Untersuchungen zum Lebenszyklus der Frostspanner Cheimatobia (Operophtera) brumata L. und Hibernia defoliaria Cl.

Autor(en): **Reiff, M.**

Objekttyp: **Article**

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

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

Heft 2

PDF erstellt am: **01.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401179

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

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

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXVI Heft 2 20. Juni 1953

Untersuchungen zum Lebenszyklus der Frostspanner Cheimatobia (Operophthera) brumata L. und Hibernia defoliaria Cl.

von

M. REIFF

Forschungslaboratorien der J. R. Geigy A.G., Basel

I. Problemstellung

Der Lebenszyklus der Frostspanner ist in den Klimaverhältnissen West- und Mitteleuropas charakterisiert durch das kurzdauernde Falterleben im November, die Überwinterung der Eier vom Dezember bis April, die Raupenzeit im April/Mai und das langdauernde Puppenstadium vom Juni bis November. Diese ausgeprägte Rhythmik in der Dauer der Lebensstadien im Verlaufe eines Jahres ist auch in anderen Klimazonen vorhanden, jedoch sind die Zeitspannen der langdauernden Stadien verändert. In Höhenlagen oder nördlichen Gegenden erscheinen die Falter im Herbst früher, die Puppenzeit dauert entsprechend kürzere Zeit und das Eistadium bedeutend länger ; südlich der Alpen ist die Situation gerade umgekehrt (4, 6, 12, 13, 14, 22). Es ist bekannt, dass die Frostspanner infolge ihrer Arealtreue, bedingt durch die Flugunfähigkeit der weiblichen Falter, zur Bildung von Lokalrassen neigen (15, 16, 19).

Die vorliegende Arbeit befasst sich nun mit *Untersuchungen zur Frage der Kausalzusammenhänge zwischen Jahreszeitenwechsel und Lebensstadienrhythmus, dem Wechselspiel von exogen bestimmbaren und endogen bedingten Phasen des Lebensablaufes der Frostspanner.* Die Versuche wurden als Weiterführung unserer Grundlagenforschung für Bekämpfungsfragen bei Obstbaumschädlingen in den Jahren 1947—1952 durchgeführt. Herrn Dr. R. WIESMANN verdanke ich die Einführung in diesen Gedankenkreis, sowie manche praktische Hinweise und mündliche Mitteilungen (21).

Die meisten Freilandbeobachtungen an Frostspannerpopulationen wurden in der Umgebung von Basel, im Gebiet von Aesch-Pfeffingen

durchgeführt. In dieser Region tritt besonders *Cheimatobia brumata* (kleiner Frostspanner) an Kirschbäumen häufig auf, in bedeutend geringerer Anzahl ist auch *Hibernia defoliaria* (grosser Frostspanner) vertreten. Da die beiden Geometridenarten im ökologischen Verhalten ziemlich identisch sind, wird nachfolgend meistens gesamthaft von Frostspannern gesprochen.

II. Methodische Grundlagen

1. *Neue Methode zum Fang von Weibchen und zur Sammlung von Eiern im Freien*

Zum Fang von umfangreichem Freilandmaterial für grössere Zuchten hat mir eine neu entwickelte Einrichtung, die sich auf die Abwandlung des Leimringes in einen *Gleitgürtel* bezieht, äusserst günstige Resultate geliefert. Nach einem altbekannten Bekämpfungsverfahren (7, 23) können die flugunfähigen Frostspannerweibchen beim Aufklettern am Baumstamm abgefangen werden, indem man einen Leimring anbringt, auf dem die Tiere kleben bleiben und zugrunde gehen. Bei meiner Sammelmethode wird um die Stämme der Wirtsbäume in 1—1½ m Höhe ein 10—15 cm breiter Streifen aus grobmaschigem Baumwollgewebe, Leinen oder mehrfach gelegter Rebgaze angebunden. Am oberen Rand dieses Stoffbandes wird anschliessend ein ca. 15 cm breiter Streifen einer gut biegsamen Aluminiumfolie angebracht. Die obere Kante der Folie wird stellenweise 1—2 cm tief eingeschnitten und sodann nach aussen umgebogen (Abb. 1).

Klettern nun die frisch aus den Puppenhüllen im Boden ausgeschlüpften Weibchen am Baumstamm empor, so gleiten sie auf der Metallfläche ab, oder sie können auf alle Fälle die umgeklappte obere Kante nicht übersteigen. Sie verbleiben meistens auf dem Stoffstreifen, werden dort begattet und legen Eier ab. Man kann auch in der Fangzone kleinere, vom Stamm abstehende Kirschäste anbinden, die sich ebenfalls für die massierte Eiablage eignen. Die Vorteile der neuen Fangmethode sind somit zweifacher Art : Das Einsammeln von völlig gesunden Weibchen und das Gewinnen einer grossen Anzahl Eier an begrenzten Ablagestellen. Die Methode eignet sich auch sehr gut für die Registrierung der Schlüpfdaten der weiblichen Falter.

2. *Zuchtbedingungen der diversen Entwicklungsstadien*

Falter : Begattete Weibchen wurden in grossen Einmachgläsern aufbewahrt, wobei für die Eiablage entlaubte Apfel- oder Kirschenästchen dienten. Exemplare aus Laborzuchten wurden für die Begattung in grösseren Flugkäfigen gehalten, indem ein mit Gaze bespanntes Eisenstabgerüst über Topfpflanzen gestellt wurde. Die Imagines ertragen auch höhere Temperaturen, als sie normalerweise im November typisch sind, doch musste in diesen Fällen für genügende Luftzirkulation und Abhaltung von Sonnenstrahlen gesorgt werden.

Eier: Die in kleinen Häufchen am Stoffstreifen des Gleitgürtels oder an Aststücken abgelegten Eier wurden portionenweise in Glasschalen oder Bechergläser mit Gazebedeckung gebracht. 75—90 % relative Luftfeuchtigkeit war für beide Spannerarten bei Temperaturen von 20—25° C günstig. Gute Ventilation der Gefässe reduzierte die Absterberate der Eier auf wenige Prozent.

Raupen: Frisch ausgeschlüpfte Raupen wurden mit einer feinen Vogelflaumfeder auf das Futter gesetzt, wobei sich am besten aufspringende Kirschenknospen, weniger gut Apfelknospen eigneten. Auch das Übertragen von Eiern mit schlüpfreifen Raupen auf den Futterzweig war sehr vorteilhaft. Grösseren Raupen wurden vollentwickelte Blätter von Kirsche und Apfel vorgesetzt.

Puppen: Bei den verpuppungsreifen Raupen wurden die Futterzweige in Erde und Sand gesteckt, damit die Raupen in den Boden kriechen konnten. 2—3 Wochen später wurden die Puppen ausgelesen und in einen Tontopf mit Erde-Torf-Holzkohle-Mischung (3 : 2 : 1) umgesetzt. Täglich bebrauste man die Erdoberfläche und die Topfaussenseite mit Wasser. Meistens wurde 20° C als Aufbewahrungstemperatur gewählt und gegen Ende der Puppenzeit auf 10° C umgestellt.

Pflege der Raupen bei kontinuierlichen Zuchten: Ausserhalb der Frühjahrssaison ist es schwierig, für Jungraupen das entsprechende Futter zu beschaffen. Oft wurden junge Topfpflanzen von Apfel, Zwetschge und Quitte verwendet. Bei abgeschnittenen Zweigen wurden ein kräftiger Austrieb und eine gute Blattentwicklung durch Einstellen in Nährlösung gefördert.

Als Zuchtgefässe dienten Plexiglaszylinder von 20—25 cm Durchmesser (Abb. 1). Diese Zylinder wurden oben mit Gaze bedeckt, unten auf Karton oder Drahtnetze geklebt und auf einem Stativring in gewünschter Höhe aufgestellt, damit durch den Gefässboden Aststücke oder Topfpflanzen gesteckt werden konnten. Die saison-

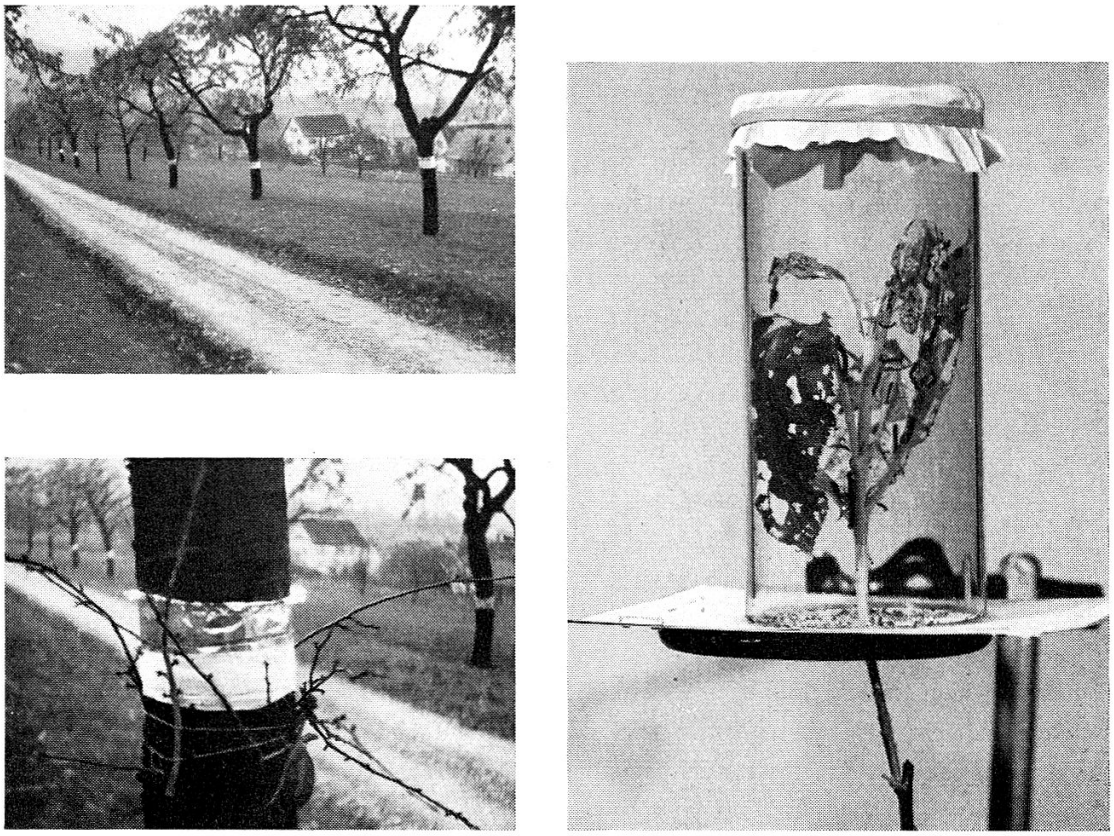

Abb. 1. — Bilder links: Gleitringe an Kirschbäumen. — Bild rechts: Aufnahme einer Raupenzucht am 15.11.1948.

unabhängige Raupenzucht erforderte eine sorgfältige Pflege. Jungraupen blieben besser am Futter, wenn die Zuchtgefässe dunkel gestellt wurden. Jede Woche wurden die Raupen auf neues Futter übergesetzt. Raupen mittleren Alters bis vor der Verpuppung erhielten täglich während 2—3 Stunden eine Infrarotbestrahlung. Schwaches Einblasen von Druckluft ergab zusammen mit der Transpiration der Pflanzen optimale Feuchtigkeitsverhältnisse, wenn die Zuchten bei 20—24° C gehalten wurden.

III. Versuche mit Frostspannereiern

1. Eihüllenbildung

Schon beim Ausschlüpfen aus der Puppenhülle sind beim Frostspannerweibchen die meisten Eier ausgebildet. Im Gesamten sind 8 Ovarialschläuche vorhanden, wobei rechts und links je 4 gemeinsam in den kurzen paarigen Oviduct einmünden (SPEYER 18). Nach Zählungen an frisch geschlüpften Weibchen enthält jede Ovariole 20—30 reife Eier, so dass die ablegebereite Totalzahl durchschnittlich ca. 200 beträgt.

Einige Detailuntersuchungen wurden über die Bildung der Eihüllen durchgeführt. In den Endfäden der Ovariolen, die den panoistischen Ovartypus aufweisen, sondern sich im Germarium portionenweise 4 Zellen ab. Zunächst sind die Nährzellen viel voluminöser als die Eizelle. Bereits in dieser beginnenden Sekretionsphase bildet sich um die Oocyte eine Schicht von Follikelzellen. Je mehr Dotter gebildet ist, desto vollständiger schliessen sich die Follikelzellen und weisen durch Grösse und starke Färbbarkeit ihrer Kerne auf grosse Aktivität hin. Das Ovariolenepithel ist sehr dünn, es zeigt an keiner Stelle eine auffallende Sekretionsphase, so dass es wahrscheinlich an der Eihüllenbildung unbeteiligt ist. Zudem ist innerhalb der Ovariole eine feine Haut ausgebildet, die die Follikel zusammenhält, bei den reifen Eiern durchreisst und möglicherweise als dünne äussere Lage über dem eigentlichen Chorion verbleibt. Die Vitaluntersuchungen der Ovariolenendfäden haben ferner zum Ergebnis geführt, dass beim Frostspanner das *Follikelepithel* nicht nur für die Bildung des Chorions sekretorisch tätig ist, sondern dass es *vollständig degeneriert und selbst zum Chorion wird.* Die fortschreitende Degeneration der Kerne in den Follikelepithelzellen liess sich feststellen. Restsubstanzen der Zellen nach der Histolyse wurden nicht gefunden, so dass auf späteren Stadien der Eihüllenbildung nur noch die Zellgrenzen des Follikelepithels erkennbar sind. Diese bestimmen das hexagonale Strukturmuster der Chorionoberfläche. Gegen Ende der Histolyse der Follikelzellen tritt eine starke chemische Umwandlung des ehemaligen Plasmamaterials auf, denn das frisch gebildete Chorion lässt sich kaum mehr vital anfärben, wie dies auch für das abgelegte Ei typisch ist.

Beim frisch gebildeten Chorion (Entnahme der Eier aus der Ovariole) ist noch kein Schutz gegen die Austrocknung des Eiinhaltes vorhanden. Das vom Weibchen abgelegte Ei weist dagegen eine derbere, lederartige

Hülle auf und es trocknet nur bei längerer Aufbewahrung in niedriger Luftfeuchtigkeit aus. Allerdings bewirken Temperaturen über 30° C auch bei 90 % relativer Luftfeuchtigkeit ein Zusammenschrumpfen, da vermutlich die Qualität der Eihülle verändert wird, oder eine « waterproof »-Schicht durch Wärme zerstört wird, wie dies Untersuchungen von BEAMENT (1) an anderen Eitypen aufzeigten.

2. *Embryonalentwicklung*

Frisch abgelegte Frostspannereier haben eine blass-grünliche Färbung. Sofort nach der Eiablage im November beginnt in raschem Ablauf die erste Entwicklung, die bis zu einem segmentierten, im Dotter eingesenkten Embryo führt (WIESMANN, 20). Die Farbtönung des Eis schlägt dabei in ein helles Rotbraun um, bedingt durch rote Pigmentkörner in der Serosa. In diesem Stadium tritt sodann ein *Diapausezustand* ein, der normalerweise bis Ende Februar dauert; nachher findet die Differenzierung der Raupe statt.

Die unter natürlichen Verhältnissen sehr lange Dauer der Embryonalentwicklung kann durch Aufbewahrung der Eier in der Wärme stark abgekürzt werden. Als Erster hat SCHNEIDER-ORELLI (12) darüber einige Versuche beschrieben. WIESMANN (20) stellte sodann fest, dass auch in konstanter Wärme ein Diapausezustand durchlaufen wird, dass aber dieser histologisch nachweisbare Entwicklungsstillstand je nach der Temperatur (20°, 15°) nur 2 bis höchstens 3 Wochen dauert. Nach diesem Zeitpunkt geht die Weiterentwicklung rasch vorwärts, sie kann aber durch Kühllagerung der Eier jederzeit wieder abgestoppt werden. Jungraupen schlüpfen nur bei Temperaturen über + 4° C aus (21). Nach GAUMONT (2) wird bei 9 Monate langer Lagerung der Eier bei — 2° bis + 1° C die Entwicklung sehr stark gedrosselt, aber nicht völlig aufgehalten.

2 — 3 Tage vor dem Ausschlüpfen werden in den Eihüllen die letzten Dotterreste von der Eiraupe aufgezehrt. In dieser Zeit erfolgt nochmals ein Farbumschlag am Ei, von rötlich- zu dunkelbraun. Das Chorion ist nun durchsichtig, sodass der Raupenkörper durchschimmert. In der Nähe der Mikropyle beginnt die Raupe durch intensive Benetzung mit Speichel mit dem Durchfressen der Eihüllen. Die ursprüngliche Oeffnung von 3—4 Feldern der Chorionstruktur wird nach allen Richtungen vergrössert, bis die Kopfkapsel durchgeschoben werden kann. Während dem ganzen Schlüpfakt wechseln verschieden lange Frass-, Ruhe und Pressphasen einander ab.

3. *Ökologische Untersuchungen*

Eine experimentelle Abklärung über die Ökologie des Frostspanners stützt sich auf die Grundlagen des vorherigen Abschnittes: *Durch Warm- oder Kaltstellen der Eier kann die Dauer der Embryonalent-*

wicklung gegenüber den Freilandverhältnissen stark abgekürzt oder verlängert werden.

Es war nun wertvoll, in besonderen Versuchen die Frage nach der *Konstanz der Temperatursummen* abzuklären. Im Laufe von 3 Jahren wurden 25 Beobachtungsserien mit je ca. 300 Eiern in verschiedenen Zeitpunkten vom Dezember bis März in konstanter Wärme angesetzt, wobei bis zum jeweiligen Treibbeginn die Eier im Freien aufbewahrt wurden.

Für die Berechnung der Temperatursumme galt folgender Modus:

Die Anzahl Tage vom Treibbeginn bis zum Stichtag, an dem 2/3 der erwarteten Raupen ausgeschlüpft waren, wurde mit der konstant gehaltenen Zuchttemperatur multipliziert. 0° C wurde als Grenze der Entwicklung angenommen.

a) Die Temperatursumme für die Gesamtentwicklung in der Wärme.

Für die folgenden Resultate sind die wenigen Tage nach der Eiablage, in denen die Embryonalentwicklung bis zur Diapause vor sich ging, nicht mitberechnet.

Frostspannereier bei Beginn des Diapausestadiums in konstante Temparatur gebracht, brauchten nun als *Gesamtwärmesumme ca. 500° C.*

Als Einzelwerte in 7 Beobachtungsserien haben wir erhalten:

Freilandeier:

Ch. brumata,	Treibbeginn	12.12.48	in 23° C	total	505° C
» » ,	»	15.12.48	in 23° C	»	495° C
» » ,	»	15.12.48	in 8° C	»	488° C
H. defoliaria,	»	15.12.48	in 23° C	»	490° C

Zuchteier:

H. defoliaria,	Treibbeginn	10.10.48	in 23° C	total	505° C
» ,	»	*28.10.48	in 23° C	»	485° C
» ,	»	* 5.11.48	in 23° C	»	480° C

* Eier vorher 14, resp. 20 Tage im Kühlschrank bei —2° C gelagert.

Aus der obigen Tabelle kann entnommen werden, dass Freilandeier und Zuchteier beider Arten die gleichen Gesamtwärmesummen benötigen. Das Unterkühlen der Eier vor dem Treiben hat keinen Einfluss. Rechnet man noch die Wärmesumme hinzu, die für die ersten Entwicklungsschritte vor der Diapause benötigt wurde und bei Freiland- oder Zuchteiern ca. 100° C ausmacht, so erhält man als *Charakteristikum für die gesamte Eientwicklung der Frostspannerpopulationen des Versuchsgebietes um Basel bei konstanten Treibtemperaturen eine totale Wärmesumme von rund 600° C.* Für die nächsten Berechnungen wird aber nur die Gesamtsumme von 500° C (ohne Anfangsentwicklung) als Basis genommen.

b) Temperatursummen bei späterem Treibbeginn.

Werden die im November abgelegten und im Freien gehaltenen Eier nicht schon im Dezember, sondern erst im Laufe der späteren Monate in die Wärme gebracht, so sinkt die zur Entwicklung der Raupe benötigte Wärmesumme rapid ab. In Abb. 2 (oberer Teil) sind die zu verschiedenen Terminen angesetzten Versuche mit den registrierten Wärmesummen eingetragen (konstante Temperaturen

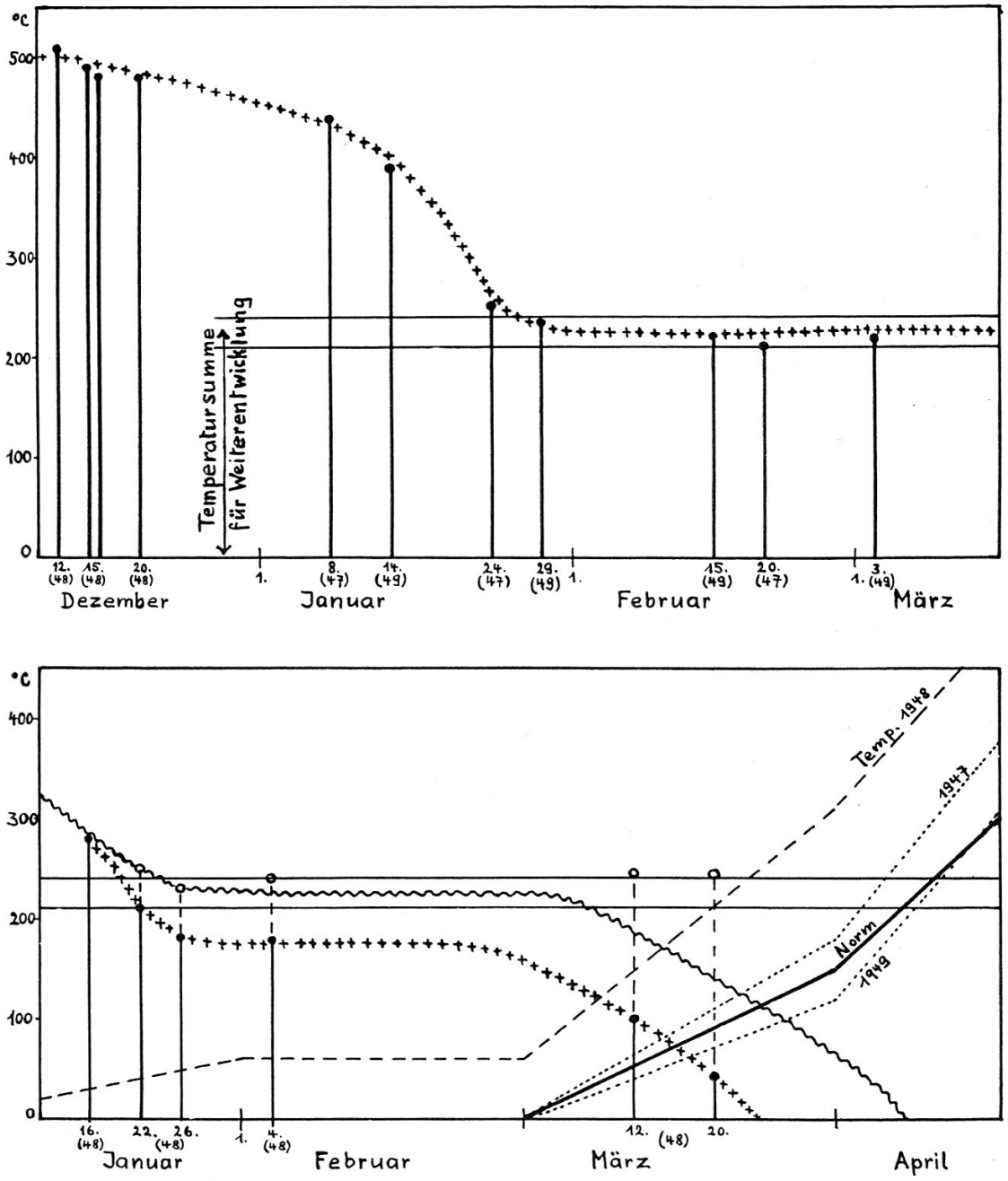

Abb. 2. — Temperatursummenverlauf während der Eientwicklung. — Obere Hälfte: Einfluss von konstanter Wärme. — Untere Hälfte: Einfluss der Aussentemperatur. (Erklärung im Text.)

22—24° C). Die entscheidende Zeitspanne für eine auffallende Reduktion der Temperatursumme liegt in der zweiten Hälfte des Monats Januar, anschliessend bleiben die Werte stets auf 200—220° C stehen.

Ist bisher festgestellt worden, dass für die Gesamtentwicklung in der Wärme 500° C gebraucht werden, so fällt in diese Zahl der Temperaturverbrauch von ca. 280—300° C während dem zweiwöchigen Entwicklungsstillstand (20, 21). In den Bedingungen unter konstantwarmen Zuchtverhältnissen wird also für die effektiven Entwicklungsvorgänge nach der Diapause auch ca. 200—220° C gebraucht, eine gleich hohe Wärmesumme wie bei Eiern, die bis anfangs Februar im Freien gehalten worden wären. (11). Unter natürlichen Temperaturverhältnissen treten demnach im Laufe des Januars biochemische Vorgänge im Plasmasystem auf, die eine Umstimmung zur Bereitschaft für rasche Weiterentwicklung bei genügender Wärme sicherstellen.

Die beiden Durchschnittswerte 500° und 220° C stellen Konstanten dar, denn sie werden immer wieder auch bei ganz verschiedenen Treibtemperaturen erreicht. Abweichungen davon könnten hingegen bei geographischen Rassen auftreten. Wir besitzen darüber noch zu wenig Unterlagen, doch dürfte damit die Frage der Lokalrassen (SPEYER 15, 16) noch eingehender analysiert werden können. GRISON und DE SACY (3) beschreiben, dass die Entwicklungsdauer für *Cheimatobia-Eier* aus der Umgebung von Paris bei einer Temperatur von 20° C 20—25 Tage, bei 15° C 30 Tage beträgt. Dies würde einer mittleren Gesamtwärmesumme von 450° C entsprechen, wäre also etwas kleiner als in Basel.

c) *Die Verhältnisse bei der Überwinterung.*

Die bisherigen Versuchsresultate ermöglichen eine Interpretation der Entwicklungsvorgänge im Frostspannerei bei normalem Winterklima, wo die Monatsdurchschnittstemperaturen um Basel im Dezember, Januar und Februar nicht über + 3° C liegen.

Obwohl im physiologischen Zustand des Eies die Potenz zur Weiterentwicklung vorhanden wäre, ist im Freien während dem Februar eine temperaturbedingte Entwicklungsruhe typisch. Von anfangs März an sind sodann alle Wärmeeinflüsse für den Ablauf der Embryonalentwicklung massgebend. Nach den 75jährigen Durchschnittswerten der Temperaturverhältnisse im Raume von Basel, wird vom 1. März bis und mit 7./8. April eine Wärmesumme von 220—230° C erreicht (Monatsmittel × Anzahl Tage). Um diesen Zeitpunkt liegt auch der natürliche Schlüpftermin der Frostspannerraupen. *Es ist also eine genaue Übereinstimmung vorhanden zwischen der konstanten Wärmesumme der Treibversuche und derjenigen von anfangs März bis zum Schlüpftermin im Freien.*

Ein Parallelfall von Summenkonstanz liegt nach OSTERWALDER (9) für den Knospenaustrieb und den Blühtermin der Obstbäume vor. Hierfür ist ebenfalls die Wärmesumme ab 1. März entscheidend. In

unseren Beobachtungen in Pfeffingen sind die Termine für Raupenschlüpfen und Blühbeginn früfer Kirschensorten immer zusammengefallen.

In Abb. 2 (untere Hälfte) ist versucht worden, die Vorgänge graphisch darzustellen. Die von links nach rechts abfallende Wellenlinie gibt die für die Eier notwendigen Wärmesummen des Normalfalles von Mitte Januar bis anfangs April an. Die nach rechts aufsteigenden Linien repräsentieren die Freilandtemperaturen ab 1. März (Monatsmittel × Anzahl Tage) für den langjährigen Mittelwert (Norm) und die Jahre 1947/48/49. Die Schnittpunkte dieser Linien mit der Temperaturzone um 220° C (Wärmesumme für Entwicklung nach der Diapause) stimmen mit den Schlüpfterminen der Raupen überein. 1947 und 1949 konnten wir anfangs April, 1948 nach Mitte März die frischgeschlüpften Jungraupen feststellen.

Die Beobachtungen im abnorm warmen Januar 1948 sind für die vorliegenden Probleme aufschlussreich. Die Temperatursummenresultate mit warmgestellten Eiern deckten sich zunächst nicht mit denjenigen anderer Jahre, sie waren alle zu niedrig. Nimmt man aber eine berechtigte Korrektur vor, indem man den Monatstemperaturüberschuss des Januars 1948 als Wärmesumme zurechnet (Januarmittel 4,9° C, berechnet wird die Temperatur über + 3° C = total 59° c), so fallen die experimentell bestimmten, aber durch den Überschuss ergänzten Summenwerte mit den allgemeinen Kurvenpunkten zusammen (Abb. 2 unten). Vermutlich ist also der Diapausezustand bei der warmen Januarwitterung 1948 beeinflusst worden und etwas früher als normal hatten die relativ hohen Wintertemperaturen bereits zur Weiterentwicklung geführt.

Die Vorgänge der Temperatureinwirkungen bei der Frostspannerei-Überwinterung kann man sich somit folgendermassen vorstellen: *Durch künstliche Wärmesummenbestimmungen konnte abgeklärt werden, dass bis Mitte Januar ein Diapausezustand herrscht, der Ende Januar vollständig überwunden ist. Im Februar ist die Entwicklungsruhe temperaturbedingt. Die Wärmeeinflüsse ab anfangs März modifizieren sodann die Zeitspanne bis zum Schlüpftermin. Diese Variation läuft jedoch nur innerhalb konstanter Wärmesummen ab, wobei vermutlich rassenspezifisch festgelegte Normen typisch sind.*

IV. Das Auftreten der Falter

Im allgemeinen variiert das Auftreten der Frostspanner-Imagines in der Basler Region nicht stark. Mit Hilfe der neuen Fangmethode ergab sich nun die Gelegenheit, die Schlüpfdaten der weiblichen Tiere genau zu verfolgen und während mehrerer Jahre, in denen die Witterungsverhältnisse sehr verschieden waren, die Fangkurven zu vergleichen. Die am Gleitring aufgefangenen Weibchen wurden täglich notiert und je 5 Tageswerte zusammengezählt. In den Kurven in Abb. 3 sind stets die Zahlen von beiden Frostspannerarten an 30 Fangbäumen

verwertet, wobei für die entsprechenden Daten die Prozentwerte der im Total gefangenen Weibchen dargestellt sind.

Abb. 3 enthält ferner noch die Niederschlagssummen für je 5 Tage. Sie sind für die Erklärung der abnormen Kurve des Jahres 1949 wichtig,

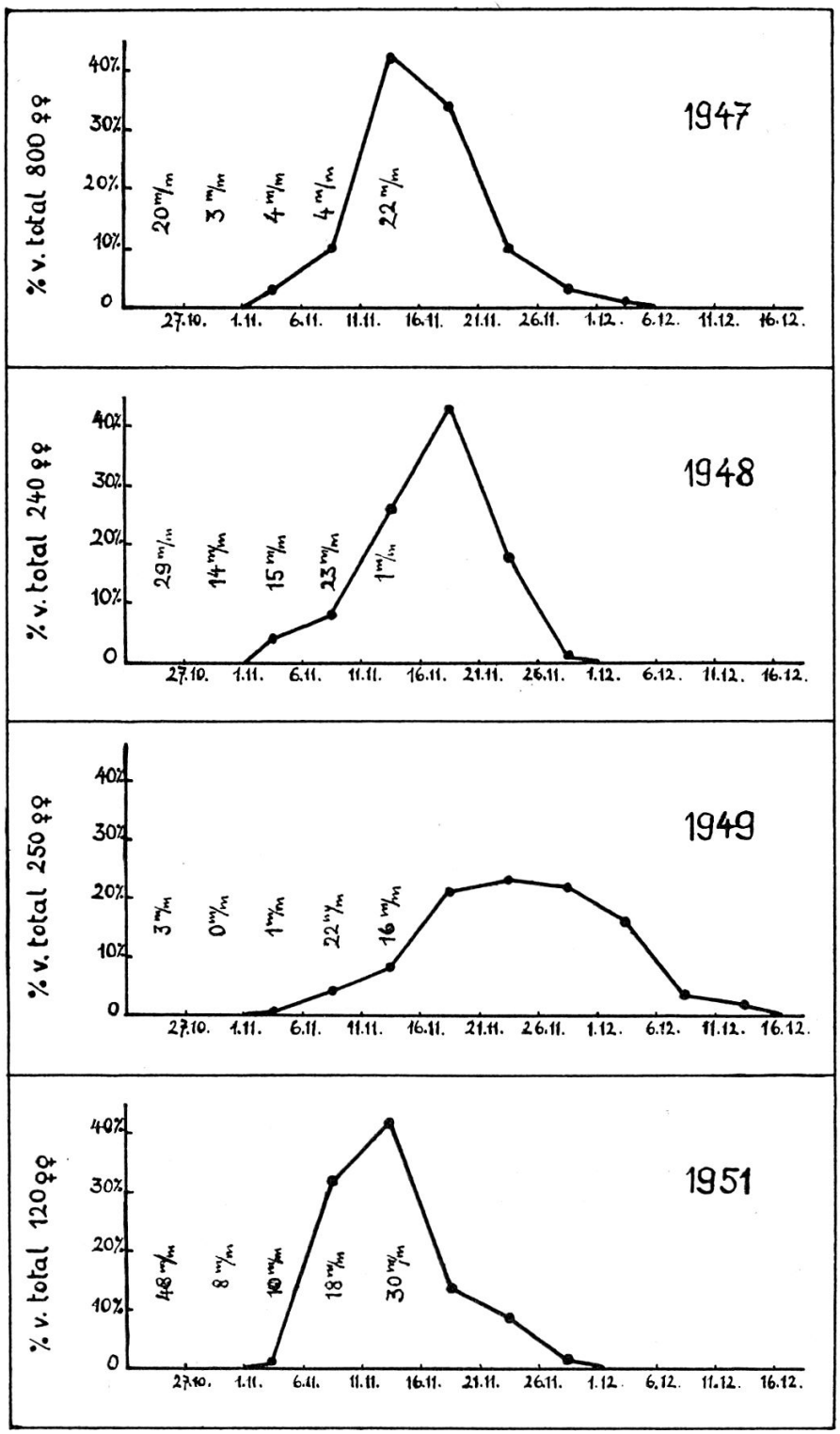

Abb. 3. — Schlüpfkurven von Frostspannerweibchen in der Umgebung von Basel.

denn die Verspätung des Falterschlüpfens und das Ausbleiben eines deutlichen Maximums sind hier auf das späte Auftreten der Herbstniederschläge (erst 2. Novemberwoche) zurückzuführen. Wie es in Laborzuchten vielfach zu beobachten war, verzögert die Trockenheit des Bodens den Schlüpfakt, oder die Puppenhülle wird gesprengt und die Tiere trocknen aus. PAILLOT (10) machte in der Region von Lyon eine ähnliche Beobachtung. GRISON und de SACY (3) schreiben dem Aufweichen des Bodens für den Schlüpfakt ebenfalls Bedeutung zu. Normalerweise treten aber Ende Oktober und anfangs November in unseren Gegenden genügend Niederschläge auf, somit ist im Versuchsgebiet in Normaljahren das Schlüpfmaximum der Frostspannerweibchen für Mitte November typisch.

Es wurde ferner das Problem untersucht, wie stark die Puppendauer durch Aussenfaktoren beeinflusst werden kann. Hierzu liefert das « Naturexperiment » der Jahre 1947 und 1948 einige Anhaltspunkte. 1947 sind die Raupen nach einem normal warmen Frühling Ende Mai in den Boden gegangen, der Sommer war sehr trocken bis Mitte Oktober, die Puppenzeit dauerte durchschnittlich 165 Tage. 1948 war das Frühjahr abnorm warm, die Verpuppung fand schon vor Mitte Mai statt, der darauffolgende Sommer war feucht und kühl. 1948 betrug die Puppendauer durchschnittlich 190 Tage. Diese Unterschiede konnten nun durch Zuchtversuche in den Jahren 1948—1950 weitgehend kopiert werden. Es zeigte sich dabei, dass der Temperaturfaktor keine grosse Bedeutung hat, denn konstante Temperaturen von 25° C führen zu keinem rascheren Ablauf der Imaginalentwicklung. Demgegenüber ist bei dauernd starker Bodenfeuchtigkeit (über 50 % Sättigung) eine Verlängerung der Puppendauer aufgetreten, ähnlich wie dies im Freien für 1948 auffallend war. Puppen des grossen und des kleinen Frostspanners verhalten sich hierbei identisch. Die Resultate der Serienversuche lassen sich in folgende 3 Kategorien eingliedern :

Zuchtbedingung	Puppendauer
30 % Sättigung des Bodens dauernd ;	175—185 Tage
50 % Sättigung des Bodens dauernd ;	190—200 Tage
sehr trocken bis zum 150. Tag, dann feuchter Boden ;	160—170 Tage

Starke Bodenfeuchtigkeit hat auch eine Puppenmortalität von 60—70 % zur Folge. Damit ist die von MENZEL (8) 1927—1931 beobachtete Schwankung der Populationsstärke als Folge von trockenen und nassen Jahren bestätigt.

Bei einer gebietmässig beschränkten Frostspannerpopulation wird bei einigermassen ausgeglichenen Witterungsverhältnissen die jährliche Variation der Puppendauer unbedeutend sein. Für unser Untersuchungsmaterial gilt für 6-jährige Beobachtungen ein Mittelwert von 180 Tagen. Lokalrassen in Höhenlagen oder physiologisch differente Rassen in verschiedener geographischer Breite weisen aber infolge der zeitlichen

Unterschiede des Verpuppungs- und Schlüpftermins (4, 6, 14, 22) andere Normen für die erblich festgelegte Puppendauer auf. SCHNEIDER-ORELLI (12, 13) hat durch Versuche zu diesem Problem schon früher festgestellt, dass bei Aufbewahrung von identischem Puppenmaterial in verschiedenen Höhenregionen, die Falter stets zu einem Zeitpunkt ausschlüpfen, der ihrem Herkunftsort nach typisch ist . SPEYER (15, 19) konnte die Lokalrassenbildung durch Kreuzungsexperimente belegen und betont ebenfalls die erblich festgelegte Puppenzeit. In gewissen Fällen von Freilandbeobachtungen kann es sich auch um Mischpopulationen verschiedener Rassen handeln. Eventuell beziehen sich die Resultate von JANCKE (5) mit zweigipfligen Schlüpfkurven in norddeutschen Fanggebieten auf solche Erscheinungen.

V. Exogen und endogen bedingte Phasen des Lebenszyklus

1. *Die experimentelle Zyklusverschiebung*

In einigen Zuchtversuchen wurde darauf geachtet, unter dem Einfluss von optimalen Verhältnissen, den Lebenslauf der Frostspanner maximal abzukürzen. Es resultiert daraus gegenüber den Freilandtieren eine starke zeitliche Verschiebung des Zyklus. Eine solche Dauerzucht gibt sodann Aufschluss über die Mechanismen der inneren und äusseren Faktoren für die Einfügung der Lebensstadien in den natürlichen Saisonrhythmus.

Nach Abklärung der erwähnten Zuchtmethoden gelang in den Jahren 1948 und 1949 eine Dauerzucht mit *H. defoliaria*. In zwei parallelen Ansätzen wurden je etwa 500 Eier Mitte und Ende Januar im Freien von den Gürteln genommen und bei 25° C vorgetrieben. Die Raupen schlüpften im Februar und verpuppten sich 3 Wochen später. Nach anfänglicher Aufbewahrung in 22—25° C und schwacher Bodenfeuchtigkeit, wurden die Puppen von Mitte August an in 10° C und höhere Feuchtigkeit gebracht, bis von Mitte September an die Falter schlüpften. Diese wurden an schattigen Stellen im Freien in Gazekäfigen gehalten. Die Eiablage geschah unter normalen Frühherbsttemperaturen von 10—20° C. Im ganzen wurden über 1500 Zuchteier erhalten, von denen sich 49 % bei 23° C in 26—27 Tagen zu Raupen entwickelten. 37 % der Eier waren unbefruchtet, bei den restlichen 14 % geschah der Farbumschlag, aber die Embryonalentwicklung verlief letal.

Trotz sorgfältigster Pflege lassen sich im Winter empfindliche Verluste an Jungraupen kaum vermeiden. Wir erhielten bis Mitte Dezember ungefähr 300 verpuppungsreife Raupen. Leider ereignete sich dabei ein Unfall, indem die Mehrzahl der Zuchttiere im Laboratorium bei einem Futterwechsel zufälligerweise mit einer momentan subletalen Dosis eines Insektizides vergiftet wurde und nach der Verpuppung in kurzer Zeit einging. Die überlebenden Individuen schlüpften

als Imagines nach 170—180 Puppentagen im Mai/Juni 1949. Die Dauerzucht wurde anschliessend aus verschiedenen Gründen nicht mehr weitergeführt.

Im Schema von Abb. 4 sind die Zeitspannen des normalen Lebenszyklus im Freien und diejenigen der verschiedenen Stadien der Dauerzucht aufgeführt. Obwohl sich die Versuche nur über 2 Generationen

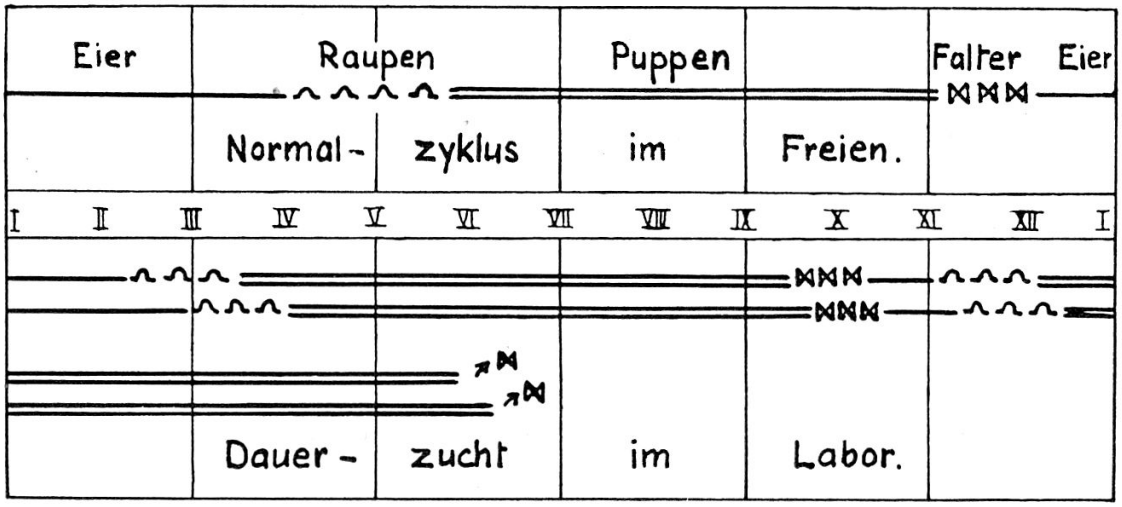

Abb. 4. — Verschiebung des Lebenszyklus durch eine Dauerzucht im Laboratorium.

erstrecken, lassen sich doch einige Resultate ableiten. Der Vergleich der beiden Kurven zeigt, dass bei der Dauerzucht in konstanter Wärme nur das Eistadium in seiner Entwicklungszeit wesentlich abgekürzt wird, das Puppenstadium seine charakteristische Zeitspanne beibehält. Da sich alle Stadien ausserhalb der normalen Saison in Laborräumen züchten lassen, darf man annehmen, dass das Frostspannerleben *autonom* nicht absolut an die Jahreszeiten des Lokalklimas gebunden ist. Die Imagines können z. B. bei Temperaturen bis gegen 20° C in voller Vitalität gehalten werden, auch ist für die Eientwicklung keine Unterkühlung (Winterwitterung) notwendig.

2. *Die Einfügung des Lebenszyklus in den Jahreszeitenwechsel*

Da der Lebenszyklus unter veränderten Milieufaktoren nicht mehr mit dem natürlichen Ablauf parallel der Saisonrhythmik übereinstimmt, muss im *Freileben ein « Regulations »-Mechanismus* vorhanden sein, der den Zyklus prägt. Vergleicht man die Beeinflussung der Dauer des Puppenstadiums mit der des Eistadiums, so ist ein prinzipieller Unterschied festzustellen: Das *Puppenstadium* reagiert auf Umwelteinflüsse (Temperatur, Bodenfeuchtigkeit) nur wenig, ist also vorherrschend *endogen* als Rassenmerkmal festgelegt; das *Eistadium* hingegen wird *in der Zeitspanne exogen* durch die Temperatur bestimmt, untersteht aber *endogenen Gesetzmässigkeiten* bezüglich der für die Entwicklung benötigten *Temperatursummen* (11). Für den Knospen-

austrieb gelten ähnliche Gesetze, so dass damit die Nahrungsbedingungen für die Jungraupen gesichert sind. Aus allen Erfahrungen der Freilandbeobachtungen und der Laborexperimente müssen wir schliessen, dass *für die Einfügung des Frostspanner-Lebenszyklus in den Jahreszeitenwechsel bei unseren Klimaverhältnissen vor allem das Spiel der endogen und exogen bedingten Phasen im Eistadium als « Regulator » wirkt.* Nur nach aussen erscheint es, als ob die Rhythmik des Jahresablaufes überhaupt die gesamte Grundrhythmik des Frostspannerlebens präge.

Von diesem Standpunkt aus ist nun auch die Frage der Lokalrassenentstehung grundlegend zu betrachten. Obwohl dieses Problem noch wenig kausal durchgearbeitet ist, lassen sich doch einige Anhaltspunkte aufstellen. Da die Frostspannerweibchen flugunfähig sind, findet eine Weiterverbreitung in klimatisch verschiedene Gegenden nur langsam oder durch zufällige Verschleppung statt. Eine Population zeichnet sich im allgemeinen durch grosse Ortstreue aus und untersteht dort dem lokalen Klimatypus. Geringere Schwankungen der Aussenfaktoren werden durch die Pufferwirkung des « Regulations »-Mechanismus aufgefangen. Sofern aber grössere Unterschiede auftreten (z.B. Jahrestemperaturverlauf in anderer Klimalage) nützt die Regulationseinrichtung einer bestimmten Lokalrasse nichts mehr, sie hilft sogar eher mit, dass eine *Selektion « klima-adäquater » Varianten von physiologischen Eigenschaften* aus einem Teil der Individuen der ursprünglichen Population einsetzt. Nach Beendigung dieses Vorganges der Lokalrassendifferenzierung sind andere endogen bedingte Charakteristiken vorhanden, wie sie z. B. beim Vergleich der Dauer des Puppenstadiums in klimatisch verschiedenen Gegenden auffallen.

VI. Zusammenfassung

Die Arbeit, aus der Grundlagenforschung über Obstbaumschädlinge entstanden, befasst sich mit Freiland- und Laboruntersuchungen bei den beiden Frostspannerarten *Cheimatobia brumata L.* und *Hibernia defoliaria Cl.* aus der Umgebung von Basel.

1. Zur Sammlung von Weibchen und Eiern im Freien ist eine neue Fangmethode durch Anbringen eines Gleitringes aus Aluminiumblech und eines Stoffstreifens für die Eiablage entwickelt worden (Abb. 1).
2. Untersuchungen über die Eihüllenbildung haben ergeben, dass das Follikelepithel selbst degeneriert und zum Chorion umgebaut wird.
3. Zur Erweiterung der Kenntnisse über die Ökologie der Eiüberwinterung wurden die für völlige und partielle Entwicklung benötigten Temperatursummen bestimmt. Für die untersuchte Population ist eine Wärmesumme von 600° C für die gesamte Entwicklung in dauernder Wärme typisch. Ca. 100° C werden für die ersten

Embryonalvorgänge bis zum Diapausestadium benötigt, 270—300° C (in Wärmestufen von 15—25°) für die Überwindung der Diapause, und 200—230° C für die nachfolgende Embyronalentwicklung bis zum Ausschlüpfen der Raupen. Unter Freilandverhältnissen läuft die Diapause langsamer ab, die Bereitschaft zur Weiterentwicklung ist von Anfang Februar an vorhanden. Nach diesem Termin braucht das Ei in konstanter Wärme ebenfalls die Temperatursumme von 200—230° C. Diese Wärmemenge wird im Freien (für Basel) vom 1. März bis ca. 8.—10. April, dem normalen Raupenschlüpftermin, erreicht. (Abb. 2)

4. Die oben angegebenen Wärmesummen gelten als endogen festgelegte Merkmale dieser Population, exogen (durch Temperatureinfluss) wird nur die Zeitspanne der Entwicklung verändert. Es liegen damit ähnliche Bedingungen vor, wie beim Knospenaustrieb der Obstbäume.
5. Die Dauer des Puppenstadiums ist rassenspezifisch, sie wird exogen (durch Bodenfeuchtigkeit) nur wenig beeinflusst. Über die Schlüpftermine der weiblichen Falter orientieren Kurven der Jahre 1947—1951 (Abb. 3).
6. Eine vom Jahreszeitenwechsel unabhängige Dauerzucht beweist, dass das Frostspannerleben autonom nicht an die Saisonrhythmik gebunden ist. (Abb. 4). Im Freien wirkt das Spiel der exogen und endogen bedingten Phasen der Eientwicklung als « Regulator » für die Einfügung des Lebenszyklus in den Jahresablauf.
7. Von den neuen Resultaten aus wird auch das Problem der Lokalrassenbildung diskutiert.

VII. Literaturverzeichnis

1. BEAMENT, J. W. L., 1948/49. *The penetration of the insect egg-shells.* I. und II. Bull. Ent. Res. 39, p. 359 und 467.
2. GAUMONT, R., 1950. *Etude embryologique sur l'œuf de la Cheimatobie* (*Opt. brum.* L.). Ann. Epiphyt. C, 1, p. 253.
3. GRISON, P. & DE SACY, R. S., 1948. *Observations sur le développement de la Cheimatobie (O. brum.) dans la région parisienne.* C. R. Acad. Agric. 34, p. 617.
4. HIDDINK, G. J., 1950. *De wintervlinder in het seizoen 1948/49.* Tijdschr. Pl. Ziekt. 56, p. 91.
5. JANCKE, O., 1937. *Frostspanneruntersuchungen.* Arb. phys. angew. Ent. Berlin 4, p. 232.
6. JARY, S. G., 1931. *Some observations on winter moth caterpillar attack on fruit trees in 1929/30.* Ref. in : R.A.E. A 19, p. 610.
7. LANGENSIEPEN, 1907. *Die Bekämpfung des Frostspanners.* Schw. Ztschr. Obst- und Weinbau 18, p. 275.
8. MENZEL, R., 1932. *Beiträge zur Biologie und Bekämpfung von Ch. brumata* L. Rev. Suisse Zool. 39, Nr. 9.

9. OSTERWALDER, A., 1949. *Die Wärmeansprüche unserer Obstfrüchte und Trauben von der Blüte bis zur Reife.* Landw. Jb. Schweiz. 63, Heft 7, p. 687.

10. PAILLOT, A., 1935. *Nouvelles observations sur la biologie de Ch. brumata et sur les traitements contre ce parasite.* Ref. in : R.A.E. A 23, p. 62.

11. REIFF, M., 1952. *Exogen und endogen bedingte Phasen im Lebenszyklus des Frostspanners.* Mitt. Schw. Ent. Ges. 25, Heft 2, p. 145.

12. SCHNEIDER-ORELLI, O., 1916. *Temperaturversuche mit Frostspannerpuppen O. brumata.* Mitt. Entom. Zürich, Heft 2, p. 134.

13. — 1932. *Weitere Versuche mit Frostspannerpuppen O. brumata.* Mitt. Schw. Ent. Ges. 15, p. 266.

14. SOENEN, A., 1951. *Biologische Beiträge über den Frostspanner.* Höfchen-Briefe 4, Heft 1/2, p. 3.

15. SPEYER, W., 1938. *Über das Vorkommen von Lokalrassen des kleinen Frostspanners (Ch. brumata).* Arb. phys. angew. Ent. Berlin 5, p. 50.

16. — 1938. *Beiträge zur Biologie des kleinen Frostspanners. Das Ausschlüpfen der Raupen und der Flug der Falter unter Berücksichtigung innerer und äusserer Faktoren.* Ztschr. Pfl.-Krankh. und Pfl.-Schutz 48, p. 449.

17. — 1939. *Neuere Feststellungen über die Biologie des kleinen Frostspanners (Ch. brumata.)* Verh. VII. int. Kongr. Ent. Berlin, p. 2419.

18. — 1940. *Beiträge zur Biologie des kleinen Frostspanners. Die Morphologie der beiden Geschlechter, die Übertragung der Spermatophore, sowie die Morphologie und das Auftreten von Zwittern.* Arb. phys. angew. Ent. Berlin 7, p. 89.

19. — 1941. *Weitere Beiträge zur Biologie und Bekämpfung des kleinen Frostspanners (Ch. brumata).* IX. Mittlg. Arb. phys. angew. Ent. Berlin 8, p. 245.

20. WIESMANN, R., 1937. *Die Eier der wichtigsten Obstbaumschädlinge und die Stadien ihrer Entwicklung während der Überwinterung.* Schw. Ztschr. Obst- und Weinbau 26, p. 505.

21. — *Mündliche Mitteilungen.*

22. ZIRNITZ, J., 1934. *Observations on O. brumata* L. Ref. in : R.A.E. A 22, p. 53.

23. ZOLK, K., 1934. *Der Frostspanner und Leimringe.* Ref. in : R.A.E. A 22, p. 198.