

Modellierung der Phänologie der Schadinsekten Asiatische Buschmücke und Kirschessigfliege in Abhängigkeit von Temperatur

Institution

Hochschule Geisenheim University
Institut für Obstbau
Von-Lade-Str. 1 • 65366 Geisenheim

Laufzeit

August 2017 – April 2021

Auftraggeber

Fachzentrum Klimawandel Hessen
im Hessischen Landesamt für Naturschutz, Umwelt und Geologie

Projektleitung

Prof. Dr. Peter Braun

Projektbearbeitung

Dipl.-Geogr. Markus Müller

Finanzierung

Fachzentrum Klimawandel Hessen
Hochschule Geisenheim University



Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	1
1. Einleitung.....	2
2. Schadpotenziale.....	2
2.1 Kirschessigfliege.....	2
2.2 Asiatische Buschmücke.....	3
3. Biologie und Autökologie der Kirschessigfliege und der Asiatischen Buschmücke.....	3
3.1 Kirschessigfliege.....	3
3.1.1 Merkmale.....	3
3.1.2 Systematik.....	4
3.1.3 Herkunft.....	4
3.1.3.1 Verbreitungsgeschichte.....	5
3.1.3.2 Monitoring.....	6
3.1.4 Wirtspflanzen und Ernährung.....	6
3.1.5 Schadwirkung.....	7
3.1.6 Vermehrung und Lebenszyklus.....	7
3.1.6.1 Autoökologie.....	7
3.1.6.2 Lebenszyklus.....	8
3.1.6.3 Eiablage und Entwicklung.....	8
3.1.6.4 Reproduktion und <i>reproduktive Quieszenz</i>	10
3.1.6.5 Überwinterung.....	11
3.1.6.6 Mortalität.....	12
Allgemeine Mortalität.....	12
Temperatureinfluss auf die Mortalität.....	12
3.1.6.7 Autökologie der Grenzbedingungen.....	12
Hitze.....	14
Kälte.....	15
3.1.7 Klimakammerversuche.....	16
3.2 Asiatische Buschmücke.....	17
3.2.1 Merkmale.....	17
3.2.2 Verbreitung.....	17
3.2.3 Lebensweise und Jahreszyklus.....	19
3.2.4 Autökologie.....	19
3.2.5 Schadpotenzial.....	20
3.2.6 Klimakammerversuche.....	20
4. Phänologisches Modell.....	20
4.1 Allgemeines.....	20
4.2 Aufbau des phänologischen Modells.....	22
4.2.1 Entwicklungsfunktionen.....	23
4.2.2 Mortalität und Alterungsfunktion.....	24
4.2.4 Eiablagefunktion.....	25
4.2.5 Kältetod.....	25
4.2.6 Hitzetod.....	25
4.2.7 Aussterben der Population.....	26

4.2.8 Übergang von und zur Quieszenz.....	26
4.2.9 Modellstart.....	27
4.3 Prä- und Postprozessoren.....	27
4.4 Ausgaben.....	28
4.5 Verwendete Konfiguration.....	29
5. Meteorologische Eingangsdaten.....	29
5.1 Allgemeines.....	29
5.2 Historische Daten zur Evaluation.....	30
5.2.1 E-Obs 23.....	30
5.2.2 ERA-Interim.....	30
5.3 Globalmodelle.....	30
5.4 Regionalmodelle.....	31
5.5 Übersicht über die verwendeten GCM/RCM-Kombinationen.....	31
5.6 BIAS-Korrekturen.....	31
6. Validierung.....	32
6.1 Validerung des Modells für die Kirschessigfliege.....	34
6.2 Validerung des Modells für die Asiatische Buschmücke.....	36
7. Simulationsergebnisse.....	36
7.1 Kirschessigfliege.....	36
7.1.1 Lokale Entwicklungstendenzen.....	38
7.1.1.1 Tiefland.....	39
7.1.1.2 Bergland.....	43
7.1.2 Räumliche Entwicklungsmuster.....	44
7.2. Asiatische Buschmücke.....	46
8. Ausblick.....	47
9. Schlussfolgerungen und Empfehlungen.....	47
Literatur.....	49
Anhänge	
Abbildungen und Karten	

Zusammenfassung

Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) und die Asiatische Buschmücke (*Aedes japonicus japonicus*) sind in Hessen sich neu ausbreitenden Insektenarten. Die Kirschessigfliege ist ein Schadorganismus mit potenziell hohem Schadniveau im Obst- und Weinbau. Bei der blutsaugenden Asiatischen Buschmücke wurde eine Übertragungskompetenz für mehrere Pathogene beim Menschen beobachtet. Beide Organismen profitieren aufgrund ihrer subtropischen Herkunft grundsätzlich von der Erwärmung durch den Klimawandel in Hessen, erleiden jedoch als arttypische Besonderheiten Vitalitätseinbußen bei trocken-heißer Witterung.

Basierend auf den bisher bekannten Daten wurden für beide Organismen phänologische Modelle entwickelt, um die künftige Populationsentwicklung besser abzuschätzen. Die Modelle berücksichtigen lediglich die Temperatur und vernachlässigen alle anderen, potenziell einschränkenden Faktoren (z.B. Fressfeinde, Krankheiten u.a.). Sie liefern daher im Ergebnis eine potenzielle maximale Entwicklung dieser Organismen bei vorgegebenen Temperaturen. Diese Abstraktion ermöglicht den Antrieb der Modelle allein mit bodennahen Temperaturen, die aus Beobachtungen und Klimaprojektionen in ausreichend guter Qualität zur Verfügung stehen.

Für die Kirschessigfliege konnte das Modell mit Fangzahlen und Temperaturbeobachtungen aus den letzten Jahren einer Validierung unterzogen werden. Für die Asiatische Buschmücke standen noch zu wenige Daten zur Verfügung, um eine Validierung durchzuführen. Zudem war die Ausbreitung der Asiatischen Buschmücke in Hessen 2021 immer noch nicht abgeschlossen. Von der Ableitung von Aussagen aus den Simulationen für die Asiatische Buschmücke wurde deshalb abgesehen.

Für die Kirschessigfliege wurden Simulationen für 740 Gitterpunkte in Hessen durchgeführt. Die Simulationen wurden mit einem Ensemble aus 31 Kombinationen verschiedener Globalmodelle und darin eingebetteten Regionalmodellen angetrieben und mit Projektionsdaten für die Jahre 2011 bis 2070 durchgeführt. Sie erlauben Aussagen über die klimabedingte Entwicklung des Schadpotenzials durch die Kirschessigfliege im Obst- und Weinbau in Hessen.

Generell steigt der zu erwartende Befallsdruck durch die Kirschessigfliege. In der letzten untersuchten Dekade (2061-70) ist auch im hessischen Bergland - wo die Kirschessigfliege in den letzten Jahren keine nennenswerten Entwicklungschancen hatte - mit einem relevanten potenziellen Befallsdruck zu rechnen. Dieser ist mit dem aktuell oder in naher Zukunft im Tiefland zu erwartenden Befallsdruck vergleichbar. Auch im Tiefland wächst der Befallsdruck und erreicht in einzelnen Jahren einen erheblich höheren Befallsdruck als dies in der letzten Dekade zu beobachten war. Zunehmend häufig bricht die potenzielle Population der Kirschessigfliege jedoch aufgrund hoher Temperaturen im Sommer wieder zusammen und erreicht erst im Herbst ein Maximum. Die interannuelle Variabilität des Befallsdrucks steigt im Tiefland dadurch an. Jahre mit aufgrund relativ niedriger Temperaturen durchgehend geringem Befallsdruck treten nach 2040 im Tiefland jedoch kaum noch auf.

Für den Anbau gefährdeter Früchte bedeutet dies, dass die Bedrohung der Fruchtqualität wie auch der Rentabilität des Anbaus im Tiefland erhalten bleibt. Allerdings nimmt die Zahl der Jahre zu, in denen der Beginn eines starken Befalls erst am Ende des Sommers zu erwarten ist. In diesen Jahren dürfte jedoch vermehrt Hitzestress und u.U. Wassermangel auftreten.

Im Bergland verstärkt sich die Problematik durch die Kirschessigfliege, so dass ein Ausweichen des Obstbaus in höhere Lagen auch dort nicht ohne Schutzmaßnahmen möglich sein wird, wenngleich das Schadpotenzial und die Länge der Schadsaison deutlich unter den im Tiefland zu erwartenden Werten liegt.

Generell kann ein Vorteil für Obstarten/-sorten mit sehr früher Ernte erwartet werden.

1. Einleitung

Oft wird angenommen, dass der Klimawandel Schadorganismen generell neue Ausbreitungsmöglichkeiten eröffnet. Dies erscheint logisch und wird auch durch zahlreiche Beispiele bestätigt. Viele dieser sich ausbreitenden und dann gebietsfremden Schadorganismen sind Insekten. Ihr Erfolg ist insofern erstaunlich, weil Insekten ektotherme Lebewesen sind, die an die meteorologischen Bedingungen ihrer Herkunftsgebiete angepasst und denen der neuen Lebensräume relativ schutzlos ausgeliefert sind (Paaijmans et al. 2013). Die Anpassungen an die Herkunftsgebiete können so leicht zu Nachteilen werden.

Mit der Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) und der Asiatischen Buschmücke (*Aedes japonicus japonicus*) wurden für diese Studie zwei Insektenarten ausgewählt, die zweifellos expansiv und in Hessen Neozoen sind. Aufgrund ihrer subtropischen und nur mäßig winterkalten Herkunftsgebiete (Südostasien) könnten sie von einer Erwärmung profitieren und sich in neuen Verbreitungsgebieten etablieren. In den Herkunftsgebieten dieser beiden Arten herrscht jedoch ein Monsunklima, mit zwar warmen, aber von überwiegend starker Bewölkung und häufigen Niederschlägen geprägten Sommern. Es gibt Hinweise darauf, dass die beiden Spezies durch heiße und trockene Witterungsbedingungen Stress erleiden und mit Populationseinbrüchen reagieren. Es stellt sich daher die Frage, ob sich bei diesen Organismen mit dem Klimawandel in Hessen bessere Entwicklungsbedingungen und damit einhergehend größere Schadpotenziale einstellen oder ob zumindest regional - durch eine Zunahme von heißen und strahlungsreichen Witterungsbedingungen sich häufiger auch ungünstige Bedingungen einstellen, die das Schadpotenzial begrenzen.

Im Folgenden wird die Biologie der Kirschessigfliege und der Asiatischen Buschmücke beschrieben und daraus phänologische Modelle entwickelt, die die potenzielle Entwicklung dieser Insekten unter der Vorgabe von Zeitreihen der Temperatur berechnen. Danach werden die Modelle anhand gemessener Temperaturen und beobachteter Befallsdaten validiert. Nach einer kurzen Beschreibung der verwendeten Projektionsdaten zur Temperatur werden die Modelle mit diesen Daten betrieben um so einen Ausblick auf die potenzielle Entwicklung dieser Insekten unter den Bedingungen des Klimawandels bis 2070 zu gewinnen.

2. Schadpotenziale

2.1 Kirschessigfliege

Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*, MATSUMURA 1931) ist eine Art aus der Familie der Taufliegen (*Drosophilidae: Drosophila*). Die Kirschessigfliege (KEF) wird im englischen Sprachraum als Spotted Wing *Drosophila* (SWD) bezeichnet. Sie ist ein polyphager Schadorganismus im Obstbau (Knapp et al. 2021), der seine Eier in zahlreiche Obstarten (s. Kap. 3.1.4) legt. Die in der Folge in den Früchten aufwachsenden Larven ("Maden") schädigen die Früchte stark, so dass in der Regel keine Vermarktung mehr möglich ist. Befallen werden alle weichschaligen Früchte wie Süßkirschen, Erdbeeren, Brombeeren, Himbeeren, Johannisbeeren, Heidelbeeren, Pflaumen, Pfirsiche, Aprikosen, Nektarinen, Holunder sowie Kelter- und Tafeltrauben. Äpfel und Birnen werden nur bei bereits geschädigter Fruchtschale befallen. Die bedeutendste Obstart in Hessen ist die Erdbeere mit einer Produktionsfläche von etwa 950 ha. Baumobst wird auf etwa 670 ha, Beerenobst auf ca. 150 ha angebaut.

In Hessen gibt es zudem zwei weinrechtlich bestimmte Anbauggebiete für Reben. Im Rheingau gibt es rund 3.600 ha bestockte Rebfläche, an der Hessische Bergstraße knapp 450 ha. Die KEF kann aufgrund ihrer Lebensweise (s. Kap. 3.1.5) und ihres Vermehrungspotenzials an den genannten Kulturen Schäden von großer ökonomischer Relevanz anrichten.

Im Anbau von Beerenobst und Süßkirschen in Frankreich, Italien und Spanien wurden in Jahren mit starkem Befall oft bis zu 90 % der Früchte geschädigt, auch Totalausfälle sind aufgetreten. 2014 verursachte die KEF in Deutschland Verluste in Millionenhöhe im Beeren-, Steinobst- und Weinanbau. Vorläufige Schätzungen für die US-Bundesstaaten Kalifornien, Oregon und Washington legen einen Ernteverlust von 20% nur für Erdbeeren, Himbeeren, Blaubeeren, Brombeeren und Kirschen nahe, was auf Basis der Erträge aus dem Jahr 2008 einen Verlust von 500 Millionen US-\$ verursacht hat (Langille 2016). Aktuellere Auswertungen für die Schweiz zeigen, dass 76% der Kirschen, Pflaumen oder Trauben anbauenden Betriebe zusätzliche Kosten durch die KEF haben, während Ertragseinbußen seltener, örtlich jedoch sehr hoch waren (Knapp et al. 2021).

Die KEF könnte auch für natürliche Pflanzengemeinschaften eine Gefahr darstellen. Da sich zahlreiche Pflanzen in europäischen Landschaften durch dünnhäutige, fleischige Früchte vermehren und ausbreiten sind angesichts der an den Früchten verursachten Schäden möglicherweise erhebliche Auswirkungen auf diese Pflanzengemeinschaften zu erwarten (Poyet et al. 2015).

2.2 Asiatische Buschmücke

Die Asiatische Buschmücke (*Aedes (Hulecoeteomyia) japonicus*, AJAP) ist eine neue invasive Stechmückenart. Sie hat - obwohl seit 2012 in Deutschland nachgewiesen - noch nicht jede Region Hessens erreicht (s. Kap. 3.2.2). Von der AJAP geht die Gefahr einer erheblichen Belästigung, aber auch einer gesundheitlichen Bedrohung aus. Aufgrund der hämatophagen Lebensweise ist die AJAP ein potenzieller Vektor für diverse Krankheitspathogene. Im Labor konnten sich die Viren der Japanischen Enzephalitis (Takashima & Rosen 1989) und des Westnilefiebers (Sardelis & Turell 2001) erfolgreich in der AJAP vermehren. In Deutschland wurde bisher noch keiner dieser Viren in Wildfängen der AJAP nachgewiesen. Niederländische Populationen der AJAP konnten im Labor Usutu- und Zika-Viren übertragen (Abbo et al. 2020).

3. Biologie und Autökologie der Kirschessigfliege und der Asiatischen Buschmücke

3.1 Kirschessigfliege

3.1.1 Merkmale

Die Fliege ist wenige Millimeter groß (Länge der Männchen 2,6 bis 2,8 mm; Weibchen 3,2 bis 3,4 mm, Spannweite 5 bis 6,5 mm) und hat rote Augen. Der Körper ist hellbraun. Die englische Bezeichnung weist auf ein typisches Merkmal bei den Männchen hin, den schwarzen Flecken an den Flügelenden. Den Weibchen fehlen diese. Ein charakteristisches Merkmal der Weibchen ist der mit kräftigen, sägeartigen und dunklen Zahnreihen besetzte Eilegeapparat (Ovipositor), mit dem die Weibchen die intakte Haut vieler Früchte für die Eiablage durchdringen. Neben der nahe verwandten *Drosophila subpulchrella* (mit der sie verwechselt werden kann) ist die KEF die einzige Taufliiegenart, die die intakte Haut von Früchten durchdringen kann (Asplen et al. 2015), was ihr neue ökologische Nischen erschließt (Atallah et al. 2014). Der Ovipositor, der den Befall einer Vielzahl von marktreifen Früchten erlaubt, wurde daher schon als „Schlüssel-Anpassung“ bezeichnet (Rota-Stabelli et al. 2013). Die Eier (etwa 0,2 x 0,6 mm groß) besitzen in der Vergrößerung gut erkennbare Atemfilamente, die im Gelege aus der Frucht herausragen. Die adulte KEF ist aufgrund der beschriebenen

Merkmale gut von anderen Drosophiliden-Arten zu unterscheiden. Es gibt allerdings in Größe und Färbung ähnliche Arten, was beim Monitoring beachtet werden muss. Die Präimaginalstadien sind nur per DNA-Analyse sicher von anderen *Drosophila*-Arten zu unterscheiden.

Zu beachten ist auch, dass die Winterformen (s. Kap. 3.1.6.3) der KEF, die ab Oktober bis in den nächsten Sommer auftreten, dunkler gefärbt sind (Stephens et al. 2015, Shearer et al. 2016). Die Weibchen dieser Wintermorphen haben unterentwickelte oder fehlende Ovarien und sind somit nicht reproduktiv. Die phänotypische Ausprägung gilt als nicht reversibel (Wallingfort 2016). Allerdings wurde beobachtet, dass 10 Tage alte, reproduktiv inaktive adulte Weibchen binnen drei Tagen reproduktiv wurden, nachdem sie in eine warme Langtagsumgebung (13h:11h Licht:Dunkelheit bei 21,5°C) verbracht wurden (Toxopeus et al. 2016).

Die Larven sind klein (max. 3,5 mm), weiß und von rundem Querschnitt. Sie ernähren sich vom Fruchtfleisch der befallenen Frucht und durchlaufen ihre komplette Entwicklung über drei Larvenstadien in der Frucht. Es finden sich oft mehrere Larven pro Frucht. Die Verpuppung findet oft in der Frucht statt, wobei die Puppen meist aus der Frucht herausragen. Die Larven können aber auch die Frucht verlassen. Die Verpuppung findet dann in der Bodensreu oder im Oberboden (Hooper und Grieshop 2020) statt.

3.1.2 Systematik

Nach alter, häufig zitierter und noch genutzter Systematik ist *Drosophila suzukii* eine Art der Gattung *Drosophila* (altgriechisch ὄρσοϛ, drósos, deutsch „Tau“ und φίλα, philá, (die) „liebende“) in der Familie der Taufliegen (*Drosophilidae*). Aufgrund des Artenreichtums (über 1.450 Arten) und erheblicher äußerer Unterschiede zwischen den Arten wurde die Gattung in mehrere Untergattungen unterteilt, darunter die Untergattung *Sophophora* (*Drosophila (Sophophora)* STURTEVANT, 1939), zu der *Drosophila suzukii* und auch die heimische Schwarzbäuchige Taufliege (*Drosophila melanogaster*) gehören. Aufgrund phylogenetischer Untersuchungen wäre die Untergattung *Sophophora* eigentlich als neue Gattung abzuspalten (Gao et al. 2011) - die Kirschessigfliege müsste dann wahrscheinlich *Sophophora suzukii* heißen - doch scheut die Fachwelt derzeit aufgrund der enormen Bedeutung von *Drosophila melanogaster* eine Umbenennung (van der Linde, Yassin 2010, Flegr 2013).

3.1.3 Herkunft

Die Herkunft der KEF liegt im südostasiatischen Raum, vermutlich in Japan (Honshu), China und Korea und wurde 1931 von Matsumura erstbeschrieben. Sie war in Gebieten Asiens mit moderatem Klima (außertropisches Monsunklima) endemisch. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet erstreckt sich mit dem genannten Schwerpunkt wahrscheinlich in den Regionen mit den entsprechenden Klimaten von Pakistan bis Japan.

3.1.3.1 Verbreitungsgeschichte

Die Verbreitungsgeschichte der KEF liefert wichtige Hinweise auf die klimatischen Präferenzen dieser Art. Die Erstbeschreibung von Matsumura betrifft die Orte Kyoto und Aomori (Honshu, Japan). In Honshu, China, Korea und im südlichen Küstenbereich von Sibirien ist sie endemisch. Die frühesten Beobachtungen der Art in Japan stammen aus dem Jahr 1916. Es besteht die Möglichkeit, dass die Art in großen Teilen Japans nicht heimisch ist und erst um die Jahrhundertwende dort eingeführt wurde. Von Südostasien hat die KEF sich insbesondere seit 2008 stark verbreitet. 1980 wurde sie erstmalig aus Oahu gemeldet (Kaneshiro, 1983) und hat sich schnell über andere Inseln des Hawaii-Archipels verbreitet, ohne dass von Schäden berichtet wurde. Im September 2008 wurde sie erstmalig im Santa Cruz County, Kalifornien beobachtet (Hauser 2011). 2009 erfolgte eine rasche Verbreitung über 20

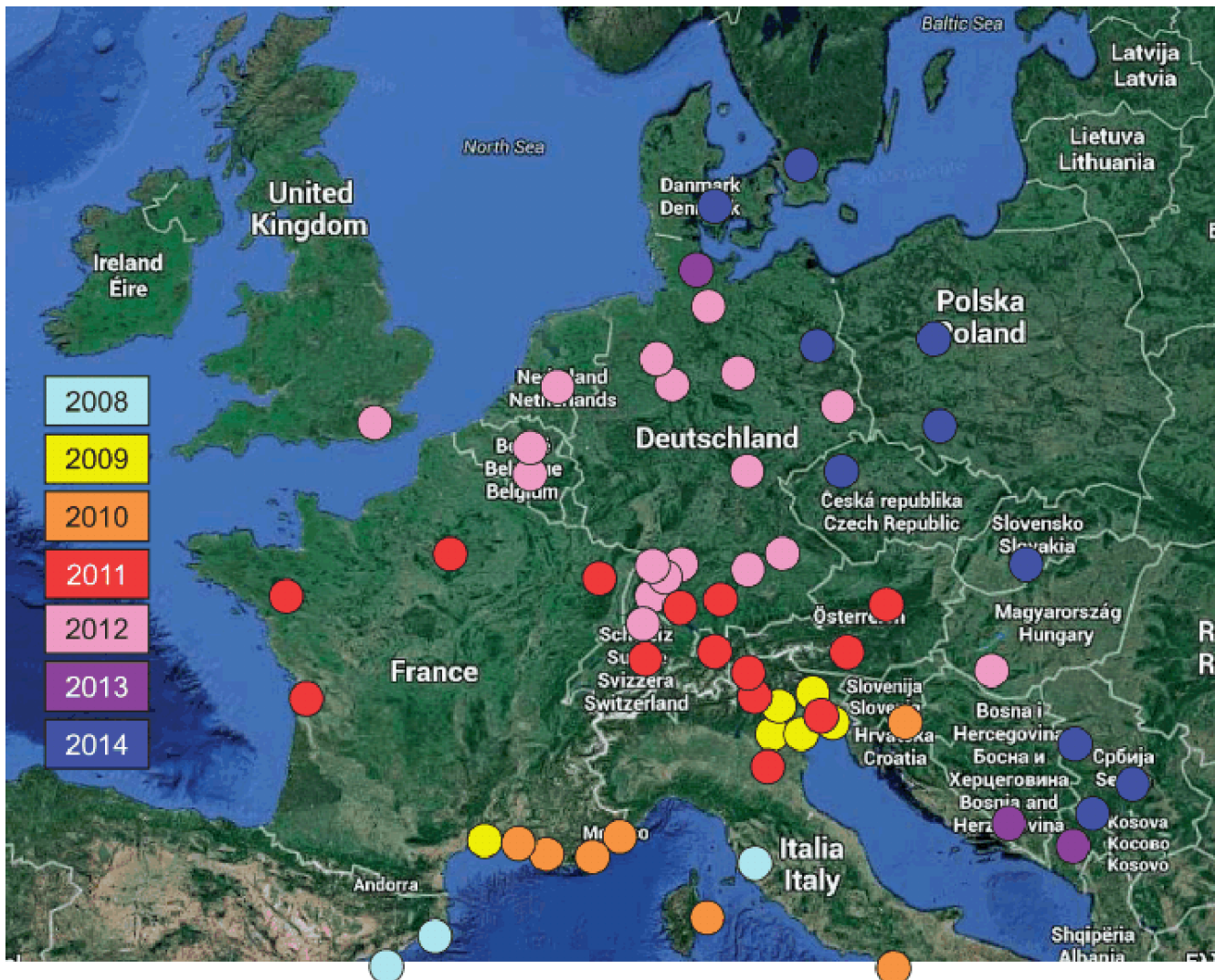


Abb. 1: Ausbreitung der Kirschessigfliege in Europa (Quelle: A. Wichura et al (2016: Mitt. OVR 71, ergänzt)

Counties in Kalifornien sowie einzelne Gebiete in Oregon, Washington und British Columbia. Die Art hat sich danach in den USA rasch weiter verbreitet und tritt auch in Kanada (British Columbia) auf. 2010 breitete sich die KEF über eine Reihe der östlichen Bundesstaaten der USA aus, in Kanada konnte sie jedoch nur in British Columbia dauerhaft Fuß fassen. In einigen der ariden zentralen amerikanischen Bundesstaaten wurde die KEF zumindest bis 2014 nicht beobachtet.

In Europa (s. Abb. 1) wurde die Kirschessigfliege erstmals im Oktober 2008 in Spanien beobachtet, wenig später in Frankreich und Italien (Calabria et al. 2012). Größere Schäden

wurden zunächst nur aus Norditalien berichtet (Grassi et al. 2009). In Kroatien (Istrien) (Milek et al. 2011) und Slowenien (Seljak 2011) wurde die KEF erstmals 2010 beobachtet. Auffällig bei der geographischen Verteilung der Erstnachweise in Europa ist die Nähe zu großen Häfen, was eine Verbreitung über Schiffstransporte wahrscheinlich macht (Rota-Stabelli et al. 2013).

Seit 2011 ist die Kirschessigfliege in der Schweiz, in Österreich, in Belgien (Mortelmans et al. 2012) und in Deutschland nachgewiesen (Heuk 2012). Ende 2011 startete das Julius Kühn-Institut (JKI) ein Monitoring-Programm in Südwestdeutschland (Briem et al. 2018). 2016 wurde durch das JKI das Datenportal „Drosmon“ eröffnet. Die Fangzahlen schwanken jedoch zeitlich wie räumlich stark. Nachdem im September 2014 verbreitet sehr hohe Fangzahlen ermittelt wurden (Vogt und Köppler 2014), blieben die Fangzahlen im Jahr 2015 in den meisten Anbaugebieten lange niedrig (Eben et al. 2018). Seit 2014 kann die KEF als in ganz Deutschland etabliert angesehen werden. Eine vollständige Extinktion aus meteorologischen oder biologischen Gründen ist sehr unwahrscheinlich.

Die rasche Verbreitung lässt sich gut durch die relativ große Temperaturtoleranz erklären. Auffallend sind jedoch die wenigen Fundbeschreibungen aus dem zentralen und südlichen Mittelmeerraum, obwohl die Erstnachweise für Europa aus dem nördlichen Mittelmeergebiet stammen. Auf der anderen Seite besitzt die KEF eine Anpassungsfähigkeit an winterkühle bis winterkalte Klimate (Shearer, West und Walton 2016), wie auch die anhaltende Ausbreitung in Osteuropa und den winterkalten Gebieten der Türkei zeigt.

Wichtig bei der Interpretation der Verbreitung ist auch das Fehlen von spezifischen Prädatoren und Parasiten in den neu besiedelten Gebieten.

3.1.3.2 Monitoring

Das Monitoring der KEF ist nicht trivial und durchlief in den letzten Jahren einen noch andauernden Entwicklungsprozess (Hamby et al, 2014, Harris et al. 2014, Mazzetto 2015, Frewin et al 2017, Larson et al 2021). Dazu werden Fallen verschiedener Bauweise benutzt, die mit Lockstoffen unterschiedlicher Rezeptur versehen werden. Form und Lockstoff beeinflusst die Fangergebnisse stark. Ein zusätzliches Problem ist, dass in Zeiten von Futterknappheit das durch die Fallen angebotene Futter besonders attraktiv ist, was zu einer Fehleinschätzung der aktuellen Population führen kann (Briem et al. 2018, Claymans et al. 2019). Auch der physiologische Status der Fliegen hat Einfluss auf die Attraktivität der Fallen (Wong et al. 2018). Weitere Problempunkte sind die Fallenstandorte und die Organisation der Auswertung. Hier konkurriert die für die Modellvalidierung anzustrebende hohe zeitliche Auflösung mit dem Arbeitsaufwand bei der Auswertung der Fänge. Auch die Interaktion zwischen verschiedenen *Drosophila*-Arten hat große Auswirkungen auf die Fangzahlen und ist noch wenig erforscht (vgl. Orengo, Puerma, Aguadé 2015). So ist trotz der vergleichsweise hohen Zahl an Monitoringmaßnahmen die Populationsstärke und -entwicklung mit großen Unsicherheiten behaftet.

3.1.4 Wirtspflanzen und Ernährung

Die KEF ist ein polyphager Schadorganismus, der weichschalige Obstarten befällt. Außerdem nutzt die Art zahlreiche wilde oder nicht kommerziell genutzte Wirtspflanzen wie z. B. Mahonie, Rosen (Hagebutten), Heckenkirsche, Hartriegel, Maulbeere und Misteln (Briem et al. 2016). In den Alpen wurde sie auf über 1.000 Meter Höhe an den Früchten einer Kreuzdorn-Art gefunden.

Im Winter ist der Efeu mit seinen Früchten und seiner Nektarproduktion als Nahrungspflanze belegt (Poyet et al. 2015), auch Pilze kommen in Betracht (Stockton et al. 2019). Nektare sind im Frühjahr eine bedeutende Nahrungsquelle. Die darauf folgende Zeit bis zur Frucht-reife kann bzgl. der Ernährung kritisch sein. Es ist beobachtet worden, dass diese Zeit auch durch alternative Nahrungsquellen wie Dung überbrückt wird (Stockton et al. 2019). Diese Phase ist für die Fitness der Weibchen wichtig, da in der folgenden Zeit mit reifenden Früchten hohe Belastungen durch die Reproduktion entstehen. Nach der Fruchtreife spielen im Spätherbst auch verrottende Früchte eine Rolle für die Ernährung der adulten Insekten.

Im Gegensatz dazu leben die Larven der KEF kaum in überreifen oder verrottenden Früchten, sondern in reifenden, vormals gesunden Früchten (Walsh et al. 2011, Lee et al. 2015). In diesen ist das Proteinangebot gering und das Nahrungssubstrat ist sehr kohlehydratreich. Somit nutzen die KEF-Larven eine Ernährungsnische. Diese Ernährungsweise kann aber auch zu Einbußen in der Fitness führen (Jaramillo, Mehlferber, Moore 2015). Die KEF muss daher besonders im Larvenstadium stark an die Phänologie der befallenen Früchte gebunden sein. Weintrauben galten lange als weniger gefährdet (vgl. Pelton et al. 2017), doch gibt es inzwischen zahlreiche Beobachtungen, dass Trauben, besonders im Herbst bei geringer werdender Verfügbarkeit von Alternativen, steigendem Zucker- und sinkendem Säuregehalt sowie bestimmten sorten- und kulturspezifischen Eigenschaften wie Dünnhäutigkeit sehr attraktiv werden (Baser et al. 2015, Ioriatti et al. 2015, Baser et al. 2017).

Generell gibt es zwar eine deutliche Präferenz für gesunde und reifende Früchte bei der Eiablage. Ein Mangel an solchen Früchten führt bei einzelnen Individuen zu einer Reduktion der Fortpflanzungsleistung, generell jedoch nahm in solchen Fällen die Präferenz für gesundes gegenüber verletztem Obst ab und die Gesamtfortpflanzungsleistung änderte sich nicht (Kienzle et al. 2020).

Der bevorzugte Befall von reifenden und reifen Früchten machen ihre Bekämpfung im kommerziellen Obstbau sehr schwierig, da bei Marktfrüchten Wartezeiten nach dem Einsatz von Insektiziden zu beachten sind.

3.1.5 Schadwirkung

Die Inzision nach der Eiablage ist klein. Ebenso sind die Folgen der Fresstätigkeit der Larven zunächst schwer auszumachen. Die Früchte werden durch die Fraßstätigkeit der Larven weich und weisen eingesunkene und verbräunte Stellen auf. Später entstehen starke Fraßschäden. Stark befallene Früchte kollabieren völlig. Zudem können in der Folge sekundäre Pilz- oder Bakterieninfektionen zu weiteren gravierenden Schädigungen der Frucht führen (Cini et al. 2012, EPPO 2015). Die Langlebigkeit der Fliegen und ihre Fähigkeit, eine Vielzahl von Früchten zu befallen macht es ihr möglich, im Verlauf einer Saison mehrere Kulturen hintereinander zu schädigen.

3.1.6 Vermehrung und Lebenszyklus

3.1.6.1 Autoökologie

Die verschiedenen Phasen des Lebenszyklus der KEF hängen in unterschiedlicher Weise und mit unterschiedlichen Konsequenzen von den Umweltbedingungen ab. Eine Übersicht dazu liefern Winkler et al. 2020.

3.1.6.2 Lebenszyklus

Der Lebenszyklus der KEF umfasst nach dem Eistadium drei Larvenstadien. Das letzte Larvenstadium verpuppt sich und aus der Puppe schlüpft das adulte Insekt. Schon nach zwei weiteren Tagen kann es erneut zur Eiablage kommen.

Alle Entwicklungsstadien weisen eine Abhängigkeit von meteorologischen Parametern auf, die die Länge der Entwicklungsstadien beeinflussen, aber auch die Mortalität und Fitness. Die im folgenden näher dargestellten Abhängigkeiten wurden in der Regel unter Laborbedingungen und unter guten Ernährungs- und Gesundheitsbedingungen ermittelt. In der Natur können sich deshalb die beobachteten Abhängigkeiten ungünstiger darstellen (Rendon, 2018), wenn beispielsweise die Ernährungssituation ungünstig ist.

Die Lebensdauer der KEF schwankt stark von Generationen zu Generation, von wenigen Wochen bis zu 10 Monaten. In den Klimakammerversuchen des Partnerprojekts PEST traten Lebensdauern von über 70 Tagen nur bei sehr kühlen Umgebungsbedingungen auf.

Freilandhebungen zeigen meistens einen Überschuss (bis zu etwa 10%) an Weibchen im Winter und Frühjahr und einen solchen der Männchen im Sommer und Herbst (Briem et al., 2018). Es ist derzeit unklar, ob dies mit der Fangmethodik zusammenhängt oder möglicherweise genetische Ursachen hat. Auch ein unterschiedlicher Einfluss der Witterung insbesondere auf die Mortalität der Geschlechter ist nicht ausgeschlossen. Die Datenlage dazu ist allerdings widersprüchlich. Nach anderen Untersuchungen überwiegen im Winter und im Sommer die Weibchen (Plantram et al., 2016). Die Zahl der Weibchen im Winter könnte ein Frühindikator für die Sommerpopulation (Rossi-Stacconi et al., 2016) sein.

Im Hochsommer kommt es durch Hitzewellen oft zu einem Einbruch in den Populationen. Das Populationsmaximum wird überwiegend in einem zweiten jährlichen Gipfel im Spätsommer und Herbst beobachtet. Aktivität lässt sich oft bis November oder noch länger beobachten, solange keine Kälteeinbrüche erfolgen, besonders in geschützten Lagen wie in Hecken oder Wäldern.

3.1.6.3 Eiablage und Entwicklung

Die KEF hat ein sehr hohes Vermehrungspotenzial. Jedes Weibchen kann im Laufe seines Lebens mehrere hundert Eier in die Früchte ablegen. Zudem ist der Lebenszyklus unter optimalen Bedingungen mit 10 bis 12 Tagen extrem kurz.

Mit dem Beginn der Eiablage ist zu rechnen, sobald sich die Früchte färben, wobei fast reife Früchte bevorzugt werden. Damit ist in Mitteleuropa erst ab Juni zu rechnen. Eine gewisse Rolle spielen im Frühling in Mitteleuropa angepflanzte Arten wie die Japanische Aukube (*Aucuba japonica*) und *Skimmia japonica*. Der Entwicklungserfolg der Larven ist jedoch häufig gering, so dass die Rolle dieser Pflanzen für den Beginn der jährlichen Entwicklung als eher gering einzuschätzen ist (Panel et al. 2018). Die Eiablage erfolgt direkt unter die Fruchthaut. Meist ragen die fadenförmigen Atemfilamente aus der Frucht heraus. Grüne Früchte werden nur wenig belegt, eine Weiterentwicklung findet in diesen kaum statt. Es werden ein oder mehrere Eier pro Frucht gelegt. Bei der Auswahl der Frucht unter Feldbedingungen zeigen sich signifikante Unterschiede bezüglich der Arten und Sorten. Die Fruchtfestigkeit ist ein Hauptfaktor für diese Selektion (Burrack et al. 2013).

Die Eiablage findet nach der Metamorphose zum adulten Insekt und einer kurzen Übergangszeit bis ca. zum 65. Lebenstag statt. Für diese Übergangszeit werden in der Literatur von 1 bis 7 Tage (bei 18°C, Kanda 2020) genannt. Die Eiablage folgt bei einer optimalen Temperatur von etwa 21°C einer Funktion mit einem flachen Maximum um den 21. Lebenstag mit knapp 5 Eiern/Tag (Asplen 2015). Das Integral über diese Funktion ergibt dann eine

Lebenssumme von 155 Eier für die Eiablagephase des Weibchens. Unter optimalen Bedingungen kann nach anderen Untersuchungen ein Weibchen während ihres Lebens bis zu 195 Eier legen (Tochen et al. 2014). Weitere Autoren berichten von höheren Eiablagen, so z.B. 7 bis 13 Eier pro Tag (Kanzawa 1939), bis zu 9 Eier pro Tag bei 18°C (Kanda 2020) und gar bis zu 25 Eier pro Tag (Kinjo et al. 2014). Versuche an Heidelbeeren ergaben 1 bis 8 Eiablagen durch 2 bis 4 Tage alte Weibchen bei 25°C (Hirotooshi 2013). Es treten jedoch selbst im Labor immer auch Tage ohne Eiablage auf.

Die Eiablage folgt neben dem Lebensalter auch einer Temperaturabhängigkeit mit einem Maximum bei 20 bis 23°C. Mehr als ein Ei am Tag wird nur bei Temperaturen zwischen 18 und 28°C gelegt (Ryan et al. 2016). Ein Einfluss der Photoperiode ist nicht nachweisbar (Zerulla 2018).

Die Eiablage wird bei Temperaturen unter 10 bis 15°C (Zerulla 2018) unterbrochen. Die von Ryan vorgestellten Funktion zur Temperaturabhängigkeit der Eiablage erreicht bei etwa 12°C den Wert Null (Ryan 2016). Bei Temperaturen über 30°C wurde nur eine geringe oder keine Reproduktion festgestellt (Tochen et al., 2014).

Die Eiablage erfolgt nach Untersuchungen an Heidelbeeren in Georgia, USA überwiegend nachts (Evans et al. 2017). Es ist derzeit unklar, ob dies ein regelmäßiges Verhalten der KEF ist oder ein Ausweichverhalten aufgrund der hohen Tagestemperaturen in Georgia in der Reifezeit der Heidelbeeren. Ein ähnliches tageszeitliches Verhalten wurde unter ähnlichen klimatischen Bedingungen in North Carolina beobachtet (Swoboda-Bhattarai und Burrack 2021). Der Ablageerfolg hängt von weiteren Faktoren ab, wie etwa der Fruchtfestigkeit.

Aus den Eiern schlüpfen nach 1 bis 3 Tagen die Larven, bei konstant 22°C im Labor nach 1,4 Tagen (Emiljanowicz et al. 2014). Andere Arbeiten liefern ähnliche Ergebnisse für den Schlupf, z.B. eine Gradtagzahl von 19,025 bei einer Schwelle von 5,98°C, was bei konstant 22°C 1,47 Tagen entspricht (Kinjo et al. 2014). Bei 25°C wurde eine Zeit bis zum Schlupf von 1,7 Tagen beobachtet (Lee et al. 2015).

Nach zwei Tagen beginnen die geschlüpften Larven im Inneren der Früchte zu fressen. Sie verursachen dabei einen Verlust an Ertrag und Qualität. Im Labor bei konstant 22°C dauern die drei Larvenstadien insgesamt 5,8 Tage (Emiljanowicz et al. 2014). Die bei Kinjo et al. angegebene Gradtagzahl von 121,76 entspricht bei konstant 22°C einer Dauer von 7,6 Tagen. Bei 25°C wurde eine Dauer der drei Larvenstadien von insgesamt (1,9+2,4+2,1=) 6,4 Tagen beobachtet (Lin et al. 2014b), was wiederum gut 121 Gradtagen oberhalb 5,98°C entspricht. Die anschließende Verpuppung erfolgt oft außerhalb der von der Larve befallenen Frucht, häufig auf dem Boden (Woltz und Lee 2017) und dann u.U. unter grundlegend anderen thermisch-hygrischen Bedingungen. Derzeit sind die Kenntnisse über die Mortalität der Puppen noch wenig gesichert.

Die Puppenzeit dauert 4 bis 43 Tage. Nach Kinjo et al. (2014) sind von der Eiablage bis zum Abschluss des Puppenstadiums 93 Gradtage oberhalb 5,98°C notwendig, was bei konstant 22°C 5,8 Tagen entspricht. Bei 25°C dauerte die Puppenzeit nach einer anderen Untersuchung 8,9 Tage (Lin et al. 2014b).

Mit dem Schlupf der Fliege aus der Puppe ist die Entwicklung einer neuen Generation durchlaufen. Die gesamte Entwicklung kann somit bei einer optimalen Bedingungen schon nach 8 bis 11 Tagen abgeschlossen sein, im Labor bei konstant 22°C wurden 13,2 Tage beobachtet. Bei 15°C sind 21 bis 25 Tage zu erwarten (Kanzawa 1939). Lin et al. (2014b) beobachteten bei konstant 25°C eine Entwicklungszeit vom gelegten Ei bis zum adulten Insekt von 17 Tagen. Bei ungünstigeren Bedingungen kann die Entwicklung auch fast 80 Tage dauern (Lee et al., 2011).

Die Entwicklungsdauer hängt natürlich nicht nur von der Temperatur ab. Beispielsweise konnte ein Einfluss des Proteingehalts nachgewiesen werden. Bei 23°C dauerte die Entwicklung vom Ei zum adulten Insekt zwischen 18 und optimalen 13,5 Tagen, je nach Proteingehalt des Aufzuchtsubstrats (Fellous und Xuéreb 2017).

Die Weibchen der neuen Generation verpaaren sich ab den ersten beiden Lebenstagen und beginnen kurz danach mit der Eiablage. Das Alter der adulten Weibchen bei der ersten Eiablage heißt *adult pre-oviposition period* (APOP). Die Paarung kann zu jeder Tageszeit stattfinden, wird aber häufiger tagsüber beobachtet, wenn die Temperatur relativ hoch ist. Die Paarung kann sich einige Tage später wiederholen (Kanzawa 1939). Mit der Eiablage ist eine Generation abgeschlossen (*total pre-oviposition period*, TPOP). Je nach den äußeren Bedingungen kann die TPOP etwas länger dauern als die Summe der Dauer der einzelnen Stadien. Lin et al. beobachteten 20 Tage (bei 25°C), was einer ersten Eiablage (APOP) nach 3 Tagen entspricht (Lin et al. 2014b).

Die minimale, optimale und maximale Temperatur für die intrinsische natürliche Wachstumsrate wird auf 13,4°C, 21,0°C und 29,4°C geschätzt (Tochen et al. 2014). Weitere Laborbeobachtungen dokumentierten für die Entwicklung vom Ei zu einem eierlegendem Weibchen Zeiträume von etwa 7 bis zu 12-15 Tagen bei 21,1°C bzw. bei 18,3°C (Dalton et al. 2011).

Die adulten KEF sind langlebig und können über 100 Tage leben. Kinjo et al. (2014) geben 1.050 Gradtage über 5,98°C für die Lebensdauer der Adulten an, was bei 20°C 75 Tagen entspricht und bei 15°C 116 Tagen. Nach der Mortalitätsfunktion nach Asplen (Asplen et al. 2015) wären bei 15°C nach 50 Tagen noch etwa $\frac{1}{3}$ der Individuen lebendig, bei 20°C noch etwa $\frac{1}{4}$. Bei 25°C erreichte kein Individuum ein Alter von mehr als 53 Tagen, wobei im mittleren Alter von 22 bis 39 Tagen fast keine Sterblichkeit auftrat (Lin et al. 2014b).

Die adulte Fliege ist empfindlich gegenüber Trockenheit und bevorzugt eine mittlere bis hohe relative Luftfeuchte. Larven sind aufgrund des Lebens innerhalb von (feuchten) Früchten weitgehend unabhängig von der atmosphärischen Luftfeuchte. Das Puppenstadium ist aufgrund der extremeren Verhältnisse am Erdboden wieder gefährdeter bzgl. Trockenheit und v.a. der Einwirkung extremer Temperaturen.

3.1.6.4 Reproduktion und reproduktive Quieszenz

Die KEF überwintert als adultes Insekt, was durch die niedrigen Temperaturen eine Herausforderung an den Organismus der Insekten darstellt, insbesondere für die Weibchen, die später im Frühjahr durch das Legen von Eiern den Fortbestand der Art sichern müssen (Zhai et al. 2016). Der Winter stellt daher insbesondere in den gemäßigten Breiten einen Flaschenhals in der Populationsentwicklung dar. Einige Drosophila-Arten - solche ohne Diapause im Larven - oder Puppenstadium - bilden, getriggert durch niedrige Temperaturen und möglicherweise verstärkt durch eine kurze Lichtperiode, sog. Wintermorphen. Die KEF gehört zu diesen Arten (Mitsui et al. 2010). Die Wintermorphen der KEF können phänotypisch an ihrer dunkleren Cuticula, insbesondere aber an dunklen Flügelflecken erkannt werden. Zudem sind die Flügel der Wintermorphen oft etwas länger (2,6mm und mehr, in Gegensatz zu den Sommermorphen mit unter 2,4mm Flügellänge (Leach et al. 2019, Tran et al. 2020)). Wintermorphen gelten als ein saisonaler Polymorphismus und die abweichende Form wird als Anpassung an die ungünstigen Winterbedingungen interpretiert. Die Wintermorphen befinden sich in einer reproduktiven Quieszenz (Mitsui et al. 2010, Rossi-Stacconi 2016, Wallingford und Loeb 2016), sind aber ansonsten aktiv und können z.B. Gunsträume aufsuchen, um schädlichen Temperaturen auszuweichen. Die Ovarien der Weibchen sind nicht aktiv und meist auch zurückgebildet (Mitsui et al. 2010). In der Literatur wird diese Diapause mehrheitlich als Quieszenz beschrieben. Bei einer Quieszenz tritt die Dormanz sofort mit Beginn der Ungunst auf und wird nach Beendigung der Ungunst ebenfalls sofort beendet. Bei der

Diapause spielen zusätzlich endogene Vorgänge eine Rolle. Steigende Temperaturen und ggf. auch steigende Tageslängen können daher die Quieszenz durchbrechen. Zahlenwerte hierzu ermittelten z.B. Zhai et al. (2016). Derzeit ist die Biologie und Physiologie der Überwinterung der KEF noch nicht gut verstanden (Leach et al. 2019), vor allem die Rückbildung der Ovarien. Untersuchungen zeigen, dass sich die Wintermorphen bei Temperaturen von 11°C oder darunter entwickeln, nicht aber bei Temperaturen von 15°C oder 21,5°C. Auch der Einfluss der Photoperiode ist noch nicht eindeutig geklärt. Nach einigen Untersuchungen spielt sie beim Übergang von bzw. zur Winterform keine signifikante Rolle (Toxopeus et al. 2016, Shearer et al. 2016, Leach et al. 2019). Zhai et al. (2016) fanden bei durchgehend bei 11°C gehaltenen Weibchen einen deutlichen Einfluss der Photoperiode (8L:16D vs. 16L:8D). Über 80% der Weibchen befanden sich in Quieszenz, wenn sie unter Kurztagbedingungen gehalten wurden. Wann im Verlauf der Entwicklung die Kurztagbedingungen einsetzten, war von untergeordneter Bedeutung, am sensitivsten erwiesen sich jedoch die Adulten. Gleichzeitig befand sich nur maximal $\frac{1}{4}$ der Weibchen unter Langtagbedingungen in Quieszenz, selbst wenn sie die vorherigen Entwicklungsstadien unter Kurztagbedingungen durchlaufen hatten (Zhai et al. 2016). Bei Laborexperimenten, in denen Kirschessigfliegen über den gesamten Lebenszyklus bei unter 10°C gehalten wurden, konnte keine Fortpflanzung beobachtet werden. Die Eiablage dauert in Mitteleuropa in der Regel von April bis November.

Pro Jahr können zahlreiche Generationen gebildet werden. Beobachtungen in einem großen geographischen Bereich in Asien zeigten, dass die Anzahl an Generationen pro Jahr zwischen 3 und 13 liegen kann, abhängig von den klimatischen Bedingungen (Kanzawa 1939). Aufgrund von Berechnungen wird geschätzt, dass *D. suzukii* im Westen der USA, in Kanada und in Norditalien 3 bis 9 Generationen pro Jahr hervorbringen kann (Coop 2010). Normalerweise laufen die verschiedenen generativen Wellen im Verlauf des Jahres zunehmend ineinander und können nicht mehr unterschieden werden.

Untersuchungen haben gezeigt, dass die KEF bei unterschiedlichen Ernährungsweisen, Substraten für die Eiablage und Luftfeuchtigkeiten im Labor unterschiedlich auf niedrige Temperaturen reagieren (Rendon et al. 2018b) und mit veränderten Lebensdauern reagieren (Hamby et al. 2016). Ein Mangel an gesunden Früchten führt aber bei Vorhandensein von Alternativen meist nicht zur Reduktion der Reproduktionsleistung (Kienzle et al. 2020).

3.1.6.5 Überwinterung

Die Insekten überwintern meist versteckt in geschützten Bereichen wie Laubstreu als adulte Insekten (Dalton et al. 2011) und breiten sich im Frühjahr wieder aus. Einzelne Adulte können an milden Wintertagen aktiv sein. Die Überwinterung erfolgt in Mitteleuropa ausschließlich als Wintermorphie. Eier überleben die Wintermonate nicht, wie z.B. im San Joaquin-Tal in Kalifornien (mediterrane Klimatyp, Wintermitteltemperatur etwa 8°C) beobachtet wurde (Kaçar et al., 2016). Dort entwickelte sich zu dieser Jahreszeit auch nur ein sehr kleiner Teil (<3%) der Larven und Puppen zu adulten Insekten.

Bei der Überwinterung sind die Weibchen bereits begattet. Sie sucht geschützte Plätze auf, vor allem Wälder und Waldränder, vermutlich aber auch im Siedlungsbereich. Die Überlebensraten sind, wenn es friert oder die Temperaturen über längere Zeit unter 3°C liegen, gering. Bei Temperaturen zwischen 5 und 10°C werden die Adulten aktiv und begeben sich auf Nahrungssuche. Untersuchungen in Norditalien haben gezeigt, dass das Geschlechterverhältnis im Jahresverlauf schwankt.

Eine Reihe in Deutschland vorkommender Wildobstarten und Ziergehölze ermöglichen eine gute Ernährung, da sie teilweise bis in den Spätwinter Futter und damit Entwicklungsmöglichkeiten bieten: Kornelkirsche (*Cornus mas*), Maigrün (*Lonicera nitida*), Roter Hartriegel (*Cornus sanguineum*), Späte Traubenkirsche (*Prunus serotina*), Brombeeren (*Rubus*

fruticosus), Himbeeren (*Rubus ideaus*), Ackerkratzbeere (*Rubus caesius*), Roter Holunder (*Sambucus racemosa*), Schwarzer Holunder (*Sambucus nigra*), Gewöhnliche Mahonie (*Mahonia aquifolium*), Gemeine Eibe (*Taxus baccata*), Kermesbeere (*Phytolaca americana*) (www.bioaktuell.ch). Von besonderer Bedeutung in Mitteleuropa ist über den Winter der Gemeine Efeu (*Hedera helix*), dessen Früchte in der nahrungskritischen Zeit von Dezember bis April reif werden.

Der Populationsaufbau im Frühjahr ist abhängig von der Überlebensrate im Winter, vom Angebot an Wirtsfrüchten, ggf. auch von erneuter Einwanderung und vor allem von der Witterung. Kalte Winter können Populationen für längere Zeit fast völlig auslöschen. Nach einem sehr kalten Winter in Philadelphia wurde die KEF erst ab August wieder gefangen, war aber dann bis in den Dezember die dominierende *Drosophila*-Art (Tiffany und McRobert 2013).

3.1.6.6 Mortalität

Allgemeine Mortalität

Die KEF unterliegt wie jedes Lebewesen einer altersbedingten Mortalität. Diese wird nicht nur durch den Altersprozess verursacht, sondern implizit auch durch die integrative Wirkung schädlicher Umweltfaktoren. Man kann in Laborversuchen die Alterssterblichkeit bei konstanter Temperatur ermitteln und so vom Einfluss der Umgebungstemperatur trennen. So betrachtet kann die Mortalität Teil der Entwicklungsfunktion betrachtet werden.

Temperatureinfluss auf die Mortalität

Wie viele ektotherme Lebewesen hat die KEF eine optimale Umgebungstemperatur, bei der sich die niedrigste Mortalität ergibt. Die Beziehung zwischen der Dauer der Einwirkung einer konstanten Temperatur und der Mortalitätsrate der KEF wurde beispielsweise von Enriquez und Colinet (2017) untersucht.

Diese optimale Temperatur mit der geringsten Mortalität liegt bei der KEF bei 15°C. Hier liegt die Mortalität bei 0,01, d.h. einige Individuen erreichen bei dieser Temperatur ein Alter von etwa 100 Tagen. Mit zunehmendem Abstand von der optimalen Temperatur steigt die Mortalität, wenngleich zunächst nur langsam. Zwischen den Grenztemperaturen 10°C und 32°C folgt die temperaturbedingte Sterblichkeit einer einfachen quadratischen Funktion des Typs:

$$(1) \quad \mu(T) = a \cdot (T - 15)^2 + b$$

mit Werten für a und b, die in der Literatur bei Werten um 0,00035 für a und 0,01 für b liegen. T ist die genannte optimale Temperatur von etwa 15°C.

Bei Temperaturen jenseits der Grenztemperaturen bis hin zu schon auf kurze Frist letalen Temperaturen verläuft die Funktion der temperaturbedingten Mortalität steiler, so dass oft Letalitätsfunktionen mit höheren Potenzen verwendet werden.

3.1.6.7 Autökologie der Grenzbedingungen

Da Insekten ektotherme Lebewesen sind, wird die Körpertemperatur vollständig von den Umgebungsbedingungen bestimmt. Die einzigen regulatorischen Parameter sind u.U. Fluchtbewegungen und das Aufsuchen von Gunsträumen. Die Umgebungsbedingungen haben deshalb einen großen Einfluss auf die Entwicklung und die Mortalität von Insekten wie der KEF.

Meistens existiert eine Optimaltemperatur für die Entwicklung eines Insekts, wobei diese mit dem Entwicklungsstadium, der geographischen Provenienz und einem akuten Akklimatisierungsstatus variieren. Die Entwicklungsfunktion ist typischerweise asymmetrisch in Bezug auf den Optimalwert. Das Wissen über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung und die Aktivität von Insekten ist sehr lückenhaft, da bei Entwicklungsversuchen im Labor die natürliche Variabilität der Temperatur nicht annähernd abgebildet werden kann, und bei Bonituren in der Natur der thermische Faktor bei der Entwicklung der betrachteten Insekten - auch aufgrund ihrer Mobilität - nur teilweise, oft auch gar nicht bekannt ist. Sehr häufig werden Versuche zu Entwicklungsdauern bei konstanter Temperatur durchgeführt, was Vorteile bei der Durchführung und Auswertung hat, den natürlichen Bedingungen jedoch nie entspricht. Schon regelmäßige Schwankungen der Temperatur (wie z.B. bei anhaltendem Strahlungswetter) verkomplizieren die Situation und können bei ansonsten identischer Mitteltemperatur in Abhängigkeit vom Ausmaß der Temperaturschwankung zu großen Unterschieden führen (vgl. Abb. 2). Die Bedeutung kurzfristiger Temperaturschwankungen für die Fitness von Insekten ist prinzipiell bekannt und es ist wahrscheinlich, dass eine vergrößerte Variabilität der Temperatur die Fitness beeinträchtigt (vgl. Vasseur et al. 2014). Für die KEF sind jedoch bis zum Projektende keine diesbezüglichen funktionalen Zusammenhänge beschrieben.

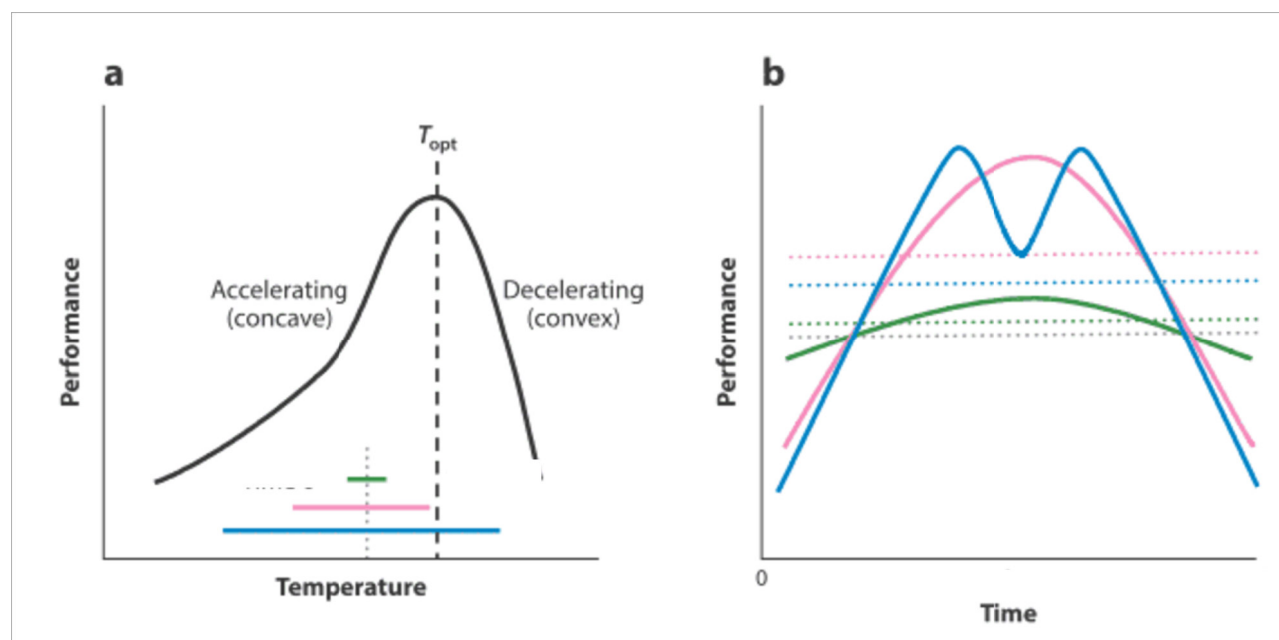


Abb.: 2: a) Entwicklungsgeschwindigkeit (schwarz) eines Insekts in Abhängigkeit von der Temperatur
 b) zeitlicher Verlauf der Entwicklungsgeschwindigkeit (durchgezogene farbige Linien) und mittlere Entwicklungsgeschwindigkeit über einen Zeitraum (punktierter farbige Geraden) des Insekts bei drei unterschiedlichen Temperaturschwankungen (diese sind in a) im unteren Diagrammbereich in der jeweils gleichen gleichen Farbe dargestellt; die Mitteltemperatur über den Zeitraum ist immer gleich). Die graue, punktierte Linie stellt die mittlere Entwicklungsgeschwindigkeit bei konstanter Temperatur dar (aus Colinet et al. 2015, verändert).

Die exemplarisch dargestellten Verhältnisse werden komplizierter, wenn die Temperaturschwankung zeitweise die untere schädigende oder gar letale Temperatur unterschreitet bzw. die obere überschreitet. Hier kann die Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklung abrupte Änderungen erfahren.

In älterer Literatur wird häufig von einer konkreten „letalen“ unteren und oberen Temperatur berichtet (CT_{max} = obere kritische Grenztemperatur; *critical thermal maximum*; CT_{min} = untere kritische Grenztemperatur; *critical thermal minimum*). Damit ist normalerweise die Temperatur gemeint, bei der Insekten in einen reversiblen Zustand neuromuskulärer Paralyse fallen, der auch *chill coma* genannt wird.

Die Verhältnisse bezüglich tödlicher Temperaturen (LT; *lethal temperature*) sind jedoch komplizierter. Eine Abkühlung unter den *supercooling point* (SCP), unterhalb dessen innerzelluläre Gefrierprozesse auftreten, wird bei gefrierintoleranten Insekten sicher nicht überlebt. Durch die Bildung von Gefrierschutzmechanismen (z.B. Gefrierschutzproteine) im Rahmen einer Akklimatisierung ist aber auch der SCP kein konstanter Wert.

Die Vorstellung eines einzigen Temperaturwertes bezüglich der thermischen Mortalität entspricht daher nicht der Realität. Selbst wenn man wichtige Randbedingungen wie z.B. die Luftfeuchtigkeit außer Acht lässt, so ist zumindest die Einwirkungsdauer einer hohen oder niedrigen Temperatur von großer Bedeutung. Seit langem ist eine Temperatur-Wirkdauerbeziehung bekannt, die in der modernen Literatur als *thermal death time* (TDT) bezeichnet wird. Sie beschreibt einen annähernd linearen Zusammenhang zwischen einer potenziell letalen Temperatur und dem Logarithmus der Einwirkdauer (s. Gl. (1), Rezende et al. 2014):

$$(2) \quad \log_{10} t = \frac{(CT_{max} - T)}{z}$$

Die Überlebenszeit t ist der Differenz zwischen der (Versuchs)temperatur T und der oberen kritischen Grenztemperatur CT_{max} proportional, wobei der Faktor z die Sensitivität des Organismus beschreibt (je größer desto ungünstiger für den Organismus). Für obere Grenztemperaturen sind Werte von z zwischen etwas über 1 und knapp unter 10 belegt. Der Wert von z für ein konkretes Lebewesen/Stadium wird durch eine einfache Regression von $\log_{10} t$ gegen T aus Versuchsdaten gewonnen.

Für die KEF sind Versuche durchgeführt worden (Enriquez und Colinet 2017), die die Überlebensrate als Funktion von potenziell tödlichen Temperaturen darstellen. Dabei fand sich die typische, voran beschriebene Beziehung zwischen Wirkdauer und Temperatur. Bei tiefen Temperaturen zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Geschlechtern. Unterhalb des Gefrierpunktes reagieren weibliche Tiere empfindlicher und haben demzufolge geringere Überlebensraten. Die Puppen reagierten empfindlicher als adulte Tiere auf tiefe Temperaturen. Bei hohen Temperaturen reagieren zunächst wiederum die Weibchen empfindlicher, doch kehrt sich dieser Effekt bei 34°C um. Puppen reagieren wiederum sehr empfindlich auf hohe Temperaturen, besonders bei längerer Expositionsdauer.

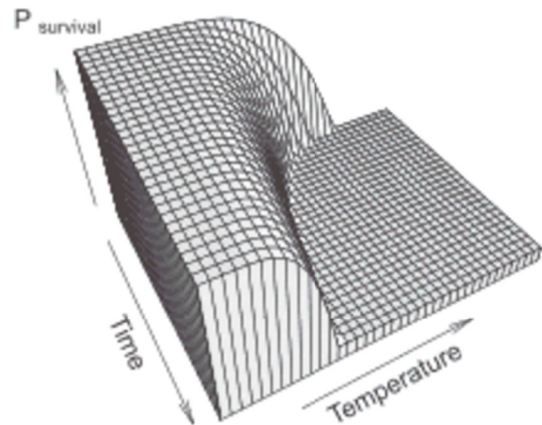


Abb.: 3: Beispiel eines thermal tolerance landscape (Rezende 2014)

Der Einfluss der Temperatur auf die Mortalität von Lebewesen hat somit eine potenzielle (Temperatur) und eine kinetische (Andauer) Komponente. Werden Mortalität, Temperatur und Andauer in einem dreidimensionalen Diagramm zusammengefasst, erhält man Oberflächen, die als *thermal tolerance landscapes* (vgl. Abb. 3) bezeichnet werden (Rezende et al. 2014). Bei der Interpretation von Laborversuchen und vor allem bei der Integration in Modelle ist dies stets als Hintergrund zu berücksichtigen.

Hitze

Bei hohen Temperaturen steigt die Mortalität der KEF stark an, auch wenn die Temperaturen an sich noch nicht zu direkt beobachtbaren Schäden führen. Dabei ist wie beschrieben neben dem Temperaturniveau auch die Einwirkdauer entscheidend.

Für *Drosophila melanogaster* sind Temperaturen von 39°C innerhalb von 10 bis 17 Minuten tödlich, wobei eine gewisse Anpassung je nach geographischer Herkunft beobachtet werden konnte (Hoffmann et al. 2002). Bei der KEF fanden Enriquez und Colinet für adulte Fliegen eine relativ lange Überlebensdauer von 150 bis 350 Stunden bei Temperaturen von 30 bis 32°C, was einem z-Wert von etwa 2,5 bis 3,5 entspricht (Enriques und Colinet 2017). Dieser z-Wert bleibt auch bei niedrigeren Temperaturen zunächst erhalten und die Überlebensdauern sind vergleichbar mit anderen Laborversuchen (z.B. Ryan et al. 2016). Oberhalb von 32°C kommt es zu einer dramatischen Erhöhung der Mortalität, die Überlebensdauern sinken schnell auf 1 bis 3 Stunden. Die entsprechenden z-Wert steigen schnell auf Werte bis zu 20. 37°C sind für diese Insekten binnen 30 Minuten tödlich. Die obere kritische Grenztemperatur ist daher für die KEF bei etwa 32°C anzusetzen.

Untersuchungen haben gezeigt, dass der Einfluss hoher Temperaturen auf die Sterblichkeit der KEF alters- und geschlechtsspezifische Unterschiede hat (Eben et al. 2017). So ist die Mortalität der Weibchen bei hohen Temperatur signifikant höher und die Mortalität steigt zudem auch mit dem Alter leicht an.

Dagegen zeigen Beobachtungen aus dem während der Erntesaison tagsüber meist heißen Georgia (USA) trotz regelmäßiger Maxima über 32°C noch Fruchtschäden (Evans 2017) durch die KEF. Es ist unbekannt, welches Verhalten die KEF hier schützt. Belegt ist jedoch, dass hohe relative Feuchten (> 70%) die Widerstandsfähigkeit von *Drosophila*-Arten gegen Hitzeeinwirkung erhöhen (Bubliy 2012). Derart hohe relative Feuchten bei Temperaturen über 32°C sind in Hessen derzeit noch extrem selten.

Kälte

Das Unterschreiten einer individuellen Grenztemperatur ist für die meisten Arten tödlich. Diese Temperatur ist jedoch keine Konstante, sondern hängt von Entwicklungsstadium, der Fitness und der Vorgeschichte ab. Viele Insekten vermeiden das gefährliche Gefrieren der Intrazellflüssigkeit durch Absenken von deren Gefrierpunkt (z.B. durch Gefrierschutzproteine). Dieser abgesenkte Gefrierpunkt wird Unterkühlungs-Punkt (supercooling point, SCP) genannt. Die Bildung der Gefrierschutzproteine bedarf jedoch eines Anreizes und benötigt Zeit. Plötzliche Kälte ist daher meist schon bei nicht so tiefen Temperaturen tödlich. Als LT_{50} wird für nicht akklimatisierte, adulte KEF -0,5°C (Männchen) bzw. -1,6°C berichtet (Kimura 2004). Bei adulten KEF liegt der SCP dagegen bei -16 bis -23°C. Dabei lässt sich kein systematischer Einfluss von Vorbehandlung und Geschlecht feststellen. Kein Individuum hat die Exposition an den SCP überlebt, woraus geschlossen werden kann, dass die KEF nicht gefriertolerant ist (Jakobs et al. 2015).

Bei länger einwirkenden niedrigen Temperaturen steigt die Mortalität der adulten KEF schon oberhalb der kurzfristig tödlichen Temperaturen deutlich an. Bei konstant 7,5°C wird auch bei langer Andauer noch kein größerer Anstieg der Mortalität beobachtet (auch nach 1 Monat nicht, vgl. Enriquez und Colinet 2017), darunter setzt jedoch ein Anstieg der Mortalität ein. Eine Temperatur von 6 bis 7°C (vgl. Asplen et al. 2015) ist daher als oberer Grenzwert der Kältemortalität im Sinne einer unteren kritischen Grenztemperatur anzusehen. Bei 7°C wird nach 57 bis 63 Tagen (Puppen und Adulte) eine 100%ige Mortalität erreicht (Dalton et al. 2011). Bei 5°C setzt nach etwa 60 Stunden ein deutlicher Anstieg der Mortalität ein, bei 0°C schon nach etwa 10 Stunden. 1°C ist nach 17 Tagen für 100% der adulten Insekten und der Puppen tödlich (Dalton et al. 2011). Ein Überwintern in den Hochlagen mitteleuropäischer Mittelgebirge ist daher derzeit noch unwahrscheinlich. Bei -5°C ist von Beginn der Exposition eine erhöhte Mortalität zu beobachten, nach 2 Stunden sind 80% der Individuen tot, bei -7,5°C sind 80% der Weibchen nach 1 Stunde tot (LT_{80-1h}) (Jakobs et al. 2015).

Studien zeigen einen unterschiedlichen Einfluss des Geschlechts auf die Kältetoleranz. Unter 0°C zeigt sich bei Enriquez und Colinet (2017) eine deutlich unterschiedliche Mortalität der Geschlechter bei der die weiblichen Exemplare nochmals schneller versterben. Bei Ryan et al. (2016) zeigen sich keine geschlechtsspezifischen Unterschiede. Andere Studien ergaben sogar eine höhere Kältetoleranz bei den Weibchen (Dalton et al. 2011; Jakobs et al. 2015; Wiman et al. 2016; Thistlewood et al. 2018). 75% der adulten Fliegen überleben eine 24stündige Exposition von -1,8°C (Weibchen) bzw. -0,7°C nicht (Kimura 2004). Bei Temperaturen unter 0°C zeigen sich zudem Unterschiede zwischen den Sommer- und den Wintermorphen.

Die Mortalität der Puppen ist bei allen Temperaturen deutlich höher (Dalton et al. 2011). Selbst bei 7,5°C sind nach 100 Stunden nahezu 100% der Puppen tot. Bei -2,5°C reicht dazu eine Expositionsdauer von 2,5 Stunden.

Bei Temperaturen über, aber in der Nähe der kritischen Kältebereiche können adulte Insekten in ein Kältekoma („chill coma“) fallen. Dieses Koma, das äußerlich durch eine komplette Immobilität erkannt werden kann, wird bei wieder günstigen Temperaturen in wenigen Minuten bis maximal 2 Stunden überwunden (Jakobs 2015).

Die Möglichkeiten der KEF, ungünstigen Temperaturen auszuweichen, beispielsweise durch den Aufenthalt unter der Schneedecke oder in Gebäuden sind begrenzt, da sie als aktives, adultes Insekt überwintert und als solches Nahrung aufnehmen muss (Uchino 2005).

3.1.7 Klimakammerversuche

Klimakammerversuche zur Entwicklungsgeschwindigkeit der KEF wurden im Schwesterprojekt PEST (**P**opulationsdynamische **E**rfassung der **S**chadinsekten Asiatische Buschmücke und Kirschessigfliege in Abhängigkeit der **T**emperaturvarianz) durchgeführt. Hierbei sollte vor allem der noch wenig bekannte Einfluss schwankender Temperaturen im Sinne realistischer Tagesgänge untersucht werden. Generell ist bei ekothermen Lebewesen ein merklicher Einfluss von Temperaturschwankungen zu erwarten (Paaijmans et al. 2013). Mit den Ergebnissen kann daher die Parametrisierung der Entwicklungs- und Sterblichkeitsfunktionen verbessert werden.

Die Klimakammerversuche sind aufwendig und dauern je nach Temperatur mehrere Monate. Sie mussten daher auf einige im Untersuchungsraum häufige Tagesgänge der Temperatur beschränkt werden. Zur Ableitung der Szenarien wurden die Temperaturextreme der Station Frankfurt-Flughafen (Beobachtungen 1961 bis 2016) untersucht und häufige Tagesgangtypen in den interessierenden Bereichen identifiziert:

1. Szenario ("Hitze Frühjahr" - Häufigkeit 5/100 im Mai/Juni; max. ± 2 K Abweichung der Extreme)

Das Szenario steht für trockene, strahlungsreiche und heiße Frühjahrsstage, die im aktuellen Klima für etwa 5% der Frühlingstage stehen. Das Szenario geht von folgenden Stützpunkten der Temperatur aus:

01h UTC 18°C - 03h UTC 20°C - 13h UTC 32°C - 19h UTC 25°C – Tagesmittel 25°C

Die Lichtphase beträgt 14h.

2. Szenario ("Mittel Mai" - Häufigkeit 15/100 im Mai)

Das Szenario steht für normale (i.S. von häufigste) Tage im Monat Mai, die im aktuellen Klima für etwa 15 % der Maitage stehen. Das Szenario geht von folgenden Stützpunkten der Temperatur aus:

01h UTC 11°C - 03h UTC 11°C - 13h UTC 18°C - 19h UTC 16°C – Tagesmittel 14,5°C

Die Lichtphase beträgt 14,5h.

3. Szenario ("Mittel Juli" - Häufigkeit 20/100 im Juli)

Das Szenario steht für normale (i.S. von häufigste) Tage im Hochsommermonat Juli, die im aktuellen Klima für etwa 20 % der Junitage stehen. Das Szenario geht von folgenden Stützpunkten der Temperatur aus:

01h UTC 16°C - 03h UTC 16°C - 13h UTC 25°C - 19h UTC 21°C – Tagesmittel 20°C

Die Lichtphase beträgt 15h.

4. Szenario ("Sommertag trocken" 8/100 im Jahr)

Das Szenario steht für normale (i.S. von häufigste) Tage im klimatologischen Sommer (Juni-August), die im aktuellen Klima für etwa 8 % der Sommertage stehen. Das Szenario geht von folgenden Stützpunkten der Temperatur aus:

01h UTC 15°C - 03h UTC 16°C - 13h UTC 28°C - 19h UTC 24°C – Tagesmittel 22°C

Die Lichtphase beträgt 14h.

Die Ergebnisse der Versuche sind im Abschlussbericht des Schwesterprojekts PEST beschrieben und in die Konstruktion der Entwicklungs- und Mortalitätsfunktionen für die KEF eingeflossen.

3.2 Asiatische Buschmücke

Die Asiatische Buschmücke (*Aedes (Hulecoeteomyia) japonicus*, *japonicus* (Theobald 1901), *AJAP*) (Wilkerson et al. 2015), auch Japanischer Buschmoskito (Bernhard-Nocht-Institut für Tropenmedizin, Pressemitteilung, 10. Mai 2011), Synonyme seit 2006 *Hulecoeteomyia japonica*, davor *Ochlerotatus japonicus*, früher *Aedes (Finlaya) japonicus* ist eine ursprünglich in Japan, Korea und Südchina beheimatete Stechmückenart.

3.2.1 Merkmale

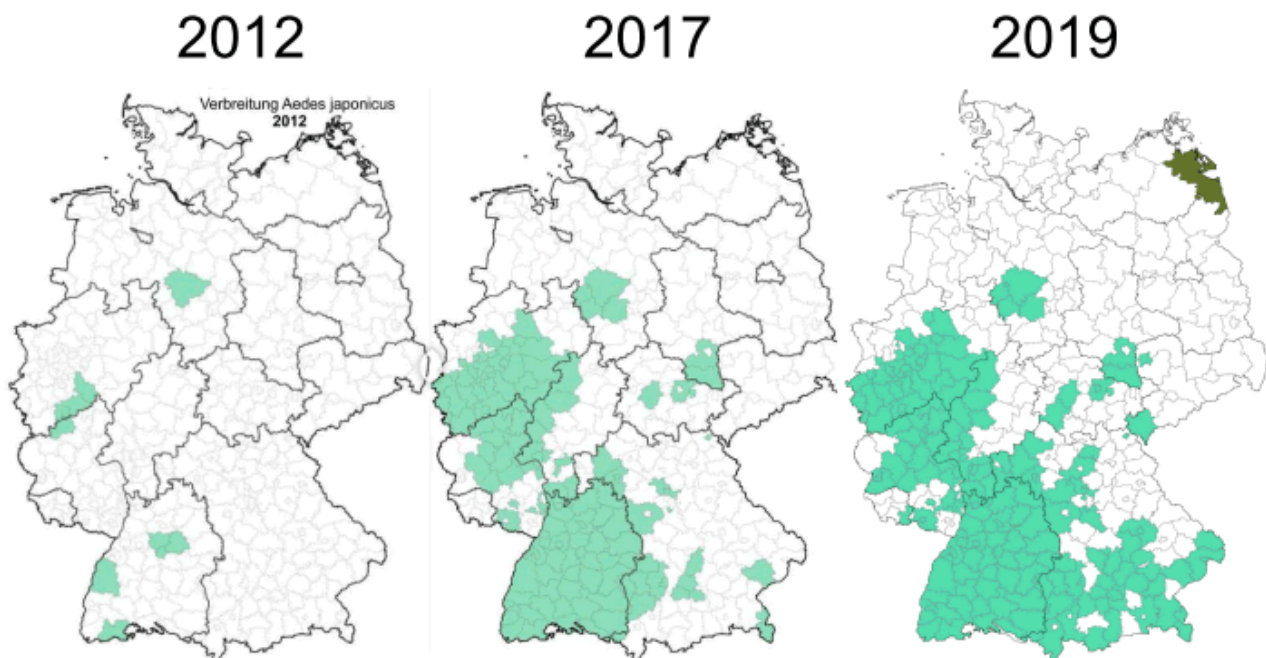
Die Mücke ist bis zu 6 mm groß, dunkel- bis schwarzbraun und hat auffällige silbrig-weiße Querstreifen am Körper und auf den Beinen. Sie ähnelt dabei der Asiatischen Tigermücke (*Aedes (Stegomyia) albopictus*) aus Südostasien, die aber eine schwarze Körperfärbung und glänzend weiße Querstreifen besitzt. Die Fühler (Antennen) der AJAP sind sehr kurz, viel kürzer als der Kopf, mit mehreren kurzen Büscheln in der Mitte des Schafts. Über den Körper verlaufen helle Längsstreifen.

3.2.2 Verbreitung

Die AJAP ist eine nach Deutschland eingeführte Stechmückenart. Ihr Ursprungsgebiet liegt in Ostasien (Tanaka et al. 1979). Innerhalb der letzten Jahrzehnte hat sie sich weltweit verbreitet (Kaufman und Fonseca 2014) und ist die erste invasive Stechmückenart, die sich in Mitteleuropa ausbreitet. Von der Invasive Species Specialist Group wird sie als eine der 100 bedeutendsten invasiven Arten aufgeführt (ISSG 2021). In Deutschland leben Stand 2017 mindestens 52 Stechmückenarten, von denen fünf Arten erst nach 2007 in Deutschland gefunden wurden, darunter die Asiatische Tigermücke (*Aedes albopictus*) und die AJAP (Kampen 2018). Der Erstnachweis der AJAP in Deutschland erfolgte 2008 (Schaffner et al. 2009) in der Nähe der Grenze zur Schweiz. Im gleichen Jahr erfolgte auch der Nachweis in der Nordschweiz. Daraufhin wurden Funde von weiteren Populationen aus dem Stuttgarter

Raum (2011) und Hannover (2013) gemeldet. Im Sommer 2012 wurde die AJAP auch in der Gegend zwischen Köln und Koblenz nachgewiesen (www.zalf.de), im Frühjahr 2013 in Ostwestfalen (Kampen et al. 2012). In all diesen Gebieten kann die AJAP als etabliert angesehen werden (Schneider 2011, Huber et al. 2014). Im Frühjahr 2011 und 2012 wurde die AJAP in Süddeutschland zwischen Lörrach und dem Bodensee in 50 von 155 untersuchten Gemeinden und in Lagen bis zu 1.000 Metern Höhe nachgewiesen (www.zalf.de). Weitere lokale Vorkommen gibt es in Hessen (Kampen et al. 2016) und Bayern (Zielke et al. 2016). Die Kommunale Arbeitsgemeinschaft zur Bekämpfung der Stechmückenplage (KABS) hält es für möglich, dass die AJAP eine der häufigsten Stechmückenarten in Deutschland werden könnte (https://www.kabsev.de/1/1_4/1_4_2/1_4_2_5/index.php).

Im Zuge der Entdeckung der AJAP in Luxemburg im Jahr 2018 wurde ihre Verbreitung in einer an Deutschland angrenzenden Region nachgewiesen. Auch wurden Vorkommen im Grenzgebiet in Rheinland-Pfalz und Lothringen festgestellt, sodass eine Ausbreitung der Art von Osten nach Westen angenommen wird (Schaffner 2019). In Belgien ist die AJAP seit 2002 nachgewiesen (Damiens et al. 2014). Jüngere Untersuchungen belegen auch hier einen Austausch mit den westdeutschen Populationen (Smitz et al. (2021).



Quelle: mueckenatlas.com

Abb.:4: Ausbreitung der Asiatischen Buschmücke in Deutschland 2012-2019

Trotz dieser eindeutigen Ausbreitungstendenz hat die AJAP sich bis heute nicht im gesamten Gebiet von Hessen etablieren können (Koban et al. 2019, vgl. auch Abb. 3). Es ist möglich, dass in Teilen Hessens auch schlichtweg der Nachweis für existierende Populationen fehlt, doch legt das geographische Muster der Verbreitung und der Ausbreitung nahe, dass es sich tatsächlich um einen immer noch nicht abgeschlossenen Ausbreitungsprozess handelt. Inzwischen durchgeführte Modellierungen erwarten für die nächsten 30 Jahre weiterhin Gebiete in Hessen mit einer geringen Wahrscheinlichkeit des Vorkommens der AJAP (Kerkow et al. 2019). Dies ist für eine Modellvalidierung von Bedeutung, da durch die nicht abgeschlossene Ausbreitung das Fehlen der Art ein uneindeutiges Signal darstellt. Es kann einerseits bedeuten, dass zum Erhebungszeitpunkt die Entwicklung z.B. zum adulten Insekt noch nicht abgeschlossen ist, andererseits aber auch, dass die Art im Gebiet noch gar nicht

vorkommt. Im Oktober 2021 hat sich die Verbreitung der Art in Südwestdeutschland verstetigt, in größeren Teilen Hessens und Nordrhein-Westfalens, in Ostbayern sowie in den neuen Bundesländern und in Norddeutschland (mit Ausnahme des bereits 2019 bekannten Vorkommens in Niedersachsen) fehlt die AJAP weiterhin (ECDC 2021). Die Verbreitung der AJAP zeigt eine Affinität zum menschlichen Siedlungsraum (Bartlett-Healy et al. 2012).

Als Brutstätte der aquatischen Stadien dienen natürliche (v.a. Baumhöhlen) oder anthropogene Kleinstgewässer (Tanaka et al. 1979), z.B. Autoreifen, Plastikmüll, Vogeltränken, Regentonnen und Blumenvasen (Andreadis et al. 2001, Bartlett-Healy et al. 2012). Flächendeckende Probenahmen in der Nordschweiz zeigten eine Präferenz für Plastikvasen auf Friedhöfen, aber auch Brunnen, Regentonnen und Auffangbecken wurden besiedelt (Schaffner et al. 2009).

3.2.3 Lebensweise und Jahreszyklus

Die AJAP ist in großen Teilen ihres Verbreitungsgebietes multivoltin, d.h. sie durchläuft mehrere Generationen pro Jahr (Scott und Crans 2003; Oliver und Howard 2005; Andreadis und Wolfe 2010; Hoshino et al. 2010; Kaufman und Fonseca 2014). Sie kann gefrier- und in gewissen Umfang austrocknungsresistente Eier legen, die den Winter ruhend überstehen (Andreadis, Wolfe 2010). Die Larven schlüpfen, sobald die Umweltbedingungen günstig werden. In winterwärmeren Klimaten kann die AJAP auch als Larve überwintern. In Mitteleuropa findet eine Überwinterung als Larve unter dem gegenwärtigen Klima jedoch nicht statt (Versteirt et al. 2009). Dies kann sich jedoch mit dem Klimawandel ändern, so dass entsprechend ausgestattete Funktionen in einer Simulation vorzusehen sind.

Von Blut ernähren sich lediglich die Weibchen (Molaei et al. 2009). Die Weibchen brauchen Proteine der Blutmahlzeit zur Ausbildung der Eier (Becker et al. 2010) und sind vor allem tag- und dämmerungsaktiv. Sie bevorzugen Säugetiere als Nahrungsquelle (Turell et al. 2005; ECDC 2014). Ausgewachsene Weibchen halten sich sowohl außerhalb, als auch innerhalb von Gebäuden auf (Schaffner et al. 2003; ECDC 2014).

3.2.4 Autökologie

Daten zur Entwicklungsgeschwindigkeit der AJAP, gewonnen bei konstanter Temperatur von 25°C, einer relativen Luftfeuchtigkeit von 50 bis 70 % und einer Lichtphase von 8 h pro Tag ergeben bei 25°C eine Lebensdauer der adulten Insekten von 77 (± 10) bzw. 84,5 (± 11) Tagen (Männchen bzw. Weibchen). Bis zum Alter von 70 Tagen tritt bei beiden Geschlechtern kaum eine Sterblichkeit auf, danach nimmt sie rapide zu (Hoshino et al. 2010).

Aus den Eiern schlüpfen die aquatisch lebenden Larven. Die insgesamt vier Larvenstadien zusammen dauern bei 25°C 8,9 Tage bei männlichen und 10,1 Tage bei weiblichen Mücken, was insbesondere am verlängerten vierten Larvenstadium liegt (Hoshino 2010). Bei 28°C wurde in einer anderen Studie (ohne geschlechtliche Differenzierung) eine Dauer des Larvenstadiums von 11,6 Tagen ermittelt (Williges et al. 2008). Bei 29°C und höher wurde in einer Studie keine Larven mehr in Fallen gefunden (Mogi, Armbruster, Tuno 2020). In einer anderen Studie wurde eine Entwicklung der Larven bis maximal 28°C beobachtet, die Larven überlebten bis zum dritten Larvenstadium bis 34°C (Scott 2003). Ähnlich Werte fanden Kaufmann und Fonseca (2014). In Laborversuchen des Schwesterprojekts PEST konnte bei Szenarien, die eine tägliche Höchsttemperatur von 31°C Lufttemperatur aufwiesen, eine Larvensterblichkeit von 87,5% beobachtet werden (Reuss et al. 2018).

Auf das Larvenstadium folgt das bei 25°C 2,5 (männlich) bis 3 (weibliche Insekten) Tage andauernde Puppenstadium (Hoshino 2010). Ein anderer Autor ermittelte bei 28°C eine Dauer von 2 (männlich) bis 5,5 Tagen (weiblich) für das Puppenstadium (Scott 2003).

Es gibt Hinweise darauf, dass die AJAP aufgrund von thermischen Stadtklimaeffekten („Wärmeinsel“) in japanischen Großstädten fehlt (Mogi, Armbruster, Tuno 2020).

Aus dem Partnerprojekt PEST konnten einige in den Klimakammerversuchen gewonnene Daten zur temperaturabhängigen Mortalität der Larven und Puppen übernommen werden. Aufgrund der absehbaren Validierungsproblematik des AJAP-Modells wurde dort jedoch im weiteren Projektverlauf die Auswertung der KEF-Daten priorisiert.

Die Schlupfrate der Eier kann durch lange Austrocknungsperioden beeinflusst werden. Bis etwa 5 Wochen werden toleriert. Die Schlupfraten liegen dann mit etwa 12% nur wenig unter der Schlupfrate von ca. 18% bei Fehlen einer Austrocknung. Bei längerer Austrocknung sinkt die Schlupfrate und erreicht nach 8 Wochen etwa 1%. Die Schlupfrate ist auch von der Larvendichte abhängig und sinkt bei hohen Larvendichten stark ab (Hoshino et al. 2010).

Obwohl bereits im Jahr 2005 entsprechende Wissensdefizite festgestellt wurden, sind viele Aspekte der Autökologie der AJAP auch heute noch unzureichend bekannt. Für die Modellierung mussten einzelne Funktionen und Parameter durch Werte, die bei anderen Aedes-Arten ermittelt wurden, ersetzt werden.

3.2.5 Schadpotenzial

Aufgrund der hämatophagen Lebensweise ist die AJAP ein potenzieller Überträger verschiedener Pathogene. Im Labor konnten sich die Viren der Japanischen Enzephalitis (Takashima & Rosen 1989) und des Westnilfiebers (Sardelis & Turell 2001) erfolgreich in der AJAP vermehren. In Deutschland wurde bisher noch keiner dieser Viren in Wildfängen der AJAP nachgewiesen. Allerdings konnte eine Population der AJAP erfolgreich mit dem Japanischen Enzephalitis-Virus infiziert werden, nicht aber mit dem Westnilvirus (Huber et al. 2014). Bei Populationen der AJAP in den Niederlanden konnten im Labor Usutu- und Zika-Viren übertragen werden (Abbo et al. 2020). In natürlicher Weise schwankende Temperaturen können gegenüber konstanten Temperaturen die Verbreitung der Virenlast im Körper der AJAP befördern (Glavinic et al. 2020). Außerdem wird die AJAP in manchen Gegenden stark vermehrt beobachtet, sodass die tagaktive AJAP dort als Lästling auffallen kann (Medlock et al. 2012).

Neben den Folgen für die menschliche Gesundheit kann die Einführung der AJAP weitere Auswirkungen haben. So wurde in den USA nach der Einführung der AJAP eine Verdrängung der heimischen Stechmückenfauna beobachtet (Andreadis und Wolf 2010). In Ungarn dominierte die AJAP bereits nach weniger als einem Jahr die lokale Stechmückenfauna (Saringer-Kenyeres, Kenyeres 2019).

3.2.6 Klimakammerversuche

Zur Unterstützung der Literaturdaten wurden vom Partnerprojekt PEST auch für die Entwicklung der AJAP Klimakammerversuche durchgeführt. Die verwendeten Szenarien sind die gleichen wie für die KEF (s. Kap. 3.1.7).

4. Phänologisches Modell

4.1 Allgemeines

Phänologische Modelle simulieren die Entwicklung eines Organismus unter dem Einfluss der aktuellen Witterung sowie ggf. weiterer Faktoren. Pflanzenphänologische Modelle sind oft vergleichsweise einfach, da zusätzliche externe Faktoren wie Nährstoffversorgung und

Parasitierung die Zielgrößen (Blüte, Fruchtreife) nur im Falle pathologischer Auswirkungen auf die Phasenausbildung das phänologische Datum beeinflussen. Tierphänologische, insbesondere insektenphänologische Modelle sind aufgrund der viel komplexeren Biologie (v.a. der oft raschen Generationsfolge), der Mobilität der Organismen, dem zeitweisen Auftreten von Nahrungsmangel und aufgrund der Vielzahl der gewünschten Zielgrößen (z.B. Anzahl der Individuen in bestimmten Stadien) in der Regel deutlich komplizierter. Meistens interessiert bei insektenphänologischen Modellen nicht allein das erste Auftreten des Insekts oder die erste Eiablage sondern es sind fast immer, zumindest implizit, Angaben gewünscht, die eine Aussage über die Veränderung der Populationsstärke beinhalten. Diese Fragen beinhalten aber grundsätzlich die Problematik der Konkurrenz, Ernährungssituation, Prädation und Pathologie inkl. Parasitierung. Dabei stellt die Witterung nur eine von mehreren wichtigen Randbedingungen dar.

Aufgrund der komplexen internen Vernetzung ist eine Beschreibung des Verlaufs der Populationsgröße einer Zielart nur von mehr oder weniger vollständigen Ökosystemmodellen zu leisten. Verschärft wird die Problematik bei der Verwendung des Modells mit Klimaprojektionen, da zusätzlich zu den Daten aus den Klimaprojektionen plausible Annahmen über die ökonomischen Rahmenbedingungen, sowie über Pflanzenschutzmaßnahmen und Nachfragetrends bei betroffenen Nutzpflanzen mit in das Modell einfließen müssten. Zudem sind Insekten im Gegensatz zu Pflanzen mobil und können bis zu einem gewissen Grad ungünstigen Situation ausweichen oder Gunsträume aufsuchen.

Ein phänologisches Modell, das die witterungsabhängigen Vorgänge bei einem Insekt beschreibt, kann somit nur Grenzen aufzeigen, die durch den Witterungsverlauf gesetzt werden, d.h. es adressiert durch Extreme und ungünstige Witterungsverläufe bedingte Dormanzen und Populationseinbrüche sowie die temperaturabhängigen Entwicklungsgeschwindigkeiten und Mortalitäten. Es beschreibt daher maximale Entwicklungen, die in der Natur nur realisiert werden können, wenn das Nahrungsangebot optimal und der Druck durch Krankheiten und Prädatoren minimal ist. Zudem beschreibt es die Entwicklung in einer fiktiven Box, ein Austausch mit benachbarten Gebieten findet nicht statt.

Mit der Abstraktion von nicht (primär) meteorologischen Randbedingungen beantwortet das phänologische Modell aber eine wesentliche Frage bezüglich der Attribution durch die Witterung und damit durch den Klimawandel: es beschreibt die maximale räumliche sowie zeitliche Verbreitung und die maximale Entwicklung eines Organismus unter den vorgegebenen Klimabedingungen und -projektionen.

Eine weiteres und grundsätzliches Problem bei der Anwendung von in der Meteorologie üblichen Temperaturdaten in phänologischen Modellen ist die Frage, welches Objekt eigentlich die angegebene Temperatur hat. In der Meteorologie ist es üblich, bodennahe Lufttemperaturen in 2 m Höhe unter bestmöglichem Strahlungsschutz über niedriger Vegetation zu messen. Idealerweise nähert sich der ggf. nachprozessierte Modelloutput für bodennahe Temperaturen diesen Verhältnissen an. Eine Modellvalidierung würde die Differenz von Messung (in 2 m) und Modelloutput als zu minimierendes Kriterium verwenden. Auch bei Laborexperimenten kann davon ausgegangen werden, dass die im Experiment vorgegebenen Lufttemperaturen genau eingehalten werden und dass solare Strahlung nicht auf die Beobachtungsobjekte trifft.

Viele phänologische Modelle werden auf Basis derartiger Temperaturdaten entwickelt. Dabei ist aber keineswegs sichergestellt, dass das Objekt der phänologischen Modellierung nicht systematisch andere Temperaturen als die Lufttemperatur aufweist. Vor allem die Sonneneinstrahlung kann die Temperatur der modellierten Organismen deutlich über die Lufttemperatur anheben (z.B. besonnte, dunkle Früchte). Verdunstung oder Transpiration kann sie absenken. Bei mobilen Organismen kommt noch hinzu, dass sie – zumindest zeitweise – prä-

ferierte Temperaturen aufsuchen können. Die Lufttemperatur ist somit nur ein Schätzwert für die eigentlich relevante Temperatur des Organismus. Dieser wird in der kontrollierten und sonnenstrahlungsfreien Laborumgebung eher mit der Temperatur des Zielorganismus übereinstimmen als das im Freiland der Fall ist.

Eine phänologische Modellierung bietet auch viele Vorteile. In der Natur und sogar im Labor schwer erfassbare Ereignisse können z.B. beurteilt werden. Beispielsweise ist das eigentlich die Fruchtschäden verursachende Ereignis, die Larvalentwicklung der KEF, sogar im Labor schwer zu beobachten oder gar zu quantifizieren. Der erste im Jahresverlauf zu beobachtende Gipfel in den Fangzahlen ist streng genommen die Folge eines Schadereignisses, da die gefangenen Adulten sich zuvor in Wirtspflanzen entwickelt haben. Die Larvalentwicklung wird im Modell jedoch notwendigerweise beschrieben und erlaubt so eine detailliertere Analyse der Befallsentwicklung.

Wiman et al. (2016) haben gezeigt, dass sich die Mehrheit der Individuen in einer KEF-Population im Jugendstadium befindet, wenn die Eiablage beginnt. Von den Fangzahlen vor der Ernte kann auf die Anteil der befallenen Früchte geschlossen werden (Drummond et al. 2019). Aus diesen Gründen hat die Kontrolle der adulten Insekten mit Insektiziden nur begrenzte Auswirkungen auf die Gesamtpopulationsgröße und muss in der Vegetationsperiode mehrfach wiederholt werden. Die Kontrolle von Larven oder Puppen ist vielversprechender für die Reduzierung der Gesamtpopulationsgröße. Hier kann das Modell Erkenntnisse liefern, wann bestimmte Verhältnisse in den Individuenzahlen der Entwicklungsstadien auftreten.

Interessant sind diese Daten auch im Rahmen der Entwicklung und Steuerung nicht-chemischer Bekämpfungsmethoden wie der Sterile Insect Technique (SIT) oder der Incompatible Insect Technique (IIT) (vgl. Enriquez und Colinet 2016). Auch die reaktive Strategie *der rapid harvesting schedules* benötigt wie die vorgenannten Methoden bei der Steuerung der Anwendung Abschätzungen von Individuenzahlen aller Stadien (Leach et al., 2017). Auch Maßnahmen der Kontrolle der Streu- und obersten Bodenschichten könnten profitieren (Hooper und Grieshop 2020). Hierzu zählen auch Methoden zur künstlichen Temperaturerhöhung durch Mulchen im Lebensraum von Larven und Puppen zur Verminderung des Fortpflanzungserfolgs der KEF (Rendon et al 2020). Weiterhin können die mit dem Modell gewonnenen Daten bei der Planung und Erfolgskontrolle von Pestizideinsätzen helfen (vgl. Shaw 2019).

4.2 Aufbau des phänologischen Modells

Das phänologische Modell arbeitet für jede Kohorte und jedes Lebensstadium temperaturabhängige Entwicklungs- und Mortalitätsfunktionen ab. Es kann daher für jedes Insekt parametrisiert werden, für das die Entwicklungsvorgänge und die entsprechenden Parameter genau genug bekannt sind. Dies macht jedoch nur Sinn, wenn die Temperatur zu den die Populationsentwicklung stark beeinflussenden Parametern gehört. Für sehr temperaturlerante Insekten ist der Einsatz des Modells wenig sinnvoll.

Das Modell folgt für die KEF im Wesentlichen dem Ansatz von Langille et al. (Langille et al., 2016). Es wird aber durch Anpassungen und Erweiterungen angestrebt, den Einfluss von extremen Temperaturen und insbesondere von deren Andauer genauer darzustellen. Die Funktionen beschreiben grundsätzlich die Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsstadien und das Simulationsprogramm integriert sie in der natürlichen Reihenfolge. So lange eine Entwicklung nicht grundsätzlich von der normalen Entwicklung von Insekten abweicht oder ein Entwicklungsvorgang nur sehr unzureichend allein mit der Temperatur beschrieben werden kann, ist daher auch mit geänderten Parametern die Berechnung der potenziellen

Population anderer Insekten möglich. Das im Rahmen dieses Vorhabens erstellte Modellkonstrukt ist daher bei Arten mit vergleichbarer Entwicklung nutzbar.

Jede Entwicklungsphase wird durch ein eigenes Programmmodul simuliert. Teilweise stehen für einzelne Entwicklungsphasen alternative Ansätze zur Verfügung, insbesondere, wenn sich die Literaturlage noch heterogen darstellt. Über eine Steuerdatei kann vor jedem Simulationslauf (ein Punkt und ein Jahr) jede Funktion zu Testzwecken ein- oder ausgeschaltet bzw. ausgetauscht werden.

Für die AJAP sind Parametersätze vorbereitet, jedoch sind diese noch nicht vollständig, da sich nach der Literaturlauswertung ergab, dass viele der Entwicklungsvorgänge hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch die Temperatur noch nicht genau untersucht sind. Teilweise musste auf Entwicklungsfunktionen und Parameter für andere *Aedes*-Arten ausgewichen werden.

Da bei der AJAP die Larvenstadien im Wasser stattfindet, gibt es ein Modul, das die Temperatur kleiner Wasserreservoirs nachbildet. Es handelt sich im wesentlichen um einen Tiefpassfilter. Gefrieren und Auftauen (außer einer eintägigen Verbleiben bei 0°C bei Gefrier- und Auftauvorgängen) sowie der Einfluss von Sonneneinstrahlung und Verdunstung wird nicht simuliert.

Die im folgenden zur Erklärung der Funktionen des Programms genannten Parameter der Entwicklungsfunktionen gelten stets für die KEF.

4.2.1 Entwicklungsfunktionen

Die Entwicklung der KEF vom Ei zum adulten Insekt und die Mortalität sind zentrale Elemente der Simulation. Die Entwicklung von Ei zum adulten Insekt erfolgt in der Basisversion den Entwicklungsfunktionen nach Asplen et al. (2015). Die Parameter der Entwicklungsfunktionen wurden nach Ergebnissen des Partnerprojekts PEST (s. Kap. 3.1.7) verändert und erweitert.

Grundsätzlich dienen Lufttemperaturen in 2m Höhe als Antrieb des Modells. Die Entwicklungsfunktionen können entweder mit Tagesmitteltemperaturen betrieben werden oder mit 4 oder mehr Temperaturwerten pro Tag (vier 6-stündige Temperaturen oder Temperaturmaximum (1), -minimum (2), Tagesmitteltemperatur (3) und einer Temperatur, die die anderen drei anderen Werte wieder zur ursprünglichen Tagesmitteltemperatur ergänzt (4); theoretisch sind auch acht 3-stündige oder sogar stündliche Temperaturen möglich; vgl. auch Kap. 4.2.7). Die Berücksichtigung der Temperaturschwankung erfolgt implizit, wenn mehr als ein Temperaturwert pro Tag vorliegt. Die Entwicklungsfunktionen bestimmen jeweils einen temperaturabhängigen Entwicklungsanteil, der sich im Lauf der Zeit aufsummiert. Wird ein für das Entwicklungsstadium spezifischer Schwellenwert (einstellbar in der Steuerdatei 'kefsim_para.inp' über die Variable `co_devel_egg_share` (default für die KEF: 0,08), `co_devel_larvae_share` (default für die KEF: 0,52) und `co_devel_pupppae_share` (default für die KEF: 0,40; die Summe der drei Werte muss genau 1,0 ergeben) erreicht, so erfolgt der Übergang in das nächste Stadium (z.B. Larve → Puppe) bzw. beim vereinfachten Modell der Übergang vom Ei zum adulten Insekt. Über die Variablen `nlp_eggs_nextday_percentage` und `nlp_adults_nextday_percentage` lässt sich für einen Anteil der Individuen der Übergang um einen Tag verzögern, um unrealistisch scharfe Übergänge zu vermeiden.

Das Modell entscheidet das Geschlecht erst nach der Metamorphose. Das Geschlechterverhältnis kann über den Parameter `nlp_sex_ratio_ex_pupppa` eingestellt werden. Der Wert gibt an, welcher Anteil (0..1) an Puppen zu männlichen Fliegen wird. Literaturdaten legen ein nahezu gleiches Verhältnis der Geschlechter nahe. Emiljanowicz et al. (2014) berichten von 0,98 männlichen Fliegen pro Weibchen. Auch kann das Geschlechterverhältnis der (überwinterten) Startpopulation gesondert eingestellt werden (`nlp_sex_ratio_at_start`), da es Beob-

achtungen gibt, dass die Sterblichkeit im Winter geschlechtsspezifische Unterschiede aufweist.

Die Weibchen beginnen nach einer kurzen Prä-Ovipositionszeit (einstellbar über `co_egg_prae` in Tagen; default für die KEF: 1 Tag) mit der Eiablage.

4.2.2 Mortalität und Alterungsfunktion

Eine besondere Entwicklungsfunktion ist die Alterungsfunktion. Sie ermittelt die mit dem Alter steigende Wahrscheinlichkeit eines Alterstodes (inhärente Mortalität). Ein bestimmter Anteil einer Kohorte stirbt bei einem bestimmten Alter und verschwindet aus der Modellpopulation. Gut beschreiben lässt sich die altersbedingte Mortalität der KEF durch eine Gompertz-Funktion (Rendon 2018b).

Die hiervon zu unterscheidende temperaturbedingte Mortalität führt zu einer vorzeitigen Sterblichkeit eines Teils der aktuellen Population über alle Kohorten und Entwicklungsstadien (temperaturbedingte Übersterblichkeit).

Im Modell wird nur der Einfluss der Temperatur auf die Mortalität berücksichtigt. Zwischen der unteren (10°C) und der oberen (30°C; jew. einstellbar) kritischen Temperatur folgt die Mortalität (über alle Lebensstadien) der Funktion:

$$(3) \quad \mu(T) = 0,00035 \cdot (T - 15)^2 + 0,01$$

Alternativ lässt sich der Ansatz von Langille et al. (2016) aktivieren, der die temperaturabhängige Mortalität nach Stadien getrennt abbildet. Dieser Ansatz funktioniert derzeit nur auf Basis von Tagesmitteltemperaturen und erlaubt (noch) keine zeitlich höher aufgelösten Daten.

Es kann im Modell ein weiterer Ansatz für die Mortalität aktiviert werden (`nls_chq_detailedlevel = .true.` in Steuerdatei `kefsim_simu.imp`), der die Andauerbeziehung bei kritischen Temperaturen berücksichtigt, d.h. kritische Temperaturen führen zu einer über die Andauer steigenden Mortalität. Einen deutlichen Einfluss auf das Simulationsergebnis gibt es nur, wenn die Temperaturdaten in einer höheren als täglichen (Tagesmittel) Auflösung vorliegen.

Für Temperaturen jenseits der kritischen Temperaturen wird die Mortalitätsfunktion durch eine andere ersetzt, die neben der Temperatur auch die Andauer berücksichtigt (soweit die zeitliche Auflösung der Eingangsdaten das ermöglicht). Dazu wurden Überlebensdaten der KEF in Abhängigkeit von Temperatur und Andauer (Enriquez und Colinet 2016) in Mortalitäten umgerechnet. Zwischen den Stützwerten für jede Temperatur (derzeit 7,5°C bis -5°C im Abstand von 2,5 K sowie der Supercoolingpoint) und Andauer (derzeit quasilogarithmische Abstände: 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 20, 50 Stunden) wird interpoliert. Die Funktionen sind für adulte Männchen und Weibchen sowie für Puppen und Larven (unabhängig vom Geschlecht) unterschiedlich. Um abrupte Sprünge in der Mortalität zu vermeiden, sollte der Stützwert bei der kürzesten Andauer und höchsten bzw. niedrigsten tabellierten Temperatur dem Wert der Mortalitätsfunktion entsprechen. Um die Anwendung einfach zu halten, wurde nicht auf allgemein gültige, aber komplexere Verfahren zurückgegriffen (vgl. Nedvěd, Lavy, Voerhoeff 1998). Die Tabellen der Stützwerte sind einfache, intern dokumentierte Textdateien (`f_mort_heat_male.txt`, `f_mort_cold_female.txt` etc.) und können jederzeit ohne Neuprogrammierung und -compilierung geändert werden. Dadurch konnten kurzfristig neue Ergebnisse des Partnerprojekts PEST sowie neue Literaturdaten übernommen oder der Einfluss der erweiterten Mortalitätsfunktion systematisch untersucht werden. Ferner ist es möglich, im Rahmen von Modelllauf-Ketten über mehrere Jahre den Einfluss von Akklimatisierung und evolutionärer Anpassung zu berücksichtigen.

Für die Temperatur-Andauer-Beziehung wird die Gesamtdauer der ununterbrochenen Über- bzw. Unterschreitung der kritischen Temperatur in einer Witterungsphase sowie die aktuelle Unterschreitung im Betrachtungszeitpunkt verwendet. Ein einziger Termin mit nicht kritischer Temperatur unterbricht die Episode kritischer Temperaturen. Durch den jährlichen Neustart des Programms werden Kältephasen über den Jahreswechsel unterbrochen.

Besonders in längeren winterlichen Witterungsperioden kann eine gesamte Population im Modell sterben. Um dennoch eine weitere Entwicklung in der laufenden Simulation zu ermöglichen können die in Kap 4.2.7 beschriebenen Methoden verwendet werden.

4.2.4 Eiablagefunktion

Nach dem Schlupf legen die Weibchen nach einer kurzen Prä-Ovipositionszeit Eier. Es ist bisher kein meteorologischer Einfluss auf diesen Zeitraum (APOP) bekannt, weswegen er konstant als Modellparameter (`co_egg_prae`) festgelegt ist.

In der Realität setzt die Eiablage das Vorhandensein von geeigneten Früchten voraus. Dies wird im Modell nicht berücksichtigt, das Modell geht stets von einem ausreichenden Angebot an geeigneten Früchten aus. Die Eiablage der adulten Weibchen wird von der Temperatur und dem Alter der Weibchen bestimmt.

Die Eiablage als Funktion des Alters ergibt sich bei der optimalen Temperatur von 21°C nach Asplen et al. (2015):

$$(4) \quad f(x, T=21^\circ C) = \frac{0,585 \cdot x}{1,0475^x}$$

Das Maximum erreicht die flache Funktion nach 23,5 Tagen. Für *Drosophila melanogaster* wird ein starker Abfall der Eiablage bei Weibchen, die älter als 40 Tage sind, beschrieben (Chabert et al., 2013). Dieser Abfall binnen 5 Tagen auf Null kann in der Simulation zusätzlich aktiviert werden.

Die Funktion wird multipliziert mit einer Funktion, die die maximalen Eiablage als Funktion der Temperatur liefert. Zur Vermeidung von numerischen Problemen mit dem ursprünglich als Gauss-Funktion beschriebenen Verlauf (Gutierrez 2016), wurde eine kubische Spline-Funktion definiert, die in sechs Abschnitten die Eiablage als Funktion der Temperatur beschreibt.

4.2.5 Kältetod

Das Modell geht bei Unterschreiten des Supercooling-Punktes (einstellbar über `co_mort_scp`; default -16°C) davon aus, dass keine Individuen überleben. Die in Kap. 4.2.7 beschriebenen Funktionen müssen ggf. das komplette Absterben der Population verhindern.

Die Kältetodfunktionen, die die normale altersbedingte Mortalität der KEF bei tiefen Temperaturen zwischen +7,5°C und -5°C steigern, wurden bereits beschrieben. Zwischen -5°C und dem Supercoolingpunkt steigt die Sterblichkeit linear (und ist generell sehr hoch). Die Andauer der Unterschreitung der kritischen Temperatur wird berücksichtigt.

Eine unterschiedliche Reaktion der Geschlechter auf Kältestress ist in der Standardversion nicht aktiviert, da die Literaturlage hierzu noch widersprüchlich ist.

4.2.6 Hitzetod

Das Modell geht auch bei kurzzeitigem (3h oder entsprechender Wert je nach zeitlicher Auflösung der Eingangsdaten) Überschreiten einer Temperatur von 37°C davon aus, dass keine

Individuen überleben. Auch hier müssen die Funktionen zum Erhalt einer Mindestpopulation (Kap. 4.2.7) ggf. ein vollständiges Absterben der Population verhindern. Die tabellierten Werte der Andauer/Temperatur-Mortalitätsfunktion enden bei 37°C.

Die Hitzetodfunktionen, die die normale altersbedingte Mortalität der KEF in Abhängigkeit von der Temperatur zwischen 30°C und 37°C steigert, wurden bereits beschrieben.

4.2.7 Aussterben der Population

Länger andauernde kritische Temperaturen können zu einem Aussterben der Population im Modell führen. Eine neue Population kann sich dann nicht, auch nicht bei langanhaltend günstigen Bedingungen entwickeln. Dies ist nicht realistisch, da in der Natur bei etablierten Populationen einzelne Individuen in Schutzräumen überleben oder aus anderen Regionen wieder zuwandern. Es wird z.B. vermutet, dass die KEF in Stallungen und beheizte Bauten extreme Witterungsabschnitte überleben kann. Das Modell verhindert ein Aussterben der Population über verschiedene Ansätze. So kann über die Namelist kefsim_para.inp die Mortalitätsrate über den Parameter nlp_max_mortality auf einen Höchstwert (beispielsweise 0.99) gesetzt werden. Zudem kann über die Parameter nlp_min_apop und nlp_min_qpop die Anzahl der mindestens überlebenden aktiven und quieszenten Adulten nach Anwendung der Mortalitätsfunktion festgelegt werden (z.B. 1.0). Für die nicht mobilen Stadien Eier, Larve und Puppe besteht diese Möglichkeit nicht. Als letzte Möglichkeit kann über den Parameter nls_min_fempop eine Mindestzahl an überlebenden weiblichen Adulten und Larven, Puppen und Eier festgelegt werden (z.B. 5.0). Bei Unterschreiten dieser Zahl ergänzt das Modell die bis zur festgelegten Zahl fehlenden Individuen durch aktive, adulte Weibchen, wobei das Alter individuell und zufällig zwischen 1 und maxage festgelegt wird.

Da das Modell streng lokal betrieben wird, sind Zuwanderungen aus benachbarten Gitterboxen nicht möglich.

4.2.8 Übergang von und zur Quieszenz

Der KEF geht bei tiefen Temperaturen in eine reproduktive Quieszenz über. Kurztagbedingungen wirken beschleunigend auf den Übergang. Der Übergang zwischen beiden Formen ist noch unzureichend erforscht und es gibt diesbezüglich Wissenslücken.

In der Standardfunktion folgt das Modell dem einfachen Ansatz von Gutierrez et al. (2016). Der Übergang zur quieszenten Form beginnt beim Unterschreiten einer Temperatur von 7,5°C (andere Werte einstellbar über nls_co_tquies) und erfolgt um so schneller, je weiter diese Temperatur unterschritten wird. Die Steigung der Übergangsfunktion kann über den Parameter nls_co_cquies eingestellt werden. Um eine unrealistisch schnelle Fluktuation zu vermeiden, wird die Entscheidung für den Übergang grundsätzlich auf Basis der Tagesmitteltemperatur getroffen, unabhängig davon, in welcher zeitlichen Auflösung die Temperaturen dem Modell als Antrieb vorliegen.

Erfahrungen mit dem Modell ergeben mit der Standardfunktion den Eindruck eines unrealistisch schnellen und stark fluktuativen Übergangs zwischen der dormanten und der reproduktiv KEF. Alternativ ist zudem eine Funktion nach Langille et al. (2016) implementiert. Diese Funktion basiert ebenfalls auf der Tagesmitteltemperatur, nutzt aber auch die Länge der Photoperiode. Diese wird aus der Breitenlage des betrachteten Ortes und dem Datum (DOY) berechnet. Die Funktion bestimmt täglich den Prozentsatz der adulten Weibchen, die von der Dormanz in den Normalzustand und v.v. übergehen. Die Aktivierung der alternativen Funktion erfolgt über den Wert nls_chq_altquies in der Namelist kefsim_simu.imp. Zudem ist es unrealistisch, dass sich der Dormanz-Zustand sehr schnell ändert, da der Übergang

zwischen dormanten und reproduktiv aktivem Zustand mit größeren physiologischen Veränderungen einhergeht, die Zeit benötigen. Untersuchungen (Zhai et al. 2016) legen nahe, dass diese Zeit in der Größenordnung eines Stadiums liegt (ca. 3 bis 5 Tage). Die Funktion kann deshalb statt der jeweils aktuellen Tagesmitteltemperatur auch eine über einige Tage gemittelte Temperatur verwenden. Die Anzahl an Tagen, die für diese Mittelbildung verwendet wird, kann über den Wert `nls_chq_nmitt` in der Namelist `kefsim_simu.imp` eingestellt werden. Mit `nls_chq_nmitt = 1` verhält sich die Funktion wie bei Languille 2016 publiziert.

4.2.9 Modellstart

Das Modell ist in FORTRAN 2003 geschrieben, der Quellcode ausführlich kommentiert. Es wird durch Start der kompilierten Programmdatei (`kefsim.exe`) in einer Linux-Shell gestartet.

In drei Dateien (FORTRAN-namelist) kann das Verhalten des Programms beeinflusst werden. Prinzipiell berechnet das Programm den Populationsverlauf für ein Jahr und gibt diese in Form von Textdateien und Grafiken aus. Die Simulation mehrerer Jahre werden von einem Rahmenscript gesteuert, das für die Bereitstellung der neuen Eingangsdaten und das strukturierte Speichern der Ausgaben zu sorgen hat. Dieses muss ggf. an die lokale Datenvorhaltung angepasst werden. Prinzipiell können dabei auch die Werte in den Steuerdateien geändert werden, z.B. um den Einfluss einer Akklimatisierung zu beschreiben.

Für experimentelle Zwecke kann jede der Entwicklungsfunktionen abgeschaltet werden, in einzelnen Fällen auch durch alternative Funktionen ersetzt werden.

Das Modell startet mit einer vorgegebenen Population zum 1. Januar. Diese muss über den Wert `nll_adult_start` in der Namelist `kefsim_run.inp` vorgegeben werden. Theoretisch kann die Endpopulation an quieszenten Fliegen des vorhergehenden Jahres übernommen werden, die das Modell in die Datei `endpop.txt` (Verzeichnis `nll_outdir`) schreibt, die vom Präprozessor ausgewertet werden kann und vor dem Start des nächsten Jahreslaufes in den Wert `nll_adult_start` eingetragen werden. Allerdings bestehen bezüglich der Überwinterung der KEF in Mitteleuropa noch erhebliche Wissenslücken, so dass diese Vorgehensweise wahrscheinlich nicht zu realistischen Ergebnissen führt (Leach et al., 2019). Im aktuellen Klima stirbt die Überwinterungspopulation in den meisten Jahren aus und es müssen die Funktionen zur Sicherung einer Mindestpopulation eingeschaltet werden.

In der Namelist `kefsim_run.inp` können auch Ausgabepfade definiert werden, die insbesondere bei Kettensimulationen eine strukturierte Ausgabe der Ergebnisse ermöglichen.

Zuletzt kann über den Wert `nll_tfile` die Eingabedatei mit den Temperaturen als Antrieb für das Modell angegeben werden. Das Dateiformat (Anzahl der Temperaturwerte pro Tag) wird derzeit noch über die Dateierweiterung ermittelt.

4.3 Prä- und Postprozessoren

Präprozessoren stellen Antriebsdaten, Postprozessoren die Ausgaben des Simulationsprogramm zur weiteren Auswertung in einem Dateisystem zur Verfügung. Das Simulationsprogramm berechnet grundsätzlich nur den Verlauf der Population in einem Jahr an einem Standort.

Die Bereitstellung der Daten ist aus zwei Gründen notwendig. Zum einen sind die Datenquellen unterschiedlich im Dateiformat (NetCDF, Textdateien), zum anderen unterscheiden sie sich in der zeitlichen Zusammenstellung (Jahresdaten, 5-Jahresblöcke). Auch müssen ge-

ringe Unterschiede zwischen den Klimamodellen (z.B. unterschiedliche Berücksichtigung von Schaltjahren) vereinheitlicht werden.

Letztlich müssen unter bestimmten Umständen die Antriebsdaten selbst angepasst werden. Dies insbesondere dann, wenn die Extremtemperaturen und das Tagesmittel als Eingangsdaten verwendet werden. Hier tritt der Fall auf, dass das Mittel der drei Eingangsdaten sich deutlich vom Tagesmittel unterscheidet. Deshalb berechnet der Präprozessor im Falle der Verwendung von Extremtemperaturen eine weitere, vierte Temperatur, deren Wert dazu führt, dass das Mittel der dann vier Werte wieder das ursprüngliche Tagesmittel ergibt. In einigen Fällen kann es vorkommen, dass dieser vierte Temperaturwert höher als das Maximum oder niedriger als das Minimum sein würde. Dies widerspricht der Definition der Extremtemperaturen. In diesem Falle wird daher der Wert der Tagesmitteltemperatur von Präprozessor vorab so verändert, dass alle vier Werte wieder das ursprüngliche Tagesmittel ergeben und die Extremtemperaturen weiterhin die höchste bzw. tiefste Temperatur darstellen.

Die Postprozessoren stellen die Ausgabedaten und -grafiken des Simulationsprogramms mit einer systematischen Benennung in einen Verzeichnisbaum ein. Zusätzlich können bereits Parameterfiles für die (karto)graphischen Darstellung mittels GMT erstellt werden.

4.4 Ausgaben

Das Programm gibt im Kommandozeilenfenster zahlreiche Informationen aus, vor allem für jeden Tag des Jahres die Anzahl der Individuen für jedes Entwicklungsstadium. Bei den Adulten erfolgt die Ausgabe getrennt nach Geschlecht und Dormanzstatus. Diese Ausgaben können in Dateien umgeleitet werden, allerdings entstehen dann große Datenmengen (ca. 2 MB pro Station und Jahr: ca. 100 GB für eine GCM/RCM-Kombination über 70 Jahre und die gesamte Domain mit 740 Gitterpunkten). Konfigurierbar (`nll_statout` in `kefsim_run.inp`) gibt das Programm derzeit folgende statistische Kenngrößen aus:

- 1: erster Tag mit einer Anzahl weiblicher, aktiver Adulten über dem Schwellenwert
- 2: letzter Tag mit einer Anzahl weiblicher, aktiver Adulten über dem Schwellenwert
- 3: erster Tag mit einer Anzahl an Eiern über dem Schwellenwert
- 4: letzter Tag mit einer Anzahl an Eiern über dem Schwellenwert
- 5: Zahl der Tage mit einer Anzahl weiblicher, aktiver Adulten über dem Schwellenwert
- 6: Zahl der Tage mit einer Anzahl an Eiern über dem Schwellenwert
- 7: maximale Anzahl an weiblichen, aktiver Adulten
- 8: maximale Anzahl an Eiern
- 9: Zahl der an Alterstod gestorbenen adulten Insekten (Jahressumme)

Die Datenmenge ist in diesem Fall gering, ca. 9 MB für jede GCM/RCM-Kombination über 70 Jahre über die gesamte Domain mit 740 Gitterpunkten. Aufgrund der geringen Datenmenge kann die Ausgabe von Kenngrößen gut erweitert werden.

Die täglichen Individuenzahlen von adulten aktiven und dormanten Weibchen können (`nll_kefadultfemquout` und `nll_kefadultfemacout` in `kefsim_run.inp`) auch als csv-Datei ausgegeben werden (Achtung, hohe Datenmengen!).

Weiterhin kann das Programm so konfiguriert werden, dass eine Verlaufsgrafik für die wichtigsten Individuenzahlen (`nll_plot` in `kefsim_run.inp`) sowie den Verlauf der Tagesmitteltemperatur (`nll_tplot` in `kefsim_run.inp`) über das Jahr erzeugt wird (Postscript-Format).

Da das Programm über ein Bash-Rahmenscript aufgerufen wird, können die Konfigurationsdateien so manipuliert werden, dass beispielsweise die umfangreichen täglichen Informationen nur alle 10 Jahre ausgegeben werden. Ein weiteres Script sorgt dafür, dass für einzelne oder alle Gitterpunkte Zeitreihen der statistischen Kenngrößen zusammengestellt werden.

4.5 Verwendete Konfiguration

Für die vorliegende Studie wurde Simulationsprogramm für die KEF mit folgender Basiskonfiguration betrieben, die die besten Validierungsergebnisse brachte.

- Betrieb mit 4 Temperaturstützpunkten (Maximum, Minimum, Mitteltemperatur, Ergänzungswert; vgl. Kap. 4.3)
- maximales Alter eines Individuums: 100 Tage (dann „Alterstod“)
- alternative Dormanzfunktion (nls_chq_altquies mit nls_chq_nmitt = 1)
- thermal death-Funktion (nls_chq_detailedlevel = true)
- Standardtafeln zur Temperatursterblichkeit (f_mort_heat_male.txt, f_mort_cold_female.txt)
- Präovipositionszeit (co_egg_prae): 1 Tag
- keine Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses (nlp_sex_ratio_ex_puppa = 0.5)
- alle Temperaturschwellen folgen den default-Vorgaben

Für die AJAP konnten nur wenige Validierungsdaten gefunden werden. Ein systematisches Testen der Parameter zur Ermittlung der besten Parameterkombination war aus diesem Grund noch nicht möglich.

5. Meteorologische Eingangsdaten

5.1 Allgemeines

In das phänologische Modell gehen meteorologische Daten als Antrieb ein. Je nach Betriebsmodus sind dies Tagesmitteltemperaturen oder mehrere Termintemperaturen pro Tag. Das Ziel ist es, das Modell mit einem Ensemble von Projektionsdaten zu betreiben, um die Bandbreite möglicher Entwicklungen bis zum Jahr 2070 abzuschätzen.

Dabei stellt sich grundsätzlich die Frage, welche Entwicklung bezüglich der Konzentration an Treibhausgasen in diesem Zeitraum angenommen wird. Das IPCC hat für seinen fünften Sachstandsbericht dazu verschiedene Szenarien entwickeln lassen, die diese Entwicklung in Form eines zusätzlichen Strahlungsantriebs beschreiben. Diesen unterschiedlichen Strahlungsantrieben liegen sogenannte repräsentative Konzentrationspfade (representative concentration pathway, RCP) zugrunde. Sie ergeben sich aus den angenommenen Entwicklungen der Konzentrationen für die wichtigsten Treibhausgase, die Folgen der verschiedenen ökonomischen Entwicklungen und unterschiedlichen Formen der Klimapolitik sind.

Die hier beschriebenen phänologischen Modelle werden ausschließlich mit den sich aus dem Szenario RCP8.5 ergebenden Projektionsdaten betrieben. Dieses wird häufig als „Weiter-so-wie-bisher“-Szenario bezeichnet und beschreibt einen Anstieg der klimarelevanten Emissionen in einem Ausmaß wie in den letzten Jahren und ohne Anstrengungen im Bereich negativer Emissionen. Es ist zudem das Worst-Case-Szenario, bei dem die gravierensten Auswirkungen auf das Klimasystem zu erwarten sind. Ob dieses Szenario eintritt, ist umstritten (Hausfather 2020). Jüngste Beobachtungen deuten auf einen Verlauf zwischen dem RCP8.5 und dem RCP 4.5 hin. Letzteres weist bis etwa 2070 die zweithöchsten Treibhausgaskonzentrationen auf (Wang et al. 2021).

Alle Projektionsdaten haben aus Sicht der phänologischen oder ökosystemaren Modellierung das Problem, dass die Gitterpunktsdaten nicht streng lokal interpretiert werden sollen und zu-

dem die Prozesse der Grundschicht weder umfassend noch genau abgebildet werden. Vor diesem Hintergrund sind alle Werteausprägungen zu interpretieren.

Die Verteilungsparameter der meteorologischen Größen aus Klimamodellen weichen daher von denen einer konkreten Messreihe in der Grundschicht ab. Bei den Messungen und Experimenten zur Gewinnung von Informationen zur Parametrisierung von Modellen werden die meteorologischen Rahmenbedingungen präzise und in der Regel vor Ort protokolliert. Die statistischen Eigenschaften der Daten die zur Ermittlung von Modellierungsparametern verwendet wurden, weichen daher oft von denen der Projektionsdaten ab. Dieser Umstand muss idealerweise bei Nutzung dieser Daten korrigiert oder berücksichtigt werden.

5.2 Historische Daten zur Evaluation

5.2.1 E-Obs 23

E-Obs, hier in der Version 23.1 (www.ecad.eu, März 2021) verwendet, ist ein täglicher, gerasterter Beobachtungsdatensatz u.a. für die Mittel- und Extremtemperaturen in Europa. In den Datensatz fließen möglichst umfassende Beobachtungsdaten ein. Für eine große Zahl von Ländern ist das vollständige nationale Netz integriert und daher viel dichter als das Stationsnetz, das routinemäßig für den Austausch aktueller Daten genutzt wird. Durch Kooperationen der nationalen Wetterdienste im Rahmen europäischer Forschungsverträge nimmt die Stationsdichte weiter zu. Seit Version 23 gibt es den Datensatz mit einer Auflösung von $0,1^\circ$ (ca. 11 km). Der Datensatz deckt den Zeitraum von 01.01.1950 bis 31.12.2020 ab. E-Obs bietet keine täglichen Termintemperaturen. Ein Betrieb des Simulationsprogramms ist daher ausschließlich in den Modi mit einem Stützwert pro Tag (Mitteltemperatur) und drei Stützwerten (tgl. Extremtemperaturen und Mitteltemperatur, vgl. auch Kap 4.3.)

In E-Obs wird ein zweistufiger Prozess verwendet, um die täglichen Felder zu erzeugen: Zuerst werden die Tageswerte mit einem deterministischen Modell angepasst, um den übergeordneten räumlichen Trend in den Daten zu erfassen. Die Residuen aus diesem Modell werden dann mit einer stochastischen Technik (Gaussian Random Field, GRF) interpoliert, um die täglichen Felder erzeugen (Cornes et al. 2017).

Die E-Obs-Daten werden zum retrospektiven Antrieb des Simulationsmodells und als Beobachtungsdaten auch zur Bias-Korrektur der von ERA-Interim (s. Kap. 5.2.2) angetriebenen RCM-Läufe verwendet.

5.2.2 ERA-Interim

ERA-Interim ist eine häufig genutzte, globale Reanalyse, die vom "Europäischen Zentrum für mittelfristige Wettervorhersage" (ECMWF) produziert wurde (Dee 2011). Die Reanalyse wird mit dem IFS (Integrated Forecast System, Cy31r2 des ECMWF) gerechnet. Die Daten sind vom 01.01.1979 bis zum 31.08.2019 verfügbar ist. Sie werden nicht direkt als Antrieb genutzt, aber in allen Evaluationsläufen der Regionalmodelle (s. Kap. 5.3) aus dem CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project, Phase 5) (Taylor et al. 2012) des World Climate Research Program (WCRP) werden die Randbedingungen durch ERA-Interim definiert.

5.3 Globalmodelle

Die Antriebsdaten für die phänologischen Modelle stammen aus hochaufgelösten Regionalmodellen (s. Kap. 5.4). Da diese nur einen geographisch definierten Ausschnitt aus der Atmosphäre simulieren, haben sie Ränder, an denen der Zustand der Atmosphäre vorgegeben werden muss. Diese Vorgaben geben Globalmodelle, die mit geringerer Auflösung

rechnen, aber Randwerte für Regionalmodelle vorgeben können. Eine Übersicht über die verwendeten Kombinationen gibt Tabelle 1 in Kapitel 5.5.

Alle Antriebsdaten wurden über die Earth System Grid Foundation (<https://esgf-data.dkrz.de>) bezogen.

5.4 Regionalmodelle

Regionalmodelle (RCM) werden zum sogenannten dynamischen Downscaling genutzt. Sie haben also die Aufgabe, die räumlich relativ grob (100 bis 300 km) aufgelösten Felder der Globalmodelle (GCM) unter Wahrung der physikalischen Gesetzmäßigkeiten in höher auflösende Felder zu verarbeiten sowie kleinskaligere Prozesse abzubilden. Dabei wird im Gegensatz zu den Globalmodellen, die die gesamte Atmosphäre ohne horizontale Ränder simulieren ein relativ kleiner Ausschnitt der Atmosphäre mit hoher Auflösung einer Simulation unterzogen. Die Feldwerte an den Rändern des Ausschnitts werden durch die Globalmodelle definiert. Zur Produktion eines Ensembles von Antriebsdaten werden unterschiedliche GCMs und RCMs kombiniert.

Alle verwendeten Daten wurden über das Datenportal Earth System Grid Federation (ESGF) bezogen. In das Ensemble einbezogen wurden die Regionalmodelle COSMO-CLM, kurz CCLM, RACMO, RCA4, REMO2009, REMO2015, HadREM und HIRAM5. Es waren nicht alle möglichen Kombinationen zwischen einem GCM und einem RCM verfügbar.

5.5 Übersicht über die verwendeten GCM/RCM-Kombinationen

Insgesamt wurden 31 Projektionsläufe verwendet. Darunter sind 25 verschiedene GCM/RCM-Kombinationen. Alle Kombinationen folgen dem Treibhausgas-Szenario RCP 8.5.

Tabelle 1: Übersicht über die verwendeten GCM/RCM-Kombinationen

GCM	CCLM4	HIRAM5	HadREM	RACMO	RCA4	Remo09	Remo15	Σ
CAN-ESM2	1						1	2
CNRM-CM5	1	1		1	1		1	5
EC_EARTH	1	3		3	2		1	10
HadGEM2	1	1	1	1	1		1	6
MIROC5	1						1	2
MPI-ESM	1	1	1		1	2		6
Σ	6	6	2	5	5	2	5	31

5.6 BIAS-Korrekturen

Die E-Obs 23.1 Tagesmitteltemperaturen sowie die täglichen Extremtemperaturen in 2 m Höhe weisen im Vergleich zu den Tagesmitteltemperaturen aus den einzelnen RCM-Läufen mit ERA-Interim-Antrieb Unterschiede im Sinne eines Bias auf. Da die ERA-Interim-Antriebe die RCMs täglich auf die mit beobachteten Feldern kongruente Analyse zwingen, wären im Idealfall keine Unterschiede zu erwarten. Aufgrund von subskaligen Prozessen und internen Modellfehlern ergeben sich jedoch grundsätzlich Unterschiede, die sich auch im Fall der Temperaturen in einem Bias zeigen. Dieser Bias besteht in erster Linie in einer saisonal

unterschiedlichen Abweichung der monatlichen Mittel der einzelnen Temperaturen (Extreme, Mittel). Darüber hinaus kommen geringe Abweichungen in den höheren statistischen Momenten hinzu.

Der Betrieb des phänologischen Simulationsmodells führt bei Betrieb mit Bias-behafteten Antriebsdaten zu Fehlern.

Es wurden deshalb Bias-Korrekturen auf jedes Member des Datenensembles berechnet. Vorteilhaft ist, dass alle Datensätze für ein identisches Gitternetz definiert sind. Zuerst wurde ein Quantile-Mapping-Ansatz (Trasher et al. 2012, Maraun 2013, Grillakis et al. 2017) auf jede Kombination mit EObs 23-Daten monatsweise angewendet (R-package 'qmap' Version 1.04 vom 03.05.2016). Die so gewonnenen korrigierten Daten wiesen keinen systematischen, in den statistischen Momenten nachweisbaren Vorteil gegenüber solchen, die mit einer einfachen Differenzenmethode korrigiert wurden. Dabei wurden die mittlere monatliche Differenzen über die gesamt gemeinsame Zeit der betrachteten Kombination berechnet und bei der Korrektur gleitend gewichtet (Vormonat/Monat bis Monatsmitte bzw. Monat/ Nachmonat danach) auf die zu korrigierenden Daten angewendet. Bei dieser Methode waren Fehler im Bereich extremer Temperaturen seltener und geringer. Diese Fehler entstehen dadurch, dass beim Quantile Mapping im Extrembereich die richtige Abfolge der Minimum-, Mittel- und Maximumtemperatur nicht immer erhalten bleibt. Der Differenzenmethode wurde daher der Vorzug gegeben.

Die Differenzen lassen sich über die gleichzeitig vorliegenden Datensätze berechnen. Die einzelnen ERA-Interim getriebenen Läufe der RCMs setzen zwischen je nach Modell 1979 und 1989 ein und enden zwischen 2008 und 2012. Da E-Obs 23 den gesamten Zeitraum von 1950 bis 2020 umfasst kann der gesamte jeweilige RCM-Lauf zur Analyse der Differenzen eingesetzt werden und auch der gemeinsame Zeitraum (1989-2008) aller Läufe ist maximal. Die Differenzen wurden sodann entsprechend dem genutzten RCM auf die Projektionsdaten addiert.

Insgesamt sind die absoluten Korrekturbeträge gering (< 1 K), können jedoch zu bestimmten Jahreszeiten bei bestimmten RCMs auch höhere Beträge (2 bis 3 K) erreichen. Die Annahme, dass die Korrekturbeträge über den projektiven Teil des Untersuchungszeitraums konstant sind, beruht lediglich auf der unveränderten Modellphysik. Selbstverständlich können z.B. veränderte Häufigkeiten von fehlerverursachenden Subprozessen, wie z.B. Auf- und Abbau von Schneedecken, Anteile konvektiver Niederschlagsprozesse etc., auch einen unterschiedlichen Fehler verursachen. Der durch das GCM importierte Fehler, etwa durch fehlerhafte großräumige Strömungsprozesse über Europa, wird überhaupt nicht adressiert und ist eine wichtige Ursache für den Spread in den Ensembles.

6. Validierung

Die phänologischen Modelle sollen und können nicht eine Populationsstärke in einem bestimmten Gebiet berechnen. Aus bereits geschilderten Gründen ist dies - vor allem für die fernere Zukunft - nicht möglich. Das Modell berechnet die meteorologisch determinierten Entwicklungsmöglichkeiten der Zielorganismen. Andere ökosystemare oder kulturtechnisch bewirkte Einschränkungen werden nicht einbezogen. Die Aussage des Modells ist daher als die einer Maximalentwicklung unter dem vorgegebenen meteorologischen Antrieb ohne begrenzende Faktoren wie z.B. Nahrungsverfügbarkeit oder Prädatordruck zu interpretieren.

Eine Validierung kann daher grundsätzlich nicht durch den 1:1-Vergleich mit realen Populationsstärken erfolgen. Populationsstärken im strengen Sinne sind zudem messtechnisch nicht zugänglich und außerhalb von kontrollierten Versuchsumgebungen grundsätzlich nicht

bekannt. Allein die Abgrenzung des Gebietes, für die betrachtete Population betrachtet wird, bereitet große methodische Probleme.

Eine Abschätzung der Populationsstärken liefern vor allem Fallenfänge. Da die Fangzahlen aber stark vom Angebot an attraktiven Früchten in der Umgebung abhängen (diese stellen eine Alternative zu den in den Fallen angebotenen Stoffen dar) sind die Zeitreihen der Fänge weder homogen noch zwischen verschiedenen Fallenstandorten vergleichbar. Auch ist die wissenschaftliche Diskussion um die besten Lockstoffe in den Fallen noch keineswegs abgeschlossen (vgl. Frewin et al., 2017). So werden unterschiedliche Lockstoffe eingesetzt, einerseits bei den unterschiedlichen Standorten, aber auch von Jahr zu Jahr an einem Fallenstandort. Dies muss besonders bei der retrospektiven Bewertung der Fangzahlen beachtet werden.

Der Validierungsansatz kann daher nur darin bestehen, dass real stark ansteigende Fangzahlen (oder anderer Schätzwerte für die Populationsstärke) nur dann auftreten dürfen, wenn das Simulationsmodell aufgrund der meteorologischen Bedingungen die Voraussetzungen dafür im gleichen Zeitraum als gegeben berechnet, d.h. einen hohen Bestand an adulten Insekten (denn diese werden in den Fallen gefangen) anzeigt. Allerdings muss nicht grundsätzlich ein realer Anstieg der Indikatoren für die Populationsstärke erfolgen, wenn das Modell die meteorologischen Voraussetzungen dafür als gegeben anzeigt, denn es können andere Faktoren wie Nahrungsmangel oder Prädationsdruck die reale Population begrenzen.

Hitze- wie kältebedingte Zusammenbrüche von Populationen dürfen nur auftreten, wenn auch das Modell einen Einbruch der adulten Insekten berechnet. Allerdings ist im Einzelfall u.U. schwer zu entscheiden, ob der Zusammenbruch der Population tatsächlich aus meteorologischen Gründen erfolgt.

Ein weiteres Problem ist die zeitliche Auflösung der zur Validierung herangezogenen Daten aus der realen Welt. Das Modell liefert täglich (ggf. sogar noch häufiger) Daten zur potenziellen Populationsstärke. Fallen werden jedoch aus organisatorischen Gründen sowie aufgrund des hohen Arbeitsaufwandes bei der Auszählung in sehr viel größeren Zeitschritten - typischerweise etwa 7 bis 14 Tage - ausgewertet. D.h. die Anzahl der Fallenfänge integriert die Schätzung der Populationsstärke über mehrere Tage. Die übliche graphische Darstellung mit einer Zuordnung der Fangzahlen zum Tag der Leerung der Falle stellt daher den Anstieg der Fangzahlen u.U. um mehrere Tage verzögert dar, was bei der Interpretation zu berücksichtigen ist.

Zusammenfassend können die Grundsätze zur Validierung folgendermaßen beschrieben werden:

- Das Signal "Anzahl der adulten Insekten" kann zur Validierung genutzt werden. Es dient als Schätzwert für die aktuelle Populationsstärke.
- Ein Anstieg der Fangzahlen im Bereich der simulierten Region darf nur erfolgen, wenn das Modell die meteorologischen Voraussetzungen für eine Populationsentwicklung als gegeben sieht und einen entsprechenden Anstieg der „Anzahl“ der „adulten Insekten“ anzeigt.
- Es spricht nicht gegen das Simulationsverfahren, wenn ein berechneter Anstieg der "Anzahl" an adulten Insekten sich nicht in einem gleichsinnigen Verhalten der Fallenfänge zeigt. Es können andere Voraussetzungen für ein Populationswachstum nicht gegeben sein.
- Gegen das Simulationsergebnis spricht, wenn ein deutlicher Anstieg der Fangzahlen erfolgt, obwohl das Modell die meteorologischen Voraussetzungen als nicht gegeben ansieht und folglich keinen Anstieg der "Anzahl der adulten Insekten" berechnet.

Wichtig ist, dass das absolute Niveau der Fangzahlen und der numerischen Ausgaben des Simulationsprogramms keine Bedeutung haben. Von Bedeutung ist ausschließlich der gleichsinnige Verlauf der Bestandsveränderung.

Unter diesen Voraussetzungen kann das Modell, angetrieben durch reale Beobachtungsdaten validiert werden. Dabei muss sichergestellt werden, dass die verwendeten meteorologischen Antriebsdaten für den Fallenstandort repräsentativ sind. Es ist für die Validierung unerheblich, ob die Validierungsstandorte im später näher untersuchten Umrissrechteck von Hessen liegen. Es wurde jedoch angestrebt, möglichst viele Validierungen innerhalb des Umrissrechtecks durchzuführen.

6.1 Validerung des Modells für die Kirschessigfliege

Validierungsdaten für das Modell zur potenziellen Populationsentwicklung der KEF gibt es in der seit 2012 bestehenden Datensammlung „DrosoMon“, die vom Julius-Kühn-Institut gepflegt wird (<http://drosomon.julius-kuehn.de>). Die Web-Schnittstelle zur Datenbank liefert u.a. Jahresgrafiken, die mit entsprechend skalierten Grafiken aus der Simulation verglichen werden können. Die Datenbank liefert auch Metainformationen wie geographische Koordinaten, Fallentyp, Lockstoff etc. zum Standort.

Zur Validierung wurden diejenigen Standorte ausgewählt, die in der Nähe einer Beobachtungstation mit Temperaturmesswerten oder in der Nähe eines Gitterpunktes mit EObs-Daten liegen. Dabei wurde nicht allein die absolute Entfernung als Kriterium verwendet (sie soll aber unter 5 km liegen), sondern auch eine topographische Analyse, die auf vergleichbare lokalklimatische Eigenschaften der Messreihe prüft. Weiterhin sollte am Fallenstandort im zu prüfenden Jahr ein Spitzenwert der Fänge von mindestens 100 Fängen erreicht werden, um zufällige Ereignisse auszuschließen.

Durch die überdurchschnittlich warme Sommerwitterung der Jahre 2018, 2019 und 2020 mit in der Folge geringen Fängen an Kirschessigfliegen liegen die meisten verwendeten Reihen in den Jahren 2016 und 2017 sowie vereinzelt auch im Jahr 2015 (davor sind nur vereinzelt Reihen mit Fangzahlen verfügbar, zudem war die Ausbreitung der KEF in Westdeutschland in diesen Jahren noch nicht abgeschlossen). Die Jahre 2018 bis 2020 zeigten fast immer nur eine stärkere Populationsentwicklung im späteren Herbst. 2021 wird nach derzeitigem Stand wieder mehrere gut geeignete Reihen auch für den Sommer liefern.

Als standörtlich geeignete Reihen wurden folgende identifiziert (in mindestens einem, u.U. aber nicht in allen Jahren verfügbar):

Darmstadt	Leistadt (nördlich Bad Dürkheim)
Dossenheim (östlich Mannheim)	Meckenheim (östl. Deidesheim)
Ellerstadt	Münster Nevinghoff (nördlich Münster)
Fuhrberg (nördl. Hannover)	Mußbach (nordöstl. Neustadt a.d.W.)
Geisenheim	Neumalsch (südwestlich Ettlingen)
Güntersleben (nördl. Würzburg)	Rödersheim (östl. Bad Dürkheim)
Heuholz (südl. Öhringen)	Schriesheim (östlich Mannheim)
Himmelstadt (bei Karlstadt/Main)	Seebach (südl. Bad Dürkheim)
Hohnhorst (nordöstl. Stadthagen)	Siebeldingen (westlich von Landau)
Horrenberg (östl. Wiesloch)	Sommerhausen (südl. Würzburg)
Ingelheim	St. Martin (Hardtrand westl. Edenkoben)
Lahr	Wackernheim
Langenlonsheim	Zellingen (südöstlich Karlstadt)

Keiner der Verläufe der Fallenfänge in den untersuchten Jahren (insgesamt 48 Kombinationen) widersprach den für die Validierung aufgestellten Regeln. Dies kann als guter Beleg dafür gewertet werden, dass das Modell die potenzielle Entwicklung der Kirschessigfliege gut und vollständig beschreibt.

Exemplarisch wird in Abbildung 5 ein Vergleich zwischen den Fallenfängen in Langenlonsheim (Nahetal) und der mittels EOBS-Daten simulieren potenziellen Entwicklung dargestellt. Das Modell zeigt für den Standort und das Jahr eine sich beschleunigende potenzielle Entwicklung (die zugehörige rechte Ordinate ist logarithmisch!) ab dem Juni. Tatsächlich wird die meteorologisch mögliche starke Entwicklung ab Anfang September auch realisiert. Dieses Entwicklungsverläufe werden auch in der Natur häufig beobachtet (s. Kap. 3.1.6.3). Wichtig ist, dass keine starke Entwicklung der Fangzahlen einsetzte, bevor das Modell dies als möglich berechnet. Der Zusammenbruch der Population erfolgt parallel und real ab Anfang November.

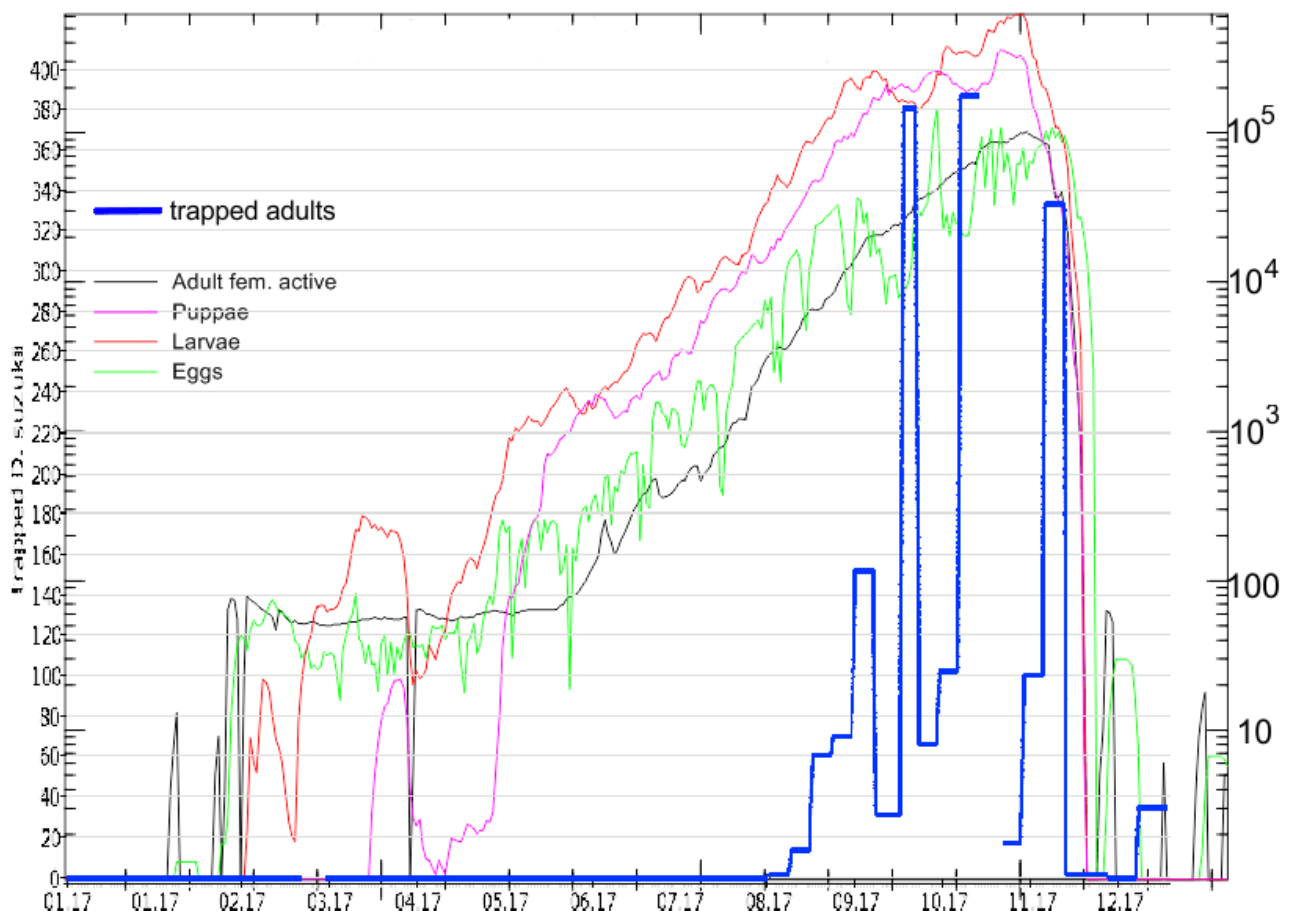


Abb. 5: Gefangene KEF-Individuen (blau, Ordinate links) und simulierte potenzielle Populationen (Ordinate rechts) in Langenlonsheim für das Beobachtungsjahr 2017

In der Abbildung 5 ist auch zu erkennen - wie bei zahlreichen derartiger Gegenüberstellungen - dass eine beschleunigte Entwicklung im Modell und (vor allem bei Beachtung des ca. 14tägigen Verzugs bei der Fallenauswertung) in der Realität einsetzt, wenn die simulierte Anzahl der adulten, aktiven Weibchen den Wert von ungefähr 1.000 überschreitet (schwarze, dünne Kurve / rechte Ordinate bzw. blaue Kurve / linke Ordinate). Dies war die Motivation dafür, für statistische Ausgaben des Programms u.a. den Schwellenwert von 1.000 zu verwenden.

6.2 Validerung des Modells für die Asiatische Buschmücke

Zur Validierung des Modells für die AJAP stehen insgesamt nur wenige Daten zur Verfügung. Dies liegt teilweise an der langsamen Ausbreitung der AJAP in Hessen, die bisher geringer ist als zu Projektbeginn angenommen. Zudem gibt es im Gegensatz zur KEF keinen wirtschaftlich direkt betroffeneren Wirtschaftszweig, der über seine Verbände Fänge oder Schadenserhebungen systematisch organisiert. Validierungsdaten stammen häufig von Vereinen und aus citizen-science-Projekten.

Generell ist daher die Datenverfügbarkeit im Vergleich zur KEF sehr gering. Es überwiegen Nachweise aus aktiven Monitorings, die den Fang, z.B. Kescherfänge oder Schöpfproben, von Individuen der AJAP an einem bestimmten Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt dokumentieren. Die meisten dieser Informationen stammen aus Untersuchungen, die im Rahmen der Etablierung der AJAP in Südwestdeutschland durchgeführt wurden (Koban et al. 2019). Dazu kommen mehr oder weniger zufällige Beobachtungen (passive Monitorings) bzw. Fänge durch Privatpersonen, die über citizen-science-Projekte der Bestimmung zugeführt werden (beispielsweise bei mueckenatlas.com oder bei der Kommunalen Aktionsgemeinschaft zur Bekämpfung der Schnakenplage e.V. (www.kabsev.de)). Alle diese Nachweise sind qualitativer Natur und belegen das Auftreten der Art an einem Ort zu einer bestimmten Zeit. Es ist in der Regel nicht bekannt, wie lange das Insekt bzw. das Stadium am Fundort schon präsent war, d.h. es bestehen Unsicherheiten in Bezug auf das genaue phänologische Datum. Zudem hängt die Anzahl der Beobachtungen auch stark von Zeitbudget und der Anzahl der Beobachter ab.

Kontinuierliche Fänge mit regelmäßiger Auswertung, die Aussagen über die saisonale Abundanz und Häufigkeit der einzelnen Stadien der AJAP zulassen, gibt es nur sehr wenige. Im aktiven Monitoring für Stechmücken gab es in Deutschland 2014 126 stationäre Fallenstandorte, davon 6 in Hessen. Diese wurden im Sommerhalbjahr einmal wöchentlich ausgewertet. Im Schwesterprojekt PEST wurde an fünf zusätzlichen Standorten in Hessen mit wöchentlicher (April-Oktober) bzw. zweiwöchentlicher zeitlicher Auflösung selektiv die AJAP bestimmt. Allerdings wurde an zwei Standorten keine bzw. nur einmal eine Asiatische Buschmücke gefangen.

Auch im Fall der Stechmückenfallen treten Probleme bei der Interpretation der Fangzahlen als Schätzer für die Populationsstärke auf, da die Fallen unterschiedliche Attraktanzien und Fangmuster aufweisen und die Attraktivität für die Stechmücken im Laufe ihrer Entwicklung schwankt.

Insgesamt ist die Datenlage zur Asiatischen Buschmücke und damit die Möglichkeit zur Validierung des Modells bis heute völlig unzureichend. Auf eine Darstellung der Simulationsergebnisse wird deshalb vorläufig verzichtet.

7. Simulationsergebnisse

7.1 Kirschessigfliege

Um gute Parameterkombinationen zu finden wurde das KEF-Modell zunächst an Standorten mit guten Zeitreihen für KEF-Fängen mit unterschiedlichen Parameterkombinationen vergleichend betrieben und sodann mit der besten gefundenen Parameterkombination an mehreren Standorten validiert (Kap. 6). Mit dieser Parameterkombination wurde das Simulationsmodell für alle EUR-11 Gitterpunkte innerhalb eines Hessen vollständig umfassenden Rechtecks (Kartendarstellung als Abb. AM im Anhang) für alle Jahre von 2011 bis 2070 mit allen vorbe-

reiteten Ensemble-Mitgliedern („Member“) betrieben. Zwei graphische Darstellungen der detaillierten Ergebnisse zweier Simulationsläufe bieten die Abbildungen 6 und 7 (diese Abbildungen gibt es auch als Abb. AS1 und AS2 in größerer Darstellung im Anhang).

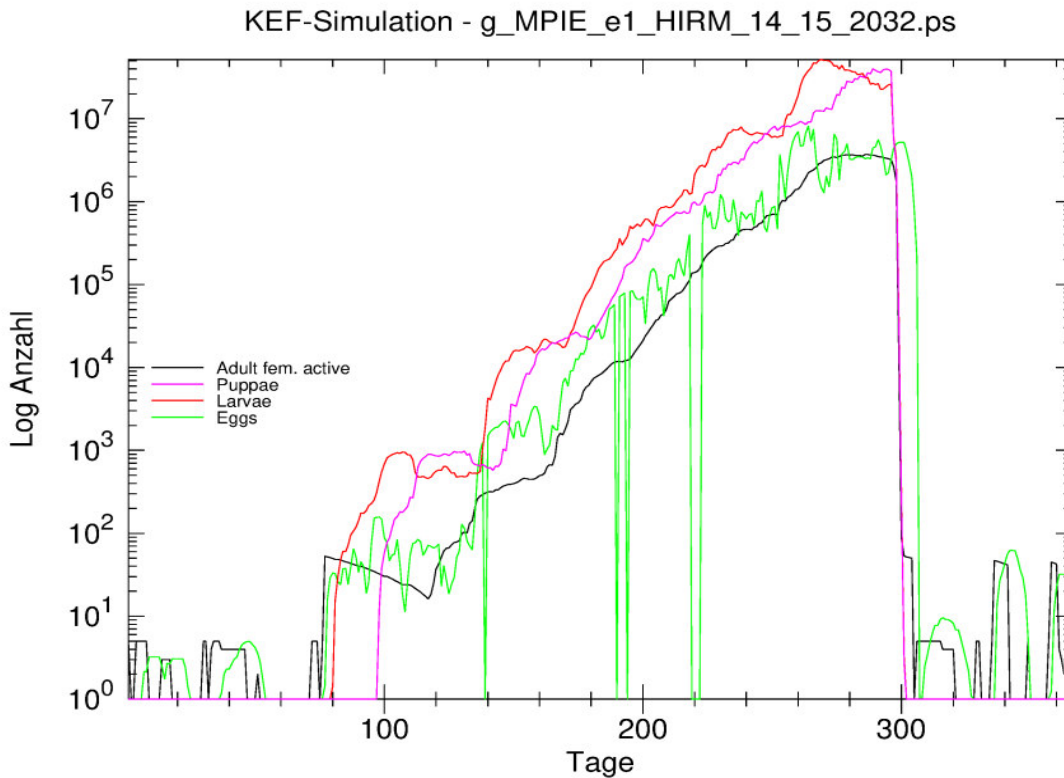


Abb. 6: Simulation eines Einzeljahres: Gitterpunkt 14/15 (Südhessen, Flachland) HIRAM e1 im Jahr 2032. Die Linien stellen die potenzielle Gesamtzahl (alle Alter) von adulten Weibchen (schwarz), Puppen (magenta), Larven (rot) und Eier (grün) für jeden Tag des Jahres dar. Warmes Jahr ohne markante Hitzeereignisse.

Da - wie bereits beschrieben - noch keine Erfahrungen mit den Simulationsdaten und ihrer Interpretation über mehrere Befallssaisons vorliegen, werden derzeit vom Simulationsprogramm neben den täglichen Individuenzahlen der potenziellen Population einige Indikatoren, die für die Gesamtentwicklung als besonders aussagekräftig eingeschätzt werden, in gesonderte Dateien geschrieben. Diese Daten arbeiten zum Teil mit Schwellenwerten, z.B. dem Wert von 1.000 aktiven adulten Weibchen bzw. 1.000 Eiern. Es wurden für jedes Simulationsjahr die Zahl der Tage über diesem Schwellenwert sowie der erste und letzte Tag über diesem Schwellenwert in Dateien geschrieben. Diese Daten drücken besonders die potenzielle Länge einer Schadsaison aus. Der Wert von 1.000 adulten Weibchen ist eine empirisch bestimmte Schwelle. Dieser Wert war bei den Validierungen häufig mit dem Beginn schnell anwachsender Fangzahlen zusammengefallen. Mit wachsender Erfahrung im Vergleich mit parallel gewonnenen Fangzahlen und Simulationsdaten mit real gemessenem Antrieb können diese Indikatoren evtl. noch präziser definiert werden. Sie sind aber für vergleichende Analysen gut geeignet, denn es lassen sich - unabhängig von der Bedeutung dieser Schwelle - die relativen Änderungen im Projektionszeitraum betrachten und als Änderungssignal auswerten. Des weiteren wurden die jährlichen Maximalwerte an Individuenzahlen (aktive Weibchen, Eier) gespeichert. Sie drücken das maximale Schadpotenzial aus. Bei diesen Werten ist in größerem Ausmaß zu erwarten, dass die Populationsdynamik beein-

flussende Mechanismen wie Nahrungsmangel oder Prädation diese Werte in der Realität begrenzen würden.

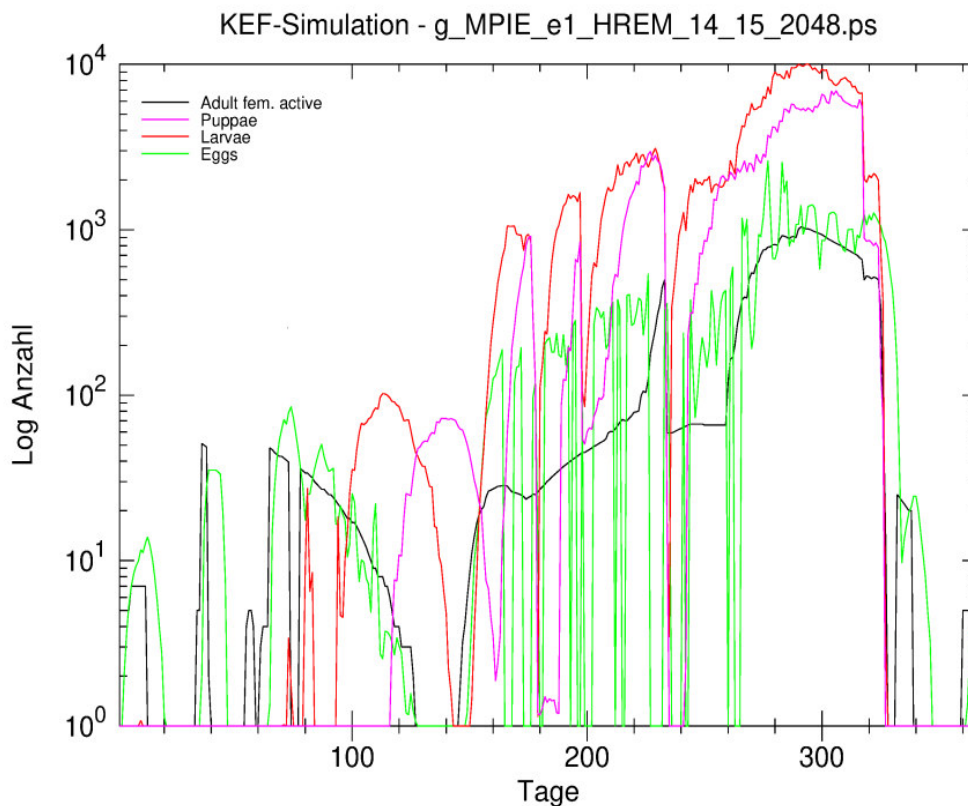


Abb. 7: Simulation eines Einzeljahres: Gitterpunkt 14/15 (Südhessen, Tiefland) HadREM e1 im Jahr 2048. Die Linien stellen die potenzielle Gesamtzahl (alle Alter) von adulten Weibchen (schwarz), Puppen (magenta), Larven (rot) und Eier (grün) für jeden Tag des Jahres dar. Jahr mit markanten Hitzeereignissen und nur geringer Entwicklung einer (potenziellen) Population.

7.1.1 Lokale Entwicklungstendenzen

Das Simulationsmodell arbeitet immer für ein Jahr an einen vorgegeben (Gitter-)Punkt mit den hierfür bereitgestellten Antriebsdaten. Es bietet sich daher an, Zeitreihen der Entwicklung der KEF an interessanten Punkten zu erstellen und die zeitliche Entwicklung und die Unterschiede zwischen den verschiedenen Antriebsdaten zu untersuchen.

Im Folgenden werden die statistischen Zusammenhänge verschiedener Ausgabegrößen des Simulationsprogramms über die Zeit für die KEF beschrieben. Dabei wurde die Regression der Ausgabewerte mit der Zeit (Jahr) für das volle Ensemble sowie für ein Ensemble, das aus jeweils nur zwei Mitgliedern eines Globalmodells (um einen eventuellen Trend aus einem (überrepräsentierten) GCM zu eliminieren) berechnet. Zudem wurde noch ein Ensemble betrachtet, in dem die durch CNRM angetriebenen Läufe sowie alle HIRAM-Läufe (RCM) ausgeschlossen wurden. Diese Läufe wurden aufgrund von Problemen aus der Reklies-Zusammenstellung ausgeschlossen. In der Regel waren die Unterschiede zwischen den Ensembles gering, die wenigen Ausnahmen werden beschrieben. Die jahresweisen Programmausgaben wurden zunächst mit Regressionen gegen die Zeit untersucht. Eine Übersicht über alle Ergebnisse liefert Tabelle 2.

Tabelle 2: Erklärte Varianz der Regression als adjustiertes r^2 (für 1 Variable in X und 61 Beobachtungen aus 2010-2070) verschiedener Ausgabevariablen der KEFSIM-Simulationen gegen die Zeit, jeweils für das Gesamtensemble mit allen verwendeten Klimaprojektionen (n=31) und ein gewichtetes Ensemble, das jeweils nur zwei Projektionen des gleichen GCM enthält (n=14). Zusätzlich kann die Abbildungsnummer der kartographischen Darstellung der Variablen (im Anhang) abgelesen werden (z.B. A1, ..., A14m13)

Übersicht über die adjustierten Werte r^2		gesamtes Ensemble (n=31)			Ensemble mit je 2 GCMs (n=14)		
V. #	Ausgabevariable KEFSIM	Abb. A... (im Anhang)	Punkt 14/15 (Tiefland) adjustiertes r^2	Punkt 15/25 (Bergland) adjustiertes r^2	Abb. A... (im Anhang)	Punkt 14/15 (Tiefland) adjustiertes r^2	Punkt 15/25 (Bergland) adjustiertes r^2
1	erster Tag mit >1.000 adulten Weibchen	1	0,102	0,085	11	0,002	0,087
2	letzter Tag mit >1.000 adulten Weibchen	2	0,539	0,542	12	0,473	0,584
3	erster Tag mit >1.000 Eiern	3	0,309	0,083	13	0,143	0,158
4	letzter Tag mit >1.000 Eiern	4	0,578	0,590	14	0,585	0,619
5	Zahl der Tage mit >1.000 adulten Weibchen	5	0,448	0,452	15	0,219	0,440
6	Zahl der Tage mit >1.000 Eiern	6	0,331	0,426	16	0,087	0,234
7	maximale Anzahl an adulten Weibchen	7	0,390	0,383	17	0,320	0,325
8	maximale Anzahl an Eiern	8	0,352	0,419	18	0,305	0,318
9	Anzahl alterstote adulte Weibchen	9	0,258	0,276	19	0,298	0,276
10	Länge der Saison >1.000 adulte Weibchen (=V2-V1)	2m1	0,484	0,456	12m11	0,270	0,228
11	Länge der Saison >1.000 Eier (=V4-V3)	4m3	0,627	0,395	14m13	0,538	0,188

7.1.1.1 Tiefland

Stellvertretend für das Tiefland wurde der (Gitter-)Punkt 14/15 ausgewählt (vgl. Karte AM im Anhang). Dieser liegt geographisch im Bereich des Industrieparks Höchst westlich von Frankfurt a.M. und wenig südlich des Mains. In der EUR-11-Topographie liegt der Punkt in 130 m Höhe, die reale Geländehöhe beträgt etwa 100 m NHN. Er kann somit als Referenz für die tief gelegenen südhessischen Obstanbaugebiete und auch für die Weinbaugebiete betrachtet werden. Um zufällige Unterschiede auszuschließen wurden auch die umliegenden Gitterpunkte 14/14 (bei Mörfelden-Walldorf, 110 m), 13/14 (südlich Rüsselsheim, 103 m), 13/15 (bei Wallau, 180 m), 15/15 (bei Frankfurt-Oberrad, 121 m) und 15/16 (bei Nieder-Erlenbach, 161 m) in gleicher Weise untersucht. Sie zeigen in allen untersuchten Parametern sehr ähnliche Ergebnisse. Es kann daher von einer Repräsentativität des Punktes 14/15 für das südhessische Tiefland ausgegangen werden.

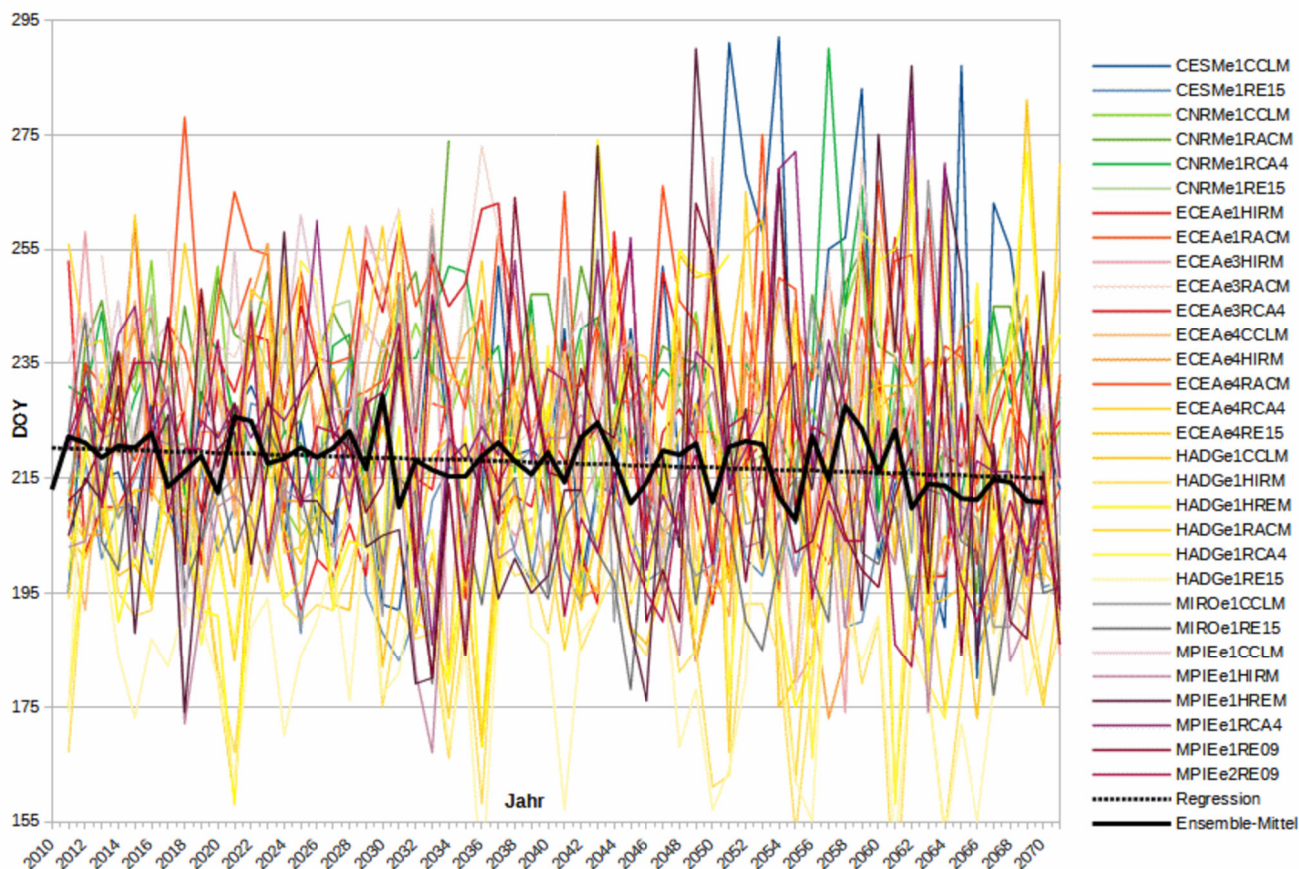


Abb. 8: Ergebnisse aller Ensemblemember für den ersten Tag mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen der Kirschessigfliege (als Tagnummer im Jahr (DOS = day of year)) über alle Jahre des Untersuchungszeitraums sowie Ensemble-Mittel und Regressionsgerade für den Gitterpunkt 14/15 (Südhessen, Tiefland)

Im Tiefland gibt es bzgl. des ersten Auftretens von mehr als 1.000 aktiven Weibchen (Variable 1 in Tabelle 2) keinen signifikanten Trend. Der Zeitpunkt des ersten Überschreitens von 1.000 aktiven (adulten) Weibchen im Laufe der Zeit von 2010 bis 2070 im Mittel über alle Ensemble-Member (Abb. 8 sowie als Abb. A1 im Anhang; dort finden sich alle 22 in Tabelle 2 benannten Abbildungen) verfrüht sich nur um wenige Tage (etwa vom 6. auf den 1. August). Auffällig ist jedoch die Zunahme der Variabilität. Zudem erklärt sich nur ein geringer Teil der Varianz über die Zeit ($<10\%$; adjustiertes r^2). Insgesamt gibt es daher keinen sicher nachweisbaren Trend bezüglich dieses Datums.

Der Zeitpunkt des letzten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen (Variable 2 in Tabelle 2) tritt jedoch im Verlauf des Untersuchungszeitraums immer später auf (Abb. A2 im Anhang) und verlagert sich vom 22. Oktober auf dem 4. November. Hier kann etwa 50% der beobachteten Varianz aus der Regression gegen die Zeit erklärt werden. Dadurch verlängert sich die mittlere Dauer der Saison mit mehr als 1.000 adulten Weibchen von 78 auf 96 Tage. Auch der Trend der Saisonlänge (Variable 10 in Tabelle 2, entspricht der Differenz der Variablen 2 und 1, Abb. A2m1 im Anhang) kann zu etwa 48% aus der Regression gegen die Zeit erklärt werden. Letztlich weist die Zahl der Tage mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen (Abb. A5 im Anhang) einen vergleichbaren Trend und eine vergleichbare erklärte Varianz auf (45%). Die letztgenannte Größe unterscheidet sich von der Saisondauer, da - besonders in den Jahren vor 2040 - die Saison mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen Unterbrechungen aufweisen kann.

Ähnlich verhalten sich die Daten zum ersten und letzten Auftreten von mehr als 1.000 Eiern sowie der Anzahl der Tage pro Jahr mit mehr als 1.000 Eiern und die Länge der Saison mit mehr als 1.000 Eiern (Abb. A3, A4, A6 und A4m3 im Anhang). Allerdings kann hier bei allen

Trends (Start, Ende, Anzahl der Tage und Dauer der Saison) ein relevanter Anteil der Varianz (31% / 58% / 33% / 63%) aus der Regression gegen die Zeit erklärt werden. Das mittlere Datum des ersten Auftretens verfrüht sich vom 22. Juli auf den 14. Juli. Die frühesten Daten werden durch ein Membercluster verursacht, in dem durch HadGEM angetriebene Läufe überwiegen. Noch deutlicher verändert sich das späteste Datum mit mehr als 1.000 Eiern vom 31. Oktober auf den 13. November. Hier ist keine Dominanz bestimmter Member zu beobachten. Die Länge der Saison verlängert sich dadurch von 101 Tage auf 122 Tage, also um 20%. Bei dem Ensemble mit nur jeweils zwei Membern je GCM ist die erklärte Varianz für den Beginn der Saison und in der Folge für die Dauer der Saison geringer (14% resp. 22%), die für das Saisonende bleibt unverändert hoch (59%).

Das spätere Saisonende erklärt sich aus den höheren Herbsttemperaturen, die eine längere Aktivität, geringere Letalität und einen höheren Reproduktionserfolg erlauben. Hitzewellen mit stark reduzierenden Effekten auf die Population treten im Herbst kaum noch auf. Zudem ist im wärmeren Klima gegen Ende des Untersuchungszeitraums die Individuenzahl höher, so dass der Abbau der Population etwas länger dauert.

Überraschend ist der nicht nachweisbare Trend zu einem früheren Saisonbeginn für die Zeit mit > 1.000 adulten Weibchen (Var. 1 in Tabelle 2). Er erklärt sich bei exemplarischer Betrachtung von Einzeljahren. In manchen Jahren erlaubt das höhere Temperaturniveau im Frühsommer die erwartbare frühere und schnellere Entwicklung der KEF und somit einen früheren Saisonbeginn. Es gibt jedoch auch eine gegenläufig wirkende Entwicklung. Besonders ab 2050 verhindern ausgeprägte Hitzewellen einen frühzeitigen Populationsaufbau. Diese verzögern den Aufbau einer Population von mehr als 1.000 aktiven Weibchen um mehrere Wochen, so dass die größten potenziellen Populationen erst im Herbst auftreten. Im Gesamttrend des Saisonbeginns über alle Jahre ergibt sich dadurch kein eindeutiges Signal. Bis 2035 tritt der erste Tag mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen mit ganz wenigen Ausnahmen zwischen dem Tag 175 und dem Tag 260 auf.

Danach ist ein breit verteiltes Auftreten dieses Ereignisses zwischen dem Tag 155 und dem Tag 290 zu beobachten. Ereignisse mit einem markant späten Saisonbeginn gehen auf die Sommer mit extremen Hitzewellen zurück. Im Jahr 2048 (s. Abb. 9) ereignen sich z.B. unter Antrieb durch das Globalmodell MPI-ESM und dem HadREM-Regionalmodell (Ensemblelauf e1) drei Hitzewellen mit Tagesmitteltemperaturen von über 30°C. Tagesmitteltemperaturen von 30°C sind im rezenten Klima das extremste, was sich sehr selten beobachten lässt. Im Jahr 2048 der genannten Klimaprojektion ereignen sich 3 Hitzewellen mit maximal 30°C im Tagesmittel und einem Tag mit einer Mitteltemperatur von knapp 34°C. Gleichzeitig wird das Frühjahr in diesem Projektionslauf für dieses Jahr relativ kühl simuliert. Dieser Witterungsverlauf führte die aufkommende KEF-Population immer wieder in Phasen mit deutlicher Dezimierung durch Hitze und der nachhaltige Populationsaufbau beginnt erst im September.

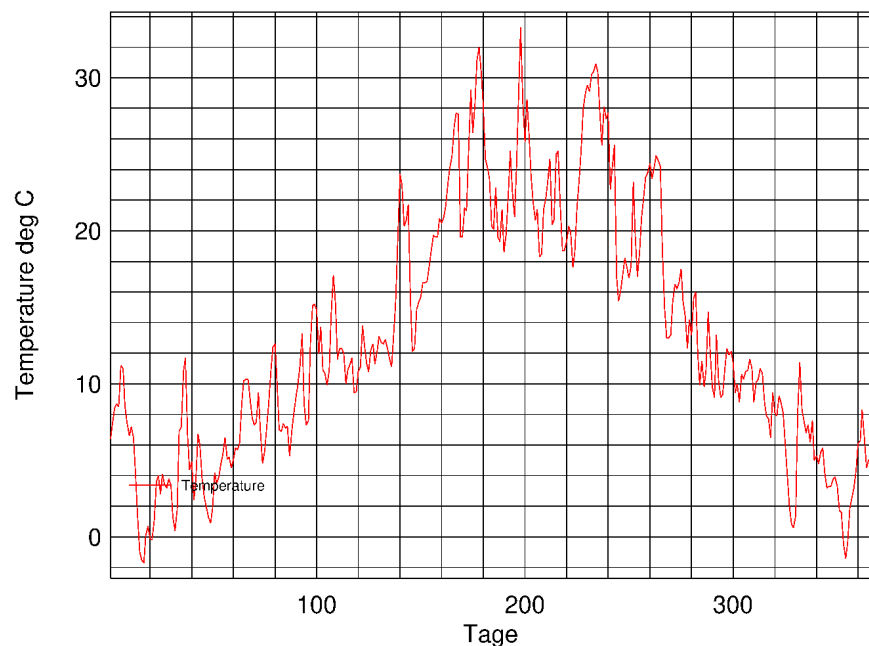


Abb. 9: Temperaturverlauf (Tagesmittel) 2048 (GCM: MPIE, RCM: HREM, Ensemble-Member: 1) am Gitterpunkt 14/15 (Südhessen/Tiefland)

In den Projektionen finden sich jedoch auch Witterungsverläufe, die einen frühzeitigen Aufbau der KEF-Population erlauben. Ein Beispiel ist der Witterungsverlauf unter MPI-ESM und dem Regionalmodell HIRAM5 im Jahr 2032 (s. Abb. 10). Hier stellt sich früh im Jahr eine milde bis warme Witterung ein, markante Hitzewellen fehlen jedoch. Ab dem 20. März wird ein Tagesmittel der Lufttemperatur von 12°C nur noch an wenigen Einzeltagen unterschritten. Aber selbst im Hochsommer treten Tagesmittel über 24°C kaum auf. Dieser Witterungsverlauf führt zu einem frühzeitigen Populationsaufbau ohne Rückschläge und die Zahl der aktiven adulten Weibchen erreicht schon Anfang Juni den Schwellenwert von 1.000 Individuen. Die ab etwa 2030 auftretenden Ereignisse mit sehr frühem Saisonbeginn (ab etwa 20. Juni) gehen zu einem deutlich überwiegenden Anteil auf Member mit einem Antrieb des Globalmodells HadGEM zurück, so dass unterstellt werden muss, dass der schwache Trend zu einem früheren Saisonbeginn teilweise auch durch ein bestimmtes Cluster von Antriebsdaten hervorgerufen wird.

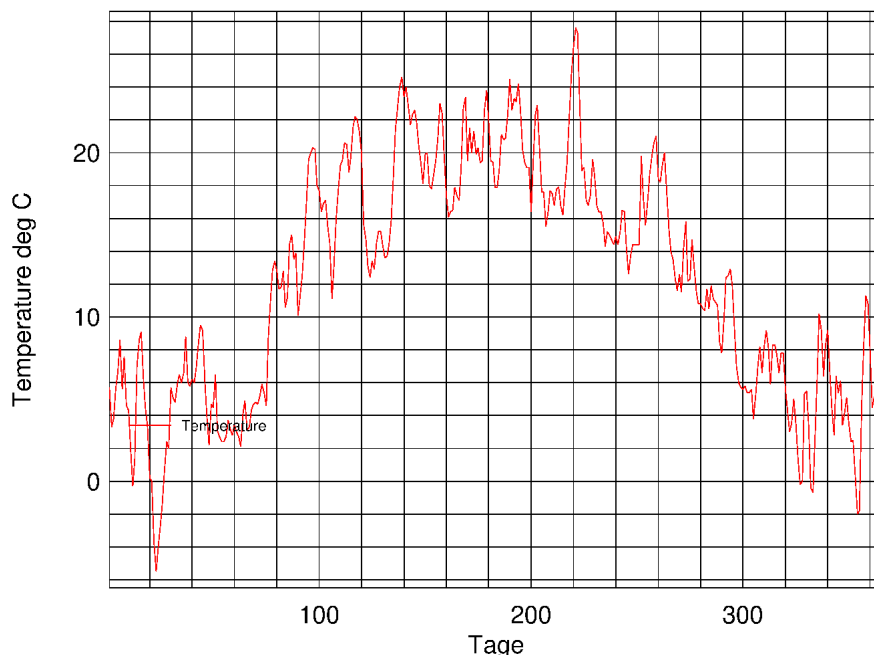


Abb. 10: Temperaturverlauf (Tagesmittel) 2032 (GCM: MPIE RCM: HIRM, Ensemble-Member 1) am Gitterpunkt 14/15 (Südhessen, Tiefland)

Unter den Bedingungen des Klimawandels treten somit in bestimmten Jahren Witterungsverläufe auf, wie sie im rezenten Klima allenfalls in extremen Einzelfällen zu beobachten sind. Diese neuen Witterungsverläufe führen aber - obwohl wärmer als derzeit zu beobachten - nicht zu einem generellen Trend zu einem früheren Saisonbeginn, da es zunehmend auch Jahre gibt, in denen sommerliche Hitzewellen einen Populationsaufbau zunächst völlig unterbinden und auf den Herbst verschieben. In dieser Jahreszeit werden die durchaus noch hohen thermischen Potenziale der Luftmassen aufgrund des nachlassenden Strahlungsangebotes nicht mehr zu für die KEF letalen Temperaturen im Bodenniveau umgesetzt.

Die maximale Anzahl an aktiven Weibchen und an Eiern sind Indikatoren, die weniger auf den Zeitraum der Gefährdung abzielen als auf das Schadpotenzial. Dieses korreliert mit der Zahl der Schadorganismen. Es muss allerdings, wenn in der Zukunft mehr Jahre mit beobachteten Befallsdaten vorliegen, noch genauer untersucht werden, welchen genauen Aussagewert die konkreten Beträge haben. Es ist noch unklar, in welchem Umfang diese Potenziale regelmäßig realisiert werden, da das Modell sämtliche einschränkende und kompetitive Faktoren nicht berücksichtigt. Die Zahl der aktiven adulten Weibchen wird dabei mehr für das Potenzial der Ausbreitung und Entwicklung, die Zahl der Eier für das Schadensausmaß an den Früchten stehen. Im Tiefland steigen beide Zahlen über die Zeit mehr als linear an (Abb. A7 und A8 im Anhang), dennoch erklärt auch die lineare Regression noch 30 bis 40% der Varianz. Die Zahl der maximal gleichzeitig auftretenden adulten Weibchen und die der Eier verzehnfacht sich im Flachland jeweils im Untersuchungszeitraum. Es muss also davon ausgegangen werden, dass das Schadpotenzial im Verlauf des Untersuchungszeitraums deutlich stärker als linear ansteigt. Die zahlreicher auftretenden Hitzeereignisse können diesen Trend nicht kompensieren.

Generell überwiegen für die KEF positive Faktoren in der Temperaturentwicklung der nächsten Jahrzehnte. Dies dokumentiert sich auch in dem signifikanten Trend in der Anzahl der Individuen, die das im Modell vorgegebene Höchstalter erreichen, also nicht durch ungünstige thermische Bedingungen absterben (Abb. A9).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Daten des Saisonbeginns sich kaum, die des Saisonendes sowie der Saisondauer eher linear mit der Zeit verändern. Die potenzialbeschreibenden Größen verändern sich dagegen überlinear. Generell ist die interanuelle Variabilität aller betrachteten Größen größer als die über den Gesamtzeitraum zu erwartende mittlere Änderung. Das bedeutet z.B., dass schon jetzt in extremen Jahren Bedingungen eintreten können, wie sie am Ende des Untersuchungszeitraums regelmäßig eintreten.

7.1.1.2 Bergland

Stellvertretend für eine Bergregion wurde der Gitterpunkt 15/25 ausgewählt (vgl. Karte AM im Anhang). Dieser liegt zwischen Winterberg und Altastenberg (NRW). In der EUR-11-Topographie liegt der Gitterpunkt in 630 m Höhe, die reale Geländehöhe beträgt allerdings 780 m. Da keine vor Ort gemessenen Antriebsdaten zum Vergleich verwendet werden, ist diese Differenz irrelevant. Dieser Gitterpunkt steht aufgrund der Höhenlage aktuell nicht für ein relevantes Obstanbaugebiet in Hessen, könnte aber, wenn durch den Klimawandel der ökonomische Erfolg des Obstbaus im Tiefland zunehmend gefährdet ist, als Rückzugsgebiet genutzt werden. Auch hier wurden Gitterpunkte in der näheren Umgebung untersucht, um zufällige Effekte am untersuchten Standort 15/25 auszuschließen. Diese waren die Gitterpunkte 16/26 (bei Willingen (Upland), 530 m), 15/24 (bei Diedenshausen, 540 m) und 14/25 (bei Bad Fredeburg, 540 m). In allen untersuchten Parametern zeigten diese Standorte ein ähnliches Verhalten. Es kann daher von einer Repräsentativität des Gitterpunktes 15/25 für das nordhessische Bergland ausgegangen werden.

Im Bergland verfrüht sich zwar der Zeitpunkt des ersten Überschreitens von 1.000 aktiven (adulten) Weibchen im Laufe der Zeit von 2010 bis 2070 im Mittel über alle Ensemble-Member etwas deutlicher, als im Tiefland (etwa vom 28. auf den 19. August). Doch erklärt dies nur 8 bis 9% der Varianz (Abb. A11). Der Zeitpunkt des letzten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen tritt wie im Flachland deutlich später auf und verlagert sich vom 28. September auf den 17. Oktober. 55 bis knapp 60% der Varianz lassen sich aus der Regression gegen die Zeit erklären (Abb. A12). Dadurch verdoppelt sich fast die Länge der Saison. Sie steigt von 32 auf 60 Tage. Hier können bis zu 45% der Varianz durch die zeitliche Variable erklärt werden. Ähnlich verhält sich die Zahl der Tage mit > 1.000 aktiven Weibchen (Abb. A12m11 und Abb. A15).

Ähnlich verhalten sich die Daten zum Auftreten von mehr als 1.000 Eiern, doch liegt der Anteil erklärter Varianz durchweg um einige Prozent höher. Das Datum des ersten Auftretens verfrüht sich vom 18. August auf den 8. August (Abb. A13). Deutlicher verändert sich das mittlere letzte Datum mit mehr als 1.000 Eiern vom 5. Oktober auf den 25. Oktober (Abb. A14). Die Länge der Saison vergrößert sich somit von 48 auf 78 Tage (Abb. A14m13), die Zahl der Tage mit > 1.000 Eiern pro Saison von 30 auf 65 (Abb. A16).

Im Gegensatz zum Tiefland wird das Verhalten der Trends durch andere Faktoren bestimmt. Die Zahl von 1.000 aktiven Weibchen bzw. 1.000 Eier (Abb. A11 und A13) wird in der ersten Hälfte der Untersuchungsperiode im Flachland nur sehr vereinzelt, im Bergland aber noch fast in jedem 2. Jahr nicht erreicht. In der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraums werden diese Schwellen im Flachland in jedem Jahr bei jedem Member überschritten. Im Bergland überschreiten etwa 2/3 der Member pro Jahr diese Schwellen.

Der maximale Infektionsdruck auf die Kulturen kann auch im Bergland durch die maximale Zahl adulter Weibchen beschrieben werden. Auch im Bergland ist dabei ein überlineares Wachstum dieser Maßzahl festzustellen. Sie erreicht am Ende des Untersuchungszeitraums etwa den 15fachen Wert im Vergleich zu heute. Diese Werte sind mit den Werten, die für das erste Jahrzehnt des Untersuchungszeitraums im Tiefland simuliert werden, vergleichbar.

Deutlicher noch als im Tiefland überwiegen im Bergland für die KEF positive Faktoren in der Temperaturentwicklung der nächsten Jahrzehnte. Im Bergland ist der Trend in der Anzahl der Individuen, die das im Modell vorgegebene Höchstalter erreichen, ebenfalls signifikant positiv (Abb. A19). Zudem werden Jahre, in denen keine relevante Population aufgebaut werden kann, deutlich seltener (vgl. Abb. A11).

Die Prüfgröße des F-Tests erreicht dabei bei allen Regressionsmodellen außer bei der Variable 1 (erster Tag mit > 1.000 aktiven Weibchen) im Bergland bei einem (Modell, df1) und 60 (Residuen, df2) Freiheitsgraden einen Wert, mit dem die jeweiligen Nullhypothesen mit einem Signifikanzniveau von 0,05 zurückgewiesen werden können.

7.1.2 Räumliche Entwicklungsmuster

Werden mit KEFSim für jeden EUR-11-Gitterpunkt in Hessen und jedes Ensemblemitglied über jedes Jahr im Untersuchungszeitraum Simulationen durchgeführt (=740*31*60 ~ 1,4 Millionen Einzelsimulationen), kann man die bisher diskutierten Kenngrößen auch kartographisch darstellen. Es lassen sich z.B. zwei 30-jährige Mittel (2011-40 und 2041-70) in ihrem räumlichen Verhalten vergleichen. Im Folgenden werden solche Karten interpretiert. Hierbei werden nur Karten, die die Mittelwerte über das Gesamtensemble zeigen, dargestellt.

Abb. 11 (auch als Abb. K1 zusammen mit allen weiteren kartographischen Darstellungen im Anhang) zeigt die Änderung des mittleren ersten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen in Hessen. Wie bereits bei der Zeitreihenanalyse der beiden Gitterpunkte „Tiefland“ und „Bergland“ erläutert, ist unter der durch den Klimawandel bedingten Erwärmung tendenziell ein früheres Eintreten (negative Werte in Abb. 11) zu erwarten. Allerdings bewirken die häufiger auch entwicklungshemmenden Temperaturen in manchen Jahren auch eine gegenläufige Entwicklung und eine starke Entwicklung der KEF setzt erst im Spätsommer oder Herbst ein. Dies führt insgesamt dazu, dass die Trends nicht signifikant und die Änderungsbeträge klein sind. Es zeigt sich aber bei der räumlichen Verteilung des Änderungssignals eine unter den beschriebenen Bedingungen erwartbare Verteilung. Die geringste Änderung (< 1,5 Tage) findet sich in den warmen Regionen, die deutlichsten (> 4 Tage) im Bergland.

Kaum räumliche Strukturen zeigt das mittlere Datum des letzten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen (Abb. K2 im Anhang). Insgesamt verlagert sich dieses Datum im wärmeren Klima um ca. 8 bis 12 Tage, tritt also später auf. Damit kommt dieses Datum zunehmend in den Bereich von gegenüber den Klimawandel invarianten Kurztagbedingungen, so dass weniger das witterungsbedingte Absterben der Populationen als der Übergang in nicht aktive (dormante) adulten Weibchen dieses Datum bedingt.

Generell ähnlich zum Änderungssignal des ersten Tages mit > 1.000 aktiven Weibchen ist das Änderungssignal des ersten Tages mit mehr als 1.000 Eiern (Abb. K3 im Anhang).

Änderung des mittleren 1. Tages mit > 1.000 aktiven Weibchen 2011–40/2041–70

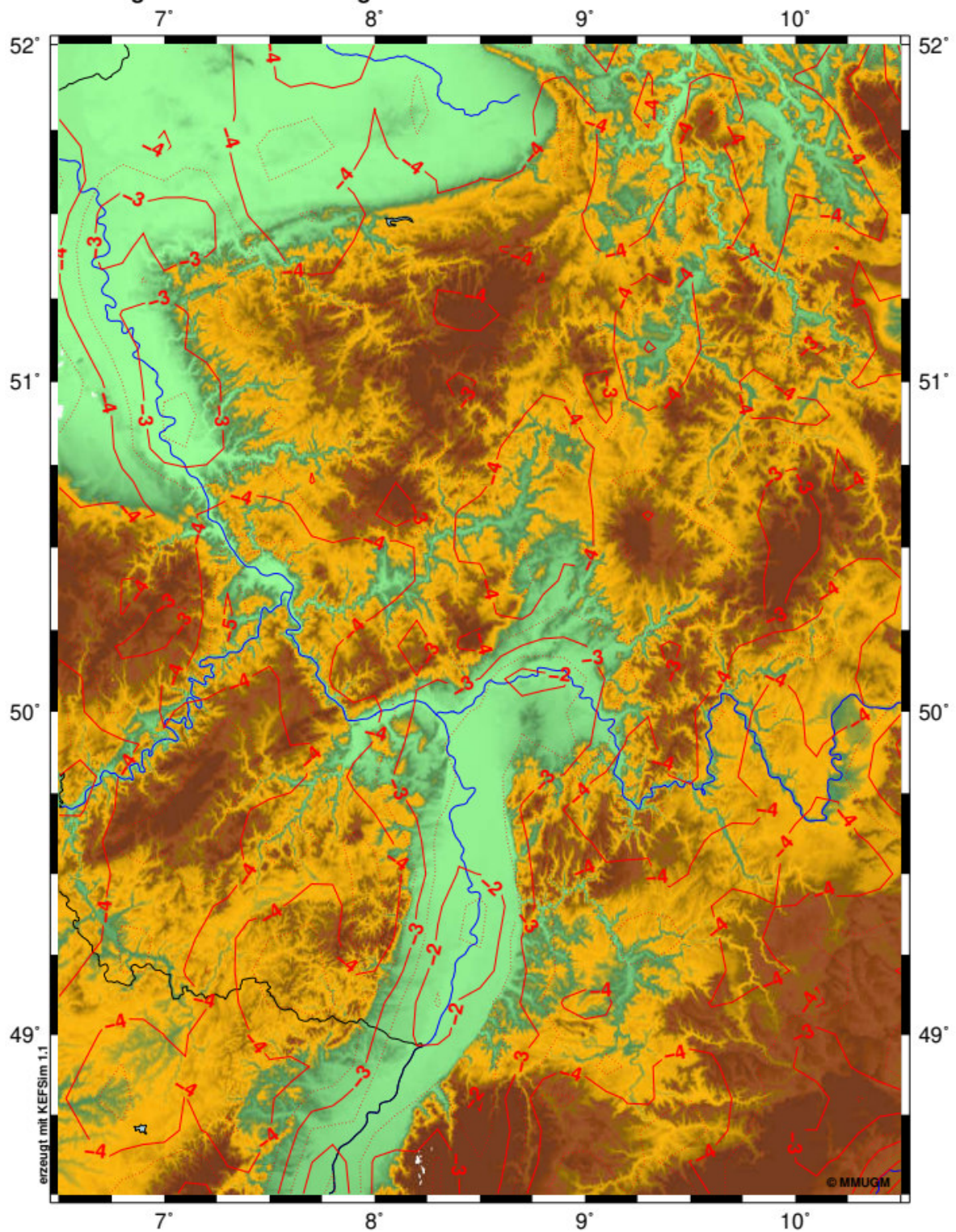


Abb. 11: Änderung des mittleren ersten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen der Kirschessigfliege (negative Werte bedeutet früheres Auftreten) vom Mittel 2011–40 auf 2041–70.

Anhang). Die Höhenabhängigkeit zeigt sich noch etwas deutlicher, mit der geringsten Änderung im Tiefland und einer größeren Änderung im Bergland. Allerdings sinken die Änderungsbeträge im höheren Bergland (oberhalb etwa 700m) wieder. Da die Zahl der Eier sowohl von der Anzahl der aktiven Weibchen als auch vom Temperaturniveau, in dem diese Weibchen leben abhängt, muss davon ausgegangen werden, dass im höchsten Bergland das Temperaturniveau für die Eiablage in der Zeit des Populationsaufbaus auch in der Periode 2041-70 noch nicht optimal ist.

Das Änderungssignal des mittleren letzten Tages mit mehr als 1.000 KEF-Eiern ist räumlich wiederum wenig differenziert, zeigt aber eine leichte Beziehung zur Höhenlage mit minimal +8 Tagen im Tiefland und etwas über +11 Tagen in Teilen des Berglands. Der ähnliche Änderungsbetrag und das nur wenige Tage nach dem mittleren Datum des letzten Tages mit mehr als 1.000 aktiven Weibchen liegende absolute Datum stützt auch hier die Interpretation mit dem zunehmenden Einfluss der auf Kurztagbedingungen übergehenden Photoperiode.

Die sich aus dem Saisonbeginn und -ende ergebende Länge der Saison unterscheidet sich sowohl bei der Saison mit mehr als 1.000 aktiven adulten Weibchen als auch bei der Saison mit mehr als 1.000 Eiern (Abb. K5 bzw. Abb. K6) in den räumlichen Mustern nur wenig. Die geringsten Zuwächse werden im Oberrheingraben erreicht (+7 bzw. +9 Tage). Deutliche Zuwächse ergeben sich jedoch im Tiefland nördlich der Mittelgebirge (Randlagen der Niederrheinischen Bucht, Ruhrgebiet, Soester Börde und Teilen des Weser- und Werratales). Das mittlere Bergland hat die größten Zuwächse in der Saisonlänge (+21 bzw. +22 Tage), während die höchsten Lagen (Upland, Rhön, Nordschwarzwald) mit +18 bis +20 bzw. +19 bis +20 Tagen etwas geringere Zuwächse verzeichnen. Offenbar werden besonders im mittleren Bergland zunehmend häufig thermisch günstige Bedingungen erreicht. Auffallend ist der deutlich größere Zuwachs der Saisonlänge in tiefen Lagen nördlich der Mittelgebirge (im Vergleich zum Oberrheingraben).

Betrachtet man die Änderung der maximalen jährlichen Zahl an aktiven adulten Weibchen und der maximalen jährlichen Anzahl an Eiern (Abb. K7 und K8 im Anhang), so ergibt sich ein anderes Bild. Die Zahlen drücken wiederum den potenzielle Befallsdruck bzw. die potenzielle Befallsstärke aus. Bei beiden Zahlen muss wieder bedacht werden, dass das Modell Potenziale liefert und insbesondere bei hohen Individuenzahlen auch die Antagonisten gute Entwicklungschancen haben und die Potenziale daher u.U. nicht realisiert werden.

Bei beiden Größen zeigt sich, dass trotz der relativ geringeren Zuwächse in der Saisonlänge und somit der für einen Populationsaufbau zur Verfügung stehenden Zeit das Tiefland und insbesondere der zentrale Oberrheingraben die größten Zuwächse an Eiern bzw. aktiven Weibchen verzeichnet. Die Werte liegen um den Faktor 35 bis 40 über den niedrigsten Zuwächsen im höchsten Bergland (< 10.000 im höchsten Bergland und > 350.000 im Oberrheingraben). Daraus ist zu schließen, dass die Bedingungen im Tiefland hier trotz des geringeren Zuwachs bei der Saisonlänge und der häufigeren Hitzeeinwirkung in der Summe dennoch zu einem erheblich höheren Infektionsdruck führen. Dieser erhöhte Infektionsdruck ist jedoch nicht in jedem Jahr zu erwarten. Es sei nochmals auf Abb. A7 und A17 verwiesen, die zeigen, dass bis gegen Ende des Simulationszeitraumes immer wieder Member auftreten, bei denen in einzelnen Jahren auch gegen Ende des Simulationszeitraums die maximalen Individuenzahlen niedrig und auf dem Niveau der Jahre mit geringer Entwicklung im Zeitraum von 2011 bis 2020 verbleiben.

7.2. Asiatische Buschmücke

Aufgrund der derzeit noch unzureichenden Validierungsdaten für das Simulationsmodell der AJAP muss auf die Diskussion der Simulationsergebnisse vorläufig noch verzichtet werden.

8. Ausblick

Mit dem Simulationswerkzeug lassen sich mittels der Temperatursignale aus Klimaprojektionen Daten zur potenziellen Entwicklung der Kirschessigfliege berechnen. Im Projektzeitraum traten mehrere Jahre (2018-2020) die für die Kirschessigfliege durch häufige Hitzeereignisse problematisch waren. Im Jahr 2021 sowie in den ersten Jahren der Etablierung der Kirschessigfliege in Deutschland (2015-2017) entstanden jedoch ausreichend Daten zur Validierung.

Eine wichtige Frage, die es künftig zu klären gilt ist, wie die Ergebnisse zu interpretieren sind und ob sie mit bereits beobachteten Schadereignissen korrelieren. Dazu wäre neben einem Monitoring der Kirschessigfliege selbst auch eine räumlich differenzierte Schad- oder Maßnahmenstatistik sinnvoll, um die von der Simulation berechneten Signale mit den tatsächlich beobachteten Schäden besser korrelieren zu können. Derartige Daten liegen jedoch nur in wenigen Fällen vor.

Die aktuelle Forschung zeigt Wege, das Simulationsprogramm weiter zu entwickeln, z.B. indem das tageszeitliche Verhalten der Kirschessigfliege abgebildet wird.

Gleichzeitig erzeugt das Modell, insbesondere wenn es mit den zahlreichen Möglichkeiten der Parameterbeeinflussung mehrfach mit den gleichen Datensätzen betrieben wird, eine sehr große Datenmenge. Um diese Datenmenge effizient und zielführend auszuwerten bedarf es komplexerer Werkzeuge wie Big-Data-Methoden sowie weitere Grafikausgaben und Karten, die im Rahmen dieses Projekts nur in grundlegender Funktion entwickelt werden konnten.

Im Modellkern angelegt und für eine mögliche Nutzung vorbereitet sind allgemeine Ernährungsfunktionen, die sich durch die Phänologie der wichtigsten Wirtspflanzen antreiben lassen. Zum flächendeckenden Betrieb phänologischer Modelle für einzelne Pflanzen mit einem Antrieb aus Ensemble-Daten liegen beim Projektnehmer Erfahrungen vor.

Für die Asiatische Buschmücke lässt sich das Modell derzeit aufgrund weniger Monitoringdaten und der nicht abgeschlossenen Ausbreitung in Hessen nicht validieren. Auf die Darstellung von Zeitreihen und Karten wurde deshalb verzichtet. Mit Verfügbarkeit von zeitlich hoch auflösenden (<1 Wo.) und mindestens eine Generation umfassenden Validierungsdaten kann ein Testbetrieb des Modells zumindest lokal durchgeführt werden.

9. Schlussfolgerungen und Empfehlungen

Unter den Bedingungen der gegenwärtig verfügbaren Klimaprojektionen und der beschriebenen Einschränkungen im Modellansatz sind folgende Anbauempfehlungen realistisch:

- im hessischen Tiefland (<200m) hat die Kirschessigfliege (KEF) auch unter den für das Jahr 2070 wahrscheinlichsten klimatischen Bedingungen gute Entwicklungschancen. In Einzeljahren ist aufgrund von ausgeprägten Hitzewellen ein Saisonbeginn erst im Herbst möglich. Jahre mit aufgrund relativ niedriger Temperaturen geringem Befallsdruck treten nach 2040 kaum noch auf.

- die absolute Zahl der aktiven Weibchen und der gelegten Eier wird in Zukunft stärker als linear ansteigen

- mit einem deutlich früheren Saisonbeginn ist nur selten zu rechnen, mit einer verlängerten Saison bis in den Spätherbst dagegen häufig

- im hessischen Bergland (>500 m) wird eine potenziell gefährliche Schwelle an aktiven Weibchen und Eiern in den nächsten beiden Jahrzehnten nur etwa jedes zweite Jahr überschritten, ab etwa 2040 dagegen regelmäßig. Jahre mit aufgrund niedriger Temperaturen niedrigem Schadpotenzial durch die KEF treten dann kaum noch auf

- auch im Bergland wird die absolute Zahl der aktiven Weibchen und der gelegten Eier in Zukunft stärker als linear ansteigen, bleibt aber um eine Größenordnung niedriger als zeitgleich im Tiefland und erreicht im letzten Jahrzehnt das Niveau wie es bereits im nächsten Jahrzehnt im Tiefland zu erwarten ist

Für den Anbau gefährdeter Früchte bedeutet dies, dass die Bedrohung der Fruchtqualität wie auch der Rentabilität des Anbaus im Tiefland erhalten bleibt. Allerdings nimmt die Zahl der Jahre zu, in der der Saisonbeginn erst am Ende des Sommers zu erwarten ist. In diesen Jahren dürfte jedoch vermehrt Hitzestress und u.U. Wassermangel auftreten.

Im Bergland verstärkt sich die KEF-Problematik, so dass ein Ausweichen des Obstbaus in höhere Lagen auch dort nicht ohne Schutzmaßnahmen möglich sein wird, wenngleich das Schadpotenzial und die Saisonlänge deutlich unter den im Tiefland zu erwartenden Werten liegen wird.

Generell kann ein Vorteil für Obstarten/-sorten mit sehr früher Ernte erwartet werden.

Für die Asiatische Buschmücke (AJAP) ist eine Intensivierung des Monitorings zumindest an einigen Standorten erforderlich. Um die einzelnen Simulationsschritte zu validieren, ist zudem eine zeitlich hoch auflösende (<1 Woche) Erfassung der Entwicklung erforderlich.

Literatur

Mit ♦ gekennzeichnete Titel werden im Text zitiert.

Aus mit + gekennzeichneten Titeln sind Informationen (Parameter, Methoden etc.) in das Simulationsmodell eingeflossen.

- ♦ Abbo S.R. et al. (2020): The invasive Asian bush mosquito *Aedes japonicus* found in the Netherlands can experimentally transmit Zika virus and Usutu virus. – *Plos Neglected Tropical Diseases* doi: 10.1371/journal.pntd.0008217.

Allen M.J. (2007): What Makes a Fly Enter Diapause? *Fly* 1:6, November/December 2007, S. 307 - 310.

Andreadis T.G. et al. (2001): Discovery, distribution, and abundance of the newly introduced mosquito *Ochlerotatus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Connecticut, USA. *J. Med. Entomol.*, 38 (6), S. 774 - 779.

- ♦ Andreadis T.G., Wolf R.J. (2010): Evidence for Reduction of Native Mosquitoes With Increased Expansion of Invasive *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: *Culicidae*) in the Northeastern United States. *J. Med. Entomol.*, 47 (1), S. 43 - 52.

Armistead, J. S., et al. (2014): Community ecology of container mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Virginia following invasion by *Aedes japonicus*. *J. Med. Entomol.*, 49 (6), S. 1318 - 1327.

Armistead, J. S. et al. (2008): Interspecific Larval Competition between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: *Culicidae*) in Northern Virginia. *Journal of Medical Entomology*, 45, (4), S. 629 - 637.

- ♦ Asplen, M.K. et al (2015): Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88 (3), S. 469 - 494.
- ♦ Atallah, J. et al (2014): The making of a pest: the evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1781).

Bal, H.K., Adams, Chr., Grieshop, M. (2017): Evaluation of Off-season Potential Breeding Sources for Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii* Matsumura) in Michigan, *Journal of Economic Entomology*, Volume 110, Issue 6, December 2017, S. 2466 - 2470.

- ♦ Bartlett-Healy K. (2012): Larval mosquito habitat utilization and community dynamics of *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 49(4), S. 813 - 824.
- ♦ Baser, N. et al. (2015): First finding of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in Apulia, Italy, and its population dynamics throughout the year. *Fruits*, 70 (4), S. 225 - 230.

- ◆ Baser, N., Broutou, O., Verrastro, V. et al. (2018): Susceptibility of table grape varieties grown in south-eastern Italy to *Drosophila suzukii*. *J. Appl. Entomol.*, 142, S. 465 - 472.
- Baufeld, P., Schrader, G., Unger, J.-G., (2010): Die Kirschessigfliege - *Drosophila suzukii*. Ein neues Risiko für den Obst- und Weinbau. *Journal für Kulturpflanzen* 62 (5), S. 183 - 186.
- Baufeld, P. (2011): Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) - eine ernstzunehmende Gefahr für den Obst- und Weinbau Europas. *Monatsschrift*, S. 390 - 392.
- Baufeld, P., Vogt, H. (2012): Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) – Gefürchteter Obst- und Weinschädling breitet sich rasant in Europa aus. *Spargel & Erdbeer Profi*, 3/12, S. 46 - 48.
- Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft (Hrsg.) (2016) : Kirschessigfliege. *Drosophila suzukii*. *LfL-Information*. 4. Auflage, Mai 2016.
- Becker, N. et al. (2011): *Ochlerotatus japonicus japonicus* – a neozoon in Germany and a revised list of the German mosquito fauna. *European Mosquito Bulletin*, 29, S. 88 - 102.
- Bellamy, D.E., Sisterson, M.S., Walse, S.S. (2013): Quantifying host potentials: indexing postharvest fresh fruits for spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *PLoS One* 8 (4), e61227.
- + Bevins, S.N. (2007). Establishment and abundance of a recently introduced mosquito species *Ochlerotatus japonicus* (Diptera: Culicidae) in the Southern Appalachians, USA. *Journal of Medical Entomology*, 44, S. 945 - 952.
- ◆ Bitner-Mathé, B.C., Victorino, J., Faria, F.S. (2014): *Drosophila suzukii* has been found in tropical Atlantic Rainforest in southeastern Brazil. *Drosophila Information Service*, 9797, S. 136 - 137.
- Boffino C., Fisher, S. (2011): Neue Bedrohung für Obstplantagen und Beerenpflanzen: die Kirschessigfliege. *UFARevue*, 11, S. 46 - 47.
- Bolda, M.P. et al. (2014): Seasonal Monitoring for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in California Commercial Raspberries. *Environmental Entomology*, 43 (4), S. 1008 - 1018.
- + Bova, J., Soghigian, J., Paulson, S. (2019): The prediapause stage of *Aedes japonicus japonicus* and the evolution of embryonic diapause in Aedini. *Insects*, 10 (8), S. 222.
- + Briem, F. et al. (2015): Phenology and occurrence of spotted wing *Drosophila* in Germany and case studies for its control in berry crops. *IOBC-WPRS Bulletin*, 109, S. 233 - 237.
- ◆ Briem, F. et al. (2016): An invader supported by a parasite: Mistletoe berries as a host for food and reproduction of Spotted Wing *Drosophila* in early spring. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 749 - 759.
- ◆ Briem, F. et al (2018): Explorative data analysis of *Drosophila suzukii* trap catches from a seven-year monitoring program in Southwest Germany. *Insects* 2018, 9, 125.

- + Briere, J.F. et al. (1999): A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Ecology*, 29 (1), S. 22 - 29.
- ◆ Bublik, O.A. et al (2012): Humidity affects genetic architecture of heat resistance in *Drosophila melanogaster*. *Jour. Evol. Biology*, 25 (6), S. 1180 - 1188.
- ◆ Burrack, H.J. et al. (2013): Variation in selection and utilization of host crops in the field and laboratory by *Drosophila suzukii* Matsumara (Diptera: Drosophilidae), an invasive frugivore. *Pest. Manag. Sci.*, 69 (10), S. 1173 - 1180.
- ◆ Calabria, G. et al. (2012): First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 136 (1-2), S. 139 - 147.
- Čabanová, V. (2021): An unwanted companion reaches the country: the first record of the alien mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) in Slovakia. *Parasites & Vectors*, 14 (1), S. 1 - 10.
- Chabert, S. et al. (2012): Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control*, 63 (1), S. 40 - 47.
- ◆ Chabert, S. et al (2013): *Drosophila suzukii*, vers une lutte biologique contre ce ravageur des fruits rouges: Fruits et légumes. *Phytoma*, 660, S. 34 - 38.
- Chakraborty, A. et al (2022): Yeast and fruit fly mutual niche construction and antagonism against mould. *Functional Ecology*, 36, S. 639 - 1654.
- Chaves, L. F., Moji, K. (2018): Density dependence, landscape, and weather impacts on aquatic *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) abundance along an urban altitudinal gradient. *Journal of medical entomology*, 55 (2), S. 329 - 341.
- Chaves, L. F. (2016): Globally invasive, withdrawing at home: *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* facing the rise of *Aedes flavopictus*. *International journal of biometeorology*, 60 (11), S. 1727 - 1738.
- + Chen, C.P., Walker, V.K. (1994): Cold-shock and chilling tolerance in *Drosophila*. *J. Insect Physiol.*, 40.8, S. 661 - 669.
- Clymans, R. et al (2019): Olfactory preference of *drosophila suzukii* shifts between fruit and fermentation cues over the season Effects of physiological status. *Insects*, 10 (7), S. 200 - 222.
- Cini, A., Anfora, G., Escudero-Colomar et al. (2014): Tracking the invasion of the alien fruit pest *Drosophila suzukii* in Europe. *Jour. Pest Sci.*, 97 (4), S. 559 - 566.
- ◆ Cini, A., Ioriatti, C., Anfora, G. (2012): A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bulletin of Insectology*, 65 (1), S. 149 - 160.
- + Clemente, M. et al.(2018): Temperature-induced phenotypic plasticity in the ovipositor of the invasive species *Drosophila suzukii*. *Journal of Thermal Biology*, 75, S. 62 - 68.

- ◆ Clymans, R. et al (2019): Olfactory Preference of *Drosophila suzukii* Shifts between Fruit and Fermentation Cues over the Season: Effects of Physiological Status. *Insects*, 10 (7), S. 200 - 220.
- ◆ Colinet, H. et al. (2015): Insects in fluctuating thermal environments. *Annu. Rev. Entomol.* 60, S. 23 - 140.
- + Colinet, H. Et al. (2016): Uncovering the benefits of fluctuating thermal regimes on cold tolerance of drosophilid flies by combined metabolomic and lipidomic approach. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1861, S. 1736 - 1745.
- ◆ Coop, L. (2010): Online phenology and degree-day model for agricultural and decision-making in the US. Integrated Plant Protection Center, Botany and Plant Pathology Dept. Oregon State University, Corvallis, Oregon, <http://uspest.org/risk/models?spp=swd> (abgerufen am 09.07.2018).
- + Coop, L. et al. (2012): A model estimating spotted wing *Drosophila* overwintering mortality. 71st Annual PNW Insect Management Conf. Portland, OR 01/10/12.
- + Coop, L., Dreves, A.J., (2013): Predicting when Spotted Wing *Drosophila* begins activity using a degree day model, AgMonthly, Washington State University, 15.03.2013.
- + Coop, L., Dreves, A.J. (2014): Using a phenology model for spotted wing *Drosophila*. SWD Tool Conversations, Extension Workshop. NWREC Aurora, OR, Dec 11.
- + Coop, L. (2014): Spotted Wing *Drosophila*: Predict Spring Activity and Generation Increase: Degree Day Model. NWREC Spotted Wing *Drosophila* Extension Workshop May 22, 2014. Aurora, OR.
- ◆ Cornes, R.C. et al (2018): An Ensemble Version of the E-OBS Temperature and Precipitation Data Sets. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 123, S. 9391 - 9409.
- + Cunze, S., Kochmann, J., Klimpel, S. (2020): Global occurrence data improve potential distribution models for *Aedes japonicus japonicus* in non-native regions. *Pest management science* 76 (5), S. 1814 - 1822.
- + Cunze, S. et al. (2016): *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe. *Parasites & Vectors*, 9 (1), S. 1 - 12.
- + Cunze, S. et al. (2016): *Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe. *Plos One*, 11 (9), S. 1 - 14.
- + Curtsinger, J.W. (2013): Late-life fecundity plateaus in *Drosophila melanogaster* can be explained by variation in reproductive life spans. *Experimental Gerontology*, 48 (11), S. 1338 - 1342.
- ◆ Dalton, D.T. et al. (2011): Laboratory survival of *Drosophila suzukii* under simulated winter conditions of the Pacific Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of small and stone fruit production in the United States, *Pest Management Science*, 67 (11), S. 1368 - 1374.

- ◆ Damiens, D. et al. (2014): Invasive process and repeated cross-sectional surveys of the mosquito *Aedes japonicus japonicus* establishment in Belgium. *PLoS One*, 9.4: e89358.
- ◆ Dee D.P. et al. (2011): The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Q. J. R. Meteorol. Soc.*, 137, S. 553 - 597.
- + Denlinger, D.L., Lee, R.E. (2010): Low temperature biology of insects. Cambridge University Press.
- ◆ Deprá, M., Poppe, J.L., Schmitz, H.J. et al (2014): The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *Journal of Pest Science*, 87 (3), S. 379 - 383.
- + David, R.J. et al (1998): Cold stress tolerance in *Drosophila*: analysis of chill coma recovery in *D. Melanogaster*. *J. therm. Biol.*, Vol. 23, No. 5, S. 291 - 299.
- + Day, C.A., Armstrong, E. G., Byrd, B. D. (2021): Population Growth Rates of *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae) Are Depressed at Lower Temperatures Where *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) Are Naturally Abundant in Rock Pools. *Journal of Medical Entomology*, 58 (1), S. 493 – 497.
- + Diepenbrock, L.M., Swoboda-Bhattarai, K.A., Burrack, H.J. (2016): Ovipositional preference, fidelity, and fitness of *Drosophila suzukii* in a co-occurring crop and non-crop host system. *J. Pest Sci.*, 89 (3), S. 761 - 769.
- DiGiacomo, G. et al. (2019): Economic Impact of Spotted Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) Yield Loss on Minnesota Raspberry Farms: A Grower Survey. *Journal of Integrated Pest Management*, 10 (1), S. 11.
- + Dos Santos, L.A., Mendes, M.F., Krüger, A.P. et al. (2017): Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae), *Plos One*, 12 (3), S. 1 - 13.
- ◆ Drummond, F., Ballman, E., Collins, J. (2019): Population dynamics of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii* (Matsumura)) in Maine wild blueberry (*Vaccinium angustifolium* Aiton). *Insects*, 10.7, S. 205 - 229.
- ◆ Eben, A., Reifenrath, M., Briem, F. et al (2018): Response of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to extreme heat and dryness. *Agricultural and Forest Entomology*, 2018, S. 3 - 9.
- European Centre for Disease Prevention and Control - ECDC (2014) *Aedes japonicus* - Factsheet for experts. <https://www.ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/mosquito-factsheets/aedes-japonicus> (abgerufen am 24.05.2021).
- ◆ ECDC (2021): *Aedes japonicus* - current known distribution: October 2021 <https://www.ecdc.europa.eu/en/publications-data/aedes-japonicus-current-known-distribution-october-2021> (abgerufen am 01.12.2021).
- ◆ Emiljanowicz, L.M. et al. (2014): Development, reproductive output and population growth of the fruit fly pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on artificial diet, *J. Econ. Entomol.*, 107 (4), S. 1392 - 1398.

- ◆ Enriquez, T., Colinet, H. (2017): Basal tolerance to heat and cold exposure of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *PeerJ*, 5, e3112.
 - + Enriquez, T. et al (2018): Effects of fluctuating thermal regimes on cold survival and life history traits of the spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*). *Int. Sci*, online article: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12649>
 - + Enriquez, T. et al. (2018): Cold Acclimation Favors Metabolic Stability in *Drosophila suzukii*. *Frontiers in Physiology*, 9, Article 1506.
 - + Enriquez et al. (2020) Effects of fluctuating thermal regimes on cold survival and life history traits of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*). *Insect Science*, 27 (2), S. 317 - 335.
- Eritja, R. (2019): First detection of *Aedes japonicus* in Spain: an unexpected finding triggered by citizen science. *Parasites & Vectors*, 12 (53).
- ◆ EPPO - European and Mediterranean Plant Protection Organization (2015): www.eppo.int/media/uploaded_images/MEETINGS/Meetings_2015/budapest/case_studies.pdf (abgerufen 23.01.2018)
 - ◆ Evans, R.K., Toews, M. D., Sial, A.A. (2017): Diel periodicity of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) under field conditions. *Plos One*, 12 (2).
 - + Everman, E.R. et al. (2018): Ovary Development and Cold Tolerance of the Invasive Pest *Drosophila suzukii* (Matsumura) in the Central Plains of Kansas, United States. *Environmental Entomology*, 47 (4), S. 1013 - 1023.
 - ◆ Fellous, S., Xuéreb, A. (2017): A geometric analysis of the macronutrient needs of *Drosophila suzukii* larvae. *Dros. Inf. Serv.*, 100, S. 158 - 167.
 - ◆ Flegr, J. (2013): Why *Drosophila* is not *Drosophila* any more, why it will be worse and what can be done about it? *Zootaxa*, 3741 (2), S. 295 - 300.
 - + Fraimout, A. et al. (2018): Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: implications for flight. *Journal of Experimental Biology*, 221 (13).
 - ◆ Frewin, A.J. et al (2017): Evaluation of Attractants for Monitoring *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Economic Entomology*, 110 (3), S. 1156 - 1163.
 - + Früh, L. et al. (2018): Modelling the potential distribution of an invasive mosquito species: comparative evaluation of four machine learning methods and their combinations. *Ecological Modelling*, 388, S. 136 - 144.
 - + Früh, L. et al. (2020): Oviposition of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) and associated native species in relation to season, temperature and land use in western Germany. *Parasites & Vectors* , 13 (1), S. 1 - 16.
- Fountain, M. T. et al. (2018): Alimentary microbes of winter-form *Drosophila suzukii*. *Insect Molecular Biology*, 27 (3), S. 383 - 392.

- ◆ Gao, J., et al. (2011): Phylogenetic relationships between Sophophora and Lordiphosa, with proposition of a hypothesis on the vicariant divergences of tropical lineages between the Old and New Worlds in the family Drosophilidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60 (1), S. 98 - 107.
- + Gibert, P., Huey, R.B. (2001): Chill-coma temperature in *Drosophila*: effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. *Physiol. Biochem. Zoology*, 74, S. 429 - 434.
- ◆ Glavinic, U. et al. (2020) Assessing the role of two populations of *Aedes japonicus japonicus* for Zika virus transmission under a constant and a fluctuating temperature regime. *Research Square* doi: 10.21203/rs.3.rs-17049/v4.
- + Gleason, et al. (2019): Phenology of *Drosophila* species across a temperate growing season and implications for behavior. *Plos One*, 14 (5).
- Godsey, M. S. et al. (2005): West Nile Virus-infected Mosquitoes. *Emerging Infectious Diseases*. 11 (9), S. 1399 - 1404.
- ◆ González, G., Mary, A.L., Goñi, B. (2015): *Drosophila suzukii* (Matsumura) found in Uruguay. *Drosophila Information Service*, 98, S. 103 - 107.
- Gottfried, M. et al. (1999): A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity and Distributions*, 5 (6), S. 241 - 251.
- ◆ Grassi, A., Palmieri, L., Giongo, L. (2009): *Drosophila* (Sophophora) *suzukii* (Matsumura) – New Pest of Small Fruit Crops in Trentino. *Terra Trentina*, 10, S. 19 - 23.
- + Grassi, A. et al. (2018): Seasonal Reproductive Biology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Temperate Climates. *Environmental Entomology*, 47, S. 166 - 174.
- + Green, C.K., Moore, P.J., Sial, A.A. (2019): Impact of heat stress on development and fertility of *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae). *Journal of insect physiology*, 114, S. 45 - 52.
- ◆ Grillakis, M.A. et al. (2017): A method to preserve trends in quantile mapping bias correction of climate modeled temperature. *Earth Syst. Dynam.*, 8, S. 889 - 900.
- + Gruminaux C. et al. (2019): Fluctuating thermal regime preserves physiological homeostasis and reproductive capacity in *Drosophila suzukii*. *Journal of Insect Physiology*, 113, S. 33 - 41.
- + Guédot, C., Avanesyan, A., Hietala-Henschell, K. (2018): Effect of temperature and humidity on the seasonal phenology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Wisconsin. *Environmental Entomology*, 47 (6), S. 1365 - 1375.
- ◆ Gutierrez, A.P., Ponti, L., Dalton, D.T. (2016): Analysis of the invasiveness of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in North America, Europe and the Mediterranean Basin. *Biological Invasions*, 18 (12), S. 3647 - 3663.
- ◆ Hamby, K.A. et al. (2014): Seasonal Monitoring for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in California Commercial Raspberries. *Environmental Entomology*, 43 (4), S. 1008 - 1018.

- ◆ Hamby, K.A. et al. (2016): Biotic and abiotic factors impacting development, behavior, phenology, and reproductive biology of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 605 - 619.

- Hardstone, M. C., Andreadis, T. G. (2012): Weak larval competition between the invasive mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) and three resident container-inhabiting mosquitoes in the laboratory. *Journal of medical entomology*, 49 (2), S. 277 - 285.

- ◆ Harris, D.W. et al. (2014): Seasonal monitoring of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in a mixed fruit production system. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 17 (4), S. 857 - 864.

- ◆ Hauser, M. (2011): A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science*, 67 (11), S. 1352 - 1357.

- ◆ Heuk, P. (2012): *Drosophila suzukii* erstmals für Deutschland (Diptera: Drosophilidae). *Nachr. Bl. Bayer Ent.*, 61, 46.

- ◆ Hirotohi, K. et al (2013): Oviposition Efficacy of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on Different Cultivars of Blueberry. *Journal of Economic Entomology*, Vol. 106, Nr. 4, S. 1767 - 1771.

- ◆ Hoffmann, A.A., Anderson, A., Hallas, R. (2002): Opposing clines for high and low temperature resistance in *Drosophila melanogaster*. *Ecology Letters*, 5, S. 614 - 618.

- + Hoffmann, A.A., Sørensen, J.G., Loeschcke, V. (2003): Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *J. Therm. Biol.* 28, S. 175 - 216.

- ◆ Hooper, H., Grieshop, M.J. (2020): Postharvest burial of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) infested fruit waste reduces adult emergence. *Environmental entomology*, 49.1, S. 59 - 65.

- ◆ Hoshino, K. et al. (2010): Laboratory colonization of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) collected in Narita, Japan and the biological properties of the established colony. *Japanese journal of infectious diseases*, 63, S. 401 - 404.

- Hubalek, Z., Halouzka, J. (1999): West Nile fever - a reemerging mosquito-borne viral disease in Europe. *Emerg Infect Dis*, 5, S. 643 - 648.

- ◆ Huber, K. et al. (2014): Distribution and genetic structure of *Aedes japonicus japonicus* populations (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research*, July 2014 (nur online: DOI: 10.1007/s00436-014-4000-z)

- ◆ Huber, K. et al. (2014) *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) from Germany have vector competence for Japan encephalitis virus but are refractory with infection with West Nile virus. *Parasitology Research*, 113, S. 3195 - 3199.

- Huber, K. et al. (2012): Status of the invasive species *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in southwest Germany in 2011. *Journal of Vector Ecology* 37 (2), S. 462 - 465.

- Ibañez-Justicia, A. et al. (2018): The effectiveness of Asian bush mosquito (*Aedes japonicus japonicus*) control actions in colonised peri-urban areas in the Netherlands. *Journal of medical entomology*, 55 (3), S. 673 - 680.
- Ibanes-Justicia, A. et al. (2014): First report of established population of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) in the Netherlands. *Journal of the European Mosquito Control Association*, 32, S. 9 - 13.
- Invasive Species Specialist Group (ISSG) (2021): <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Ochlerotatus+japonicus+japonicus> (abgerufen 10.06.2021).
- ◆ Ioriatti, C. et al. (2015): *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and its potential impact to wine grapes during harvest in two cool climate wine grape production regions. *Journal of Economic Entomology*, 108 (3), S. 1148 - 1155.
 - ◆ ISSG (2021): 100 of the World's Worst Invasive Alien Species (online) http://www.issg.org/worst100_species.html (abgerufen am 23.12.2021).
 - + Jakobs, R. (2014): Low temperature tolerance of adult *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), Electronic Thesis and Dissertation Repository. 2532. The University of Western Ontario.
 - ◆ Jakobs, R., Garipey, T.D., Sinclair, B.J. (2015): Adult plasticity of cold tolerance in a continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. *Journal of Insect Physiology*, 79, S. 1 - 9.
 - + Jakobs, R. et al. (2017): Cold tolerance of third-instar *Drosophila suzukii* larvae. *Journal of Insect Physiology*, 96, S. 45 - 52.
- Janssen, N. et al. (2020): Rapid spread and population genetics of *Aedes japonicus japonicus* in southeastern Europe (Croatia, Bosnia and Herzegovina, Serbia). *Plos one* 15.10, e0241235.
- Jansen, S. et al. (2018): Experimental transmission of Zika virus by *Aedes japonicus japonicus* from southwestern Germany. *Emerging microbes & infections*, 7 (1), S. 1 - 6.
- ◆ Jaramillo, S.L., Mehlferber, E., Moore, P.J. (2015): Life-history trade-offs under different larval diets in *Drosophila suzukii*(Diptera: Drosophilidae). *Physiological Entomology* 40, S. 2 - 9.
 - + Javan, M., Renault, D., Colinet, H. (2016): Impact of fluctuating thermal regimes on *Drosophila melanogaster* survival to cold stress. *Anim. Biol.*, 66, S. 427 - 444.
 - + Jensen, D., Overgaard, J., Sørensen, J.G. (2007): The influence of developmental stage on cold shock resistance and ability to cold-harden in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 53, 1S. 79 - 186.
 - ◆ Kaçar, G., Thomas, X.W., Kent, J.S. (2016): Overwintering Survival of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and the Effect of Food on Adult Survival in California's San Joaquin Valley, *Environmental Entomology*, 45 (4), S. 763 - 771.
- Kalan, K. et al. (2017): Presence and potential distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Slovenia. *J. med. entomol.*, 54 (6), S. 1510 - 1518.

- + Kamiyama, M.T. et al (2020): Degree day models to forecast the seasonal phenology of *Drosophila suzukii* in tart cherry orchards in the Midwest U.S.. *Plos One*, 15(4): e0227726.
- ◆ Kampen, H. (2018): Stechmücken-Monitoring in Deutschland: 2011–2014 und 2015–2017 (2018) Vortrag, online: https://www.openagrar.de/servlets/MCRFileNodeServlet/openagrar_derivate_00014599/Kampen_Stechmuecken-Monitoring-in-D.pdf (abgerufen am 26.11.2021)
- Kampen, H. et al. (2014): Some new, less frequent and rare mosquito species (Diptera, Culicidae) recently collected in Germany. *Mitt. der dt. Ges. f. allgemeine u. angewandte Entomologie*, 19, S. 123 - 130.
- Kampen, H. et al (2016): Occurrence and spread of the invasive Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in west and north Germany since detection in 2012 and 2013. *PLoS ONE*, 11 (12).
- Kampen, H., Werner, D. (2014): Out of the bush: the Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) becomes invasive. *Parasites & Vectors*, 7 (1), 59.
- ◆ Kampen, H., Zielke, D., Werner, D. (2012): A new focus of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) distribution in Western Germany: rapid spread or a further introduction event? *Parasites & Vectors*, 5 (1), 284.
- ◆ Kanda, Y., Namikawa, K., Watabe, H. (2020): Biology of the Spotted-Wing *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Hokkaido, Northern Japan. III. Breeding on Blueberries. *Journal of Hokkaido University of Education (Natural Sciences)*, Vol. 71, No. 1
- ◆ Kaneshiro, K.Y. (1983): *Drosophila* (Sophophora) *suzukii* (Matsumura). *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 24, 179.
- Kanzawa, T. (1936): Studies on *Drosophila suzukii* (Matsumura). *J. Plant Prot.* (Tokyo) 23, S. 66 - 70.
- ◆ Kanzawa, T. (1939): Studies on *Drosophila suzukii* (Matsumura). Yamanashi Agricultural Experimental Station, Yamanashi, S. 1 - 49.
- ◆ Kaufman, M.G., Fonseca, D.M. (2014): Invasion biology of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae). *Annual Review of Entomology*, 59, S. 31 - 49.
- + Kaufman, M.G. et al. (2014): Establishment of *Aedes japonicus japonicus* and its colonization of container habitats in Michigan. *Journal of medical entomology*, 49 (6), S. 1307 - 1317.
- + Kelty, J.D., Lee, R.E. (2001): Rapid cold-hardening of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) during ecologically based thermoperiodic cycles. *Journal of Experimental Biology*, 204, S. 1659 - 1666.
- Kenis, M. et al. (2016): Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 735 - 748.

- Kerkow, A. et al. (2020): Can data from native mosquitoes support determining invasive species habitats? Modelling the climatic niche of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research*, 119 (1), S. 31 - 42.
- ◆ Kerkow, A. et al. (2019): What makes the Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* feel comfortable in Germany? A fuzzy modelling approach. *Parasites & Vectors*, 12 (106).
 - ◆ Kienzle, R., Groß, L.B., Caughman, S. et al. (2020): Resource use by individual *Drosophila suzukii* reveals a flexible preference for oviposition into healthy fruits. *Sci. Rep.*, 10, 3132.
 - + Kimura, M.T. (1990): Quantitative response to photoperiod during reproductive diapause in the *Drosophila auraria* species-complex. *Journal of Insect Physiology*, 36 (3), S. 147 - 152.
 - ◆ Kimura, M.T. (2004): Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions, *Oecologia*, 140, S. 442 - 449.
 - ◆ Kinjo, H., Kunimi, Y., Nakai, M. (2014): Effects of temperature on the reproduction and development of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), *Appl. Entomol. Zool.*, 49 (2), S. 297 - 304.
 - ◆ Kiss, B. et al. (2013): First record of spotted wing drosophila *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) in Hungary. *Növényvédelem*, 49 (3), S. 97 - 99.
- Klobučar, A. et al. (2019): First record and spreading of the invasive mosquito *Aedes japonicus japonicus* in Croatia. *Medical and veterinary entomology*, 33 (1), S. 171 - 176.
- ◆ Knapp, L., Mazzi, D., Finger, R. (2021): The economic impact of *Drosophila suzukii*: perceived costs and revenue losses of Swiss cherry, plum and grape growers. *Pest Management Science*, 77 (2), S. 978 - 1000.
 - ◆ Koban, M.B. et al. (2019): The Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Europe, 17 years after its first detection, with a focus on monitoring methods, *Parasites & Vectors*, 12 (1), S. 1 - 13.
 - + Kojima, K., Kimura, M.T. (2003): Life history adaptations and stress tolerance of four domestic species of *Drosophila*. *Entomological Science*, 6, S. 135 - 142.
 - + Krebs, R.A., Loeschcke, V. (1995): Resistance to thermal stress in preadult *Drosophila buzzatii*: variation among populations and changes in relative resistance across life stages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56, S. 517 - 531.
- Krebs, T., et al. (2014): First establishment of *Aedes japonicus japonicus* in France in 2013 and its impact on public health. *Journal of Vector Ecology*, 39 (2), S. 437 - 440.
- + Krüger, A.P. et al. (2021): Effects of temperature and relative humidity on mating and survival of sterile *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology*, 145 (8), S. 789 - 799.
- Krupa, E., Henon, N., Mathieu, B. (2021): Diapause characterisation and seasonality of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera, Culicidae) in the northeast of France. *Parasite*, 28, 45, S. 1 - 15.

- Lacour G. et al. (2014): When mothers anticipate: Effects of the prediapause stage on embryo development time and of maternal photoperiod on eggs of a temperate and a tropical strains of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Insect Physiology*, 71, S. 87 - 96.
- ◆ Langille A.B. et al. (2016): North American invasion of Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a mechanistic model of population dynamics. *Ecol. Model.*, 336, S. 70 - 81.
 - ◆ Larson, N.R. et al. (2021): Detection and monitoring of *Drosophila suzukii* in raspberry and cherry orchards with volatile organic compounds in the USA and Europe. *Scientific reports*, 11.1, S. 1 - 11.
- Lasa, R. et al. (2017): Improved capture of *Drosophila suzukii* by a trap baited with two attractants in the same device. *Plos One* 12 (11): e0188350. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188350>
- Lavagnino, N.J. et al. (2018): New records of the invasive pest *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the South American continent. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 77 (1).
- ◆ Leach, H. et al. (2017): Rapid harvest schedules and fruit removal as non-chemical approaches for managing spotted wing *Drosophila*. *Journal of Pest Science*, 91, S. 219 - 226.
 - ◆ Leach, H. et al. (2019): Predicting Within- and Between-Year Variation in Activity of the Invasive Spotted Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) in a Temperate Region. *Environmental Entomology*, 48 (5), S. 1223 - 1233.
 - ◆ Leach, H. et al. (2019): Stage-Specific and Seasonal Induction of the Overwintering Morph of Spotted Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Science*, 19 (4): 5; S. 1 - 7.
 - ◆ Lee, J.C. et al. (2011): In Focus: Spotted wing *drosophila*, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Management Science*, 67 (11), S. 1349 - 1351.
 - ◆ Lee, J.C. et al. (2015): Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108 (2), S. 117 - 129.
- Lin, Q.C., et al. (2014): Behavioral rhythms of *Drosophila suzukii* and *Drosophila melanogaster*. *Florida Entomologist* 97 (4), S. 1424 - 1433.
- ◆ Lin, Q.C., et al. (2014b): Comparative developmental times and laboratory life tables for *Drosophila suzukii* and *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *Florida Entomologist* 97 (4), S. 1434 - 1442.
- Little, C.M., Chapman, T.W., Hillier, N.K. (2020): Plasticity Is Key to Success of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Invasion. *Journal of Insect Science*, 20 (3), S. 5.
- Máca, J. (2014): *Drosophila suzukii* (Matsumura) found on the Greek island Crete. *Drosophila Information Service*, Nr. 97, S. 28 - 29.
- + Makiya, K. (1968): Population dynamics of mosquito larvae overwintering in southern Japan. *Japanese Journal of Sanitary Zoology*, 19 (4), S. 223 - 229.

- Manduric, S. (2017): *Drosophila suzukii* – experiences from the fly's northernmost inhabited region. *Integrated Protection of Fruit Crops, IOBC-WPRS Bulletin*, Vol. 123, S. 150 - 156.
- ◆ Maraun, D. (2013): Bias Correction, Quantile Mapping, and Downscaling: Revisiting the Inflation Issue. *Journal of Climate*, 26 (6), S. 2137 - 2143.
 - ◆ Mazzetto, F. et al. (2015): Monitoring of the exotic fly *Drosophila suzukii* in stone, pome and soft fruit orchards in NW Italy. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18 (2), S. 321 - 329.
- MediLabSecure (2019): *Aedes japonicus* - Factsheet. https://www.medilabsecure.com/resources_factsheets.html (abgerufen am 01.02.2021).
- ◆ Medina-Muñoz, M.C. et al. (2015): *Drosophila suzukii* arrived in Chile. *Dros. Inf. Serv.* 98, S. 75.
 - ◆ Medlock, J.M. et al. (2012): A review of the invasive mosquitoes in Europe: Ecology, public health risks and control options. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 12 (6), S. 435 - 447.
 - + Melaun, C. et al. (2015): Modeling of the putative distribution of the arbovirus vector *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Germany, *Parasitol. Res.*, 114, S. 1051 - 1061.
 - ◆ Milek, T.M. et al. (2011): First record of *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) in Croatia. *Glasiło Biljne Zaštite*, 11 (5), S. 377 - 382.
 - + Miller, P.B. et al. (2014): The song of the old mother: Reproductive senescence in female *Drosophila*. *Fly* 8 (3), S. 127 - 139.
 - ◆ Mitsui, H., Beppu, K., Kimura, M. (2010): Seasonal life cycle and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomological Science*, 13 (1), S. 60 - 67.
 - ◆ Mogi, M., Armbruster, P. A., Tuno, N. (2020): Differences in responses to urbanization between invasive mosquitoes, *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) and *Aedes albopictus*, in their native range, Japan. *Journal of medical entomology*, 57 (1), S. 104 - 112.
 - ◆ Molaei, A. et al. (2009): Human bloodfeeding by the recently introduced mosquito *Aedes japonicus japonicus* and public health implications. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 25 (2), S. 210 – 214.
- Montarsi, F. et al. (2019): The invasive mosquito *Aedes japonicus japonicus* is spreading in northeastern Italy. *Parasites & Vectors*, 12 (1), S. 1 - 8.
- ◆ Mortelmans, J., Casteels, H., Beliën, T. (2012): *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A pest species new to Belgium. *Belg. J. Zool.*, 142 (2), S. 143 - 146.
- Müller, R. (2017): Die Asiatische Buschmücke *Aedes japonicus japonicus* in Deutschland. *Zentralblatt für Arbeitsmedizin, Arbeitsschutz und Ergonomie*, 67 (4), S. 217 - 220.

- ◆ Nedvěd, O., Lavy, D., Verhoeff, H.A. (1998): Modelling the time - temperature relationship in cold injury and effect of high-temperature interruptions on survival in a chill-sensitive collembolan. *Functional Ecology* , 12, S. 816 - 824.
- Nietschke, B.S., Magarey, R.D., Borchert, D.M. et al. (2007). A developmental database to support insect phenology models. *Crop Protection*, 26 (9), S. 1444 - 1448.
- + Nihei, N. et al. (2014): Geospatial analysis of invasion of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: competition with *Aedes japonicus japonicus* in its northern limit area in Japan. *Geospatial Health*, S. 417 - 427.
- Nordey, T. et al. (2014): Model-assisted analysis of spatial and temporal variations in fruit temperature and transpiration highlighting the role of fruit development. *Plos One*, 9 (3), S. 1 - 12.
- + Nyamukondiwa, C. et al. (2011): Basal cold but not heat tolerance constrains plasticity among *Drosophila* species (Diptera: Drosophilidae). *J. Evol. Biol.*, 24, S. 1927 - 1938.
- + Ohtsu T., Kimura M. T., Katagiri C. (1998): How *Drosophila* species acquire cold tolerance. *Eur. J. Biochem.*, 252, S. 608 - 611.
- + Olazcuaga, L., et al. (2019): Oviposition preference and larval performance of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), spotted-wing *Drosophila*: effects of fruit identity and composition. *Environmental entomology*, 48.4, S. 867 - 881.
- ◆ Oliver, J., Howard, J.J. (2005): Fecundity of naturally blood-fed *Ochlerotatus japonicus*. *Journal of Medical Entomology*, 42, S. 254 - 259.
- ◆ Orengo, D.J., Puerma, E., Aguadé, M. (2015): Interplay between *Drosophila suzukii* and native *Drosophila* species in the Mediterranean area. *Dros. Inf. Serv.*, 98 , S. 37 - 39.
- ◆ Orhan, A. et al. (2016): First record of the invasive vinegar fly *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) from eastern Turkey. *Turk. J. Zool.*, 40, S. 290 - 293.
- + Ørsted, I.V., Ørsted, M. (2019): Species distribution models of the Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*, Diptera: Drosophilidae) in its native and invasive range reveal an ecological niche shift. *J. Appl. Ecol.*, 56, S. 423 - 435.
- + Ørsted, M. et al. (2021): Global analysis of the seasonal abundance of the invasive pest *Drosophila suzukii* reveal temperature extremes determine population activity potential. *Pest Management Science*, 77 (10), S. 4555 - 4563.
- + Overgaard, J., Kristensen, T.N., Mitchell, K.A., Hoffmann, A.A. (2011): Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species: does phenotypic plasticity increase with latitude? *Am. Nat.*, 178, S. 80 - 96.
- ◆ Paaijmans et al. (2013): Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 19, S. 2373 - 2380.
- ◆ Panel, A. et al. (2018): Overwintered *Drosophila suzukii* are the main source for infestations of the first fruit crops of the season. *Insects*, 9 (4), S. 145 - 163.

- + Panel, A. et al. (2020): Seasonal morphotypes of *Drosophila suzukii* differ in key life-history traits during and after a prolonged period of cold exposure. *Ecology and Evolution*, 10 (17), S. 9085 - 9099.
- + Panel, A. (2021): Seasonal biology of *drosophila suzukii*. Genetic and phenotypic variation in the Netherlands. PhD Thesis, University of Groningen, 2021.
- Pansa, M.G. et al. (2011): First record of *Drosophila suzukii* in Piedmont. *Protezione delle Colture*, No. 2, S. 108.
- ◆ Parchami-Araghi, M., Gilasian E., Keyhanian, A.A. (2015): Spotted Wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Dip.: Drosophilidae), an invasive fruit pest new to the Middle East and Iran. *Dros. Inf. Serv.*, 98, S. 59 - 60.
- ◆ Paula, M.A., Lopes, P.H.S., Tidon, R. (2014): First record of *Drosophila suzukii* in the brazilian savanna. *Drosophila Information Service*, 9797, S. 113 - 115.
- Park, S. (2011): Spotted wing *drosophila* Degree-Day Model (*Drosophila suzukii*). Washington State University, (September), S. 1 - 4.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. (2003): Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, S. 361 - 371.
- + Pelton, E. et al. (2016): Earlier activity of *Drosophila suzukii* in high woodland landscapes but relative abundance is unaffected. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 725 - 733.
- ◆ + Pelton, E., Gratton, C., Guédot, C. (2017): Susceptibility of cold hardy grapes to *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Applied Entomology*, 141 (8), S. 644 - 652.
- Pelton, E. L. et al. (1999): *Aedes* (Finlaya) japonicus japonicus, a new introduction into the United States. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 15 (2), S. 238 - 241.
- Pfitzner, W.P. et al. (2018): First record and morphological characterization of an established population of *Aedes* (*Hulecoeteomyia*) *koreicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasites & Vectors*, 11 (1), S. 1 - 10.
- ◆ Plantamp, C. et al. (2016): All or nothing: Survival, reproduction and oxidative balance in Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in response to cold. *Journal of Insect Physiology*, 89, S. 28 - 36.
- Potter, K. A., Woods H., Pincebourde S. (2013): Microclimatic challenges on global change biology. *Glob Change Biol*, 19 (10), S. 2932 - 2939.
- ◆ Poyet, M. et al. (2015): The wide potential trophic niche of the asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: The key of its invasion success in temperate Europe, *Plos One*, 10 (11), S. 1 - 26.
- + Ransberry, V.E., MacMillan, H.A., Sinclair, B.J. (2011): The Relationship between Chill-Coma Onset and Recovery at the Extremes of the Thermal Window of *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84 (6), S. 553 - 559.

- + Rendon, D. et al. (2018a): Interactions among morphotype, nutrition and temperature impact fitness of an invasive fly. *Ecology and Evolution*, 9, S. 2615 - 2628.
 - ◆ Rendon, D. et al. (2018b): Survival and fecundity parameters of two *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) morphs on variable diet under suboptimal temperatures. *J. Insect Sci.*, 18 (6), S. 8.
 - ◆ Rendon, D. et al (2020): Mulching as a cultural control strategy for *Drosophila suzukii* in blueberry. *Pest management science*, 76 (1), S. 55 - 66.
- Reuss, F. et al. (2020): Knowledge on exotic mosquitoes in Germany and public acceptance and effectiveness of BTI and two self-prepared insecticides against *Aedes japonicus japonicus*. *Scientific reports*, 10 (1), S. 1 - 14.
- ◆ Reuss, F. et al. (2018): Thermal experiments with the Asian bush mosquito (*Aedes japonicus japonicus*) (Diptera: Culicidae) and implications for its distribution in Germany. *Parasites & Vectors*, 11 (81), S. 1 - 10.
 - + Reuss, F., Kuch, U., Pfenninger, M., Müller, R. (in prep.): Anti-oviposition effect and temperature-dependent larvicidal activity of plant essential oils against the Asian bush mosquito, *Aedes japonicus japonicus*.
 - + Revadi S. et al. (2015): Sexual Behavior of *Drosophila suzukii*. *Insects* (2015), 6, S. 183 - 196.
 - ◆ Rezende, E.L., Castañeda, L.E., Santos, M. (2014): Tolerance landscapes in thermal ecology. *Functional Ecology*, 28 (4), S. 799 - 809.
 - + Rice, K.B. et al. (2016): Behavioral responses of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to visual stimuli under laboratory, semifield and field conditions. *Environmental Entomology*, 45 (6), S. 1480 - 1488.
 - ◆ Rossi-Stacconi, M.V. (2016): Multiple lines of evidence for reproductive winter diapause in the invasive pest *Drosophila suzukii*: useful clues for control strategies. *J. Pest. Sci.*, 89, S. 689 - 700.
 - ◆ Rota-Stabelli, O., Blaxter, M., Anfora, G. (2013): *Drosophila suzukii*. *Current Biology*, 23 (1), R8 - R9.
 - ◆ Ryan, G.D. et al. (2016): Thermal tolerances of the spotted-wing *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.*, 109, S. 746 - 752.
 - + Salminen T. S., Vesala, L., Hoikkala, A. (2012): Photoperiodic regulation of life-history traits before and after eclosion: egg-to-adult development time, juvenile body mass and reproductive diapause in *Drosophila montana*. *J. Insect. Physiol.*, 58, S. 1541 - 1547.
 - + Sánchez-Ramos, I., Fernández C.E., González-Núñez, M. (2019): Comparative analysis of thermal performance models describing the effect of temperature on the preimaginal development of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 92 (2), S. 523 - 541.
 - ◆ Santadino, M.V. et al. (2015): Primer registro de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) asociado al cultivo de arándanos (*Vaccinium* spp.) de Argentina. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 74 (3-4), S. 183 - 185.

- + Santoiemma, G. et al. (2018): Habitat preference of *Drosophila suzukii* across heterogeneous landscapes. *Journal of Pest Science*, 92, S. 485 - 494.
- Santoiemma, G. et al. (2018): Semi-natural habitats boost *Drosophila suzukii* populations and crop damage in sweet cherry. *Agriculture, ecosystems & environment*, 257, S. 152 - 158.
- Santos Geisler, F.C. et al. (2015): Primeiro registro de *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) para o estado do Parná, Brasil e de novos hospedeiros. *Revista de Ciências Ambientais Canoas*, 99, S. 126 - 129.
- ◆ Sardelis, M.R., Turell, M.J. (2001): *Ochlerotatus japonicus japonicus* in Frederick County, Maryland: discovery, distribution and vector competence for West Nile virus. *J. Am. Mosq. Control. Assoc.*, 17, S. 137 - 141.
- ◆ Sáringer-Kenyeres, M., Kenyeres, Z. (2019): A case study on phenology and colonisation of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera: Culicidae). *Natura Somogyiensis*, 33, S. 81 - 86.
- ◆ Schaffner, F., Ries, C. (2019): First evidence and distribution of the invasive alien mosquito *Aedes japonicus* (Theobald, 1901) in Luxembourg., *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 121, S. 169 - 183.
- ◆ Schaffner, F. et al. (2009): The invasive mosquito *Aedes japonicus* in central Europe. *Med. Vet. Entomol.*, 23, S. 448 - 451.
- Schaffner, F., Chouin, S., Guilloteau, J. (2003): First record of *Ochlerotatus* (Finlaya) *japonicus japonicus* (Theobald 1901) in metropolitan France. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 19 (1), S. 1 - 5.
- ◆ Schneider, K. (2011): Breeding of *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) 80 km north of its known range in southern Germany. *European Mosquito Bulletin*, 29, S. 129 - 132.
- Schoener, E. et al. (2018): Monitoring of alien mosquitoes of the genus *Aedes* (Diptera: Culicidae) in Austria. *Parasitology Research*, 118, S. 1633 – 1638.
- ◆ Scott, J.J. (2003): The ecology of the exotic mosquito *Ochlerotatus* (Finlaya) *japonicus japonicus* (Theobald 1901) (Diptera: Culicidae) and an examination of its role in the West Nile virus cycle in New Jersey [Ph.D.dissertation]. Rutgers University, New Brunswick, N. J.
- ◆ Scott, J.J., Crans, W.J. (2003): Expanded polystyrene (EPS) floats for surveillance of *Ochlerotatus japonicus*. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 19 (4), S. 376 - 381.
- Seidel, B. (2016): First record of the Asian bush mosquito, *Aedes japonicus japonicus*, in Italy: invasion from an established Austrian population. *Parasites & Vectors*, 9, S. 284.
- Seidel, B. (2016): Spread of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) in Austria, 2011 - 2015, and first records of the subspecies for Hungary, 2012, and the principality of Lichtenstein, 2015. *Parasites & Vectors*, 9 (1), S. 356.

- + Sejerkilde, M., Sørensen, J.G., Loeschcke, V. (2003): Effects of cold- and heat hardening on thermal resistance in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 49, S. 719 - 726.
 - ◆ Seljak, G. (2011): Spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii* (Matsumura), a new pest of berry-fruits in Slovenia. *Sad*, 22 (3), S. 3 - 5.
 - ◆ Shaw, B. et al. (2019): Implications of sub-lethal rates of insecticides and daily time of application on *Drosophila suzukii* lifecycle. *Crop Protection*, 121, S. 182 - 194.
 - ◆ Shearer, P.W. et al. (2016): Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *BMC Ecology*, 16 (1), S. 11.
 - ◆ Smitz, N. et al. (2021): Population genetic structure of the Asian bush mosquito, *Aedes japonicus* (Diptera, Culicidae), in Belgium suggests multiple introductions. *Parasites & Vectors*, 14, 179.
- Sola, M. (2016): Population dynamics, non-crop hosts and fruit susceptibility of *Drosophila suzukii* in Northeast Spain, *J. Pest Sci.*, 89, S. 713 - 723.
- Steinbrink, A. et al. (2019): *Aedes koreicus* - a new member of the genus *Aedes* establishing in Germany? *Parasitology research*, 118 (3), S. 1073 - 1076.
- ◆ Stephens, A.R., Asplen, M.K., Hutchison, W.D. & Venette, R.C. (2015): Cold hardiness of winter-acclimated *Drosophila suzukii* (Diptera:Drosophilidae) Adults, *Physiological Ecology*, 44 (March), S. 1619 - 1626.
- Stockton, D.G., Wallingford, A.K., Loeb, G.M. (2018): Phenotypic plasticity promotes overwintering survival in a globally invasive crop pest, *Drosophila suzukii*. *Insects*, 9 (3), S. 105.
- Stockton, D.G. et al (2019): Interactions between biotic and abiotic factors affect survival in overwintering *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), *Environmental Entomology*, 48 (2), S. 454 - 464.
- ◆ Stockton, D.G., Brown, R., Loeb, G.M. (2019): Not berry hungry? Discovering the hidden food sources of a small fruit specialist *Drosophila suzukii*. *Ecological Entomology*, 44 (6), S. 810 - 822.
- Strandberg, G. et al. (2015): Cordex scenarios for europe from the rossby centre regional climate model rca4. Tech. Rep. 116, Climate research Rossby Centre.
- Stroo, A., Ibañez-Justicia, A., Braks, M. (2018): Towards a policy decision on *Aedes japonicus*: Risk assessment of *Aedes japonicus* in the Netherlands. National Institute for Public Health and the Environment. *RIVM Letter report* 2018-0091.
- Süss, L., Costanzi, M. (2010): Presence of *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera Drosophilidae) in Liguria (Italy). *Journal of Entomological and Acarological Research*, 42 (3), S. 185 - 188.
- Swoboda-Bhattarai, K.A., McPhie, D.R., Burrack, H. (2017): Reproductive Status of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Females Influences Attraction to Fermentation-Based Baits and Ripe Fruit. University of Nebraska - Lincoln, *Faculty Publications: Department of Entomology*, 745.

- ◆ Swoboda-Bhattarai, K.A., Burrack, H. (2021): Diurnal and Seasonal Activity Patterns of Drosophilid Species (Diptera: Drosophilidae) Present in Blackberry Agroecosystems With a Focus on Spotted-Wing Drosophila. *Environmental Entomology*, 49 (2), S. 277 - 287.
- ◆ Takashima, I., Rosen, L. (1989): Horizontal and vertical transmission of Japanese encephalitis virus by *Aedes japonicus*. *J Med Entomol*, 26 (5), S. 454 - 458.
- Tait, G. et al. (2018): Large-scale spatial dynamics of *Drosophila suzukii* in Trentino, Italy. *Journal of Pest Science*, 91 (4), S. 1213 - 1224.
- Tait, G. et al. (2021): *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A Decade of Research Towards a Sustainable Integrated Pest Management Program. *Journal of Economic Entomology*, 114 (5), S. 1950 - 1974.
- ◆ Tanaka, K., Mizusawa, K., Saugstad, E.S. (1979): A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae). Army Medical Lab Pacific Apo San Francisco 96343.
- Taspo Online (2016): Notfallzulassungen gegen Kirschessigfliege, online: <http://taspo.de/pflanzenschutz/notfallzulassungen-gegen-kirschessigfliege> (abgerufen am 16.09.2016).
- ◆ Taylor, K.E., Stouffer, R.J. und Meehl, G.A. (2012): An Overview of CMIP5 and the Experiment Design, *Bull. Met. Am. Soc.*, 93, S. 485 - 498.
- ◆ Thistlewood, H.M.A. et al. (2018): Spatial analysis of seasonal dynamics and overwintering of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in the Okanagan-Columbia basin, 2010–2014, *Environmental Entomology*, 47 (2), S. 221 - 232.
- + Thomas, S.M. et al. (2012): Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasites & Vectors*, 5 (1), S. 100 - 107.
- + Thomas, X.W. et al. (2016): Population dynamics and ecology of *Drosophila suzukii* in Central California. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 701 - 712.
- ◆ Thrasher, B. et al. (2012): Bias correcting climate model simulated daily temperature extremes with quantile mapping. *Hydrology and Earth System Sciences*, 16 (9), S. 3309 - 3314.
- ◆ Tiffany, L.A., McRobert, S.P. (2013): Population survey of *Drosophila* species in the Philadelphia area, Pennsylvania, U.S.A, *Dros. Inf. Serv.*, 96, S. 179 - 180.
- ◆ Tochen, S. et al. (2014): Temperature-related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on Cherry and Blueberry, *Physiological Ecology*, 43 (2), S. 501 - 510.
- + Tochen, S. et al. (2016): Humidity affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberry. *Journal of Applied Entomology*, 140 (1–2), S. 47 - 57.
- + Tonina, L., Mori, N., Giomi, F., Battisti, A. (2016): Development of *Drosophila suzukii* at low temperatures in mountain areas. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 667 - 678.

- Tonina, L. et al. (2018): Spillover of *Drosophila suzukii* between noncrop and crop areas implications for pest management. *Agricultural and Forest Entomology*, 20 (4), S. 575 - 581.
- ◆ Toxopeus, J. et al. (2016): Reproductive arrest and stress resistance in winter-acclimated *Drosophila suzukii*. *Journal of Insect Physiology*, 89, S. 37 - 51.
- Traidl-Hoffmann, C., Trippel, K. (2021): Überhitzt. Die Folgen des Klimawandels für unsere Gesundheit. Berlin 2021.
- ◆ Tran, K., Hutchison, W. D., Asplen, M.K. (2020): Morphometric criteria to differentiate *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) seasonal morphs. *Plos One* 15 (2): e0228780. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228780>.
- ◆ Turell, M.J. et al. (2005): An update on the potential of north American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit West Nile Virus. *Journal of Medical Entomology*, 42, S. 57 - 62.
- ◆ Uchino, K. (2005): Distribution and seasonal occurrence of cherry drosophila *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) injurious to blueberry in Chiba Prefecture. *Annual Report of the Kanto-Tosan Plant Protection Society*, 52, S. 95 - 97.
- Urbaneja-Bernat, P. et al. (2020): Noncrop habitats serve as a potential source of spottedwing drosophila Diptera Drosophilidae to adjacent cultivated highbush blueberries Ericaceae. *The Canadian Entomologist*, 152, S. 474 - 489.
- ◆ van der Linde, K., Yassin, A. (2010): The fruit fly formerly known as *Drosophila*. *New Scientist*. www.newscientist.com/article/mg20627656.200-the-fruit-fly-formerly-known-as-drosophila (abgerufen am 23.10.2016).
- Vacas, S. et al (2019): Survey on *Drosophila suzukii* natural shortterm dispersal capacities using the mark-release-recapture technique. *Insects*, 10, S. 268 - 279.
- ◆ Vasseur, D.A. et al. (2014): Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1779): 20132612.
- + Verhulst, N. O. et al. (2020): Thermal preferences of subtropical *Aedes aegypti* and temperate *Ae. japonicus* mosquitoes. *Journal of Thermal Biology*, 91: 102637.
- Vilela, C.R. und Mori, L. (2014): The invasive spotted-wing *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) has been found in the city of São Paulo (Brazil). *Revista Brasileira de Entomologia*, 58 (4), S. 371 - 375.
- + Veronesi, E. et al. (2020): Assessing the role of two populations of *Aedes japonicus japonicus* for Zika virus transmission under a constant and a fluctuating temperature regime. *Parasites & Vectors*, 13 (1), S. 479ff.
- ◆ Versteirt, V. et al. (2009): Introduction and Establishment of the Exotic Mosquito Species *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Belgium. *Journal of Medical Entomology*, 46 (6), S. 1464 - 1467.
- Vogt, H. et al. (2012): *Drosophila suzukii*: eine neue Bedrohung für den europäischen Obst- und Weinbau. *Journal für Kulturpflanzen*, 64 (2), S. 68 - 71.

- Vogt, H. (2013): Die Kirschessigfliege *Drosophila suzukii* (Matsumura 1931). Julius Kühn Institut, *Informationsblatt des JKI*, 2.
- ◆ Vogt, H., Köppler, K. (2014): Bericht über das 2. Treffen der Arbeitsgruppe Kirschessigfliege. *Journal für Kulturpflanzen*, 66, S. 110 - 112.
 - + Wagner, S., Guidi, V., Torgerson, P.R., Mathis, A., Schaffner, F. (2018): Diversity and seasonal abundances of mosquitoes at potential arboviral transmission sites in two different climate zones in Switzerland. *Medical and Veterinary Entomology*, 32 (2), S. 175 - 185.
 - ◆ Wallingford, A.K., Loeb, G. (2016): Developmental Acclimation of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and its Effect on Diapause and Winter Stress Tolerance, *Environmental Entomology*, 45 (5), S. 1081 - 1089.
 - ◆ Wallingford, A.K., Lee, J.C., Loeb, G.M. (2016): The influence of temperature and photoperiod on the reproductive diapause and cold tolerance of spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 159 (3), S. 327 - 337.
 - ◆ Walsh, D.B. et al. (2011): *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2 (1), G1 - G7.
- Walther, D., Kampen, H. (2017): The citizen science project 'Mueckenatlas' helps monitor the distribution and spread of invasive mosquito species in Germany. *Journal of medical entomology*, 54 (7), S. 1790 - 1794.
- ◆ Wang, J. et al. (2021): Reconciling global mean and regional sea level change in projections and observations. *Nature Communications*, February, 12th 2021.
- Wang, X.G. et al. (2016): Population dynamics and ecology of *Drosophila suzukii* in Central California. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 701 - 712.
- Weber, R.W.S., Kockerols, M. (2016): Die Kirschessigfliege im Steinobst an der Niederrhein 2016. *Mitteilungen des Obstbauversuchsrings des Alten Landes*, 71, S. 303 - 307.
- Weinbauinstitut, Staatliches (WBI) (2018): *Drosophila suzukii* im Weinbau. Empfehlungen 2018. Staatliches Weinbauinstitut, Freiburg i. Br., 2018.
- Weißinger, L. et al. (2019): Influences of blackberry margins on population dynamics of *Drosophila suzukii* and grape infestation in adjacent vineyards. *Journal of Appl. Entomol.*, 143 (8), S. 802 - 812.
- Werner, D. et al. (2012): Two invasive mosquito species, *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus*, trapped in south-west Germany, July to August 2011. *Euro Surveillance: Bulletin Européen Sur Les Maladies Transmissibles*, 17 (4), S. 1 - 4.
- ◆ Werner, D., Kampen, H. (2013): The further spread of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera, Culicidae) towards northern Germany. *Parasitol. Res.*, 112 (10), S. 3665 - 3668.
- Werner, D., Zielke, D. E., Kampen, H.. (2016): First record of *Aedes koreicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology research*, 115 (3), S. 1331 - 1334.

- Werner, D. et al. (2014): The citizen science project 'Mückenatlas' supports mosquito (Diptera, Culicidae) monitoring in Germany. *Proceedings of the 8th International Conference on Urban Pests*, 20-23 July 2014, Zurich, Switzerland 2014, S. 119 - 124
- + Wichura A., Weier, U. (2018): Befallsbeobachtungen der Kirschessigfliege in Niedersachsen 2015 bis 2017. *Mitt. OVR* 73 ·07/2018, S. 240 - 246.
- + Wieser, A. et al. (2019): Modelling seasonal dynamics, population stability, and pest control in *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae). *Parasites & Vectors*, 12 (1), S. 42.
- ◆ Wilkerson, R.C. et al. (2015): Making mosquito taxonomy useful: a stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. *Plos one* 10.7): e0133602.
- ◆ Williges, E. et al. (2008): Laboratory colonisation of *Aedes japonicus japonicus*. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 24 (4), S. 591 - 593.
- ◆ Wiman, N.G. et al. (2016): *Drosophila suzukii* population response to environment and management strategies. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 653 - 665.
- + Wiman, N.G. et al. (2014): Integrating temperature-dependent life table data into a matrix projection model for *drosophila suzukii* population estimation. *Plos One*, 9 (9), S. 1 - 14.
- + Winkler, A. et al. (2020): A review on temperature and humidity effects on *Drosophila suzukii* population dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, 22, S. 179 - 192.
- + Winkler, A. et al. (2021): Estimating temperature effects on *Drosophila suzukii* life cycle parameters. *Agricultural and Forest Entomology*, 23 (3), S. 361 - 377.
- ◆ Woltz, J.M., Lee, J.C. (2017): Pupation behavior and larval and pupal biocontrol of *Drosophila suzukii* in the field. *Biological Control*, 110, S. 62 - 69.
- ◆ Wong, J.S. et al. (2018): Physiological status of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) affects their response to attractive odours. *J. Appl. Entomol.*, 20, S. 113 - 121.
- + Wong, J.S. et al. (2018): *Drosophila suzukii* flight performance reduced by starvation but not affected by humidity. *Journal of Pest Science*, 91 (4), S. 1269 - 1278.
- + Yamashita, W.M.S., Das, S.S., Chapiro, G. (2018): Numerical modeling of mosquito population dynamics of *Aedes aegypti*, *Parasites & Vectors*, 11 (1), S. 1 - 14.
- Zealand, N. (n.d.): *Aedes albopictus* - Factsheet for experts. Download von: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/mosquito-factsheets/aedes-albopictus> (abgerufen am 07.07.2020).
- Zeller, H.G., Schuffenecker, I. (2004): West Nile Virus: An overview of its spread in Europe and the Mediterranean Basin in contrast to its spread in the Americas. – *European Journal of Clinical Microbiology and Infectious Diseases*. 23 (3), S. 147 - 156.
- ◆ Zerulla, F.N. (2018): Overwintering and reproduction biology of *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae). Dissertation Universität Höhenheim.

- + Zerulla, F.N., Augel, C., Zebitz, C.P.W. (2017): Oviposition activity of *Drosophila suzukii* as mediated by ambient and fruit temperature. *Plos One*, 12 (11), S. 1 - 12.
 - ◆ Zhai, Y. et al. (2016): Adult reproductive diapause in *Drosophila suzukii* females. *Journal of Pest Science*, 89 (3), S. 679 - 688.
- Zielke, D.E. et al. (2014): Unexpected patterns of admixture in German populations of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) underscore the importance of human intervention. *Plos One*, 9 (7).
- Zielke, D.E. et al. (2015): Recently discovered *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) populations in The Netherlands and northern Germany resulted from a new introduction event and from a split from an existing population. *Parasites & Vectors*, 8 (1), S. 40.
- ◆ Zielke, D.E., Walther, D., Kampen, H. (2016): Newly discovered population of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Upper Bavaria, Germany, and Salzburg, Austria, is closely related to the Austrian/Slovenian bush mosquito population. *Parasites & Vectors*, 9 (1), S. 163.

Anhang

- Abbildungen und Karten