Der Einfluss der Temperatur bei der Verpuppung der Engerlinge von Melolontha vulgaris F.

Autor(en): **Vogel, W. / Ili, B.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **26 (1953)**

Heft 4

PDF erstellt am: **25.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401189

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXVI Heft 4 20. Dezember 1953

Der Einfluss der Temperatur bei der Verpuppung der Engerlinge von Melolontha vulgaris F.

von

W. VOGEL und B. ILIĆ

Eidg. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil
und Landwirtschaftliche Fakultät der Universität Beograd

I. Einleitung

Im Rahmen der mehrjährigen Untersuchungen über das Verhalten des Maikäfers im schweizerischen Alpengebiet (SCHNEIDER 1952, VOGEL 1952) behandelt die vorliegende Arbeit einige spezielle Fragen der Maikäferbiologie, die bis jetzt noch wenig geklärt waren.

Der eine von uns (ILIĆ) arbeitete im Sommer des Jahres 1952 anlässlich eines internationalen Austausches während sechs Monaten an der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil. Die meisten der beschriebenen Versuche wurden während dieses Aufenthaltes durchgeführt. Im Jahre 1953 setzte der andere (VOGEL) die Arbeiten allein fort, indem einige besonders interessante Fragen durch ergänzende Kontrollen im Freiland und durch weitere Laboratoriumszuchten noch genauer studiert wurden.

II. Problemstellung

Dir Entwicklung des Maikäfers dauert je nach dem herrschenden Klima drei bis fünf Jahre. Die Literatur über diese Frage der Klimaabhängigkeit ist ziemlich umfangreich. Neben der umfassenden Darstellung von ZWEIGELT 1928, welche sich vor allem auf statistische Erhebungen stützt, sei auf einige neuere Arbeiten hingewiesen, die durch detaillierte Laboratoriums- und Freilandversuche der Frage näher zu kommen versuchen. SCHWERDTFEGER 1938 und 1939 und ENE 1942 fanden eine klare Abhängigkeit zwischen den Bodentemperaturen und den vertikalen Bewegungen der Engerlinge : Im Frühjahr

beginnt der Aufstieg, wenn die Bodentemperatur über 6—7° steigt; im Herbst setzt der Abstieg ein, wenn die Abkühlung 10° erreicht hat. THIEM 1949 führte Zuchten durch, welche zeigten, dass die Entwicklung des ersten Larvenstadiums in der Nähe des Temperaturoptimums (bei 25°) nur 18 Tage dauerte, hingegen bei 15° schon 120 Tage. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse beim zweiten Larvenstadium. Unter der Annahme, dass die Bluncksche Temperatursummenregel anwendbar sei, kommen wir zu einem Entwicklungsnullpunkt von rund 12—13°. Diese Zahl deckt sich mit den Angaben von ENE (1942) und WILLE und WILDBOLZ 1953, welche feststellten, dass die Engerlinge unter 12° praktisch keine Nahrung aufnehmen und nicht wachsen. Beim dritten Larvenstadium scheint keine normale Temperaturabhängigkeit vorzuliegen. Verschiedene Autoren (SCHWERDTFEGER 1938, THIEM 1949) weisen darauf hin, dass die frischgehäuteten L III bei guter Ernährung rasch heranwachsen und schon nach wenigen Wochen nahezu ihre endgültige Grösse erreicht haben, was meist schon im Jahre der zweiten Häutung der Fall ist. Trotzdem liegen keine sicheren Feldbeobachtungen vor, welche zeigen würden, dass anschliessend an dieses rasche Wachstum sofort die Verpuppung einsetzen kann. Alle bisherigen Angaben deuten darauf hin, dass in der freien Natur zwischen der zweiten Häutung und der Verpuppung eine Überwinterung liegt. Auch in Laboratoriumszuchten zeigte es sich, dass die Entwicklung des dritten Stadiums verhältnismässig lange dauert: HURPIN 1952 gibt an, dass in seinen Zuchten das dritte Larvenstadium rund 7 Monate dauerte, THIEM 1949 erhielt erst ein Jahr nach der zweiten Häutung die ersten Puppen und auch WILLE und WILDBOLZ 1953 kommen bei *Melolontha hippocastani* auf eine Dauer von wenigstens 4 Monaten. Diese Angaben, welche keine Durchschnittswerte sind, zeigen, dass wohl kaum eine normale Temperaturabhängigkeit vorliegt, sondern eine Phase mit Diapausecharakter eingeschoben ist. Die vorliegenden Untersuchungen können diese Frage noch nicht endgültig klären, doch tragen sie etwas zur Lösung des Problemes bei.

DÉCOPPET 1920 kontrollierte Engerlinge des Bernerfluges 1906 und stellte fest, dass der Abstieg der Engerlinge zur Verpuppung in der zweiten Hälfte Juni einsetzte. Die ersten Puppen wurden Mitte Juli beobachtet und die ersten Käfer am 18. August. Diese Daten werden in der ganzen späteren Literatur grundsätzlich bestätigt (z. B. SCHWERDTFEGER 1938). Detaillierte Untersuchungen über den Einfluss von Bodenbedeckung, Exposition, Höhenlage usw. fehlen jedoch völlig.

Die eigenen Feldbeobachtungen seien in der folgenden Tabelle zusammengefasst:

Datum	Ort	Meter ü. M.	Stamm	Art	Befund
18.8.1949	Filisur	1200	IV, 2? III, 0?	v.	eine einzelne Puppe neben vielen L III des Stammes IV, 3 hipp.
21.7.1948	Sulgen	470	III, 2	v.	Abstieg fast beendet, einzelne Puppen

Datum	Ort	Meter ü. M.	Stamm	Art	Befund
30.9.1950	Wädenswil	500	III, 1	v.	Schlüpfen der Käfer abgeschlossen
2.8.1951	Alvaneu	1150	IV, 0	h.	Verpuppung fast abgeschlossen
29.9.1951	Alvaneu	1150	IV, 0	h.	Käfer noch nicht alle geschlüpft
24.6.1952	Alpnach	500	III, 0	v.	Abstieg, Praepuppen
20.8.1952	Alpnach	500	III, 0	v.	62 Käfer, 14 Puppen
10.7.1952	Alvaschein	950	III, 0	v.	5 Praepuppen, 3 Puppen
10.7.1952	Obervaz	1050	III, 0	v.	3 Praepuppen, 4 Puppen
21.8.1953	Flims	1000	III, 1	v.	Schlüpfen der Käfer im Gang
1.10.1953	Flims	1000	III, 1	v.	Schlüpfen der Käfer abgeschlossen

Aus dieser Zusammenstellung können folgende vorläufigen Schlüsse gezogen werden :

1. Der Verpuppungszeitpunkt ist von der Höhenlage weitgehend unabhängig.
2. Der Maikäfer braucht für seine vollständige Verwandlung von der verpuppungsreifen Larve bis zum Schlüpfen der Imagines praktisch eine ganze Vegetationsperiode.
3. In hohen Lagen (Alvaneu) kann es zwar vorkommen, dass ein Teil der Puppen die Entwicklung wegen den sinkenden Herbsttemperaturen nicht abschliessen kann, doch ist dies in der Regel nicht der Fall.

Unsere Laboratoriumsuntersuchungen sollten in diesem ganzen Fragenkomplex die folgenden Teilprobleme näher abklären :

1. Welche Temperaturbedingungen veranlassen den verpuppungsreifen Engerling zum Abstieg ?
2. Wie lange dauert die Praepupalzeit in Abhängigkeit von der Temperatur ?
3. Wie lange dauert die Puppenruhe in Abhängigkeit von der Temperatur ?

III. Versuche des Jahres 1952

Im Jahre 1952 verpuppte sich der Basler-Stamm (III, o), welcher unter anderem im Kanton Obwalden fliegt. Wir sammelten am 24. Juni in einer stark befallenen Wiese in Alpnach eine grössere Anzahl Engerlinge. In diesem Zeitpunkt war der Abstieg im Gang und einzelne Larven hatten ihre Verpuppungshöhle bereits gebildet. Jeder Engerling wurde mit ein wenig Erde in eine Blechbüchse verpackt und heimtransportiert. Im Laboratorium brachten wir die Larven wieder einzeln in Zylinder aus Drahtgeflecht (Durchmesser 4 cm, Länge 20 cm), welche mit gedämpfter Komposterde gefüllt waren und in Tontöpfchen standen. Schon nach wenigen Stunden begannen die Engerlinge nach unten zu graben und bildeten im Tontöpfchen ihre Verpuppungswiege. Nun konnten wir die Drahtzylinder wieder entfernen und die Tontöpfchen in die engen Thermostatenzellen bringen. Für die einzelnen Versuchsserien verwendeten wir möglichst einheitliches Material, d. h. solche Larven, die im gleichen Zeitraum ihre Verpuppungszelle

gebildet hatten. Zur Kontrolle öffneten wir die Zellen oben ein wenig und konnten auf diese Weise täglich feststellen, ob eine Larve, eine Puppe oder ein Käfer vorhanden war.

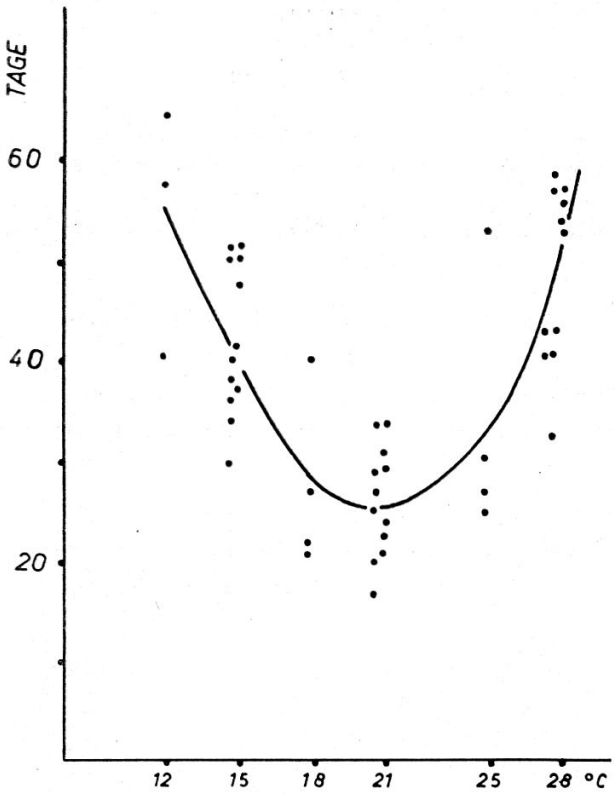

Fig. 1. — Dauer der Praepupalzeit in Abhängigkeit von der Bodentemperatur.

1. Versuch : Temperaturabhängigkeit des Verpuppungszeitpunktes (Fig. 1).

Wir brachten Engerlinge, welche eben ihre Zelle gebildet hatten, in den Thermostaten und kontrollierten die Verpuppung und das Schlüpfen der Käfer. Es zeigte sich, dass Temperaturen über 30° die Verpuppung stören und nicht zu normalen Käfern führen. Bei 7° war die Verpuppung nicht mehr möglich und auch schon bei 12° verpuppten sich nur wenige Larven. Zwischen 12 und 30° liegt die normale Verpuppungstemperatur mit einem Optimum bei etwa 22°. Interessanterweise gilt die Bluncksche Regel nicht; höhere Temperaturen verzögern die Entwicklung. Praktisch spielt jedoch nur der andere Ast der Kurve eine Rolle, der ähnlich verläuft wie die Bluncksche Hyperbel.

2. Versuch : Temperaturabhängigkeit des Abstieges (Fig. 2).

Wir brachten in 20 cm hohe, ca. 3 cm weite Glaszylinder, welche mit lockerer Erde gefüllt waren, oben je eine abstiegsreife Larve (welche zur Zeit der Grabung ihre Zelle noch nicht gebildet hatte) und stellten je fünf solcher Gläser zu 25, 18, 12 und 7°. Täglich wurde notiert, wo sich die Engerlinge befanden und dann die durchschnittliche Abstiegstiefe berechnet. Wenn ein Engerling den Boden des Zylinders erreicht hatte, wurde dieser umgekehrt, damit der Abstieg fortgesetzt werden konnte. Die Resultate waren auf den ersten Blick überraschend, konnten jedoch sehr gut erklärt werden : Bei 18 und 25° steigen die Engerlinge normal zur Verpuppung ab ; Bei 12° jedoch fehlt dieser Anreiz, da die Temperatur zu niedrig ist. Der Engerling hält sich in den oberen Bodenschichten auf und wartet gewissermassen auf den Sommer. Bei 7° jedoch steigt er zur Überwinterung ab. Es handelt sich hier

um einen zweiten Herbstabstieg des L III, wie er im fünfjährigen Zyklus normal und, wie wir im Beispiel von FLIMS sehen werden, auch im vierjährigen Zyklus ausnahmsweise vorkommt. Diese Engerlinge verpuppten sich bis im Winter nicht. Der Versuch wurde mit einzelnen Engerlingen in 1 Meter langen Glasröhren mit ähnlichen Resultaten wiederholt. Da die Erde hier noch wesentlich lockerer war, stieg ein Engerling insgesamt 205 cm, ein anderer gar 340 cm ab bis zur Bildung der Puppenwiege.

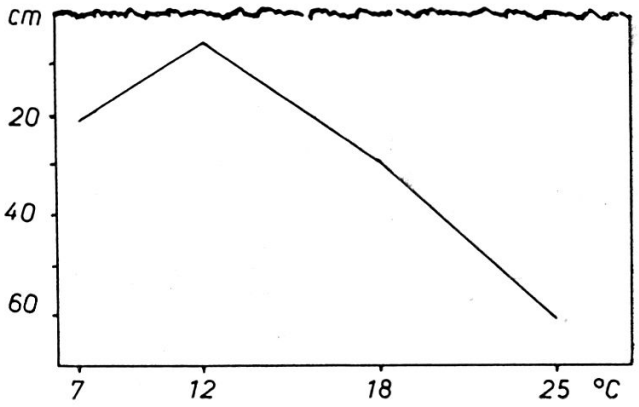

Fig. 2. — Vertikale Wanderung abstiegsreifer Engerlinge während 2 Wochen. Die Engerlinge wurden während ihres Abstieges dem Boden entnommen und in mit Erde gefüllten Zylindern in die Thermostatenzellen gebracht.

3. *Versuch :* Abhängigkeit der Verpuppungstiefe von der Bodenbeschaffenheit (Fig. 3).

Wir füllten acht 20 cm hohe Glaszylinder nicht allzufest mit Erde ; andere acht wurden sehr hart mit Erde vollgestopft, und bei einer weiteren Serie wurde die obere Hälfte locker und die untere fest eingefüllt. In jeden Zylinder legten wir oben einen Engerling und deckten ihn mit 2 cm Erde zu. Die Kontrolle der Verpuppungstiefe ergab folgendes Bild :

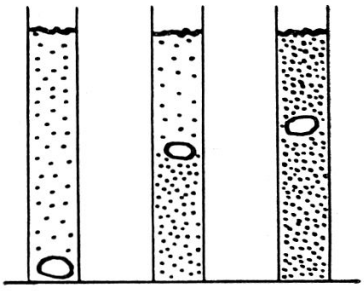

Fig. 3. — Verpuppungstiefe in Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit.

	Durschnittliche Verpuppungstiefe
Lockere Erde	19—20 cm (Zylinderfuss)
Feste Erde	7 cm
Oben locker, unten fest .	11,5 cm (Festigkeitsgrenze)

Der Abstieg hängt also nicht nur von der Temperatur, sondern auch von der Bodenbeschaffenheit ab. (Der obige Versuch wurde bei konstant 18° durchgeführt.) Je günstiger das Terrain ist für die Abwärtsbewegung, umso tiefer liegt die Puppenwiege. Im steinigen Gebirgsboden Graubündens finden wir die Puppen oft nur 10 cm unter der Bodenoberfläche. In Petrischalen ist die Verpuppung auch ohne Abstieg möglich. In Torfböden wurden schon Käfer in mehr als 1 m Bodentiefe gefunden. Der Engerling steigt also so lange ab, als er durch innere Faktoren dazu gezwungen wird. Die Abstiegstiefe hängt dann von der Temperatur und der Bodenbeschaffenheit ab. Die Larven

suchen auch nicht etwa bestimmte Bodenhorizonte mit einer bevorzugten Temperatur auf. In der freien Natur ist zu dieser Zeit der Boden bis in 50 cm Tiefe praktisch gleich warm, höchstens ist unten die Wärme ausgeglichener als oben (Messungen von Wädenswill in 5, 15, 30 und 50 cm Tiefe).

IV. Versuche des Jahres 1953

1. Vorversuch :

Im Jahre 1952 hatten wir nur mit ausgesprochen verpuppungsreifen Engerlingen gearbeitet. Wir wollten nun auch noch Versuche mit früher gegrabenen Larven machen und sammelten zu diesem Zweck einige Engerlinge am 25. März in Wädenswil. Zu dieser Zeit waren sie noch ca. 30 cm tief in den Winterquartieren. In den vorbereiteten 20 cm hohen Glaszylindern erfolgte der Aufstieg in wenigen Tagen (bei 18°). Von den dargebotenen Selleriestücken wurde fast nichts gefressen. Mitte April setzte der Abstieg zur Verpuppung ein, am 17. Mai hatten zwei Engerlinge ihre Puppenwiege gebildet und am 5. Juni, als draussen die Engerlinge noch sämtliche in der Grasnarbe frassen, erfolgte die Verpuppung.

2. Versuch : Engerlinge von Flims

Dieser Fall interessierte uns ganz besonders, weil wir aus früheren Grabungen schon wussten, dass wir uns hier an der Grenze des dreijährigen Zyklus befinden.

Der Befallsherd von Flims liegt auf einer sonnigen Terrasse rund 1000 m über dem Meeresspiegel. Der Bernerflug 1951 (III, 1) war recht stark und führte zu ausgeprägten Frasschäden an Waldrändern und Gebüschen. Neben dem Bernerflug kommen auch andere Stämme vor, deren Bedeutung aber wesentlich geringer ist.

Am 30. Mai 1952 stellten wir fest, dass die Bäume in der Umgebung der später untersuchten Wiesen keinen Frasschaden aufwiesen. Eine Grabung in einer leicht südlich geneigten Naturwiese ergab folgendes Bild : 29 L II und 3 L I. Die Entwicklung war also gegenüber dem Unterland ein wenig, jedoch nicht sehr stark verzögert.

Am 11. Juli führten wir in der obenerwähnten Magerwiese erneut stichprobenweise Grabungen durch und stellten gegenüber dem Flachland praktisch keinen Unterschied mehr fest : die zweite Häutung war abgeschlossen. Trotz der grossen Befallsdichte war noch kein Frasschaden zu bemerken. Nun kontrollierten wir aber auch noch den Zustand in einer gutgedüngten, nicht ganz so sonnig gelegenen Kunstwiese mit sehr dichtem Graswuchs. Zu unserer Überraschung war hier das Bild wesentlich anders. Der grösste Teil der Larven war noch im zweiten Larvenstadium und zwar waren sie noch weit von der zweiten Häutung weg, da Volumenmessungen nur rund 0,4 cm^3

ergaben[1]. Daneben fanden wir aber auch noch L III, deren Grösse ähnlich war wie in der Population der Naturwiese (rund 1,2 cm³). Das Verhältnis von L II : L III schwankte innerhalb der Wiese sehr stark. In der ersten Hälfte Juli ist es ausgeschlossen, dass wir schon L II des diesjährigen Frühjahrs finden, da in diesem Zeitpunkt erst das Schlüpfen der L I aus den Eiern beginnt. Folglich müssen sowohl die L II wie auch die L III trotz dem starken Grössenunterschied vom Bernerflug 1951 herstammen. Es ist anzunehmen, dass die L III als L II überwintert hatten, die L II jedoch als L I in den Winter gegangen waren. Im Vergleich zum vierjährigen Schamserzyklus (IV, 3 *hippocastani* SCHNEIDER 1952) waren die Engerlinge allerdings schon weit entwickelt: Wir fanden am gleichen Tag in allen Befallszentren dieses Stammes nur L I.

Am 1. Oktober 1952 wurde erneut gegraben und diesmal von allen Engerlingen das Volumen bestimmt. Die Ergebnisse sind in Fig. 4 graphisch dargestellt und mit entsprechenden Messungen von Wädenswil verglichen. In Wädenswil fanden wir am 1. August ein Mittel von rund 1,6 cm³, das nur 3 ½ Wochen später schon auf 1,9 cm³

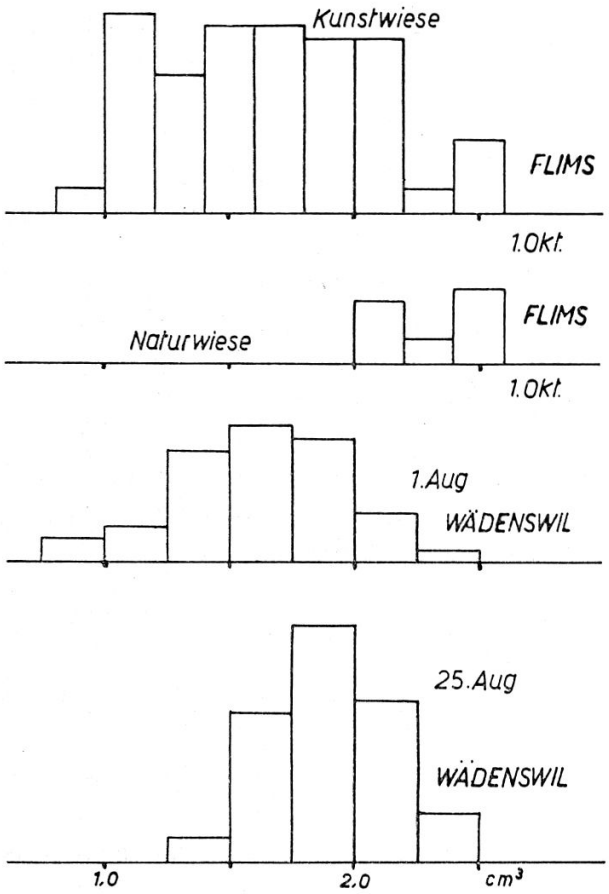

Fig. 4. — Volumenmessungen bei L III. — *Proben von Wädenswil:* Beide Proben zeigen eine normale Streuung. Während 3 ½ Wochen verschiebt sich das Mittel deutlich. — *Proben von Flims:* Vergleich zwischen Naturwiese und Kunstwiese. In der Naturwiese haben die Engerlinge das Verpuppungsvolumen erreicht. Sie sind gleich gross, wie in einer entsprechenden Population im Unterland. — Die Engerlinge der Kunstwiese sind sehr ungleich in der Grösse. Nur ein Teil hat die Verpuppungsgrösse erreicht. Die kleineren Individuen konnten sich im darauffolgenden Jahr noch nicht verpuppen.

[1] Wir führten in den Jahren 1952 und 1953 pyknometrische Volumenmessungen in Alkohol durch und fanden, dass L I kurz vor der ersten Häutung rund 0,2 cm³, L II vor der 2. Häutung 0,9 cm³ und L III vor der Verpuppung rund 2,3 cm³ messen. Die Ergebnisse der Bestimmungen vom 1. Oktober 1952 stellte uns Herr Dr. F. SCHNEIDER, Wädenswil zur Verfügung, da die beiden Verfasser in diesem Zeitpunkt im Ausland weilten. Wir möchten für diese wertvolle Mithilfe unseren besten Dank aussprechen.

gestiegen war. In Flims betrug das Mittel am 1. Oktober in der Naturwiese 2,3 cm^3. Die Engerlinge hatten also schon das Verpuppungsvolumen erreicht (Alpnach 24.6.1952 2,0—2,3 cm^3 beim Abstieg zur Verpuppung!). In der Kunstwiese waren Variationsbreite (0,9—2,4 cm^3) und Streuung viel grösser und der Durchschnitt wesentlich tiefer (1,7 cm^3). Daneben fanden wir auch noch vereinzelte L II und sogar L I, welche anscheinend dem Stamm 1952 angehörten. Die Engerlinge des Stammes 1951 hatten sich also anscheinende alle im Laufe des Sommers zu zweiten Mal gehäutet, hatten sich jedoch längst nicht so weit entwikkeln können, wie dies in der Naturwiese und sonst im Flachland allgemein der Fall ist.

Ende März 1953 sammelten wir in dieser Kunstwiese wieder eine Anzahl Engerlinge. Sie befanden sich in diesem Zeitpunkt noch in den Überwinterungsquartieren in 30 cm Tiefe; die Grössenverhältnisse entsprachen jenen des Herbstes. Je 8 Engerlinge brachten wir im Thermostaten zu 22, 18 und 15°. Die Resultate waren sehr unterschiedlich: Ein Teil der Larven war parasitiert, ein Teil verpilzt, insgesamt verpuppten sich 5 Engerlinge und weitere 5 verharrten bis im Herbst im Larvenstadium.

Verpuppungsdaten:

22°	21. Mai	21. Mai	
18°	4. Juni	14. Juli	
15°	23. Juni	2. Juli	14. Juli

Trotz der geringen Zahlen geht aus dieser Aufstellung hervor, dass es auch mit diesem Material gelungen ist, durch Erhöhung der Bodentemperatur die Verpuppung viel früher als in der freien Natur zu erzwingen. Dies ist aber nur bei Larven möglich, die im Frühjahr schon verpuppungsreif sind, während zurückgebliebene Exemplare ihren Rückstand nicht mehr aufholen konnten. Die Grabungen vom 21. August 1953 und vom 1. Oktober 1953 (s. erste Tabelle) zeigten, dass der Verpuppungszeitpunkt in der freien Natur auch in höheren Lagen der gleiche ist wie im Flachland, ja wir konnten in dieser Beziehung auch keinen Unterschied feststellen zwischen der Natur- und der Kunstwiese: Am 21. August war an beiden Orten das Schlüpfen im Gang und anfangs Oktober abgeschlossen. In der Naturwiese fanden wir jedoch neben den Käfern keine L III mehr, während sich in der Kunstwiese nur die Hälfte der Population verpuppt hatte, der Rest sich jedoch eben zu einer weiteren Überwinterung in die Tiefe grub! Damit war das Resultat des Laboratoriumsversuches durch die Freilandbeobachtung bestätigt: Es kann vorkommen, dass die L III noch ein weiteres Mal überwintern, wenn sie zur Zeit der normalen Verpuppung noch nicht verpuppungsreif sind. Übergänge zwischen diesen beiden Möglichkeiten fanden wir keine.

3. Versuch: Engerlinge von Wädenswil 475 m ü. M.
Bernerflug III, 1 1951

Zur Zeit dieser Grabung am 21. Mai 1953 waren alle Engerlinge noch in der Grasnarbe ; es waren keine Andeutungen des Verpuppungsabstieges zu erkennen. Im Thermostat begann in den wärmsten Zellen (25° und 18°) schon nach wenigen Tagen die Bildung der Zelle, und Ende Juni setzte die Verpuppung ein :

25° Verpuppung zwischen 30. Juni und 16. Juli, Mittel 9. Juli
18° Verpuppung zwischen 8. Juli und 24. Juli, Mittel 16. Juli
12° Es verpuppten sich nur 2 Engerlinge am 6. und 9. September
7° Keine Verpuppung

4. Versuch: Engerlinge von Ricken, 850 m ü. M.
Bernerflug III, 1

Diese Engerlinge, welche am 30. Mai, also kurz vor dem Beginn des Abstieges, ausgegraben und dann 5 Tage bei 3° aufbewahrt wurden, verhielten sich ganz ähnlich wie jene von Wädenswil (Versuch 3) :

25° Verpuppung zwischen 11. und 27. Juli, Mittel 18. Juli
18° » » 20. und 31. Juli, Mittel 27. Juli
12° » » 9. und 26. Sept. Mittel 16. Sept.
1 Engerling nicht verpuppt bis Ende Oktober
7° Keine Verpuppung

V. Die Dauer der Puppenruhe bei verschiedenen Temperaturen

In Fig. 5 sind die Resultate aller Versuche über die Dauer der Puppenruhe zusammengestellt. Die Kurve zeigt eine klare Temperaturabhängigkeit entsprechend der normalen Hyperbel, wenn auch die Streuung recht gross ist. Im Vergleich zu den Ergebnissen von THIEM 1949 bei L I und L II besteht ein wesentlicher Unterschied, da der Entwicklungsnullpunkt bedeutend tiefer liegt (zwischen 5 und 10°). Diese Tatsache hat praktisch eine gewisse Bedeutung, da dadurch die Möglichkeit besteht, dass sich die Puppen auch noch weiter entwickeln, wenn im Herbst die Temperaturen schon gesunken sind : Von acht Puppen, die wir am 2. August 1952 zu 11—12° brachten, schlüpften fünf zwischen dem 8. September und dem 11. November. Am 14. August 1953 sammelten wir in Wädenswil eine Anzahl Puppen und kontrollierten ihre weitere Entwicklung im Thermostaten :

Bei 15° schlüpften die Käfer zwischen dem 31. Aug. und 2. Sept.
Bei 12° schlüpften die Käfer zwischen dem 2. und 6. Sept.
Bei 7° konnten sich die Käfer zwar noch weitgehend ausfärben, schlüpften aber nicht
Bei 4° stellten wir keine Entwicklung mehr fest.

Trotz dieses relativ tief liegenden Entwicklungsminimums kam es im Herbst 1951 in Alvaneu auf über 1100 m vor, dass anfangs Oktober noch vereinzelte Puppen vorhanden waren, die noch nicht schlüpfbereit waren. Wenige Tage später fiel in jener Gegend Schnee und blieb fast bis zum Frühjahr liegen. Unter extremen Bedingungen kann also die Puppenentwicklung so stark verzögert werden, dass im Herbst keine Käfer schlüpfen können. Bei dieser Beobachtung handelte es sich allerdings um Melolontha hippocastani.

Für die im Freien während der normalen Verpuppungszeit herrschenden Temperaturen von 18–25° können wir eine Puppenruhe von 4–7 Wochen annehmen.

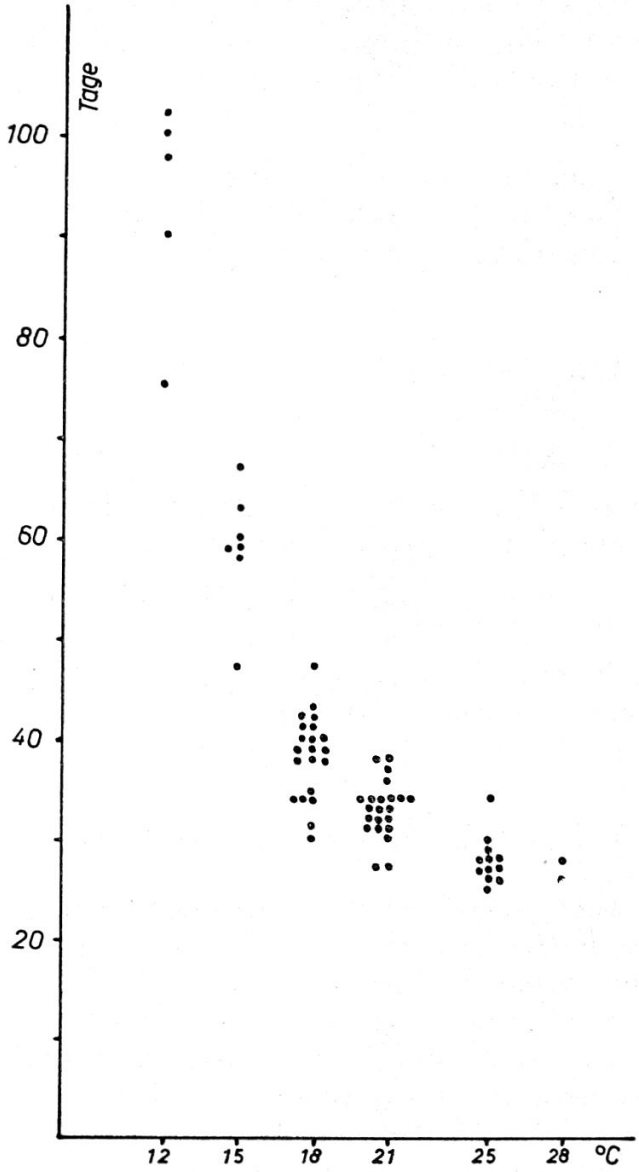

Fig. 5 — Puppendauer in Abhängigkeit von der Temperatur. — Ergebnisse verschiedener Versuche zusammengefasst.

VI. Folgerungen aus den Versuchsresultaten

Laboratoriumszuchten, Beobachtungen der Häutungen und Messungen von Engerlingen im Freiland zeigen, dass der Maikäfer während des ersten Teiles seiner Larvenentwicklung auf die äusseren Bedingungen (Menge und Qualität des Futters, Temperatur des Bodens usw.) recht schnell durch Beschleunigung oder Verzögerung des Wachstums reagiert. (THIEM 1949, VOGEL 1950). Unter günstigen Bedingungen kann die erste Häutung schon anfangs August erfolgen, während sie an schattigen Hängen erst kurz vor dem Abstieg im Oktober stattfindet, ja im vierjährigen Zyklus erst im Vorsommer ein Jahr nach dem Flug eintritt. Bei dieser Verzögerung in höheren Lagen muss allerdings auch berücksichtigt werden, dass auch der Zeitpunkt der Eiablage gegenüber dem Unterland verschoben sein kann. Nach SCHNEIDER 1952 beträgt diese Verzögerung allein schon 3 bis 5 Wochen.

In bezug auf die erste Häutung haben wir also innerhalb des

dreijährigen Zyklus im schweizerischen Mittelland eine Variationsbreite von 2—3 Monaten, das sind rund 10 % der gesamten Lebensdauer. Beziehen wir allerdings diese Differenzen nicht auf die gesamte, sondern auf die bisherige Lebensdauer, so bekommen wir viel krassere Unterschiede. Nach drei Jahren fliegt jedoch bei normalem Flugwetter die ganze Population grosser Gebiete innert wenigen Tagen aus. Im Verhältnis zur Gesamtlebensdauer beträgt also jetzt die Variationsbreite nur noch einige Promille. Neben den Faktoren, welche die Streuung vergrössern, müssen also noch andere wirken, welche sie wieder reduzieren und damit die ganze Population auf eine einheitliche Linie zwingen. Besonders eindrücklich wird diese Frage, wenn wir an die Grenzgebiete der verschieden langen Entwicklungszyklen denken: Welche Faktoren sorgen dafür, dass die eine Population den Boden genau nach drei Jahren, die andere jedoch genau nach vier Jahren verlässt?

Auf Grund der bisherigen und der neueren Beobachtungen kommen wir nun zu der folgenden Auffassung:

Während der Hauptfrasszeit nach der zweiten Häutung erreicht der grösste Teil der Engerlinge nahezu das Verpuppungsgewicht. Die Verpuppung setzt noch nicht sofort ein, da jetzt ein diapauseartiger Faktor eingreift. Inzwischen sinken die Bodentemperaturen; die Engerlinge steigen zur Überwinterung ab. Während dieser Ruheperiode löst sich die Verpuppungshemmung bei jenen Engerlingen, die eine gewisse Entwicklungsstufe überschritten haben, sie sind nach dem Frühjahrsaufstieg « verpuppungsreif », fressen noch eine kurze Zeit und schreiten zur Verpuppung, sobald die Bodentemperaturen steigen. Jene Larven, welche aus irgend einem Grunde etwas weiterentwickelt sind, beginnen wohl mit dem Abstieg etwas früher, d. h. schon bei tieferer Temperatur. Der zurückgebliebene, aber doch schon verpuppungsreife Anteil der Population kann kleinere Rückstände noch aufholen, weil inzwischen die Bodentemperaturen steigen und folglich die verschiedenen Phasen der Umwandlung (Abstieg, Praepupalzeit, Verpuppung, Bildung des Käfers) unter günstigeren Bedingungen verlaufen als bei den frühesten Individuen der Population. Im August beginnt das Schlüpfen der Käfer, die erneut durch eine Diapause am Aufstieg verhindert werden. Individuen, die auch jetzt noch einen Rückstand aufweisen, haben Zeit zum Schlüpfen bis die Bodentemperaturen unter 12° sinken. Während des Winters löst sich die Aufstiegshemmung; sobald die Bodentemperaturen steigen, wandern die Käfer nach oben und zwar sind sie jetzt weitgehend synchronisiert. Im Frühjahr kann der Ausflug erst beginnen, wenn am Abend eines schönen Tages die Temperatur über 8—10° bleibt. Es kann daher auch hier noch einmal eintreten, dass Nachzügler die Hauptpopulation einholen können, weil an einigen Tagen bei kühlen Abenden wohl der Aufstieg, nicht aber der Ausflug erfolgen kann. Unter günstigsten Bedingungen kann es daher vorkommen, dass mehr als $^2/_3$ der gesamten Population einer Gegend innerhalb von 2 Tagen den Boden verlässt.

Im fünfjährigen Zyklus, sowie in unserem Beispiel von Flims, können die Engerlinge des dritten Stadiums im Sommer der zweiten Häutung nicht genügend Nahrung aufnehmen. Deshalb löst sich während des Winters die Verpuppungshemmung noch nicht, sondern erst nachdem die Engerlinge im folgenden Sommer noch einmal viel Nahrung aufgenommen und zum zweiten Mal als L III zur Überwinterung abgestiegen sind.

VII. Zusammenfassung

1. Der Abstieg der Engerlinge zur Verpuppung erfolgt bei Temperaturen zwischen ca. 14° und 25°. Je wärmer der Boden ist, desto aktiver ist der Engerling, umso energischer und tiefer erfolgt der Abstieg. In lockerem Boden steigt der Engerling tiefer ab als unter ungünstigeren Bedingungen.
2. Die Dauer der ganzen Praepupalzeit (Beginn des Abstieges bis Verpuppung) beträgt je nach Temperatur drei (bei 22°) bis sechs (bei 15°) Wochen, bei 12° verzögert sich die Verpuppung so stark, dass sie unter Freilandbedingungen überhaupt nicht mehr möglich ist (Abkühlung im Herbst). Temperaturen oberhalb des Optimums verzögern die Entwicklung ebenfals; über 30° ist eine normale Verpuppung nicht mehr möglich.
3. Die Puppenruhe dauert im Optimum (zwischen 20° und 25°) vier bis fünf Wochen, bei 15° schon rund 8 Wochen, bei 12° 3—4 Monate. Der Entwicklungsnullpunkt für die Puppe liegt etwas tiefer als für fressende Larven.
4. Auf Grund der gefundenen Resultate wird das Problem der Klimaabhängigkeit der Maikäferentwicklung von einer neuen Seite beleuchtet.

LITERATUR

DECOPPET, M., 1920. *Le hanneton.* Lausanne.

ENE, I. M., 1942. *Experimentaluntersuchungen über das Verhalten des Maikäferengerlings (Melolontha spec.).* Zeitschr. angew. Ent. *29*, 529—600.

HURPIN, B., 1952. *L'élevage des larves de Melolontha melolontha L. au laboratoire.* Rapport C.E.Z.A. Symposium Hanneton de Zurich.

SCHNEIDER, F., 1952. *Auftreten und Ovarialentwicklung der Maikäfer Melolontha vulgaris F., M. hippocastani F. und Melolontha hippocastani v. nigripes Com. an der alpinen Verbreitungsgrenze im Hinterrheintal.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. *25*, 111—130.

SCHWERDTFEGER, F., 1938. *Freilandsuntersuchungen zur Biologie des Maikäferengerlings.* VII. Int. Kongr. Ent. Berlin 1938, 2241—2252.

— 1939. *Untersuchungen über die Wanderungen des Maikäferengerlings.* Z. angew. Ent. *26*, 215—252.

THIEM, H., 1949. *Über Erfahrungen bei der Aufzucht von Engerlingen.* Verh. Deutschen Ges. angew. Ent. 11. Mitgliedervers., 77—95.

VOGEL, W., 1952. *Eibildung und Embryonalentwicklung von Melolontha vulgaris F. und ihre Ausvertung für die chemische Maikäferbekämpfung.* Z. angew. Ent. *31*, 538—582.

— 1952. *Vergleichende Messungen an den Fühlern der Larven von Melolontha vulgaris F. und M. hippocastani F.* Mitt. Schw. Ent. Ges. *25*, 132—139.

WILLE, H. und WILDBOLZ, TH., 1953. *Beobachtungen über die Eiablage des Maikäfers und die Entwicklung des Engerlings im Laboratorium.* Mitt. Schw. Ent. Ges. *26.*,

ZWEIGELT, F., 1928. *Der Maikäfer.* Z. angew. Ent. Beiheft zu Band *13.*