

## Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer, Eigengewicht und Gewicht der gefressenen Nahrungsmenge bei Larven von *Phytonomus punctatus* F.

(Coleoptera: Curculionidae.)

Von O. Kaufmann,

Zweigstelle Kiel-Kitzeberg der Biologischen Reichsanstalt.

(Mit 4 Textfiguren.)

Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer, Lebensdauer, Anzahl der abgelegten Eier, Dauer der Legeperiode, Anzahl der Generationen und ähnlichen biologischen Artmerkmalen sind bei Insekten häufig durchgeführt worden. Als Regel hat sich dabei ergeben, daß mit steigenden Temperaturen bis zu einem artmäßig festgelegten Maximum alle Lebensfunktionen gewissermaßen zeitlich zusammengedrängt werden. Mit der Beschleunigung der Entwicklung wird also die Lebensdauer und die Legeperiode verkürzt, dafür steigt aber die Anzahl der in der Zeiteinheit abgelegten Eier, und unter Umständen sogar die Gesamtzahl der Nachkommen. Die Zahl der jährlichen Generationen wird nur bei polyvoltinen Insekten erhöht. Auch der Faktor Ernährung ist wiederholt in diese Untersuchungen einbezogen worden. Hunger bewirkte eine mehr oder weniger starke Schädigung, die sich, ebenso wie eine Abweichung von der artgemäßen Nahrung, in einer Verkürzung der Lebensdauer, Minderung des Fortpflanzungstriebes, Verkümmern der Geschlechtsorgane, Verringerung der Eizahl, Vergrößerung der Anfälligkeit und damit Erhöhung der Sterblichkeit, Änderung des Geschlechterverhältnisses oder in ähnlich einschneidender Weise bemerkbar machte. Derartige Zusammenhänge sind oft der Schlüssel für die Erklärung des Massenwechsels der Insekten bzw. für das Entstehen oder Ausbleiben von Insektenkalamitäten.

Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Entwicklungsdauer, dem Eigengewicht und der gefressenen Nahrungsmenge bei Insektenlarven sind bisher nur vereinzelt angestellt worden. Auch sie vermögen einiges Licht auf das Problem der Massenbewegung von Insekten zu werfen. Vor allem aber können sie Aufschluß geben bei der Frage, wie es zu erklären ist, daß bei manchen Schädlingen partieller oder totaler Kahlfraß gewissermaßen über Nacht in Erscheinung tritt, jedenfalls so plötzlich, daß oft nicht mehr genügend Zeit vorhanden ist, um eine Bekämpfung noch rechtzeitig vorzubereiten und den Bestand zu retten. Die folgenden Ausführungen sollen ein bescheidener Beitrag in dieser Richtung sein. Da derartige Untersuchungen unter ständiger Kontrolle stehen, mit getrennt gehaltenen Individuen durchgeführt werden müssen und sehr zeitraubende Messungen und Wägungen erfordern, konnten

für jede Serie nur wenige Individuen berücksichtigt werden. Ich glaube indessen, daß die erhaltenen Ergebnisse sich trotzdem unter bestimmten Vorbehalten für die geprüfte Insektenart verallgemeinern lassen. Dafür scheint mir in erster Linie die Regelmäßigkeit der erhaltenen Kurven zu sprechen.

#### Methodisches.

Die Zuchten wurden in Petrischalen durchgeführt, die mit einer Glasscheibe verdeckt waren. Als Bodenbelag diente Fließpapier. Die als Futter verwandten jüngeren Luzerneblätter wurden in kleinen, mit Wasser gefüllten und mit Watte verschlossenen Glasröhrchen angeboten und waren stets in reichlicher Menge vorhanden. Die Kontrolle der Entwicklung und der Futterwechsel erfolgten regelmäßig und mehrmals am Tage. Für die Temperaturstufen standen sich selbst regelnde Warmzellen mit praktisch konstanter Temperatur zur Verfügung. Zur Feststellung der gefressenen Blattfläche wurden die beschädigten Blätter sofort nach dem Auswechseln auf Millimeterpapier gelegt und durch Markierung mit feinen Nadelstichen die Fläche der gefressenen Löcher übertragen. Beim dritten und vierten Stadium mußte außerdem noch darauf geachtet werden, wieweit auch die Mittelrippe des Blattes mitgefressen war. Bei den Zuchten mit diesen Stadien war es sogar erforderlich, die Größe der dargebotenen Blätter vorher genau festzulegen. Durch Addition der auf diese Weise markierten Teilstücke wurde die für jedes Stadium bzw. für die gesamte Larvenentwicklung benötigte Blattfläche festgestellt. Für die Umrechnung auf das Gewicht der gefressenen Blattfläche wurden zunächst zahlreiche Blattstücke bekannter Größe gewogen und aus den erhaltenen Werten das Mittel gezogen. Dabei war die etwas dickere Hauptader noch besonders zu berücksichtigen. *Phytonomus punctatus* F. ist für die Untersuchungen gewählt worden, da diese Art verhältnismäßig große Larven besitzt, mit denen ein sauberes, leichtes Arbeiten möglich ist. Auch brauchen die Tiere beim Fressen kaum gestört und mit der Hand nicht berührt zu werden. Infolge vorausgegangener zahlreicher Zuchten mit anderer Fragestellung lag auch genügend Erfahrung in der Haltung dieser Tiere vor und schließlich stand das Material bequem zur Verfügung.<sup>1)</sup>

### 1. Beziehungen zwischen Temperatur und Nahrungsmenge.

Die während des gesamten Larvenlebens gefressenen maximalen, durchschnittlichen und minimalen Blattmengen sind für drei Temperaturen und für je 10 (21<sup>o</sup>), 5 (28<sup>o</sup>) und 3 (Labor.) Larven in Fig. 1 als Quadrate dargestellt. Hierbei handelt es sich nur um Exemplare, die auch wirklich das Volltierstadium erreicht haben. (Über die Sterblichkeit der Larven vgl. Kaufmann 1941, S. 107). In Quadratzentimeter ausgedrückt und in Gramm umgerechnet, erhält man im einzelnen folgende Werte:

<sup>1)</sup> Kaufmann, O., Der Kleeblattkäfer (*Phytonomus punctatus* F.), ein Schädling von Klee und Luzerne. Zentralbl. Bakteriol., Parasitenk. Infektionskrankh., 104, 87—117, 1941.

Tabelle 1.  
Beziehungen zwischen Temperatur und Fraßmenge.

Temperatur	Durchschnittlich gefressene Blattmenge	
	in $cm^2$	in $\mu$
Labor (19,5°) <sup>1)</sup>	20,06	0,312
21°	29,40	0,317
28°	21,15	0,249

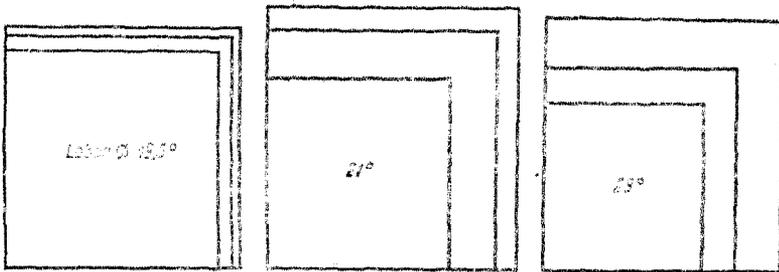


Fig. 1. Maximale, durchschnittliche und minimale Fraßmenge einer Larve von *Phytomyza punctatus* bei verschiedenen Temperaturen.

Die in der Fig. 1 ebenfalls durch Quadrate zur Darstellung gebrachten maximalen und minimalen Fraßmengen für jede Temperaturstufe verhalten sich in den Laborzuchten wie 1 : 1,2; in der Stufe 21° wie 1 : 1,8 und bei 28° C wie 1 : 2,2. Wenn ein Vergleich der Streubreiten in Bezug auf die aufgenommene Nahrungsmenge bei der relativ geringen Anzahl von Individuen auch nicht angebracht ist, so fällt für 21° und noch mehr bei der 28°-Zucht die große Schwankung gerade wegen der geringen Individuenzahl doch sehr in die Augen. Sie ist auch ungleich viel größer als etwa die Streuung bei der Entwicklungsdauer in den gleichen Stufen. Beide scheinen auf den ersten Blick keine sinnvolle Beziehung zueinander zu haben, d. h. einer kurzen Entwicklungsdauer entspricht nicht regelmäßig eine geringe Fraßmenge und umgekehrt. Dafür sind z. B. die Daten aus der 28°-Zucht (Tabelle 2) kennzeichnend.

Ordnet man aber die Larven nach ihrer Entwicklungsdauer an, wie dies in Fig. 2 für die 21°-Stufe geschehen ist<sup>2)</sup>, und trägt die entsprechende Fraßmenge ein, so zeigt sich zwischen den Kurven A und

<sup>1)</sup> Die Zuchten im Laboratorium fanden bei einer durchschnittlichen Temperatur von 19,5° statt.

<sup>2)</sup> Die 21°-Stufe eignet sich für diese Darstellung am besten, da hier nicht nur für 5, sondern für 10 Larven die Daten vorliegen.

Tabelle 2.

Entwicklungsdauer und Fraßmengen für Larvenzuchten bei 28°.

Larve	Entwicklungsdauer		Fraßmenge	
	in Tagen	Streuung in %	in cm <sup>2</sup>	Streuung in %
1	19,1	} 42,9	31,99	} 122,6
2	21,9		17,95	
3	22,9		14,37	
4	27,3		25,95	
5	27,3		16,99	

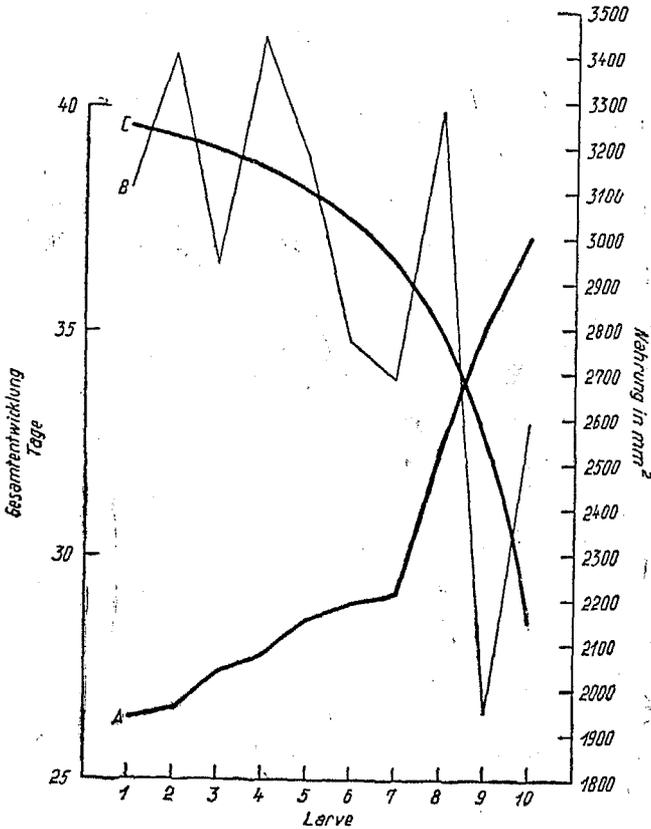


Fig. 2. Beziehungen zwischen der Entwicklungsdauer und der Nahrungsmenge bei *Phytonomus punctatus* für eine Zucht bei 21°.

A = Entwicklungsdauer. B = Nahrungsmenge in mm<sup>2</sup>.

C = Idealkurve von B.

C (die als Idealkurve von B aufgefaßt werden kann) deutlich eine gegenläufige Tendenz. Trotzdem also die Schwankung in der verbrauchten Nahrungsmenge ungleich viel größer ist als die Streuung bei der Entwicklungsdauer, verhalten sich beide umgekehrt proportional zueinander. Leider ist bei den vorliegenden Zuchten nicht auf das Geschlecht der aus den einzelnen Larven schlüpfenden Volltiere geachtet worden. Da ♂ und ♀ sich aber nach Größe und Gewicht überschneiden, darf angenommen werden, daß dadurch die Tendenz der Kurven nicht beeinflusst worden ist.

Die Bestimmung des biologischen Optimums (größte Leistung bei geringster Sterblichkeit) stößt bei dem wechselbrütigen *Phytonomus punctatus* auf einige Schwierigkeiten. Nach der Gestalt der Kurven für die Entwicklungsdauer (Kaufmann, 1941, S. 102, Abb. 11) darf man es erfahrungsgemäß aber etwa zwischen 20 und 22° vermuten. Aus diesen Kurven und dem Mortalitätsdiagramm der Larven (Kaufmann, 1941, Abb. 13) ergibt sich andererseits mit Sicherheit, daß eine Temperatur von 28° keinesfalls dem biologischen Optimum entspricht oder nahekommt.

Die mittleren Fraßmengen, wie sie in Fig. 1 wiedergegeben sind, zeigen ein leichtes Ansteigen von der 19,5°-Zucht zur 21°-Stufe und dann einen deutlichen Abfall für 28°. Man ist geneigt, daraus den Schluß zu ziehen, daß die Larven für ihre Entwicklung unter optimalen Lebensbedingungen ein Maximum an Nahrung benötigen.<sup>1)</sup> Auch für Maikäferengerlinge fand Ene<sup>2)</sup>, daß die Nahrungsaufnahme und Gewichtszunahme bei gleicher Nahrung mit der Temperatur bis zu einem bestimmten Wert (23,2° C) zu- und dann abnahm. Titschack<sup>3)</sup> stellte dagegen bei niedriger Temperatur (20° C) unter gleichen Ernährungsbedingungen für die Kleidermotte einen größeren absoluten Nahrungsverbrauch fest und erhielt auch schwerere Tiere als in Zuchten bei 30° C. In diesem Falle scheint es aber nicht ausgeschlossen zu sein, daß die Raupen unter den gewählten Ernährungsbedingungen (mit Pferdedungsast verunreinigte Wolle) bei etwa 25° C noch mehr Nahrung zu sich genommen hätten als bei

<sup>1)</sup> Man könnte vielleicht erwarten, daß die Tiere im biologischen Optimum, wo sie die geringsten Umweltwiderstände zu überwinden haben, gerade mit der kleinsten Nahrungsmenge auskommen. Wahrscheinlich ist aber, daß das Triebleben, und zwar sowohl der Ernährungstrieb wie der Fortpflanzungstrieb, stets einem Maximum zustrebt, und daß dieses gerade im biologischen Optimum wegen des geringen anderweitigen Energieverbrauchs am häufigsten erreicht wird.

<sup>2)</sup> Ene, I. M., Experimentaluntersuchungen über das Verhalten des Maikäferengerlings (*Melolontha spec.*). Ztschr. angew. Ent., 29, 529—600, 1942.

<sup>3)</sup> Titschack, E., Untersuchungen über den Temperatureinfluß auf die Kleidermotte (*Tineola biselliella Hum.*). Ztschr. wissenschaft. Zool., 124, 213 bis 251, 1925.

20 und 30<sup>o</sup>, da nach der Kurve der Entwicklungsdauer das biologische Optimum unter den vorliegenden Verhältnissen etwa bei 25<sup>o</sup> C zu vermuten ist.

## 2. Beziehungen zwischen der Nahrungsmenge und der Entwicklungsdauer der einzelnen Larvenstadien.

In Fig. 3 sind die von den 4 Larvenstadien zu ihrer Entwicklung benötigten durchschnittlichen Nahrungsmengen für drei Temperaturstufen unter Berücksichtigung der mittleren Entwicklungsdauer dargestellt und als Kurven miteinander verbunden. Der Häutungstermin ist dabei als Abschluß der Fraßtätigkeit für die Larven I bis III angesehen worden. Aus den Kurven lassen sich folgende Beziehungen ablesen: Die Zeiten der Gesamtlarvenentwicklung bei 28<sup>o</sup>, 21<sup>o</sup> und 19,5<sup>o</sup> verhalten sich wie 23 Tg. 19 Std. : 30 Tg. : 48 Tg. 15 Std. oder wie 1 : 1,3 : 2,0. Die von

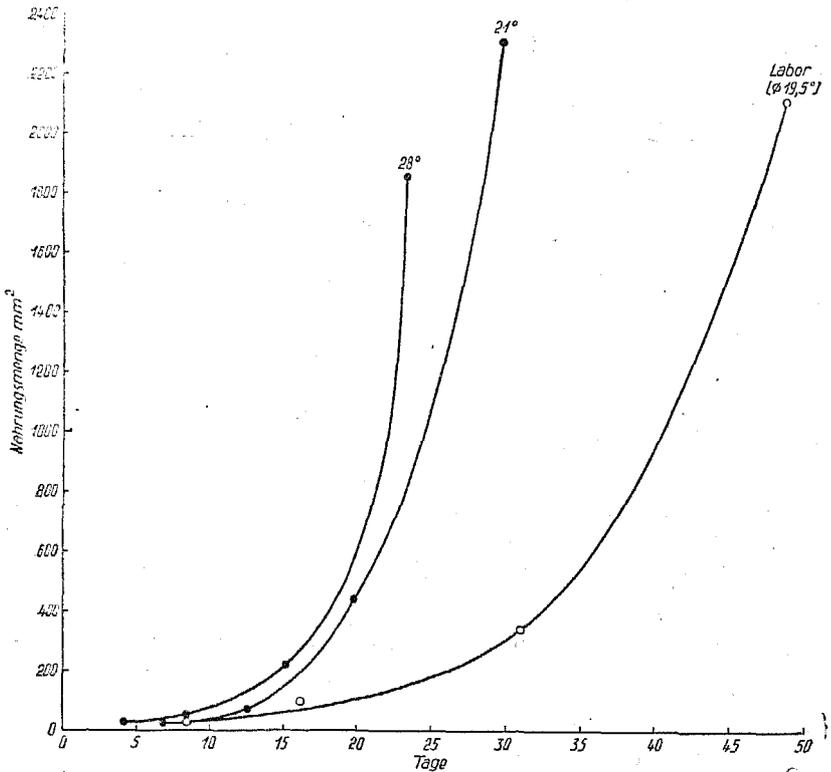


Fig. 3. Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer und Nahrungsmenge bei *Phytonomus punctatus* für drei Temperaturstufen. Die Punkte bzw. Kreise auf den Kurven begrenzen die 4 Larvenabschnitte.

den Larven während ihrer Gesamtentwicklung im Durchschnitt aufgenommenen Futtermengen (vgl. Tab. 1) verhalten sich dagegen wie 1 : 1,4 : 1,3. Aus diesen beiden Proportionen ergibt sich noch einmal die schon weiter oben ausgesprochene Wahrscheinlichkeit, daß die für die Entwicklung benötigte Nahrungsmenge nicht von der Dauer der Entwicklung abhängt, sondern in dem Sinne eine biologische Funktion der Temperatur ist, daß sie bei optimaler Temperatur am größten ist und mit über- und unteroptimalen Temperaturen fällt. Interessant ist nun die Frage, ob sich, vom Optimum aus gesehen, die geringere Nahrungsaufnahme auf alle Stadien *prozentual gleichmäßig verteilt oder nicht*. In der 21°-Zucht, die, wie wir annehmen durften, den optimalen Temperaturen am nächsten kommt, verteilt sich die durchschnittlich aufgenommene Nahrungsmenge relativ auf die 4 Larvenstadien wie folgt: Larve I : L. II : L. III : L. IV = 1 : 2,8 : 18,7 : 98,9. Bei der Stufe 19,5° lautet die entsprechende Proportion: 1 : 4,4 : 15,1 : 104,2 und für 28° ist sie 1 : 2,6 : 9,6 : 86,6. Während man für die erste und zweite Proportion keinen wesentlichen Unterschied feststellen kann, da bei 19,5° die durchschnittlich verhältnismäßig geringe Nahrungsaufnahme im dritten Stadium durch etwas stärkeren Verbrauch im zweiten und vierten Stadium wieder ausgeglichen wird, erstreckt sich der absolut genommen erheblich geringere Blattkonsum bei 28° (vgl. Fig. 1) auf alle 4 Stadien, denn auch die Larve I hat in dieser Temperaturstufe schon rund 13% weniger Nahrung durchschnittlich verbraucht als bei 21°. Ganz besonders ist es aber das dritte Stadium, das proportional erheblich weniger Nahrung zu sich genommen hat als die unter günstigeren Temperaturverhältnissen lebenden Larven.

Vom epidemiologischen Standpunkt aus ist die Feststellung wichtig, wie groß in den verschiedenen Temperaturstufen die in der Zeiteinheit aufgenommene Nahrungsmenge ist. Hierbei interessieren natürlich vor allem die Altlarven, da sie für die Höhe des Schadens den Ausschlag geben. So frißt z. B. in der Temperaturstufe 21° das vierte Stadium rund 100mal so viel wie die Junglarve und immer noch gut 5mal mehr als das dritte Stadium. Bei 21° wurden im Mittel 0,283 g Blattmasse durchschnittlich in 10 Tagen von einer Larve IV gefressen, die mittlere Tagesleistung ist somit 0,0283 g. Die entsprechende Menge für die Larven der 28°-Zucht ist 0,0264 g, also etwas weniger, für die 19,5°-Zucht dagegen nur 0,0146 g, d. h. nur etwa die Hälfte wie bei 21°. Ob dieser erhebliche Abfall darauf zurückzuführen ist, daß den Daten für die 19,5°-Zucht nur drei und damit zu wenig Larven zugrunde liegen, oder darauf, daß im Gegensatz zu den beiden anderen Temperaturen 19,5° C eine Mitteltemperatur ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Innerhalb einer Temperaturstufe müssen wir die Tiere mit der schnellsten Entwicklung, also der kürzesten Entwicklungsdauer, als die

physiologisch gesündesten ansprechen und dürfen von ihnen auch die größte Leistung, d. h. in unserem Falle den absolut und relativ größten Nahrungsverbrauch erwarten. Das ist in der Tat so. Von den 10 bei 21° gehaltenen Larven hat diejenige mit schnellster Gesamtentwicklung das 4. Stadium in 9 Tg. und 3 Std. durchlaufen und in dieser Zeit 0,346 g Nahrung zu sich genommen. Durchschnittlich haben aber die 10 Larven 10 Tage für das Altlarvenstadium benötigt und dabei im Mittel 0,283 g Blattmasse gefressen. Die Larve mit langsamster Gesamtentwicklung fraß als 4. Stadium 12 Tage und 1 Std. und verbrauchte nur 0,195 g. Die Leistung in der Zeiteinheit, d. h. je Tag, war somit in entsprechender Reihenfolge 0,0412 g; 0,0283 g und 0,0177 g. Mit anderen Worten: Die Larve mit schnellster Entwicklung hat in der Zeiteinheit 45,6% mehr gefressen als der Durchschnitt unter gleichen Verhältnissen und die Larve mit langsamster Entwicklung 37,5% weniger. Zwischen den beiden Extremen ist das ein Unterschied von rund 132%, der besonders im Hinblick darauf, daß es sich hier um dieselbe Temperaturstufe handelt, als erstaunlich anzusehen ist. Unter Einbeziehung aller geprüften Temperaturen, aber ohne Berücksichtigung der individuellen Entwicklungsdauer ist der Unterschied im Nahrungsverbrauch der Altlarven noch größer, nämlich 176,4%. Dabei ist wieder bezeichnend, daß die Larve mit absolut größtem Nahrungsverbrauch bei 21°, diejenige mit dem geringsten aber bei 28°, also dem Optimum am entferntesten, gehalten wurde.

### 3. Beziehungen zwischen dem Eigengewicht der Larve, ihrer Entwicklungsdauer und dem Gewicht der gefressenen Nahrung.

Bei der Darstellung in Fig. 4, die die vorstehend genannten Beziehungen graphisch vor Augen führt, und die sich auf die 21°-Zucht stützt, überrascht erneut die Ausgeglichenheit der Kurven. Diese Tatsache läßt schon vermuten, daß trotz aller individuellen Schwankungen auch beim Lebensablauf jeder einzelnen Larve bestimmte Gesetzmäßigkeiten nicht nur im Wachstum, sondern auch in der Gewichtszunahme und in der benötigten Nahrungsmenge vorliegen. Die Kurve A gibt das Gewicht der gefressenen Blattmenge und die Entwicklungsdauer derjenigen Larve wieder, die ihre Entwicklung am schnellsten beendet hat. Die Punkte auf der Kurve zeigen den durch die Häutung gekennzeichneten Beginn des nächsthöheren Stadiums an. Die Kurve C zeigt das gleiche für die Larve mit maximaler Entwicklungsdauer. In der Kurve B sind die entsprechenden Mittelwerte (von 10 Larven) zur Darstellung gebracht, und dabei die in jedem Stadium verbrauchten mittleren Nahrungsmengen am Ende der 4 Larvenstufen eingetragen. Die Kurve D endlich entspricht dem mittleren Eigengewicht der Larven und der durchschnittlichen Entwicklungsdauer in dieser Temperaturstufe. Die Punkte auf

dieser Kurve geben dabei das Gewicht der frisch gehäuteten Individuen wieder, die Kreise entsprechen dem mittleren Gewicht von je 10 wahllos gewogenen Larven und das Kreuz am Ende der Kurve dem mittleren Gewicht von 10 ausgesucht großen Larven am Ende der Fraßzeit.

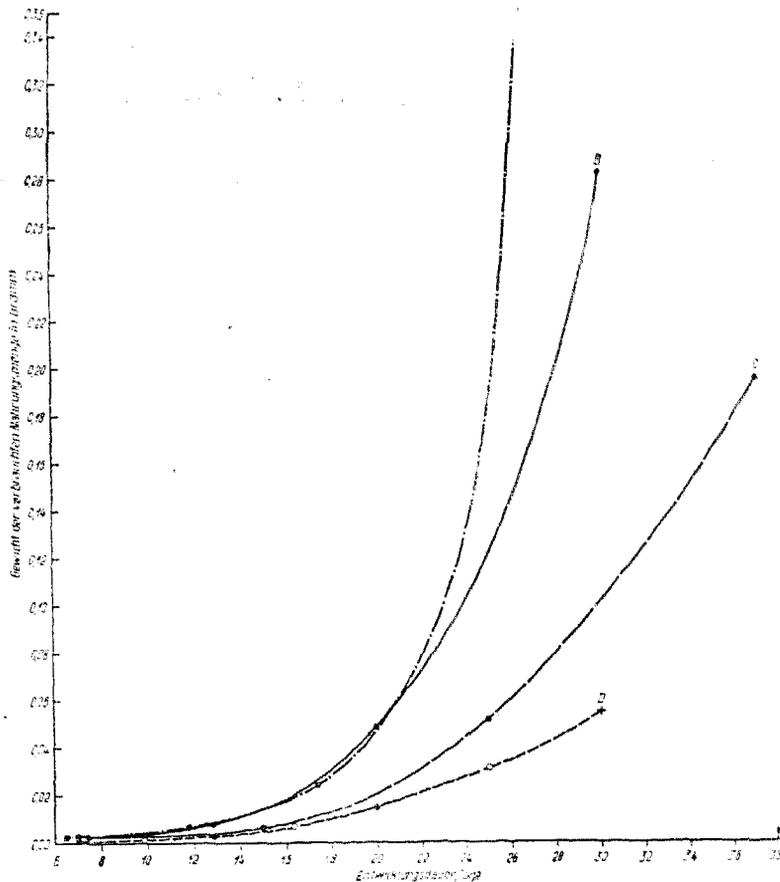


Fig. 4. Beziehungen zwischen dem Eigengewicht der Larve, ihrer Entwicklungsdauer und dem Gewicht der gefressenen Nahrungsmenge für eine Zucht bei 21°.

- — — — (A) = Larve mit kürzester Entwicklungsdauer.
  - (B) = Larve mit mittlerer Entwicklungsdauer.
  - · - · - (C) = Larve mit längster Entwicklungsdauer.
  - · · · · (D) = Das mittlere Eigengewicht der Larven.
- Weitere Erläuterung im Text.

Wir vergleichen nun zunächst das mittlere Eigengewicht der Larven am Ende eines jeden Stadiums mit dem Gewicht der in jedem Stadium

gefressenen durchschnittlichen Blattmenge und erhalten dabei folgende 4 Proportionen: Larve I 1 : 2,9; Larve II 1 : 2,3; Larve III 1 : 3,6 und Larve IV 1 : 5,3. Während also die Larven in den ersten 3 Stadien jeweils etwa das  $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ fache ihres Eigengewichtes an Nahrung zu sich genommen haben, ist es bei der Altlarve mehr als das Fünffache. In der Gesamtlarvenzeit haben die Tiere sogar das 6,4fache ihres erreichten Höchstgewichtes gefressen. Diese Zahl deckt sich mit der entsprechenden für die Laborzucht ( $\varnothing$  19,5<sup>0</sup>), während die Tiere in der 28<sup>0</sup>-Zucht nur das 4,6fache ihres eigenen Höchstgewichtes in der gesamten Larvenzeit gefressen haben. Im Vohundertersatz wurden von der Gesamtnahrung während der Larvenzeit bei 21<sup>0</sup> im Mittel aufgenommen: 0,8% von der Larve I, 2,7% von der Larve II, 15,4% von der Larve III und 81,5% von der Altlarve. Diese Prozentsätze ändern sich auch in den beiden anderen Temperaturstufen nicht wesentlich.

Faßt man für die 4 Stadien die Entwicklungsdauer, das Eigengewicht und das Gewicht der Nahrung in Proportionen zusammen, so ergibt sich (ebenfalls für 21<sup>0</sup>) folgendes Bild:

	Larve I	Larve II	Larve III	Larve IV
⊘ Entwicklungsdauer	1	1,2	1,6	2
⊘ Eigengewicht	1	3,5	14,7	48,9
⊘ Gewicht der Nahrung	1	2,8	17,7	92,3

Ogleich also die Altlarve zu ihrer Entwicklung nur die doppelte Zeit benötigt wie die Junglarve, frißt sie bei etwa dem 50fachen Eigengewicht über 90 mal so viel wie diese. Auch für die anderen Temperaturstufen gilt dieser Satz, da hier nahezu die gleichen Verhältnisse herrschen.<sup>1)</sup>

Bemerkenswert sind die Ergebnisse, wenn man die bei gleicher Temperatur, z. B. bei 21<sup>0</sup>, innerhalb der einzelnen Stadien auftretenden Schwankungen des Nahrungsverbrauchs und der Entwicklungsdauer miteinander vergleicht:

Streuung der Larven bei 21<sup>0</sup> C in %

		Nahrungsverbrauch	Entwicklungsdauer
Larve	I	45,7	21,4
"	II	91,7	62,5
"	III	260,1	79,8
"	IV	122,7	38,9
Larve I—IV		59,1	76,8

<sup>1)</sup> Der unverhältnismäßig hohe Nahrungsverbrauch der Larven III und ganz besonders der Altlarven ist aller Wahrscheinlichkeit nach darauf zurückzuführen, daß mit zunehmender Größe auch der Nahrungsanteil steigt, der unverletzt und im wesentlichen unverdaut den Darm passiert. Ist diese Erklärung richtig, so wird man bei Insekten mit saugenden Mundwerkzeugen

Aus dieser Zusammenstellung ist zu entnehmen, daß sowohl in Bezug auf den Nahrungsverbrauch wie auch der Entwicklungsdauer die Streuung bei den Jungharven am geringsten, aber nicht bei den Altlarven, sondern deutlich bei den Larven III am höchsten ist. Wichtig und zugleich am interessantesten sind die beiden Zahlen unter dem Strich für die gesamte Larvenentwicklung. Die Streuung von 59,1% für den Nahrungsverbrauch während des gesamten Larvenlebens erscheint besonders im Hinblick auf die starke Streuung bei den einzelnen Stadien (siehe Larve III und IV) auffallend gering. Hier findet also während des Larvenlebens offenbar weitgehend ein Ausgleich statt, indem Individuen, die in einem Stadium besonders viel Nahrung zu sich nehmen, in einem anderen dafür weniger fressen.<sup>1)</sup> Dieser Ausgleich dürfte besonders bei den Larven III und IV zustande kommen. Ganz anders bei der Entwicklungsdauer. Die hohe Streuung von 76,3% besagt im Vergleich zu den Zahlen, die für die einzelnen Stadien gelten, eindeutig, daß Larven mit relativ langer Entwicklungsdauer sich während ihrer ganzen Larvenzeit relativ langsam entwickelt haben und der Ausgleich kaum eine Rolle spielt.

#### 4. Epidemiologische Folgerungen.

In epidemiologischen und ökologischen Arbeiten auf dem Gebiete der angewandten Entomologie spielt die Erforschung der optimalen Lebensbedingungen einer Insektenart oder eines bestimmten Stadiums eine ganz besondere Rolle. Die Vermehrungspotenz auf der einen und die Summe aller erkannten biotischen und abiotischen Hemmungsfaktoren auf der anderen Seite soll uns einen Anhaltspunkt geben für die Entstehung und den Fortgang einer Gradation und die zu erwartende Schädwirkung. Dabei wird oft als stillschweigende Voraussetzung angenommen, daß die Anzahl der vorhandenen oder zu erwartenden Individuen in direktem Verhältnis zur Höhe des Schadens steht. Nur dem Zeitpunkt des Auftretens, besonders in Hinsicht auf die Wirtspflanze oder das Wirtstier, vielleicht auch im Hinblick auf die wichtigsten Feinde, wird dabei in der Regel Rechnung getragen. Wenig beachtet worden ist dagegen die Freugeschwindigkeit und deren Abhängigkeit von äußeren Faktoren, obgleich sie nicht nur für die Höhe des Schadens, sondern auch für die

ganz andere Verhältnisse erwarten dürfen. In der Tat stellte z. B. Titschack (Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere, 17, 471—537, 1930) für die Bettwanze fest, daß die Mahlzeiten der Larven von Stadium zu Stadium absolut genommen zwar immer größer wurden. Auf das vorhergegangene Stadium bezogen, wurde die Blutaufnahme aber im Laufe der Entwicklung verhältnismäßig immer geringer.

<sup>1)</sup> Diese Feststellung hat Titschack auch bei der Kleidermotte machen können (Ztschr. wissenschaft. Zool., 128, 509—503, 1926). Er schreibt: „Zu geringe Gewichtsvermehrung sucht das Tier bei der nächsten Häutung wieder einzuholen“.

Schnelligkeit seiner Entstehung und damit für die Vorbereitung etwaiger Bekämpfungsmaßnahmen von erheblicher Bedeutung ist. Wenn es so ist, wie wir auf Grund bestimmter Anhaltspunkte vermuten, daß die im biologischen Optimum lebenden Tiere hier ihren maximalen Nahrungsverbrauch haben, also auch in der Zeiteinheit besonders während des wichtigen Altlarvenstadiums die größte Nahrungsmenge zu sich nehmen und somit am schnellsten fressen, so gewinnt damit die Feststellung des biologischen Optimums auch in Bezug auf die Schadensbeurteilung eine erhöhte Bedeutung. Hierbei wird man vor allem an Schädlinge denken, die äußerlich an den Pflanzen leben und fressen. Freilich ist es dabei in vielen Fällen notwendig, auch die Leistung der Pflanze zu berücksichtigen, um festzustellen, unter welchen Bedingungen sie den größten Zuwachs an bedrohten Organen zeigt. Sind nicht u. U. wenig Larven, die schnell fressen, von viel größerer Bedeutung als viele, die langsam fressen, da die Pflanze inzwischen Zeit hat, den Schaden auszugleichen? Und wird aus diesem Grunde nicht vielleicht oft eine schon in Gang befindliche Massenvermehrung übersehen, nur weil der Schaden nicht hervortritt? Ja, tritt vielleicht ein Insekt in einem bestimmten Gebiet nur deswegen nicht als ernster Schädling in Erscheinung, weil die Tiere in diesem Bezirk aus klimatischen Gründen in der Regel oder dauernd „Langsamfresser“ sind? Und muß der Schadefekt nicht mindestens derselbe sein, wenn unter sonst gleichen Bedingungen an einem Ort oder in einem Jahr  $x$  Tiere leben, von denen im Ei- oder Junglarvenstadium sagen wir 60% zugrunde gehen, der Rest als Altlarve aber in der Zeiteinheit doppelt so viel frißt wie  $x$  Larven bei 20%iger Parasitierung an anderem Orte oder in einem anderen Jahr? Hier liegen ökologische Probleme, die sich noch kaum übersehen lassen und für die erst die nötigen Voruntersuchungen angestellt werden müssen. Die vorliegenden Versuche und Feststellungen können, da sie an zahlenmäßig noch viel zu geringem Material durchgeführt wurden, das Problem nur anschnneiden.

### 5. Zusammenfassung und Ergebnisse.

Bei drei Temperaturstufen (19,5°, 21° und 28°) wurden Larven des Luzerneblattkäfers in Einzelzucht gehalten und genaue Feststellungen in den vier Stadien über die Entwicklungsdauer, die gefressene Nahrungsmenge und das Eigengewicht durchgeführt.

Der Fläche und dementsprechend auch dem Gewicht nach haben die Tiere bei 21° (eine Stufe, die dem biologischen Optimum nahekommt) am meisten gefressen, obgleich die Larven sich bei 28° erheblich schneller entwickeln. Es zeigt sich weiterhin, daß die individuellen Schwankungen der Entwicklungsdauer in allen Stufen wesentlich geringer sind als diejenigen der verbrauchten Nahrungsmenge. Diese scheint in dem Sinne eine Funktion der Temperatur zu sein, daß im biologischen Optimum das Maximum an Nahrung

verzehrt wird. Der vermehrte oder verminderte Nahrungsverbrauch erstreckt sich dabei auf alle Stadien.

Wichtig ist die in der Zeiteinheit aufgenommene Nahrungsmenge besonders für die Altlarve, da diese unter optimalen Verhältnissen rund 100mal so viel frisst wie die Junglarve und immer noch etwa 5—6mal so viel wie das Drittstadium. Es zeigt sich, daß die im Optimum lebenden Tiere nicht nur absolut genommen, sondern auch in der Zeiteinheit die größte Nahrungsmenge verarbeiten.

Bei 21° fraß die Larve mit kürzester Entwicklungsdauer, also die physiologisch gesündeste, in der Zeiteinheit 45,6% mehr als der Durchschnitt. Zwischen diesem Tier und der Larve mit größter Entwicklungsdauer bei gleicher Temperaturstufe bestand ein Unterschied von rund 132%.

Als Larve I, II und III verzehren die Tiere unter optimalen Lebensbedingungen etwa das  $2\frac{1}{4}$ — $3\frac{1}{2}$ fache ihres Eigengewichtes, die Larve IV mehr als das Fünffache. In der Gesamtlarvenzeit fressen sie sogar mehr als das Sechsfache ihres höchsten Eigengewichtes. Mit der Verkürzung der Entwicklungsdauer fällt diese Zahl.

Von der Gesamtnahrung wurden unter optimalen Bedingungen 0,8% von der Larve I, 2,7% vom 2. Stadium, 15,1% von der Larve III und 81,5% von der Altlarve verbraucht. Obgleich die Altlarve zu ihrer Entwicklung nur die doppelte Zeit benötigt wie die Junglarve, frisst sie bei dem 50fachen Eigengewicht 90—100mal so viel wie diese.

Die Schwankungen im Nahrungsverbrauch und in der Entwicklungsdauer waren bei 21° nicht bei der Altlarve sondern im Stadium III am größten. Aus der Streuung für die Gesamtlarvenzeit ergibt sich aber interessanterweise, daß in Bezug auf die Nahrungsaufnahme während der Larvenzeit ein weitgehender Ausgleich stattfindet, nicht dagegen in Bezug auf die Entwicklungsdauer.

Die Abhängigkeit der Fraßgeschwindigkeit von äußeren Faktoren erscheint besonders epidemiologisch von Bedeutung, da wenig Larven, die schnell und viel fressen, unter Umständen denselben Schaden hervorrufen können wie zahlreiche „Langsamfresser“. Theoretisch müßte z. B. auch der gleiche Schadeffekt zu erwarten sein, wenn von  $x$  Larven 60% frühzeitig durch Parasitierung zugrunde gehen, der Rest aber in der Zeiteinheit doppelt so viel frisst wie  $x$  Larven an anderem Orte unter sonst gleichen Bedingungen, die nur 20% ihres Bestandes durch Parasitierung einbüßen. Derartige Probleme sollen mit den vorliegenden Untersuchungen, die sich auf ein noch viel zu geringes Material stützen, nur angeschnitten werden.

## Die Larve von *Haplegis nigritarsis* Duda.

(Diptera: Chloropidae.)

Von Willi Hennig,

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Dahlem.

(Mit 11 Textfiguren.)

Wenn auch die Larven der Chloropiden, verglichen mit denen anderer Acalyptraten-Familien, als verhältnismäßig gut bekannt gelten müssen, so gibt es doch eine Reihe auch paläarktischer Gattungen, über