

Die Entwicklung von *Psylla mali* Schm.

Ergebnisse einer 10 jährigen Untersuchung.

Von W. Speyer,

Zweigstelle Stade der Biologischen Reichsanstalt.

(Mit 10 Textfiguren.)

Einleitung.

Bis zum Jahre 1926 war der Apfelblattsauger (*Psylla mali*) in den Apfelanlagen des Altenlandes (Niederelbisches Obstbaugebiet, bei Hamburg) derart häufig, daß nicht nur die Ernten fast vernichtet, sondern auch die Bäume selber schwer geschädigt wurden. Durch die im Winter 1926/27 eingeführte Vorfrühlings-spritzung mit Obstbaumkarbolineum gelang es in der Folgezeit, mit Sicherheit jeden Apfelsaugerschaden zu verhüten. Es war daher bereits 1929 möglich, in einer zusammenfassenden Veröffentlichung über die praktischen Versuche und Erfolge sowie über anatomisch-morphologische und biologische Beobachtungen zu berichten (Speyer, W., Monographie 1929). Auf den Seiten 39 bis 41 dieser Arbeit wurde der Entwicklungsverlauf des Insekts in den Jahren 1926 bis 1928 tabellarisch und kurvenmäßig dargestellt. Das Material hierfür war dadurch gewonnen worden, daß während der kritischen Zeit jeden 2. Tag etwa 10 Blütenbüschel von schwer befallenen Bäumen entnommen, die darin enthaltenen Larven nach ihrem Alter geschieden, gezählt und nach Prozenten berechnet wurden. Die für diese Versuche dienenden 2 Bäume (der eine ist ein Schöner aus Boskoop) standen im Schulgarten des Stader Gymnasiums (Athenaeum). Auf meine Bitte hin wurden die Apfelbäume auch in den folgenden Jahren niemals gespritzt, so daß hier — im Gegensatz zum Altenlande — eine Art „Naturschutzpark“ bestehen blieb, in dem meine Untersuchungen in der gleichen Weise bis einschließlich 1935, insgesamt also 10 Jahre lang, durchgeführt werden konnten¹⁾. Die statistischen Erhebungen wurden auch auf das Wachstum der Blätter ausgedehnt, um festzustellen, ob und wie weit Blattentwicklung und *Psylla*-Entwicklung parallel gehen. Die ersten Junglarven, die ersten Imagines und der Beginn der Eiablage wurden durch unmittelbare Beobachtung festgestellt. Hierbei können naturgemäß die wirklich ersten

¹⁾ Dem Direktor des „Athenaeums“, Herrn Oberstudiendirektor Dr. Wohlmann, bin ich für sein Entgegenkommen zu großem Dank verpflichtet.

Larven, Imagines und Eier gelegentlich übersehen worden sein. Dies gilt besonders für die ersten Beobachtungsjahre (1926 und 1927). Als notwendige Ergänzung zu diesen gewissermaßen statistischen Feststellungen wurden im Frühjahr 1936 Zuchtversuche bei verschiedenen konstanten Temperaturen durchgeführt.

I. Das Schlüpfdatum der Junglarven von *Psylla mali*.

Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, daß die Junglarven in den untersuchten 10 Jahren zu ganz verschiedenen Zeiten aus den Eiern ausschlüpfen. Der früheste Schlüpftermin schwankt vom 28. März (1927) bis 2. Mai (1929). Es ist selbstverständlich, daß diese Verschiedenheiten mit den wechselnden Temperaturen in ursächlichem Zusammenhange stehen.

In einer Mitteilung über die Embryonalentwicklung und das Ausschlüpfen der Junglarven von *Psylla mali* Schm. habe ich den Verlauf der Eientwicklung von Ende Februar ab beschrieben und mit Abbildungen erläutert (Speyer 1929). Der in Fig. 1 dieser Veröffentlichung dargestellte Entwicklungsstand wird bereits vor Eintritt des Winters erreicht und bleibt wenigstens bis in den Februar unverändert bestehen. Es gelang mir auch erst vom Februar ab, das Entwicklungstempo der Eier durch erhöhte Wärmezufuhr (im Gewächshaus bzw. Thermostat) zu beschleunigen. Schmidberger (1837), der erste Bearbeiter des Apfelsaugers, konnte die Eier erst vom März ab vortreiben. Aus diesen Erfahrungen kann geschlossen werden, daß ohne Rücksicht auf die Außentemperatur etwa Ende Februar die Ruheperiode der Eier ihr Ende findet.

Tabelle 1.

Summen der Temperaturen (Tagesmittel!) über 0° C bis zum Erscheinen der 1. Junglarve.

	ab 1. 11. des vorher- gehenden Jahres	ab 1. 12. des vorher- gehenden Jahres	ab 1. 1.	ab 15. 1.	ab 1. 2.	ab 15. 2.	ab 1. 3.	ab 15. 3.
1926	550,1	465,7	384,1	342,8	306,8	269,5	187,6	112,3
1927	631,7	444,6	356,4	293,7	256,0	237,2	187,1	118,5
1928	458,8	362,9	349,9	314,4	280,6	229,4	185,3	164,5
1929	485,8	278,7	222,9	221,1	214,9	214,9	214,9	207,0
1930	606,3	453,2	300,0	228,6	183,3	181,4	175,4	144,1
1931	477,0	309,2	249,9	235,3	202,5	193,0	174,9	171,3
1932	566,9	400,7	322,1	263,2	216,1	192,5	169,9	163,7
1933	520,5	386,5	301,5	254,0	249,9	188,1	185,0	121,5
1934	456,8	355,2	333,2	303,8	264,1	226,3	170,3	121,6
1935	636,6	479,3	321,7	300,7	263,7	240,9	167,0	156,8
1936	502,6	387,8	325,1	261,2	212,2	191,5	176,1	151,8

Es wurde nun versucht, diese Frage von einer anderen Seite her zu bearbeiten. Die meteorologischen Aufzeichnungen meiner Dienststelle

geben die Möglichkeit, die Temperatursummen für die einzelnen Jahre von verschiedenen Daten ab bis zum Erscheinen der 1. Junglarve zu berechnen. Ich wählte hierzu die aus 3 Ablesungen (7²¹ h, 14²¹ h und 21²¹ h) nach der meteorologischen Methode gewonnenen Tagesmittelwerte $\left(\frac{a + b + 2c}{4}\right)$. Nur die über 0° C liegenden Mittelwerte wurden summiert.

Die in Tabelle 1 zusammengestellten Temperatursummen sind auch zu einem Kurvenbild (Fig. 1) verarbeitet worden. Man erkennt leicht, daß

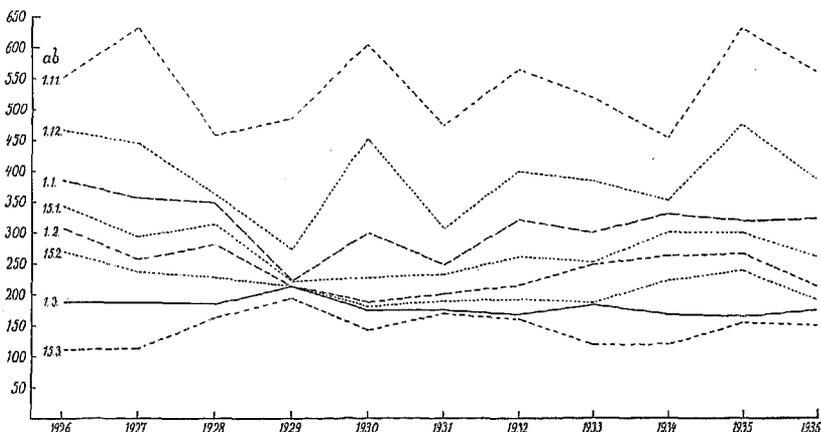


Fig. 1. Summen der über 0° C liegenden Tages-Mitteltemperaturen von verschiedenen Daten an bis zum Erscheinen der ersten Junglarve.

die vom 1. März ab bis zum Erscheinen der 1. Larven berechneten Temperatursummen (167—215°) in den verschiedenen Jahren die geringsten Abweichungen zeigen. Es ist hiernach zu erwarten, daß die ersten Junglarven aus den Eiern schlüpfen, wenn vom 1. März ab gerechnet eine Temperatursumme (Summe der über 0° C liegenden Tagesmittelwerte) von durchschnittlich 181° C erreicht wird. Diese Feststellung gilt vorläufig nur für das Niederelbe-Gebiet. Es wäre sehr zu wünschen, daß das Verfahren wenigstens an einer Stelle in Süddeutschland in mehrjährigen Untersuchungen nachgeprüft wird.

Offen ist zunächst die Frage, aus welchem Grunde Plustemperaturen vor dem 1. März keinen oder keinen nennenswerten Einfluß auf die Entwicklung der Eier ausüben. Wir kennen mancherlei Vorgänge im Insektenleben, die anscheinend völlig unabhängig von der Temperatur sind und gewissermaßen an eine bestimmte Tages- oder Jahreszeit gebunden zu sein scheinen.

Bremer hat das Problem vor einigen Jahren behandelt (Bremer 1926) und verschiedene Beispiele für tageszeitliche Konstanz des Schlüpftermins von Insekten-Imagines gebracht. Es gelang ihm, durch experimentelle Abänderung der Belichtung die Schlüpfzeiten zu beeinflussen.

Wer sich mit der Zucht von Insekten befaßt, wird immer wieder neue derartige Beispiele finden. So beobachteten wir z. B., daß die Kirschfliegen (*Rhagoletis cerasi* L.) stets am Tage aus den Puppen schlüpfen, aber nie nach 5 Uhr nachmittags. Die Schwebfliege (*Cnemosdon fulvimanus* Zett.) verläßt ebenfalls nur bei Tage, und zwar besonders vormittags, das Puppentönnchen. Beim Frostspanner (*Cheimatobia brumata* L.) verhalten sich die beiden Geschlechter verschieden: Die Mehrzahl der Männchen schlüpft vormittags, die Mehrzahl der Weibchen nachmittags aus der Puppe. Eine ganz strenge tageszeitliche Bindung besteht jedoch nicht. — Auch für jahreszeitliche Konstanz der Schlüpftermine gibt es zahlreiche Beispiele, von denen nur 2 angeführt seien: Frostspanner-Puppen, die in frostfreien Räumen ohne Erde in hellen Glasschalen aufbewahrt werden, entlassen die Falter annähernd zur gleichen Zeit wie normal in der Erde ruhende Freilandpuppen. Aus überliegenden Kirschfliegen-Puppen von 1934 schlüpften die Fliegen im Jahre 1936 gleichzeitig mit den normal schlüpfenden Fliegen aus Tönnchen von 1935 (Laboratoriumszuchten in Glasschalen).

Diese verschiedenen Beispiele machen es in der Tat sehr wahrscheinlich, daß außer erblich fixierten Eigentümlichkeiten und außer der selbstverständlich sehr wirksamen Temperatur noch andere, und zwar äußere Faktoren für die Schlüpfzeiten der Junglarven und Imagines von Bedeutung sind. Ich bezweifle allerdings, ob für die tageszeitliche Konstanz in jedem Falle die einfachen Belichtungsverhältnisse verantwortlich gemacht werden können, zumal es sich, wie schon Bremer (a. a. O.) betonte, vielfach um Insekten handelt, deren Puppen im Boden liegen. Noch mehr drängt sich dieses Bedenken bei Betrachtung von Erscheinungen jahreszeitlicher Konstanz auf. So ist es kaum zu denken, daß das Licht im Frühjahr den Anstoß zur Weiterentwicklung der *Psylla*-Eier gibt. Ähnlich liegt der oben mitgeteilte Fall von der jahreszeitlichen Konstanz im Schlüpfen überliegender Kirschfliegenpuppen. Von den klimatischen Faktoren mit jahreszeitlicher Periodizität scheiden Luftdruck und Luftfeuchtigkeit ebenfalls als Ursachen aus. Man ist versucht, an irgendwelche Strahlen oder elektrische Spannungszustände zu denken, die mit der Sonnenhöhe in Verbindung stehen. Ich darf in diesem Zusammenhange auf die noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen von Frau Professor Dr. Stoppel (Hamburg) verweisen.

II. Die Larvenentwicklung in den Jahren 1926 bis 1935.

Für 1926 bis 1928 habe ich bereits in der Monographie (1929, S. 39) die Erscheinungsdaten der verschiedenen Lebensstadien tabellarisch zusammengefaßt und mit ausländischen Berichten verglichen. Diese Tabelle kann jetzt vervollständigt werden (Tab. 2).

Tabelle 2.
Erstes Auftreten der verschiedenen Lebensstadien von *Psylla mali*
in den Jahren 1926—1935.

	Larve I	Larve II	Larve III	Larve IV	Larve V	Dauer der Larvenentwicklung Tage:	Imago	Ei
1926	6. April	12. April	18. April	26. April	6. Mai	41	17. Mai	7. Sept.
1927	28. März	11. April	21. April	29. April	7. Mai	64 ¹⁾ (55)	1. Juni ¹⁾ (23. Mai)	2. Sept.
1928	10. April	28. April	28. April	2. Mai	12. Mai	44	25. Mai	30. Aug.
1929	2. Mai	8. Mai	12. Mai	16. Mai	23. Mai	28	29. Mai	31. Aug.
1930	11. April	26. April	4. Mai	8. Mai	20. Mai	49	30. Mai	28. Aug.
1931	24. April	1. Mai	9. Mai	13. Mai	17. Mai	33	27. Mai	25. Aug.
1932	21. April	1. Mai	7. Mai	15. Mai	19. Mai	36	27. Mai	28. Aug.
1933	5. April	15. April	29. April	5. Mai	9. Mai	48	23. Mai	26. Aug.
1934	6. April	15. April	19. April	27. April	3. Mai	42	11. Mai	26. Aug.
1935	10. April	21. April	27. April	5. Mai	11. Mai	47	27. Mai	21. Aug.

In Fig. 2 und 3 ist die Dauer der fünf Larvenstadien (I—V) für die 10 Jahre bildmäßig dargestellt worden. Tabelle 4 enthält außerdem die zugehörigen Durchschnittstemperaturen und Sonnenscheinstunden, Tabelle 5 nur die Durchschnittstemperaturen. Tabelle 3 befaßt sich mit der Dauer der Entwicklung bis zur Imago, und Fig. 4 zeigt den Zusammenhang zwischen Schlüpfdatum der Junglarven und Entwicklungsdauer.

Es ist leicht zu ersehen, daß die Metamorphose keineswegs um so früher beendet ist, je früher die Junglarven aus den Eiern schlüpfen.

Tabelle 3.
Zusammenhang zwischen Schlüpfdatum der Junglarven und Dauer der Entwicklung bis zur Imago.

	1927	1933	1934	1926	1935	1928	1930	1932	1931	1929
Erste Junglarve	28. III.	5. IV.	6. IV.	6. IV.	10. IV.	10. IV.	11. IV.	21. IV.	24. IV.	2. V.
Anzahl der Tage bis zum Erscheinen der 1. Imago . . .	64 (55) ²⁾	48	42	41	47	44	49	36	33	28
Temperatursumme in ° C bis zum Schlüpfen der 1. Imago . (Summed. tägl. Durchschnittswerte).	529 (438) ²⁾	445	408	361	455	386	500	432	440	363

¹⁾ Imago anscheinend am 1. 6. zu spät gefunden. Schon am 18. 5. mehrere Larven auf der Unterseite der Blätter, vermutlich also schon am 23. 5. die erste Imago, d. h. nicht nach 64 sondern 55 Tagen.

²⁾ Vgl. die Anmerkung von Tabelle 2.

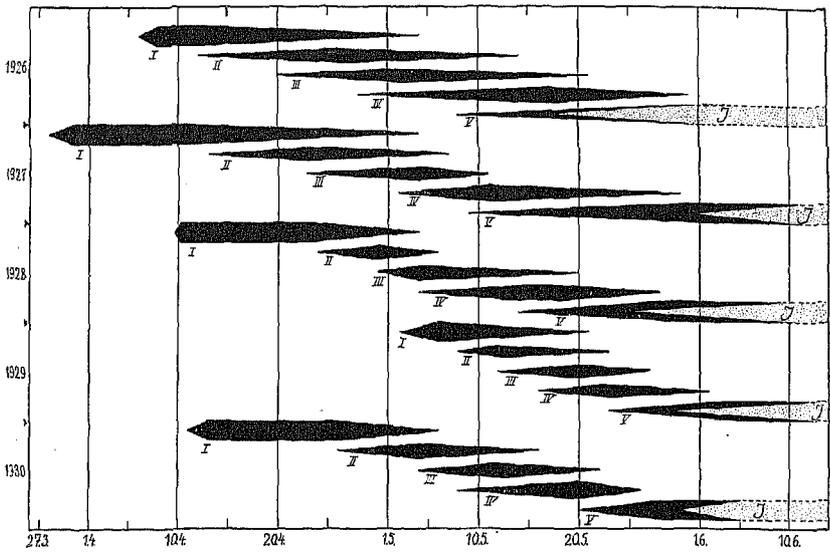


Fig. 2. Larvenentwicklung von *Psylla mali* von 1926 bis 1930.

I—V = erstes bis fünftes Larvenstadium, J = Imago. Die beiden Spitzen eines jeden Rhombus bezeichnen das erste bzw. letzte Individuum des betreffenden Stadiums. An dem Tage, an dem der größte Prozentsatz eines Stadiums gefunden wurde, erhielten die Rhomben ihre größte Höhe.

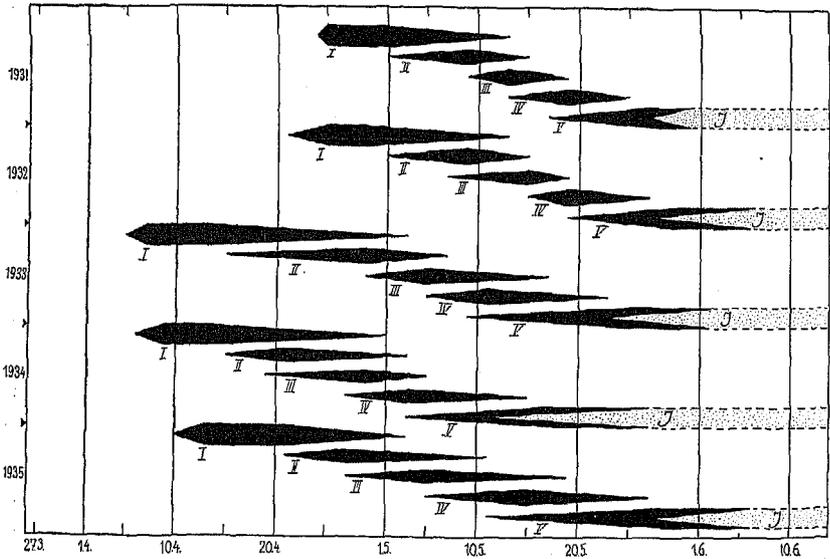


Fig. 3. Larvenentwicklung von *Psylla mali* von 1931 bis 1935.

Tabelle 4.

Entwicklungsdauer in Tagen vom Erscheinen des 1. Individuums des einen bis zum 1. Individuum des nächsten Stadiums, dazu Durchschnittstemperatur und Sonnenscheindauer in Stunden während dieser Zeit.

Jahr	I.—II. Stadium (Entwicklungsdauer des I. Stadiums)			II.—III. Stadium (Entwicklungsdauer des II. Stadiums)			III.—IV. Stadium (Entwicklungsdauer des III. Stadiums)			IV.—V. Stadium (Entwicklungsdauer des IV. Stadiums)			V. Stadium— Imago (Entwicklungsdauer des V. Stadiums)		
	Tag	Temperatur °C	Sonnenscheindauer	Tag	Temperatur °C	Sonnenscheindauer	Tag	Temperatur °C	Sonnenscheindauer	Tag	Temperatur °C	Sonnenscheindauer	Tag	Temperatur °C	Sonnenscheindauer
1926	7	7,9	22,9	7	7,9	60,8	9	9,4	46,6	11	9,0	51,5	12	8,0	50,6
1927	15	6,1	74,5	11	7,6	47,4	9	5,7	48,2	9	12,8	104,0	26 ¹⁾ (17)	8,3	190,5 ¹⁾ (136,9)
1928	14	4,5	73,2	6	13,7	63,7	5	14,0	49,3	11	8,0	103,1	14	9,3	71,2
1929	7	11,3	65,2	5	12,0	44,2	5	12,3	40,8	8	12,7	92,2	7	17,2	77,5
1930	16	8,4	50,5	9	10,1	91,5	5	8,5	24,0	13	9,6	74,8	11	13,1	82,6
1931	8	9,3	35,5	9	12,2	51,3	5	12,2	22,7	5	16,0	40,9	11	15,1	88,0
1932	11	9,2	67,8	7	9,2	33,8	9	11,5	56,7	5	17,2	38,4	9	15,1	47,0
1933	11	7,5	56,0	15	6,6	115,6	7	11,0	39,5	5	14,2	32,0	15	10,7	105,2
1934	10	8,4	56,0	5	13,4	44,9	9	9,2	63,0	7	13,9	65,1	9	14,4	87,4
1935	12	8,6	78,9	7	11,8	59,6	9	8,2	98,1	7	11,1	84,9	17	9,8	140,2

So erschienen 1927 die ersten Junglarven am 28. März, die ersten Imagines am 1. Juni (vielleicht unbeobachtet schon am 23. Mai), also nach 64 (bzw. 55 Tagen). In dem kalten Frühjahr 1929 dagegen schlüpfen die Junglarven erst vom 2. Mai an aus den Eiern, aber die ersten Imagines wurden schon am 29. Mai (also nach 28 Tagen) beobachtet.

Tabelle 5.

Entwicklungsdauer in Tagen vom Verschwinden des letzten Individuums des einen bis zum letzten Individuum des nächsten Stadiums, dazu Durchschnittstemperatur während dieser Zeit.

	I.—II. Stadium (Entwicklungsdauer des II. Stadiums)		II.—III. Stadium (Entwicklungsdauer des III. Stadiums)		III.—IV. Stadium (Entwicklungsdauer des IV. Stadiums)		IV.—V. Stadium (Entwicklungsdauer des V. Stadiums)	
1926	11	8,1 ^o	8	9,7 ^o	12	13,3 ^o	3(?)	13,1 ^o
1927	4	13,1 ^o	5	10,1 ^o	20	8,4 ^o	13	11,3 ^o
1928	3	12,2 ^o	15	7,7 ^o	9	10,9 ^o	13	12,6 ^o
1929	3	15,9 ^o	5	18,6 ^o	7	12,9 ^o	11	12,6 ^o
1930	11	8,9 ^o	7	11,8 ^o	5	13,9 ^o	11	14,6 ^o
1931	3	14,9 ^o	5	14,6 ^o	7	13,7 ^o	7	19,2 ^o
1932	3	16,7 ^o	5	17,2 ^o	9	15,1 ^o	11	12,6 ^o
1933	5	15,2 ^o	11	9,8 ^o	7	12,6 ^o	11	12,7 ^o
1934	3	16,3 ^o	3	16,5 ^o	11	12,3 ^o	13	10,3 ^o
1935	9	10,8 ^o	9	7,1 ^o	9	12,2 ^o	11	13,8 ^o

¹⁾ Vgl. die Anmerkung von Tabelle 2.

Fast könnte man sagen: Je später die Larvenentwicklung beginnt, um so schneller wird die Metamorphose durchlaufen (Fig. 4). Aus Tabelle 3 ist aber zu ersehen, daß die Temperatursumme des fraglichen Zeitraums in allen Jahren annähernd gleich groß ist, daß also die Temperatur für die Geschwindigkeit der Metamorphose wenigstens von sehr hoher, wenn nicht entscheidender Bedeutung ist. Greifen wir die Jahre heraus, in denen die Temperatursumme merklich vom Durchschnitt abweicht, so wird wahrscheinlich, daß hier Beobachtungsfehler unterlaufen sind. So sind z. B. 1927 die ersten Imagines offenbar übersehen worden (s. o.), während 1930 möglicherweise einige durch mikroklimatische Einflüsse ihren Geschwistern weit vorausgeeilte Junglarven beobachtet worden sind. In beiden Fällen wäre dann eine zu lange Dauer der Metamorphose und damit eine zu hohe Temperatursumme errechnet worden.

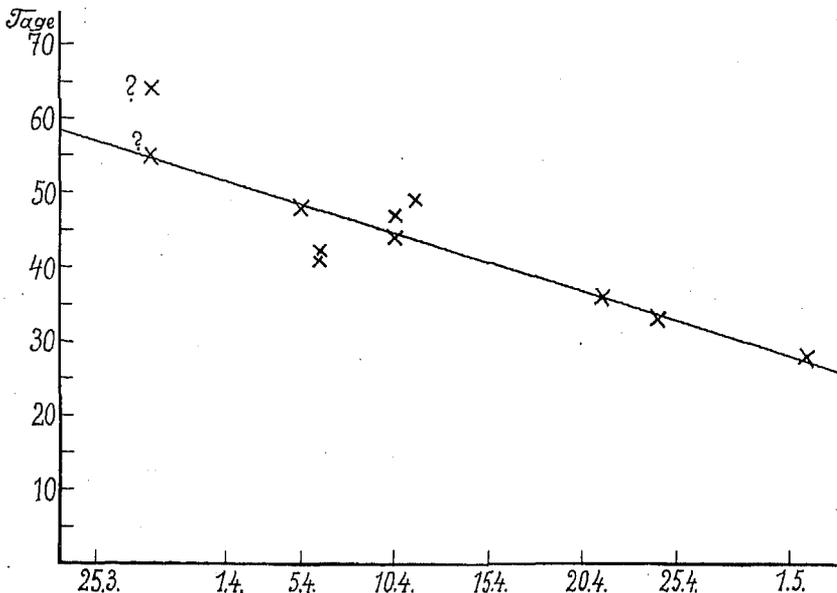


Fig. 4. Dauer der Larvenentwicklung in Tagen bis zum Erscheinen der ersten Imago bei verschiedenem Entwicklungsbeginn. (Von den mit Fragezeichen versehenen Werten entspricht der höhere der offenbar irrtümlichen Beobachtung; der tiefere Wert wurde durch Korrektur erhalten.)

Die in den Tabellen 4 und 5 zusammengestellten Entwicklungsdaten und Temperaturen verlocken dazu, sie als Grundlage für eine Entwicklungskurve zu benutzen. Wenn auch der schon erwähnte Einfluß des Mikroklimas, das je nach der Stellung des Zweiges oder Blütenbüschels usw. fortgesetzt wechselt, durch Beobachtung einer recht großen Individuenzahl bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen wird, so darf man diesen Einfluß doch nicht völlig übersehen. Die so gefundenen Kurvenpunkte können

daher nicht befriedigen. Gleichwohl sind sie zum Vergleich in die Fig. 6 bis 10 eingezeichnet worden.

III. Die Larvenentwicklung in Laboratoriumsversuchen.

Um sichere Unterlagen zu erhalten, wurden im Frühjahr 1936 Versuche mit konstanten und annähernd konstanten Temperaturen durchgeführt. Da sich die Larven in Räumen mit bestimmter relativer Luftfeuchtigkeit auf isolierten Blütenknospen nicht hielten, wurden in Wasser gestellte Zweige mit Larven in die Thermostaten eingebracht. Die Kontrolle der Larven auf Gesundheitszustand, Häutung usw. erfolgte täglich, in der Zucht bei 28° C zweimal täglich.

Es wurden folgende Zuchten durchgeführt:

1. Thermostat, konstant 28° C (dunkel). (Infolge Durchbrennens der elektrischen Sicherung sank die Temperatur in der Nacht vom 9. zum 10. 5. auf 17,5 bis 18° C.)

32 Larven im II. Stadium. Erst nach Vollendung der Häutung zum III. Stadium wurden die Entwicklungszeiten notiert. 7 Larven (also rund 22 %) entwickelten sich bis zur Imago (3 ♀♀, 3 ♂♂, 1 ? [entkommen, daher Geschlecht nicht festgestellt]).

2. Thermostat, konstant 24,5° C (dunkel).

17 Junglarven. Davon beendeten 7 (also rund 41 %) die Metamorphose (3 ♀♀, 4 ♂♂).

3. Ungeheizter Thermostat (dunkel), dessen großer Wassermantel einen Schutz gegen schroffen Temperaturwechsel bot. Die Durchschnittstemperatur betrug 13,6° C.

20 Junglarven. Davon beendeten 9 (also 45 %) die Metamorphose (5 ♀♀, 4 ♂♂).

4. Ungeheizter Raum (in dem der kalte Thermostat stand) mit einer Durchschnittstemperatur von 13,7° C. Helles Nordzimmer.

22 Junglarven. Davon beendeten 13 (also rund 59 %) die Metamorphose (8 ♀♀, 5 ♂♂).

Die Zucht in dunklen Thermostaten ist besonders bei höheren Temperaturen (24,5 und 28°) den Larven wenig zuträglich. Bei der Zucht im ungeheizten hellen Zimmer wurden die besten Erfolgsprozente erzielt.

Tabelle 6.

Larvenzuchten bei 28° C (erst vom III. Stadium an).

Stadium	Längste Dauer	Kürzeste Dauer	Durchschnitt von 7 Individuen
III	2,5 Tage	1,5 Tage	2,85 Tage
IV	3,5 "	2,5 "	3,14 "
V	6,5 "	4,5 "	5,58 "

Tabelle 7.
Larvenzuchten bei 24,5° C.

Stadium	Längste Dauer	Kürzeste Dauer	Durchschnitt von 8 Individuen
I	3 Tage	3 Tage	3 Tage
II	3 "	2 "	2,75 "
III	3 "	2 "	2,62 "
IV	5 "	3 "	4 "
V	6 "	5 "	5,75 "
I—V	20 "	17 "	18,1 "

Tabelle 8.
Larvenzuchten bei 11,2—17,8° C (durchschnittlich 13,6° C).
Kalter Thermostat.

Stadium	Längste Dauer	Kürzeste Dauer	Durchschnitt von 9 Individuen	Durchschnittliche Temperatur
I	9 Tage	8 Tage	8,88 Tage	11,3° C
II	8 "	6 "	6,88 "	11,6°
III	6 "	4 "	4,66 "	14,0°
IV	7 "	5 "	5,88 "	15,0°
V	10 "	8 "	8,55 "	16,3°
I—V	36 "	31 "	35 "	18,6°

Tabelle 9.
Larvenzuchten bei 9—18,5° C (Durchschnitt 13,7° C).
Helles Zimmer.

Stadium	Längste Dauer	Kürzeste Dauer	Durchschnitt von 13 Individuen	Durchschnittliche Temperatur
I	8,5 Tage	7,5 Tage	8,1 Tage	11,1° C
II	7,0 "	6,0 "	6,5 "	11,6°
III	6,0 "	5,0 "	5,1 "	13,7°
IV	7,0 "	5,0 "	6,2 "	14,7°
V	10,5 "	8,0 "	9,2 "	16,2°
I—V	38,0 "	33,5 "	35,2 "	18,7°

(Also im Stadium III—V etwas längere Entwicklung als bei weniger stark wechselnder Temperatur der gleichen Durchschnittshöhe, bei Stadium I und II grade umgekehrt).

Aus den Tabellen 6—9 und aus Fig. 5 ist zunächst zu ersehen, daß bei allen untersuchten Temperaturen das III. Stadium die kürzeste, das V. Stadium die längste Zeit benötigt. Auch das I. Stadium dauert sehr lange, während das II. und IV. Stadium etwa die Mitte zwischen den Extremen (III. Stadium einerseits und I. und V. Stadium andererseits) halten. Die Temperatur von 24,5° beschleunigt die Entwicklung der

beiden ersten Stadien, die in den ersten Frühjahrswochen einer derartigen Wärme normalerweise nie ausgesetzt sind, stärker als die der drei folgenden Stadien. Wie sich die Larven in dieser Beziehung bei 28° C verhalten, konnte leider nicht geprüft werden. Die geringen Abweichungen der Entwicklungszeiten bei 11,2—17,8° C und von 9—18,5° C können innerhalb der Fehlergrenzen liegen, zumal die Durchschnittstemperaturen (13,6 bzw. 13,7°) fast gleich sind (vgl. Anmerkung zu Tab. 9).

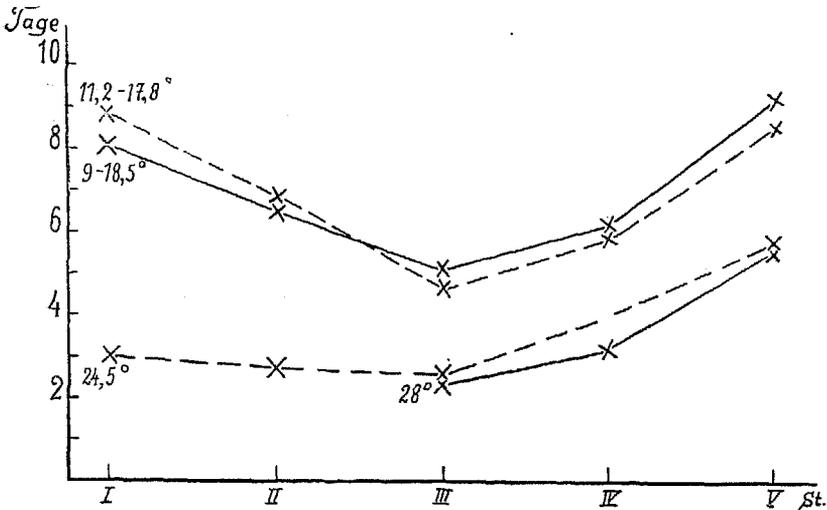


Fig. 5. Durchschnittliche Entwicklungsdauer der 5 Larvenstadien (I—V) bei verschiedenen Temperaturen.

Für die Berechnung der Entwicklungskurven¹⁾ dienten die bei jeder Versuchstemperatur erzielten kürzesten Entwicklungszeiten.

$$\text{Entwicklungsschwelle } K = \frac{dt - DT}{d - D}$$

$$\text{Thermalkonstante } C = (T - K) D.$$

I. Stadium		II. Stadium	
T = 24,5°	D = 3 Tage	T = 24,5°	D = 2 Tage
t = 11,3°	d = 8 „	t = 11,6°	d = 6 „
K = 3,4	T = 6°: D = 24,3 Tage	K = 5,1	T = 6°: D = 43,1 Tage
C = 63,3	7°: D = 17,6 „	C = 38,8	7°: D = 20,4 „
	8°: D = 13,7 „		8°: D = 13,7 „
	10°: D = 9,9 „		10°: D = 7,9 „
	15°: D = 5,4 „		15°: D = 3,9 „

¹⁾ Ich habe hier der Einfachheit halber die Hyperbelberechnung angewandt, ohne damit gegen die Kettenlinienberechnung nach Janisch Stellung nehmen zu wollen (vgl. Uvarov, 1931, S. 22—29).

18°:D= 4,3	„	18°:D= 3,0	„
30°:D= 2,4	„	30°:D= 1,5	„
40°:D= 1,7	„	40°:D= 1,1	„

III. Stadium

T= 24,5 ⁰	D= 2 Tage
t = 14,0 ⁰	d = 4 „
K= 3,6	T= 5 ⁰ :D= 29,8 Tage
C= 41,8	6 ⁰ :D= 17,4 „
	7 ⁰ :D= 12,3 „
	8 ⁰ :D= 9,5 „
	10 ⁰ :D= 6,5 „
	12 ⁰ :D= 4,9 „
	15 ⁰ :D= 3,6 „
	18 ⁰ :D= 2,9 „
	30 ⁰ :D= 1,6 „
	40 ⁰ :D= 1,1 „

IV. Stadium

T= 24,5 ⁰	D= 3 Tage
t = 15,0 ⁰	d = 5 „
K= 0,75	T= 3 ⁰ :D= 31,6 Tage
C= 71,25	4 ⁰ :D= 21,9 „
	5 ⁰ :D= 16,7 „
	6 ⁰ :D= 13,5 „
	7 ⁰ :D= 11,0 „
	8 ⁰ :D= 9,8 „
	10 ⁰ :D= 7,7 „
	12 ⁰ :D= 6,3 „
	18 ⁰ :D= 4,1 „
	30 ⁰ :D= 2,4 „
	40 ⁰ :D= 1,8 „

V. Stadium

T= 24,5 ⁰	D= 5 Tage
t = 16,3 ⁰	d = 8 „
K= 2,6	T= 6 ⁰ :D= 32,2 Tage
C= 109,5	7 ⁰ :D= 24,8 „
	8 ⁰ :D= 20,2 „
	10 ⁰ :D= 14,8 „
	12 ⁰ :D= 11,6 „
	18 ⁰ :D= 7,1 „
	30 ⁰ :D= 3,9 „
	40 ⁰ :D= 2,9 „

Die experimentell festgestellten (Tab. 6—9) und die errechneten Werte sind in den Fig. 6—10 zu Kurven verbunden worden. Die Daten der Tabellen 4 und 5 sind ebenfalls in diese Abbildungen eingetragen worden.

Vergleicht man die Kurven mit den im Freiland beobachteten Entwicklungszeiten, so zeigen sich vielfach merkliche Unterschiede. Das I. Stadium hat sich im Freilande in der Mehrzahl der Jahre schneller entwickelt als man erwarten sollte, die Freilandentwicklung des II. und III. Stadiums verläuft dagegen bis auf einige Ausnahmen der Erwartung entsprechend oder sogar langsamer, die Freilandentwicklung des IV. Stadiums größtenteils langsamer und niemals schneller, und die Freiland-

entwicklung des V. Stadiums in 5 Jahren annähernd erwartungsgemäß. Die naheliegende Vermutung, daß in den Jahren, in denen die Entwicklung unerwartet wenig Zeit in Anspruch nahm, der Mangel an Luftwärme

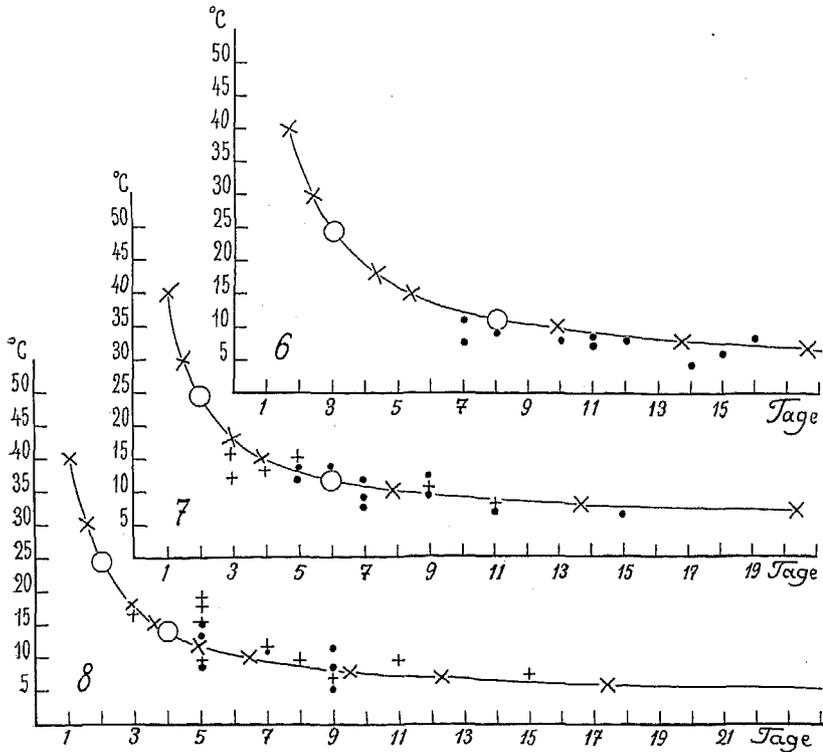


Fig. 6. Entwicklungskurve des I. Larvenstadiums.

- = in den Zuchten erhaltene Werte.
- × = nach der Hyperbelformel errechnete Werte.
- = nach den 10jährigen Freilandbeobachtungen (Tab. 4) berechnete Werte für die Zeit vom ersten I. bis ersten II. Stadium.

Fig. 7. Entwicklungskurve des II. Larvenstadiums.

- und × wie in Fig. 6.
- nach Tab. 4 für die Zeit vom ersten II. bis ersten III. Stadium errechnete Werte.
- + nach Tab. 5 für die Zeit vom letzten I. bis letzten II. Stadium errechnete Werte.

Fig. 8. Entwicklungskurve des III. Larvenstadiums.

- und × wie in Fig. 6.
- nach Tab. 4 für die Zeit vom ersten III. bis ersten IV. Stadium errechnete Werte.
- + nach Tab. 5 für die Zeit vom letzten II. bis letzten III. Stadium errechnete Werte.

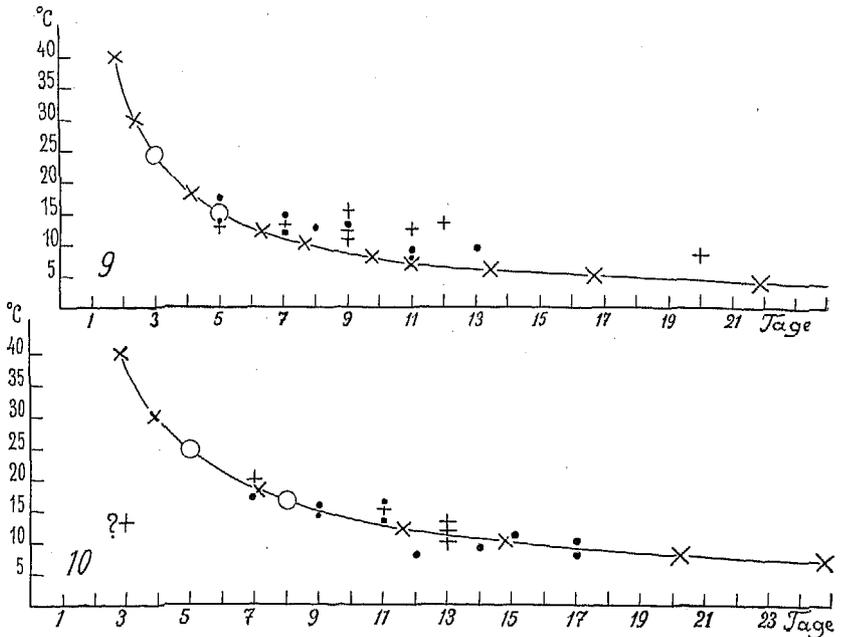


Fig. 9. Entwicklungskurve des IV. Larvenstadiums.

○ und × wie in Fig. 6.

• nach Tab. 4 für die Zeit vom ersten IV. bis ersten V. Stadium errechnete Werte.

+ nach Tab. 5 für die Zeit vom letzten III. bis letzten IV. Stadium errechnete Werte.

Fig. 10. Entwicklungskurve des V. Larvenstadiums.

○ und × wie in Fig. 6.

• nach Tab. 4 für die Zeit vom ersten V. Stadium bis zur ersten Imago errechnete Werte.

+ nach Tab. 5 für die Zeit vom letzten IV. bis letzten V. Stadium errechnete Werte.

etwa durch längere Sonnenbestrahlung ausgeglichen worden sei, ließ sich nicht bestätigen (Tabelle 4). Man darf vielleicht annehmen, daß das Leben auf abgeschnittenen Zweigen im Thermostaten den I. und II. Stadien am wenigsten zusagte, während sich die drei folgenden Stadien (besonders das IV. Stadium) unter diesen Verhältnissen einigermaßen wohl fühlten. Zweifellos sind gerade für die jüngeren Larvenstadien die Turgorverhältnisse in den Knospen von hoher Bedeutung. In abgeschnittenen Zweigen ändert sich der Turgor vermutlich recht stark, besonders wenn die Zweige bei anormalen Temperaturen gehalten werden. Restlos können hierdurch jedoch die aufgezeigten Unterschiede in der Entwicklungsdauer der Larven nicht erklärt werden.

Die Ergebnisse von Laboratoriums-Temperaturversuchen und Kurvenberechnungen verlieren somit an entscheidendem Wert, wenn man sich der verwirrenden Menge der im Freilande auf die Larven einwirkenden Faktoren bewußt ist. Und doch ist schließlich gerade durch die Abweichungen der Freilandbeobachtungen von den errechneten Werten das Vorhandensein bisher unbeachteter „störender“ Faktoren am ehesten zu erkennen. Somit behalten neben den Laboratoriumsversuchen auch fernerhin die Freilandbeobachtungen ihre Bedeutung.

IV. Das Verhältnis der Blattlängen zur Larvenentwicklung.

Beim Apfel entwickeln sich die Blätter der Blütenbüschel zuerst schneller als die Blätter der Blattknospen, später kehrt sich das Verhältnis um, so daß sich die beiden Entwicklungslinien schneiden. Diese Überschneidung erfolgt etwa zu dem Zeitpunkt, wenn die ältesten III. Stadien sich zur nächsten Häutung rüsten. Im übrigen bestehen zwischen den absoluten Blattlängen und der Larvenentwicklung keine festen Bindungen, auch dann nicht, wenn die Untersuchungen alljährlich an der gleichen Apfelsorte durchgeführt werden. Apfelbaum und *Psylla*larven antworten eben nicht genau in der gleichen Weise auf die verschiedenen klimatischen Faktoren. Da dies nicht nur für die Längenentwicklung der Blätter gelten wird, ist es verständlich, daß die Larven in den verschiedenen Jahren einerseits verschieden gut gedeihen und andererseits die Bäume verschieden stark schädigen. Im Durchschnitt beträgt bei der Sorte „Schöner aus Boskoop“ die Blattlänge (einschließlich Stiel) bei Blütenknospen (Blattknospen) beim Erscheinen der ersten II. Stadien 18,5 mm (14,5 mm), der ersten III. Stadien 29 (27) mm, der ersten IV. Stadien 36 (42) mm, der ersten V. Stadien 44 (57) mm und beim Erscheinen der ersten Imagines 61 (75) mm. Auf eine Veröffentlichung von Tabellen und graphischen Darstellungen kann hier verzichtet werden.

V. Beginn der Eiablage.

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, findet man die ersten Eier regelmäßig im letzten Drittel des Monats August. Das Ei-Funddatum des Jahres 1926 (7. Sept.) ist vermutlich nicht richtig: Die ersten Eier werden übersehen worden sein. Ebenso wurden 1927 die ersten Imagines wohl zu spät entdeckt (s. o.). Die in Tabelle 10 für 1926 eingetragene Zeit dürfte daher in Wahrheit kürzer, die für 1927 länger sein. Da das erste Erscheinen der Imagines ziemlich regelmäßig in die 2. Maihälfte fällt (Tab. 2), vergeht in sämtlichen Jahren bis zum Beginn der Eiablage im allgemeinen die gleiche Zeit (90—100 Tage). Merklich länger war diese Zeitspanne naturgemäß 1926 und außerdem 1934 (Tabelle 10). Die Temperatursumme in den Jahren 1928 bis 1931 beträgt 1434 bis 1487°. Dies darf als Normalwert betrachtet werden. Daß die Summe

von 1926 zu hoch liegen würde, konnte erwartet werden. Dagegen hätte man für 1927 eine größere Temperatursumme vermutet. Die Temperatursummen von 1932 bis 1934 liegen über dem Normalen, für 1935 etwas darunter. Die Ursachen dieser Abweichungen sind noch nicht geklärt; weder die Niederschlagsmengen noch die Summen der Sonnenscheinstunden geben Anhaltspunkte (Tab. 10).

Tabelle 10.

Dauer vom Erscheinen der ersten Imagines bis zur ersten Eiablage
in Beziehung zu Temperatur, Sonnenscheindauer und Niederschlagshöhe.

	1926	1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933	1934	1935
Tage	114	98	98	95	91	91	94	96	108	87
Temperatursumme vom Erscheinen der 1. Imagines bis zur 1. Eiablage in °C	1826	1478	1455	1464	1487	1434	1594	1532	1669	1416
Temperatursumme vom 15. August bis zur ersten Eiablage	389	299	249	293	227	154	266	186	194	109
Niederschlagshöhe in mm	377	351	199	137	341	483	243	254	156	299
Sonnenscheindauer in Std.	695	660	753	759	720	637	775	805	946	751

Wie in der Monographie (1929, S. 27 und 28) beschrieben wurde, verläuft das Wachstum der Ovarien etwa bis Mitte Juli sehr stürmisch. Dann behalten die Ovarien ihre Größe und Form nahezu unverändert bis in die 2. Hälfte des August. Jetzt erst beginnen sich die bis dahin kugelig-ovarienschläuche zu strecken und bald erheblich an Masse zuzunehmen. Man kann vermuten, daß in der Zeit des Entwicklungsstillstandes, also von Mitte Juli bis Mitte August, Temperatur-Unterschiede für den weiteren Verlauf der Entwicklung mehr oder weniger bedeutungslos sind. Ob die letzte Entwicklung der Ovarien durch irgendeinen äußeren Einfluß ausgelöst wird, ist unklar. Die Temperatur dürfte bedeutungslos sein. Da die Imagines nur wenig Nahrung zu sich nehmen, ist es auch nicht sehr wahrscheinlich, daß Änderungen in der Zusammensetzung des Blattsaftes einen entscheidenden Einfluß ausüben. Die Frage bleibt also noch offen. Nachdem die Weiterentwicklung der Ovarien eingesetzt hat, könnte die Temperatur wieder Einfluß auf den Entwicklungsverlauf gewinnen. Betrachtet man aber die Temperatursummen ab 15. August jedes Jahres bis zum Erscheinen der ersten Eier, so zeigt sich auch hier keinerlei Zusammenhang. Hier bleiben zunächst Rätsel, die ebenso wie das Wiedereinsetzen der *Psylla*-Embryonalentwicklung im Frühjahr oder das anscheinend zeitlich bedingte Ausschlüpfen der Frostspannerfalter durch Temperatureinflüsse nicht geklärt werden können.

VI. Zusammenfassung.

Es wird versucht, durch statistische Feststellungen, die sich über einen Zeitraum von 10 Jahren erstrecken, die Zusammenhänge zwischen dem Wetter und der Entwicklung des Apfelblattsaugers (*Psylla mali* Schm.) zu klären. Zur Ergänzung werden die Ergebnisse von Laboratoriumsversuchen bei verschiedenen Temperaturen benutzt.

Die Weiterentwicklung der Eier beginnt im Frühjahr regelmäßig etwa am 1. März. Erst von diesem Zeitpunkt an werden die Außentemperaturen wirksam. Wenn eine Temperatursumme von rund 181° C erreicht ist, schlüpfen die Larven aus den Eiern.

Je später die Junglarven im Frühjahr erscheinen, um so schneller ist — entsprechend der in vorgeschrittener Jahreszeit durch größere Sonnenhöhe bedingten schnelleren Erwärmung der Luft — die Metamorphose beendet.

Aus der Entwicklungsdauer bei verschiedenen Temperaturen werden die Entwicklungskurven (Hyperbeln) für alle 5 Larvenstadien berechnet. Die im Freiland gefundenen Werte weichen bei einigen Stadien in bestimmter Weise von den experimentell gefundenen bzw. errechneten Werten ab.

Die Entwicklung der Blätter wird von den klimatischen Faktoren nicht ebenso beeinflusst wie die Geschwindigkeit der Larvenentwicklung. Im Durchschnitt sind beim „Schöner aus Boskoop“ die Blätter der Blütenknospen beim Erscheinen der ersten Larven des II. Stadiums 18,5 mm lang, des III. Stadiums 29 mm, des IV. Stadiums 36 mm, des V. Stadiums 44 mm und der ersten Imago 61 mm lang.

Die Eiablage beginnt regelmäßig im letzten Drittel des Monats August, d. h. 90—100 Tage nach dem Erscheinen der ersten Imagines. In dieser Zeitspanne fanden wir eine durchschnittliche Temperatursumme von 1430—1490° C. Die Entwicklung der Ovarien ruht von Mitte Juli bis Mitte August. Berechnungen der Temperatursummen von Mitte August an bis zum Beginn der Eiablage und Vergleiche mit den Sonnenscheinstunden bringen keine genaueren Aufschlüsse darüber, von welchen Umwelteinflüssen die Reifung der Ovarien abhängig ist.

Schriftenverzeichnis.

- Bremer, H., Über die tageszeitliche Konstanz im Schlüpftermine der Imagines einiger Insekten. — Zeit. wiss. Ins.-Biologie, 21, 209—216, Berlin 1926.
- Speyer, W., Der Apfelblattsauger, *Psylla mali* Schmidberg. Monographie. J. Springer, Berlin 1929.
- Die Embryonalentwicklung und das Ausschlüpfen der Junglarven von *Psylla mali* Schm. — Zeit. wiss. Ins.-Biologie, 24, 215—220, Berlin 1929.
- Uvarov, B. P., Insects and Climate. — Trans. Ent. Soc., 79, London 1931.