

- DUDA, O., 58 g *Drosophilidae*, in: LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, **6**, 1, 1935.
- HADORN, E., BURLA, H., GLOOR, H. & ERNST, F., Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwest-Europa. Ztschr. ind. Abst. Vererb., **84**, 133—163, 1952.
- POMINI, F. P., Contributi alla conoscenza delle *Drosophila* europee. I. Descrizione di alcune specie riferibili al gruppo *obscura*. Boll. Ist. Ent. Bologna, **12**, 145—164, 1940.
- STURTEVANT, A. H., The classification of the Genus *Drosophila* with descriptions of nine new species. Univ. Texas Publ., No. 4213, 5—51, 1942.

Beiträge zur Bionomie der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf biozönotischer Grundlage

Von WOLFGANG SCHWENKE

Deutsches Entomologisches Institut, Berlin-Friedrichshagen

Inhalt	Seite
A. Einleitung	168
B. Biozönotische Kennzeichnung der untersuchten Tiere	174
C. Kurzbeschreibung der beiden Arten	175
D. Die bionomischen Daten	176
I. Puppenstadium	176
1. Mittleres Puppengewicht	176
2. Geschlechterverhältnis der Puppen	179
II. Falterstadium	180
1. Schlüpfen der Falter	180
2. Falterflug	181
3. Eiablage	182
4. Relation Puppengewicht/Eizahl	186
III. Eistadium	191
Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit	191
IV. Raupenstadium	193
1. Entwicklungsdauer bei verschiedenen Umweltfaktoren	193
2. Relation Temperatur / Entwicklungsdauer / Puppengewicht / Kopfkapselbreite/Mortalität	197
V. Gesamtentwicklungszeit und Generationszahl	202
E. Zusammenfassung	205
F. Zitierte Literatur	205

A. Einleitung

Bei Betrachtung des umfangreichen, seit mehr als einem Jahrhundert zusammengetragenen Beobachtungsmaterials über die Lebensweise (Bionomie)¹⁾ unserer forstwirtschaftlich wichtigsten Insektenarten, z. B. des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.), fällt auf, daß nur bei einem Teil

¹⁾ Es wird bei Untersuchungen zur Lebensweise einer Tierart meist zwischen physiologischen, bionomischen und ökologischen unterschieden. Das ist jedoch meines Er-

Fortsetzung nächste Seite

dieser bionomischen Daten (z. B. bei der Art des Falterschlüpfens, des Falterfluges, der Eiablage, des Raupenfraßes u. a.) sich die Angaben gut decken, daß sie zum anderen Teil jedoch (so z. B. bei der Eizahl, dem Puppengewicht, der Entwicklungsdauer im Freien u. a.) stark differieren. Jene differierenden bionomischen Beobachtungsergebnisse sollen im folgenden den Gegenstand meiner einleitenden Betrachtungen bilden.

Worin ist ihre Unterschiedlichkeit begründet? Die Antwort hierauf kann nur lauten: in der starken Umweltabhängigkeit der betreffenden bionomischen Daten einerseits und den örtlichen und zeitlichen Umweltunterschieden andererseits. Wenn an verschiedenen Beobachtungsorten und zu verschiedenen Beobachtungszeiten verschiedene Umweltfaktoren herrschen, müssen bei umweltabhängigen bionomischen Daten auch die Beobachtungsergebnisse verschiedene sein.

Es entsteht nun die Frage, was diese Verschiedenheit der Beobachtungsergebnisse für die Forstentomologie, speziell für die sich gerade mit den veränderlichen bionomischen Daten befassende Massenwechsellehre (Gradologie) bedeutet.

Zur Beantwortung der Frage ist es notwendig, sich vor Augen zu halten, daß das Ziel der bionomischen Forschung ist, Gesetzmäßigkeiten im Leben der betreffenden Arten aufzufinden, und daß ihr dieses nur auf statistischem Wege unter Festlegung von Mittel- und Abweichungsgröße (also der Variationsbreite) der einzelnen bionomischen Daten an Hand des Vergleichs von örtlich und zeitlich verschiedenen, aber vergleichbaren (d.h. gleichwertigen) Beobachtungswerten gelingt. Daß diese Beobachtungswerte dabei selbst schon Mittelwerte der am selben Ort und zur selben Zeit bestehenden individuellen Variationsbreiten der bionomischen Daten sind, ist selbstverständlich.

Da nun die Verschiedenheit der Beobachtungsmittelwerte, wie gesagt, aus der örtlichen und zeitlichen Verschiedenheit der Umwelt der be-

Fortsetzung von vorhergehender Seite

achtens nicht berechtigt. Daß sich Bionomie und Ökologie nicht trennen lassen, betonte schon FRIEDERICH (1930, S. 41). Doch ist auch die Physiologie von beiden nicht trennbar. So sind z. B. Entwicklungsdauer, Lebensdauer, Nahrungsnorm u. a. ebenso gut physiologische wie bionomische Daten zu nennen und als solche wieder umwelt- (ökologisch) bedingt, da man ja nicht von einer Entwicklungsdauer schlechthin sprechen kann, sondern nur von einer solchen unter diesen oder jenen Umweltverhältnissen.

Somit ist unter Bionomie die Lebensweise einer Art und ihre Beziehung zur Umwelt zu verstehen, womit jede vom Individuum aus betrachtete Einzelbeziehung, auch diejenige gradologischen Charakters (wie Eizahl, Generationszahl, vitales Optimum u. a.) ein bionomisches Datum darstellt. Wird dagegen nicht das Individuum, sondern die Populationsdichte der Art an einem bestimmten Ort zur Bezugsbasis gewählt, so bilden die Beziehungen (wie Geschlechterverhältnis, Gesundheitszustand, Parasitierungsgrad u. a.) keine bionomischen Daten mehr, sondern biozönotische. Im Unterschied zwischen Individuum und Population als Bezugsbasis liegt der Unterschied zwischen Physiologie, Bionomie und Ökologie (= Idiobiologie) einerseits und der Biozönotik (= Synbiologie) andererseits.

treffenden Tierart resultiert, ist somit die Frage nach der Bedeutung der Verschiedenheit der Beobachtungsergebnisse für die Forstentomologie gleichbedeutend mit der Frage, ob örtlich und zeitlich verschiedene Umwelten einer Tierart gleichwertig, d. h. bei der Auswertung der Beobachtungsergebnisse zusammenfaßbar sind.

Es soll aus einigen Überlegungen heraus versucht werden, diese Frage zu beantworten.

Nimmt man zuerst einmal an, es lägen zwei Beobachtungen über die Nahrungsnorm der Nonnenraupen vor, und zwar eine aus einem Fichtenwald und eine aus einem Kiefernwald, so wird wohl niemand diese Ergebnisse für gleichwertig, d. h. zu einer Nahrungsnorm zusammenfaßbar halten, weil es sich hier ja um eine ganz verschiedene Nahrung handelt.

Die Nahrung ist aber nur ein Umweltfaktor von den vielen abiotischen und biotischen Umweltfaktoren der Nonne, durch die sich Fichtenwald und Kiefernwald unterscheiden. Wenn man von diesem einen Umweltfaktor ein bionomisches Datum für abhängig hält, so muß man das auch für andere Umweltfaktoren (z. B. Temperatur oder Luftfeuchtigkeit) und andere bionomische Daten (z. B. Entwicklungsdauer) tun. Es ist somit anzunehmen, daß sich die im Fichtenwald lebende Nonne in einer ganzen Anzahl von bionomischen Daten von der im Kiefernwald lebenden unterscheidet.

Aus verschiedenartigen Baumbeständen stammende Beobachtungen zur Bionomie einer Tierart kann also offensichtlich die Gleichwertigkeit (Vergleichbarkeit, Zusammenfaßbarkeit) nicht zugestanden werden.

Wie steht es nun aber mit bionomischen Beobachtungen, die innerhalb von Beständen der gleichen Baumart, also z. B. im Kiefernwald, gemacht wurden? Gelten für sie etwa auch derartige Bedenken?

Allerdings; und das ist es eben, worauf ich mit meinen Erörterungen hinaus will. „Gleichartig“ ist der Kiefernwald nur in bezug auf die Baumart, nicht aber in bezug auf die abiotischen und biotischen Faktoren, die erst dasjenige bilden, was wir „Wald“ nennen. Schon seit langem werden innerhalb des Kiefernwaldes schlechthin Waldtypen unterschieden und der forstwirtschaftlichen Waldbaulehre zugrundegelegt.

Warum werden sie nicht auch der Forstentomologie zugrundegelegt? Ist es so sicher, daß sich diese Waldtypen, d. h. Wald-biozöosen, nicht auch bezüglich der Bionomie einer Tierart unterscheiden, daß also z. B. die Nahrungsnorm der Nonne an Kiefer (und damit wohl auch Puppengewicht, Eizahl u. a.) in einem trockenen Flechtenkiefernwald nicht von derjenigen in einem feuchten Himbeerkiefernwald konstant verschieden ist?

Jede Tierart ist doch — und das gilt besonders für die stark umweltbeeinflußbaren Eigenschaften — an seine besondere Umwelt (seine Biozönose) angepaßt. Ist es da nicht logisch, daß konstanten Umweltunter-

schieden innerhalb des Kiefernwaldes dann auch konstante Bionomieunterschiede entsprechen?

Ich möchte solche nach Kiefernwaldtypen konstanten Bionomieunterschiede als bestehend annehmen und somit den im „Kiefernwald“ schlechthin gemachten bionomischen Beobachtungen Gleichwertigkeit und Zusammenfaßbarkeit nicht zuerkennen.

Es muß hier aber noch etwas näher auf den Begriff des konstanten Unterschiedes eingegangen werden. Oben wurde gesagt, daß die Umweltfaktoren örtlich und zeitlich wechseln. Sie wechseln also auch innerhalb eines Waldtyps dauernd, und entsprechend wechseln auch die bionomischen Daten am selben Ort. Eins ist bei diesem Wechsel aber konstant: der zeitliche Mittelwert eines bionomischen Datums, der dem konstanten zeitlichen Mittelwert deren Umweltfaktoren entspricht. Mit den zeitlichen Schwankungen der Umweltfaktoren um ihre Mittelwerte schwanken auch die umweltbeeinflussten bionomischen Daten um die ihrigen.

Ein zwischen zwei Orten (Waldtypen) bestehender konstanter Unterschied bezüglich eines Umweltfaktors oder eines bionomischen Datums ist somit dann vorhanden, wenn dieser Faktor oder dieses Datum an beiden Orten einen verschiedenen zeitlichen Mittelwert besitzt.

Natürlich kann es — und wird es auch oft genug — so sein, daß der zwischen zwei Waldtypen bestehende konstante Unterschied eines bionomischen Datums viel kleiner ist, als der zeitliche Unterschied (die zeitliche Variationsbreite) dieses Datums im selben Waldtyp, womit dann also die Gleichwertigkeit und Zusammenfaßbarkeit den kleinen Unterschieden aberkannt, den großen jedoch zuerkannt wird.

Das ändert aber nichts an der Bedeutung solcher geringen örtlichen Bionomieunterschiede und der Berechtigung, sie für nicht zusammenfaßbar zu halten.

Man weiß heute, daß die Gesamtpopulation jeder Organismenart ein Biotypengemisch darstellt, wobei Biotypen solche Gruppen von Individuen sind, die sich in der Reaktionsnorm (und damit in den bionomischen Daten) konstant — und wenn auch noch so wenig — unterscheiden, die also eigene örtliche und zeitliche Variationsbreiten und Mittelwerte bezüglich ihrer bionomischen Daten besitzen.

Die Ansicht von der Existenz nach Waldtypen konstanter Bionomieunterschiede vertritt also den Standpunkt, daß verschiedenen Waldtypen verschiedene Biotypen oder besser: verschiedene spezifische Biotypengemische (denn es werden in einem Waldtyp wahrscheinlich mehrere Biotypen einer Art, jedoch in einer für den Waldtyp spezifischen Mischung vorhanden sein) beherbergt.

Jeder der Variationsbreiten und Mittelwerte eines dieser spezifischen Biotypengemische der betreffenden Tierart, z. B. des Kiefernspanners, ist von Variationsbreite und Mittelwert der gesamten Kiefernspannerpopulation (dem gesamten Biotypengemisch des Kiefernspanners) verschieden.

Und was bedeutet das alles für die Forstentomologie? Die Bedeutung liegt weniger darin, daß man somit aus dem Minimal-, Mittel- oder Maximalwert eines bionomischen Datums, der aus der Variationsbreite der Gesamtpopulation eines Forstschädlings ermittelt wurde, nicht den Minimal-, Mittel- oder Maximalwert dieses bionomischen Datums in einem bestimmten Kiefernbestand vorhersagen kann, obwohl auch das schon wichtig genug ist, — sondern sie liegt vor allem darin, daß mit der Kenntnis von Bionomieunterschieden nunmehr die Frage nach dem Warum dieser Unterschiede gestellt und untersucht werden kann. Bezüglich der gradologisch wichtigen bionomischen Daten ist damit der Gradologie ein neues wichtiges Mittel bei der Erforschung des Massenwechselproblems der Forstschädlinge in die Hand gegeben.

Die Frage nach der Gleichwertigkeit (Zusammenfaßbarkeit) örtlich und zeitlich verschiedener bionomischer Beobachtungen, von der die vorstehende Erörterung ausging und die nach dem Dargestellten damit zu beantworten ist, daß zeitlich verschiedene Beobachtungen dann als gleichwertig bezeichnet werden können, wenn die örtliche Gleichwertigkeit gewährleistet ist, d.h., wenn sie in Beständen desselben biozönotischen Waldtyps gemacht wurden, erfährt noch eine Ausdehnung auf die im Laboratorium erzielten Beobachtungsergebnisse. Auch für letztere tauchen Zweifel an ihrer Gleichwertigkeit auf, nur ist hier der Unsicherheitsfaktor von den Umweltfaktoren, die hier ja meist kontrollierbar und gleichwertig sind, auf die Herkunft der Zuchttiere verschoben.

So wird man, um beim Beispiel der Nahrungsnorm zu bleiben, für eine Nonnenzucht im Labor, mit deren Hilfe man die Nahrungsnorm dieses Insektes an Kiefer ermitteln will, keine Raupen verwenden, die aus dem Fichtenwald stammen, einfach deswegen, weil man einen Einfluß der Herkunft der Zuchttiere auf das Zuchtergebnis befürchtet.

Gibt es nun in der forstentomologischen Literatur dargestellte Beobachtungen, welche die Annahme einer nach Kiefernwaldtypen konstanten Verschiedenheit bionomischer Daten eines Forstschädlings zu bestätigen oder wenigstens wahrscheinlich zu machen imstande sind?

Angesichts der Tatsache, daß außer ENGEL (1942) und dem Verfasser noch keine bionomischen Untersuchungen auf vergleichend-biozönotischer Basis angestellt wurden, gibt es nur sehr wenige solcher Beobachtungen. Doch liegen diese wenigen ganz in der nach der Annahme zu erwartenden Richtung.

So stellte ENGEL (1942) fest, daß deutliche Unterschiede im Geschlechterverhältnis und der mittleren Eizahl von *Bupalus piniarius* zwischen verschiedenartigen, auf engem Raum nebeneinanderliegenden Kiefernbestandestypen zu gleicher Zeit bestanden.

Bei meinen Untersuchungen zum Massenwechsel von *Bupalus piniarius* und *Semiothisa liturata* auf vergleichend-biozönotischer Grundlage (SCHWENKE, 1952a) fand ich, daß die Populationsdichte der beiden

Spannerarten nach biozönotischen Kiefernwaldtypen konstant verschieden ist. Daß dieser Unterschiedlichkeit eine solche von bionomischen Daten entspricht, wird nachfolgend sowie in der Veröffentlichung der Ergebnisse des zweiten Teiles dieser Massenwechseluntersuchungen (die in Kürze erfolgen soll) gezeigt werden.

Schließlich kann man hier auch noch FRANZ (1949) nennen, welcher darauf aufmerksam macht und nicht wenige Beispiele aus der Literatur dafür aufzählt, daß die physiologischen Leistungen (und damit die bionomischen Daten) von Forstschädlingen sich bei Massenvermehrungen je nach der Gradationslage (d.h. nach der verschiedenen Populationsdichte) als verschieden erwiesen haben und zwar sowohl bei Freiland- wie bei Laboruntersuchungen. Er folgert aber meines Erachtens hieraus zu einseitig, daß der verschiedene Grad der genetisch bedingten Degenerationserscheinungen (beruhend auf dem Homozygotwerden von vitalitäts-senkenden Erbanlagen infolge gesteigerter Inzucht) dafür verantwortlich sei. Es soll nicht bestritten werden, daß derartige Degenerationserscheinungen bei Massenvermehrungen möglich und in einigen Fällen sogar so gut wie bewiesen sind. Ebenso gut möglich ist aber, daß auch bei Massenvermehrungen Unterschiede in den bionomischen Daten eines Schädlings auf anderen als Degenerationserscheinungen beruhen. Das beweist die oben schon genannte Untersuchung ENGELS, bei der sich ergab, daß 1936 und 1937 bei einer Massenvermehrung des Kiefernspanners in der Letzlinger Heide der Bestandestyp mit der höchsten Populationsdichte auch die höchste mittlere Eizahl (105 Eier pro Weibchen) aufwies, während die vom Spanner sehr viel schwächer heimgesuchten Bestandestypen nur eine solche von 90 zeigten. Nach FRANZ' Theorie hätte man hier gerade das umgekehrte Verhältnis erwarten müssen.

Das Bisherige zusammenfassend ergibt sich, daß eine Vertiefung und Präzisierung unserer Kenntnisse über die Bionomie und den Massenwechsel unserer Forstinsekten durch Anwendung des biozönotischen Gesichtspunktes möglich erscheint und daher zu fordern ist.

Die Anwendung des biozönotischen Gesichtspunktes würde dadurch geschehen, daß jede bionomische Beobachtung mit einer „biozönotischen Kennzeichnung“ der beobachteten Individuen verbunden wird, bestehend aus möglichst genauen Angaben einerseits über den Waldtyp (Vegetationsverhältnisse, Kronenschluß, Bonität und Bestandesalter) und andererseits über die Gradationslage des Insektes (Populationsdichte, Geschlechterverhältnis und Gesundheitszustand).

Die nachfolgend dargestellten, in den Jahren 1951 und 1952 teils im Freiland, teils im Laboratorium ermittelten bionomischen Daten¹⁾ der beiden Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl.

¹⁾ Ich möchte an dieser Stelle Fräulein RUTH DONAU und Herrn cand. rer. nat. GÜNTER PETERSEN für mannigfache Hilfe bei den Laborarbeiten Dank sagen.

entsprechen diesen Gesichtspunkten, insofern die ihnen zugrundeliegenden Tiere nach obigem Muster biozönotisch gekennzeichnet wurden.

Die Ergebnisse entstammen einer Zeit geringer Populationsdichte der beiden Spannerarten, d.h. einer Zeit, in welcher *Bupalus piniarius* bisher noch kaum auf seine bionomischen Daten hin geprüft worden ist. Über den veilgrauen Kiefernspanner *Semiothisa liturata*, der bisher wenig beachtet wurde, liegen überhaupt erst wenige bionomische Daten vor, so daß etliche der folgenden die ersten sind.

B. Biozönotische Kennzeichnung der untersuchten Tiere

Den unten dargestellten bionomischen Daten liegen Waldbestände der Berliner Stadtforst Friedrichshagen zugrunde, die einem Kiefernwaldtyp angehören, den ich 1952¹⁾ floristisch als Kräuter-Beerkrauttyp bezeichnete und nach biozönotischen Gesichtspunkten (an Hand konstanter, durch Bonität und feuchtigkeitsanzeigende Pflanzen gekennzeichnete Feuchtigkeitsunterschiede, welchen konstante Populationsdichteunterschiede der Kiefernspanner entsprachen) nochmals in zwei biozönotische Kiefernwaldtypen unterteilte: den frischen Erdbeer-Beerkrauttyp (im folgenden „Typ F“ genannt) und den trockenen Erdbeer-Beerkrauttyp (im folgenden „Typ T“ genannt).

Die wichtigsten Pflanzenarten der untersuchten Bestände, bei denen es sich um junge Stangenhölzer von 25 bis 30 Jahren (Typ T: drei getrennte Bestände) bzw. 35 bis 40 Jahren (Typ F: zwei getrennte Bestände) handelt, sind folgende.

- a) Beiden Typen gemeinsame Pflanzenarten gleichen Deckungsgrades²⁾:
Hypnum Schreberi und *purum* (4), *Aira flexuosa* (2), *Festuca ovina* (1–2), *Fragaria vesicans* (1–2), *Luzula pilosa* (1–2), *Veronica officinalis* (1–2), *Carex hirta* (1–2), *Carex pilulifera* (1), *Polygonatum officinale* (1), *Pirola secunda* (1), *Dryopteris spinulosum* (1).
- b) Beiden Typen gemeinsame Pflanzenarten verschiedenen Deckungsgrades (Typ F/Typ T).
Pteris aquilina (3/2), *Sorbus aucuparia* (2/1–2), *Agrostis vulgaris* (2/1–2), *Vaccinium myrtillus* (1–2/+), *Vaccinium vitis idaea* (1/1–2), *Viola canina* (1/1–2), *Rubus spec.* (1/+), *Rumex acetosella* (+/1).
- c) Pflanzenarten, die nur in einem der Typen vorkommen (Differentialarten).
Convallaria majalis (1/–), *Molinia coerulea* (+/–), *Calluna vulgaris* (–/1), *Rubus idaeus* (1/–).

¹⁾ Siehe SCHWENKE (1952 a).

²⁾ Es bedeuten: + = vereinzelt; 1 = häufig, aber weniger als 5 % der Bestandesfläche deckend; 2 = 5 bis 25 % deckend; 3 = 25 bis 50 % deckend; 4 = 50 bis 75 % deckend; 5 = 75 bis 100 % deckend.

Bonität: Typ F = II/III; Typ T = III.

Kronenschluß: Typ F = 70–80%; Typ T = 80–90%.

Gradationslage:

- a) Populationsdichte, ausgedrückt in Puppenzahl pro 5 qm; in Klammern: zugrundeliegende Puppensuchfläche in qm. Die angegebenen Puppenzahlen gelten sowohl für den Typ, als auch für den Einzelbestand.

		Typ T 25–30 Jahre 3 Bestände	Typ F 35–40 Jahre 2 Bestände
<i>Bupalus</i>	1950/51	10,0 (85)	7,5 (85)
	1951/52	11,5 (60)	8,0 (45)
<i>Semiothisa</i>	1950/51	3,0 (85)	12,0 (45)
	1951/52	7,0 (60)	9,0 (45)

- b) Geschlechterverhältnis: siehe Seite 179.

- c) Gesundheitszustand der Puppen:

Der Gesundheitszustand war bei beiden Spannern, in beiden Typen und in beiden Jahren sehr gut, indem nur etwa 10% der Puppen parasitiert und weniger als 5% verpilzt, verfault oder vertrocknet waren. Nähere Angaben hierüber wird die Veröffentlichung des zweiten Teiles meiner Massenwechseluntersuchungen enthalten.

C. Kurzbeschreibung der beiden Arten

Eine ausführliche Kennzeichnung des Aussehens der einzelnen Entwicklungsstadien von *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. erübrigt sich hier, da solche für *Bupalus* schon wiederholt gegeben wurde, und die diesbezüglich für *Semiothisa* bestandene Lücke von HOFMANN (1941) geschlossen wurde.

Es sollen daher im folgenden nur die wichtigsten der leicht erkennbaren Unterscheidungsmerkmale der beiden Arten gegenübergestellt werden.

Semiothisa liturata Cl. hat in beiden Geschlechtern gleich gefärbte, im Grundton „veilchengraue“ Falter, die ihre Flügel in der Ruhestellung ausgebreitet halten, — graugrüne, wabenähnlich skulpturierte Eier, die einzeln und ungerelmäßig (siehe unten, S. 185) abgelegt werden, — beborstete, mit je zwei gelben Seitenlinien und dunkelgrüner Rückenlinie sowie rotbraunem Kopf versehene Raupen — und braune Puppen, deren basales Kremasterdrittel furchig skulpturiert ist.

Bupalus piniarius L. hat verschieden gefärbte, im Grundton schwarzbraune männliche und rostbraune weibliche Falter, die ihre Flügel in der

Ruhestellung zusammengelegt halten, — hellgrüne, glatte Eier, die in „Zeilen“ an den Nadeln abgelegt werden, — nackte, mit je einer gelben Seitenlinie und einer gelben Rückenlinie sowie grünem Kopf versehene Raupen — und überwiegend grün gefärbte Puppen, deren ganzer Kremaster (ohne Griffel) furchig skulpturiert ist.

Auf Grund dieser deutlichen Unterscheidungsmerkmale bereitet eine Trennung der beiden Arten in allen Stadien keine Schwierigkeiten. Lediglich bei den jüngsten Raupen können solche, wenn man nur die Färbung betrachtet, auftreten, da die genannten Färbungsunterschiede sich nur auf die älteren Raupen beziehen. Die Jungraupen sind bei beiden Arten ungefähr gleich einfarbig gelbgrün, lassen sich aber mit Hilfe des Unterscheidungsmerkmals beborstet (*Semiothisa*) — nackt (*Bupalus*) unter der Lupe unschwer trennen.

D. Die bionomischen Daten

I. Puppenstadium

1. Mittleres Puppengewicht

Entsprechend der Tatsache, daß das mittlere Puppengewicht einer Lepidopterenpopulation von zahlreichen auf das Raupenstadium einwirkenden Umweltfaktoren abhängig ist und infolgedessen starken örtlichen und zeitlichen Schwankungen unterliegt, sind die wenigen in der Literatur verstreuten Angaben über das mittlere Puppengewicht von *Bupalus* sehr verschieden. Über dasjenige von *Semiothisa* ist bisher noch nichts bekannt.

Am eingehendsten beschäftigte sich neuerdings SCHWERTFEGER (1952) mit dem Puppengewicht von *Bupalus*, indem er die ihm in den Jahren 1936 bis 1945 aus den verschiedenen Gegenden der Schorfheide zugeschickten Puppen auf ihr mittleres Gewicht hin prüfte. Er fand, daß es bei den Männchen zwischen 88 mg und 126 mg und bei den Weibchen zwischen 121 mg und 167 mg innerhalb dieses Zeitraumes schwankte. In den genannten Werten sind allerdings alle gefundenen Puppen, auch die parasitierten, erkrankten oder toten mit enthalten. Da nichtgesunde Puppen um durchschnittlich 10% leichter als gesunde sind (siehe SCHWERTFEGERS Angaben, 1952, S. 233) würde man durch einen Zuschlag von 5 bis 10% (etwa 7%) zu diesen Werten die mittleren Gewichte der gesunden Puppen erhalten. Man erhielte dann für die männlichen Puppen 95 bis 135 mg und für die weiblichen 130 bis 180 mg Mittelgewicht (die Werte gelten für eine im Februar vorgenommene Wägung, siehe unten S. 178).

Meine 1951, 1952 und 1953 gefundenen gesunden (schlagenden) *Bupalus*- und *Semiothisa*-Puppen aus den Kiefernwaldtypen F und T zeigten folgende (auf eine April-Wägung bezogene) mittlere Puppengewichte in g (Tabelle 1).

Tabelle 1. Mittlere Puppengewichte von *Bupalus* und *Semiothisa* 1951 bis 1953 in g. In Klammern: Zahl der gewogenen Puppen.

	Jahr	Ge- schlecht	Typ F	Typ T
<i>Bupalus pinarius</i>	1951	♂♂	0,124 (10)	0,130 (25)
		♀♀	0,167 (10)	0,176 (25)
	1952	♂♂	0,108 (23)	0,113 (25)
		♀♀	0,150 (18)	0,155 (33)
	1953	♂♂	—	0,108 (18)
		♀♀	—	0,155 (13)
<i>Semiothisa liturata</i>	1951	♂♂	—	0,075 (31)
		♀♀	—	0,083 (27)
	1952	♂♂	0,067 (12)	0,066 (14)
		♀♀	0,071 (13)	0,072 (13)
		♂♂	0,067 (17)	
		♀♀	0,071 (25)	
		♂♂	—	0,079 (3)
		♀♀	—	0,094 (4)

Zu Tabelle 1 ist zu bemerken:

Die den angegebenen Mittelgewichten zugrundeliegenden Puppenzahlen sind zum Teil etwas klein. Das beruht einerseits auf der geringen Populationsdichte (vor allem 1953 ist diese für *Semiothisa* sehr gering, so daß ich in der kurzen mir zur Verfügung stehenden Zeit nur wenige Puppen sammeln konnte), — zum anderen darauf, daß die Gewichte der im November und Dezember gefundenen Puppen nicht verwendet werden konnten, weil in meinen mit Waldboden gefüllten Überwinterungsschalen, welche auf einem überdachten Balkon des Institutes standen, die Bodenfeuchtigkeit trotz Befeuchtung anscheinend geringer als die des Freilandbodens war und daraus eine Verminderung des Puppengewichtes den Freilandpuppen gegenüber resultierte. Es wogen jedenfalls die von mir im April gewogenen Dezember-Puppen beträchtlich weniger als die im April gesuchten und gewogenen Puppen.

Die im Typ T gefundenen *Bupalus*-Puppen des Jahres 1951 wurden anstatt Ende April erst Ende Mai gewogen, die im Typ desselben Jahres sowie alle 1953 gefundenen Puppen dagegen schon Ende Februar. Durch Gewichtszuschlag zur *Bupalus*-Mai-Wägung von 1,5% bzw. Gewichtsabzug von der *Bupalus*-Februar-Wägung von 1,0% und der *Semiothisa*-Februar-Wägung von 3% (Berechnung siehe unten, S. 179) wurden auch diese Gewichte auf die Aprilwägung bezogen.

Auf den Nachweis der statistischen Sicherheit der Angaben mit Hilfe der Berechnung der mittleren Abweichung σ der Einzelwerte muß hier verzichtet werden, weil Einzelwägungen nicht vorgenommen wurden. Sie hätten bei den (für die Statistik) geringen Puppenzahlen ohnehin nur ergeben, daß der Puppengewichtsunterschied zwischen den beiden Typen oder gar derjenige zwischen den beiden Jahren nicht statistisch gesichert ist. Hierauf kommt es aber gar nicht an. Die in beiden Typen gleichsinnig verlaufenden Änderungen bzw. die in verschiedenen Jahren gleichsinnig vorhandenen Unterschiede zeigen an, daß diese Änderungen und Unterschiede sehr großen Wahrscheinlichkeitswert besitzen; und mehr ist nicht möglich, festzustellen.

Die in Tabelle 1 dargestellten Ergebnisse zeigen folgendes:

1. Das mittlere Puppengewicht von *Bupalus* schwankte in den Jahren 1951 bis 1953 bei weiblichen Puppen zwischen 155 und 176 mg, bei männlichen zwischen 108 und 130 mg. Diese Werte liegen innerhalb der von SCHWERDTFEGER 1936 bis 1945 in der Schorfheide festgestellten Spanne.

Das mittlere Puppengewicht von *Semiothisa* schwankte entsprechend bei weiblichen Puppen zwischen 71 und 94 mg, bei männlichen zwischen 66 und 79 mg.

Die weibliche *Semiothisa*-Puppe wiegt somit im Durchschnitt nur etwa die Hälfte, — die männliche etwa $\frac{2}{3}$ der *Bupalus*-Puppe.

2. Die männliche *Bupalus*-Puppe wiegt im Durchschnitt 72,6% der weiblichen, was nur wenig von den Befunden BRANDTS (1936) und SCHWERDTFEGER (1952), welche beide 72% angeben, abweicht.

Die männliche *Semiothisa*-Puppe dagegen wiegt im Durchschnitt 91,7% der weiblichen¹⁾, womit der Unterschied der Geschlechter im Puppengewicht bei *Semiothisa* weitaus geringer ist als bei *Bupalus*.

3. Bei *Bupalus* ist ein deutlicher Unterschied im mittleren Puppengewicht nach den zwei Waldtypen ersichtlich, von dem sich — obwohl vorläufig nur Befunde aus zwei Jahren vorliegen — annehmen läßt, daß er konstant ist.

Bezüglich *Semiothisa* ist eine Abhängigkeit des Puppengewichtes von den Waldtypen nicht zu erkennen.

Die Abnahme des Puppengewichtes während der Verpuppungsdauer wurde auf folgende Weise bei *Bupalus* ermittelt:

10 weibliche *Bupalus*-Puppen wurden unmittelbar nach ihrer Verpuppung Anfang November 1951 einzeln gewogen und sodann in einer Klimakammer mit der konstanten Temperatur von 18° C bei 100% relativer Luftfeuchtigkeit überwintert. Nachdem Anfang Februar 1952 der erste Falter geschlüpft war, wurden die 6 noch gesunden (schlagenden) Puppen abermals gewogen. Sie wogen im Mittel $5,03 \pm 0,92\%$ weniger als im November. Es darf somit angenommen werden, daß die *Bupalus*-Puppe rund 5% Gewichtsverlust während ihrer Puppenruhe (im Freiland von November bis Mai) erfährt. Diese Zahl stimmt mit den Befunden von BRANDT (1936), der 3,9% zwischen 31. März und 5. Mai fand und STAHL (1939), der 3,4% zwischen 8. Januar und 17. Mai feststellte, gut überein, wenn man in Betracht zieht, daß STAHL seinen Wert infolge Feuchtigkeitszunahme während der Puppenruhe selbst für etwas zu niedrig hält.

Bezüglich *Semiothisa* wurde die Untersuchung in der gleichen Weise wie bei *Bupalus* mit 10 Ende August 1951 verpuppten und am 1. 9. 1951 einzeln gewogenen Weibchen begonnen. Leider mußte der Versuch aber

¹⁾ Bei dieser Berechnung wurden die auf zu geringen Puppenzahlen basierenden Werte von 1953 weggelassen.

später abgebrochen werden, weil die Puppen verpilzten. Um wenigstens einen Anhaltswert für den zwischen September und Mai eintretenden Gewichtsverlust der *Semiothisa*-Puppe zu erhalten, wurden Ende April 1952 13 weibliche *Semiothisa*-Puppen, die an derselben Stelle gesucht wurden wie die September-Puppen (Typ T), gewogen. Da das mittlere Gewicht der September-Puppen 81,7 mg, dasjenige der April-Puppen aber 71,7 mg betrug, was einen Unterschied von 12% bedeutet, kann ein vorläufiger Wert des Gewichtsverlustes der *Semiothisa*-Puppe von 10 bis 15% angenommen werden.

2. Geschlechterverhältnis der Puppen

Obgleich es sich beim Geschlechterverhältnis nicht um ein bionomisches, sondern um ein biozönotisches Datum handelt (siehe oben, S. 169), sei auf dieses hier kurz eingegangen, weil die Unterscheidung von bionomischen und biozönotischen Daten ja bisher nicht getroffen wurde und zudem gerade das Geschlechterverhältnis von *Bupalus* eines der umstrittensten Daten ist. Die hierüber in der Literatur enthaltenen Angaben schwanken außerordentlich. Doch fanden wohl die meisten Autoren ein Überwiegen der männlichen Puppen.

Das Geschlechterverhältnis der *Semiothisa*-Puppen wurde bisher noch nicht untersucht.

Meine diesbezüglichen, an *Bupalus* und *Semiothisa* 1951 und 1952 festgestellten Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2. Geschlechterverhältnis der Puppen
von *Bupalus* und *Semiothisa*

	Jahr	Geschl.	Typ F	Typ T	Summe F + T	%
<i>Bupalus piniarius</i>	1951	♂♂	49	118	167	51
		♀♀	43	118	161	49
	1952	♂♂	57	169	226	53
		♀♀	37	163	200	47
<i>Semiothisa liturata</i>	1951	♂♂	70	131	201	55
		♀♀	56	110	166	45
	1952	♂♂	52	109	161	53
		♀♀	42	102	144	47

Danach ist bei *Bupalus* ein durch beide Jahre hindurchgehendes Überwiegen der männlichen Puppen in Typ F festzustellen. Statistisch gesichert ist dieses Überwiegen allerdings, wie auch bei den übrigen Zahlenverhältnissen der Tabelle 2, nicht¹⁾. Ob das relativ stärkere Überwiegen

¹⁾ Stets liegt die Differenz zwischen Beobachtungs- und Erwartungswert des Verhältnisses (letzterer ist hier 1:1) innerhalb des Bereiches der dreifachen mittleren Ab-

der männlichen Puppen im Typ F dem Typ T gegenüber sowie der auch nach Zusammenrechnung der Werte der beiden Typen sich ergebende Gesamt-Männchenüberschuß konstant ist, müssen die Untersuchungen der nächsten Jahre erweisen.

Dasselbe gilt auch für den veilgrauen Kiefernspanner, bei dem der Männchenüberschuß noch deutlicher als bei *Bupalus* ist.

II. Falterstadium

1. Schlüpfen der Falter

Nach den Literaturangaben findet das Falterschlüpfen, das je nach Verpuppungsbeginn, Puppendauer, Witterungsverhältnissen und Bodenbedeckungsart stark variiert, sowohl bei *Bupalus* als auch bei *Semiothisa* in den Monaten Mai bis Juli statt.

Meine Beobachtungen stimmen mit dieser weitgefaßten Zeitangabe überein, zeigen jedoch, daß *Semiothisa* deutlich eher schlüpft und später mit Schlüpfen aufhört als *Bupalus*.

1951 sah ich am 22. 5. die ersten *Semiothisa*-Falter (von drei untersuchten Faltern 1 ♀ und 2 ♂♂), dagegen erst am 28. 5. den ersten *Bupalus*-Falter, ein ♂, zu einer Zeit, da *Semiothisa* schon sehr stark flog. Im Typ F vorgenommene Puppensuchen ergaben am 25. 5.: 32 *Semiothisa*-Puppen, 4 vom Falter verlassene *Semiothisa*-Puppenhüllen (2 ♀♀, 2 ♂♂) und 20 *Bupalus*-Puppen, — am 27. 5.: 16 *Semiothisa*-Puppen, 6 *Semiothisa*-Hüllen (2 ♀♀, 4 ♂♂) und 11 *Bupalus*-Puppen — und am 31. 5.: 10 *Semiothisa*-Puppen, 4 *Semiothisa*-Hüllen (2 ♀♀, 2 ♂♂) und 12 *Bupalus*-Puppen. Erst am 2. 6. 51 wurden dort neben 12 gesunden *Bupalus*-Puppen die ersten zwei *Bupalus*-Hüllen (2 ♂♂) gefunden.

1952 setzte das Schlüpfen im Freiland etwa zwei Wochen eher ein als 1951. Am 9. 5. sah ich die ersten *Semiothisa*-Falter fliegen. Am 13. 5. gefangene 6 Falter erwiesen sich als 2 ♀♀ und 4 ♂♂. Eine Puppensuche am selben Tage im Typ T ergab 16 *Semiothisa*-Puppen, 2 *Semiothisa*-Hüllen (1 ♀, 1 ♂) und 12 *Bupalus*-Puppen. Das erste *Bupalus*-♂ wurde am 15. 5. 52 beobachtet.

Daß die männlichen Falter von *Bupalus* stets eher als die weiblichen schlüpfen, ist allgemein bekannt. Über *Semiothisa* lagen bisher diesbezüglich noch keine Beobachtungen vor.

Um die Schlüpfzeit der Geschlechter beider Arten zu prüfen, wurden 1951 64 *Semiothisa*- und 180 *Bupalus*-Puppen, je zur Hälfte ♀♀ und ♂♂, die in der ersten Aprilhälfte 1951 im Typ T gesucht worden waren, in Humusboden-Schalen auf einem Balkon des Deutschen Entomologischen Institutes gehalten.

Fortsetzung von vorhergehender Seite

weichung ($3\sigma_z$), wobei $\sigma_z = \sqrt{npq}$ (n = Gesamtzahl der Beobachtungen, p und q = die beiden Grundwahrscheinlichkeiten, in diesem Falle $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{2}$; siehe WEBER, 1948, S. 127).

Infolge der etwas höheren Temperatur des Humus in diesen Schalen — ein Unterschied, der im Verlauf der Schlüpfperiode ständig größer wurde, da der Boden in den Schalen sich schneller erwärmt als im Wald, — setzten Schlüpfbeginn und Schlüpfende hier früher ein (ersterer etwa eine Woche, letzteres vermutlich zwei bis drei Wochen) als im Freiland.

Es schlüpften insgesamt 63 *Semiothisa*- und 175 *Bupalus*-Falter. Ihre Schlüpfzeiten waren folgende (Tabelle 3):

Tabelle 3. Falterschlüpfzeit von *Bupalus piniarius* und *Semiothisa liturata* 1951 (Balkon)

Tag	Sem.		Bup.		Tag	Sem.		Bup.	
	♀	♂	♀	♂		♀	♂	♀	♂
12.—15. 5.	1	2	—	—	2. 6.	1	2	6	1
16. 5.	2	3	—	—	3.—4. 6.	—	2	7	2
17. 5.	2	2	—	—	5. 6.	1	—	1	1
18. 5.	1	2	—	—	6. 6.	—	—	3	2
19. 5.	3	3	—	—	7. 6.	4	3	2	2
20.—21. 5.	4	3	—	3	8. 6.	1	—	1	—
22. 5.	2	1	—	3	9. 6.	—	—	—	—
23. 5.	2	2	2	7	10.—11. 6.	1	1	1	1
24. 5.	1	—	6	13	12. 6.	—	—	—	1
25. 5.	—	1	4	14	13. 6.	—	—	1	—
26. 5.	—	—	6	6	14. 6.	1	—	—	—
27.—28. 5.	—	1	10	9	15. 6.	1	—	—	—
29. 5.	—	—	10	11	16. 6.	—	1	—	—
30. 5.	2	1	16	7	17.—18. 6.	1	1	—	—
31. 5.	—	—	5	3	19. 6.	—	—	—	—
1. 6.	—	—	6	2	20. 6.	1	—	—	—
Summe					32 31 87 88				

Tabelle 3 bestätigt die deutliche Protandrie von *Bupalus*. *Semiothisa* dagegen läßt ein Vorschlüpfen der Männchen nicht erkennen, denn das geringe Übergewicht der Männchen zu Beginn der Schlüpfzeit berechtigt nicht dazu, *Semiothisa* als protandrisch zu bezeichnen. Auch die Puppensuchergebnisse (siehe oben: 6 weibliche und 8 männliche geschlüpfte Falter zwischen dem 25. u. 31. 5. 51) zeigen nichts anderes.

Im Freiland allerdings fängt man — wie bei *Bupalus* — stets mehr männliche als weibliche Falter von *Semiothisa*. Das ist jedoch in der geringen Agilität der Weibchen begründet (siehe „Falterflug“).

Aus Tabelle 3 ist weiter zu ersehen, daß *Semiothisa* nicht nur deutlich eher schlüpft als *Bupalus*, sondern ebenso deutlich später mit Schlüpfen aufhört als dieser, also eine längere Flugzeit als *Bupalus* besitzt. Das ist auch im Freiland leicht bemerkbar (siehe unten, S. 203).

2. Falterflug

In der Art des Falterfluges unterscheiden sich die beiden Spannerarten grundlegend voneinander. Während die *Bupalus*-Falter — vor allem die

weiblichen — sich fast ausschließlich in der Kronenregion aufhalten, bevorzugen umgekehrt die *Semiothisa*-Falter die Bodenregion bis etwa 4 m Höhe als Flug- und Aufenthaltsraum. Sie sitzen hier auf dem Boden, an den verschiedensten Pflanzen (besonders viel an *Sorbus aucuparia* und Adlerfarn) und anscheinend mit Vorliebe auch an der Stammbasis der Kiefern (im Jung- und Altholz), wo sie mit ihrem der Rinde ähnlichen Aussehen oft nur schwer zu entdecken sind.

Beim Herannahen des Menschen bleiben die Weibchen gewöhnlich ruhig sitzen und fliegen erst auf, wenn man sie fangen will, während die agileren Männchen schon lange vorher ihren Platz verlassen.

Der Flug von *Semiothisa* übertrifft denjenigen des *Bupalus* an Zielstrebigkeit (der Falter „taumelt“ nicht so) und wohl auch an Geschwindigkeit.

Bei kühlem Wetter und in den ersten Morgenstunden sitzen die männlichen und weiblichen *Semiothisa*-Falter erstarrt an Pflanzen und Stämmen und lassen sich dann leicht mit der Hand wegnehmen.

Daß die *Bupalus*-Falter sehr windempfindlich sind, wurde schon mehrfach in der Literatur hervorgehoben. Ich kann dasselbe auch für *Semiothisa* bestätigen. Die hieraus resultierende Zonierung eines Kiefernbestandes nach dem Puppenbelag der beiden Spannerarten in weniger belegte Rand- und dicht belegte Zentralzone habe ich schon früher aufgezeigt (SCHWENKE, 1952a).

3. Eiablage

a) *Bupalus piniarius*

Die Literatur zeigt Übereinstimmung darin, daß *Bupalus* seine Eier in Form regelmäßiger „Eizeilen“ größerenteils an der Unterseite, geringeren teils an der Oberseite der alten Kiefernadeln (seltener der Maitriebnadeln) ablegt. Über die Größe, d.h. die Eizahl, dieser Gelege gehen die Angaben aber schon beträchtlich auseinander.

So nennen z. B. SEIFF (1928) 15, BERNAS (nach WOLFF, 1913, S. 54) 26 und SCHWERTDFEGER (1944) 32 Eier pro Zeile als Maximalzahl. ESCHERICH (1931) schreibt, daß die Zeilen „in der Regel aus 5—12 Eiern“ bestehen; SCHWERTDFEGER (1944) dagegen nennt 2—7 die häufigsten Zahlen. In der Berechnung der Durchschnittseizahl stimmen SCHWERTDFEGER (1930a) mit 6 und ENGEL (1939) mit 5 Eiern pro Gelege ungefähr überein.

Demgegenüber fand ich bei allen meinen 1951 und 1952 durchgeführten *Bupalus*-Zuchten, daß die Gelege in Form eines einzelnen Eies die häufigsten waren.

Eine 1951 vorgenommene Auszählung von 741 Gelegen mit 2803 Eiern ergab die in Tabelle 4 dargestellte Verteilung, welche dem Ergebnis aus einer von ENGEL (1939) in der Letzlinger Heide 1937 durchgeführten Freilandzählung vergleichsweise gegenübergestellt werden soll.

Die graphische Darstellung macht den Vergleich noch übersichtlicher (siehe Seite 184).

Die Gegenüberstellungen von Tabelle 4 und der graphischen Darstellung zeigen:

1. daß bei ENGEL die Eizahlen 3 bis 6 am häufigsten auftreten, bei mir dagegen die Zahl 1 an der Spitze steht, von der aus ein kontinuierlicher Abfall der Gelegezahl mit steigender Eizahl zu verzeichnen ist;

2. daß bei ENGEL der prozentuale Anteil der Gelege mit höherer Eizahl allgemein größer ist als bei mir.

Man könnte nun diese auffallende Verschiedenheit zwischen ENGELS und meinen Ergebnissen damit zu erklären suchen, daß die ersteren Freiland- ergebnisse seien, die letzteren dagegen Zuchtergebnisse, bei welchen die Zuchtbedingungen eine Rolle

gespielt haben könnten. Dem würde aber entgegenstehen, daß auch die von SEIFF (1928) gezählten Gelege, deren Eizahlen zwischen 6 und 15 schwankten, in einer Laborzucht erzielt worden sind und des weiteren, daß meine Zuchten teils in Klimakammern, teils im Labor und teils auf dem Balkon durchgeführt wurden, ohne daß ein Unterschied in der Eigelegegröße erkennbar gewesen wäre.

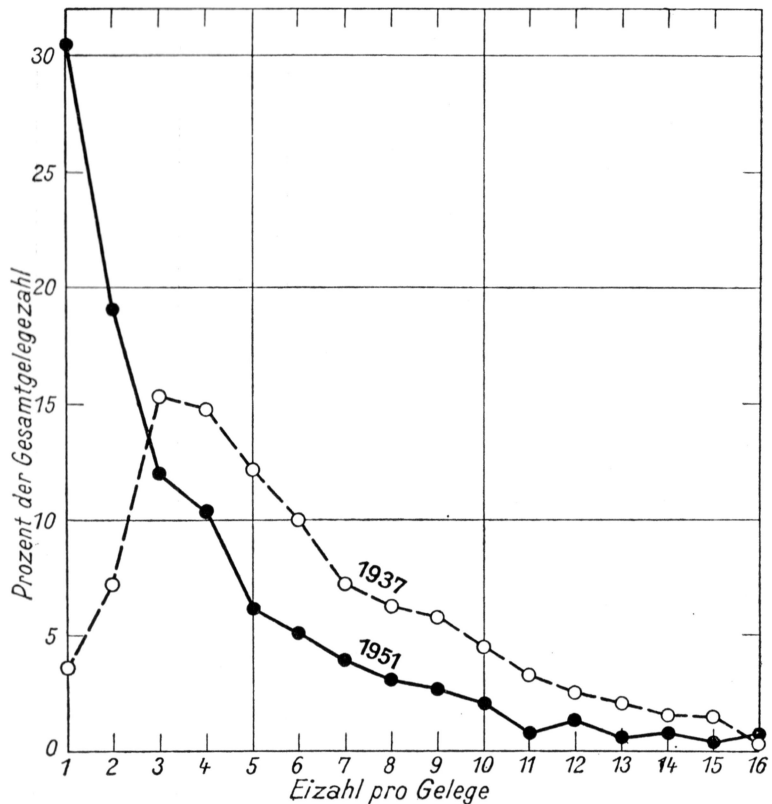
Es scheint hier vielmehr ein gradationsbedingter Faktor vorzuliegen, wie ihn auch schon einige Autoren vermutet haben, so z.B. ESCHERICH (1931, S. 476):

„Wenn allerdings die Eier allgemein nur vereinzelt (in Gruppen von 2 oder 3) abgelegt sind, so kann wohl auf eine Abnahme der Gradationsstärke geschlossen werden.“

Tabelle 4.
Größe der Eigelege von *Bupalus piniarius* L.

Eizahl	Letzlingen 1937 (nach ENGEL)		Berlin 1951	
	Gelegezahl	Prozent	Gelegezahl	Prozent
1	45	3,6	227	30,6
2	91	7,2	142	19,1
3	194	15,3	89	12,0
4	187	14,8	76	10,3
5	154	12,2	45	6,1
6	127	10,0	38	5,1
7	91	7,2	29	3,9
8	77	6,1	22	3,0
9	74	5,8	19	2,6
10	57	4,5	15	2,0
11	41	3,3	6	0,8
12	31	2,5	10	1,3
13	25	2,0	4	0,6
14	19	1,5	6	0,8
15	19	1,5	3	0,4
16	5	0,4	4	0,6
17	5	0,4	—	—
18	5	0,4	—	—
19	4	0,3	2	0,4
20	4	0,3	1	0,1
21	3	0,3	—	—
22	2	0,2	—	—
23	2	0,2	1	0,1
26	—	—	1	0,1
30	—	—	1	0,1
1262		100,0	741	100,0

Ich möchte auf Grund der von mir ermittelten Gelegegrößen annehmen, daß alle anderen diesbezüglichen Beobachtungen in Zeiten hoher Populationsdichte gemacht worden sind und weiterhin, daß auch im Freiland bei niedriger Populationsdichte (während des sogenannten „eisernen Bestandes“), wie sie meinen Untersuchungen zugrundelag, die Eizahlen von



1 oder 2 pro Gelege die häufigsten sind. Allerdings wird eine Bestätigung dieser Annahme durch Freilandzählungen infolge der geringen Eizahl pro Kiefer schwer sein.

Aus meinen Ergebnissen (741 Gelege mit 2803 Eiern) ergibt sich eine Durchschnittszahl von ungefähr 4 Eiern pro Gelege, die damit erheblich von den von SCHWERDTFEGGER (7 Eier) und ENGEL (6 Eier) genannten Durchschnittszahlen abweicht.

Was die Zeit betrifft, in welcher das *Bupalus*-Weibchen seine Eier ablegt, so besteht hierüber bisher nur die Angabe von SEIFF (1928), wonach zwischen Beginn und Beendigung der Eiablage eine Zeitspanne von 3 bis 5 Tagen liegt.

Drei von mir 1951 daraufhin geprüfte begattete Weibchen (Balkonzucht) legten jedoch durchweg länger als 5 Tage ab (Tabelle 5).

Tabelle 5. Eiablegedauer bei drei *Bupalus*-Weibchen

Nr.	10. 6.	11. 6.	12. 6.	13. 6.	14. 6.	15. 6.	16. 6.	17. 6.	18. 6.	19. 6.	20. 6.	Summe
1	76	22	—	43	46	26	tot					6 Tage
2			64	36	30	30	22	10	8	4	tot	8 „
3					83	45	27	19	8	23	tot	6 „

Vielleicht spielt hier die Temperatur eine Rolle, die bei SEIFFS Laborzucht sicher höher lag und weniger alternierte als bei meiner Balkonzucht. Die Zeit von 6—8 Tagen wäre dann die der natürlichen Legedauer mehr angenäherte.

Aus der Zusammenstellung ist zugleich ersichtlich, daß die Tagesquote an abgelegten Eiern bei *Bupalus* am ersten Ablegetag am höchsten ist.

b) *Semiothisa liturata*

Die Art der Eiablage des veilgrauen Kiefernspanners ist von HOFMANN (1941) erstmalig beschrieben worden. Dieser fand bei seinen Zuchten, daß die *Semiothisa*-Eier sowohl an Fichte wie an Kiefer einzeln (oder höchstens zu zweien) an die Rinde abgelegt werden, dabei an Kiefer in charakteristischer Form, nämlich stets im Knick zwischen der Rinde und der Nadel-scheide. HOFMANN schreibt diesbezüglich (S. 326):

„Ganz typisch ist die Ablage an Kiefer, wo in der Regel ein Ei an der Basis der Nadelscheide angeheftet wurde. Diese Form der Eiablage ist so charakteristisch, daß wohl kein Zweifel darüber bestehen dürfte, daß sie auch im Freiland in der gleichen Weise vor sich geht und also von der typischen Form der Eiablage des gewöhnlichen Kiefernspanners ganz verschieden ist.“

Diese Beobachtung HOFMANNs kann ich nun ganz und gar nicht bestätigen. Die in meinen Zuchten 1951 und 1952 beobachteten Eiablagen von *Semiothisa* lassen sich nicht anders als völlig unregelmäßig bezeichnen.

So waren (1951) 1168 ausgezählte Eier wie folgt abgelegt (Tabelle 6):

Tabelle 6. Art der Eiablage bei *Semiothisa liturata*

	an Rinde	im Knick Rinde/Nadelscheide	an Nadelscheide	in Nadelscheide	an oder zwischen Altnadeln	an oder zwischen Maಿನadeln	an oder in Knospenhüllen	Summe
Eizahl	42	51	287	322	136	120	210	1168
Prozent	3,5	4,5	24,5	27,5	12,0	10,0	18,0	100

Nur etwa 5% der abgelegten Eier hatten also die von HOFMANN als charakteristisch bezeichnete Lage. Die anderen waren an allen möglichen übrigen Teilen der Kiefernzweige einzeln oder zu wenigen nebeneinander

angeheftet, durchweg aber mehr oder weniger versteckt, vor allem in den Rissen und Höhlungen der aus zerfransten Hüllen bestehenden Nadelscheiden derart, daß erst das vollständige Auseinanderzupfen dieser Hüllen die von außen unsichtbaren Eier zutage förderte. Auch die an Alt- oder Maitriebnadeln sitzenden Eier waren in der Regel zwischen den Nadeln — in der Nähe der Nadelscheide — angeheftet. Es war immer wieder erstaunlich, wie sich ein Zweig, an welchem sich auch bei eingehender makroskopischer Betrachtung nur vereinzelte Eier zeigten, oft mit mehr als 100 Eiern besetzt erwies.

Daß die von HOFMANN als typisch bezeichnete Art der Eiablage nicht ähnlich fixiert ist wie etwa die Ablage an der Nadel bei *Bupalus*, zeigen HOFMANNs Beobachtungen selbst, wonach bei ihm *Semiothisa* an Fichte die Eier in die Spalten der Rinde hineinlegte. Wenn die Stelle zwischen Nadelscheide und Rinde eine artspezifische wäre, warum legt dann das *Semiothisa*-Weibchen nicht auch an Fichte seine Eier dorthin (also in diesem Falle in den Knick Nadelbasis-Rinde)?

Überdies konnte ich die unregelmäßige Eiablage von *Semiothisa* auch im Freiland bestätigen, wenn auch nur an 4 Eiern, die ich 1952 an einer gefällten Kiefer fand. Von ihnen waren 2 in der Nadelscheidenhülle versteckt und 2 (2×1) zwischen Altnadelpaaren abgelegt.

Entsprechend wie bei *Bupalus* wurde auch für *Semiothisa* (Balkon) an drei begatteten Weibchen die Dauer der Eiablage und die Größe der Tages-Ablegequoten geprüft, worüber hier noch keine Angaben bestanden. Das Ergebnis enthält Tabelle 7.

Tabelle 7. Eiablegedauer bei drei *Semiothisa*-Weibchen

Nr.	12. 6.	13. 6.	14. 6.	15. 6.	16. 6.	17. 6.	18. 6.	19. 6.	20. 6.	21. 6.	22. 6.	23. 6.	24. 6.	Summe
1	2	14	43	35	14	11	11	6	10	2	4	tot		11 Tage
2					104	—	—	4	33	2	tot			6 „
3									51	49	30	42	tot	4 „

Sowohl Ablegedauer wie Tagesquote scheinen also bei *Semiothisa* weit aus unregelmäßiger zu sein als bei *Bupalus*.

4. Relation Puppengewicht/Eizahl

Gemeint ist hiermit die Beziehung des mittleren weiblichen Puppengewichtes zur mittleren Eizahl und mit letzterer wieder die Produktion an legereifen Eiern, zusammengesetzt aus der Zahl der abgelegten und der Zahl der noch nach dem natürlichen Tode im Ovar verbliebenen abgereiften Eier.

Seit langem ist bekannt, daß innerhalb einer Lepidopteren-Population (derselben Generation) Puppengewicht und Eizahl in einem linearen Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen, d.h. einer Funktion $y = a \cdot x$

entsprechen, wobei y das Puppengewicht und x die Eizahl bedeuten und a einen artspezifischen Wert darstellt, welcher diejenige Körpermasse (der Puppe) angibt, die zur Produktion eines ablegereifen Eies notwendig ist.

STAHL (1939) fand aber nun, daß die von ihm gefundene — die Funktion Puppendurchmesser/Eizahl von *Bupalus piniarius* darstellende — Gerade eine ganz andere Lage im Koordinatenkreuz aufwies, als die von BRANDT (1936) einige Jahre zuvor bei derselben Art festgestellte, — ein Befund, der ohne weiteres auf die Puppengewicht/Eizahl-Relation übertragbar ist.

Damit ist gesagt, daß der Wert a der obigen Gleichung nur für die Einzelrelationen Puppengewicht/Eizahl innerhalb einer Population derselben Generation eine Konstante bildet, daß er dagegen bei Populationen verschiedener Generation (also zu verschiedenen Zeiten) sowohl für die Einzelrelationen als auch für die Relation der Puppengewichts- und Eizahl-Mittelwerte inkonstant ist.

Hier komme ich aber wieder auf das im Einleitungskapitel Gesagte zurück.

Woher stammte BRANDTs Puppenmaterial und woher das von STAHL? So lange nicht bewiesen ist, daß beide aus Beständen desselben biozönotischen Kiefernwaldtyps stammen, so lange kann der von STAHL erbrachte Nachweis einer Inkonstanz des Wertes a auch nur für zeitlich und örtlich (biozönotisch) verschiedene Populationen gelten, während es noch des Beweises bedarf, ob sie auch bei zeitlich verschiedenen, aber örtlich (biozönotisch) gleichen Populationen besteht.

Ich möchte letzteres aus folgender Überlegung heraus für unwahrscheinlich halten.

Die Untersuchungen von Hofmann (1933) und Ruelt (1935) haben ergeben, daß leichtere Lepidopterenfalter nicht durch Herabsetzung des Eigewichtes ihre Eizahl denen schwererer Falter anzugleichen vermögen. Somit kann der Fall, daß z.B. einer *Bupalus*-Puppe vom Gewicht u in einem Jahr eine Eizahl v entspricht, im nächsten Jahre jedoch eine Eizahl w , nur darauf beruhen, daß die Körpermasse, die zur Hervorbringung eines ablegereifen Eies notwendig ist, von einem zum anderen Jahr gewechselt hat.

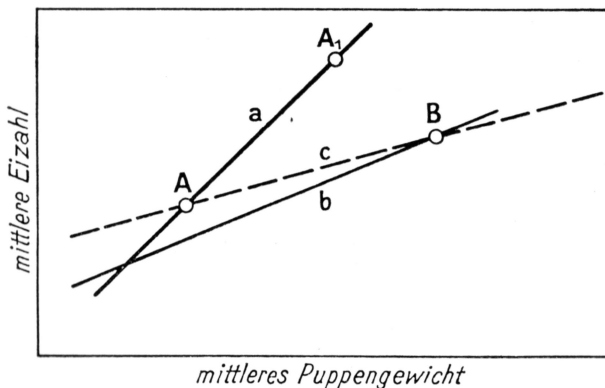
So etwas erscheint mir aber innerhalb einer Biozönose als unwahrscheinlich, weil es den biozönotischen Gesichtspunkten widerspricht. Letzteren gemäß müßte man vielmehr annehmen, daß sich eine Lepidopterenart an das Schwankungsmittel ihrer Umweltfaktoren (siehe oben, S. 171) mit einem konstanten mittleren Puppengewicht und einer konstanten mittleren Eizahl und damit auch mit einem konstanten Verhältnis beider zueinander angepaßt hat. Auf Minusschwankungen der Umweltfaktoren (zum Pessium der Art hin) antwortet die Art mit Verringerung, — auf Plusschwankungen (zum Optimum hin) mit Erhöhung von Puppengewicht und demgemäß Eizahl. Daß eine Minusschwankung zwar mit Verringerung des Puppengewichtes, jedoch mit gleichzeitiger Erhöhung der Eizahl beantwortet werden könnte, ist nicht einzusehen.

Wohl aber erscheint es einleuchtend, daß das konstante Puppengewicht/Eizahl-Verhältnis der Art in einer anderen Umwelt ein anderes ist. Es ist leicht vorstellbar, daß in einer Umwelt, die das ökologische Optimum der Art darstellt, die zur Produktion eines legereifen Eies notwendige Körpermasse eine andere, und zwar eine geringere ist als in einer nicht-optimalen Umwelt, wo ja mehr Körperreserven für den Betriebs- und Baustoffwechsel als im Optimum verbraucht werden, d.h. also, daß die Art in optimaler Umwelt bei gleichem Puppengewicht mehr Eier produziert als in nicht optimaler Umwelt.

Ein Vergleich von Individuen der Art aus verschiedener Umwelt würde dann natürlich eine scheinbare Inkonsistenz der Puppengewichts/Eizahl-Relation ergeben.

Künftige Untersuchungen werden erweisen, ob meine Annahme einer nach Kiefernwaldbiozönosen konstanten Puppengewichts/Eizahl-Relation zutrifft oder nicht. Sollte sie sich bestätigen, so würde das vor allem für die Prognostik einen gewaltigen Schritt vorwärts bedeuten.

Die mir augenblicklich zur Verfügung stehenden aus den Jahren 1951 und 1952 stammenden Beobachtungen über die Relation mittleres Puppengewicht/mittlere Eizahl sind allerdings nicht imstande, die Konstanz dieser



Relation nachzuweisen, da mittlere Puppengewichte und Eizahlen, sofern sie aus zwei verschiedenen Jahren stammen, prinzipiell nur den Gegenbeweis zur Konstanz der Beziehung, nicht aber den Beweis selbst erbringen können, wie aus nebenstehendem Schema hervorgeht.

Wenn für die Relation mittleres Puppengewicht/mittlere Eizahl eines Jahres der Wert A gefunden wurde und entsprechend im nächsten Jahre (in derselben Biozönose) der Wert B , so können diese beiden Werte noch nichts über die Konstanz der Relation aussagen, da sie sowohl auf verschiedenen Geraden (a oder b) oder auch auf derselben Geraden (c) liegen könnten. Nur, wenn sie die Konstruktion einer in der (ja allein möglichen) Südwest-Nordost-Richtung verlaufenden Geraden überhaupt nicht gestatten (wie bei den Werten A_1 und B des Schemas), ist der Beweis der Inkonsistenz der Relation erbracht.

Schon der Wert aus einem dritten Jahr jedoch ist geeignet, auch die Konstanz nachzuweisen, dann nämlich, wenn er auf der Verbindungsgeraden AB liegt.

Die von SCHWERTFEGER (1952) an *Bupalus*-Puppen bzw. -Faltern aus verschiedenen Gegenden der Schorfheide festgestellten mittleren Puppen-

gewichte und Eizahlen zeigen eine klare Inkonstanz der genannten Relation. SCHWERDTFEGER fand für die Jahre 1935 bis 1937 (um nur diese drei zu nennen) folgende Werte:

Ihre Lage im Koordinatenkreuz (siehe rechts) macht das Ziehen einer Funktionsgeraden unmöglich und beweist somit die Inkonstanz der Beziehung und den STAHLschen Befund.

Da SCHWERDTFEGERS Material aber zweifellos aus verschiedenen Kiefernwaldbiozönosen

Waldtypen) stammte,

wäre — nach dem oben Gesagten — diese Inkonstanz nicht verwunderlich.

Meine 1951 und 1952 an *Bupalus*- und *Semiothisa*-Puppen bzw. Faltern aus den Typen T und F durchgeführten Untersuchungen zeigten dagegen ein ganz anderes Ergebnis. Es ist in Tabelle 8 dargestellt.

Jahr	Zahl der ♀♀	mittl. Puppengewicht in mg	mittl. Eizahl in mg
1935	17	167	145
1936	28	179	132
1937	27	151	143

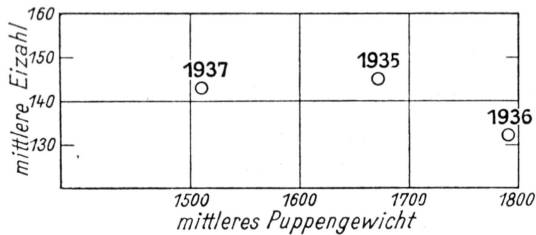


Tabelle 8. Relation mittleres Puppengewicht/mittlere Eizahl bei *Bupalus* und *Semiothisa* 1951 und 1952

	Jahr	mittl. weibl. Puppengewicht in mg		mittl. Eizahl der Falter	
		Typ F	Typ T	Typ F	Typ T
<i>Bupalus piniarius</i>	1951	167 (10)	176 (25)	—	168 (30)
	1952	150 (18)	155 (33)	133 (17)	146 (20)
<i>Semiothisa liturata</i>	1951	—	83 (27)	—	144 (31)
	1952	71 (13)	72 (13)	118 (17)	112 (19)
		71 (25)			

Zur Erklärung der Tabelle 8:

Die Werte der Puppengewichte beziehen sich auf eine Wägung in der zweiten Hälfte des April (siehe oben, S. 178).

1951 wurden zur Zucht ausschließlich Puppen aus dem Typ T verwendet, weshalb die mittlere Eizahl dieses Jahres für den Typ F nicht bestimmt werden konnte.

Die mittleren Eizahlen wurden zum Teil an Faltern bestimmt, die aus anderen Puppen (natürlich desselben Waldtyps) als die gewogenen stammten, was jedoch in Anbetracht, daß es sich bei Puppengewichten und Eizahlen nur um Mittelwerte (nicht Einzelrelationen) handelt, keine Rolle spielen dürfte.

Die der Bestimmung der mittleren Puppengewichte und mittleren Eizahlen zugrundeliegenden Individuenzahlen sind in Klammern den Mittelwerten beigelegt.

Bezüglich des Fehlens des Nachweises der statistischen Sicherheit für die mittleren Puppengewichte siehe oben, S. 177. Auch die mittleren Eizahlen konnten nicht statistisch gesichert werden, weil zum großen Teil mehrere (meist 3) Pärchen in einem Zuchtbehälter gehalten wurden. Da aber die Veränderung der mittleren Eizahl derjenigen des mittleren Puppengewichtes völlig entspricht und überdies einen sehr hohen Wert besitzt, erscheint auch hier eine statistische Sicherung unnötig.

Wie Tabelle 8 zeigt, entspricht dem starken Abfall des mittleren Puppengewichtes sowohl bei *Bupalus* als bei *Semiothisa* ein ebensolcher der mittleren Eizahl.

Steht schon dieser Befund zumindest nicht der oben getroffenen Annahme einer bei gleicher Umwelt vorhandenen Konstanz der Puppengewichts/Eizahl-Relation entgegen, so spricht das Ergebnis seiner zahlenmäßigen Auswertung eindeutig für die Richtigkeit dieser Annahme.

Berechnet man nämlich den Wert a der Gleichung $y = a \cdot x$, so erhält man (im Typ T)

für <i>Bupalus piniarius</i> :	1951 (1764:168)	$a = 1,05$
	1952 (1550:146)	$a = 1,06$
für <i>Semiothisa liturata</i> :	1951 (834:144)	$a = 0,58$
	1952 (717:112)	$a = 0,64$.

Die verblüffende Übereinstimmung der a -Werte bei *Bupalus* stellt natürlich einen Zufall dar. Es würde auch eine Differenz zwischen den beiden Werten in Höhe wie sie etwa diejenigen von *Semiothisa* zeigen, der Annahme eines konstanten a -Wertes (als Mittel der beiden Werte) nicht im Wege stehen.

Unter einer solchen Annahme würden die Ergebnisse besagen, daß im Typ T bei *Bupalus* eine Körpermasse (der Puppe) von 1,05 mg zur Produktion eines legereifen Eies nötig wäre, bei *Semiothisa* dagegen ein solches von 0,62 mg.

Berechnet man a für *Bupalus* im Typ F , so ergibt sich ein Wert von 1,12 mg (149,5:133). Dieser würde obigem Gedankengang, wonach in einer nicht-optimalen Umwelt die zur Produktion eines ablegereifen Eies nötige Körpermasse der Puppe höher als in optimaler Umwelt zu vermuten ist, Recht geben, sofern man — wozu Berechtigung erscheint — den feuchten Beerkrautkiefernwald für *Bupalus* als abiotisch ungünstiger als den trockenen annimmt.

Eines muß aber bei dem Problem der Puppengewicht/Eizahl-Relation noch beachtet werden; das ist die Gradationslage.

Es liegen Anzeichen dafür vor, daß die Relation mittleres Puppengewicht/mittlere Einzahl bei Massenvermehrungen durch Degenerationserscheinungen überdeckt werden kann. Zwar enthält die Literatur hierüber bisher nur eine einzige, wirklich verbürgte Angabe, nämlich die von Mors (1942), welcher bei einer Nonnenmassenvermehrung in der Romintener Heide feststellte, daß die mittlere Eizahl der Nonne bei gleichem Puppenshülsendurchmesser im Verlauf der Gradation (von 1934 bis 1937) deutlich

sank¹⁾. Doch weisen auch in der Literatur vorliegende Befunde bei anderen bionomischen und biozönotischen Daten (Lebensdauer, Geschlechterverhältnis, Mortalität u. a.) verschiedener Forstschädlinge darauf hin, daß bei sehr hoher Populationsdichte Degenerationserscheinungen (im Sinne der von FRANZ, siehe oben S. 173 gegebenen Deutung) die normalen Beziehungen überdecken können.

Somit würde im Falle der Existenz einer konstanten Puppengewicht/Eizahl-Relation diese wahrscheinlich nur für normale (außerhalb von Massenvermehrungen liegende) Populationsdichtewerte gelten.

III. Eistadium

Abhängigkeit der Eientwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit

Die Abhängigkeit der Eidauer bei *Bupalus piniarius* von der Temperatur erkannte SCHWERTFEGER (1930b) als nach der Gleichung $t(T-8) = 180$ verlaufend, wobei t die Anzahl der Tage und T die Temperatur in Celsiusgraden bedeuten.

Meine 1951 zur Bestimmung der Eidauer in drei konstanten Temperaturstufen (18°, 20,5°, 24°) durchgeführten Zuchten bestätigen dieses Ergebnis. Die Eidauer betrug bei 18° C 17½ Tage, bei 20,5° C 14½ Tage und bei 24° C 11½ Tage, jeweils bei 75% konstanter relativer Luftfeuchtigkeit. Diese Werte erfüllen die obige von SCHWERTFEGER berechnete Hyperbelgleichung mit genügender Genauigkeit.

Zugleich prüfte ich, ob sich eine Abhängigkeit der Eientwicklung von der Luftfeuchtigkeit feststellen läßt, indem ich die drei Temperaturstufen mit je drei Luftfeuchtigkeitsstufen (50–60% in den Klimakammern während des Monats Juni 1951, 75% über Kochsalzbrei und 100% über Wasser) kombinierte.

Zu diesem Zweck wurden täglich in den Mittagsstunden die eibgelegten Zweige den Zuchtgläsern entnommen und die Eier, die somit seit dem Mittag des vorangegangenen Tages abgelegt worden waren, zu 20 bis 70 Stück in die Hygrostatenschalen gebracht. Die durch diese Eiablagesspanne von 24 Stunden in die Rechnung kommende Ungenauigkeit wurde dadurch vermindert, daß die Schlüpfzeit der Räupchen durch mehrmals am Tage erfolgende Nachprüfung der Schalen möglichst genau bestimmt wurde. Bei der Berechnung wurden sodann zwei Zeitspannen ermittelt, erstens die Zeit zwischen dem frühesten Ablagetermin (Mittag des ersten Tages) und dem Anfang des Raupenschlüpfens und zweitens die Zeit zwischen dem spätesten Ablagetermin (Mittag des zweiten Tages) und dem Ende des Raupenschlüpfens. Die Mittelbildung aus beiden Werten erlaubte eine Bestimmung der Eidauer von ½ Tag Genauigkeit.

1) Die Möglichkeit einer entscheidenden Beeinflussung dieses Ergebnisses durch etwaige Waldtypenunterschiede scheidet hier aus, da einerseits das Absinken der Eizahl bei verschiedenen Hülsendurchmessern gleichsinnig und über mehrere Jahre stufenweise erfolgte und andererseits das Untersuchungsmaterial aus demselben engeren Gebiet (Umgebung einer Waldstation) stammte.

Die Ergebnisse zeigt die Tabelle 9:

Tabelle 9.
Eidauer von *Bupalus piniarius*

Temp. C	rel. LF %	Tage
18°	50—60	17,5
18°	75	17,5 und 18,0
18°	100	18,0
20,5°	50—60	14,0—14,5 und 15,0
20,5°	75	14,5
20,5°	100	15,0 und 16,0
24°	50—60	11,5
24°	75	11,0
24°	100	12,0 und 12,5

Während also die Tabelle 9 eine Beziehung der Eidauer zu einer relativen Luftfeuchtigkeit von 50—60% und 75% nicht erkennen läßt, ist eine solche zu 100% in Form einer Entwicklungsverzögerung deutlich vorhanden.

Das entspricht dem Befund ANDERSENS (1930), der bei *Sitona lineata* L. eine Verzögerung der Entwicklung bei hoher Luftfeuchtigkeit feststellte. Es steht aber im Gegensatz zu ZWÖLFERS Ergebnissen bei *Panolis flammea*

Schiff. (1931), die keinen Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Eidauer erkennen ließ sowie bei *Lymantria monacha* L. (1943), deren Raupen — gerade umgekehrt — bei hoher Luftfeuchtigkeit eher schlüpften als bei geringerer.

Über die Entwicklungsdauer des Eies von *Semiothisa liturata* besteht bisher nur die Angabe von HOFMANN (1941), daß sie bei 22° C konstanter Temperatur und 75—92% relativer Luftfeuchtigkeit im Durchschnitt 8 Tage betrage.

Die von mir 1951 in gleicher Weise wie bei *Bupalus* durchgeführten Eizuchten zeigten folgende Ergebnisse (Tabelle 10):

Tabelle 10.
Eidauer von *Semiothisa liturata*

Temp. C	rel. LF %	Tage
18°	50—60	11,0 und 11,0
18°	75	11,0—11,0 und 11,5
18°	100	11,5—11,0 und 12,0
20,5°	50—60	9,0
20,5°	75	8,5 und 9,5
20,5°	100	9,5
24°	50—60	7,0
24°	75	7,0 und 7,0
24°	100	7,0 und 7,5

Auch bei *Semiothisa* läßt sich also eine — wenn auch nur geringfügige — Verzögerung der Entwicklungsdauer bei 100% Luftfeuchtigkeit feststellen.

Berechnet man nun die Mittelwerte der Entwicklungsdauer pro Temperaturstufe bei 50—75% LF, so ergeben sich:

$$18^{\circ} \text{ C} = 11,2 \text{ Tage}$$

$$20,5^{\circ} \text{ C} = 9,0 \text{ „}$$

$$24^{\circ} \text{ C} = 7,0 \text{ „}$$

In die BLUNCK'sche Hyperbelgleichung eingesetzt:

$$11,2 (18 - c) = 9,0 (20,5 - c) = 7,0 (24 - c),$$

lassen sich folgende drei Werte für die Konstante c ermitteln: 7,8—8,0 und 8,3. Sie ergeben einen Durchschnitt (abgerundet) von $c=8$. Diesen Wert nunmehr wieder in die BLUNCK'sche Gleichung eingesetzt, ergibt

als mathematischen Ausdruck der Entwicklungsdauer von *Semiothisa liturata* die Gleichung:

$$t(T - 8) = 112.$$

IV. Raupenstadium

1. Entwicklungsdauer bei verschiedenen Umweltfaktoren

Über die Temperaturabhängigkeit der Raupenentwicklung von *Bupalus* ist bisher nicht viel bekannt. Aus der Praxis weiß man, daß die Entwicklung im Freien rund drei Monate (120 Tage) beträgt. SCHWERDTFEGGER (1944) nennt als Dauer der einzelnen fünf Raupenstadien dabei: 14, 19, 22, 23 und 42 Tage. KALANDADZE (1927) fand im Laboratorium eine minimale Gesamt-Raupendauer von 84 Tagen (10, 10, 14, 16 und 34 Tage), SCHWERDTFEGGER (1930b) gleichfalls im Laboratorium eine durchschnittliche Dauer von 70 Tagen und HOFMANN (1941) schließlich bei 22° C konstanter Temperatur eine solche von 64 Tagen (10, 10, 11, 14 und 19 Tage).

Ich züchtete 1951 *Bupalus*-Raupen in Klimakammern der Temperaturstufen 16–19° C, 20–21° C und 24° C sowie 1952 ebendort bei 18° C, 21° C und 24° C,¹⁾ jeweils bei 75% konstanter relativer Luftfeuchtigkeit, daneben in beiden Jahren auf einem überdachten Balkon des Deutschen Entomologischen Institutes bei den dort vorhandenen Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsverhältnissen.

Als Beginn der Zucht wurde das Schlüpfdatum der (25 bis 50) Eiraupen gerechnet, als Zuchtende dasjenige Datum, an welchem die Hälfte der zum Schluß noch vorhandenen Individuen verpuppt waren. Als Futter wurden Kiefernzweige in mit Wasser gefüllten, zugekitteten Glasröhrchen in 4 bis 8-tägigem Wechsel gegeben. Die Zuchtbehälter bestanden aus den Einsätzen großer Doppelschalen (20 cm Durchmesser), die — mit Gaze zugebunden — über den mit Kochsalzbrei gefüllten Deckeln dieser Schalen auf zwei dünnen Leisten standen.

Die Raupen entstammten 1951 alle dem Typ T. 1952 wurden jedoch die zum Schlüpfen angesetzten Eier der nach den beiden Waldtypen getrennten Falter wesentlichlich zusammengetan, so daß die davon zur Zucht verwendeten Raupen entweder aus dem Typ T oder dem Typ F oder aus beiden stammen können.

¹⁾ An sich waren auch 1951 die Temperaturstufen 18°, 21° und 24° C vorgesehen. In der 18°-Kammer mußten aber, um die Temperatur in den Sommermonaten überhaupt so tief halten zu können, Schalen mit zerkleinertem Eis in 2-tägiger Erneuerung eingestellt werden. Diese bedingten zuerst ein Absinken der Temperatur in den in der Nähe stehenden Zuchtschalen bis auf etwa 16°, die dann im Verlauf des Schmelzprozesses bis zur Erneuerung des Eises bis auf etwa 19° anstieg. Durch diesen Temperaturwechsel wurde auch die angrenzende 21°-Kammer beeinflusst, deren Temperatur sich etwa zwischen 20° und 21° bewegte. Der gegenüber 1951 beträchtlich kühlere Sommer des Jahres 1952 bewirkte eine Verringerung dieser Temperaturspannen derart, daß sie nunmehr bei 17,5–18,5° und 20,8–21,2° lagen.

Die Entwicklungsdauer betrug (Tabelle 12):

Tabelle 12. Entwicklungsdauer der Raupen von *Bupalus pinarius* 1951 und 1952

Jahr	Temperatur	Entwicklungsdauer in Tagen
1951	16—19°	62,5 (62, 63)
	20—21°	59,5 (58, 61)
	24°	59 (57, 61)
	Balkon	117 (117)
1952	18°	58,5 (58, 59)
	21°	80 (78, 82)
	24°	96 (96)
	Balkon	123,5 (122, 125)

An diesen Ergebnissen muß dreierlei überraschen: erstens, daß 1951 die Entwicklungsdauer bei allen drei Temperaturstufen der Klimakammern nahezu übereinstimmte, — zweitens, daß im Gegensatz dazu 1952 (bei praktisch gleichen Temperaturstufen) die Entwicklungszeiten ganz andere — nach der Temperatur stark verschiedene — waren, und drittens, daß diese Verschiedenheit der Entwicklungszeiten gerade im entgegengesetzten Sinne, als man erwartet hätte, besteht; denn

es wäre nach dem, was man heute über die Temperaturabhängigkeit der Insektenentwicklung weiß, zu erwarten gewesen, daß die Entwicklungsdauer sich mit steigender Temperatur verkürzt und nicht verlängert.

Allerdings ist bekannt, daß die Entwicklungsdauer bei steigender Temperatur nur bis zu einer bestimmten, das Entwicklungsoptimum darstellenden Temperatur abnimmt, von da ab jedoch wieder zunimmt. Bei allen diesbezüglich untersuchten Insektenarten lag dieser Umkehrpunkt jedoch weit höher als bei 18° C. Und selbst, wenn man ihn bei 18° C für *Bupalus* annähme, so wäre damit noch nicht der Unterschied der Ergebnisse zwischen den beiden Jahren erklärt.

Hier ist nun die Betrachtung der Kopfkapselbreiten geeignet, Licht in das Dunkel zu bringen. Da bei jedem Futterwechsel der Raupenkot und mit ihm die bei den Häutungen zu Boden gefallen Kopfkapseln gesammelt wurden, läßt sich (nach Bestimmung der Variationsbreite der Kopfkapselbreiten der fünf Raupenstadien (siehe unten S. 199) an Hand von Zahl und Breite der pro Fütterungsintervall vorhandenen Kopfkapseln die Dauer der einzelnen Raupenstadien rekonstruieren¹⁾).

Das Ergebnis einer derartigen Rekonstruktion ist für *Bupalus* in Tabelle 11 dargestellt.

Aus den Daten der Tabelle 11 geht als Wichtigstes hervor, daß 1951 die Entwicklungsdauer des ersten bis vierten Raupenstadiums und 1952 diejenige des ersten bis dritten Stadiums völlig den Erwartungen (d. h. der Temperatur-Entwicklungsdauer-Regel: mit steigender Temperatur Entwicklungsdauer abnehmend) entspricht, und daß 1951 nur das letzte

¹⁾ Da bei *Bupalus* aus demselben Eimaterial stammende Raupen so unterschiedlich wachsen, daß zu gleicher Zeit oft mehrere Kopfkapselgrößen im Kot zu finden sind, wurde die mittlere Zeit, d. h. diejenige, zu welcher sich 50 % der Raupen des betreffenden Stadiums gehäutet haben, als Häutungstermin gerechnet.

Stadium (L_5) und 1952 das vorletzte und letzte (L_4 und L_5) sich anders — und zwar der Regel entgegengesetzt — verhielten.

Da diese Zunahme bei L_5 verhältnismäßig viel stärker ist als die entsprechende Abnahme bei L_1 , L_2 und L_3 , kommt die Erscheinung zustande, daß die Gesamtentwicklungsdauer des Raupenstadiums in den Klimakammern 1951 fast gleich ist und 1952 mit steigender Temperatur stark zunimmt.

Tabelle 11. Raupenentwicklungsdauer
von *Bupalus* 1951 und 1952

Temperatur- stufe	Dauer der Larvenstadien in Tagen					Gesamt- dauer in Tagen
	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	
1951						
16°—19° 1)	10	12	13	13	15	63
16°—19° 2)	10	11	11	13	17	62
20°—21° 1)	8	9	9	10	22	58
20°—21° 2)	8	9	9	11	24	61
24° 1)	6	7	7	8	33	61
24° 2)	5	6	7	9	30	57
Balkon	14	17	20	22	44	117
1952						
18° 1)	9	10	10	12	18	59
18° 2)	8	9	10	13	19	58
21° 1)	7	8	8	12	47	82
21° 2)	7	7	8	11	45	78
24° 1)	6	7	7	13	63	96
24° 2)	6	7	7	15	—	—
Balkon 1)	14	18	19	24	50	125
Balkon 2)	13	18	18	23	50	122

Über die Ursachen des 1952 viel stärkeren Ansteigens der L_4 - und L_5 -Entwicklungsdauer dem vorhergehenden Jahre gegenüber läßt sich mit einiger Sicherheit nur soviel sagen, daß sie — in Anbetracht der in beiden Jahren gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse in den Klimakammern — in inneren Faktoren, d. h. in einer Änderung der Reaktionsnorm, zu suchen ist.

Da diese verschiedene Reaktionsnorm aber nicht zu gleicher Zeit an nach Waldtypen getrennten Raupen festgestellt wurde, können Herkunftsunterschiede des Zuchtmaterials nicht ohne weiteres dafür verantwortlich gemacht werden, abgesehen davon, daß es ein großer Zufall wäre, wenn die Raupen der 1952-Zucht, die ja aus Eiern gezogen wurden, welche ein „Typengemisch“ bildeten (siehe oben), alle gerade aus dem Typ *F* gestammt hätten.

Einen Hinweis geben aber vielleicht die zwei zusammenhängenden Tatsachen, daß einmal 1952 auch die Balkonraupen — und man darf

damit annehmen: auch die im Wald lebenden Raupen — gegenüber 1951 eine verlängerte Entwicklungsdauer aufwiesen und daß zum anderen gerade 1952 das Falterschlüpfen im Wald zwei Wochen eher einsetzte (Siehe oben, S. 180) als im vorangegangenen Jahr.

Hier könnte man auf den Gedanken kommen

1., daß in Fällen besonders zeitigen Falterschlüpfens (besonders abgekürzter Puppenzeit) und somit besonders frühen Beginns der Raupenentwicklung die beiden letzten Raupenstadien, vor allem das letzte, die Aufgabe hätten, die Vegetationsperiode trotzdem voll auszunutzen und die Gesamtraupenzeit dementsprechend zu verlängern, d. h. also, gewissermaßen als Regulatoren des Entwicklungszyklus zu dienen, — und

2., daß diese Tendenz zur Verlängerung der Fraßzeit sich unter unnatürlichen Umweltverhältnissen (zu hoher und konstanter Temperatur und zu niedriger konstanter Luftfeuchtigkeit) auch unnatürlich (im Maßstab der Unnatürlichkeit, also mit steigender Temperatur) vergrößert.

Über die Entwicklungsdauer des Raupenstadiums von *Semiothisa liturata* liegt bisher nur die Angabe von HOFMANN (1941) vor, daß die Dauer bei konstanter Temperatur von 22° C und 75–92% relativer Luftfeuchtigkeit 25 Tage betrug. Die Zeiten der einzelnen Stadien waren dabei: 4, 4, 5, 5 und 7 Tage.

Tabelle 13. Entwicklungsdauer der Raupen von *Semiothisa liturata* 1951 und 1952

Jahr	Temperatur	Entwicklungsdauer in Tagen
1951	16°–19°	38 (37, 38, 39)
	20°–21°	30,5 (29, 31, 31)
	24°	25 (22, 26, 27)
	Balkon	35 (33, 35, 36)
1952	18°	34,5 (33, 36)
	21°	29 (28, 30)
	24°	24,5 (21, 25, 26)
	Balkon	37 (37)

Meine 1951 und 1952 in gleicher Weise wie bei *Bupalus* durchgeführten Zuchten ergaben die in Tabelle 13 enthaltenen Ergebnisse. Die Raupen entstammten — wie bei *Bupalus* — 1951 dem Typ *T*, 1952 dem Typ *T* oder *F* oder beiden.

In Gegensatz zu *Bupalus* verhält sich danach *Semiothisa* ganz der Temperatur-Entwicklungszeit-Regel entsprechend. Auch ist ein Unterschied in der Reaktionsnorm zwischen 1951 und 1952 nicht zu erkennen.

Die Daten stimmen mit dem Befund HOFMANNs: bei 22° C 25 Tage Entwicklungsdauer nicht ganz überein. Meine Ergebnisse lassen bei 22° C vielmehr eine Dauer von etwa 27 Tagen erwarten. Möglicherweise findet diese Verschiedenheit durch die Anwendung einer höheren Luftfeuchtigkeitsstufe bei HOFMANN (75–92% anstatt 75%) ihre Erklärung. Ich fand jedenfalls, daß einige Zuchten von *Bupalus* und *Semiothisa* bei höherer Luftfeuchtigkeit, deren Ergebnisse ich aber wegen ihrer Unsicherheit hier weglassen muß¹⁾, eine deutlich kürzere Entwicklungsdauer den Zuchten mit 75% Luftfeuchtigkeit gegenüber aufwiesen.

¹⁾ Bei dem Versuch, einen anderen als den üblichen, von ZWÖLFER eingeführten, aber zur Zucht einer größeren Raupenzahl ungeeigneten, Hygrostaten zu verwenden,

2. Relation: Temperatur/Entwicklungsdauer/Puppengewicht/ Kopfkapselbreite/Mortalität.

Wurden bisher einzelne bionomische Daten und Relationen untersucht, so soll nunmehr eine ganze Reihe von Daten und Relationen zu einer Gesamtrelation zusammengefaßt, d. h. in ihrem Zusammenhang dargestellt werden.

Eine derartige Zusammenstellung zeigt vieles, was bei der Einzeldarstellung verborgen bleibt und bildet darüberhinaus eine gute Kontrolle der Einzelergebnisse.

In Tabelle 14 (S. 198) sind die genannten Daten von *Bupalus piniarius* zusammengestellt.

Zu dieser Tabelle wäre folgendes zu bemerken:

Herkunftsort der den Puppengewichten zugrundeliegenden Puppen ist ausschließlich der Typ *T*, während die Raupen, auf die sich alle übrigen bionomischen Daten beziehen, 1951 dem Typ *T* entstammen, 1952 jedoch aus dem Typ *T* oder *F* oder beiden Typen sein können (siehe oben, S. 193).

Die Klammern enthalten jeweils die Zahl an Tagen, Puppen, Kopfkapseln oder Zuchtgläsern (a 25 oder 50 Raupen), aus der die Mittelbildung erfolgte.

Die mittleren Puppengewichte der im Freiland gefundenen Puppen beziehen sich auf eine Novemberwägung, geben also Frischpuppengewichte an, da nur solche mit den Zuchtpuppengewichten (die alle unmittelbar nach der Verpuppung bestimmt wurden) vergleichbar sind. Das Novembergewicht wurde aus dem Aprilgewicht gewonnen, indem letzteres mit 95% des ersteren in Rechnung gesetzt wurde (siehe oben, S. 178).

Es können nur die Kopfkapselbreiten der Raupenstadien 1 bis 4 dargestellt werden, weil das Sammeln der Kopfkapseln ursprünglich lediglich dazu gedacht war, die Länge der Einzelentwicklungszeiten der fünf Raupenstadien festzustellen. Hierzu war die Zählung der L_5 -Kopfkapseln aber nicht nötig, da sich die L_5 -Entwicklungsdauer aus der Differenz zwischen L_4 -Häutung und Verpuppungstermin ergibt.

Auswertung der Tabelle 14:

1. Die Mortalitätswerte zeigen, daß das vitale Optimum der *Bupalus*-Raupen innerhalb der untersuchten Umweltverhältnisse nicht bei einer der konstanten Temperatur/Luftfeuchtigkeitsstufen, sondern bei der alternierenden Temperatur und Luftfeuchtigkeit des Freilandes liegt. Es ist als sicher anzunehmen (siehe unten: Puppengewichte), daß das (abiotische) Mortalitätsprozent im Wald noch tiefer als bei der Balkonzucht gelegen hätte.

Natürlich ist zu berücksichtigen, daß nur eine Luftfeuchtigkeitsstufe (75%) verwendet wurde. Wahrscheinlich liegt das absolute vitale Optimum von *Bupalus* in konstanten Temperatur/Luftfeuchtigkeitsstufen bei einer höheren Luftfeuchtigkeit, etwa bei 90%. Doch dürfte auch in der günstigsten Kombination von etwa 18° bis 21° und 90% LF (wie ich aus den Ergebnissen einiger bei 80–100% Luftfeuchtigkeit durchgeführten

Fortsetzung von vorhergehender Seite

fielen Zuchten durch Ertrinken der Raupen aus; anderenteils konnte die Luftfeuchtigkeit dabei nicht genau kontrolliert werden.

Tabelle 14. Relation: Temperatur/Entwicklungsdauer/Puppen-

Monat und Jahr	Ort bzw. Temp./LF	Entwicklungs- dauer in Tagen	Mittleres Puppengewicht in g	
			♀♀	♂♂
XI 1950	Wald	—	1,86 (25)	1,37 (25)
XI 1951	Wald	—	1,63 (33)	1,18 (25)
XI 1951	Balkon	117 (1)	1,54 (17)	1,12 (13)
VIII 1951	16°—19°/75 %	62,5 (2)	1,35 (7)	1,05 (6)
VIII 1951	20°—21°/75 %	59,5 (2)	1,30 (7)	1,06 (4)
VIII 1951	24°/75 %	59 (2)	1,13 (4)	0,89 (6)
XI 1952	Wald	—	1,63 (13)	1,08 (18)
XI 1952	Balkon	123,5 (2)	1,56 (10)	1,17 (10)
VIII 1952	18°/75 %	58,5 (2)	1,33 (6)	1,03 (7)
IX 1952	21°/75 %	80 (2)	?	0,96 (6)
IX 1952	24°/75 %	96 (1)	1,07 (9)	0,76 (5)

Zuchten schließe) die Mortalität nicht unter den Balkonzuchtwert sinken, sondern nur wenig geringer als die der 18°- und 21°-Zucht bei 75% LF sein.

2. Das mittlere Puppengewicht sinkt mit der Entfernung vom vitalen Optimum. Da das Puppengewicht im Wald deutlich höher ist als selbst das Balkonzucht-Puppengewicht, ist zu schließen, daß das vitale Optimum auch bei der Balkonzucht noch nicht erreicht wird, d. h., daß die aus derartigen Zuchten gewonnenen Ergebnisse noch nicht denjenigen des Freilandes entsprechen dürften.

Allerdings verwendete ich als Zuchtbehälter Gläser von 15 bzw. 20 cm Durchmesser und Höhe, die mit Gaze überspannt waren. Der Gebrauch von allseitig mit Gaze bespannten Holzrahmen würde ohne Zweifel die Verhältnisse und damit Ergebnisse noch weiter denen des Waldes annähern.

3. Die Kopfkapselbreiten verhalten sich — wie nicht anders zu erwarten — ganz dem Puppengewicht gemäß. Sie sind somit sehr gut geeignet, zur Aussage über die ökologische Valenz von Lepidopteren und Blattwespen herangezogen zu werden.

Was die Breite der Kapseln an sich betrifft, so ergaben die hier durchgeführten Messungen ganz andere Werte als sie von ENGEL (1939) angegeben wurden. Wenn letztere auch (im Gegensatz zu den meinigen) an Waldraupen erzielt wurden, so kann der Unterschied zwischen diesen und meinen Balkonzuchtraupen doch nicht so groß sein (vergleiche die Puppengewichte der Tabelle 14), wie der Vergleich ENGELS und meiner Zahlen ergibt.

ENGEL fand für:	L ₁	0,45 bis 0,51 mm	L ₄	1,49 „ 2,97 mm
	L ₂	0,96 „ 1,62 „	L ₅	1,69 „ 2,97 „
	L ₃	1,23 „ 2,14 „		

gewicht/Kopfkapselbreite/Mortalität bei *Bupalus pinarius* L.

Kopfkapselbreite der Raupen in mm												Mortalität
L ₁			L ₂			L ₃			L ₄			
Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	
0,42	0,42 (16)	0,43	0,67	0,75 (11)	0,88	0,93	1,09 (19)	1,30	1,39	1,57 (18)	1,66	22 % (1)
0,42	0,42 (20)	0,43	0,68	0,74 (11)	0,82	0,96	1,07 (14)	1,26	1,39	1,48 (12)	1,60	50 % (2)
0,41	0,43 (17)	0,44	0,64	0,67 (12)	0,72	0,88	1,05 (11)	1,17	1,35	1,40 (9)	1,48	55 % (2)
0,42	0,43 (17)	0,44	0,58	0,66 (21)	0,74	0,84	0,97 (28)	1,07	1,17	1,38 (19)	1,51	66 % (2)
0,42	0,43 (12)	0,44	0,65	0,72 (13)	0,86	0,93	1,09 (21)	1,31	1,37	1,57 (16)	1,72	29 % (2)
0,42	0,42 (14)	0,44	0,64	0,73 (10)	0,78	0,96	1,07 (12)	1,13	1,37	1,49 (7)	1,60	56 % (2)
0,42	0,43 (15)	0,45	0,64	0,67 (10)	0,70	0,89	1,02 (13)	1,12	1,22	1,36 (13)	1,52	60 % (2)
0,42	0,42 (20)	0,43	0,59	0,66 (18)	0,74	0,77	0,93 (16)	1,02	1,17	1,31 (11)	1,42	76 % (2)

und schließt hieraus, daß infolge derartiger Überschneidungen die Larvenstadien von *Bupalus* nicht nach den Kopfkapselbreiten unterscheidbar sind. Da er aber die Gruppierung der Kapselbreiten an Hand der Körperlänge der Raupen und der Fundzeit vornahm, entsprechen diese Gruppen nicht den natürlichen. Im Freien wie im Labor, zumal aber im Wald bei einer Massenvermehrung (wie sie ENGEL untersuchte), bestehen stets starke Disproportionen zwischen Lebenszeit, Körperlänge und Kopfkapselbreite der Raupen. Es ist erstaunlich, wie bei jeder Zucht — auch bei Material völlig gleicher Herkunft (aus demselben Eigelege) — schon nach wenigen Wochen die Raupen ganz unterschiedliche Längen aufweisen, ohne daß dabei die Kopfkapselbreiten diesen Unterschieden proportional sein müßten. Durch kürzeres oder längeres Hungern, wie es durch gegenseitige Störungen in Zuchten und bei Massenvermehrungen immer stattfindet — oder auch aus anderen Gründen — entstehen Raupen „mit großem Kopf“, d. h. solche, bei denen das Verhältnis Kopfkapselbreite/Körperlänge zugunsten der ersteren stark verschoben ist.

Ich möchte es für ausgeschlossen halten, daß ein anderes Raupenstadium von *Bupalus* als das fünfte eine Kopfkapselbreite von über 2 mm erreicht. ENGEL erkennt diese Breite aber schon dem dritten Stadium zu!

Für L₁ bis L₄ ergaben meine Balkonzuchten, wie Tabelle 14 zeigt, folgende Kopfkapselbreiten: L₁ 0,42 bis 0,44 mm

L₂ 0,65 „ 0,88 „
 L₃ 0,93 „ 1,31 „
 L₄ 1,37 „ 1,72 „

Eine Unterscheidung der Raupenstadien von *Bupalus* nach der Kopfkapselbreite erscheint danach also sehr gut möglich. Bei Raupen aus dem

Tabelle 15. Relation: Temperatur/Entwicklungsdauer/Puppen-

Monat und Jahr	Ort bzw. Temp./LF	Entwicklungs- dauer in Tagen	Mittleres Puppengewicht in g	
			♀♀	♂♂
IX 1950	Wald	—	0,94 (27)	0,85 (31)
IX 1951	Wald	—	0,81 (13)	0,70 (14)
VIII 1951	Balkon	35 (3)	0,70 (12)	?
VII 1951	16°—19°/75 %	38 (3)	0,63 (13)	0,60 (6)
VII 1951	20°—21°/75 %	30,5 (3)	0,65 (9)	0,59 (11)
VII 1951	24°/75 %	25 (3)	0,59 (21)	0,58 (29)
IX 1952	Wald	—	?	?
VIII 1952	Balkon	37 (1)	0,67 (16)	0,61 (10)
VII 1952	18°/75 %	34,5 (2)	0,64 (10)	0,61 (7)
VII 1952	21°/75 %	29 (2)	0,64 (4)	0,56 (3)
VII 1952	24°/75 %	24,5 (3)	0,61 (8)	0,57 (10)

Walde werden die angegebenen Werte sich allerdings noch etwas erhöhen, so daß hier tatsächlich geringe Überschneidungen vorhanden sein werden.

4. Die in der Änderung der Entwicklungsdauer von 1951 und 1952 zum Ausdruck kommende Änderung der Reaktionsnorm der Raupen spiegelt sich auch im Puppengewicht und in der Kopfkapselbreite und Mortalität der Raupen wieder. Die Werte der erstgenannten beiden Daten nehmen (bei steigender Temperatur) 1952 viel stärker ab als 1951, während die Mortalität im selben Sinne stärker zunimmt.

In gleicher Weise wie für *Bupalus* werden in der Tabelle 15 die Werte der Relation: Temperatur/Entwicklungsdauer/Puppengewicht/Kopfkapselbreite/Mortalität für *Semiothisa liturata* zusammengestellt.

Unterschiede in der Gewinnung dieser Werte gegenüber *Bupalus* sind nur bezüglich der Puppengewichte vorhanden, wo die Vergleichbarkeit der Gewichte der Zuchtpuppen mit denen der im Walde gefundenen die Umrechnung der letzteren auf eine Septemberwägung erfordert. Zu diesem Zweck wurden die Aprilpuppengewichte als 88 % (siehe oben, S. 179) der Septemberpuppengewichte in Rechnung gesetzt.

Da die von 1951/52 auf 1952/53 sehr stark zurückgegangene Populationsdichte von *Semiothisa* bisher nur die Wägung weniger Puppen gestattete, werden die entsprechenden September-Werte 1952 weggelassen. Es darf aber angenommen werden, daß sie den Werten des vorangegangenen Jahres ungefähr entsprechen.

Auswertung der Tabelle 15:

1. Das vitale Optimum des untersuchten Bereiches liegt auch für *Semiothisa* nicht in einer der konstanten Stufen, sondern im Freien bei alternierender Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Die Mortalität steigt mit der Temperatur.

Es fällt auf, daß die Mortalitätswerte von *Semiothisa* durchweg niedriger sind als bei *Bupalus*, was besagt, daß *Semiothisa* (im untersuchten Bereich) eine größere Widerstandsfähigkeit gegenüber abiotischen Faktoren besitzt als *Bupalus*.

gewicht/Kopfkapselbreite/Mortalität bei *Semiothisa liturata* Cl.

Kopfkapselbreite der Raupen in mm												Mortalität
L ₁			L ₂			L ₃			L ₄			
Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	Min.	Mittel	Max.	
0,22	0,26 (12)	0,30	0,43	0,46 (26)	0,50	0,74	0,82 (24)	0,98	1,24	1,34 (22)	1,58	13 % (3)
0,20	0,24 (9)	0,28	0,40	0,44 (24)	0,49	0,57	0,76 (28)	0,93	1,14	1,31 (25)	1,56	17 % (3)
0,22	0,24 (10)	0,29	0,41	0,45 (25)	0,50	0,61	0,80 (30)	0,98	1,09	1,31 (22)	1,54	29 % (3)
	?		0,40	0,43 (18)	0,48	0,58	0,71 (28)	0,93	1,04	1,23 (17)	1,31	51 % (3)
0,21	0,25 (14)	0,30	0,45	0,45 (14)	0,51	0,68	0,79 (16)	0,91	1,23	1,31 (16)	1,51	?
	?		0,42	0,46 (11)	0,51	0,68	0,80 (26)	0,93	1,18	1,31 (44)	1,38	22 % (2)
0,22	0,25 (4)	0,29	0,42	0,46 (9)	0,49	0,68	0,76 (25)	0,88	1,15	1,29 (16)	1,37	24 % (2)
	?		0,40	0,44 (12)	0,49	0,59	0,71 (17)	0,84	1,05	1,24 (20)	1,34	49 % (2)

2. Wie bei *Bupalus* entsprechen auch hier Puppengewichte und Kopfkapselbreiten den Mortalitätsprozenten.

Die beträchtliche Differenz zwischen Wald- und Balkonzucht-Puppengewicht zeigt, daß für *Semiothisa* noch mehr als für *Bupalus* die Zuchtbedingungen bei im Freien stehenden Glasbehältern sich von den natürlichen Verhältnissen unterscheiden.

Im Gegensatz zu *Bupalus* macht sich bei *Semiothisa*-Zuchten unter konstanten Umweltverhältnissen eine deutliche Verringerung der Differenz zwischen männlichem und weiblichem Puppengewicht bemerkbar, was darauf schließen läßt, daß die männlichen Raupen diesen Umweltfaktoren gegenüber widerstandsfähiger sind als die weiblichen.

3. Die Kopfkapselbreiten der Raupenstadien von *Semiothisa* sind scharf voneinander getrennt (schärfer als bei *Bupalus*), so daß sie sich sehr gut zur Unterscheidung der Stadien verwenden lassen. Die hier festgestellten Kopfkapselbreiten von Balkonzuchtraupen:

L ₁	0,21—0,26 mm
L ₂	0,43—0,51 „
L ₃	0,68—0,98 „
L ₄	1,23—1,58 „

stimmen für die Stadien 1 bis 3 sehr gut mit den Angaben HOFMANN'S (1941) überein, welche lauten:

L ₁	0,21—0,26 mm
L ₂	0,42—0,48 „
L ₃	0,71—0,92 „
L ₄	1,48—1,77 „
(L ₅)	2,17—2,51 „).

Lediglich das L₄-Stadium weicht etwas davon ab.

4. Entsprechend dem Gleichbleiben der Entwicklungsdauer zeigen auch alle übrigen dargestellten bionomischen Daten zwischen 1951 und 1952 keine Unterschiede.

V. Gesamtentwicklungszeit und Generationszahl

Über die Gesamtentwicklungszeit Ei-Imago sowie die Generationszahl von *Bupalus* bestehen keine Unklarheiten. Je nach den Umweltfaktoren schlüpft der Falter zwischen Anfang Mai und Anfang Juli, frißt die Raupe zwischen Anfang Juni und Anfang Dezember rund 4 Monate, ruht die Puppe zwischen Ende Oktober und Anfang Juli rund 6½ Monate. Die restlichen 6 Wochen des Jahres teilen sich in Eidauer und Verpuppungsdauer.

Bupalus hat somit eine Generation im Jahr.

Nicht in gleicher Weise klargelegt sind dagegen die entsprechenden Daten von *Semiothisa*. Erst durch HOFMANN (1941) wurde die Entwicklungsdauer des Ei- und Raupenstadiums dieses Kiefernspanners — allerdings unter Laboratoriumsverhältnissen — bekannt.

HOFMANN versuchte auch die bis dahin verschieden beantwortete Frage, ob *Semiothisa* eine oder zwei Generationen im Jahre habe, an Hand seiner Zuchtergebnisse zu klären. Er schreibt hierüber (S. 332):

„Es zeigte sich jedoch, daß aus dem Puppenmaterial der Frühjahrszucht im Sommer bzw. Spätsommer immer jeweils nur vereinzelte Falter ausschlüpfen, während die Hauptmasse der Puppen überwinterte und erst wieder im nächsten Frühjahr Falter lieferte.“

HOFMANN zog daraus den Schluß, daß *Semiothisa* „normalerweise jährlich nur eine Generation“ habe, daß jedoch das Auftreten einer zweiten partiellen Generation möglich sei.

In meinen Zuchten ergaben im Sommer 1951 die Puppen der Frühjahrsgeneration 7½% Falter (der Herbstgeneration); im Sommer 1952 war der Prozentsatz der gleiche: etwa 8%. Da es sich bei diesen Tieren aber bis auf einige Exemplare um solche aus Klimakammerzuchten handelte (die sich auch als Puppen in den Kammern befanden), lassen sich diese Ergebnisse nicht auf das Freiland übertragen.

Ich glaubte 1951, nachdem ich bei der August- und September-Puppensuche weit weniger (zum Teil nur die Hälfte) an *Semiothisa*-Puppen als bei der darauffolgenden Dezember-Suche fand, schließen zu müssen, daß dieser Spanner im Freiland einen größeren Prozentsatz an zweiter Generation (Herbstgeneration) habe als meine Laborergebnisse zeigten (siehe SCHWENKE, 1952b, S. 192). Inzwischen habe ich auf Grund der 1952 im Walde gemachten Beobachtungen diese Ansicht revidiert und mich der Meinung HOFMANNs, daß *Semiothisa* im allgemeinen nur eine Generation im Jahr habe, angeschlossen (siehe unten.)

In Tabelle 16 sollen die 1952 beim Fällen und Prellen von Kiefern sowie beim Puppensuchen gewonnenen Ergebnisse nebst den auch sonst im Walde gemachten Beobachtungen über den veilgrauen Kiefernspanner zusammengestellt werden.

Tabelle 16. Freilandbeobachtungen zur Entwicklungsdauer von *Semiothisa liturata* 1952

Zeit	Beobachtungen und Puppensuchergebnisse	Beim Füllen und Prellen gefundene Raupen; Länge in mm			
		2—5	6—9	10—15	16—25
20.—30. 6.	Noch 30—40 % der gesunden Puppen im Boden	2	—	—	—
1.—10. 7.	wenige gesunde Puppen; sehr zahlreiche Falter	5	5	—	—
11.—20. 7.	keine gesunden Puppen mehr; zahl- reiche Falter; Kopula beobachtet	19	9	—	—
21.—31. 7.	wenige Falter	17	6	2	—
1.—10. 8.	vereinzelte Falter	14	9	3	2
11.—20. 8.	keine Falter mehr; vereinzelte Puppen (2. Gen.)	3	5	8	3
21.—31. 8.	vereinzelte Falter (2. Gen.) wenige Puppen (2. Gen.)	1	8	18	11
1.—10. 9.	vereinzelte Falter (2. Gen.)	—	6	19	9
11.—20. 9.	zunehmend	—	—	3	8
21.—30. 9.	größere	2	—	1	5
1.—10. 10.	Puppen-	2	3	—	3
11.—20. 10.	dichte	—	2	—	—
21. 10.—13. 11.		—	1	—	—

Zur Erklärung der Tabelle 16:

In der Tabelle sind die Ergebnisse aus beiden Waldtypen zusammengefaßt.

Es handelt sich bei den dargestellten Raupenzählungen nur um eine grobe Guppeneinteilung nach der Körperlänge, die aber ihren Zweck erfüllen dürfte.

Die in den unterschiedenen Zeiteinheiten ermittelten Raupenzahlen können nicht genau in Beziehung gesetzt werden, da die Ergebnisse des Füllens und Prellens — obwohl beides regelmäßig und mit bestimmter Baumzahl (pro Dekade wurden ein Baum gefällt und zehn geprellt) vorgenommen wurden — Zufällen unterliegt. Bei den jungen Raupenstadien ist zudem mit einem größeren Übersehfehler als bei den älteren zu rechnen.

Als erstes fällt bei Betrachtung der Tabelle 16 auf, daß *Semiothisa* eine außerordentlich lange Falterflugdauer besitzt. Wie oben (S. 180) erwähnt, wurden die ersten Falter bereits am 9. 5. 1952 im Walde beobachtet (eine Woche, bevor *Bupalus* erschien). Daraus ergibt sich — in Verbindung mit dem in Tabelle 16 Dargestellten — eine Flugdauer von rund 3 Monaten! (Anfang Mai bis Anfang August.) Sie beruht zum Teil auf der ziemlich ausgedehnten Schlüpfperiode (die, wie Tabelle 3, S. 181,

zeigt, auch in der Zucht erheblich länger als bei *Bupalus* ist), zum anderen Teil auf der längeren Lebenszeit des Falters.

Die ausgedehnte Flug- und damit Eiablegezeit bedingt es, daß — wie Tabelle 16 zeigt — von Juni bis Ende August Jungrauen im Freien zu finden sind, ganz im Gegensatz zu *Bupalus*, bei dem 2–5 mm lange Raupen im August nicht mehr vorkommen.

Des weiteren ruft die lange Flug- und Eiablegezeit in Verbindung mit der kurzen Entwicklungszeit der Raupen von nur etwa 5 Wochen die Erscheinung hervor, daß im Juli und August sämtliche Raupenstadien von *Semiothisa* zur gleichen Zeit fressen; und schließlich ist damit ein Ansteigen der Puppendichte im Waldboden von Anfang August bis Ende Oktober verbunden.

Eine derartig lange Verpuppungsdauer bei so kurzer Raupenentwicklungszeit kann natürlich leicht den Eindruck erwecken, als handele es sich bei den im Oktober entstandenen Puppen um eine andere Generation als bei den im August entstandenen.

Daß die August- und Oktoberpuppen jedoch ein- und derselben Generation angehören, zeigen die in Tabelle 16 zusammengestellten Ergebnisse regelmäßiger Raupenzählungen. Da hierbei erst Ende September die ersten Jungrauen der zweiten Generation auftreten (und dieser Termin dürfte 1952 in Anbetracht des gegenüber 1951 um 2 Wochen früher einsetzenden Schlüpfbeginns sogar als besonders früh zu bezeichnen sein) können die Oktoberpuppen nicht von diesen Jungrauen stammen. Denn wenn die Raupenentwicklungszeit in den Hochsommermonaten (Juli und August) schon 5 Wochen beträgt, so kann man in den Herbstmonaten (Ende September, Oktober und Anfang November) ohne weiteres mit einer solchen von 7 oder noch mehr Wochen rechnen.

Damit würden die in der zweiten Hälfte des Septembers entstandenen Raupen erst frühestens Anfang bis Mitte November zur Verpuppung gelangen.

Ich fand jedoch bei einer Prellung von 10 Kiefernstangen am 10. 10. die letzte erwachsene *Semiothisa*-Raupe des Jahres 1952. Fällung und Prellung am 27. 10. und 13. 11. 52 ergaben nur mehr insgesamt eine einzige Jungraupe, womit natürlich nicht gesagt ist, daß nicht trotzdem 1952 die eine oder andere *Semiothisa*-Raupe noch im November zur Verpuppung geschritten sein könnte.

Doch läßt sich auf jeden Fall sagen, daß 1952 die an sich schon sehr wenigen *Semiothisa*-Raupen der zweiten Generation höchstens wieder zu einem geringen Teil das Puppenstadium erreicht haben und damit die 2. Generation 1952 zum Abschluß haben bringen können.

Die Beantwortung der Frage, ob an anderen Orten und zu anderen Zeiten ein wesentlich höherer Prozentsatz der 1. Generation von *Semiothisa* zu einer 2. Generation werden kann, müssen künftigen Untersuchungen überlassen bleiben. Ich halte eine solche Möglichkeit nicht nur

für nicht ausgeschlossen, sondern auf Grund der Mitteilung RATZEBURGS (1840), daß bei einer Massenvermehrung des Kiefernspanners 1837 und 1838 mindestens ein Drittel der Raupen *Semiothisa* zugehörten, sogar für sehr wahrscheinlich.

E. Zusammenfassung

Vorliegende Arbeit enthält den Versuch, den biozönotischen Gesichtspunkt bei der Erforschung der Lebensweise (Bionomie) forstschädlicher Insektenarten anzuwenden.

Es wird gezeigt, daß die Berücksichtigung der Umwelt (der Biozönose) der beobachteten Individuen in Form einer biozönotischen Kennzeichnung der letzteren notwendig ist, um die an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten gewonnenen Ergebnisse vergleichend auswerten zu können.

Die biozönotische Kennzeichnung der Tiere besteht dabei in Angaben über den Waldtyp (Vegetationszusammensetzung, Alter und Bonität des Bestandes) sowie die Gradationslage (Populationsdichte, Geschlechterverhältnis und Gesundheitszustand) des Insektes.

Es werden die Ergebnisse der während der Jahre 1951 und 1952 im Wald und Labor durchgeführten bionomischen Untersuchungen an — den genannten Bedingungen entsprechenden — Individuen des gemeinen Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) sowie des bisher wenig beachteten veilgrauen Kiefernspanners (*Semiothisa liturata* Cl.) mitgeteilt, wobei vor allem diejenigen bionomischen Daten und Relationen gewählt wurden, über die bisher noch nichts oder nur wenig bekannt war.

F. Zitierte Literatur

- ANDERSEN, K. TH., Der Einfluß der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Dauer der Eizeit. I. Beitrag zu einer exakten Biologie des linierten Graurüßlers (*Sitona lineata* L.). Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, **17**, 649—676, 1930.
- BRANDT, H., Puppengewicht, Puppengröße und Eizahl beim Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L. Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., **7**, 413—428, 1936.
- ENGEL, H., Beiträge zur Biologie des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Mitt. Forstwirtsch. Forstwiss., **10**, 51—64, 1939.
- , Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandestypen. Ztschr. angew. Ent., **29**, 116—163, 1942.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, III. Berlin, 1931.
- FRANZ, J., Über die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen. Ztschr. angew. Ent., **31**, 228—260, 1949.
- FRIEDERICH, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie, I. Berlin, 1930.
- HOFMANN, CH., Der Einfluß von Hunger und engem Lebensraum auf das Wachstum und die Fortpflanzung der Lepidopteren. Ztschr. angew. Ent., **20**, 51—84, 1930.
- , Beiträge zur Bionomie des veilgrauen Kiefernspanners *Semiothisa liturata* Cl. Ztschr. angew. Ent., **26**, 324—334, 1941.
- KALANDADZE, L., Beiträge zur Biologie einiger Forstschädlinge. Anz. Schädlingssk., **3**, 75—76, 1927.
- MORS, H., Untersuchungen zur Nonnenprognose Wellensteins und die Bedeutung gradologischer Merkmale. Monogr. angew. Ent., **15**, 535—553, 1942.
- RATZEBURG, J. T. C., Die Forst-Insekten, II. Berlin, 1840.
- RUDELT, J., Über die Beziehungen zwischen Puppengewicht und Eiproduktion beim Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.). Anz. Schädlingssk., **11**, 1—6, 1935.
- SCHWENKE, W., Untersuchungen zum Massenwechsel der Kiefernspanner *Bupalus piniarius* L. und *Semiothisa liturata* Cl. auf vergleichend-biozönotischer Grund-

- lage. I. Über die Abhängigkeit der Populationsdichte der beiden Spannerarten von Waldtyp, Bestandesalter und Bestandesklima im Kieferngebiet zwischen Berlin und Fürstenwalde. Beitr. Ent., **2**, 1—55, 1952 a).
- , Unsicherheitsfaktoren bei der Kiefernspannerprognose und Möglichkeiten ihrer Überwindung. Beitr. Ent., **2**, 189—243, 1952 b).
- SCHWERDTFEGER, F., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung des Kiefernspanners während des Fraßjahres 1929 in der Letzlinger Heide. Ztschr. Forst- Jagdwes., **62**, 65—94, 133—166, 1930 a).
- , Untersuchungen über Dauer des Eistadiums, Wachstum und Stoffwechsel des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Ztschr. angew. Ent., **16**, 513—26, 1930 b).
- , Die Waldkrankheiten. Berlin, 1944.
- , Untersuchungen über den „Eisernen Bestand“ von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.), Forleule (*Panolis flammea* Schiff) und Kiefernswärmer (*Hyloicum pinastri* L.). Ztschr. angew. Ent., **34**, 216—283, 1952.
- SEIFF, W., Das Verhalten des Kiefernspannerweibchens bei der Eiablage. Anz. Schädlingssk., **4**, 35—36, 1928.
- STAHL, G., Über die Beziehungen zwischen Puppendurchmesser, Puppengewicht, Pupenvolumen und Eizahl beim Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L. In „Der Kiefernspanner 1937“, herausgegeben von F. SCHWERDTFEGER, p. 113—126, Hannover, 1939.
- WEBER, E., Grundriß der biologischen Statistik. Jena, 1948.
- WOLFF, M., Der Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.). Berlin, 1913.
- ZWÖLFER, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kiefernleule *Panolis flammea* Schiff. Ztschr. angew. Ent., **17**, 475—562, 1952.
- , Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Ztschr. angew. Ent., **21**, 333—384.

Zwei für Deutschland neue Carabiden

VON KARL DORN, Leipzig

In seinem „Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas“ (1951) führt HORION *Amara majuscula* Chaud. als für Deutschland fraglich an. Über die Verbreitung dieses Tieres macht FASSATI¹ genaue Angaben, die ich hier verkürzt wiedergebe. Die Art wurde aus Ostsibirien beschrieben und später in der Mongolei, in China und Tibet festgestellt. Erst 1943 kennt man sie aus Europa, u. zw. aus Finnland, wo sie allmählich immer häufiger gefunden wurde. Auch aus Warschau wurde sie gemeldet und ebenso aus dem europäischen Teile der Sowjetunion und der Tschechoslowakei, wo FASSATI als westlichsten Punkt Außig an der Elbe nennt. Er hält es auch für wahrscheinlich, daß sie schon in Deutschland eingedrungen ist. VICTOR HANSEN² gibt schließlich noch Dänemark und Schweden an.

Anscheinend ist die Art zur Zeit in raschem Vordringen begriffen. Sie ist auch wiederholt an Licht anfliegend angetroffen worden, ebenso wie die nahe verwandte Art *apricaria* Payk. Ihre Ausdehnung ist daher nicht an Flußtäler gebunden, wo sie durch Hochwasser hätte verschleppt werden

¹) Sborn. Narodn. Mus. Praze, 8 B, 9—10, 1952.

²) Ent. Medd., **25**, 405, 1950.