

Eine neue Pilzkrankheit bei Nonnenraupen.

Von Ernst Janisch.

(Dienststelle für forstliche Zoologie der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem.)

(Mit 9 Textfig.)

Inhalt.

1. Einleitung; Material und Methode.
2. Die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. für die Nonnenraupe.
3. Die ökologischen Bedingungen für das Absterben der Nonnenraupen nach der Pilzinfektion.
4. Die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. für andere Raupen.
5. Zusammenfassung der Ergebnisse.
6. Schrifttum.

Einleitung.

Seit einer Reihe von Jahren werden an der Biologischen Reichsanstalt Untersuchungen über das physiologische Verhalten der Nonne unter verschiedenen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Ernährungsbedingungen durchgeführt. Die aus einzelnen Massenwechselgebieten der Nonne entnommenen Eiprüben zeigen bei der Raupenaufzucht je nach Herkunft und Vorgeschichte ein unterschiedliches physiologisches Verhalten in der Entwicklungsdauer, der Sterblichkeit und der Eiproduktion, das Schlüsse über den physiologischen Gesundheitszustand (die Konstitution) zuläßt. Solche Feststellungen geben die Unterlage ab für eine physiologisch begründete Nonnenprognose, bei der nicht allein die Zahl der vorhandenen Tiere für die zu erwartende Schädigung des Bestandes maßgebend ist, sondern darüber hinaus auch die physiologische Konstitution. Diese spielt aber auch bei der Anfälligkeit Krankheitserregern gegenüber eine bedeutende Rolle, wie z. B. bei der Wipfelkrankheit der Nonnenraupen oft vermutet worden ist. Es gehört zu den wichtigsten Aufgaben der Forstzoologie, die Zusammenhänge zwischen den ökologischen Bedingungen, der physiologischen Konstitution der Forstinsekten und der Krankheitsanfälligkeit ausfindig zu machen.

Über die Methode der Prüfung von Nonnengelegen durch Raupenaufzucht unter konstanten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen habe ich 1936 kurz berichtet. Im einzelnen sind die hier verwendeten

Zuchtverfahren von mir 1933 beschrieben worden. Die Zuchten werden schon in der zweiten Winterhälfte durchgeführt, um bereits im Frühjahr, wenn im Walde die Spiegelraupen erscheinen, ein Bild von der physiologischen Konstitution der Raupen im Bestand zu haben. Zur Fütterung im Winter werden geschälte Eicheln verwendet. Dieses Verfahren, das von mir in den letzten Jahren ausgearbeitet worden ist, gestattet eine Aufzucht ohne jede Sterblichkeit, soweit sie nicht auf Konstitution oder Krankheit beruht.

Bei einer solchen Raupenprüfung trat im März 1937 plötzlich eine Pilzkrankheit auf, die sich als eine *Aspergillus*-Mycose erwies und binnen kurzer Zeit die befallenen Teilzuchten zum Absterben brachte. Die Eier dieser Zucht stammten aus einem 91 jährigen Kiefernaltholzbestand (Bonität II) mit eingestreuten Altbuchen im NW von Berlin (Forstamt Kremen)¹⁾. Die Befallstärke 1936 betrug 2—14, im Durchschnitt 6 Nonnenfalter je Stamm, an den Altbuchen jedoch etwa 200 je Stamm. 1937 traten Falter an den Kiefern nur vereinzelt auf; in der Nähe der Buchen wurden 2—3, an den Buchen 15 Falter je Stamm gezählt. Für die Verringerung des Befalls ist jedoch nach den vorliegenden Freilandbeobachtungen 1937 hauptsächlich der große Zeitunterschied zwischen dem Schlüpfen der Spiegelraupen und dem Austreiben der Kiefer verantwortlich zu machen. Die Schlüpfähigkeit der Eier von 1936 betrug 99%.

Die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. für die Nonnenraupe.

Die befallenen Raupen starben zunächst ohne äußerlich erkennbare Ursachen ab. In trockener Luft wurden sie steinhart, ohne daß sich Sporen bildeten. Das entspricht den Verhältnissen, wie sie bei der als Kalk- oder Steinbrut bekannten Krankheit bei Bienenlarven durch *Aspergillus flavus* hervorgerufen werden (vergl. Escherich, Burnside). Das Erscheinungsbild solcher toten Nonnenraupen zeigt Fig. 1. In feuchter Luft ist sehr bald die Oberfläche der Raupen mit einem dichten Polster von gelben Köpfchen bedeckt (Fig. 2 bei Raupen an Fichtenzweigen). Der Pilz erwies sich als ein Schimmelpilz der Gattung *Aspergillus*. Für die nähere Kennzeichnung danke ich Herrn F. H. van Beyma Thoe Kingma vom Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, Holland, der den Pilz als *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. bestimmte. Nach van Beyma sind typisch für diese Art „die verzweigten Sterigmen, die 2,7—3,3 μ großen runden Konidien, welche etwas

¹⁾ Für die lebenswürdige Unterstützung bei meinen Arbeiten im Walde danke ich Herrn Forstmeister Viereck auch an dieser Stelle.

rauh sein können, die elliptischen Blasen und die anfangs gelbe, später etwas mehr gelbbraune Farbe der Konidiendecke“. Die Köpfchen haben die bei *Aspergillus* bekannte Form. Die Blasen, die verzweigten Sterigmen und die Konidien sind in Fig. 3 dargestellt. Näheres über *Aspergillus versicolor* ist bei Thom und Church 1926 und Blochwitz 1929 zu finden.



Fig. 1. Durch *Aspergillus versicolor* abgetötete Nonnenraupen. In trockener Luft ohne Sporendecke.

Die Zucht von *Aspergillus versicolor* auf künstlichen Nährböden gelingt ohne weiteres. Er bildet auf gewöhnlichem Malzagar und Stärkeagar dichte gelbe Rasen, ebenso auf Brot, Kartoffelstengeln und anderen Pflanzenteilen, auch auf Kiefernadeln, auf Raupenkot, auf Insektenleichen usw., so daß er auch als echter Saprophyt anzusprechen ist.

Bei den befallenen Nonnenraupen brechen die Konidienträger einzeln glatt durch das Chitin durch (Fig. 3, 1), auch durch das harte Chitin der Kopfkapsel, ebenso auch durch das Chitin der Puppe. Auf der Oberfläche des Körpers ist keine Spur von Mycel zu finden, so daß es ganz im Innern des Körpers sitzen muß¹⁾.

¹⁾ Genauere Untersuchungen über das Wachstum des Pilzes in der Nonnenraupe sind im Gange.

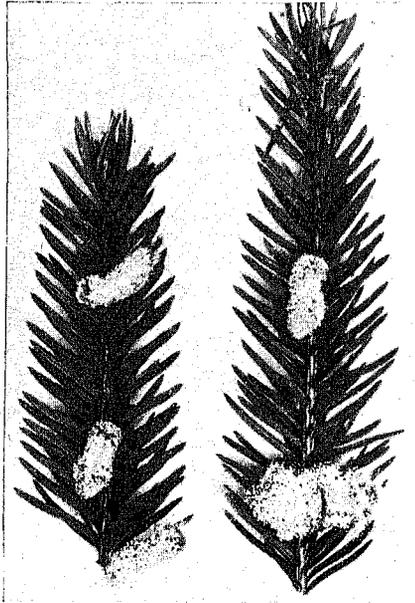


Fig. 2. Durch *Aspergillus versicolor* abgetötete Nonnenraupen mit dichter Sporendecke in feuchter Luft.

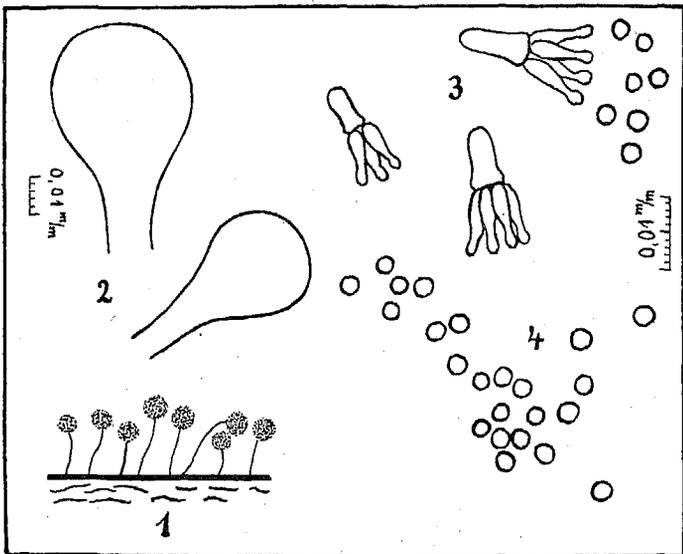


Fig. 3. *Aspergillus versicolor*. 1: Konidienträger auf Chitin, schematisch. 2: Blasen. 3: Verzweigte Sterigmen. 4: Konidien.

In der Literatur ist *Aspergillus versicolor* nicht als pathogen bekannt. Von Blochwitz wird die Art ausdrücklich als nicht pathogen bezeichnet. Eine *Aspergillus*-Mycose an Nonnenraupen ist bisher m. W. nicht beschrieben worden.

Zur Feststellung, ob *Aspergillus versicolor* tatsächlich pathogen ist, oder ob es sich um saprophytisches Wachstum auf Raupen handelt, die aus anderen Gründen abgestorben waren, wurde eine Reihe von Versuchen angesetzt, von denen einige angeführt seien:

A. Laboratoriumsversuche.

1. 25 Nonnenraupen III (Aufzucht in 22°, innerhalb 24 Stunden gehäutet) wurden mit Pilzsporen bestäubt und in 29° in Kristallierschalen ohne geregelte Luftfeuchtigkeit gebracht und mit Eicheln gefüttert. Nach 6 Tagen waren 23 Raupen III tot. 2 hatten sich zu IV gehäutet, starben aber ebenfalls am 7. oder 8. Tage nach der Infektion. In einem 2. Versuch mit 25 Raupen III unter gleichen Bedingungen waren sämtliche Raupen als III nach 8 Tagen tot. Der nichtinfizierte Kontrollversuch zeigte von 25 Tieren am gleichen Tage 1 III, 10 IV, 13 V, 1 VI. Jetzt wurden diese Tiere ebenfalls mit Sporen cutan infiziert. Nach 6 Tagen waren auch hier sämtliche Tiere tot. In einer feuchten Kammer bildeten alle Raupen ein dichtes gelbes Polster von *Aspergillus versicolor*.

2. Etwa 50 Raupen III (wie in 1) wurden mit Sporen bestäubt und in 29° bei etwa 98% Luftfeuchtigkeit mit Eichelfutter gebracht. Sämtliche Raupen starben als III innerhalb von 9 Tagen.

3. In gleicher Weise wurden Raupen III infiziert und in 22° weiter gezogen. Nach 11 Tagen war die Mehrzahl als III tot, nur wenige häuteten sich zu IV und starben bis zum 16. Tage.

4. Ähnlich wie die vorigen verliefen Versuche mit älteren Raupen (IV, V und VI), die aus 22° nach der Infektion in 29° überführt wurden. Fütterung mit Eicheln und mit Fichtennadeln. Die meisten starben als Raupen, z. T. verpuppten sie sich, starben aber als Puppe. In 22° entwickelte sich ein Teil auch nach der Infektion noch zum Falter. Diese zeigten nach dem Tode, ebenso wie die abgestorbenen Puppen in der feuchten Kammer starke Sporenbildung (Fig. 4). In den Kontrollen ohne Infektion entwickelten sich die Falter ohne Sterblichkeit der Raupen und Puppen.

5. Eine größere Anzahl von Raupen I (Spiegelraupen) wurden mit Sporen bestäubt und an Eicheln in 29° und 22° weitergezogen. Die Tiere starben sämtlich ab. Die Kontrollen zeigten fast keine Sterblichkeit.

B. Freilandversuche.

Zur Feststellung der Pathogenität von *Aspergillus versicolor* im Freiland wurden mehrere Gruppen von Versuchen durchgeführt.

1. Am 5. Mai 1937 wurden in einer Kieferndickung (Forstamt Kremmen) Raupenspiegel an den Stämmen mit Sporen bestäubt. Im Laufe des Juni wurden von diesen Bäumen und den benachbarten Unterwuchsfichten tote Raupen abgesammelt. Diese zeigten z. T. in der feuchten Kammer Sporenbildung von *Aspergillus versicolor*, z. T. aber auch nicht.

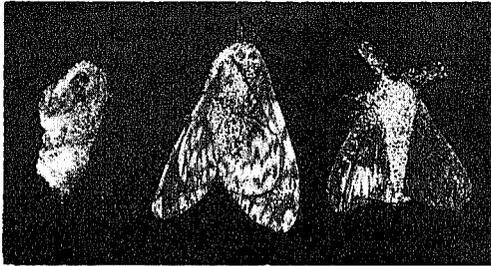


Fig. 4. Puppe und Falter der Nonne von *Aspergillus versicolor* befallen.

2. In einer Kiefernkultur, die stark mit Raupen II (z. T. noch I) besetzt war, wurden einzelne manneshohe Kiefern im ganzen mit Sporen bestäubt. Etwa 14 Tage später wurde eine erhebliche Anzahl toter Raupen III an den Versuchsbäumen gefunden. Die Witterung war warm und trocken. Die Toten zeigten in feuchter Luft starke Sporenbildung.

3. Aus einem älteren Eichen-Kiefernmischwald wurden Mitte Juni von den Eichen große Raupen V und VI entnommen, mit Sporen bestäubt und in der Kiefernkultur, wo die Raupen alle noch bedeutend kleiner waren, ausgesetzt, ebenso an einer kleinen Unterwuchsfichte in der Dickung. Anfang Juli wurden tote Raupen und Puppen an beiden Stellen gefunden, die in der feuchten Kammer dann starke Sporenbildung zeigten. Ferner wurden zur gleichen Zeit noch lebende Raupen von den Versuchsbäumen in das Laboratorium gebracht und in einer Klimakammer bei 22° und hoher Luftfeuchtigkeit weitergezogen. Auch hier starb noch ein Teil ab und bildete dann eine Sporendecke.

4. In der Dickung und der Kiefernkultur wurde eine Anzahl von Hüllkäfigen an den Kiefern angebracht. Sie bestehen aus einer Röhre aus Zelluloid von 13 cm Durchmesser und 15 cm Länge und sind an beiden Seiten mit Voilestoff versehen, so daß ein Zweigstück raupendicht in den Käfig eingebunden werden kann. Das Ganze wirkt kaminartig und läßt die Außenluft ziemlich frei hindurchstreichen, so daß die Freilandbedingungen nur wenig geändert sein dürften. In diese Hüllkäfige wurden

am 22. 6. 37 je 10 mit Sporen bestäubte Nonnenraupen III eingesetzt, so daß eine Übervölkerung nicht vorlag. Bei der ersten Durchsicht am 2. 7. 37 waren nach warmem trockenem Wetter die Raupen in fast sämtlichen Käfigen tot. Nur in einem Käfig am Rand der Dichtung lebten noch drei Tiere, die aber dann am 6. 7. 37 ebenfalls tot waren. Alle Raupen waren steinhart, ohne Sporen, erst in der feuchten Kammer zeigte sich starke Sporenbildung von *Aspergillus versicolor*.

Nach diesen Versuchen kann die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* für Nonnenraupen als gesichert gelten.

Die ökologischen Bedingungen für das Absterben der Nonnenraupen nach der Pilzinfektion.

Für die praktische Bedeutung einer Insektenkrankheit ist nicht nur die Pathogenität des Erregers an sich maßgebend, sondern ebensowohl sind es auch die ökologischen Bedingungen für den Krankheitserreger einerseits und für den befallenen Organismus andererseits. Vor allem ist die physiologische Konstitution sowohl der Nonnenraupen wie auch des krankmachenden Pilzes (die Virulenz) von größter Bedeutung. In beiden Fällen handelt es sich um lebende Organismen, die mit ihren physiologischen Arteigenschaften in eine bestimmte Umwelt hineingestellt sind. Ein Organismus vermag nur dort zu leben, wo die Umweltbedingungen für seine physiologische Eigenart erträglich sind und kann nur dort zur Massenvermehrung kommen, wo sie günstig sind. Unsere Kenntnisse von der physiologischen Reaktion gerade bei Schadinsekten und den pathogenen Mikroorganismen unter verschiedenen Umweltbedingungen sind noch sehr gering, und das gleiche gilt auch für die parasitischen Schlupfwespen und Fliegen. Die vielen Versuche, krankheitserregende Organismen für die praktische Bekämpfung nutzbar zu machen, haben m. E. gerade deshalb so oft zu Mißerfolgen geführt, weil die physiologischen Eigenschaften von Wirt und Parasit und die Wirkung der Umweltbedingungen im einzelnen nicht genau genug bekannt waren und deshalb nicht berücksichtigt werden konnten. Es ist hier nicht der Platz, genauer auf diese Zusammenhänge einzugehen. Das soll anhand umfangreicher experimenteller Untersuchungen, die in den letzten Jahren in meiner Dienststelle durchgeführt worden sind, in anderen Veröffentlichungen ausführlicher dargestellt werden. Hier genügt es, auf das wesentliche hinzuweisen. Jeder Organismus hat die größte Vermehrungsfähigkeit in einer bestimmten Kombination der einzelnen Umweltbedingungen, die wir als Optimum bezeichnen. Hier findet sich die geringste Sterblichkeit einer Population und die größte Anzahl gesunder Nachkommen, d. h. auf die Dauer gedeiht hier die Art am besten. Nach den vorliegenden Untersuchungen ist dieses Optimum für die Nonnenraupe bei etwa 22° und 90% rel. Luftfeuchtigkeit anzusetzen (vergl.

Janisch 1933, Zwölfer 1934). Als günstigstes Futter hat sich Eiche erwiesen. Jede Abweichung von den optimalen Bedingungen bedeutet eine Schädigung des Organismus, die um so größer ist, je weiter ein lebenswichtiger Umweltfaktor von Optimum entfernt ist. Aufgabe des Experiments ist es, die arteigene, unter Umständen auch die rasseeigene Reaktion den einzelnen Umweltfaktoren gegenüber festzustellen und ihre schädigende Wirkung ausfindig zu machen. In der freien Natur wird eine Kombination aller optimalen Bedingungen äußerst selten sein, sodaß immer mit irgend welchen physiologischen Schädigungen der Freilandtiere gerechnet werden muß. Bei der vielfältigen Verknüpfung der Bedingungen in der freien Natur ist naturgemäß nur die Summe aller Schädigungen erkennbar und kann am physiologischen Verhalten der Tiere unter den genau gestellten Bedingungen des Laboratoriums z. B. durch die Abweichungen der Entwicklungsdauer, der vorimaginalen Sterblichkeit und der Vermehrungsfähigkeit von der physiologischen Höchstleistung der Art gemessen werden.

Zieht man Nonnenraupen, die mit Sporen von *Aspergillus versicolor* bestäubt sind, unter bestimmten Umweltbedingungen auf, so sind die für den Krankheitsverlauf günstigen bzw. ungünstigen Faktoren an der Sterblichkeit und Entwicklung der Raupen feststellbar. In Tabelle 1 sind die

Tab. 1. Sterblichkeit von Nonnenraupen in % nach cutaner Infektion der Eiraupen mit *Aspergillus versicolor*.

Temp.	Futter Stadium	Eiche			Kiefer		
		100 % r. F.	75 % r. F.	43—47 % r. F.	100 % r. F.	75 % r. F.	43—47 % r. F.
29°	I	100	100	100	100	100	100
27°	I	100	100	100	100	100	100
22°	I	100	100	100	98	90	98
	II	—	—	—	2	8	2
	III	—	—	—	—	2	—
15°	I	100	100	100	98	89	100
	II	—	—	—	2	11	—

Sterblichkeitsprozente von Nonnenraupen angegeben, die als Eiraupen (geschlüpft innerhalb von 24 Stunden in 22° bei hoher Luftfeuchtigkeit) mit Sporen von *Aspergillus versicolor* bestäubt waren.

Sämtliche Versuche wurden je mit etwa 50 Raupen in Temperaturkammern durchgeführt, die nur um wenige zehntel Grad schwankten. Die drei Feuchtigkeitsstufen in den Zuchtschalen, von denen jede mit 25 Raupen besetzt war, wurden durch Einfüllen von Wasser (nahezu 100%), von wässrigem Kochsalzbrei (75%) und Pottaschebrei (43—47%) erzeugt. Die relative Luftfeuchtigkeit bleibt bei 100% und 75% in

allen Temperaturen konstant, über Pottasche sinkt sie mit steigender Temperatur (zwischen 10° und 40°) von 47% auf 43% ab.

In 29° und 27° starben in allen drei Feuchtigkeitsstufen sowohl bei Fütterung mit Kieferntrieben wie mit Eichenblättern sämtliche Tiere, ohne sich zu häuten. In 22° ergab sich bei Eichenfütterung das gleiche, bei Kiefernfütterung jedoch häutete sich ein Teil der Tiere. Aus anderen Untersuchungen wissen wir, daß 100% rel. Luftfeuchtigkeit gegenüber dem Optimum eine Schädwirkung hat und ebenso eine größere Trockenheit. Hier starben die Raupen, die sich bei der optimalen Temperatur von 22° noch zu II häuten konnten, auf diesem Raupenstadium ab. In der mittleren Feuchtigkeit von 75% jedoch, die physiologisch näher dem Feuchtigkeitsoptimum liegt ¹⁾, erreichten 8% der Raupen das Stadium II (gegenüber 2% in der hohen und niederen Luftfeuchtigkeit). Noch 2% häuteten sich zu Raupe III und starben erst auf diesem Stadium. In 15° trat der Tod bei Fütterung mit Eichenblättern bei allen Tieren im ersten Stadium ein, bei Kiefernfütterung jedoch erreichte ein Teil der Tiere bei 100% und 75% r. F. das zweite Raupenstadium und zwar wieder in 75% r. F. mehr Raupen als in 100% r. F. In trockener Luft häutete sich keine Raupe.

Diese Feststellung ist ein erneuter Beweis dafür, daß jede Abweichung vom Optimum sowohl nach oben wie nach unten eine Schädwirkung für den Organismus bedeutet, eine Tatsache, die ich in früheren Arbeiten mehrfach betont habe, die aber dann 1931 von Uvarov angezweifelt worden ist.²⁾

Das Verhalten der Raupen III ist in Tab. 2 wiedergegeben. Die Raupen wurden in 22° bei hoher Luftfeuchtigkeit normal aufgezogen, als junge Zweihäuter (gehäutet innerhalb 24 Stunden in 22°) mit Sporen bestäubt und in die einzelnen Temperatur-Feuchtigkeitsstufen verteilt. Im großen ergibt sich ein ganz ähnliches Bild wie bei den Eiraupen, nur tritt der Einfluß der Luftfeuchtigkeit nicht so klar hervor wie in Tab. 1, eine Erscheinung, auf die bei Fig. 7 und Tab. 3 noch näher eingegangen werden soll. Deutlich ist der Unterschied zwischen der Fütterung mit Kiefernnadeln und Eichenblättern zu erkennen. Es starben in 27° bei Eichenfütterung die Raupen in allen 3 Feuchtigkeitsstufen schon

¹⁾ Dieses „näher“ darf nicht rein zahlenmäßig nach den Feuchtigkeitsprozenten gerechnet werden, sondern muß physiologisch betrachtet werden, da sich genau wie bei der Temperatur eine um 10° höhere Stufe u. U. viel stärker schädigend auswirkt als die um 10% oder 10° niedere. Das ist z. B. auch aus Tab. 1 für die Temperaturdifferenz von 7° zu ersehen, wenn man die Zahl der Toten bei Kiefernnahrung in 29° , 22° und 15° vergleicht.

²⁾ Vergl. auch meine in Kürze erscheinende Arbeit über „Das klimatische Optimum der Nonnenraupe“.

als Zweihäuter ab, bei Kiefernütterung dagegen erreichten in 75% rel. Feuchtigkeit 15% der Tiere, in 44% rel. Feuchtigkeit nur 5% das vierte Stadium. Auch in 22° und 15° war die Sterblichkeit als Raupe III bei Eichenfutter größer als bei Kiefernahrung. In 22° und 15° ging die Entwicklung auch noch über das vierte Stadium hinaus. Eine genaue Aussage über die Sterblichkeit als V und VI läßt sich jedoch bei den vorliegenden Versuchen nicht machen, da bei einem Teil der Tiere Polyedrie auftrat. Das waren in 22° bei 75% und 44% rel. Feuchtigkeit mit Kiefernahrung je 8%, in 22° 100% r. F. mit Eichenfutter 3%, in 15° 100% rel. Feuchtigkeit mit Kiefer 34%, in 15° 75% rel. Feuchtigkeit mit Kiefer 21% und in 15° 100% rel. Feuchtigkeit mit Eiche 3%. In Tab. 2 soll der Stab „Falter“ kennzeichnen, ob in der Zucht sich überhaupt Falter entwickelt haben. Das Fragezeichen deutet an, daß hier die restlichen Tiere als ältere Raupen oder als Puppen an Polyedrie starben, so daß sie ohne diese Erkrankung sich vielleicht noch zu Faltern hätten entwickeln können. Tab. 2 und die früher angeführten Versuche mit älteren Raupen zeigen, daß die Sterblichkeit auch bei spät erfolgnder Infektion recht hoch ist, in den höheren Temperaturen 27° und 29° sogar 100%. Man könnte danach vermuten, daß das Optimum für die Entwicklung des Pilzes in der Nonnenraupe bei höheren Temperaturen liegt. Blochwitz bezeichnet *Aspergillus versicolor* allgemein als thermophil: Minimum 8°, Optimum ca. 25°, Max. 35°. Genauere Versuche über das Optimum des Pilzes und dessen Beziehung zum Optimum der Nonne werden z. Zt. von mir durchgeführt.

Tab. 2. Sterblichkeit von Nonnenraupen in % nach cutaner Infektion der Zweihäuter mit *Aspergillus versicolor*.

Temp.	Futter Stadium	Eiche			Kiefer		
		100 % r. F.	75 % r. F.	43-47 % r. F.	100 % r. F.	75 % r. F.	43-47 % r. F.
29°	III	100	100	100	100	100	100
27°	III	100	100	100	100	85	95
	IV	—	—	—	—	15	5
22°	III	92	92	86	72	63	76
	IV	8	8	14	18	29	16
	Falter	ja	nein	nein	ja	?	?
15°	III	71	96	80	47	53	
	IV	26	2	20	13	21	
	Falter	ja	ja	nein	?	ja	

Wenn nach der Pilzinfektion eine Häutung erfolgt, so tritt häufig eine auffällige Verkrüppelung auf, die in Fig. 5 an den Bauchfüßen zu sehen ist. Die Füße sind oft dicker, z. T. kürzer, der Hakenkranz fehlt häufig ganz oder teilweise oder ist durch dunkle Chitinplatten oder -flecke

ersetzt. Ferner fehlen meist auch die Haare. Manchmal sind die Bauchfüße so stark verkürzt, daß die Reste des Hakenkranzes oder die Chitiplatten fast unmittelbar am Körper sitzen. In Fig. 5 ist im Bilde links der erste Bauchfuß normal. Hin und wieder wurde eine entsprechende Verkrüppelung auch an den Brustbeinen beobachtet. Hier ist vor allem das Endglied betroffen, so daß eine sehr verkleinerte Kralle auf dem vorhergehenden dicken Gliede aufsitzt. Offenbar hat der Pilz, dessen Sporen an den Bauchfüßen sehr zahlreich zur Keimung kommen können, die Hypodermis an den Endgliedern so zerstört, daß eine normale Ausbildung der Füße bei der Häutung nicht mehr erfolgen kann. Sind einmal solche Krüppelfüße vorhanden, so bleiben sie auch bei den folgenden Häutungen erhalten. Die Erscheinung wurde in allen untersuchten Temperatur- und Feuchtigkeitsstufen gefunden.

Auch im Freiland konnten an den mit Pilzsporen bestäubten Bäumen der Kiefernkultur (s. o.) Raupen mit Krüppelfüßen gefunden werden, ein Zeichen dafür, daß der Pilz auch im Freien tatsächlich wirksam gewesen war. An nicht bestäubten Stellen in Kiefernkulturen, Dickungen und Stangenorten habe ich Krüppelfüße an den Raupen nicht finden können, wohl aber an

einigen Raupen VI in einem älteren Kiefern-Eichenmischwald an unterbauten Fichten. Diese Stelle lag 2,5 km entfernt von der, wo die Eier entnommen waren, deren Raupen die Pilzkrankheit zuerst gezeigt hatten. Die an Unterwuchsfichten in einem benachbarten reinen Kiefernbestand zur gleichen Zeit gefundenen Raupen waren noch bedeutend kleiner als die an Eichen. Da außerdem die über den Fichten stehenden Eichen fast kahl gefressen waren, ist anzunehmen, daß die Raupen mit Krüppelfüßen hauptsächlich an Eiche gelebt und abgebaut hatten. Diese Beobachtungen im Freiland und die in Tab. 1 und 2 aufgeführte größere Sterblichkeit der Nonnenraupen bei Fütterung mit Eichen-

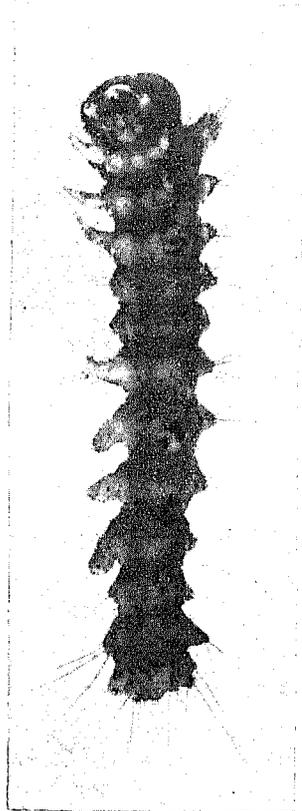


Fig. 5. Nonnenraupe, Bauchfüße verkrüppelt durch *Aspergillus versicolor*-Befall.

blättern scheinen darauf hinzudeuten, daß die Nonne bei Eichennahrung viel leichter solchen Krankheiten erliegt als bei Kiefern- und Fichtennahrung (vgl. auch die Fig. 6 und 7). Auch bei der experimentellen Bearbeitung der Polyedrie, die ich zur Zeit durchführe, konnte ich ganz entsprechende Beobachtungen machen. Nimmt man hinzu, daß die Nonne als ursprüngliches Laubholzinsekt angesehen wird (Wilke) und sich physiologisch Eiche und auch junge Buchenblätter tatsächlich (nach Untersuchungen meiner Mitarbeiter Maercks und A. Mayer) als beste Nahrung erwiesen haben, so ergeben sich Gesichtspunkte zum Massenvermehrungsproblem der Nonne, die sowohl für die Nonnenprognose wie auch waldbaulich für die Mischwaldfrage von größter Bedeutung sind und darum von uns weiter bearbeitet werden.

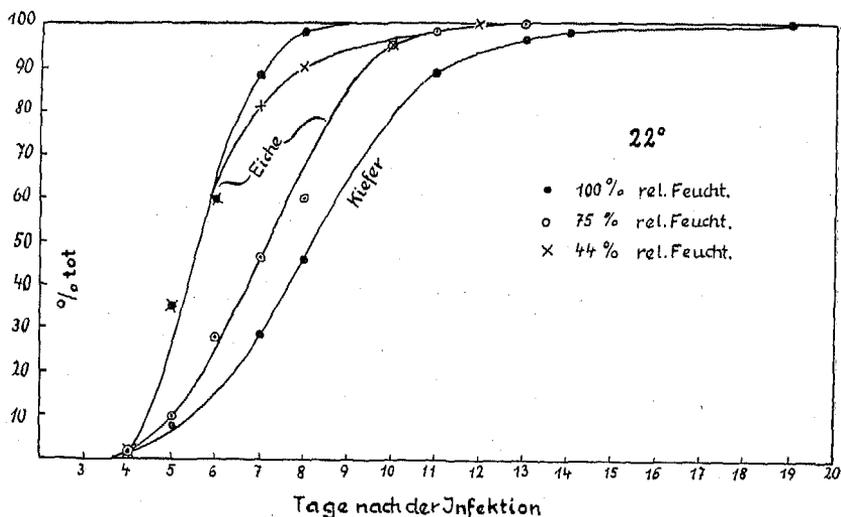


Fig. 6. Absterbeordnung von Nonnenraupen I nach *Aspergillus versicolor*-Infektion unter verschiedenen Bedingungen.

Wesentlich für die Beurteilung der Umwelteinflüsse auf den Krankheitsverlauf ist weiter die Absterbeordnung einer infizierten Population. In Fig. 6 sind auf der Abszisse die Tage nach der Infektion und auf der Ordinate die Zahl der Toten in % abgetragen. Die Kurven zeigen den zeitlichen Verlauf des Absterbens für infizierte Nonnenraupen I in 22° unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen bei Fütterung mit Eichenblättern und Kiefernadeln. Die Absterbekurven haben den bekannten S-förmigen Verlauf. Bei Eichennahrung geht das Absterben z. B. bei 100% rel. Luftfeuchtigkeit entsprechend den in Tab. 1 mitgeteilten Verhältnissen schneller vor sich als bei Kiefer. Die ersten Toten zeigen sich in beiden Fällen 4 Tage nach der Infektion in gleicher Zahl, dann aber

weichen die beiden Linien weit auseinander. Die Kurve steigt bei Eichennahrung ziemlich steil hoch und erreicht die 100 %-Grenze schon nach 9 Tagen; bei Kiefernnahrung verläuft sie flacher und erreicht den Endwert erst nach 19 Tagen. Für die verschiedenen Luftfeuchtigkeiten sind die Absterbeordnungen für 100 %, 75 % und 44 % relativer Luftfeuchtigkeit bei Eichenfütterung angeführt. Entsprechend den anhand der Tab. 1 erörterten Verhältnissen geht auch das Absterben bei 75 % relativer Luftfeuchtigkeit am langsamsten vor sich. Hier sind die Bedingungen für die Nonnenraupen relativ am günstigsten d. h. in einer vom Optimum nicht zu stark abweichenden Umwelt hat die Nonne die größte Widerstandskraft gegen die Krankheit. In 100 % und 44 % rel. Feuchtigkeit treten Schädigungen der Raupen durch die ständige Einwirkung zu hoher und zu niedriger Luftfeuchtigkeit ein, die zu schnellerem Absterben durch die Pilzkrankheit führen. Erst die zuletzt absterbenden Raupen in 44 % rel. Feuchtigkeit, also die kräftigsten und widerstandsfähigsten nähern sich denen bei 75 % rel. Feuchtigkeit an. Zu beachten ist, daß sämtliche Kurven mit Eichennahrung vor der mit Kiefernfutter liegen. Obgleich für die Keimung von Pilzsporen eine hohe Luftfeuchtigkeit günstig ist, geht also bei Kiefernnahrung selbst bei 100 % rel. Feuchtigkeit das Absterben langsamer vor sich als bei Eichennahrung in niedriger und mittlerer Luftfeuchtigkeit. Wenn auch bei nicht gesättigter Luft an die größere Wasserabgabe der Eichenblätter zu denken ist, so kann das doch bei 100 % rel. Feuchtigkeit keine so wesentliche Rolle spielen.

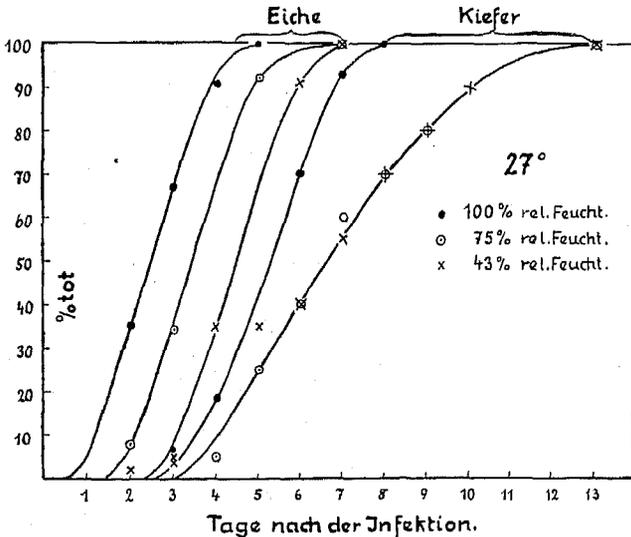


Fig. 7. Absterbeordnung von Nonnenraupen III nach *Aspergillus versicolor*-Infektion unter verschiedenen Bedingungen.

Die gleiche Gruppierung der Kurven für die Eichen- und Kiefern- fütterung ist in allen durchgeführten Versuchen sowohl bei Raupe I wie bei Raupe III zu erkennen. In Fig. 7 ist die Absterbeordnung für Raupen III in 27° wiedergegeben. Die Eichengruppe ist auch hier deutlich von der Kieferngruppe getrennt. Bei Eichennahrung verlaufen die drei Kurven für 100%, 75% und 43% rel. Feuchtigkeit nahezu parallel, am meisten zeitlich verzögert ist hier jedoch das Absterben in 43% rel. Feuchtigkeit. Daß aber kein Widerspruch zu den bei Raupe I erläuterten Verhältnissen vorzuliegen braucht, geht aus dem Verlauf der Kiefernkurven hervor. Hier pendelt gewissermaßen die Absterbeordnung in 43% rel. Feuchtigkeit schon wieder zurück und liegt in gleicher Linie mit der Absterbefolge für 75% rel. Feuchtigkeit, zeigt also eine Tendenz, die bei den Eiraupen zu der Lage links von der Kurve für 75% rel. Feuchtigkeit geführt hat. Es muß hier zugrunde gelegt werden, daß die Umweltfaktoren einen ganz bestimmten gesetzmäßigen Einfluß auf den Verlauf derartiger Kurven haben, der sich besonders bei Kurvenscharen in dem Pendeln über das Koordinatensystem bemerkbar macht. Schon 1929 habe ich auf das Pendeln solcher Absterbekurven bei vergifteten Schwamm- spinnerraupen aufmerksam gemacht und diese Erscheinung für die Fest- legung der Lebensdauerkurve von Schadinsekten ausgenutzt. Wenn also in besonderen Fällen bei trockener Luft das Absterben langsamer vor sich geht als in Luftfeuchtigkeiten, die dem Optimum genähert sind, so müssen andere Gründe dafür verantwortlich gemacht werden, die den gesetzmäßigen Einfluß der Luftfeuchtigkeit, der sonst während des Ent- wicklungsganges der Raupen vorherrscht, überdecken.

Tab. 3. Zahl der Toten in % nach einem bestimmten Tage in ver- schiedenen Temperatur-Feuchtigkeitskombinationen bei Nonnenraupen I und III nach der Infektion mit *Aspergillus versicolor*.

Raupe	Futter		Eiche			Kiefer		
	Temp.	Tage	100 % r. F.	75 % r. F.	43—47 % r. F.	100 % r. F.	75 % r. F.	43—47 % r. F.
I	29°	3	72	60	80	96	12	45
	27°	5	92	100	100	83	90	98
	22°	9	100	85	94	64	59	84
III	15°	19	77	73	100	88	24	86
	29°	3	83	86	53	62	37	8
	27°	5	100	92	68	48	25	25
	22°	9	92	89	79	28	40	19
	15°	19	84	96	80	16	32	11

In Tabelle 3 ist die Zahl der Toten in % angegeben, die an einem bestimmten Tage in den verschiedenen Kombinationen von Umweltfaktoren vorhanden sind. Solche Querschnitte geben ein Übersichtsbild über die

Lage der einzelnen Absterbekurven entsprechend Fig. 6 und 7. Die Kurven selbst alle abzubilden ist nicht lohnend, da sie gegenüber den Fig. 6 und 7 nichts Neues bieten. An der Übersicht in Tabelle 3 ist die besprochene Gruppierung der Absterbeordnungen bei Kiefern- und Eichennahrung deutlich zu erkennen. Ferner aber fällt auf, daß bei den Raupen I fast durchweg die Zahl der Toten in 75% rel. Feuchtigkeit niedriger liegt als in den übrigen untersuchten Luftfechtigkeiten, was der Lage der Kurven in Fig. 6 entspricht. Bei den Raupen III dagegen sind wie in Fig. 7 die Zahlen am kleinsten bei trockener Luft. Es ist da hauptsächlich an die Luftfechtigkeitsverhältnisse zu denken, die am Ort der Sporenkeimung d. h. an der Raupenhaut gegeben sind. Die Sporen können nur in feuchter Luft keimen. Da die Eichenblätter und in geringerem Umfang auch die Kiefernadeln Wasser abgeben, befinden sich die Raupen, die an den Blättern und Nadeln sitzen in einer Lufthülle, die einen höheren Wassergehalt hat als die umgebende Luft. Je größer die Raupen sind, desto mehr werden sie aus dieser wasserhaltigen Lufthülle an der Blatt- und Nadeloberfläche herausragen. An den Eichenblättern wird außerdem diese Hülle stärker sein als an den Kiefernadeln. Die Sporenkeimung kann also an den kleinen Eiraupen so ziemlich an der ganzen Körperoberfläche vor sich gehen, an den größeren Raupen III wahrscheinlich nur an der Körperunterseite, die der Blatt- und Nadelfläche unmittelbar aufsitzt, soweit nicht die Wasserverdunstung durch die Raupe selbst die Vorbedingungen zur Keimung schafft. Die Infektion wird also bei den Jungraupen stärker sein als bei den älteren Raupen, wo ein großer Teil der Sporen bei trockener Luft trotz gleichmäßiger Bestäubung der Raupen nicht zum Keimen kommen kann. Ebenso ist sie auch stärker in feuchter als in trockener Luft.

Daß nun tatsächlich eine geringere Infektion ein langsames Absterben bewirkt, zeigt die Absterbeordnung in Fig. 8 rechts für Raupen III an Eichelfutter. Hier wurden die Tiere nur sehr wenig mit Sporen bestäubt und in 22° bei 100% rel. Feuchtigkeit aufgezogen. Gegenüber allen anderen Absterbeordnungen in 22° sowohl an Eiche wie an Kiefer ist diese Kurve zeitlich bedeutend verlagert. Gegenüber den Zahlen in Tabelle 3 beträgt die Zahl der Toten nach 9 Tagen hier nur 4%. Durch Verringerung der Sporenzahl wird also das Absterben beträchtlich verzögert. Das zeigen mit aller Deutlichkeit auch die Kurven in Fig. 9 an Raupen des Seidenspinners. Systematische Versuche dieser Art an Nonnenraupen sollen im kommenden Jahr noch durchgeführt werden. Aber schon nach den vorliegenden Ergebnissen muß der Zahl der am Raupenkörper keimenden Sporen ein großer Einfluß auf die Absterbeordnung zuerkannt werden. Wenn auch bei diesen Untersuchungen noch keine genauere Dosierung bei der Bestäubung mit den Sporen vorgenommen wurde und

deshalb in den einzelnen Versuchen noch Unterschiede vorhanden sein mögen, so gehen doch aus der Tab. 3 die geschilderten Verhältnisse deutlich genug hervor: Für die Raupen I liegen in trockener Luft die Sterblichkeitsprozente an den entsprechenden Tagen bedeutend höher als bei den Raupen III, besonders bei Kiefernadeln. Ferner sind die Zahlen bei Eichenblättern in den höheren Luftfeuchtigkeiten für die Raupen I und III von ungefähr gleicher Größenordnung, während sie bei Kiefernadeln für die Raupe III meist tiefer liegen. Auch in den Tab. 1 und 2 werden bei dieser Sachlage die Versuchsergebnisse klarer.

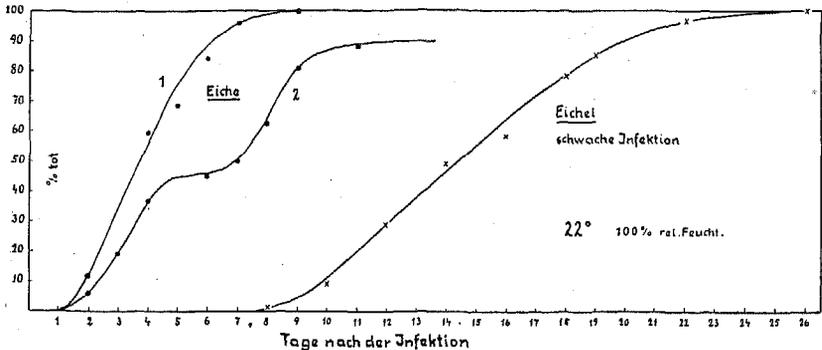


Fig. 8. Links: Absterbeordnung von zwei verschiedenen Populationen: Nonnenraupen III nach *Aspergillus versicolor*-Infektion. Rechts: Absterbeordnung von Nonnenraupen III bei schwacher Infektion mit *Aspergillus versicolor*.

So ergibt sich ein Bild über den Krankheitsverlauf der *Aspergillus*-Mycose bei Nonnenraupen unter dem Einfluß von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Nahrung, das mit der allgemeinen physiologischen Reaktion der Nonne gegenüber diesen Umweltfaktoren in Übereinstimmung steht. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, solchen bisher kaum bekannten Zusammenhängen im einzelnen näher nachzugehen. Besonders wird dabei auch das unterschiedliche Verhalten der Individuen einer Population zu beachten sein, das wir als ein Problem der Individualität betrachten müssen (vgl. Janisch 1933). Auch an unseren Kurven über das Absterben der Nonnenraupen zeigt sich die verschiedene physiologische Konstitution der Einzeltiere dadurch, daß die Kurven z. B. in Fig. 6 mit ihren Fußpunkten dicht zusammenliegen und dann mehr und mehr auseinander weichen (vgl. Janisch 1935). So zieht sich die Kurve für Kiefer sehr weit hinaus, d. h. die zuerst sterbenden Individuen reagieren als physiologisch schwache sehr viel leichter auf einen Schadfaktor als die starken. Für diese schwachen Tiere sind meist schon geringe Abweichungen von den optimalen Bedingungen tödlich, so daß die Unterschiede der Einzelfaktoren gar nicht merkbar werden. In der

ökologischen Ausdrucksweise würden wir also sagen können, daß die schwachen Individuen stenök, die kräftigen mehr euryök sind, selbstverständlich im Rahmen des Artcharakters. Durch diese verschiedene Widerstandskraft gegen Umweltfaktoren werden die Individuen einer Population in eine Reihe eingeordnet, deren Ausdruck dann die Absterbeordnung ist. So findet die Darstellung, wie sie in den Fig. 6 und 7 gewählt ist, ihre physiologische Begründung und vermittelt eine Methode zur kausalen Analyse der Vorgänge. Nicht immer ist die Konstitutionsreihe so geschlossen, daß eine glatte S-förmige Absterbeordnung zustande kommt. Auch Populationen, die nach Herkunft und Gesundheitszustand verschieden sind, zeigen eine andere Absterbefolge. In Fig. 8 sind links die Absterbeordnungen von 2 Populationen in 22° 100% rel. Feuchtigkeit bei Fütterung mit Eichenblättern nach der Infektion mit *Aspergillus versicolor* dargestellt. Die Population 1 zeigt eine glatte Kurve und ist anfälliger gegen die Krankheit als die Population 2. Hier tritt eine bei Häutungs- und Absterbefolgen oft zu beobachtende Stufe auf, die eine Einordnung der Tiere in mehrere Konstitutionsgruppen je nach ihrem individuellen Verhalten notwendig macht (vgl. Janisch 1933 2). Die beiden Populationen unterscheiden sich auch noch dadurch, daß Nummer 1 innerhalb von 9 Tagen zu 100% abstirbt, Nummer 2 dagegen eine obere Grenze von 90% erreicht. Nummer 2 ist also nicht nur im ganzen weniger anfällig, sondern zeigt eine erste Gruppe, die ziemlich anfällig ist und verhältnismäßig schnell stirbt, eine zweite, die langsamer abstirbt, und eine dritte, die wenig anfällig ist und sich zum Falter entwickelt.

Für das Massenvermehrungsproblem der Insekten, für die Prognose und für die Bekämpfung sind diese Dinge sehr wichtig, denn in der freien Natur haben wir immer mit großer Sterblichkeit zu rechnen, d. h. mit dem Abgang aller Tiere, die irgendwie schwächlich sind. So ist z. B. die Sterblichkeit bei gleichbleibender Populationsdichte bei einer Eizahl von 200 je Weibchen 99%, d. h. von einem Elternpaar bleiben auch nur 1 Weibchen und 1 Männchen übrig. Sterben infolge etwas besserer Bedingungen statt 99% nur 95%, so würden von einem Elternpaar nach einem Jahr 10 Falter, nach 2 Jahren 50 Falter, nach 3 Jahren 250 Falter vorhanden sein. Es sterben also selbst bei starker Vermehrung die meisten Tiere ab, und es überleben immer nur die besten, in unserem Beispiel 5%, also sehr wenige. Bei Bekämpfungsaktionen handelt es sich also eigentlich nur um solche geringen Prozentsätze, die abgetötet werden müssen, um die Vermehrung einzuschränken; denn mit unseren Mitteln töten wir ja nur, was die Natur unter anderen Verhältnissen mit ihren Mitteln ebenfalls tötet.

In gleicher Weise muß auch die Bedeutung der Parasiten und Krank-

heiten bewertet werden. Wir wissen noch sehr wenig darüber, welches im einzelnen die Gründe für das Absterben der Mehrzahl der Tiere im Walde sind. Sicherlich sind klimatische, ernährungsphysiologische und biotische Faktoren in verschiedener Weise daran beteiligt und hängen auch untereinander eng zusammen, indem der eine die Voraussetzung für den anderen schafft. Die Frage der praktischen Brauchbarkeit einer Krankheit, wie die hier beschriebene *Aspergillus*-Mycose bei Nonnenraupen wird nur im Zusammenhang mit dem Einfluß der übrigen Umweltfaktoren zu klären sein. Die biologische Bekämpfung von Schadinsekten in Form eines direkten Bekämpfungsverfahrens ist aber nur eine Seite des Problems, die allerdings von der Praxis immer als erste behandelt wird. Wichtiger vielleicht noch ist die Beurteilung des Verlaufs der Massenbewegung von Schadinsekten an sich, die auf eine Kennzeichnung ihres physiologischen Zustandes, also auf die Prognose hinzielt. Viel häufiger, als man gewöhnlich annimmt, brechen beginnende Massenvermehrungen vorzeitig zusammen. In den meisten Fällen aber bleiben diese kleineren Massenschwankungen unbekannt, vor allem für die wissenschaftliche Forschung, die aus dem genauen Studium solcher Bevölkerungsbewegungen unter Umständen mehr lernen könnte als aus den großen Kalamitäten, bei denen der Schutz des Bestandes durch direkte Bekämpfungsmaßnahmen naturgemäß im Vordergrund stehen muß und die angesetzten Arbeitskräfte abbindet. Die genaue Kenntnis des Einflusses aller beteiligten Faktoren und ihrer Zusammenhänge ist für die Beurteilung der Bevölkerungsbewegungen von Schadinsekten unerlässlich. Es kann nicht das letzte Ziel der Schädlingsbekämpfung sein, einen gefährdeten Bestand durch Einwurf gewaltiger Giftmengen zu retten. Jeder Versuch aber, vorzubeugen und zu bewahren muß letzten Endes biologisch begründet sein. Und dazu gehört auch die Kenntnis von den Insektenkrankheiten jeder Art, selbst wenn sie nur daran beteiligt sind, die erwähnten 95% der Schadinsekten zum Absterben zu bringen. Es gibt noch eine ganze Reihe unbekannter oder wenig bekannter Krankheiten, die neben den klimatischen Bedingungen bzw. in Verbindung mit ihnen auf die Populationsdichte der Schadinsekten Einfluß haben. Ein Beispiel solcher bisher unbekannter Krankheiten ist hier durch die Beschreibung der *Aspergillus*-Mycose an Nonnenraupen gegeben. Es sollten viel mehr als bisher Beobachtungen über Krankheiten im Walde unter Einsendung von reichlichem Material gemeldet werden, auch dann, wenn es sich nur um Befallsherde kleineren Umfangs handelt.

Die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. für andere Raupen.

Neben den Untersuchungen über die Pathogenität von *Aspergillus versicolor* für Nonnenraupen wurden noch einige Versuche an anderen

Raupen angestellt und zwar am Seidenspinner, an der Forleule und am Kiefernspanner. Auch hier erwies sich nach den bisher durchgeführten Versuchen *Aspergillus versicolor* als pathogen. Fig. 9 gibt die Absterbeordnung für Seidenraupen III in 22° 100% rel. Feuchtigkeit wieder und zwar mit einer gewissen Dosierung der Pilzsporen. Je stärker die Raupen bestäubt waren, desto schneller starben sie ab. Im Gegensatz zu Fig. 6 und 7 wird hier die 100%-Linie in der Beobachtungszeit nicht erreicht. Bei starker Infektion ist die Grenze 95%, bei mittlerer 75%, bei schwacher 60% (erreicht nach 19—20 Tagen). Nach diesen Zeiten wurde der Versuch abgebrochen.

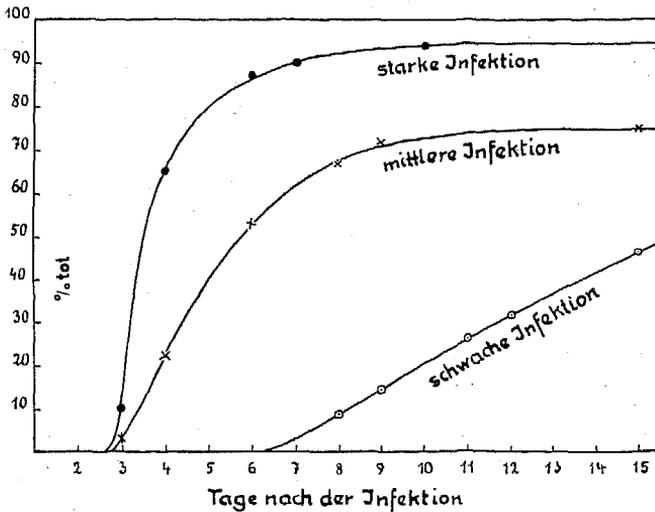


Fig. 9. Absterbeordnung von Seidenraupen III nach verschieden starker Infektion mit *Aspergillus versicolor*. 22°, 100% rel. Feuchtigkeit. Futter: Maulbeerblätter.

Auch an Raupen des letzten Stadiums der Forleule, an mittleren Raupen des Kiefernspanners und an Kiefernspannerpuppen wurden einige Versuche mit Pilzsporen durchgeführt. Die Forleulen starben bis über 50% als Raupe innerhalb von 4 Tagen, z. T. gingen sie in die Puppe. Mittlere Spannerraupen starben sämtlich ab. Auch Puppen zeigten nach der Infektion in der feuchten Kammer platzweise starke Sporenbildung. Alle diese Versuche stehen noch am Anfang, so daß über den Grad der Pathogenität noch nichts ausgesagt werden kann.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. An Nonnen aus einem Kiefernaltholzbestand mit eingestreuten Altbuchen wurde eine Pilzkrankheit der Nonnenraupen aufgefunden, deren Erreger als *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. bestimmt wurde. Dieser Pilz war bisher nicht als pathogen bekannt.

2. Durch Infektionsversuche unter verschiedenen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Ernährungsbedingungen konnten die Pathogenität des Pilzes für alle Entwicklungsstadien der Nonne und die Bedingungen für den Krankheitsverlauf ausfindig gemacht werden. Bei Fütterung der Raupen mit Eichenblättern ist die Pathogenität größer als bei Ernährung mit Kiefernadeln. Die Widerstandskraft der Raupen ist um so geringer, je weiter sich die Umweltbedingungen vom Optimum der Nonne entfernen. Auch im Freiland erwies sich der Pilz als pathogen.

3. Als äußeres Kennzeichen der Erkrankung zeigte sich eine Verkrüppelung der Bauchfüße und der Brustbeine, die häufig nach einer Häutung der Tiere auftrat.

4. Die Schnelligkeit des Absterbens ist von der Zahl der auf der Haut der Raupen zur Keimung kommenden Sporen abhängig.

5. Auch für den Seidenspinner, die Forleule und den Kiefernspanner scheint der Pilz pathogen zu sein.

Literatur.

Bloch witz, A., Die Aspergillaceen. Ann. mycol., 27, 185, 1929.

— Die Gattung *Aspergillus*. Ann. mycol., 27, 205, 1929.

Burnside, C. E., Fungous diseases of the honeybee. U. S. Dep. of Agric., Techn. Bull. 149, 1930.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, 1, Berlin 1914.

Janisch, E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin, 1927.

— Über die Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei der Massenvermehrung der Insekten. Deutsche Forschung. Arb. d. Notgemeinschaft d. Dtsch. Wissenschaft, H. 9 (Landwirtschaftswissenschaft), 80, 1929.

— Untersuchungen über die Ökologie und Epidemiologie der Nonne. I. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Arb. Biol. Reichsanst., 20, 269, 1933.

— Beobachtungen bei der Aufzucht von Bettwanzen. I. Über das Verhalten von Populationen bei verschiedenen Zuchtbedingungen. Ztschr. f. Parasitenkunde, 5, 460, 1933.

— Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. Handb. d. Biol. Arbeitsmeth., Abt. V, 10, 87, 1933.

— Über die Wertung der Variabilität bei der mathematischen Erfassung biologischer Gesetzmäßigkeiten. Acta Biotheoretica, Serie A., 1, 47, 1935.

— Physiologische Grundlagen der Nonnenprognose. Anz. f. Schädlingskunde, 12, 77, 1936.

Mayer, A., Dissertation, Berlin, 1933 (in Vorbereitung).

Maercks, H., Der Einfluß der Nahrung auf die Entwicklung der Nonnenraupe. Arb. phys. angew. Ent. Berlin-Dahlem, 2, 175, 1935.

Thom, Ch. & Church, M. B., The aspergilli. London 1926.

Uvarov, B. P., Insects and climate. Trans. Entomol. Soc. London, 79, 1, 1931.

Wilke, S., Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz. Arb. Biol. Reichsanstalt, 18, 533, 1931.

Zwölfer, W., Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L. Ztschr. f. angew. Entomol., 20, 1, 1934.