

Beiträge zur Kenntnis des Rebstichlers (*Byctiscus betulae* L.)

I. Mitteilung¹⁾

VON HELMUT BECKER

Forschungsinstitut für Reblausbekämpfung und Wiederaufbau bei der
Landesanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau, Neustadt/Weinstraße
(Mit 8 Textfiguren)

Inhalt:

1. Einleitung	158
2. Embryonalentwicklung unter dem Einfluß konstanter Temperaturen und relativer Luftfeuchtigkeiten	159
3. Einfluß von konstanten relativen Luftfeuchtigkeiten und konstanten Temperaturen auf die Larvenentwicklung	162
4. Bedeutung der Mikroorganismen der Nahrung auf die Larvenentwicklung	164
5. Wasserstoffionenkonzentration und Pufferung der Nahrung und ihre Bedeutung für die Ökologie der Larven	166
6. Anatomie des Darmtrakts der Larven	168
7. Wasserstoffionenkonzentration des Darmtrakts der Larven	170
8. Zusammenfassung	171
9. Literatur	172

1. Einleitung

Der Rebstichler (*Byctiscus betulae* L.) tritt als Weinbauschädling in allen europäischen Weinbaugebieten auf. Als Wirtspflanzen sind außer der Rebe auch Obst- (insbesondere Birnen) und andere Laubbäume bekannt geworden. Die Käfer erscheinen im Frühjahr und werden zunächst durch ihren Fraß an den Blättern schädlich. Verlassen die Käfer ihr Winterversteck schon vor dem Austrieb, so werden die geschwollenen Knospen angefressen. Durch ihre Brutfürsorge können die Käfer bei Massenaufreten die assimilierende Blattfläche erheblich vermindern. Die Weibchen legen ihre Eier in sog. „Wickel“ ab. Nach PRELL (7) gehört der Rebstichler zu den Zapfenrollern. Zunächst werden die Leitbündel der Blattstiele an einer Stelle durchgenagt, so daß solche „angestochenen“ Blätter schlaff herabhängen. In diesem Zustand erst können die Blätter von den Tieren zu Wickeln gerollt und dabei gleichzeitig von innen mit

¹⁾ Zum 70. Geburtstag meines verehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. Freiherr W. VON BUDDENBROCK.

Eiern belegt werden. Die Käfer stechen hin und wieder auch junge Triebe mit Gescheinen an, so daß sie auch den Ertrag beeinträchtigen. Zu Beginn des Erscheinens der Käfer werden entsprechend der Größe der Blätter kleine Wickel verfertigt; später finden sich überwiegend größere. Am Stock vertrocknen die Wickel und verfärben sich unter Chlorophyllabbau bräunlich. Durch Wind und Regen fallen sie zu Boden, werden dort eingeschlemmt oder durch die Bodenbearbeitung unter die Erde gebracht. Die Larven wachsen in den Wickeln bis zur Verpuppungsreife heran. Die Verpuppung findet außerhalb des Wickels im Boden statt. Ein kleiner Teil der Käfer erscheint bereits im Spätsommer, ohne daß es aber zu einer zweiten Generation kommt. Die Tiere überwintern als Imagines, in Ausnahmefällen auch als Larven.

Eine Besonderheit des Rebstichlers ist sein streng örtliches Auftreten. Dabei spielt zweifellos der Boden als begrenzender Faktor eine Rolle. Innerhalb der deutschen Weinbaugebiete ist der Rebstichler in der Pfalz am häufigsten. Im Jahre 1953 machte er sich als Schädling im pfälzischen Weinbau in 68 Gemeinden bemerkbar. In früheren Zeiten sind häufiger Rebstichlerkalamitäten vorgekommen. Durch die Anwendung neuerer Insektizide im Weinbau ist der Rebstichler eingeengt worden. In gut gepflegten Anlagen trifft man ihn deshalb auch weniger an. Dennoch ist er in ausgesprochenen Rebstichlerlagen ein nicht zu vernachlässigender Schädling.

Die Biologie des Rebstichlers ist im wesentlichen von KRIEG (6) bearbeitet worden. In vorliegender Arbeit sind nur solche Veröffentlichungen berücksichtigt, die sich mit den durchgeführten Untersuchungen berühren. Zusammenfassende Darstellungen über den Rebstichler finden sich bei KRIEG (6) und bei STELLWAAG (11).

Das Hauptziel der nachfolgend geschilderten Untersuchungen ist die Kenntnis der Ökologie des Rebstichlers. Es ist beabsichtigt, noch weitere Mitteilungen folgen zu lassen.

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit waren im Staatl. Weinbauinstitut Freiburg/Br. begonnen und nach Übersiedlung des Verfassers in die Pfalz dort weitergeführt worden. Dem Leiter der Zoologischen Abteilung des Weinbauinstitutes Freiburg/Br., Herrn Wiss. Rat Dr. Br. Götz, danke ich für seine Unterstützung. Das Material stammte in Baden aus Schallstadt-Wolfenweiler (Markgräfler Land), in der Pfalz aus den Gemarkungen Königsbach, Diedesfeld, Maikammer und Edenkoben. Herrn Dr. HANS BRÜCKBAUER danke ich für die Anfertigung von Lichtbildern.

2. Embryonalentwicklung unter dem Einfluß konstanter Temperaturen und relativer Luftfechtigkeiten

Wie eingangs erwähnt, legen die Weibchen des Rebstichlers ihre Eier in die Wickel ab. Dies geschieht im Zuge der Wickelbildung, in dem das Weibchen die Eier lose in die Zwischenräume des gerollten Blattes absetzt (Fig. 1). Bei größeren Wickeln werden meist rückläufige Rollungen vor-



Fig. 1. Geöffneter frischer Wickel
mit Ei des Rebstichlers.
(Photo: Dr. BRUCKBAUER)

Die Wickelbildung unterlag der laufenden Kontrolle. Im Verhältnis zur Zahl der eingebrachten Käfer wurden nur wenige Wickel hergestellt, die für die Untersuchungen nicht ausreichend waren. Es wurden deshalb in einem vom Rebstichler befallenen Weinberg (Sorte: Portugieser) zwei etwa 70 m lange Zeilen unter ständiger Kontrolle gehalten. Samtliche angestochene Blätter, fertige und angefangene Wickel wurden dort taglich eingesammelt und im Laboratorium auf abgelegte Eier durchsucht. Auf diese Weise war es möglich, zu Eimaterial zu kommen, welches nicht älter als 24 Stunden war. Die ganz frischen Wickel zeichneten sich dadurch aus, daß der Blattstiel zwischen Anstich und Spreite noch keine Schrumpfung aufwies, während dieser Abschnitt des Blattstiels bei nur einem Tag alten Wickeln bereits Verfärbungen und leichte Schrumpfung erkennen läßt. Dieses Merkmal diente zur Selbstkontrolle auf etwa übersehene Wickel.

Die Eier wurden im Laboratorium auf Blockschalchen verteilt und in Hygrostaten, die mit Salzen nach ZWÖLFER (14) versehen waren, bei verschiedenen konstanten Temperaturen zur Entwicklung gebracht. Da das Ausgangsmaterial der Eier in einem Zeitraum von 0—24 Stunden zur Ablage gelangt war, wurde die Dauer der Embryonalentwicklung nicht genauer als in Tagen ermittelt. Fig. 2 zeigt die Abhängigkeit der Embryonalentwicklung von der Temperatur für eine relative Luftfeuchtigkeit von 92%.

genommen, so daß man nach vorsichtigem Auseinanderbreiten der Wickel Eier blattober- und -unterseits antreffen kann. Nach SCHMITT-GÖBEL (9) werden auch noch fertige Wickel von außen her mit Eiern versehen. Die Zahl der Eier pro Wickel unterliegt Schwankungen. Nach Zählungen von KRIEG (6) an pfälzischem Material schwankt die Anzahl der Eier für einen Wickel von 0—13. GÖTZ (4) fand in Baden maximal 14 Eier. Für die Untersuchungen über den Einfluß abiotischer Faktoren auf die Embryonalentwicklung ist der Rebstichler kein günstiges Objekt, da die Eiablage mit dem Wickelinstinkt gekoppelt ist.

Um zu frisch abgelegten Eiern zu gelangen, wurden zunächst größere Mengen Käfer im Freiland gesammelt und in einem relativ großen, im Gewachshaus stehenden Käfig (Inhalt 1 m³) auf Topfreben verteilt.

Zur Darstellung fand die Entwicklungshyperbel nach BLUNCK (1) Verwendung, die zumindest im optimalen Bereich den tatsächlichen Verhältnissen gerecht wird und für ökologische Untersuchungen ausreichend ist. Bei 32° C war noch eine Eientwicklung möglich, die allerdings bei hoher Mortalität um zwei Tage gegenüber 29° C verzögert war. Die ermittelten Zeiten liegen nur im Bereich des Optimum auf der theoretischen Entwicklungshyperbel, wie besonders deutlich an den reziproken Werten erkenntlich ist. KRIEGS (6) Angabe, daß die Eier bei 28° C 8 Tage zur Entwicklung benötigen sollen, konnte nicht bestätigt werden, während seine zweite für 17° C ermittelte Zeit von 16 Tagen mit meinen Befunden übereinstimmt. Bei 26° C wurden in meinen Versuchen nur 4 Tage Eidauer festgestellt.

Bei allen relativen Luftfechtigkeiten — soweit eine Entwicklung überhaupt möglich war — verlief die Embryonalentwicklung gleich schnell. Da die Eihüllen weitgehend durchsichtig sind, läßt sich der Embryo gut beobachten. Bei niederen Luftfechtigkeiten ist der Schlüpfakt als solcher verzögert, wenn nicht gar gänzlich verhindert. In diesen Fällen, sieht man die fertigen Larven im Ei intensiv die bereits braunen Mandibeln bewegen. Sie können dabei ihre Lage im Ei völlig ändern und Umdrehungen bis zu 180° ausführen, um schließlich — oft nach Tagen erst — im Ei abzusterben. Die Mortalität bei niederen Luftfechtigkeiten kann zweierlei Ursachen haben. Entweder schrumpfen die Eier bereits zu Beginn ihrer Entwicklung zusammen, oder sie entwickeln sich, schlüpfen aber, wie oben geschildert, nicht aus. In 100%iger Feuchte verpilzen die Eier dann sehr leicht, wenn die Entwicklung in tiefen Temperaturen stattfindet. Bei der sehr schnellen Entwicklung in hohen Temperaturen schlüpfen die Eier schon, bevor sich Schimmelpilze einstellen. Fig. 3 zeigt die Mortalität bei drei verschiedenen Temperaturen. Es wird ersichtlich, daß niedere Luftfechtigkeiten bei tiefen Temperaturen besser ertragen werden als bei hohen. 30%ige relative Luftfeuchte bewirkte bei 30° C eine Mortalität von 100%, bei 20° C lediglich 71% und bei 16° C nur 69%. Bei 16° C konnten in 17%iger relativer Luftfeuchtigkeit sogar 9% der Eier noch schlüpfen.

KRIEG (6) fand bereits, daß die Eier in der letzten Phase ihrer Entwicklung gegen Trockenheit widerstandsfähiger sind als in der Zeit nach der Ablage. Dies wird verständlich, wenn man

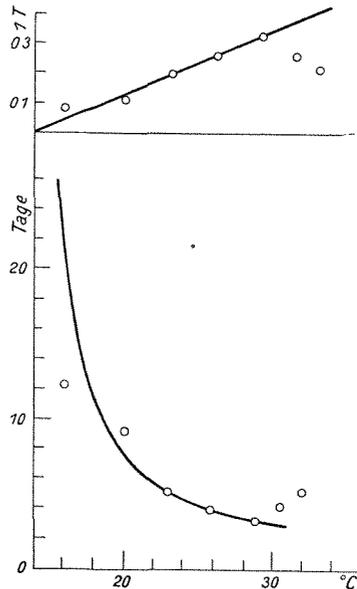


Fig. 2. Embryonalentwicklung bei verschiedenen konstanten Temperaturen für eine konstante relative Luftfeuchte von 92%

die große Resistenz der Larven gegen Trockenheit berücksichtigt (siehe folgendes Kapitel). Vermutlich stellt sich mit der Ausbildung des Integumentes bei den Embryonen bereits eine Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung ein. KRIEG (6) erkannte schon die Bedeutung des Wickels für die Eier. Die frisch abgelegten Eier, die trockenempfindlich sind, liegen hier zunächst in relativ hoher Luftfeuchtigkeit, die tagelang vorherrscht. Scheinbar trockene Wickel zeigen im Innern noch feuchte Partien, in welchen die Eier meist zu liegen kommen. Mit fortschreitender Zeit vertrocknen die Wickel völlig. Dann haben sich aber auch die Eier soweit entwickelt, daß die Mortalität nur noch gering ist. Lediglich bei extremer Hitze ist mit einer Reduktion der abgelegten Eier zu rechnen.

Im Vergleich zu anderen Weinbauschädlingen ist die Eientwicklung noch bei relativ hoher Temperatur möglich. Damit erklärt sich auch die weite Verbreitung des Schädlichen in klimatisch unterschiedlichen Gegenden.

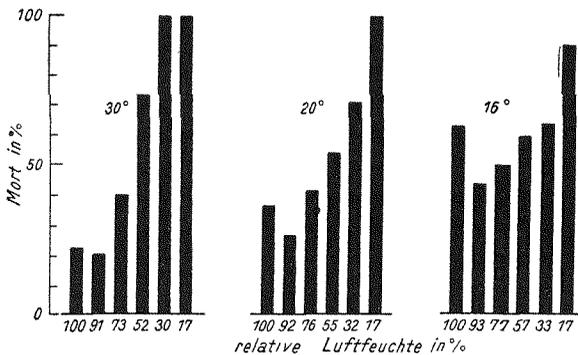


Fig. 3. Mortalität der Eier bei verschiedenen konstanten Temperaturen und konstanten relativen Luftfeuchtigkeiten

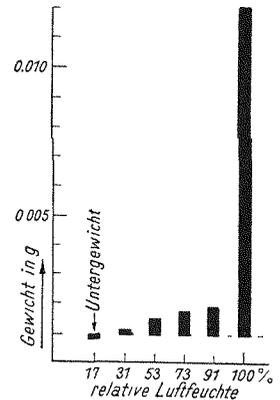


Fig. 4. Gewichtsunterschiede von Larven, die 10 Tage bei verschiedenen konstanten relativen Luftfeuchtigkeiten in Wickeln bei 24° C gehalten worden waren (punktiert: Ausgangsgewicht)

3. Einfluß konstanter relativer Luftfeuchtigkeiten und konstanter Temperaturen auf die Larvenentwicklung

KRIEG (6) hat sich besonders mit der Frage des Einflusses der Feuchtigkeit der Nahrung auf die Larvenentwicklung befaßt. Er stellte fest, daß die Larven außerordentlich widerstandsfähig gegen niedere Luftfeuchtigkeiten sind. KRIEG (6) fand darüber hinaus, daß die Tiere in trockenen Wickeln hungern müssen, weil ihre Mandibeln nicht in der Lage sind, die sprode Masse anzugreifen. Durch zeitweiliges Anfeuchten der Wickel vermochte er jedoch die Tiere auf die Dauer am Leben zu erhalten und ihre Entwicklung auf 3—4 Monate hinauszuzögern. Ununterbrochene Trockenheit brachte die Tiere nach 1½—2 Monaten zum Absterben.

Die Angaben von KRIEG (6) wurden in einem exakten Versuch mit verschiedenen konstanten relativen Luftfeuchtigkeiten überprüft. Die Einstellung der Luftfeuchtigkeiten erfolgten mit den Salzen nach ZWÖLFER (14). Dabei wurden die Wickel auf Drahtfüßen unmittelbar über dem Salzbrei

gehalten und mit je 6 Larven gleichen Ausgangsgewichtes versehen. Vorausgegangene Versuche, bei denen die Larven fortlaufend gewogen worden waren, ergaben kein deutliches Ergebnis. Hier war es besonders schwierig, bei niederen Luftfeuchtigkeiten die Larven aus den spröden Wickeln zu entnehmen. Es wurde deshalb zwischendurch überhaupt nicht mehr kontrolliert, sondern nach Ablauf von 10 Tagen die Gewichtsunterschiede der Larven festgestellt. Fig. 4 gibt das Ergebnis graphisch wieder. Die Gewichte sind als Durchschnittsgewichte für eine Larve angegeben. Wasserdampf gesättigte Luft erwies sich als optimal. Schon 90%ige relative Luftfeuchtigkeit zeigt demgegenüber eine starke Verminderung des Gewichtes an. In den niederen Bereichen ist das Gewicht noch geringer und bei 17% relativer Luftfeuchtigkeit war sogar ein Untergewicht festzustellen, was sicher eine Folge von Wasserdampfabgabe war.

Die Ergebnisse bestätigen die Angaben von KRIEG (6), wonach die trockene Nahrung von den Tieren nicht aufgenommen werden kann und sie infolgedessen nicht wachsen.

Bezüglich der Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen lassen sich nur schwer exakte Angaben machen. Tägliche Wägungen stören die Larven sehr, sind aber unvermeidlich, da die Zahl der Larvenstadien noch nicht bekannt ist. Die Wachstumsgeschwindigkeit hängt darüberhinaus noch von der Lage der Tiere im Wickel ab. Wenn die Larven sich nicht gegenstemmen können, dann sind sie nicht in der Lage normal zu fressen. Läßt man Larven auf ausgebreiteten Wickeln liegen, so wachsen sie nicht, während die gleichaltrigen in zusammengerollten Wickeln normal heranwachsen. Diese Dinge sind bei der Beurteilung der vorliegenden Befunde über den Einfluß konstanter Temperaturen zu berücksichtigen.

Fig. 5 zeigt Wachstumskurven der Larven bei 4 verschiedenen Temperaturen. Die Werte entstammen dem Mittel des Gewichtes von je 10 Larven. Bei 32° C war die Gewichtszunahme verlangsamt und nach 7 Tagen waren alle Larven tot. Bei 30° C konnte ebenfalls noch keine normale Entwicklung stattfinden, obwohl die Kurve zunächst derjenigen für 25° C parallel läuft. Bei 0° C bleiben die Larven wochenlang am Leben, nehmen aber nicht an Gewicht zu. Zwischen 0 und 5° C erfolgt eine außerordentlich schlepp-

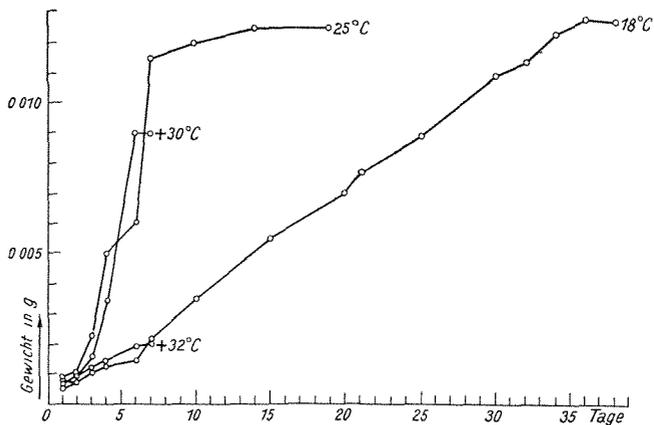


Fig. 5. Gewichtszunahme von Larven bei verschiedenen konstanten Temperaturen (+ abgestorben)

Fig. 5 zeigt Wachstumskurven der Larven bei 4 verschiedenen Temperaturen. Die Werte entstammen dem Mittel des Gewichtes von je 10 Larven. Bei 32° C war die Gewichtszunahme verlangsamt und nach 7 Tagen waren alle Larven tot. Bei 30° C konnte ebenfalls noch keine normale Entwicklung stattfinden, obwohl die Kurve zunächst derjenigen für 25° C parallel läuft.

Bei 0° C bleiben die Larven wochenlang am Leben, nehmen aber nicht an Gewicht zu. Zwischen 0 und 5° C erfolgt eine außerordentlich schlepp-

pende Gewichtszunahme, die aber nach einiger Zeit durch den Tod der Tiere zum Abschluß kam. Auffällig ist das sehr schnelle Wachstum der Tiere im optimalen Bereich um 25° C. Diese Erscheinung erklärt das gleichzeitige Vorkommen von fast erwachsenen und kaum entwickelten Larven in trockenen Wickeln im Freiland. Da die Wickel von außen her langsam eintrocknen, kommen einzelne Larven schon relativ früh in die spröde Zone, während andere, mehr in der Mitte des Wickels liegende noch einige Zeit fressen können, wobei sie in kurzer Zeit bei entsprechender Temperatur heranwachsen.

Kurzfristig (bis zu 5 Stunden) können Temperaturen von 32—40° C von den Larven ertragen werden. Höhere Temperaturen wurden nicht geprüft. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Larven gegen abiotische Umwelteinflüsse ziemlich unempfindlich sind und daß klimatische Faktoren im Freiland sie kaum beeinträchtigen.

4. Bedeutung der Mikroorganismen der Nahrung auf die Larvenentwicklung

Wie bereits eingangs erwähnt, fallen die Wickel nach einer gewissen Zeit zu Boden. Dort werden sie von Bodenmikroben infiziert und schon vorhandene Sporen können durch die Feuchtigkeit auskeimen. Ist es sehr feucht, dann entwickeln sich in den durchnäßigten Wickeln zunächst meist gram-positive Bakterien. Später stellen sich dann Schimmelpilze ein. Wenn die Wickel einen geringeren Wassergehalt besitzen, erfolgt zunächst Pilzbefall. Nach einiger Zeit gewinnen die Bakterien wieder die Oberhand. In diesem Stadium nehmen die Wickel eine dunkle Farbe an. Es beteiligen sich insgesamt eine Fülle von Mikroorganismen an der Zersetzung der Wickel.

Es ist außer Zweifel, daß die Larven eine an Mikroben außerordentlich reiche Nahrung aufnehmen, was schon FABRE (3) mit folgenden Worten schilderte: „Ich sehe sie mit vollen Kiefern an den in Zersetzung befindlichen Lappen kauen, an den übelriechenden Resten der schon fast zu Pflanzenerde gewordenen Blätter.“

Die Frage, ob den Mikroorganismen in ernährungsphysiologischer Hinsicht eine Bedeutung zukommt, ist auf das Engste mit dem Fehlen oder Auftreten mikrobieller Symbiosen verknüpft.

Es sind nach BUCHNER (2) im wesentlichen ernährungsphysiologische, weniger systematische Kategorien, die eine Symbiose mit pflanzlichen Mikroorganismen eingegangen sind. Bei den Rüsselkäfern sind symbiontische Einrichtungen dieser Art weitverbreitet und in ihrer Gesamtheit heute noch nicht ganz zu überschauen.

Ich habe Eier im Leben und in Ausstrichen, die auf verschiedene Weise gefärbt worden waren, auf Symbionten untersucht. Außerdem wurden an Hand von Schnittserien Larven sehr sorgfältig auf Symbionten bzw. Mycetome durchmustert. Es gelang nicht, eine symbiontische Einrichtung festzustellen. Auch SCHEINERT (8), der Eier von *Byctiscus* untersuchte, konnte keine Symbionten nachweisen.

Im folgenden ist geprüft worden, ob die Larven auch bei steriler Kost heranzuwachsen vermögen, d. h. ob die mikrobenreiche Nahrung gewissermaßen als Ersatz für eine Symbiose anzusprechen ist. Zu diesem Zweck mußten sterile Aufzuchtversuche durchgeführt werden. Methodisch wurde dabei folgendermaßen verfahren:

Je ein im Freiland vom Stock abgenommener trockener Wickel wurde in ein Reagenzglas gesteckt. Die mit in der Bakteriologie üblichen Wattepfropfen verschlossenen Reagenzgläser wurden im Dampftopf mehrmals sterilisiert.

Zur Anlage steriler Zuchten ist es notwendig von Eiern auszugehen und diese äußerlich zu desinfizieren. Das Eiinnere gilt im allgemeinen als steril, sofern sich keine Symbionten darin vorfinden. Als Desinfiziens fand Bromwasser Verwendung. Dieses hat vor alkoholischen Chloraminlösungen den Vorzug, daß nach dem Verdampfen des Broms keine giftigen, eventuell störenden Rückstände verbleiben. Die Desinfektionskraft des Bromwassers ist außerordentlich groß, so daß selbst Bakteriensporen in kürzester Frist abgetötet sind.

Hochprozentiges Bromwasser wurde bis zur orange-braunen Farbe verdünnt. Die Eier schwimmen in dem Bad an der Oberfläche. Sie wurden deshalb durch Auflage eines Objektträgers untergetaucht. Als Gefäß diente eine Petrischale. Die Eier wurden 2—3 Minuten gebadet.

Es zeigte sich, daß kurz vor dem Schlüpfen stehende Eier die Prozedur besser überstanden als jüngere. Schlüpfbereite Eier lassen sich gut an den bereits bräunlich durchschimmernden Mandibeln erkennen. Aus dem Desinfektionsbad wurden die Eier mit der Öse einer Impfnadel unter Beachtung steriler Kautelen in die oben erwähnten Reagenzgläser übertragen. Die Eier kamen dabei nicht unmittelbar auf die Wickel, sondern etwas oberhalb an die Glaswand. Die ausgekommenen Larven waren dann besser sichtbar und ließen sich durch Aufstoßen des Reagenzglases in die hohle Wand an die Wickel befördern.

Die Eier schlüpften unter den genannten Bedingungen mit hoher Mortalität aus, was sicher eine Folge des Desinfizierens war. Die Larvensterblichkeit war gleichfalls nicht gering. Auch dies dürfte als eine Schädigung durch das Brom aufzufassen sein. Entscheidend für die Weiterentwicklung war der Wassergehalt der sterilen Wickel. Waren diese zu trocken, dann zeigten die Tiere kein Wachstum. Bei zu großer Feuchtigkeit ertranken die Junglarven einfach. Aus diesen Gründen wurden schließlich nur solche Röhrchen beschickt, die nach dem Augenschein den richtigen Wassergehalt besaßen. Die Kulturen wurden bei 24° C aufbewahrt.

Die Versuche ergaben, daß die Larven in sterilen Wickeln normal heranwachsen.

Durch das Glas konnten die Larven bei der Fraßtätigkeit beobachtet werden. Die Zuchten erwiesen sich bis auf wenige Luftinfektionen im Ausstrich und auch kulturell als steril. Bei in normalen Wickeln im Freiland lebenden Larven finden sich, insbesondere im Mittelabschnitt, 3—4 (siehe Fig. 7) häufig gram positive Stäbchen. Im mehr sauren Teil 1—2 lassen sich seltener Bakterien nachweisen. Es muß daraus geschlossen werden, daß sich die genannten Bakterien in Abschnitt 3—4 nach dem Verschlucken vermehrt haben. Außerdem ließen sich in den Faltenwickeln der Intima im proventriculusartigen Teil des Vorderdarmes (siehe Abschnitt 6) hin

und wieder Nester von Kokken nachweisen. Diese Darmflora fehlte den Tieren, die in steriler Zucht lebten, vollständig. Somit kann sie für den Ablauf der Verdauung keine Bedeutung haben. Am Rande vermerkt sei noch, daß in manchen Tieren, insbesondere im vorderen Abschnitt des Mitteldarmes, am Epithel sitzende, einzellige Parasiten vorkommen, über deren systematische Stellung keine Angaben gemacht werden können.

Die Larven wuchsen, wie oben erwähnt, bis zur Verpuppungsreife steril heran, ohne sich in Gestalt und Verhalten von anderen zu unterscheiden. Es ist versucht worden, das Fehlen einer Symbiose bei gewissen Insekten damit zu erklären, daß diese eine mit Mikroorganismen angereicherte Kost aufnehmen und somit eine Symbiose entbehren könnten. Die vorliegenden Ergebnisse haben jedoch gezeigt, daß eine solche Deutung für die Rebstichlerlarven nicht gerechtfertigt ist.

Durch sterile Aufzuchtversuche von *Drosophila* in künstlichen Nährmedien ist vor einer Reihe von Jahren der Nachweis erbracht worden, daß Mikroorganismen bzw. deren Extrakte für das Wachstum unentbehrlich sind.

Gleiches gilt in manchen Fällen auch für in den Insektenkörper eingebaute Symbionten, wie z. B. КОСН (5) an *Sitodrepa panicea* L. zeigen konnte.

Es sind in erster Linie Vitamine der B-Gruppe, die von den Symbionten geliefert werden und sich als unentbehrlich erwiesen hatten. Bezüglich des Vitaminbedarfes von Coleopteren im Zusammenhang mit Mikroorganismen sei auf die zusammenfassende Darstellung BUCHNERS (2) verwiesen.

Im vorliegenden Fall müssen die Wickel schon genügend hitzebeständige Stoffe (Vitamine) enthalten, die das Wachstum der Rebstichlerlarven ermöglichen. Die Saprophyten, welche die Wickel sekundär befallen und zersetzen, besitzen keine Bedeutung für das Wachstum. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß aus technischen Gründen nicht geprüft werden konnte, ob die steril aufgezogenen Larven bei ihrer Verpuppung oder auch später die Imagines Ausfallerscheinungen erkennen lassen. Über die Bedeutung des Zusammenlebens von Insekten mit pflanzlichen Mikroorganismen, sei es symbiontischer oder lockerer Natur, kann kein allgemeines Urteil abgegeben werden, wie das vorliegende Beispiel zeigt. Es müssen möglichst viele Einzelfälle studiert werden.

Zusammenfassend läßt sich aussagen, daß für das Wachstum der Larven des Rebstichlers Mikroorganismen entbehrlich sind.

5. Wasserstoffionenkonzentration und Pufferung der Nahrung und ihre Bedeutung für die Ökologie der Larven

Braune, noch nicht zu Boden gefallene Wickel zeigen eine Wasserstoffionenkonzentration von rund p_H 3,6. Verrottete Wickel weisen hingegen Werte von p_H 7,22—7,42 auf. Die Verschiebung der p_H -Werte in den

schwach-alkalischen Bereich setzt mit dem Auftreten saprophytischer Mikroorganismen, welche die zu Boden gefallenen Wickel zersetzen, ein. Es besteht die Möglichkeit, daß im Zuge der Verrottung ein mikrobieller Säureabbau stattfindet oder daß von den Mikroorganismen Stoffe ausgeschieden werden, welche die in dem Blattgewebe der Wickel vorhandenen Säuren neutralisieren. Sicher ist, daß für die p_H -Verschiebung primär Mikroorganismen verantwortlich sind, denn in sterilisierten Wickeln bleibt der gleiche p_H -Wert, abgesehen von geringen, durch die Hitze bedingten Abweichungen, erhalten.

Von größerer Bedeutung als die Wasserstoffionenkonzentration ist das Pufferungsvermögen der Nahrung. Dieses wurde, wie folgt, untersucht.

Fein zerriebene Wickel wurden mit ausgekochtem dest. Wasser im Gewichtsverhältnis 1 : 1 versetzt. Nach 24 stündigem Aufenthalt im Eisschrank (zur Unterdrückung von Pilz und Bakterienwachstum) wurde abgepreßt. Je 10 cm^3 des Extraktes wurden mit steigenden Mengen $n/50 \text{ HCl}$ bzw. $n/50 \text{ NaOH}$ gemischt und nach jeweils 2 Minuten die Verschiebung der p_H -Werte gemessen.

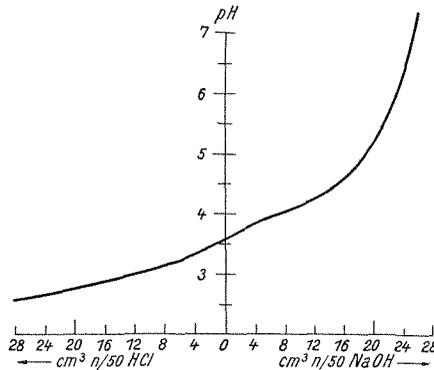


Fig. 6. Pufferungskurve für wäßrigen Wickelextrakt

In Fig. 6 ist die Pufferungskurve für den Wickelextrakt wiedergegeben. Der Verlauf der Kurve zeigt, daß für die Verschiebung im sauren Bereich ziemliche Mengen $n/50 \text{ HCl}$ (für eine p_H -Einheit 28 cm^3) benötigt werden. Im mit NaOH titrierten Bereich der Kurve erfolgt zunächst ebenfalls ein langsamer Anstieg, um dann oberhalb von $p_H 5$ relativ steil zu verlaufen. Die Pufferung ist somit nach der alkalischen Seite schlechter als im sauren Bereich. Im ganzen kann gesagt werden, daß die Pufferung der Nahrung sehr gut ist. Auch STAUDENMAYER & STELLWAAG (10) stellten für Efeu- und Kohlblätter eine geringere Pufferung nach der alkalischen Seite hin fest, während Weinbeeren nach ihren Untersuchungen im alkalischen Bereich auf Grund vorhandener freier Säuren wesentlich besser gepuffert sind.

Das Pufferungsvermögen der Larvennahrung spielt für die Verdauungsphysiologie insofern eine Rolle, als daß es die p_H -Werte des Darminhaltes beeinflussen kann. Diese Frage wird im Zusammenhang mit der Wasserstoffionenkonzentration des Darmtraktes der Larven besprochen.

Bei bestimmten Bodeninsekten besitzt der p_H -Wert des Bodens ökologische Bedeutung. Weinbergsböden können sehr unterschiedliche p_H -Werte aufweisen und es lag somit die Frage nahe, ob dieser Faktor für die Larvenentwicklung eine Rolle spielt.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurde trockener, gereinigter Sand in Petrischalen mit Pufferlösungen auf verschiedene p_H -Werte eingestellt.

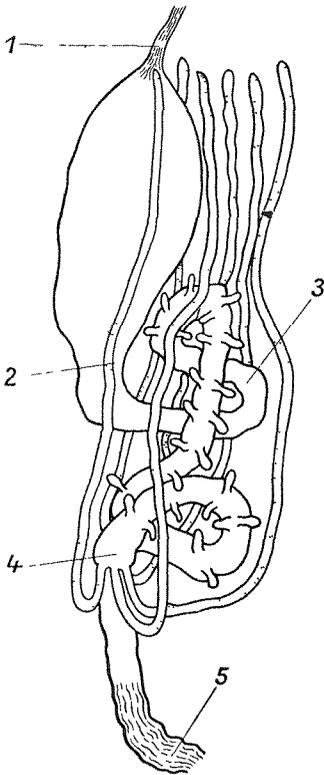


Fig. 7. Darmtraktus einer Rebstichlerlarve

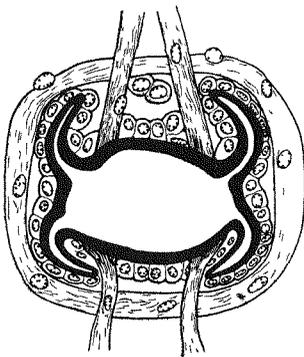


Fig. 8. Querschnitt durch den Vorderdarm in Höhe des Ober- schlundganglions bei einer Larve des Rebstichlers

Die einzelnen Stufen erstreckten sich von p_H 2 bis p_H 9. In einer Versuchsreihe waren die Wickel mit jungen Eilarven auf den Sand gelegt und in einer parallelen Serie in den Sand eingegraben worden. Die Larvenentwicklung verlief in allen Schalen einheitlich schnell, gleich, in welchem Milieu sich die Wickel befanden. Messungen ergaben ferner, daß die p_H -Werte der Wickel nicht von der Reaktion des Sandes beeinflußt worden waren. Die Pufferung der Wickelsubstanz ist eine so gute, daß die p_H -Werte derselben nicht so ohne weiteres verschoben werden können. Somit entfällt die Möglichkeit einer ökologischen Bedeutung der Bodenreaktion für die Larvenentwicklung des Rebstichlers.

6. Anatomie des Darmtraktus

Im folgenden wird der Darmkanal der Larven des Rebstichlers beschrieben.

Die Anatomie des Darmes wurde sowohl im Leben nach Präparation der Tiere als auch an Hand von in Methylbenzolat aufgehellten Objekten studiert. Außerdem wurden Mikrotomschnitte angefertigt. Fixierung erfolgte in Carnoy, die Einbettung über Methylbenzolat in Paraffin. Gefärbt wurde mit saurem Hamalaun und Erythrosin als Gegenfärbung. Fig. 7 zeigt den Darmtraktus einer mittleren Larve.

Der Darmkanal der Larve beginnt mit einem dünnen Ösophagus, der mit Ringmuskulatur versehen ist. Es treten außerdem radiale Dilatatoren an den Ösophagus heran. In der Kopfregion unterscheidet sich der Ösophagus, der hier als Pharynx bezeichnet werden mußte, kaum von dem weiter hinten liegenden Teil.

Fig. 8 zeigt einen Querschnitt in Höhe des Oberschlundganglions einer mittleren Larve. Das mit einer relativ derben Intima versehene Epithel ist in einer bestimmten Weise gefaltet, wie es die Figur demonstriert. In diesem Abschnitt treten durch die Ringmuskulatur vier Dilatatoren hindurch. Die Ansatzpunkte dieser Muskeln lassen erkennen, wie der Schluckmechanismus vor sich geht. Durch radialen Zug dieser Dilatatoren besteht die Möglich-

keit einer Volumenvergrößerung, welche die erwähnte Faltung des ösophagealen Epithels zur Voraussetzung hat. Die Ringmuskulatur wird hier antagonistisch zur Vervollkommnung der Peristaltik beitragen.

Nach hinten zu vergrößern sich die vier im Querschnitt sichtbaren Spalten des Ösophagus mehr und mehr. Schließlich geht der Ösophagus direkt in einen proventriculus-artigen Teil über. Eine Ingluvies ist nicht ausgebildet. In dieser Region ist das Epithel mit samt der Intima gefaltet, allerdings in anderer Weise. Sowohl im Quer- als auch im Sagittalschnitt zeigen sich eine große Menge von vorspringenden Höckern. Die Muskulatur ist nicht wesentlich stärker als die des Ösophagus, so daß hier kaum noch mit einer zusätzlichen Zerkleinerung der Nahrung nach Art eines Kau-magens gerechnet werden kann.

Eine Valvula cardiaca typischer Ausprägung ist nicht entwickelt, wie insbesondere die Sagittalschnitte erkennen lassen. Der proventriculus-artige Teil des Vorderdarmes geht ohne komplizierte Bildungen in den Mitteldarm über. Letzterer zeigt an der Übergangsstelle eine Ringfalte. Hier ist das Epithel aus schmalen pallisadenartigen Zellen aufgebaut. Der Mitteldarm gliedert sich in drei Abschnitte (Fig. 7). Der vordere Teil (1—2) ist magenartig erweitert, der folgende Abschnitt (2—3) wieder verengt und schließlich ist das letzte Stück (3—4) dadurch ausgezeichnet, daß hier zahlreiche Drüsendifertikel einmünden.

Das Epithel des ersten Mitteldarmabschnittes setzt sich aus breiten cubischen Zellen zusammen, die alle ein Rhabdorium führen. Die Zellen zeigen lebhaft sekretorische Tätigkeit. In ihrem Innern lassen sich mit Hämalaun färbare Schollen und Fäden erkennen, die das Plasma dicht erfüllen. Im folgenden Abschnitt (2—3) sind die mit einem Rhabdorium versehenen Zellen etwas schmaler und höher. Auch sie sind in intensiver Sekretion begriffen, in dem ganze Plasmabezirke in das Darmlumen abgeschnürt werden. Das Plasma auch dieser Zellen ist mit Hämalaun färbaren Gebilden angefüllt. Im letzten Teil des Darmes (3—4) besteht das Epithel gleichfalls aus schlanken Zellen. Diese färben sich in ihrem der Tunika genäherten Bereich vorwiegend mit Plasmafarbstoff, während die Sekrete im apikalen Teil zwischen Kern und Rhabdorium mit Hämalaun färbbar angetroffen werden. In diesem Bereich des Mitteldarmes finden sich die Divertikel. Sie sind in vier Längsreihen angeordnet. In älteren Larven sind die Divertikel unscheinbarer. Zur Zeit der Hauptwachstumsperiode der Larven sind die Divertikel relativ am größten. Das Epithel der Blindsäcke besteht aus flachen Zellen. Im Lumen findet sich eine Substanz, die sich sehr intensiv mit Erythrosin anfärbt. Über die Natur derselben können keine Angaben gemacht werden.

Die Existenz einer peritrophischen Membran im Darm der Larven ist zweifelhaft. In Abschnitt 1—2 läßt sich keine derartige Bildung nachweisen. Zwischen Rhabdorium und Nahrungsbrei finden sich lediglich

lockere Sekretmassen. Diese sind im mittleren und hinteren Mitteldarmabschnitt dichter.

Im ganzen Mitteldarm finden sich vereinzelt Regenerationszellen, während Regenerationskrypten keine vorhanden sind.

Am Ende des Mitteldarmes münden 6 Malpighische Gefäße ein. Über den feineren Bau derselben ist wenig zu sagen. Die Zellen führen einen zarten Stäbchensaum. Feste Exkrete lassen sich weder im Leben noch an Schnitten feststellen.

Der Enddarm ist mit einer gut sichtbaren Intima ausgekleidet. Das Epithel besteht aus länglichen Zellen. Im Leben sind die Kotballen, die hier gebildet werden, gut sichtbar. Das Rectum ist mit Quer- und Längsmuskulatur versehen.

7. Wasserstoffionenkonzentration im Darmtraktus

Die Wasserstoffionenkonzentration im Darmtraktus der Larven ist für das Verständnis der enzymatischen Vorgänge bei der Verdauung von größter Bedeutung. Zur p_H -Messung diente ein Hellige Universal-Potentiometer. Als Bezugs elektrode fand eine gesättigte Kalomelelektrode Verwendung. Gemessen wurde mit Chinhydronelektrode, da diese es erlaubt, auch von einzelnen Tropfen noch genaue Werte zu erhalten. Der Nachteil der Chinhydronelektrode liegt darin, daß nur bis p_H 8 und bei schnellem Arbeiten höchstens bis p_H 9 genaue Messungen möglich sind. In diesem alkalischen Bereich sind die p_H -Werte nur dann hinreichend sicher, wenn es sich um gut gepufferte Lösungen handelt, was bei biologischen Flüssigkeiten meistens der Fall ist.

Zur Messung fanden Mikroelektrodengefäße Verwendung. In einem Gefäß war die Platinelektrode so umgebogen, daß sie parallel zur Oberfläche des KCl-Agar stand. Dazwischen befand sich der zu messende Tropfen, der mit Chinhydron versetzt worden war. In einem anderen Gefäß war die Platinelektrode zu einer Röhre gebogen, die gerade in ein Glasröhrchen paßte, welches unten mit KCl-Agar verschlossen war. Zur Kontrolle wurden die Gefäße mit Eichpufferlösungen geprüft, wobei sich die Anordnungen gut bewährten. Die Präparation der Därme erfolgte ohne Zugabe einer physiologischen Lösung. Die einzelnen Darmabschnitte wurden gemäß Fig. 7 getrennt ausgemessen.

Von Abschnitt 1—2 genügten schon 6 Tiere, um einen meßbaren Tropfen zu erhalten. Zugabe von wenig ausgekochtem Aqua dest. veränderte den p_H -Wert praktisch nicht. Von den weiteren Darmabschnitten wurden rund 10 Stücke für jede Messung verwendet.

Folgende Tabelle zeigt, welche Reaktionen in den einzelnen Teilen des Darmes vorliegen. Für die malpighischen Gefäße wurde ebenfalls der p_H -Wert ermittelt. Nebenbei wurde noch die Hämolymphe gemessen.

Abschnitt	p_H in gefüttertem — p_H in hungerndem Zustand	
1—2	5,93—6,15	6,02—6,31
2—3	6,65—6,82	6,72—6,95
3—4	7,01—7,26	7,30—7,41
4—5	7,81—8,36	7,51—8,10
Vasa malp.	7,42—7,67	7,40—7,68
Haemolymphe	7,21—7,28	7,23—7,30

Die Ergebnisse stützen sich jeweils auf mehrere Messungen. Mittelwerte sind absichtlich nicht angegeben, da von dem p_H -Wert eines Darmabschnittes nicht gesprochen werden kann. Die Wasserstoffionenkonzentration unterliegt vielmehr gewissen Schwankungen, die sich allerdings in bestimmten Grenzen bewegen. Im gesamten Darmsystem steigen, wie die Tabelle zeigt, die p_H -Werte vom vorderen Abschnitt nach hinten zu an, und zwar in der Weise, daß im „Magen“ (1—2) saure, im mittleren Teil (3—4) schwach alkalische und im Enddarm (4—5) alkalische Reaktionen angetroffen werden. Im Hungerzustand ist der p_H -Wert in den Abschnitten 1—4 nach oben verschoben, während in Abschnitt 4—5 eine Senkung feststellbar ist. Im Großen und Ganzen ergeben sich keine bedeutenden Unterschiede von im Hungerzustand befindlichen zu gefütterten Tieren. Bemerkenswert ist fernerhin, daß die durch veränderte p_H -Werte unterschiedenen Mitteldarmabschnitte sich jeweils auch histologisch durch einen anderen Zelltyp zu erkennen geben, wie aus Kapitel 6 ersichtlich ist.

Es war noch die Frage zu klären, ob die Darmdivertikel des Abschnittes 3—4 andere p_H -Werte aufweisen als das Darmlumen. Durch Behandlung des betreffenden Darmteiles mit verschiedenen wasserlöslichen Indikatoren konnte im Prinzip kein Unterschied gefunden werden. Lediglich bei Behandlung mit Neutralrot färbten sich Einschlüsse der Divertikelzellen tief dunkelrot. Die Vitalfärbung der Einschlüsse bleibt längere Zeit bestehen, ohne auf andere Zellstrukturen überzugreifen. Diese Erscheinung war besonders auf die Zellen des hinteren Endes der Divertikel beschränkt. Obgleich, wie aus Abschnitt 5 entnommen werden kann, die Pufferung der Larvennahrung eine gute ist, muß das Pufferungssystem des Darmkanals dem der Nahrung überlegen sein. Es dürfte sonst die Wasserstoffionenkonzentration im Darm von dem p_H -Wert der Nahrung bestimmt werden. Daß dies nicht der Fall ist, geht aus den Messungen an gefütterten und hungernden Tieren hervor. Dabei konnten keine großen Unterschiede festgestellt werden.

Bemerkenswert ist ferner, daß die p_H -Werte der einzelnen Darmabschnitte alle höher als p_H 5 liegen. Wie oben festgestellt wurde, ist das Pufferungsvermögen der Nahrung oberhalb dieses Wertes nicht mehr bedeutend, so daß es im Darm nach Überschreiten von p_H 5 leicht zu höheren p_H -Werten kommen kann.

Über die Art der Verdauung müssen Fermentstudien Aufschluß geben. Erst dann wird die Bedeutung der p_H -Werte in den einzelnen Darmabschnitten erkenntlich.

8. Zusammenfassung

1. Die Biologie des Rebstichlers (*Byctiscus betulae* L.) wird einleitend besprochen. Hauptziel der Untersuchungen ist die Ökologie des Rebstichlers.

2. Der Einfluß konstanter Temperaturen und relativer Luftfeuchtigkeiten auf die Embryonalentwicklung wurde studiert. Bei 32° C war noch eine Eientwicklung möglich.

Die kürzeste Eidauer fand bei 29° C statt. Für die Eidauer wurde eine Entwicklungshyperbel konstruiert. Die Mortalität bei verschiedenen Luftfechtigkeiten ist bei verschiedenen Temperaturen untersucht worden.

3. Der Einfluß relativer Luftfechtigkeiten auf die Larvenentwicklung wurde untersucht. Die Larvenentwicklung ist nur bei hoher Feuchtigkeit der Nahrung möglich. Zum Einfluß der Temperatur auf die Larvenentwicklung wurde festgestellt, daß die Entwicklung der Larven im optimalen Bereich (um 25° C) eine sehr schnelle ist. Bei 30 und 32° C sterben die Larven nach anfänglichem Wachstum ab.

4. Experimentell wurden sterile Aufzuchtversuche von Rebstichlerlarven durchgeführt, um den Einfluß der Mikroorganismen der Nahrung zu erfassen. Es war in steriler Kultur normale Larvenentwicklung möglich.

5. Die Wasserstoffionenkonzentration und Pufferung der Nahrung wurde untersucht. Die Pufferung der Nahrung ist eine so gute, daß die Bodenreaktion nicht als begrenzender Faktor für die Verbreitung der Art in Frage kommen kann.

6. Die Anatomie des Darmtraktes der Larve wird beschrieben.

7. Die Wasserstoffionenkonzentration im Darmkanal der Larven wurde an normalen und hungernden Tieren untersucht, sowie das Pufferungsvermögen im Darmtraktus diskutiert.

9. Literatur

1. BLUNCK, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Ztschr. wiss. Zool., **121**, 171—391, 1923.
2. BUCHNER, P., Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel & Stuttgart, 1953.
3. FABRE, J. H., zit. nach STELLWAAG.
4. GÖTZ, BR., Vergleichende Untersuchungen über die Wirkung synthetischer Insektengifte gegen den Rebstichler *Byctiscus betulae* L. Wein und Rebe (1950/51), S. 1—28.
5. KOCH, A., Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Symbiosforschung. Verh. Internat. Kongr. Ent. Berlin 1938, **2**, 760—771, 1939.
6. KRIEG, Der Rebstecher, seine Biologie und seine Bekämpfung. Wein und Rebe, **6**, 66—74, 91—108, 1924.
7. PRELL, H., Die biologischen Gruppen der deutschen Rhynchitiden. Zool. Anz., **61**, 153—170, 1924.
8. SCHEINERT, W., Symbiose und Embryonalentwicklung bei Rüsselkäfern. Ztschr. Morphol. Ökol., **27**, 76—128, 1933.
9. SCHMITT-GÖBBEL, H. M., zit. nach STELLWAAG.
10. STAUDENMAYER, T. & STELLWAAG, F., Über die Wasserstoffionenkonzentration und das Pufferungsvermögen des Darmes von *Clysia ambiguella*, *Polychrosis botrana* und einigen anderen Insekten sowie ihres Futters. Ztschr. angew. Ent., **26**, 589—607, 1939.
11. STELLWAAG, F., Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin, 1928.
12. WIGGLESWORTH, V. B., Principles of Insect Physiology. London, 1950.
13. ZIMMERMANN, J., Untersuchungen über die Anfälligkeit der Rebe (Gattung *Vitis*) gegen den Rebstichler (*Byctiscus betulae* L.). Züchter, **19**, 297—301, 1949.
14. ZWÖLFER, W., Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Ztschr. angew. Ent., **19**, 497—513, 1931.