standardprobe und Proben mit Temperatureinfluss nur bei Zweitlarven und einer sehr langen Kühlphase von 456 h und 672 h zu erkennen. Die Larven aller anderen Proben benötigten auf dieser Temperaturstufe gegenüber dem Standard nur unwesentlich mehr oder sogar weniger Zeit um ihre Entwicklung abzuschließen. So konnte eine positive Steigung der Entwicklungszeit-Kühlphasenlängen-Regression nur bei Erst- und Zweitlarven gefunden werden. Bei den beiden älteren Larvenstadien nahm die Entwicklungszeit mit zunehmendem Temperatureinfluss ab. Auch war der Korrelationskoeffizient bei Erst- und Viertlarven mit 0,152 bzw. 0,361 recht gering. Ein linearer Zusammenhang kann daher ausgeschlossen werden. In Abbildung 25 sind die durchschnittlichen Entwicklungszeiten der überlebenden Drittlarven bei 25 °C nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen von 10 °C abgebildet.

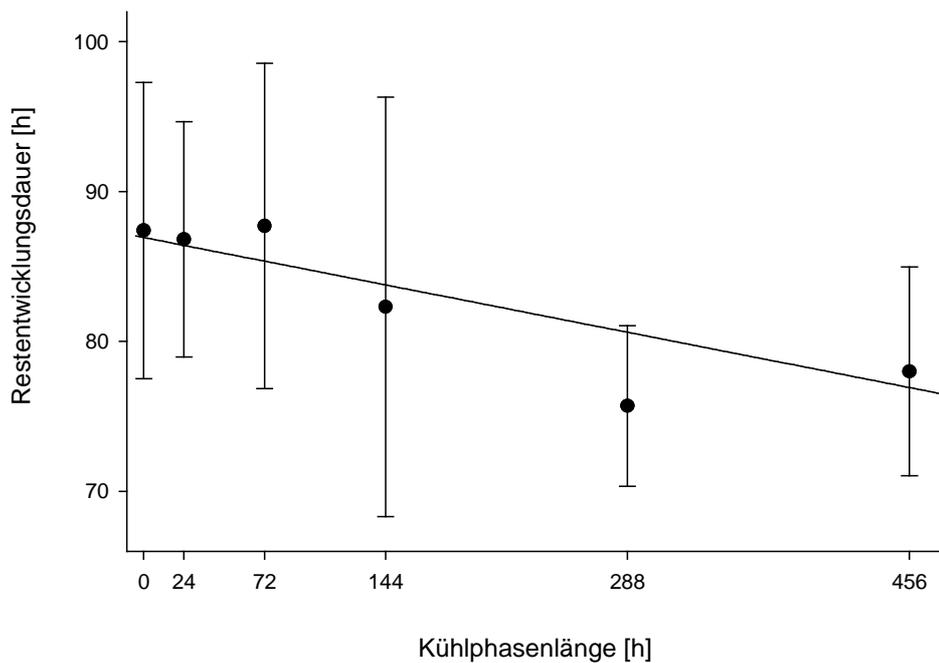


Abbildung 25. Durchschnittliche Restentwicklungsdauer der überlebenden Drittlarven bei 25 °C nach unterschiedlich langen temporären Kühlphasen von 10 °C.

In Abbildung 26 ist die durchschnittliche Steigung der linearen Entwicklungsdauer-Kühlphasen-Regression aller vier Larvenstadien gegen die Temperatur aufgetragen. Die durchschnittliche Steigung nimmt mit zunehmender Temperatur stetig ab, wobei dieser Zusammenhang stark linear ist ($R=0,988$). Dies bedeutet, dass mit sinkenden Temperaturen bei gleicher Kühlphasenverlängerung die Zunahme der Entwicklungsdaueränderung größer ausfällt. Die durchschnittliche Steigung bei einer Temperatur von 10 °C betrug mit 0,0007 nahezu 0.

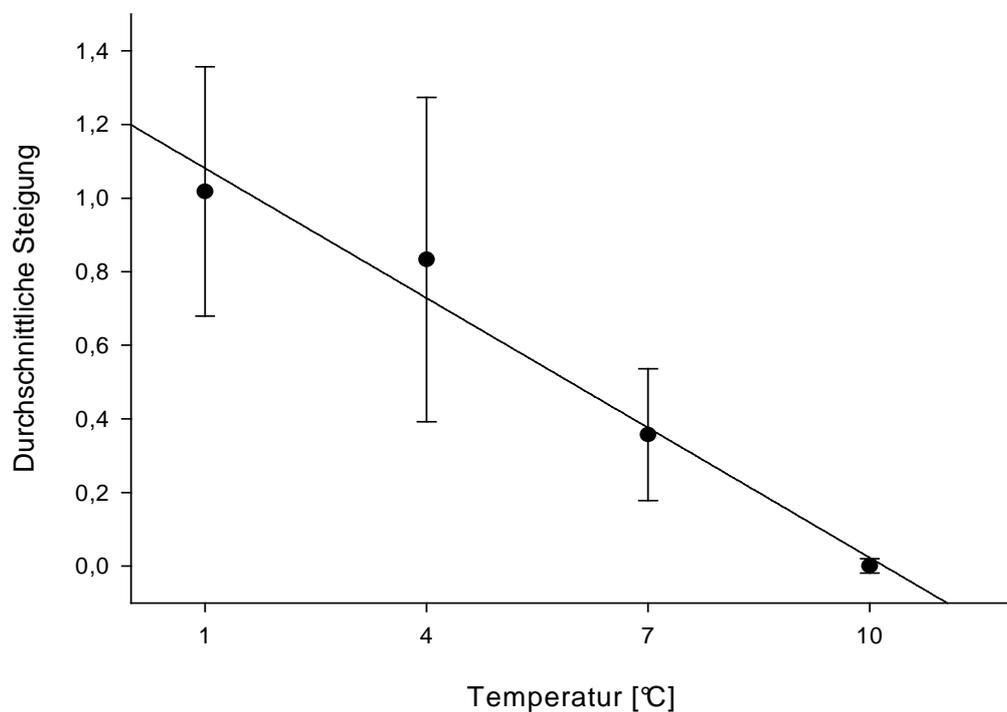


Abbildung 26. Durchschnittliche Steigung der linearen Regression (Restentwicklungsdauer-Kühlphase) aller vier Larvenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

Puppenentwicklung und Imaginalschlupf

Kurzzeitig ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung hatten trotz optimaler Temperaturen während der restlichen Entwicklung einen deutlichen Einfluss auf die Puppenentwicklung und den Imaginalschlupf. In Tabelle 16 ist der Anteil der erfolgreich geschlüpften und flugfähigen Imagines für die Kühlphasen angegeben, bei denen etwa 50 % der Larven verstarben. So konnten bei 13 °C insgesamt aus nur 70,6 % und bei 1 °C aus nur 85,1 % der überlebenden Larven flugfähige Imagines schlüpfen.

3 Ergebnisse

Tabelle 16. Prozentualer Anteil der erfolgreich geschlüpften Imagines bei Kühlphasenlängen, deren Larvensterblichkeit dem ermittelten LT50-Wert der entsprechenden Temperaturstufe am nächsten liegt.

Temperatur	Erstlarven	Zweitlarven	Drittlarven	Viertlarven	Gesamt
1 °C	95,2 %	89,2 %	87,3 %	68,6 %	85,1 %
4 °C	97,3 %	97,3 %	96,3 %	63,6 %	88,6 %
7 °C	90,9 %	96,3 %	92,6 %	68,3 %	87,0 %
10 °C	100 %	96,3 %	94,1 %	67,9 %	89,6 %
13 °C	85,8 %	77,8 %	77,6 %	41,3 %	70,6 %
25 °C	99,3 %	98,6 %	99,1 %	99,3 %	99,1 %

Bei den Temperaturen 4 °C, 7 °C und 10 °C lag der Schlupferfolg zwar höher, war aber mit 87,0 %, 88,6 % und 89,6 % immer noch deutlich niedriger als der Wert der Standardproben. In den Standardansätzen mit ungestörter Larvenentwicklung bei 25 °C konnten aus insgesamt 99,1 % der Puppen flugfähige Imagines schlüpfen .

In Abbildung 27 ist der jeweilige Anteil der in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Merkmalsausprägungen am Gesamtschlupfmisserfolg dargestellt. Insgesamt verstarben bei allen Temperaturen mit 56,9 % die meisten der Individuen noch während der Puppenphase (P+). Puppen, welche sich in der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes befanden (P-), traten insgesamt bei 11,4 % der Fehlentwicklungen auf. Imagines, welche während des Schlüpfens verstarben und sichtbar mit der Puppenhülle verbunden waren (A+HT, A+HS, A+HB), wurden nur in 4,9 %, 3,7 % und 3,2 % der Fälle beobachtet. Insgesamt am zweithäufigsten trat die Merkmalsausprägung „A+“ auf (12,7 %), welche durch kurz nach dem Schlupf verstorbene Imagines gekennzeichnet ist. Fertig geschlüpfte, aber nicht flugfähige Imagines machten insgesamt 7,2 % des Gesamtschlupfmisserfolges aus. Davon wiesen 1,6 % der Imagines eine äußerlich deutlich erkennbare Flügel Fehlstellung auf (Af).

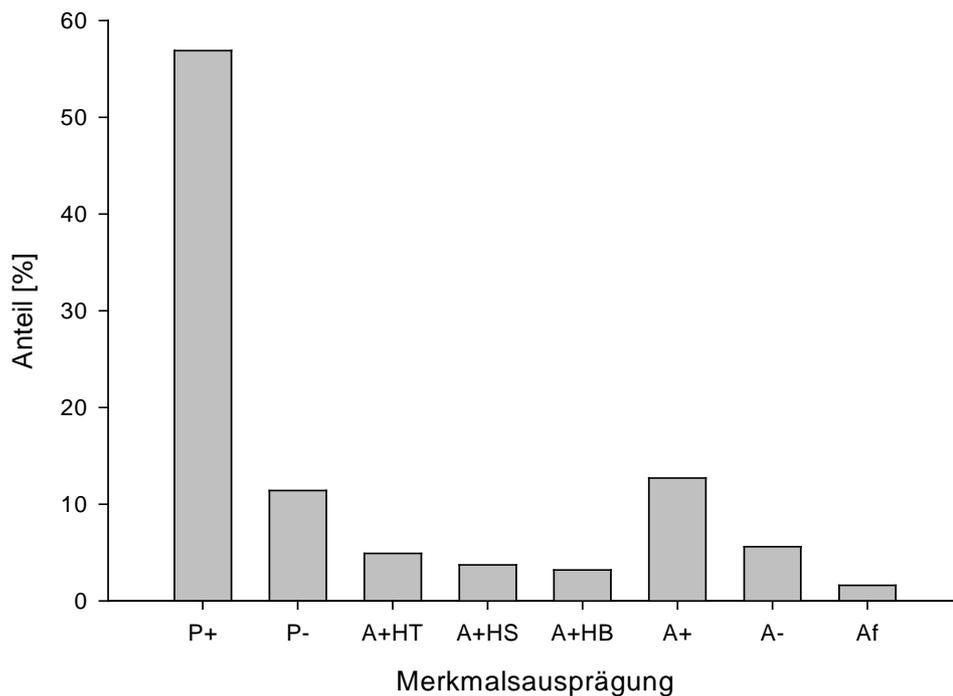


Abbildung 27. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) am Gesamtschlupfmisserfolg nach temporär ungünstigen Temperaturen während der Larvenentwicklung.

P+	Während der Puppenphase verstorben
P-	Während der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes verstorben
A+HT	Während des Imaginalschlupfes verstorben, nur Mesonotum sichtbar
A+HS	Während des Imaginalschlupfes verstorben, Abdomen noch in der Puppenhülle
A+HS	Während des Imaginalschlupfes verstorben, Beine(e) noch in der Puppenhülle
A+	Direkt nach vollständigem Schlupf verstorben
A-	Vollständig geschlüpft, vital, flugunfähig
Af	Vollständig geschlüpft, vital, flugunfähig, erkennbare Fügelfehlstellung

3.2.2.4 Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und Standardstamms bei verschiedenen Temperaturen

Sowohl bei den beiden konstanten Temperaturen 16 °C und 25 °C als auch bei einer ansteigenden Temperatur von 13 °C auf 19 °C konnte kein statistischer Unterschied zwischen den Entwicklungszeiten der Larven von Klima- und Standardzuchtstamm gefunden werden. Da beim Geschlechterverhältnis der einzelnen Ansätze keine größeren Unterschiede festzustellen waren, wurden die Entwicklungszeiten der Männchen und Weibchen jedes Ansatzes zusammengefasst.

Bei den Ansätzen des Klimastamms entwickelten sich in allen Temperaturbereichen die Larven, welche bei 16 °C geschlüpft waren, langsamer als die Larven, welche bei 25 °C geschlüpft waren (Tab. 17). Diese Entwicklungsunterschiede waren jedoch nicht signi-

fikant. Beim Standardzuchtstamm entwickelten sich nur bei einer Aufzuchttemperatur von 16 °C die Larven, welche bei 16 °C geschlüpft waren, am langsamsten. Bei den anderen beiden Temperaturbereichen zeigten die Larven, welche bei einer Temperatur von 25 °C geschlüpft waren, das langsamere Wachstum.

Tabelle 17. Entwicklungszeiten der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei drei verschiedenen Temperaturregimen.

Stamm	Schlupf-Temperatur	Larven-Entwicklungszeiten (h ± SD)		
		25 °C	16 °C	13 - 19 °C
Klima	16 °C	179,4±1,6	599,7±17,3	452,3±2,5
	25 °C	158,7±1,7	583,4±13,6	432,7±15,5
Standard	16 °C	160,7±2,9	600,1±10,9	439,6±3,7
	25 °C	164,8±4,9	588,4±20,8	448,2±12,6

SD Standardabweichung

Der einzige signifikante Unterschied zeigte sich zwischen den Entwicklungsgeschwindigkeiten der verschiedenen Temperaturstufen. Diese waren untereinander jeweils auf einem Signifikanzniveau von $P < 0,001$ verschieden.

Die Überprüfung mittels dreifacher Varianzanalyse auf Interaktion zwischen den einzelnen Faktoren Schlupftemperatur, Aufzuchttemperatur und Zuchtstamm ergab bezüglich der Entwicklungszeiten ebenfalls keinen signifikanten Einfluss.

Auch bei den Sterberaten konnte kein statistisch signifikanter Unterschied zwischen dem Klima- und Standardzuchtstamm oder den verschiedenen Schlupftemperaturen nachgewiesen werden (Tab. 18). Lediglich zwischen den verschiedenen Temperaturstufen war dies möglich. Mit 13,3 % bis 28,3 % lagen die Sterberaten beim ansteigenden Temperaturregime deutlich am höchsten. So unterschieden sich diese auch signifikant von den Sterberaten der beiden konstanten Temperaturstufen. Der Unterschied hinsichtlich der Sterberate zwischen den beiden konstanten Temperaturstufen 25 °C und 16 °C war jedoch nicht signifikant.

Wie auch bei den Entwicklungszeiten ergab bezüglich der Sterberaten die Überprüfung mittels dreifacher Varianzanalyse keine signifikante Interaktion zwischen den einzelnen Faktoren Schlupftemperatur, Zuchtstamm und Aufzuchttemperatur.

Tabelle 18. Sterberaten der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei drei verschiedenen Temperaturregimen.

Stamm	Schlupf-Temperatur	Larven-Sterberaten (% ± SD)		
		25 °C	16 °C	13 - 19 °C
Klima	16 °C	2,0±0	8,0±5,7	18,3±2,4
	25 °C	4,0±2,8	7,0±1,4	28,3±11,7
Standard	16 °C	1,0±1,4	7,0±7,1	13,3±0
	25 °C	2,0±2,8	9,0±4,2	15,0±7,1
SD	Standardabweichung			

Auch wenn der anschließende Erfolg der Puppenentwicklung und des Imaginalschlupfes bei 25 °C bei den Ansätzen des Klimastammes fast immer etwas über denen des Standardstammes lag, konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden verschiedenen Zuchtstämmen festgestellt werden (Tab. 19).

Ebenfalls ergab eine Überprüfung mittels dreifacher Varianzanalyse keine signifikante Interaktion zwischen den einzelnen Faktoren Schlupftemperatur, Zuchtstamm und Aufzuchttemperatur bezüglich des Anteiles erfolgreich geschlüpfter Imagines.

Tabelle 19. Fehlentwicklung der Puppenentwicklung und des Imaginalschlupfes der verschiedenen Schlupfansätze und Stämme bei Standardtemperatur nach kompletter Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen.

Stamm	Schlupf-Temperatur	Schlupfmisserfolg Imagines (% ± SD)		
		25 °C	16 °C	13 - 19 °C
Klima	16 °C	8,3±2,4	12,5±6,3	12,2±5,5
	25 °C	4,2±2,9	10,8±3,2	12,7±10,4
Standard	16 °C	3,1±1,3	7,3±7,1	5,8±2,7
	25 °C	2,0±2,8	10,9±5,7	7,7±4,2
SD	Standardabweichung			

3.2.3 Puppen

3.2.3.1 Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen

Entwicklungsdauer

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Puppen von *Ae. albopictus* war stark temperaturabhängig. Dabei dauerte bei einer konstanten Temperatur von 34 °C die komplette Puppenentwicklung mit durchschnittlich 38,4 h am kürzesten (Tab. 20). Die längste durchschnittliche Entwicklungsdauer konnte mit 718 h bei einer Temperatur von 10 °C ermittelt werden. Bei dieser Temperaturstufe konnte jedoch keine der Imagines erfolgreich schlüpfen, so dass das Ende der Puppenentwicklung lediglich über die Merkmalsausprägung „P-„ (s. Kapitel 2.2.5) bestimmt werden konnte.

Tabelle 20. Durchschnittliche Entwicklungszeiten der gesamten Puppenentwicklung und zeitlicher Unterschied zwischen den Geschlechtern (♀ - ♂) von *Ae. albopictus* bei unterschiedlichen konstanten Temperaturen.

Temperatur	Gesamt [h]	Männchen [h]	Weibchen [h]	♀ - ♂ [h]
	Mittel / SD	Mittel / SD	Mittel / SD	
7 °C	*	*	*	*
10 °C	718,0 ± 50,8	**	**	**
13 °C	319,3 ± 8,4	317,6 ± 8,3	324,3 ± 6,8	6,7
16 °C	202,8 ± 5,3	199,8 ± 3,9	204,5 ± 5,3	4,7
19 °C	123,9 ± 4,0	121,7 ± 2,5	125,1 ± 4,2	3,4
22 °C	78,0 ± 2,7	77,3 ± 2,2	80,1 ± 3,0	2,8
25 °C	64,2 ± 3,1	62,9 ± 2,5	66,1 ± 2,8	3,2
28 °C	49,1 ± 2,8	48,3 ± 3,0	50,3 ± 2,1	2,0
31 °C	39,4 ± 3,0	38,4 ± 3,0	40,7 ± 2,5	2,3
34 °C	37,6 ± 2,6	37,1 ± 2,9	38,4 ± 1,9	1,3
37 °C	41,3 ± 2,6	**	**	**

SD Standardabweichung
 * keine erfolgreiche Verpuppung
 ** Geschlechtsbestimmung nicht möglich

Insgesamt zeigte sich bei abnehmender Temperatur eine exponentielle Zunahme der Puppenentwicklungsdauer (Abb. 28). So beträgt jeweils der Unterschied zur nächsthöheren bzw. tieferen Temperaturstufe im Bereich von 22 °C bis 31 °C etwa 10 h bis 15 h. Zwischen 22 °C und 19 °C ist dieser Unterschied mit 45 h schon dreimal so groß und steigt wiederum zur Temperaturstufe von 16 °C um das Fünffache an. Während die Entwicklungszeiten im Temperaturbereich von 22 °C bis 37 °C recht eng zusammenliegen, beginnt ab einer Temperatur von 19 °C abwärts ein deutlicher Anstieg, so dass hier die komplette Puppenentwicklung schon rund dreimal länger als bei 31 °C dauert.

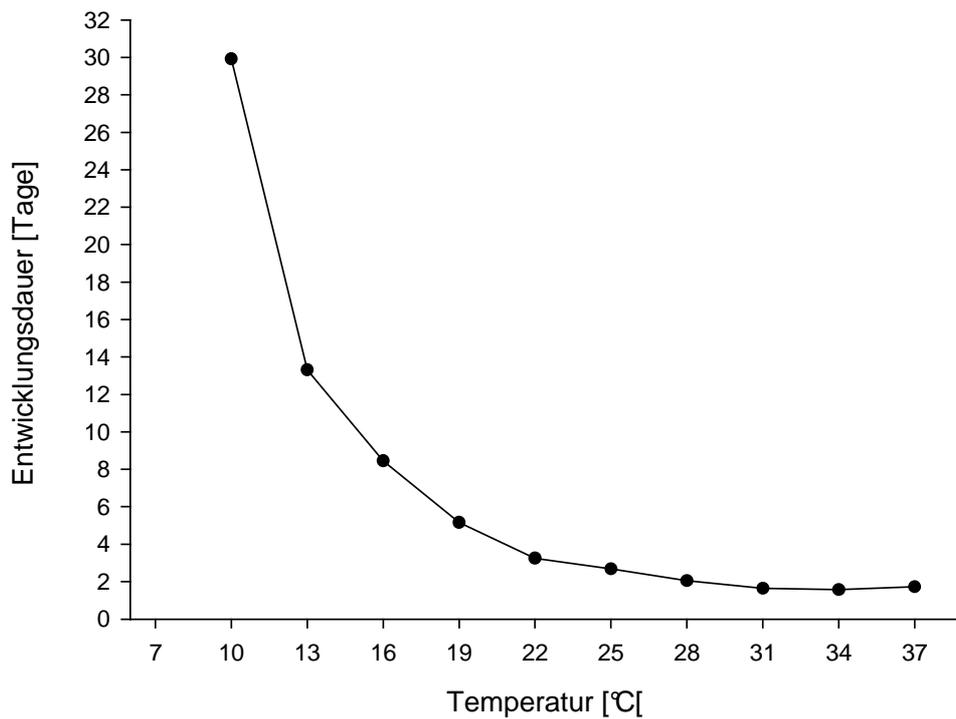


Abbildung 28. Dauer der kompletten Puppenentwicklung von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Die Spannweite der ermittelten einzelnen Entwicklungszeiten je Temperaturstufe nahm mit zunehmend kühleren Temperaturen ebenfalls zu (Tab. 21). So war die Differenz zwischen erstem und letztem Imaginalschlupf im Temperaturbereich von 37 °C bis 28 °C mit nur 6 h am kürzesten, während sie bei einer Temperatur von 13 °C schon sechsmal so groß war. Der gleiche Zusammenhang findet sich auch bei den Standardabweichungen der mittleren Entwicklungszeiten, welche mit zunehmend kühleren Temperaturen größer ausfallen (Tab. 20).

Männliche Puppen wiesen gegenüber weiblichen Puppen bei allen Temperaturen die jeweils kürzeren mittleren Entwicklungszeiten auf. Die Differenz zwischen den Entwicklungszeiten der männlichen und weiblichen Puppen war wiederum deutlich temperaturabhängig und nahm mit abnehmenden Temperaturen zu (Tab 21).

Tabelle 21. Zeitpunkt des ersten und des letzten Imaginalschlupfes von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Temperatur	Kontrollintervall	Min. (h)	Max. (h)	Differenz Max. - Min.
10 °C	12 h	666	834	168
13 °C	6 h	303	339	36
16 °C	6 h	197	215	18
19 °C	6 h	117	132	15
22 °C	6 h	71	83	12
25 °C	6 h	59	71	12
28 °C	6 h	45	51	6
31 °C	6 h	36	42	6
34 °C	6 h	33	39	6
37 °C	6 h	39	45	6

Temperatur-Entwicklungsrate-Modelle

Auf der Basis des nichtlinearen Temperaturmodells konnte für die Puppenentwicklung von *Ae. albopictus* ein unterer Entwicklungsnullpunkt (T_{\min}) von 9,48 °C berechnet werden (Abb. 29). Mit zunehmenden Temperaturen oberhalb dieses Nullpunktes nimmt die Entwicklungsrate zu und erreicht ein Maximum (T_{opt}) bei 35,0 °C. Mit weiter zunehmenden Temperaturen fällt die Entwicklungsrate wiederum auf einen oberen Entwicklungsnullpunkt (T_{\max}) von 40,0 °C ab.

Für das lineare Temperaturmodell wurde ein Temperaturbereich von 10 °C bis 34 °C verwendet (Abb. 30). Durch den berechneten Schnittpunkt der linearen Regression ($R^2=0,991$) mit der x-Achse ergibt sich ein unterer Entwicklungsnullpunkt von $10,5 \pm 0,6$ °C und eine thermale Konstante von $36,6 \pm 2,8$ °T.

Sterberaten

Innerhalb eines Temperaturbereichs von 13 °C bis 37 °C war eine komplette Puppenentwicklung und ein anschließender Imaginalschlupf möglich (Tab. 22). Auf einer Temperaturstufe von 10 °C konnte eine komplette Puppenentwicklung zwar anhand der Merkmalsausprägung „P-“ festgestellt werden, alle Puppen verstarben aber spätestens während der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes. Im Temperaturbereich von 31 °C bis 19 °C kam es lediglich zu geringen Sterberaten, so dass aus 98,0 % bis 100 % der eingesetzten Puppen flugfähige Imagines schlüpften.

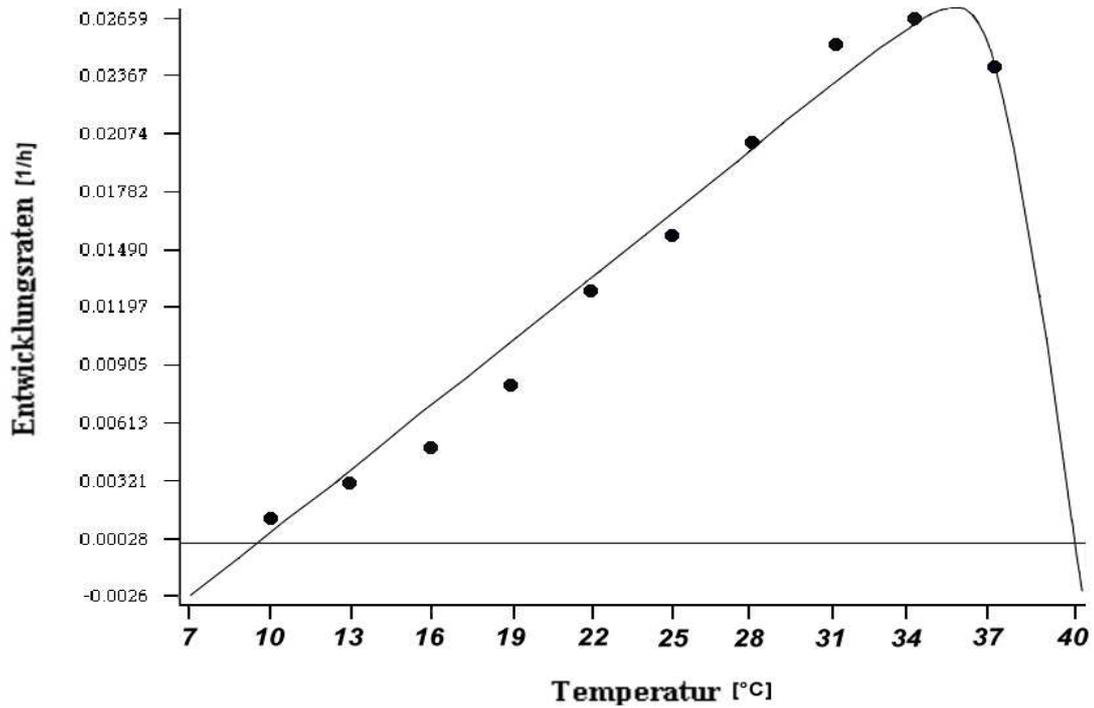


Abbildung 29. Entwicklungsraten der kompletten Puppenentwicklung von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Nichtlineare Regression nach Logan et al. (1976) modifiziert von Lactin et al. (1995). Temperaturextreme: T_{\max} : 40,0 °C, T_{opt} : 35,0 °C und T_{\min} : 9,48 °C.

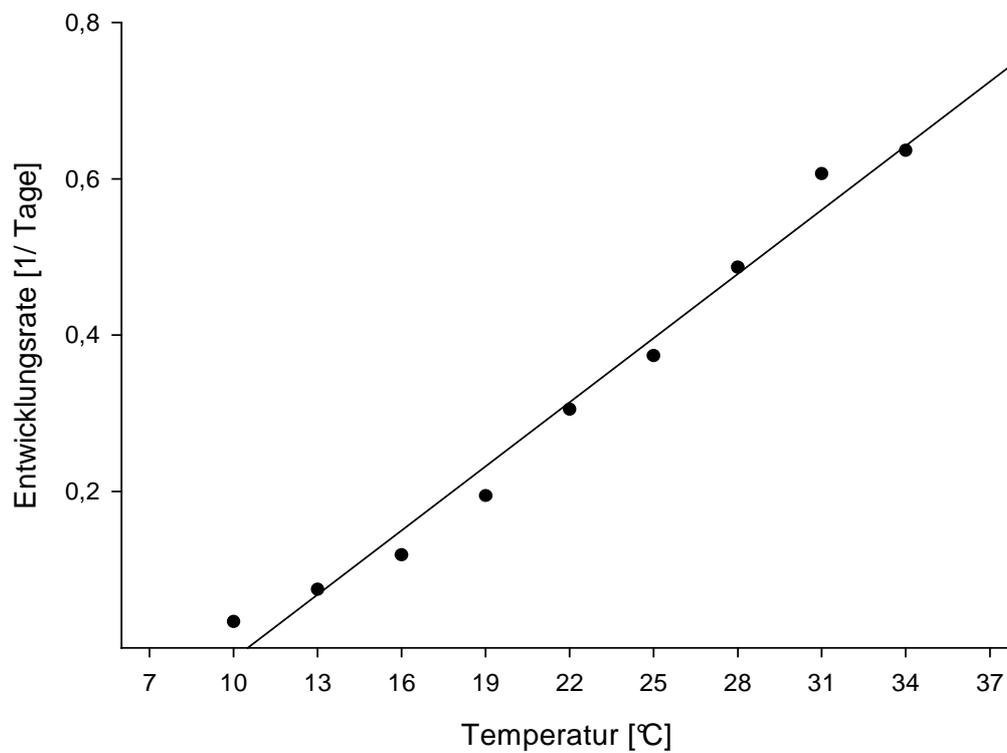


Abbildung 30. Entwicklungsraten der kompletten Puppenentwicklung von *Ae. albopictus* bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnulldpunktes.

Auf beiden Seiten dieses Temperaturbereiches nahm der Entwicklungserfolg unterschiedlich stark ab. Mit zunehmend wärmeren Temperaturen konnte mit 84 % bei 34 °C und 0 % bei 37 °C schon nach zwei weiteren Temperaturstufen kein erfolgreicher Imaginalschlupf mehr verzeichnet werden. Mit 93,8 % bei 16 °C, 30 % bei 13 °C und 0 % bei 10 °C waren hierfür drei kühlere Temperaturstufen nötig.

Mit zunehmendem Entwicklungsmisserfolg bei kühleren bzw. wärmeren Temperaturen veränderte sich auch der Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen. So ist vor allem bei den Temperaturstufen mit sehr hohem Entwicklungsmisserfolg der Anteil der noch während der Puppenphase verstorbenen Puppen am höchsten.

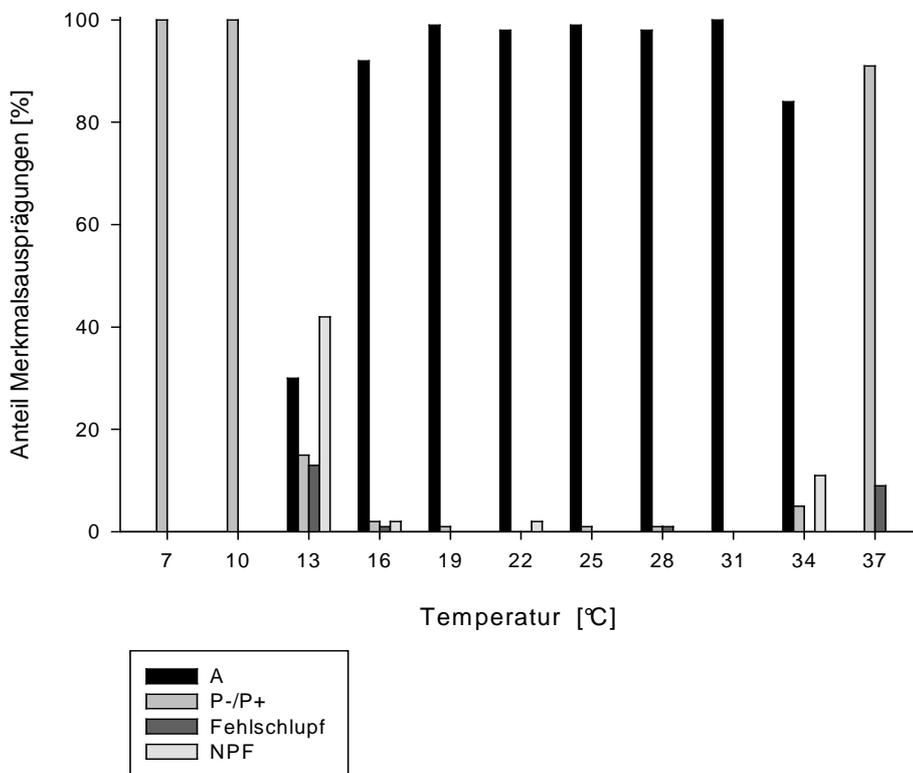


Abbildung 31. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen (s. Kapitel 2.2.5) bei kompletter Puppenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

- A Erfolgreich geschlüpfte Imago
- P+/P- Während der Puppenphase oder der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes verstorben
- Fehlschlupf Während des Imaginalschlupfes verstorben
- NPF Erfolgreich geschlüpfte, aber nicht populationsfähige Imago

3.2.3.2 Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Die durch kurzzeitige kühle Temperatureinflüsse hervorgerufenen Sterberaten von *Ae. albopictus*-Puppen zeigten eine deutliche Abhängigkeit von Puppenstadium, Temperatur und Dauer der Kühlphase. Die Sterberaten der Standardansätze bei 25 °C betrugen zwischen 0 % und maximal 1,3 %.

Temperatur

Der Einfluss der Temperatur auf die Sterberaten war deutlich negativ korreliert. Dadurch erhöhte sich bei nahezu allen Puppenstadien der LT_{50} -Wert mit jeder weiteren Temperaturstufe (Tabelle 22). Nur beim frühesten Puppenstadium war die berechnete Zeit, bei der die Hälfte der Puppen versterben, bei 7 °C geringer als bei kühleren 4 °C. Insgesamt weist dieses Puppenstadium aber auch einen ansteigenden Trend des LT_{50} -Wertes auf. Am deutlichsten wurde dieser Trend beim ältesten Puppenstadium (48–52 h). Hier stieg zwischen 1 °C und 10 °C bei einer Erhöhung der Temperatur um 3 °C die mittlere Lebenserwartung jeweils um etwa das Doppelte an. In Abbildung 32 ist der mittlere LT_{50} -Wert aller drei Puppenstadien gegen die Temperatur aufgetragen. Sehr auffällig ist der 5,3-fache Anstieg des LT_{50} -Wertes zwischen den Temperaturen 10 °C und 13 °C von 80,1 h auf 427 h, wogegen im unteren Temperaturbereich bei 1 °C bis 10 °C der mittlere LT_{50} -Wert mit 27,3 h, 48,5 h, 50,6 h und 80,1 h sich maximal verdoppelt bzw. nur sehr geringfügig ansteigt.

Tabelle 22. LT_{50} -Werte der verschiedenen Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

Temperatur	8–12 h	28–32 h	48–52 h
1 °C	54,4 h	17,9 h	9,7 h
4 °C	82,7 h	41,2 h	21,8 h
7 °C	64,5 h	44,9 h	42,4 h
10 °C	96,8 h	63,6 h	80,0 h
13 °C	229 h	214 h	839 h

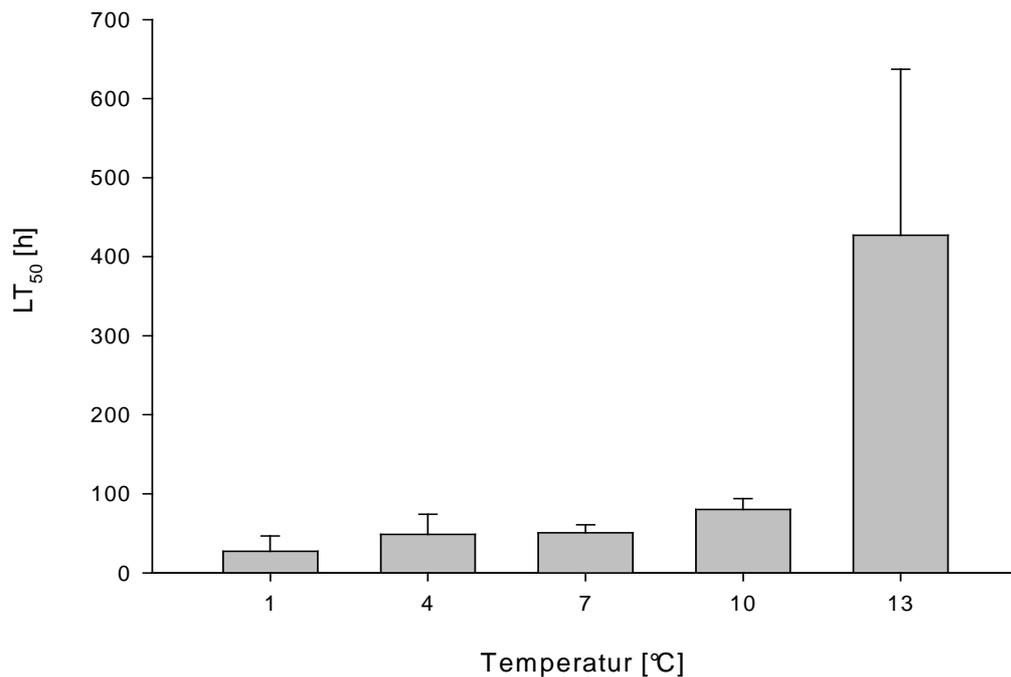


Abbildung 32. Durchschnittlicher LT_{50} -Wert aller drei Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

Als Maß für den schädlichen Einfluss einer bestimmten Temperatur kann ebenfalls die Steigung der linearen Regression von Kühlzeit zur Sterberate herangezogen werden. In Abbildung 33 ist die mittlere Steigung aller drei Puppenstadien gegen die Temperatur aufgetragen. Die größte durchschnittliche Steigung konnte mit 0,020 bei einer Temperatur von 1 °C bestimmt werden. Dies bedeutet, dass bei dieser Temperatur bei gleicher Kühlphasenverlängerung der größte Anstieg der Sterberate zu verzeichnen ist. Mit steigenden Temperaturen nimmt die Steigung insgesamt stetig ab. Bei einer Temperatur von 13 °C konnte mit 0,003 die geringste mittlere Steigung ermittelt werden, welche gegenüber der nächstkälteren Temperaturstufe von 10 °C und einer Steigung von 0,009 deutlich niedriger lag.

Bei einer Temperatur von 13 °C erfolgte der erste Imaginalschlupf noch während der Kühlphasen. Abhängig vom Puppenalter geschah dies z. B. bei den jüngsten Puppenstadien (8–12 h) nur geringfügig bei den längeren Kühlphasen. Bei den älteren Puppenstadien erfolgte der erste Schlupf auch schon innerhalb der kürzeren Kühlzeiten und wurde bei längeren Kühlphasen auch komplett in diesen abgeschlossen. Bei den ältesten Puppenstadien der Temperaturstufe 10 °C erfolgte ebenfalls geringfügig ein erster Schlupf während der Kühlphase. Keines dieser Tiere konnte jedoch den Schlupfakt erfolgreich beenden.

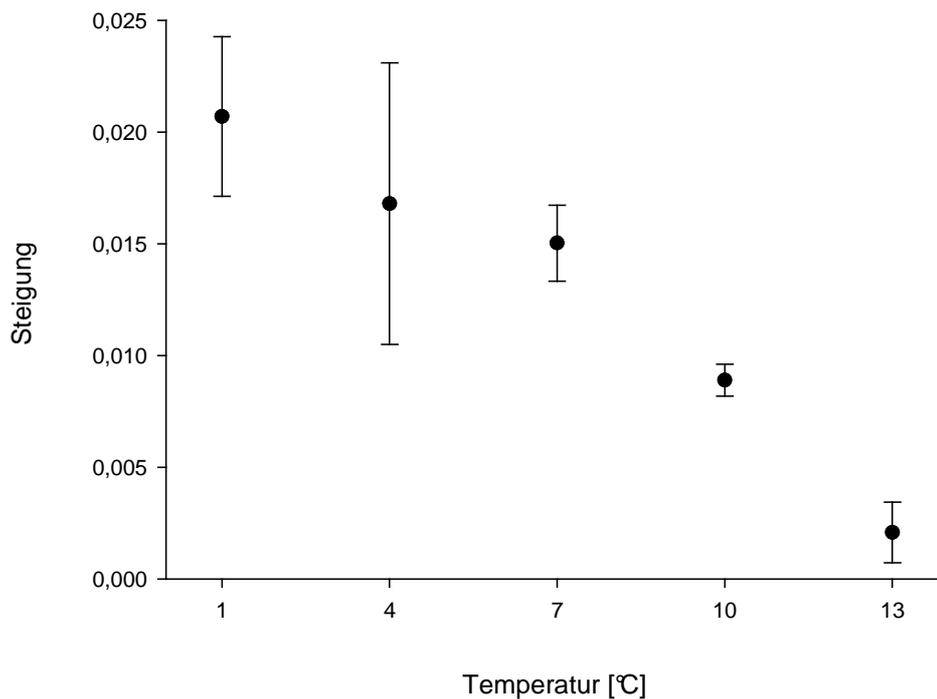


Abbildung 33. Mittlere Steigung der linearen Regression (Mortalität/Kühlzeit) aller drei Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen.

Puppenalter

Frühe Puppenstadien waren meist deutlich unempfindlicher gegenüber kühlen Temperaturen als ältere (Tab. 22). Im Temperaturbereich von 1 °C bis 7 °C nahm die Empfindlichkeit gegenüber kurzzeitigen ungünstigen Temperaturen mit dem Alter der Puppen stets zu. So nimmt der LT_{50} -Wert bei den beiden kühlestes Temperaturen zum nächsten Puppenstadium jeweils um die Hälfte ab. Bei 7 °C sind die Unterschiede nicht mehr so deutlich bzw. zwischen dem mittleren und ältesten Puppenstadium nur sehr gering vorhanden.

Diese Zusammenhänge sind bei 10 °C nur bedingt zu finden. Während auch hier wie im Temperaturbereich von 1 °C bis 7 °C das früheste Puppenstadium am unempfindlichsten war, hatten die Kühlphasen beim mittleren Puppenstadium den größten schädlichen Einfluss. Bei einer Temperatur von 13 °C zeigte das zuvor sehr empfindliche älteste Puppenstadium mit 839 h einen rund viermal höheren LT_{50} -Wert als die beiden früheren Puppenstadien. Diese waren in etwa gleich hoch.

Zeitlich unterbrochene Kälteeinflüsse

Der Einfluss eines Wechsels von Kühl- und Standardtemperaturphasen auf die Sterberaten fiel bei den beiden untersuchten Temperaturen von 4 °C und 10 °C unterschiedlich aus. Bei 10 °C war bei insgesamt gleicher Kühlphasenlänge die Sterberate bei unterbrochenen Kühlphasen stets geringer als bei einer kompletten Kühlphase (Tab.23). Die Puppensterberate von 4,7 % nach drei Kühlphasen von 24 h und somit einer Gesamtkühlphasenlänge von 72 h lag deutlich unter den Sterberaten aller drei Puppenstadien bei einer kompletten Kühlphase von 72 h (20,7 %, 41,7 %, 82,7 %). Einer statistischen Überprüfung hielt dieser Unterschied aufgrund der geringen Anzahl von jeweils nur zwei Replikaten jedoch nicht stand. Dies betraf auch den geringeren Unterschied nach einer Gesamtkühlzeit von insgesamt 120 h bei beiden Kühlphasenvarianten.

Tabelle 23. Sterberaten nach kompletter Kühlphase oder mehrfachem täglichen Wechsel von Kühl- und Standardphasen bei 10°C.

Gesamt-Kühlphase	Länge Kühlphase	Länge Standardphase	Anzahl Kühlphasen	Puppenstadium	Sterberate [%]
0 h	-	-	-	komplett	1,3±0,7
72 h	72 h	-	1x	8-12 h	20,7±2,8
	24 h	24 h	3x		4,7±2,8
	72 h	-	1x	28 – 32 h	82,7
	72 h	-	1x	48 – 52 h	41,7±12,7
120 h	120 h	-	1x	8-12 h	69,7±18,8
	24 h	24 h	5x		39,7±12,7

Bei einer Temperatur von 4 °C konnte aufgrund mehrerer Versuchansätze mit unterschiedlicher Anzahl an Kühlphasenwechseln der LT₅₀-Wert berechnet werden (Abb. 34). Dieser bezieht sich auf die Gesamtkühlzeit aller Einzelkühlphasen und das früheste Puppenstadium (8–12 h). Da in den Zwischenkühlphasen bei Standardtemperatur eine Weiterentwicklung der Puppen stattfand, wurde zum Vergleich der LT₅₀-Wert aller drei Puppenstadien der Ansätze mit einmaliger Kühlphase angegeben. Während bei einem Kühlphasenwechsel (24 h/24 h) eine Gesamtkühlphase von 47,2 h ausreicht, um die Hälfte der Puppen abzutöten, sind hierfür bei gleichem Puppenstadium und durchgehender Kühlzeit 82,7 h nötig. Hingegen waren die LT₅₀-Werte der Puppenstadien 28–32 h und 48–52 h für durchgängige Kühlphasen mit 41,2 h bzw. 21,8 h geringer.

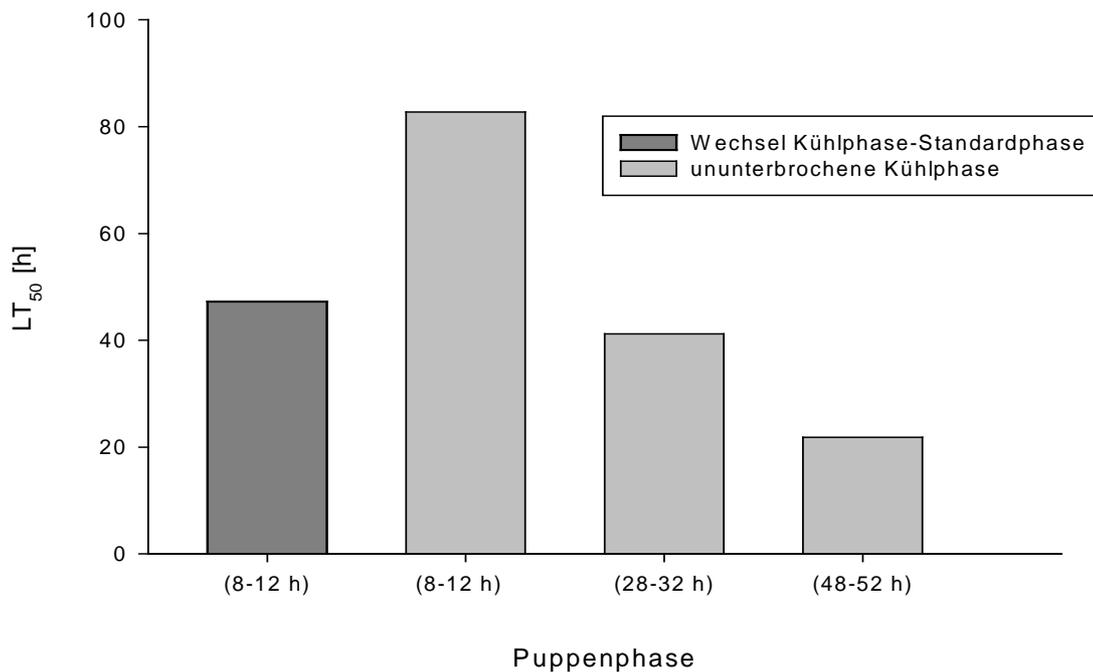


Abbildung 34. LT₅₀-Werte bezogen auf die Gesamtkühlzeit bei 24-stündigem Wechsel von Kühl- und Standardphasen bzw. bei ununterbrochenen Kühlphasen für verschiedene Puppenphasen und einer Temperatur von 4 °C.

Merkmalsausprägungen

Der Versuch P3 wurde nach den in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Merkmalsausprägungen ausgewertet. Der Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen veränderte sich bei allen Temperaturen mit zunehmender Kühlphasenlänge nach einem recht einheitlichen Muster. In Abbildung 35 und 36 sind exemplarisch für dieses Muster die Anteile verschiedener Merkmalsausprägungsgruppen bei verschiedenen Kühlphasenlängen der Versuchsgruppen „1 °C/48-52 h“ und „7 °C/28-32 h“ dargestellt. Als Gruppierungen wurden zunächst die Merkmalsausprägungen „P+“ und „P-“, als „während der Puppenphase absterbend“ zusammengefasst. Die Gruppierung „Fehlschlupf“ beinhaltet alle Merkmalsausprägungen, bei welchen der Imaginalsschlupf eingeleitet, aber nicht erfolgreich beendet wurde (A+HT, A+HS, A+HB/E). In der dritten Gruppe befinden sich alle erfolgreich aus der Puppenhülle geschlüpften Imagines, welche aber als „nicht-populationsfähig (NPF)“ eingestuft wurden. Diese waren entweder über mehrere Tage nicht flugfähig (A-, Af) oder verstarben innerhalb weniger Stunden nach dem Schlüpfen (A+). Als letzte Merkmalsausprägung wurden alle erfolgreich geschlüpften und flugfähigen Imagines zusammengefasst.

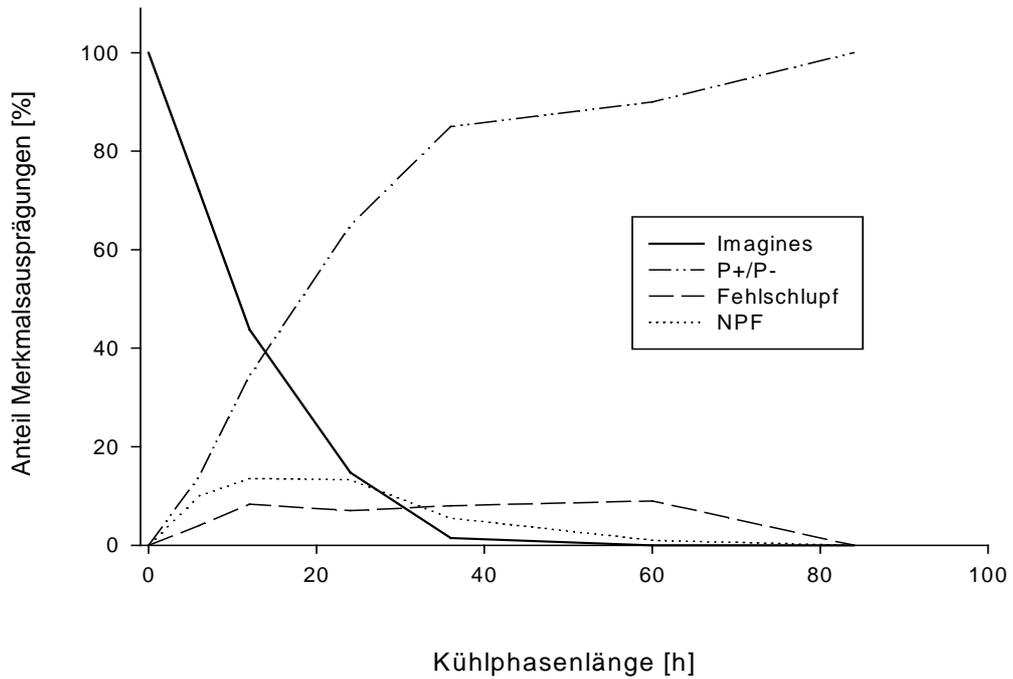


Abbildung 35. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen nach unterschiedlichen Kühlphasenlängen bei 1 °C und einem Puppenalter von 48–52 h.

- A Erfolgreich geschlüpfte Imago
- P+/P- Während der Puppenphase oder der Initiierungsphase des Imaginalschlupfes verstorben
- Fehlschlupf Während des Imaginalschlupfes verstorben
- NPF Erfolgreich geschlüpfte, aber nicht populationsfähige Imago

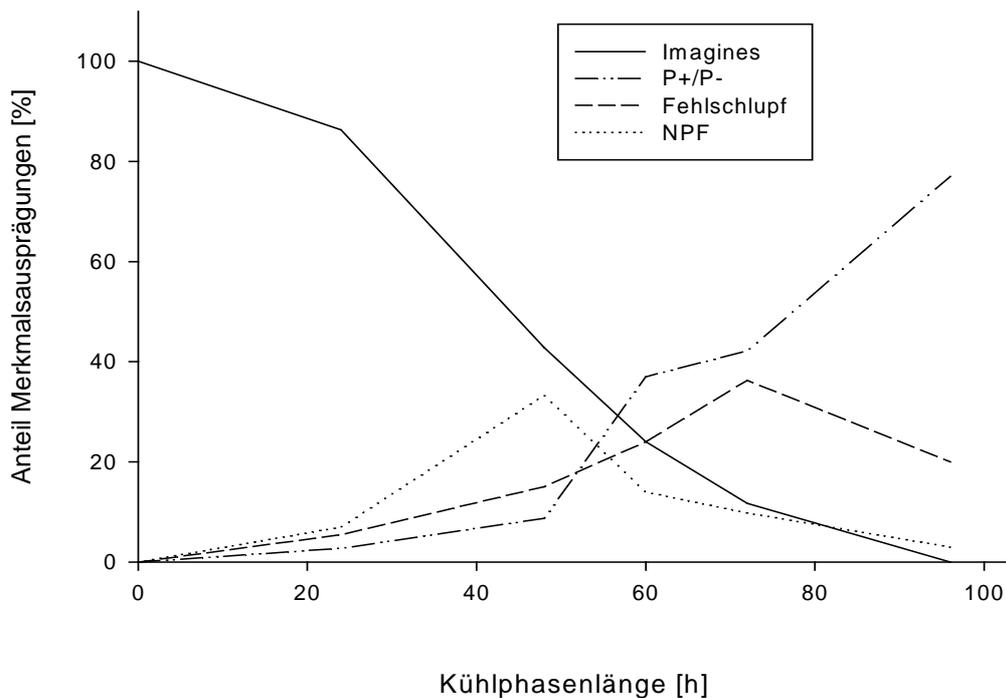


Abbildung 36. Anteil der verschiedenen Merkmalsausprägungen nach unterschiedlichen Kühlphasenlängen bei 7 °C und einem Puppenalter von 28–32 h.

Der Anteil an flugfähigen Imagines nahm, wie zuvor beschrieben, mit zunehmender Kühlphasenlänge ab. Einen stetigen Anstieg verzeichnete hingegen die Gruppe „P+/P-“. Bei ausreichend langen Kühlphasen machte diese letztendlich 100 % der Merkmalsausprägungen aus (Abb. 35). Die Merkmalsgruppierung „NPF“ trat meist schon nach geringeren Kühlzeiten auf und verringerte sich wieder mit zunehmenden Kühlphasenlängen. Ebenso verhielt es sich mit der Gruppe „Fehlschlupf“. Meist lag ihr Anteil am Gesamtmissserfolg bei längeren Kühlzeiten jedoch höher als der Anteil an nicht-populationsfähigen (NPF) Merkmalsausprägungen. Der Anteil der beiden Gruppen „Fehlschlupf“ und „NPF“ konnte recht unterschiedlich ausfallen. Traten diese beiden Gruppen häufiger auf, fiel der Anstieg der Gruppe „P+/P-“ flacher aus (Abb. 36). Auffällig war auch, dass innerhalb der Gruppe „Fehlschlupf“ mit zunehmenden Kühlphasenlängen der Anteil der Merkmalsausprägung „A+HT“ gegenüber den anderen Merkmalsausprägungen dieser Gruppe deutlich zunahm.

Da bei 13 °C eine Mortalitätsrate von 100 % nie erreicht wurde, wurde der für Abbildung 35 und Abbildung 36 beschriebene Entwicklungsverlauf der einzelnen Merkmalsausprägungsgruppen schon früher beendet. So ist auch bei den längsten Kühlphasen der Anteil an nicht-populationsfähigen Tieren noch verhältnismäßig groß. Insgesamt war bei einer Temperatur von 13 °C dieser Anteil der Gruppe „NPF“ deutlich größer. Wenn auch nicht bei allen Temperaturen deutlich zu erkennen, so schien der Anteil der „nicht-populationsfähigen“ Merkmalsausprägungen mit steigenden Temperaturen zuzunehmen.

Sehr auffällig war auch ein recht hoher Anteil von Imagines mit einer v-förmigen Fehlstellung der Flügel bei 13 °C und einem Puppenalter von 8–12 h. Die meisten dieser Tiere waren aber nach wenigen Stunden trotzdem flugfähig und wurden als erfolgreicher Schlupf der Imagines gewertet.

Bei den Versuchen mit einem Wechsel von Kühl- und Standardtemperaturphasen und einer Temperatur von 4 °C schlüpften auffällig oft Imagines mit missgebildeten Beinen und abgebrochenen Flügeln. Diese wurden bei den anderen Kühlregimen sehr selten gefunden. Auch wirkten alle als „erfolgreicher Imaginalschlupf“ gewerteten Tiere bei wechselnden Temperaturphasen und einer Temperatur von 4 °C weniger vital.

3.2.4 Imagines

3.2.4.1 Versuch I1 – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss

Nach 216 h bei einer konstanten Temperatur von 13 °C, 19 °C und 25 °C und einer Gesamtversuchsdauer von 240 h konnte kein signifikanter Unterschied bezüglich der Sterberate der Weibchen festgestellt werden. Der jeweilige Gesamtanteil an toten bzw. nicht-vitalen Weibchen lag bei 10,0 %, 14,0 % und 16,7 % (Tab.24).

Auch nach einem kurzzeitigen Temperatureinfluss von 1 °C bzw. 7 °C und anschließender Restversuchszeit bei Standardtemperatur konnte nach insgesamt 240 h keine signifikant erhöhte Sterberate festgestellt werden. Zwar lag die Sterberate bei einer Kühlphase von 192 h bei 7 °C mit 46,3 % deutlich höher, doch auch diese Sterberate unterscheidet sich aufgrund der großen Varianz der Einzelwerte nicht signifikant von den anderen. So konnten in den einzelnen Schlupfdosen dieses Ansatzes Sterberaten im Bereich von 10–100 % festgestellt werden. Nach kürzeren Einwirkzeiten bei 7 °C lagen die Sterberaten mit 10–15 % im Bereich der Sterberaten mit durchgängigen Kühlzeiten.

Tabelle 24. Sterberate von Weibchen nach 240 h bei verschiedenen konstanten Temperaturen und nach kurzzeitig pessimalen Temperaturen.

Temp.	Kühlphase	Anzahl ♀	Sterberate nach 240 h
25 °C	Komplett	90	16,7±13,2 %
19 °C	Komplett	70	10,0±8,2 %
13 °C	Komplett	100	14,0±9,7 %
7 °C	24 h	80	10,0±10,7 %
	48 h	80	15,0±16,0 %
	96 h	100	13,3±15,8 %
	192 h	80	46,3±39,3 %
1 °C	6 h	80	12,5 ±10,4 %
	12 h	70	20,0±24,5 %
	24 h	100	20,5±31,8 %

Bei einer zwischenzeitlichen Kühlphase von 6 h und 1 °C war nach insgesamt 240 h mit 12,5 % eine „normale“ Sterberate festzustellen. Bei doppelter und vierfacher Kühlphasenlänge erhöhte sich der Anteil toter Weibchen auf 20,0 % bzw. 20,5 %. Jedoch unterschieden sich auch diese Sterberaten aufgrund der großen Varianz der Einzelwerte nicht signifikant von den anderen Versuchsansätzen. So lagen bei einer Kühlphase von 24 h die ermittelten Sterberaten zwischen 0 % und 80 %. Im Vergleich betrug die höchste ermittelte Sterberate des Standards 40 %, für die Temperaturen 13 °C und 19 °C lag sie bei maximal 30 % bzw. 20 %.

3.2.4.2 Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen

Ein Teil des Versuches I2 war Bestandteil einer vom Autor der vorliegenden Arbeit mitbetreuten Diplomarbeit der Universität Heidelberg (Mergarten 2009). Aus dieser Diplomarbeit wurden für den vorliegenden Versuch relevante Ergebnisse wie Sterberaten und Entwicklungszeiten extrahiert und überarbeitet. Die Auswertung der Fertilität erfolgte separat, nachdem die entsprechenden Lebensstadien aus der Diplomarbeit übernommen wurden.

Sterberaten

Innerhalb der Boxen der Standardgruppe bei konstanten 25 °C verstarben bis zum Ende der Eiablageaktivität durchschnittlich 13,3 % der Weibchen (Tab. 25). Ähnlich gering war zu diesem Zeitpunkt mit 16,7 % die Sterberate bei einer konstanten Temperatur von 19 °C. Hingegen konnte von allen Ansätzen die höchste Sterberate am Ende des ersten Eiablagezyklus mit 96,7 % nach einer konstanten Temperatur von 13 °C festgestellt werden.

In den Ansätzen mit temporären Kühlphasen waren die ermittelten Sterberaten bei den Temperaturstufen 13 °C und 19 °C sehr gering bzw. 0 %. Hingegen lagen die Sterberaten mit 62,4 % und 56,2% deutlich höher, wenn 24 h bzw. 48 h nach der Blutmahlzeit die Weibchen für 54 h einer Temperatur von 7 °C ausgesetzt wurden. Beginn die Kühlphase schon 1 h nach der Blutfütterung, war die Sterberate bei gleicher Temperatur mit nur 5 % deutlich geringer, obwohl die Kühlphase mit insgesamt 78 h sogar noch länger andauerte. Auch zum Eiablage-Ende war mit 27,1 % bei diesem Ansatz die Sterberate geringer als bei beiden Ansätzen mit späterem Kühlphasenbeginn. Diese lag bei 80,7 % und 70,1 % bei Kühlphasenbeginn nach 24 h bzw. 48 h.

Tabelle 25. Sterberaten von Weibchen am Ende der Kühlphase und nach abgeschlossener erster Eiablage bei Standardtemperatur. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.

Temperatur	Kühlphase		Anzahl ♀	Sterberate	
	Beginn nach Blutmahlzeit	Dauer		Ende Kühlzeit	Ende Eiablage
25 °C	-	-	60	-	13,3 %
19 °C	1 h	42 h	100	0 %	25,0 %
	24 h	42 h	97	3,1 %	38,1 %
	48 h	16 h	100	0 %	31,0 %
13 °C	1 h	komplett	30	-	16,7 %
	1 h	48 h	50	6,0 %	16,0 %
	24 h	48 h	97	0 %	33,0 %
	48 h	16 h	99	1,0 %	47,5 %
7 °C	1 h	komplett	30	-	96,7 %
	1 h	78 h	140	5,0 %	27,1 %
	24 h	54 h	139	62,4 %	80,7 %
1 °C	48 h	54 h	137	56,2 %	70,1 %
	1 h	6 h	140	17,7 %	46,4 %
	24 h	6 h	138	15,0 %	35,5 %
	48 h	6 h	140	17,1 %	36,4 %

Bei einer Temperatur von 1 °C war kein deutlicher Unterschied zwischen den Ansätzen mit unterschiedlichem Kühlphasenbeginn festzustellen, obwohl mit 6 h die Kühlphasenlänge für alle Ansätze gleich war. Zusätzlich zu den während der Kühlphase verstorbenen Weibchen traten bei dieser Temperatur vermehrt flugunfähige Individuen bei allen drei Ansätzen auf. Rund die Hälfte dieser Tiere blieb auch nach längerer Beobachtungszeit dauerhaft flugunfähig. Diese wurden als „nicht-populationsfähig“ angesehen und zu den toten Imagines und letztendlich zur Sterberate hinzugerechnet. Auch im Vorversuch traten nicht flugfähige Weibchen nur bei einer Temperatur von 1 °C auf. Direkt nach der Kühlzeit lagen bei dieser Temperatur die Gesamt-Sterberaten bei 15,0 %, 17,1 % und 17,7 %, abhängig vom Kühlphasenbeginn. Auch am Ende der Eiablageaktivität waren bei diesen drei Ansätzen die Sterberaten mit 35,5 %, 36,4 % und 46,4 % zwar ähnlich, aber gegenüber dem Standard etwas erhöht.

Auffällig waren die Sterberaten zum Ende der Eiablageaktivität bei einer Temperatur von 19 °C und zeitlich eingeschränkten Kühlphasen. Diese Sterberaten lagen bei allen drei Ansätzen etwas über der Sterberate nach kompletter Entwicklung bei derselben Temperatur.

Zeitraum von Blutaufnahme bis Eiablage

Die Zeitspanne von Blutmahlzzeit bis zur ersten Eiablage war sehr stark abhängig von der Temperatur. Am kürzesten dauerte dieser Zeitraum bei 25 °C, wo im Mittel nach 68,3 h in allen 14 Eiablageboxen die ersten abgelegten Eier festgestellt werden konnten (Tab. 26). Hingegen war dies bei einer konstanten Temperatur von 13 °C erst nach 384 h der Fall. Auf dieser Temperaturstufe kam es aber aufgrund der hohen Sterberate nur in einer der drei Boxen zu einer Eiablage. In den drei Boxen bei einer Temperatur von 19 °C lag der mittlere Zeitpunkt der ersten Eiablage bei 146,7 h.

Die Zeitspanne von erster registrierter Eiablage bis zu dem Zeitpunkt, bei welchem mehr als 50 % der insgesamt in einer Box abgelegten Eier festgestellt werden konnten, nahm mit sinkenden Temperaturen zu. Bei 25 °C wurden innerhalb von 17,3 h mehr als 50 % der Eier abgelegt. Bei 13 °C und bei 19 °C hingegen dauerte es nach der ersten Eiablage weitere 168 h bzw. 165,3 h, bevor insgesamt mehr als die Hälfte der Eier einer Eiablagebox abgelegt wurden.

Tabelle 26. Durchschnittlicher Zeitpunkt, bei dem die ersten Eier bzw. mehr als 50 % der gesamten Eier einer Eiablagebox abgelegt wurden, nach kompletter Oogenese bei verschiedenen Temperaturen.

Temperatur	Anzahl der Boxen	Ø Eiablage		(No.1) – (>50%)
		No.1	>50%	
25 °C	14	68,3±2,2 h	85,6±9,5 h	17,3 h
19 °C	3	146,7±20,1	312,0±24,0 h	165,3 h
13 °C	1	384 h	552 h	168 h

In Abbildung 37 ist die Entwicklungsrate der Oogenese gegen die Temperatur aufgetragen. Eine Extrapolation der Regressionsgerade ($R^2 = 0,971$) bzw. eine Berechnung des Schnittpunktes mit der x-Achse ergibt einen theoretischen unteren Entwicklungsnullpunkt von exakt 11,0 °C. Die thermale Konstante wurde mit exakt 1000 °h berechnet.

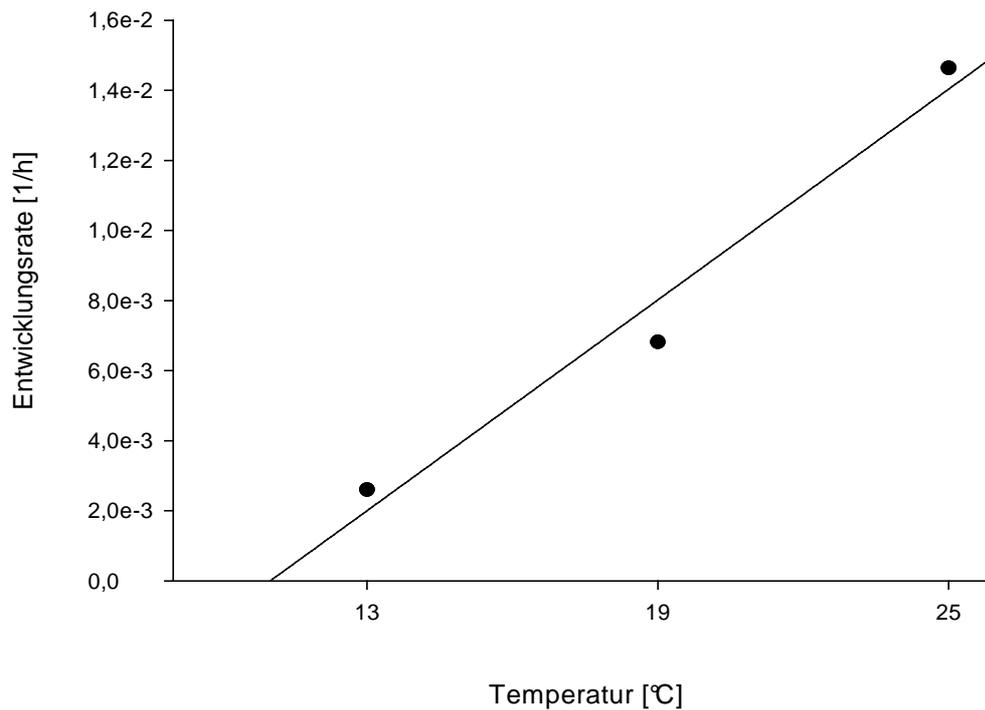


Abbildung 37. Entwicklungsrate der Oogenese bzw. des Eiablagezeitpunktes bei verschiedenen Temperaturen. Lineare Regression zur Ermittlung der thermalen Konstante und des unteren Entwicklungsnulldpunktes.

Fertilität

Der Anteil unbefruchteter Eier wurde ebenfalls durch die Länge der Kühlphase bzw. den unterschiedlichen Start der Kühlphase nach einer Blutmahlzeit beeinflusst. Innerhalb der Boxen des Standards blieben nach konstanten 25 °C während der kompletten Oogenese und Eiablage 7,3 % der insgesamt 4084 abgelegten Eier unbefruchtet (Tab. 27). Mit 58,3 % bei einer konstanten Temperatur von 13 °C war dieser Anteil hingegen signifikant geringer. Bei diesen Ansätzen konnten auch mehrfach weiße, nicht sklerotisierte Eier gefunden werden.

Eine gegenüber dem Standard ebenfalls signifikant verringerte Fertilität zeigte sich, wenn 48 h nach der Blutmahlzeit die Weibchen für 54 h einer Temperatur von 7 °C ausgesetzt wurden. Der Anteil unbefruchteter Eier war in dieser Gruppe mit durchschnittlich 63,9 % auch am höchsten. Bei gleicher Temperatur, aber früherem Kühlphasenbeginn, lag der Anteil unbefruchteter Eier mit durchschnittlich 24,6 % und 17,2 % signifikant niedriger (t-Test, $P < 0,001$), unterschied sich aber immer noch signifikant vom Standard.

Tabelle 27. Anteil unbefruchteter Eier nach Oogenese bei verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.

Temp.	Kühlphasen		Anzahl Eier (Boxen)	Anteil Unbefruchtet	
	Start	Dauer		% / SD	
25 °C	1 h	komplett	4084 (16)	7,3±6,5	-
19 °C	1 h	42 h	5684 (11)	7,9±3,3	
	24 h	42 h	5164 (8)	7,2±2,7	
	48 h	16 h	1056 (6)	11,0±6,9	
	1 h	komplett	1287 (4)	11,2±3,9	
13 °C	1 h	48 h	2855 (10)	9,3±9,1	
	24 h	48 h	2140 (9)	11,2±4,9	
	48 h	16 h	1363 (9)	11,3±5,8	
	1 h	komplett	168 (1)	58,3	S
7 °C	1 h	78 h	4557 (11)	24,6±13,7	S
	24 h	54 h	842 (8)	17,2±7,7	
	48 h	54 h	674 (11)	63,9±24,7	S
1 °C	1 h	6 h	3161 (12)	24,5±14,4	S
	24 h	6 h	3862 (12)	25,5±11,3	S
	48 h	6 h	988 (10)	41,8±22,8	S

S Signifikant vom Standard verschieden

Ein nahezu identisches Bild war bei einer Temperatur von 1 °C festzustellen, wo beim spätesten Kühlphasenbeginn die Fertilität mit 41,8 % am geringsten ausfiel. Beide Ansätze wiesen bei dieser Temperatur mit früherem Kühlphasenbeginn einen signifikant geringeren Anteil unbefruchteter Eier auf (t-Test, $P < 0,05$), welcher jedoch auch signifikant über dem Anteil unbefruchteter Eier des Standards lag.

3.2.4.3 Versuch I3 - Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese

Die durchschnittlich bei ungestörtem Saugakt aufgenommene Blutmenge aller 135 in diesem Versuch verwendeten Weibchen betrug 3,4 mg Blut, was einem Verhältnis von 2,3 mg Blut je Milligramm Körpergewicht des jeweiligen Weibchens entsprach (Tab. 28). Dabei betrug das mittlere Gewicht der Weibchen 1,6 mg.

Tabelle 28. Durchschnittliches Gewicht, aufgenommene Blutmenge und Verhältnis von Größe der Blutmahlzeit zum Körpergewicht aller im Versuch verwendeten Weibchen.

Anzahl	Ø Gewicht [mg]	Ø Blut [mg]	Ø Blut/ Gewicht
135	1,6±0,3	3,4±1,0	2,3±0,7

Fruchtbarkeit

Die Temperatur während der Oogenese hatte einen signifikanten Einfluss auf das Verhältnis der Anzahl der abgelegten Eier zur aufgenommenen Blutmenge (Tab. 29). Weibchen, welche 1 h nach der Blutmahlzeit für 288 h auf 13 °C verweilten und zur Eiablage zurück auf 25 °C überführt wurden, legten durchschnittlich nur 15,6 Eier pro Milligramm aufgenommenem Blut. Die Weibchen der Standardansätze befanden sich während der kompletten Vitellogenese und Oogenese auf 25 °C und legten im Mittel 23,0 Eier pro mg aufgenommenem Blut.

Tabelle 29. Anzahl der Eier pro Milligramm Blutmahlzeit nach der Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit.

Temperatur	Kühlphase		Anzahl ♀	Anzahl Eier	Mittel Eier/mg Blut	
	Dauer	Start				
25 °C	-		21	1952	23,0±6,6	
19 °C	144 h	1 h	22	1601	19,4±5,8	
13 °C	288 h	1 h	19	1285	15,6±5,5	S
		1 h	14	933	20,1±6,3	
7 °C	24 h	24 h	11	655	24,2±8,5	
		48 h	13	776	16,6±10,8	

S Signifikant vom Standard verschieden

Nach einer Kühlzeit von 144 h bei 19 °C lag die Anzahl pro Milligramm Blutmahlzeit abgelegter Eier mit 19,4 Eier/mg zwischen dem Standard und der Temperaturstufe 13 °C. Die statistische Überprüfung ergab jedoch keinen signifikanten Unterschied zum Standard.

Ebenfalls nicht signifikant vom Standard verschieden war das Verhältnis der abgelegten Eier pro Milligramm Blutmahlzeit bei allen drei Ansätzen der Temperaturstufe 7 °C und einer 24-Stunden-Kühlphase. Hier ist jedoch zu beachten, dass aufgrund einer höheren

Sterberate während der Kühlphase nur jeweils zwischen 11 und 14 Weibchen für die statistische Auswertung zur Verfügung standen. Wurden die Weibchen erst 48 h nach der Blutmahlzeit auf die Versuchstemperatur überführt, wurden nur 16,6 Eier pro mg Blut abgelegt. Aufgrund der größeren Streuung der Einzelergebnisse war dieser scheinbar niedrigere Wert jedoch nicht signifikant vom Standard verschieden. Wurde die Kühlphase bei 7 °C schon 24 h nach der Blutmahlzeit eingeleitet, so wurde mit 24,2 Eiern sogar geringfügig mehr Eier pro mg Blutmahlzeit abgelegt als bei den Standardansätzen.

Fertilität

Wie schon in anderen Versuchsreihen traten auch bei diesem Versuch ohne erkennbares Muster vereinzelt Eier mit der Merkmalsausprägung „mel,, auf. Da Eier mit dieser Merkmalsausprägung unregelmäßig ohne erkennbare Zusammenhänge auftraten, wurde der komplette Versuch einmal mit und einmal ohne Berücksichtigung dieser undefinierbaren Merkmalsausprägung ausgewertet. Auf das Ergebnis hatte diese getrennte Auswertung jedoch nur eine geringe Auswirkung, so dass kein statistischer Unterschied zwischen den beiden Auswertungsvarianten festgestellt werden konnte.

Unter Standardbedingungen waren zwischen 98,1 % (mit „mel“) und 99,1 % (ohne „mel“) der abgelegten Eier befruchtet (Tab. 30).

Im selben Bereich lagen mit 97,4 % und 98,6 % auch die Befruchtungsraten, wenn 1 h nach Blutmahlzeit die vollgesogenen Weibchen für 144 h einer Temperatur von 19 °C ausgesetzt waren.

Tabelle 30. Anteil befruchteter Eier nach Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen. Beginn der Kühlphasen zu unterschiedlichen Zeitpunkten nach der Blutmahlzeit. Mit und ohne Berücksichtigung der Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5).

Temperatur	Kühlphase		Anzahl ♀	Anteil befruchtet mit mel	Anteil befruchtet ohne mel
	Dauer	Start			
25 °C	-		21	98,1 ±3,1 %	99,1±1,6 %
19 °C	144 h	1 h	22	97,4±2,7 %	98,6±2,3 %
13 °C	288 h	1 h	19	81,3±29,0 %	S 81,3±29,0 %
		1 h	14	92,4±7,2 %	95,5±6,6 %
7 °C	24 h	24 h	11	93,1±10,1 %	96,7±6,1 %
		48 h	13	78,9±30,4 %	S 79,8±30,5 %

S Signifikant vom Standard verschieden

Bei Weibchen, welche 1 h nach der Blutmahlzeit für 288 h einer Temperatur von 13 °C ausgesetzt waren, und die zur Eiablage wieder auf 25 °C überführt wurden, lag der Anteil befruchteter Eier bei nur 81,3 %. Dieser Wert war signifikant vom Standard verschieden.

Eine noch geringere und ebenfalls signifikant vom Standard verschiedene Befruchtungsrates konnte bei einer Temperatur von 7 °C ermittelt werden. Wurden die vollgesogenen Weibchen 48 h nach der Blutmahlzeit für 24 h dieser Temperatur ausgesetzt, so waren nur 78,9 % bzw. 79,8 % der abgelegten Eier befruchtet. Wurden hingegen die Weibchen nur eine oder 24 h nach der Blutmahlzeit derselben Temperatur für dieselbe Zeitspanne ausgesetzt, so war der Anteil befruchteter Eier mit 92,4 %, 93,1 %, 95,5 % und 96,7 % zwar etwas geringer als der Standard, aber nicht signifikant vom diesem verschieden.

Eiablageorte

Die verschiedenen Temperatureinflüsse während der Oogenese hatten keinen Einfluss auf den späteren Ablageort der Eier (Tab.31). Der größte Anteil der Eier wurde jeweils auf die dafür bereitgestellten Eiablagestäbchen abgelegt. Dies waren für alle Versuchsgruppen zusammen durchschnittlich 68,5 %. An der Becherinnenwand wurden durchschnittlich 12,4 % der Eier abgelegt und somit insgesamt 80,9 % der Eier auf festem Untergrund angeklebt.

Tabelle 31. Anteil der an verschiedenen Bereichen innerhalb der Eiablagedosen abgelegten Eier nach Oogenese unter verschiedenen Temperaturregimen.

Temperatur	Kühlphase		Eiablageort		
	Dauer	Start	Holz	Becher	Wasser
25 °C	Kom.	1 h	66,2 %	8,2 %	25,6 %
19 °C	144 h	1 h	77,0 %	9,6 %	13,4 %
13 °C	288 h	1 h	63,5 %	15,5 %	21,0 %
7 °C	24 h	1 h	63,8 %	20,4 %	15,8 %
		24 h	73,7 %	12,6 %	13,7 %
		48 h	63,1 %	14,1 %	22,8 %
Gesamt			68,5 %	12,4 %	19,1 %

In Tabelle 32 ist die Anzahl der positiven Eiablagedosen für ein bestimmtes Ereignis angegeben. So konnten bei allen 89 ausgewerteten Eiablagedosen Eier auf den Eiablagestäbchen gefunden werden. Nicht bedeutend geringer ist mit 95,5 % der Anteil der Eiablagedosen mit auf der Wasseroberfläche abgelegten Eiern. Auf der Becherinnenwand wurden mit 89,9 % positiven Eiablagedosen am seltensten Eier abgelegt.

Tabelle 32. Anteil der Eiablagedosen welches ein bestimmtes Kriterium erfüllen.

Kriterium	Gesamt	Eiablageort		
		Holz	Becher	Wasser
Eiablagedose mit Eiern auf...	89	100 %	89,9 %	95,5 %
Eiablagedose mit am meisten Eiern auf...		85,4 %	3,4 %	11,2 %

Obwohl der Anteil der auf den Eiablagestäbchen abgelegten Eier deutlich am höchsten lag, konnten trotzdem in 11,2 % und 3,4 % der untersuchten Eiablagedosen am meisten Eier auf der Becherinnenwand oder der Wasseroberfläche gefunden werden.

Unbefruchtete Weibchen

Alle zehn unbefruchteten Weibchen legten Eier, welche wie zu erwarten ebenfalls komplett unbefruchtet waren. Durchschnittlich wurden von jedem unbefruchteten Weibchen 25,2 Eier gelegt (Tab. 33). Die Bandbreite reichte von mindestens drei abgelegten Eiern bis zu maximal 51 abgelegten Eiern.

Die durchschnittlich aufgenommene Blutmenge aller unbefruchteten Weibchen betrug 1,9 mg, wobei diese Menge exakt von sieben der zehn Weibchen aufgesaugt wurde. Bei einem der Weibchen fiel die aufgenommene Blutmenge mit 3,1 mg auffällig hoch aus, das Körpergewicht dieses Tieres entsprach allerdings mit 1,8 mg genau dem Durchschnittswert.

Durchschnittlich legten die unbefruchteten Weibchen 13,0 Eier pro Milligramm aufgenommener Blutmenge. Dieser Wert war signifikant vom Standardwert der befruchteten Weibchen verschieden.

Tabelle 33. Gewicht der unbefruchteten Weibchen, Größe der Blutmahlzeit und Anzahl der abgelegten unbefruchteten Eier.

No.	Gewicht W [mg]	Gewicht Blut [mg]	mg Blut/ mg Weibchen	Anzahl Eier	Eier/ mg Blut
1	1,8	3,1	1,7	37	11,9
2	2,4	1,9	0,8	3	1,6
3	1,4	1,9	1,4	51	26,8
4	1,9	1,4	0,7	16	11,4
5	1,6	1,6	1,0	16	10,0
6	1,8	1,9	1,1	3	1,6
7	2,4	1,9	0,8	18	9,5
8	1,4	1,9	1,4	44	23,2
9	1,9	1,9	1,0	49	25,8
10	1,6	1,9	1,2	15	7,9
Mittel	1,8±0,4	1,9±0,4	1,1±0,2	25,2±18,4	13,0±9,2

3.2.4.4 Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur

Wurden eiablagebereite Weibchen einem täglich ansteigenden Temperaturregime mit einer Starttemperatur von 10 °C ausgesetzt, so erfolgte die erste Eiablage bei einer Durchschnittstemperatur von 14,1 °C (Tab. 34). Hierbei betrug die maximale Temperatur im Kontrollzyklus mit der ersten Eiablage 14,5 °C. Bei den vorherigen Temperaturstufen ohne registrierte Eiablage betrug die maximal gemessene Temperatur 13,6 °C.

Bei der ersten registrierten Eiablage wurden insgesamt nur 19 Eier in zwei der sechs Eiablageboxen abgelegt. Nach einem weiteren Tag auf derselben Temperaturstufe ($\bar{\varnothing} = 14,2$ °C) wurden erneut nur insgesamt 19 Eier, jedoch in insgesamt vier der sechs Eiablageboxen, abgelegt. Am ersten Tag wurden unter Standardbedingungen nach dem Ende der Kühlphase in allen sechs Boxen insgesamt 873 Eier abgelegt. Innerhalb des siebentägigen letzten Kontrollzyklus bei 25 °C wurden nochmals 46 Eier in drei Eiablageboxen abgelegt. Jedoch waren aufgrund des Absterbens von Weibchen zu diesem Zeitpunkt nur noch vier Eiablageboxen besetzt.

Tote Weibchen wurden recht gleichmäßig über die ganze Versuchsdauer und auf alle Boxen verteilt registriert. So waren in allen Boxen zum Ende der Kühlphase mindestens zwei und höchstens vier Weibchen vorhanden.

Tabelle 34. Anzahl abgelegter Eier, Anteil befruchteter Eier, Boxen mit erfolgter Eiablage und Anzahl lebender Weibchen bei täglich steigenden Temperaturen.

Tag	Temperatur			Eier		Boxen positiv	Anzahl ♀
	min.	max.	Ø	abgelegt	befruchtet		
1		25 °C		Keine Eiablagemöglichkeit vorhanden		-	36
2	9,6 °C	10,5 °C	10,1 °C			-	34
3	9,8 °C	10,6 °C	10,2 °C	0	-	0	30
4	10,4 °C	11,3 °C	10,9 °C	0	-	0	30
5	11,5 °C	12,4 °C	12,0 °C	0	-	0	30
6	12,8 °C	13,6 °C	13,2 °C	0	-	0	25
7	13,7 °C	14,5 °C	14,1 °C	19	57,9 %	2	23
8	13,8 °C	14,6 °C	14,2 °C	19	52,6 %	4	20
9		25 °C		873	87,5 %	6	18
10 -17		25 °C		46	91,3 %	3 *	12

* Insgesamt nur noch vier Boxen aktiv

Der Anteil befruchteter Eier nahm mit jeder Eiablagephase zu. Die Eier der ersten beiden registrierten Eiablagen bei ca. 14 °C waren nur zu 57,9 % bzw. 52,6 % befruchtet. Hierbei ist aber die jeweils geringe Stichprobengröße von lediglich 19 Eiern zu beachten. Eine größere Anzahl an Eiern war aus den beiden Eiablagephasen bei Standardtemperatur verfügbar. Von den im ersten Tag nach der Kühlphase abgelegten Eiern waren 87,5 % befruchtet und somit noch 12,5 % unbefruchtet. Auch in der letzten Eiablagephase wurden noch unbefruchtete Eier abgelegt. Der Anteil befruchteter Eier betrug hier 91,3 %. Die in anderen Versuchen auftretende undefinierbare Ei-Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5) konnte in diesem Versuch nicht beobachtet werden.

3.2.4.5 Versuch I5 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums

Sterberaten

Bei der Auswertung der Sterberaten wurden die verschiedenen Boxenbelegungsvarianten nicht berücksichtigt. So wurden z. B. die Sterberaten der Weibchen ohne Temperatureinfluss (Standard) aus allen Boxen zusammengefasst, ungeachtet der Herkunft der Männchen (Standard oder mit Temperatureinfluss) der jeweiligen Boxen.

Die Unterschiede bei den Mortalitätsraten der Männchen waren meist unauffällig (Tab. 35). Den größten Unterschied zum Standard (38,8 %) konnte mit einer Sterberate von 59,9 % bei einer Temperatur von 37 °C und dem ältesten Puppenstadium gemessen werden.

Bei fast allen Kombinationen von Temperatur und Puppenalter lag der Anteil der nach 240 h verstorbenen Männchen über dem der Weibchen. Insgesamt war dieser Unterschied meist nicht sehr deutlich. Der größte Unterschied zwischen Männchen und Weibchen konnte mit fast 30 % beim Standard festgestellt werden. Lediglich bei einer Temperatur von 13 °C im Vorversuch und einem Puppenalter von 8–12 h waren nach 240 h prozentual mehr Weibchen verstorben.

Tabelle 35. Überlebensraten von Männchen und Weibchen nach 240 h und 480 h bei 25 °C. Im Vorversuch waren die Puppen verschiedenen Temperaturen für bestimmte Zeiten ausgesetzt.

Temperatur	Puppenalter	Kühlphase	Männchen		Weibchen		
			n (N)	% tot (240 h)	n (N)	% tot (240 h)	% tot (480 h)
25 °C			240 (31)	38,8 %	198 (29)	9,6 %	28,3 %
	8-12 h	24 h	50 (5)	40,0 %	45 (5)	15,6 %	75,6 %
1 °C	28-32 h	12 h	66 (7)	51,5 %	60 (8)	41,7 %	83,3 %
	48-52 h	12 h	109 (13)	42,4 %	105 (13)	25,7 %	44,8 %
13 °C	8-12 h	144 h	26 (4)	50,0 %	13 (3)	53,8 %	76,9 %
	28-32 h	144 h	46 (8)	54,3 %	33 (5)	39,4 %	63,6 %
	48-52 h	144 h	45 (8)	37,7 %	28 (5)	28,6 %	71,4 %
37 °C	48-52 h	12 h	40 (4)	59,9 %	40 (4)	35,0 %	55,0 %

N Anzahl der Versuchsboxen
n Anzahl der Versuchstiere

Bei allen Gruppen mit Temperatureinfluss lag die Sterberate der Weibchen bei der ersten Kontrolle nach 240 h höher als in den Standardboxen (9,6 %). Am größten war der Unterschied bei einem Puppenalter von 8–12 h und einem 144-stündigen Temperatureinfluss von 13 °C (53,8 %). Mit zunehmendem Puppenalter nimmt bei derselben Temperatur die Sterberate der Weibchen zwar jeweils ab, lag aber mit 39,4 % (Puppenalter 28–32 h) und 28,6 % (Puppenalter 48–52 h) noch deutlich über dem Standard. Vor allem bei 13 °C war jedoch bei allen Gruppen die Gesamtanzahl der verfügbaren Weibchen sehr gering.

Auch nach insgesamt 480 h war der Anteil der verstorbenen Weibchen beim Standard mit 28,3 % von allen Versuchsgruppen am niedrigsten. Bei einer Temperatur von 13 °C lag bei allen drei Puppenstadien die Mortalitätsrate mit 63,6 % bis 76,9 % deutlich höher. Die höchste Sterberate nach 480 h konnte mit 83,3 % bei einer Temperatur von 1 °C und einem mittleren Puppenstadium im Vorversuch festgestellt werden. Bei gleicher Temperatur und jüngeren Puppen lag die Mortalitätsrate mit 75,6 % ähnlich hoch.

Mehrfach konnten Weibchen beobachtet werden, welche nicht in der Lage waren, Blut aufzunehmen. Die Tiere flogen zielstrebig den angebotenen Arm an und begannen sofort mit der Suche nach einem geeigneten Platz für die Blutaufnahme. Nachdem der Stechrüssel bis zu den Palpen in die Haut eingedrungen war, schienen die Weibchen mit dem Saugakt zu beginnen. Nach mehreren Minuten ohne Blutaufnahme zogen diese Weibchen den Rüssel wieder heraus, putzen sich und unternahmen an anderer Stelle einen weiteren Stechversuch. Dieses Muster wiederholte sich mehrfach ohne Erfolg und wurde nach ca. 20 Minuten vom Autor dieser Arbeit abgebrochen. Bei einem Teil dieser Weibchen war am Ende eine geringe Menge an Blut im Abdomen festzustellen. Dies entsprach aber lediglich ca. 5 % bis 10 % einer durchschnittlichen Blutmahlzeit. Diese Beobachtungen konnten nur bei Weibchen gemacht werden, deren erstes und letztes Puppenstadium zuvor einer Temperatur von 1 °C oder 37 °C ausgesetzt waren.

Fertilität

Bei der Auswertung des Anteils unbefruchteter Eier wurden die verschiedenen Boxenbelegungsvarianten getrennt ausgewertet. Da auch in diesem Versuch gelegentlich Eier der Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5) auftraten, wurde auch hier eine doppelte Auswertung durchgeführt.

3 Ergebnisse

Von den insgesamt 2242 in den Standardboxen abgelegten Eiern blieb ein Anteil von 0,3 % unbefruchtet, wenn Eier mit der Merkmalsausprägung „mel“ bei der Auswertung unberücksichtigt blieben (Tab. 36). Wurden diese Eier ebenfalls als unbefruchtet gewertet, so erhöhte sich der prozentuale Anteil unbefruchteter Eier beim Standard auf 2,1 %. In Boxen, in denen sowohl Männchen als auch Weibchen bei einem Puppenalter von 48–52 h einer Temperatur von 37 °C für 12 h ausgesetzt waren, wurden signifikant mehr unbefruchtete Eier als beim Standard abgelegt. Dies war sowohl bei einer Auswertung mit (11,3 %) und ohne (9,5 %) der Merkmalsausprägung „mel“ der Fall.

Bei einer Temperatur von 13 °C, einem Puppenalter von 28–32 h und beiden Geschlechtern mit Temperatureinfluss konnte ein hoher Anteil unbefruchteter Eier von 18,0 % bzw. 15,6 % festgestellt werden.

Tabelle 36. Anteil unbefruchteter Eier von Imagines nach unterschiedlichem Temperatureinfluss auf verschiedene Puppenstadien im Vorversuch. Mit und ohne Berücksichtigung der Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5)

Temperatur	Puppenalter	Kühlphase	Geschlecht in der Kühlphase	Anzahl Eier	Unbefruchtet mit mel	Unbefruchtet ohne mel	
	25 °C		-	2242	2,1±2,7 %	0,3 ±0,6 %	
1 °C	8-12 h	24 h	Männchen	1261	3,3±1,7 %	3,3±1,7 %	
			Weibchen				
	28-32 h	12 h	Männchen	920	4,0±4,1 %	3,5±4,3 %	
			Weibchen				
	48-52 h	12 h	Weibchen	550	2,8±3,9 %	2,8±3,9 %	
			Männchen				470
		12 h	Männchen	973	12,4±18,5 %	11,6±17,3 %	
	8-12 h	144 h	Männchen	286	2,7±2,1%	2,1±3,0 %	
13 °C	28-32 h	144 h	Männchen	837	18,0±24,5 %	15,6±23,7 %	
			Weibchen				
	48-52 h	144 h	Männchen.	1258	8,1±7,3 %	3,9±5,3 %	
		Weibchen					
37 °C	48-52 h	12 h	Männchen	894	11,3±4,7 %	9,5±4,3 %	S
		Weibchen					

S Signifikant vom Standard verschieden

Aufgrund der hohen Streuung der Einzelwerte war jedoch bei beiden Auswertungsvarianten der Unterschied zum Standardwert nicht signifikant. Bei jüngeren Puppenstadien lag der unbefruchtete Anteil mit 2,1 % bzw. 2,7 % deutlich niedriger. Eine Temperatur von 13 °C für 144 h während des ältesten Puppenstadiums hatte ebenfalls keinen signifikant erhöhten Anteil unbefruchteter Eier zur Folge, obwohl dieser bei einer Auswertung mit „mel“ mit 8,1 % etwas erhöht erscheint.

Bei einer Temperatur von 1 °C, einer Kühlphase von 12 h und einem Puppenalter von 48–52 h waren ausreichend Imagines vorhanden, um alle drei Boxenbelegungsvarianten anzusetzen. In Boxen, in denen ausschließlich die Weibchen einem Temperatureinfluss während der Puppenentwicklung ausgesetzt wurden, wurde ein nur geringer, nicht vom Standard signifikant verschiedener Anteil von 2,8 % unbefruchteten Eiern festgestellt. Waren auch Männchen mit Temperatureinfluss während der Puppenentwicklung in den Boxen vorhanden, so war der Anteil unbefruchteter Eier beträchtlich höher. Boxen mit Männchen und Weibchen mit Temperatureinfluss wiesen 12,4 % bzw. 11,6 % unbefruchtete Eier auf. Noch höher war dieser Anteil in den Boxen, in denen ausschließlich die Männchen dem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums ausgesetzt waren. Hier blieben 26,3 % bzw. 25,2 % der Eier unbefruchtet. Trotz des hohen Anteils unbefruchteter Eier bei allen Belegungsvarianten mit Männchen mit Temperatureinfluss war der Anteil unbefruchteter Eier nur signifikant vom Standard verschieden, wenn die Merkmalsausprägung „mel“ unberücksichtigt blieb. Bei einem Puppenalter von 8–12 h und 28–32 h konnte jeweils nur ein niedriger und vom Standard nicht signifikant verschiedener Anteil unbefruchteter Eier bei einer Temperatur von 1 °C ermittelt werden.

3.2.4.6 Versuch I6 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums

Sterberaten

Bei der Auswertung der Sterberaten wurden die verschiedenen Boxenbelegungsvarianten nicht berücksichtigt. So wurden z. B. die Sterberaten der Weibchen ohne Temperatureinfluss (Standard) aus allen Boxen zusammengefasst, ungeachtet der Herkunft der Männchen (Standard oder mit Temperatureinfluss) aus den Boxen.

Die Gesamtsterberaten der einzelnen Geschlechter nach bestimmten Zeitabschnitten sind in Tabelle 37 aufgeführt. Die Sterberate der Männchen nach 240 h war gegenüber

den Weibchen meist deutlich erhöht. Nur nach einer Temperatur von 1 °C im Vorversuch lag der Anteil verstorbener Weibchen mit 39,6 % bzw. 31,1 % nur gut 1/3 unterhalb des Wertes der Männchen (55,8 % bzw. 44,7 %). Bei allen anderen Temperaturen konnte eine 2,3–4fache Sterberate der Männchen festgestellt werden.

Die Sterberate der Männchen in den Boxen mit Temperatureinfluss war gegenüber dem Standard eher unauffällig. Bei den Weibchen beträgt bei einer Temperatur von 1 °C im Vorversuch für Erst- und Viertlarven die Sterberate nach 240 h mit 39,6 % und 31,1 % rund das Drei- bzw. Vierfache des Standardwertes (9,6 %). Bei einer Temperatur von 7 °C und 13 °C hingegen blieb die Mortalitätsrate mit 11,8 % und 15,3 % unauffällig.

Tabelle 37. Überlebensraten von Männchen und Weibchen bei 25 °C nach 240 h und 480 h. Im Vorversuch waren die Larven verschiedenen Temperaturen für bestimmte Zeiten ausgesetzt.

Temperatur	Larvenalter	Kühlphase	Männchen		Weibchen		
			n (N)	% tot (240 h)	n (N)	% tot (240 h)	% tot (480 h)
25 °C			240 (31)	38,8 %	198 (29)	9,6 %	28,3 %
1 °C	Erstlarven	36 h	43 (8)	55,8 %	48 (9)	39,6 %	85,4 %
	Viertlarven	18 h	38 (5)	44,7 %	61 (7)	31,1 %	65,6 %
7 °C	Erstlarven	102 h	56 (8)	46,4 %	51 (7)	11,8 %	23,5 %
13 °C	Erstlarven	1200 h	70 (10)	34,3 %	85 (13)	15,3 %	25,9 %

N Anzahl der Versuchsboxen
n Anzahl der Versuchstiere

Nach 480 h konnte wiederum bei einer Temperatur von 1 °C im Vorversuch eine gegenüber dem Standard (28,3 %) deutlich erhöhte Sterberate der Weibchen von 85,4 % und 65,6 % festgestellt werden. Bei den Temperaturen 7 °C und 13 °C lag diese unauffällig bei 23,5 % bzw. 25,9 %.

Fertilität

In diesem Versuch traten gelegentlich Eier der unsicheren Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5) auf. Die Auswertung des Anteils unbefruchteter Eier wurde daher doppelt ausgeführt.

So bliebe von den insgesamt 2242 in den Standardboxen abgelegten Eiern ein Anteil von 0,3 % unbefruchtet, wenn Eier mit der Merkmalsausprägung „mel“ unberücksichtigt blieben (Tab. 38). Wurden diese Eier ebenfalls als unbefruchtet mit in die Wertung aufgenommen, erhöhte sich der prozentuale Anteil unbefruchteter Eier des Standards auf 2,1 %.

In den Eiablageboxen, in denen sowohl männliche als auch weibliche Erstlarven einem Temperatureinfluss von 36 h bei 1 °C ausgesetzt waren, konnte mit 1,2 % (ohne „mel“) bzw. 5,1 % (mit „mel“) ein lediglich gering erhöhter Anteil befruchteter Eier gefunden werden. So ist dieser Unterschied auch statistisch nicht signifikant.

Tabelle 38. Anteil unbefruchteter Eier von Imagines, deren Larven im Vorversuch verschiedenen Temperaturen für bestimmte Zeiten ausgesetzt waren. Mit und ohne Berücksichtigung der Merkmalsausprägung „mel“ (s. Kapitel 2.2.5)

Temperatur	Larvenalter	Kühlphase	Geschlecht in der Kühlphase	Anzahl Eier	Unbefruchtet mit mel	Unbefruchtet ohne mel
25 °C				2242	2,1±2,7 %	0,3 ±0,6 %
1 °C	Erstlarven	36 h	Männchen	916	5,1±2,8 %	1,2±2,1 %
			Weibchen			
	Viertlarven	18 h	Männchen	1001	9,7±6,3 %	S 8,4±7,6 % S
			Weibchen			
Viertlarven	18 h	Weibchen	390	1,1 ±1,5 %	1,1 ±1,5 %	
		Männchen				398
7 °C	Erstlarven	102 h	Männchen	2236	4,3±3,7 %	
			Weibchen			
13 °C	Erstlarven	1200 h	Männchen	2581	7,5±6,3 %	S 0,6±0,9 %
			Weibchen			
			Weibchen	203	0±0	0±0

S Signifikant vom Standard verschieden

Wurden jedoch die Viertlarvenstadien derselben Temperatur für 18 h ausgesetzt, so war in den Eiablageboxen mit beiden Geschlechtern mit Temperatureinfluss der Anteil unbefruchteter Eier signifikant höher als beim Standard. Dieser betrug bei einer Auswertung mit der Merkmalsausprägung „mel“ 9,7 % und ohne 8,4 %. Wurden Imagines mit gleicher Larvenbehandlung mit Imagines des anderen Geschlechts aus den Standardansätzen kombiniert, blieb der Anteil unbefruchteter Eier gering und unterschied sich nicht signifikant vom Standard. Wurden Erstlarven für 102 h einer Temperatur von 7 °C ausgesetzt, so konnte in den Eiablageboxen ein leicht erhöhter, aber wiederum nicht signifikanter Unterschied zum Standard festgestellt werden.

Würde man die Merkmalsausprägung „mel“ als unbefruchtet werten, so läge in der Gruppe, bei der die Männchen und Weibchen als Erstlarven für 1200 h einer Temperatur von 13 °C ausgesetzt waren, die Anzahl unbefruchteter Eier signifikant höher als im Standard. 7,5 % der insgesamt 2581 Eier wären somit unbefruchtet. Ohne die Merkmalsausprägung „mel“ wäre dieser Anteil mit nur noch 0,6 % deutlich geringer und nicht signifikant vom Standard verschieden. Wurden Eiablageboxen nur mit Weibchen derselben Vorbedingungen besetzt, so waren alle abgelegten Eier befruchtet.

4 Diskussion

4.1 Monitoring

Innerhalb des aktiven und passiven Monitorings konnten in einem Zeitraum von 2005 bis 2009 lediglich einmalig fünf Eier der Asiatischen Tigermücke in Deutschland nachgewiesen werden. In Anbetracht der raschen Ausbreitung der Art innerhalb Europas (Schaffner et al. 2000; Petric et al. 2001; Romi et al. 2004; Schaffner et al. 2004; Samanidou-Voyadjoglou et al. 2005; Aranda et al. 2006; Flacio et al. 2006; Klobucar et al. 2006; Petric et al. 2006; Scholte et al. 2007), den zunehmenden Populationsdichten in Italien (Urbanelli et al. 2000; Toma et al. 2003) und dem damit einhergehend zunehmenden Invasionsdruck in den benachbarten Ländern (Flacio et al. 2006) überrascht dieses Ergebnis. Auch die beispielhafte Ausbreitung der Art in den USA, wo *Ae. albopictus* innerhalb weniger Jahre nach dem ersten Erscheinen in rund der Hälfte der Staaten zu finden war (Moore 1999), ließ im Vorfeld der Arbeit einen mehrfachen Nachweis eingeschleppter Individuen der Art vermuten.

Sehr wahrscheinlich ist dieser geringe Anteil an Positiv-Funden auf eine Kombination mehrerer Faktoren zurückzuführen. So dürften die meisten Einschleppungen in das überprüfte Monitoringgebiet über Einschleppungswege erfolgen, bei welchen die Anzahl der gleichzeitig an einen Ort eingeschleppten Individuen nur sehr gering ist. Weiterhin bauen sich aufgrund der in Kapitel 4.4 und 4.5 erwähnten, nicht optimalen klimatischen Bedingungen während der Fortpflanzungsperiode in Deutschland Gründerpopulationen nur sehr langsam bzw. überhaupt nicht auf.

Um Einschleppungsereignisse von *Ae. albopictus* zuverlässig nachweisen zu können, ist jedoch zumindest eine geringe Vermehrung bzw. ein geringer Populationsaufbau nötig. So steigt bei einer Überwachung mittels Eiablagefallen die Anzahl der in den Fallen abgelegten Eier und die Anzahl der positiven Fallen mit der Populationsgröße an (Silver und Service 2008). Die Wahrscheinlichkeit, dass einzelne eingeschleppte Weibchen ihre Eier unmittelbar in die bereitgestellten Eiablagebehälter legen, ist äußerst gering. Vor allem, da die aufgrund menschlicher Aktivität vorhandenen, weiteren künstlichen Brutstätten an den Fallenstandorten zu einer Reduktion der in den Eiablagefallen gefundenen Eiern führen (Liew und Curtis 2004).

So ist davon auszugehen, dass während des Monitorings zwar durchaus weitere Einschleppungen einzelner Individuen an die überprüften Fallenstandorte erfolgten, diese

aber aufgrund der nicht ausreichenden Vermehrungsrate und Erhöhung der Eiablagewahrscheinlichkeit innerhalb der Eiablagefallen unentdeckt blieben.

Einschleppungswege nach Deutschland

Die häufigste Methode einer Verbreitung und anschließender Etablierung von *Ae. albopictus* ist der Mittransport der trockenresistenten Eier in Gebrauchtreifen (Sprenger und Wuithiranyagool 1986; Jupp und Kemp 1992; Rodriguez Tovar und Ortega Martinez 1994; Fontenille und Toto 2001; Schaffner et al. 2004). Auf diese Weise kann eine größere Anzahl an aquatischen Lebensstadien auf einmal an einen Einschleppungsort befördert werden (Urbanelli et al. 2000), an welchem wiederum die späteren eiablagebereiten Weibchen naturgemäß eine große Anzahl an künstlichen Brutstätten in Form von Altreifen vorfinden (Hanson et al. 1996). Eine erfolgreiche Etablierung von *Ae. albopictus* dürfte daher bei dieser Art der Einschleppung am größten sein.

Neben den Altreifenzwischenhändlern kommen auch Zementwerke als mögliche Einschleppungsorte in Frage. So werden z. B. nahezu die gesamten anfallenden Altreifen in Baden-Württemberg energetisch in Zementwerken verwertet (Landesanstalt Für Umweltschutz Baden-Württemberg 2002). Die Verwendung als Sekundärbrennstoff erfolgt in Form kompletter oder geschredderter Altreifen bei der Befeuerung der Brennöfen. In Altreifen abgelegte Eier von *Ae. albopictus* überlebten den Schredderprozess, wenn auch der Anteil der geschlüpften Larven geringer ausfiel (Hanson et al. 1996).

In Hinblick auf den internationalen Gebrauchtreifenhandel weist Deutschland jedoch einen deutlichen Exportüberschuss mit einer vergleichbar geringen Anzahl an importierten Altreifen auf (Reiter 1998). Auch in Gesprächen vor Ort konnte bestätigt werden, dass laut Aussagen der Verantwortlichen die Anzahl der Exporte deutlich überwiegt und keinerlei Importe aus *Ae. albopictus*-Verbreitungsländern von den im Rahmen dieser Arbeit kontaktierten Gebrauchtreifenhändlern erfolgen. So blieben auch das im Umfeld von Altreifenzwischenhändlern und Zementwerken durchgeführte aktive Fallen-Monitoring und die mehrfache Überprüfung der Altreifen auf Larven von *Ae. albopictus* ohne Positivnachweis. Da jedoch nach Deutschland jährlich etwa 10.000 Tonnen gebrauchte Reifen importiert werden (Landesanstalt Für Umweltschutz Baden-Württemberg 2002) und davon zumindest ein kleiner Anteil aus *Ae. albopictus*-Verbreitungsländern wie Italien, Japan und den USA stammt (Reiter 1998), ist diese Einschleppungsart nicht vollständig auszuschließen.

Eine andere Handelsware, mit welcher eine größere Menge an Eiern und Larven gleichzeitig an einen bestimmten Ort eingeschleppt werden kann, ist eine als „Lucky Bamboo“ (*Dracaena spp.*) bezeichnete Zierpflanze. Diese wird in Kisten mit stehendem Wasser versandt, wodurch optimale Lebensbedingungen während des Transports für alle aquatischen Lebensstadien von *Ae. albopictus* geboten sind (Madon et al. 2002). So führten Importe von „Lucky Bamboo“ aus Asien zur Einschleppung der Asiatischen Tigermücke nach Kalifornien (Madon et al. 2002) und in die Niederlande (Scholte et al. 2007). Eigene Recherchen ergaben, dass anscheinend der in deutschen Handelsketten angebotene „Lucky Bamboo“ ausnahmslos über Pflanzenzwischenhändler in den Niederlanden bezogen wird. Da dort ein Umtopfen und teilweise eine Weiterzucht der aus Asien importierten Pflanzen erfolgt, ist die Einfuhr einer großen Anzahl von Lebensstadien der Asiatischen Tigermücke eher ausgeschlossen. Zusätzlich werden in den Niederlanden von Seiten der Gesundheitsbehörden in Zusammenarbeit mit den Pflanzenhändlern Maßnahmen ergriffen, um den Anteil der aus Asien eingeschleppten Individuen zu verringern (Scholte 2008). So schlossen auch Gatt et al. (2009) eine Einschleppung der Art nach Malta über den Handel mit „Lucky Bamboo“ aus, da ausschließlich Pflanzen über den Zwischenhandel in den Niederlanden bezogen wurden. Vor allem im süddeutschen Raum ist eine Einschleppung der Asiatischen Tigermücke über die Verkehrs- und Warentransportrouten aus dem von der Art dicht besiedelten Italien wahrscheinlicher. So wurde auf diese Weise *Ae. albopictus* wiederholt in den südschweizerischen Kanton Tessin eingeschleppt (Flacio et al. 2006; Wymann et al. 2008). Auch genetische Untersuchungen von Populationen der Asiatischen Tigermücke in Madagaskar deuten auf eine Verbreitung der Art entlang von Straßen hin (Vazeille et al. 2001). In Spanien konnten neu entdeckte Populationen von *Ae. albopictus* keinen Reifenfirmen oder Pflanzenhandelsaktivitäten zugeordnet werden, weshalb die Autoren auf eine Verbreitung über den Straßenverkehr schließen (Aranda et al. 2006; Roiz et al. 2008). Ebenfalls scheint es möglich, dass die Art von Italien nach Malta innerhalb der Fahrzeuge von Touristen eingeschleppt wurde (Gatt et al. 2009). Im Gegensatz zur Einschleppung über den Gebrauchtreifenhandel ist die Anzahl der über den Straßenverkehr gleichzeitig mittransportierten Individuen jedoch sehr gering.

Zwar nimmt mit zunehmender Entfernung zu den Quellpopulationen die Wahrscheinlichkeit einer Einschleppung an einen bestimmten Ort ab, steigt jedoch bei zunehmendem Verkehrsaufkommen und somit größerer Verschleppungshäufigkeit wieder an (Hanski 1999; Lockwood et al. 2005). Vor allem am Ende der Sommerferienzeit fährt

eine große Anzahl an Urlaubern aus Italien zurück über die Bundesautobahn A5. Sie ist ein Teilabschnitt einer der wichtigsten Nord-Süd-Verkehrsachsen in Europa und die Hauptroute des Schwerlastverkehrs und des Rückreiseverkehrs aus Süden kommend nach Deutschland, den Benelux-Staaten und Skandinavien. Besonders Wohnmobile und Wohnanhänger, in welche einzelne *Ae. albopictus*-Weibchen durch olfaktorische Reize am Urlaubsort gelockt werden, könnten hier eine große Rolle spielen. Da diese "fahrenden Wohnbereiche" während der Fahrt meist unbenutzt sind, dürfte hier die auch bei Tageslicht sehr aktive Stechmückenart *Ae. albopictus* (Hawley 1988) unauffällig bleiben. Aber auch eine unentdeckte Mitnahme in Fahrgastzellen von Autos, Lkws oder Personenzügen ist bei vollgesogenen und daher ruhenden Weibchen nicht unwahrscheinlich. Aufgrund durchgeführter Stichproben im von *Ae. albopictus* besiedelten Gebiet in Spanien schätzt Eritja (2009), dass bei 0,15 % der Autofahrten ein Weibchen der Art mit in das Fahrzeug gelangt. Dass die Art über den Straßenverkehr bis nach Deutschland verschleppt werden kann, wurde im Rahmen dieser Arbeit nachgewiesen. Dass die nachgewiesene Einschleppung aus den Populationen in Italien erfolgte, ist sehr wahrscheinlich, kann jedoch nur vermutet werden. Die COI-Sequenzen der gefundenen Individuen waren zumindest identisch mit den COI-Sequenzen von Individuen aus italienischen *Ae. albopictus*-Populationen (Jesse, persönliche Mitteilung).

Eine Verschleppung einzelner Individuen innerhalb von Frachtcontainern ist ebenfalls möglich. Die kühlen Temperaturen und die hohe Luftfeuchte innerhalb dieser Container stellen optimale Bedingungen dar, um das Überleben mittransportierter Insekten zu fördern (Reiter und Darsie 1984). Die Einbürgerung der Asiatischen Tigermücke in Cuba erfolgte vermutlich über den Containerhandel aus der Dominikanischen Republik (Broche und Borja 1999). Frachtcontainer werden häufig im sogenannten „Kombinierten Verkehr“ eingesetzt, bei welchem innerhalb der Transportkette die Ladeinheit von einem Verkehrsträger wie Schiff, Bahn, Flugzeug oder Lkw auf den anderen umgeladen wird (Kombiverkehr 2010). Etwa die Hälfte des Güterverkehrs zwischen Italien und Deutschland erfolgt auf der Schiene (Sci Verkehr GmbH 2000), durch Einführung der Maut in Deutschland nimmt der Anteil des Schienenverkehrs weiter zu (Ak 2007). Den größten Austausch von Handelsware über den Schienengüterverkehr betreiben deutsche Firmen mit Italien (Sci Verkehr GmbH 2000), so gilt der Alpentransit zwischen Deutschland und Italien sogar als die stärkste Verkehrsachse im europäischen Güterverkehr (Kombiverkehr 2010). Vor allem an den Umschlagbahnhöfen zwischen Bahn und

LKW bzw. Binnenschiff dürfte mit einer häufigeren Einschleppung einzelner Individuen von *Ae. albopictus* aus Italien zu rechnen sein.

Monitoringmethode

Die Anzahl der pro Fallenstandort eingesetzten Eiablagefallen betrug abhängig von der Monitoringpriorität, den verfügbaren geeigneten Pflanzenbeständen und dem räumlichen Umfang des Fallenstandortes zwischen ein und sechs Fallen. Da die Anzahl der positiven Fallen mit der Populationsgröße korreliert (Silver und Service 2008), ist bei einer solch geringen Anzahl von Fallen pro Fallenstandort eine regelmäßige Eiablage innerhalb der Fallen erst mit zunehmender Populationsdichte von *Ae. albopictus* zu erwarten. So wurde bei Versuchen zur Eiablage im Freiland nur ein Teil der theoretisch abgelegten Eier aufgefunden (Liew und Curtis 2004). Das aktive Monitoring war daher lediglich auf die Ermittlung von sich im Aufbau befindenden Populationen nach einer erfolgten Einschleppung gedacht. Dass selbst eine Falle je Fallenstandort ausreichend ist, um bisher unentdeckte kleine Populationen bzw. Habitaterweiterungen von *Ae. albopictus* nachzuweisen, zeigten Freilanduntersuchungen in Nordamerika (Hornby et al. 1994).

Trotzdem ist der einmalige Fund von fünf Eiern der Asiatischen Tigermücke in einer der beiden Eiablagefallen eines Parkplatzes an der Bundesautobahn A5 als sehr zufälliges Ereignis einzuschätzen. Dass es sich hierbei um eine Einschleppung eines einzelnen Weibchens und nicht um eine sich im Aufbau befindende kleine Population handelte, zeigte die erfolglose Suche nach weiteren Individuen in den künstlichen und natürlichen Brutstätten im weiteren Umfeld der positiven Falle. Auch blieben intensivierete Kontrollen in den folgenden Jahren an diesem Fallenstandort ohne weitere Funde von *Ae. albopictus*.

Eine insgesamt deutliche Erhöhung der Anzahl der Fallen pro möglichem Einschleppungsort hätte sicherlich zu weiteren erfolgreichen Einzelnachweisen geführt. Da jedoch eventuelle Bekämpfungsmaßnahmen erst nach dem Nachweis einer sich im Aufbau befindlichen Gründerpopulation eingeleitet worden wären, stände der erhebliche materielle und zeitliche Mehraufwand nicht in Relation zum zusätzlichen Nutzen. Dieser würde sich lediglich auf eine dadurch eventuell mögliche Überprüfung der im Vorfeld zugeteilten theoretischen Einschleppungswahrscheinlichkeiten der einzelnen Einschleppungsorte beschränken.

Die an den Fallenstandorten positionierten Eiablagefallen wurden meist mit abgestandenem Leitungswasser oder, wenn verfügbar, mit gebrauchtem und gefiltertem Larvenwasser aus dem Labor befüllt. Letzteres ergab in Laborversuchen zwar die höchsten Eiablagerraten (Trexler et al. 2003), war im Rahmen des eigenen Monitorings jedoch nicht ständig in ausreichender Menge vorhanden. Eine weitere Möglichkeit, die Attraktivität der Eiablagebehälter für eiablagebereite Weibchen zu erhöhen, ist die Verwendung von Heu- oder Laubaufgüssen (Hien 1976a; Lampman und Novak 1996). Diese hätten eventuell aufgrund ihres stärkeren Eigengeruchs eine bessere Fernanziehungskraft auf vereinzelt eingeschleppte Weibchen gehabt.

Bei der Kontrolle der Eiablagefallen wurden ausschließlich die Eiablagestäbchen auf abgelegte Eier untersucht. Jedoch legen *Ae. albopictus*-Weibchen etwa 10 % der Eier direkt auf die Wasseroberfläche ab (Hawley 1988). Dieser Anteil lag in Versuch I3 der vorliegenden Arbeit sogar bei 13,4 % bis 25,6 %. Der Wasserkörper der Eiablagefallen wurde bei den Kontrollen lediglich auf vorhandene Larven und Puppen überprüft, da aufgrund der oft starken Verunreinigung und Trübung des Fallenwassers ein Auffinden abgelegter Eier extrem aufwändig gewesen wäre. So wäre es theoretisch möglich, dass bei einer kompletten Eiablage auf die Wasseroberfläche diese fälschlicherweise negativ gewertet wurde. Dies dürfte aufgrund der weiteren Ergebnisse in Versuch I3 jedoch sehr unwahrscheinlich sein, da dort bei 100 % der 89 untersuchten Eiablagebehälter zumindest ein Teil der Eier auf dem bereitgestellten Eiablageholz zu finden war.

Auch bei dem im Jahr 2008 durchgeführten passiven Monitoring war der Sucherfolg stark abhängig von sich schon im Aufbau befindenden, eventuell schon plagerregend in Erscheinung tretenden Populationen von *Ae. albopictus*. Jedoch hätten bei der auch am Tage aggressiv stechenden Art (Hawley 1988; Xue und Barnard 1996; Adhami und Reiter 1998) durchaus schon kleinere Populationen von „aufgeklärten“ Bürgern entdeckt werden können. Dass eine umfangreiche Information der Bevölkerung zur Thematik „Asiatische Tigermücke“ unerlässlich bei dieser Form des Monitorings ist, zeigt ein Beispiel aus Spanien. Hier trat die Art innerhalb der Bevölkerung zwei Jahre lang lästig in Erscheinung, wurde aber erst in Folge eines Kriebelmücken-Monitorings offiziell entdeckt (Roiz et al. 2008). Auch deutet auf Verbreitungskarten scheinbar von *Ae. albopictus* unbesiedeltes Gebiet im Südosten der Vereinigten Staaten eher auf ein fehlendes Überwachungssystem als auf ein Nichtvorhandensein der Art hin (Moore und Mitchell 1997).

Durch die einfache Online-Bestimmungshilfe, welche nach der Hälfte der Zeit des passiven Monitorings bereitgestellt wurde, konnte der Anteil der eingesandten Culiciden und vor allem der *Ae. albopictus* ähnlichen Arten deutlich angehoben werden. Die Anzahl der insgesamt eingesendeten Tiere ging jedoch stark zurück. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, dass durch den Beginn der Sommerferien oder durch eine kleinere Leserschaft der zu einem späteren Zeitpunkt über *Ae. albopictus* berichtenden Zeitungen die Anzahl der angesprochenen Bürger geringer ausfiel. Die gleichzeitige Erhöhung der Einsendungsqualität deutet jedoch stark auf eine bessere Vorsortierung falscher verdächtiger Tiere durch den Bestimmungsschlüssel hin. Inwieweit aber das Bereitstellen der einfachen Online-Bestimmungshilfe die Wahrscheinlichkeit einer Entdeckung durch die Bevölkerung erhöht, ist fraglich. Die eingesandten Tiere wichen teilweise trotz Bestimmungshilfe oder in den Medien bereitgestellter Fotos recht deutlich vom äußeren Erscheinungsbild der Asiatischen Tigermücke ab. Dies zeigt jedoch, dass durch die Medienberichte angesprochene Bürger durchaus bereit sind, verdächtige Tier einzusenden. Im Jahr 2008 wurde in der Nordschweiz eine etablierte Population der Japanischen Buschmücke (*Ochlerotatus japonicus japonicus*) entdeckt, deren Ausbreitungsareal sich bis in das deutsche Grenzgebiet erstreckte (Schaffner et al. 2009). Bei umfangreichen Untersuchungen im Südwesten Deutschlands konnte die Art innerhalb eines Gebietes von etwa 2.200 km² in 50 Städten und Gemeinden nachgewiesen werden (Becker et al. 2011). Mittlerweile wurde ein weiteres Brutgebiet von *Oc. j. japonicus* bei Stuttgart etwa 80 km nördlich des schon bekannten Vorkommens entdeckt (Schneider 2011). Auch wenn die Japanische Buschmücke sich durch die Färbung und Zeichnung des Thorax und der Palpenspitzen deutlich von *Ae. albopictus* unterscheidet, so besitzen beide Arten eine sehr auffällige schwarz-weiße Ringelung an den Beinen (Tanaka et al. 1979). Daher sind beide für den Laien sicherlich sehr leicht zu verwechseln. Umso mehr überrascht es, dass trotz der großen Ähnlichkeit und der scheinbar weiten Verbreitung der Japanischen Buschmücke in Südwest-Deutschland kein Exemplar innerhalb des passiven Monitorings eingesandt wurde.

Es ist daher davon auszugehen, dass für einen ausreichenden Sucherfolg eine sehr intensive Information der Bevölkerung durch verschiedene Medien nötig ist. Allerdings steht aufgrund der geringen Anzahl der gleichzeitig eingeschleppten Individuen der zu erwartende geringe Sucherfolg in keinem Verhältnis zu den vor allem bei älteren Bürgern teilweise recht ängstlichen bis sogar panischen Reaktionen auf die Berichterstattungen. Dies lässt sich vor allem darauf zurückführen, dass viele Medienberichte redaktionell so

aufbereitet wurden, dass sie recht reißerisch waren und teilweise fehlerhafte Informationen enthielten. Ein intensives Miteinbeziehen der Bevölkerung bei der Suche nach möglichen, unentdeckten Populationen von *Ae. albopictus* erscheint daher nicht empfehlenswert.

4.2 Temperaturprofil von *Aedes albopictus*

Auf der Basis der Laborversuche zur thermalen Ökologie wird in diesem Kapitel ein Temperaturprofil von *Ae. albopictus* erstellt. Dieses soll dazu dienen, den unterschiedlichen Einfluss verschiedener makroklimatischer Besonderheiten von verschiedenen Klimaten auf die Populationsdynamik der Art darzulegen. Hierfür wurden anhand verschiedener Kriterien ein optimaler Temperaturbereich und je zwei daran oberhalb und unterhalb angrenzende suboptimale und pessimale Temperaturbereiche definiert (Abb. 38). Aufgrund der klimatischen Verhältnisse in Deutschland liegt hierbei das Hauptaugenmerk auf den optimalen sowie den unterhalb angrenzenden Temperaturbereichen.

Für eine effektive Bekämpfung von Schädlingen und Vektoren ist es unerlässlich, den genauen Zeitpunkt des Auftretens von relevanten Entwicklungsstadien zu kennen. Daher besteht schon lange großes Interesse am unterschiedlichen Einfluss der Temperaturen auf die Populationsdynamik von Insekten (Ratte 1985). Um die Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen einschätzen zu können, wird oft das Gradtage-Modell angewendet, da es den Vorteil der Einfachheit hat, wenige Daten benötigt und trotzdem in einem nicht zu extremen Temperaturbereich zu akzeptablen Daten führt (Walgama und Zalucki 2006). Jedoch können die in Laborexperimenten berechneten Gradtage, welche ein Organismus zur Vollendung eines bestimmten Entwicklungsabschnittes benötigt, nicht generell auf Freilandbedingungen übertragen werden, da viele weitere Faktoren wie Individuendichte, Wasserqualität und Futter teilweise drastische Effekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit haben (Gu und Novak 2006). Um den Einfluss solcher Faktoren zu minimieren, wurden in dieser Arbeit alle Versuche unter möglichst optimalen Rahmenbedingungen durchgeführt. Die im Folgenden diskutierten, ermittelten temperaturabhängigen Sterbe- und Entwicklungsraten sind daher ebenfalls als die bestmöglichen unter den jeweiligen thermalen Bedingungen anzusehen und fallen unter Freilandbedingungen sicherlich schlechter hinsichtlich der Populationsentwicklung von *Ae. albopictus* aus. So scheinen z. B. Freilandpopulationen von *Ae. aegypti* von Natur aus unter „Nahrungsstress“ zu stehen (Barrera et al. 2006).

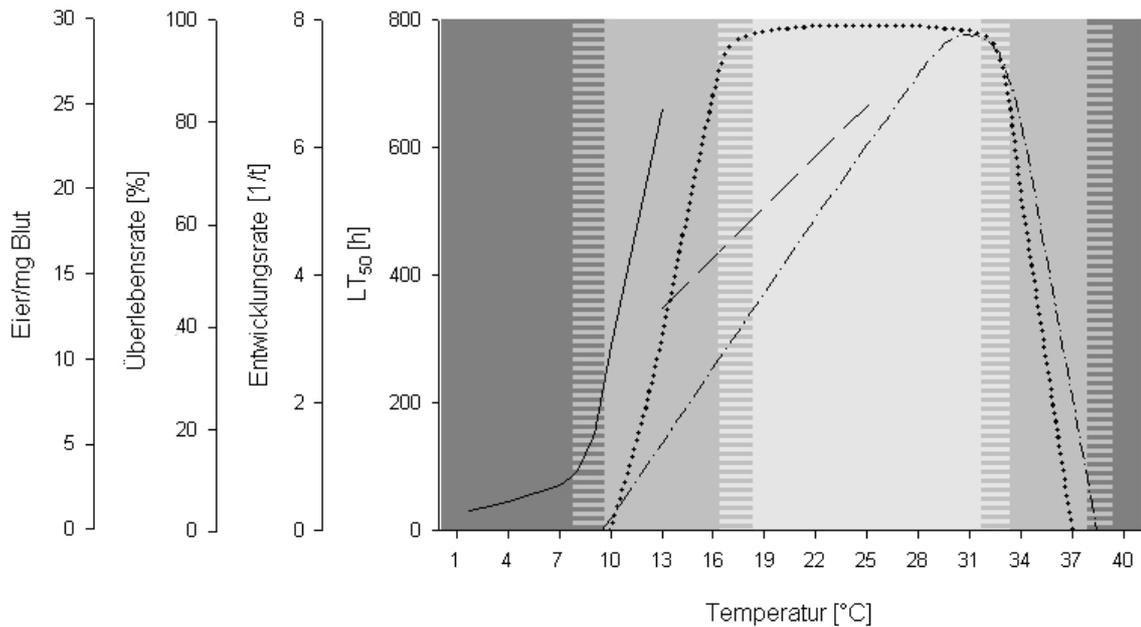


Abbildung 38. Temperaturprofil von *Ae. albopictus* mit Unterteilung in optimalen (hellgrau), suboptimalen (mittelgrau) und pessimalen (dunkelgrau) Temperaturbereich. Zur Veranschaulichung wurden Ergebnisse aus den Versuchen L1, L3, P1, P2 und I3 gegen die Temperatur aufgetragen.

- = Anzahl abgelegter Eier pro Milligramm Blutmahlzeit nach kompletter Oogenese
- = Durchschnittliche Überlebensrate bei kompletter Larven- und Puppenentwicklung
- . - . - = Durchschnittliche Entwicklungsrate der Larven- und Puppenentwicklung
- _____ = Durchschnittliche LT50-Werte der Larven und Puppen

Optimaler Temperaturbereich

Die normale Aktivität und Entwicklung von Insekten ist auf einen relativ engen Temperaturbereich beschränkt (Ratte 1985). Die Chancen eines Tieres, zu überleben und sich zu reproduzieren, sind innerhalb dieses Bereiches am größten (Andrewartha 1970). Als optimaler Temperaturbereich für *Ae. albopictus* kann der Bereich von 19 °C bis 31 °C angesehen werden. Innerhalb dieses Bereiches treten keine temperaturbedingt erhöhten Sterberaten auf. So überlebten bei allen Versuchen mit Larven und Puppen zwischen 97 und 100 % der Individuen bei kurzzeitigem thermalen Einfluss (Versuch L2, L3, P2) oder kompletter Entwicklung (Versuch L1, P1) innerhalb dieses Temperaturbereiches. Ebenfalls konnte eine nachhaltige Schädigung anhand des späteren Schlupfes der Imagines (Versuch L1, L2, L3) oder der Eiablage (Versuch I5, I6) nicht festgestellt werden.

Die Sterberaten der Weibchen, welche einer Temperatur von 19 °C und 25 °C während der kompletten Oogenese ausgesetzt waren (Versuch I2), lagen trotz der zusätzlichen Belastung durch die biochemischen Prozesse der Oogenese im Bereich der ruhenden

Weibchen (Versuch I1). Ebenfalls waren nach kompletter Oogenese oder nach der Eiablage bei diesen beiden Temperaturen nahezu alle Eier befruchtet (Versuch I2, I3, I4). Auch die Embryonalentwicklung bei einer Standardtemperatur von 25 °C verlief mit einem Entwicklungserfolg von 100 % optimal (Versuch E1).

Ein weiteres Charakteristikum für den optimalen Temperaturbereich ist, dass die verschiedenen Entwicklungsprozesse sehr zügig ablaufen. Das berechnete Temperaturoptimum der Larvenentwicklung liegt mit 31,42 °C nahe des oberen Endes des optimalen Temperaturbereiches (Versuch L1). Auf beiden Seiten des Temperaturoptimums nimmt die Entwicklungsgeschwindigkeit stetig ab. Bei einer Temperatur von 19 °C benötigen Larven und auch Puppen für ihre komplette Entwicklung schon ungefähr dreimal so lange wie beim jeweiligen Temperaturoptimum (Versuch L1, P1).

Dass die Temperaturen innerhalb des optimalen Bereiches am günstigsten für das Wachstum bzw. die biochemischen Prozesse von *Ae. albopictus* sind, zeigt sich auch an der jeweils sehr geringen Spannbreite bzw. Standardabweichung der ermittelten Entwicklungszeiten. Die Standardabweichung kann als Maß für die biologische Variabilität einer Population angesehen werden (Koschack 2008). Mit zunehmend ungünstigeren Bedingungen wird die unterschiedliche Fitness der einzelnen Individuen anhand einer größeren Spannbreite der Entwicklungszeiten und letztendlich größerer Standardabweichung des Mittelwertes deutlich. So ist bei kompletter Larvenentwicklung die Zeitspanne von der ersten Verpuppung bis zum 95%igen Anteil der Gesamtverpuppungen bei 31 °C am geringsten und nimmt mit jeder kühleren Temperaturstufe bis 22 °C jeweils leicht zu (Versuch L1). Während bei 22 °C diese Zeitspanne gegenüber dem Temperaturoptimum noch nicht ganz doppelt so lange andauert, beträgt sie bei 19 °C schon fast das Vierfache. Der gleiche Zusammenhang wird anhand des Zeitraumes von erster bis letzter Puppe bei verschiedenen Temperaturen während der Viertlarvenentwicklung und Verpuppung deutlich (Versuch L2).

Trotz der schon deutlich längeren Entwicklungsdauer und der größeren Spannbreite der Entwicklungsdauer der einzelnen Individuen bei 19 °C wird diese Temperatur aufgrund des fehlenden thermalen Einflusses auf die Überlebens- und Befruchtungsraten noch dem optimalen Temperaturbereich zugeordnet. Dass jedoch eine Temperatur von 19 °C schon im unteren Grenzbereich der „Wohlfühltemperatur“ der Asiatischen Tigermücke liegt, konnte anhand der Eiablage aufgezeigt werden. Während zum einen bei 25 °C mehr als die Hälfte der Eier innerhalb eines kurzen Zeitraumes von rund 17 h abgelegt wurde, dauerte dies bei 19 °C mit 165 h fast zehnmal so lange (Versuch I2). Nahezu

gleich lang war dieser Zeitraum mit 168 h bei 13 °C, einer Temperatur, bei welcher entweder nur sehr geringfügig (Versuch I2) oder keine Eier (Versuch I4) abgelegt wurden. Zum anderen war die Anzahl der pro Bluteinheit abgelegten Eier bei einer Temperatur von 19 °C während der Oogenese zwar nicht signifikant, aber trotzdem leicht gegenüber der Standardtemperatur von 25 °C verringert (Versuch I3).

Suboptimale Temperaturbereiche

Oberhalb und unterhalb des optimalen Temperaturbereiches grenzen die beiden suboptimalen Temperaturbereiche an. Aufgrund der versuchsbedingten Trennschärfe ergibt sich zwischen den einzelnen Bereichen ein jeweils 3 °C umfassender Übergangsbereich (Abb. 38). Der untere suboptimale Bereich reicht von 10 °C bis 16 °C, während der obere suboptimale Bereich mit 34 °C bis 37 °C deutlich kürzer ist.

Eine Entwicklung innerhalb dieser beiden suboptimalen Temperaturabschnitte ist noch möglich, jedoch sind die Entwicklungsraten gegenüber dem optimalen Temperaturbereich sehr stark verringert (Versuch L1, P1, I2). Während die Entwicklung des Larven- und Puppenwachstums bei einer Temperatur von 16 °C schon mindestens fünfmal so lange wie bei 31 °C dauert, beträgt dieser Unterschied zu einer Temperatur von 13 °C schon das Neun- bis Vierzehnfache. Bei einer Temperatur von 10 °C sind die Entwicklungsraten schon so gering, dass nur entwicklungsphysiologisch kurze Abschnitte vor dem Absterben aller Individuen abgeschlossen werden können (Versuch P1, L2). Eine mögliche Puppenentwicklung auf dieser Temperaturstufe ist nur aufgrund der Merkmalsausprägung „P-“, (Kapitel 2.2.5) zu erkennen und dauert dabei 19-mal länger als bei optimaler Temperatur (Versuch P1). Der obere suboptimale Bereich ist durch einen sehr steilen Abfall der Entwicklungsrate gekennzeichnet, so dass er lediglich mit den beiden Temperaturstufen 34 °C und 37 °C erfasst werden konnte. Bei 37 °C ist die Entwicklungsgeschwindigkeit wiederum so langsam, dass durch die gleichzeitig erhöhte Sterberate keine komplette Larvenentwicklung abgeschlossen werden kann. Bei dieser Temperatur verstarb die letzte Larve im Zweitlarvenstadium nach 288 h, ein Zeitraum, in welchem bei 20 °C die Larvenentwicklung vollständig abgeschlossen wäre.

Das berechnete Temperaturoptimum der Puppenentwicklung liegt bei 35,0 °C und somit im definierten suboptimalen Bereich (Versuch P1). Aufgrund des schon deutlich erhöhten Schlupfmisserfolges der Imagines nach kompletter Larven- und Puppenentwicklung sowie Verpuppung bei 34 °C wird diese Temperaturstufe jedoch dem suboptimalen Bereich zugeordnet (Versuch L1, L2, P1). Ebenfalls ist bei kompletter Larvenentwicklung

bei 34 °C der zeitliche Abstand von der ersten bis zur letzten gewerteten Verpuppung im Schnitt doppelt so groß wie im optimalen Temperaturbereich (Versuch L1). Dies unterstreicht trotz der verhältnismäßig hohen Entwicklungsraten den suboptimalen Charakter dieser Temperaturstufe.

Ein weiteres Merkmal der beiden suboptimalen Temperaturbereiche ist der verringerte Entwicklungserfolg, welcher erst bei mittellangem bis sehr langem Temperatureinfluss zu verzeichnen ist. Diese auftretende Reduktion der Überlebensraten ist im Übergangsbereich vom optimalen zum suboptimalen Bereich noch sehr gering, so dass selbst bei kompletter Puppenentwicklung bei 16 °C die Überlebensraten noch 93,8 % betragen (Versuch P1). Auch bei kompletter Larvenentwicklung waren auf dieser Temperaturstufe die Überlebensraten mit 95,7 % verpuppter Individuen bzw. 89,4 % erfolgreich geschlüpfter Imagines noch sehr hoch (Versuch L1). Bei 13 °C verringert sich bei kompletter Larvenentwicklung der Anteil der erfolgreich verpuppten bzw. geschlüpften Individuen auf 34 % bzw. 6,9 %. Hingegen konnte nach der entwicklungsphysiologisch sehr kurzen Verpuppungsphase bei 13 °C und auch bei 37 °C mit 2–3 % keine temperaturbedingt erhöhte Sterberate der Viertlarven festgestellt werden (Versuch L2). Bei den gleichen Temperaturen nahm mit zunehmenden Temperaturphasenlängen auch die Sterberate aller Larvenstadien deutlich zu (Versuch L3). Ebenfalls nahm die Anzahl der erfolgreich abgeschlossenen embryonalen Entwicklungen bei einer Temperatur von 13 °C erst nach verhältnismäßig langer Kühlphase deutlich ab (Versuch E1).

Die Minimumtemperatur für die Eiablage liegt mit etwa 13 °C bis 14 °C im suboptimalen Bereich, wobei die stark verringerte Befruchtungsrates der bei dieser Temperatur abgelegten Eier den suboptimalen Charakter unterstreicht (Versuch I2, I4). Auch war die Anzahl der pro Bluteinheit abgelegten Eier bei einer Temperatur von 13 °C während der Oogenese gegenüber der Standardtemperatur von 25 °C signifikant verringert (Versuch I3).

Die Zunahme des Schlupfmisserfolgs der Imagines mit zunehmender Larvenentwicklungsdauer bei 16 °C ist ebenfalls typisch für die verhältnismäßig geringe Schädigung selbst nach längeren Temperaturphasen im suboptimalen Bereich. Während aus den verpuppten Larven des ersten Kontrollviertels noch zu 99 % populationsfähige Imagines schlüpften, nahm dieser Anteil mit jedem weiteren Viertel der Larvenentwicklung bei 16 °C auf rund 94 %, 79 % und letztendlich 57 % im letzten Viertel ab (Versuch L1). Selbst bei 13 °C ist die nachhaltige Schädigung jedoch so gering, dass nach einer Kühlphase von 1000 h während der Erstlarvenentwicklung die Überlebensraten der er-

folgreich geschlüpften Weibchen nach 240 h und 480 h mit denen des Standards vergleichbar sind (Versuch I5).

Pessimale Temperaturbereiche

Oberhalb und unterhalb der suboptimalen Temperaturbereiche schließen die beiden pessimale Temperaturbereiche an. Innerhalb dieser pessimale Temperaturbereiche ist eine Entwicklung nicht möglich (Versuch L1, L2, P1). Ebenfalls ist eine starke Abnahme der Überlebensrate innerhalb dieser pessimale Bereiche charakteristisch, wobei eine Schädigung der Individuen schon bei einem mittleren bis kurzen Temperatureinfluss auftritt. So verstarb bei einer Temperatur von 7 °C durchschnittlich die Hälfte der Erstlarven nach einer Kühlzeit von 153 h, während bei einer Temperatur von 10 °C hierfür 1026 h nötig waren (Versuch L3). Der Anteil unbefruchteter Eier nach temporären Kühlphasen während der Oogenese war bei den beiden pessimale Temperaturen 1 °C und 7 °C schon nach kurzen Kühlphasenlängen von 6 h bzw. 24 h und 54 h signifikant vom Standard verschieden. Bei suboptimalen 13 °C waren für einen solchen signifikanten Unterschied schon 288 h oder eine komplette Oogenese nötig (Versuch I2, I3). Bei frisch abgelegten, durchschnittlich 8 h alten Eiern hatte eine Kühlphase von lediglich 12 h bei einer Temperatur von 7 °C eine 45,5%ige Fehlentwicklungsrate zur Folge. Hingegen fiel diese bei suboptimalen 13 °C und einer sehr langen Kühlzeit von 480 h mit 28,1 % verhältnismäßig gering aus (Versuch E1). Die mittlere Überlebensrate der Puppen nach temporärem Temperatureinfluss liegt im pessimale Bereich deutlich unter der mittleren Sterberate bei den suboptimalen Temperaturen 13 °C und 16 °C (Versuch P2). Hingegen kann die Überlebensrate der Puppen bei einer suboptimalen Temperatur von 10 °C schon als pessimale angesehen werden. Aufgrund der möglichen Entwicklung der Larven und Puppen (Versuch L1, P1) und der deutlich geringeren Sterberaten der Larven (Versuch L3) wird die Temperaturstufe 10 °C dem suboptimalen Bereich zugeordnet. So führten kurzzeitige Kühlphasen bei Temperaturen im pessimale Bereich zu reduzierten Entwicklungsraten bei den überlebenden Larven. Dabei nahm bei gleicher Kühlphasenlänge die durchschnittliche Reduktion der Entwicklungsraten aller vier Larvenstadien von 1 °C bis 7 °C linear ab und betrug bei einer Temperatur von 10 °C schon nahezu 0 (Versuch L3).

Eine Folge der stärkeren direkten Schädigung innerhalb des pessimale Temperaturbereiches ist die geringere nachhaltige Schädigung, da der schädliche Temperatureinfluss meist unmittelbar zum Absterben der Lebensstadien führt. So misslang im Temperatur-

bereich von 1 °C bis 10 °C nach Kühlphasen, bei welchen etwa die Hälfte der Larven stirbt, 32,4 % bis 36,4 % der zuvor erfolgreich verpuppten Larven der spätere Imaginalschlupf (Versuch L3). Bei einer vorübergehenden Kühlphasentemperatur von 13 °C während Larvenentwicklung stieg dieser Anteil auf 58,7 %. Bei einer kompletten Larvenentwicklung auf suboptimalen 13 °C und 16 °C war der Anteil der durch die nachhaltige Schädigung verstorbenen Individuen sogar jeweils größer als der Anteil der während der Kühlphase verstorbenen Larven (Versuch L1). Einen ähnlichen Effekt haben temporäre Kältephasen während der Puppenentwicklung. Hier ist durch die größere schädliche Wirkung innerhalb des pessimalen Temperaturbereiches der Anteil der schon früh während der Puppenphase verstorbenen Puppen höher als im suboptimalen Temperaturbereich. So verstarben bei temporär suboptimalen Temperaturen von 10 °C und 13 °C auffällig viele Individuen erst während oder nach dem Schlupf der Imagines (Versuch P3). Die deutliche, verspätet auftretende nachhaltige Schädigung innerhalb des suboptimalen Bereiches zeigt sich auch in dem zunächst nahezu 100%igen Verpupfungserfolg der Viertlarven bei 13 °C, 34 °C und 37 °C und dem anschließenden vor allem bei 37 °C stark verringerten Schlupferfolg der Imagines (Versuch L2).

Letale Temperaturbereiche

Als letaler Temperaturbereich kann ein Bereich angesehen werden, in welchem selbst nach im Minutenbereich liegenden Einwirkzeiten ein Großteil der Individuen verstirbt. Im oberen Temperaturbereich dürfte der Übergang vom pessimalen zum letalen Temperaturbereich durch den Denaturierungspunkt lebensnotwendiger Proteine, im unteren Temperaturbereich durch den Gefrier- bzw. Unterkühlungspunkt der Zellen gekennzeichnet sein.

Viele Insektenarten der subpolaren und polaren Regionen haben Mechanismen entwickelt, um ein Überleben unterhalb des Gefrierpunktes zu ermöglichen (Gewecke 1995). Selbst Larven der tropischen Art *Ae. aegypti* erholten sich teilweise wieder, wenn sie Temperaturen von -2 °C für mehrere Stunden ausgesetzt wurden (Christophers 1960). Im Rahmen dieser Arbeit wurden keine Untersuchungen im Temperaturbereich unterhalb von 1 °C durchgeführt. Auch konnten in der Literatur keine Daten zu den Sterberaten der verschiedenen aquatischen Lebensstadien von *Ae. albopictus* im Temperaturbereich unterhalb von 0 °C gefunden werden. In Hinblick auf die in Deutschland gelegentlich auftretenden Spätfröste wären weitergehende Untersuchungen in diesem Temperaturbereich sinnvoll.

Entwicklungsnullpunkte

Da per eigener Definition im pessimalen Temperaturbereich keine Entwicklung möglich ist, werden diese pessimalen Bereiche zu den beiden suboptimalen Bereichen durch den oberen und unteren Entwicklungsnullpunkt begrenzt. Die in den Versuchen berechneten Entwicklungsnullpunkte der einzelnen Lebensstadien sind jedoch eher als Anhaltspunkte zu sehen. Je nach Wahl des Berechnungsmodells (linear/nichtlinear) und der Temperaturstufen für die Berechnung unterscheiden sich die ermittelten Nullpunkte teilweise erheblich (Campbell et al. 1974; Wermelinger und Seifert 1998). Für die Berechnung der Populationsentwicklung auf der Basis des Gradtage-Modells ist diese Ungenauigkeit jedoch unproblematisch, da der berechnete untere Entwicklungsnullpunkt und die thermale Konstante negativ korreliert sind (Campbell et al. 1974). Trotzdem ist davon auszugehen, dass die in den Versuchen berechneten Nullpunkte der Larven- und Puppenentwicklung sowie die Oogenese nicht den tatsächlichen Entwicklungsnullpunkten entsprechen.

Dies wird dadurch deutlich, dass die berechneten unteren bzw. oberen Entwicklungsnullpunkte höher bzw. niedriger als die Versuchstemperaturen einiger Versuche mit erkennbarer Entwicklung liegen. Dies ist auf die auf 100 % ansteigende Sterberate bei sehr langen thermalen Einwirkzeiten im suboptimalen Bereich nahe der Nullpunkte zurückzuführen. So war eine komplette Larvenentwicklung bei 10 °C scheinbar nicht möglich (Versuch L1), konnte jedoch für den entwicklungsphysiologisch kürzeren Zeitraum der Viertlarvenentwicklung bzw. für die Verpuppung bei gleicher Temperatur festgestellt werden (Versuch L2). Auch für die verhältnismäßig kurze Puppenentwicklung konnte eine mögliche Entwicklung bei 10 °C lediglich aufgrund der Merkmalsausprägung "P-" nachgewiesen werden. Ohne diese Temperaturstufe würde auch der im linearen Modell berechnete untere Nullpunkt der Puppenentwicklung mit $11,5 \pm 0,4$ °C deutlich höher als die berechneten $10,5 \pm 0,6$ °C ausfallen (Versuch P2). Dieser läge somit im Bereich des berechneten Nullpunktes von $12,1 \pm 0,2$ °C der länger dauernden Larvenentwicklung. Obwohl bekannt ist, dass unterschiedliche Lebensstadien von Insekten oft sehr unterschiedliche Temperaturlimits besitzen (Howe 1967), dürfte der untere reelle Entwicklungsnullpunkt der Larven- und Puppenentwicklung recht ähnlich sein und sehr wahrscheinlich im Bereich von 9,5 - 10 °C zu erwarten sein.

Gleiches dürfte für den oberen Entwicklungsnullpunkt gelten. Während bei 37 °C ein Teil der Puppen bis zum Imaginalschlupf überlebte, konnte keine der Larven aufgrund der insgesamt längeren Entwicklungsdauer eine komplette Entwicklung bis zur Verpup-

pung vollenden (Versuch L1, P1). Dass jedoch auch eine Larvenentwicklung bei dieser Temperatur möglich ist, zeigt sich wiederum darin, dass die meisten Larven erst im Zweierlarvenstadium verstarben. Auch war es 98 % der Viertlarven bei 37 °C möglich, sich erfolgreich bis zur Verpuppung zu entwickeln (Versuch L2). Der berechnete obere Entwicklungsnullpunkt der Larvenentwicklung von 36,9 °C fällt daher zu niedrig aus und dürfte um einiges näher am oberen Nullpunkt der Puppenentwicklung von 38,8 °C liegen.

Anwendung des Temperaturprofils

Das beschriebene Temperaturprofil von *Ae. albopictus* bezieht sich lediglich auf Lebensstadien mit laufenden Entwicklungsprozessen, wie z. B. Larvenentwicklung, Puppenentwicklung, Embryonalentwicklung und Oogenese. Auf fertig entwickelte Lebensstadien kann dieses Temperaturprofil nicht bezogen werden. Diese zeigen gegenüber den Wachstums- bzw. Entwicklungsphasen deutlich verringerte Stoffwechselraten des Grundumsatzes auf (Gewecke 1995), wodurch eine mögliche thermale Schädigung geringer ausfällt. Diese thermalen Schädigungen sind auf ein Ungleichgewicht verbundener Stoffwechselreaktionen zurückzuführen, da unterhalb des Entwicklungsnullpunktes manche biochemischen Prozesse stark verlangsamt ablaufen, andere wiederum vollständig stoppen (Howe 1967; Ratte 1985).

So überlebten innerhalb der Eier 50 % der fertig entwickelten und schlupfbereiten Larven von *Ae. albopictus* letale Temperaturen von -8 °C für 24 h (Hanson und Craig 1995b). Hingegen führte innerhalb der eigenen Versuche bei nur pessimalen 7 °C während der Embryonalentwicklung eine Kühlphase von lediglich 12 h zu ähnlich hohen Sterberaten (Versuch E1).

Die Sterberaten von weiblichen Imagines waren selbst im unteren pessimalen Temperaturbereich nur geringfügig erhöht und lagen im Bereich des Standardwertes von etwa 15 % (Versuch I1). Wurden die Weibchen 24 h bzw. 48 h vor der Kühlphase blutgefüttert, erhöhte sich die Sterberate aufgrund der biochemischen Prozesse der Oogenese und Vitellogenese trotz fast halb so langer Kühlphase auf 56,2 % bzw. 62,4 % (Versuch I1, I2). Unter Freilandbedingungen dürften jedoch Lebensphasen bei *Ae. albopictus* ohne entwicklungsphysiologische Prozesse nur sehr selten und für kurze Zeit vorkommen. Der Imaginalschlupf bedeutet zunächst das Ende der juvenilen Entwicklungsphase. Schon am ersten Tag nach dem Schlupf nahmen 11,3 % der Weibchen von *Ae. albopictus* eine Blutmahlzeit zu sich (Hien 1976b) und wiesen somit die biochemi-

schen Prozesse der Oogenese und Vitellogenese auf. Am zweiten Tag konnte dies schon beim Hauptanteil der Weibchen festgestellt werden, so dass am dritten Tag nach dem Schlüpfen der Imagines nur 4,2 % der Tiere ohne Blutmahlzeit waren. Eine Blutaufnahme für den folgenden Eiablagezyklus erfolgt bei *Ae. aegypti* meist kurz nachdem oder sogar bevor die Eier des ersten Zyklus vollständig abgelegt werden (Christophers 1960). Nach der Eiablage findet innerhalb der Eier die Embryonalentwicklung statt. Die längste Phase ohne laufende Entwicklungsprozesse dürfte bei den fertig entwickelten Larven innerhalb der Eier zu verzeichnen sein, welche schlupfbereit auf ein Ansteigen des Wasserstandes innerhalb der Brutstätte warten.

Ae. albopictus besitzt die Fähigkeit, Diapause-Eier abzulegen, welche gegenüber den Nicht-Diapause-Eiern eine höhere Kältetoleranz aufweisen (Hanson und Craig 1994). Diapause ist eine Form der Dormanz, bei welcher genetisch festgelegte Voreinstellungen aufgrund einer meist jahresperiodischen Änderung der Umweltbedingungen aktiviert werden (Gewecke 1995). Die Diapause bei den Larven innerhalb der überwinterten Diapause-Eier von *Ae. albopictus* ist in Form einer Schlupfhemmung ausgeprägt, welche verhindert, dass Larven im Spätsommer und Anfang Herbst in die kalte Jahreszeit hineinschlüpfen und sterben (Mori und Oda 1981). Eine andere Form der Dormanz ist die Quieszenz, bei der eine nicht obligatorische Entwicklungsverzögerung durch ungünstige Umweltbedingungen direkt hervorgerufen wird (Gewecke 1995). Wie in den einzelnen Versuchen erkennbar, ist *Ae. albopictus* nicht in der Lage, beim plötzlichen Auftreten von thermal ungünstigen Bedingungen laufende entwicklungsphysiologische Prozesse zu stoppen und eine solche Stoffwechsel- und Entwicklungsruhe auszulösen (Versuch L2, P1, P2, I4). Dies ist ein typisches Merkmal von Arten mit tropischem Ursprung (Andrewartha 1970). Aufgrund der nicht vorhandenen Fähigkeit zur Quieszenz und dem verhältnismäßig großen Anteil an Lebensphasen mit erhöhten biochemischen Stoffwechselraten ist die Art *Ae. albopictus* während der kompletten Reproduktionsperiode anfällig gegenüber den im Temperaturprofil beschriebenen schädlichen Einflüssen des suboptimalen und pessimalen Temperaturbereiches.

4.3 Anpassung von *Aedes albopictus* an das meteorologische Jahr

Frühjahr

Suboptimale und pessimale Temperaturen wirkten sich sehr unterschiedlich auf die verschiedenen Entwicklungsstadien von *Ae. albopictus* aus. Dabei war eine Zunahme der Empfindlichkeit mit höherem Entwicklungsstadium zu erkennen. So nahm zum einen die Zeit, bei welcher durchschnittlich die Hälfte der Individuen verstarb, jeweils von den Erst- zu den Viertlarven und wiederum von den frühen zu den späten Puppenstadien zu (Versuch L3, P2). Zum anderen zeigten Larven im Vergleich zu Puppen vor allem gegenüber suboptimalen Temperaturen eine höhere Kältetoleranz. Dies wird vor allem durch den starken Anstieg der LT50-Werte bei den Larven bei einem Temperaturanstieg von 7 °C auf 10 °C deutlich. Bei Puppen erfolgt dieser deutliche Anstieg der Kältetoleranz erst bei einem Temperaturanstieg von 10 °C auf 13 °C. Insgesamt wiesen im suboptimalen Temperaturbereich Larven gegenüber Puppen vier- bis zehnfach geringere Sterberaten auf. Ohne den Nachweis einer möglichen Puppenentwicklung (Versuch P1) könnte eine Temperatur von 10 °C für das Puppenstadium schon als „pessimal“ bezeichnet werden. Auch eine nachhaltige Schädigung, welche sich auf die Überlebensrate und Fertilität der späteren Imagines auswirkte, war bei pessimalen bzw. suboptimalen Temperatureinflüssen auf das Larvenstadium geringer als bei denselben Einflüssen auf das Puppenstadium (Versuch I5, I6).

Diese Empfindlichkeitsunterschiede von frühen zu späten aquatischen Entwicklungsstadien sind eine optimale Anpassung an die klimatischen Bedingungen zum Beginn der Reproduktionsperiode im Frühjahr. In Laborversuchen schlüpfte ein sehr geringer Anteil von Larven schon bei einer Wassertemperatur von nur 5 °C (Delatte et al. 2009). Unter Freilandbedingungen ist im Frühjahr mit dem Hauptschlupf der erfolgreich überwinterten Larven bei Wassertemperaturen von ca. 10-11 °C zu rechnen (Toma et al. 2003). Aufgrund eines unteren Entwicklungsnullpunktes unterhalb von 10 °C ist ein geringes Wachstum der frisch geschlüpften Erstlarven bei diesen kühlen Temperaturen möglich (Versuch L1, L2). Außerdem kommt es durch die hohe Widerstandskraft der Erstlarven gegenüber den suboptimalen Temperaturen nur zu einer geringen Mortalität (Versuch L1). Auch die zu erwartenden nächtlichen Kälterückfälle in den pessimalen Temperaturbereich bewirken bei den frühen Larvenstadien eine nur leicht erhöhte Sterberate (Versuch L3). Darüber hinaus wird der schädliche Einfluss durch kurzzeitige Schwankungen der Maximaltemperatur in den suboptimalen oder gar optimalen Tempe-

raturbereich reduziert, da hierbei die im pessimalen Bereich angesammelten Stoffwechselzwischenprodukte wieder abgebaut werden (Versuch L3, P2).

Zwar nimmt mit zunehmender Entwicklung die Empfindlichkeit des jeweiligen juvenilen Entwicklungsstadiums zu, durch den voranschreitenden meteorologischen Jahresverlauf steigen jedoch naturgemäß ebenfalls die Temperaturen stetig an. Zum Zeitpunkt des Auftretens der späten Larvenstadien und ersten Puppen setzt vor allem die hohe Empfindlichkeit der Puppen gegenüber den tieferen suboptimalen Temperaturen bereits deutlich erhöhte Temperaturen voraus. Da auch bei 13 °C eine komplette Larvenentwicklung möglich ist (Versuch L1), kommt es selbst bei lang anhaltenden, suboptimalen Temperaturphasen zu einer Entwicklung bis zum Puppenstadium. Dass trotz der deutlich höheren Empfindlichkeit der Puppen im suboptimalen Temperaturbereich sogar bei 10 °C die Verpuppung von späten Viertlarven erfolgt (Versuch L2), verdeutlicht das Fehlen von Entwicklungsstopp-Schutzmechanismen der ursprünglich tropischen Art. Auch ist die Verpuppung der Larven von *Ae. albopictus* gleichmäßig über den Tag verteilt (Versuch L1), so dass immer ein Teil der sich an einem Tag verpuppenden Larven den durch die diurnalen Temperaturfluktuationen bedingten nächtlichen Temperaturminima (Heyer 1972) ausgesetzt ist. Schon ein Temperaturminimum von 10 °C während dieser empfindlichen Metamorphoseprozesse reicht aus, um einen vollständigen Verlust der sich in dieser Zeit verpuppten Larven zu bewirken (Versuch L2).

Zusätzlich kommt es selbst bei den recht widerstandsfähigen Larven mit zunehmend längerer Entwicklungsdauer im suboptimalen Temperaturbereich zu einer stetigen Erhöhung der Sterberate (Versuch L1, L3). Selbst ein ansteigendes Temperaturregime von 13 °C auf 19 °C innerhalb von 15 Tagen hatte eine durchschnittliche Sterberate von 19 % zur Folge (Versuch L4). Außerdem ist im Freiland bei langen Phasen mit Durchschnittstemperaturen im suboptimalen Temperaturbereich mit häufigeren Minimumtemperaturen im unteren pessimalen Bereich zu rechnen. Neben den schon deutlich höheren Sterberaten bei den späten Larvenstadien und allen drei Puppenstadien bei relativ kurzen Kühlphasen (Versuch L3, P2) hätte dies zusätzlich einen nachhaltigen negativen Einfluss auf die Fertilität, Fruchtbarkeit und die Überlebensrate der sich daraus entwickelten Imagines (Versuch I5, I6).

Mit weiter voranschreitender juveniler Entwicklung kommt es im günstigsten Fall zu einem ersten Imaginalschlupf, wenn die Tagesdurchschnittstemperaturen deutlich im optimalen Bereich liegen. Zwar zeigen Imagines von *Ae. albopictus* selbst bei pessimalen Temperaturen keine erhöhten Sterberaten (Versuch I1). Bei laufenden biochemi-

schen Prozessen der Oogenese, Ei-Befruchtung und Embryonalentwicklung hingegen ist bei längeren Kältephasen im suboptimalen Temperaturbereich oder bei kürzeren Kälterückfällen in den pessimalen Temperaturbereich mit deutlichen Verlusten innerhalb der sich noch im Aufbau befindenden ersten Generation zu rechnen (Versuch I2, I4, E1).

So ist *Ae. albopictus* zwar insgesamt an die ungünstigen Temperaturen zu Beginn der Reproduktionsperiode angepasst, längere Phasen mit suboptimalen und temporär pessimalen Temperaturen haben aber direkte und indirekte Schädigungen mit ansteigenden Sterberaten bei verhältnismäßig geringem Entwicklungsfortgang zur Folge. Das Frühjahr bzw. die Phase mit überwiegend suboptimalen Temperaturbedingungen ist daher lediglich als Übergangsbereich zur eigentlichen Hauptreproduktionsperiode anzusehen. Je kürzer dieser Übergangsbereich ausfällt, umso größer ist die Anzahl erfolgreich geschlüpfter Imagines und somit das Startpotential zu Beginn der Hauptreproduktionsperiode.

Sommer

Beim einem Vergleich zwischen verschiedenen poikilothermen wirbellosen Arten zeigte sich, dass Arten mit einem höheren Entwicklungsnullpunkt (T_{\min}) eine verhältnismäßig kleinere thermale Konstante aufweisen bzw. für eine komplette Entwicklung verhältnismäßig weniger Gradtage benötigen. So besitzen tropische Arten meist einen höheren unteren Entwicklungsnullpunkt, da dies ein Wettbewerbsvorteil innerhalb ihres thermischen Umfelds darstellt (Trudgill et al. 2005). *Ae. albopictus* als ursprünglich tropische Art (Hawley 1988) ist daher auf deutlich warme Temperaturen angewiesen, um den höheren Entwicklungsnullpunkt zu kompensieren. Dies ist insbesondere deshalb wichtig, weil Stechmücken als r-Strategen hohe Individuenverluste nicht nur durch hohe Fruchtbarkeit, sondern auch durch eine kurze Generationsdauer kompensieren (Favier et al. 2006).

Die Entwicklungsraten der Asiatischen Tigermücke im suboptimalen und im Übergangsbereich zum optimalen Temperaturbereich fallen sehr gering aus. Dies betrifft nicht nur die verschiedenen juvenilen Entwicklungsstadien (Versuch L1, P1), sondern auch die biochemischen Prozesse der Oogenese und Vitellogenese (Versuch I2). Auch die Eiablage innerhalb des suboptimalen und unteren optimalen Bereiches erfolgte über einen deutlich ausgedehnten Zeitraum verteilt (Versuch I2). Aufgrund der täglichen Temperaturschwankungen besteht im suboptimalen und unteren optimalen Temperatur-

bereich die Gefahr, dass die nächtlichen Tagesminimum-Temperaturen bis in den pessimalen Bereich reichen. Dies hätte neben den zuvor beschriebenen allgemein höheren Sterberaten auch eine kurzzeitige Entwicklungshemmung der Larven aufgrund des negativen Temperatureinflusses zur Folge (Versuch L3). Ebenfalls sind die in dieser Arbeit nicht untersuchten Entwicklungsprozesse wie Geschlechtsreife und Embryonalentwicklung stark temperaturabhängig und weisen im unteren optimalen und vor allem im suboptimalen Temperaturbereich deutlich reduzierte Entwicklungsraten auf (Howe 1967; Gewecke 1995; Delatte et al. 2009; Farnesi et al. 2009). Für eine möglichst kurze Generationsdauer und einen raschen Populationsaufbau sind während der Hauptreproduktionperiode von *Ae. albopictus* Tagesdurchschnittstemperaturen im mittleren bis oberen optimalen Temperaturbereich nötig. Dies ist auch im Hinblick auf eine Neubesiedelung wichtig, da schnellere Wachstumsraten auch die Wahrscheinlichkeit einer Neubesiedelung steigern, indem die kritische Populationsgröße schneller überschritten wird (Hanski 1999; Alto und Juliano 2001). Auch können z. B. die im suboptimalen und unteren optimalen Temperaturbereich weit auseinanderliegenden männlichen und weiblichen Verpuppungs- bzw. Imaginalschlupfphasen von Männchen und Weibchen zu einer Verstärkung des Allee-Effektes führen (Versuch L1). Dies kann zu einer Verringerung der Pro-Kopf-Wachstumsraten oder sogar zum Erlöschen kleiner Populationen führen (Hanski und Gilpin 1996).

Während der Sommermonate geht neben zu kühlen Temperaturen auch eine Gefahr von zu warmen Temperaturen aus. So waren die Sterberaten bei kompletter Larven- und Puppenentwicklung bei einer Temperatur von 34 °C schon leicht erhöht (Versuch L1, P1). Bei einer Temperatur von 37 °C betrug die Zeit, bei welcher 50 % der Viertlarven verstarben, nur 16,4 h (Versuch L3). Dieselbe Temperatur hatte nach einem 12-stündigen Einfluss auf das späte Puppenstadium eine verringerte Überlebensrate und Fertilität der sich erfolgreich entwickelten Imagines zur Folge (Versuch I5).

In den Habitaten der von Cambell et al. (1974) untersuchten Arten lag die tägliche Durchschnittstemperatur stets unterhalb der optimalen Temperatur der jeweiligen Art. Hohe Temperaturen können jedoch eine Gefahr für Tiere sein, welche in begrenzten Bereichen ohne Ausweichmöglichkeiten leben (Andrewartha 1970). So war bei einer Untersuchung der Verpuppungserfolg von Larven von *Ae. albopictus* bei im Schatten gegenüber in der Sonne gelagerten Altreifen signifikant höher (Becnel et al. 1996).

Herbst

Nachdem es im Hochsommer im optimalen Fall zu einem starken Populationsanstieg gekommen ist, wird im Spätsommer bis Anfang Herbst die Produktion von Diapause-Eiern initiiert. Hierbei spielt vor allem die Tageslänge eine entscheidende Rolle, die Temperaturen wirken zusätzlich modifizierend (Focks et al. 1994). Durch die Schlupfhemmung der in den Diapause-Eiern fertig entwickelten Larven wird verhindert, dass diese in die kalte Jahreszeit hineinschlüpfen und sterben (Mori und Oda 1981). Bedingt durch diese Schlupfhemmung kommt es nun je nach Entwicklungsdauer der schon geschlüpften Larven zeitversetzt zu einer stetigen Abnahme der reproduktiven Imagines. Auch aufgrund mehrerer möglicher Eiablagezyklen der Weibchen unter Freilandbedingungen kommt es bei ausreichenden Temperaturen zu einem langsamen „Ausklingen“ der Reproduktionsperiode. Wie auch im Frühjahr haben langanhaltende suboptimale und kurzfristige pessimale Temperaturen einen direkten oder indirekten Einfluss auf die Populationsentwicklung in dieser Übergangszeit. Die Anzahl der hierbei insgesamt abgelegten Diapause-Eier bildet das maximale Startkapital zu Beginn der Reproduktionsperiode im nächsten Frühjahr. Während im Frühjahr vor allem die juvenilen Lebensstadien den negativen thermalen Einflüssen ausgesetzt sind, trifft dies im Herbst verstärkt auf die Imagines zu. So kommen im Herbst der durch den direkten Temperatureinfluss reduzierten Überlebensrate, der Fruchtbarkeit und Fertilität der Imagines (Versuch I2, I3) und dem embryonalen Entwicklungserfolg der abgelegten Eier (Versuch E1) eine größere Bedeutung zu. Eine zusätzliche Verringerung der Überlebensrate, Fruchtbarkeit und Fertilität der Imagines durch nachhaltige Schädigung der Larven bzw. Puppen (Versuch I5, I6) ist je nach jahreszeitlichem Temperaturverlauf in dieser ausklingenden Reproduktionsperiode jedoch auch möglich. Vor allem früh auftretende Nachtfröste mit Temperaturen im letalen Bereich würden zu einem abrupteren Absterben der Imagines und zu einer deutlichen Verringerung der Anzahl der abgelegten Diapause-Eier führen.

Winter

Neben der Schlupfhemmung der fertig entwickelten Larven besitzen Diapause-Eier von *Ae. albopictus* gegenüber Nicht-Diapause-Eiern eine höhere Kältetoleranz (Hanson und Craig 1994). Dadurch konnte sich die ursprünglich tropische Art auch in gemäßigten Breiten ansiedeln (Hawley 1988). So überlebte bei an gemäßigte Klimate angepassten Stämmen von *Ae. albopictus* ein Großteil der Eier selbst Minimum-Temperaturen von

-10 °C bis zu -12 °C (Hawley 1988; Hanson und Craig 1994). Auch tiefere Temperaturen werden teilweise überlebt, wobei nicht die absolute Minimum-Temperatur, sondern eher der Zeitraum unterhalb einer vermuteten Schwellentemperatur von -12 °C ausschlaggebend für den Überwinterungserfolg ist (Hanson und Craig 1995a).

Anpassung von Ae. albopictus an unterschiedliche Klimata

Die nördliche Ausbreitung der ursprünglichen tropischen Art *Ae. albopictus* stößt in den gemäßigten Breiten an ihre Grenzen. Innerhalb dieser Klimazone kommt es durch den Einfluss des Meeres hauptsächlich in Ost-West-Richtung zu regionalen, klimatischen Unterschieden (Schultz 1995). Durch den Temperaturspeichereffekt der Meere sind die jährlichen und täglichen Temperaturschwankungen in maritimen Bereichen kleiner als in den kontinentalen Bereichen im Landesinneren (Barry und Chorley 1968; Schultz 1995). Während dadurch kontinentale Bereiche mit kühleren Winter- und heißeren Sommertemperaturen gekennzeichnet sind, sind die Winter in maritimen Bereichen eher mild und die Sommer eher kühl (Heyer 1972; Schultz 1995). Insgesamt beginnt in maritimen Bereichen der Frühling zwar sehr früh, die Temperaturen steigen dann aber nur verhältnismäßig langsam an (Walter und Breckle 1986).

Insgesamt haben maritime und kontinentale Klimate einen unterschiedlichen Einfluss auf die Populationsdynamik von *Ae. albopictus*. Durch die zwar später, aber dafür rascher ansteigenden Frühlingstemperaturen erfolgt innerhalb der kontinentalen Bereiche eine vergleichsweise geringere "thermale Belastung" der Populationsdynamik von *Ae. albopictus*. Die in den kontinentalen Bereichen höheren Sommertemperaturen erlauben der ursprünglich tropischen Art eine kurze Generationsdauer und einen raschen Populationsaufbau. Dadurch ist in kontinentalen Bereichen auch mit einem größeren Migrationspotential und erfolgreicherem Aufbau von Gründerpopulationen zu rechnen. Der vermeintliche Vorteil der längeren Reproduktionsperiode in maritimen Bereichen relativiert sich durch die insgesamt verhältnismäßig geringen Entwicklungsraten und die von den suboptimalen und pessimalen Temperaturbereichen ausgehenden zusätzlichen "thermischen Belastungen". Den vergleichsweise niedrigeren Wintertemperaturen der kontinentalen Bereiche begegnet die Art mit der Ausbildung von kältetoleranten Diapause-Eiern. Durch den Erwerb dieser Kältetoleranz ist es der Art möglich, innerhalb der kontinentalen Bereiche der gemäßigten Zone in nördliche Gebiete vorzudringen, in denen die hohen Sommertemperaturen den Anforderungen des Temperaturprofils der ursprünglich tropischen Art entsprechen.

4.4 Potentielle Verbreitung von *Aedes albopictus* aufgrund verschiedener klimatischer Bedingungen

Die endgültigen Ausbreitungsgrenzen von Schädlingen und Vektoren werden hauptsächlich vom Klima bestimmt, wobei die Temperatur der wichtigste abiotische Faktor ist, welcher die Populationsdynamik beeinflusst (Andrewartha 1970). Um die Ausbreitung einer Art aufgrund der klimatischen Bedingungen einschätzen zu können, gibt es verschiedene Herangehensweisen mit ihren jeweiligen Vor- und Nachteilen.

Die genauesten Ergebnisse dürfte wohl die Berechnung der Populationsentwicklung anhand der täglichen Minimum-, Maximum- und Mitteltemperaturen eines klimatisch durchschnittlichen Jahres eines bestimmten Ortes ergeben. Hierfür sind jedoch aufwändige Berechnungen sowie umfangreiche Datenerhebungen zur Temperaturabhängigkeit der einzelnen populationsökologisch relevanten Parameter nötig. Ein weiterer Nachteil wäre die erforderliche Neuberechnung der jeweiligen Entwicklungs-, Sterbe- und Reproduktionsraten für jeden neu zu beurteilenden Ort mit abweichenden klimatischen Bedingungen.

Einfacher in der Handhabung sind Einschätzungsmodelle, welche die Ausbreitung auf der Basis von klimatischen Kenngrößen beurteilen. Als klimatische Kenngröße werden hierfür Monats- und Jahresdurchschnittswerte aus langfristigen Referenzzeiträumen herangezogen, welche für die meisten Länder leicht verfügbar sind. Die Grenzparameter der verwendeten klimatischen Kenngrößen werden von den aus dem Freiland bekannten nördlichen Ausbreitungsgrenzen von *Ae. albopictus* übernommen und mit den vorherrschenden klimatischen Bedingungen von bisher unbesiedeltem Gebiet verglichen. Diese Modelle gehen davon aus, dass die Populationsentwicklung an verschiedenen Orten mit gleichen Grenzparametern der klimatischen Kenngröße identisch verläuft. Die Genauigkeit solcher generalisierten Modelle ist jedoch stark davon abhängig, wie exakt die jeweiligen Kenngrößen die populationsökologisch relevanten klimatologischen Verhältnisse widerspiegeln.

Im Rahmen dieser Arbeit sollte eine erste Einschätzung der potentiellen Verbreitung von *Ae. albopictus* in Deutschland auf der Basis einfacher klimatischer Kenngrößen erfolgen. Hierfür erfolgte zunächst eine Analyse der Literatur zur nördlichen Ausbreitungsgrenze und den klimatischen Kenngrößen anderer Einschätzungsmodelle von *Ae. albopictus*. Diese Daten wurden anhand des in dieser Arbeit erstellten Temperaturprofils (Kapitel 4.3) und der Anpassung von *Ae. albopictus* an das meteorologische Jahr (Kapitel 4.4) kritisch analysiert.

Niederschlag

Durch die Nutzung von temporär gefluteten Larvenbrutstätten ist die Verbreitung von *Ae. albopictus* stark von den Niederschlägen abhängig. So weisen alle Gebiete, in denen sich die Art im mediterranen Bereich etablieren konnte, einen jährlichen Niederschlag von mindestens 500 mm auf (Mitchell 1995). Diese jährliche Mindestniederschlagsmenge wird mittlerweile von den meisten Autoren bei der Einschätzung der möglichen Ausbreitung als Grenz- bzw. limitierender Parameter verwendet (Knudsen et al. 1996; Medlock et al. 2006; Ecdc 2007). Da mit zunehmender Temperatur ebenfalls der Sättigungsdampfdruck zunimmt (Barry und Chorley 1968), kommt es bei höheren Temperaturen zu einer stärkeren Evapotranspiration und somit zur Verringerung des für die larvale Stechmückenentwicklung effektiven Niederschlags (McClelland et al. 1973). So reichen aufgrund der geringeren Verdunstung die aus globaler Sicht geringen Niederschläge in Nordost-Deutschland zur Ausbildung von Seenplatten und Wäldern aus. Ähnliche Niederschlagsmengen würden in tropischen Gebieten maximal Halbwüsten zulassen (Müller-Westermeier et al. 1999). Somit sollte im gegenüber dem Mittelmeer-raum kühleren Deutschland ebenfalls eine jährliche Niederschlagsmenge von 500 mm für eine Etablierung der Asiatischen Tigermücke ausreichen. Zusätzlich ist es durch die stark maritim geprägte Witterung der Sommer in Deutschland eher regnerisch (Liedtke und Marcinek 2002), wodurch der durchschnittlich größere Teil der Jahresniederschläge im Sommerhalbjahr während der Reproduktionsperiode zu erwarten ist (Fuchs et al. 1997). So sind die Monate Juni und Juli zu Beginn der Hauptreproduktionszeit von *Ae. albopictus* in Deutschland die niederschlagsreichsten Monate des Jahres (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Als Gegenbeispiel kann der Westen Madagaskars angesehen werden, welcher vermutlich aufgrund der höheren Temperaturen bzw. höheren Evapotranspiration und saisonal ungünstig verteilter Niederschläge trotz eines Jahresniederschlags von 1000 mm zu trocken für eine Etablierung von *Ae. albopictus* ist (Darsie 1986a).

Nahezu ganz Deutschland weist die geforderte jährliche Niederschlagsmenge von 500 mm auf (Müller-Westermeier et al. 1999). Lediglich sehr wenige kleinere Gebiete im östlichen Bereich der Norddeutschen Tiefebene und drei größere nahezu zusammenhängende Bereiche in der südlichen Magdeburger Börde erfüllen dieses Kriterium nicht. Jedoch können auch in Regionen mit zu geringen Niederschlagsmengen künstliche Brutstätten bewohnende Stechmückenarten wie *Ae. albopictus* in städtischen und vor-

städtischen Bereichen in menschengemachten Brutstätten innerhalb von Parks, Friedhöfen und Hausgärten überleben (Moore 1999; Paupy et al. 2001).

Temperatur

Beim Einfluss der Temperatur auf die nördliche Ausbreitungsgrenze der Asiatischen Tigermücke werden hauptsächlich die thermalen Bedingungen während der Überwinterung der Diapause-Eier als limitierender Faktor angesehen (Nawrocki und Hawley 1987; Mitchell 1995; Knudsen et al. 1996; Medlock et al. 2006; Ecdc 2007; Takumi et al. 2009). Die Temperaturen während des Sommerhalbjahres werden nur von wenigen Autoren als das Verbreitungsgebiet limitierend (Mitchell 1995; Knudsen et al. 1996) verwendet. Mehrere Autoren schreiben diesen thermalen Bedingungen während der Reproduktionsperiode lediglich einen modifizierenden Charakter zu, mit welchem sie dem zuvor durch die Wintertemperatur limitierten Gebiet unterschiedliche „Risikostufen“ zuteilen (Medlock et al. 2006; Ecdc 2007; Takumi et al. 2009). Die jeweils von den Autoren gewählten verschiedenen Temperaturparameter der nördlichen Ausbreitung wurden meist von Freilandbeobachtungen aus China, Korea und Japan übernommen (Nawrocki und Hawley 1987; Kobayashi et al. 2002).

Hierbei ist vor allem bei der Wahl geeigneter Parameter für die Winter- und Sommertemperaturen der unterschiedliche Grad der Kontinentalität im Bereich der zu erwartenden nördlichen Ausbreitungsgrenze zu beachten. Mit zunehmender Entfernung vom Meer, welches mit seinem Wasserkörper wie ein Temperaturspeicher wirkt, nimmt die Jahresamplitude der Temperatur zu. In Meeresnähe sind dadurch die Winter milder und die Sommer kühler als in kontinentaleren Bereichen (Barry und Chorley 1968). Dadurch haben Orte an derselben Januar-Isothermenlinie im maritimen Klima vergleichbar geringere Sommertemperaturen als Orte mit mehr kontinental beeinflusstem Klima. Insgesamt ergibt sich so auf der Nordhemisphäre ein gegenläufiger Effekt der Sommer- und Wintertemperaturen. Dieser Effekt ist gut anhand des weltweiten Verlaufes der 0 °C-Isotherme des kältesten Monats und der 20 °C-Isotherme des wärmsten Monats zu erkennen (Abbildung 39). Beide Isothermen werden von Knudsen et al (1996) als ungefähre nördliche Grenzparameter für die Gebiete angesehen, für welche eine größere Gefahr einer Etablierung von *Ae. albopictus* besteht. Auf der nördlichen Hemisphäre zieht die 20 °C-Isotherme des wärmsten Monats bzw. die Juli-Isotherme aufgrund der stärkeren Kontinentalität im Landesinneren nach Norden, während sie mit zunehmender Nähe zu den Küsten nach Süden abweicht. Hingegen erreicht die 0 °C-Isotherme des kältesten

Monats bzw. die Januar-Isotherme ihre nördlichste Lage in den maritimen Bereichen und weicht im Landesinneren nach Süden ab.

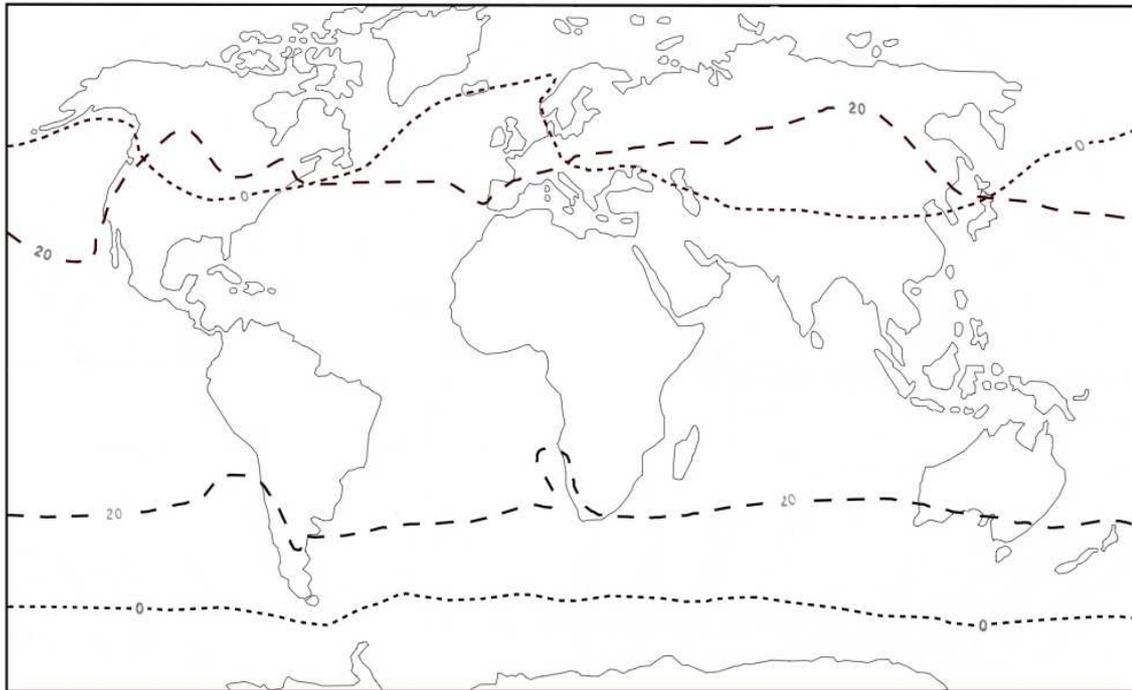


Abbildung 39. Weltweiter Verlauf der 20 °C-Isotherme des wärmsten (gestrichelt) und der 0 °C-Isotherme des kältesten Monats (gepunktet). Abbildung bearbeitet nach Barry und Chorley (1968).

Auf der Südhalbkugel ist durch den kleineren Anteil der Landmassen der kontinentale Einfluss geringer (Barry und Chorley 1968), wodurch sich ein eher paralleler Verlauf dieser beiden Isothermen ergibt.

Der wechselnde Verlauf der Sommer- und Wintertemperaturen macht deutlich, dass die vorherrschenden klimatischen Bedingungen an den bekannten nördlichen Ausbreitungsgrenzen nicht undifferenziert eins zu eins auf bisher von *Ae. albopictus* unbesiedelte Bereiche übertragbar sind. So dürften sich auch die klimabedingten populationsökologischen Voraussetzungen bzw. die hauptlimitierenden Parameter an der nördlichen Ausbreitungsgrenze mit wechselnder Kontinentalität verschieben. Je nach dem Grad der Kontinentalität ergeben sich dadurch an der nördlichen Ausbreitungsgrenze drei theoretische populationsökologische Szenarien.

Kontinentales Szenario: In stark kontinentalen Bereichen kommt es durch die typisch hohen Sommertemperaturen zu einem starken Populationszuwachs während der Reproduktionszeit. Die nördliche Ausbreitungsgrenze wird durch die sehr tiefen Wintertem-

peraturen und eine 100%ige Wintersterblichkeit begrenzt, so dass die Temperatur während der Wintermonate der limitierende Faktor ist.

Maritimes Szenario: In stark maritimen Bereichen kommt es durch die sehr milden Wintertemperaturen nicht zu einer durch thermale Einflüsse erhöhten Sterberate der Diapause-Eier. Die nördliche Ausbreitungsgrenze wird durch die typisch kühlen Sommertemperaturen limitiert, welche die Grundsterberate der Diapause-Eier während der Diapause nicht kompensieren können oder im Extremfall nicht für die Ausbildung mindestens einer Generation ausreichen.

Mischszenario: Im Übergangsbereich zwischen dem maritimen und kontinentalen Szenario ergibt sich die nördliche Ausbreitungsgrenze aus einer Kombination der Reproduktions- und Überwinterungsrate. Keiner der beiden Faktoren ist direkt limitierend. So kann z. B. die Verringerung der Reproduktionsrate durch eine Erhöhung der Überlebensrate und umgekehrt kompensiert werden. Je näher ein Ort innerhalb des Mischszenarios am maritimen oder kontinentalen Szenario liegt, umso mehr gewinnt der jeweilige limitierende Faktor an Bedeutung. Im direkten Übergangsbereich vom Mischszenario zum kontinentalen oder maritimen Szenario kann der jeweilige limitierende Faktor des angrenzenden Szenarios schon als der dominierende bzw. hauptlimitierende Faktor angesehen werden.

Für die verschiedenen theoretischen Szenarien finden sich in der Literatur mehrere Hinweise und mögliche Beispiele:

Beispiel kontinentales Szenario

Ein Beispiel für das kontinentale Szenario, in dem die Wintertemperatur der hauptlimitierende Faktor ist, ist die nördlichste Verbreitung von *Ae. albopictus* im stark kontinental beeinflussten China und Nordkorea. Nach Nawrocki und Hawley (1987) konnte eine erfolgreiche Überwinterung nur bis zur -3 °C -Januar-Isotherme nachgewiesen werden, obwohl die Art in den Spätsommermonaten weiter nördlich bis in Gebiete an der -5 °C -Januar-Isotherme zu finden war. Diese von den Autoren sogenannte „Spätsommerausdehnung“ verdeutlicht, dass in stark kontinentalen Bereichen nach einer nordwärts gerichteten Migration die Temperaturen während der Sommermonate für einen Populationsaufbau ausreichend sind, während die Wintertemperaturen eine dauerhafte Etablierung auf weiter südlich gelegene Bereiche begrenzen. Hier kommt es bei ausreichenden Niederschlägen und den typischen, sehr hohen Sommertemperaturen zu einem starken Populationszuwachs bzw. zu einer starken Reproduktion. Zwar dürften auch hier die

typisch kalten Wintertemperaturen zu einer sehr hohen Wintersterblichkeit der Diapause-Eier führen, da diese aber allgemein durch ein rasches Larvenwachstum, welches Multivoltinismus begünstigt, kompensiert werden können (Teng und Apperson 2000), kommt es durch die sehr hohen Sommertemperaturen zu einer dauerhaften Etablierung der Art im Bereich der -3 °C -Januar-Isotherme. Zusätzlich begünstigen die guten Vermehrungsraten eine zügige Ausbreitung der Art während der Sommermonate, was das Auftreten der Spätsommerausdehnung fördert. Ein weiteres Beispiel für das kontinentale Szenario könnte der kontinentale Bereich der USA sein, wo Larven von *Ae. albopictus* bis zur $-6,5\text{ °C}$ -Januar-Isotherme gefunden wurden (Rightor et al. 1987).

Beispiel Mischszenario

Ein typisches Beispiel für das Mischszenario ist die nördliche Ausbreitung der Asiatischen Tigermücke in Japan. Durch die Lage im nördlichen Westwindgürtel herrscht im nördlichen Japan aufgrund der häufig einströmenden kontinentalen Luftmassen trotz der maritimen Insellage noch leicht kontinentales Klima (Blüthgen und Weischet 1980; Schultz 1995). Trotz intensiver Suche konnte *Ae. albopictus* in Japan lediglich bis zur 0 °C - (Nawrocki und Hawley 1987) und vereinzelt bis zur -2 °C -Januar-Isotherme (Kobayashi et al. 2002) nachgewiesen werden. Diese scheinbar geringere Überwinterungsfähigkeit gegenüber den Gebieten im stark kontinental beeinflussten Asien dürfte eher ein Indiz für eine schlechtere Reproduktionsrate während der Sommermonate sein, welche zu einer geringeren Kompensation der Überwinterungsverluste führt. So konnte in Japan keine „Spätsommerausdehnung“ nachgewiesen werden (Nawrocki und Hawley 1987), was ebenfalls auf geringere Zuwachsraten und geringere Ausbreitungstendenzen während des Sommers hindeutet. Auch wiesen die von *Ae. albopictus* unbesiedelten Gebiete nördlich der Ausbreitungsgrenze in Japan laut Nawrocki und Hawley (1987) um $2\text{--}4\text{ °C}$ kühlere Sommertemperaturen auf als die Gebiete der „Spätsommerausdehnung“ in Kontinentalasien. Die Sommertemperaturen an der südlicher gelegenen Überwinterungsgrenze in Kontinentalasien dürften somit noch höher liegen als in den unbesiedelten Gebieten im nördlichen Japan.

Auch an der Ostküste der USA, welche wie das nördliche Japan durch die Lage im Westwindgürtel noch leicht kontinental beeinflusst ist, scheint die nördliche Ausbreitungsgrenze maximal im Bereich der 0 °C -Januar-Isotherme zu liegen, unterhalb der zuvor erwähnten Funde innerhalb der stärker kontinental beeinflussten Bereiche.

Beispiel maritimes Szenario

Ein Beispiel für das maritime Szenario, in dem die Sommertemperatur der hauptlimitierende Faktor ist, wäre innerhalb der maritim beeinflussten Westküsten der nördlichen Kontinente zu erwarten. Eine solche nördliche Ausbreitungsgrenze in deutlich maritim beeinflussten Gebieten scheint bis heute noch nicht bekannt zu sein. Dies könnte daran liegen, dass die erwartete nördliche Ausbreitungsgrenze zu hoch angesetzt und daher eine bereits bestehende maximale Ausbreitungsbegrenzung bisher nicht als solche wahrgenommen wurde. Andererseits könnte *Ae. albopictus* innerhalb dieser maritimen Bereiche die nördliche Ausbreitungsgrenze noch nicht erreicht haben. Der in diesen Bereichen hauptlimitierende Faktor „Sommertemperatur“ wird in der Vermehrungs- bzw. Ausbreitungsphase der Art wirksam. Daher dürfte in maritimen Bereichen der Prozess der Ausbreitung bis an die nördliche Grenze und die Etablierung an der nördlichen Grenze deutlich langsamer als in kontinentalen Bereichen erfolgen. So gehen auch Alto und Juliano (2001) davon aus, dass im Allgemeinen die Ausdehnung der Verbreitung an ihrer nördlichen Grenze aufgrund der geringeren Sommertemperaturen langsamer erfolgt. Auch ist zu erwarten, dass die nördliche Ausbreitungsgrenze insgesamt breiter und diffuser angelegt ist als in stark kontinentalen Bereichen, wo letale Wintertemperaturen zu einer 100%igen Diapause-Eier-Sterberate und zum „Abschneiden“ der während der Reproduktionsperiode erfolgten Spätsommerausdehnung führen.

Typisch maritime Gebiete, in denen lediglich die Sommertemperaturen nicht ausreichend für eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* sein dürften, könnten das nördliche Schottland und Irland sein. Während hier selbst mediterrane Florenelemente den milden Winter überstehen, sind die Sommermonate so kühl, dass Getreide nicht ausreift (Walter und Breckle 1986).

Aufgrund der wenigen topographischen Strömungsbarrieren und der Anwesenheit des Mittelmeeres erstreckt sich in Europa der Einfluss der maritimen Luftmassen weit ins Landesinnere (Barry und Chorley 1968). So bleibt trotz des ostwärts gerichteten sanften Anstiegs der Kontinentalität der überwiegend maritime Charakter überall in Deutschland erhalten (Flohn 1942; Fuchs et al. 1997; Liedtke und Marcinek 2002). Daher ist davon auszugehen, dass eine mögliche Ausbreitung von *Ae. albopictus* in Deutschland hauptsächlich durch die thermalen Bedingungen während der Reproduktionsperiode limitiert wird. Den Wintertemperaturen bzw. den Überlebensraten der Diapause-Eier ist lediglich ein modifizierender Charakter zuzuschreiben.

Reproduktionsperiode

Um die Bedingungen während der Reproduktionsperiode zu beschreiben, werden in der Literatur verschiedene klimatische Kenngrößen verwendet. Meist beziehen sich diese Kenngrößen jedoch lediglich auf die Länge der Reproduktionsperiode, welche durch eine bestimmte Anzahl an Tagen über dem unteren Entwicklungsnullpunkt (Kobayashi et al. 2002) oder durch den vermuteten Larvenschlupf im Frühjahr und das Ende der Eiablage-Aktivität im Herbst (Medlock et al. 2006; Ecdc 2007; Takumi et al. 2009) bestimmt wird. Jedoch kann anhand der Länge der Reproduktionsperiode keine Aussage zur eigentlichen Qualität dieser populationsökologisch wichtigen Phase gemacht werden, da die Temperaturamplitude und die maximalen Temperaturen während der Hauptreproduktionsperiode im Sommer nicht berücksichtigt werden. So reifen z. B. im kontinentalen Osten Europas trotz des späteren Frühlingseinzuges und der daher insgesamt kürzeren Reproduktionsperiode gegenüber dem maritimen Westen schnellwachsende Getreidesorten wie Weizen und Roggen dank der zwar kurzen, aber heißen Sommer schneller heran (Heyer 1972; Walter und Breckle 1986; Schultz 1995).

Derselbe Einfluss der unterschiedlichen maritimen und kontinentalen Besonderheiten ist auf die Populationsentwicklung von *Ae. albopictus* zu erwarten. Wie in Kapitel 4.3 dargestellt, wird zwar die Zeit vor der Hauptreproduktionsperiode mit suboptimalen Temperaturen von der Art zu einem bestimmten Grad überstanden, der Beitrag für die Populationsentwicklung dieser Übergangsphase ist aufgrund der geringen Entwicklungsraten jedoch sehr klein. So sind vor allem höhere Temperaturen während der Hauptreproduktionsperiode nötig, um bei der ursprünglich tropischen Art zu ausreichend hohen Entwicklungsraten für einen raschen Populationsaufbau zu führen.

Eine andere Möglichkeit, die Qualität der gesamten Reproduktionsperiode zu beschreiben, ist die Festlegung einer Mindestanzahl an Gradtagen, welche für eine dauerhafte Etablierung erreicht werden muss (Kobayashi et al. 2002). Die Anzahl der an einem bestimmten Ort jährlich erreichten Gradtage ist jedoch keine „handelsübliche“ klimatische Kenngröße und müsste für jeden Ort neu berechnet werden. Dabei hängt die Genauigkeit der Berechnungen wiederum vom betriebenen Rechenaufwand ab. Das genaueste Ergebnis wird durch Berechnung der täglich angesammelten Gradtage auf der Basis der Minimum-, Maximum- und Tagesdurchschnittstemperaturen erreicht. Dies ist für einzelne Orte möglich, generalisiert auf weite Bereiche jedoch nicht anwendbar. Hierfür können Monatsmitteltemperaturen zur Berechnung der Gradtage herangezogen werden, was jedoch eine größere Ungenauigkeit zur Folge hat. So kommt es bei den

fluktuierenden Temperaturen unter Freilandbedingungen vor allem im suboptimalen Bereich oberhalb des unteren Entwicklungsnullpunktes zu größeren Abweichungen (Campbell et al. 1974).

Ebenso besteht durch das Einbeziehen der Übergangsphasen vor und nach der Reproduktionsperiode ein nicht unerhebliches Fehlerpotential. So sind Gradtage, welche im suboptimalen Temperaturbereich angesammelt werden aufgrund der möglichen zusätzlichen Sterberaten aus populationsökologischer Sicht nicht immer mit den im optimalen Bereich angesammelten Gradtagen vergleichbar. In maritimen Bereichen beginnt der Frühling zwar sehr früh, die Temperaturen steigen dann aber nur verhältnismäßig langsam an (Walter und Breckle 1986), so dass es zu ausgedehnten Übergangsphasen im suboptimalen Temperaturbereich kommt. Zusätzlich zu den geringen Entwicklungsraten ergeben sich dadurch noch weitere negative Effekte auf die Populationsentwicklung. So nimmt bei längeren Entwicklungsphasen im suboptimalen Bereich der Entwicklungserfolg der verschiedenen juvenilen Stadien von *Ae. albopictus* ab (s. Kapitel 4.2). Auch kommt es vor allem in maritimen Gebieten im Frühjahr zu Kälterückfällen bis in den pessimalen und sogar letalen Temperaturbereich (Walter und Breckle 1986). Selbst Ende Mai treten auch in Deutschland noch gelegentlich Spätfröste auf, wobei in diesem Monat deutsche Großstädte durchschnittlich fünf Nächte mit leichtem Bodenfrost aufweisen und absolute Tiefsttemperaturen bis zu $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ zu verzeichnen sind (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Durch diese Kälterückfälle kann es zu teilweise starker Beeinträchtigung der heranwachsenden ersten Generation des Jahres kommen. Neben stark erhöhten Sterberaten und einer Verzögerung der juvenilen Entwicklungsdauer würden auch eine nachhaltig verringerte Fruchtbarkeit, Fertilität und Überlebensrate der späteren Weibchen den Aufbau der ersten Generation schwächen (s. Kapitel 4.3).

Zusätzlich wirkt sich innerhalb der maritimen Bereiche durch die längeren suboptimalen Frühjahrsbedingungen noch ein weiterer negativer Einfluss indirekt auf die Populationsentwicklung von *Ae. albopictus* aus. Durch die geringen Entwicklungsraten kommt es zu einer deutlichen Verlängerung der juvenil-aquatischen Lebensphase der heranwachsenden ersten Generation. Mit zunehmender Entwicklungsdauer steigt das Risiko, dass Teile der Population Opfer von Fressfeinden (Marten 1990; Griswold und Lounibos 2005; Kesavaraju und Juliano 2009) und Parasiten (Chen und Yang 1996; Ramos et al. 1996; Fukuda et al. 1997; Comiskey et al. 1999; Paily und Balaraman 2000) werden oder sogar ganze Kohorten durch den Verlust der Brutstätte verloren gehen. Auch konnte schon gezeigt werden, dass bei Versuchen zur interspezifischen Konkurrenz Larven

von *Ae. albopictus* lediglich bei Temperaturen im mittleren optimalen Bereich oder wärmer überlegen waren, während dies im kühleren suboptimalen und unteren optimalen Bereich nicht der Fall war (Russell 1986; Carrieri et al. 2009). Ein gleicher Zusammenhang konnte ebenfalls für *Ae. aegypti* nachgewiesen werden (Teng und Apperson 2000).

Inwieweit die zusätzliche Belastung der Populationsentwicklung ausgeprägt ist, hängt von der Länge der suboptimalen Übergangsphase und somit vom Grad der Kontinentalität ab. Je nach maritimen oder kontinentalen klimatischen Bedingungen bzw. längeren oder kürzeren suboptimalen Übergangsphasen würde es zu einer unterschiedlich großen Ungenauigkeit bei der Einschätzung des potentiellen Verbreitungsgebietes kommen. Daher ist ein Miteinbeziehen der Frühlings- und Herbsttemperaturen beim Beschreiben der Qualität der Reproduktionsperiode nicht sinnvoll. Als klimatische Kenngröße für Bereiche mit Sommertemperaturen als hauptlimitierenden Faktor sollte daher lediglich die Qualität der Hauptreproduktionsperiode herangezogen werden.

Hauptreproduktionsperiode

Eine Kenngröße, welche die Qualität der Hauptreproduktionsperiode beschreibt, ist die Monatsmitteltemperatur des wärmsten Monats bzw. des Monats Juli. So schätzen Knudsen et al. (1996), dass etwa bis zur 20 °C-Juli-Isotherme eine größere Gefahr einer Etablierung von *Ae. albopictus* besteht. Mitchell (1995) wiederum schätzt, dass die Gefahr einer durch die Asiatische Tigermücke verursachten Epidemie in Europa bis zur selben Demarkationslinie am größten ist. Die Monatsmitteltemperatur des wärmsten Monats berücksichtigt jedoch nur einen Ausschnitt der Hauptreproduktionsperiode und nicht den kompletten qualitativen Umfang dieser wichtigen Phase. Vor allem in maritimen Bereichen fällt durch die geringere Jahrestemperaturamplitude der Bereich um das sommerliche Temperaturmaximum breiter aus. Zwar wird der Monat Juli allgemein als der wärmste Monat des Jahres angesehen, in einem 100-jährigen Zeitraum von 1871 bis 1970 war dies jedoch in Deutschland nur 64-mal der Fall (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). In 22 Jahren konnten die höchsten Durchschnittstemperaturen im Monat August und in 14 Jahren im Monat Juni festgestellt werden. Daher erscheint es sinnvoll, als charakteristische klimatische Kenngröße die Durchschnittstemperatur der als Hochsommer bezeichneten drei wärmsten Monate Juni, Juli und August heranzuziehen.

Limitierender Parameter Hochsommer

Wie in Kapitel 4.2 und 4.3 verdeutlicht, benötigt die ursprünglich tropische Stechmücke *Ae. albopictus* für eine optimale Reproduktion Temperaturen im mittleren bis oberen optimalen Bereich. Aufgrund einer mittleren Tagesschwankung zwischen Temperaturmaximum und -minimum von etwa 10 °C in Deutschland (Müller-Westermeier et al. 1999) wäre eine Durchschnittstemperatur von 25 °C als optimal für die Populationsentwicklung der Art anzusehen. Die durchschnittlichen täglichen Temperaturmaxima sind dadurch im Bereich der optimalen Temperatur (T_{opt}) der Art noch unterhalb des oberen suboptimalen Bereichs zu erwarten. Die durchschnittlichen Temperaturminima würden noch im unteren optimalen Temperaturbereich oberhalb des suboptimalen Bereichs liegen. Hingegen ist eine Durchschnittstemperatur von 19 °C als unteres Temperaturlimit für eine optimale Populationsentwicklung anzusehen. Die zu erwartenden durchschnittlichen Temperaturmaxima erreichen gerade noch den mittleren optimalen Temperaturbereich und insgesamt liegen zumindest 50 % der täglich vorherrschenden Temperaturen im optimalen Temperaturbereich. Die durchschnittlichen Temperaturminima liegen zwar innerhalb des mittleren suboptimalen Bereiches, aber noch ausreichend entfernt vom pessimalen Bereich, um ein häufigeres Absinken der nächtlichen Tagesminimum-Temperaturen in diesen besonders schädlichen Temperaturbereich zu vermeiden. Es ist daher davon auszugehen, dass eine dauerhafte Etablierung der Art sehr wahrscheinlich nur in Gebieten mit einer Durchschnittstemperatur von mindestens 19 °C während der drei Sommermonate Juni, Juli und August möglich ist.

Kobayashi et al. (2002) berechneten, dass in allen Gebieten in Japan, in welchen *Ae. albopictus* zu finden war, die Art aufgrund der klimatischen Bedingungen mindestens 3,5 Generationen pro Jahr ausbilden kann. Eine Berechnung auf der Basis der Laborergebnisse der vorliegenden Arbeit ergibt, dass die Art bei einer Mindestdurchschnittstemperatur von 19 °C während der drei Sommermonate Juni, Juli und August maximal 2,8 Generationen ausbilden kann. Den beiden hierbei unberücksichtigten Nebenreproduktionsphasen kann zusammen in etwa eine weitere Generation zugesprochen werden, wodurch die von Kobayashi et al. (2002) geforderte jährliche Mindestgenerationsanzahl sogar leicht überschritten wird. Es ist jedoch zu beachten, dass zum einen für die Berechnung von einem sofortigen Schlupf der fertig entwickelten Larven ausgegangen wurde. Dies würde unter Freilandbedingungen täglich vorkommende Überflutungs- bzw. Niederschlagsereignisse voraussetzen. Zum anderen wurden die für die Berechnung verwendeten Entwicklungsraten im Labor unter optimalen Futter- und Was-

serbedingungen ermittelt. Das Nahrungsangebot, die Wasserqualität und Larvendichte haben jedoch einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von Stechmückenlarven (Mori 1979; Tuchmann et al. 2003). So wird insgesamt unter Freilandbedingungen die tatsächlich erreichte Generationenanzahl geringer ausfallen.

In Deutschland ist zwar durch den überwiegend maritimen Charakter des Klimas (Fuchs et al. 1997; Liedtke und Marcinek 2002) mit einer geringeren Wintersterblichkeit der Diapause-Eier gegenüber dem nördlichen Japan zu rechnen. Dieser theoretische Vorteil wird allerdings durch die in maritimen Gebieten zu erwartende stärkere negative Belastung aufgrund der ausgedehnten suboptimalen Frühjahrsbedingungen ausgeglichen und je nach Anzahl und Intensität der pessimalen Kälterückfälle sogar überkompensiert. So ist davon auszugehen, dass die veranschlagte Durchschnittstemperatur von mindestens 19 °C während der drei Sommermonate Juni, Juli und August als Kriterium für eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* in maritimen Bereichen als äußerste Minimalbedingung anzusehen ist.

4.5 Etablierungs- und Vektorpotential von *Aedes albopictus* in Deutschland

Maritime und kontinentale Klimate haben einen unterschiedlichen Einfluss auf die Populationsdynamik von *Ae. albopictus*. Wie in Kapitel 4.3 und 4.4 aufgezeigt, ist die Art innerhalb der gemäßigten Breiten besser an kontinentale als an maritime Klimabedingungen angepasst. Vermutlich ist eine dauerhafte Etablierung der Art in den maritim beeinflussten Klimaten nur innerhalb der tropischen und subtropischen Bereiche möglich. In den nördlich angrenzenden maritim-gemäßigten Breiten ist lediglich mit temporären Ansiedlungen zu rechnen.

Das Klima in Deutschland besitzt durch die Lage am atlantiknahen Kontinentalbereich und die Lage im Westwindgürtel überwiegend maritimen Charakter (Fuchs et al. 1997; Liedtke und Marcinek 2002). Dieser bleibt trotz des ostwärts gerichteten, sanften Anstiegs der Kontinentalität und der damit einhergehenden Abnahme der Wintertemperatur überall in Deutschland erhalten (Flohn 1942; Liedtke und Marcinek 2002).

In Deutschland findet sich kein Gebiet, welches die in Kapitel 4.4 aufgezeigte Minimalbedingung von einer Mindestdurchschnittstemperatur von 19 °C während der drei Sommermonate Juni, Juli und August erfüllt (Müller-Westermeier et al. 1999). Am ehesten an diese Vorgabe kommen mit einer Mindestdurchschnittstemperatur von mehr als 18 °C weite Bereiche der Oberrheinischen Tiefebene, zwei kleinere Gebiete im Be-

reich des Grenzgebietes der Bundesländer Sachsen und Sachsen-Anhalt, das Stadtgebiet von Berlin sowie vereinzelte, sehr kleine Bereiche in den Flusstälern der Spree, Saar und des Mittelrheins (Bild 40). Eine sich selbst reproduzierende Population von *Ae. albopictus* in Deutschland wird daher aufgrund unzureichender klimatischer Bedingungen während der Reproduktionsperiode ausgeschlossen.

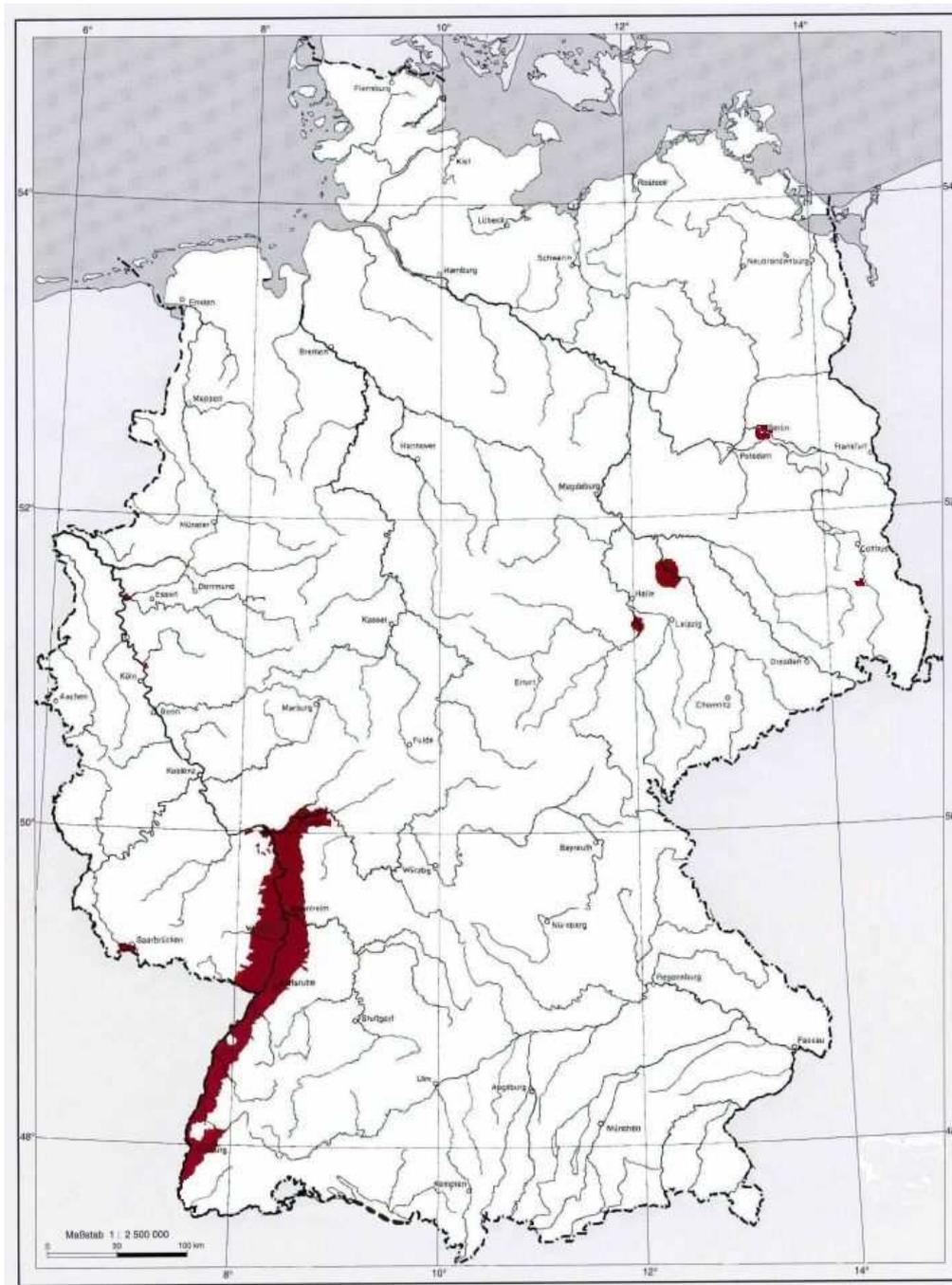


Abbildung 40. Gebiete in Deutschland (rot) mit einer Durchschnittstemperatur von mehr als 18 °C während der Sommermonate Juni, Juli und August. Verändert nach Müller-Westermeier et al. (1999).

Nach einer erfolgten Einschleppung kann eine weiterhin hohe Einschleppungsfrequenz höhere Sterberaten und eine schlechte Reproduktion ausgleichen und zusätzlich die genetische Diversität von Gründerpopulationen erhöhen (Lockwood et al. 2005). Solche Mechanismen, bei der kleine Populationen mit negativem Populationswachstum ($r < 0$) aufgrund regelmäßiger Immigration aus entfernten Quellpopulationen ($r > 0$) nicht aussterben, sind aus der Metapopulationsökologie bekannt (Hanski 1999) und wurden schon als „Rettungseffekt“ in der Inselbiogeographie beschrieben (Brown und Kodric-Brown 1977). Aufgrund der Ergebnisse des Monitorings ist eine Etablierung und ein Erhalt einer Gründerpopulation in Deutschland durch regelmäßige Einschleppungen auszuschließen. Selbst die nächstgelegenen möglichen Quellpopulationen in Norditalien scheinen zu weit entfernt, um für eine regelmäßige Immigration über die Verkehrs- und Frachtrouten zu sorgen (s. Kapitel 4.1). Außerdem dürfte in Italien die Phase mit der höchsten Reproduktionsrate und Imaginesdichte – und daher den größten Einschleppungsraten nach Deutschland – im letzten Drittel der möglichen Hauptreproduktionszeit in Deutschland liegen.

So gilt im Mittelmeerraum der Zeitraum vom 23. Juli bis 23. August als die durchschnittlich wärmste Phase des Jahres, während in Deutschland diese Phase schon Ende Juli abgeschlossen ist (Müller-Westermeier und Rocznik 2006). Dadurch ist zu erwarten, dass ein großer Anteil der aus Italien eingeschleppten Weibchen lediglich über die Ablage von Diapause-Eiern und somit erst im Folgejahr reproduktiv wirksam werden könnte. Selbst geringe Sterberaten während der Überwinterung würden so die effektive Immigrationsrate verringern.

Ein zumindest vorübergehender Aufbau einer Gründerpopulation von *Ae. albopictus* in Deutschland ist daher nur bei einer gleichzeitigen Einschleppung einer großen Individuenzahl zu erwarten. Hierbei ist sicherlich der Mittransport der in Altreifen abgelegten Eier am wahrscheinlichsten, wenn auch andere im Freien gelagerte Handelswaren, wie z. B. Gartentöpfe, denkbar sind. Zwar ist Deutschland hauptsächlich Exporteur für Altreifen (Reiter 1998), diese häufigste Verschleppungsart der Asiatischen Tigermücke ist dennoch nicht vollständig auszuschließen.

Sollte eine solche Einschleppung mit einer sehr großen Anzahl an mittransportierten Eiern recht früh während der Reproduktionsperiode erfolgen, ist aufgrund der Masse der Individuen von einem vorübergehenden Aufbau einer reproduzierenden Population auszugehen. Inwieweit mit positiven oder negativen Zuwachsraten innerhalb dieser Gründerpopulation zu rechnen ist, wird stark von der räumlichen Lage in Deutschland

und den aktuellen klimatologischen Bedingungen des jeweiligen Jahres abhängen. So ist bei einer großen quantitativen Einschleppung innerhalb der in Abbildung 40 umgrenzten Bereiche in überdurchschnittlich warmen Sommermonaten durchaus mit einem moderaten Populationszuwachs zu rechnen. In klimatisch weniger günstigen Bereichen Deutschlands sind hierfür sicherlich weit über dem Durchschnitt liegende Sommertemperaturen nötig. In Jahren mit durchschnittlichen oder unterdurchschnittlichen klimatologischen Bedingungen werden diese lokalen Populationen jedoch einem negativen Entwicklungstrend unterliegen. Wie schnell dies zum Erlöschen einer lokalen Population führt, ist von der vorherigen Populationsgröße abhängig. In sehr kühlen Jahren sollten selbst innerhalb der Bereiche mit bestmöglichen klimatischen Bedingungen zuvor etablierte kleine Gründerpopulationen innerhalb eines Jahres erlöschen. So dürfte auch die Elimination (Ecdc 2007) der in der Normandie gefundenen Population von *Ae. albopictus* im Bereich eines Reifenlagers (Schaffner et al. 2001) trotz der milden Wintertemperaturen dieses sehr maritimen Bereiches aufgrund der ebenfalls sehr milden Sommertemperaturen erfolgt sein.

Urbane Prozesse können die Temperaturen in stark besiedelten Bereichen gegenüber dem Umfeld deutlich erhöhen. Neben überdurchschnittlich warmen Sommermonaten könnten positive Zuwachsraten auch im Bereich solcher Wärmeinseln möglich sein. So lagen zwischen 1931 und 1960 die Jahresdurchschnittstemperaturen in London um 0,7 °C über den vorstädtischen und sogar um 1,4 °C über den umliegenden ländlichen Bereichen (Barry und Chorley 1968). Schon Knudsen et al. (1996) sahen für Deutschland eher ein moderates Etablierungsrisiko von *Ae. albopictus*, wiesen aber auf Zusatzfaktoren wie lokale klimatische und infrastrukturelle Variationen hin. Bei einem mehrjährigen Monitoring im Bereich der nördlichen Ausbreitungsgrenze in New Jersey (USA) schien *Ae. albopictus* auf Gebiete mit höherer menschlicher Besiedlungsdichte beschränkt zu sein (Farajollahi und Nelder 2009). Ein Extrembeispiel ist das Vorkommen von *Ae. albopictus* innerhalb von Gewächshäusern in den Niederlanden (Scholte et al. 2007). Außerhalb der Gewächshäuser konnte die Art nur in der näheren Umgebung nachgewiesen werden, weshalb der Autor die Möglichkeit einer Etablierung der Asiatischen Tigermücke in den Niederlanden aufgrund der unzureichenden Sommertemperaturen eher für gering hält.

Sollte es in Deutschland innerhalb der günstigsten klimatischen Bereiche (Abb. 40) tatsächlich in überdurchschnittlich warmen Jahren oder innerhalb von Wärmeinseln vorübergehend zu einem lokalen Aufbau kleiner, sich reproduzierender Populationen kom-

men, so dürfte auch eine Migration in benachbarte Bereiche des Einschleppungsortes zu erwarten sein. Trotzdem werden selbst unter diesen überdurchschnittlich günstigen klimatischen Umständen die thermalen Bedingungen der Reproduktions- und Migrationsperiode nur geringfügig oberhalb des vermuteten Grenzwertes liegen. Ein übermäßig starker Populationsaufbau und eine Migration bzw. Neubesiedelung des weiteren Umfeldes der Gründerpopulation kann daher ausgeschlossen werden. Zusätzlich zeigten Imagines aus Ansätzen mit geringen Larvendichten geringe Wiederfang-Entfernungen gegenüber Imagines aus Larvenansätzen mit hoher Dichte (Mori 1979).

Eine Verschleppung einer größeren Anzahl an Individuen in weitere unbesiedelte Bereiche von Deutschland ist wiederum innerhalb von Frachtgütern wie Gebrauchtreifen möglich. So könnte es innerhalb weiterer Wärmeinseln oder in Bereichen mit günstigem Brutstättenangebot in überdurchschnittlich warmen Sommermonaten zu einem weiteren Aufbau von kleinen Gründerpopulationen kommen. Sollten sich z. B. innerhalb von Ballungsgebieten mehrere solcher lokal beschränkten Populationen in nicht allzu großer räumlicher Distanz befinden, könnten diese über Migration bzw. Verschleppung einzelner Individuen untereinander verbunden sein. Dadurch könnten diese Teilpopulationen trotz tendenziell negativer Entwicklungsraten in der Form einer Metapopulation längerfristig bestehen (Hanski 1999). Jedoch ist auch eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland in Form einer Metapopulation sehr unwahrscheinlich. Der Aufbau einer sehr großen Teilpopulation mit niedriger Aussterbewahrscheinlichkeit und regelmäßigen positiven Wachstumsraten, welche als Quellpopulation innerhalb der Metapopulation fungieren könnte, kann aufgrund der klimatischen Bedingungen ausgeschlossen werden. Das setzt umso mehr eine regelmäßige Neubesiedlung von bisher unbesiedelten Habitaten bzw. den Aufbau neuer Teilpopulationen voraus, um das Austerben anderer Teilpopulationen auszugleichen. Hierfür müsste eine größere Anzahl an geeigneten Habitaten bzw. Wärmeinseln über gelegentliche Frachtguttransfers, bei denen eine größere Anzahl an Individuen gleichzeitig verschleppt wird, untereinander in Verbindung stehen.

Vektorpotential

Das Vektorpotential von *Ae. albopictus* in Deutschland ist als sehr gering einzuschätzen. Durch die unzureichenden, durchschnittlichen klimatischen Bedingungen während der Reproduktionsperiode wird innerhalb vorübergehender Etablierungen oder Teilpopulationen nur eine geringe Populationsdichte erreicht. Die Wahrscheinlichkeit einer

Übertragung von Pathogenen steigt jedoch mit der Populationsdichte der Stechmücken an (Horsfall 1955). Außerdem benötigen Viren tropischer Krankheiten für ihre Entwicklung innerhalb der Stechmücken ausreichend hohe Temperaturen. So übertrugen Weibchen von *Ae. aegypti* selbst bei der Aufnahme einer hohen Dosis von Dengue-Viren diese erst nach einer Inkubationszeit von zwölf Tagen bei 30 °C (Watts et al. 1987). Bei geringerer Virusdosis erhöhte sich die nötige Inkubationszeit bei gleicher Temperatur auf 25 Tage. Hingegen konnte bei einer Temperatur von 26 °C selbst nach 25 Tagen keine Übertragung festgestellt werden. Viren, welche auch innerhalb der gemäßigten Zone durch Stechmücken übertragen werden, finden innerhalb der Stechmückenfauna dieses Bereiches Arten, welche sicherlich in größerer Abundanz als *Ae. albopictus* anzutreffen sind. Eine Erhöhung der Gefahr einer Infektion mit Arboviren in Deutschland aufgrund einer eventuellen, lokalen Etablierung von *Ae. albopictus* mit geringer Populationsdichte wäre daher nur gegeben, wenn die Übertragungsraten von *Ae. albopictus* deutlich über denen der einheimischen Stechmückenarten liegen würden. Das enorme Vektorpotential von *Ae. albopictus* dürfte in Europa daher nur unter den klimatisch optimalen Bedingungen des Mittelmeerraumes und eventuell in geringem Umfang in den deutlich kontinentalen Bereichen der gemäßigten Zone von größerer Bedeutung sein. Auch Mitchell (1995) sieht für Deutschland bezüglich der Vektorkompetenz von *Ae. albopictus* ein eher moderates Risiko, während er den mediterranen Raum als Hochrisikogebiet bezeichnet.

Klimaerwärmung

Die Ausbreitung der ursprünglich tropischen Art *Ae. albopictus* innerhalb der gemäßigten Breiten war aufgrund der Anpassung an die kühlen Wintertemperaturen durch Ausbildung des Diapause-Eistadiums möglich (Hawley 1988). Für eine deutliche Verschiebung der nördlichen Ausbreitungsgrenze im hauptsächlich maritim beeinflussten West- und Mitteleuropa wäre eine Adaption an ungünstige Bedingungen während der Reproduktionsperiode nötig. Höhere Entwicklungsraten im suboptimalen und unteren optimalen Temperaturbereich würden zu einem größeren Populationszuwachs während der Hauptreproduktionsperiode führen. Verringerte Sterberaten der aquatischen Lebensstadien im suboptimalen Bereich würden die Verluste während des Beginns der Reproduktionsperiode verringern und so durch ein höheres Startkapital ebenfalls zu einem insgesamt größeren Populationszuwachs während der Hauptreproduktionsperiode führen. Zwar konnte in dieser Arbeit keine der beiden Adaptionmöglichkeiten nachgewiesen

werden, dies lag aber sehr wahrscheinlich an dem durch den Versuchsaufbau bedingten geringen Selektionsdruck (Versuch L4). Eine adaptiv verringerte Larvensterblichkeit bei kurzzeitigen Temperaturen im pessimalen Bereich konnte von Chang et al. (2007) nachgewiesen werden. Eine mögliche Anpassung an eine längere Larvenentwicklung im suboptimalen Bereich ist daher nicht auszuschließen.

Die zuvor diskutierte Einschätzung der Gefahr einer Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland bezieht sich auf die momentan in Deutschland vorherrschenden klimatischen Bedingungen. Hierfür wurden Klimadaten aus dem internationalen klimatologischen Referenzzeitraum (Clino-Periode) von 1961 bis 1990 verwendet (Müller-Westermeier et al. 1999). Wie stark sich der auch in Deutschland zu verzeichnende Temperaturanstieg des anthropogen verursachten Klimawandels (Schönwiese 2003) insgesamt auf die Etablierungswahrscheinlichkeit der ursprünglich tropischen Art auswirkt, ist nicht nur von der Stärke, sondern auch von der jahreszeitlichen Verteilung dieser Erwärmung abhängig. So wirkte sich die signifikante Zunahme der Jahresmitteltemperatur innerhalb eines Zeitraums von 1966 bis 1995 unterschiedlich stark auf die einzelnen Jahreszeiten aus, wobei zusätzlich regionale Trendunterschiede zu beobachten waren (Rapp 2002; Schönwiese 2003). Während ein Anstieg der Wintertemperaturen durch die Verringerung der Ei-Sterblichkeit eine Erweiterung der nördlichen Ausbreitungsgrenze ermöglicht (Alto und Juliano 2001), wäre dies bei zunehmenden Sommertemperaturen über schnellere Entwicklungsraten möglich. Vor allem Letzteres hätte bezüglich einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland den größten positiven Effekt. Dabei sind wiederum unter „Sommertemperaturen“ vor allem die thermalen Bedingungen während der Hauptreproduktionsperiode und nicht während des Sommerhalbjahres zu verstehen. Durch den Erwärmungstrend des Klimawandels kam es zu einer Verschiebung der Jahreszeiten, so dass das Frühjahr sowie der Sommer immer früher und der Herbst teilweise verspätet eintraten (Menzel 2006). Würde die Zunahme der Reproduktionsperiodenlänge durch die Frühjahrsverschiebung verhältnismäßig stärker ausfallen als die Zunahme der Sommerhöchsttemperaturen, so könnte dies theoretisch den positiven Effekt des Klimawandels auf eine mögliche Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland verringern. Bei länger andauernden bzw. ausgedehnten suboptimalen Frühjahrsbedingungen, wie sie ohnehin schon in maritimen Bereichen anzutreffen sind, könnte es zu einer leichten Zunahme der Sterberaten der aquatischen Lebensstadien kommen. Dies würde ein reduziertes Startkapital zu Beginn der Hauptreproduktionsperiode bedeuten, welches durch einen adäquaten Temperaturanstieg und

eine Erhöhung des Reproduktionserfolgs während der Sommermonate kompensiert werden müsste. So wurde durch eine regional unterschiedliche jahreszeitliche Verteilung der Erwärmungstrends der Süden und Südwesten Deutschlands zwischen 1966 und 1995 insgesamt kontinentaler, während im restlichen bundesdeutschen Gebiet eine Zunahme der Maritimität zu verzeichnen war (Rapp 2002). Sollte die Klimaerwärmung weiterhin diesem Trend folgen, so würde von den zuvor beschriebenen Bereichen mit den besten klimatischen Bedingungen in Deutschland vor allem die Oberrheinische Tiefebene im Hinblick auf eine mögliche Etablierung von *Ae. albopictus* positiv beeinflusst. Schon jetzt ist dieses Gebiet im Südwesten Deutschlands ein aus mitteleuropäischer Sicht klimatisch äußerst begünstigtes Gebiet (Liedtke und Marcinek 2002). Wiederum im Vergleich mit den Gebieten in Deutschland, welche die besten Bedingungen während der Reproduktionsperiode bieten, weist die Oberrheinische Tiefebene die höchste Monatsmitteltemperatur im Januar (Müller-Westermeier et al. 1999) und somit die besseren Überwinterungsbedingungen auf. Sollte in Zukunft aufgrund des Klimawandels eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland möglich sein, so ist dies am ehesten innerhalb der Oberrheinischen Tiefebene zu erwarten.

4.6 Laborversuche zur thermalen Ökologie

4.6.1 Eier

4.6.1.1 Versuch E1 – Entwicklungserfolg von Nicht-Diapause-Eiern nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Im vorliegenden Versuch E1 wurde der Einfluss verschieden langer Temperaturen auf zwei Entwicklungsphasen der Embryonalentwicklung von *Ae. albopictus* untersucht. Es wurden nur Eier aus einem Eiablagezyklus verwendet. Dadurch und vor allem durch das beschränkte Eiablagezeitfenster von 4 h je Altersgruppe war die Anzahl der verfügbaren Eier stark begrenzt. Außerdem erfolgte die Eiablage nicht gleichmäßig auf die angebotenen Stäbchen. Daher war die Anzahl der Eier und die Anzahl der Eiablagestäbchen für die verschiedenen Gruppen teilweise recht unterschiedlich. Um auf eine ausreichende Anzahl von Eiern pro Versuchsgruppe zu kommen, wurden teilweise mehrere nur gering mit Eiern besetzte Eiablagestäbchen zusammengefasst. Eine sinnvolle statistische Auswertung war daher leider nicht möglich. Trotzdem zeigt der Versuch deutlich, dass sowohl Temperatur, Kühlphasenlänge und embryonaler Entwicklungszustand bzw. Eialter einen Einfluss auf den Entwicklungserfolg der Nicht-Diapause-Eier von *Ae. albopictus* haben.

In der Literatur findet man einige Versuche zur Mortalitätsrate von Eiern von *Ae. albopictus* bei verschiedenen Temperaturen (Hawley et al. 1989; Washburn und Hartmann 1992; Hanson und Craig 1995a). Diese Versuche wurden jedoch immer mit fertig entwickelten Eiern durchgeführt. Versuche zur Mortalität während der Embryonal-Entwicklung konnten nur von anderen Stechmückenarten gefunden werden, beziehen sich aber nur auf die Trockenresistenz der untersuchten Eier (Rezende et al. 2008).

Im vorliegenden Versuch war die jüngste Eialtersgruppe von 6–10 h bei 7 °C gegenüber den älteren Eiern von *Ae. albopictus* deutlich empfindlicher. Bei 13 °C ist der Unterschied zwischen den Eialtersklassen meist nicht so deutlich, aber stets vorhanden. Gleiche Zusammenhänge finden sich in der Literatur bei anderen Insektenarten. So kam es beim Amerikanischen Reismehlkäfer (*Tribolium confusum*) bei keinen 4 h alten Eiern unter niedrigen Temperaturen zu hohen Sterbeverlusten, während ältere Eier des Käfers deutlich widerstandsfähiger waren (Howe 1967). Ebenso waren frühe Embryonalstadien von *Drosophila* deutlich empfindlicher gegenüber Abkühlung als spätere (Mazur et al. 1992).

Eine mögliche Erklärung für diesen Unterschied könnte sein, dass einige biochemische Prozesse der frühen embryonalen Entwicklungsphase einen deutlich höher liegenden unteren Entwicklungsnullpunkt aufweisen. So ist bekannt, dass verschiedene Temperaturen die unterschiedlichen Entwicklungsstufen einer Stechmückenart unterschiedlich beeinflussen können (Clements 1992). Wenn die Temperaturen für einige biochemische Prozesse zu niedrig sind, können andere so lange weiterlaufen, bis verbundene Reaktionen aus der Balance kommen (Howe 1967).

Eine weitere mögliche Erklärung könnte das Fehlen der Serosahaut in diesem frühen Entwicklungsstadium sein. So wird diese bei *Ae. aegypti* bei 24 °C erst nach ungefähr 16–24 h von der Serosa des Embryos unterhalb des Chorions gebildet (Clements 1992). Die Serosahaut ist mit einer Art Wachsschicht imprägniert, welche sehr wahrscheinlich den Wasserverlust reduziert. So verzeichneten Rezende et al. (2008) einen abrupten Erwerb der Austrocknungsresistenz von *Ae. aegypti*-Eiern aufgrund der Ausbildung der Serosahaut. Da sich die Versuchseier der eigenen Versuche komplett im feuchten Milieu befanden, ist eine Austrocknung der frühen Eiklassen aufgrund des Fehlens der Serosahaut eher unwahrscheinlich. Dass die den Embryo nach außen „versiegelnde“ Haut einen andersartigen Schutz gegen den Kälteeinfluss bewirkt, ist jedoch nicht auszuschließen.

Eine andere Erklärung für die höhere Fehlentwicklungsrate innerhalb der jüngeren Eialtersklasse könnte eine nur partielle Schädigung bei der älteren Eialtersklasse sein. Eier von Stechmücken werden erst bei der Eiablage durch Spermien befruchtet, welche innerhalb des Weibchens seit der Paarung gespeichert wurden (Clements 1992). Ausgehend von der Embryonalentwicklung von *Ae. aegypti* bei 25 °C (Clements 1992), dürfte zum Kühlphasenstart der jüngsten Eialtersklasse schon ein säulenartiges Blastoderm in den Eiern ausgebildet gewesen sein. Ebenfalls dürften die Gastrulation und komplexe Zellwanderungen von der Blastodermoberfläche ins Innere des Embryos schon begonnen haben. Eine Schädigung während dieser grundlegenden Prozesse könnte zum vollständigen Abbruch der Embryonalentwicklung führen. Hingegen ist zum späteren Entwicklungszeitpunkt der zweiten Eialtersklasse diese „Grundordnung“ schon angelegt und die einzelnen Strukturen und Organe werden ausgebildet. So wird wiederum bei *Ae. aegypti* bei 25 °C nach ca. 26 h die Haut gebildet und die Bildung der inneren Organe schreitet voran, so dass diese schon etwa 12 h vor dem Ende der Embryonalentwicklung funktionsfähig werden (Clements 1992). Es ist denkbar, dass Schädigungen wie Missbildungen bestimmter Organe nicht direkt zum Abbruch der kompletten Embryo-

nalentwicklung führen, was den höheren Anteil an nicht komplett entwickelten Eiern der jüngsten Altersklasse erklären könnte. Da aufgrund der Auswertungsmethode nur zwischen vollständig und unvollständig entwickelten Eiern unterschieden wurde, konnte ein späteres Absterben der noch nicht geschlüpften Larven aufgrund einer nachhaltigen Schädigung oder eine verminderte Schlupffähigkeit nicht erfasst werden. So könnte der tatsächliche Anteil der nicht lebensfähigen Larven auch bei der älteren Altersgruppe höher ausfallen.

So ermittelten Sota (1993) und Hawley et al. (1989) die Überlebensrate ihrer Versuchseier, indem sie diese mehrfach überfluteten oder bestimmten Schlupfstimuli aussetzten. Erst anschließend wurden die Eier gebleicht und noch ungeschlüpfte Larven als tot angesehen. Im hier vorliegenden Versuch war die Anzahl der verfügbaren Eier durch das beschränkte Eiablagezeitfenster von 4 h je Altersgruppe stark begrenzt. Da sich beim Fluten immer ein Teil der Eier vom Eiablage substrat löste, hätte diese Auswertungsmethode eine Verringerung der ohnehin schon geringen Stichprobengröße zur Folge gehabt.

In der Literatur konnte kein unterer Entwicklungsnullpunkt für die Embryonalentwicklung von *Ae. albopictus* gefunden werden. Daher wurde als Anhaltspunkt der in der Literatur gefundene untere Entwicklungsnullpunkt für die Larvenentwicklung von 11 °C (Hawley 1988) herangezogen und je eine Temperaturstufe ober- und unterhalb dieses theoretischen Nullpunktes untersucht. Bei der jüngeren Eialtersklasse zeigte sich ein deutlicher Unterschied des Entwicklungserfolges zwischen diesen beiden Temperaturen. Vor allem ist auffällig, dass bei 7 °C eine relativ kurze Kühlphase (96 h) eine 100%ige Fehlentwicklungsrate zur Folge hatte, während bei 13 °C nach einer verhältnismäßig langen Kühlphase (480 h) nur knapp ein Drittel der Eier fehlentwickelt war. Dies deutet darauf hin, dass der tatsächliche Entwicklungsnullpunkt der Embryonalentwicklung tatsächlich zwischen den beiden Versuchstemperaturen liegt. Mit 7–12 °C geben Farnesi et al. (2009) einen sehr ähnlichen Temperaturbereich an, in welchem sie aufgrund ihrer Laborversuche den Nullpunkt der Embryonalentwicklung von *Ae. aegypti* vermuten.

Für eine umfangreiche Berechnung der demographischen Verluste in statistischen Lebenstafeln reichen die in diesem Versuch gewonnenen Daten nicht aus. Hierfür wären vor allem zusätzliche Daten im Temperaturbereich unterhalb von 7 °C erforderlich. Auch

kann nicht gesagt werden, inwieweit die ermittelten Sterberaten auf Diapauseeier übertragbar sind. Die Auswirkung der ermittelten Sterberaten bzw. der Kälteempfindlichkeit der Nicht-Diapauseeier dürfte daher hauptsächlich zu Beginn der Hauptreproduktionsperiode mit dem eventuellen Auftreten der ersten eiablagebereiten Weibchen zum Tragen kommen. Sollte sich bei in der Embryonalentwicklung befindlichen Diapauseeiern eine ähnliche Kälteempfindlichkeit ausprägen wie bei Nicht-Diapauseeiern, dürfte dies auch zu erheblichen Verlusten am Ende der Reproduktionsperiode führen. Jedoch weisen Diapauseeier von *Ae. albopictus* eine höhere Widerstandskraft gegenüber kalten Temperaturen als Nicht-Diapauseeier auf. Dies wurde in Labor- wie auch in Freilandversuchen nachgewiesen (Hawley et al. 1989). Dass diese erhöhte Kältetoleranz schon während der frühen embryonalen Entwicklung ausgeprägt ist, ist unwahrscheinlich, kann aber nicht ausgeschlossen werden.

Ebenfalls blieben in diesem Versuch eventuelle Folgeschäden der temporären negativen Temperatureinflüsse während der Embryonalentwicklung hinsichtlich der späteren Lebensstadien unberücksichtigt. In mehreren Versuchen dieser Arbeit konnte eine teilweise erhebliche nachhaltige Schädigung nachgewiesen werden. Eine verringerte Fitness der heranwachsenden Larven ist ebenso denkbar wie eine verminderte Fertilität bzw. Fruchtbarkeit der späteren Imagines. So werden schon während der Embryogenese im sechsten Abdominalsegment rudimentäre Gonaden gebildet. Bei Stechmücken wurden bei 28,4 °C in 60 % der Fälle die Primordialzellen des männlichen Samenleiters während der Embryogenese zerstört (Clements 1992).

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.2 Larven

4.6.2.1 Versuch L1 - Komplette Larvenentwicklung bei konstanten Temperaturen

Entwicklungsgeschwindigkeit

Die Entwicklungsrate der Larven von *Ae. albopictus* wird wie bei allen Stechmücken von äußeren Einflüssen wie Temperatur, Nahrungsangebot, Larvendichte und Wasserchemie beeinflusst (Hien 1975c; Mori 1979; Clements 1992; Lord 1998; Teng und Apperson 2000). In diesem Versuch wurde die Entwicklungsgeschwindigkeit der kompletten Larvenentwicklung bezüglich Nahrungsangebot, Larvendichte und Wasserwechsel unter optimalen Laborbedingungen ermittelt. Die beobachteten zeitlichen Unterschiede bei den verschiedenen Versuchstemperaturen sind daher ausschließlich auf die unterschiedlichen thermalen Bedingungen zurückzuführen. Ebenso sind die jeweils ermittelten Entwicklungszeiten als die schnellstmöglichen Entwicklungszeiten unter den jeweiligen Temperaturbedingungen anzusehen. Durch Verwendung dieser Labordaten in Klimaverbreitungsmodellen, welche die Verbreitung anhand der Populationsdynamik berechnen, ist es möglich, die maximale Ausdehnung des potentiellen Verbreitungsgebietes einzugrenzen. Eine Abweichung des berechneten Verbreitungsgebietes ist eher zu einem kleineren Gebiet zu erwarten, allein schon, da unter Freilandbedingungen gegenüber Laborbedingungen von verhältnismäßig längeren Entwicklungszeiten bei gleichen Temperaturen auszugehen ist. So stehen z. B. Freilandpopulationen von *Ae. aegypti* von Natur aus unter „Nahrungsstress“ (Barrera et al. 2006).

In der Literatur finden sich einige Versuche zum Einfluss der Temperatur auf die Larvenentwicklungsgeschwindigkeit. Jedoch ist aufgrund der meist sehr unterschiedlichen Versuchsbedingungen und verschiedenen gewählten Temperaturstufen ein Vergleich mit den eigenen Ergebnissen nicht einfach. So setzten z. B. Monteiro et al. (2007) wie auch im vorliegenden Versuch eine Erstlarve mit je zehn Milliliter Aufzuchtswasser an und versorgten diese mit einer an die Fressaktivität angepassten Futtermenge. Jedoch verzichteten die Autoren auf einen Wasserwechsel, was eventuell die rund drei Tage längere Entwicklungsdauer vom Larvenschlupf bis zur Verpuppung bei einer konstanten Wassertemperatur von 25 °C erklärt. Keine Erklärung kann für die erheblichen Abweichungen zu den ermittelten Entwicklungszeiten von Briegel und Timmermann (2001) gegeben werden. Während die Autoren bei einer Temperatur von 12 °C eine

mediane Entwicklungszeit von nur 28 Tagen innerhalb der Ansätze mit geringer Larvendichte feststellen konnten, betrug der Median in den eigenen Versuchen bei etwas wärmeren 13 °C ganze 70 Tage. Selbst die Ansätze von Briegel und Timmermann (2001) mit hoher Larvendichte bei ebenfalls tieferer Temperatur wiesen mit 33 Tagen einen deutlich geringeren Median auf. Hingegen kommt es bei einer Temperatur von 27 °C zu umgekehrten Verhältnissen. Hier ermittelten Briegel und Timmermann (2001) eine mediane Entwicklungsdauer von acht Tagen bei geringer Larvendichte. In den eigenen Versuchen betrug der Median bei kühleren 25 °C lediglich 6,2 Tage.

Temperatur-Entwicklungsrate-Modelle

Die ermittelte Larven-Entwicklungsrate von *Ae. albopictus* war stark temperaturabhängig und zeigte den erwarteten Verlauf. So nimmt die Entwicklungsrate typischerweise von null oberhalb eines unteren Entwicklungsnullpunktes zu, erreicht ein Maximum bei einer optimalen Temperatur und nimmt wieder rapide bis auf null an einer oberen letalen Temperatur ab (Campbell et al. 1974; Ratte 1985).

Der berechnete untere Entwicklungsnullpunkt des linearen Modells lag mit 12,1 °C über dem des nichtlinearen Modells von 11,56 °C. Dies liegt an den vor allem im unteren Temperaturbereich auftretenden Diskrepanzen zwischen linearen und nichtlinearen Modellen (Campbell et al. 1974), wodurch es meist zu einer Überschätzung des unteren Entwicklungsnullpunktes bei den linearen Modellen kommt (Wermelinger und Seifert 1998).

Ein deutlicher Mangel des linearen Modells ist, dass das lineare Verhältnis nur für einen mittleren Temperaturbereich gilt und der untere Entwicklungsnullpunkt durch Extrapolieren der linearen Ausgleichsgerade in einem Bereich ermittelt wird, der unwahrscheinlich einen linearen Verlauf aufweist (Walgama und Zalucki 2006). So kann es schon durch die Auswahl verschiedener Temperaturstufen für die lineare Regression zu erheblichen Abweichungen kommen. Der ermittelte untere Entwicklungsnullpunkt von 12,1 °C des linearen Modells wurde durch Regression des Temperaturbereiches von 13 °C bis 31 °C berechnet. Hätte man z. B. für die Berechnung diesen Bereich um die Temperaturstufe 34 °C erweitert, so hätte sich ein unterer Entwicklungsnullpunkt von 10,4 °C ergeben. Dies dürfte die große Abweichung zu Teng und Apperson (2000) erklären, deren berechneter unterer Entwicklungsnullpunkt mit $8,81 \pm 0,46^\circ\text{C}$ deutlich unter dem in dieser Arbeit berechneten lag.

Da jedoch der untere Entwicklungsnullpunkt und die thermale Konstante negativ korreliert sind, gleichen sich Ungenauigkeiten bei der Berechnung des unteren Nullpunktes bei der Umsetzung des Konzeptes der thermalen Summe bis zu einem gewissen Maße aus (Campbell et al. 1974). So dauert aufgrund des berechneten unteren Entwicklungsnullpunktes von 12,1 °C und der thermalen Konstante von 88,5 °T die komplette Larvenentwicklung bei 20 °C theoretisch 268,8 h. Mit dem um die Temperaturstufe 34 °C erweiterten linearen Regressionsbereich läge die thermale Konstante bei 109,5 °T. Jedoch fällt durch den niedrigeren unteren Entwicklungsnullpunkt die theoretische Larvenentwicklungsdauer bei 20 °C mit 273,6 h nur unwesentlich länger aus.

Der über das nichtlineare Modell berechnete untere Entwicklungsnullpunkt von 11,56 °C erscheint etwas hoch. So errechneten Delatte et al. (2009) mit demselben Modell einen unteren Entwicklungsnullpunkt von 10,4 °C. Auch die von denselben Autoren berechnete optimale Temperatur der Larvenentwicklung von 29,74 °C lag unter der in dieser Arbeit berechneten von 31,42 °C. Neben unterschiedlichen Laborbedingungen und unterschiedlich gewählten Temperaturstufen kann vor allem die Schätzungsmethode der einzelnen Parameter der Grund für diese Abweichungen sein. Da durch die Lactin-Erweiterung des Logan-Modells ein zweiter Schnittpunkt die X-Achse schneidet, kommt es zu einer Verschiebung der ursprünglich ermittelten Temperaturwerte T_{\min} , T_{\max} und T_{opt} (Jandricic et al. 2010). Diese wurde in der vorliegenden Arbeit mit Hilfe der Statistiksoftware R durch iterative Simulation neu geschätzt. Während das dadurch geschätzte Temperaturoptimum besser zu den ermittelten Entwicklungszeiten zu passen scheint, ist der von Delatte et al. (2009) geschätzte untere Entwicklungsnullpunkt sehr sicher näher am wirklichen Nullpunkt der Larvenentwicklung von *Ae. albopictus*. Dieser ist etwas unterhalb von 10 °C zu erwarten.

Zwar konnten Delatte et al. (2009) keine Entwicklung der Erstlarven bei einer Temperatur von 10 °C feststellen, dass eine geringfügige Larvenentwicklung auf dieser Temperatur möglich ist, konnte jedoch in Versuch L2 nachgewiesen werden. Bei anderen Autoren war schon bei einer Temperatur von 11 °C eine Entwicklung der eingesetzten Erstlarven bis zum Drittlarvenstadium möglich (Washburn und Hartmann 1992). Dies verdeutlicht umso mehr den zu hoch geschätzten unteren Entwicklungsnullpunkt von 11,56 °C. Jedoch ist bekannt, dass das verwendete Lactin-Modell zu Ungenauigkeiten bei der Ermittlung des unteren Entwicklungsnullpunktes führt, weshalb Roy et al. (2002) zur Behebung dieser Ungenauigkeit eine größere Anzahl an Versuchstemperaturen unterhalb der Optimaltemperatur vorschlugen.

Der ermittelte obere Entwicklungsnullpunkt von 36,9 °C entspricht sehr wahrscheinlich ebenfalls nicht dem tatsächlichen Nullpunkt. Dass bei einer Temperatur von 37 °C eine Entwicklung möglich ist, konnte dadurch gezeigt werden, dass mehrere der eingesetzten Erstlarven sich auf dieser Temperaturstufe bis zum Zweitlarvenstadium entwickeln konnten, bevor sie verstarben. Eine komplette Entwicklung wurde daher nur aufgrund der langen Larvenentwicklungszeit verhindert.

Tag und Nachtphasen

Von vielen Stechmückenarten ist bekannt, dass der Zeitpunkt der Verpuppung an bestimmte Tagesrhythmen gebunden ist. So zeigte die Art *Aedes taeniorhynchus* je nach Wachstumsbedingungen im 16- bis 24-Stunden-Rhythmus wiederkehrende Verpuppungsphasen (Clements 1992). In diesen Versuchen konnte gezeigt werden, dass die Verpuppung von *Ae. albopictus* bei allen Temperaturen gleichmäßig über den Tag erfolgt. Dadurch ist immer ein Teil der sich an einem Tag verpuppenden Larven den durch die diurnalen Temperaturfluktuationen bedingten nächtlichen Temperaturminima (Heyer 1972) ausgesetzt. Dass eine Verpuppung selbst bei sehr ungünstigen Temperaturen von 10 °C erfolgt und dies trotz der nur geringen Kühlphase von wenigen Stunden zum vollständigen Verlust der in dieser Zeit verpuppten Larven führt, konnte in Versuch L2 dieser Arbeit gezeigt werden.

Sterberate und Schlupfmisserfolg der Imagines

Die Sterberate der Larven bei kompletter Larvenentwicklung wies den erwarteten u-förmigen Verlauf mit den typischerweise zu den Temperaturextremen hin ansteigenden Sterberaten auf (Campbell et al. 1974; Ratte 1985). Wie zuvor erwähnt, wurden die Versuche unter optimalen Labor- bzw. Aufzuchtbedingungen durchgeführt, um nicht-thermale Einflüsse auf die Entwicklungs- und Sterberaten auszuschließen. Dass dies gelungen ist, zeigen die Überlebensraten von 97–100 % im Temperaturbereich von 19–31 °C. Dies spiegelt sich auch im Vergleich mit anderen Autoren wieder, bei welchen innerhalb desselben Temperaturbereiches die Überlebensraten bei lediglich 68–91 % lagen (Teng und Apperson 2000; Monteiro et al. 2007; Delatte et al. 2009).

Durch die kleinschrittige Unterteilung des untersuchten Temperaturbereiches in 3 °C-Abschnitte konnten für das in Kapitel 4.2 erstellte Temperaturprofil von *Ae. albopictus* und für eventuelle spätere Populationsberechnungsmodelle wichtige Basisdaten gewonnen werden. Durch eine gröbere Unterteilung (Teng und Apperson

2000; Briegel und Timmermann 2001; Calado und Silva 2002; Monteiro et al. 2007; Delatte et al. 2009) wären vor allem im unteren Temperaturbereich wichtige Informationen zu den thermalen Sterberaten verloren gegangen. Diese Informationen sind, wie in Kapitel 4.3 dargestellt, zur Einschätzung der klimatischen Bedingungen an der nördlichen Ausbreitungsgrenze der Art von großer Bedeutung.

In diesem Versuch konnte gezeigt werden, dass es trotz optimaler Temperaturen während der Puppenentwicklung aufgrund ungünstiger Temperaturbedingungen während der vorangegangenen Larvenentwicklung zu einer merklichen nachhaltigen Schädigung mit Auswirkungen bis zum Imaginalschlupf kommt. Diese nachhaltige Schädigung ist sicherlich nicht alleine auf die suboptimalen Temperaturen während der Larvenentwicklung zurückzuführen. Die Ergebnisse aus Versuch L2 dieser Arbeit zeigen, dass schon allein ungünstige Temperaturen während der Verpuppung ausreichen, um den späteren Schlupferfolg zu verringern. So schlüpften in Versuch L2 aus rund 60 % der Larven, welche sich bei 13 °C verpuppen mussten, später populationsfähige Imagines. Im vorliegenden Versuch war der Anteil erfolgreich geschlüpfter Imagines mit nur 6,9 % deutlich geringer. Ein großer Teil dieses Schlupfmisserfolges ist daher auf eine nachhaltige Schädigung während der Larvenentwicklung zurückzuführen. Eine Verpuppung bei 16 °C hatte in Versuch P1 keinen erhöhten Schlupfmisserfolg bewirkt. Ebenfalls befanden sich durch den sehr kurzen Kontrollzyklus im vorliegenden Versuch die frischen Puppen maximal für 6 h auf der jeweiligen Versuchstemperatur. Der Schlupfmisserfolg von 6,9 % bei einer Temperatur von 16 °C ist daher sogar ganz auf eine nachhaltige larvale Schädigung zurückzuführen.

Ähnliche Ergebnisse mit einer nachhaltigen larvalen Schädigung, welche sich trotz optimaler Puppenwachstumsbedingungen bis zum Imaginalschlupf auswirkt, sind aus der Literatur nicht bekannt. Die meisten Autoren ermittelten die Mortalitätsrate entweder am Ende der Larvenentwicklung (Calado und Silva 2002; Monteiro et al. 2007) oder am Ende der Puppenentwicklung bei aber insgesamt gleichbleibender Wassertemperatur (Teng und Apperson 2000; Delatte et al. 2009). Auf der Grundlage solcher Daten kann es vor allem im Frühjahr zu fehlerhaften Populationsberechnungen kommen. Der erste Schlupf von *Ae. albopictus*-Larven erfolgt bei Temperaturen knapp oberhalb des Entwicklungsnullpunktes bei etwa 10-11 °C (Toma et al. 2003). Eine nachhaltige Schädigung konnte in diesem Versuch bis zu einer Larvenaufzuchttemperatur von 16 °C nachgewiesen werden. Durch die allmählich ansteigenden Frühjahrstemperaturen kann zu

Beginn der Puppenentwicklung dieser suboptimale Temperaturbereich von 10-16 °C schon durchlaufen sein. In diesem Falle würden Populationsberechnungen lediglich auf der Basis der Larvenmortalität eine nachhaltige Schädigung nicht berücksichtigen, da die Puppenmortalität mit neuen Versuchsansätzen in einem Temperaturbereich oberhalb von 16 °C ermittelt werden müsste. In Versuch P2 dieser Arbeit konnten jedoch schon bei 16 °C nur sehr geringfügig und bei 19 °C keine auffällig erhöhten Sterberaten während der kompletten Puppenentwicklung festgestellt werden.

Auch konnte in diesem Versuch gezeigt werden, dass scheinbar die nachhaltige Schädigung mit längeren Larvenentwicklungszeiten zunimmt. Dies ist einleuchtend, da bei schädlichen Einflüssen der Grad der Schädigung mit längerer Wirkungsdauer ebenfalls zunimmt (Versuch L3). Dieser Effekt könnte aber durch eine allgemein geringere Fitness von Larven mit niedrigeren Entwicklungsraten verstärkt werden. Individuen mit schnellerem Wachstum bei kühleren Temperaturen sind physiologisch besser an diese kühlen Temperaturen angepasst, was sich auch in einem geringeren Ausmaß der nachhaltigen Schädigung äußern könnte.

Geschlechtsspezifische Unterschiede

Wie bei den meisten Stechmückenarten dauert auch bei *Ae. albopictus* die Larvenentwicklung der Weibchen länger als bei den Männchen (Hawley 1988; Clements 1992; Teng und Apperson 2000). In diesem Versuch konnte außerdem gezeigt werden, dass die Unterschiede der Larvenentwicklungszeit der beiden Geschlechter temperaturabhängig sind und mit kühleren Temperaturen zunehmen. Da, wie zuvor erwähnt, die nachhaltige Schädigung mit der Larvenentwicklungsdauer ebenfalls zunimmt, könnte man von einer größeren Schädigung der Weibchen bei Entwicklungsphasen innerhalb des ungünstigen kühleren Temperaturbereiches ausgehen. Betrachtet man das Geschlechterverhältnis aller geschlechtlich differenzierbaren Imagines, ist dies jedoch nicht der Fall. So lag der Anteil der Weibchen bei den einzelnen Versuchstemperaturen zwischen 40 % und 48,8 %, was sich nahezu mit der Spannbreite des von anderen Autoren ermittelten Weibchenanteils (41,0 % bis 47,5 %) deckt (Delatte et al. 2009). Ebenfalls konnten zwischen den Temperaturstufen keine auffälligen Unterschiede bezüglich des Geschlechterverhältnisses festgestellt werden. Auch Briegel und Timmermann (2001) konnten keine Abhängigkeit des Geschlechterverhältnisses von der Wassertemperatur nachweisen.

Der vor allem bei den tiefen Temperaturen auftretende sehr große Unterschied der mittleren Verpuppungszeiten zwischen Männchen und Weibchen könnte sich unter Freilandbedingungen negativ auf das Reproduktionsgeschehen auswirken. So betrug der Unterschied der Verpuppungszeit zwischen den beiden Geschlechtern bei einer Temperatur von 13 °C mehr als elf Tage. Innerhalb dieses Zeitraumes verstarben in Versuch I5 und I6 in etwa 50 % der Männchen, wobei die Lebenserwartung von Stechmücken im Labor höher als unter Freilandbedingungen ist (Jahangir et al. 2003). Dies bedeutet, dass im Freiland bei längerer Larvenentwicklung im unteren Temperaturbereich zum Zeitpunkt der Hauptschlupfzeit der Weibchen vermutlich schon mehr als 50 % der Männchen verstorben sind. Es ist bekannt, dass im Allgemeinen in Populationen ein Abweichen des Geschlechterverhältnisses von 1:1 zu Schwankungen in der Geburtenrate führen kann, da es für die Tiere schwieriger wird, geeignete Geschlechtspartner zu finden (Hanski und Gilpin 1996). Da ein Männchen von *Ae. albopictus* mehrere Weibchen befruchten kann (Hawley 1988), sollte in großen Populationen mit hohen Individuendichten auch aufgrund des allgemein etwas höheren Anteils an Männchen eine nahezu vollständige Befruchtungsrate der Weibchen gewährleistet sein. Bei kleinen Populationen ist jedoch nicht auszuschließen, dass es durch die im suboptimalen und unteren optimalen Temperaturbereich weit auseinanderliegenden Verpuppungs- bzw. Hauptschlupfphasen der Imagines von Männchen und Weibchen zu einer Verstärkung des sogenannten Allee-Effektes kommt. Dieser bewirkt bei geringen Populationsdichten eine Reduzierung der Pro-Kopf-Wachstumsraten (Hanski und Gilpin 1996).

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.2.2 Versuch L2 – Minimum-Verpuppungstemperatur und Verpuppungserfolg bei konstanten Temperaturen

Den unteren Entwicklungsnullpunkt bei einer bestimmten Temperatur experimentell zu bestimmen, ist unmöglich. Nahe an dieser Grenze hat ein extrem langsames Wachstum gegen unendlich gehende Entwicklungszeiten zur Folge. Dadurch kommt es zum Absterben der Versuchstiere, bevor eine sichtbare morphologische Änderung (z. B. Häutung, Verpuppung) eintreten würde (Howe 1967; Andrewartha 1970; Ratte 1985).

Im vorliegenden Versuch stammten die Versuchstiere aus einem Larvenpool mit kontinuierlicher Altersverteilung. Ein gewisser Teil der Larven befand sich daher automa-

tisch dicht vor dem Eintritt der Verpuppung. So schafften es bei 10 °C noch 16 % der Viertlarven, diesen entwicklungsphysiologisch kurzen Zeitraum zu überdauern und sich erfolgreich zu verpuppen. Dadurch konnte in diesem Versuch durch direkte Beobachtung nachgewiesen werden, dass bei dieser Temperatur ein Larvenwachstum bzw. eine Verpuppung von *Ae. albopictus*-Larven möglich ist.

Da bei 11 °C die Larvenentwicklung scheinbar stoppte, schlossen andere Autoren auf einen theoretischen Entwicklungsnullpunkt oberhalb von 10 °C (Hawley 1988). In Versuch L1 dieser Arbeit sowie auch bei Delatte et al. (2009) starben bei einer Temperatur von 10 °C alle Larven noch im ersten Larvenstadium ohne erkennbares Wachstum. Andere Autoren geben sogar einen theoretischen Larvenentwicklungsnullpunkt leicht unterhalb von 10 °C an, ermittelten diesen jedoch durch lineare Extrapolation (Teng und Apperson 2000).

Inwieweit eine Minimum-Larvenentwicklungstemperatur auch einer Minimum-Verpuppungstemperatur gleichzusetzen ist, bleibt offen. Verschiedene Temperaturen können die unterschiedlichen Entwicklungsstufen einer Stechmückenart unterschiedlich stark beeinflussen (Clements 1992). Daher ist nicht auszuschließen, dass die biochemischen Prozesse einer initiierten Metamorphose anderen thermalen Grenzwerten unterliegen, als denen der eigentlichen Larvenentwicklung. Holometabole Insekten müssen eine bestimmte Masse (Ratte 1985) bzw. Mindestgröße des letzten Larvenstadiums (Howe 1967) erreichen, damit die Metamorphose bzw. Verpuppung initiiert wird. So könnten sich theoretisch bei 10 °C nur Larven verpuppt haben, welche zu Beginn der Kühlphase diese kritische Masse schon erreicht hatten. Falls der untere Entwicklungsnullpunkt für das Larvenwachstum ein anderer wäre und tatsächlich über 10 °C liegen würde, könnten die restlichen Larven die Mindestgröße nicht erreichen.

Andererseits könnte ebenfalls eine mangelnde Nahrungsaufnahme aufgrund höherer Immobilität bei 10 °C das Erreichen der Mindestgröße verhindert haben. Viele Larven lagen fast regungslos am Boden und zeigten keinerlei Fressaktivität. Eine geringfügige Nahrungsaufnahme durch Einstrudeln von Schwebstoffen aus dem Wasserkörper (Clements 1992) kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, zumal das absinkende Futter einen Futterteppich um die am Boden liegenden Larven gebildet hatte. Falls keinerlei Nahrungsaufnahme erfolgte, wäre selbst bei einem möglichen Larvenwachstum bei 10 °C eine Weiterentwicklung durch die noch kurz vor der Kühlphase aufgenommene Nahrungsmenge limitiert.

Bei 7 °C konnte keine erfolgreiche Verpuppung festgestellt werden. Dass die letzte verstorbene Larve auch nach 138 h bei dieser Temperatur keine Metamorphose eingeleitet hatte, spricht für einen Entwicklungsnullpunkt oberhalb von 7 °C. Die theoretische Minimum-Verpuppungstemperatur dürfte daher zwischen 7 °C und 10 °C liegen, wobei sie nicht weit unterhalb von 10 °C zu vermuten ist. Dafür spricht die schon sehr langsame Entwicklungsgeschwindigkeit und das verspätete Auftreten der ersten Puppe bei 10 °C nach erst 24 h. Bei der nächsthöheren Temperatur von 13 °C wie auch bei allen anderen Temperaturen konnten erste Puppen schon bei der ersten Kontrolle nach 6 h festgestellt werden.

Der obere Entwicklungs- bzw. Verpuppungsnullpunkt muss oberhalb von 37 °C liegen. So konnten sich 98 % der Viertlarven auf dieser Temperaturstufe erfolgreich verpuppen. Dass eine Larvenentwicklung bei dieser Temperatur möglich ist, konnte schon in Versuch L1 gezeigt werden. Zwar erreichte keine der in Versuch L1 eingesetzten Erstlarven das Puppenstadium, ein Teil der Larven überlebte jedoch bis zum Zweitlarvenstadium.

Während in einem Temperaturbereich von 13–37 °C mit 0–4 % keine auffällig erhöhten Mortalitätsraten festgestellt werden konnten, überlebte bei 7 °C keine der Larven länger als 138 h. Berücksichtigt man die in Kapitel 2.2.4 erwähnte Diskrepanz beim Bestimmen toter Larven im unteren Temperaturbereich, so passt dieses Ergebnis zu den Ergebnissen aus Versuch L3 dieser Arbeit. Hier überlebte keine der Viertlarven eine temporäre Kühlphase von 120 h bei 7 °C.

Bei einer Temperatur von 10 °C, sehr wahrscheinlich knapp oberhalb des Entwicklungsnullpunktes, überlebten nur 16 % der eingesetzten Larven lange genug, um den Beginn der Puppenphase zu erreichen. Neben einem direkten letalen Einfluss der Temperatur könnte auch die oben erwähnte mangelnde Futteraufnahme infolge der Immobilisierung indirekt die Sterberate beeinflusst haben.

Wie mehrfach in dieser Arbeit gezeigt, nimmt die Streuung der ermittelten Einzelwerte mit zunehmender Entwicklungsrate ab. Dies ist gut an den jeweiligen Standardabweichungen zu erkennen, welche als Maß für die biologische Variabilität einer Population angesehen werden können (Koschack 2008). Je langsamer eine Entwicklung abläuft bzw. je länger die Dauer des Entwicklungsprozesses ist, desto deutlicher fallen die Unterschiede der biologischen Variabilität einer Population auf. So kann auch der Abstand der ersten bis zur letzten Verpuppung in diesem Versuch als Maß für die Qualität einer Temperatur angesehen werden. Dieser Zeitabstand war mit 30 h bei 31 °C deutlich am

geringsten. Dies passt ebenfalls zu den Ergebnissen aus Versuch L1, wo eine optimale Larvenentwicklungstemperatur von 31,42 °C ermittelt wurde. Zusätzlich konnte ebenfalls in Versuch L1 die kürzeste Spannbreite der kompletten Larvenentwicklung bei der Temperaturstufe von 31 °C festgestellt werden.

Die in diesem Versuch bei den verschiedenen Temperaturen verpuppten Individuen wurden weiter unter Standardbedingungen gehältert. Dadurch konnte gezeigt werden, dass es bei Temperaturen kurz ober- bzw. unterhalb des unteren- bzw. oberen Entwicklungsnullpunktes selbst bei kurzer Viertlarvenentwicklung und anschließender Verpuppung zu einer nachhaltigen Schädigung der Puppen kommt. Diese nachhaltige Schädigung bewirkt trotz optimaler Temperaturen während der kompletten anschließenden Puppenentwicklung einen verringerten Anteil erfolgreich geschlüpfter Imagines. Auch Nymphen von *Oncopeltus fasciatus*, welche bei ungünstigen Temperaturen geschlüpft waren, schafften es trotz späterer optimaler Bedingungen nicht, sich bis zu Imagines weiterzuentwickeln (Howe 1967).

Dass die Intensität dieser nachhaltigen Schädigung mit abnehmenden Temperaturen zunimmt, zeigt sich durch zweierlei.

Zum einen sinkt der Anteil erfolgreich geschlüpfter und populationsfähiger Imagines im oberen und unteren thermalen Grenzbereich bis zu den Entwicklungsnullpunkten rapide ab. Während nach einer Viertlarvenentwicklung bei 16 °C noch aus 99 % der Puppen populationsfähige Imagines schlüpfen, sinkt dieser Anteil bei 13 °C schon auf 59,8 % ab. Nach einem vorangegangenen Temperatureinfluss von 10 °C schaffte es keine der Puppen, sich trotz optimaler 25 °C bis zur Imagines zu entwickeln. Gleiches Bild zeigt sich im oberen Temperaturbereich. Hier nahm der Imagines-Schlupferfolg nach einer Verpuppungstemperatur von 31°C, 34 °C und 37 °C mit 100 %, 75 % und letztendlich nur 10,2 % bei der wärmsten Temperatur deutlich ab.

Zum anderen verstarben nach einer vorangegangenen Verpuppungstemperatur von 10 °C alle Puppen trotz optimaler Temperatur von 25 °C schon in einem frühen Puppenstadium (P+). Dies deutet auf eine starke Schädigung während der Viertlarvenentwicklung bzw. Verpuppung hin. Hingegen verstarben bei einer Temperatur von 13 °C während der Viertlarvenentwicklung bzw. Verpuppung 14,3 % der Puppen erst in einem Entwicklungsstadium, welches einem eindeutig fertig entwickelten adulten Individuum zuzuordnen ist. Der Tod trat erst während des Schlüpfens oder kurz danach ein. Im oberen Temperaturbereich ist dieser Effekt nicht so deutlich zu bemerken. Trotzdem hatten

alle Puppenfehlentwicklungen bei 37 °C die Merkmalsausprägung „P+“, während bei 34 °C wenige Individuen erst beim Schlüpfen oder kurz danach verstarben.

Die festgestellte nachhaltige Schädigung kann entweder die Folge einer direkten morphologischen Beeinträchtigung oder eines starken Energiereserveverlustes während der thermal ungünstigen Bedingungen bei der Viertlarvenentwicklung bzw. Verpuppung sein. Für Letzteres könnte bei einer Vortemperatur von 13 °C der hohe Anteil der zunächst erfolgreich geschlüpften Imagines sprechen, welche aber nahezu regungslos auf der Wasseroberfläche verharrten und letztendlich verstarben. Andererseits kam es auch bei sehr früh verpuppten Viertlarven zu einem nicht unerheblichen Anteil zu Puppenfehlentwicklungen. Dass während dieser kurzen Kühlphasenlängen ein fast komplettes Aufbrauchen der Energiereserven erfolgte, ist eher unwahrscheinlich. Vor allem im oberen Temperaturbereich ist von einer direkten Schädigung aufgrund der hohen Stoffwechselraten und Sauerstoffunterversorgung (Ratte 1985) auszugehen. Eine detailliertere Diskussion der möglichen nachhaltigen Schädigung durch thermal ungünstige Larvenentwicklungsbedingungen erfolgt in der Diskussion zu Versuch L3 (s. Kapitel 4.2.2.3).

Eine weitere offene Frage ist, in welchem Maße die nachhaltige Schädigung eine Folge der Schädigung während der Viertlarvenentwicklung oder der Verpuppung ist. Dass ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung einen nachhaltigen negativen Effekt auf die spätere Puppenentwicklung haben, konnte auch in Versuch L3 gezeigt werden. Würde im vorliegenden Versuch die komplette Schädigung oder zumindest der größte Teil der Schädigung während der Viertlarvenentwicklung erfolgen, so wäre eine Zunahme der späteren Puppenfehlentwicklung mit längerer Viertlarvenentwicklung zu erwarten. Auch wenn die Aussagekraft aufgrund der recht geringen Stichprobengröße der Puppenschlupfauswertung etwas leidet, scheint dies nur bedingt bei einer Temperatur von 13 °C und 37 °C der Fall zu sein.

Jedoch konnte bei allen Temperaturen ein deutlicher Anteil an fehlentwickelten Puppen im ersten Kontrollviertel und damit in der kürzesten Temperaturphase während der Viertlarvenentwicklung festgestellt werden. Dies deutet auf eine erhebliche Schädigung während der Verpuppung hin. Dass eine so deutliche Schädigung während der entwicklungsphysiologisch kurzen Verpuppung erfolgt, dürfte an den bei Insekten hohen Stoffwechselraten der energetisch sehr aufwändigen Umwandlungsprozesse von einem zum nächsten Stadium liegen (Gewecke 1995). Scheinbar verfügt *Ae. albopictus* über keine Schutzmechanismen, welche selbst bei einer sehr ungünstigen Temperatur von 10 °C

den Beginn dieser empfindlichen Verpuppungsprozesse verhindern. In klimatischen Bereichen, in welchen es mit dem Auftreten der ersten Puppen im Frühjahr zu vorübergehenden Kälterückfällen kommen kann, ist mit zusätzlichen Verlusten innerhalb der heranwachsenden ersten Generation des Jahres zu rechnen. Dabei dürften auch die kurzen nächtlichen Kältephasen (Heyer 1972) zu einer Erhöhung der Sterberaten führen. Dass die Verpuppung von *Ae. albopictus* ohne diurnale Rhythmik gleichmäßig über den Tag verteilt erfolgt, konnte in Versuch L1 gezeigt werden.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.2.3 Versuch L3 – Sterbe- und Entwicklungsraten verschiedener Larvenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Sterberaten

Da der genaue Sterbezeitpunkt von Versuchstieren im letalen Temperaturbereich meist nicht direkt zu beobachten ist (Andrewartha 1970), muss der schädliche Einfluss letaler Temperaturen indirekt mittels Dosis-Wirkungs-Experimenten berechnet werden (Andrewartha und Birch 1954). In Versuch L3 wurden detaillierte Daten über die verschiedenen Sterberaten aller vier Larvenstadien bei verschiedenen Kühlphasen ermittelt. Ein Vergleich der ermittelten Sterberaten mit Daten aus der Literatur ist aufgrund oft abweichender verwendeter Temperaturstufen nur ungefähr möglich. Daher werden nur deutliche Abweichungen auffällig. Jedoch lagen die Sterberaten aus der Literatur meist im Bereich der eigenen Versuchsdaten.

So errechneten Chang et al. (2007) bei 2,5 °C für Erstlarven einen LT₅₀-Wert von 31,03 h. In Versuch L3 der vorliegenden Arbeit lag dieser Wert bei der tieferen Temperatur von 1 °C mit 27,8 h erwartungsgemäß etwas niedriger. Auch ein LT₅₀-Wert für Erstlarven von 64,24 h bei 5,0 °C der obengenannten Autoren ist mit den 56,5 h bei 4 °C in dieser Arbeit vergleichbar. Größere Abweichungen zu Chang et al. (2007) finden sich jedoch bei einer Temperaturstufe von 10 °C. Hier ist gegenüber den hier durchgeführten Versuchen mit einem LT₅₀-Wert von 526 h nur gut die Hälfte der Zeit nötig, um 50 % der Erstlarven abzutöten. Der LT₅₀-Wert betrug in Versuch L3 1026 h. Auch bei den Viertlarven zeigen sich größere Abweichungen zu Chang et al. (2007). So überlebte rein rechnerisch bei einer Temperatur von 1 °C die Hälfte der Viertlarven in

den eigenen Versuchen eine Kühlphase von 17,6 h. Hingegen lag der entsprechende LT50-Wert bei Chang et al. (2007) mit 8,83 h gut um die Hälfte niedriger, obwohl die Temperatur mit 2,5 °C insgesamt „milder“ war. Bei 5 °C in der Literatur gegenüber 4 °C in den hier durchgeführten Versuchen betrug der Unterschied schon das Dreifache und bei 10 °C war der LT50-Wert in Versuch L3 schon um das Vierfache gegenüber dem Literaturwert höher.

Die Berechnungsmethode kann als mögliche Ursache für diese Abweichung ausgeschlossen werden. So sind zwar die mittels Probit-Analyse ermittelten LT50-Werte meist kleiner als bei einer Berechnung nach einer Arcsin-Quadratwurzeltransformation (Ray et al. 1996), für beide Versuche wurde jedoch letztere Methode angewandt. Auch die Temperatur nach der Kältephase war in beiden Versuchen mit 25 °C gleich. Jedoch wurden im vorliegenden Versuch Larven, welche das Puppenstadium erreichten, als Überlebende gewertet. Bei Chang et al. (2007) ist nicht ersichtlich, welches Kriterium für eine solche Wertung definiert wurde. Sollte dies eine erfolgreich geschlüpfte Imago sein, so könnten bei Chang et al. (2007) erst verspätet während der Puppenphase verstorbene Larven den Unterschied zu den eigenen Ergebnissen erklären. Allerdings würde sich dadurch im Umkehrschluss eine Diskrepanz bei den Erstlarven ergeben, welche, wie vorher beschrieben, in beiden Versuchen vergleichbar sind.

Für die Versuche im oberen Temperaturbereich verwendeten Smith et al. (1988) einen Tropenstamm. Der ermittelte LT50-Wert bei 37 °C deutet auf eine deutlich höhere Sterblichkeit des hier verwendeten Laborstammes im oberen Temperaturbereich hin. Hier waren nach nur 36 h schon etwas mehr als die Hälfte der verwendeten Erstlarven verstorben. Hingegen konnten Smith et al. (1988) bei ihren Versuchen erst nach mehr als 180 h eine 100%ige Sterberate bei ihren Erstlarven bei einer Temperatur von 40,6 °C und sogar 43,3 °C feststellen. Auch wirken die gewonnenen Daten des eigenen Versuches bei 37 °C allgemein auffällig und sind möglicherweise stark fehlerbehaftet. Bei der hohen Wassertemperatur könnten sich durch den beschleunigten mikrobiologischen Abbau des eiweißreichen Fischfutters verstärkt schädliche Inhaltsstoffe in den verhältnismäßig kleinen Versuchsdosen angereichert haben. Ein täglicher Wechsel von 20 % des Wassers war eventuell bei dieser Temperaturstufe nicht ausreichend. Zusätzlich könnte die geringe Größe der Schlupfdosen zu einer Erhöhung der Sterberate geführt haben. Es ist bekannt, dass die Larvendichte Einfluss auf die Entwicklungsrate und die Sterberate nimmt (Hien 1975c). Die Größe der Schlupfdosen ist im Tempera-

turbereich unterhalb des Entwicklungsnullpunktes zwar sicherlich ausreichend, bei 37 °C ist ein zusätzlicher negativer Effekt aber nicht auszuschließen.

Der gleiche Effekt könnte bei 13 °C vermutet werden. Hier scheint bei den Erstlarven der LT_{50} -Wert etwas niedrig. Dieser unterscheidet sich nur leicht von der mittleren Lebensdauer der Erstlarven bei 10 °C. Jedoch konnte nach kompletter Larvenentwicklung von 1658 h bei 13 °C in Versuch L1 eine durchschnittliche Sterberate von 66 % gefunden werden. Im vorliegenden Versuch L3 wurde eine durchschnittliche Sterberate von 50 % für eine Kühlzeit von 1026 h bei gleicher Temperatur berechnet. Diese Werte scheinen stimmig zu sein. Der geringe Unterschied der Sterberate der Erstlarven zwischen den Temperaturstufen 10 °C und 13 °C dürfte daher auf den 10 °C-Wert zurückzuführen sein. Dieser war schon zuvor im Vergleich mit anderen Autoren auffällig. Messungenauigkeiten können aufgrund schwankender Temperaturen bzw. ungenauer Temperatureinstellungen erfolgen. Zumindest Temperaturschwankungen können in diesem Falle aber aufgrund der permanenten Temperaturkontrolle mittels eines Min./Max.-Thermometers ausgeschlossen werden. Dass im Allgemeinen bei Versuchen mit unterschiedlichen Temperaturen die Genauigkeit der eingestellten Temperaturstufen von der Messgenauigkeit der verwendeten Thermostate abhängt, ist selbstverständlich. Falls die ungeklärten abweichenden Sterberaten bei 10 °C jedoch auf Temperaturunterschiede von wenigen zehntel Grad beruhen, würden sie eines verdeutlichen: Im Übergang der Temperatur von 7°C auf 10 °C nimmt die Empfindlichkeit der Larven stark ab. Dies ist auch schon an den mittleren LT_{50} -Werten und den mittleren Steigungen der Temperatur-Sterberate-Regression der einzelnen Temperaturen zu erkennen. Die Zunahme der thermalen Schädigung in diesem Bereich scheint so stark, dass schon allein durch eine eventuelle Messungenauigkeit des Thermometers deutlich abweichende Messwerte gewonnen werden könnten.

Larvenstadien

Frühe Larvenstadien von *Ae. albopictus* waren deutlich unempfindlicher gegenüber kurzzeitig pessimalen Temperatureinflüssen als ältere. Auch andere Autoren fanden eine höhere Widerstandskraft von Erst- gegenüber Viertlarven bei verschiedenen Temperatureinflüssen (Smith et al. 1988; Chang et al. 2007). Im vorliegenden Versuch konnte bei allen vier Larvenstadien und bei fast allen Temperaturen ein stark linearer Zusammenhang von Empfindlichkeit und Larvenalter festgestellt werden. Dass bei den Temperaturstufen 10 °C und 37 °C die Mindestkriterien für einen stark linearen Zu-

sammenhang nicht erfüllt werden, liegt an zweierlei. Zum einen sind die schon zuvor erwähnten Probleme bei 37 °C zu nennen. Des Weiteren fällt durch die Art der Auswertung die Sterberate der Viertlarven im Verhältnis zu den anderen Larvenstadien geringer aus. Als „nicht letal durch die Temperatur beeinflusst“ wurden Larven gewertet, welche sich erfolgreich verpuppten. Eine nachhaltige Schädigung, welche erst bei den energetisch sehr aufwändigen Umwandlungsprozessen von einem zum nächsten aquatischen Stadium (Gewecke 1995) zum Tragen kommt, erfolgt bei den Viertlarven teilweise erst während des Puppenstadiums. Auf diesen Umstand ist auch der bei fast allen Temperaturen geringere LT50-Wert der Drittlarven gegenüber den Viertlarven zurückzuführen.

Zeitlich unterbrochene Kälteeinflüsse

Das sogenannte Gradtage-Modell beruht auf dem Konzept der „thermalen Summe“, nach welchem sich die für eine Entwicklung nötigen effektiven Temperaturen über einem theoretischen Entwicklungsnullpunkt aufsummieren lassen (Ratte 1985). In diesem Versuch sollte überprüft werden, ob sich im umgekehrten Sinne der schädliche Einfluss ungünstiger Temperaturen aus verschiedenen Kühlphasen ebenfalls aufsummieren lässt. Dies war eindeutig nicht der Fall. So ist z. B. bei einer täglichen Kühlphase von 12 h ungefähr die doppelte Gesamtkühlzeit im Vergleich zu einer durchgehenden Kühlphase nötig, um die Hälfte der Larven letal zu schädigen. Bei einer täglichen Kühlphase von nur 6 h ist sogar rund die sechsfache Gesamtkühlzeit für eine ähnlich starke Schädigung nötig.

Bei Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes laufen manche biochemischen Prozesse stark verlangsamt ab oder stoppen vollständig. Dadurch kommen verbundene Reaktionen aus dem Gleichgewicht und dies führt letztendlich zur Schädigung des Organismus durch Anhäufung von schädlichen Stoffwechselzwischenprodukten (Howe 1967; Ratte 1985). Anscheinend werden in den Zwischenkühlphasen mit Temperaturen oberhalb des Entwicklungsnullpunktes diese angehäuften Stoffwechselprodukte wieder abgebaut, bevor sie größere Schäden verursachen können. So werden bei Insekten auch die während anoxischer Bedingungen angehäuften Stoffwechselprodukte nach Wiedereintritt in normoxische Bedingungen zurückoxidiert (Gewecke 1995). Je länger die Zwischenkühlphase ist, umso besser kann die durch das Ungleichgewicht der biochemischen Prozesse hervorgerufene Unordnung wieder beseitigt werden. Dabei dürfte jedoch auch die Temperatur während der Zwischenkühlphase eine entscheidende Rolle spielen. Diese betrug in diesem Versuch 25 °C. Es ist zu erwarten, dass der Ab-

schwächungseffekt des negativen Einflusses ungünstiger Temperaturen bei niedrigeren Temperaturen während der Zwischenkühlphase geringer ausfällt.

Entwicklungszeiten

Anhand der im Labor ermittelten Entwicklungsgeschwindigkeiten bei verschiedenen Temperaturen lässt sich das Auftreten von Schädlingen oder Vektoren im Freiland berechnen (Ratte 1985). In diesem Versuch konnte nachgewiesen werden, dass kurzzeitige ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung zu einer nachträglichen Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit führen. Ein entwicklungsverzögernder Effekt aufgrund kurzzeitig kühler Temperaturen konnte ebenfalls bei Larven der Blauen Schmeißfliege (*Calliphora vicina*) gefunden werden (Ames und Turner 2003). Die ermittelten Entwicklungsverzögerungen innerhalb der eigenen Versuche waren teilweise erheblich und könnten bei Klimamodellberechnungen zu Falschberechnungen führen. So führte z. B. eine 12-stündige Kühlphase von 1 °C zu einer Verlängerung der durchschnittlichen Entwicklungszeit von 12 h bei Erstlarven und sogar 41 h bei Zweitlarven. Es konnte gezeigt werden, dass mit sinkenden Temperaturen der Effekt der Entwicklungsverzögerungen zunimmt. Dies war ebenfalls bei den zuvor erwähnten Larven von *Calliphora vicina* der Fall (Ames und Turner 2003). Die eigenen Daten zeigten zusätzlich noch einen meist stark linearen Zusammenhang von Kühlphasenlänge und Entwicklungszeitverlängerung. Dadurch ist es leicht möglich, die gefundenen Zusammenhänge in mathematische Populationsentwicklungs-Berechnungsmodelle einfließen zu lassen.

Die Ursachen für die verlängerten Entwicklungszeiten können unterschiedlich sein. Es ist denkbar, dass es bei Larven mit höherer Metabolismusrate zu einem schnelleren Anhäufen von Stoffwechselzwischenprodukten unterhalb des Entwicklungsnullpunktes kommt. Dies würde eine größere Schädigung und ein Absterben der „schnelleren“ Larven und letztendlich eine Erhöhung des Mittelwertes zur Folge haben. Eine durch die Kühlphase hervorgerufene Kältestarre wäre ebenfalls denkbar. So ist bekannt, dass bei Insekten nach vorangegangenem Kälteeinfluss die spätere Weiterentwicklung bei optimaler Temperatur zeitverzögert erfolgen kann (Howe 1967). Dass der die Entwicklungsgeschwindigkeit verzögernde Effekt mit abnehmenden Temperaturen zunimmt, könnte jedoch auf eine nachhaltige Schädigung der Larven hindeuten. Durch diese Schädigung laufen die späteren entwicklungsphysiologischen Prozesse möglicherweise unbalanciert und verlangsamt ab. Dass etwa 10 % der Larven erst längere Zeit nach dem

Ende der Kühlphase verstarben, könnte ein Hinweis dafür sein. Als Extrembeispiel wurden gelegentlich sehr vitale Larven beobachtet, welche nach der Kühlphase auf derselben Entwicklungsstufe verharrten, aber erst nach mehreren Tagen verstarben.

Nach temporären Kühlphasen bei 10 °C war der Effekt auf die Entwicklungszeiten recht gering. Die mittlere Steigung aller Larvenstadien war nahezu null. Eine flache Steigung der Ausgleichsgeraden bei Dosis-Wirkungs-Experimenten kann ein Hinweis für ein vorhandenes Wachstum bei einer bestimmten Temperatur sein (Andrewartha und Birch 1954). Dass eine geringe Larvenentwicklung bei 10 °C möglich und der untere Entwicklungsnullpunkt nicht unweit dieser Temperaturstufe zu finden ist, konnte schon in Versuch L2 dieser Arbeit gezeigt werden.

Puppenentwicklung und Imaginalschlupf

In diesem Versuch wurden die Larven, welche die temporären Kühlphasen bei verschiedenen ungünstigen Temperaturen überlebt hatten, bis zum Imaginalschlupf unter Standardbedingungen gehältert. Dadurch konnte eine teilweise sehr deutliche, nachhaltige Schädigung bei der Puppenentwicklung und beim Imaginalschlupf nachgewiesen werden.

Dies verdeutlicht, dass die in Temperatur-Mortalitäts-Versuchen ermittelten Sterberaten je nach Auswertungsmethode zu gering ausfallen können. Wird das Erreichen des Puppenstadiums als Überlebenskriterium herangezogen, ist dieser Fehler am größten. Je nach Temperatur, Kühlphasenlänge und Larvenstadium müssten weitere 10–30 % der scheinbar überlebenden Larven/Puppen der zuvor ermittelten Sterberate hinzugerechnet werden. Auch ein erfolgreicher Imaginalschlupf als Überlebenskriterium (Teng und Apperson 2000) beinhaltet ein deutliches Fehlerpotential. Insgesamt waren bei 22,2 % der festgestellten Fehlentwicklungen die scheinbar erfolgreich geschlüpften Imagines flug- und daher populationsunfähig. Ein Hinweis auf geschlüpfte, aber flugunfähige Imagines in Zusammenhang mit Temperatur-Mortalitäts-Versuchen konnte in der Literatur nicht gefunden werden.

Eine Möglichkeit für die nachhaltige Schädigung könnte das Aufbrauchen der Energie-reserven während der larvalen Kühlphase sein. Kohlenhydrate und Lipide werden schon bei den Larven in Form von Tröpfchen oder Körnern im Fettkörper gespeichert und mit in das Imaginalstadium überführt (Clements 1992). Der Anteil dieser Reservestoffe hängt von der Qualität des Larvenfutters ab. Selbst nicht gefütterte Adulte haben noch

ein bis zwei Tage nach dem Schlupf genug Energiereserven, um für mehrere Stunden zu fliegen (Clements 1992). Imagines mit der Merkmalsausprägung „A+“ (s. Kapitel 2.2.5) verstarben meist innerhalb weniger Stunden nach dem Schlupf. Diese Imagines wirkten meist sehr kraftlos und inaktiv, was unter anderem auf mangelnde Energiereserven hindeuten könnte. Da jedoch den Larven permanent ausreichend Futter zur Verfügung stand, hätten eventuell aufgebrauchte Energiereserven nach der Kühlphase leicht wieder aufgefüllt werden können. Bei holometabolen Insekten wird die Metamorphose bzw. Verpuppung initiiert, sobald eine bestimmte Masse (Clements 1992) bzw. Mindestgröße des letzten Larvenstadiums (Howe 1967) erreicht wird. Lediglich bei Viertlarven, welche schon zu Beginn der Kühlphase diesen Initiierungszeitpunkt erreicht hätten, ist ein Wiederauffüllen der Energiereserven nicht oder nur bedingt möglich. Der Anteil der Merkmalsausprägung „A+“ war jedoch bei den Viertlarven bei keiner Temperatur auffällig erhöht. Die verspätete Auswirkung der Kühlphasen ist daher hauptsächlich die Ursache einer direkten physiologischen Schädigung während der Larvenentwicklung, welche erst im Laufe der Puppenentwicklung zum Tragen kommt.

Ein weiterer Hinweis für eine direkte Schädigung scheinen auch die teilweise auftretenden fehlerhaften Metamorphoseprozesse zu sein. So zeigte die Merkmalsausprägung „Af“ eine deutliche Fehlstellung der Flügel. Obwohl diese Imagines über mehrere Tage ein meist ein hohes Aktivitätsmuster aufwiesen und umherliefen, blieben diese flugunfähig. Auch die Merkmalsausprägungen „A+HB/E“ waren meist sehr vital, konnten aber ihre Beine beim Schlupf nicht aus der Puppenhülle lösen. Die im Wasser liegende Puppenhülle wirkte wie ein Anker, welchen die Tiere dieser Merkmalsausprägung oft tagelang bei ihren Abflugversuchen hinter sich herzogen. Dies ist vermutlich die Ursache einer unvollständigen Apolyse, durch welche sich bei der Häutung die Epidermis von der Cuticula löst (Clements 1992). Auch die äußerlich unversehrten Imagines der Merkmalsausprägung „A-“, waren zwar tagelang sehr vital, blieben aber trotz Versorgung mit 10%iger Zuckerlösung flugunfähig. Dies spricht für eine Missbildung der Flügel, der Flügelgelenke oder der Flugmuskulatur und nicht für einen Mangel an verfügbaren Energiereserven.

Solche morphologischen Veränderungen sind auf eine Schädigung von Imaginalplatten während der larvalen Kühlphasen zurückzuführen. Imaginalplatten von Stechmücken beherbergen wie bei allen holometabolen Insekten undifferenzierte Zellen, welche sich bei der Metamorphose zu bestimmten Organen der Imagines ausbilden (Clements 1992). Eine Hitzebehandlung von Imaginalplatten führte bei *Drosophila* zu verschiede-

nen unerwarteten Endprodukten (Counce und Waddington 1973). Schon bei frisch geschlüpften Larven sind einige dieser Zellansammlungen rudimentär vorhanden. Die Größenzunahme der Imaginalscheiben erfolgt im Wesentlichen im vierten Larvenstadium (Clements 1992).

Dies ist eventuell einer der Gründe, warum bei allen Temperaturen bei Viertlarven der geringste Anteil erfolgreich geschlüpfter und flugfähiger Imagines registriert wurde. Ein weiterer Grund hierfür ist die entwicklungsphysiologische Nähe von Viertlarven- und Puppenstadium. Schädigungen während des Zweitlarvenstadiums können z. B. noch im Dritt- und Viertlarvenstadium wirksam werden. Nachhaltige Schädigungen des Viertlarvenstadiums treten größtenteils erst während der Puppenentwicklung auf.

Bei einem temporären Temperatureinfluss von 13 °C während der Larvenentwicklung wurde bei allen Larvenstadien der geringste Schlupferfolg der Imagines ermittelt. Dies könnte auf den „milderen“ schädlichen Einfluss bei dieser Temperatur oberhalb des Entwicklungsnullpunkts zurückzuführen sein. Anhand der ermittelten Larvensterberaten in diesem Versuch konnte gezeigt werden, dass mit tieferen Temperaturen thermale Schädigungen stärker und schneller auftreten. Daher ist auch die Auswirkung einer nachhaltigen Schädigung mit tieferen Temperaturen unmittelbarer bzw. früher zu erwarten. Bei einer Temperatur von 13 °C wird eine nachhaltige Schädigung eventuell erst später während der Puppenphase erkennbar. Dass aufgrund einer nachhaltigen Schädigung bei einer kompletten Larvenentwicklung bei 13 °C der spätere Schlupferfolg der Imagines trotz optimaler Temperatur mit 6,7 % sehr gering ausfällt, konnte in Versuch L1 gezeigt werden. Ebenfalls war im vorliegenden Versuch die Kühlphase bei 13 °C sehr lang. Während der Kühlphasen fand eine Entwicklung statt, wodurch auch frühe Larvenstadien entwicklungsphysiologisch näher an das Puppenstadium rückten. Der zuvor vermutete Effekt, bei welchem ein Teil des negativen Einflusses auf die Viertlarven in das Puppenstadium verlagert wurde, könnte sich bei einer Temperatur von 13 °C bei allen Larvenstadien ausgewirkt haben.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.2.4 Versuch L4 – Vergleich der Sterbe- und Entwicklungsraten der Larven des Klima- und des Standardstamms bei verschiedenen Temperaturen

Im vorliegenden Versuch sollte überprüft werden, inwieweit die ursprünglich tropische Art *Ae. albopictus* das Potential besitzt, sich nach einer theoretischen Einschleppung in Deutschland an die kühleren Bedingungen anzupassen. Aufgrund der in diesem Versuch ermittelten Entwicklungs- und Überlebensraten der Larven aus Standard- und Klimazuchtstamm konnte eine solche Anpassung nicht nachgewiesen werden.

Eine Anpassung an ungünstige Umweltbedingungen kann durch Akklimatisierung oder Adaption erfolgen. Eine Akklimatisierung stellt lediglich die physiologischen Änderungen eines Individuums während einer Lebensspanne dar, welche durch geänderte Umweltbedingungen wieder direkt umkehrbar ist (Andrewartha 1970). So ist es bei einigen Insektenarten durch längere Hälterung bei verschiedenen Temperaturen möglich, den Grundumsatz bzw. die Entwicklungsrate zu modifizieren (Gewecke 1995). Eine durch Akklimatisierungsphasen signifikant höhere Widerstandskraft von Eiern von *Ae. albopictus* gegenüber Temperaturen unterhalb des Gefrierpunktes konnten mehrere Autoren nachweisen (Hawley et al. 1989; Hanson und Craig 1994).

Hingegen wird bei einer Adaption die Anpassung an die neuen Umweltbedingungen genetisch fixiert und ist daher ebenfalls nur durch evolutionäre Prozesse umkehrbar (Andrewartha 1970). Wiederum die Eier der Asiatischen Tigermücke besitzen die Fähigkeit, sich an ungünstige Wintertemperaturen zu adaptieren. So gehen Hawley et al. (1989) davon aus, dass die unterschiedlichen Stämme von *Ae. albopictus* in den USA einem gemeinsamen geographischen Ursprung entstammen und daher mit gleichem Überwinterungspotential ausgestattet sind. Die unterschiedliche Diapauseeier-Kälteresistenz der verschiedenen Stämme erfolgte durch Adaption nach Ausbreitung in Gebiete mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen (Hawley et al. 1989; Teng und Apperson 2000). Auch bei Larven von *Ae. albopictus* konnte eine Adaption an kühlere Temperaturen anhand der Überlebensraten nachgewiesen werden (Chang et al. 2007).

Um eine mögliche, genetisch fixierte Adaption von *Ae. albopictus* an kühlere Umweltbedingungen nachzuweisen, wurde im vorliegenden Versuch ein separater Klimazuchtstamm über einen Zeitraum von vier Jahren mit 17 getrennten Generationen permanent einer Durchschnittstemperatur von etwa 18 °C ausgesetzt. Das trotz dieser langen möglichen Adaptionsphase keine zum Standardzuchtstamm signifikant verschiedenen Sterberaten und Entwicklungsgeschwindigkeiten ermittelt werden konnten, liegt sicherlich an dem vermutlich sehr geringen Selektionsdruck.

Entwicklungsgeschwindigkeiten

Vor allem bezüglich der Entwicklungsgeschwindigkeiten hat der verwendete Versuchsaufbau sich ungünstig auf einen möglichen Selektionsdruck ausgewirkt. So wurde es allen geschlüpften Larven einer Generation ermöglicht, sich über das Puppenstadium bis zum Imaginalschlupf zu entwickeln. Ein Selektionsvorteil von Larven mit schnellerer Entwicklungsgeschwindigkeit war durch die fehlende zeitliche Begrenzung nicht gegeben. So steigt z. B. im Freiland mit längeren Entwicklungszeiten die Gefahr, Opfer von Fressfeinden zu werden oder durch Austrocknen der temporären Brutstätten zu sterben. Auch eine größere Anzahl an ausgebildeten Generationen mit insgesamt größerem Populationszuwachs kann ein Selektionsvorteil für schnellere Entwicklungsgeschwindigkeiten sein. So wären an der nördlichen Ausbreitungsgrenze laut Kobayashi et al. (2002) mindestens 3,5 Generationen pro Jahr für eine dauerhafte Etablierung von *Ae. albopictus* nötig.

Sterberaten

Ein möglicher Selektionsdruck bezüglich der Widerstandskraft gegenüber kühleren Bedingungen wurde durch den gewählten Versuchsaufbau zwar nicht gänzlich ausgeschlossen, fiel aber vermutlich zu gering aus. Nahe des Entwicklungsnullpunkts kommt es zu beträchtlichen Sterbeereignissen und es gibt eine Selektion für Tiere, welche sich bei niedrigen Temperaturen entwickeln können (Campbell et al. 1974). Alle Lebensstadien des Klimastammes wurden permanent bei einer Temperatur von 18 °C gehalten. Wie einige Versuche dieser Arbeit deutlich zeigten (Versuch L1, L2, P1), ist bei einer Temperatur von 18 °C jedoch bei keinem Entwicklungsstadium mit einer deutlich höheren Sterberate gegenüber der Standardzucht zu rechnen. Hingegen setzten Chang et al. (2007) Erstlarven von *Ae. albopictus* einer deutlich tieferen Temperatur von 5 °C für verschiedene Kühlzeiten aus. Die Überlebenden jeder Kühlzeit verwendeten die Autoren jeweils für die weitere Zucht. Wenn auch nur bei einer Kühlzeit von 72 h, konnten sie eine signifikante Kälteadaptation anhand der Sterberaten nach vier Generationen feststellen. Hingegen waren bei dem hier vorliegenden Versuch die Larvensterberaten und der Imaginalschlupf-Misserfolg des Klimazuchtstammes gegenüber denen des Standardzuchtstammes bei einigen Versuchsgruppen sogar leicht erhöht. Dies könnte auf sich negativ auswirkende Inzuchteffekte beim Klimazuchtstamm zurückzuführen sein (Armbruster et al. 2000). Aufgrund der geringen Platzverhältnisse innerhalb des Klima-

schränkes betrug die Gesamtpopulationsstärke des Klimazuchtstammes etwa die Hälfte des Standardzuchtstammes.

Auswirkung der Schlupftemperatur

In diesem Versuch sollte außerdem geklärt werden, ob die bei verschiedenen Temperaturen geschlüpften Larven unterschiedliche Entwicklungsraten aufweisen. Der erste Larvenschlupf von *Ae. albopictus* im Frühjahr erfolgt bei Durchschnittstemperaturen von 10–11 °C, wobei insgesamt mit steigenden Temperaturen der Anteil der geschlüpften Larven zunimmt (Toma et al. 2003). Würde der Anteil der frühen Larven aufgrund einer besseren physiologischen Anpassung schon bei kühleren Temperaturen schlüpfen, könnte sich diese Anpassung durch eine schnelle Entwicklung bei kühlen Temperaturen bemerkbar machen. Dadurch könnte eine Berechnung der Entwicklungsdauer aufgrund der in Versuch L1 ermittelten Gradtage für diese erste Frühjahrgeneration zu hoch ausfallen. In Versuch L1 erfolgte der Schlupf der verwendeten Larven bei 25 °C. Die in diesem Versuch gewonnenen Ergebnisse deuten jedoch nicht auf eine bessere physiologische Anpassung der bei kühleren Temperaturen geschlüpften Larven hin.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.3 Puppen

4.6.3.1 Versuch P1 – Komplette Puppenentwicklung bei konstanten Temperaturen

Die ermittelten Entwicklungszeiten bei den einzelnen Temperaturen sind im Vergleich mit der Literatur unauffällig. So dauerte z. B. die komplette Puppenentwicklung in dem hier vorliegenden Versuch mit 2,7 Tagen exakt genauso lange wie von Delatte et al. (2009) ermittelt. Eine mit 2,5 Tagen nur unwesentlich kürzere Puppenentwicklung bei derselben Temperatur ermittelten Calado und Silva (2002). Diese lediglich geringen Abweichungen waren jedoch zu erwarten, da die Anzahl der Umwelteinflüsse auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bei den Puppen im Gegensatz zu den Larven geringer ist (Christophers 1960; Clements 1992).

Wie auch von Calado und Silva (2002) festgestellt, konnte im vorliegenden Versuch bei allen Temperaturen eine längere Entwicklungsdauer der weiblichen Puppen gegenüber

den männlichen ermittelt werden. Für *Ae. aegypti* konnte dieser Nachweis nicht erbracht werden (Christophers 1960), weshalb der Autor den früheren Schlupfzeitpunkt der adulten Männchen der schnelleren Larvenentwicklung der Männchen zuschreibt.

Die ermittelte Puppen-Entwicklungsrate von *Ae. albopictus* war stark temperaturabhängig und zeigte den erwarteten Verlauf. So nimmt die Entwicklungsrate typischerweise von null oberhalb eines unteren Entwicklungsnullpunktes zu, erreicht ein Maximum bei einer optimalen Temperatur und nimmt wieder rapide bis auf null an einer oberen letalen Temperatur ab (Campbell et al. 1974; Ratte 1985).

Der berechnete untere Entwicklungsnullpunkt des linearen Modells lag mit 10,5 °C über dem des nichtlinearen Modells von 9,48 °C. Dies liegt an den vor allem im unteren Temperaturbereich auftretenden Diskrepanzen zwischen linearen und nichtlinearen Modellen (Campbell et al. 1974), wodurch es meist zu einer Überschätzung des unteren Entwicklungsnullpunktes bei den linearen Modellen kommt (Wermelinger und Seifert 1998). Dies scheinen die eigenen Ergebnisse zu bestätigen. Wenn auch nur aufgrund der Merkmalsausprägung „P-“, (s. Kapitel 2.2.5), so konnte eine sogar fast nahezu komplette Puppenentwicklung bei einer Temperatur von 10 °C nachgewiesen werden. In der Literatur wurden keine vergleichbaren Ergebnisse gefunden. Entweder erfolgte keine Berechnung der Temperaturextreme oder diese wurden für den kompletten aquatischen Lebensabschnitt von Erstlarve bis zum Schlupf der Imagines ermittelt. Es ist aber bekannt, dass unterschiedliche Lebensstadien von Insekten oft sehr unterschiedliche Temperaturlimits besitzen (Howe 1967; Clements 1992). Zusätzlich könnte sich die in Versuch L1 nachgewiesene nachhaltige Schädigung während der Larvenentwicklung bei ungünstigen Temperaturen negativ auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Puppen auswirken. So wurde in Versuch L3 dieser Arbeit gezeigt, dass kurzzeitige Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes während der Larvenentwicklung sich negativ auf die Restentwicklungsdauer der Larven bei Standardtemperatur auswirken.

Als Temperaturoptimum für die Puppenentwicklung wurde eine Temperatur von 35,0 °C ermittelt. Dies liegt deutlich über dem Temperaturoptimum der Larvenentwicklung von 31,42°C. Dies ist zum einen der insgesamt längeren Larvenentwicklungsdauer geschuldet. Durch die insgesamt kürzere Entwicklungsdauer der Puppen war es diesen möglich, trotz des schädlichen Einflusses bei einer Temperatur von 37 °C teilweise die komplette Entwicklung abzuschließen. Durch die deutlich längere Larvenentwicklungszeit war dies für die Larven bei derselben Temperatur nicht möglich. Dadurch wurde die Temperaturstufe 37 °C, trotz erkennbarer Entwicklung bis zum Zweitlarvenstadium,

mit einer Entwicklungsrate von 0 in die Berechnung mit einbezogen. Zum anderen konnten bei der Puppenentwicklung bei einer Temperatur von 34 °C die kürzesten Entwicklungszeiten ermittelt werden, was insgesamt für ein höheres Temperaturoptimum der Puppen spricht. Da jedoch bei einer Temperatur von 34 °C auch schon deutlich erhöhte Sterberaten zu verzeichnen waren, ist die Bezeichnung „Optimum“ lediglich auf die Entwicklungsraten zu beziehen.

Sterberaten

Die Sterberaten der Puppen bei kompletter Larvenentwicklung wiesen den erwarteten u-förmigen Verlauf mit den typischerweise zu den Temperaturextremen hin ansteigenden Sterberaten auf (Campbell et al. 1974). Bei den Puppensterberaten zeigten sich wie auch bei den Larvensterberaten (Versuch L1) die optimalen Laborbedingungen. So konnten alle nicht-thermalen Einflüsse auf die Entwicklungs- und Sterberaten ausgeschlossen werden. In einem Temperaturbereich von 19 °C bis 31 °C lag die Überlebensrate der Puppen zwischen 98 % und 100 %.

Durch die recht geringe Unterteilung des untersuchten Temperaturbereiches in 3 °C-Abschnitte konnten für das in Kapitel 4.2 erstellte Temperaturprofil von *Ae. albopictus* und für eventuelle spätere Populationsberechnungsmodelle wichtige Basisdaten gewonnen werden. Durch eine gröbere Unterteilung wären vor allem im unteren Temperaturbereich wichtige Informationen zu den thermalen Sterberaten verloren gegangen. Diese sind, wie in Kapitel 4.3 dargestellt, vor allem im Frühjahr zu Beginn der Reproduktionsperiode durch einen erheblichen Einfluss auf die Populationsentwicklung von großer Bedeutung.

Wie bereits erwähnt, wird bei Temperatur-Entwicklungs-Versuchen das Puppenstadium von *Ae. albopictus* oft zusammen mit dem Larvenstadium über das komplette aquatische Lebensstadium hinweg mit einbezogen. In Versuch L1 dieser Arbeit konnte nachgewiesen werden, dass sich ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung nachhaltig negativ auf die spätere Puppenentwicklungsrate auswirken. Und dies, obwohl den Puppen jeweils eine Entwicklung unter optimalen Standardbedingungen ermöglicht wurde. Wird die Puppensterberate nach einer zuvor ebenfalls bei ungünstigen Temperaturen erfolgten Larvenentwicklung ermittelt, führt dies unweigerlich zu einer Überschätzung der Sterberaten. Versuche, bei welchen ausschließlich die Sterberaten der Puppenentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen ermittelt wurden, konnten in der Literatur nicht gefunden werden.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Verbreitung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.3.2 Versuch P2 – Sterberaten verschiedener Puppenstadien nach kurzzeitigem Temperatureinfluss

Wie es bei Arbeiten mit lebenden Organismen häufig vorkommt, war auch in diesem Versuch das entsprechend benötigte biologische Material bzw. waren die entsprechenden Puppenentwicklungsstadien in unterschiedlichen Mengen und nicht immer ausreichend vorhanden. Für jedes Puppenalter einer bestimmten Temperaturstufe wurden die Puppen aller Kühlzeiten aus ein und derselben Puppenentnahme verwendet. Da für eine möglichst exakte Berechnung des LT_{50} -Wertes mehrere Ansätze über ein großes Kühlzeitenspektrum nötig sind, konnten nur mindestens zwei Replikate je Kühlzeit angesetzt werden. War eine größere Anzahl an Puppen verfügbar, wurden für wichtig erscheinende Kühlzeiten zusätzliche Replikate angesetzt. Eine statistische Auswertung war jedoch leider nicht immer möglich.

Trotzdem konnten in Versuch P2 detaillierte Daten über die Sterberaten von drei verschiedenen Puppenstadien bei verschiedenen Temperaturen und Kühlphasenlängen ermittelt werden. In der Literatur konnten keine ähnlichen Versuche zum Einfluss temporärer Kühlphasen auf die Mortalitätsraten von Puppen von *Ae. albopictus* gefunden werden. Lediglich Smith et al. (1988) ermittelten die Überlebensraten von Puppen nach kurzzeitigen Hitzeschocks im oberen Temperaturbereich bis zu 46,1 °C. Jedoch würde ein Übertrag von experimentell ermittelten Larvenmortalitätsraten auf das Puppenstadium in Populationsberechnungsmodellen zu teils erheblichen Fehlern führen.

Vor allem bei 10 °C war die berechnete Zeit, nach welcher die Hälfte der Larven bzw. Puppen versterben, deutlich unterschiedlich. Diese war mit durchschnittlich 564 h für alle vier Larvenstadien rund siebenmal so hoch wie durchschnittlich für alle drei Puppenstadien (80,1 h). Auch bei einer Temperatur von 13 °C betrug der durchschnittliche LT_{50} -Wert der Puppen mit 427 h weniger als die Hälfte des Larvenwertes mit rund 908 h. Bei kühleren Temperaturen war der Unterschied der mittleren LT_{50} -Werte eher unauffällig. Nur die einzelnen Larvenstadien bzw. verschiedenen Puppenstadien unterschieden sich teilweise wiederum recht deutlich.

Frühe Puppenstadien waren meist unempfindlicher als ältere. Dies war vor allem bei einer Temperatur von 1 °C und 4 °C sehr deutlich zu bemerken. Dass der Unterschied des schädlichen Einflusses der Kühlphasen auf die verschiedenen Puppenstadien mit steigenden Temperaturen abnimmt, ist auf die unterschiedliche Intensität der Schadwirkung bei verschiedenen Temperaturen zurückzuführen. Je größer der schädliche Einfluss, umso deutlich werden Unterschiede in der Empfindlichkeit der Puppenstadien. So werden z. B. aufgrund des „milden“ Einflusses bei 7 °C die zuvor schon verhältnismäßig geringen Unterschiede zwischen den beiden älteren Puppenstadien aufgehoben und bei 10 °C vermutlich durch Messwertschwankungen sogar umgekehrt.

Bei 13 °C weist das zuvor meist empfindlichste älteste Puppenstadium einen rund vierfach höheren LT_{50} -Wert als die beiden früheren Puppenstadien auf. Dies ist mit einer Weiterentwicklung der Puppen und mit dem Schlüpfen der Imagines während der Kühlphase zu erklären. Durch diesen Schlupf noch vor Ende der Kühlphase entzogen sich die schlüpfenden Imagines dem schädlichen Temperatureinfluss und verkürzten dadurch die effektive Kühlphasenlänge. Da bei älteren Puppen der Schlupf in der Kühlphase früher erfolgte, war beim ältesten Puppenstadium dieser Effekt am größten. Beim mittleren Puppenstadium war dieser Effekt jedoch nur bedingt zu erkennen. Das zeigt eindeutig, dass durch die etwas längere Entwicklungszeit der Puppen des mittleren Puppenstadiums bei 13 °C der spätere Schlupferfolg reduziert bzw. der kühlzeitverkürzende Effekt verringert wurde. Dass bei kompletter Puppenentwicklung bei 13 °C der Schlupferfolg bei gleicher Temperatur recht gering ausfällt, konnte schon in Versuch P1 gezeigt werden. Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass eine Schlupftemperatur von 13 °C keinen oder lediglich einen sehr geringen direkten negativen Einfluss auf den Schlupferfolg hat. Erst mit zunehmender Kühlphasenlänge vor dem eigentlichen Schlüpfen nimmt aufgrund der Vorschädigung der Anteil erfolgreich geschlüpfter Imagines ab.

Der ermittelte durchschnittliche LT_{50} -Wert bei einer Temperatur von 13 °C fällt aufgrund des zuvor erwähnten Imaginalschlupfs während der Kühlphase der älteren Puppenphasen etwas zu hoch aus bzw. spiegelt nicht den tatsächlichen Schadeinfluss dieser Temperaturstufe wieder. Aufgrund des Wertes des frühesten Puppenstadiums dürfte der durchschnittliche LT_{50} -Wert ohne vorzeitigen Imaginalschlupf zwischen 200 h und 250 h liegen. Dadurch ist der Anstieg des LT_{50} -Wertes von den Temperaturstufen 10 °C auf 13 °C zwar etwas verringert, aber trotzdem deutlich höher als der durchschnittliche Anstieg des LT_{50} -Wertes von 1 °C auf 10 °C.

Auch konnte in diesem Versuch nachgewiesen werden, dass eine Puppenentwicklung und ein Schlüpfen der Imagines bei einer Temperatur von 10 °C möglich ist. Jedoch mussten alle während der Kühlphase geschlüpfte Imagines abschließend als Fehlschlupf oder nicht reproduktionsfähig (NPF) gewertet werden. Schon in Versuch P1 wurde eine mögliche Puppenentwicklung bei einer Temperatur von 10 °C aufgrund der dort auftretenden Merkmalsausprägung „P-“, nachgewiesen. Durch die deutlich längere Verweildauer der Puppen auf 10 °C kam jedoch bei kompletter Entwicklung in Versuch P1 keine der Puppen über diese Merkmalsausprägung hinaus. Dies bestätigt wiederum die zuvor bei 13 °C beschriebenen Zusammenhänge.

Die verschiedenen aufgetretenen Fehlentwicklungen dürften zum Teil auf eine Schädigung der Metamorphoseprozesse und die Missbildung lebensnotwendiger Organe zurückzuführen sein. Dies ist vor allem bei Merkmalsausprägungen mit negativen morphologischen Veränderungen zu erkennen. So zeigten die Merkmalsausprägungen "Af" eine deutliche Fehlstellung der Flügel. Zwar konnte bei einem elektromikroskopischen Vergleich der Flügelgelenke und Halteren von Imagines dieser beiden Merkmalsausprägungen mit den Flügelgelenken und Halteren normalgestellter Flügel von flugfähigen Imagines kein äußerlich erkennbarer Unterschied gefunden werden. Trotzdem blieben die als „Af“ registrierten Imagines flugunfähig, obwohl sie über mehrere Tage ein hohes Aktivitätsmuster zeigten.

Schon 15 h nach der Verpuppung beginnt sich unterhalb der Puppenhaut ein Apolyse-raum zu bilden, welcher nach 44 h vollständig ausgeprägt ist (Clements 1992). Zu diesem Zeitpunkt sind schon die ersten Imaginalhäute gebildet und die innerste Schicht der Puppenaußenhaut beginnt sich zu lösen. Eine Schädigung dieser Metamorphoseprozesse im Tarsenbereich könnte die Ursache für die Merkmalsausprägungen „A+HB/E“ sein. Diese Tiere waren oft sehr vital, konnten aber ihre Beine beim Schlupf nicht aus der Puppenhülle lösen. Die unterhalb der Wasseroberfläche liegende Puppenhülle wirkte wie ein Anker, welchen die Tiere dieser Merkmalsausprägung oft tagelang bei ihren Abflugversuchen hinter sich herzogen. Auch die äußerlich unversehrten Imagines der Merkmalsausprägung „A-“, waren oft tagelang sehr vital und liefen herum, blieben aber trotz Versorgung mit 10%iger Zuckerlösung flugunfähig.

Ein Teil der Tiere mit deutlichen Missbildungen wirkte nicht-vital oder verstarb nach kurzer Zeit. Dies dürfte wie beim Großteil der verendeten Tiere die Folge einer Ansammlung von Stoffwechselzwischenprodukten sein. Bei Temperaturen unterhalb des

Entwicklungsnullpunktes laufen manche biochemischen Prozesse stark verlangsamt ab, andere stoppen vollständig. Dadurch kommen verbundene Reaktionen aus der Balance und es kommt letztendlich zur Schädigung des Organismus (Howe 1967; Ratte 1985). Je länger die Kühlphasen andauern, umso mehr können sich Stoffwechselzwischenprodukte ansammeln. So können z. B. Stoffwechselabfallprodukte von *Samia walkeri* bei 2,5 °C nicht mehr aus dem Blut entfernt werden. Nach kürzeren Kühlphasen lässt sich dieser Prozess wieder umkehren, was jedoch nach längeren Kühlphasen misslingt (Howe 1967). Ein deutlicher Hinweis dafür ist der Wechsel der unterschiedlichen Merkmalsausprägungen mit zunehmender Kühlphasenlänge in Versuch P2. Die einzelnen Merkmalsausprägungen lassen sich zeitlich in verschiedene Phasen der Puppenentwicklung bzw. des Imaginalschlupfes einteilen. Sehr früh absterbende Puppen wurden in der Merkmalsgruppe „P+/P-“ zusammengefasst. Eine zeitliche Mittelstellung nimmt die Merkmalsgruppe „Fehlschlupf“ ein. Alle erst nach einem erfolgten Schlupf verstorbenen Tiere sind in der Gruppe „NPF“ zu finden. Bei ausreichend langen Kühlphasen und somit einem zu erwartenden großen Aufkommen an schädlichen Stoffwechselzwischenprodukten verstarben alle eingesetzten Tiere noch während der Puppenphase (P+/P-). Mit abnehmenden Kühlzeiten und geringerem Anteil an schädlichen Stoffwechselzwischenprodukten nahm der Anteil der späteren Merkmalsgruppen zu. Bei sehr kurzen Kühlzeiten und/oder mildereren Temperaturen schafften es meist viele Puppen, sich bis zu den späteren Merkmalsgruppen zu entwickeln. Abbildung 35 und Abbildung 36 zeigen perfekte Musterbeispiele dieses Verlaufes der Merkmalsausprägungen. In manchen Versuchsgruppen war der Übergang der beiden Gruppen „Fehlschlupf“ und „NPF“ nicht immer so sauber getrennt und deutlich zu erkennen.

Zusätzlich war selbst innerhalb der Gruppe „Fehlschlupf“ mit zunehmender Kühlphasenlänge eine Veränderung der Merkmalsausprägungen zu beobachten. Bei kürzeren Kühlphasen schafften es deutlich mehr Tiere, fast komplett zu schlüpfen. Bei längeren Kühlphasen war der Anteil an Imagines, welche lediglich mit den Beinen (A+HB/BE) oder dem Abdomen (A+HS) in der Exuvie verblieben, deutlich geringer. Hingegen nahm der Anteil der Merkmalsausprägung „A+HT“ zu. Bei dieser ragte lediglich der Thorax aus der Puppenhülle.

Das sogenannte Gradtage-Modell beruht auf dem Konzept der thermalen Summe, nach welchem sich die für eine Entwicklung nötigen effektiven Temperaturen über einem theoretischen Entwicklungsnullpunkt aufsummieren lassen (Ratte 1985). In diesem Versuch sollte unter anderem überprüft werden, ob sich im umgekehrten Sinne der schädli-

che Einfluss ungünstiger Temperaturen aus verschiedenen Kühlphasen ebenfalls aufsummieren lässt.

Die Ergebnisse der Temperaturstufe 10 °C sprechen gegen diese Annahme. Wenn auch nicht statistisch zu belegen, so zeigten die Versuchsansätze mit unterbrochenen Kühlphasen bei gleicher Gesamtkühlphasenlänge deutlich geringere Sterberaten. Scheinbar werden in den Zwischenkühlphasen mit Temperaturen oberhalb des Entwicklungsnullpunktes die oben erwähnten, während der Kühlphase angehäuften Stoffwechselzwischenprodukte wieder abgebaut, bevor sie größere Schäden verursachen können. Je länger die Zwischenkühlphasen sind, umso besser kann die durch die Unbalanciertheit der biochemischen Prozesse hervorgerufene Unordnung wieder beseitigt werden.

Ein anderes Bild ergibt sich bei einer Temperatur von 4 °C. Hier lag der ermittelte LT_{50} -Wert für das verwendete erste Puppenstadium (8–12 h) bei einem Kühlphasenwechsel deutlich unterhalb des Wertes der durchgängigen Kühlzeit. Dies ist eine Folge des oben beschriebenen Empfindlichkeitsunterschiedes zwischen den verschiedenen Puppenstadien bei tieferen Temperaturen. In den Zwischenkühlphasen fand eine Entwicklung der Puppen statt. Dadurch befanden sich die frühen Puppenstadien bei den späteren Kühlphasen in einem empfindlicheren Puppenstadium mit deutlich höheren Sterberaten. Die Sterberate des Kühlphasenwechselansatzes kann somit als Mittelwert aller drei Puppenstadien angesehen werden. Bei den Versuchen mit einem Wechsel von Kühl- und Standardtemperaturphasen und einer Temperatur von 4 °C schlüpfen auffällig oft Imagines mit missgebildeten Beinen und abgebrochenen Flügeln. Diese wurden bei den anderen Kühlregimen und anderen Versuchen nicht bzw. sehr selten gefunden. Eine Erklärung hierfür kann nicht gegeben werden.

Wie mehrfach in dieser Arbeit aufgezeigt, war auch in Versuch P2 der Anteil an falsch zu interpretierenden Merkmalsausprägungen recht hoch. Nicht flugfähige Imagines (Af, A-) und kurz nach dem Schlupf verstorbene Imagines (A+) sind nicht in der Lage, am Reproduktionsgeschehen teilzunehmen. Bei einer oberflächlichen Auswertung und Nichtberücksichtigung dieser Merkmalsausprägungen würden die gewonnenen Daten in Populationsberechnungsmodellen zu einer Unterschätzung des schädlichen Einflusses kurzzeitiger Temperaturstürze führen. So betrug, abhängig von Temperaturstufe und Kühlphasenlänge, der Anteil der nicht-populationsfähigen Merkmalsausprägungen teilweise über 60 % der insgesamt festgestellten Puppenfehlentwicklungen. Ein Hinweis

auf geschlüpfte, aber flugunfähige Imagines im Zusammenhang mit Temperatur-Mortalitäts-Versuchen konnte in der Literatur nicht gefunden werden.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Verbreitung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4 Imagines

4.6.4.1 Versuch II – Mortalitätsraten von Weibchen nach unterschiedlichem Temperatureinfluss

Die Fruchtbarkeit einer Population, also die Gesamtanzahl der während einer Reproduktionsperiode abgelegten Eier, wird zum Teil von der Überlebensrate der Weibchen beeinflusst (Southwood 1968). In Versuch II sollte der Einfluss konstanter Temperaturen oberhalb und kurzzeitiger Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes auf die Sterberaten von *Ae. albopictus*-Weibchen untersucht werden. Hierbei erfolgte die Kontrolle auf überlebende Weibchen 240 h nach dem Schlüpfen der Imagines. Bei 27 °C werden Weibchen von *Ae. albopictus* etwa 48–72 h nach dem Schlupf paarungsbereit (Hawley 1988). Der im Labor ermittelte Eiablagezyklus der Art dauerte zehn Tage bei 20 °C und bis zu sechs Tage bei 30 °C (Hawley 1988), wobei davon auszugehen ist, dass unter Freilandbedingungen ein gonotrophischer Zyklus länger als unter Laborbedingungen dauert (Reiter 1996). Berücksichtigt man einen zusätzlichen Zeitaufwand für Blutwirt- und Brutstättenuche, so hätte sehr wahrscheinlich keines der Weibchen, welches innerhalb des gewählten Kontrollzeitraumes von 240 h verstarb, im Freiland bis zur ersten Eiablage überlebt. Zusätzlich ist die Lebenserwartung von Stechmücken im Labor höher als unter Freilandbedingungen (Jahangir et al. 2003).

Aufgrund der hohen Variabilität der Messergebnisse konnte kein statistisch signifikanter Unterschied bei den Sterberaten der einzelnen Versuchsgruppen festgestellt werden. Jedoch ist die Sterberate nach einer Kühlphase von 192 h bei 7 °C mit 46,3 % im Vergleich zum Standard mit 16,7 % deutlich erhöht. Auch die in den Versuchsgruppen festgestellten maximalen Sterberaten pro Schlupfdose lassen auf einen deutlich schädlichen Einfluss einer 192-stündigen Kühlphase bei 7 °C schließen. Während in einigen Dosen dieses Temperaturregimes alle Weibchen verstarben, lag die höchste Sterberate in den Standardansätzen bei 40 %. Allerdings erfolgte eine Schädigung der Weibchen erst nach deutlich längeren Kühlphasen. So lagen die Sterberaten nach einer Kältephase

von 24, 48 und 96 h im Bereich des Standards. Auch wurde in keiner der Schlupfdosen dieser drei Kühlphasen eine Sterberate über 30 % festgestellt.

Bei 1 °C lag die Sterberate nach einer kurzzeitigen Kühlphase von 12 h und 24 h nur leicht über dem Standard. Jedoch deuten auch hier die maximal in einer Versuchsdose verstorbenen Weibchen auf einen negativen Einfluss der Kühlphase hin. So lag die maximale Sterberate in mindestens zwei Schlupfdosen dieser beiden Kühlphasen bei 60 % bzw. 80 %.

Betrachtet man die in Versuch L3 ermittelten Sterberaten von Larven nach kurzzeitigen Kühlphasen, so sind die hier ermittelten Mortalitätsraten der Imagines überraschend gering. So waren bei ähnlichen Kühlphasen und gleicher Temperatur selbst bei den laut Versuch L3 unempfindlichsten Erstlarven die jeweilig ermittelten Sterberaten leicht erhöht. Auch führte bei den verschiedenen Larvenstadien bei 7 °C bei den noch kurzen Kühlphasenlängen schon eine Verdoppelung zu einer deutlichen Erhöhung der Sterberate. Bei den Imagines hingegen hatten die ersten beiden Kühlzeitenerhöhungen von 24 h auf 48 h und anschließend auf 96 h keinen Einfluss auf die Sterberate. Erst mit 192 h stieg diese sprunghaft an. Ein ähnliches Bild ergibt sich bei 1 °C. Auch hier hatte eine zweimalige Verdoppelung der Kühlzeiten bei den Imagines lediglich einen sehr geringen Effekt.

Diese deutlich geringeren Sterberaten bei vergleichbaren Kühlphasen- und Kühlphasenverlängerungen bei den weiblichen Imagines gegenüber den Larven kann mit einer geringeren Anzahl an aktiven biochemischen Prozessen innerhalb des Imaginalstadiums erklärt werden. So weisen fertig entwickelte Lebensstadien von Insekten gegenüber den Wachstums- bzw. Entwicklungsphasen eine deutlich verringerte Stoffwechselrate des Grundumsatzes auf (Gewecke 1995). Bei Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes laufen manche biochemischen Prozesse stark verlangsamt ab, andere stoppen vollständig. Dadurch kommen verbundene Reaktionen aus der Balance und letztendlich kommt es zur Schädigung des Organismus (Howe 1967; Ratte 1985). Die ruhenden Weibchen innerhalb der Kühlphasen des Versuches benötigten lediglich die grundlegenden biochemischen Prozesse der Lebenserhaltung, wodurch eine Schädigung minimal gehalten wurde.

Trotz dieser recht geringen Schädigung ist mit zunehmenden Kühlphasenlängen auch eine Zunahme des schädlichen Einflusses mit entsprechenden Auswirkungen zu erwarten. Jedoch scheint bei einer Temperatur von 7 °C der Anstieg der Sterberate bei einer Kühlphasenverlängerung von 96 h auf 192 h etwas zu groß bzw. zu abrupt auszufallen.

Sehr wahrscheinlich ist dies eher auf ein Verhungern oder Verdursten der Imagines zurückzuführen. Sowohl bei 1 °C als auch 7 °C konnten keine aktiven Bewegungen der Weibchen innerhalb der Versuchsdosen registriert werden. Es ist daher davon auszugehen, dass keines der Tiere auf diesen beiden Temperaturstufen in der Lage war, Wasser oder Zuckernahrung aufzunehmen. Vor allem die Zuckernahrungsquelle war auf einen kleinen Bereich im oberen Teil der Schlupfdose beschränkt und wäre ohne Umherlaufen nicht erreichbar gewesen. Das Hauptnahrungsmittel von adulten Stechmücken ist jedoch Pflanzenzucker, welchen sie hauptsächlich aus Blütennektar, verletzten Früchten und Honigtau beziehen (Clements 1992). Ohne Zuckerversorgung fiel in Laborversuchen die Überlebensrate stark ab (Jahangir et al. 2003; Braks et al. 2006). Bei 25 °C starb ohne Zuckerversorgung die Hälfte der Weibchen nach ca. sechs Tagen (Mogi et al. 1996). Ohne Wasser überlebte sogar keines der Tiere länger als vier Tage.

In der Literatur finden sich keine Angaben zur Wirkung von kurzzeitigen Kältephasen auf Imagines von *Ae. albopictus*. Die in der Literatur gefundenen Sterberaten beziehen sich lediglich auf konstante Temperaturen im Temperaturbereich mit einem möglichen Aktivitätsmuster der Art, wobei mit sinkenden konstanten Temperaturen die Lebenserwartung der Imagines zunimmt (Alto und Juliano 2001). So nahm der ermittelte LT₅₀-Wert bei *Ae. albopictus*-Weibchen von 38,2 Tagen bei 26,5 °C auf 56,4 Tage bei 15,5 °C zu (Hylton 1969). Keine signifikant unterschiedliche Mortalitätsrate der Imagines zwischen den Temperaturen 22 °C, 24 °C und 26 °C konnten Alto und Juliano (2001) feststellen, wobei die Trennschärfe der gewählten Temperaturabstände recht gering erscheint. Dass die Sterberate der Weibchen mit abnehmenden Temperaturen ebenfalls abnimmt, lässt sich in den eigenen Versuchen höchstens erahnen. Der gefundene Unterschied könnte aber aufgrund des gewählten kurzen Kontrollzeitraumes von 240 h noch zu gering ausfallen. Auch erschwert in dem hier vorliegenden Versuch die meist große Standardabweichung eine statistische Auswertung. Ursache hierfür ist hauptsächlich die doch recht geringe Anzahl von lediglich zehn Weibchen je Schlupfdose, um einen negativen Effekt durch Überbesatz zu vermeiden. Die Schlupfdosen fielen mit einem Durchmesser von 9,6 cm und einer verfügbaren Höhe von 5 cm recht klein aus. Alle in der Literatur gefundenen Gefäße bei gleichem Versuchsansatz waren deutlich größer (Helleck et al. 1993; Jahangir et al. 2003; Delatte et al. 2009).

Eventuell könnte dies auch die im Vergleich zur Literatur deutlich erhöht erscheinende Sterberate des Standardwertes (16,7 %) erklären. So starben im selben Zeitraum bei ähnlicher Temperatur nur 2 % der Weibchen (Jahangir et al. 2003). Ähnlich niedrig lag

die Mortalitätsrate von 5 % nach 14 Tagen bei (Hien 1976a). Dieser Autor untersuchte jedoch die Sterberate bei geschlechtlich gemischten Versuchsansätzen. Es ist bekannt, dass die Lebenserwartung verpaarter Weibchen höher als die von unverpaarten ist (Liles und Delong 1960).

Ein direkter Übertrag der ermittelten Sterberaten auf Freilandbedingungen ist schwer möglich. So wurde in Laborversuchen mehrfach nachgewiesen, dass blutgefütterte Weibchen gegenüber ungefügterten deutlich länger leben (Gubler 1970; Helleck et al. 1993). Die Weibchen des hier vorliegenden Versuches wurden lediglich mit einer 10%igen Zuckerlösung und Wasser versorgt. Auch war die Bewegungsfreiheit der Versuchstiere deutlich eingeschränkt. So waren größere Flugaktivitäten nahezu ausgeschlossen. Lediglich bei einer Temperatur von 13 °C könnten das verringerte Aktivitätsmuster und der reduzierte Energieverbrauch der Weibchen im Labor und unter Freilandbedingungen vergleichbar sein.

Trotzdem zeigt dieser Versuch deutlich, dass der unterschiedliche Einfluss konstanter Temperaturbedingungen im Bereich von 13 °C bis 25 °C zu gering ist, um in dem zwar kurzen, aber populationsökologisch immens wichtigen Zeitraum bis zur ersten Eiablage deutlich unterschiedliche Sterberaten bei ruhenden Weibchen hervorzurufen. Außerdem wirken sich selbst Temperaturen leicht oberhalb des Gefrierpunktes erst nach deutlich längeren Kältephasen auf die Lebenserwartung der Weibchen von *Ae. albopictus* aus.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4.2 Versuch I2 – Dauer der Oogenese bei verschiedenen Temperaturen

Sterberaten

Ein Teil des Versuches I2 war Bestandteil einer vom Autor der vorliegenden Arbeit mitbetreuten Diplomarbeit der Universität Heidelberg (Mergarten 2009). Ein Ziel dieser Diplomarbeit war es, den unterschiedlichen Einfluss der Temperatur auf die Eiablageaktivität zu ermitteln. Die Kühlzeiten wurden daher so gelegt, dass die erwarteten ersten Eiablagen der einzelnen Ansätze zu gleicher Tageszeit erfolgen würden. Diese sind daher selbst innerhalb einer Temperaturstufe recht unterschiedlich, was einen Vergleich der ermittelten Sterberaten der Weibchen erschwert. Die Berechnung einer Kühlphasendauer bei der durchschnittlich die Hälfte der Tiere verstirbt (LT_{50}), war ebenfalls nicht möglich.

Trotzdem zeigen die Ergebnisse deutlich, dass die Temperatur während der Oogenese und Vitellogenese einen starken Einfluss auf die anschließende Lebensdauer der Weibchen hat. Dabei waren erwartungsgemäß vor allem Temperaturen leicht oberhalb des Gefrierpunktes am schädlichsten. Dass eine Temperatur von 7 °C dabei höhere Sterberaten als eine Temperatur von 1 °C verursachte, dürfte eindeutig auf die unterschiedliche Dauer der jeweiligen Kühlphasen zurückzuführen sein. Etwas hoch erscheinen die Sterberaten bei einer Temperatur von 19 °C und den Ansätzen mit temporären Kühlphasen. Diese Sterberaten lagen teilweise deutlich höher als die Sterberaten der Weibchen bei kompletter Kühlphase und gleicher Temperatur. Eine Erklärung hierfür könnte eine größere Belastung der Weibchen durch die wechselnden Temperaturen sein. Jedoch dürfte ein solch negativer Effekt durch einen Temperaturunterschied von 6 °C in einem als günstig einzuschätzenden Temperaturbereich nicht zu erwarten sein. Dass ein insgesamt schädlicher Einfluss durch das Umsetzen der vollgesogenen Weibchen zu einer Streuung der Einzelwerte führt, scheint anhand des Standardwertes eher ausgeschlossen. Dieser lag mit 13,3 % am niedrigsten von allen Ansätzen.

Die Ergebnisse der Temperaturstufen 7 °C und 13 °C deuten darauf hin, dass der Zeitpunkt des Kühlphasenbeginns nach der Blutmahlzeit ebenfalls einen Einfluss auf die Sterberate der Weibchen haben könnte. Hier war bei frühestem Kältephasenbeginn der Anteil verstorbener Weibchen zum Ende der Eiablageperiode am geringsten, trotz meist verhältnismäßig längerer Kühlzeiten. Sehr deutlich war dieser Unterschied auch bei 7 °C direkt nach der Kühlphase. Hingegen schienen bei 1 °C die Sterberaten aller Ansätze mit unterschiedlichem Kühlphasenbeginn trotz gleicher Kühlphasenlänge sehr ähnlich. Die bei dieser Temperatur in die Mortalitätsrate mit eingerechneten „dauerhaft flugunfähigen“ Weibchen könnten jedoch eine gewisse Unsicherheit in der Berechnung bedeuten. Trotzdem ist diese Beobachtung bemerkenswert. Ein gewisser Teil der Weibchen, welche erst nach ein bis zwei Tagen die Flugfähigkeit wieder erlangten, dürfte unter Freilandbedingungen leicht Beute von Fressfeinden werden und ist ebenfalls noch zur tatsächlichen Sterberate hinzuzurechnen. Inwieweit diese Flugunfähigkeit mit der zuvor erfolgten Blutmahlzeit zusammenhängt, ist unsicher. Die lediglich mit Zuckernahrung versorgten Weibchen in Versuch II dieser Arbeit wurden nicht genauer auf ihre Flugtauglichkeit überprüft. Diese waren jedoch insgesamt im Vergleich zu den mit Blut gefütterten Weibchen dieses Versuches deutlich unempfindlicher. So starben aufgrund einer 6-stündigen Kühlphase von 1 °C in diesem Versuch zwischen 35,5 % und 46,4 % der Weibchen mit Blutmahlzeit bis zum Ende der Eiablageperiode bei 25 °C.

Bei den Weibchen in Versuch II hatte eine vierfache Kühlphasenlänge bei derselben Temperatur lediglich eine Sterberate von 20,5 % zur Folge, obwohl diese verhältnismäßig später, erst nach 240 h bei 25 °C, ermittelt wurde. Bei Temperaturen unterhalb des Entwicklungsnullpunktes laufen manche biochemischen Prozesse stark verlangsamt ab, andere stoppen vollständig. Durch die unbalancierten biochemischen Reaktionen kommt es zur Akkumulation von schädlichen Stoffwechselzwischenprodukten und letztendlich zur Schädigung des Organismus (Howe 1967; Ratte 1985). Scheinbar führten im vorliegenden Versuch die zusätzlichen stoffwechselphysiologischen und energiezehrenden Vorgänge der Oogenese und Vitellogenese (Gewecke 1995) zu einer höheren Belastung des weiblichen Stechmückenorganismus während der Kältephasen. Die ruhenden Weibchen innerhalb der Kühlphasen in Versuch II benötigten lediglich die grundlegenden biochemischen Prozesse der Lebenserhaltung, wodurch eine Schädigung deutlich geringer ausfiel. Unter Freilandbedingungen dürften die Lebensabschnitte der Weibchen ohne Blutmahlzeit bzw. ohne laufende oogenetische Prozesse eher kurz ausfallen. So stachen Weibchen von *Ae. aegypti* direkt nach der Eiablage oder hatten teilweise schon kurz zuvor wieder Blut aufgenommen (Christophers 1960).

Zeitraum von Blutaufnahme bis Eiablage

Die Temperatur hatte einen eindeutigen Einfluss auf den Zeitraum von der Blutmahlzeit der Weibchen bis zur ersten registrierten Eiablage. Würde eine Ablage der ersten Eier kurz nach der Ausreifung der Oocyten erfolgen, könnte man die ermittelten Entwicklungsraten den biochemischen Prozessen der Oogenese und Vitellogenese zuschreiben. Die mit kühleren Temperaturen zunehmende Ausdehnung der Eiablagephase zeigt jedoch deutlich, dass die Temperatur ebenfalls die Bereitschaft der Weibchen zur Eiablage beeinflusst. Zwar zeigt *Ae. albopictus* eine von diurnaler Rhythmik abhängige Eiablageaktivität (Abu Hassan et al. 1996; Mergarten 2009), jedoch waren die registrierten Unterschiede größer als durch eine solche Fehlerquelle zu erwarten wäre. Auch der Vergleich mit der Literatur deutet auf eine etwas verzögerte Eiablage nach dem Ausreifen der Oocyten hin. So waren diese bei einer Temperatur von 17 °C bei *Ae. albopictus* nach etwa sechs Tagen bzw. 144 h ausgereift (Briegel und Timmermann 2001). Bei *Ae. aegypti* dauerte diese Zeitspanne bei gleicher Temperatur mit 150 h annähernd gleich lang (Briegel et al. 2003). Zwischen diesen beiden Literaturdaten lag mit 146,7 h die ermittelte Zeitspanne bis zur ersten Eiablage im vorliegenden Versuch. Jedoch betrug hier die Temperatur 19 °C, so dass eine kürzere Zeitspanne zu erwarten gewesen wäre.

Noch auffälliger ist dieser Zeitunterschied von Oocytenausreifung und erster Eiablage bei niedrigeren Temperaturen. Während bei 12 °C die ersten Oocyten nach etwa 240 h ausgereift waren (Briegel und Timmermann 2001), erfolgte die erste Eiablage bei 13 °C im vorliegenden Versuch erst nach 384 h. So konnte auch bei dieser Temperatur die größte Zeitspanne zwischen der ersten registrierten Eiablage und dem Zeitpunkt, zu dem 50 % der insgesamt abgelegten Eier registriert wurden, ermittelt werden. Sehr überraschend ist, dass derselbe Zeitraum bei einer Temperatur von 19 °C nur unwesentlich geringer ausfällt und zehnmal länger als bei einer Temperatur von 25 °C dauerte. Diese stark ausgedehnte Eiablagephase bei 19 °C ist sicher nicht ausschließlich auf eine größere Streuung der Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Individuen zurückzuführen, wie sie in dieser Arbeit mehrfach bei kühleren Temperaturen nachgewiesen werden konnte. Dass die Bereitschaft der Weibchen zur Eiablage bei sehr kühlen Temperaturen stark beeinträchtigt ist, konnte schon in Versuch I4 aufgezeigt werden. Dass dieses Verhalten ebenfalls bei einer verhältnismäßig „milden“ Temperatur von 19 °C so stark ausgeprägt ist, ist überraschend.

Aufgrund dieser verzögerten Eiablage dürfte der errechnete untere Entwicklungsnullpunkt von 11,0 °C nicht ausschließlich den biochemischen Prozessen der Oogenese und Vitellogenese zuzuordnen sein und tatsächlich tiefer liegen. So konnte Mergarten (2009) rein rechnerisch eine mögliche Oocytenentwicklung bei einer Temperatur von 7 °C nachweisen und berechnete einen theoretischen unteren Entwicklungsnullpunkt von 4,1 °C. Hingegen lag bei *Ae. aegypti* der berechnete untere Entwicklungsnullpunkt der Oogenese mit 10–12 °C im Bereich der eigenen Ergebnisse (Briegel et al. 2003).

Fertilität

Das Hauptaugenmerk dieses Versuches lag auf der Ermittlung des Einflusses verschiedener Temperaturregime während der Oogenese und Vitellogenese auf die Eiablageaktivitäten von *Ae. albopictus*. Durch den entsprechenden Versuchsaufbau im 2-Stunden-Rhythmus fiel über einen längeren Zeitraum eine größere Menge an Eiablagestäbchen zur Auswertung an. Dadurch war es zum einen nicht möglich, alle aus den Boxen entnommenen Eiablagestäbchen gleich zu behandeln und zum anderen diese über einen längeren Zeitraum komplett befeuchtet zu halten. So wurden die Eiablagestäbchen zwischen 2 h und 36 h nach der Entnahme aus den Eiablageboxen umgelagert. Zwar wiesen die Holzstäbchen durch die hohe Luftfeuchte der abgeschlossenen Lagerboxen eine recht lange Restfeuchte auf, wie Daten des Standards zeigen, reichte dies jedoch nicht

immer für eine optimale embryonale Entwicklung aus. So wird bei *Ae. aegypti* erst nach 16 h bis 24 h nach der Eiablage vom Embryo die Serosa unterhalb des Chorions gebildet (Clements 1992). Diese häutige Serosa ist mit einer Art Wachsschicht imprägniert, welche sehr wahrscheinlich den Wasserverlust reduziert. So verzeichnete (Rezende et al. 2008) einen abrupten Erwerb der Austrocknungsresistenz von *Ae. aegypti*-Eiern nach der Ausbildung der Serosa. Daher kollabieren Stechmückeneier und trocknen aus, wenn sie nach der Eiablage nicht ausreichend feucht gehalten werden. Werden diese kollabierten Eier anschließend gebleicht, schwellen sie an und platzen teilweise (Christophers 1960). Beide Varianten wurden öfters bei allen Versuchsgruppen gefunden, was verdeutlicht, dass die Lagerbedingungen nicht immer optimal für eine embryonale Entwicklung waren.

Dass trotz dieser methodischen Ungenauigkeit bei mehreren Versuchsansätzen ein signifikanter Unterschied zum Standard festgestellt werden konnte, verdeutlicht den starken Einfluss der Temperaturen während der Oogenese auf die Fertilität der Weibchen. Die genauere Beurteilung der Befruchtungsraten dieses Versuches erfolgt in der Diskussion von Versuch I3.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4.3 Versuch I3 – Fruchtbarkeit und Fertilität bei konstantem und kurzzeitigem Temperatureinfluss während der Oogenese

Fruchtbarkeit

Die Temperatur ist einer von mehreren Faktoren, welche die Gesamtanzahl der von Insekten abgelegten Eier beeinflussen (Andrewartha 1970; Ratte 1985). So bewirken kühlere Temperaturen bei Stechmücken ein langsames Larvenwachstum mit daraus resultierenden größeren Larven, Puppen und letztendlich größeren Adulten (Lord 1998; Briegel und Timmermann 2001). Da die Anzahl abgelegter Eier mit der Körpergröße der Weibchen positiv korreliert (Blackmore und Lord 2000), wird sie indirekt über die Temperatur während der Larvenentwicklung beeinflusst. In diesem Versuch konnte ein direkter Einfluss der Temperatur auf die Fruchtbarkeit und die Fertilität von *Ae. albopictus* nachgewiesen werden.

Eine Temperatur von 13 °C während der ersten 288 h der Oogenese ergab ein gegenüber dem Standard (25 °C) statistisch geringeres Verhältnis von der Anzahl abgelegter Eier zu zuvor aufgenommenen Blutmenge. Der Wert der mittleren Temperaturstufe

19 °C lag scheinbar optimal zwischen den beiden Werten von 13 °C und 25 °C. Die Statistik ergab jedoch keinen signifikanten Unterschied zum Standard. Dies könnte aber durchaus an der größeren Schwankung der Anzahl an abgelegten Eiern liegen. So bemängelten auch Blackmore und Lord (2000) eine schwache statistische Aussagekraft ihrer Eiablageversuche aufgrund der teilweise recht geringen Eiablagemengen einzelner Weibchen. Auch ergaben Beobachtungen des eigenen Klimazuchtstammes (18 °C) eine „gefühlte“ geringe Eiablagemenge gegenüber dem Standardzuchtstamm (25 °C). Andererseits konnten Delatte et al. (2009) ebenfalls bei *Ae. albopictus* keinen signifikanten Unterschied der Anzahl abgelegter Eier zwischen den Temperaturen 20 °C, 25 °C, 30 °C und 35 °C feststellen. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiablagemenge scheint daher nur mit Annäherung an das untere Temperaturlimit statistisch registrierbare Ausmaße anzunehmen. So war auch bei einer Temperatur von 13 °C die Fruchtbarkeit der Ypsiloneule (*Agrotis ipsilon*) gegenüber 20 °C und 27 °C verringert (Archer et al. 1980).

Das von Stechmückenweibchen aufgenommene Blut wird prinzipiell für die Eiproduktion verwendet, wobei es scheinbar auch als Energiequelle genutzt werden kann (Briegel 1985). So legten Stechmückenweibchen mehr Eier, wenn ihnen zusätzlich zur Blutmahlzeit Zucker als Energielieferant zur Verfügung gestellt wurde (Clements 1992). Anhand des Sauerstoffverbrauches der embryonalen Entwicklung von Insekteneiern konnte nachgewiesen werden, dass bei niedrigeren Temperaturen mehr Energie für die komplette Entwicklung benötigt wird (Howe 1967). Würde dies auch für die Oogenese zutreffen, könnte ein höherer Energiebedarf bei 13 °C durch die Proteine der Blutmahlzeit gedeckt werden. Protein ist jedoch der einzig wichtige Blutinhaltsstoff für die Eiproduktion (Clements 1992). Andererseits stand den Tieren während der Kühlphase ständig eine 10%ige Zuckerlösung zur Verfügung. Inwieweit diese von den blutgesättigten Weibchen genutzt wurde, ist unklar. Eine Kombination aus erhöhtem Energieverbrauch und einer nicht erfolgten Zuckernahrungsaufnahme aufgrund kühlerer Temperaturen könnte die signifikant geringere Eiproduktion bei 13 °C erklären. Jedoch waren selbst bei dieser kühlen Temperatur die Weibchen agil, eine nicht erfolgte Zuckeraufnahme aufgrund völliger Immobilisierung kann daher ausgeschlossen werden.

Alle Versuchsgruppen mit einem kurzen 24-stündigen Einfluss von 7 °C waren nicht signifikant vom Standard verschieden. Eine Kühlphase von lediglich 24 h ist auch sicherlich nicht ausreichend, um über einen höheren Energieverbrauch die Eizahl signifikant zu beeinflussen. Die Gruppe, welche der 7 °C-Kühlphase erst 48 h nach der Blut-

mahlzeit ausgesetzt wurde, wies ein sehr geringes Ei-Blut-Verhältnis auf. Dieses lag im Bereich des 13 °C-Wertes, war aber aufgrund der hohen Standardabweichung nicht signifikant vom Standard verschieden. Diese eigentlich geringe Eizahl mit höherer Standardabweichung könnte ein Hinweis auf eine teilweise Schädigung und anschließende Lyse einiger heranreifender Oocyten sein. In anderen Versuchen dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass es schon bei einer Temperatur von 13 °C zu einer Schädigung verschiedener Entwicklungsstadien von *Ae. albopictus* kommen kann. Vor allem in der frühen Entwicklungsphase ist eine Lyse fehlgebildeter Oocyten sehr wahrscheinlich.

Ebenso ist denkbar, dass abgestorbene und trotzdem abgelegte Eier nicht registriert wurden. Innerhalb weniger Stunden nach der Eiablage beginnen sich Stechmückeneier aufgrund der Sklerotisierung des Chorions zu verdunkeln (Clements 1992). Bei *Ae. aegypti* konnten permanent weiße Eier vereinzelt festgestellt werden (Christophers 1960), welche der Autor als unausgereift und zu früh abgelegt einstufte. Sehr vereinzelt und eher zufällig wurden bei der Auswertung dieses Versuches nahezu durchsichtige Eier auf den Eiablagestäbchen gefunden. Dies könnten solche frühzeitig abgestorbenen und trotzdem abgelegten Eier gewesen sein. Waren hiervon weitere auf der Wasseroberfläche oder an der Becherinnenwand abgelegt worden, wurden diese mit hoher Wahrscheinlichkeit übersehen. Auch in Versuch I2 dieser Arbeit wurden mehrere weißliche Eier nach einer kompletten Oogenese bei 13 °C auf den Eiablagestäbchen gefunden.

Da die Fruchtbarkeit von Stechmückenweibchen von vielen Faktoren abhängt, ist bei ihrer Ermittlung die Anzahl der möglichen Fehlerquellen ebenfalls nicht gering.

Jedoch konnte durch Gleichbehandlung aller Versuchstiere vom Larvenschlupf bis zur Eiablage ein unterschiedlicher Einfluss der meisten dieser Faktoren minimiert oder ganz ausgeschlossen werden. Das betrifft vor allem die Aufzuchttemperatur und Ernährung der Larven (Blackmore und Lord 2000), den Blutwirt (Briegel 1985; Morrison et al. 1999), die Zuckerversorgung (Foster et al. 1989; Clements 1992) der Adulten, das Alter (Hien 1976a; Briegel 2003) und den Paarungsstatus (Blackmore und Lord 2000) der Weibchen sowie die Anzahl der Eiablagezyklen (Gubler 1970).

Die Körpergröße der Weibchen ist ebenfalls positiv mit der Eiablagemenge korreliert (Hien 1976a). Trotz optimaler Aufzuchtbedingungen der Larven in diesem Versuch mit ausreichender Futterversorgung kam es letztendlich zu unterschiedlich großen Weibchen. Zusätzlich zur optimalen Aufzucht wurden alle Weibchen gleichzeitig aus einem Zeitraum der mittleren Larvenverpuppung aus der Standardzucht entnommen. Augenscheinlich überdurchschnittlich zu groß oder zu klein wirkende Weibchen wurden vor

der Blutfütterung aussortiert. So betrug die durchschnittliche Körpermasse aller verwendeten Weibchen 1,6 mg und wies eine recht geringe Standardabweichung von $\pm 0,3$ mg auf. Mit $\pm 0,6$ mg war die Standardabweichung der von Hien (1976a) untersuchten Weibchen doppelt so groß. Obwohl ebenfalls bei 25 °C herangezogen, fiel die durchschnittliche Körpermasse der Versuchstiere bei Hien (1976a) mit durchschnittlich 2,0 mg ebenfalls größer aus. Jedoch stand diesen bis kurz vor dem Wiegen eine Wasserquelle zur Verfügung.

Wie viele Untersuchungen bestätigen, hat das Volumen der Blutmahlzeit den größten Einfluss auf die insgesamt abgelegte Anzahl an Eiern. So nimmt mit zunehmender Blutmahlzeitgröße die Eiablagemenge ebenfalls zu (Hien 1976a; Clements 1992; Klowden und Chambers 1992; Blackmore und Lord 2000). Hierbei kommt es allerdings zu dem Phänomen, dass mit größerem Blutvolumen die Zunahme an abgelegten Eiern geringer ausfällt (Klowden und Chambers 1992). Dieser Umstand könnte in diesem Versuch vermutlich auch zu den größten fehlerhaften Abweichungen geführt haben. Eine Beseitigung dieser Fehlerquelle wäre nur durch Gruppieren von Weibchen mit gleicher Blutmenge möglich gewesen. Um eine ausreichend große Stichprobengröße der einzelnen Gruppen bilden zu können, hätte dies jedoch eine sehr große Anzahl an vollgesogenen und gewogenen Weibchen erfordert. Dies war aufgrund der Rahmenbedingungen dieser Arbeit nicht möglich. Jedoch wurde darauf geachtet, Weibchen mit unterschiedlichen Blutmengen gleichmäßig über die Versuchsgruppen zu verteilen.

Eine weitere mögliche Fehlerquelle ergibt sich durch die Art der Auswertung. Zwar kann die Fruchtbarkeit indirekt anhand der Anzahl abgelegter Eier ermittelt werden, aber die tatsächliche Anzahl der Ovariolen ist sehr wahrscheinlich größer (Clements 1992). So ist auch bekannt, dass Stechmückenweibchen einen Teil der Eier eines Eiablagezyklus bei z. B. nicht ausreichenden Eiablagemöglichkeiten zurückhalten können (Christophers 1960). Daher ermittelten andere Autoren die Anzahl der gebildeten Eier durch Präparation der Weibchen nach vollendeter Oogenese (Klowden und Chambers 1992). Da im vorliegenden Versuch anhand des Anteils befruchteter Eier zusätzliche Informationen zur Fertilität gewonnen werden sollten, wurde die Fruchtbarkeit lediglich über die Gelegegröße bestimmt. Während der Eiablagephase erfolgte einmal täglich eine Kontrolle auf tote Weibchen und einen ausreichenden Wasserstand der Eiablagedosen. Boxen, in denen die Tiere innerhalb von zehn Tagen nach Besatz verstarben, wurden aussortiert. Bei Laborversuchen war die Eiablageaktivität von *Ae. albopictus* innerhalb von sieben Tagen nahezu komplett beendet (Mergarten 2009). So wurde nur

die Eiablage von Weibchen mit einer theoretisch vollständigen Eiablage ausgewertet. Trotzdem kann nicht ausgeschlossen werden, dass die geringere Ei-Anzahl pro mg Blutmenge bei 13 °C auf zwar fertig entwickelte, aber nicht abgelegte Eier zurückzuführen ist. Wenn auch nur in geringer Stückzahl, so wurden bei 21 % der in Käfigen gehaltenen *Ae. aegypti*-Weibchen nach einer abgeschlossenen Eiablage nicht abgelegte, aber fertig entwickelte Eier im Eileiter gefunden (Christophers 1960). Die ungünstigen Bedingungen der vorangegangenen Kühlphase könnte den späteren Anteil an nicht abgelegten Eiern trotz späterer Standardtemperatur während der Eiablage erhöhen. Würden diese zurückgehaltenen Eier beim nächsten Eiablagezyklus zusätzlich mit abgelegt werden, würde dies einen abgeschwächten, negativen demographischen Einfluss bei 13 °C bedeuten. Die geringere Fruchtbarkeit müsste dann aus einer Kombination der Anzahl zurückgehaltener Eier und der Sterberate der Weibchen zwischen erstem und zweitem Eiablagezyklus berechnet werden.

Fertilität

Die Anzahl gebildeter Gameten bzw. indirekt die Anzahl abgelegter Eier ist ein Maß für die Fruchtbarkeit von Stechmücken. Sie entspricht dem Reproduktionspotential eines Weibchens (Clements 1992). Hingegen ist die Fertilität die tatsächliche Reproduktionsperformance, welche sich in der Anzahl gebildeter lebensfähiger Nachkommen ausdrückt (Southwood 1968).

In diesem Versuch konnte nachgewiesen werden, dass verschiedene Temperaturen während der Oogenese einen signifikanten Einfluss auf die Fertilität von *Ae. albopictus* hatten. Bei einem anfänglichen Temperatureinfluss von 13 °C für 288 h am Anfang der Oogenese blieb fast jedes fünfte Ei unbefruchtet, obwohl die Eiablage bei 25 °C erfolgte. Ebenfalls einen Anteil von rund 20 % unbefruchteten Eiern wies die Versuchsgruppe auf, welche 48 h nach der Blutmahlzeit einer 7 °C-Kühlphase für 24 h ausgesetzt war. Wurden die Weibchen 24 h oder direkt nach der Blutmahlzeit dieser Temperatur ausgesetzt, lag die Befruchtungsrate nur geringfügig unterhalb des Standardwertes. Anhand der erhöhten Standardabweichung ist aber ersichtlich, dass einige Weibchen einen erhöhten Anteil unbefruchteter Eier abgelegt hatten.

In Versuch I2 dieser Arbeit wurde ebenfalls der Einfluss der Temperatur während der Oogenese auf die Fertilität von *Ae. albopictus* untersucht. Die dort gewonnenen Ergebnisse bestätigen die Ergebnisse aus dem hier vorliegenden Versuch I3.

So ist auch in Versuch I2 zu erkennen, dass ein kurzzeitiger Temperaturabfall auf 7 °C vor allem zum Ende der Oogenese die Befruchtungsrate der abgelegten Eier negativ

beeinflusst. Ähnlich fiel auch in Versuch I2 in den ersten beiden Dritteln der Ei-Entwicklung der Temperatureinfluss geringer aus, liegt aber trotzdem unterhalb des Standardwertes. Ergebnisse der Temperaturstufe 1 °C in Versuch I2 bestätigen diesen Trend. Ebenfalls war die Fertilität bei einer kompletten Oogenese bei 13 °C stark reduziert. Eine relativ kurze Kühlphase von je 48 h und 16 h bei 13 °C hatte in Versuch I2 jedoch keinen negativen Effekt.

Verantwortlich für den Anteil unbefruchteter Eier in diesem Versuch müssen Schädigungen während der Entwicklung der Eier sein. Stechmückeneier werden erst bei der Eiablage befruchtet (Clements 1992). Diese erfolgte in diesem Versuch frühestens nach einer einstündigen Akklimatisierungsphase unter Standardbedingungen bei 25 °C. Bei *Ae. aegypti* schlüpfen nach kompletter Oogenese bei 12 °C aus nur 18 % der abgelegten Eier Larven (Briegel et al. 2003). Die Eiablage erfolgte hier auch bei einer Temperatur von 12 °C. Dass die Temperatur während der Eiablage jedoch ebenfalls einen Einfluss auf die Befruchtungsraten hat, konnte in Versuch I4 dieser Arbeit gezeigt werden. Dadurch kann der sehr geringe Anteil von nur 41,7 % befruchteten Eiern bei einer Temperatur von 13 °C während der kompletten Oogenese im vorliegenden Versuch zu erklären sein. Hier erfolgte die Eiablage innerhalb der Kühlphase.

Die Paarung erfolgte unter Standardbedingungen vor Kühlphasenbeginn. Die übertragenen Spermien, welche bis zur Eiablage innerhalb des Weibchen gespeichert werden (Clements 1992), waren ebenfalls der Kühlphase ausgesetzt. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, dass eine Schädigung der Spermien für den Anteil unbefruchteter Eier verantwortlich ist. Eine thermale Schädigung ist sicherlich bei den empfindlichen Entwicklungsprozessen der Oogenese bzw. Vitellogenese wahrscheinlicher als bei den fertig entwickelten Spermien. Hierfür sprechen auch die unterschiedlichen Befruchtungsraten bei gleicher Temperatur und gleicher Kühlphasenlänge, aber unterschiedlichem Zeitpunkt nach der Blutmahlzeit. Die Befruchtungsraten waren, wie erwähnt, in Versuch I2 und I3 bei spätestem Kühlphasenbeginn am größten. Da von einem gleichen Entwicklungszustand der im Weibchen zwischengelagerten Spermien auszugehen ist, hätte bei einer thermalen Schädigung der Spermien die Befruchtungsraten aller drei Ansätze ähnlich stark beeinflusst sein müssen.

Der hohe Anteil unbefruchteter Eier in der Gruppe mit einem Kühlphasenbeginn 48 h nach der Blutmahlzeit könnte auf eine Fehlbildung des Endochorions zurückzuführen sein. Laut Briegel et al. (2003) beginnt sich bei *Ae. aegypti* bei 27 °C zwischen 42 h und 48 h nach Blutmahlzeit das Chorion zu bilden. Bei 24 °C ist nach etwa 54 h das Endochorion nahezu geschlossen (Clements 1992). Eine Schädigung dieser Chorionbildung könnte zum Verschluss der Mikropyle führen. Dies ist eine kleine Pore im Endo-

chorion am vorderen Ende des Eis, durch welche das Spermium bei der Ovulation eindringt (Clements 1992).

Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass bei kühleren klimatischen Bedingungen, wie sie an der nördlichen Ausbreitungsgrenze zu erwarten sind, der Reproduktionserfolg von *Ae. albopictus* beeinträchtigt werden kann. Vor allem am Ende der Reproduktionsperiode sind längere Kältephasen mit maximal 13 °C während der Oogenese durchaus möglich. So ist nach einer Phase von etwa elf Tagen mit einer Maximaltemperatur von 13 °C der Anteil der abgelegten Eier um mindestens 30 % geringer als nach einer kompletten Oogenese bei 25 °C. Zusätzlich wären noch fast 1/5 dieser Eier unbefruchtet. Eine 24-stündige Kältephase von nur 7 °C im letzten Drittel der Oogenese hätte ähnliche Auswirkungen. Außerdem ist zu erwarten, dass die im Labor gewonnenen Daten unter Freilandbedingungen verstärkt würden. So ist im Freiland eine 10%ige Zuckerlösung sicherlich nicht ständig zur freien Verfügung, um den vermuteten gesteigerten Energiebedarf bei kühleren Temperaturen auszugleichen. Da verschiedene Aktivitätsmuster einen unterschiedlichen Energieverbrauch hervorrufen (Blackmore und Lord 2000), ist im Freiland ebenfalls mit einem höheren Energieverbrauch zu rechnen. Die im Labor verwendeten etwa 10 cm großen Versuchsdosen ließen nur ein geringes Aktivitätsmuster zu. Auch die Ernährung der Larven, welche die Grundlage für die spätere Eiablage bildet (Blackmore und Lord 2000), fand im Labor unter optimalen Bedingungen statt, welche im Freiland äußerst selten zu finden sein dürften. So mussten 40 % von im Freiland gefangenen *Ae. aegypti*-Weibchen ein zweite Blutmahlzeit aufnehmen, bevor sie Eier legen konnten (Clements 1992).

Unbefruchtete Weibchen

Zur Absicherung der Ergebnisse der beiden Versuche I5 und I6 wurde in dem hier vorliegenden Versuch zusätzlich die Eiablage von unbefruchteten Weibchen untersucht. So ist von *Ae. aegypti* bekannt, dass unbefruchtete Weibchen weniger Eier als befruchtete Weibchen legen (Christophers 1960; Hiss und Fuchs 1972). Dahingegen konnte Klowden (1993) bei seinen Untersuchungen zum Eiablageverhalten von *Ae. albopictus* keinen Unterschied bei der Anzahl entwickelter Eier pro Blutmenge zwischen befruchteten und unbefruchteten Weibchen finden. Dieser Autor ermittelte aber die Fruchtbarkeit durch Präparation der Weibchen zwei Tage nach der Blutmahlzeit. Dass im vorliegenden Versuch lediglich die Anzahl abgelegter Eier ermittelt wurde,

könnte die abweichenden Ergebnisse zu Klowden (1993) erklären. Zwar lag bei drei unbefruchteten Weibchen das Verhältnis zwischen Eizahl und aufgenommener Blutmenge sogar leicht über dem Durchschnittswert der befruchteten Weibchen, das durchschnittliche Verhältnis von aufgenommener Blutmenge zur Anzahl abgelegter Eier war jedoch fast um die Hälfte geringer und signifikant zu dem der befruchteten Standardweibchen verschieden. Bei zwei unbefruchteten Weibchen konnten sogar nur insgesamt drei abgelegte Eier festgestellt werden. Bei vier weiteren Tieren war die Gesamtzahl der abgelegten Eier mit 15, zweimal 16 und 18 Stück ebenfalls sehr gering.

Die Größe der aufgenommenen Blutmenge von befruchteten und unbefruchteten Weibchen war trotz gleicher Handhabung und Nahrungsversorgung verschieden. Durchschnittlich nahmen befruchtete Weibchen eine Blutmenge von 3,4 mg Blut pro Weibchen auf. Die unbefruchteten Weibchen dieses Versuchs kamen nur auf eine durchschnittliche Blutmenge von 1,9 mg. Noch deutlicher wird der Unterschied beim Verhältnis zwischen Blutmenge und Körpergewicht. So nahmen unbefruchtete Weibchen im Schnitt nur 1,1 mg Blut pro mg Körpergewicht zu sich. Bei befruchteten Weibchen fiel dieses Verhältnis mit 2,3 mg mehr als doppelt so hoch aus. Anders scheint es bei *Ae. aegypti* zu sein. Bei Weibchen dieser Art hatte der Paarungsstatus keinen Einfluss auf die insgesamt aufgenommene Blutmenge (Christophers 1960; Klowden 1979).

Eiablageplatz

Als Zusatzdaten wurden in diesem Versuch Informationen zum Eiablageverhalten von *Ae. albopictus* gewonnen. Diese Daten waren vor allem im Hinblick auf die Ergebnisse des Freilandmonitorings interessant.

So wurden im Monitoring ausschließlich die Eiablagestäbchen der Fallen unter dem Stereomikroskop intensiv nach abgelegten Eiern untersucht. Das Wasser der Fallen wurde im Vergleich dazu nur grob visuell auf mögliche schon geschlüpfte Larven überprüft. Durch einen teilweise recht großen Anteil von Detritus wären direkt ins Wasser abgelegte Eier nur sehr schwer aufzufinden gewesen. Die Becherinnenwand der Fallen wurde nie auf abgelegte Eier überprüft. Da die Fallen oft in unzugänglichen Buschbeständen angeschraubt waren, wäre eine genaue Überprüfung des Fallenkörpers zu aufwändig gewesen. Dass eine erfolgte Eiablage bei diesem Verfahren hätte übersehen werden können, kann anhand der Eiablageergebnisse aus dem Labor eher ausgeschlossen werden. In 100 % der Eiablagen wurden angeheftete Eier auf dem Eiablagestäbchen gefunden.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4.4 Versuch I4 – Minimum-Eiablagetemperatur

Minimum-Eiablagetemperatur

In diesem Versuch konnte bei einem täglich ansteigenden Temperaturprofil ab 10 °C eine erste Eiablage von *Ae. albopictus* bei einer Durchschnittstemperatur von 14,1 °C nachgewiesen werden. Jedoch wurden nur insgesamt 19 Eier in zwei der insgesamt sechs Eiablageboxen gefunden. Sehr wahrscheinlich stammen die Eier der positiven Boxen von jeweils nur einem Weibchen. Das würde eine Eiablagequote von 8,7 % der zu diesem Zeitpunkt noch lebenden 23 Tiere bedeuten. Hingegen konnte bei einem Tropenstamm von *Ae. albopictus* bei einer Temperatur von 15 °C und tiefer keine Eiablage festgestellt werden (Delatte et al. 2009). Neben einer unterschiedlichen physiologischen Anpassung beider Stämme kann eine Akklimatisierung durch das ansteigende Temperaturregime im eigenen Versuch eine mögliche Erklärung für die unterschiedlichen Minimumtemperaturen sein. So kam es in den eigenen Versuchen durch einen zusätzlichen Tag auf derselben Temperaturstufe, und damit einem weiteren Akklimatisierungstag, zu einem theoretischen Anstieg der Eiablagequote. Zwar war auch bei dieser zweiten registrierten Eiablage die insgesamt abgelegte Eizahl nur sehr gering, jedoch erfolgte in weiteren zwei, und somit in insgesamt vier Boxen, eine Eiablage. Der Anteil an eierlegenden Weibchen lag somit hier bei mindestens 20 %.

Für populationsökologische Berechnungen ist eine Minimum-Eiablagetemperatur ein nicht zu vernachlässigender Parameter. Durch Schlechtwetterphasen mit Temperaturen unterhalb dieser Grenze kann die Eiablage hinausgezögert werden. Dies würde durch Absterben der eiablagebereiten Weibchen auch den Verlust der noch nicht abgelegten Eier bedeuten. Ebenfalls käme es durch Schlechtwetterphasen mit Maximaltemperaturen unterhalb der Minimum-Eiablagetemperatur zu einer verzögerten Eiablage und somit zu einem verschobenen Start der nächsten Kohorte bzw. Generation. Die bei ca. 14 °C registrierte extrem geringe Eiablagelrate, bezogen auf den Anteil der eierlegenden Weibchen und die insgesamt abgelegte Anzahl an Eiern, ist für populationsökologische Berechnungen allerdings zu gering. Eine Durchschnittstemperatur, bei der z. B. mindestens 30 % der insgesamt möglichen Eier abgelegt werden, wäre als theoretische Mini-

mum-Eiablageratemperatur sinnvoller. Im vorliegenden Versuch wurde jedoch nach der ersten Eiablage die Temperatur sofort um mehrere Grad auf Standardtemperatur erhöht. Mit einer weiteren schrittweisen Anhebung der Temperatur hätte die Temperaturstufe, bei der eine anteilmäßig größere Menge an Eiern abgelegt wird, ermittelt werden können.

Fertilität

Bemerkenswert ist die geringe Befruchtungsrate von durchschnittlich 55,3 % der bei einer Temperatur von ca. 14 °C abgelegten Eier. Dies dürfte auf eine Kombination verschiedener Ursachen zurückzuführen sein. So stieg der Befruchtungserfolg um ungefähr 30 % an, sobald die Temperatur schlagartig auf Standardtemperatur gebracht wurde. Dieser Unterschied muss daher eine Folge des Temperatureinflusses während oder nach der Eiablage sein. Bei Stechmücken erfolgt die Befruchtung der Eier unmittelbar bei der Eiablage (Clements 1992). So könnte eine verringerte Beweglichkeit der Spermien aufgrund der kühleren Temperaturen zu einer schlechteren Befruchtungsrate führen. Da eine Kontrolle der Boxen nur alle 24 h erfolgte, waren die frisch abgelegten Eier maximal für diesen Zeitraum den kühlen Temperaturen ausgesetzt. Schon eine Stunde nach dem Verschmelzen der Pronuclei beginnt bei *Culex molestus* eine Phase rascher Kernteilungen (Christophers 1960). Diese Phase ist bei allen Insekten durch einen starken Anstieg der Enzymaktivität der Nukleinsäuresynthese gekennzeichnet (Counce und Waddington 1973). Schon nach 6 h bildet das Blastoderm eine komplette Schicht um das Ei, nach 8 h formiert sich das Keimband (Christophers 1960). Bei einer Schädigung und frühem Absterben während dieser empfindlichen Entwicklungsschritte würden die Eier später, trotz stattgefundener Befruchtung, als unbefruchtet erscheinen.

Im Vergleich mit den sehr guten Befruchtungsraten der Standards anderer Versuche dieser Arbeit ist die Befruchtungsrate nach einer Eiablage bei 25 °C in diesem Versuch auffällig gering. Dies gilt auch für den letzten Kontrollzyklus, bei dem eine Eiablage bis zu sieben Tage nach der Kühlphase möglich war. Die Ursache für die niedrige Befruchtungsrate muss daher eine nachhaltige Schädigung der Oocyten oder der Spermien schon während der Kühlphase sein. Dies ist besonders bemerkenswert, da die fertig entwickelten Oocyten bzw. Spermien sich in einer Art Wartephase ohne entwicklungsphysiologische Prozesse befunden haben müssten. Wie in anderen Versuchen dieser Arbeit gezeigt, fällt bei Lebensstadien von *Ae. albopictus* ohne entwicklungsphysiologi-

sche Prozesse aufgrund der geringeren Stoffwechselraten der schädliche Einfluss ungünstiger Temperaturen gering aus.

Es ist bekannt, dass eiablagebereite Stechmückenweibchen bei Mangel an geeigneten Eiablagemöglichkeiten ihre fertig entwickelten Eier einige Tage zurückhalten können (Christophers 1960). Mehrere Weibchen des vorliegenden Versuches legten trotz der ungünstigen Temperaturen für die Befruchtung ihre Eier ab. Daher scheint bei der ursprünglich tropischen Art *Ae. albopictus* eine Eiablagehemmung bezüglich ungünstiger Temperaturen nur unvollständig oder gar nicht ausgebildet zu sein.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4.5 Versuch I5 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Puppenstadiums

In Versuch I5 sollte geklärt werden, inwieweit temporär ungünstige Temperaturen während der Puppenentwicklung sich negativ auf die Überlebensraten und den Reproduktionserfolg der sich daraus entwickelten Imagines auswirken. Dabei konnten sich nach der Kühlphase die überlebenden Puppenstadien und späteren Imagines bei optimalen Standardtemperaturen entwickeln. Da die Tiere dieses Versuches aus Vorversuchen mit letalem Temperatureinfluss übernommen wurden, war die Anzahl der verfügbaren Imagines teilweise gering. Vor allem bei 13 °C waren nicht immer ausreichend viele Imagines gleichzeitig geschlüpft, um die Mindestanzahl für eine Boxenbelegung zu erreichen. Die statistische Auswertung und auch die Aussagekraft der Ergebnisse leiden etwas unter diesem Umstand.

Aus populationsökologischer Sicht sind die in Versuch I5 gefundenen Zusammenhänge sehr bedeutend. Wie auch in Versuch I6 diskutiert, hätte sehr wahrscheinlich keines der Weibchen, welche innerhalb des ersten Kontrollzeitraumes von 240 h verstarben, im Freiland bis zur ersten Eiablage überlebt. Außerdem ist die Lebenserwartung von Stechmücken im Labor höher als unter Freilandbedingungen (Jahangir et al. 2003). Kurzeitige Temperatureinbrüche im Frühjahr zu Beginn der Reproduktionsperiode hätten einen nachhaltigen Einfluss auf die spätere Reproduktionsperiode. So reicht eine Kältephase von 12 h bei 1 °C während des mittleren Puppenstadiums aus, um den Anteil der Weibchen, welche nicht bis zur ersten Eiablage überleben würden, zu vervierfachen. Ebenso verringerte sich der Anteil der Weibchen, welche in etwa 2–3 Eiablagezyklen erfolgreich vollenden würden, sogar von 71,7 % auf 16,7 %. Aber nicht nur sehr

tiefe Temperaturstürze wirkten sich bemerkbar nachhaltig aus. Auch längere Wachstumsphasen der Puppen bei einer Temperatur von 13 °C verringerten die Lebenserwartung der späteren Weibchen. Außerdem war auch der Anteil unbefruchteter Eier durch die Temperatureinflüsse während des Puppenstadiums signifikant negativ beeinflusst.

Für die Versuche I5 und I6 wurden jeweils gemeinsame Standardboxen angesetzt. Die Sterberaten des Standards waren im Vergleich zur Literatur nicht auffällig und werden in Versuch I6 (s. Kapitel 4.6.4.6) diskutiert.

Sterberaten

In diesem Versuch konnte gezeigt werden, dass vorübergehend ungünstige Temperaturen während der Puppenentwicklung einen deutlichen Einfluss auf die Überlebensraten der späteren Imagines haben. Bei den Weibchen lag die Mortalitätsrate nach 240 h bei den meisten Versuchsansätzen deutlich über der Mortalitätsrate des Standards. Nach insgesamt 480 h war dieser Unterschied meist sogar noch ausgeprägter. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Ergebnissen aus Versuch P2, wo viele der erfolgreich geschlüpften Imagines morphologische Beeinträchtigungen oder eine geringe Vitalität aufzeigten. Für den hier vorliegenden Versuch wurden ausschließlich erfolgreich geschlüpfte und flugfähige Imagines aus dem Vorversuch verwendet. Trotz dieses äußerlich unversehrten Eindruckes scheint eine nachhaltige Schädigung während der Puppen-Metamorphose für eine geringere Überlebenswahrscheinlichkeit zu sorgen.

Die mehrfach beobachteten, vergeblichen Blutsaugversuche einiger Weibchen sind dafür beispielhaft. Nach der Penetration der Haut mit dem Stechrüssel wird das Blut des Wirtes mittels der Cibarial- und Pharyngealpumpe im Kopf des Moskitoweibchens in das Abdomen gepumpt (Clements 1992). Eine Schädigung dieser beiden Pumporgane oder des Stechrüssels durch den Temperatureinfluss während des Puppenstadiums ist vermutlich für die missglückte Nahrungsaufnahme verantwortlich. Innerhalb aller Standardversuche dieser Arbeit konnte bei keinem Weibchen Ähnliches beobachtet werden. Es ist davon auszugehen, dass ebenfalls die Wasser- und Zuckeraufnahme der beobachteten Tiere beeinträchtigt war, was zu der deutlich höheren Sterberate der Weibchen mit Temperatureinfluss geführt haben könnte. Pflanzenzucker ist das Hauptnahrungsmittel von adulten Stechmücken (Clements 1992; Jahangir et al. 2003). Eine Fütterung mit Pflanzenzucker führte zu einer signifikanten Erhöhung der Überlebenswahrscheinlichkeit gegenüber nur mit Wasser versorgten Tieren. Ohne Wasser überlebte sogar keine Imago länger als vier Tage (Jahangir et al. 2003).

Merkwürdig ist jedoch, dass dieser schädliche Effekt scheinbar bei den Männchen nicht oder nur unwesentlich zum Tragen kommt. Dass die Mortalitätsraten der Männchen bei gleichen Bedingungen höher als die der Weibchen ausfällt, ist allgemein von Stechmücken bekannt und wurde auch schon mehrfach für *Ae. Albopictus* nachgewiesen (Liles und Delong 1960; Hawley 1988). Diese erhöhte Sterberate bei den Männchen war beim Standard fast immer größer als bei den Ansätzen mit Temperatureinfluss im Vorversuch. Bei einer Temperatur von 13 °C während des ersten Puppenstadiums (8–12 h) lag die Mortalitätsrate der Weibchen nach 240 h sogar über derjenigen der Männchen. Eine ausreichende Erklärung, warum trotz gleicher Behandlung die nachhaltige Schädigung bei Weibchen größer ausfiel, kann nicht gegeben werden.

Bei einer Temperatur von 13 °C scheint mit zunehmendem Puppenalter im Vorversuch die Sterberate der Weibchen zu sinken. Ähnliches konnte auch bei Gammabestrahlung der Puppen von *Ae. albopictus* beobachtet werden. Während dies im frühen Puppenstadium eine verringerte Lebenserwartung der späteren Imagines verursachte, war dies bei mehr als 30 h alten Puppen nicht der Fall (Balestrino et al. 2010). Aufgrund der oben erwähnten, sehr geringen Stichprobengröße bei 13 °C kann dies jedoch für diese Arbeit nicht sicher behauptet werden.

Fertilität

Neben der Mortalitätstrate wurde auch die Fertilität der späteren Weibchen durch die kurzzeitigen Kühlphasen während der Puppenentwicklung beeinflusst. Bei allen drei Versuchstemperaturen war mindestens die Befruchtungsrate einer der Versuchsgruppen deutlich erhöht. Dass der verhältnismäßig große Unterschied bei 13 °C nicht signifikant vom Standard verschieden war, lag an der weiten Streuung der Einzelwerte. Dies zeigt wiederum deutlich, dass die Schädigung nicht zwingend und gleichmäßig bei allen Tieren auftrat.

Prinzipiell hat der allgemeine Gesundheitszustand von Insektenweibchen einen geringen Einfluss auf den Zustand der abgelegten Eier (Howe 1967). Die verringerte Befruchtungsrate dürfte die Folge einer Schädigung der Keimzellen durch den Kälteeinfluss während des Puppenstadiums sein. Schon in den ersten Stunden vor der Verpuppung werden die ersten Spermien im hinteren Teil der Testisrudimente sichtbar. Im Puppenstadium erreicht die Testis ihre volle Größe und ab dem mittleren Stadium sind Spermien in allen Bereichen zu finden. Auch die weiblichen Ovarien liegen in der Puppe schon in ihrer definitiven Form vor (Clements 1992). So werden durch Gammabe-

strahlung der Puppen bei der sogenannten „Sterilen-Insekten-Technik“ die späteren Imagines unfruchtbar (Bellini et al. 2007; Balestrino et al. 2010). Dabei scheint das Alter der bestrahlten Puppen keinen Einfluss auf den späteren Sterilitätsgrad zu haben (Balestrino et al. 2010).

In den eigenen Versuchen wurde eine verringerte Fertilität nur bei den beiden ältesten Puppenstadien (28–32 h, 48–52 h) festgestellt. Dabei zeigte das Puppenstadium (28–32 h) jedoch nur bei einer Temperatur von 13 °C eine verringerte Fertilität. Es ist davon auszugehen, dass die Wahrscheinlichkeit einer reduzierten Fertilität mit der Intensität der Schädigung im Vorversuch steigt. Dieser Grad der Schädigung kann wiederum durch die Sterberate der Puppen im Vorversuch bestimmt werden. Bei einer Temperatur von 1 °C konnte bei den jüngsten Puppenstadien keine reduzierte Fertilität festgestellt werden. Im Vorversuch lag die Sterberate nach 24 h (Puppenstadium 8–12 h) und 12 h (Puppenstadium 28–32 h) bei 13,7 % bzw. 36,4 %. Einer signifikant geringeren Befruchtungsrates beim ältesten Puppenstadium (48–52 h) ging eine verhältnismäßig hohe Sterberate von 56,3 % nach 12 h Kühlphase im Vorversuch voraus. So wurden für dieses Puppenstadium und Temperatur-Zeitregime zusätzliche Puppen nach der in P2 beschriebenen Vorgehensweise angesetzt. Es ist nicht auszuschließen, dass Weibchen der jüngeren Puppenstadien aus Versuchsansätzen mit höheren Sterberaten im Vorversuch ebenfalls eine verringerte Fertilität aufgewiesen hätten.

Jedoch war bei einer Temperatur von 13 °C die Sterberate im Vorversuch in etwa gleich. Hier wurde beim mittleren Puppenstadium ein deutlicher und beim ältesten Puppenstadium ein geringer Fertilitätsverlust festgestellt. Da gegenüber einer Temperatur von 1 °C bei 13 °C ein Wachstum der Puppen möglich war, befanden sich die Puppen des mittleren Puppenstadiums zumindest am Ende der Kühlphase im Bereich des ältesten Puppenstadiums. Die geringere Fertilität der ältesten Puppen könnte hier durch die mögliche Entwicklung und das vorzeitige Schlüpfen während der 13 °C-Kühlphase erklärt werden. Dadurch konnten sich die Imagines der schädlichen thermalen Wirkung frühzeitig entziehen.

Dass die in diesem Versuch festgestellte verringerte Fruchtbarkeit auf eine Schädigung der Spermien zurückzuführen ist, zeigen die Ergebnisse der Temperaturstufe 1 °C. Hier war der Anteil unbefruchteter Eier nur erhöht, wenn Männchen mit Temperatureinfluss in den Boxen vorhanden waren. In den Ansätzen mit Männchen aus dem Standard und lediglich thermal beeinträchtigten Weibchen lag die Fertilität im Bereich des Standards.

Mögliche Fehlerquellen

Eine mögliche Fehlerquelle dieses Versuches könnte ein zu frühes Absterben der Männchen sein. In Laborversuchen befruchtete ein Männchen durchschnittlich 6,7 Weibchen (Hawley 1988). Erst 48 h nach dem Imaginalschlupf betrug die Befruchtungsrate 85 %, während nach 24 h noch keines der Weibchen befruchtet war (Lea 1968). Das Geschlechterverhältnis in den Boxen der eigenen Versuche betrug mindestens 1:1. Bei Boxen mit weniger als zehn Tieren eines Geschlechts wurde der Anteil an Männchen, wenn möglich, erhöht. Zusätzlich wurden Boxen, bei denen innerhalb von acht Tagen alle Männchen verstorben waren, von der Auswertung der Befruchtungsrate ausgeschlossen. Da allerdings erst zu diesem Zeitpunkt eine genauere Kontrolle der Boxen erfolgte, kann nicht ausgeschlossen werden, dass z. B. schon neun von zehn eingesetzten Männchen innerhalb der ersten 24 h verstarben. Wenn auch eher unwahrscheinlich, so wäre eine vollständige Befruchtung aller Weibchen in diesem Falle sicherlich nicht gewährleistet. Dass auch unbefruchtete Weibchen eine größere Menge an Eiern ablegen können, wurde in Versuch I3 dieser Arbeit gezeigt. Ein Ausschließen dieses Unsicherheitsfaktors wäre durch einen Einzeltierbesatz jedes Geschlechts und visuelle Paarungsbestätigung möglich. Dies hätte jedoch einen schwer realisierbaren zeitlichen und materiellen Mehraufwand bedeutet. Von einer Präparation der verstorbenen Weibchen, um den Befruchtungsstatus sicherzustellen (Duhrkopf und Hartberg 1992; Klowden und Chambers 1992; Su und Mulla 2001), wurde abgesehen. Aufgrund der langen Kontrollzeiträume waren die Tiere entweder völlig ausgetrocknet oder zeigten starke Auflösungserscheinungen.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Etablierung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

4.6.4.6 Versuch I6 – Überlebens- und Reproduktionsraten von Imagines nach kurzzeitigem Temperatureinfluss während des Larvenstadiums

In Versuch I6 sollte geklärt werden, inwieweit temporär ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung sich negativ auf die Überlebensraten und den Reproduktionserfolg der sich daraus entwickelten Imagines auswirken. Dabei konnten sich nach der Kühlphase die späteren Larvenstadien, Puppen und Imagines bei optimalen Standardtemperaturen entwickeln. Da die Tiere dieses Versuches aus Vorversuchen mit letalem Temperatureinfluss übernommen wurden, war die Anzahl der verfügbaren Imagi-

nes bei einigen Temperaturstufen recht gering. Die statistische Auswertung und auch die Aussagekraft der Ergebnisse leiden etwas unter diesem Umstand. Mögliche Fehlerquellen innerhalb dieses Versuches wurden in Versuch I5 diskutiert.

Sterberaten

Bei einem Temperaturregime von 1 °C/36 h bei Erst- und 1 °C/18 h bei Viertlarven konnten deutlich höhere Mortalitätsraten der Imagines nach 240 h gegenüber dem Standard unter gleichen Versuchsbedingungen ermittelt werden. Diese lagen mit 39,6 % bzw. 31,1 % ungefähr um das drei- bis vierfache über dem Standardwert. In dieses Bild passt die Tatsache, dass beim Temperaturregime 1°C/18 h bei Viertlarven auch die höchsten Mortalitätsraten der Männchen ermittelt wurden. Jedoch sind die Unterschiede bei den Männchen allgemein eher unauffällig.

Auch nach 480 h liegen die Mortalitätsraten bei den Temperaturregimen von 1 °C/36 h bei Erst- und 1 °C/18 h bei Viertlarven deutlich am höchsten. Dafür sind natürlich zum Teil die schon bei 240 h höher liegenden Mortalitätsraten verantwortlich. Jedoch war auch die jeweilige Mortalitätsrate der nach 240 h noch lebenden Imagines nach 480 h bei diesen beiden auffälligen Temperaturregimen am höchsten. Am deutlichsten war dies bei den Viertlarven, bei welchen zwischen den beiden Kontrollzeitpunkten eine mehr als doppelt so hohe Mortalität (50 %) gegenüber dem Standard (20,7 %) festgestellt werden konnte.

Auch ohne statistische Auswertung zeigt dies deutlich, dass kurzzeitig ungünstige Temperaturen während der Larvenentwicklung einen Einfluss auf die Mortalitätsrate der späteren Imagines haben. Diese ist auf eine nachhaltige Schädigung der Imaginalplatten während der Larvenentwicklung zurückzuführen. Imaginalplatten von Stechmücken beherbergen wie bei allen holometabolen Insekten undifferenzierte Zellen, welche sich bei der Metamorphose zu bestimmten Organen der Imagines ausbilden (Clements 1992). Eine Hitzebehandlung von Imaginalplatten führte bei *Drosophila* zu verschiedenen unerwarteten Endprodukten (Counce und Waddington 1973). Schon bei frisch geschlüpften Larven sind einige dieser Zellansammlungen rudimentär vorhanden (Clements 1992). In Versuch L3 konnte gezeigt werden, dass vermutlich die Schädigung solcher larvalen Imaginalplatten zu Missbildungen während der Metamorphose und zum Auftreten verschiedener Merkmalsausprägungen bei den Imagines führt.

Ähnliche Befunde konnten in der Literatur nicht gefunden werden. Hier wurde lediglich die Sterberate von Imagines ermittelt, deren aquatische Lebensstadien zuvor eine kom-

plette Entwicklung bei konstanter Temperatur vollzogen hatten. Diese Literaturergebnisse können daher lediglich zum Vergleich mit den Standardwerten der eigenen Versuche herangezogen werden. Die ermittelten Sterberaten der Männchen des Standards entsprachen in etwa den in der Literatur gefundenen LT_{50} -Werten. So lag der berechnete LT_{50} -Wert von *Ae. Albopictus*-Männchen bei 25 °C zwischen 6 und 12,4 Tagen (Gubler 1970; Helleck et al. 1993). Nach zehn Tagen betrug z. B. die Mortalitätsrate der Männchen in den eigenen Versuchen 38,8 %.

Bei den Weibchen der Standardgruppe verstarben innerhalb des ersten Kontrollzeitraumes von 240 h insgesamt 9,6 % der Tiere. Geringer war mit 2 % der Anteil gestorbener Weibchen im selben Zeitraum (Jahangir et al. 2003). Derselbe Autor konnte innerhalb der ersten neun Tage des Versuches keinerlei tote Weibchen verzeichnen. Ähnlich niedrig lag die Mortalitätsrate von 5 % nach 14 Tagen bei Hien (1976a). Im Vergleich zu diesen beiden Autoren scheinen die eigenen Standardwerte nach 240 h leicht erhöht.

Dass die Mortalitätsraten der Männchen bei gleichen Bedingungen höher als die der Weibchen ausfallen, ist allgemein von Stechmücken bekannt und wurde auch schon mehrfach für *Ae. albopictus* nachgewiesen (Liles und Delong 1960; Hawley 1988). In den eigenen Versuchen konnte dieser Zusammenhang bei allen Versuchsgruppen für den ersten Kontrollzeitraum von 240 h nachgewiesen werden.

Die Mortalitätsraten der Weibchen wurden ein zweites Mal nach weiteren 240 h am Ende des Versuches nach insgesamt 20 Tagen Versuchsdauer ermittelt. Diese lag bei den Weibchen des Standards bei 28,3 %. Ein Vergleich mit der Literatur ist schwierig. Für längere Zeiträume liegen meist LT_{50} -Werte vor, welche für die eigenen Daten nicht errechnet werden konnten. Die in der Literatur gefundene durchschnittliche Lebensdauer bei vergleichbaren Laborbedingungen betrug zwischen 29 bis 45 Tage (Hylton 1969; Gubler und Bhattacharya 1971; Helleck et al. 1993; Jahangir et al. 2003). Bei einer Hochrechnung der eigenen Standardwerte würde diese jeweils im unteren Bereich der in der Literatur gefundenen Werte liegen.

Dass im Vergleich zur Literatur lediglich die Weibchen etwas höhere Sterberaten aufweisen, könnte daran liegen, dass bei der Auswertung der Sterberate die verschiedenen Boxenbelegungsvarianten nicht berücksichtigt wurden. So wurden z. B. die Sterberaten der Weibchen ohne Temperatureinfluss (Standard) aus allen Boxen zusammengefasst, ungeachtet der Herkunft der Männchen (Standard oder mit Temperatureinfluss) der jeweiligen Boxen. Es ist bekannt, dass befruchtete Weibchen verhältnismäßig länger leben als unbefruchtete der gleichen Art (Liles und Delong 1960). Dies scheint an den als

Matrone bezeichneten Anhangsdrüsensekreten zu liegen, welche bei der Paarung vom Männchen an das Weibchen übergeben werden (Hiss und Fuchs 1972; Klowden 1993). Wäre die Übergabe bzw. die Menge dieser Drüsenanhangssekrete bei Männchen mit larvalem Temperatureinfluss beeinträchtigt, so könnte dies die Mortalitätsrate der weiblichen Standardtiere negativ beeinflussen.

Jedoch würde dies sicherlich nicht die oben erwähnte, deutlich erhöhte Sterberate der Weibchen mit Temperatureinfluss erklären. Diese ist eher auf eine nachhaltige Schädigung der Imaginalplatten während der Larvenentwicklung zurückzuführen.

Fertilität

Neben der Überlebensrate war auch die Fertilität der späteren Imagines durch die larvale Kältephase negativ beeinflusst. Bei einer Temperatur von 13 °C kann dies jedoch nicht zweifelsfrei behauptet werden. Würden Eier, welche die Merkmalsausprägung „mel“ aufwiesen, als befruchtet gewertet, läge bei einer Temperatur von 13 °C der Anteil unbefruchteter Eier mit 0,3 % sogar unterhalb des Standards. Doch konnte mit beiden Auswertungsvarianten beim Temperaturregime 1 °C/18 h bei Viertlarven ein signifikant durchschnittlich geringerer Anteil befruchteter Eier festgestellt werden.

Diese verringerte Befruchtungsrates ist sehr wahrscheinlich auf eine Schädigung der Urkeimzellen während der larvalen Kältephase zurückzuführen. Diese Zellen werden schon während der Embryogenese als rudimentäre Gonaden im sechsten Abdominalsegment sichtbar (Clements 1992). In den frühen Larvenstadien findet noch ein geringes Wachstum der Urkeimzellen und des Zwischengewebes statt. In den weiblichen Gonaden sind zu diesem Zeitpunkt schon komplexe Strukturen zu erkennen. Auch bei den Männchen nimmt die Größe der Testis im Erstlarvenstadium zu und die Keimzellen werden kugelförmig. Im Zweit- und Drittlarvenstadium kommen neue Keimzellen hinzu und auch bei den Weibchen nimmt die Zellanzahl der Ovarien ständig zu (Clements 1992). Doch erst im Viertlarvenstadium werden die unterschiedlich differenzierten Zellen der Ovarien sichtbar und die größte Zunahme der Testis erfolgt ebenfalls erst im letzten Larvenstadium (Clements 1992; Briegel 2003). Eventuell ist dies der Grund, warum ebenfalls bei 1 °C und doppelt so langer Kältephase bei Erstlarven kein Einfluss auf die Fertilität festgestellt werden konnte. Jedoch führte Hitzestress während des ersten Larvenstadiums zu einer Veränderung der Testis bei *Aedes stimulans* (Clements 1992). Eine verringerte Fertilität konnte auch bei *Ae. aegypti*-Männchen festgestellt

werden, welche ab dem Zweitlarvenstadium einer sterilisierenden Chemikalie ausgesetzt wurden (Rai 1964).

Auffällig ist auch, dass eine durchschnittlich verringerte Fertilität nur für die Boxen festgestellt werden konnte, in denen sowohl Männchen als auch Weibchen einem larvalen Temperatureinfluss unterlagen. Stammt das andere Geschlecht aus den Standardvorversuchen, war die Fertilität jeweils nur leicht reduziert und nicht signifikant vom Standard verschieden. Dies war nicht vorauszusehen und leider kann dadurch nicht mit Sicherheit bestimmt werden, welches Geschlecht für den höheren Anteil unfruchtbarer Eier verantwortlich ist. Jedoch zeigt es deutlich, dass nicht alle Tiere des verantwortlichen Geschlechts gleichzeitig geschädigt wurden. Dieses „Entweder-Oder-Prinzip“ wird auch dadurch ersichtlich, dass nur in 60 % der Boxen ein deutlich erhöhter Anteil unbefruchteter Eier zu finden war. Innerhalb der restlichen Boxen war der Anteil unbefruchteter Eier gar nicht oder nur sehr geringfügig erhöht.

Andererseits könnte dies aber auch ein Hinweis darauf sein, dass die in diesem Versuch festgestellte höhere Sterberate und geringere Fertilität gekoppelt sind. Geschädigte Männchen könnten aufgrund einer geringeren Vitalität weniger erfolgreich bei der Paarung sein. Auch könnte durch ein frühes Absterben aller geschädigten Männchen vor der Paarung bzw. Weibchen vor der Eiablage in der gemischten Versuchsgruppe die eigentlich vorhandene larvale Schädigung nicht zur Ausprägung gekommen sein.

Aus populationsökologischer Sicht sind die in Versuch I6 gefundenen Zusammenhänge sehr bedeutend. Der Schlupf aller verwendeten Imagines lag nicht weiter als 24 h zurück. Neun Tage nach Besatz wurden die Männchen entfernt und die überlebenden Tiere beider Geschlechter gezählt. Die ermittelte Sterberate bezieht sich somit auf Tiere, welche nicht älter als 240 h wurden. In etwa 48–72 h nach dem Schlupf werden Weibchen von *Ae. albopictus* bei 27 °C paarungsbereit (Hawley 1988). Der im Labor ermittelte Eiablagezyklus der Art dauerte zehn Tage bei 20 °C und bis zu sechs Tage bei 30 °C (Hawley 1988). Berücksichtigt man einen zusätzlichen Zeitaufwand für Partner-, Blutwirt- und Brutstättenuche, so hätte sehr wahrscheinlich keines der Weibchen, welches innerhalb der oben erwähnten Zeitspanne verstarb, im Freiland bis zur ersten Eiablage überlebt. Zusätzlich ist die Lebenserwartung von Stechmücken im Labor höher als unter Freilandbedingungen (Jahangir et al. 2003). Kurzzeitige Temperatureinbrüche im Frühjahr zu Beginn der Reproduktionsperiode hätten einen nachhaltigen Einfluss auf die spätere Reproduktionsperiode. So reichte eine Kältephase von 18 h und 1 °C wäh-

rend des Viertlarvenstadiums aus, um den Anteil der Weibchen, welche nicht bis zur ersten Eiablage überleben würden, um das Dreifache zu erhöhen. Ebenso verringerte sich der Anteil der Weibchen, welcher etwa 2–3 Eiablagezyklen erfolgreich vollenden würde, sogar von 71,7 % auf 14,6 %. Zusätzlich erhöhte sich signifikant der Anteil unbefruchteter Eier von 0,3 % bzw. 2,1 % beim Standard auf 8,4 % bzw. 9,7 %. Wären jedoch die höhere Sterberate und geringere Fertilität gekoppelt, so dürfte durch die höheren Sterberaten unter Freilandbedingungen (Jahangir et al. 2003) der Effekt der verringerten Fertilität geringer ausfallen.

Zweitlarven von *Ae. aegypti*, welche einer sterilisierenden Chemikalie ausgesetzt wurden, zeigten neben einer verringerten Fertilität auch eine stark reduzierte Fruchtbarkeit (Rai 1964). Es ist nicht auszuschließen, dass sich auch temporäre Kälteeinflüsse während der Larvenentwicklung negativ auf die Fruchtbarkeit der späteren Weibchen auswirken. In den einzelnen Versuchsboxen des vorliegenden Versuches erfolgte gleichzeitig die Eiablage von mehreren Weibchen. Außerdem wurde der genaue Sterbezeitpunkt der Tiere nicht untersucht. Es kann daher keine Aussage über die Anzahl der pro Weibchen abgelegten Eier bzw. über die Fruchtbarkeit gemacht werden.

Die Bedeutung der Ergebnisse dieses Versuches bezüglich der thermalen Ökologie und einer möglichen Verbreitung von *Ae. albopictus* in Deutschland wird in Kapitel 4.3, 4.4 und 4.5 diskutiert.

5 Literaturverzeichnis

- Abu Hassan, A., C. R. Adanan und W. A. Rahman (1996). Patterns in *Aedes albopictus* (Skuse) populations density, host-seeking, and oviposition behaviour in Peng, Malaysia. *J Vector Ecol* **21**(1): 17-21.
- Adhami, J. und P. Reiter (1998). Introduction and establishment of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* skuse (Diptera: Culicidae) in Albania. *J Am Mosq Control Assoc* **14**(3): 340-343.
- AK (2007). Aktuelle Verkehrsentwicklung im grenzüberschreitenden Güterverkehr - Analyse Verkehrsmarkt 2005, Kammer für Arbeiter und Angestellte für Wien: 1-83.
- Alto, B. W. und S. A. Juliano (2001). Precipitation and temperature effects on populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): implications for range expansion. *J Med Entomol* **38**(5): 646-656.
- Alto, B. W. und S. A. Juliano (2001). Temperature effects on the dynamics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations in the laboratory. *J Med Entomol* **38**(4): 548-556.
- Amerasinghe, F. P. und T. S. B. Alagoda (1984). Mosquito oviposition in bamboo traps, with special reference to *Aedes albopictus*, *Aedes novalbopictus* and *Armigeres subalbatus*. *Insect Sci Applic* **5**(6): 493-500.
- Ames, C. und B. Turner (2003). Low temperature episodes in development of blowflies: implications for postmortem interval estimation. *Med Vet Entomol* **17**(2): 178-86.
- Andrewartha, H. G. (1970). Introduction to the study of animal populations. London, Methuen. 283p.
- Andrewartha, H. G. und L. C. Birch (1954). The distribution and abundance of animals. Chicago Ill., University of Chicago P. 520p.
- Aranda, C., R. Eritja und D. Roiz (2006). First record and establishment of the mosquito *Aedes albopictus* in Spain. *Med Vet Entomol* **20**(1): 150-152.
- Archer, T. L., G. L. Musick und M. R.L. (1980). Influence of Temperature and moisture on Balc Cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) Development and reproduction *Can Entomol* **112**: 665 - 673.
- Armbruster, P., R. A. Hutchinson und T. Linvell (2000). Equivalent inbreeding depression under laboratory and field conditions in a tree-hole-breeding mosquito. *Proc Biol Sci* **267**(1456): 1939-1945.
- Balestrino, F., A. Medici, G. Candini, M. Carrieri, B. MacCagnani, M. Calvitti, S. Maini und R. Bellini (2010). \hat{P} Ray Dosimetry and Mating Capacity Studies in the Laboratory on *Aedes albopictus* Males. *J Med Entomol* **47**(4): 581-591.
- Barrera, R. (1996). Competition and resistance to starvation in larvae of container-inhabiting *Aedes* mosquitoes. *Ecol Entomol* **21**: 117-127.
- Barrera, R., M. Amador und G. G. Clark (2006). Ecological factors influencing *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. *J Med Entomol* **43**(3): 484-492.
- Barry, R. G. und R. J. Chorley (1968). Atmosphere, weather and climate, Methuen. 319p.
- Becker, N. (2003). Mosquitoes and their control. New York ; London, Kluwer Academic/Plenum Publishers. 498 S.
- Becker, N., K. Huber, B. Pluskota und A. Kaiser (2011). *Ochlerotatus japonicus japonicus* - a newly established neozoan in Germany and a revised list of the german mosquito fauna. . *Eur Mosq Bull* **29**: 88-102.

- Becker, N., D. Petric, M. Zgomba, C. Boase, M. Madon, C. Dahl und A. Kaiser (2010). Mosquitoes and their control. Berlin, Dordrecht, New York, Springer-Verlag. 577 S.
- Becnel, J. J., J. Garcia und M. Johnson (1996). Effects of three larvicides on the production of *Aedes albopictus* based on removal of pupal exuviae. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(3 Pt 1): 499-502.
- Bellini, R., M. Calvitti, A. Medici, M. Carrieri, G. Celli und S. Maini (2007). Area-Wide Control of Insect Pests: From Research to Field Implementation, Springer-Verlag 505-515
- Bellini, R., M. Carrieri, G. Burgio und M. Bacchi (1996). Efficacy of different ovitraps and binomial sampling in *Aedes albopictus* surveillance activity. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(4): 632-636.
- Blackmore, M. S. und C. C. Lord (2000). The relationship between size and fecundity in *Aedes albopictus*. *J Vector Ecol* **25**(2): 212-217.
- Blüthgen, J. und W. Weischet (1980). Allgemeine Klimageographie. . Berlin, Walter de Gruyter. 887 S.
- Boromisa, R. D., K. S. Rai und P. R. Grimstad (1987). Variation in the vector competence of geographic strains of *Aedes albopictus* for dengue 1 virus. *J Am Mosq Control Assoc* **3**(3): 378-386.
- Braks, M. A., S. A. Juliano und L. P. Lounibos (2006). Superior reproductive success on human blood without sugar is not limited to highly anthropophilic mosquito species. *Med Vet Entomol* **20**(1): 53-59.
- Briegel, H. (1985). Mosquito reproduction: Incomplete utilization of the blood meal protein for oögenesis. *J Insect Physiol* **31**(1): 15-21.
- Briegel, H. (2003). Physiological bases of mosquito ecology. *J Vector Ecol* **28**(1): 1-11.
- Briegel, H., T. Gut und A. O. Lea (2003). Sequential deposition of yolk components during oogenesis in an insect, *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J Insect Physiol* **49**(3): 249-260.
- Briegel, H. und S. E. Timmermann (2001). *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): physiological aspects of development and reproduction. *J Med Entomol* **38**(4): 566-571.
- Broche, R. G. und E. M. Borja (1999). *Aedes albopictus* in Cuba. *J Am Mosq Control Assoc* **15**(4): 569-570.
- Brown, J. H. und A. Kodric-Brown (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**: 445-449.
- Calado, D. C. und M. A. Silva (2002). [Evaluation of the temperature influence on the development of *Aedes albopictus*]. *Rev Saude Publica* **36**(2): 173-179.
- Campbell, A., B. D. Frazer, N. Gilbert, A. P. Gutierrez und M. Mackauer (1974). Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* **11**: 431-438.
- Cancrini, G., R. Romi, S. Gabrielli, L. Toma, D. I. P. M und P. Scaramozzino (2003). First finding of *Dirofilaria repens* in a natural population of *Aedes albopictus*. *Med Vet Entomol* **17**(4): 448-451.
- Carrieri, M., M. Bacchi, R. Bellini und S. Maini (2009). On the Competition Occurring Between *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) in Italy. *Environ Entomol* **32**(6): 1313-1321.
- Chan, K. L., B. C. Ho und Y. C. Chan (1971b). *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City. 2. Larval habitats. *Bull World Health Organ* **44**(5): 629-633.

- Chang, L. H., E. L. Hsu, H. J. Teng und C. M. Ho (2007). Differential survival of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) larvae exposed to low temperatures in Taiwan. *J Med Entomol* **44**(2): 205-210.
- Chen, W. J. und C. H. Yang (1996). Developmental synchrony of *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) within *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **33**(2): 212-215.
- Christophers, S. R. (1960). *Aedes aegypti* (L.) : the yellow fever mosquito ; its life history, bionomics and structure. Cambridge, Cambridge Univ. Press. 738 S.
- Clements, A. N. (1992). The biology of mosquitoes. Vol 1, Development, nutrition and reproduction, Chapman & Hall. 536p.
- Comiskey, N. M., R. C. Lowrie, Jr. und D. M. Wesson (1999). Role of habitat components on the dynamics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) from New Orleans. *J Med Entomol* **36**(3): 313-320.
- Cornel, A. J. und R. H. Hunt (1991). *Aedes albopictus* in Africa? First records of live specimens in imported tires in Cape Town. *J Am Mosq Control Assoc* **7**(1): 107-108.
- Costanzo, K. S., K. Mormann und S. A. Juliano (2005). Asymmetrical competition and patterns of abundance of *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **42**(4): 559-570.
- Counce, S. J. e. und C. H. e. Waddington (1973). Developmental systems : Insects. [S.l.], Academic Press. 304 S.
- Darsie, R. F., Jr. (1986a). The identification of *Aedes albopictus* in the Nearctic region. *J Am Mosq Control Assoc* **2**(3): 336-340.
- de Lima-Camara, T. N., N. A. Honorio und R. Lourenco-de-Oliveira (2007). Parity and ovarian development of *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera: Culicidae) in metropolitan Rio de Janeiro. *J Vector Ecol* **32**(1): 34-40.
- Delatte, H., G. Gimonneau, A. Triboire und D. Fontenille (2009). Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya and dengue in the Indian Ocean. *J Med Entomol* **46**(1): 33-41.
- Dohm, D. J., T. M. Logan, J. F. Barth und M. J. Turell (1995). Laboratory transmission of Sindbis virus by *Aedes albopictus*, *Ae. aegypti*, and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **32**(6): 818-821.
- Duhrkopf, R. E. und W. K. Hartberg (1992). Differences in male mating response and female flight sounds in *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **29**(5): 796-801.
- Dulitz, B. (1996). *Leben im Hasenklo*. Unterricht Biologie, Erhard Friederichverlag Seelze **216**: 25 S.
- ECDC (2007). Consultation on vector-related risk for chikungunya virus transmission in Europe. Paris.
- Eritja, R. (2009). The Asian Tiger Mosquito (*Aedes albopictus*) in Catalonia: Dealing with global invasions of disease vectors. Annual meeting of DGMEA, Frankfurt am Main, Germany.
- Farajollahi, A. und M. P. Nelder (2009). Changes in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations in New Jersey and implications for arbovirus transmission. *J Med Entomol* **46**(5): 1220-1224.
- Farnesi, L. C., A. J. Martins, D. Valle und G. L. Rezende (2009). Embryonic development of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): influence of different constant temperatures. *Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* **104**(1): 124-126.
- Favier, C., N. Degallier, P. T. Vilarinhos, M. S. Carvalho, M. A. Yoshizawa und M. B. Knox (2006). Effects of climate and different management strategies on *Aedes*

- aegypti breeding sites: a longitudinal survey in Brasilia (DF,Brazil). Trop Med Int Health **11**(7): 1104-1118.
- Flacio, E., P. Lüthy, N. Patocchi, R. Peduzzi, F. Guidotti und S. Radczuweit (2006). Bericht 2006 zur Überwachung und Bekämpfung der Asiatischen Tigermücke, *Aedes albopictus*, im Kanton Tessin., Gruppo lavoro zanzare, Divisione della salute pubblica, 6501 Bellinzona: 1-10.
- Flohn, H. (1942). Witterung und Klima in Deutschland. Entwurf zu einer allgemeinen Klimatologie Mitteleuropas. Forschungen zur Deutschen Landeskunde. Leipzig, S. Hirzel. **41**: 162 S.
- Focks, D. A., S. B. Linda, G. B. Craig, Jr., W. A. Hawley und C. B. Pumpuni (1994). *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): a statistical model of the role of temperature, photoperiod, and geography in the induction of egg diapause. J Med Entomol **31**(2): 278-286.
- Fontenille, D. und J. C. Toto (2001). *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse), a potential new Dengue vector in southern Cameroon. Emerg Infect Dis **7**(6): 1066-1067.
- Foster, W. A., W. M. Mostowy und R. G. Hancock (1989). Pre-blood meal energy status of *Aedes aegypti* effect on blood meal size and on allocation of carbohydrates and lipids among eggs and reserves. ProcHost-Regulated Dev Mech Vector Arthropods, 2nd Symposium Univeristy of Florida–IFAS Vero Beach
- Francy, D. B., N. Karabatsos, D. M. Wesson, C. G. Moore, Jr., J. S. Lazuck, M. L. Niebylski, T. F. Tsai und G. B. Craig, Jr. (1990). A new arbovirus from *Aedes albopictus*, an Asian mosquito established in the United States. Science **250**(4988): 1738-1740.
- Fuchs, P., G. Müller-Westermeier und G. Czeplak (1997). Die mittleren klimatologischen Bedingungen in Deutschland. Klimastatusbericht Deutscher Wetterdienst: 11-14.
- Fukuda, T., O. R. Willis und D. R. Barnard (1997). Parasites of the Asian tiger mosquito and other container-inhabiting mosquitoes (Diptera:Culicidae) in northcentral Florida. J Med Entomol **34**(2): 226-233.
- Gatt, P., J. C. Deeming und F. Schaffner (2009). First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) in Malta. Eur Mosq Bull **27**: 56-64.
- Gerberg, E. J. (1970). Manual for mosquito rearing and experimental techniques. Selma, Calif., American Mosquito Control Association. 109 S.
- Gewecke, M. (1995). Physiologie der Insekten : 21 Tabellen. Stuttgart {[u.a.], G. Fischer. 445 S.
- Gilbertson, W. (1945). Sanitary aspects of the control of the 1943–44 epidemic of dengue fever in Honolulu. . Am J Public Health. **35**: 261–270.
- Girod, R. (2004). First record of *Aedes albopictus* in Mayotte Island, Comoros Archipelago. Parasite **11**: 14.
- Gottfried, K. L., R. R. Gerhardt, R. S. Nasci, M. B. Crabtree, N. Karabatsos, K. L. Burkhalter, B. S. Davis, N. A. Panella und D. J. Paulson (2002). Temporal abundance, parity, survival rates, and arbovirus isolation of field-collected container-inhabiting mosquitoes in eastern Tennessee. J Am Mosq Control Assoc **18**(3): 164-172.
- Gratz, N. G. (2004a). Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. Med Vet Entomol **18**(3): 215-227.
- Gratz, N. G. (2004b). The mosquito-borne infections of Europe. Eur Mosq Bull **17**: 1-7.
- Griswold, M. W. und L. P. Lounibos (2005). Does differential predation permit invasive and native mosquito larvae to coexist in Florida? Ecol Entomol **30**: 122-127.

- Gu, W. und R. J. Novak (2006). Statistical estimation of degree days of mosquito development under fluctuating temperatures in the field. *J Vector Ecol* **31**(1): 107-12.
- Gubler, D. G. (1970). Comparison of reproductive potentials of *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* Skuse and *Aedes* (*Stegomyia*) *polynesiensis* Marks. *Mosq News* **30**(2): 201-209.
- Gubler, D. G. und N. C. Bhattacharya (1971). Observations on the reproductive history of *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* in the laboratory. *Mosq News* **31**(3): 356-359.
- Gubler, D. J. (1971). Studies on the comparative oviposition behavior of *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* and *Aedes* (*Stegomyia*) *polynesiensis* Marks. *J Med Entomol* **8**(6): 675-682.
- Gubler, D. J. (1998). Dengue and Dengue Hemorrhagic Fever. **11**: 480-496.
- Hanski, I. (1999). Metapopulation ecology. Oxford, Oxford University Press. 313p.
- Hanski, I. und M. E. Gilpin (1996). Metapopulation biology : ecology, genetics and evolution. London, Academic. xvi,512p.
- Hanson, S. M. und G. B. Craig, Jr. (1994). Cold acclimation, diapause, and geographic origin affect cold hardiness in eggs of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **31**(2): 192-201.
- Hanson, S. M. und G. B. Craig, Jr. (1995a). *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) eggs: field survivorship during northern Indiana winters. *J Med Entomol* **32**(5): 599-604.
- Hanson, S. M. und G. B. Craig, Jr. (1995b). Relationship between cold hardiness and supercooling point in *Aedes albopictus* eggs. *J Am Mosq Control Assoc* **11**(1): 35-38.
- Hanson, S. M., R. L. Lampman, R. J. Novak und P. M. Purseglove (1996). *Aedes albopictus* and *Ae. triseriatus* eggs survive waste tire processing. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(4): 728-729.
- Hawley, W. A. (1988). The biology of *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc Suppl* **1**: 1-39.
- Hawley, W. A., C. B. Pumpuni, R. H. Brady und G. B. Craig, Jr. (1989). Overwintering survival of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) eggs in Indiana. *J Med Entomol* **26**(2): 122-129.
- Heard, P. B., M. L. Niebylski, D. B. Franczy und G. B. Craig, Jr. (1991). Transmission of a newly recognized virus (Bunyaviridae, Bunyavirus) isolated from *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Potosi, Missouri. *J Med Entomol* **28**(5): 601-605.
- Helleck, A. M., W. K. Hartbeck und D. Vodopich (1993). Daily survivorship and life span of the mosquito *Eretmapodites quinquevittatus* Theobald (Diptera: Culicidae) under laboratory conditions compared to *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes bahamensis*. *Bull Soc Vector Ecol* **18**(2): 109-113.
- Heyer, E. (1972). Witterung und Klima : eine allgemeine Klimatologie. Leipzig, B.G. Teubner. 458p.
- Hien, D. S. (1975a). Biology of *Aedes aegypti* (L., 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae). II. Effect of environmental conditions on the hatching of larvae. *Acta Parasitol Pol* **23**: 537-552.
- Hien, D. S. (1975b). Biology of *Aedes aegypti* (L., 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae). I. Resistance of eggs to low humidity. *Acta Parasitol Pol* **23**: 395-402.
- Hien, D. S. (1975c). Biology of *Aedes aegypti* (L., 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae). III. Effect of certain environmental conditions on the development of larvae and pupae. *Acta Parasitol Pol* **23**: 553-568.

- Hien, D. S. (1976a). Biology of *Aedes aegypti* (L., 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae). V. The gonotrophic cycle and oviposition. *Acta Parasitol Pol* **24**: 37-55.
- Hien, D. S. (1976b). Biology of *Aedes aegypti* (L., 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae). IV. The feeding of females. *Acta Parasitol Pol* **24**: 27-35.
- Hiss, E. A. und M. S. Fuchs (1972). The effect of matrone on oviposition in the mosquito, *Aedes aegypti*. *J Insect Physiol* **18**(11): 2217-2227.
- Hobbs, J. H., E. A. Hughes und B. H. Eichold, 2nd (1991). Replacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in Mobile, Alabama. *J Am Mosq Control Assoc* **7**(3): 488-489.
- Hornby, J. A., D. E. Moore und T. W. Miller, Jr. (1994). *Aedes albopictus* distribution, abundance, and colonization in Lee County, Florida, and its effect on *Aedes aegypti*. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(3): 397-402.
- Horsfall, W. R. (1955). Mosquitoes - Their Bionomics and Relation to Disease. New York, The roland Press Company. 723p.
- Howe, R. W. (1967). Temperature effects on embryonic development in insects. *Annu Rev Entomol* **12**: 15-42.
- Huang, Y.-M. (1968). Neotype designation for *Aedes (Stegomyia) albopicta* (Skuse) (Diptera: Culicidae). *P Entomol Soc Wash* **70**(4): 297-302.
- Hylton, A. R. (1967). Low humidity water-retention ability in *Eretmapodites chrysogaster* and *Aedes albopictus*. *J Insect Physiol* **13**(1): 153-157.
- Hylton, A. R. (1969). Studies on longevity of adult *Eretmapodites chrysogaster*, *Aedes togoi* and *Aedes (Stegomyia) albopictus* females (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **6**(2): 147-149.
- Ibanez-Bernal, S., B. Briseno, J. P. Mutebi, E. Argot, G. Rodriguez, C. Martinez-Campos, R. Paz, P. de la Fuente-San Roman, R. Tapia-Conyer und A. Flisser (1997). First record in America of *Aedes albopictus* naturally infected with dengue virus during the 1995 outbreak at Reynosa, Mexico. *Med Vet Entomol* **11**(4): 305-309.
- Ibanez-Bernal, S. und C. Martinez-Campos (1994). *Aedes albopictus* in Mexico. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(2 Pt 1): 231-232.
- Jahangir, K., H. H. Yap, J. Zairi, C. Y. Lee und M. M. Saira Banu (2003). The effect of cloth wetted with sugar solution and water on prolonging the lifespan of *Aedes aegypti* (Linnaeus) and *Aedes albopictus* (Skuse) under laboratory condition. *Trop Biomed* **20**(2): 145-152.
- Jandricic, S. E., S. P. Wraight, K. C. Bennett und J. P. Sanderson (2010). Developmental Times and Life Table Statistics of *Aulacorthum solani* (Hemiptera: Aphididae) at Six Constant Temperatures, With Recommendations on the Application of Temperature-Dependent Development Models. *Environ. Entomol.* **39**(5): 1631-1642.
- Jardina, B. J. (1990). The eradication of *Aedes albopictus* in Indianapolis, Indiana. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(2): 310-311.
- Jones, V. P., M. D. Doerr, J. F. Brunner, C. C. Baker, T. D. Wilburn und N. G. Wiman (2005). A synthesis of the temperature dependent development rate for the obliquebanded leafroller, *Choristoneura rosaceana*. *J Insect Sci* **5**: 24.
- Jöst, H., A. Bialonski, V. Storch, S. Günther, N. Becker und J. Schmidt-Chanasit (2010). Isolation and Phylogenetic Analysis of Sindbis Viruses from Mosquitoes in Germany. *J Clin Microbiol* **48**(5): 1900-19003.
- Juliano, S. A. und L. P. Lounibos (2005). Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecol Lett* **8**(5): 558-574.

- Jupp, P. G. und A. Kemp (1992). *Aedes albopictus* and other mosquitoes imported in tires into Durban, South Africa. *J Am Mosq Control Assoc* **8**(3): 321-322.
- Kesavaraju, B. und S. A. Juliano (2009). No evolutionary response to four generations of laboratory selection on antipredator behavior of *Aedes albopictus*: potential implications for biotic resistance to invasion. *J Med Entomol* **46**(4): 772-781.
- Kittayapong, P. und D. Strickman (1993). Distribution of container-inhabiting *Aedes* larvae (Diptera: Culicidae) at a dengue focus in Thailand. *J Med Entomol* **30**(3): 601-606.
- Klobucar, A., E. Merdic, N. Benic, Z. Baklaic und S. Kremer (2006). First record of *Aedes albopictus* in Croatia. *J Am Mosq Control Assoc* **22**: 147-148.
- Klowden, M. J. (1979). Blood intake by *Aedes aegypti* not regulated by insemination. *J Insect Physiol* **25**: 349-351.
- Klowden, M. J. (1993). Mating and nutritional state affect the reproduction of *Aedes albopictus* mosquitoes. *J Am Mosq Control Assoc* **9**(2): 169-173.
- Klowden, M. J. und G. M. Chambers (1992). Reproductive and metabolic differences between *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **29**(3): 467-471.
- Knudsen, A. B., R. Romi und G. Majori (1996). Occurrence and spread in Italy of *Aedes albopictus*, with implications for its introduction into other parts of Europe. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(2 Pt 1): 177-183.
- Kobayashi, M., N. Nihei und T. Kurihara (2002). Analysis of northern distribution of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Japan by geographical information system. *J Med Entomol* **39**(1): 4-11.
- Kolivras, K. N. (2006). Mosquito habitat and dengue risk potential in Hawaii: A conceptual framework and GIS application. *The Professional Geographer* **58**(2): 139-154.
- Kombiverkehr (2010). Firmenprofil, Kombiverkehr Deutsche Gesellschaft für kombinierten Güterverkehr mbH & Co KG.
- Koschack, J. (2008). Standardabweichung und Standardfehler: der kleine, aber feine Unterschied. *Z Allg Med* **84**: 258-260.
- Krueger, A. und R. M. Hagen (2007). Short communication: first record of *Aedes albopictus* in Gabon, Central Africa. *Trop Med Int Health* **12**(9): 1105-1107.
- Kruger, E. L., C. D. Pappas und R. W. Howard (1991). Cuticular hydrocarbon geographic variation among seven North American populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **28**(6): 859-864.
- Lactin, J. D., N. J. Holliday, D. L. Johnson und R. Craigen (1995). Improved Rate Model of Temperature-Dependent Development by Arthropods. *Environ. Entomol.* **24**(1): 68 - 75.
- Lai, C. H., K. C. Tung, H. K. Ooi und J. S. Wang (2001). Susceptibility of mosquitoes in central Taiwan to natural infections of *Dirofilaria immitis*. *Med Vet Entomol* **15**(1): 64-67.
- Lampman, R. L. und R. J. Novak (1996). Attraction of *Aedes albopictus* adults in sod infusion. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(1): 119-124.
- Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (2002). Entsorgung von Altreifen in Baden-Württemberg - Situationsbericht 03/2002. Karlsruhe: 3-36.
- Latif, M. (2006). Klima. Frankfurt am Main, Fischer-Taschenbuch-Verl. 127 S.
- Lea, A. O. (1968). Mating without insemination in virgin *Aedes aegypti*. *J Insect Physiol* **14**: 305-308.
- Liedtke, H. und J. Marcinek (2002). Physische Geographie Deutschlands. Gotha, Klett-Verlag. 786 S.

- Liedtke, H. und J. Marcinek (2002). *Physische Geographie Deutschlands*. Gotha, Klett-Verlag.
- Liew, C. und C. F. Curtis (2004). Horizontal and vertical dispersal of dengue vector mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*, in Singapore. *Med Vet Entomol* **18**(4): 351-360.
- Liles, J. N. und D. M. Delong (1960). The longevity and productivity of adult male and female *Aedes aegypti* when reared separately and together on three different diets *Ann Entomol Soc Am* **53**: 277-280.
- Lockwood, J. L., P. Cassey und T. Blackburn (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**(5): 223-228.
- Lord, C. C. (1998). Density dependence in larval *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **35**(5): 825-829.
- Lorenz, R. J. (1988). *Grundbegriffe der Biometrie*, Gustav Fischer Verlag. 241 S.
- Madon, M. B., M. S. Mulla, M. W. Shaw, S. Klueh und J. E. Hazelrigg (2002). Introduction of *Aedes albopictus* (Skuse) in southern California and potential for its establishment. *J Vector Ecol* **27**(1): 149-154.
- Marten, G. G. (1990). Evaluation of cyclopoid copepods for *Aedes albopictus* control in tires. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(4): 681-688.
- Mattingly, P. F. (1953). The subgenus *Stegomyia* (Diptera: Culicidae) in the Ethiopian region. II. Distribution of species confined to the East South African subregion. *Bull Br Mus Entomol* **3**: 1-65.
- Mazur, P., U. Schneider und A. P. Mahowald (1992). Characteristics and kinetics of subzero chilling injury in *Drosophila* embryos. *Cryobiology* **29**(1): 39-68.
- McClelland, G. A., W. K. Hartberg und C. M. Courtois (1973). *Aedes mascarensis* MacGregor on Mauritius. I. Ecology in relation to *Aedes albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **10**(6): 570-577.
- Medlock, J. M., D. Avenell, I. Barrass und S. Leach (2006). Analysis of the potential for survival and seasonal activity of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in the United Kingdom. *J Vector Ecol* **31**(2): 292-304.
- Mekuria, Y. und M. G. Hyatt (1995). Operational and scientific notes. *J Am Mosq Control Assoc* **11**(4): 468-470.
- Menzel, A. (2006). Zeitliche Verschiebung von Austrieb, Blüte, Fruchtreife und Blattverfärbung im Zuge der rezenten Klimaerwärmung. *Forum für Wissen*: 47-53.
- Mergarten, B. (2009). Untersuchungen zum Einfluss von Kältephasen auf den ovarialen Zyklus und die Eiablage von *Aedes albopictus*. Diplomarbeit. Universität Heidelberg. 51 S.
- Mitchell, C. J. (1991). Vector competence of North and South American strains of *Aedes albopictus* for certain arboviruses: a review. *J Am Mosq Control Assoc* **7**(3): 446-451.
- Mitchell, C. J. (1995). Geographic Spread of *Aedes albopictus* and Potential for Involvement in Arbovirus Cycles in the Mediterranean Basin. *J Am Mosq Control Assoc* **20**(1): 44-58.
- Mitchell, C. J. und D. J. Gubler (1987). Vector competence of geographic strains of *Aedes albopictus* and *Aedes polynesiensis* and certain other *Aedes* (*Stegomyia*) mosquitoes for Ross River virus. *J Am Mosq Control Assoc* **3**(2): 142-147.
- Mitchell, C. J. und B. R. Miller (1990). Vertical transmission of dengue viruses by strains of *Aedes albopictus* recently introduced into Brazil. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(2): 251-253.
- Mitchell, C. J., B. R. Miller und D. J. Gubler (1987). Vector competence of *Aedes albopictus* from Houston, Texas, for dengue serotypes 1 to 4, yellow fever and Ross River viruses. *J Am Mosq Control Assoc* **3**(3): 460-465.

- Mitchell, C. J., G. C. Smith und B. R. Miller (1990). Vector competence of *Aedes albopictus* for a newly recognized Bunyavirus from mosquitoes collected in Potosi, Missouri. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(3): 523-527.
- Mogi, M., I. Miyagi, K. Abadi und Syafruddin (1996). Inter- and intraspecific variation in resistance to desiccation by adult *Aedes (Stegomyia)* spp. (Diptera: Culicidae) from Indonesia. *J Med Entomol* **33**(1): 53-57.
- Monteiro, L. C., J. R. de Souza und C. M. de Albuquerque (2007). Eclosion rate, development and survivorship of *Aedes albopictus* (Skuse)(Diptera: Culicidae) under different water temperatures. *Neotrop Entomol* **36**(6): 966-971.
- Moore, C. G. (1999). *Aedes albopictus* in the United States: current status and prospects for further spread. *J Am Mosq Control Assoc* **15**(2): 221-227.
- Moore, C. G., D. B. Francy, D. A. Eliason und T. P. Monath (1988). *Aedes albopictus* in the United States: rapid spread of a potential disease vector. *J Am Mosq Control Assoc* **4**(3): 356-361.
- Moore, C. G. und C. J. Mitchell (1997). *Aedes albopictus* in the United States: ten-year presence and public health implications. *Emerg Infect Dis* **3**(3): 329-334.
- Moorhouse, D. E. (1978). *Dirofilaria immitis*: A cause of human intra-ocular infection. *Infection* **6**(4): 192-193.
- Mori, A. (1977). The gonotrophic cycle of *Aedes albopictus* in the field. *Trop Med* **19**(3.4): 141-146.
- Mori, A. (1979). Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*. *Trop Med* **21**(2): 85-103.
- Mori, A. und T. Oda (1981). Studies on the egg diapause and overwintering of *Aedes albopictus* in Nagasaki. *Trop Med* **23**(2): 79-90.
- Morrison, A. C., A. Costero, J. D. Edman, G. G. Clark und T. W. Scott (1999). Increased fecundity of *Aedes aegypti* fed human blood before release in a mark-recapture study in Puerto Rico. *J Am Mosq Control Assoc* **15**(2): 98-104.
- Müller-Westermeier, G., A. Kreis und E. Dittmann (1999). *Klimaatlas Bundesrepublik Deutschland (DWD)*. **1**.
- Müller-Westermeier, G. und K. Rocznik (2006). *Wetter und Klima in Deutschland*. Stuttgart {[u.a.], Hirzel. 174 S.
- Nasci, R. S., S. G. Hare und F. S. Willis (1989). Interspecific mating between Louisiana strains of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in the field and laboratory. *J Am Mosq Control Assoc* **5**(3): 416-421.
- Nawrocki, S. J. und W. A. Hawley (1987). Estimation of the northern limits of distribution of *Aedes albopictus* in North America. *J Am Mosq Control Assoc* **3**(2): 314-317.
- Nayar, J. K. und J. W. Knight (1999). *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): an experimental and natural host of *Dirofilaria immitis* (Filarioidea: Onchocercidae) in Florida, U.S.A. *J Med Entomol* **36**(4): 441-448.
- Neng, W., X. Yan, H. Fuming und C. Dazong (1992). Susceptibility of *Aedes albopictus* from China to insecticides, and mechanism of DDT resistance. *J Am Mosq Control Assoc* **8**(4): 394-397.
- Niebylski, M. L. und G. B. Craig, Jr. (1994). Dispersal and survival of *Aedes albopictus* at a scrap tire yard in Missouri. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(3): 339-343.
- Niebylski, M. L., H. M. Savage, R. S. Nasci und G. B. Craig, Jr. (1994). Blood hosts of *Aedes albopictus* in the United States. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(3): 447-450.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, Jr., A. D. Gettman und J. P. Cuda (1995a). Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *J Med Entomol* **32**(4): 554-562.

- O'Meara, G. F., L. F. Evans, Jr., A. D. Gettman und A. W. Patteson (1995b). Exotic tank bromeliads harboring immature *Aedes albopictus* and *Aedes bahamensis* (Diptera: Culicidae) in Florida. *J Vector Ecol* **20**(2): 216-224.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, Jr. und M. L. Womack (1997). Colonization of rock holes by *Aedes albopictus* in the southeastern United States. *J Am Mosq Control Assoc* **13**(3): 270-274.
- Ogata, K. und A. Lopez Samayoa (1996). Discovery of *Aedes albopictus* in Guatemala. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(3 Pt 1): 503-506.
- Paily, K. P. und K. Balaraman (2000). Susceptibility of ten species of mosquito larvae to the parasitic nematode *Romanomermis iyengari* and its development. *Med Vet Entomol* **14**(4): 426-429.
- Papaevangelou, G. und S. B. Halstead (1977). Infections with two dengue viruses in Greece in the 20. Century, did dengue hemorrhagic fever occur in the 1928 epidemic? *J Trop Med Hyg* **80**: 46-51.
- Paupy, C., R. Girod, M. Salvan, F. Rodhain und A. B. Failloux (2001). Population structure of *Aedes albopictus* from La Reunion Island (Indian Ocean) with respect to susceptibility to a dengue virus. *Heredity* **87**(Pt 3): 273-283.
- Petric, D., I. Pajovic, A. Ignjatovic Cupina und M. Zgomba (2001). *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) new mosquito species (Diptera, Culicidae) in entomofauna of Yugoslavia. Symposia of the entomologists of Serbia, Entomological Society of Serbia, Belgrade, Serbia and Montenegro, Goc,: 26-29.
- Petric, D., M. Zgomba, A. Ignjatovic Cupina, I. Pajovic, E. Merdic, I. Boca, A. Klobucar und N. Landeka (2006). Invasion of *Stegomyia albopicta* to a part of Europe. SOVE 15th European Meeting. Serres Greece: 58.
- Pumpuni, C. B., J. Knepler und G. B. Craig, Jr. (1992). Influence of temperature and larval nutrition on the diapause inducing photoperiod of *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **8**(3): 223-227.
- Rai, K. S. (1964). Cytogenetic effects of chemosterilants in mosquitoes.II. Mechanism of apholate-induced changes in fecundity and fertility of *Aedes aegypti* (L.). **127**: 119-131.
- Ramos, H. C., H. Ribeiro, T. Novo, J. Bizarro und E. R. Easton (1996). First record of genus *Coelomomyces* in Macau (China): *Coelomomyces stegomyiae* var. *stegomyiae* parasitizing *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(3 Pt 1): 507-509.
- Rapp, J. (2002). Regionale Klimatrends in Deutschland im 20. Jahrhundert. Klimastatusbericht 2001, Deutscher Wetterdienst (Hrsg.): 175-184.
- Ratte (1985). Environmental physiology and biochemistry of insects. K. H. Hoffmann. Berlin, Springer: 296p.
- Ratte (1985). . Environmental physiology and biochemistry of insects. K. H. Hoffmann. Berlin, Springer: 296 S.
- Ray, W.-M., Y.-H. Chien und C.-H. Chen (1996). Comparison of probit analysis versus arcsine square root transformation on LC50 estimation. *Aquacult Eng* **15**(3): 193-207.
- Reiter, P. (1996). [Oviposition and dispersion of *Aedes aegypti* in an urban environment]. *Bull Soc Pathol Exot* **89**(2): 120-122.
- Reiter, P. (1998). *Aedes albopictus* and the world trade in used tires, 1988-1995: the shape of things to come? *J Am Mosq Control Assoc* **14**(1): 83-94.
- Reiter, P. und R. F. Darsie, Jr. (1984). *Aedes albopictus* in Memphis, Tennessee (USA): An achievement of modern transportation? *Mosq News* **44**(3): 396-399.
- Remane, A., V. Storch und U. Welsch (2004). Systematische Zoologie. Heidelberg [u.a.], Spektrum, Akad. Verl. XXV, 853 S.

- Rezende, G. L., A. J. Martins, C. Gentile, L. C. Farnesi, M. Pelajo-Machado, A. A. Peixoto und D. Valle (2008). Embryonic desiccation resistance in *Aedes aegypti*: presumptive role of the chitinized serosal cuticle. *BMC Dev Biol* **8**: 82.
- Richardson, J. H., W. E. Barton und D. C. Williams (1995). Survey of container-inhabiting mosquitoes in Clemson, South Carolina, with emphasis on *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **11**(4): 396-400.
- Rightor, J. A., B. R. Farmer und J. L. Clarke, Jr. (1987). *Aedes albopictus* in Chicago, Illinois. *J Am Mosq Control Assoc* **3**(4): 657.
- Robert, L. L. und J. K. Olson (1989). Susceptibility of female *Aedes albopictus* from Texas to commonly used adulticides. *J Am Mosq Control Assoc* **5**(2): 251-253.
- Rodriguez Tovar, M. L. und M. G. Ortega Martinez (1994). *Aedes albopictus* in Muzquiz city, Coahuila, Mexico. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(4): 587.
- Roiz, D., R. Eritja, R. Molina, R. Melero-Alcibar und J. Lucientes (2008). Initial distribution assessment of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in the Barcelona, Spain, area. *J Med Entomol* **45**(3): 347-352.
- Romi, R., G. Pontuale, C. I. MG, G. Fiorentini, A. Marchi, L. Nicoletti, M. Cocchi und A. Tamburro (2004). Potential vectors of West Nile virus following an equine disease outbreak in Italy. *Med Vet Entomol* **18**(1): 14-19.
- Rossi, G. C., N. T. Pascual und F. J. Krsticevic (1999). First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. *J Am Mosq Control Assoc* **15**(3): 422.
- Roy, M., J. Brodeur und C. Cloutier (2002). Relationship between temperature and development rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environmental Entomology* **31**(1): 177-187.
- Rozeboom, L. E. (1971). Relative densities of freely breeding populations of *Aedes* (S.) *polynesiensis* Marks and *Ae.* (S.) *albopictus* Skuse. A large cage experiment. *Am J Trop Med Hyg* **20**(2): 356-362.
- Rozeboom, L. E. und J. R. Bridges (1972). Relative population densities of *Aedes albopictus* and *A. guamensis* on Guam. *Bull World Health Organ* **46**(4): 477-483.
- Russell, R. (1986). Larval Competition Between the Introduced Vector of Dengue Fever in Australia, *Aedes aegypti* (L), and a Native Container-Breeding Mosquito, *Aedes notoscriptus* (Skuse) (Diptera, Culicidae). *Aust J Zool* **34**(4): 527-534.
- Samanidou-Voyadjoglou, A., E. Patsoula, G. Spanakos und N. C. Vakalis (2005). Confirmation of *Aedes albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) in Greece. *Eur Mosq Bull* **19**: 10-12.
- Sames, W. J. t., R. Bueno, Jr., J. Hayes und J. K. Olson (1996). Insecticide susceptibility of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the Lower Rio Grande Valley of Texas and Mexico. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(3 Pt 1): 487-490.
- Sardelis, M. R., M. J. Turell, M. L. O'Guinn, R. G. Andre und D. R. Roberts (2002). Vector competence of three North American strains of *Aedes albopictus* for West Nile virus. *J Am Mosq Control Assoc* **18**(4): 284-289.
- Savage, H. M., V. I. Ezike, A. C. Nwankwo, R. Spiegel und B. R. Miller (1992). First record of breeding populations of *Aedes albopictus* in continental Africa: implications for arboviral transmission. *J Am Mosq Control Assoc* **8**(1): 101-103.
- Savage, H. M., M. L. Niebylski, G. C. Smith, C. J. Mitchell und G. B. Craig, Jr. (1993). Host-feeding patterns of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) at a temperate North American site. *J Med Entomol* **30**(1): 27-34.
- Savage, H. M. und G. C. Smith (1994). Identification of damaged adult female specimens of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in the New World. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(3): 440-442.

- Savage, H. M., G. C. Smith, C. J. Mitchell, R. G. McLean und M. V. Meisch (1994). Vector competence of *Aedes albopictus* from Pine Bluff, Arkansas, for a St. Louis encephalitis virus strain isolated during the 1991 epidemic. *J Am Mosq Control Assoc* **10**(4): 501-506.
- Schaffner, F., B. Boulètreau, G. B., G. J. und S. Karch (2000). Première observation d'*Aedes albopictus* (Skuse,1894) en France métropolitaine. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Sciences de la Vie* **323**: 373-375.
- Schaffner, F., B. Bouletreau, B. Guillet, J. Guilloteau und S. Karch (2001). *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) established in metropolitan France. *Eur Mosq Bull* **9**: 1-3.
- Schaffner, F., C. Kaufmann, D. Hegglin und A. Mathis (2009). The invasive mosquito *Aedes japonicus* in central europe. *Med Vet Entomol* **23**(4): 448–451.
- Schaffner, F., W. Van Bortel und M. Coosemans (2004). First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in Belgium. *J Am Mosq Control Assoc* **20**(2): 201-203.
- Schneider, K. (2011). Short communication: Breeding of *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) 80 km north of its known range in southern Germany. *Eur Mosq Bull* **29**.
- Scholte, E.-J., F. Jacobs, Y.-M. Linton, E. Dijkstra, J. Fransen und W. Takken (2007). First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in the Netherlands. *Eur Mosq Bull* **22**: 5-9.
- Scholte, E. (2008). *Aedes albopictus* in the Netherlands; a situation report. International symposium on the Asian Tiger Mosquito *Aedes albopictus*, Speyer, Germany, Federal Ministry for the Environment, Nature Conservation and Nuclear Safety (BMU).
- Schönwiese, C.-D. (2003). Jahreszeitliche Struktur beobachteter Temperatur- und Niederschlagstrends in Deutschland. Berlin und Bayreuth, Chmielewski, F.-M. 59-68.
- Schreck, C. E. und T. P. McGovern (1989). Repellents and other personal protection strategies against *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **5**(2): 247-250.
- Schultz, J. (1995). The ecozones of the world : the ecological divisions of the geosphere. Berlin ; London, Springer-Verlag. 449p.
- SCI Verkehr GmbH (2000). Marktstudie Schienengüterverkehr, Ministerium für Wirtschaft und Mittelstand, Technologie und Verkehr des Landes Nordrhein-Westfalen: 1-77.
- Scott, T. W., L. H. Lorenz und S. C. Weaver (1990). Susceptibility of *Aedes albopictus* to infection with eastern equine encephalomyelitis virus. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(2): 274-278.
- Shroyer, D. A. (1986). *Aedes albopictus* and arboviruses: a concise review of the literature. *J Am Mosq Control Assoc* **2**(4): 424-428.
- Shroyer, D. A. (1990). Vertical maintenance of dengue-1 virus in sequential generations of *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **6**(2): 312-314.
- Silva, O. S., P. R. Romao, R. D. Blazius und J. S. Prohiro (2004). The use of andiroba *Carapa guianensis* as larvicide against *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc* **20**(4): 456-457.
- Silver, J. B. und M. W. Service (2008). Mosquito ecology : field sampling methods. Dordrecht ; London, Springer. 1494 S.
- Skuse, F. A. A. (1894). The banded mosquito of Bengal. *Indian Mus Notes* **3**: 20.
- Smith, G. C., D. A. Eliason, C. G. Moore und E. N. Ihenacho (1988). Use of elevated temperatures to kill *Aedes albopictus* and *Ae. aegypti*. *J Am Mosq Control Assoc* **4**(4): 557-558.
- Sota, T. (1993). Response to selection for desiccation resistance in *Aedes albopictus* eggs (Diptera: Culicidae). *Appl Entomol Zool* **28**(2): 161-168.

- Southwood, T. R. E. (1968). Ecological methods : with particular reference to the study of insect populations. [reprinted with minor corrections]. London, Methuen. 412 S.
- Sprenger, D. und T. Wuithiranyagool (1986). The discovery and distribution of *Aedes albopictus* in Harris County, Texas. *J Am Mosq Control Assoc* **2**(2): 217-219.
- Su, T. und M. S. Mulla (2001). Effects of temperature on development, mortality, mating and blood feeding behaviour of *Culiseta incidens* (Diptera: Culicidae). *J Vector Ecol* **26**(1): 83-92.
- Sulaiman, S., B. Omar, J. Jeffery und V. Busparani (1991). Evaluation of pyrethroids lambda-cyhalothrin, deltamethrin and permethrin against *Aedes albopictus* in the laboratory. *J Am Mosq Control Assoc* **7**(2): 322-323.
- Sullivan, M. F., D. J. Gould und S. Maneechai (1971). Observations on the host range and feeding preferences of *Aedes albopictus* (Skuse). *J Med Entomol* **8**(6): 713-716.
- Sweeney, K. J., M. A. Cantwell und J. Dorothy (1988). The collection of *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* from Baltimore, Maryland. *J Am Mosq Control Assoc* **4**(3): 381-382.
- Takumi, K., E. Scholte, M. Braks, C. Reusken, D. Avenell und J. Medlock (2009). Introduction, scenarios for establishment and seasonal activity of *Aedes albopictus* in The Netherlands. *Vector Borne Zoonotic Dis* **9**(2): 191-196.
- Tan, R., M. Abdin, C. Maroef und D. G. Gubler (1981). Comparative growth of dengue viruses in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* after parenteral infection. *Mosq News* **41**(1): 71-74.
- Tanaka, K., K. Mizusawa und E. S. Saugstad (1979). A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae). *Contributions of the American Entomological Institute* **16**: 1-987.
- Teng, H. J. und C. S. Apperson (2000). Development and survival of immature *Aedes albopictus* and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) in the laboratory: effects of density, food, and competition on response to temperature. *J Med Entomol* **37**(1): 40-52.
- Thenmozhi, V., J. G. Hiriyan, S. C. Tewari, P. Philip Samuel, R. Paramasivan, R. Rajendran, T. R. Mani und B. K. Tyagi (2007). Natural vertical transmission of dengue virus in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Kerala, a southern Indian state. *Jpn J Infect Dis* **60**(5): 245-249.
- Toma, L., F. Severini, M. Di Luca, A. Bella und R. Romi (2003). Seasonal patterns of oviposition and egg hatching rate of *Aedes albopictus* in Rome. *J Am Mosq Control Assoc* **19**(1): 19-22.
- Toto, J. C., S. Abaga, P. Carnevale und F. Simard (2003). First report of the oriental mosquito *Aedes albopictus* on the West African island of Bioko, Equatorial Guinea. *Med Vet Entomol* **17**(3): 343-346.
- Trexler, J. D., C. S. Apperson, L. Zurek, C. Gemeno, C. Schal, M. Kaufman, E. Walker, D. W. Watson und L. Wallace (2003). Role of bacteria in mediating the oviposition responses of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **40**(6): 841-848.
- Trudgill, D. L., A. Honek, D. Li und N. M. Straalen (2005). Thermal time - concepts and utility. **146**(1): 1-14.
- Tuchmann, N. C., K. A. Wahtera, R. G. Wetzel, N. M. Russo, G. M. Kilbane, L. M. Sasso und J. A. Teeri (2003). Nutritional quality of leaf detritus altered by elevated atmospheric CO₂: effects on development of mosquito larvae. *Freshwater Biol* **48**: 1432-1439.

- Turell, M. J., J. R. Beaman und R. F. Tammariello (1992). Susceptibility of selected strains of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) to chikungunya virus. *J Med Entomol* **29**(1): 49-53.
- Urbanelli, S., R. Bellini, M. Carrieri, P. Sallicandro und G. Celli (2000). Population structure of *Aedes albopictus* (Skuse): the mosquito which is colonizing Mediterranean countries. *Heredity* **84**(3): 331-337.
- Usinger, R. L. (1944). Entomological phases of the recent dengue epidemic in Honolulu. *Public Health Report* **59**: 423-430.
- Vazeille-Falcoz, M., J. Adhami, L. Mousson und F. Rodhain (1999). *Aedes albopictus* from Albania: a potential vector of dengue viruses. *J Am Mosq Control Assoc* **15**(4): 475-478.
- Vazeille, M., L. Mousson, I. Rakatoarivony, R. Villeret, F. Rodhain, J. B. Duchemin und A. B. Failloux (2001). Population genetic structure and competence as a vector for dengue type 2 virus of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* from Madagascar. *Am J Trop Med Hyg* **65**(5): 491-497.
- Walgama, R. S. und M. P. Zalucki (2006). Evaluation of different models to describe egg and pupal development of *Xyleborus fornicatus* Eichh. (Coleoptera: Scolytidae), the shot-hole borer of tea in Sri Lanka. *Insect Sci.* **13**: 109-118.
- Walter, H. und S.-W. Breckle (1983). Ökologische Grundlagen in globaler Sicht : [mit] 24 Tabellen. München, Elsevier {[u.a.]}. 238 S.
- Walter, H. und S.-W. Breckle (1986). Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens : Zonobiom VI - IX ; [mit] 125 Tabellen. München, Elsevier {[u.a.]}. 587 S.
- Washburn, J. O. und E. U. Hartmann (1992). Could *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) become established in California tree holes? *J Med Entomol* **29**(6): 995-1005.
- Watson, M. S. (1967). *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse): A literature review. Miscellaneous Publications, Department of the Army **22**.
- Watts, D., D. Burke, B. Harrison, R. Whitmire und A. Nisalak (1987). Effect of temperature on the vector efficiency of *Aedes aegypti* for dengue 2 virus. *Am J Trop Med Hyg.* **36**(1): 143-152.
- Wermelinger, B. und M. Seifert (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.; Scolytidae). *J. Appl. Ent.* **122**: 185-191.
- Wymann, M. N., E. Flacio, S. Radczuweit, N. Patocchi und P. Luthy (2008). Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) - a threat for Switzerland? *Euro Surveill* **13**(10).
- Xue, R. D. und D. R. Barnard (1996). Human host avidity in *Aedes albopictus*: influence of mosquito body size, age, parity, and time of day. *J Am Mosq Control Assoc* **12**(1): 58-63.
- Xue, R. D., D. R. Barnard und C. E. Schreck (1995). Influence of body size and age of *Aedes albopictus* on human host attack rates and the repellency of deet. *J Am Mosq Control Assoc* **11**(1): 50-53.
- Yap, H. H., C. Y. Lee, N. L. Chong, A. E. Foo und M. P. Lim (1995). Oviposition site preference of *Aedes albopictus* in the laboratory. *J Am Mosq Control Assoc* **11**(1): 128-132.
- Zeichner, B. C. und M. J. Perich (1999). Laboratory testing of a lethal ovitrap for *Aedes aegypti*. *Med Vet Entomol* **13**(3): 234-238.