

Trotz dieser frühzeitigen Abspaltung und der völligen Umgestaltung der Oberlippe wäre es falsch die Art von *Phaeadoretus* zu trennen, sie vielleicht in eine besondere Gattung oder zu *Cestradooretus* OHAUS zu stellen, da hierdurch jede phylogenetische Verwandtschaft verwischt werden würde. *Phaeadoretus lindemanna*e ist nichts anderes als die Schwesterart zu *Phaeadoretus comptus* und seinen nächsten Verwandten.

Zusammenfassung

Es werden mehrere neue, bisher verkannte *Phaeadoretus*-Arten und Rassen (*Phaeadoretus iranicus iranicus*, *Phaeadoretus iranicus nuristanicus*, *Phaeadoretus lindemanna*e) beschrieben. Die Unterschiede gegenüber den beiden bekannten Arten — *Phaeadoretus comptus* (MÉNÉTRIÈS) und *Phaeadoretus syriacus* (BLANCHARD) — werden besprochen. Zum Schluß werden die Verbreitung der Arten, ihre Ausbreitungswege und die Phylogese erläutert.

Zitierte Literatur

- ARROW, G. J., The Fauna of British India, Coleoptera, Lamellicornia II. London, 1917.
 BLANCHARD, M. E., Catalogue de la Collection entomologique du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Coléoptères I. Paris, 1850.
 MEDVEDEV, S. J., Fauna USSR, Coleoptera 10 (3), *Scarabaeidae*, *Rutelinae*. Moskau, 1949.
 MÉNÉTRIÈS, E., Description des Insects recueillis par M. Lehman. Mem. Acad. St. Petersburg, 6, 62, T. 2, Fig. 13, 1848.
 OHAUS, Fr., Revision der *Adoretini* (*Col. Lamell. Rutelin.*). Deutsche ent. Ztschr., 1912, p. 269, 1912.
 —, *Scarabaeidae*, *Rutelinae*. In: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, pars 66, 1918.
 —, Neue palaearktische Rutelinen (*Col. Scarabaeid.*). Ent. Bl., 37, 114, 1941.
 PETROVITZ, R., The 3rd Danish Expedition to Central Asia, Zoological Results 18: *Scarabaeidae* (Insecta) aus Afghanistan. Vidensk. Medd. Dansk. Nat. For., 117, 284, 1955.
 —, Beitrag zur Kenntnis der Scarabaeiden-Fauna des Iran. Stutt. Beitr. Naturkde., 8, 9, 1958.
 REITTER, ED., Bestimmungs-Tabellen der *Melolonthidae* aus der europäischen Fauna und den angrenzenden Ländern (*Rutelini*, *Hopliini*, *Glaphyrini*). Verh. nat. Ver. Brünn, 41, 28—158, 1903.

Der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung der Kleinen Fichtenblattwespe, *Pristiphora abietina* (Christ), im Kokon

(*Hymenoptera* : *Tenthredinidae*)

BERNHART OHNESORGE

Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt
 Abteilung B — Forstschädlingsbekämpfung
 Göttingen

(Mit 5 Textfiguren)

A) Einleitung

Die Kenntnis der Bedingungen, unter denen sich die Entwicklung der Kleinen Fichtenblattwespe während der Kokonruhe vollzieht, ist aus zwei Gründen für das Verständnis der Ökologie dieses Tieres besonders wichtig:

- a) Das Weibchen von *Pristiphora abietina* (CHRIST) kann seine Eier nur in Knospen ablegen, die sich eben zu öffnen beginnen; es ist also auf die zeitliche Koinzidenz mit dem Austreiben der Fichten angewiesen (OHNE-SORGE 1958). Diejenigen Faktoren, welche die Dauer seiner Entwicklung bis zum Schlüpfen bestimmen, sind somit auf seiten der Blattwespe für dieses Zusammentreffen verantwortlich.
- b) Der Massenwechsel der Kleinen Fichtenblattwespe wird namentlich an der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes durch den Umstand beeinflußt, daß ein mehr oder weniger großer Teil der Population (in Dänemark bis zu 67% — BEIER PETERSEN 1956) im Kokon „überliegt“. Die Ursachen dieser Erscheinung sind unbekannt. Sie dürften auch erst dann mit Aussicht auf Erfolg untersucht werden können, wenn die Entwicklungsbedingungen bei den „normalen“, nicht überliegenden Individuen hinreichend erforscht sind.

Die Temperatur dürfte unter den Außenfaktoren, die auf die Entwicklung der Nymphen einwirken, einer der wichtigsten sein. Die vorliegende Untersuchung behandelt daher nur ihren Einfluß.

Wie schon NÄGELI (1936) näher beschrieben hat, kennzeichnen folgende morphologische Veränderungen die Entwicklung der Kleinen Fichtenblattwespe nach dem Einspinnen:

Binnen weniger Tage werden die Afterfüße und die Spinndrüsen reduziert; die Larve wandelt sich zur Eonymphe um. Diese entwickelt sich in erheblich längerer Zeit weiter zur Pronymphe:

Der Körper verdickt und verkürzt sich; zuletzt werden Thorax und Abdomen durch eine Einschnürung gegeneinander abgegrenzt. Am besten zu verfolgen sind die Vorgänge, von denen das Auge betroffen wird. Das Pigment tritt aus dem Larvenauge aus und wandert nach hinten, wo es einen sog. „Wangenfleck“ bildet. Dieser Fleck breitet sich nach oben und vorne aus. Zuletzt sieht man das „Puppenauge“ durch die Kopfkapsel hindurch schimmern (Fig. 1).

Nach ELIESCU (1932) und ESCHERICH (1942) wird bei den Blattwespen das Pronymphenstadium vom Beginn der Pigmentwanderung an gerechnet. Ich möchte es im folgenden in drei Abschnitte unterteilen, um den jeweiligen Stand der Entwicklung besser charakterisieren zu können:

Bei der Pronymphe I ist das Pigment noch mit dem Larvenauge verbunden. Bei der Pronymphe II hat es sich bereits vom Larvenauge getrennt. Bei der Pronymphe III schimmert das Puppenauge durch (Fig. 1). Zwischen diesen einzelnen Stadien bestehen fließende Übergänge.

Im Freiland verharret *Pr. abietina* bis etwa gegen Ende September im Eonymphen-Stadium, dann beginnt bei den nicht überliegenden Tieren die Pigmentwanderung. Im Oktober werden in der Hauptsache Pronymphen I und II gefunden. Im Laufe des Novembers sind bei den ersten Tieren die Puppenaugen zu erkennen. Im Laufe des Dezembers ist bei der Haupt-

masse der Population die Pigmentwanderung abgeschlossen. Ausgenommen sind die Überlieger, die sich zu diesem Zeitpunkt immer noch im Eonymphenstadium befinden und daran sicher zu erkennen sind.

Nach NÄGELI (S. 246) müssen Kokons von *Pr. abietina* eine Zeitlang niedrigen Temperaturen ausgesetzt sein, damit sie ihre Entwicklung beenden können. Nymphen, die vom Zeitpunkt des Einspinnens an im Zimmer behalten wurden, erreichten ausnahmslos nicht mehr das Puppenstadium. Eigene Beobachtungen bestätigten diesen Befund. Hieraus ließ

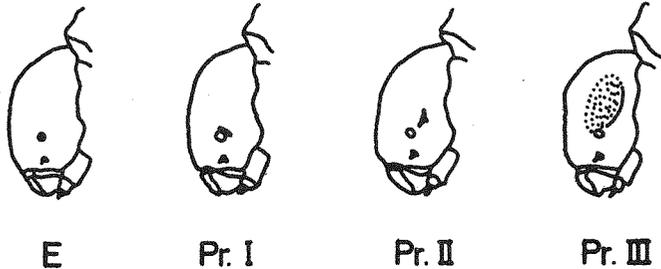


Fig. 1. Schematische Darstellung der Umwandlung der Eonymphe von *Pristiphora abietina* (CHRIST) zur Pronymphe (Wanderung des Augenspigments).

E	=	Eonymphe
Pr. I	=	Pronymphe I
Pr. II	=	„ II
Pr. III	=	„ III

sich schließen, daß *Pr. abietina* im Nymphenstadium eine obligatorische Diapause eingeht. Zwar gebrauchen andere Autoren (NÄGELI 1936; SCHEDL 1953) niemals den Ausdruck „Diapause“ in Bezug auf *Pr. abietina*. Es ist jedoch eine Eigenheit der meisten diapausierenden Tiere, daß sie ihre Entwicklung erst nach Einwirkung niederer Temperaturen wieder aufnehmen können (ANDREWARTHA 1952 und LEES 1955). So spricht auch PREBBLE (1944) im Hinblick auf die Tatsache, daß die Diprionide *Gilpinia hercyniae* vielfach ihre Entwicklung erst nach einer Kälteruhe beenden kann, von einer Diapause.

Ich ging daher zu Beginn meiner Untersuchungen von der Arbeitshypothese aus, daß *Pr. abietina* zu den Tieren mit obligatorischer Diapause gehört. Im Verlauf der Untersuchungen stellte es sich allerdings heraus, daß sich die *abietina*-Nymphen in ihrer Reaktionsweise auf den Faktor Temperatur so sehr von anderen darauf untersuchten Insekten unterscheiden, daß ich im Zweifel bin, ob man hier von einer echten Diapause sprechen kann. Ich werde daher diesen Ausdruck im folgenden vermeiden.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Herrn Professor Dr. SCHWERDTFEGER danke ich für sein stetes Interesse und für wertvolle Hinweise, Herrn Dr. THALENHORST für Anregungen und kritische Durchsicht des Manuskriptes, Herrn Professor DE WILDE (Wageningen) für Literatur-Hinweise.

B) Material und Methode

Die Untersuchungen wurden von 1954—1957 an Tieren durchgeführt, die sich in den Fraßgebieten Cloppenburg und Wolfenbüttel in Fangtrichtern (OHNESORGE 1957, S. 446) eingesponnen hatten und dort kurze Zeit später eingesammelt worden waren. Seit 1957 — nach dem Zusammenbruch der Gradationen in den genannten Gebieten — gewann ich das Versuchsmaterial durch Aufzucht von Altlarven, die ich in einem Fraßherd bei Bodenfelde/Weser gesammelt hatte.

Bis zum Beginn des Versuchs blieben die Kokons im Freien, und zwar in Kästen mit Bodenstreu. Im Versuch wurden sie wahllos in mehrere Gruppen von einigen hundert Exemplaren aufgeteilt, von denen jede in einem anderen Fach eines Brückenthermostaten, also bei jeweils verschiedenen Temperaturen aufgezogen wurde. Die Kokons lagen in Schälchen, die sich ihrerseits über Wasser in einer nahezu wasserdampfgesättigten Atmosphäre befanden. Die relative Luftfeuchte betrug somit in allen Versuchen annähernd 100%. Dies schien den Freilandverhältnissen am ehesten zu entsprechen.

In regelmäßigen Zeitabständen wurde aus jeder Gruppe eine Stichprobe von jeweils 10—50 Kokons geöffnet und der Entwicklungszustand der in ihnen enthaltenen Nymphen ermittelt. Im allgemeinen warf ich die Tiere nach der Untersuchung fort; nur 1958, als wegen Material-Mangels die Größe der Stichproben auf jeweils 10 Nymphen beschränkt bleiben mußte, legte ich sie in die Kokons zurück und untersuchte sie bei der nächsten Kontrolle erneut. Die Kokons waren in der Zwischenzeit mit einem dünnen Faden zugebunden. So behandelte Individuen blieben indessen im Laufe längerer Zeit gegenüber den anderen, unberührten Tieren in ihrer Entwicklung zurück. Deshalb wurden sie bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Lediglich in den ersten 2 bis 3 Wochen nach dem Aufschneiden konnten sie als Kontrolle dafür dienen, ob die nächste Stichprobe statistisch gesehen ein „Ausreißer“ war oder nicht.

Die Temperatur im Brückenthermostaten war nicht konstant. Sie wies mehr oder weniger große Schwankungen auf. Daher stellen die auf der Abszisse der folgenden graphischen Darstellungen abgetragenen Temperaturen nur Mittelwerte dar, von denen die tatsächlichen Temperaturen um rd. 1—2° (in einzelnen extremen Fällen auch um 3°) nach oben und unten abgewichen waren.

Die Temperatur-Kombinationen, die im einzelnen angewendet wurden, sind bei der Beschreibung der Versuche aufgeführt.

Insgesamt wurden ca. 7000 Kokons auf die angegebene Weise untersucht.

C) Der Einfluß der Temperatur in den verschiedenen Entwicklungsabschnitten

Es galt im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen zunächst festzustellen, auf welches Nymphen-Stadium die Kälte-Periode einwirken muß, bzw. von welchem Punkt der Metamorphose ab bei höheren Temperaturen eine ungehinderte Weiterentwicklung möglich ist. Beobachtungen und Experimente an Material aus Wolfenbüttel ergaben folgendes:

- 1) Kokons, die Anfang Oktober 1955 aus dem Freien ins Laboratorium geholt wurden, enthielten — wie sich beim Öffnen von Stichproben ergab — in der Hauptsache Pronymphen I und II (= Pr. I und II). Keines von diesen Tieren entwickelte sich in der Folgezeit bei Zimmertemperatur (ca. 20—24°) über das Pronymphenstadium hinaus.
- 2) 50 Kokons, die zum kleineren Teil schon Pr. III enthielten, wurden ab Anfang November 1955 bei ca. 20° gehalten. Es schlüpfte nur eine Blatt-

wespe. Die übrigen Tiere waren im Januar noch Pronymphen. In anderen Kokons, die zur gleichen Zeit hereingeholt, dann aber (ebenfalls in Gruppen zu 50 Stück) zunächst noch 5—15 Tage bei 0° bzw. 4° gehalten wurden, entwickelte sich im Anschluß daran bei 20° ein größerer Anteil — 6 bis 8 Tiere — weiter zu Wespen.

- 3) Kokons, die bis Anfang Dezember im Freiland blieben, enthielten dann zum überwiegenden Teil Pr. III. Bei Weiterzucht im Zimmer konnte die Mehrzahl der Tiere die Entwicklung beenden.
- 4) Eine größere Anzahl Kokons lag ab Anfang August 1956 bei 16° im Thermostaten. Anfang September, Anfang Oktober und Anfang November wurden jeweils
 - 50 Kokons probeweise geöffnet,
 - sowie je 50 Kokons 15 bzw. 30 bzw. 45 Tage lang auf 4—5°
 - und je weitere 50 Kokons 30 Tage auf 0° bzw. auf ca. 10° abgekühlt
 - und dann bei 20° weitergezogen.

Dieser Versuch ergab folgendes:

- a) Nach der Kältebehandlung von 15 Tagen entwickelte sich in keinem Fall ein Tier weiter zur Puppe bzw. Imago.
- b) Im September und Oktober, als die meisten Tiere noch Eonymphen bzw. Pr. I und II waren, reichten auch die längeren Kältebehandlungen noch nicht aus, um die Weiterentwicklung bei höheren Temperaturen wieder in Gang zu bringen.
- c) Erst im November, als überwiegend Pr. III zu finden waren, konnte nach den längeren Kältebehandlungen (30 bzw. 45 Tage) ein mehr oder weniger großer Anteil der Individuen die Metamorphose beenden.

Die Ergebnisse aller dieser Versuche (1—4) lassen sich folgendermaßen interpretieren: Das Erreichen des Pronymphenstadiums bedeutet noch keineswegs, daß sich das betreffende Tier in der Folgezeit ungehindert weiter zur Imago entwickeln kann. Auf die Pr. III müssen noch wenigstens 30 Tage lang niedrige Temperaturen (über den wirksamen Temperaturbereich s. Abschnitt C II) einwirken, wenn anschließend bei höheren Temperaturen die Metamorphose weitergehen soll.

Auf Grund dieses Befundes hielt ich die Pronymphe III im Sinne der eingangs genannten Arbeitshypothese für das „Diapause-Stadium“ und teilte daher die Entwicklung während der Kokonruhe in drei Abschnitte ein, für die ich die Temperaturabhängigkeit gesondert ermittelte:

- a) Die Entwicklung vom frühen Eonymphenstadium ab bis zum Erreichen der Pr. III.
- b) Den ersten Teil des Stadiums Pr. III bis zum Zeitpunkt, von dem ab sich die Nymphe bei höheren Temperaturen weiter entwickeln kann.
- c) Die Weiterentwicklung nach erfolgreicher Kälte-Einwirkung bis zur Beendigung der Metamorphose; im folgenden kurz „Frühjahrsentwicklung“ genannt.

An dieser Stelle möchte ich eine Beobachtung erwähnen, die ich anlässlich der Versuche machen konnte. Eonymphen, deren Kokon geöffnet und dann — nach Kontrolle — wieder zugebunden worden war (s. Abschn. Methode), konnten diese Beschädigung „reparieren“, indem sie die Spaltränder mit einem Sekrethütchen zusammenklebten. Nach PREBBLE (1941) kleidet auch die Fichten-Diprionide *Gilpinia hercyniae* die Innenwand ihres Kokons mit einer Sekret-„Tapete“ aus, die im Wasserhaushalt des Kokons eine bedeutsame Rolle spielt. Sobald *Pr. abietina* das Pronymphenstadium erreichte, schien sie die Fähigkeit zur Sekretausscheidung zu verlieren. Jedenfalls wurden Schnittöffnungen an den Kokons von den Pr. I bis III nicht mehr verschlossen.

I. Eonymphe und Pronymphe I und II

Zu den Versuchen, die im vorigen Abschnitt unter Punkt 4) beschrieben sind, wurden Vergleichszuchten durchgeführt, in denen die Kokons anfänglich einer Temperatur von 20° (statt 16°) ausgesetzt waren. Entgegen der ursprünglichen Erwartung entwickelten sich die Nymphen unter diesen Bedingungen langsamer; im Dezember war die Mehrheit der Tiere erst Pr. I. Offenbar hemmte die höhere Temperatur die Entwicklung.

Eine weitere Versuchsserie bestätigte im Jahr 1958 diesen überraschenden Befund:

Männliche¹⁾ *abietina*-Kokons wurden ab Mitte Juli auf die verschiedenen Fächer eines Brückenthermostaten verteilt und mehrere Monate in ihnen gehalten. In mehr oder weniger regelmäßigen Zeitabständen wurden Stichproben geöffnet und die in ihnen enthaltenen Nymphen auf ihren Entwicklungszustand kontrolliert (s. Abschnitt Methode). Das Ergebnis ist in Fig. 2 graphisch dargestellt.

Es zeigt sich die erstaunliche Tatsache, daß die Entwicklung der Eonymphe und Pronymphe I und II nicht bei der höchsten, sondern vielmehr bei der niedrigsten der gewählten Zuchttemperaturen am schnellsten vonstatten ging. Dabei wurden die Tiere durch die höheren Temperaturen kaum geschädigt; jedenfalls war die Mortalität in den wärmeren Fächern des Brückenthermostaten kaum höher als in den kälteren. Offensichtlich ist also in der Tat das Entwicklungs-Optimum auf der Temperaturskala innerhalb der vitalen Zone weit zur kalten Seite hin verschoben.

Die Dauer des Eonymphenstadiums (wenigstens vom Versuchsbeginn an gerechnet) und die Dauer der Pronymphenstadien I und II zusammen standen unter allen Temperaturbedingungen, unter denen die Entwicklung noch bis zur Pr. III verfolgt werden konnte, immer in ungefähr dem gleichen Zeitverhältnis von ca. 1:0,8. Es läßt sich daraus schließen, daß sich das Temperaturoptimum innerhalb dieses Entwicklungsabschnittes nicht wesentlich in irgend einer Richtung verschiebt.

¹⁾ Die folgenden Versuche sind nur mit Männchen durchgeführt worden, da es 1958 an Material mangelte und ich die Weibchen dringend für andere Versuche benötigte. Die Ergebnisse aus den früheren Jahren lassen indessen vermuten, daß die Weibchen im Prinzip ebenso reagieren wie die Männchen.

Im Jahr 1959 setzte ich die Versuche fort und bezog diesmal auch Temperaturen unter 10° mit ein. Leider hatte der Brückenthermostat starke Störungen und fiel zuletzt ganz aus. Daher konnten die Untersuchungen nicht beendet und auch nicht auf die oben angegebene Weise ausgewertet werden. Immerhin ließ sich noch erkennen, daß von den angewendeten Temperaturen (0°); $3-7^{\circ}$; $7-9^{\circ}$); $9-16^{\circ}$; $14-23^{\circ}$; $19-25^{\circ}$)

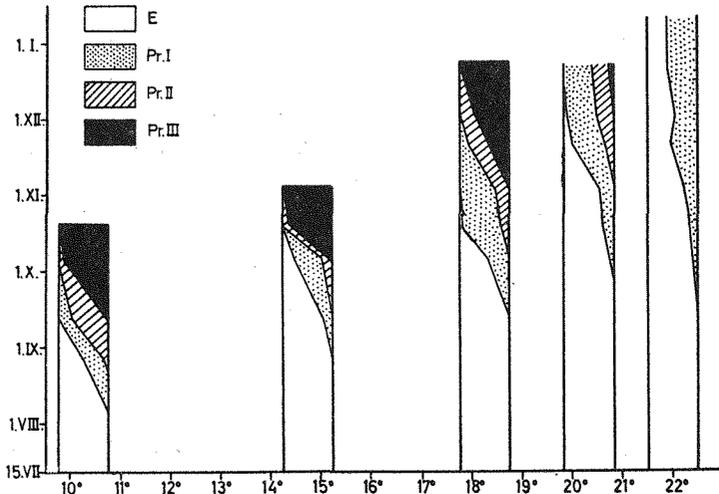


Fig. 2. Temperatur-Abhängigkeit der Nymphenentwicklung von *Pr. abietina* bis zum Erreichen des Pronymphenstadiums III. Die Säulen stellen den jeweiligen Entwicklungszustand der *abietina*-Population zu verschiedenen Kalenderdaten (Ordinate) in Abhängigkeit von der Temperatur (Abszisse) dar. Ein Querschnitt durch eine Säule läßt erkennen, wie groß die Anteile der E bzw. Pr. I—III zu einem gegebenen Termin waren. Da die Ergebnisse auf Stichproben von geringer Größe (10—20 Individuen) basieren, liefern die Säulen nur Anhaltswerte

die dritte Stufe von $7-9^{\circ}$ am günstigsten war; die Nymphen entwickelten sich hier am schnellsten. Auch die Temperaturen von $3-7^{\circ}$ und von $9-16^{\circ}$ erlaubten noch eine relativ schnelle Entwicklung; bei Abbruch des Versuchs am 22. August wurden hier schon die ersten Pr. I gefunden. In den wärmeren Stufen waren zu diesem Zeitpunkt noch ausschließlich Eonymphen vorhanden. In der kältesten Stufe wurden die Kokons bis zum 16. Oktober auf Eis gehalten; bis zu diesem Tag hatte auch hier noch kein Individuum das Pronymphenstadium erreicht.

Soweit diese letzten Versuche auswertbar sind, scheint aus ihnen hervorzugehen, daß für die Eonymphen und Pronymphen I und II das Optimum der Entwicklungsgeschwindigkeit etwa zwischen 7 und 9°C liegen muß. Bei höheren sowie bei niedrigeren Temperaturen wird die Entwicklung wesentlich verlangsamt.

II. Das Pronymphenstadium III

Zu Beginn dieses Kapitels war gezeigt worden, daß die Pr. III noch eine Zeitlang niedrigen Temperaturen ausgesetzt sein mußte, ehe sie sich bei Wärme weiter entwickeln konnte. Eine Versuchsreihe sollte nun über den

wirksamen Temperaturbereich Auskunft geben. Hierzu wurden *abietina*-Männchen, die sich bei ca. 14—15° eben zur Pr. III entwickelt hatten, im November 1958 in Gruppen zu 25 Exemplaren niedrigen Temperaturen (s. Abb. 3) 30 Tage lang ausgesetzt und dann bei 20° weitergezogen.

Die niedrigsten Temperaturen von 0° bzw. —16° bis —4° erzielte ich in Thermosflaschen, die zu etwa 2/3 mit Eis bzw. einem Eis-Kochsalz-Gemisch gefüllt waren. Die Kokons lagen in einem Reagenzglas, das in seinem unteren Teil von Eis umgeben war.

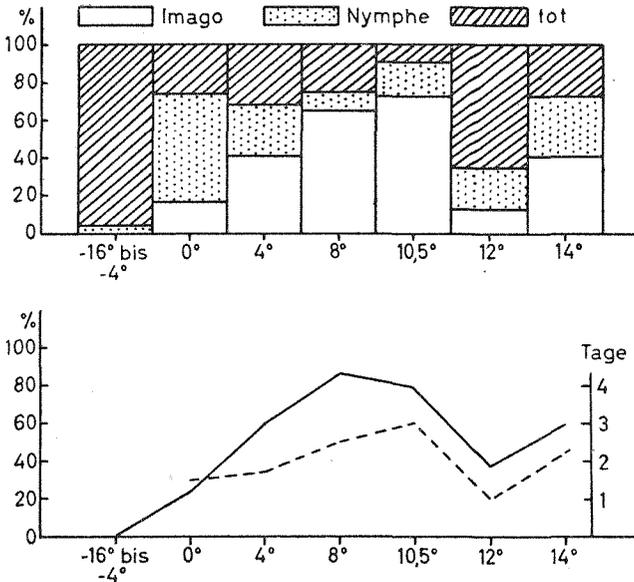


Fig. 3. Abhängigkeit der Weiterentwicklung von *Pr. abietina* von der Temperatur, der die Pronymphen III in ihren ersten 30 Tagen ausgesetzt waren. (Erklärung im Text)

Ein Thermometer steckte in einer Bohrung des Korkens der Thermosflasche und ragte in das Reagenzglas hinein. Es ermöglichte die tägliche Kontrolle der Temperatur. Da von Zeit zu Zeit der Korken geöffnet wurde, dürfte an Sauerstoff kein Mangel gewesen sein. In der Kältemischung verdünnte das Schmelzwasser die Salzlösung immer mehr, so daß von Zeit zu Zeit Salz oder Eis nachgefüllt werden mußte. Es war daher nicht möglich, die Temperatur unter diesen Bedingungen konstant zu erhalten. Sie schwankte zwischen —16° und —4°. Die Kokons wurden Ende Januar aufgeschnitten, als nicht mehr zu erwarten war, daß noch Wespen schlüpften.

Abb. 3 zeigt das Ergebnis dieses Versuches.

Auf den Säulen im oberen Teil der Abbildung sind die Prozentsätze der Tiere abgetragen, die in den verschiedenen Gruppen bei Abbruch des Versuches

1) In den Temperaturstufen 0° und 7—9° befanden sich die Kokons in Thermosflaschen (s. a. Abschnitt III). Hier gelang es die Temperaturen einigermaßen konstant zu halten.

- a) sich zur Imago weiter entwickelt hatten,
- b) auf dem Stadium der Pronymphe stehen geblieben waren,
- c) eingegangen waren.

Da in den meisten Gruppen einige Kokons parasitiert waren und bei der Auswertung deshalb nicht berücksichtigt wurden, beträgt n jeweils nur 22—25.

Im unteren Teil der Abb. 3 stellt die ausgezogene Kurve den Prozentsatz der schlüpfenden Imagines unter den überlebenden Tieren (also ohne Berücksichtigung der Abgänge) dar, die gestrichelte Kurve die mittlere Lebensdauer der Wespen nach dem Schlüpfen.

Die Abbildung läßt erkennen, daß nach einer Abkühlung auf 8° bzw. 10,5° ein Maximum an Pronymphen sich anschließend zu Imagines weiter entwickeln konnte. Je mehr die Temperaturen von diesen Werten abwichen, desto weniger günstig schienen sie zu sein: sowohl nach der kalten als auch nach der warmen Seite zu nahmen

- a) der Anteil der im Pronymphenstadium verharrenden Tiere und
- b) die Sterblichkeit zu.

Die abweichenden Werte bei 12° stellen wohl „Ausreißer“ dar, deren Ursachen ich mir vorläufig nicht erklären kann.

In der Thermosflasche mit der Kältemischung ging die Hauptmasse der Tiere ein.

Wahrscheinlich waren die Nymphen weniger durch die tiefe Temperatur an sich als durch den plötzlichen Übergang von +14° auf -16° stark geschädigt worden. Es liegt kein Anhalt dafür vor, daß im Freiland, wo sich die Nymphen allmählich an niedrige Temperaturen gewöhnen können, Blattwespenpopulationen infolge von strengen Winterfrösten (etwa im Januar 1954, im Februar 1955 und im Februar 1956) entscheidende Verluste erlitten hätten.

Gleiche Einwirkungsdauer¹⁾ vorausgesetzt, schaffen also Temperaturen von 8—11° optimale Voraussetzungen dafür, daß die Pr. III anschließend ihre Weiterentwicklung aufnehmen kann. Dieser Bereich von 8—11° deckt sich weitgehend mit dem Optimum für die Entwicklung der Eonymphe und der Pr. I und II.

Die Temperaturen, denen *abietina* als frühe Pr. III ausgesetzt war, wirkten sich im Versuch auch noch auf die Lebensdauer der geschlüpften Imagines aus. In den mittleren Gruppen (8° bzw. 10,5°) schlüpfen nicht nur die meisten Imagines; vielmehr lebten diese auch am längsten (gestrichelte Kurve in Fig. 3 unten).

Bereits früher hatte es sich in Aufzuchtversuchen gezeigt, daß *abietina*-Imagines um so länger lebten, je später im Jahr die Pronymphen bei hohen Temperaturen „ge-

¹⁾ Es war vorgesehen, die Versuche im Jahr 1959 zu wiederholen und dabei die Entwicklungsdauer der niedrigen Temperaturen zu variieren. Der Ausfall des Thermostaten vereitelte dies leider. Es ist aber zu erwarten, daß sich grundsätzlich der gleiche Befund ergeben hätte.

trieben“ worden waren. War dies zu einem sehr frühen Termin der Fall gewesen, so entwickelten sich die Tiere zwar vielfach noch zu Imagines, gingen aber noch vor dem Schlüpfen ein. Dies zeigt die folgende Tabelle:

Imaginal-Mortalität vor dem Schlüpfen und mittlere Lebensdauer nach dem Schlüpfen von *abietina*-Individuen, die zu verschiedenen Terminen aus dem Freiland ins Laboratorium geholt und dann bei Zimmertemperaturen weiter gezogen worden waren (in Klammern n)

Termin	Imaginalmortalität vor dem Schlüpfen %	Lebensdauer nach dem Schlüpfen in Tagen	
		Männchen	Weibchen
3.—18. 11. 55	70 (23)	2 (2)	2,7 (3)
3. 12. 55	61 (119)	2 (11)	3,3 (16)
15. 12. 55	29 (66)	2,5 (32)	4,6 (47)
30. 1. 56	16 (275)	2,7 (72)	4,5 (85)
März/April 54	nicht notiert		6,5 (221)
Mai 56 als Imagines im Freiland unter Schlüpfrahmen erbeutet		5,2 (5)	10,4 (44)

Da die in der Tabelle aufgeführten Tiere nicht in allen Reihen derselben Population entstammten, sind die Daten nicht streng miteinander vergleichbar. Die oben erwähnte Grundtendenz ist jedoch unverkennbar.

Diese Erscheinung läßt sich vielleicht auf folgende Weise interpretieren: Der Zeitpunkt, von dem an sich die Nymphen bei höheren Temperaturen weiter entwickeln können, ist nicht eindeutig festgelegt. Die Tiere können in einem gewissen Maße schon vorzeitig durch höhere Temperaturen zur Weiterentwicklung veranlaßt werden. Sie nehmen dann jedoch Schaden. Ihre Lebensdauer ist verkürzt, vielfach gehen sie schon vor dem Schlüpfen ein.

III. Die Frühjahrsentwicklung

Am 7. 2. 1955 wurden Kokons aus Cloppenburg, die bis zu diesem Zeitpunkt im Freien aufbewahrt worden waren, in Gruppen zu 100—140 Exemplaren auf die Fächer des Brückenthermostaten verteilt und aufgezogen. Ich notierte die Zeitdauer vom Versuchsbeginn bis zum Schlüpfen der Imagines in ihrer Abhängigkeit von der Zuchttemperatur. Nur aus dem kleineren Teil der Kokons schlüpfen Blattwespen, die übrigen wurden entweder vorzeitig zur Ermittlung des Entwicklungszustandes der Nymphen geöffnet oder verpilzten oder entließen Parasiten. Darum wurde am 30. 1. 1956 der Versuch mit Material aus Wolfenbüttel (120 Kokons je Gruppe) wiederholt. Die Zuchttemperaturen in dieser Versuchsreihe waren wenigstens in einigen Gruppen anders als im Vorjahr. Die Schlüpfdaten fügten sich jedoch so gut in die Ergebnisse der Versuche von 1955 ein, daß beide Versuchsreihen gemeinsam ausgewertet werden konnten.

Nymphen, die erst später im Jahr (am 8. 3. 55) aus dem Freiland in den Brückenthermostaten gebracht worden waren, konnten dagegen in der folgenden Abbildung nicht berücksichtigt werden, denn sie brauchten von diesem Tage an gerechnet merklich kürzere Zeit zu ihrer Entwicklung. Offensichtlich hatte im Freiland die Frühjahrsentwicklung vor Versuchsbeginn schon einige Zeit eingesetzt.

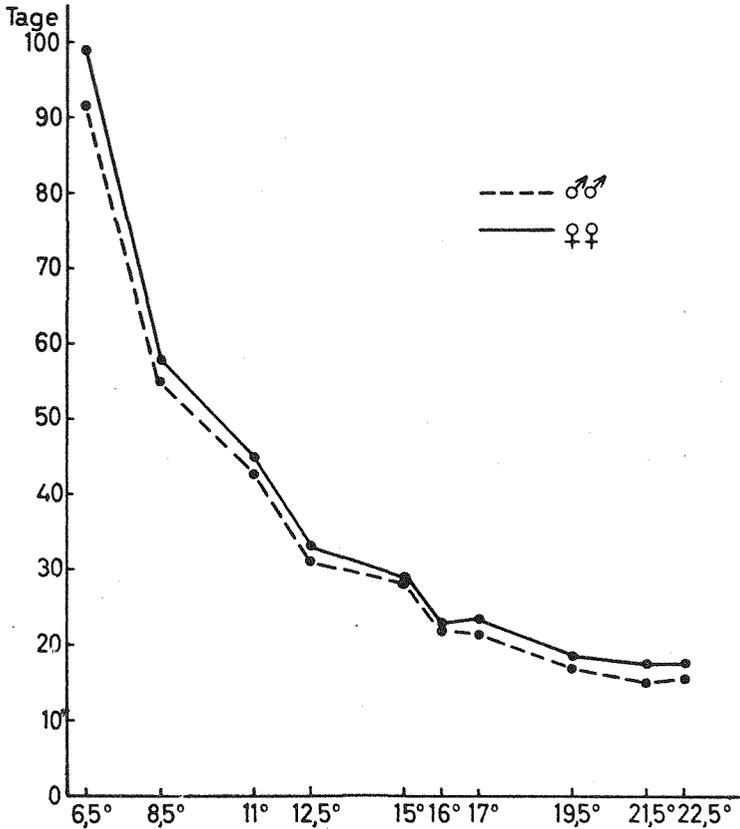


Fig. 4. Temperatur-Entwicklungsrelation von *Pr. abietina* während der Frühjahrsentwicklung.

Ordinate: Zeitdauer bis zum Schlüpfen der Imagines
Abszisse: Zuchttemperatur

Das Versuchsergebnis ist in Fig. 4 wiedergegeben. Jeder Punkt der Kurven repräsentiert einen Mittelwert der Schlüpfdaten von 5 bis 30 Individuen. Es läßt sich folgendes erkennen:

- Das Entwicklungsoptimum liegt etwas über 20°.
- Die Kurven nähern sich im linken Teil der Abbildung asymptotisch einem Grenzwert, der etwas unterhalb der niedrigsten Zuchttemperatur von 6,5° zu suchen ist.

c) Die Kurven für Männchen und Weibchen laufen einander parallel; Optimum und Grenzwerte sind für beide Geschlechter also gleich, nur brauchen die Weibchen bei Temperaturen über $8,5^{\circ}$ im Mittel 1—3 Tage mehr zu ihrer Entwicklung als die Männchen. Dies deckt sich mit der Erfahrung, daß *Pr. abietina* im Freiland protandrisch ist.

Zu a) Der Ausdruck „Optimum“ soll sich nur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit beziehen. Hinsichtlich der Nymphen-Sterblichkeit ließen sich unterhalb von $22,5^{\circ}$ keine statistisch zu sichernden Unterschiede feststellen — zum mindesten keine solchen, die sich auf Temperatureinflüsse zurückführen ließen¹⁾. Die Mortalität lag in den einzelnen Gruppen zwischen 20 und 60%. Bei Temperaturen über $22,5^{\circ}$ stieg sie indessen sprunghaft an. Von 100 Kokons, die bei 25° gehalten wurden, entließ lediglich einer ein Männchen, und noch höhere Dauer-Temperaturen wurden von keinem Tier ertragen. Das Optimum für die Entwicklungsgeschwindigkeit liegt also dicht an der oberen Wärmegrenze des Vitalitätsbereiches.

Zu b) Unter Anwendung der Wärmesummenformel — $T x(t - t_0) = K$ — (BLUNCK 1923) — ließ sich für beide Geschlechter ein Entwicklungsnullpunkt von $3,7^{\circ}\text{C}$ errechnen; die Konstante K betrug bei den Männchen im Mittel 287, bei den Weibchen 301.

Für die Berechnung wurden nur die Ergebnisse der Zuchten unterhalb von 20° herangezogen, da ja bekanntlich die genannte Formel in der Nähe der Wärmegrenze keine Gültigkeit mehr besitzt.

Die genannten Werte sind jedoch auf Grund zweier Fehlerquellen sehr unsicher. Einesteils streuten die Schlüpftermine beträchtlich (bei der Zuchttemperatur von $6,5^{\circ}$ vergingen sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen ca. 30 Tage vom Schlüpfen der ersten bis zum Schlüpfen der letzten Wespe; in den übrigen Gruppen war diese Zeitspanne geringer). Zum anderen hatte die Temperatur in den einzelnen Zuchträumen geschwankt (im kältesten Fach zwischen den Extremwerten von $4,5^{\circ}$ und 8°). Aus diesem Grunde konnte die Berechnung nur Anhaltswerte liefern. Immerhin kann wenigstens näherungsweise angenommen werden, daß der Nullpunkt für die Frühjahrsentwicklung zwischen 3 und 5° liegt.

Aus dem Versuchsergebnis geht hervor, daß in diesem letzten Abschnitt der Metamorphose eine ganz normale Temperatur-Entwicklungs-Relation besteht, wie sie auch von anderen Insekten her bekannt ist. Ihren Verlauf für die Eier und Afterraupen von *Pr. abietina* ermittelte bereits THALENHORST. Diese Stadien reagieren im Prinzip auf verschiedene Temperaturen in der gleichen Art und Weise wie die Nymphen nach Aufhören der Winterkälte, nur haben sie etwas andere Ansprüche: Entwicklungs-Nullpunkt, Optimum und obere Vitalitätsgrenze liegen bei ihnen 4 — 5° höher (THALENHORST 1955).

¹⁾ Die Cloppenburger Herkünfte hatten größere Verluste als die Wolfenbütteler.

Auf Grund der Untersuchungen von Stichproben (nur in den Temperaturstufen 8,5°; 12,5°; 16° und 19,5° durchgeführt) konnte der Verlauf der Metamorphose zur Imago zeitlich näherungsweise verfolgt werden. Die ersten Puppen wurden gefunden, wenn die Zeit bis zum Schlüpfen der Wespen zu jeweils ca. 60% verstrichen war. Der Rest, je nach Zuchttemperatur 5—22 Tage, umfaßte nicht nur das Puppenstadium, sondern auch einen Teil des Imaginalstadiums: In den Temperaturstufen 12,5° bis 19,5° wurden 2—4 Tage vor dem ersten Schlüpfen bereits fertig entwickelte Imagines in den Kokons gefunden. Offenbar bleibt *abietina* nach Ende der Metamorphose noch einige Zeit im Kokon, ehe sie ihn verläßt. Dies steht im Einklang mit den Freilandbeobachtungen von SCHEDL (1953, S. 26).

Da ein Teil der *abietina*-Kokons parasitiert war, lieferten die Versuche auch Daten über die Dauer der nachwinterlichen Entwicklung einiger *abietina*-Parasiten. Es handelt sich um den Eiparasiten *Ichneutes reunitor* NEES, die Larvenparasiten *Scopiorus flavicauda* (ROM.) und *Eclytus exornatus* (GRAV.)¹⁾ sowie den Hyperparasiten *Mesochorus* sp., die im Versuchsmaterial am häufigsten vertreten waren. Da die Kokons bald nach dem Einspinnen aus Fangtrichtern, in denen sie weitgehend vor Feinden geschützt waren, eingesammelt wurden, kamen Kokonparasiten in ihnen mit einer Ausnahme nicht vor. Das Zahlenmaterial ist auch für die oben genannten Parasitenarten wenig umfangreich. Darüber hinaus streuten die Einzelwerte weit mehr als bei den Blattwespen. Deshalb konnte ich nicht zu sicheren Mittelwerten gelangen.

Immerhin ergab sich folgendes:

- a) Alle vier Arten entwickelten sich innerhalb des gesamten Temperaturbereiches von 6,5°—22,5°. Ein *Ichneutes* und ein *Scopiorus* schlüpften auch noch bei 25°. Höhere Temperaturen wurden von keinem Parasiten ertragen.
- b) Schlüpffolge: Als erste Parasiten erschienen *Ichneutes reunitor* und *Mesochorus* sp. ungefähr gleichzeitig mit *abietina*. Einige Individuen schlüpften schon vor den ersten, die Nachzügler dafür erst ein paar Tage nach den letzten Blattwespen. Erheblich später erschienen dagegen die beiden anderen Arten, die, grob gerechnet, ca. 50% mehr Zeit zu ihrer Frühjahrsentwicklung brauchten.

Dieser Befund deckt sich im großen ganzen mit Freilanduntersuchungen in Cloppenburg und Wolfenbüttel. Auf Grund von Schlüpfrahmenfängen wurden 1956 folgende Apparenzen notiert:

	Cloppenburg	Wolfenbüttel
<i>abietina</i> -Männchen	7.—22. 5.	6.—20. 5.
<i>abietina</i> -Weibchen	8.—19. 5.	9.—24. 5.
<i>Ichneutes reunitor</i> NEES	17. 5.	—
<i>Mesochorus</i> sp.	23. 5.	—
<i>Scopiorus flavicauda</i> (ROM.)	26. 5.—20. 6.	24.—27. 5.
<i>Eclytus exornatus</i> (GRAV.)	1.—12. 6.	26. 5.
Kokonparasiten (zum Vergl.)		
<i>Microcryptus galactinus</i> (GRAV.)	9.—18. 6.	25. 5.—1. 6.
<i>Stylocryptus erythrogaster</i> (GRAV.)	18.—27. 6.	—

1) Alle Parasiten von *Pr. abietina*, auch diejenigen, die das Ei oder die Afterraupen belegen, schlüpfen erst aus dem Kokon.

stadiums III. In dieser Phase ist eine Entwicklung nur innerhalb eines Temperaturbereichs von etwa 0—18° möglich. Das Optimum liegt ungefähr in der Mitte — vermutlich zwischen 7 und 11°. Temperaturen über 18° schädigen die Nymphe zwar nicht, sie hemmen aber die Weiterentwicklung.

- b) Die zweite Phase umfaßt die Metamorphose von der Pronymphe III ab bis zur Imago. In ihr reagiert *Pr. abietina* völlig „normal“ auf die Temperatur: Das Optimum ist innerhalb des günstigsten Bereichs (5 bis 22,5°) weit nach oben verschoben und liegt dicht unterhalb der oberen

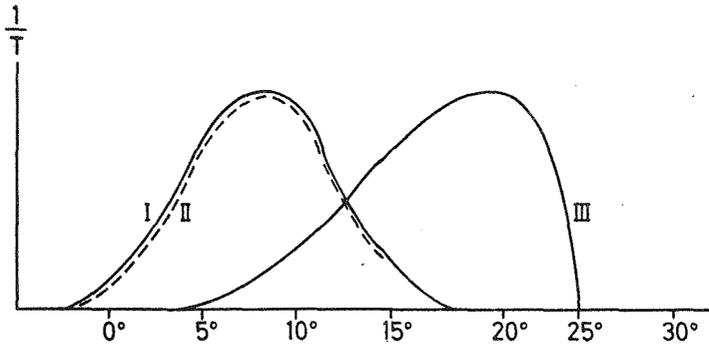


Fig. 5. Schematischer Überblick über die „günstigen“ Temperaturbereiche in den verschiedenen Entwicklungsabschnitten von *Pr. abietina*.

I = Eonymphe und Pronymphe I und II

II = Frühe Pronymphe III

III = Späte Pronymphe III und Puppe

Ordinate: Entwicklungsgeschwindigkeit

Abszisse: Temperatur. (Erklärung im Text)

Vitalitätsgrenze; höhere Temperaturen sind bei längerer Einwirkung letal.

Die Phasen a) und b) lassen sich morphologisch nicht gegeneinander abgrenzen.

Von diesen beiden Phasen verdient die erste besondere Beachtung. *Pr. abietina* hat in dieser Phase im Hinblick auf die Temperatur die gleichen Ansprüche und die gleiche Reaktionsweise wie diapausierende Insekten. Nach ANDREWARTHA (1952) und LEES (1955) sind niedrige Temperaturen der wichtigste — wenn auch nicht der einzige — Umweltfaktor, der zur Beendigung der Diapause führt. WILLIAMS (1956) hält sogar den Umstand, daß in diesem Stadium niedrige Temperaturen die Voraussetzung für die Weiterentwicklung schaffen, für ein Kennzeichen der Diapause (S. 201: „... the potentiation of development by low temperature is a distinguishing feature of diapause...“).

Der wirksame Temperaturbereich braucht dabei nicht einmal besonders niedrig zu sein. LEES (1955) führt zahlreiche Beispiele an, in denen er bis

15° oder noch höher hinaufreichte. Bei *Platysamia cecropia* (Lepidopt.) erstreckte er sich von 2,5—20° (DANILJEWSKI 1949 — zitiert nach LEES 1955). So können sich u. U. die „günstigen“ Temperaturbereiche von Diapause- und Nichtdiapause-Stadien teilweise decken (*Philosamia cynthia* — DANILJEWSKI 1949). Also auch in diesem Punkt besteht eine formale Übereinstimmung mit der Reaktionsweise der *abietina*-Nymphen (s. Abschnitt C V).

Während aber sonst in der Diapause die morphologische Entwicklung völlig oder beinahe zum Stillstand kommt¹⁾, gehen bei *Pr. abietina* wenigstens in einem Teilabschnitte der Phase a) — während der Stadien Pr. I und Pr. II — sehr deutliche morphologische Veränderungen vor, die überdies im Temperatur-Optimum ziemlich schnell ablaufen (s. Abb. 2). Vorher — im Eonymphenstadium — und nachher — im frühen Pronymphenstadium III — sind zwar solche äußerlich erkennbaren Entwicklungsvorgänge nicht zu beobachten; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß in diesen Stadien dennoch sichtbare innere Entwicklungsvorgänge stattfinden.

Es liegt also bei *Pr. abietina* eine Reaktionsweise vor, wie sie meines Wissens von anderen Insekten her noch nicht bekannt ist.

Nun stocken allerdings auch während der Diapause durchaus nicht alle Entwicklungsvorgänge. ANDREWARTHA (1952) unterscheidet zwischen einer morphologischen Entwicklung — „Morphogenesis“ — und physiologischen Vorgängen, die er „Physiogenesis“ nennt. Während die Morphogenesis während der Diapause weitgehend unterbrochen ist, muß die Physiogenesis in dieser Zeit die Voraussetzungen für die Wiederaufnahme der Morphogenesis schaffen. Die Vorgänge, die sich dabei abspielen, nennt ANDREWARTHA „diapause development“. — HIGHNAM (1958) stellte fest, daß die *Corpora allata* bei *Mimas tiliae* (Lepidopt.) gerade während der Puppen-Diapause sezernieren und nach Abschluß der Kälte-Periode, welche die Diapause zu Ende führt, inaktiv werden. — Eine so deutliche Morphogenese, wie ich sie an den Nymphen von *Pr. abietina* feststellen konnte, ist jedoch von diapausierenden Insekten nicht bekannt.

Ich möchte daher die Frage offen lassen, ob es sich bei der Phase a) der Nymphenentwicklung von *Pr. abietina* um eine echte Diapause handelt oder nicht. Es wäre Aufgabe des Physiologen, die Entscheidung hierüber zu fällen.

Die finale Seite des Problems ist leichter zu deuten als die kausale. In ökologischer Hinsicht stellt die Erniedrigung des Temperatur-Optimums in den ersten Nymphenstadien einen Mechanismus dar, durch den *Pr. abietina* in ihrer Phänologie mit ihrer Wirtspflanze, der Fichte, koordiniert wird. Er verhindert, daß die Entwicklung bei besonders warmer Witterung im Spätsommer und Herbst so gefördert wird, daß die Wespen vorzeitig — etwa noch im Spätherbst oder im folgenden Jahr vor dem Austreiben der Fichten — schlüpfen. Hohe Temperaturen fördern in dieser Zeit die

¹⁾ ANDREWARTHA (1952) definiert: „Diapause is defined as a stage in the development of certain animals during which morphological growth and development is suspended or greatly retarded.“

Nymphenentwicklung nicht, sondern hemmen sie. Erst im Frühjahr, wenn die Winterkälte vorbei ist, kehren sich die Verhältnisse um: jetzt fördern hohe Temperaturen die Entwicklung.

Zusammenfassung

1) In der Entwicklung von *Pristiphora abietina* (CHRIST) im Kokon lassen sich zwei Phasen unterscheiden, in denen die Reaktion auf den Umweltfaktor „Temperatur“ sehr unterschiedlich ist. Die erste Phase umfaßt das Eonymphenstadium sowie einen Teil des Pronymphenstadiums bis einige Zeit über den Abschluß der Pigmentwanderung hinaus. Die zweite Phase umfaßt den Rest des Pronymphenstadiums und das Puppenstadium.

2) In der ersten Phase liegt das Temperatur-Optimum zwischen 7 und 11°. In diesem Bereich vollziehen sich sowohl der Übergang von der Eonymphe zur Pronymphe als auch die Pigmentwanderung am schnellsten. Temperaturen über 18° hemmen die Entwicklung weitgehend, ohne dabei die Tiere zu schädigen.

3) Pronymphen, die nach Abschluß der Pigmentwanderung der optimalen Temperatur (7—11°) 30 Tage lang ausgesetzt gewesen waren, entwickelten sich anschließend bei höheren Temperaturen zum weitaus größten Teil weiter zu Imagines. War die Temperatur während dieser 30 Tage von dem genannten Optimum abgewichen, so stieg der Anteil der Tiere an, die im Pronymphenstadium verharreten oder eingingen. Die wenigen schlüpfenden Imagines lebten nur kürzere Zeit.

4) In der zweiten Phase lag eine „normale“ Temperatur-Entwicklungs-Relation vor: Innerhalb des günstigen Temperaturbereichs (Entwicklungsnullpunkt zwischen 3 und 5°; obere Entwicklungs- sowie Vitalitätsgrenze zwischen 22,5 und 25°) war das Optimum weit in Richtung der Wärmegrenze verschoben und lag bei ca. 20—21°.

5) In beiden Phasen überschneiden sich die Temperaturbereiche, in denen eine Entwicklung noch möglich ist. In der Überschneidungszone können *abietina*-Nymphen auch bei konstanten Temperaturen ihre Metamorphose beenden. Aus Kokons, die ab 15. Juli bei 10,5 bzw. 14° gehalten wurden, schlüpfen im Februar Imagines.

6) Es wird diskutiert, ob es sich bei der ersten Phase der Nymphenentwicklung um eine echte Diapause handelt. *Pr. abietina* hat hier die gleichen Temperatursprüche wie diapausierende Insekten; andererseits kommt die morphologische Entwicklung nicht, wie es bei einer Diapause der Fall sein sollte, zum Stillstand.

7) Die Erniedrigung des Temperatur-Optimums in der ersten Phase hat ökologisch offenbar den Sinn, *Pr. abietina* in ihrer Phänologie mit ihrer Wirtspflanze zu koordinieren.

Summary

In the course of development of *Pristiphora abietina* (CHRIST) in the cocoon there are recognisable two phases with different reaction to environmental temperatures. The temperature optimum of the first phase is about 7—10° C, that of the second one 20—21° C. The author discusses the question whether the first phase of nymphal development could be regarded as a case of true diapause, the species in question claiming the same temperature like diapausing insects use to do, but the morphological development, however, does not stop during this time. The ecological purpose of the low optimum of temperature during the first phase is probably the coordination of the phenology of *Pr. abietina* with its host plant.

Резюме

В развитии *Pristiphora abietina* (CHRIST) в коконе различают две фазы с различной реакцией на температуру внешней среды. Температурный оптимум первой фазы — около 7—10° C, а второй фазы — около 20—21° C. Обсуждается вопрос, можно ли считать первую фазу развития нимфы подлинной

диapaузой, так как исследуемый вид предъявлял такие же требования к температуре, как диapaузирующие насекомые, в то время как морфологическое развитие в этот период не приостанавливается. Экологический смысл низкого температурного оптимума во время первой фазы, очевидно, состоит в координации фенологии *Pr. abietina* с растением-хозяином.

Literatur

- ANDREWARTHA, H. G., Diapause in eggs of *Austroicetes cruciata* SAUSS. with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. Bull. ent. Res., **34**, 1—17, 1943.
- , Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Reviews, **27**, 50—107, 1952.
- BLUNCK, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* vom Ei bis zur Imago. II. Teil. Ztschr. wiss. Zool., **121**, 173—391, 1923.
- DANILJEWSKI, A. S., Die Abhängigkeit der geographischen Verbreitung von Insekten von den ökologischen Besonderheiten ihres Lebenszyklus (russ.), Ent. Obozr., **30**, 194, 1949.
- ELIESCU, G., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Anatomie und Biologie von *Lophyrus pini* L. II. Teil. Ztschr. angew. Ent., **19**, 188—206, 1932.
- ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. **5**, 70, Berlin, 1942.
- HIGHNAM, K. C., Activity of the corpora allata during pupal diapause in *Mimas tiliae* (Lepidoptera). Quart. Journ. Microsc. Sci., **99**, 171—180, 1958.
- LEES, A. D., The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge 1955.
- NÄGELI, W., Die Kleine Fichtenblattwespe. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw., **19**, 211—381, 1936.
- OHNESORGE, B., 1957: Untersuchungen über die Populationsdynamik der Kleinen Fichtenblattwespe *Pristiphora abietina* (CHRIST). I. Teil. Ztschr. angew. Ent., **40**, 443—493, 1957.
- , Das Austreiben der Fichten und ihr Befall durch die Kleine Fichtenblattwespe. Forstwiss. Centralbl., **77**, 335—347, 1958.
- PREBBLE, M. L., The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* (HARTIG) Canad. Journ. of Res., **19**, 295—454, 1941.
- SCHEDL, K., Die Kleine Fichtenblattwespe. Forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn, 1953.
- THALENHORST, W., Zur Kenntnis der Temperatur-Entwicklungs-Relation der Kleinen Fichtenblattwespe. Nachrbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. Braunschweig, **7**, 199—201, 1955.
- WILLIAMS, C. M., Physiology of insect diapause. X. An endocrine mechanism for the influence of temperature on the diapause pupa of the Cecropia silkworm. Biol. Bull., **110**, S. 201—218, 1956.