Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Freising-Weihenstephan 1990) Band 20
1991

Möglichkeiten zur Kontrolle der Ausbreitung von Schadinsekten mittels einer räumlichen Barriere - ein Modell

Ralf Marsula und Christian Wissel

Synopsis

A model is introduced which determines the dynamics of a pest population subjected to control by the sterile insect technique (SIT). Random spreading of the population is described by diffusion. The model is used to investigate the conditions for the successful control by a barrier. This is a finite strip in which sterile insects are released in order to prevent an invasion of pest species into the region behind the strip. The model determines the conditions for the population not to penetrate this barrier. The optimization with respect to the costs of a barrier is discussed.

biological pest control, barrier, sterile insect technique, random spreading, optimization

1. Einleitung

Die folgende Diskussion stützt sich auf das historisch sowie aktuell wichtige Beispiel der Bekämpfung der Schraubenwurmfliege (*Cochliomyia hominivorax*). Cochliomyia (oder in den USA auch screw worm bzw. screw worm fly) gehört zu den Calliphoridae, also den Aasfliegen bzw. Fleischfliegen, die parasitisch leben. Hier speziell parasitiert die Larve in Wunden von Nutztieren (z. B. Rindern, Schafen, Ziegen usw.). Die ökonomische Dimension ist gewaltig. So bezifferte sich der finanzielle Schaden der Viehwirtschaft in den USA allein 1955 auf rund 100 Millionen Dollar.
Das sollte sich ändern mit dem Projekt zur Bekämpfung der Schraubenwurmfliege. Dabei nutzt man die sog. **sterile insect technique** (Abk. SIT). Das Funktionsprinzip der Methode ist durch die Verwendung von sexuell aktiven, aber sterilen Insekten charakterisiert, die sich durch radioaktive Strahlen oder Chemikalien erzeugen lassen. Paart sich nun ein steriles Männchen mit einem nicht sterilen Weibchen, so resultiert zwar die normale Zahl von Eiern, aber es schlüpfen keine Larven. Wird eine solche Strategie über mehrere Generationen konsequent wiederholt, läßt sich eventuell eine Schadpopulation lokal eliminieren.
Mit Hilfe dieser Technik wurde zunächst im Südosten der USA, später auch im Südwesten, die Population der Schraubenwurmfliege in kürzester Zeit total eliminiert. Um die jährliche Einwanderung von Mexiko in die USA, also von Süd nach Nord, zu stoppen, errichtete man an der Grenze USA-Mexiko eine Barriere aus sterilen Insekten. Das heißt, es fand statt einer üblichen flächendeckenden Bekämpfung eine solche nur in einem Streifen statt. Eine Barriere wirkt praktisch wie ein Riegel, um die Immigration von Schadinsekten in eine Zone, die frei von solchen ist, zu verhindern.
Seit 1977 versucht man, die zwischen Mexiko und USA etablierte Barriere kontinuierlich nach Süden zu schieben. Ein Blick auf die Karte zeigt, daß dabei die Sperrzone, d. h. die Strecke von der Ostküste zur Westküste in Mittelamerika, kleiner und kleiner wird. Die Idealzone für eine Barriere liegt in Panama südlich des Panamakanals. Sofern die politischen Verhältnisse es zulassen, hofft man in den nächsten Jahren diesen Punkt zu erreichen (siehe WENDELL SNOW & al. 1985).
Es handelt sich offensichtlich um eine großräumige bis kontinentale Operation, die eine neue Qualität in der biologischen Schädlingsbekämpfung repräsentiert und auch für den theoretischen Ökologen eine Reihe von Fragen liefert. Die zentrale Fragestellung, die im folgenden diskutiert wird und die bisher noch nicht in ihrer Substanz in der Literatur erfaßt ist, lautet: Wie können Barrieren Schädlingspopulationen kontrollieren? Sie beinhaltet insbesondere den Aspekt,

unter welchen biologischen Bedingungen eine Barriere funktioniert und wann sie scheitern muß. Bisher konnte man sich, um eine Hilfestellung für die Praxis zu erlangen, nur auf Publikationen stützen, die die mathematische Diskussion einer flächendeckenden Bekämpfung zum Inhalt hatten. Eine solche Bekämpfung im ganzen Areal weicht aber in ihren Eigenschaften von einer Bekämpfung mittels Barrieren ab. Aus diesem Grund wird noch ein kurzer Vergleich zwischen beiden Alternativen erfolgen.

2. Das Modell

Unsere zentrale Fragestellung läßt sich mit Hilfe eines Modells klären. Der erste von drei Schritten bei der Konstruktion eines solchen führt auf ein Modell ohne sterile Insekten, unser Grundmodell, das für das weitere Modellieren nötig ist. Konkret geht die mathematische Formulierung von einem Larval- und einem Imaginalstadium, mit n_t Larven und N_t Imagines, im Zeitabschnitt t, aus. Das heißt, es liegt die Annahme von nicht überlappenden Generationen zugrunde, die in der Regel für Insektenpopulationen eine adäquate Beschreibung liefert. Die Gleichungen (1) und (2) setzen nun das Larval- und das Imaginalstadium auf eine plausible Weise in Beziehung.

$$n_t = F\,N_t \tag{1}$$
$$N_{t+1} = d(n_t)\,n_t \tag{2}$$

Dabei steht die Konstante F für die Fertilität, d. h. für das Produkt der mittleren Zahl von Eiern pro Individuum, mit der Wahrscheinlichkeit, daß aus einem Ei eine Larve wird. Die Funktion $d(n_t)$ charakterisiert die Wahrscheinlichkeit, daß aus einer Larve eine Imago wird und hängt von der Zahl der Indiviuen n_t ab, die in das Larvalstadium eintreten. $d(n_t)$ ist ein Ausdruck für eine Dichteregulation im Larvalstadium und erfordert ein Submodell für dieses Stadium, das Gleichung (3) liefert.

$$\frac{1}{n_t(r)}\,\frac{dn_t(r)}{dr} = -c_1(1+c_2 n_t(r)) \tag{3}$$

Die relative zeitliche Änderung der Zahl der Larven $n_t(\tau)$ im Larvalstadium (linke Seite der Gleichung) ist, gemäß Gleichung (3), gegeben durch zwei Konstanten c_1 und c_2 (rechte Seite). τ steht hierbei für eine kontinuierliche Zeit, die zwischen zwei diskreten Zeitschritten t und t+1, von 0 bis T läuft. (Die Idee für diesen Ansatz geht auf POULSEN zurück (siehe dazu PROUT 1978).) Gleichung (3) läßt sich einerseits lesen als ein mathematisch besonders einfacher Ansatz bzw. auch als ein Fit an Daten, die für einige Insektenspezies vorliegen (siehe z. B. HASSEL 1975). Sie entspricht der logistischen Gleichung bei einem kontinuierlichen Populationswachstum. Die Wahrscheinlichkeit $d(n_t)$ resultiert dann aus der Lösung der Differentialgleichung (3) als Verhältnis der Zahl der Larven, die sich verpuppen, zu denen, die in das Larvalstadium eintreten.

$$d(n_t) = n_t(T)/n_t(0)$$

Aus den Gleichungen (1) bis (3) erhält man nach einfachen Umformungen das Grundmodell in Form der folgenden Populationsdynamik:

$$N_{t+1} = \frac{RN_t}{1+(R-1)\,\dfrac{N_t}{K}} \tag{4}$$

mit der Reproduktionsrate R und der Kapazität, also dem Gleichgewichtsniveau der Population, K. Natürlich lassen sich R und K als Funktionen der Konstanten c_1, c_2 und F ausdrücken. Da die mathematischen Details jedoch keine Rolle spielen, sind solche Ausdrücke hier nicht notiert. Als Zwischenbilanz läßt sich feststellen: Eine Populationsdynamik in Form von Gleichung (4) ist im wesentlichen das Resultat des Submodells Gleichung (3), also einer Dichteregulation, d. h. einer intraspezifischen Konkurrenz, im Larvalstadium. Gleichung (4) erfaßt nur sehr bedingt die Biologie der Schraubenwurmfliege und stützt sich auf eine Tradition von Modellen zum Projekt gegen *Cochliomyia hominivorax*, die alle jenseits einer realistischen Beschreibung liegen. Eine sol-

che scheint uns prinzipiell auch nicht möglich. Die folgenden Analysen zielen vielmehr auf das Formulieren von generellen Trends, die auch für andere Projekte relevant sein können.

Zweiter Schritt

Integriert man eine Bekämpfung mit Hilfe von sterilen Insekten in das Modell, ist zu berücksichtigen, daß nicht jede Paarung erfolgreich ist. Es schlüpfen nur dann Larven, falls sich ein Weibchen der Wildpopulation mit einem nicht sterilen, also fertilen Männchen paart. Die Wahrscheinlichkeit dafür wird offensichtlich beschrieben durch: $N_t/(N_t+S)$. S ist die Zahl der Sterilen. Man macht sich leicht klar, daß die Fertilität F, also die mittlere Zahl der Eier pro Individuum, hier zu ersetzen ist, durch das Produkt aus F mit $N_t/(N_t+S)$, also der Wahrscheinlichkeit, daß eine Paarung erfolgreich ist. Das führt nach kurzen Rechnungen auf das Modell:

$$N_{t+1} = \frac{RN_t \dfrac{N_t}{N_t+S}}{1+(R-1)\dfrac{N_t}{K}\;\dfrac{N_t}{N_t+S}} \qquad (5)$$

Dritter Schritt

Ein dritter und letzter Schritt liefert die Modellgleichung einer Schädlingsbekämpfung durch Barrieren. Eine solche Bekämpfung ist dabei im Sinne von Abb. 1 zu verstehen. Dargestellt ist eine Populationsfront, die sich von links nach rechts in eine Barriere aus sterilen Insekten (schraffiert) ausbreitet. Das Symbol x steht für den Ort. Bei x = 0 setzt die Barriere ein. Um von einer solchen sprechen zu können, sind immer zwei Zonen nötig. In der ersten (hier links) ist die Schadpopulation voll entwickelt. In der zweiten (rechts) liegen lebensfeindliche Verhältnisse vor. Aus Gründen der Schreibökonomie wird das Symbol N_t, hier und im folgenden, für die Populationsdichte, die jetzt vom Ort x abhängt, benutzt. Ebenso steht S für die konstante Dichte von Sterilen.

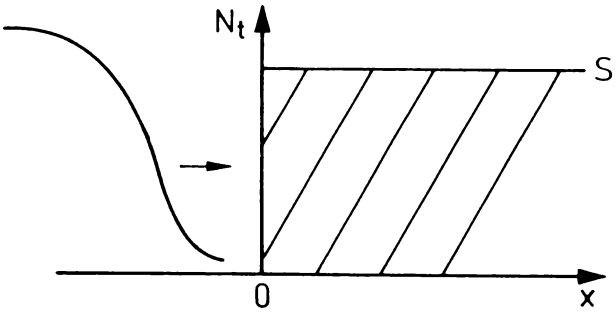

Abb. 1:
Funktionsprinzip einer Barriere: Dichte N_t der Schadpopulation gegen den Ort x. In der Barriere (x > 0) wird die Dichte S an sterilen Insekten ausgebracht.

Zur Formulierung einer Gleichung, für eine Schädlingsbekämpfung durch Barrieren, fehlt noch ein Modell für die Ausbreitung der Wildpopulation. Dabei legt man in der Regel die Idee einer zufälligen Bewegung zugrunde. Die Gültigkeit dieser Hypothese hängt ab von der räumlichen Skala auf die man sich bezieht. So bewegen sich Insekten auf kleiner räumlicher Skala natürlich gerichtet. Mittelt man aber über hinreichend große Bereiche, so erscheint die Bewegung auf großen Skalen, in vielen Fällen, ziellos und zufällig. Das führt (siehe dazu die Standardargumentation in der Literatur, z. B. WISSEL 1989) auf die zusätzliche Addition eines diffusionsähnlichen Terms zu Gleichung (5), so daß die Reaktions-Diffusionsgleichung (6)

$$N_{t+1} = \frac{RN_t \dfrac{N_t}{N_t + S}}{1 + (R-1)\dfrac{N_t}{K} \dfrac{N_t}{N_t + S}} + D \frac{d^2}{dx^2} N_t \qquad (6)$$

entsteht, mit der Diffusionskonstanten D als Maß für die Mobilität der Insekten. Diese Gleichung beschreibt den durch die obige Skizze dargestellten Sachverhalt und ist der Startpunkt einer detaillierten numerischen Untersuchung.

3. Numerische Resultate

Zunächst sollen dazu exemplarisch einige typische Iterationslösungen von Gleichung (6) betrachtet werden (siehe Abb. 2 bis 5). Dargestellt ist jeweils die zeitliche Entwicklung einer Populationsfront, ausgehend von einer Startverteilung, über dem Ort x. Bei x = 0 setzt die Barriere ein. Dabei sieht man in Abb. 2, wie sich eine anfängliche Populationsverteilung (Kurve ganz links) aufteilt, also quasi eine Stufenfunktion bildet, und sich dann entlang der x-Achse, von links nach rechts, mit konstanter Geschwindigkeit, in eine Barriere aus sterilen Insekten ausbreitet, um sich dort festzulaufen. Zwischen zwei Kurven liegen jeweils zehn Generationen.

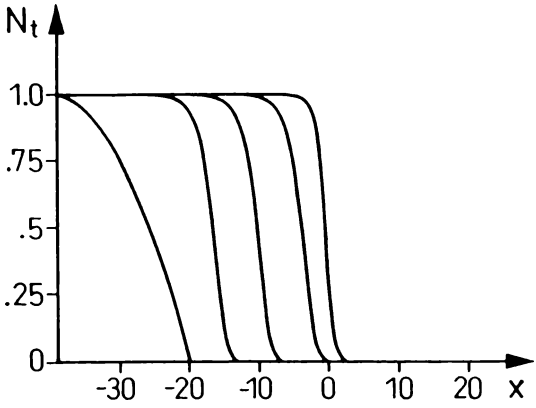

Abb. 2:
Räumliche Verteilung (Dichte) einer Insektenpopulation gegen den Ort x (in Einheiten von + √D, der Diffusionskonstanten), nach 0, 10, 20, usw. Generationen. Sie breitet sich also nach rechts in eine Barriere aus sterilen Insekten bei x > 0 aus. (S = 0,5 K, R = 2) Dabei ist die Wahl von R = 2 in keiner Weise biologisch einschränkend. Ein wachsender R-Wert läßt sich durch eine intensivere Bekämpfung, also ein wachsendes S, kompensieren, so daß sich das prinzipielle Verhalten in der Abbildung erkennen läßt.

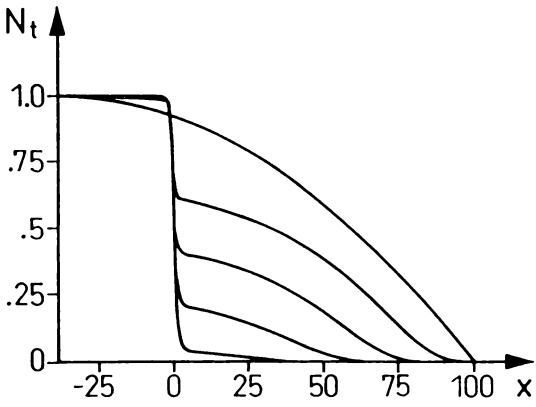

Abb. 3:
Räumliche Verteilung, wie in Abb. 2, nach 0, 2, 4, usw. Generationen. (S = 0,5 K und R = 2)

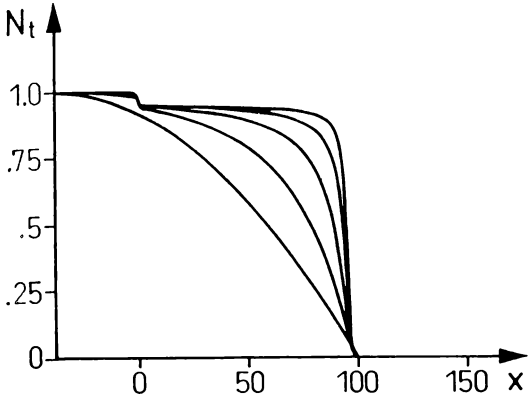

Abb. 4:
Räumliche Verteilung nach 0, 2, 4, usw. Generationen (von links nach rechts), bei S = 0,05 K und R = 2

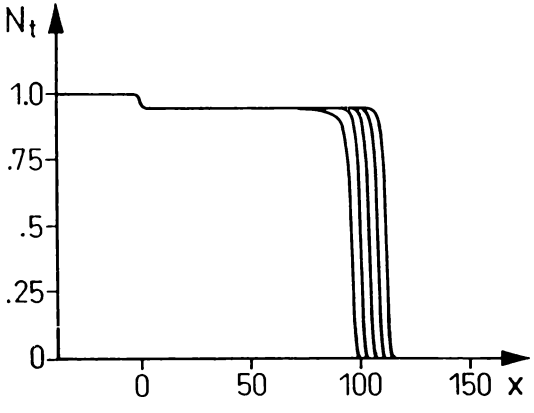

Abb. 5:
Räumliche Verteilung nach 10, 20, usw. Generationen (von links nach rechts), bei S = 0,05 K und R = 2

Der aktuelle Stand des Projektes zur Bekämpfung der Schraubenwurmfliege ist durch das Verschieben der Barriere, von Nord nach Süd, in Richtung Panamakanal charakterisiert. Das entspricht einer Situation, bei der sich schon Insekten in der Barriere befinden, entsprechend der Startverteilung in Abb. 3 (Kurve ganz rechts), bevor eine Bekämpfung wirksam wird. Gemäß Abb. 3 ist die Schadpopulation nach rund acht Generationen, für $x > 0$, praktisch eliminiert. Dies gilt für eine Intensität der Bekämpfung von S = 0,5 K.
Das Bild wird ein gänzlich anderes, falls man die Intensität, z. B. auf den Wert S = 0,05 K, reduziert. Dies zeigen die Abb. 4 und 5. Dort resultiert, nach acht Generationen, aus einer Startverteilung eine Stufenfunktion (Abb. 4), die im Verlauf der Zeit forminvariant, von links nach rechts, durch die Barriere driftet (Abb. 5). In diesem Fall scheitert die Bekämpfung. Die Barriere ist nicht in der Lage, die Schadpopulation zu kontrollieren.
Das Wissen um das Funktionieren bzw. Scheitern der Barriere ist kompakt in Abb. 6 dargestellt. Zunächst zu Kurve (1): Aufgetragen ist die Populationsdichte am linken Rand der Barriere, also dort wo sie einsetzt, über S/(R-1). Kurve (1) trennt zwei Zonen. Unterhalb von Kurve (1) funktioniert die Barriere. Oberhalb scheitert sie, d. h. eine Kontrolle der Schadpopulation ist nicht möglich. Um den Effekt zu illustrieren, sei die Wildpopulation, durch irgendwelche vorgeschalteten Maßnahmen, am linken Rand der Barriere, bereits auf das Niveau 0,4 K reduziert. Dann ist, um die Restpopulation zu kontrollieren, mindestens eine Intensität der Bekämpfung nötig, die dem Wert 0,17 K entspricht. Also: $S/(R-1) > 0{,}17$ K. Kurve (1) ist die Lösung unserer zentralen Frage nach dem Funktionieren bzw. Scheitern einer Barriere.

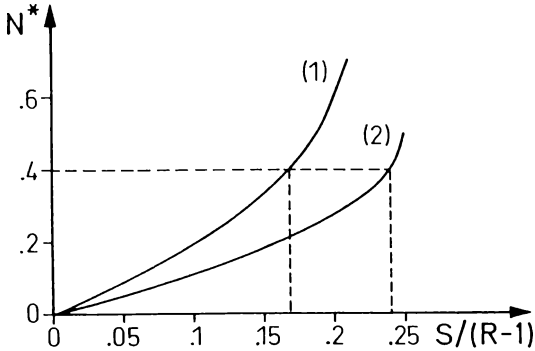

Abb. 6:
Vergleich einer flächendeckenden SIT Schädlingsbekämpfung (Kurve 2) mit einer Bekämpfung nur in einem Streifen [Barriere] (Kurve 1)
Kritische Dichte der Schadinsekten N^* am linken Rand der Barriere (Kurve 1), bzw. vor dem Einsetzen der flächendeckenden Bekämpfung (Kurve 2) gegen die Dichte S der sterilen Insekten (in Einheiten von R-1). Unterhalb der Kurven ist jeweils die Kontrolle der Schadpopulation möglich.

Einen Vergleich mit einer flächendeckenden Bekämpfung liefert Kurve (2). Dabei denke man z. B. an ein Feld, das mit Schädlingen belegt ist. Ausbreitungsprozesse sollen keine Rolle spielen. Im Gegensatz zur Barriere findet eine Bekämpfung räumlich homogen durch Aussetzen von sterilen Insekten statt. Für Kurve (2) hat die Ordinate, anders als für Kurve (1), die Bedeutung des Anfangswertes der Populationsdichte vor Beginn der flächendeckenden Bekämpfung. Kurve (2) trennt dann analog zu Kurve (1) zwei Zonen. Unterhalb von Kurve (2) ist die Schädlingsbekämpfung erfolgreich. Oberhalb ist eine Kontrolle der Schadpopulation nicht möglich. Wie im Zahlenbeispiel zu Kurve (1) sei, für eine flächendeckende Bekämpfung, die Wildpopulation auf dem Anfangsniveau 0,4 K. Dann ist zur Kontrolle der Population mindestens eine Intensität der Bekämpfung nötig, die dem Wert 0,24 K entspricht. Also: $S/(R-1) > 0{,}24$ K.
Obwohl eine flächendeckende Bekämpfung und eine Bekämpfung in einem Streifen (Barriere) nur bedingt vergleichbar sind, läßt sich das folgende Fazit ziehen: Es gibt Situationen, in denen eine Barriere funktioniert, und eine flächendeckende Bekämpfung mit der gleichen Intensität S im ganzen Areal die Schadpopulation nicht zu kontrollieren vermag. Das scheint auf den ersten Blick paradox, läßt sich aber wie folgt verstehen. Dazu mache man sich klar, daß eine Ausbreitung im Sinne einer Zufallsbewegung die Tendenz hat, ein Dichtegefälle auszugleichen. Größere Populationsdichten in Nachbarschaft zu kleineren Populationsdichten werden so praktisch verdünnt. Das heißt, der Prozeß der Ausbreitung unterstützt die Bekämpfungsmaßnahmen.

4. Optimierung einer Barriere

Ist der Aspekt des Funktionierens bzw. Scheiterns einer Barriere in seinen Konsequenzen verstanden, stellt sich sofort die Frage nach einer optimierten Barriere, im Sinne einer Kostenoptimierung. Also, gesucht ist eine Strategie für die Dosierung der sterilen Insekten S (evtl. kann S auch räumlich schwanken), so daß die finanziellen Kosten der Barriere so klein wie möglich sind. Dieses Problem geht von dem Faktum aus, daß falls eine Barriere funktioniert, sie noch lange nicht effektiv funktioniert. Wir setzen die finanziellen Kosten an, als Zahl der sterilen Insekten in der Barriere insgesamt. (Das heißt, daß, im Sinne der realen Produktionsverhältnisse, die Stückkosten konstant sind.)
Das folgende Zahlenbeispiel (s. Tab. 1) soll illustrieren, inwieweit die Intensität der Bekämpfung, also die Dichte von Sterilen S, die Kosten beeinflußt. Notiert ist die Dichte S (in Einheiten der Kapazität), die daraus resultierende Breite der Barriere B (in Einheiten von $\sqrt{D}$, der Diffusionskonstanten; siehe Gleichung (6)) und das Produkt $S \cdot B$, also die Kosten der Barriere. Wie Abb. 2 illustriert, fällt die Dichte der Schadpopulation an der Barriere steil ab und strebt für größere Werte des Ortes x schnell gegen Null. Am Ort $x = B$ hat sie den Wert $N = 0{,}0001$ K erreicht. Rechts davon ist die Populationsdichte so gering, daß eine effektive Reproduktion der Insekten ausgeschlossen scheint und deshalb für $x > B$ keine Bekämpfung mit sterilen Insekten mehr erfolgen muß. In diesem Falle gibt B also die Breite der Barriere an. Natürlich führt ein wachsendes S zu einem kleiner werdenden B. Trotzdem können die Kosten steigen. Wird die Dichte an Sterilen zu

klein, funktioniert die Barriere nicht, d. h. B wächst über alle Grenzen ($B \rightarrow \infty$).

Tab. 1: Breite B (in Einheiten von $\sqrt{D}$, der Diffusionskonstanten) und Kosten B·S einer Barriere für verschiedene Dichten S an sterilen Insekten.

S/K	B	Kosten
0,35	13,06	4,57
0,3	14,13	4,24
0,25	16,20	4,05
0,2	∞	∞

Wir möchten nun einen Vorschlag für eine kostenoptimierte Barriere formulieren, der für die Praxis relevant sein könnte. Dazu denke man sich eine Barriere in zwei parallele Streifen zerlegt. Der erste Streifen ist so dimensioniert, daß am rechten Rand (s. Abb. 7) die Schadpopulation auf ungefähr ein Prozent der Kapazität reduziert ist. Der zweite Streifen kontrolliert die Restpopulation. Unser Vorschlag sieht vor, in jedem Streifen eine andere Intensität der Bekämpfung zu wählen. Im ersten Streifen sollte die Dichte S in der Größenordnung von $0{,}25 \cdot K \cdot (R-1)$ liegen, wobei der Wert von S hier ruhig etwas schwanken darf, ohne daß die Kosten sensitiv reagieren. Hierdurch wird die Dichte der Schadpopulation N am rechten Rand des ersten und somit am linken Rand des zweiten Streifens bereits stark abgesenkt. Wie in Abb. 7 zu erkennen ist, reicht dann für den Streifen 2 eine sehr geringe Dichte S an sterilen Insekten, um die Restpopulation zu kontrollieren. Es zeigt sich, daß S im zweiten Streifen so klein wie möglich sein sollte. Das heißt auf einem Niveau, so daß die Restpopulation sich gerade noch kontrollieren läßt. Der Effekt einer solchen Strategie ist, daß die Kosten für eine Barriere mit zwei Streifen optimiert sind und, im Vergleich zur Bekämpfung mit nur einem Streifen, mindestens um einen Faktor 2,5, also auf 40 % reduziert sind. Natürlich lassen sich die Kosten durch eine verfeinerte Strategie (z. B. in Form von drei oder mehr Streifen) weiter senken. Der Effekt der Kostenreduktion ist dabei jedoch nicht mehr so groß. Ferner ist eine Barriere mit mehreren Streifen in der Praxis natürlich kaum zu realisieren.

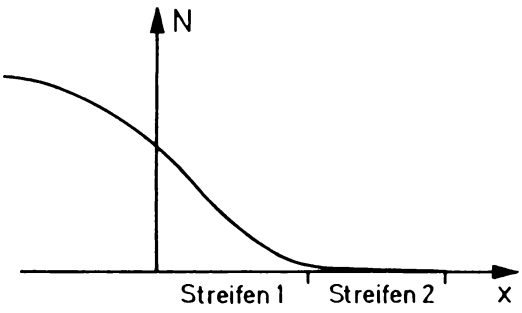

Abb. 7:
Skizze einer Barriere mit zwei Streifen verschiedener Dichte S an Sterilen. Aufgetragen ist die stationäre Verteilung der Populationsdichte N, also der Endzustand, über dem Ort x.

5. Fazit

Die obigen Resultate sind Konsequenzen von Gleichung (6), die Ergebnis eines Modells mit Imaginal- und Larvalstadium sowie intraspezifischer Konkurrenz im Larvalstadium, war. Es sind die Bedingungen für die erfolgreiche Kontrolle einer Schadpopulation mit einer Barriere aus sterilen Insekten bestimmt worden. In diesem Rahmen zeigt ein Vergleich einer flächendeckenden Schädlingsbekämpfung mit Hilfe von sterilen Insekten und einer Bekämpfung nur in einem Streifen (Barriere), daß es Situationen gibt, in denen eine Barriere eine Schadpopulation zu kontrollieren vermag und eine flächendeckende Bekämpfung nicht. Die notwendige Breite der Barriere variiert mit der Dichte der sterilen Insekten in diesem Streifen. Ferner konnte ein plausibles Modell für eine kostenoptimierte Barriere vorgestellt werden, das unterschiedliche Dichten der sterilen Insekten in zwei Streifen vorsieht.

Literatur

BARCLAY, H. J., 1982: Pest population stablity under sterile releases. Res. Popul. Ecol. (1982) 24: 405-416.

BARCLAY, H. J. & M. MACKAUER, 1980: The sterile insect release method for pest contol: a density dependent model. Environ. Entomol. (1980) 9: 810-817.

HASSELL, M. P., 1975: Density-dependence in single-species populations. J. Anim. Ecol. 44: 283-295.

MANORANJAN, V. S. & P. VAN DEN DRIESSCHE, 1986: On a diffusion model for sterile insect release. Mathematical Biosciences (1986) 79: 199-208.

PROUT, T., 1978: The joint effects of the release of sterile males and immigration of fertilized females on a density regulated population. Theoret. Pop. Biol. (1978) 13: 40-71.

WALL, R. & J. STEVENS, 1990: The turn of the screw worm. New Scientist 9 June 1990: 54-57.

WENDELL SNOW, J., WHITTEN, C. J., SALINAS, A., FERRER, J. & W. H. SUDLOW, 1985: The screw worm, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae), in Central America and proposed plans for its eradication south to the Darien Gap in Panama. J. Med. Entomol. Vol. 22, no.4: 353-360.

WISSEL, C., 1989: Theoretische Ökologie/Eine Einführung. Springer Verlag: 299 S.

Adresse

Dipl.-Phys. Ralf Marsula
Prof. Dr. Christian Wissel
Fachbereiche Biologie und Physik
Philipps-Universität
Renthof 5

W - 3550 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 20_2_1991

Autor(en)/Author(s): Wissel Christian, Marsula Ralf

Artikel/Article: Möglichkeiten zur Kontrolle der Ausbreitung von Schadinsekten mittels einer räumlichen Barriere - ein Modell 843-850